

A FOTOSZINTETIKUS TELJESITŐKÉPESSÉG ÖSSZEHASONLITÁSA  
KÉT KUKORICA ÉS BAB GENOTIPUS LEVELÉBEN A MEGVILÁGI-  
TÁS KEZDETI SZAKASZÁBAN

Egyetemi doktori disszertáció

Técsi László

József Attila Tudományegyetem, Növénytani Tanszék,  
Szeged, 1987



TARTALOMJEGYZÉK

	Oldal
JELÖLÉSEK	3
1. BEVEZETÉS	5
2. SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS	7
2.1. A szén-dioxid asszimiláció, a malát, a szaharóz és a keményítő szerepe a C3 és C4 fotoszintézis utakban	7
2.2. A fotoszintézis indukciós periódusa	19
2.3. A fény-sötét periódusok hatása a teljesítőképes- ségre	25
2.4. A fényintenzitás hatása a fotoszintézisre	27
2.5. A fotoszintetikus teljesítőkéesség fajon belüli genotipusos eltérései	29
3. MÓDSZEREK	32
3.1. Kísérleti növények és nevelésük	32
3.2. A kísérletek leírása	35
3.3. A kísérletek analizise	38
4. EREDMÉNYEK	45
4.1. Teljesítőkéességi tulajdonságok	45
4.1.1. Száraztömeg produkció és megoszlása	45
4.1.2. Levélterület	45
4.1.3. Specifikus levéltömeg	50
4.1.4. Levél szövetarányok	50
4.1.5. Levelek szén-dioxid asszimilációja	50
4.1.6. Növény viztartalma	54
4.1.7. Levelek transzmissziós tényezője	56
4.1.8. Fotoszintetikus pigmentek mennyisége	56
4.1.9. A malát, a szaharóz és a keményítő mennyi- sége a levélben a megvilágítás 30. percében	59
4.2. A fotoszintetikus indukció tulajdonságai a levél- ben	65
4.2.1. A szén-dioxid asszimiláció maximális gyor- sulása és indulásának késési ideje	65

4.2.2. A malát, a szaharóz és a keményítő mennyiségének változása a megvilágítás első 60 perce alatt	66
5. MEGVITATÁS	68
5.1. A fotoszintetikus teljesítőkéesség	68
5.2. A fotoszintézis indukciós periódusa	72
6. ÖSSZEFOGLALÁS	75
7. IRODALOMJEGYZÉK	77

JELÖLÉSEK

ADPGL	: adenozin-difoszfo-glukóz
AF	: alacsony fényintenzitás
Asp	: aszpartát
CPl, CPa	: antenna klorofill-proteinek
DHAP	: dihidroxi-aceton-foszfát
Fr	: fruktóz
GAP	: glicerinaldehid-3-foszfát
GL	: glukóz
Glu	: glutarát
Gly	: glicin
Glyce	: glicerát
Glyco	: glikolát
Glyox	: glioxalát
IRGA	: infravörös gázanalizátor
Kl	: klorofill
LHCP1, LHCP2	: fénygyűjtő klorofill-proteinek
Mal	: malát
MF	: magas fényintenzitás
NADP-ME	: NADP-függő malát enzim
NAD-ME	: NAD-függő malát enzim
OAA	: oxálacetát
OGA	: 2-oxo-glutarát
PCK	: foszfoenol-piruvát-karboxikináz
PEP	: foszfoenol-piruvát
PGA	: 3-foszfo-glicerát
Pi	: szervetlen foszfát
Pyr	: piruvát
PCRC	: fotoszintetikus szénredukciós ciklus
Pro	: protein
PS1, PS2	: fotoszisztémák
RFSP	: rövid fény-sötét periódus
Ru	: ribulóz
Sed	: szedoheptulóz
PRCOC	: fotorespirációs szénoxidációs ciklus

Ser : szerin  
St : keményítő  
Su : szaharóz  
TCAC : trikarbonsav ciklus  
TNC : teljes nemstrukturális szénhidrát  
UDPGL : uridin-difoszfo-glukóz  
XG : violaxantint gyorsan deepoxidáló  
XL : violaxantint lassan deepoxidáló

## 1. BEVEZETÉS

A növényi növekedést korlátozó tényezők közül néhány alapvetőbb, mint a többi, abban az értelemben, hogy maga a növény vagy az ember nem vagy csak nehezen befolyásolhatja. Ilyenek a fizikai korlátozások /fény/ és az evolúciós korlátozások /alapvető biokémiai működések, amelyek megvalósulását a táplálék és vízviszonyok határozzák meg /Agren, 1985/.

Szoros összefüggés áll fenn ezen fizikai és evolúciós korlátozások között:

Egyrészt a fény befolyásolja a redoxi és energiakonzerváló metabolitok /NADPH, ATP/ raktárait, amelyek pedig bizonyosan szerepet játszanak a génexpresszió szabályozásában /Anderson, 1986a/.

Másrészt létrejön az ökológiai adaptáció, amely a növény elterjedését, életbenmaradását és az életbenmaradt növény növekedését, teljesítőkéességét jelenti egy adott környezetben /Lange és mtsai, 1981/.

A fényenergia biomasszává történő átalakítása a fotoszintézis révén azt a kérdést helyezi középpontba, hogy egy genotípus miért produktívabb az egyik környezetben, mint a másikban, illetve melyek az adott genotípus korlátai adott környezetben. A válaszadás a korlátozó tényezők vizsgálatával kísérhető meg, amelyek fő területei: a növekedés /produkció/, gázcsere-, biokémiai, biofizikai analizisek /Scurlock és mtsai, 1985/.

A növény teljesítőkéessége a fényenergia biomasszává alakításának /fotoszintézis, respiráció, fotórespiráció eredője/ hatékonyságát fejezi ki.

Az egy nemzetségen vagy egy fajon belüli genotípusok eltérő teljesítőkéessége régóta ismert és különösen a természetű növények körében fel is használják a nemesítésben.

A genotípusos eltérések a teljesítőkéességben az anyagcsere utak, főleg a fotoszintézis utak módosulásával lehetnek kapcsolatban. Ezt mutatják az egy nemzetségen belül talált genotípusos variációk a fotoszintézis utakban /a Panicum nemzetség C3 és C4 fotoszintézisű fajtái /Downton, 1975/.

Vegetatív száraztömegprodukciónbeli különbségeket figyeltek meg bab, kukorica, napraforgó genotípusok között, amelyek eltértek a violaxantin gyors /XG/ és lassu /XL/ deepoxidációjában a fotoszintézis beindulásakor /Maróti, 1986/.

Munkánkban célul tűztük ki:

- a./ A teljesítőképességbeli /száraztömegprodukción, a CO<sub>2</sub> asszimiláció, levélterület, fotoszintetizáló szövetarányok, malát, szaharóz, keményítő tartalommal összefüggésben/ különbségek tanulmányozását a C3 fotoszintézisű bab és a C4 fotoszintézisű kukorica XG és XL genotípusai között.
- b./ A fotoszintézis kezdeti szakaszában /60 perc/ a szén-dioxid asszimilációban és a fotoszintátok eloszlásában lévő eltérések vizsgálatát.

A genotípusok közötti adaptációs különbségek tanulmányozásához az alacsony fényintenzitáson és a rövid fény-sötét perióduson történő nevelést használtuk fel.



## 2. SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS

### 2.1. A szén-dioxid asszimiláció, a malát, a szaharóz és a keményítő szerepe a C3 és C4 fotoszintézis utakban

#### 2.1.1. A fotoszintetikus szén redukciós ciklus /PCRC/ C3 és C4 változatai és kapcsolataik az anyagcsere folyamatokkal

A C3 és C4 megkülönböztető elnevezés a szén-dioxid fixálás első termékének szénatom számára utal, amely termék radioaktívává válik, mikor a növények leveleit fényben  $^{14}\text{CO}_2$ -be helyezzük.

A C3 elnevezés az először jelölődő 3 szénatomos PGA-ra vonatkozik. A PCRC ezen C3 útja Calvin és Benson /1948/ vizsgálataiból vált ismertté az 1940-es évek végétől /1. ábra/.

A C4 elnevezés az először jelölődő 4 szénatomos OAA-ra vonatkozik és az 1950-es évek végétől Kortschak, Hatch és Slack /Hatch és Slack, 1966/ tárták fel /2. ábra/.

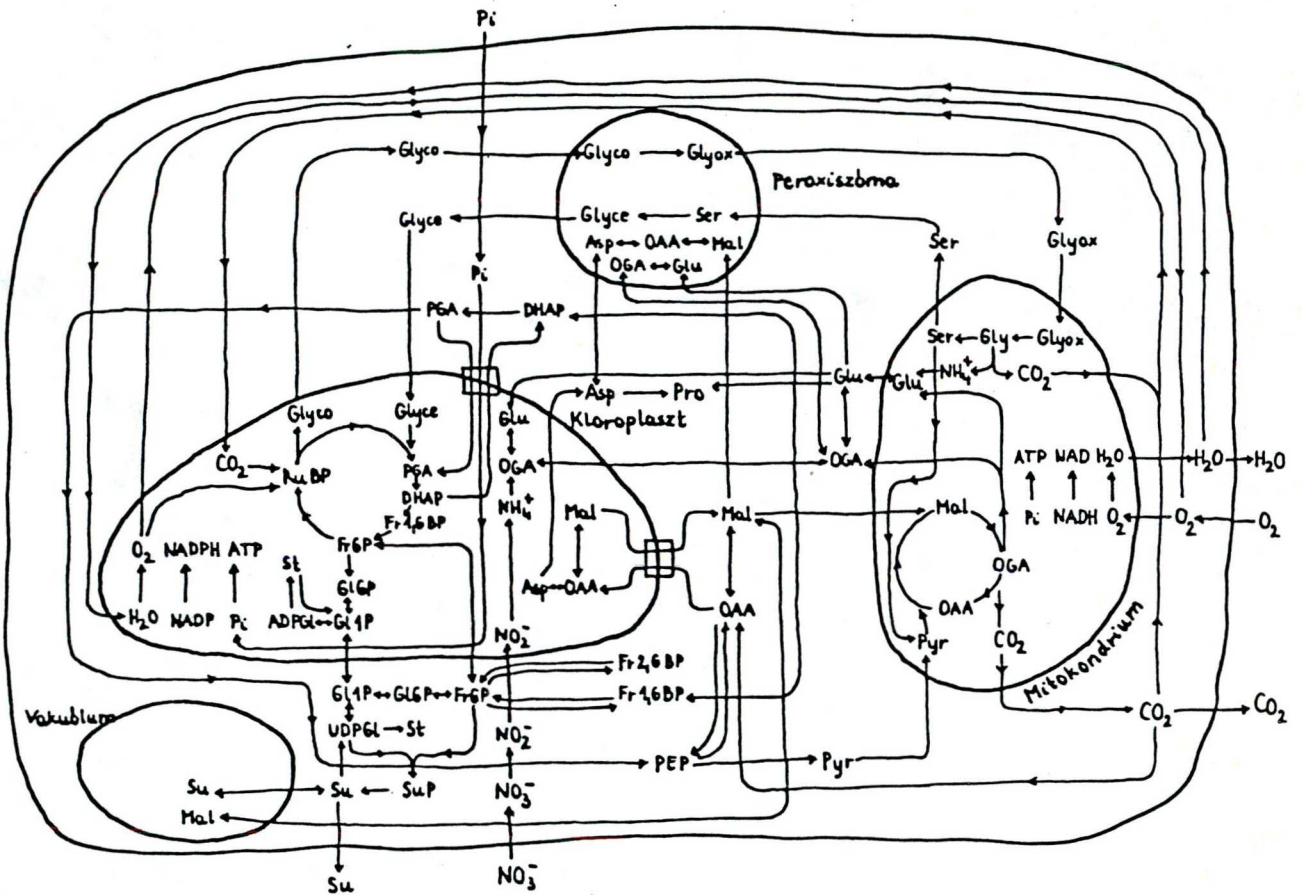
A C3 ut lényege a RuBP karboxilációja, majd a PGA redukcióját jelentő szénredukciós lépés, végül a ciklus záródása a Ru5P regenerációjával /Bassham, 1979/ /1. ábra/.

A C3 ut működése összefügg a mitokondriumban lejátszódó respirációval elsősorban a redukáló erőt szállító malát révén, amely a trikarbonsav /TCAC/ prekurzora /Kent, 1979/, és a kloroplasztból a dikarboxilát transzlokátoron /Heber, 1974/ jut ki a citoplazmába, majd a mitokondriumba.

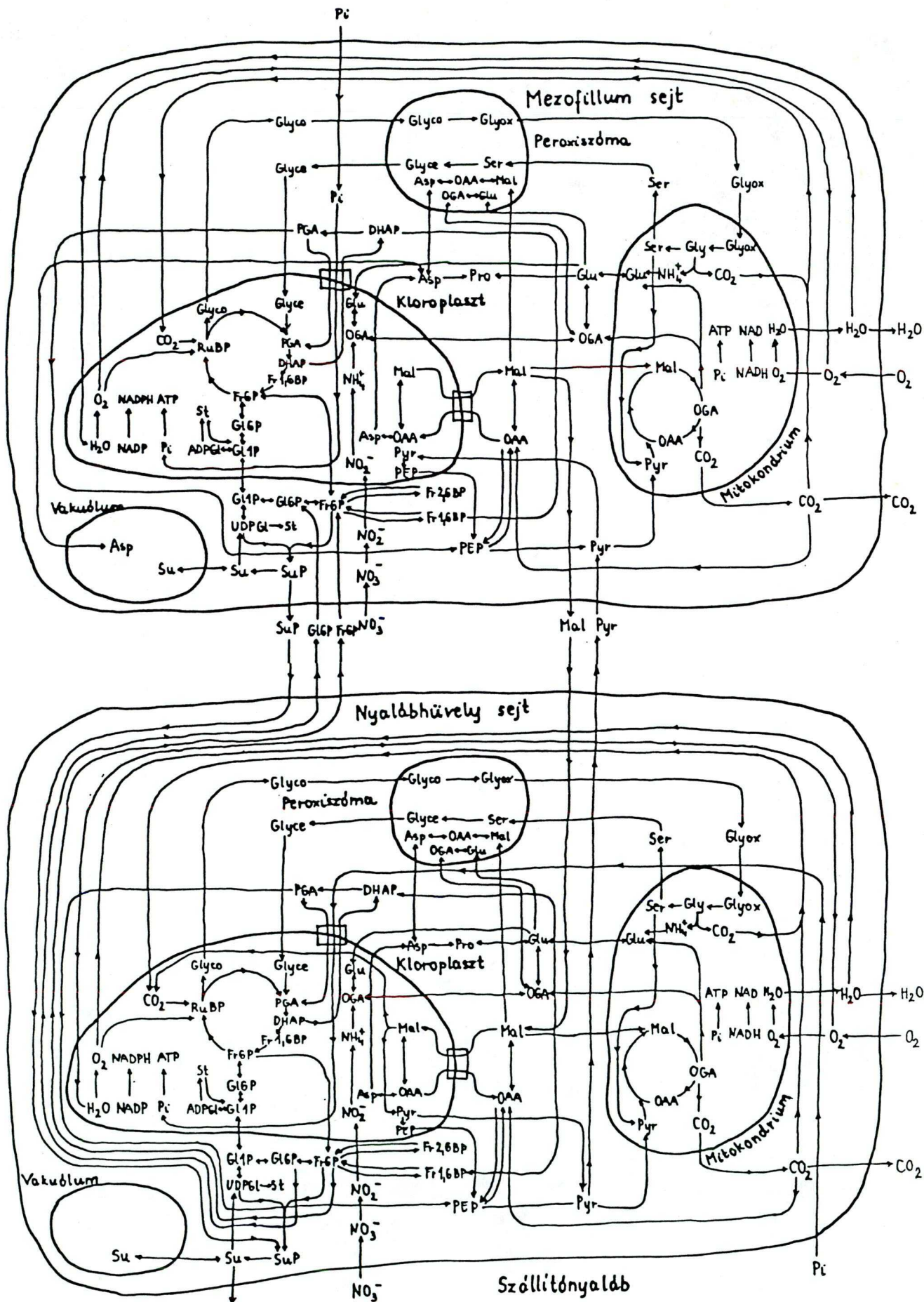
Megvilágításkor a metabolikus raktárak átrendeződnek, amely a TCAC termékeinek gátlását jelenti, majd új steady state jön létre, amely hasonlóan működik, mint sötétben. Például a malátszint megemelkedik, ezt követően steady state alakul ki /Graham és Chapman, 1979/.

A C3 ut összefügg szorosán a glikolizissel is a redukáló erőt szállító DHAP révén, amelyet a kloroplaszt foszfát transzlokátora szállít a citoplazmába /Heber, 1974/.

A C3 ut és a fotorespiráció kapcsolatát a RuBP karboxiláz/oxigenáz bifunkciós enzim teremti meg /Tolbert, 1979/.



1. ábra: C3 fotoszintézis ut anyagcsere folyamatai a mezofillum sejtben. /Heber /1974/, Coombs /1976/, Preiss /1986/ alapján készült/



2. ábra: C4 fotoszintézis ut NADP-ME változásának anyagcsere folyamatai a mezofillum és a nyalábhüvely sejtekben, /Heber /1974/, Coombs /1976/, Preiss /1986/ alapján készült/

A C4 ut lényege a PEP karboxilációja a mezofillum sejtek citoplazmájában, majd a CO<sub>2</sub> szállító vegyületek /malát, aszpartát/ a nyalábhüvely sejtekbe jutva dekarboxilálódnak, így biztosítva magas CO<sub>2</sub> koncentrációt a RuBP-karboxiláz/oxigenáz működéséhez /Osmond és mtsai, 1982/ /2. ábra/.

A C4 ut 13 kétszikű, egyszikű növény családban fordul elő /Downton, 1975/ és 3 változata ismert /Gutierrez és mtsai, 1974; Ray és Black, 1979; Bolhar, 1985/, amelyeket a nyalábhüvelyben legnagyobb mennyiségben jelen lévő dekarboxiláz alapján különítették el /3. ábra/.

A legszélesebb körű tanulmányokat a malát transzportáló C4-NADP-ME változaton folytatták /pl. kukorica/. Extrém kloroplaszt dimorfizmus csak ebben a változatban figyelhető meg: a nyalábhüvely kloroplasztok redukált gránulumokat tartalmaznak és ezért hiányos PS2 aktivitásuk van /Gutierrez és mtsai, 1974/.

A nyalábhüvely sejtek RuBP-karboxiláz/oxigenázt és NADP-malát-enzimet, míg a mezofillum sejtek PEP-karboxilázt és NADP-malát-dehidrogenázt tartalmaznak csaknem kizárólag /Slack és Hatch, 1969/.

A mezofillum és nyalábhüvely mitokondriumai is differenciálódtak a C4-NADP-ME növényekben. Az izolált nyalábhüvely mitokondriumokban nagyobb mértékű a cianid rezisztens légzés, mint a mezofillum mitokondriumokban, amelyet a TCAC fontos intermedierjének, a malát-nak hozzáadásával mértek /Petit, és Cantrel, 1986/.

A nyalábhüvely és mezofillum peroxiszómális enzimeinek lokalizációja is eltérő: a foszfoglikolát-oxidáz kizárólag a nyalábhüvelyben fordul elő és a nyalábhüvely tartalmazza az egész levél kataláz, glikolát-oxidáz és hidroxipiruvát reduktáz 90 %-át /Baldy, 1984/.

A PCRC termékei a trióz-foszfát exportban, a szaharóz és keményítő szintézisben használódnak föl /1., 2. ábra/.

Fő nyaláb- hüvely dekarboxi- láz	Dekarboxi- láció energetikája	Nyalábhüvely kloroplaszt		Fő eltávozó szubsztrát		Eldfordulás a növényvilágban	
		Elhelyezkedés	Gránumo- zottság	Mezofillumból Nyalábhüvelybe	Nyalábhüvelyből Mezofillumba	Osztály	Faj
NADP-ME	1NADPH/CO <sub>2</sub> termelés	centripetális	redukált	malát	piruvát	kétszikű	Froelichia gracilis
		centrifugális				egyszikű	Zea mays
NAD-ME	1NADH/CO <sub>2</sub> termelés	centripetális	fejlett	aszpartát	alanin/ piruvát	kétszikű	Amaranthus retroflexus
						egyszikű	Panicum miliaceum
PCK	1ATP/CO <sub>2</sub> fogyasztás	centrifugális	fejlett	aszpartát	foszfoenol- piruvát	egyszikű	Panicum maximum

3. ábra: A C4 fotoszintézis ut változatai. A levél anatómiája  
fiziológiája és biokémiája közötti kapcsolat.  
/Gutierrez és mtsai /1974/, Ray és Black /1979/,  
Bolhar /1985/ alapján készült/

### 2.1.2. A szén-dioxid asszimiláció

A növények a légköri  $\text{CO}_2$  tartalommal diffúziós csatolásban állnak, amely a levél felületén a gázcsere konduktanciát /határréteg, sztomatikus, kutikuláris, mezofillum/ jelenti /Jones, 1985/.

A sejten belül lejátszódó  $\text{CO}_2$  redukció mind a C3, mind a C4 fotoszintézis uton a RuBP-karboxiláz/oxigenáz enzim közreműködésével történik, amelynek karboxiláz aktivitását az enzim környezetében a  $\text{CO}_2$  koncentráció szabja meg /Osmond és mtsai, 1982/.

A  $\text{CO}_2$  asszimiláció sebességét közvetlenül végül is e két tényező: a diffúzió és a karboxiláció szabja meg.

A karboxilációs lépés fő meghatározója a fény /fotoszintetikus fotonfluxus/. A  $\text{CO}_2$  asszimiláció - fény görbék kezdeti szakaszának meredeksége, a  $\text{CO}_2$  asszimiláció elnyelt kvantumhasznosítása jól jellemzi ezt az összefüggést. Normál légköri körülmények között  $30^\circ\text{C}$ -on a C3 növényekben alacsonyabb / $0,052 \text{ mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$  foton/, mint a C4 növényekben /C4-NADP-ME:  $0,065 \text{ mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$  foton/ /Ehleringer és Percy, 1983/.

Az elnyelt kvantumhasznosítást jelentősen befolyásolja a levél abszorpciós tényezője /Osborne és Garrett, 1983/.

A diffúzió fő meghatározói a konduktancia tényezők. A C4-NADP-ME növényekben magasabb korrelációt figyeltek meg az asszimiláció és a konduktancia között, mint a C3 növények esetében, a fényintenzitás, levélhőmérséklet változásakor a vízgőz telítettségi hiány változásakor viszont nem.

Ez azt jelzi, hogy a C4 növényekben az intercelluláris  $\text{CO}_2$  koncentráció erősebb /valószínűleg metabolit/ kontroll alatt áll, mint a C3 növényekben /Ramos és Hall, 1982/.

A sztomatikus konduktancia nem korlátozza a  $\text{CO}_2$  asszimiláció sebességét, mivel az intercelluláris  $\text{CO}_2$  koncentráció már a megvilágítás első percei után a légköri szint alá süllyedve egyensúlyi értéket ér el /Williams, 1985; Usuda és Edwards, 1984/.

Szoros pozitív összefüggés van a  $\text{CO}_2$  asszimiláció sebessége és a nitrát redukció között /Venkataramana és Das, 1985/.

A C4 növények hatékonyabban használják fel a nitrogént, mint a

C3 növények, mivel a nyalábhüvelysejtben lévő RuBP-karboxiláz/oxigenáz  $\text{CO}_2$  telitésen működik és magasabb  $\text{CO}_2$  asszimiláció sebességéhez ezen enzim kisebb mennyisége is elegendő, amelyet jól mutat, hogy a C3 növényekben az oldható protein 50 %-a, a C4 növényekben 20 %-a RuBP-karboxiláz/oxigenáz /Osmond és mtsai, 1982/.

### 2.1.3. A malát, szaharóz, keményítő szerepe a C3 és a C4-NADP-ME utakban

A citoplazmában lejátszódó szintetikus folyamatokhoz redukáló erő /NADH/ és energia /ATP/ szükségesek. Ezen vegyületek fényben főleg a kloroplasztokban /NADPH és ATP/ képződnek. A kloroplaszt burkoló membránja azonban ezen vegyületekre nagyon kevésbé permeábilis, ezért indirekt szállításukat két fontos transzlokátor rendszer végzi: a dikarboxilát és a foszfát transzlokátor /Heber, 1974/ /1. ábra/.

A dikarboxilát transzlokátor a kloroplasztban lévő malát helyére elsősorban OAA-ot, de aszpartátot, glutamátot vagy szukcinátot is szállíthat. A malát így a NADH /ATP/ és szénváz legfőbb szállítója a kloroplaszt a citoplazma és a mitokondrium között.

A foszfát transzlokátor a DHAP-ot exportálja a kloroplasztokból Pi-ért és PGA-ért. A DHAP a NADH /ATP/ másik legfőbb szállítója. Mind a malát, mind a DHAP a citoplazmában oxidálódva NADH-t illetve ATP-t képezhetnek.

Mindkét exportált vegyület szénváz szállító is. A malát inkább a nitrogén anyagcseréhez, a DHAP pedig inkább a szénhidrát anyagcseréhez kapcsolódik ilyen módon.

#### 2.1.3.1. Malát /1., 2. ábra/

Mivel a NADPH termelés és fogyasztás közötti egyensúly előfeltétele az optimális elektrontranszportnak, a redukáló erő malát formájában történő eltávolítása fontos szerepet játszik a változó körülményekhez való alkalmazkodásban /Scheibe és mtsai, 1986/.

A fotoszintetikus malát a TCAC prekuzora, ugyanis kimutatták, hogy a TCAC aminosavai a fotoszintetikus  $\text{CO}_2$  fixálásból keletkez-

nek. Főleg a malát gondoskodik a citrát szintéziséhez szükséges C2 és C4 fragmentumokról /Kent, 1979/.

Szoros prekursor termék viszony van a szerin és malát valamint a PGA és malát között /Ruffner és mtsai, 1983/.

A fotoszintézis során a respiráció valószínűleg nem szükséges, hogy a sejt energia igényét pótolja, de a TCAC-ból származó szénvázakkal el kell, hogy lássa a bioszintetikus folyamatokat. A CO<sub>2</sub> fixálás a TCAC intermedierjeibe fényben és kismértékben sötétben is folyik, de mindig a malátban jelenik meg a fixált szén legnagyobb része /Graham és Chapman, 1979/. A TCAC szénnel ellátását a PEP karboxilációja révén biztosítja a malát /Dahlbender és Strack, 1986/.

A növényi peroxiszómák nagyon aktív NAD-malát-dehidrogenázt tartalmaznak, amely hasonlóan a mitokondriális rendszerhez a dikarboxilát transzlokátor rendszer része. A kloroplasztból kijutó malát redukáló erőt szállít a peroxiszómába a glicerát — szerin szintéziséhez. A peroxiszómában keletkezett OAA aszpartáttá transzaminálódik /Tolbert, 1979/.

A C4-NADP-ME növényekben a malát nemcsak a sejten belüli, hanem két sejttípus, a mezofillum és a nyalábhüvely közötti energia és szénváz szállításában is közreműködik /Stack és mtsai, 1969; Coombs, 1976/.

A két sejttípus közötti szoros kapcsolatot mutatja, hogy izolált nyalábhüvely kloroplasztokban a CO<sub>2</sub> asszimiláció malát dekarboxiláció nélkül nem is működött.

Feltehetőleg a PCRC-hoz szükséges NADPH-t is nagyrészt a malát NADP-maláténzimmel történő dekarboxilációja biztosítja /Jenkins és Boag, 1985/.

A malát reguláló szerepet is betölt a fotoszintetizáló szövetekben. Így allosztérikus hatása van a PEP-karboxilázra, amelynek működését gátolja, míg a fény aktiválja az enzimet /Gonzalez és mtsai, 1984/.

A növényi mozgások szabályozásában is fontos metabolit. Sztóma nyitódáskor nő koncentrációja a záró sejtekben a keményítő maláttá alakulása következtében /Sutcliffe, 1982/. A levélpárna



/pulvinus/ motoros sejtjeiben fényben és sötétben ciklikus változások figyelhetők meg a flexor és extenzor zónák malát tartalmában /Bialczyk és Lechowski, 1986/.

Korrelációt találtak a proteinszintézis és a malátszintézis között és sztöchiometrikus kapcsolat van a redukált nitrát és a felhalmozott malát mennyisége között /Ben-Zioni és mtsai, 1970/.

A CO<sub>2</sub> koncentráció növekedésével csökken a levél nitrát tartalma, amelyért a CO<sub>2</sub> hatására létrejött magas malátszint a felelős, ugyanis a malát oxidáció az egyik fő NADH forrás a nitrát redukció részére /Neyra és Hagman, 1976; Marigo és mtsai, 1985/.

A malát levélbeli szintje szoros pozitív kapcsolatban van bizonyos nitrátfüggő szintetikus enzimek /pl. szinapoil-malát-transzferáz/ aktivitásával /Strack és mtsai, 1986/.

Egyes növények a malátot a nitráttal inverz mértékben a vakuólumban tárolhatják /Gerhardt és Heldt, 1984; Marigo és mtsai, 1985/, de a CAM növények kivételével ennek fiziológiai jelentősége kevésbé ismert.

A malát transzportáló C<sub>4</sub>-NADP-ME növényekben /kukorica/ CO<sub>2</sub> raktárként aszpartát szolgál, amely a maláttal van nagyon közeli metabolikus viszonyban. Kimutatták, hogy az aszpartát raktár a fotoszintézis indukciós periódusát rövidíti meg, mint azonnali CO<sub>2</sub> donor /Creach és mtsai, 1974/.

### 2.1.3.2. Szaharóz /1., 2. ábra/

A szaharóz a szén fő transzport formája, de tartalék szénhidrát is. A szaharóz a fiatal növekvő levelekbe transzportálódik, hogy a növekedést és respirációt szénnel lássa el. A fejlett levelek az asszimilált szén nagy részét exportálják. Szintézisének legfőbb utja a szaharóz-foszfát-szintetáz katalizálta reakció.

Lebontását levelekben főleg a szaharóz-szintetáz végzi.

A szaharóz prekursorai a C<sub>3</sub> és C<sub>4</sub> növényekben egyaránt foszfátészterek és nem szabad hexózok /Wittingham és mtsai, 1979/.

A kloroplasztban nincs jelentős mértékben szaharóz szintézis, a kloroplaszt belső membránja egyébként is impermeábilis a szaha-

rózra, ezért a citoplazmás szintézishez szükséges szén és energia egyrészt a foszfát transzlokátoron át mint DHAP, másrészt a kloroplaszt burkoló membránján át mint Gl6P jut ki.

A C4 növények mezofillum sejtjeiben nagyobb mértékű, a nyalábhüvely sejtekben kisebb mértékű szaharóz szintézis folyik, ezért a szaharóz-foszfát jelentős mennyiségben transzportálódik a mezofillum sejtekből a nyalábhüvely sejtekbe Gl6P-ért és Fr6P-ért cserébe /Wittingham és mtsai, 1979/.

A Fr2,6BP a növényi citoplazma általános jelzőanyaga, a cukor lebontásának és felépülésének szabályozója.

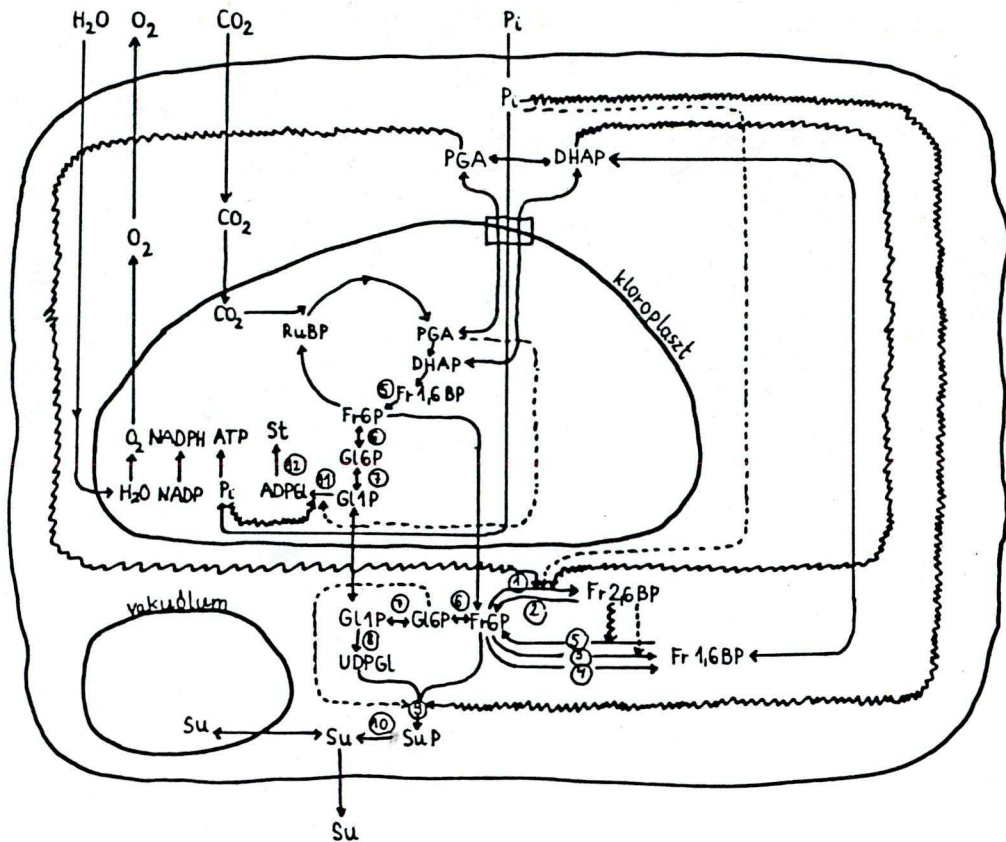
Hatását elsősorban a citoplazmában lévő PP<sub>i</sub>-Fr6P-kináz serkentésén /glikolitikus irány/ és a Fr1,6BP-foszfátáz gátlásán /glikoneogenetikus irány/ keresztül fejti ki /Smyth és Black, 1984/.

A szaharóz szintézis sebessége szorosan összefügg a fotoszintézis sebességével. A fotoszintézis során a kloroplasztból a citoplazmába kijutó DHAP gátolja a Fr2,6BP szintézisét. Minthogy a Fr2,6BP pedig a citoplazmában lévő Fr6P képződést gátolja /glikoneogenezis irány/, így felszabadulva a gátlás alól megindul szintézise, vagyis a szénáramlás a szaharóz felé történik /Stitt és mtsai, 1987/ /4. ábra/.

A mezofillum sejtek vakuóluma a szaharóz átmeneti raktározó helye fényben, ha a produktivitás felülmulja a floém felvételi kapacitását /Kaiser és Heber, 1984/.

Főlös szaharóz szintézis esetén a Fr6P szint megemelkedik, emiatt megnő a Fr2,6BP szintézis, amely gátolja a glikoneogenetikus irányba történő szén transzportot a szaharóz felé, de serkenti glikolitikus irányba a DHAP felé. Ez gátolja a DHAP exportját citoplazmába, és így a kloroplasztban megnőtt DHAP szint a keményítő szintézis irányába indítja el a szén áramlását /Preiss, 1986/ /4. ábra/.

A Fr2,6BP szabályozó rendszere a szaharóz szintézis sebességének változása révén lehetővé teszi a szénmegoszlás változását úgy, hogy a metabolit koncentrációk alig változnak. Így csökken annak lehetősége, hogy az anyagcsere folyamatok egyensulya felboruljon



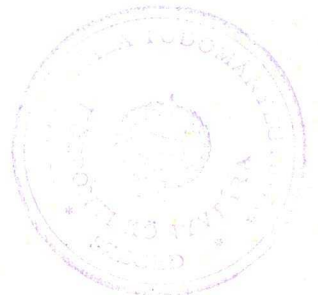
Enzimek:

- ① foszfofruktokináz-2
- ② fruktóz-2,6-biszfoszfát-foszfataz
- ③ PPi-foszfofruktokináz
- ④ ATP-foszfofruktokináz
- ⑤ fruktóz-1,6-biszfoszfát-foszfataz
- ⑥ foszfoglukozomutáz
- ⑦ glukozomutáz
- ⑧ uridin-difosfo-glukoz-pirofoszfataz
- ⑨ szaharóz-foszfát-szintetáz
- ⑩ szaharóz-foszfát-foszfataz
- ⑪ adenozin-difosfo-glukóz-pirofoszfataz
- ⑫ keményítő-szintetáz

~~~~~→ gátlás

-----→ serkentés

4. ábra: A fruktóz-2,6-biszfoszfát /Fr2,6BP/ szabályozás a fotoszintézis során. /Preiss /1986/, Stitt és mtsai /1987/ alapján készült/



és emiatt a fotoszintézis sebessége korlátozódik /Stitt és mtsai, 1987/.

A szaharóz és keményítő megoszlás szabályozása figyelhető meg a szár és gyökér levágása esetén. A szaharóz és a keményítő a levéllemezben és a levélnyélben halmozódik fel míg a CO<sub>2</sub> asszimiláció sebessége csökken /Claussen és mtsai, 1985/.

A levágott levél szaharóz exportja két komponensű: egyrészt a floém szövetekből, másrészt a mezofillum sejtekből történő kibocsátást jelenti. A két komponens relatív dominanciája alapján két növény csoportot különítettek el: erős mezofillum exportálók /lóbab, szója, gyapot/, gyenge mezofillum exportálók /paradicsom, árpa, spenót/ /Anderson, 1986b/.

#### 2.1.3.3. Keményítő /1., 2. ábra/

A keményítő a legfőbb tartalék tápanyag, amely a kloroplasztban szintetizálódik.

Szintézisét főleg a keményítő-szintetáz / $\alpha$  1,4 kötések/ és a keményítő-Q-szintetáz / $\alpha$  1,6 kötések/ végzi.

A lebontásért levelekben a keményítő-foszfóriláz felelős: /Preiss és Levi, 1979/.

A C<sub>4</sub> NADP-ME növények levelében a keményítő szintézis elsősorban a nyalábhüvely sejtekben folyik /Coombs, 1976/.

A levelek keményítő anyagcsere változásai jól tanulmányozhatók, ha a fotoszintézis CO<sub>2</sub> limitált vagy CO<sub>2</sub> telített. Ezekkel a vizsgálatokkal kimutatták, hogy a normál légköri CO<sub>2</sub> koncentráción a keményítő az előzetesen szintetizálódott keményítő lebomlása nélkül felhalmozódott. A CO<sub>2</sub> koncentráció csökkenésekor a keményítő lebomlás megindult, de még a CO<sub>2</sub> kompenzációs ponton is folytatódott a keményítő szintézise /Fox és Geiger, 1984/.

A magas CO<sub>2</sub> koncentráció megnövelte a keményítő felhalmozódását, de nem változtatta meg az oldható cukor szintet /Mauney és mtsai, 1979/.

A levelek keményítő tartalma a napi fényperiódus során változik. Több természetes fényperióduson végzett vizsgálat kimutatta, hogy

a keményítő felhalmozódás sebessége fordítottan arányos a napi fotoszintetikus periódus hosszával, amely alatt a növények fejlődtek /Chatterton és Silvius, 1979/.

A keményítő megoszlást végső soron szintén a Fr<sub>2,6</sub>BP rendszer szabályozza a szaharóz megoszláson át /Preiss, 1986/ /4. ábra/.

## 2.2. A fotoszintézis indukciós periódusa

A fotoszintézis kezdeti szakaszát először 1918-ban Osterhout és Haas figyelték meg, amikor zöld növényeket sötétből jól megvilágított helyre tették /cit. Leegood és Walker, 1980/.

Ezt az indukciós, késési vagy log fázist a katalizátorok fényaktivációjának illetve a kulcsmetabolitok koncentráció növekedésének tulajdonították a kloroplasztban és a citoplazmában. Sok évvel később hasonló indukciós fázisokat figyeltek meg az izolált kloroplasztokkal végzett első CO<sub>2</sub> fixálási tanulmányok során. Feltételezték, hogy az indukciót elsősorban az intermedierek koncentráció változása okozza, nem annyira az enzimek aktivációja /Leegood és Walker, 1980/.

### 2.2.1. Morfológiai változások

Fénymikroszkópos vizsgálatokból ismert, hogy a kloroplasztok a fotoszintézis indukciós szakaszában ellaposodnak és ezt a folyamatot a kloroplaszt fotoszintetikus hatékonyságának növekedése kíséri, a fotofoszfóriláció /ATP szint/ növekedése, a NADPH szint kezdeti átmeneti esése, a CO<sub>2</sub> asszimiláció sebességének megkétszereződése az első néhány percben /Nobel, 1970/. Az ellaposodást ultrastrukturálisan a tilakoidok lokuszának szűkülése, a sztróma ozmotikus potenciáljának változása okozza /Murakami és Packer, 1970; Miller és Nobel, 1972; Zurzycki, 1974/.

Fokozódik a tilakoidok tapadása, amelyet Mg<sup>2+</sup> ionok magasabb koncentrációja serkentett /Jennings és mtsai, 1978/.

A kloroplaszt ellaposodás a C3 bab növény oszlopos parenhimájában nagyobb mértékű, mint a szivacsos parenhimában /Takács és mtsai, 1986/.

### 2.2.2. Az enzimek fénymodulációja

A citoplazma és kloroplaszt számos enziméről kimutatták, hogy fény moduláltak.

Igy ismert, hogy fény hatására aktiválódik a kloroplasztikus NADP-malát-dehidrogenáz, NADP-GAP-dehidrogenáz, a Fr1,6BP-foszfátáz, a Sed1,7BP-foszfátáz, Pyr-foszfo-dikináz, NADP-malát-dehidrogenáz, Ru5P-kináz, míg sötét hatására aktiválódik a Gl6P-dehidrogenáz és a F6P-kináz-1 /Anderson, 1979; Scheibe és Jacquot, 1983/.

A fénymoduláció mediátora lehet a redoxin/tioredoxin rendszer, mint a NADP-malát-dehidrogenáz esetében. Ekkor a moduláció a fotoszintetikus elektron transzport sebességétől függ.

A fénymoduláció mediátora lehet regulátor protein is, mint a Pyr-foszfo-dikináz esetében /Nakamoto és Edwards, 1986/.

A C4-NADP-ME fotoszintézis út fényaktivált enzime a mezofillum sejt citoplazmájában lévő PEP-karboxiláz /Karabourniotis és mtsai, 1983/.

Feltehetően fény hatására aktiválódik a citoplazma általános jelző molekulájának, a Fr2,6BP-nak szintézisét végző Fr6P-kináz-2 is /Paz és mtsai, 1985/, amelynek a szénhidrát anyagcsere szabályozásában kiemelkedő szerepe van a fotoszintézis indukciós szakaszában /Preiss, 1986/.

A tioredoxin/redoxin rendszeren át aktiválható enzim a C4-NADP-ME növényekben a glicerát-kináz is, amely a PRCO és a PCRC kloroplasztbeli összekapcsolódásának enzime /Kletczkowski és Randall, 1985/.

A C4-NADP-ME típusu kukoricában, és a C3 típusu szójában a szaharóz-foszfát-szintetáz fényaktivációs változásai valószínűleg fontos szerepet játszanak a szaharóz fotoszintetikus produkciójának szabályozásában /Sicher és Kremer, 1985/.

A C3 fotoszintézisű növényekben /borsó/ kimutatták, hogy a kloroplasztiszokban lévő NADP-malát-dehidrogenáz enzimet a fény aktiválja, a NADP gátolja. Tehát az enzim csak akkor működik hatásosan, ha a fotoszintetikus elektron transzport /NADPH termelés/ zavartalanul folyik. A fény és metabolit moduláció együttes hatása meg-

tározza a redukáló erő /NADPH/ exportjának aktuális mértékét a kloroplasztból a dikarboxilát transzlokátoron keresztül /Scheibe és mtsai, 1986/.

### 2.2.3. A violaxantin átalakulásai a fotoszintetikus indukció során

A megvilágítás hatására a kloroplaszt tilakoidokhoz kötött lutein, zeaxantin és anteraxantin mennyisége jelentősen megnövekszik, sötétben a violaxantin mennyisége nő. A folyamat lényege, hogy fényben a violaxantin molekulák epoxid kötése felszakadnak, sötétben az epoxid kötések újra kialakulnak /Donohue és mtsai, 1967;

Maróti és Szemenkei, 1972/.

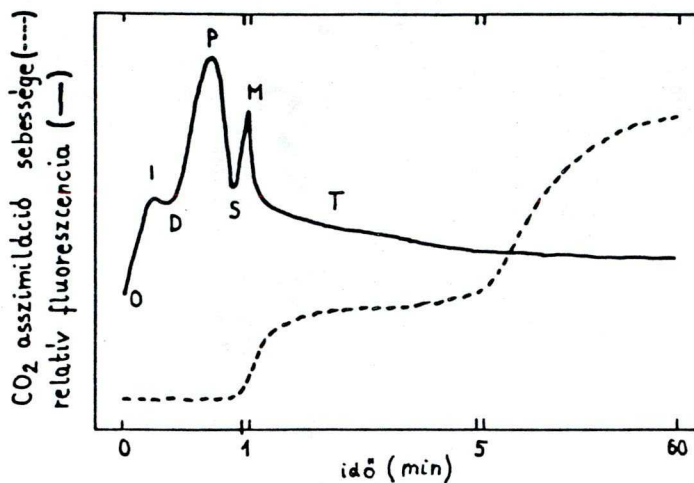
A violaxantin mennyisége a sztróma és a grána lokulusz pH-járól nyújt felvilágosítást. Fény hatására ugyanis a lokulusz pH-ja csökken, a lokulusz /intratilakoidális tér/ felé irányuló pH-gradiens kialakulása miatt, és ez a violaxantin deepoxidációjának kedvez. Mivel a xantofillok fényindukálta deepoxidációja a pH-gradiens endogén indikátora, a xantofillok mennyiségének mérésével az indukciós periódus során a pH-gradiens kialakulási sebességére lehet következtetni /Pataky és Maróti, 1985/.

### 2.2.4. A Kl-a fluoreszcencia kioltás és a szén-dioxid asszimiláció kapcsolata /5. ábra/

A levelek Kl-a fluoreszcencia kioltása szoros kapcsolatban áll a CO<sub>2</sub> asszimilációval /Furbank és Walker, 1985/.

A fluoreszcencia kioltás két komponensből tevődik össze. Az egyik a q<sub>Q</sub> kioltás /fotokémiai/, amely a PS 2 elektronakceptora a Q reoxidációjával magyarázható /Walker, 1985/. A q<sub>Q</sub> kioltás nő, ha az elektronszállítás limitált a NADP felé, végső soron a CO<sub>2</sub> felé /pl. a nemciklusos elektrontranszport növekedése miatt/.

A másik a q<sub>e</sub> kioltás /nem-fotokémiai/, amely a tilakoid membránon kialakuló magas proton gradienssel kapcsolatos /Krause és Vernatte, 1982/. A q<sub>e</sub> kioltás nő, ha limitált a CO<sub>2</sub> asszimiláció, alacsony az ATP fogyasztás. A fluoreszcencia indukciós görbén a gyors ki-



5. ábra: A fluoreszcencia kinetika és a szén-dioxid asszimiláció összefüggése /Ireland, 1984/.

oltás a P utáni szakaszon a  $q_e$  és  $q_Q$  eredőjének a növekedésével magyarázhatók /Ireland és mtsai, 1984/.

A P-S átmenet a kezdeti limitált  $CO_2$  fixálást, magas protongradiensst jelent, ekkor  $q_e$  növekszik /fluoreszcencia csökkenés/. Az S-M átmenetet az ATP fogyasztás növekedése, alacsony protongradiens okozza /fluoreszcencia növekedés/. Az M-T szakaszon a  $CO_2$  asszimiláció növeli a nemciklusos elektron transzportot és így  $q_Q$  növekszik, miközben  $q_e$  tovább csökken /eredőjük lassu fluoreszcencia csökkenés a steady-state szintre/.



## 2.2.5. A metabolit szintek és a CO<sub>2</sub> asszimiláció

### 2.2.5.1. C3 növények

A C3 növényekben a PCRC intermedierjei autokatalitikusan épülnek fel az indukciós periódus alatt /Leegood és Walker, 1980; Usuda, 1986/.

Spenót protoplasztokon a fotoszintézis beindulását nem kísérte általános intermedier felépülés, hanem az egyes intermedierek perturbálódtak, amelyet bizonyos enzimek fényaktivációja okozott. Az indukció során valószínűleg a Fr1,6BP-foszfátáz és a RuBP-karboxiláz/oxigenáz korlátozza leginkább a szén áramlást PCRC-ban /Stitt és mtsai, 1980/.

A redukáló és energia tároló vegyületeket vizsgálva az indukciós periódus során a kloroplaszt NADPH/NAD és ATP/ADP arányok gyorsan növekszenek kezdetben /Hampp és mtsai, 1982/. Amikor a fotoszintézis a kezdeti késési fázis után gyorsul, a NADPH/NADP arány csökken a PGA/DHAP és ATP/ADP kloroplasztbeli magas aránya következtében, amelyek a NADP redoxi állapotát megszabják /Takahama és mtsai, 1981/.

A hexóz-foszfátok magas szintje a levélben megrövidíti a fotoszintézis indukciós fázisát a C3 növényekben /Stitt és mtsai, 1985/. Fényben a keményítő és szaharóz szintézis lineárisan emelkedik a CO<sub>2</sub> asszimiláció sebességével /Sharkey és mtsai, 1985/.

A szaharóz szintézis beindulását nem kísérte intermedier felhalmozódás /Stitt és mtsai, 1980/, mivel a szaharóz-foszfát-szintetáz fényaktiválható /Sicher és Kremer, 1985/.

A szaharóz csak a fényperiódus korai szakaszában raktározódik, amikor a keményítő felhalmozódás kismértékű /Fondy és Geiger, 1985/.

A TNC a fényperiódus kezdetétől lassu emelkedést mutat, amely levágott levelekben nagyobb mértékű, mint intakt levelekben a transzlokáció hiánya miatt /Plhák, 1981/.

Az indukciós periódus során a szénhidrát anyagcsere a Fr2,6BP szabályozás alatt áll valószínűleg /Smyth és Black, 1984; Paz és Xu, 1985/. Kimutatták, hogy koncentrációja az indukció korai szakaszában meredeken megemelkedik és a szaharóz szintézist addig gátolja,

amíg a citoplazma DHAP ellátása megfelelő nem lesz /Preiss, 1986/.

#### 2.2.5.2. C4-NADP-ME növények

Míg a C3 növényekben a PCRC intermedierei autokatalitikusan épülnek fel, a C4-NADP-ME típusu kukorica levelében a RuBP és több intermedier egy további nem autokatalitikus felépüléssel rendelkeznek, amelyek megrövidítik a PCRC steady-state működéséhez szükséges időt /Usuda, 1986/.

A C4 ciklus intermedierei közül a C3 vegyületek mennyisége megegyezik /Pyr, Ala, PEP/ a megvilágítás első 30 másodperce alatt, míg ugyanezen idő alatt a C4 vegyületek mennyisége /Mal + Asp/ csökkent. A teljes metabolit szint a C3 ciklusban ezen idő alatt meredeken emelkedik /RuBP, PGA, DHAP, Fr1,6BP/. A C4 ciklus intermediereiben a szén mennyiségének növekedése messze meghaladta a CO<sub>2</sub> megkötésből származó szén felvételt, amely a ciklus egy belső szén forrására utal /Furbank és Leegood, 1984; Usuda, 1985/. A C4 ciklus valószínű belső szén forrása a vakuoláris aszpartát, amelyről kimutatták, hogy jelenlétében az O<sub>2</sub> fejlődés azonnali, míg hiányában késik /Creach és mtsai, 1974/ és az indukció során jelentősen csökken mennyisége /Moore és Edwards, 1986; Usuda, 1985/. Izolált kloroplasztokat aszpartáttal inkubálva a CO<sub>2</sub> fixálás és malát dekarboxiláció serkentődött /Boag és Jenkins, 1985/. 3 perc megvilágítás után a C3 és C4 metabolitok már fokozatosan emelkednek /Usuda, 1985/.

A fotoszintézist az indukciós periódus során sem a sztóma konduktancia, sem az intercelluláris CO<sub>2</sub> koncentráció nem korlátozza /Usuda, 1984/.

A C4-NADP-ME kukorica levelén a CO<sub>2</sub> fixálás két fázisú: az első /1-5 min között/ gyors, a második a fotoszintézis lassu emelkedését jelzi. Az első szakasz a metabolikus gradiensek kifejlődését és az intermedierek mozgását mutatja a nyalábhüvely és a mezofil-lum között. A tárolt szén mobilizációja és a fényaktivált enzimek hozzák létre, amelyet bizonyít, hogy a sötét adaptáció idejének csökkentésével gyorsítható.

A második szakaszt a metabolitok lassu felépülése a nyalábhüvelyben és a steady state fotoszintézis metabolit gradiensének kialakulása okozza /Furbank és Leegood, 1985/.

### 2.3. A fény-sötét periódusok hatása a teljesítőképességre

A fotoperiodizmus órája olyan időmérő, amelyet a fényt detektáló rendszer aktivál és visszaszámláló berendezésként működik ezt követően. Amikor a fény vagy sötét intervallumot megmérte, az óra különböző fejlődési folyamatokat aktivál. A fotoperiodikus inger felvevői a levelek fitokrómjá, a feltételezett időmérő /Salisbury, 1981/. A fény-sötét periódusok /FSP/ a fényperiódus hossza alapján csoportosíthatók /Fülöp, 1982/:

1. Villanásos /flash/ FSP /0,01s - 10s/
2. Rövid FSP /10s - 6h/
3. Rövid nappalu FSP /6h - 12h/
4. Hosszu nappalu FSP /12h - 18h/
5. Hosszu FSP /18h -/

#### 2.3.1. Villanásos /flash/ FSP

A villanásos FSP-ok az FSP rövidülésével kedvező hatással voltak a növények száraztömeg gyarapodására /Dickson és Chua, 1963/, és növelték az  $O_2$  fejlődés sebességét /Kok, 1956/, ha a fénytört /a fényperiódus hosszának és a fény-sötét periódus hosszának hányadosa/ 0,5-2 volt. Ha a fénytört 0,001-0,01 volt, akkor száraztömeg csökkenést tapasztaltak /Naylor és Giles, 1982/.

#### 2.3.2. Rövid FSP

A rövid FSP-okban, amelyekben a fénytört 1, a FSP-ok rövidülése fokozatosan csökkentette a növények száraztömegét, a levél  $CO_2$  asszimiláció sebességét, klorofilltartalmát, vastagságát. A kloroplastokat kevés gránum, keményítő és sok plasztoglobulusz jellemezte /Mousseau, 1984; Maróti és mtsai, 1981/.

Ha a fénytört 0,5-re csökkent a kedvezőtlen hatás felerősödik, ha 2-re növekszik, a kedvezőtlen hatás enyhül /Garner és Allard, 1931/. A rövid FSP-ok közül a 30 min-15 min /fénytört 2/3/ FSP /RFSP/ a növények száraztömegét genotípustól függően növeli, illetve csökkenti /Maróti és Mihalik, 1984; Fülöp, 1982/.

Az RFSP hatására a levél száraztömeg aránya a bab /C3/ esetében csökken, míg a kukorica /C4/ esetében növekszik /Horváth és Mihalik, 1978; Maróti és Pataky, 1981, Margóczy, 1984/.

A levelek vékonyabbak lettek, csökkent a mezofillum aránya, amely a bifaciális levelekben a szivacsos parenhima csökkenésének tulajdonítható /Maróti és Margóczy, 1981/.

Az RFSP hatására az epidermiszen a résnyire nyitott sztómák nagyobb sűrűsége jellemző /Fülöp, 1982/.

A kloroplasztok mérete csökken a bab mezofillumában /Takács és mtsai, 1986/ és a kukorica nyalábhüvely sejtekben /Maróti és Pataky, 1981/. A kloroplasztokból hiányzik a keményítő, csökken a tilakoidok aggregáció foka, a gránumok intratylakoidális üregei /lokulusz/ duzzadtabbak. A tilakoidok fellazulását a gyakran beinduló sötét indukálta protonelfolyással és az LHCP destrukciójával magyarázzák /Maróti és Takács, 1983/.

Az RFSP hatására növekszik a Kl-a/b arány és a víztartalom. A protongradiens kialakulási sebessége kisebb lesz, mert a violaxantin deepoxidációja lassabb /Maróti, 1982/ és az O<sub>2</sub> fejlődés sebessége is kisebb /Takács és mtsai, 1986/.

Kukoricában a levél/gyökér arány növekedése megfelel a levél keményítő/oldható cukor növekedésének. Feltételezik, hogy az RFSP hatására kukoricában csökken a kloroplaszt és a kifejlett levél fotoszintézis transzportja /Margóczy, 1984/, amelyet alátámaszt, hogy a levelekben csökken az oldható cukor és keményítő tartalom, de növekszik a keményítő részaránya /Margóczy és Maróti, 1985/.

### 2.3.3. Rövid nappalu és Hosszu nappalu FSP

A hosszú nappalu FSP-ről a rövid nappalu FSP felé való eltolás meggyorsította a CO<sub>2</sub> asszimiláció sebességét, de csak a fényperió-

dus kezdetén.

Ha sötétvörös fénnel pótolták a sötét periódust a fotoszintézis beindulása nem különbözött a hosszú és rövid nappalu FSP kezeléseket esetében, amely azt mutatja, hogy ezen folyamatok fitokróm szabályozás alatt állnak /Mousseau, 1981/.

A szénhidrátok megoszlására különösen nagy hatással van a fotoperiodizmus. A fotoszintézis beépülése a keményítőbe programozott folyamat: a keményítő felhalmozódás sebessége fordítottan arányos a napi fotoszintetikus periódus hosszával, amely alatt növekedtek a növények /Chatterton és Silvius, 1979/, amelynek valószínű oka a levél szaharóz koncentrációjának és a szaharóz-foszfát-szintetáz enzim aktivitásának csökkenése a nappalok rövidülésével /Huber és Mtsai, 1984/.

#### 2.3.4. Hosszu FSP

Az FSP növelése 36 h fölé gátolja a növekedést, csökkenti a növény száraztömegét, ha a fénytört 1/2-nél kisebb. Ha a fénytört 5/6 akkor nincs növekedés gátlás. Mindez azt mutatja, hogy ha az endogén napi ritmusok részben vagy teljesen beleesnek egy külső periodikusságba, a növekedés zavartalan /Ketellapper, 1965/.

#### 2.4. A fényintenzitás hatása a fotoszintézisre

A fejlődő növények speciális növekedési válaszokkal reagálnak a magas és alacsony fényintenzitásokra /MF, AF/, amely a fotoszintetikus apparátus morfológiai /levélanatómia, kloroplaszt ultrastruktúra/, fiziológiai /CO<sub>2</sub> asszimiláció sebesség, konduktancia/ és biokémiai /metabolit szintek, enzim megoszlás/ változásaival kapcsolódik össze.

##### 2.4.1. Morfológiai szint /levélanatómia, kloroplaszt, ultrastruktúra/

Az AF növényekre jellemző a nagyobb levélterület, kisebb száraztömeg, nagyobb hajtásarány, alacsonyabb sztómasűrűség, nagyobb sztó-

maméret, vékonyabb levél, kisebb paliszád/szivacsos parenhima arány, valamennyi szövetrendszer gyengébben fejlett /Lichtenthaler és mtsai, 1981/, mint az MF növények esetében. Az AF növényekben alacsonyabb az  $A_{mes}/A$  /mezofillum sejtek felszine/levélfelszin/, amely a mezofillum  $CO_2$  konduktancia csökkenése miatt okoz redukciót a biomaszszában /Nobel, 1977/.

Az AF levelek kloroplaszt ultrastrukturájában is jelentős módosulások figyelhetők meg: nagyobb a gránumok szélessége, magasabb a tilakoidok tapadási foka, alig vagy egyáltalán nem tartalmaznak keményítő szemeket, kevés a sztrómában a plasztoglobulus az MF levelek kloroplasztjaihoz képest /Lichtenthaler és mtsai, 1981/.

Az AF növényekben több a fénygyűjtő /LHCP2 és LHCP1/ a PS2 és PS1 reakciócentrumokhoz képest, de kevesebb az antenna /CPa és CP1/. Ezen arányváltozások a PS2-ben sokkal nagyobb mértékűek, mint a PS1-ben /Anderson, 1986a/.

Az AF levelekben a  $Kla/b$ , PS1/PS2 arányok kisebbek, amely a PS2 méret növekedéseként értelmezhető /Björkman, 1981/.

#### 2.4.2. Fiziológiai szint / $CO_2$ asszimiláció sebesség, konduktancia/

Az AF növények alacsonyabb fénykompenzációs ponttal és alacsonyabb maximális  $CO_2$  asszimiláció sebességgel adaptálódnak, mint a MF növények /Björkman, 1981/.

Egyetlen növényfaj árnyékos és napfényes élőhelyekről származó populációiban a fotoszintetikus adaptáció ökotípusokat hozhat létre /Solidago virgaurea/ /Björkman és Holmgren, 1966/.

A  $CO_2$  asszimiláció korlátozói közé tartoznak a konduktancia tényezők:

Rövid idejű hatásként a fényintenzitás növelésével csökken a sztomatikus konduktancia és a fényteltésen minimális.

Hosszu idejű hatásként a fényintenzitás növelésével nő a sztóma sűrűség.

Végeredményben az intercelluláris  $CO_2$  koncentrációt e rövid és hosszú idejű hatások megközelítőleg állandó szinten tartják /Nobel, 1977/.

A C4-NADP-ME növények eltérő fotoszintézise, eltérő CO<sub>2</sub> gázcsere sajátságokat okoz különböző fényintenzitási körülmények között. A C4 napfény növény /Zea mays/ maximális CO<sub>2</sub> asszimiláció sebességét sokkal jobban csökkentette az árnyékolás, mint a C4 árnyék növényt /Paspalum conjugatum/, de a csökkenés oka nem sztomatikus eredetű volt, mivel az AF növényekben nem csökkent az intercelluláris CO<sub>2</sub> koncentráció.

A C4 árnyék növény mezofillum kloroplasztjai nagy mennyiségű keményítőt tartalmaztak, ellentétben a C4 napfény növényvel /Ward és Woolhouse, 1986/.

#### 2.4.3. Biokémiai szint /metabolit szintek, enzim megoszlás/

Az enzimek aktivitását és a klorofill szintézisét a magasabb fényintenzitás megnöveli. Erős korrelációt találtak a RuBP-karboxiláz/oxigenáz aktivitása és a klorofillszintézis között /Huffaker és mtsai, 1966/.

A fényaktiválható enzimek aktivitása a fényintenzitással általában növekszik. Erre lehet következtetni a C3 /szója/ növények szaharóz-foszfát-szintetáz enzimével kapcsolatban /Sicher és Kremer, 1985/. Ezt a jelenséget figyelték meg a C4 /kukorica/ növények Pyr-foszfodikináz és NADP-malát-dehidrogenáz /Usuda, 1985/, PEP-karboxiláz enzimén /Hatch és mtsai, 1969/.

Az AF-on nőtt C3 növények /buza/ levelében az oldható szénhidrát, malát, keményítő szint alacsonyabb, mint az MF-on nőtt C3 növényekben /Lichtenthaler és mtsai, 1981/.

Az AF-on nőtt C4-NADP-ME növények /kukorica/ levelében ugyancsak alacsonyabb oldható szénhidrát, keményítő tartalom mellett magasabb malát szintet figyeltek meg /Técsi és mtsai, 1986/, mint a MF-on nőtt növényekben.

#### 2.5. A fotoszintetikus teljesítőkéesség fajon belüli genotipusos eltérései

Egy adott növényfaj genotipusaiban egyes anyagcsere utak működése eltérést mutathat a környezeti tényezőkre adott tolerancia válasz-

ban ugyanezen növényfaj másik genotípusával összehasonlítva. A morfológiai, fiziológiai, biokémiai szintű genotípusos különbségek gazdasági jelentősége kiemelkedő lehet, ezért gyakran természetesen növényeken tanulmányozzák azokat, például kukoricán /Heichel és Musgrave, 1969; Swank, 1982; Maróti, 1986/, szóján /Dreger és mtsai, 1969; Fader és Koller, 1983/, búzán /Migus és Hunt, 1980; Pataky és Bálint, 1983/, maniókán /Pereira és mtsai, 1986/, lucernán /Delaney és Dobrenz, 1974/.

A CO<sub>2</sub> asszimilációban lévő genotípusos különbségeket vizsgálták babon és megállapították, hogy azok kvantitatívok és viszonylag kevés gén felelős érték /Izhar és Wallace, 1967/.

A ploidia nem hatott a RuBP-karboxiláz/oxigenáz in vivo tulajdonságaira. A ploidia fokával nőtt a maximális CO<sub>2</sub> asszimiláció, de csökkent a produkció. /Poskuta és Nelson, 1986/.

A ploidia szintek és a CO<sub>2</sub> asszimiláció között mások /Osborne és Garrett, 1983/ több növényfajon belül sem találtak összefüggést. A CO<sub>2</sub> asszimiláció beeső kvantumhasznosítása esetében lényeges különbségek vannak a fajon belüli genotípusok ploidia fokai között a levél abszorpciós tényezők eltérése miatt, míg az abszorbeált kvantumhasznosítás esetében nincsenek jelentős eltérések /Osborne, 1983/.

Megállapították, hogy kukorica genotípusokban a CO<sub>2</sub> asszimiláció sebessége korrelációban van a levél frisstömegével, de a szárastömeggel és a levél oldható anyagaival nem /Heichel és Musgrave, 1969/.

Jelentős eltérést mutatnak egyes buza genotípusok a szentelődési időszakban a zászlós levél CO<sub>2</sub> asszimiláció és transzspirációs sebességében /Migus és Hunt, 1980/.

Pozitív korrelációt találtak a levél szaharóztartalom és az export között, amely arra utal, hogy a CO<sub>2</sub> fixálást és szén megoszlást egyaránt az asszimilátum export sebesség befolyásolja a szaharóz koncentráció révén /Fader és Koller, 1983/.

Ezt megerősíti, hogy azon kukorica genotípusokban legnagyobb a szárastömeg produkció, ahol az oldható cukor szint a legmagasabb /Maróti és Margóczi, 1984/.



A genotípusok produkciójának fontos meghatározója az asszimilátumok exportja és raktározása a növényi szervezetekben /Van Dijk és Keulen, 1986/.

A fajon belüli genotípusok levelében a fotoszintetikus enzimek in vitro kinetikai eltéréseit nem igazolták az in vivo eredmények /Poskuta és Nelson, 1986/.

Fajon belüli genotípusos különbségeket találtak morfológiai, fiziológiai szinten napfényes és árnyékos élőhelyekről származó populációk egyedeiben a fotoszintetikus adaptációnak köszönhetően /Solidago virgaurea napfény és árnyék ökotípusai/ /Björkman és Holmgren, 1966/.

Több növényfajon belül ugyancsak genotípusos különbségeket tanulmányoztak a levél anatómiai, a kloroplaszt szerkezeti és a fiziológiai fényadaptációs változások tükrében, és genotípus párokat különítették el.

A fotoszintézis indukciós szakaszában az XG genotípusok levelében a violaxantin deepoxidációja /vagyis az intratilakoidális irányú protongradiens kialakulási sebessége/ gyorsabb, a Kl-a fluoreszcencia kioltás sebessége az M-T szakaszon /vagyis a nemciklusos elektrontranszport beindulása/, illetve az O<sub>2</sub> fejlődés sebessége lassabb /CHS, F2, CR2/, mint az XL genotípusokban /CHR, P165, CHO/ /Maróti, 1986/.

Az XG genotípusokra általában jellemző, hogy a növény száraztömeg, a levélvastagság, növekedési sebesség kisebb, víztartalmuk nagyobb, mint az XL genotípusoké /Maróti és Margóczi, 1984; Margóczi, 1984/. Az XG genotípusok levelében lévő kloroplasztokban a tilakoidok tapadási foka nagyobb, kevesebb a gránum, az intratilakoidális tér /lokulusz/ kisebb, mint az XL genotípusokban /Pataky és Maróti, 1985; Maróti, 1986/.

Az RFSP-hoz az XG genotípusok jobban képesek alkalmazkodni, vagyis száraztömeg produkciójuk kisebb mértékben csökken, amelynek egyik oka feltehetőleg, hogy az intratilakoidális irányú protongradiens gyorsabban alakul ki ezen genotípusok kloroplasztjaiban /Maróti és Takács, 1983/ a fény beindulásakor.

### 3. MÓDSZEREK

#### 3.1. Kísérleti növények és nevelésük

A fotoszintetikus teljesítőképeség összehasonlítását a bab /Phaseolus vulgaris L. "Cherokee"/ CHR és CHS, illetve a kukorica /Zea mays L. Pioneer vonalak/ P165 és F2 genotípusai között végeztük.

A "Cherokee" bab zöldbabként való felhasználásra termesztett fekete magvu fajta. A kukorica F2 vonal szántóföldi termésátlaga 1,2 t/ha, a P165 vonalé 4,0 t/ha. E két vonal /F2 apa, P165 anya/ egyszerű keresztezésével /SC/ állítják elő a ma széleskörűen termesztett 3839 hibridet, amelynek termésátlaga 11,2 t/ha.

A növények kiválasztási szempontja a levél violaxantinjának fény hatására bekövetkező deepoxidációs sebessége, amely az intratilkoidális irányú protongradiens kialakulási sebességével arányos. A bab CHR és a kukorica P165 genotípusai levelében fény hatására a violaxantin lassabban /XL genotípusok/, míg a bab CHS és a kukorica F2 genotípusaiban gyorsabban /XG genotípusok/ deepoxidálódik /Maróti, 1986/.

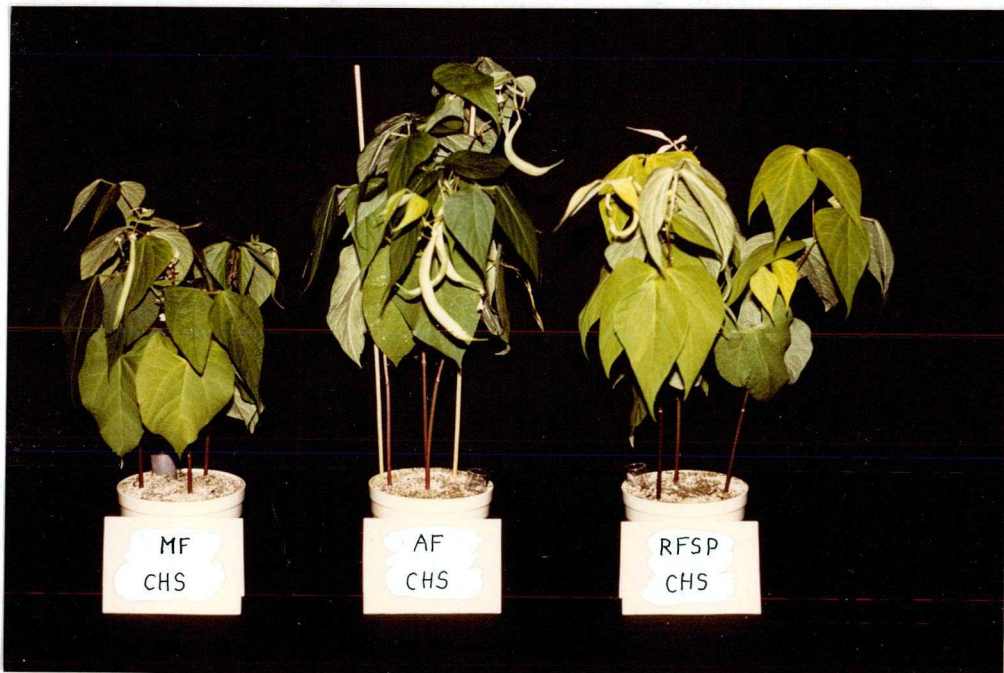
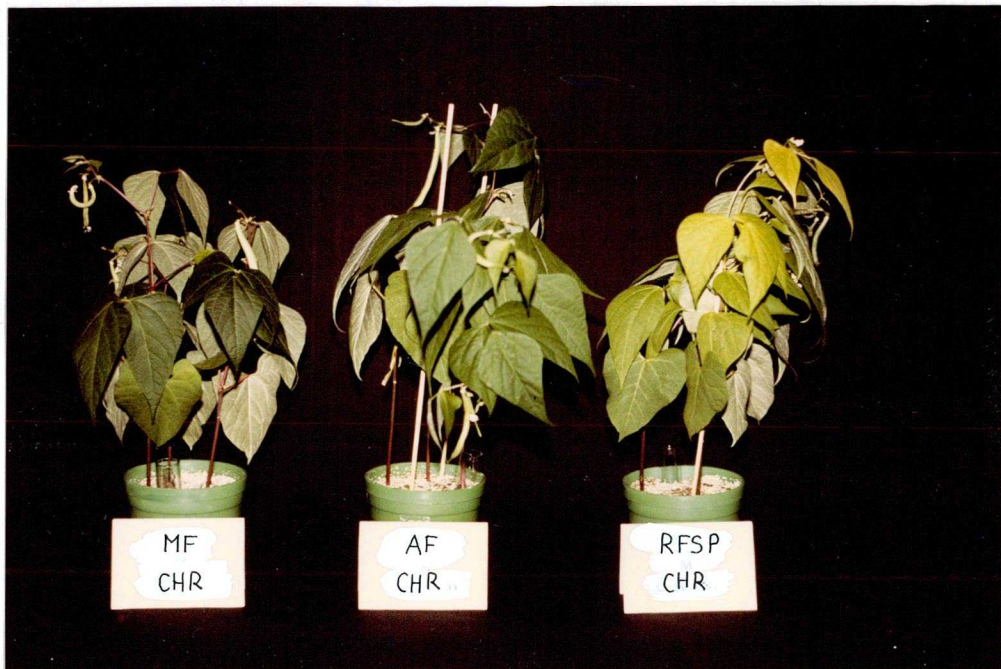
A kukoricákat 40-45 napos korig, az 5., 6. levél teljes kifejlődési állapotáig, a babokat 35-40 napos korig az 1., 2. hármastelevél teljes kifejlődési állapotáig neveltük /1. tábla, 2. tábla/.

##### 3.1.1. Megvilágítás

A kísérletekben 3 fénykezelést alkalmaztunk:

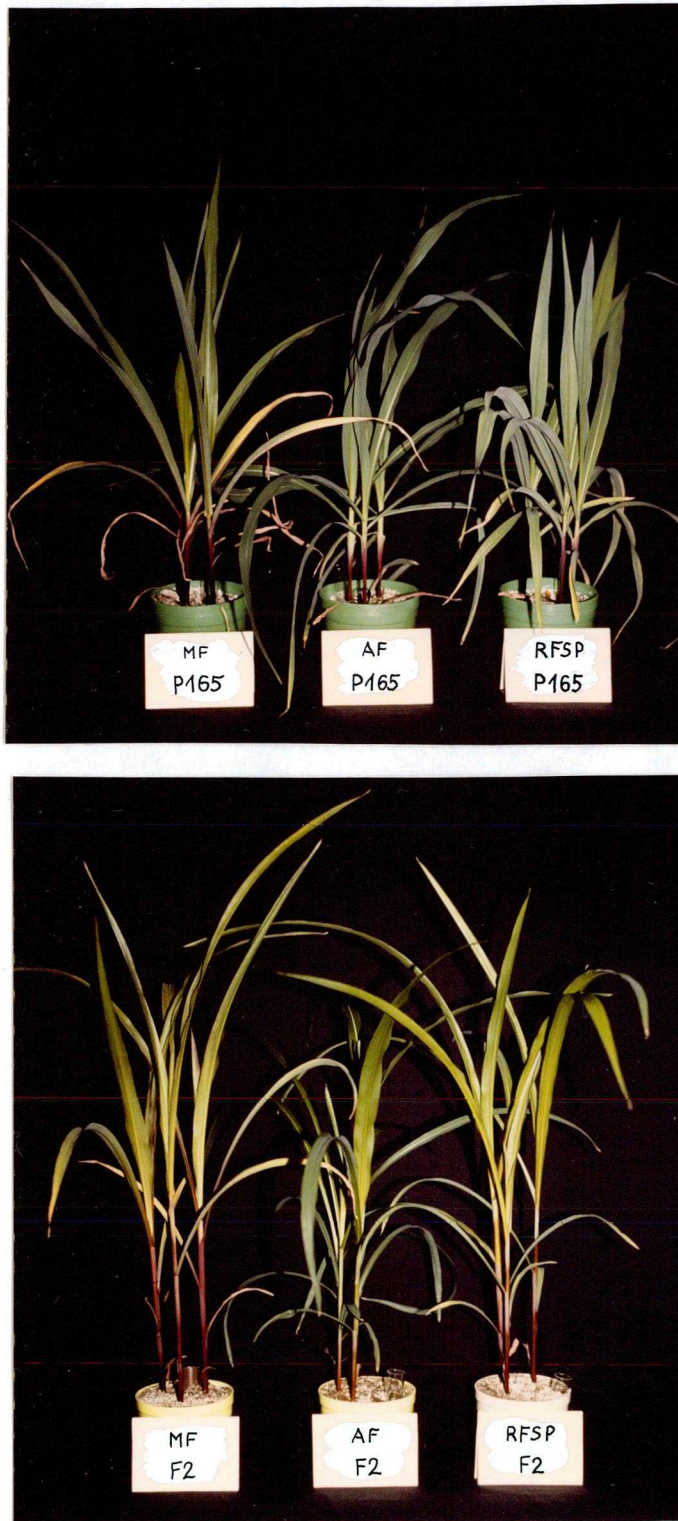
- magasabb fényintenzitás /MF/:  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  fotoszintetikus fotonfluxus, 16h-8h fény-sötét periódus;
- alacsonyabb fényintenzitás /AF/:  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  fotoszintetikus fotonfluxus, 16h-8h fény-sötét periódus;
- rövid fény-sötét periódus /RFSP/:  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  fotoszintetikus fotonfluxus, 30 min-15 min fény-sötét periódus.

A fényforrás fénycső /Tungsram F33/ volt.



1. tábla: A fénykezelések /MF, AF, RFSP/ hatása fitotronban nevelt 35 napos bab genotípusokra /CHR és CHS/





2. tábla: A fénykezelések /MF, AF, RFSP/ hatása fitotronban nevelt 40 napos kukorica genotípusokra /P165 és F2/

### 3.1.2. Tenyésközeg, tápoldat

Homok-perlit /1:1/ keverékében, 600 cm<sup>3</sup> térfogatu műanyag cserépben, 3 növényt neveltünk.

A tenyészközéget vízkapacitásának /500 mg viz.g<sup>-1</sup> száraztömeg/ 70 %-án naponkénti tömegre történő locsolással tartottuk fenn.

Hetente kétszer 20 cm<sup>3</sup> tápoldatot kaptak a növények.

A tápoldat makroelemei:

K<sup>+</sup> /4mM/, Na<sup>+</sup> /1mM/, Ca<sup>2+</sup> /5mM/, Mg<sup>2+</sup> /1,2mM/, Cl<sup>-</sup> /1mM/, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> /12mM/, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> /1,2mM/, H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup> /1mM/,

mikroelemei:

Mn<sup>2+</sup> /300 M/, Zn<sup>2+</sup> /60nM/, Cu<sup>2+</sup> /25nM/, Fe<sup>3+</sup> /10 μM/ FeEDTA formájában, BO<sub>3</sub><sup>-</sup> /1600nM/, MoO<sub>4</sub><sup>2-</sup> /50nM/ voltak.

### 3.1.3. Levegő összetétele

A levegő CO<sub>2</sub> tartalma megközelítőleg 330<sup>±</sup>20 mol.mol<sup>-1</sup>, a vizgőz telítettségi hiánya 8,4 mmol.mol<sup>-1</sup> volt.

### 3.1.4. Hőmérséklet

A levegő hőmérsékletét állandó szinten 23<sup>±</sup>0,5°C-on tartottuk.

## 3.2. A kísérletek leírása

### 3.2.1. Növényi produkció tanulmányozása

A kukorica /40d/ és bab /35d/ genotípusok friss- és száraztömegét szervenként lemértük, a levélterületeket levélemeletenként meghatároztuk.

### 3.2.2. Sötétadaptált, majd izolált levelek megvilágítása és rögzítése

A fotoszintézis indukciós periódusának tanulmányozásához a hosszú fény-sötét perióduson nőtt /MF, AF/ növények előzőleg 8h sötét adaptációnak, a rövid fény-sötét perióduson nőtt növények /RFSP/ 30 min sötét adaptációnak voltak kitéve.

A kukoricák kifejlett 5. levelének alapjáról és csucsáról 3-3 cm-es darabokat és a középeret eltávolítottuk, és az így kapott homogén levéllemezt 6 részre daraboltuk.

A babok kifejlett 1. hármastevelén a levélkék alapjáról és csucsáról 1-1 cm-es darabokat eltávolítottunk, és az így kapott két lemezt 3-3 részre daraboltuk. A levéldarabkákat párás környezetben 26°C-on légköri CO<sub>2</sub> koncentráció mellett 0, 2, 5, 15, 30, 60 percig 800 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> intenzitású fényvel /Orion R7s-15' halogén izzó 1000 W/ világítottuk meg, majd azonnal folyékony levegőben rögzítettük, ezután liofilizáltuk, majd hűtve /+5°C/ tároltuk analízisükig.

### 3.2.3. A levél anatómia és klorofill tartalom tanulmányozása

Ugyanazon levélemeletekből, amelyeken a fotoszintézis indukciós periódusát tanulmányoztuk, klorofill analízist és fénymikroszkópos levélanatómiai vizsgálatokat végeztünk.

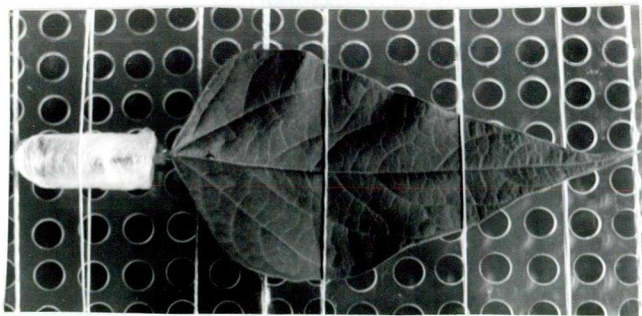
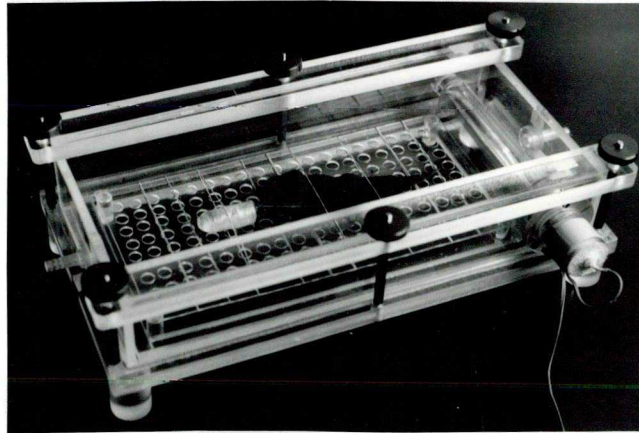
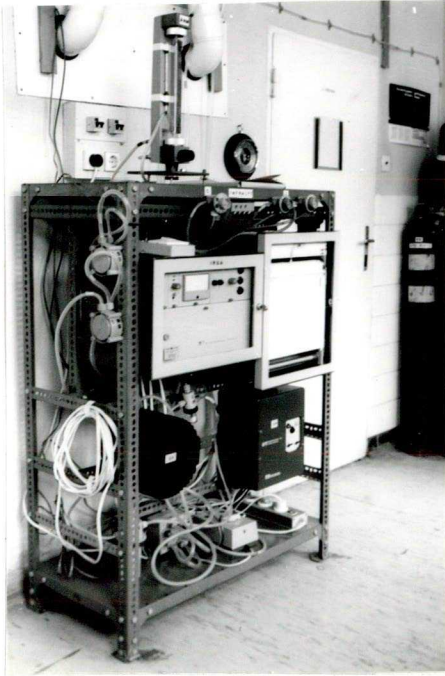
### 3.2.4. A fotoszintézis indukciós periódusában a szén-dioxid asszimiláció sebesség tanulmányozása

Előzőleg a hosszú fény-sötét perióduson nőtt /MF, AF/ növényeket 8h, a rövid fény-sötét perióduson nőtt /RFSP/ növényeket 30 min sötét adaptációnak tettük ki.

A kukoricák kifejlett 7. levelét, a babok kifejlett 2. hármastevelét levélalapjánál levágva desztillált vízzel töltött fiolába helyeztük és 60 percen át mértük a szén-dioxid asszimiláció sebességének időbeli változását /3. tábla/.

### 3.2.5. A szén-dioxid asszimiláció sebességének mérése különböző fényintenzitásokon

A kukoricák kifejlett 7. levelének steady state szén-dioxid asszimilációját 0, 40, 80 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> fényintenzitásokon, a babok 2. hármastevelének steady state szén-dioxid asszimilációját 0, 20, 40 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> fényintenzitásokon mértük, szintén desztillált vízzel töltött fiolába helyezve a levágott levél nyelét.



3. tábla: Az infravörös gázanalizátor és a levélkamra

### 3.3. A kísérletek analizise

#### 3.3.1. Növényi száraztömeg analizise

A növények frisstömegét és száraztömegét /80°C-on ventillált szárítás/ szervenként mértük. A szervek tömegarányát / $r_i$ / számítottuk ki /Beadle, 1985/:

$$r_i = \frac{m_i}{\sum m_i}$$

#### 3.3.2. Levélterület

A levélemeletenkénti levélterületet planiméterrel /Hamaya, Planix 5/ határoztuk meg.

#### 3.3.3. Specifikus levél-tömeg

A specifikus levéltömeget /S/ a levéllemez száraztömegéből /m/ és területéből /A/ számítottuk /Beadle, 1985/:

$$S = \frac{m}{A}$$

#### 3.3.4. Levél szövet arányok

A levél középső régiójából származó mintákat /3x5 mm darabkák/ glutárdialdehydes fixálóban /Karnovsky, 1965/ rögzítettük +5°C-on sötétben 16 órán át. 0,06 cm<sup>3</sup>.cm<sup>-3</sup> méhviaszt tartalmazó paraffinba ágyasztuk be.

A metszést szánkamikrotommal /Reichert/ végeztük: 12 μm vastag levélkeresztmetszeteket készítettünk. A metszeteket zselatinos tárgylemezre ragasztottuk, toluidinkék /3 g.dm<sup>-3</sup>/ vizes oldatával festettük, kanadabalzsammal állandósítottuk. A szövettípusok területét mikroszkópon /Nu2, Carl Zeiss/ projekciós ernyőn lerajzoltuk, majd megmértük.

A levél szövetarányokat / $z_i$ / a területekből / $A_i$ / számítottuk:

$$z_i = \frac{A_i}{\sum A_i}$$



### 3.3.5. Levél beltartalmi analizise

#### 3.3.5.1. Viztartalom

A viztartalmat /W/ a levelek friss- és száraztömegéből / $m_F$ ,  $m_{SZ}$ / számítottuk száraztömegre vonatkoztatva:

$$W = \frac{m_F - m_{SZ}}{m_{SZ}}$$

#### 3.3.5.2. Levél klorofilltartalom

200-300 mm<sup>2</sup> területű / $A_L$ / levélkorongokat 4 cm<sup>3</sup> 0,80 dm<sup>3</sup>.dm<sup>-3</sup> acetón-viz elegyben kvarchomokkal eldörzsöltünk, majd 4 cm<sup>3</sup> dietil-éterbe egyszer átráztuk mérőkémcsőben. Az éteres oldat térfogatát /V/ és abszorbációját UNICAM SP 800 spektrofotométeren mértük, és ebből a levelek Kl-a, Kl-b tartalmát számítottuk ki /French, 1960/:

$$n_{KLa} = \frac{k_a / 11,92 \cdot A_{662} - A_{644} / \cdot V}{A_L} \quad ; \quad k_a = 0,96 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$$

$$n_{KLb} = \frac{k_b / 6,21 \cdot D_{644} - D_{662} / \cdot V}{A_L} \quad ; \quad k_b = 2,90 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$$

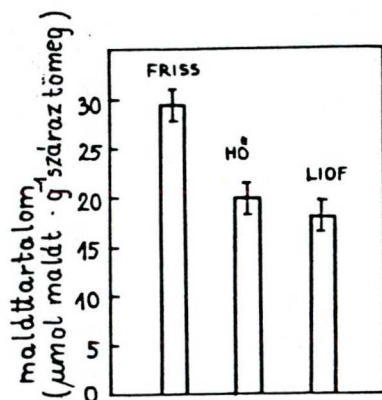
#### 3.3.5.3. Maláttartalom

20-30 mg liofilizált levélmintát 0,30 mol.dm<sup>-3</sup> hideg perklórsavval, kvarchomokkal eldörzsöltük, majd centrifugáltuk /3000 g/. A felülszót 2,5 mol.dm<sup>-3</sup> kálium-karbonáttal semlegesítettük metilnarancs indikátor jelenlétében, majd az oldat UV abszorpcióját /340 nm-en/ aktiv szénnel megszüntettük /14 mg aktiv szenet adva a kivonat 1 cm<sup>3</sup>-éhez/, végül leszűrtük.

A malát koncentrációját enzimatikusan mértük /Hohorst, 1970/ NAD-függő malát-dehidrogenázzal /E.C.1.1.1.37, Reanal/. A levél maláttartalma függ a fixálás módjától.

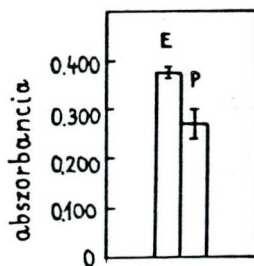
Azonnali meghatározás esetében friss levélből szignifikánsan magasabb maláttartalmat kaptunk, mint hőfixálás /105<sup>o</sup>C/ és a liofi-

lizálás során. A hőfixálás 32,2 %-kal, a liofilizálás 38,2 %-kal csökkenti a kukorica levél maláttartalmát /6. ábra/.



6. ábra: A levél maláttartalmának függése a fixálás módjától. FRISS, HŐ és LIOF: a frissen feldolgozott, a hőfixált és liofilizált levelet jelenti.

A perklórsavas kivonás során a maláttartalom 27,5 %-kal csökken /7. ábra/.



7. ábra: A maláttartalom enzimatiskus meghatározása eredeti /E/, perklórsavas malátoldatból /P/.

Tehát a liofilizálást figyelembe véve 1,619 tényezővel, a kivonást pedig 1,379 tényezővel, az eredeti maláttartalom a mért érték 2,233-szorosa.

A maláttartalmat száraztömegre vonatkoztatva adtuk meg  $\mu\text{mol}\cdot\text{malát}\cdot\text{g}^{-1}$  száraztömeg/.

#### 3.3.5.4. Szénhidrát meghatározás

20 mg szárazanyagból 3-szor  $5\text{ cm}^3$   $0,70\text{ dm}^3\cdot\text{dm}^{-3}$  forró etanollal kimerítően kivontuk az oldható cukrokat, amelyeket fenol-kénsavas kolorimetriás módon mértünk /Dubois és mtsai, 1976/.

A kivonat másik részében  $0,27\text{ mol}\cdot\text{dm}^{-3}$  kálium-hidroxiddal  $90^\circ\text{C}$ -on elroncsoltuk a monoszaharidokat /Handel, 1968/, majd fenol-kénsavas kolorimetriával mértük a megmaradt szaharóz mennyiségét.

Az etanos kivonás után megmaradt centrifugálási üledékből 2-szer  $5\text{ cm}^3$   $3,5\text{ mol}\cdot\text{dm}^{-3}$  perklórsavval kimerítően kivontuk a keményítőt /McCready és mtsai, 1950/, majd fenol-kénsavas kolorimetriával mértük mennyiségét.

A szaharóz- és keményítőtartalmat glukózegységekben száraztömegre vonatkoztatva adtuk meg  $\mu\text{mol glukózegység}\cdot\text{g}^{-1}$  száraztömeg/.

#### 3.3.6. Levél szén-dioxid asszimiláció mérése

##### 3.3.6.1. Az infravörös gázanalizátor /IRGA/

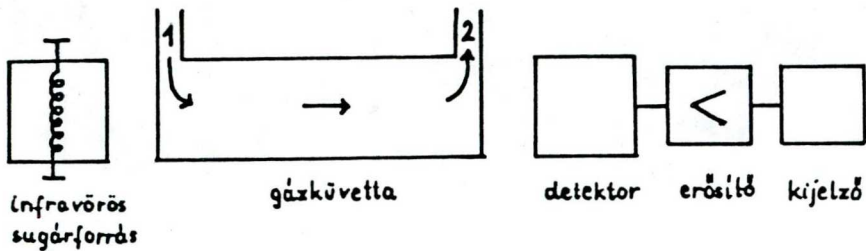
A gázanalízis alapelve, hogy a heteroatomos gázmolekulák /pl.:  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{NH}_3$ / vibrációs, illetve rotációs állapotait az infravörös fény /2,5-25  $\mu\text{m}$ / gerjeszti.

A  $\text{CO}_2$  fő abszorpciós sávja  $4,25\text{ }\mu\text{m}$  másodlagos csucsokkal  $2,66$ ;  $2,77$  és  $14,99\text{ }\mu\text{m}$ -en. A sugárzás abszorpciója a Lambert-Beer törvényt követi.

A levegőben mindig jelen lévő vizgőz abszorpciós spektruma átlapolódik a  $\text{CO}_2$ -ével a  $2,77\text{ }\mu\text{m}$ -nél ezért a levegőből el kell távolítani vagy az átlapolódási hullámhosszat kiszűrni /Long és Hallgren, 1985/.

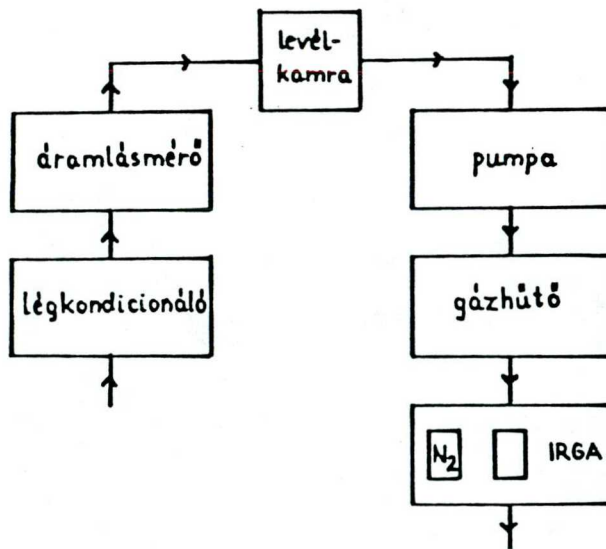
Az IRGA 4 fő része: az infravörös fényforrás, a gázküvetta, a de-

tektor, a kijelző /8. ábra/.



8. ábra: Az infravörös gázanalizátor részei  
/Long és Hallgren /1985/ alapján/

Nyitott elrendezésben, abszolút mérési elvi IRGA-t /VEB Junkalor, Infralyt 4/ alkalmaztunk, amelyben a mérendő gáz  $\text{CO}_2$  koncentrációját  $\text{N}_2$  vonatkoztatási gázzal szemben mértük a  $0\text{-}500 \mu\text{mol.mol CO}_2$  móltört tartományban /9. ábra, 3. tábla/.



9. ábra: A mérési elrendezés vázlata /nyitott elrendezés, abszolút kalibráció/

A vizgőz mennyiségét Peltier elven működő gázhűtővel /+5°C/ csökkentettük állandó szintre. A gáz áramlási sebességét rotaméterrel /MLW, NDK/ 30 dm<sup>3</sup>.h<sup>-1</sup> értéken állítottuk be /Tuba, 1984; Mózsik és mtsai, 1984/.

### 3.3.6.2. A levél környezete a gázcsere-mérés során

A 20-25 cm<sup>2</sup>-es levelet plexiből készült /5 mm vastag, transzmissziós tényezője 0,95/ teljesen zárható 2000 cm<sup>3</sup> térfogatú levélkamrában helyeztük el. A levél felületén a határreteg konduktancia növelését, a kamra gáztartalmának keverését beépített ventilátor biztosította. A kamrába a talajfelszíntől 8 m magasságból 60 dm<sup>3</sup> puffertartályon keresztül juttattuk a légköri levegőt /330±10 μmol.mol<sup>-1</sup>/, a hirtelen ingadozások elkerülése céljából.

A mérések során párasítóval 3,1±1,4 mmol.mol vizgőz telítettségi hiányt tartottunk fenn a kamrában. A levélkamra hőmérsékletét légkondicionálással 24±0,5°C-ra állítottuk be.

A leveleket minden esetben levágásuk után azonnal desztillált vizes fiolába helyeztük /3. tábla/.

A megvilágítást Orion R7s-15 halogén izzólámpa biztosította, amely előtt 10 cm vastag vizréteg szűrte ki a hőszugárzást.

A CO<sub>2</sub> asszimiláció mérések során a levélkamrába belépő és kilépő CO<sub>2</sub> gáz móltört különbsége nem haladta meg a 60 μmol.mol<sup>-1</sup> értéket, hogy lehetőleg mérsékeljük az alacsonyabb CO<sub>2</sub> móltörttől bekövetkező CO<sub>2</sub> asszimiláció sebesség csökkenést /Janac és mtsai, 1971/.

### 3.3.6.3. Gázcsere számítások /Long és Hallgren, 1985; Janac és mtsai, 1971; Caemmerer és Farquhar, 1981/

CO<sub>2</sub> asszimiláció sebessége: /J<sub>c</sub>/

$$J_c = - \frac{dn_c}{dt} \cdot \frac{l}{A}$$

$$J_c = - \frac{p}{RT} \cdot \frac{1}{A} \cdot \frac{dV}{dt} / x_{c2} - x_{c1} /$$

ahol:  $\frac{dn_c}{dt}$  : CO<sub>2</sub> anyagmennyiség áram  
A : levél terület  
P : aktuális légköri nyomás  
R : egyetemes gázállandó /8,31 J.K<sup>-1</sup>.mol<sup>-1</sup>/  
 $\frac{dV}{dt}$  : levegő térfogat áram  
 $x_{c1}$  : levélkamrába belépő levegő CO<sub>2</sub> móltörtje  
 $x_{c2}$  : levélkamrából kilépő levegő CO<sub>2</sub> móltörtje

Ha  $J_c > 0$ , akkor CO<sub>2</sub> felvétel /fotoszintézis, J<sub>CP</sub> dominál/, ha  $J_c < 0$ , akkor CO<sub>2</sub> leadás /respiráció, J<sub>CR</sub>; fotorespiráció, J<sub>CPR</sub> dominál/ van:

$$J_c = J_{CP} + J_{CR} + J_{CPR}$$

Beeső kvantum hasznosítás: / $\phi$ /

A CO<sub>2</sub> asszimiláció sebessége a beeső fényintenzitás /fotoszintetikus fotonfluxus, PAR/ növelésével kezdetben lineáris, majd telítődést mutat /Björkman, 1981/, ezen lineáris szakasz meredeksége adja a beesési kvantum hasznosítást:

$$\phi = \frac{dJ_c}{dE}$$

ahol: E = fényintenzitás / $\mu\text{mol foton.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ /

Fénykompenzációs pont

Az a fényintenzitás, ahol a CO<sub>2</sub> asszimiláció sebesség zérus. Grafikusan határoztuk meg.

CO<sub>2</sub> asszimiláció maximális gyorsulása /  $\frac{dJ_c}{dt}$  /

Az asszimiláció sebesség.- idő görbe legnagyobb meredekségéből számítottuk.

CO<sub>2</sub> asszimiláció késési ideje

A fény bekapcsolása és a CO<sub>2</sub> asszimiláció megindulása között eltelt időtartam, amelyet grafikusan határoztunk meg.

#### 4. EREDMÉNYEK

##### 4.1. Teljesítőképeségi tulajdonságok

##### 4.1.1. Szárztömeg produkció és megoszlása

Bab /10., 11. ábra, 1. táblázat/

A teljes növény, a gyökér, a szár, a levél tömege AF-on erősebben csökken, mint RFSP-on.

A szár tömegaránya AF hatására jobban növekszik, mint RFSP hatására, a gyökér tömegaránya pedig AF hatására kisebb lesz, de az RFSP-on nevelés nem befolyásolja.

A teljes növény és levél tömege a CHS genotípusban nagyobb, mint a CHR genotípusban valamennyi fénykezelésen.

Kukorica /10., 11. ábra, 1. táblázat/

A teljes növény, a gyökér, a szár, a levél tömege AF hatására erősebben csökken, mint RFSP hatására. AF és RFSP kezelés a kukoricák levél tömegarányát jelentősen növeli, a gyökérét pedig csökkenti. A két genotípus teljes növény, gyökér, levél tömege nem különbözik egymástól, de a szár tömege és tömegaránya az F2 genotípusban nagyobb, mint a P165 genotípusban valamennyi fénykezelésen.

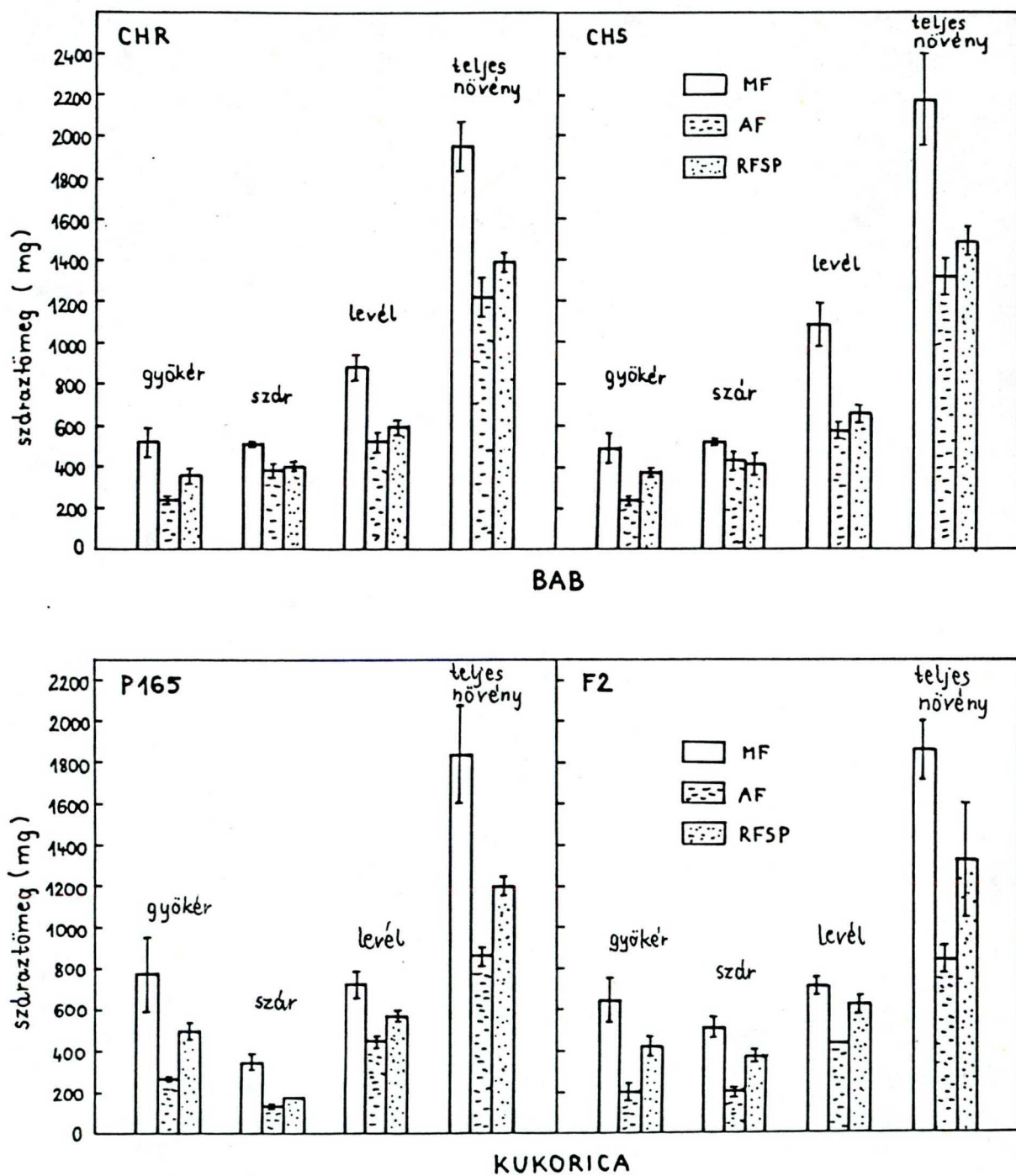
##### 4.1.2. Levélterület

Bab /12. ábra/

Az AF és RFSP nevelés azonos mértékben megnöveli a teljes levélterületet. A két genotípus levélterülete egyik fénykezelésen sem különbözik egymástól.

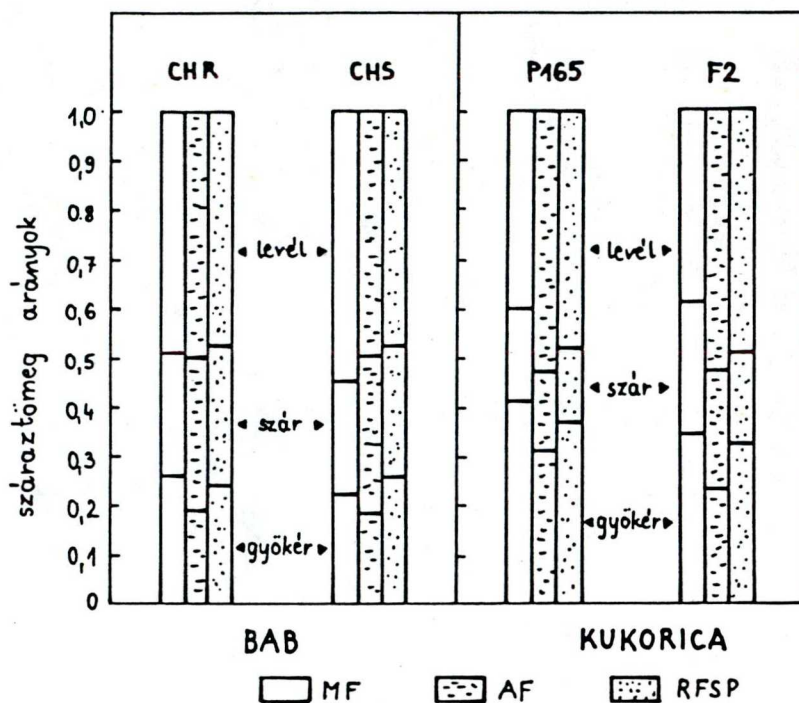
Kukorica /12. ábra/

Az AF és RFSP kezelések nem befolyásolják a kukoricák teljes levélterületét, egyedül a MF-on nevelt F2 genotípus teljes levélterülete nagyobb, mint a P165 levélterülete. AF-on és RFSP-on a két genotípus összes levélterülete nem tér el egymástól.



10. ábra: A növényi száraztömeg eloszlás bab /CHR, CHS/ és kukorica /P165, F2/ genotípusokban



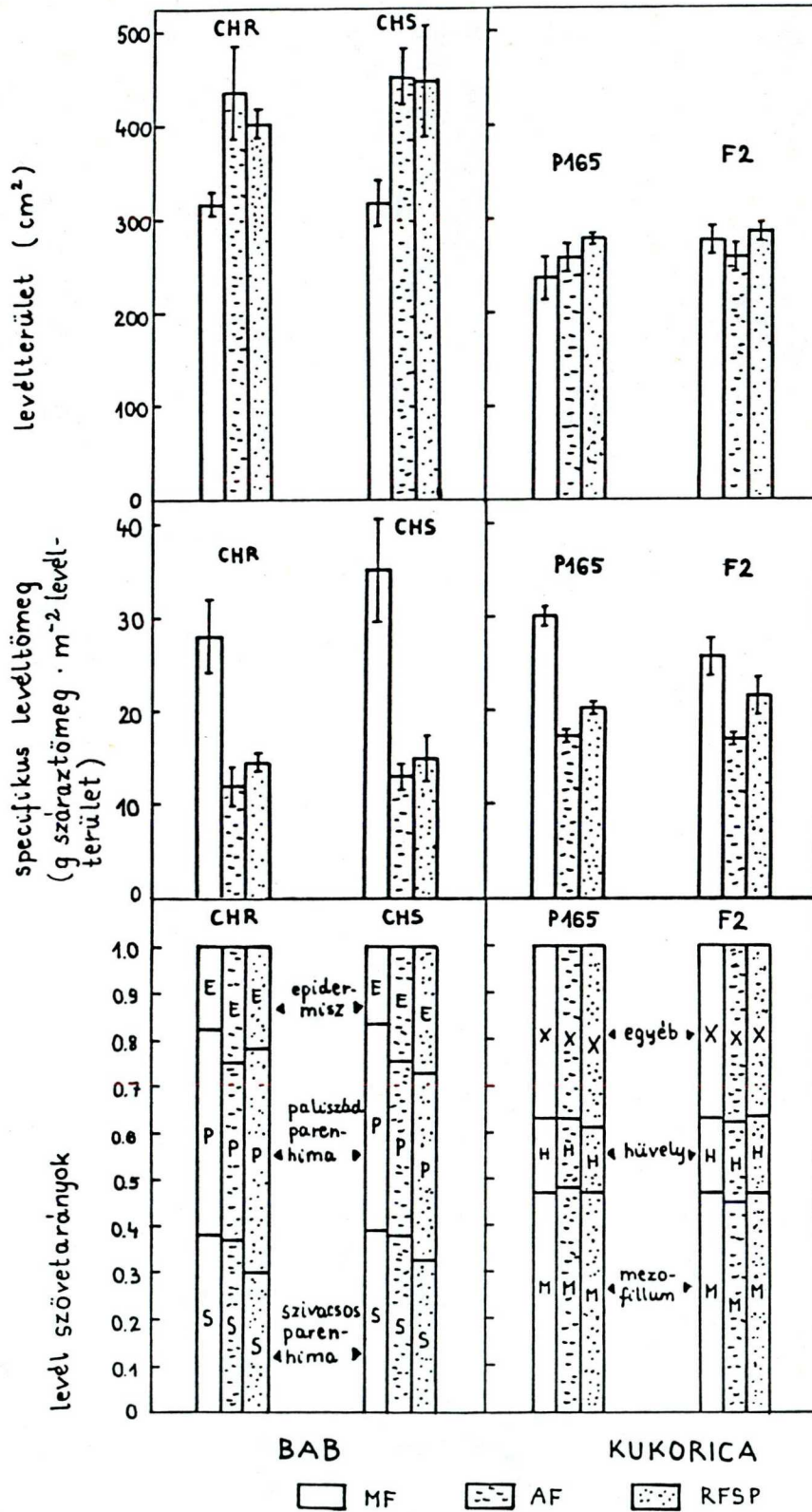


11. ábra: A szervek száraz-tömeg arányai bab /CHR, CHS/ és kukorica /P165, F2/ genotípusokban



1. táblázat: Kukorica /P165, F2/, bab /CHR, CHS/ genotípusok szerveinek száraztömege, és az AF illetve RFSP kezelések hatására bekövetkező változás mértéke /%/ az MF-hoz képest.

| Faj      | Geno-<br>típus | Fény-<br>kezelés | Száraztömeg |     |      |     |       |     |             |     |
|----------|----------------|------------------|-------------|-----|------|-----|-------|-----|-------------|-----|
|          |                |                  | Gyökér      |     | Szár |     | Levél |     | Teljes növ. |     |
|          |                |                  | mg          | %   | mg   | %   | mg    | %   | mg          | %   |
| Bab      |                | MF               | 518         |     | 505  |     | 879   |     | 1952        |     |
|          | CHR            | AF               | 240         | -54 | 385  | -24 | 520   | -41 | 1215        | -38 |
|          |                | RFSP             | 336         | -35 | 400  | -21 | 586   | -33 | 1389        | -29 |
|          | CHS            | MF               | 491         |     | 517  |     | 1090  |     | 2184        |     |
|          |                | AF               | 243         | -50 | 431  | -17 | 574   | -47 | 1322        | -40 |
|          |                | RFSP             | 372         | -24 | 411  | -20 | 651   | -40 | 1488        | -32 |
| Kukorica |                | MF               | 775         |     | 351  |     | 719   |     | 1845        |     |
|          | P165           | AF               | 273         | -65 | 139  | -60 | 452   | -37 | 864         | -53 |
|          |                | RFSP             | 447         | -42 | 181  | -48 | 566   | -21 | 1194        | -35 |
|          | F2             | MF               | 641         |     | 505  |     | 714   |     | 1860        |     |
|          |                | AF               | 199         | -69 | 204  | -60 | 434   | -29 | 837         | -55 |
|          |                | RFSP             | 424         | -34 | 373  | -26 | 619   | -13 | 1416        | -29 |



12. ábra: Bab /CHR, CHS/ és kukorica /P165, F2/ genotípusok levélterülete, specifikus levéltömege, leveleikben a szövettájak arányai

#### 4.1.3. Specifikus levéltömeg

Bab /12. ábra/

A specifikus levéltömeg az AF és RFSP kezelés hatására a CHS genotípusban erősebben csökken, mint a CHR genotípusban. A CHS genotípus specifikus levéltömege csak MF-on nagyobb, mint a CHR genotípusé, a többi fénykezelésen genotípusos különbségek nem figyelhetők meg.

Kukorica /12. ábra/

A specifikus levéltömeg az AF és RFSP kezelés hatására az F2 genotípusban kisebb mértékben csökken, mint a P165 genotípusban. Az F2 genotípus specifikus levéltömege csak MF-on kisebb, mint a P165 genotípusé, a többi fénykezelésen nincsenek genotípusos eltérések.

#### 4.1.4. Levél szövetarányok

Bab /12. ábra, 4. tábla/

AF-on nevelés hatására a paliszád, míg RFSP hatására a szivacsos parenhima aránya csökken. Az RFSP-on nevelt CHS genotípus levelében kisebb a paliszád parenhima aránya a CHR genotípushoz viszonyítva, egyébként a genotípusok között nem figyelhető meg eltérés.

Kukorica /12. ábra, 5. tábla/

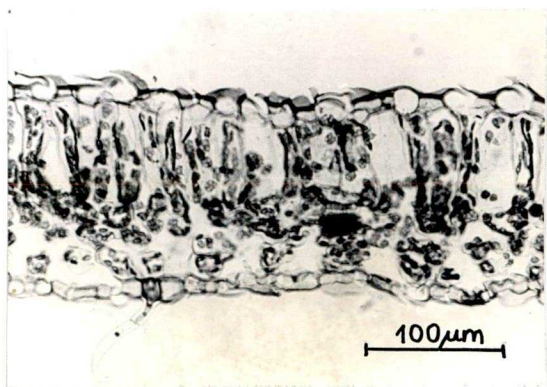
Az epidermisz, a mezofillum alapszövet, a szállítószövet aránya a fénykezelések hatására nem változik. Az AF-on, RFSP-on nevelt F2 genotípusok hüvely alapszövet aránya nagyobb, mint a P165 genotípusé.

#### 4.1.5. Levelek szén-dioxid asszimilációja

##### 4.1.5.1. CO<sub>2</sub> asszimiláció sebessége a nevelési fényintenzitáson 60 perc után

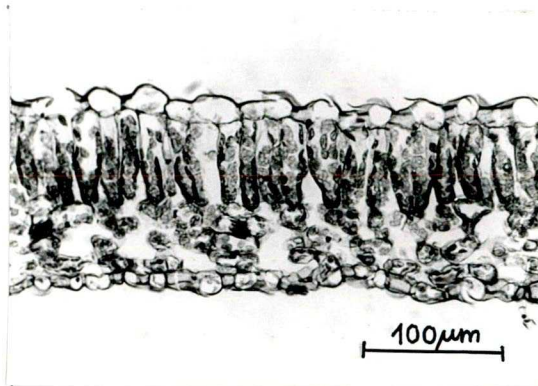
Bab /13. ábra/

A CO<sub>2</sub> asszimiláció sebessége AF és RFSP hatására csökken. A CHS genotípus CO<sub>2</sub> asszimiláció sebessége jelentősen magasabb, mint a CHR genotípusé az RFSP kezelés kivételével.



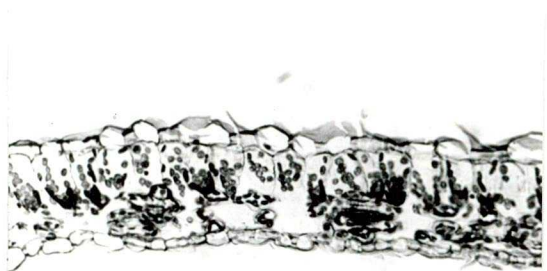
MF

CHR



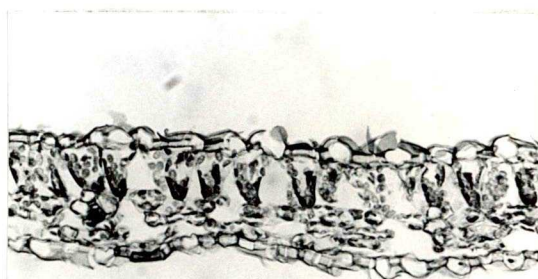
MF

CHS



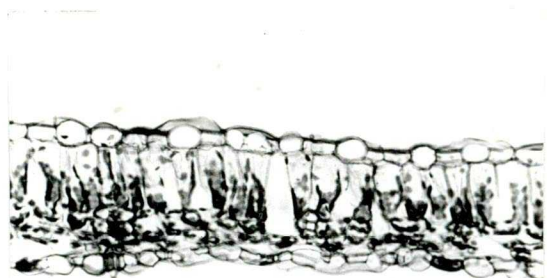
AF

CHR



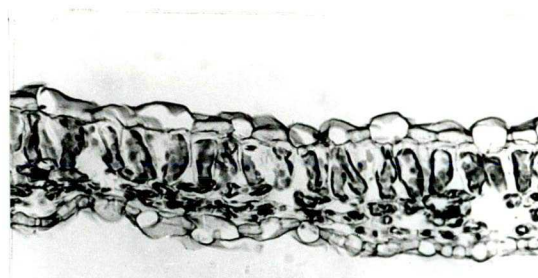
AF

CHS



RFSP

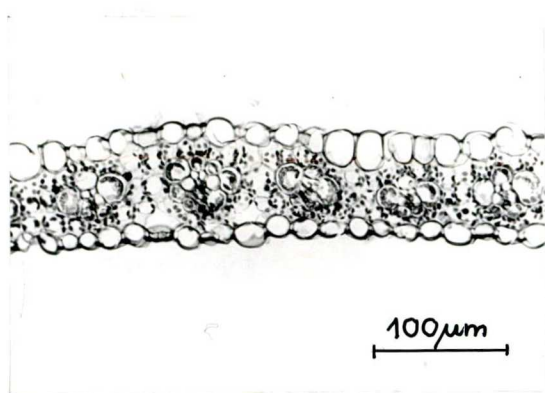
CHR



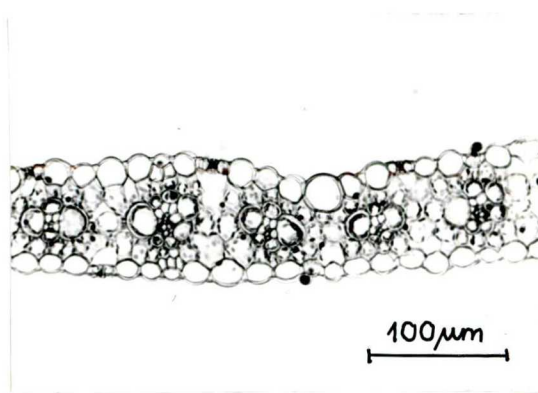
RFSP

CHS

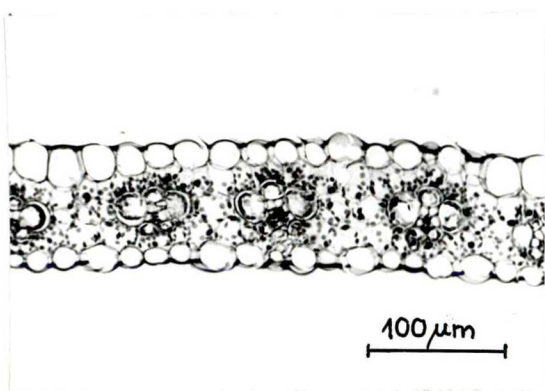
4. tábla: Levélkeresztmetszet 35 napos bab genotípusok /CHR, CHS/ hármaleveléből; a fénykezelések /MF, AF, RFSP/ hatása



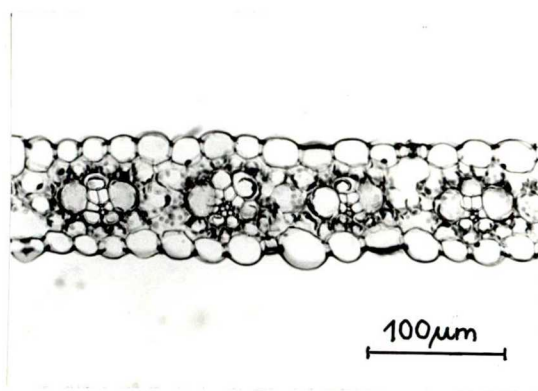
MF P165



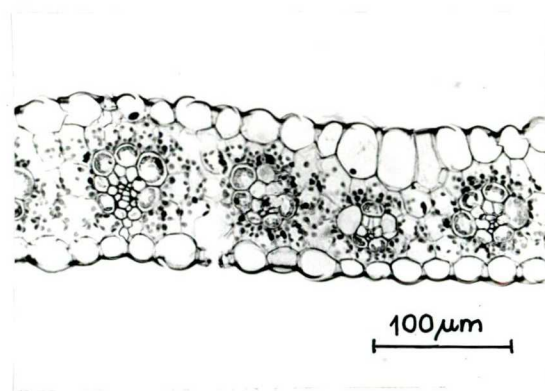
MF F2



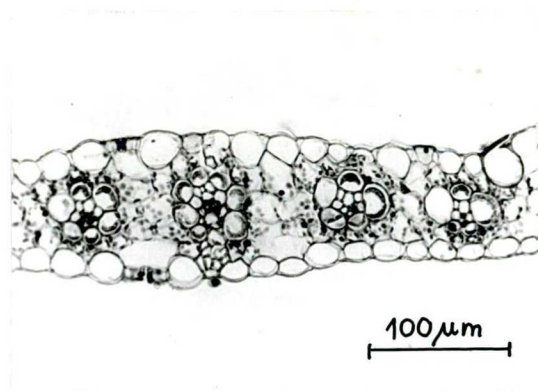
AF P165



AF F2

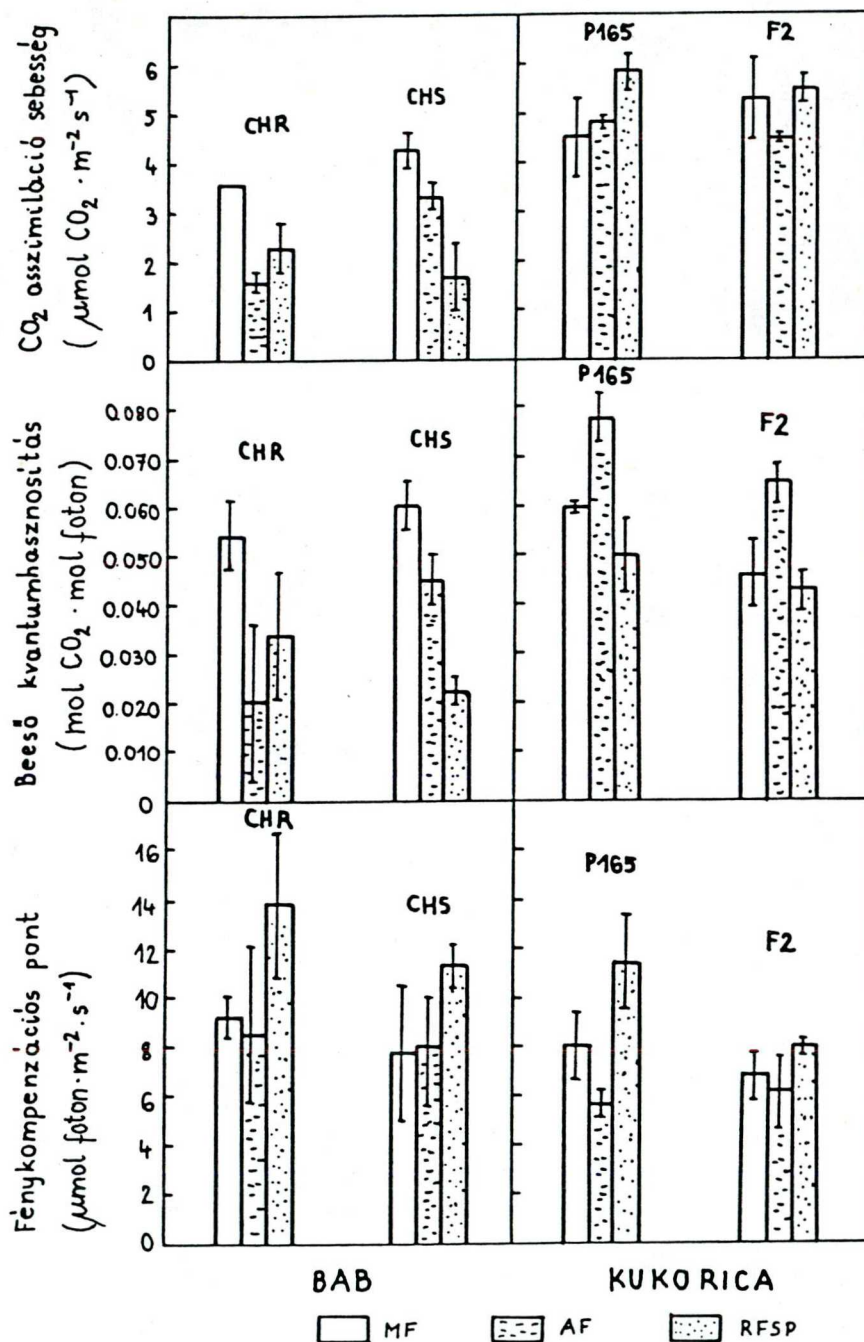


RFSP P165



RFSP F2

5. tábla: Levélkeresztmetszet 40 napos kukorica genotípusok /P165, F2/ 4. leveléből; a fénykezelések /MF, AF, RFSP/ hatása



13. ábra: Bab /CHR, CHS/ és kukorica /P165, F2/ genotípusok CO<sub>2</sub> asszimiláció sebessége 60 perc megvilágítás után /μmol CO<sub>2</sub> · m<sup>-2</sup> levélterület · s<sup>-1</sup>/; beeső kvantumhasznosítása /mol CO<sub>2</sub> · mol<sup>-1</sup> foton/; fénykompenzációs pontja /μmol foton m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>/

Kukorica /13. ábra/

A CO<sub>2</sub> asszimiláció sebessége AF és RFSP hatására nem változik és általában a genotípusok között sem figyelhető meg szignifikáns különbség. Egyedül a P165 genotípus CO<sub>2</sub> asszimiláció sebességét növeli meg jelentősen a RFSP.

4.1.5.2. CO<sub>2</sub> asszimiláció beeső kvantumhasznosítása

Bab /13. ábra/

A kvantumhasznosítás AF és RFSP hatására csökken.

A CHS genotípusé nagyobb, mint a CHR genotípusé AF fénykezelésen.

Kukorica /13. ábra/

A kvantumhasznosítás AF hatására jelentősen emelkedik, míg RFSP hatására kismértékben csökken /P165/ vagy nem változik /F2/.

Az F2 genotípusban kisebb, mint a P165 genotípusban valamennyi fénykezelésen az RFSP kivételével.

4.1.5.3. Fénykompenzációs pont

Bab /13. ábra/

A RFSP-on nevelés mindkét genotípusban szignifikánsan megnöveli a fénykompenzációs pontot, de genotípusos különbségek egyik fénykezelés esetében sem figyelhetők meg.

Kukorica /13. ábra/

A fénykompenzációs pont AF hatására csökken /P165/, vagy nem változik /F2/, RFSP hatására mindkét genotípusban növekszik. Genotípusos különbségek csak az RFSP-on nevelés esetén figyelhetők meg: az F2 fénykompenzációs pontja alacsonyabb, mint a P165 genotípusé.

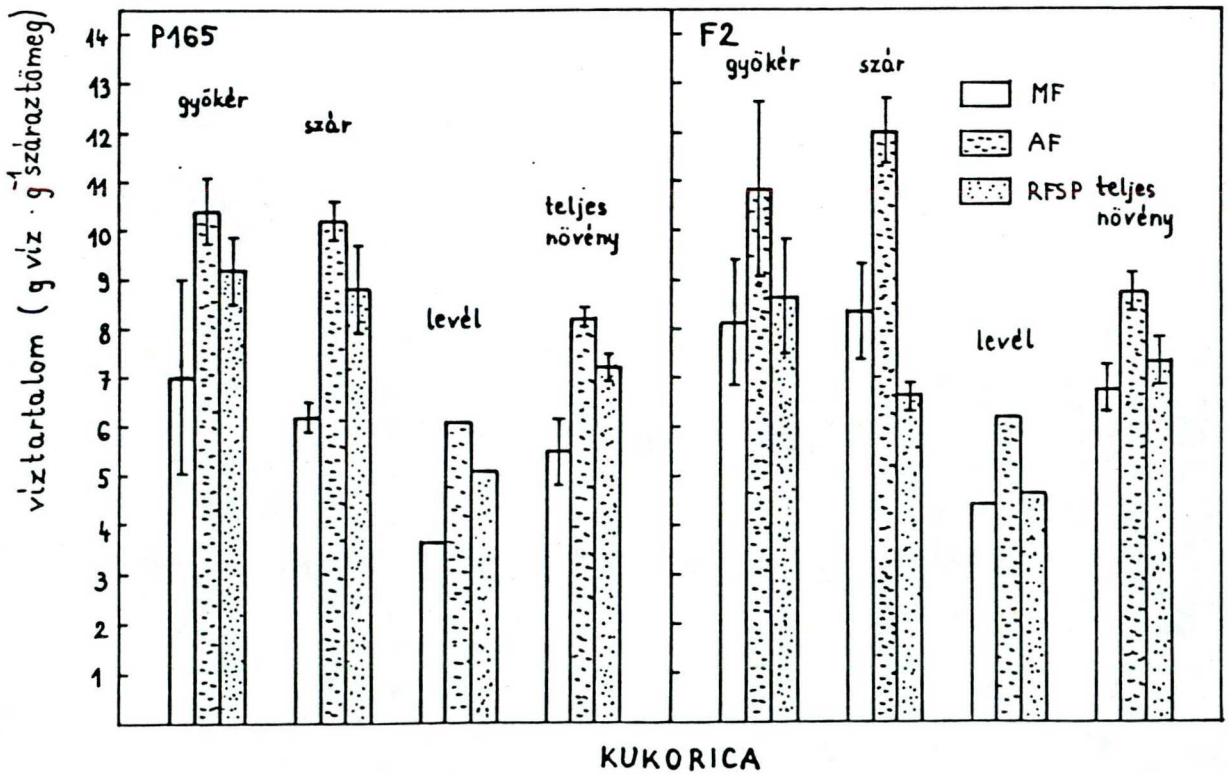
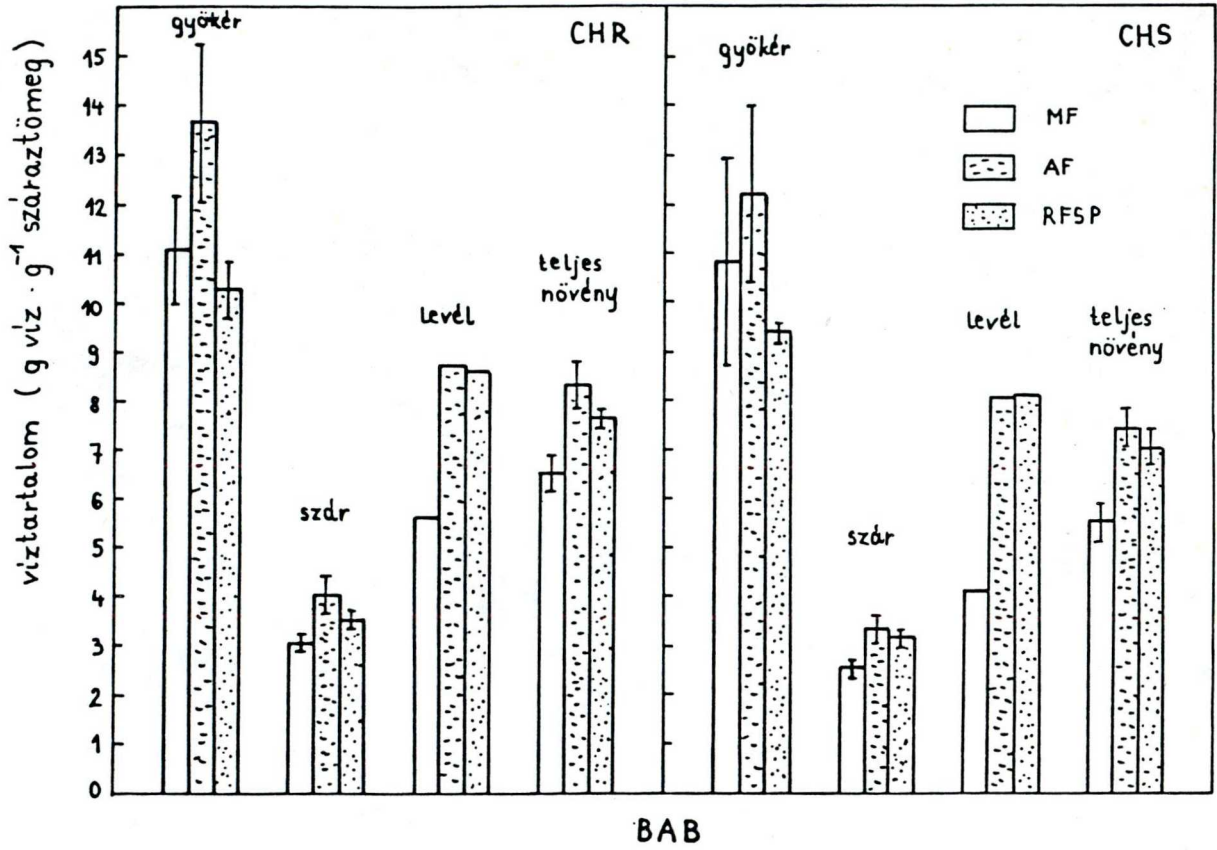
4.1.6. Növény viztartalma

Bab /14. ábra/

A teljes növény, szár, levélzet viztartalma növekszik AF és RFSP hatására.

A CHS genotípus viztartalma kissé alacsonyabb, mint a CHR genotípusé valamennyi fénykezelésen.





14. ábra: Bab /CHR, CHS/ és kukorica /P165, F2/ genotípusok szer-  
venkénti víztartalma /g víz · g<sup>-1</sup> száraztömeg/

Kukorica /14. ábra/

A teljes növény, gyökérzet, szár, levélzet víztartalma AF hatására nagymértékben, RFSP hatására ennél kisebb mértékben növekszik /P165/ vagy nem változik /F2/.

Az F2 genotípus teljes növény víztartalma magasabb, mint a P165 genotípusé az RFSP kivételével valamennyi fénykezelésben.

4.1.7. Levelek transzmissziós tényezője

Bab /15. ábra/

A levél transzmissziós tényezője AF-on nevelés hatására kismértékben, RFSP-on nevelés hatására nagyon jelentősen megnövekszik. A genotípusok között egyik fénykezelésen sem figyelhető meg eltérés.

Kukorica /15. ábra/

A levél transzmissziós tényezője AF kezelés hatására csökken, RFSP hatására nem változik.

Az F2 genotípus levelének valamennyi fénykezelésen magasabb a transzmissziós tényezője, mint a P165 genotípusé.

4.1.8. Fotoszintetikus pigmentek mennyisége

Bab /16. ábra/

A Kl/a/b arány AF hatására csökken és RFSP hatására növekszik, a genotípusok között egyik fénykezelésen sincsen különbség.

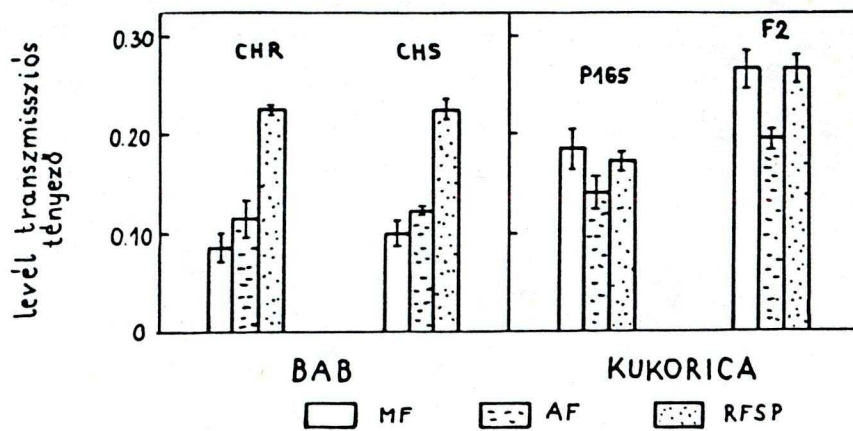
A Kl/a+b/ mennyisége AF-on neveléskor kisebb mértékben, RFSP-on neveléskor nagyobb mértékben csökken.

A CHS genotípus klorofill tartalma alacsonyabb, mint a CHR genotípusé a MF kezelés kivételével.

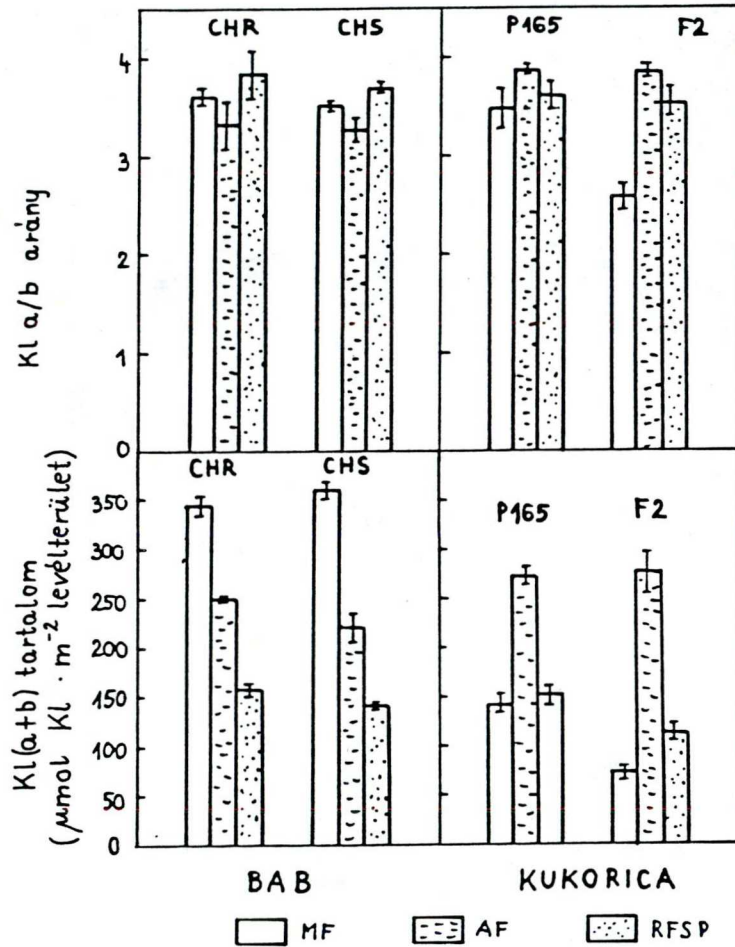
Kukorica /16. ábra/

A Kl/a/b arány és a Kl/a+b/ tartalom AF hatására erősen, RFSP hatására csekély mértékben emelkedik. Az emelkedés mértéke az F2 genotípusban nagyobb mérvű, mint a P165 genotípusban.

Az F2 genotípus Kl/a/b és Kl/a+b/ tartalma alacsonyabb, mint a P165 genotípusban, az AF növények kivételével.



15. ábra: A levelek transzmissziós tényezője bab /CHR, CHS/ és kukorica /P165 és F2/ genotípusokban



16. ábra: Bab /CHR, CHS/ és kukorica /P165, F2/ genotípusok levelének Kl a/b aránya és Kl/a+b/ tartalma  $\mu\text{mol}$  klorofill  $\cdot \text{m}^{-2}$  levélterület/

#### 4.1.9. A malát, a szaharóz és a keményítő mennyisége a levélben a megvilágítás 30. percében

##### 4.1.9.1. Malát

###### Bab /17. ábra/

AF és RFSP kezelések hatására a CHS genotípusban nagyobb mértékben növekszik meg a maláttartalom, mint a CHR genotípusban.

A CHS genotípus kevesebb malátot tartalmaz levelében, mint a CHR genotípus, az AF kezelés kivételével valamennyi fénykezelésen.

###### Kukorica /18. ábra/

AF és RFSP kezelések esetében a maláttartalom megemelkedik.

Valamennyi fénykezelés esetében az F2 genotípus malát szintje alacsonyabb, mint a P165 genotípusé.

##### 4.1.9.2. Szaharóz

###### Bab /19., 20. ábra/

AF és RFSP megnöveli a szaharóz szintet a CHS genotípusban, míg a CHR genotípusban nem befolyásolja.

A szaharóz aránya erősen megnövekszik az AF-on és RFSP-on neveléskor.

A CHS genotípus szaharóztartalma csak MF-on nevelés esetén alacsonyabb, mint a CHR genotípusé.

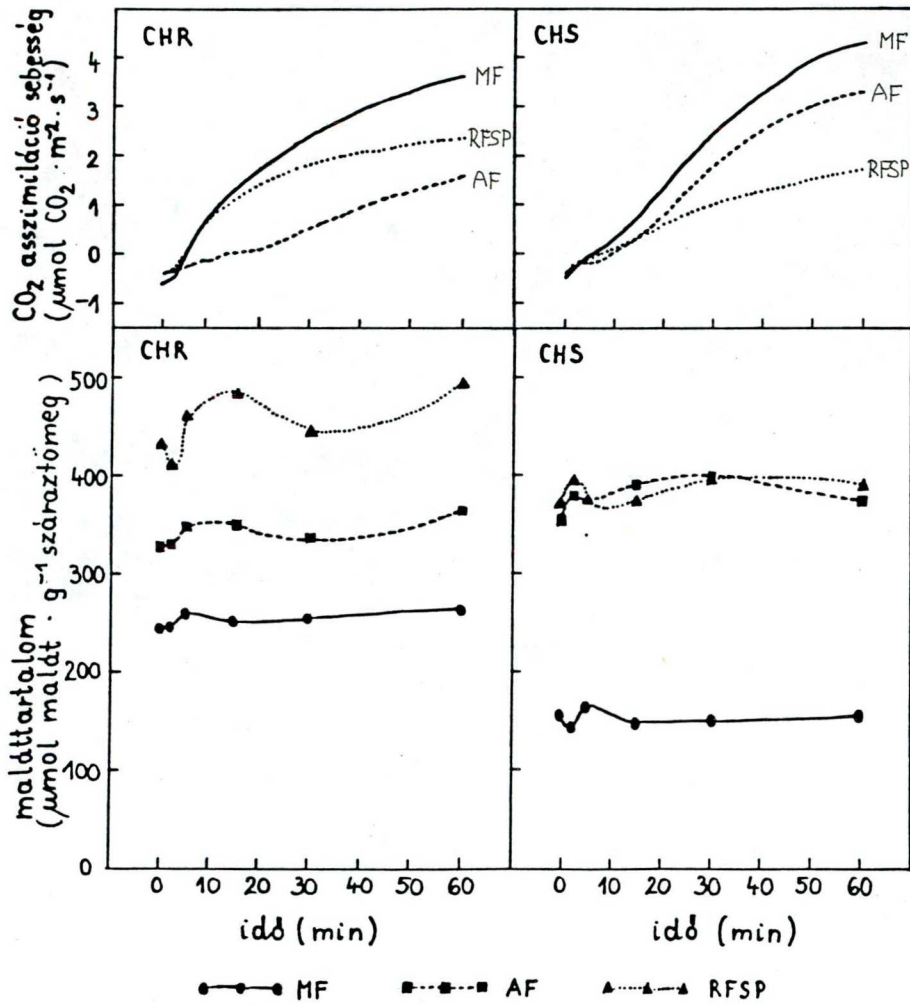
A CHS genotípusban a szaharóz aránya minden fénykezelésen kisebb, mint a CHR genotípusban.

###### Kukorica /20., 21. ábra/

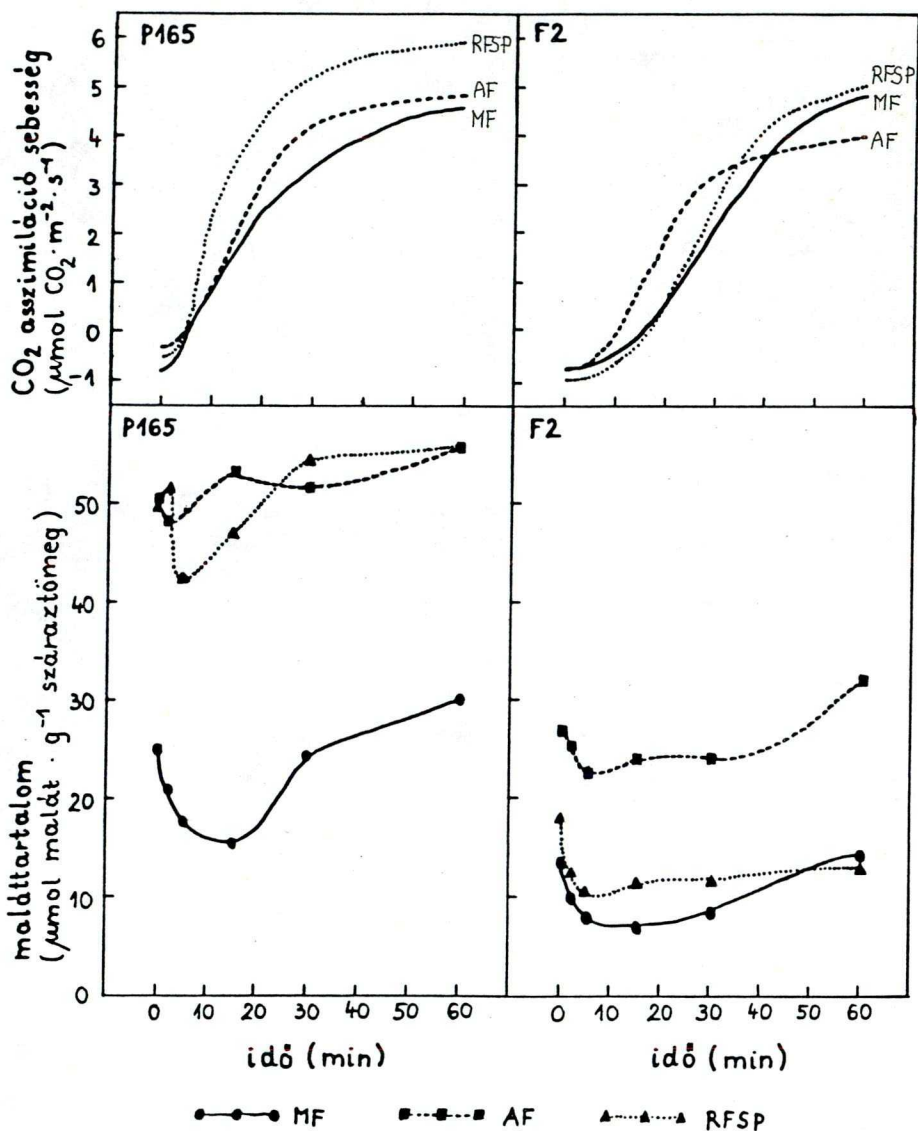
AF és RFSP az F2 genotípusban csökkenti a szaharóz szintet, de nem hat a P165 genotípusra.

A szaharóz aránya AF-on nevelés következtében megemelkedik, az RFSP-on nevelés nem befolyásolja.

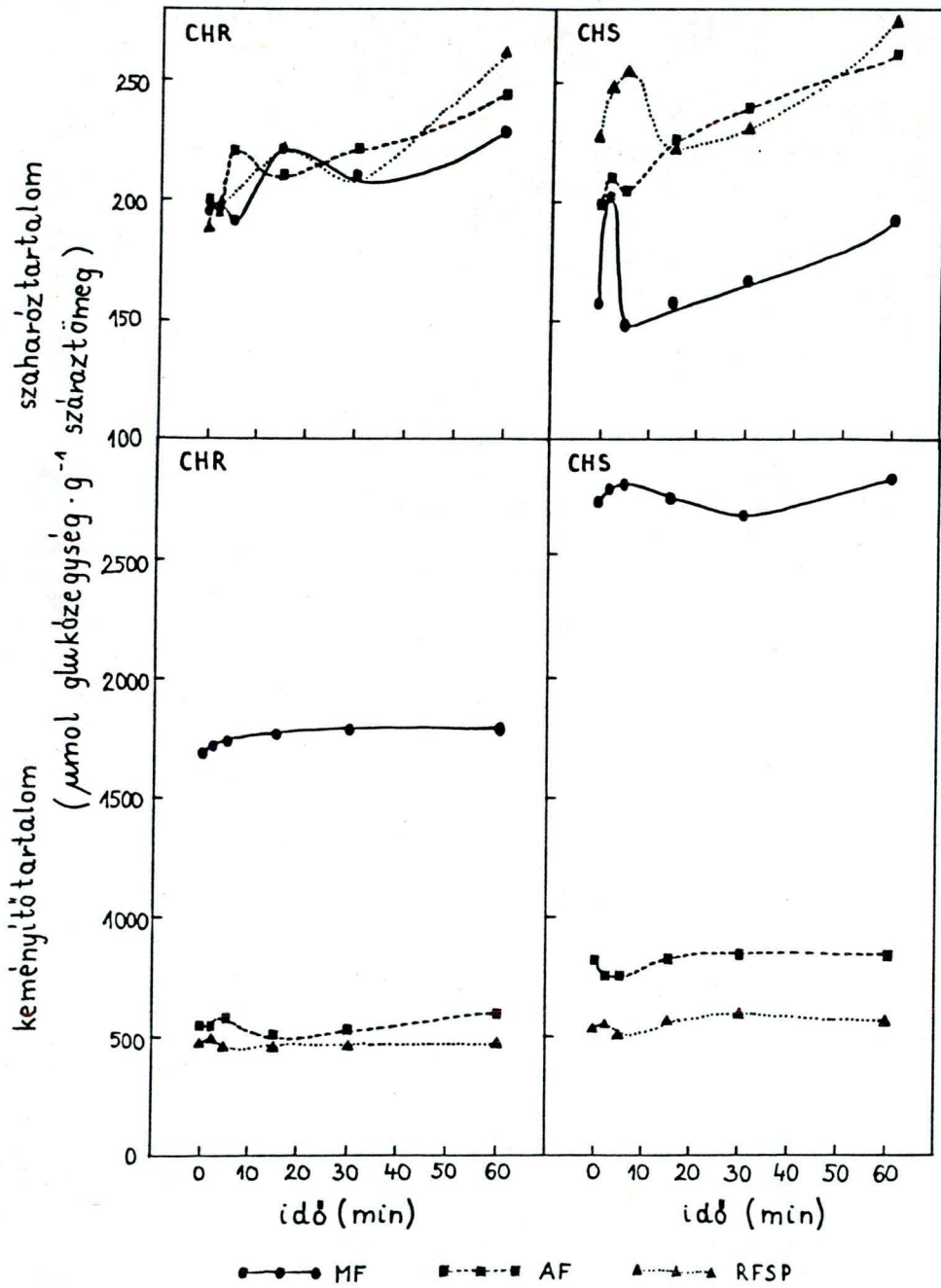
Az F2 genotípusban alacsonyabb a szaharóz aránya, mint a P165 genotípusban valamennyi fénykezelésen.



17. ábra: A CO<sub>2</sub> asszimiláció sebesség /μmol CO<sub>2</sub> · m<sup>-2</sup> levélterület · s<sup>-1</sup>/ és a maláttartalom /μmol malát · g<sup>-1</sup> száraztömeg/ változása bab /CHR, CHS/ genotípusok levelében a megvilágítás első 60 perce alatt

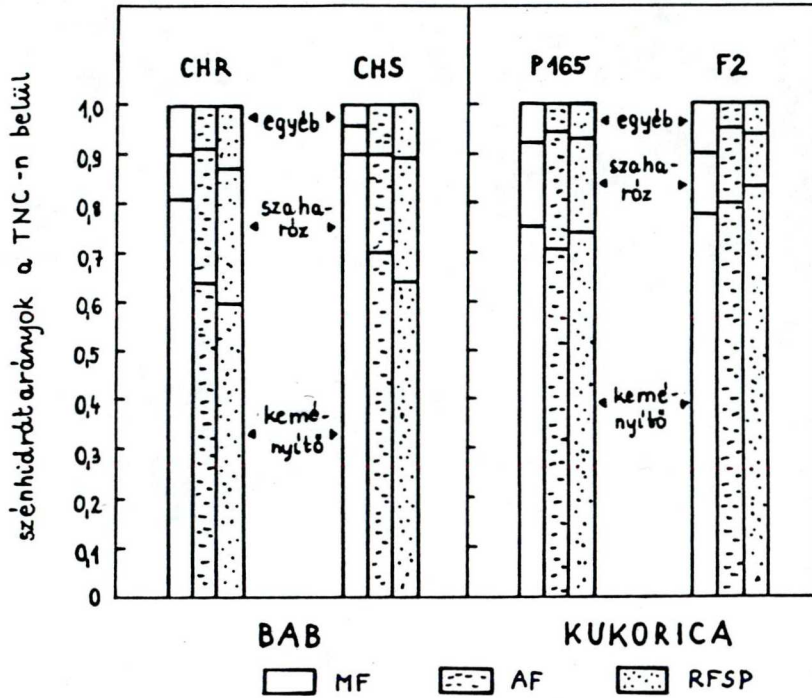


18. ábra: A CO<sub>2</sub> asszimiláció sebesség /μmol CO<sub>2</sub> · m<sup>-2</sup> levélterület · s<sup>-1</sup>/ és a maláttartalom /μmol malát · g<sup>-1</sup> száraztömeg/ változása kukorica /P165, F2/ genotípusok levelében a megvilágítás első 60 perce alatt.

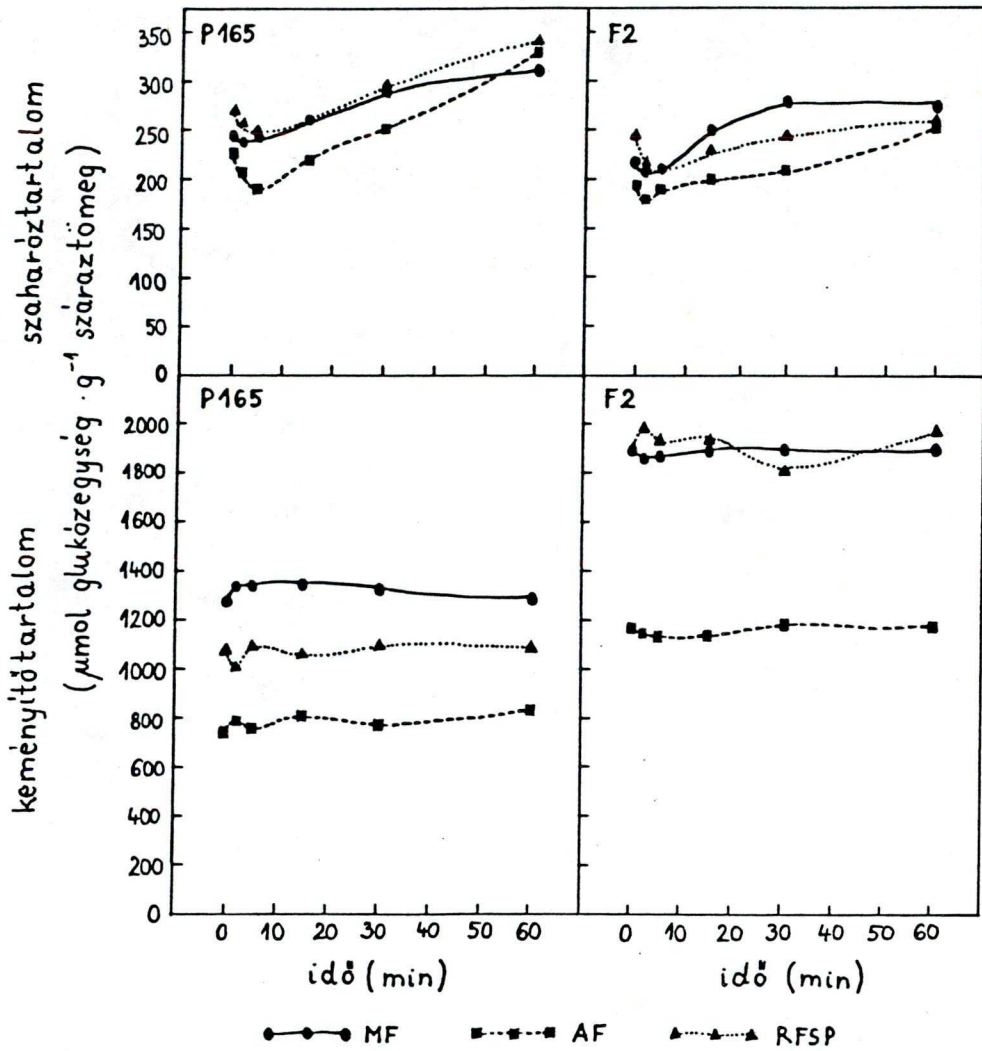


19. ábra: A szaharóztartalom és a keményítőtartalom  $\mu\text{mol}$  glukózegység  $\cdot \text{g}^{-1}$  száraztömeg/ változása bab /CHR, CHS/ genotípusok levelében a megvilágítás első 60 perce alatt.





20. ábra: Bab /CHR/ és kukorica /P165, F2/ genotípusok levelében a szénhidrátok aránya a teljes nemstrukturális szénhidrátokon /TNC/ belül



21. ábra: A szaharóztartalom és a keményítőtartalom  $\mu\text{mol glukózegeység} \cdot \text{g}^{-1}$  száraztömeg/ változása kukorica /P165, F2/ genotipusok levelében a megvilágítás első 60 perce alatt.

#### 4.1.9.3. Keményítő

Bab /19., 20. ábra/

AF és RFSP kezelés nagymértékben csökkenti a levél keményítőtartalmát, de a CHS genotípusban jobban, mint a CHR genotípusban.

Valamennyi fénykezelésen nevelt CHS genotípus keményítőtartalma, és keményítőaránya magasabb, mint a CHR genotípusé.

Kukorica /20., 21. ábra/

AF kezelés hatására csökken, RFSP kezelés jelentősen nem befolyásolja a levél keményítő szintjét.

Valamennyi fénykezelésen nevelt F2 genotípus keményítőtartalma és keményítőaránya magasabb, mint a Pl65 genotípusé.

#### 4.2. A fotoszintetikus indukció tulajdonságai a levélben

##### 4.2.1. A szén-dioxid asszimiláció maximális gyorsulása és indulásának késési ideje

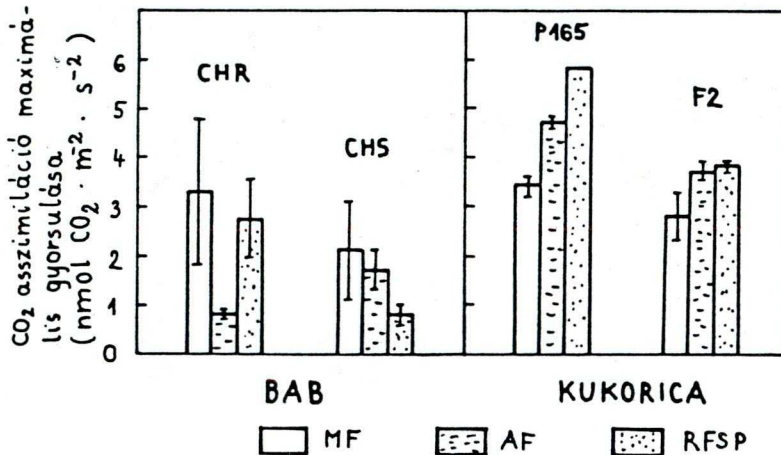
Bab /22., 17. ábra/

A CHR genotípusban az AF, míg a CHS genotípusban az RFSP kezelés hatására jelentősen kisebb a CO<sub>2</sub> asszimiláció maximális gyorsulása. Valamennyi fénykezelésen nevelt CHS genotípusban a CO<sub>2</sub> asszimiláció maximális gyorsulása kisebb /AF kezelés kivételével/, a késési idő viszont nagyobb, mint a CHR genotípusban.

Kukorica /22., 18. ábra/

A CO<sub>2</sub> asszimiláció maximális gyorsulása AF-on és RFSP-on nevelés hatására a Pl65 genotípusban nagyobb mértékben emelkedik, mint az F2 genotípusban.

Valamennyi fénykezelés esetén az F2 genotípusban a CO<sub>2</sub> asszimiláció maximális gyorsulása kisebb, a késési idő viszont nagyobb, mint a Pl65 genotípusban.



22. ábra: A CO<sub>2</sub> asszimiláció gyorsulása /nmol CO<sub>2</sub> · m<sup>-2</sup> /  
levélterület · s<sup>-2</sup>/

4.2.2. A malát, a szaharóz és a keményítő mennyiségének változása a megvilágítás első 60 perce alatt

Bab /17. ábra, 19. ábra/

A levél maláttartalmában megvilágítás hatására a 0-15 perc közötti intervallumban egy enyhe csucs figyelhető meg, amely különösen a RFSP-on nevelt növényeknél látszik, egyébként sem a fénykezelések, sem a genotípusok között nem mutatható ki különbség.

A levél szaharózsintjében kezdeti éles csucs után egyenletes emelkedés figyelhető meg. A szaharóz csucst a CHS genotípus rövidebb idő alatt /2-5 perc/ éri el, mint a CHR genotípus /5-15 perc/.

A levél keményítőtartalmában nem tapasztalható jelentősebb változás a megvilágítás első 60 perce alatt.

Kukorica /18., 21. ábra/

A levél maláttartalma megvilágítás hatására egy kezdeti esés után emelkedik. A kezdeti malátszint csökkenés időtartama az AF-on és RFSP-on nevelés hatására egyaránt kisebb lesz /15 perc helyett

5 perc/, a csökkenés mértéke azonban AF hatására kisebb, mint MF és RFSP hatására. A MF-on nevelt F2 genotípus levelében ezen kezdeti csökkenés mérsékeltebb, mint a P165 genotípusban.

A malátszint csökkenést követő emelkedés valamennyi fénykezelés esetében az F2 genotípusban lassabb, mint a P165 genotípusban.

A levél szaharóztartalma egy kicsiny esés után /5 min/ egyenletesen emelkedni kezd, az F2 genotípusban valamivel lassabban, mint a P165 genotípusban.

A levél keményítősintjében nem tapasztalható számottevő változás a megvilágítás első 60 perce alatt.

## 5. MEGVITATÁS

### 5.1. A fotoszintetikus teljesítőképeség

A növény fotoszintetikus teljesítőképesége a fényenergia biomasszává alakításának /fotoszintézis, respiráció, fotorespiráció eredőjeként/ hatékonyságát fejezi ki, amelyet a száraztömeg produkció alapján, a  $\text{CO}_2$  asszimiláció, levélterület, fotoszintetizáló szövetarányok, malát, szaharóz, keményítő-tartalommal összefüggésben kísértünk meg vizsgálni.

A fixált  $\text{CO}_2$  különböző energiaszintű raktárakban intermedier állapotban van a növényekben. Az alacsony energiaszintű mobilizálható raktárformái  $\text{HCO}_3^-$ , Mal, OAA, Asp/ a C4 növényeknek jóval gazdagabb, mint a C3 növényeké. Az alacsony energiaszintű raktárak a AF és RFSP-hez történő adaptációt valószínűleg elősegítik /Maróti, 1986/.

#### Bab

AF-on a kloroplaszt membránrendszerének tapadási mértéke növekszik /Lichtenthaler és mtsai, 1981/, az RFSP-on viszont csökken /Pataky és Maróti, 1985/, ennek ellenére azonban mindkét fénykezelés hasonló száraztömeg csökkenést okoz a bab növényeken. RFSP hatására a teljes növényi száraztömeg valószínűleg azért csökken kevésbé a CHS genotípusokban, mert azok jobban adaptálódnak ehhez a fénykezeléshez, mint a CHR genotípusok /1. táblázat/.

Az AF gyökérrárány csökkentő hatása megegyezik az irodalomban megfigyeltekkel /Björkman, 1981/, amely az árnyékadaptáció tipikus jellemzője. Ugyancsak árnyékadaptációszerű jelenség tapasztalható az AF és RFSP nevelés esetében a levélterület növekedésében és a specifikus levéltömeg csökkenésében.

A levél szövetarányai jellegzetes eltérést mutatnak: az AF a paliszád /vö. Lichtenthaler és mtsai, 1981/, az RFSP a szivacsos parenhima /vö. Maróti és Margóczi, 1981/ arányának csökkenését okozzák /12. ábra/.

Az AF és RFSP produkciócsökkentő hatásával a bab esetében úgy tűnik kapcsolatban van a nevelési fényintenzitáson mért kisebb  $\text{CO}_2$

asszimiláció sebesség és kvantumhasznosítás. Jelentős eltérés az AF és RFSP között, hogy a fénykompenzációs pont AF hatására nem változik, RFSP hatására emelkedik. Ez utóbbi növekedés a kloroplaszt LHCP-jeinek destrukciójával /Maróti és Takács, 1983/ lehet kapcsolatban. Megerősíti ezt, hogy RFSP kezelés esetén a Kl/a+b/ mennyisége csökkent, amely a Kl-szintézis gátlását mutatja.

A Kl/a/b arány csökkenés /AF/ illetve növekedés /RFSP/ megegyezik a korábban megfigyeltekkel /Lichtenthaler és mtsai, 1981; Maróti, 1982/.

Valószínűleg pozitív korreláció van a kvantumhasznosítás és a Kl/a+b/ tartalom között, negatív korreláció áll fenn a kvantumhasznosítás és fénykompenzációpont között.

A malát a dikarboxilát transzlokátoron /Heber, 1974/ keresztül redukáló erőt szállít a citoplazmába elsősorban a nitrátredukcióhoz /Marigo és mtsai, 1985/ és a peroxiszómába /Tolbert, 1979/, valamint főleg szénvázal látja el a TCAC-t /Kent, 1979/. Feltehetőleg az AF és RFSP nevelés a kloroplasztikus malátképződést és exportot kevésbé csökkenti, mint az extrakloroplasztikus felhasználást és ez okozhatja a malátszint emelkedését, amely megegyezik Técsi és mtsai /1986/, de ellentétes Lichtenthaler és mtsai /1981/ megfigyeléseivel.

A levél szaharózarányának növekedése és keményítőarányának csökkenése a TNC-on belül azt mutatja, hogy az AF és RFSP kezelések hatására a kloroplaszt és a kifejlett levél szénhidrát transzport szintje feltehetőleg emelkedik a bab növényekben.

Az RFSP kezelések hatása nagyon hasonló az AF-hoz a metabolit /malát, szaharóz, keményítő/ szinteket illetően.

Az alacsonyabb malátszint az CHS /XG/ genotípusokban valószínűleg ezen növények fokozottabb malát felhasználásának köszönhető a peroxiszómális redukciós, a mitokondriális szénváz pótlási és a citoplazmatikus nitrátredukciós folyamatokban, amely kapcsolatban lehet a CHS növények kissé magasabb száraztömegével.

A szaharóz arányának csökkenése és a keményítő arányának növekedése a CHS növények levelében az CHR genotípusokhoz képest azt mutatja, hogy a fotoszintát transzport folyamatok itt kisebb mérté-

küek a kloroplasztból /Huber, 1984/, és ez megmutatkozik a levél száraztömegének emelkedésében.

A CHS genotípus levelének szaharózarány csökkenése a keményítő arányának növekedése azonban nem okoz genotípusos eltérést a gyökér és hajtás arányokban /11., 20. ábra/, ellentétben a kukoricán megfigyeltekkel /Margóczi, 1984/.

### Kukorica

Az AF és RFSP száraztömegcsökkentő hatása, a kloroplaszt membránrendszerében bekövetkező eltérő változások /vö. Lichtenthaler és mtsai, 1981; Maróti és Takács, 1983; Ward és Woolhouse, 1986/ hasonló következménye lehet.

Azonban a C3 baktól eltérően lényeges, hogy az RFSP a kukorica membránrendszerét nem károsítja olyan mértékben, mint a bab esetében /Maróti és Takács, 1983/.

Az AF és RFSP kezelések nem növelik meg a levélterületet jelentősen a kukoricában. Ennek egyik oka lehet, hogy ezek a fényintenzitások valószínűleg messze vannak az optimumtól a tipikus C4 napfény növény, a kukorica esetében /Ward és Woolhouse, 1986/, amely számára mindkét fényintenzitás erős árnyékot jelent. Ez lehet az egyik oka annak is, hogy a nyalábhüvelynek /CO<sub>2</sub> redukció fő helye/ az aránya sem változik AF és RFSP hatására /12. ábra/.

Feltehetőleg nincsen kapcsolat a nevelési fényintenzitáson mért CO<sub>2</sub> asszimiláció sebesség és a fénykezelések száraztömeg termelése között, amelynek oka lehet, hogy a C4 kukoricában a CO<sub>2</sub> különböző energiaszintű raktárakban helyezkedik el /pl.: CO<sub>2</sub>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, OAA, Mal, Asp/. Ez megerősíti Heichel /1969/ vizsgálatait is. Az alacsony energiaszintű raktárak az AF-hoz és a RFSP-hoz való adaptációt segíthetik /Maróti, 1986/.

A kukoricánál az alacsony energiaszintű raktárak mérete, száma pozitív összefüggésben van a CO<sub>2</sub> felvétellel és negatív összefüggésben lehet a száraztömeg termeléssel.

Az AF hatására növekvő kvantumhasznosítás is azt mutatja, hogy a CO<sub>2</sub> hatékonyabban fixálódik, de feltehetőleg alacsony energiaállapotú vegyületekben marad, hiszen, a száraztömeg termelése jelentősen csökken.



Az RFSP nevelés kvantumhasznosításának kisebb mértékű csökkenése elsősorban a kloroplaszt szerkezetének károsodását jelzi, amely azonban nem olyan nagymértékű, mint a babban tapasztalt destrukció.

A kvantumhasznosítás a babhoz hasonlóan pozitív korrelációban van a  $Kl/a+b/$  tartalommal.

Ugyanakkor negatív korreláció áll fenn a kvantumhasznosítás és fénykompenzációs pont között.

A  $Kla/b$  arány növekedése RFSP hatására megerősíti a korábbi következtetéseket /Maróti, 1982/, amelyek a PS2 /LHCP/ károsodására utalnak.

Az AF hatására azonban meglepő a  $Kla/b$  arány növekedése a kukorica levelekben.

Az AF-on nőtt kukorica levelekben a malátszint emelkedése összhangban van azzal, hogy ezekben a növényekben AF hatására az alacsonyabb energiatartalmu  $CO_2$  szállító vegyületek halmozódnak fel /pl.: malát/, ugyanakkor a magas energiatartalmu vegyületek /pl.: keményítő/ mennyisége csökken /18., 21. ábra/.

Az RFSP hatása hasonló, de figyelemre méltó, hogy az F2 genotípus /XG/ malát és keményítő tartalmát kevésbé befolyásolja ez a fénykezelés /18., 21. ábra/, mint a P165 genotípusét /XL/. Tehát valószínűleg az RFSP nem okoz olyan nagymértékű anyagcsere átrendeződést az F2 genotípusban, mint a P165 genotípusban.

A kukorica F2 /XG/ genotípus kloroplasztjában a feltehetőleg kisebb malátképződésnek köszönhetően a maláttartalom kisebb, mint a P165 /XL/ genotípusokban.

A szaharóz arány csökkenése a genotípusok vonatkozásában pozitív korrelációban van a gyökérarány csökkenésével, a keményítő arány növekedése pedig a hajtásarány növekedésével, amelyek a korábbi megfigyeléseket megerősítik /Margóczy, 1984/, de az AF és RFSP hatások esetében ez az összefüggés nem figyelhető meg /11., 20. ábra/.

A bab és kukorica XG, XL genotípusokat összehasonlítva megállapítható, hogy az XG genotípusok /CHS, F2/ levelében a malát- és a szaharóztartalom általában alacsonyabb, a keményítő magasabb, mint az XL /CHR, P165/ genotípusokban.

## 5.2. A fotoszintézis indukciós periódusa

A  $\text{CO}_2$  asszimiláció mind a  $\text{C}_3$  babban, mind a  $\text{C}_4$  kukoricában késéssel /lag/ indul.

AF és RFSP hatására a babban e késési idő növekszik, a  $\text{CO}_2$  asszimiláció maximális gyorsulása általában csökken, míg a kukoricában a késési idő csökken, a  $\text{CO}_2$  asszimiláció gyorsulása pedig nő, amelyek azt jelzik, hogy a  $\text{C}_3$  és  $\text{C}_4$  fotoszintézis indukciója eltérő /Leegood és Walker, 1980; Usuda, 1986/.

A  $\text{C}_3$  babban a PCRC intermedierjeinek autokatalitikus felépülésének sebessége valószínűleg csökken, amelynek oka lehet, hogy a fényaktiválta enzimek aktivitási szintje AF és RFSP hatására csökken.

A  $\text{C}_4$  fotoszintézis indukcióját meggyorsítja egy nem-autokatalitikus intermedier felépülés /Usuda, 1986/, amely nem a  $\text{CO}_2$  fixálásból, hanem egy belső szénforrásból jön létre. Ez a belső szénforrás lehetséges, hogy vakuoláris aszpartát /Creach és mtsai, 1974/, malát, esetleg szaharóz. Erre utal, hogy a kezdeti malátszint és szaharózszint gyorsabb csökkenése AF és RFSP esetében szoros kapcsolatban lehet a  $\text{CO}_2$  asszimiláció rövidebb késési idejével és nagyobb maximális gyorsulásával a kukorica levelében.

Figyelemreméltó, hogy a  $\text{C}_3$  autokatalitikus PCRC felépülésének kezdetét malát és szaharóz emelkedés /17., 19. ábrák/, míg a  $\text{C}_4$  nem-autokatalitikus PCRC felépülésének kezdetét pedig malát és szaharóz esés jelzi /18., 21. ábrák/.

A  $\text{C}_3$  növényekben a malátszint változás a megvilágítás kezdetén feltehetőleg nincs szoros kapcsolatban a  $\text{CO}_2$  asszimiláció beindulásával. A kezdeti enyhe malátszint emelkedés inkább lassítja az indukciót a  $\text{C}_4$  növényekhez képest, valószínűleg a PCRC intermedierjeinek elszívásával.

A  $\text{C}_4$  növényekben a malát esését a NADP-függő malátenzim katalizálta dekarboxiláció tehető felelőssé, amelyet alátámaszt, hogy a  $\text{C}_3$  vegyületek /PEP, Pyr, Ala/ levélbeli mennyisége megnövekszik a megvilágítás első perceiben /Usuda, 1985/.

Az XG genotípusok /CHS, F2/ gyorsabb violaxantin deepoxidációja, lassabb fluoreszcencia kioltása, kisebb  $\text{CO}_2$  fejlődési sebessége

/Maróti, 1986/ összekapcsolódik azzal, hogy ezen genotípusokban a CO<sub>2</sub> asszimiláció maximális gyorsulása kisebb, de késési ideje nagyobb.

Az XG genotípusokban gyorsabban kialakuló protongradiens /amelyet a gyors violaxantin deepoxidáció jelez/ mellett lassabban indul be a CO<sub>2</sub> asszimiláció és a nemciklusos elektrontranszport /ez utóbbit a lassabb fluoreszcenciakioltás jelzi/.

Bab /17., 19. ábra/

A C3 bab esetében a CHS genotípusok kezdeti éles szaharóz csúcsa arra utal, hogy a szaharóz szintézis a megvilágítás kezdetén beindul, amelyért a fényaktivált szaharóz-foszfát-szintetáz lehet a felelős /Sicher és Kremer, 1985/. Azonban a szaharóz csúcsot csökkenés követi, ennek oka feltehetőleg a fény hatására gyorsan szintetizálódó Fr2,6BP, amely leállítja moduláló hatásánál fogva a szaharóz irányu szénáramlást /Preiss és Levi, 1986/. Ha már a DHAP elegendő mennyiségben exportálódik a kloroplasztból a citoplazmába, a szaharóz szintézis újraindul és egyenletesen emelkedik, amelyet a bab növények levelében is megfigyeltünk.

Ennek alapján a CHS genotípus szaharóz-foszfát-szintetáz enzime valószínűleg gyorsabban aktiválódik és ez lehet az egyik oka, hogy a CHS babok levelében a megvilágítás kezdetén korábban jelenik meg /5 min/ egy enyhe szaharóz emelkedés. Másrésztől feltehető, hogy eltérő a Fr2,6BP moduláló hatása is a két genotípus fotoszintetikus enzimeire.

A megvilágítás hatására a metabolit raktárak átrendeződnek, úgy hogy a TCAC termékei gátlódnak, majd új steady state jön létre. Ez okozza valószínűleg azt, hogy kezdetben a malátszint megemelkedik, majd steady state alakul ki /Graham és Chapman, 1979/, amely folyamat megfigyelhető a vizsgált C3 bab növényben is.

Kukorica /18., 21. ábra/

A C4-NADP-ME kukoricában a nem-autokatalitikus indukció miatt a malátszint, szaharózsint kezdeti esést mutat, amelyből arra lehet következtetni, hogy az indukcióhoz szükséges belső szénforrásként /Usuda, 1985/ az aszpartáton és maláton kívül esetleg szaharóz is

szolgálhat.

Az XG F2 genotípus alacsonyabb  $\text{CO}_2$  asszimiláció gyorsulása összefüggésben lehet az  $\text{O}_2$  fejlődés kisebb sebességével /Pataky és Maróti, 1985/. Az F2 genotípus  $\text{CO}_2$  asszimilációjának hosszabb késési ideje, kisebb gyorsulása és a lassabb fluoreszcencia kioltása az M-T szakaszon jelzi, hogy a nemciklusos elektrontranszport ezen növényekben valószínűleg lassabban indul be. A lassabb beindulás szoros kapcsolatban lehet a malátszint kisebb mértékű kezdeti esésével, amely feltehetőleg úgy jön létre, hogy a C4 XG növényekben a nem-autokatalitikus, tehát belső szénforrásra támaszkodó indukció nem működik olyan hatékonyan, mint az XL genotípusokban.

## 6. ÖSSZEFOGLALÁS

Munkánk során a száraztömegprodukción a  $\text{CO}_2$  asszimilációval, levélterülettel, fotoszintetizáló szövetarányokkal, malát-, szaharóz és keményítő-tartalommal összefüggésben /fotoszintetikus teljesítőképesség/ hasonlítottuk össze két bab /CHR, CHS/ és két kukorica /P165, F2/ genotípusban. A CHS és F2 genotípusok levelében a megvilágítás első perceiben a violaxantin deepoxidációja gyorsabb /XG/, a CHR és P165 genotípusok levelében pedig lassabb /XL/. Tanulmányoztuk a  $\text{CO}_2$  asszimiláció beindulását és a malát-, szaharóz-, keményítő-tartalom időbeli változását a megvilágítás első 60 perce során ezen genotípusok izolált levelében.

A növényeket fitotronban magasabb / $200 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 16h-8h fény-sötét periódus: MF/, alacsonyabb / $100 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 16h-8h fény-sötét periódus: AF/ és rövid fény-sötét perióduson / $200 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 30 min - 15 min fény-sötét periódus: RFSP/ neveltük 35-40 napos korig.

### 1./ A fotoszintetikus teljesítőképesség vizsgálata során megállapítottuk:

A C3 bab esetében az AF és RFSP száraztömeg produkciócsökkentő hatásával úgy tűnik kapcsolatban van a nevelési fényintenzitáson mért  $\text{CO}_2$  asszimiláció sebesség és kvantumhasznosítás, míg a C4 kukorica esetében nem.

A bab és kukorica XG, XL genotípusokat összehasonlítva megállapítható, hogy az XG genotípusok levelében a malát- és a szaharóztartalom általában alacsonyabb, a keményítőtartalom magasabb, mint az XL genotípusokban. A kukorica XG genotípusok magasabb keményítőaránya magasabb hajtásarányal párosult az XL genotípusokkal összevetve, míg a bab XG genotípusok viszonylatában ez kisebb mértékben volt megfigyelhető a MF-on.

A kukorica és bab levelekben a fénykezelések és genotípusok hatását tekintve valószínűleg pozitív korreláció áll fenn a beeső kvantumhasznosítás / $\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$  foton/ és a KI tartalom között, negatív

korreláció áll fenn a beeső kvantumhasznosítás és a fénykompenzációs pont között.

2./ A fotoszintetikus indukció tanulmányozása során megállapítottuk:

AF és RFSP hatására a C3 babban a fotoszintetikus indukció lassul, míg a C4 kukoricában gyorsabb lesz, amely jelzi, hogy ezen C3 és C4 növények indukciója eltérő mechanizmusa.

A fotoszintézis beindulásakor az XG genotípusokban a CO<sub>2</sub> asszimiláció maximális gyorsulása kisebb, és késési ideje nagyobb, mint az XL genotípusokban, amelynek valószínű oka, hogy a nemciklusos elektrontranszport lassabban indul be.

A bab XG növények a kezdeti enyhe szaharóz emelkedést hamarabb érik el, mint az XL növények, amelyet valószínűleg a szaharózsintézis gyorsabb aktivációja okoz. A kezdeti malátszint változás feltehetőleg nincs szoros kapcsolatban a CO<sub>2</sub> asszimiláció beindulásával. A kukorica XG genotípusának alacsonyabb CO<sub>2</sub> asszimiláció gyorsulása, a malátszint kisebb mértékű esése jelzi, hogy a nem-autokatalitikus, belső szénforrásra támaszkodó indukció nem működik olyan hatékonyan, mint az XL genotípusban. A szaharózsint kezdeti esése arra mutat, hogy az indukcióhoz szükséges belső szénforrásként az aszpartáton, maláton kívül esetleg szaharóz is szolgálhat.

7. IRODALOM

- Agreen, G. I. /1985/: Limits to plant production. - J. Theor. Biol. 113,89-92.
- Anderson, L. E. /1979/: Interactions between photochemistry and activity of enzymes. In: Gibbs, M., Latzko, E.: Photosynthesis II. Encycl. Plant Physiol. - Springer Verlag, Berlin, 271-281.
- Anderson, J. M. /1986a/: Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. - Ann. Rev. Plant Physiol. 37,93-136.
- Anderson, J. M. /1986b/: Sucrose release from soybean leaf slices. - Physiol. Plant. 66,319-327.
- Baldy, P. /1986/: Comparison between growth chamber and field grown Zea mays plants for photosynthetic carboxylase activities and other physiological characteristics with respect to leaf position. - J. exp. Bot. 37,309-314.
- Bassham, J. A. /1979/: The reductive pentose phosphate cycle and its regulation. In: Gibbs, M., Latzko, E.: Photosynthesis II. Photosynthetic Carbon Metabolism and Related Processes. Encycl. Plant Physiol. New Ser. 6,9-28.
- Beadle, C. L. /1985/: Plant growth analysis. In: Coombs, J., Hall, D. O., Long, S. P., Scurlock, J. M. O.: Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. - Oxford, Pergamon Press. 20-27.
- Ben-Zion, A., Vaadia, Y., Lips, S.H. /1970/: Correlation between nitrate reduction, protein synthesis and malate accumulation. - Phys. Plant. 23,1039-1047.
- Bialczyk, J., Lechowski, Z. /1986/: Diurnal changes in the malic acid concentration in Phaseolus coccineus pulvini. - Plant Cell Physiol. 27,981-989.
- Björkman, O., Holmgren, P. /1966/: Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. - Phys. Plant. 19,854-859.

- Björkman, O. /1981/: Responses to different quantum flux densities. In: Lange, O. L.: *Physiol Plant Ecol. I. Encycl. Plant Phys. New Ser.* - Springer-Verlag, Berlin, 12A,57-101.
- Boag, S., Jenkins, C. L. D. /1985/:  $\text{CO}_2$  assimilation and malate decarboxylation by isolated bundle sheath chloroplasts from *Zea mays*. - *Plant Physiol.* 79,165-170.
- Bolhar, H. R. /1985/: Shoot morphology and leaf anatomy in relation to photosynthesis. In: Coombs, J., Hall, D. O., Long, S. P., Scurlock, J.: *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis.* - Pergamon Press., Oxford, 107-117.
- Caemmerer, S., Farquhar, G. D. /1981/: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. - *Planta.* 153,376-387.
- Calvin, M., Benson, A. A. /1948/: The path of carbon in photosynthesis. - *Science.* 107,476-480.
- Claussen, W., Hawker, J. S., Loveys, B. R. /1985/: Sucrose Synthase activity, invertase activity, net photosynthetic rates and carbohydrate content of detached leaves of eggplants as affected by affected stems and shoots /Sinks/. - *J. Plant Physiol.* 119,123-131.
- Coombs, J. /1976/: Interactions between chloroplasts and cytoplasm in C4 plants. In: Barber, J.: *The Intact Chloroplast.* - Amsterdam, New York, Oxford: Elsevier S. P. C. 8,280-313.
- Chatterton, N. J., Silviu, J. E. /1979/: Photosynthate partitioning into starch in Soybean leaves. - *Plant Physiol.* 64,749-753.
- Creach, E., Michel, J. P., Thibault, P. /1974/: Aspartic acid as an internal  $\text{CO}_2$  reservoir in *Zea mays*: effect of oxygen concentration and far-red illumination. - *Planta.* 118,91-100.
- Dahlbender, B., Strack, D. /1986/: The role of malate in ammonia assimilation in cotyledons of radish. *Planta.* 169,382-392.
- Delaney, R. H., Dobrendz, A. K. /1974/: Morphological and anatomical features of alfalfa leaves are related to  $\text{CO}_2$  exchange. - *Crop. Sci.* 14,444-447.
- Dickson, M. H., Chua, S. E. /1963/: Effect of flashing light on Plant growth rate. - *Nature.* 198,305.



- Donohue, H. V., Nakayama, T. O., Chichester, C. O. /1967/: Oxygen reactions of xanthophylls. In: Goodwin, T. W.: Biochemistry of chloroplasts. - Acad- Press, London, New York, 431-440.
- Downton, W. J. S. /1975/: The occurrence of C4 photosynthesis among plants. - Photosynthetica, 9,96-105.
- Dreger, R. H., Brun, W. A., Cooper, R. L. /1969/: Effect of genotype on the photosynthetic rate of Soybean /Glycine max L./ - Crop Sci. 9,429-431.
- Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. A., Smith, F. /1956/: Colorimetric method for determination of sugars and related substances. - Anal. Chem. 28,350-356.
- Ehleringer, J., Pearcy, R. /1983/: Variation in quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake among C3 and C4 plants. - Plant Physiol. 73,555-559.
- Fader, G. M., Koller, H. R. /1983/: Relationships between carbon assimilation, partitioning and export in leaves of two Soybean cultivar. - Plant Physiol. 73,297-303.
- Fondy, B., Geiger, D. /1985/: Diurnal changes in allocation of newly fixed carbon in exporting sugar beet leaves. - Plant Physiol. 78,753-757.
- Fox, T. C., Geiger, D. R. /1984/: Effects of decreased net carbon exchange on carbohydrate metabolism in sugar beet source leaves. - Plant Physiol. 76,763-768.
- French, C. S. /1960/: Chlorophylls in vivo and in vitro. In: Ruhland, W.: Echnol. Plant Physiol. - Springer Verlag, Heidelberg, 5,259-270.
- Furbank, R. T., Leegood, R. C. /1984/: Carbon metabolism and gas exchange in leaves of Zea mays L. interaction between C3 and C4 pathways during photosynthetic induction. - Planta. 162, 457-462.
- Furbank, R. T., Walker, D. A. /1985/: Photosynthetic induction in C4 leaves. An investigation using infra-red gas analysis and chlorophyll-a fluorescence. - Planta. 163,75-83.
- Fülöp, E. /1982/: A rövid fény-sötét ciklusok hatása a kukorica és paradicsom morfológiájára és a levél szöveti szerkezetére.

- József A. Tudományegyetem, Növénytani Tanszék, Szeged.
- Garner, W., Allard, H. /1931/: Effect of abnormally long and short alternations of light and darkness on growth and development of plants. - *Journal of Agricultural Research*, 42,629-651.
- Gerhardt, R., Heldt, H. /1984/: Measurement of subcellular metabolite levels in leaves by fractionation of freeze-stopped material in nonaqueous media. - *Plant Physiol.* 75,542-547.
- Gonzalez, D. H., Iglesias, A. A., Andreo, C. S. /1984/: On the regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase activity from maize leaves by L-malate. Effect of pH. - *J. Plant Physiol.* 116,425-434.
- Graham, D., Chapman, E. A. /1979/: Interactions between photosynthesis and respiration in higher plants. In: Gibbs, M., Latzko, E.: *Photosynthesis II. Encycl. Plant Physiol.* Springer Verlag, Berlin, 150-162.
- Gutierrez, M., Gracen, V. E., Edwards, G. E. /1974/: Biochemical and cytological relationships in C4 plants. - *Planta.* 119,279-300.
- Hampp, R., Goller, M., Ziegler, H. /1982/: Adenylate levels, energy charge, and phosphorylation potential during dark-light and light-dark transition in chloroplasts, mitochondria, and cytosol of mesophyll protoplasts from *Avena sativa* L. - *Plant Physiol.* 69,448-455.
- Handel, E. /1968/: Direct microdetermination of sucrose. - *Anal. Biochem.* 22,280-283.
- Hatch, M. D., Slack, C. R. /1966/: Photosynthesis by sugar-cane leaves. - *Biochem. J.* 101,103-111.
- Hatch, M. D., - Slack, C. R., Bull, T. A. /1969/: Light-induced changes in the content of some enzymes of the C4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its effect on other characteristics of photosynthesis. - *Phytochemistry.* 8,697-706.
- Heber, U. /1974/: Metabolite exchange between chloroplasts and cytoplasm. - *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25,393-421.
- Heichel, G. H., Musgrave, R. B. /1969/: Varietal differences in net photosynthesis of *Zea mays* L. - *Crop Sci.* 9,483-486.

- Hohorst, H. J. /1970/: L/-/-Malat bestimmung mit malat-dehidrogenase und NAD. In: Bergmeyer, H. U.: Methoden der Enzymatischen Analyse. Akademie Verlag, Berlin, 3,1544-1548.
- Horváth, I. /1972/: Phytotron in the botanical garden of the Attila József University, Szeged. - Acta Biol. Szeged. 18,15-19.
- Horváth, I. Mihalik, E. /1978/: Változó idejü ritmusos megvilágítás hatása a mustár szervesanyag-produkciójára és energiahasznosítására. Acta Biol. Szeged. 65,181-186.
- Huber, S. C., Ruffy, T. W., Kerr, P. S. /1984/: Effect of photoperiod on photosynthate partitioning and diurnal rhythms in sucrose phosphate synthase activity in leaves of Soybean. - Plant Physiol. 75,1080-1084.
- Huffaker, R. C., Obendorf, R. L., Keller, C. J., Kleinkopf, G. E. /1966/: Effects of light intensity on photosynthetic carboxylative phase enzymes and chlorophyll synthesis in greening leaves of *Hordeum vulgare* L. - Plant Physiol. 41,913-918.
- Ireland, C. R., Long, S. P., Baker, N. R. /1984/: The relationship between carbondioxid fixation and chlorophyll a fluorescence during induction of photosynthesis in maize leaves at different temperatures and carbon-dioxid concentrations. - Planta. 160,550-558.
- Izhar, S., Wallace, D. H. /1967/: Studies of the physiological basis for yield differences. III. Genetic variation in photosynthetic efficiency of *Phaseolus vulgaris* L. - Crop Sci. 7,457-460.
- Janac, J., Catsky, J., Jarvis, P. G. /1971/: Infrared gas analysis and other physical analysers. In: Sestak, Z., Catsky, J., Jarvis, P. G.: Plant Photosynthetic Production Manual of Methods. 111-197.
- Jenkins, C. L., Boag, S. /1985/: Isolation of bundle sheath cell chloroplasts from the NADP-ME type C4 plant - *Zea mays*. - Plant Physiol. 79,84-89.
- Jennings, R. C., Forti, G., Gerola, P. D., Garlaschi, F. M. /1978/: Studies on cationinduced thylakoid membrane stacking, fluorescence yield, and photochemical efficiency. - Plant Physiol. 62, 879-884.

- Jones, M. B. /1985/: Plant microclimate. - In: Coombs, J., Hall, D. O., Long, S. P., Scurlock, J. M. O.: Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. - Pergamon Press, Oxford, 26-39.
- Kaiser, G., Heber, U. /1984/: Sucrose transport into vacuoles isolated from barley mesophyll protoplasts. - *Planta*. 161,562-568.
- Karabourniotis, G., Manetas, Y., Gavalas, N. A. /1983/: Photoregulation of phosphoenolpyruvate carboxylase in *Salsola soda* L. and other C4 plants. - *Plant Physiol.* 73,735-739.
- Karnovsky, M. I. /1965/: A formaldehyde-glutaraldehyde-fixative of high osmolarity for use in EM. - *J. Cell. Biol.* 27,1371-1381.
- Kent, S. S. /1979/: Photosynthesis in the higher plant *Vicia faba*. V. The role of malate as a precursor of the tricarboxylic acid cycle. - *Plant Physiol.* 64,159-161.
- Ketellapper, H. J. /1965/: Interaction of photoperiod and cycle length in plant growth. *Physiol. Plant.* 18,337-345.
- Kletczkowski, L. A., Randall, D. D. /1985/: Light and thiol activation of maize leaf glycerate kinase. - *Plant Physiol.* 79,274-277.
- Kok, B. /1956/: Photosynthesis in flashing light. - *Biophys. Biochem. Acta.* 21,245-258.
- Krause, G. H., Vernatte, C., Briantais, J. M. /1982/: Photoinduced quenching of chlorophyll fluorescence in intact chloroplasts and algae. Resolution into two components. - *Biochim. Biophys. Acta.* 679,116-124.
- Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. /1981/: Introduction: Perspectives in ecological plant physiology. - In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H.: *Physiological Plant Ecology*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 1,1-7.
- Leegood, R. C., Walker, D. A. /1980/: Autocatalysis and light activation of enzymes in relation to photosynthetic induction in wheat chloroplast. - *Arch. Biochem. Biophys.* 200,575-582.
- Leegood, R. C., Furbank, R. T. /1984/: Carbon metabolism and gas

- exchange in leaves of *Zea mays*. Changes in CO<sub>2</sub> fixation, chlorophyll a fluorescence and metabolite levels. - *Planta*, 162,450-456.
- Lichtenthaler, H. K., Buschmann, C., Dall, M., Fietz, H. J., Bach, T., Kozel, U., Meier, D., Rhamsdorf, U. /1981/: Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. - *Photosynthesis Research*, 2,115-141.
- Long, S. P., Hallgren, J. E. /1985/: Measurement of CO<sub>2</sub>-assimilation by plants in the field and the laboratory. In: Coombs, J., Hall, D. O., Long, S. P., Scurlock, J. M. O.: *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Pergamon Press, Oxford, 62-94.
- Margóczi, K. /1984/: A rövid fény-sötét periódusok hatása hibridkukoricák és szülői vonalaik morfológiájára és a levél szénhidrát tartalmának térbeli és időbeli megoszlására. - József A. Tudományegyetem, Növénytani Tanszék, Szeged.
- Margóczi, K., Maróti, I. /1985/: The spatial distribution of carbohydrates in the leaves of maize grown in various light-dark cycles. - *Acta Biol. Szeged*, 31,87-96.
- Marigo, G., Bouyssou, H., Belkoura, M. /1985/: Vacuolar efflux of malate and its influence on nitrate accumulation in *Catharanthus roseus* cells. - *Plant Sci. Lett.* 39,97-103.
- Maróti, I., Szemkei, K. /1972/: Light-induced transformation of pigments I. Transformation of carotenoids under aerobic and anaerobic conditions. - *Acta Biol. Szeged*, 18,71-80.
- Maróti, I., Pataky, Sz. /1981/: Effect of alternating light-dark cycles on the size of maize chloroplasts and on the accumulation of dry matter. - *Acta Biol. Szeged*, 27,95-109.
- Maróti, I., Margóczi, K., Al-Subai, M. Y., Fülöp, E., Takács, E., Mihalik, E. /1981/: Effects of short periods of light and darkness on the histological structure of bean, mustard and pea. - *Acta Biol. Szeged*, 27,117-126.
- Maróti, I. /1982/: Effect of short light-dark cycles on the chlorophyll and carotenoid content of maize and tomatoes. *Acta Biol. Szeged*, 28,1-4.

- Maróti, I., Takács, E. /1983/: Effect of short periods of light on the organization of the membraneous system of corn mesophyll chloroplasts. *Acta Biol. Szeged*, 29,33-43.
- Maróti, I., Pataki, Sz. /1983/: The dependence of light-induced violaxanthin transformation on the ratio of stroma lamellae. - *Acta Biol. Szeged*, 29,201-202.
- Maróti, I., Mihalik, E. /1984/: A ritmikus megvilágítás hatása kukoricavonalak és hibridjük száraztömegére, oldható cukor, keményítő és cellulóz tartalmára. - *Bot. Közlem.* 71,177-186.
- Maróti, I., Margóczy, K. /1984/: Effect of identical and alternating light-dark periods on the growth, dry matter accumulation and carbohydrate content of maize leaves. - *Acta Biol. Szeged*, 30,51-59.
- Maróti, I. /1986/: Genotípusos különbségek a levél kloroplasztisz szerkezetének fényadaptációs változásaiban. - IV. Magyar Növényanatómiai Szimpózium, Budapest, 18.
- Mauney, J. R., Guinn, G., Fry, K. E., Hesketh, J. D. /1979/: Correlation of photosynthetic carbon dioxide uptake and carbohydrate accumulation in Cotton, Soybean, Sunflower and Sorghum. - *Photosynthetica*, 13,260-266.
- McCready, R. M., Guggols, J., Silveira, V., Owens, H. S. /1950/: Determination of starch and amylose in vegetables. - *Anal. Chem.* 22,1156-1158.
- McCree, K. J. /1981/: Photosynthetically active radiation. In: Lange, O. L.: *Physiological Plant Ecology I. Encycl. Plant Phys.* Springer Verlag, Berlin, New Ser. 12A,41-53.
- Migus, W. N., Hunt, L. A. /1980/: Gas exchange rates and nitrogen concentrations in two winter wheat cultivars during the grain-filling period. - *Can. J. Bot.* 58,2110-2116.
- Miller, M. M., Nobel, P. S. /1972/: Light-induced changes in the ultrastructure of pea chloroplasts in vivo. - *Plant Physiol.* 49,535-541.
- Moore, B., Edwards, G. E. /1986/: Photosynthetic induction in a C4 dicot, *Flaveria trinervia*. I. Initial products of  $^{14}\text{CO}_2$

- assimilation and levels of whole leaf C4 metabolites. - Plant Physiol. 81, 663-668.
- Mousseau, M. /1981/: Effect of a change in photoperiod on subsequent CO<sub>2</sub> exchange. - Photosynthesis Research, 2, 85-94.
- Mousseau, M., /1984/: Effects of photoperiod on photosynthesis. In: Sybesma, C.: Advances in Photosynthesis Research IV. Hague: Martinus Nijhoff. Dr. W. Junk Publishers. 305-308.
- Mózsik, L., Bomba, L., Csonka, I. /1984/: Berendezés és módszer a csiranövények szén-dioxid-gázcsere intenzitásának mérésére. Növénytermelés. 33, 115-123.
- Murakami, S. Packer, L. /1970/: Light induced changes in the conformation and configuration of the thylakoid membrane of *Ulva porphyra* chloroplasts in vivo. - Plant Physiol. 45, 289-299.
- Nakamoto, H., Edwards, G. E. /1986/: Light activation of pyruvate, P<sub>i</sub> dikinase and NADP-Malate dehydrogenase in mesophyll protoplasts of maize. - Plant Physiol. 82, 312-315.
- Naylor, A. W., Giles, L. J. /1982/: Growth, pigment synthesis and ultrastructural responses of *Phaseolus vulgaris* L. cv. Blue lake to intermittent and flashing light. - Plant Physiol. 70, 257-263.
- Neyra, C., Hagman, R. H. /1976/: Relationships between carbon-dioxide, malate, and nitrate accumulation and reduction in corn /*Zea mays* L./ seedlings. - Plant Physiol. 58, 726-730.
- Nobel, P. S. /1970/: Increased CO<sub>2</sub> fixation by *Pisum sativum* chloroplasts in vitro reflecting a change in couplin caused by illuminating the plants. - Plant Physiol. 11, 467-474.
- Nobel, P. S. /1977/: Internal leaf area and cellular CO<sub>2</sub> resistancia: Photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species. - Physiol. Plant. 40, 137-144.
- Osborne, B. A., Garrett, M. K. /1983/: Quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake in some diploid and tetraploid plant species. - Plant, Cell and Environment. 6, 135-144.
- Osmond, C. B., Winter, K., Ziegler, H. /1982/: Functional

- significance of different pathways of CO<sub>2</sub> fixation in photosynthesis. - *Physiol. Plant Ecology II. Encycl. Plant Physiol.* Springer Verlag, Berlin, New Ser. 12B,480-535.
- Pataky, Sz., Bálint, J., Maróti, I. /1983/: Anatomical comparison of the flag, and second leaves of two *Triticum aestivum* cy. species. - *Acta Biol. Szeged*, 29,45-65.
- Pataky, Sz., Maróti, I. /1985/: Connection of different photosynthetic activity with the structure of chloroplasts. - Hungarian-Austrian Joint Conference on Electr. Micr. held together with XIIIth Hungarian National Conference on Electr. Micr. Balatonaliga, 114.
- Paz, N., Xu, D. P., Black, C. C. /1985/: Rapid oscillation in fructose-2,6-bisphosphate levels in plant tissues. - *Plant Physiol.* 79,1133-1136.
- Pereire, J. F., Splittstoesser, M., Ogren, W. L. /1986/: Photosynthesis in detached leaves of cassava. - *Photosynthetica*. 20,286-292.
- Petit, P., Cantrel, C. /1986/: Mitochondria from *Zea mays* leaf tissues: differentiation of carbon assimilation and photorespiratory activity between mesophyll and bundle sheath cells. - *Physiol. Plant.* 67,442-446.
- Plhák, F. /1981/: Changes in total nonstructural saccharides content of alfalfa plants during light and dark periods. - *Photosynthetica*. 15,122-128.
- Poskuta, J. W., Nelson, C. J. /1986/: Role of photosynthesis and photorespiration and of leaf area in determining yield of tall fescue genotypes. - *Photosynthetica*. 20,94-101.
- Preiss, J., Levi, C. /1979/: Metabolism of starch in leaves. In: Gibbs, M., Latzko, E.: *Photosynthesis II. Encycl. Plant Physiol.* Springer Verlag, Berlin, 282-312.
- Preiss, J. /1986/: Fructose-2,6-bisphosphate: present status and future prospects. - *Physiol. Plant.* 69,373-376.
- Ramos, C., Hall, A. E. /1982/: Relationship between leaf conductance, intercellular CO<sub>2</sub> partial pressure and CO<sub>2</sub> uptake rate in two



- C3 and two C4 plant species. - *Photosynthetica*. 16,343-355.
- Ray, T. B., Black, C. C. /1979/: The C4 pathway and its regulation. In: Gibbs, M., Latzko, E.: *Photosynthesis II*. *Encycl. Plant Physiol. New Ser.* 6,77-101.
- Ruffner, H. P., Brem, S., Rast, D. M. /1983/: Pathway of photosynthetic malate formation in *Vitis vinifera*, a C3 plant. *Plant Phys.* 73,582-586.
- Salisbury, F. B. /1981/: Responses to photoperiod. In: Lange, O. L.: *Physiol Plant Ecology*. *Encycl. Plant Physiol I. New Ser.* 12A,135-162.
- Scheibe, R., Jacquot, J. P. /1983/: NADP regulates the light activation of NADP-dependent malate dehydrogenase. - *Planta*. 157,548-553.
- Scheibe, R., Wagenpfeil, D., Fischer, J. /1986/: NADP-malate dehydrogenase activity during photosynthesis in illuminated spinach chloroplasts. - *J. Plant Physiol.* 124,103-110.
- Scurlock, J. M. O., Long, S. P., Hall, D. O., Coombs, J. /1985/: Introduction. In: Coombs, J., Hall, D. O., Long, S. P., Scurlock, J. M. O.: *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Pergamon Press, Oxford.
- Sharkey, T. D., Berry, J. A., Raschke, K. /1985/: Starch and sucrose synthesis in *Phaseolus vulgaris* as affected by light, CO<sub>2</sub> and abscisic acid. - *Plant Physiol.* 77,617-620.
- Sicher, R. C., Kremer, D. F. /1985/: Possible control of maize leaf sucrose-phosphate synthase activity by light modulation. - *Plant Physiol.* 79,695-698.
- Silvius, J. E., Chatterton, N. J., Kremer, D. F. /1979/: Photosynthate partitioning in Soybean leaves at two irradiance levels. - *Plant Physiol.* 64,872-875.
- Slack, C. R., Hatch, H. D., Goodchild, J. /1969/: Distribution of enzymes in mesophyll and parenchyma sheath chloroplasts of maize leaves in relation to the C4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. - *Biochemical Journal.* 114,489-498.
- Smyth, D. A., Black, C. C. /1984/: The discovery of a new pathway

- of glycolysis in plants. - What's new in Plant Physiology. 15,13-16.
- Stitt, M., Wirtz, W., Heldt, H. W. /1980/: Metabolite levels during induction in the chloroplast and extra-chloroplast compartments of spinach protoplast. - Biochim. Biophys. Acta. 593,85-102.
- Stitt, M., Wirtz, W., Gerhardt, R., Heldt, H. W., Spencer, C., Walker, D., Foyer, C. /1985/: A comparative study of metabolite levels in plant leaf material in the dark. - Planta. 166,354-364.
- Stitt, M., Gerhardt, R., Wilke, I., Heldt, H. W. /1987/: The contribution of fructose-2,6-bisphosphate to the regulation of sucrose synthesis during photosynthesis. - Physiol. Plant. 69,377-386.
- Strack, D., Reinecke, J., Takeuchi, S. /1986/: Evidence for a relationship between malate metabolism and activity of L-sinapoylglucose:L-malate malate sinapoyltransferase in radish /Raphanus sativus L./ cotyledons. - Planta. 167,212-217.
- Sutcliffe, J. F. /1982/: A növények és a víz. - Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Swank, J. /1982/: Interaction of carbon and nitrogen metabolism in productivity of maize. - Plant Physiol. 70,1185-1190.
- Takács, E., Técsi, L., Maróti, I. /1986/: Kloroplasztiszok eltérő energizálódása a hosszú és rövid fény-sötét periódusokban nőtt bab levelekben. - Bot. Közl. in press.
- Takahama, U., Shimizu-Takahama, M., Heber, U. /1981/: The redox state of the NADP system in illuminated chloroplasts. - Biochim. Biophys. Acta. 637,530-539.
- Técsi, L., Margóczy, K., Maróti, I. /1986/: Photosynthate Partition in the leaves of two maize lines in the initial period of light. - XVIIth Congress of the Hungarian Biological Society, Szeged, 116.
- Tolbert, N. E. /1979/: Glycolate metabolism by higher plants and algae. In: Gibbs, M., Latzko, E.: Photosynthesis II. Encycl. Plant Physiol. New Ser. 6,338-352.

- Tuba, Z. /1984/: Homokpusztagyep-fajok fotoszintézis-ökológiája. Kandidátusi értekezés. Vácrátót, Botanikai Kutatóintézet.
- Usuda, H., Edwards, G. /1984/: Is the photosynthesis during the induction period in maize limited by the availability of intercellular carbon-dioxid? - *Plant Sci. Lett.* 37,41-45.
- Usuda, H. /1985/: Changes in levels of intermediates of the C4 cycle and reductive pentose phosphate pathway during induction of photosynthesis in maize leaves. - *Plant Physiol.* 78,859-864.
- Usuda, H. /1986/: Non-autocatalytic build up of ribulose-1,5-bisphosphate during the initial phase of photosynthetic induction in maize leaves. - *Plant Cell. Physiol.* 27,745-749.
- Van de Dijk, S. J., Keulen, H. A. /1986/: Differences between tomato genotypes /*Lycopersicon esculentum*/ in the content of carbohydrates under low light intensity and low night temperatures. - *J. Plant Physiol.* 124, 131-136.
- Venkataramana, S., Das, V. S. R. /1985/: <sup>14</sup>C-fixation in Isolated chloroplasts and nitrate uptake and assimilation in certain C4-plants. - *Photosynthetica.* 19,411-413.
- Walker, D. A. /1985/: Measurement of oxygen and chlorophyll fluorescence. In: Coombs, J., Hall, D. O., Long, S. P., Scurlock, J. M. O.: *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis.* Pergamon Press, Oxford, 95-106.
- Ward, D. A., Woolhouse, H. W. /1986/: Comparative effects of light during growth on the photosynthetic properties of NADP-ME type C4 grasses from open and shaded habitats. I. Gas exchange, leaf anatomy and ultrastructure. - *Plant, Cell and Environment.* 9,261-270.
- Whittingham, C. P., Keys, A. J., Bird, I. F. /1979/: The enzymology of sucrose synthesis in leaves. In: Gibbs, M., Latzko, E.: *Photosynthesis II.* *Encycl. Plant Physiol.* Springer Verlag, Berlin, 313-326.
- Williams, L. E. /1985/: Net photosynthetic rate and stomatal and intercellular conductances subsequent to full leaf expansion in *Zea mays* L.: Effect of leaf position. - *Photosynthetica.* 19.

Zurzycki, J. /1974/: The effect of blue and red radiation on the volume changes of *Funaria* chloroplasts in vivo. - *Photosynthetica*, 8, 338-343.

Ezuton szeretném köszönetemet kifejezni Dr. Maróti Imre egyetemi docensnek, akitől a kutatási feladatok kitűzése és megvalósítása során sok segítséget kaptam.

Külön köszönet illeti Dr. Margóczy Katalint és Dr. Takács Editet, az MTA Ökofiziológiai kutatócsoportjának tudományos munkatársait a dolgozat elkészítésében nyújtott sok hasznos tanácsukért és segítségükért.

Köszönetet mondok Dr. Gulyás Sándor tanszékvezető egyetemi docensnek az elméleti és kísérleti munka feltételeinek biztosításáért.