

KÜLÖNBÖZŐ VIZGAZDÁLKODÁSU FAJOK FOTOSZINTETIKUS
PIGMENTRENDSZERÉNEK ÉS KLOROPLASZTISZ SZERKEZETÉNEK
VÁLTOZÁSAI ELTÉRŐ VIZÖKOLÓGIAI KÖRÜLMÉNYEK HATÁSÁRA

Doktori értekezés

Tuba Zoltán
tudományos segédmunkatárs

MTA Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót

1982



T a r t a l o m

oldal

1. Bevezetés	1
2. Irodalmi áttekintés	5
3. Anyag és módszer	17
3.1. A Festucetum vaginatae danubiale társulás bemutatása	17
3.2. A vizsgált növényfajok jellemzése	19
3.2.1. Festuca vaginata W. et K.	19
3.2.2. Achillea ochroleuca Ehrh.	20
3.2.3. Sedum sexangulare L.	21
3.3. A vizsgálat menete	22
3.4. A mikroklíma mérése	23
3.5. A talajnedvességtartalom mérése	24
3.6. A növények vízviszonyainak mérése	24
3.6.1. Mintavétel	24
3.6.2. A növények víztartalmának és vízdeficitjének meghatározása	25
3.7. A fotoszintetikus pigmentek meghatározása	29
3.7.1. Mintavétel	29
3.7.2. A pigmentek extrakciója	30
3.7.3. Vékonyréteg kromatográfiás meghatározás	30
3.8. A kloroplasztiszok ultrastrukturájának a vizsgálata	32
3.9. Alkalmazott biometriai módszerek	33
4. Eredmények	33
4.1. Az ökológiai viszonyok alakulása a vizsgálat során	33
4.1.1. A mikroklíma jellemzése	33
4.1.2. A talaj nedvességtartalmának változásai	36
4.1.3. Összegzés	38
4.2. A vizsgált fajok vízviszonyainak változása a száraz és nedves periódusokban	39
4.2.1. A levélvíztartalom és a vízdeficit változása	39
4.2.1.1. Festuca vaginata	39
4.2.1.2. Achillea ochroleuca	43
4.2.1.3. Sedum sexangulare	44
4.2.2. A talaj nedvességtartalmának és a vizsgált fajok víztartalmának és vízdeficitjének változása közötti összefüggések	44
4.2.3. A transzspiráció és a vízkieserélődési arány változásai	45
4.2.4. Összegzés	52



4.3. A vizsgált fajok fotoszintetikus pigmentrendszerének változásai eltérő vizükológiai körülmények hatására	55
4.3.1. A klorofill a és klorofill b koncentráció változásai	55
4.3.1.1. A Festuca vaginata klorofill a és b mennyiségének változásai	58
4.3.1.2. Az Achillea ochroleuca klorofill a és b koncentrációjának változásai	60
4.3.1.3. A Sedum sexangulare klorofill a és b koncentrációjának változásai	62
4.3.1.4. Összegzés	63
4.3.2. A karotinoidok mennyiségének változásai	65
4.3.2.1. A karotin és lutein+zeaxantin mennyiségének változásai	67
4.3.2.1.1. Festuca vaginata	67
4.3.2.1.2. Achillea ochroleuca	69
4.3.2.1.3. Sedum sexangulare	70
4.3.2.1.4. Összegzés	72
4.3.2.2. Az epoxixantofillok mennyiségének változásai	73
4.3.2.2.1. Az anteraxantin és violaxantin tartalmának változásai	73
4.3.2.2.2. A neoxantin mennyiségének változása	75
4.3.2.2.3. Összegzés	78
4.4. A vizsgált fajok kloroplasztisz szerkezetének változásai eltérő vizükológiai körülmények hatására	78
4.4.1. Sedum sexangulare	79
4.4.2. Achillea ochroleuca	81
4.4.3. Festuca vaginata	82
4.4.4. Összegzés	83
5. Az eredmények megvitatása	84
5.1. Az eltérő vizgazdálkodású szárazságtűrő fajok fotoszintetikus pigmentrendszerének reakciói	85
5.1.1. Klorofilok	85
5.1.2. Karotinoidok	89
5.1.2.1. A karotin és lutein+zeaxantin transzformációi	89
5.1.2.2. Az epoxixantofillok változásai	93
5.1.3. Pigmentarányok és pigmentszisztéma arányok	96
5.2. Eltérő vizükológiai körülmények hatása a vizsgált szárazságtűrő fajok kloroplasztisz szerkezetére	103
6. Összefoglalás	106
7. Irodalom	110
Függelék /1 - 16 kép/	

1. B e v e z e t é s

A növények életfolyamatait és növekedését a genetikailag meghatározott biokémiai és élettani folyamatok a környezeti tényezőkkel interakcióban szabályozzák. A komplex kontroll mechanizmusok teszik képessé a növényt a homeosztázis magas fokának a fenntartására akkor is, ha a külső körülmények vagy a növényen belüli folyamatok /pl. a vegetatív fázisból a reprodukтив állapotba való átmenet/ megváltoznak. Ha a környezeti tényező/k/ változása oly mértékű, hogy tartósan hátrányosan érint bizonyos életfolyamatot/ka/t és megakadályozza a növekedést, akkor az adott tényező/k/ - hiánya vagy többlete - által létrehozott stressz alakulhat ki.

A növényi életfolyamatok szempontjából limitálónak válható faktorok közül - ökológiai és gazdasági szempontból is - a víz az egyik legfontosabb tényező, amit a Föld számos pontján újabban jelentkező vízhiány csak nyomatékosabbá tesz. Tovább erősíti jelentőségét az a tény, hogy még a bőséges csapadéku területek növényei is átmennek időszakosan a belső vízstressz állapotán, és hogy a legtöbb területen a talaj nedvességtartalma csak ritkán biztosítja a növények növekedéséhez az optimális vízmennyiséget.

A növények belső vízviszonyaikat a gyökéren keresztüli vízfelvétellel és a transzspirációs vízvesztéssel, illetve e kettő relatív arányaival szabályozzák. A nap folyamán a transzspiráció felülmúlja a vízfelvételt. Az így létrejött belső vízdeficitet a növények rendszerint az éjszaka folyamán

csökkentik vagy küszöbölik ki, amikor ugyan a vízfelvétel és a transzspiráció is alacsony, de a vízfelvétel intenzitása általában nagyobb a transzspirációénál. Kramer /1962/ szerint belső vízdeficitet a megnövekedett transzspiráció, a rosszul szellőző talajból való lassu vízfelvétel vagy a kettő kombinációja, illetve a talaj vízkészletének csökkenése eredményezhet. A növények ismétlődő, a megnövekedett transzspiráció miatti délutáni hervadása jó vízellátásu talajokban nem veszélyes, mert a levelek éjjel rendszerint helyreállítják turgorjukat. Jelentőssé akkor válik a hervadás, ha a talaj kezd kiszáradni, a növények éjjel egyre kisebb mértékben képesek helyreállítani turgorjukat, a vízdeficit egyre nagyobb mértéket ölt, s kialakul a vízstressz.

Természetes növénytársulásokban, amikor a fény és egyéb környezeti tényezők kellő mennyiségben vannak jelen, klimatikus vagy edafikus hatásokra a víz szintén limitáló tényezővé válhat, amely általában magasabb hőmérséklettel is együtt jár. Nyilvánvaló, hogy amikor a vegetációs periódus adott szakaszában e fenti ökológiai szituáció /természetes vegetációbeli vízstressz/ lép fel, akkor a növénytársulás ezidőtájt /is/ élő fajai messzemenően adaptálódtak a vízhiányhoz. Ilyenkor a vízhiányt mesterségesen megszüntetve, jó lehetőség kínálkozik a szárazságtűrő fajok szélsőséges vízőkológiai körülményekre adott válaszainak a vizsgálatára. A természetes vegetáció szárazságtűrő fajainak vizsgálata közelebb vihet

a szárazságtűrés vagy éppen a szárazsággal szembeni érzékenység mechanizmusának a jobb megértéséhez, amivel közvetve a mezőgazdasági gyakorlat számára felhasználható ismereteket is nyújthat.

Számos megfigyelés ismeretes amely azt mutatja, hogy a növények anyagcseréjét már enyhe vízdeficit is jelentősen befolyásolhatja /pl. Kozłowski, 1968 és Mussel - Staples, 1979 összefoglaló munkái/.

Az anyagcserefolyamatok közül, fontosságra való tekintettel, nagyszámu munka foglalkozik a fotoszintézis különböző folyamatainak a vízdeficit vagy vízstressz alatti változásaival, ugyanakkor igen kevés azon munkák száma, amelyek a fotoszintetikus pigmentrendszer és a kloroplasztisz szerkezetének vízstresszre adott válaszait vizsgálják /lásd az Irodalmi áttekintést/. Pedig ismerve a fotoszintetikus pigmentrendszer tagjainak, különösen a karotinoidoknak, a környezeti tényezőkkel szembeni nagyfoku érzékenységét és változékonyságát /Strain, 1959; Sapozhnikov, 1969; Donohue et al. 1967; Claes, 1967; Maróti - Szemenkei, 1972; Maróti - Szajkó, 1972; Tuba, 1977; Krinsky, 1978; Goedher, 1979, Ida, 1981/, feltételezhető, hogy a vízhiányra, illetve a növény víztátságának jelentősebb változásaira is érzékenyen reagálnak, amely kihatással lehet a fotoszintézis fényreakcióira és ezen keresztül - közvetve - további folyamatokra. Mindezen változásoknak meg kell nyilvánulniuk a kloroplasztisz ultrastruktúrá-

jában is. Az eddigi ilyen tárgyú munkák csak a klorofillok változásairól számolnak be. Az igen kevés, karotinoidokkal is foglalkozó közlemény - a laboratóriumi körülmények közötti karotinoid-transzformációt tanulmányozó munka /Maróti - Szajkó, 1972/ kivételével - csupán az összkarotinoidok változásait követi nyomon. Az pedig egyértelmű, hogy az összkarotinoidtartalom az egyes karotinoidkomponensek bonyolult átalakulásai miatt, éppen változásuk lényegéről nem adhat felvilágosítást.

Munkámban az évelő homokpusztagyep /*Festucetum vaginatae danubiale*/ három eltérő vizgazdálkodású szárazságtűrő fajának /szklerofill *Festuca vaginata*, malakofill *Achillea ochroleuca*, szukkulens *Sedum sexangulare*/ fotoszintetikus pigmentrendszer és kloroplasztisz finomszerkezet változásait vizsgáltam szélsőséges vízőkológiai körülmények: öntözéssel előállított magas és természetes kiszáradással létrejött alacsony talajnedvességtartalom hatására.

Vizsgálataimmal elsősorban az alábbi kérdésekre kerestem választ.

1. Hogyan reagál az eltérő vizgazdálkodású szárazságtűrő fajok fotoszintetikus pigmentrendszere az egymást követő rövid idejű, szélsőséges /száraz és nedves/ vízőkológiai körülményekre?
2. Mutatnak e a vizsgált fajok klorofilljai és karotinoidjai a növényi vízviszonyokkal szoros összefüggésben lévő változásokat?

3. Milyen hatással vannak az eltérő vizökológiai körülmények a különböző vizgazdálkodású fajok kloroplasztiszainak ultrastrukturájára?

2. I r o d a l m i á t t e k i n t é s

Virgin /1965/ közölte elsőként, hogy már kisebb vízhiány is erősen károsítja a klorofill a képződését, prekursorának, a protoklorofill/ide/ kialakulásának a gátlásával. Pár évvel később Katayama és Shida /1970/ a száraz körülmények /vizstressz/ klorofill a/b arányt növelő és a nedves körülmények ezen arányt csökkentő hatásáról számolt be. Bourque és Naylor /1971/ vizsgálatai szerint a környezet alacsony páratartalma is csökkenti a klorofillfelhalmozódást. Buza csiranövényekben a vizstressz 9 órai megvilágítás után már gátolja a klorofill felhalmozódását /Duyzen - Freeman, 1974/, ami arra utal, hogy ennyi idő alatt ürül ki a növény protoklorofill/ide/ raktára, illetve a protoklorofill/ide/ prekursor raktára. A klorofill b klorofill a-ból való keletkezését a vizstressz kevésbé befolyásolja. A csiranövény karotinoid felhalmozódása sokkal hamarabb károsodott, mint a klorofilloké, ami vagy a karotinoid prekursorok kisebb mennyiségével vagy a karotinoid bioszintézis anyagcsereutjának a nagyobb érzékenységevel lehet összefüggésben. Közepes mértékű /-7 bar/ vizstressz az összklorofilltartalmat 32, az összkarotinoidtartalmat pedig 22 %-kal csökkentette buza csiranövényben Duyzen - Freeman, /1976/

a klorofill a/b arány emelkedett, a klorofill/karotinoid arány pedig csökkent, amiből arra az előző közleményükkel ellentétes megállapodásra jutnak, hogy a klorofillakkumuláció érzékenyebb a vízstresszre, mint a karotinoidakkumuláció.

Az abszcizinsav a vízstresszhez hasonlóan csökkenti a klorofill- és karotinoidtartalmat /El-Antably et al., 1967; Duysen - Freeman, 1976/, mivel pedig ismert, hogy vízstressz alatt megnő az abszcizinsav szint /Wright - Hiren, 1970/, feltételezik, hogy a vízstressz során megfigyelt pigmentváltozásokat az abszcizinsav hozza létre /Duysen - Freeman, 1976/. A citokinin amely az abszcizinsavval általában ellentétes változásokat eredményez, mérsékli a vízstressz hatását /Itai és Vaadia, 1971/ is.

Alberte et al. /1975/ *Canavalia ensiformis* zöldülő levelei fotoszintetikus apparátusának kialakulását vizsgálták vízstressz hatása alatt. A környezet alacsony páratartalmával vagy PEG-gel indukált vízstressz egyaránt késleltette a klorofillakkumulációt, még hozzá a klorofill b-t nagyobb mértékben. Legnagyobb hatással azonban a klorofill a/b protein komplex /II/-re volt, amelynek erősen redukált mértékű kialakulása a klorofill b szintézis gátlásával magyarázható. Ugyanakkor az 1. pigmentszisztéma P 700 klorofill a protein komplexének képződése változatlanul folyik. Eszerint ez a komplex kevésbé érzékeny a vízhiányra, a hasonlóan érzéketlen a P 700 aktivitás is /Fork és Miyama, 1973/. Vizsgálataik

szerint a sztomatikus aktivitás az 1. pigmentszisztéma reakciócentrumának, a P 700-at tartalmazó komplexnek a kialakulásával indul csak meg. Ugyanakkor jól ismert, hogy a sztomaaktivitás energiáját a kálium-transzport biztosítja /Allaway és Hsiao, 1973; Humble és Raschke, 1971/, a káliumion-transzport energiaforrása pedig az 1. fotoszisztémához kapcsolt ciklikus fotofoszforylációból származik /Pallas és Dilley, 1972/. Alberte és Thornber /1977/ 55 napos kukorica izolált mezofill és hüvelynyaláb sejtjeiben vizsgálták a vízstressz klorofilltartalomra és a klorofillszerveződésére kifejtett hatását. A klorofilltartalom /a sejtek szétválasztása nélkül/ mintegy 30 %-kal volt alacsonyabb -16 bar vízpotenciánál, mint a kontroll növényekben, a klorofill a/b arány pedig jelentősen nőtt. Külön vizsgálva a két sejtípust azt találták, hogy valamennyi klorofillveszteség a klorofill a/b protein komplex pigmentbomlásából mégpedig elsősorban mezofillsejtek komplexeiből ered, és hogy a hüvelynyaláb sejtek alig károsodnak ilyen szempontból. Ez a változás emeli meg a klorofill a/b arányt is /a mezofill sejtekben természetesen nagyobb mértékben/, továbbá csökken a fotoszintetikus egység mérete is a klorofill P700 arány alapján mérve. A két sejt-típus eltérő klorofillreakciójának okát abban látják, hogy a mezofillsejtek távolabb vannak az edénynyaláboktól, így bennük nagyobb vízdeficit alakulhat ki, mint a hüvelynyaláb sejtekben. Mindez azt is mutatja, hogy a specifikus membrán-

fehérjék nagyon érzékenyek a szövetek vízállapotára. Nagyon valószínű, hogy a klorofill a/b protein komplex mennyiségének csökkenése nem csak a kloroplasztisz membránjának struktúrájában okoz zavarokat, hanem csökkenti a fotoszintetikus elektrontranszport hatékonyságát is. Ugy tűnik továbbá, hogy a klorofill - protein komplex stressz körülmények között gyorsan katabolizálódva könnyen mobilizálható forrása lehet a fehérjeszintézisnek, de a karbonvázak a stressz alatti energianyerési folyamatokhoz is felhasználódhatnak.

Bab különböző koru primordiális leveleiben a vízpotenciál csökkenésére létrejött klorofill a/b arányváltozásokat elfedte és nehezen értelmezhetővé tette az egyedfejlődés hatása /Pospisilová et al., 1976/. Szerzők szerint a kevésbé stabil és sokkal reakcióképesebb klorofill a érzékenyebb a vízstresszre, mint a klorofill b. Eredményeik szerint a 2. fotoszisztéma az 1.-nél érzékenyebben reagál a stresszre. Továbbá vízstressz alatt a 2. fotoszisztéma aktivitása szempontjából lényegesebbnek tartják a klorofill a változásait, mint a stabilabb klorofill b-ét.

Spyropoulos és Mavrommatis /1978/ az örökzöld szklerofill *Quercus coccifera* és *Quercus ilex*, valamint a mezofiton *Quercus robur* vízstresszre adott pigmentreakcióit vizsgálták. A vízstressz mindhárom tölgyben csökkentette a klorofill-tartalmat, legnagyobb mértékben a mezofiton fajét. Az összkarotinoidtartalom megnövekedését a szklerofill fajokban egy-

fajta adaptációs mechanizmusként értelmezik, amely feltéhetően más faktorokkal együtt biztosítja a fotoszintetikus folyamatok stabilitását szárazság alatt. A lombhullató fáknek örökzöld szklerofillokénál magasabb fotoszintetikus rátáját /Lacher, 1975/ szerzők az utóbbiak alacsonyabb pigmentmennyiségével hozzák összefüggésbe.

Tudjuk, hogy a klorofillok /Shlyk - Fradkin, 1962; Shlyk - Nikolaeva, 1962; Nagy et al., 1967; Shlyk et al., 1969/ és a karotinoidok /Deroche - Costes, 1966; és 1969; Nagy et al., 1967; Maróti - Szajkó, 1972/ különböző típusu poláros és apoláros kötésekkel kapcsolódnak a thylakoid membránokhoz. Feltételezhető, hogy a víz, jól vezető hidritaktoid réteget képezve a membránfelületen, szerepet játszik a pigment - protein kötésekben /Pauling, 1961/. A víznek a karotinoidok transzformációira kifejtett hatását Maróti - Szajkó, /1972/ *Nonea lutea* és *Rumex acetosella* kifejlött leveleivel végzett vizsgálataiból ismerjük. Eszerint a violaxantin desepoxidációja nedves környezetben kisebb mértékű, mint folyékony vízes vagy száraz körülmények között. Vizes körülmények közötti megvilágítás hatására a lutein+zeaxantin és az anteraxantin mennyisége jelentősen megnövekedett. Száraz viszonyok alatti megvilágítás elsősorban a karotintartalom mennyiségének megnövekedését eredményezte, de - ezzel összefüggésben - nőtt az összkarotinoidtartalom is. A *Nonea lutea* leveleiben nedves körülmények között a neoxantin mennyiségének megnöveke-

dését is tapasztalták. Kísérletesen bizonyították, hogy fény hatására nemcsak a karotinok hidroxilációjával történő luteinképződés /Donohue et al., 1967/ mehet végbe, hanem a lutein dehidroxilálódhat is, karotin képződése közben /Maróti - Szemenkei, 1972/. Míg csíranövényekben a karotintartalom növekedése új szintézisből ered /pl. Horváth et al., 1972/, addig kifejlett levelekben a de novo szintézisnél jelentősebb a lutein dehidroxidálódásából származó növekedés /Maróti - Szajkó, 1972/.

Figyelemre méltó az a - fagyasztva-töréses elektronmikroszkópos technikával bizonyos mértékig már bizonyított - hipotézis, mely szerint erős stressz hatására a klorofill a/b protein komplex fizikailag disszociál a 2. pigmentszisztéma magjáról /Armond et al., 1979 és Raison et al., 1980/. A disszociáció a hidrofil és hidrofób kölcsönhatások erősségének a megváltozásakor jöhet létre. Feltételezik, hogy a fénygyűjtő pigment - protein komplexet a 2. pigmentszisztémához kötő erők hidrofilek. Magas hőmérséklet vagy erős vízhiány esetén a hidrofil kölcsönhatások ereje csökken, ugyanakkor a hidrofób kölcsönhatások ereje nő, és a komplex egyre több lipidhez kapcsolódik hozzá, amelyekbe be is ágyazódik. Ennek eredményeként a komplex és a reakciócentrum-protein közötti távolság egyre nő, és ha a kölcsönhatások már kiegyensúlyozatlanná válnak, a komplex ledisszociál.

A növényi szövetek vízdeficite a fotoszintetikus pigment-

rendszer módosításán keresztül és közvetlenül is hatással van a fotoszintézis fényreakcióira. Egyes szerzők szerint közepes mértékű vízstressz egyáltalán nem befolyásolja a Hill-reakciót, a fotofoszforilációt és a NADP - redukiót /Santarius, 1967; Santarius - Ernst, 1967; Santarius - Heber, 1967; Plant, 1971/, míg mások szerint /Boyer - Bowen, 1970; Fry 1970 és 1972; Vieira-Da-Silva - Veltkamp, 1970; Potter - Boyer, 1973; Mohanty - Boyer, 1975/ már mérsékelt vízstressz is erősen csökkenti a fenti folyamatok aktivitását.

Az 1. fotoszisztémát kevésbé gátolja a vízstressz, mint a 2. fotoszisztémát /Keck - Boyer, 1974; Pospisilová et al., 1976/, a ciklikus fotofoszforiláció pedig -10 és -11 bar vízhiánynál még teljes aktivitással folyik /Keck - Boyer, 1974/. Általában megállapítható, hogy erős környezeti stresszel /így pl. hővel/ szemben a Hill-reakció és a 2. pigment-szisztéma sokkal érzékenyebb, mint az 1. pigment-szisztéma /Kato - San Pietro, 1967; Yamashita - Butler, 1968; Emmett - Walker, 1973; Santarius, 1975; Björkman et al., 1976; Pearcy et al., 1977/. A 2. pigment-szisztéma érzékenységét izolált kloroplasztiszok és intakt levelek abszorpciójának és fluoreszcenciájának a változásával lehet elsősorban kimutatni /Mukohata et al., 1973; Krause - Santarius, 1975; Yordanov et al., 1975; Schreiber - Berry, 1977/. A Hill-reakció érzékenysége a 2. pigment-szisztéma reakciócentrumának stressz során bekövetkező magánvesztésével lehet összefüggésben



/Maison - Lalorel, 1977 és Gregory, 1977/. A nem ciklikus fotofoszforiláció stresszérzékenyebb, mint az elektrontranszport /Krause - Santarius, 1975/. A foszforiláció és az elektrontranszport stressz alatti szétkapcsolódását feltehetően a protongrádiens csökkenése miatti thylakoid membránpermeabilitás megváltozása okozza /Muhota et al., 1973 és Santarius, 1975/. A stressz megnöveli a töltéskompenzált ionok membránpermeabilitását, s így a fényindukálta töltésszeparálódás csökken /Emmett - Walker, 1973/. Santarius /1975/ szerint a nem ciklikus fotofoszforiláció különleges érzékenységet az adja, hogy a kapcsoló faktor a 2. pigmentszisztéma vízbontó érzékeny oldalán van.

Az egyes pigmentkomponensek és a pigmentszisztémák, illetve a fotofoszforiláció közvetlen kapcsolatát vizsgálva megállapították, hogy a heptánnal károsított kloroplasztiszok 1. fotoszisztéma aktivitását és ciklikus fotofoszforilációját β -karotin visszaállította /Bazynski - Tukendorf, 1977 és Tukendorf et al., 1980/. Ugyanakkor a xantofilok /lutein, violaxantin és neoxantin/ csak igen kis mértékben képesek a károsodás miatt elvesztett aktivitást helyreállítani. Hawcroft és Friend /1975/ viszont a violaxantin és lutein ciklikus fotofoszforilációt stimuláló hatását mutatták ki. Azonban a ciklikus fotofoszforiláció teljes visszaállítására az β -karotinon kívül csak az α -tokoferol képes még /Bazynski - Tukendorf, 1975/. A heptán extrakció a kapcsoló faktort /CF₁/

és thylakoid rekombinációs kísérlet, amelyben a rendszerhez adott kloroplasztisz lipidek hatására a CF_1 be tudott épülni a membránba /Harnischfeger - Schopf, 1977/.

A kloroplasztisz ultrastrukturájában vízstressz hatására bekövetkező változások - a kevés számú irodalmi adat alapján - legtöbbször nehezen értelmezhetők és nagyban függenek az adott faj szárazsággal szembeni érzékenységétől. Általában az a jellemző, hogy vagy nincs jelentősebb változás a thylakoid membránrendszerben vagy pedig a kloroplasztisz strukturája dezorganizálódik. Gyapot kloroplasztiszaiban dehidráció hatására e kloroplaszt riboszómák eltűntek, a thylakoid szerkezet teljesen degenerálódott /Viera-Da-Silva et al., 1974/. A plasztisz mátrix denzitása csökkent, a plasztisz pedig erősen megduzzadt. Giles et al., /1974/ kukorica hüvelynyaláb és mezofill plasztiszainak a változását követték nyomon a vízstressz kifejlődésével párhuzamosan, majd pedig a stressz megszüntetésével a regenerálódást vizsgálták. Az első változást 80 %-os relatív víztartalomnál: a hüvelynyaláb sejtek plasztiszaiban csökkent a keményítő mennyisége, 73 %-os víztartalomnál pedig eltűnt. C_3 -as növényben /buza/ hasonló jelenséget tapasztalt Mittelhauser és Steveninek /1972/ is abszeizinsavval indukált vízstressz hatására. A víztartalom további csökkenésére a hüvelynyaláb sejt plasztiszaiban ozmiofil szemcsék keletkeztek, amelyek a plasztisz széli részein rendeződtek. Más vonatkozásban a plasztisz

struktúra változatlan maradt. A mezofill sejt plasztisz külső membránja elvált és felfuvódott. A víztartalom további csökkenésekor /55 % alatt/ a mezofill sejtek 25 %-ában a tonoplaszt eltört, a sejtek teljesen dezorganizálódtak és kloroplaszt törmelékkel teltek meg. /A tonoplaszt törés jelenségét észlelte Shaw és Manocha /1965/ is./ A károsodást nem szenvedett sejtek kloroplasztiszainak külső membránja megduzzadt, de a gránum és a sztóma lamella változatlan maradt. Azon sejtek plasztiszaiban viszont, melyek tonoplasztja eltört, a törés előtt a külső membrán elválása és duzzadása kifejezettebb volt és a belső struktúra teljesen szétesett. Arra, hogy mi okozza a sejtek fent leírt szelektív károsodását, pillanatnyilag nincs magyarázat. A stressz megszűnte után a regeneráció gyors volt. A hüvelynyaláb sejtek és az el nem pusztult mezofill sejtek plasztiszaiban már 2 és fél óra múlva megjelent a keményítő. Húsz óra múlva a hüvelynyaláb sejtek plasztiszaiban már a mezofill sejt felőli oldalon helyezkedtek el. A mezofill sejt kloroplasztiszok külső membránjának felfuvódása 2 és fél óra múlva már csökkent, s másnap pedig eltűnt. A kukoricánál sokkal szárazság-ellenállóbb Sorghum nyalábhüvely sejt plasztiszaiban vízstressz alatt tovább megmaradt a keményítő, s a mezofill sejt kloroplasztiszok károsodása is kisebb volt, amely csak a külső membrán enyhe duzzadásában nyilvánult meg, a tonoplaszt pedig mindvégig ép maradt /Sanchez - Diaz és Kramer, 1971/.

Szárazságtűrő őszibarack kloroplasztisz strukturája szárazság hatására nem változott meg, ugyanakkor körte és alma kloroplasztiszaiban vakuolizációs folyamat indult meg, a gránumok közti membrán dezintegrálódott és a szélső gránumlamellák duzzadását lehetett megfigyelni /Kusnyirenko et al., 1971 és 1975/.

Hedera helix kloroplasztiszaiban a hőstressz csak a külső membránban okozott zavarokat, ami néhány szabálytalan formájú kiemelkedésben nyilvánult meg, de a thylakooid rendszer érintetlen maradt /Bauer - Senser, 1979/. A plasztisz kissé megduzzadt, és ezáltal valamivel hosszabb lett. Ezek a változások reverzibilisek voltak, 37 nappal a stressz után a külső membrán rendellenességei csökkentek, a teljes helyreállítás 71 nap múlva következett be, amely idő alatt új kloroplasztiszok képződését nem figyelték meg.

Fontos információt nyújtanak a vízstressz alatti gyapot kloroplasztiszokban mikrokémiai módszerekkel végzett vizsgálatok /Vieira-Da-Silva et al., 1974/. szerzők a savas foszfátáz és a savas és alkalikus lipáz aktivitásának megnövekedését tapasztalták a stresszelt kloroplasztiszokban. A savas foszfátáz enzim nagy része kijut a kloroplasztiszból. A savas lipáz aktivitása elsősorban a kloroplasztisz lamellái között figyelhető meg. A mitokondriumban sokkal erősebb a savas lipáz aktivitás mint a kloroplasztban, az alkalikus lipáz aktivitás elsősorban a plasztiszra jellemző. Mindez

azt valószínűsíti, hogy a nem szárazságtűrő fajokban a vízstressz hatására létrejövő membrándegradációkban a fenti enzimek aktivizálódásának fontos szerepe lehet. A stressz indukálta lipidhidrolízis eredményeként felgyülemelő szabas zsírsavak gátolják a Hill-reakciót és a 2. fotoszisztéma C-550-es komponensének fotoredukcióját.

A vízstressz alatti intercelluláris CO_2 koncentráció erős csökkenése limitálja a fotokémiai eredetű NADPH_2 felhasználását, így a NADPH_2 felhalmozódik, amely gátolja a további elektronáramlást az akceptor /NADP/ elégtelensége miatt /Lawlor, 1979/. Emiatt súlyosabb esetekben a fotokémiai apparátus elsősorban a 2. pigmentszisztéma károsodhat, ha csak a fölös energia nem adódik le fluoreszcencia formájában. A feleslegben lévő NADPH_2 mitokondriális oxidációja nem valószínű, mert az eredeti exogén NAD/P/ H_2 oxidációja a mitokondriális elektrontranszportban általában lassú /Lawlor, 1979/. Fentieken kívül igen kevés információnk van a vízstressznek a fényreakciókra kifejtett hatásáról, a fény és a CO_2 interakciójáról /Lawlor, 1979/, amelyek pedig befolyással vannak a növények fotoszintézisének és fotorespirációjának vízstressz alatti C_3 -as és C_4 -es fajokban eltérő mértékű változásaira, a nettó fotoszintézis csökkenése, a CO_2 -kompenzációs pont és a fotorespiráció emelkedése /Kriedemann - Dowton, 1981/.

3. A n y a g é s m ó d s z e r

3.1. A *Festucetum vaginatae* danubiale társulás bemutatása

A vizsgált fajok a mészkedvelő évelő homokpusztagyep, a *Festucetum vaginatae* danubiale eltérő vizgazdálkodású tagjai. A társulásnak a Vácrátót melletti Tece legelőn és az MTA Botanikai Kutatóintézetének Kísérleti Területén belül lévő - vizsgálatainkhoz felhasznált - állománya /1. fénykép/ florisztikai, cönológiai és ökológiai szempontból egyaránt megegyezik a Duna - Tisza közti *Praematricum* flórajárás évelő homokpusztagyepjeivel. A *Festucetum vaginatae* danubiale cönológiai besorolása szerint a *Corynephoretea* osztály *Festucetalia vaginatae* sorozatának *Festucion vaginatae* csoportjába tartozik /Soó, 1964/. A társulásban dominálnak a kontinentális, pontuszi, pontuszi-pannoniai flóraellemek. Az életforma típusokat tekintve a hemikriptofitonok, terofitonok és a kamefitonok képviseltetik magukat a legnagyobb arányban. A társulás domináns faja a *Festuca vaginata*, karakter fajai az *Euphorbia seguieriana*, *Fumana procumbens*, *Stipa capillata* és *S. joannis*, *Achillea ochroleuca*, *Medicago minima*, *Alkanna tinctoria*, *Onosma arenaria*, *Koeleria glauca*, *Kochia laniflora*, *Syrenia cana*, *Centaurea arenaria*, *Sedum sexangulare*, *Polygonum arenarium* ssp. *kitaibelianum*. A kryptogámok közül az *Equisetum ramosissimum*, *Tortula ruralis*, *Cladonia foliaceae*, *Cladonia furcata* és *Cornicularia tenuissima* a leggyakrabban előforduló fajok.

A társulás jól elkülöníthető aszpektusokra tagolódik /Kárpáti - Kárpáti, 1954/. Tavasszal az első terofiton - geofiton aszpektus a *Cerastium semidecandrum* és az ezt követő *Myosotis micrantha* - *Saxifraga tridactylites* fázisokkal. Ezt - rendszerint május elején kezdődő és általában augusztus közepéig tartó - hemikriptofiton - kamefiton aszpektus követi két fázissal /*Alkanna tinctoria* - *Onosma arenaria* és *Thymus glabrescens* - *Fumana procumbens*/. Erre az aszpektusra esik a legnagyobb nyári szárazság, amit a vegetációs időszak második terofitonaszpektusa vált fel /*Kochia laniflora* - *Polygonum arenarium* fázissal/. Ennek levonultával /szeptember közepétől-végétől/ - az őszi csapadéktöbblet és alacsonyabb hőmérséklet hatására fejlődésnek induló - zuzmók - mohák aszpektusa jellemzi a homokpusztagyepet egészen a hótakaró megjelenéséig. A téli nyugalmi időszak viszonylagos, mivel a fajok egy része csiranövényként, törőzsás, kifejletlen egyed vagy esetleg kifejlett egyed /pl. *Festuca vaginata*/ állapotban telet át /Kárpáti - Kárpáti, 1955/.

A vizsgálati terület - a társulás egyéb előfordulási helyeivel együtt - a meleg, száraz nyaru kontinentális éghajlati körzethez tartozik, évi csapadékmennyisége 569 mm, évi középhőmérséklete 9,9 °C az elmúlt 50 év törzsadatai alapján/. Hazánk egyik legszárazabb területe, különösen nyári időszakban. A társulás talaja meszes /pH 7,7/ homoktalaj /Kárpáti et al., 1970/.

A társulás félig zárt, architektúrája egyszerű, hiányzik a vertikális színtezettség. A legszembevetőbb az aszpektusokkal előzőleg már jellemzett időbeli strukturáltság. A nyári aszpektusban, amikor csapadékot alig kap a terület, a víz válik a legfontosabb limitáló tényezővé, és a különböző szárazságtűrő fajok uralják a társulást.

Ez a társulás az objektuma az újszempontrú, társulásszintű növényökológiai, elsősorban niche-vizsgálatoknak is /Fekete et al. 1976/.

3.2. A vizsgált növényfajok jellemzése

3.2.1. *Festuca vaginata* W. et K.

A faj az Alismatales - Poales ágazat Poales rendje Gramineae családjának Poideae - Festucoideae alcsaládjába tartozik.

A *Festuca vaginata* /2. fénykép/ síksági-kollin, pannóniai szubendemikus faj. Elterjedési területe Alsó-Ausztriától és morvaországtól Dobrudzsáig és Bulgáriáig tart, valamint Lengyelországban és Nyugat-Ukrajnában fordul elő. Száraz, laza, meleg, tápanyagban szegény, gyengén vagy alig humuszos, mészes, bázisokban gazdag vagy gyengén savanyu homoktalajokon, nagyon ritkán egyéb talajon él. A mészben gazdag homokpuszták uralkodó homokkötő füve /*Festucetum vaginatae arrabonicum* és *danubiale*/, a mészkerülő homokpusztagyepeken /*Festuco vaginatae - Corynephorretum*/ pedig kodominans, de egyik gyepalkotója a homoki erdeifenyveseknek /*Festuco vaginatae - Pinetum*/ is, és borókás nyárasokban /*Junipero - Populetum*/ fáciesal-

kotó, de előfordul homoki réteken, homoki lápréteken, valamint akácosokban és ültetett fenyvesekben is /Soó, 1973/.
Leveleinek szklerenchima-rétegei egyenletesen vastagok. Levelei simák, deresek, viaszbevonatuk letörölhető. Levélereik száma általában 9 /ritkábban 7-15/, levélszélességük 0,6-2,0 mm. Fő gyökértömege 5-10 cm mélyen helyezkedik el. Május végétől július végéig virágzik. Életformája szerint hemikriptofiton. Szklerofill növény.

3.2.2. *Achillea ochroleuca* Ehrh.

Rendszertanilag a Rhoeadales - Asterales ágazat Asterales rendje Compositae /Asteraceae/ családjának Asteroideae /Tubuliflorae/ alcsaládjába tartozik.

Az *Achillea ochroleuca* /3. fénykép/ síksági-kollin, pontuszi - pannóniai faj, hazánkon kívül Nyugat-Ukrajnában és Szlovákiában fordul még elő. Hazánkban a Duna-Tisza között gyakori, ezenkívül az Északi Középhegység és a Dunántúli Középhegység néhány helyéről, valamint a Bodrogből ismert. Mészkedvelő, így meszes, laza, száraz, humuszban szegény homoktalajon él, ritkán azonban grániton, törmelék- vagy vályogtalajon is előfordul. Homokpuszták /Festucetum vaginatae danubiale/ karakterfaja, olykor fáciesalkotó is lehet. Előfordulhat azonban pusztafüves lejtőkön, homoki réteken /Astragalo-Festucetum/ és legelőkön /Potentillo - Festucetum pseudovinae/ is. Cönológiai viszonyait tekintve *Festucion vaginatae* faj /Soó, 1970/.

A levelek egyszerűen szárnyasan szeldeltek, egymás feletti levélemeletekben helyezkednek el, az egyes emeleteken belül pedig szórt állásuak. A növény finoman szürkén molyhos. 5-10 cm mélyen gyökerezik. Virágzási ideje július - augusztus. Leveleivel enyhe szukkulenciát mutató malakofill növény. Hemikriptofiton életformájú.

3.2.3. *Sedum sexangulare* L.

Taxonomiailag a Magnoliales - Dipsacales ágazat Rosales rendjének Crassulaceae családjába sorolható.

A *Sedum sexangulare* /4. fénykép/ a síkságoktól a prealpin tájig elterjedt, közép - délkelet-európai /- mediterrán/ faj. Mészkedvelő, laza, száraz, meleg, humuszban nagyon szegény homok-, szikla-, törmelék- és hordaléktalajon él. Homokpuszták /*Festucetum vaginatae*, *Brometum tectorum*, *Festuco-Corynephorretum*/, sziklagyepek /*Festucetum glaucae*/, sziklafüves /*Caricetum humilis*/ és pusztafüves /*Festucetum sulcatae*/ lejtők, valamint homoki rét és legelő, mészkerülő homoki gyepek, erdőpusztarétek, karsztbokorerdők és száraz tölgyesek a leggyakoribb hazai társulások, amelyekben előfordul. Cönológiaiilag *Festuco - Brometea* faj /Soó, 1966/.

Szára kuszó tövű, levelei szál-as-hengeres alakúak. A szár levelei rendszerint hat sorban állnak, csaknem vízszintesen. Június végétől augusztus végéig virágzik. Sekélyen, átlagosan 5 cm mélyen gyökerezik. Kamefiton életformájú, szukkulens növény.

A fajok fenológiai helyzete a vizsgálat alatt

Mind a három vizsgált faj a vizsgálat egész időtartama alatt virágzó /virágzás végi/ állapotban volt.

3.3. A vizsgálat menete

A vizsgálatokat 1981. nyarán végeztem az MTA Botanikai Kutatóintézete Kísérleti Területén belül lévő *Festucetum vaginatae* társulás előzőekben jellemzett három fajával. 1981-ben a vegetációs időszak, s ezen belül különösen a nyár, a szokásosnál is szárazabb volt.

A vizsgálatok kezdete előtt 3 hetes esőmentes száraz időszak volt, melynek mikroklimaviszonyai hasonlóak voltak az 1. táblázatban feltüntetett kísérleti időszak alattival.

A vizsgálat céljának megfelelő szélsőségesen nedves, illetve szélsőségesen száraz talajú állapotokat öntözéssel, illetve az ezt követő természetes kiszáradással hoztam létre.

Az állományban plakorhelyzetű, a társulást jól reprezentáló és a vizsgált fajokat nagy egyedszámban tartalmazó 10 x 10 m-es területet jelöltem ki /5. fénykép/. A szélsőségesen nedves, magas nedvességtartalmú, bő vízellátású állapotot/továbbiakban nedves periódus/ a jelzett napokon reggel 7 órától délelőtt 10 óráig tartó esőszerű öntözéssel állítottam elő, 40 mm/m² mennyiségű vízzel. A száraz, alacsony nedvességtartalmú, vízhiányos állapotot /továbbiakban száraz periódus/ az első kivételével, amely a vizsgálatok kezdete előtt 3 héttel hullott eső utáni kiszáradással alakult ki,

az öntözések utáni természetes kiszáradással hoztam létre.

Igy az első vizsgálatot száraz periódusban július 28-án, a másodikat a július 28-i öntözéssel előállított nedves periódusban július 29-én, a harmadikat az öntözés utáni kiszáradással létrejött száraz periódusban augusztus 3-án, a negyediket az augusztus 3-i öntözéssel létrehozott második nedves periódusban augusztus 4-én, az ötödiket pedig az újabb kiszáradással előállított száraz periódusban augusztus 6-án végeztem.

A vizsgálatok eredményeinek közlésekor az egyes száraz és nedves periódusok táblázatbeli és grafikonbeli sorrendje minden esetben megegyezik a kísérlet eredeti fenti sorrendjével, ezért a dátumokat az 1. táblázat kivételével nem tüntetem fel.

3.4. A mikroklíma mérése

A vizsgálat időtartama alatt folyamatosan mértem a mikroklíma legfontosabb paramétereit, valamint a fényintenzitást a mintavételek időpontjában és naponkénti maximális fényintenzitásértékeket 13 órakor.

A léghőmérsékletet és a levegő relatív páratartalmát a gyepszint magasságában 20 cm-rel a talaj fölött TZ-18 típusú termohigrográffal /6. fénykép/ rögzítettem. A talajhőmérsékletet 5 cm mélységben higanyos talajhőmérővel, a fényintenzitást pedig JU 16 típusú szeléncellás fotoelektromos fénymérővel mértem.

A transzspiráció és vízkicserélődés vizsgálatakor hasonló módon mértem a mikroklímát.

3.5. A talajnedvességtartalom mérése

A talajnedvességtartalom meghatározását valamennyi vizsgálati időpontban az 5-10 cm közötti talajmélységből talajfúróval vett mintákból végeztem, alkalmanként 7 - 10 ismétlésben. A talajviztartalom napszakos változása miatt /Ravasz, 1967/ minden alkalommal reggel 7 órakor vettem a mintákat. A mérést az ún. direkt vagy súlymérési módszerrel végeztem a friss, nedves minta és a 105 °C-on szárítószekrényben 24 órán keresztül súlyállandóságig szárított minta súlykülönbsége alapján. A talaj viztartalmát az egységnyi szárazsúly százalékában adom meg. A talajnedvességtartalom súlyméréssel történő meghatározása mind a mai napig a leggyakrabban használt biztos módszer. A legmodernebb laboratóriumi és szabadföldi módszereknél is ezt használják kalibrálásra /Gardner, 1968/.

3.6. A növények vízviszonyainak mérése

3.6.1. Mintavétel

Mivel ismert, hogy a növények leveleinek viztartalma változik a növények életkorával /Kozłowski, 1964/, sőt jelentős változást mutat egyetlen napon belül is /Rychnovská, et al 1972, és Kozłowski, 1964/ előbb idézett review-ja/, ezért a vízviszonyok vizsgálatához mindhárom fajnál mindig azonos helyzetű és koru levelekből vettem a mintákat, azonos időpontban reggel 7 órakor. /Az egyes fajokra vonatkozó mintavételi módszert A fotoszintetikus pigmentek meghatározása c.



rész Mintavételénél adom meg./ Víztartalom és víz/telítettség/ deficit meghatározását valamennyi alkalommal fajonként 15 ismétlésben végeztem.

3.6.2. A növények víztartalmának és vízdeficitjének meghatározása

A növények víztartalmát ún. közvetlen, szárítósos módszerrel határoztam meg /Čatsky, 1974/, vagyis a friss levélminta és a szárítószekrényben súlyállandóságig szárított minta súlykülönbsége alapján. A levélmintákat a mintavétel után azonnal lemértem, majd előmelegített szárítószekrénybe téve a lehető leggyorsabban megöltem a növényeket, megelőzve ezzel a magas hőmérsékleten fellépő gyors légzésből származó súlyvesztést. A szárítást 105°C -on 24 óra hosszáig végeztem. A szárítási idő a növények kompaktságától, szöveti felépítésétől függ. Termesztett növényeknél már 2 óra hosszúság 70°C -on történő szárítást elegendőnek tartanak /Čatsky, 1974/, ugyanakkor más szerzők szerint még 105°C -on való szárításnál is maradhat vissza víz a szövetekben, azonban ez a hiba a nagyobb ismétlésszámú vizsgálatoknál kiküszöbölődik. Strebeyko és Karwowska /1958/ e módszer reprodukálhatóságát és pontosságát vizsgálva megállapították, hogy alkalmazásánál maximálisan 1%-os hibával kell számolni. A víztartalmat a levelek egységnyi szárazsúlyának százalékában adom meg.

A víztelítettségi deficit az a vízmennyiség, amely a nö-

vény teljes víztelítettségi állapotának az eléréséhez szükséges, vagyis egy növényben adott időpontban lévő víztartalom és a maximális telítettségi állapot víztartalma közötti különbség. Ez a maximális /telítettségi/ víztartalom százalékában fejezhető ki:

$$\text{Víztelítettségi deficit} = \frac{\text{telített levél víztartalma} - \text{aktuális víztartalom}}{\text{telített levél víztartalma} - \text{szárazsúly}} \times 100 \text{ \%}$$

A módszert Iljin /1923/ munkája alapján Stocker /1928/ dolgozta ki. Ez egy mesterségesen előállított víztelítettség, amely nem felel meg minden szempontból pontosan a növények eredeti környezetében előálló maximális víztelítettségnek. Viszont azonos környezeti tényezők /hőmérséklet és megvilágítás/ mellett végezve a vizsgálatot különböző növények vízviszonyainak az összehasonlítására is alkalmas /Burström, 1966/ általánosan használt módszer.

A víztelítettségi deficit /vízdeficit/ méréséhez a leveleket azonnali súlymérés után 24 óráig usztattam csapvizben, konstans hőmérsékleten /25 °C/ és nappali megvilágításon /500 lux/, Weatherley /1950/ módszere szerint. A víztelítettségi súly lemérése után a víztartalom meghatározásánál leirtak szerint jártam el. A módszer hibahatára $\pm 3 - 5 \%$ közötti /Catsky, 1974/. A hiba egy része abból származik, hogy az extenziós növekedés miatti vízfelvétel a telítés második fe-

leben lassabb, mint az elsőben /Boyer, 1970/. A szárazsúlyvesztesség 25°C -on az öszszárazsúlynak csupán 1-2 %-a /Čatsky, 1965/, a légzés telítés alatti fluktuációjának így gyakorlatilag nincs hatása.

A vitztelitettségi deficit azonos a relativ vitztartalom fogalmával, csupán számszerű kifejezésükben van különbség. A relativ vitztartalmat Weatherley /1950/ relativ turgiditásként vezette be, s noha sokan használják, nem tul alkalmas mutató, mert a turgiditásról keveset árul el.

3.6.3. A transzspiráció és a vitzkicserélődési arány mérése

Transzspiráció és vitzkicserélődési vizsgálatokat a vizsgált három fajjal 1981. augusztus 1-én, augusztus 7-én és 1982. augusztus 31-én végeztem, a Vizsgálat menete c. részben leírtakkal azonos módon előállított száraz és nedves periódusban.

A vizsgálatokhoz a levágott növényi részek rövid idejű súlymérésének módszerét használtam /Ivanov, 1918 és 1928; Huber, 1927; Stocker, 1929/. A levágott növényi részeknek /leveleknek/ azonnal lemértem a súlyát, majd minden esetben stopperórával mért 3 percre eredeti környezetébe helyeztem ki, amelynek letelte után újra megmértem a súlyát. A két mérés közötti súlykülönbség /0,1 mg pontossággal mérve/ a párologtatásból származik. A módszer azon a feltételezésen alapszik, hogy a levágott növényi részek a levágást követő néhány percben megtartják eredeti transzspirációs rátájukat.

Néhány esetben azonban, a levágás után 5. perctől általában, a transzspirációs ráta növekedése figyelhető meg /"Ivanov effektus"/. Az biztos, hogy a vágás által előidézett sokk és mechanikai hatás ezt az effektust nem okozhatja. Ez minden bizonnyal az összefüggő vízoszlop nyomása alóli felszabadulásnak tulajdonítható. Gazometriás módszerrel ugyancsak tapasztalható a jelenség /Andersson et al., 1954/. Ezt a vágási felület folyékony paraffinnal való bevonása sem szünteti meg. A vizsgálatok értékelésében nehézségeket jelentő Ivanov effektust elkerülendő, csak a vágás utáni közvetlen 3 percben mértem a transzspirációt, ugyanis nagyszámu vizsgálatok alapján az első három percben nincs különbség az intakt és a levágott levél transzspirációja között /Čatsky, 1974/.

Mindhárom fajnál, minden vizsgálati napon reggel 7 órától este 22 óráig, óránként 3 ismétlésben mértem a transzspiráció menetét, száraz és nedves periódusbeli növényeken egyaránt. A reggel 6 órai transzspiráció értékeit a transzspiráció lineáris növekedéséből számítottam, mert ilyenkor még nem lehet szétválasztani a növényi levél felületén lévő haramat párolgását a növény transzspirációjától /Rychnovská, 1979/. A transzspirációs értékeket

$g \text{ viz} \cdot g^{-1} \text{ szárazsúly} \cdot \text{nap}^{-1}$, illetve

$mg \text{ viz} \cdot g^{-1} \text{ szárazsúly} \cdot \text{perc}^{-1}$ értékekben adom meg.

Az egy nap alatt kicserélődött víz mennyiségét egységnyi víztartalomra vonatkoztatva $/g \text{ viz} \cdot g^{-1} \text{ viz} \cdot \text{nap}^{-1}$ értékben/

a transzspiráció napi menetéből számítottam /Rychnovská et al. 1972 és Rychnovská, 1979/, ahol a nap /a transzspirációnál és a vízkicserélődési aránynál is/ a reggel 6-tól este 22 óráig terjedő időtartamot jelenti.

Mindhárom vizsgálati napon átlagos nyári száraz, meleg időjárás volt, maximálisan 10 %-nyi fél - egy óra hosszáig tartó felhőzettel, szélcsenddel.

3.7. A fotoszintetikus pigmentek meghatározása

3.7.1. Mintavétel

A fotoszintetikus pigmentvizsgálatokhoz is fajonként mindig azonos helyzetű és kora levelekből azonos időpontban vettem a mintákat, mivel a klorofillok és a karotinoidok mennyiségi viszonyai változnak az életkorral /Šesták 1977 és 1978/, de változnak ugyanazon faj azonos kora és helyzetű leveleiben egy napon belül is /Hawkins et al., 1981/.

Igy a *Festuca vaginata*-nál mindig a hármás - hüvelyben lévő - levélhajtás középső /az évi/ leveleinek középső 5 cm-es darabját használtam a vizsgálatokhoz.

Az *Achillea ochroleuca* esetében felülről az 5. levelemléteből vettem a mintákat, az egyes leveleknek pedig a középső részét használtam fel.

A *Sedum sexangulare* esetében pedig az azonos helyzetű száraz középső részének leveleivel dolgoztam.

Mivel a fotoszintetikus pigmentek eloszlása a csúcstól a bázis felé haladva különböző, ezért az egyes levelek középső

részét használtam a vizsgálatokhoz. A *Sedum sexangulare*-nál e levelek igen kis mérete miatt az elhanyagolható, itt viszont a szár középső részén lévő levelekből vettem a mintákat.

A mintavétel minden vizsgálat alkalmával reggel 7 órakor történt, a minták pedig azonnal feldolgozásra kerültek.

Minden alkalommal fajonként 5 - 5 ismétlésben végeztem pigmentmeghatározást.

3.7.2. A pigmentek extrakciója

A pigmentek extrakcióját Maróti - Gabnai /1971/ módszere szerint végeztem. A súlymérés után /a meghatározáshoz 500 - 1000 mg közötti levélmennyiségeket használtam/ a felapritott levéldarabokat előhűtött dörzsmezzsárban, 2 ml 100 %-os acetonnal és kb 8 ml petroléterrel /fp. 80 °C/ csipetnyi $MgCO_3$ jelenlétében eldörzsöltem. Az oldószerek mennyiségét 4-5 részre osztva dörzsöltem el az anyagot, úgy, hogy az össz-pigment kivonatot dekantáltam. A teljes extraktumot ezután 5 ml térfogatra egészítettem ki. A többi petroléter az extrakció közben párolgott el. Az így kapott extraktum teljes egészében, változatlan formában tartalmazza a karotinokat, xantofillokat és klorofillokat, és közvetlenül felhasználható vékonyréteg kromatografálásra. Az egész folyamatot biztonsági fényben, sötétkamra lámpa fényénél végeztem.

3.7.3. Vékonyréteg kromatográfiás meghatározás

Az egyes pigmentkomponenseket vékonyréteg kromatográfiával

különítettük el, Maróti - Gabnai /1971/ módszerét használva. A vékonyréteget cellulózpor /Cellulose powder MN 300/ és szilikagél /Silica Gél G to Stahl/ 1:1 arányu keverékéből /10 g szilikagél/ és 78 ml desztillált vizből készítettem. A zsirtalanított és száraz üveglemezekre vékonyrétegekromatográfiás készülékkel /Labor MIM/ vittem fel a réteget, melynek vastagsága 250-300 μ volt. Az így elkészült lemezeket 12 órai szobahőmérsékleten való állás után szárítószekrényben másfél óráig 110 °C-on aktiváltam. A lemezek kihűlés után azonnal felhasználhatók.

Minden extraktumból 1 ml-t vittem fel a lemez szélétől 3 cm-re lévő startvonalra. A kromatogram kifejlesztése hűtőszekrényben lévő futtatókádban, sötétben, benzín - i-propilalkohol - deszt. viz 100:12:0,25 arányu elegyével történt, egy dimenziós felszálló módszert alkalmazva. A kromatogram kifejlesztésének távolsága 14-15 cm volt, a futtatási idő 30 perc.

A kromatografálás után a klorofillokat acetonban, a karotinoidekat pedig metanolban eluáltam, majd 6000 x rpm fordulaton 10 percig centrifugáltam.

Az egyes pigmentkomponensek azonosítása R_f - értékeik, valamint SPECORD U VIS spektrofotométerrel felvett abszorpciós görbéik alapján történt. Az egyes pigmentek extinkcióértékeit Spektromom 361-es spektrofotométerrel mértem, az adott körülmények közötti /oldószer, hőmérséklet/ abszorpciós maximumaikon.

Az 1 g szárazsúlyra eső pigmentértékeket /mg . g⁻¹/ Hager - Meyer - Bertenrath /1966/ specifikus extinkciós koefficiensei és képlete alapján számítottam.

. Munkámban az alábbi fotoszintetikus pigmenteket határoztam meg: α és β karotin /együtt/, lutein+zeaxantin /együtt/, antexantin, violaxantin, neoxantin, klorofill a és klorofill b.

3.8. A kloroplasztiszok ultrastrukturájának a vizsgálata

Az elektronmikroszkópos vizsgálatokat az Országos Közegészségügyi intézet Morfológiai Osztályának Elektronmikroszkópiai Laboratóriumában végeztük. A kloroplasztisz ultrastruktúra vizsgálatokhoz a vizsgált fajok leveleiből a Fotoszintetikus pigmentek meghatározására /Mintavétel/ c. résznél leírtak szerint vettem a mintát 1981. július 28-án és 29-én száraz és nedves periódusban.

A levéldarabkákat kakodiláttal /pH 7,0/ pufferolt 2,5 %-os glutáraldehidben fixáltuk másfél óráig. A mintákat még a terenpen, rögtön a levételkor tettem a lehűtött fixálóba és azonnal az Elektronmikroszkópiai Laboratóriumba szállítottuk. Az anyagokat a pufferral való többszöri átmosás után veronál-acetát pufferban 2 %-os ozmiumtetroxiddal 1 óráig utófixáltuk, majd felszálló etanol sorozattal víztelenítettük és Durcupan akrilamidba ágyasztuk.

A Reichert ultramikrotómmal készített ultravékony metszeteket uranil-acetáttal és ólom citráttal kétszer megfestettük. A metszeteket JEM 100 C elektronmikroszkóppal vizsgáltuk.

3.9. Alkalmazott biometria i módszerek

A vizsgált tényezők szórását és az egyes tényezők közötti lineáris összefüggéseket Sváb /1973/ módszere szerint számítottam.

4. E r e d m é n y e k

4.1. Az ökológiai viszonyok alakulása a vizsgálat során

4.1.1. A mikroklíma jellemzése

A mikroklímát a szabadföldi ökológiai és ökofiziológiai vizsgálatokban szokásos módon /Précsényi, 1956; Rychnovská, 1966; Rychnovská et al., 1972; Monteith, 1975/ jellemzem. Megadom a napi legmagasabb és legalacsonyabb talaj- és léghőmérsékletet /20 cm magasságban, illetve -5 cm mélyen mérve/, a naponkénti legnagyobb talaj- és léghőmérsékleti különbséget és a naponkénti /20 cm magasságban mért/ legkisebb relatív légpáratartalmat /1. táblázat/. Megadom továbbá a napi legmagasabb fényintenzitás értékeket és a vizsgálati napokon a mintavétel időpontjában mért fényintenzitást /1. táblázat/.

A napi maximális talajhőmérséklet minden nap 25°C feletti, de a 30°C -ot nem haladja meg. A talaj naponkénti legalacsonyabb hőmérséklete $17,2$ és $20,4^{\circ}\text{C}$ közötti. A napi léghőmérséklet legmagasabb értékei 34 és 39°C közöttiek, a minimális hőmérsékleti értékek pedig 5 -től 10°C -ig terjedően változott. A talaj alacsony napi hőingásával szemben $6,5$ - $9,0^{\circ}\text{C}$ /

1. táblázat A mikroklimatikus tényezők változása a Festucetum vaginatae társulásában a vizsgálat alatt.

Napok	a °C	b °C	c °C	d °C	e °C	f °C	g %	h μE.m ⁻²	j .sec ⁻¹
7. 28. ⁺	38	6	32	28,4	18,6	9,0	36	1087	66,6
29. ⁺⁺	39	8	31	27,1	18,5	8,6	35	1175	72,8
30.	39	7	32	28,0	19,2	8,8	39	1263	-
31.	36	9	27	26,4	18,2	8,2	37	1157	-
8. 1.	35	10	25	25,8	17,3	8,5	40	1035	-
2.	35	8	27	27,0	20,4	6,6	41	1140	-
3. ⁺	35	6	29	25,6	18,8	6,8	41	1245	77,2
4. ⁺⁺	36	7	29	25,3	19,1	6,2	38	1122	70,2
5.	34	5	29	26,4	17,7	8,7	40	1288	-
6. ⁺	35	7	28	25,7	17,2	8,5	38	1140	-

Jelmagyarázat:

a= napi legmagasabb léghőmérséklet 20 cm magasságban

b= napi legalacsonyabb léghőmérséklet 20 cm magasságban

c= napi legnagyobb léghőmérsékleti különbség

d= napi legmagasabb talajhőmérséklet -5 cm-en

e= napi legalacsonyabb talajhőmérséklet -5 cm-en

f= napi legalacsonyabb talajhőmérsékleti különbség

g= napi legalacsonyabb relatív légpáratartalom 20 cm magasságban

h= napi legnagyobb fényintenzitás 20 cm magasságban

j= fényintenzitás a mintavétel időpontjában 20 cm magasságban

+ = száraz periódusbeli mintavétel

++ = nedves periódusbeli mintavétel

a 20 cm-en mért léghőmérséklet napi ingása legalább háromszor, de augusztus 3-án majdnem ötször nagyobb. A levegő napi legalacsonyabb relatív nedvességtartalma 34 és 41 % közötti volt.

A napi maximális, 13 órakor 20 cm magasságban mért fényintenzitásértékek megfelelnek a társulásban más éveken nyáron mért értékeknek /Tuba, 1980/. A mintavételi időpontok /reggel 7 óra/ fényintenzitásértéke $66,6-77,2 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ között mozgott.

A mikroklíma napi menetéről az első transzspiráció vizsgálati nap mikroklímaviszonyait bemutató 4. ábra ad felvilágosítást.

Tehát a társulás mikroklímáját a vizsgálati időszakban a napi kis talajhőmérsékleti ingás, ugyanakkor a léghőmérséklet nagy napi ingása /magas nappali és alacsony éjszakai hőmérséklet/ és az alacsony nappali páratartalom jellemzi, amely erős fényintenzitással párosul. Mindez jól tükrözi a társulás szemiariid /száraz és meleg/ jellegét. Ez a területileg közel fekvő /Gödöllő, Száritó Legelő/, fajösszetételében ugyan különböző, de architektúrájában igen hasonló Brometum tectorum és Cynodontetum mikroklímájával való összehasonlításból is látszik, ahol hasonló időszakban /VII. 29./ a napi maximális léghőmérséklet alacsonyabb /32,5 és 32,1 °C/, a légpáratartalom pedig magasabb /54 %/ volt /Précsényi, 1956/.

Az öntözés nem okozott a talaj- és léghőmérsékletben,

illetve a páratartalomban szignifikáns változásokat. Hasonlót tapasztalt Rychnovská /1966/ *Festucetum sulcatae* társulás kis területének öntözésekor.

Mivel a vizsgálati időszak alatti napok mikroklímájában nem volt szignifikáns különbség, így végig azonos mikroklímatis hatással kell számolni.

4.1.1. A talaj nedvességtartalmának változásai

A vizsgált növények rizoszféraszintjében, 5-10 cm mélységben mért és az egységnyi szárazsúly százalékában kifejezett talajnedvességtartalom vizsgálat alatti változásait a 2. táblázat és az 1/D. ábra tartalmazza. A talajnedvességtartalom a 3 hetes esőmentes száraz időszak után 2,56 %, amely az első öntözés hatására négy és félszeresére /11,66 %/ nő. Az

2. táblázat A talaj /szárazsúly százalékában kifejezett/ nedvességtartalmának változása az 5-10 cm-es talajmélységben a vizsgálat folyamán.

Periódus	%
száraz	2,56 $\pm$ 0,04
nedves	11,66 $\pm$ 0,23
száraz	3,48 $\pm$ 0,12
nedves	12,10 $\pm$ 0,15
száraz	5,04 $\pm$ 0,21

Az öntözés utáni kiszáradás üteme gyors, 6 nap után már majdnem a hosszú szárazság alatt jellemző értékre áll vissza /3,48 %/. A második öntözés után a talajnedvességtartalom



némileg magasabb /12,10 %/, mint az első öntözés után. A második kiszáradás ideje két nappal rövidebb volt az elsőnél, így a harmadik száraz periódusban magasabb a talajnedvességtartalom /5,04 %/, mint a megelőző két száraz periódusban.

Látható, hogy a társulás meszes homoktalajának abszolút vízkapacitása ugyan kicsi, viszont az ehhez viszonyított, az öntözés és kiszáradás hatására bekövetkező víztartalomváltozás tekintélyes. A Duna-Tisza közti homokpusztagyepek homoktalajai nagy vízáteresztőképességgel bírnak, vízvisszatartó képességük csak 3-5 % körüli, és a felszínére érkező csapadék/víz/ gyorsan lejut a mélyebb rétegekbe /Kovács-Láng és Szabó, 1971/. E talajjellemzőkkel együtt a felső kb. 20 cm-es réteg aktuális nedvességtartalmát a csapadék mennyisége, a víz gravitációs mozgása, a hőmérséklettől és szélétől függő evaporáció és a növények vízfelvétele határozza meg. A talaj felszínének forró száraz nyári napokon 40 °C-nál is magasabb erős felmelegedése miatti intenzív evaporáció a talaj gyors kiszáradását eredményezi, amelynek következtében a homoktalaj legfelső rétege a legszárazabb, éppen az, amelyben a legtöbb faj fő gyökértömege található.

Az általam vizsgált társulás talajának nedvességtartalma a hazai ilyen típusú homoktalajokra jellemző értékekhez hasonló. A csévharaszi *Festucetum vaginatae* talajának nedvességtartalma 20 cm mélységben, július - augusztus száraz idő-

szakaiban kb. 2 % volt /Kovács-Láng és Szabó, 1971/. Az ugyanezen mélységben mért talajnedvességtartalom évi maximumát, 3,1 %-ot a júniusi csapadékmaximum idején érte el, fő vegetációs időszakbeli minimuma /kb. 1,5 %/ pedig augusztusra esett. Azt, hogy az öntözéssel és a kiszáradással a szélsőséges talajnedvességtartalmi viszonyokat hoztam létre, jól szemlélteti, hogy a csévharaszi Festucetum vaginatae talajának 200 cm-es mélységben is a talajnedvességtartalom évi maximuma csupán 10 és 11 % között van. Rychnovská és Kvet /1963/ dél-moráviai Corynephorretum száraz, 2-4 % nedvességtartalmu homoktalajának öntözésével 8-10 % közötti talajnedvességtartalmat értek el.

4.1.3. Összegzés

Megállapítható, hogy az öntözéssel és természetes kiszáritással szélsőségesen nedves és száraz talajnedvességtartalmu állapotokat /száraz és nedves periódusokat/ sikerült létrehozni, amely a tervezett vizsgálatok célját jól szolgálta. A száraz periódusok 2,56, 3,48 és 5,04 %, a nedves periódusok pedig 11,66 és 12,10 %-os talajnedvességtartalommal jellemezhetők.

Mivel a vizsgálati időszak alatti napok mikroklímájában nem volt szignifikáns különbség, ezért a vizsgált fajokban bekövetkezett változások az eltérő talajnedvességtartalom /szárazság és nedvesség/ hatásának tulajdoníthatók.

4.2. A vizsgált fajok vízviszonyainak változása a száraz és nedves periódusokban

A fajok víztartalmának, vízdeficitjének, transzspirációjának és vízkicserélődési arányának együttes megjelölésére az ökológiai irodalomban ma általánosan használatos vízviszonyok /"water relations"/ kifejezést használom /Rutter - Whitehead, 1963; Rychnovská et al., 1972; Slavík, 1974; Wilson et al., 1980 etc./.

4.2.1. A levélvíztartalom és a vízdeficit változása

A vizsgált három faj egységnyi szárazsúly százalékában kifejezett levélvíztartalmát bármely időpontban összehasonlítva /3. táblázat és 2. ábra/ jól érzékelhető, csupán a víztartalombeli különbségek alapján is, a szklerofill, malakofill és szukkulens jelleg.

A talajnedvességtartalmának szélsőséges változásaira a fajok levélvíztartalma és vízdeficitje eltérő mértékű változásokat mutat.

4.2.1.1. *Festuca vaginata*

A vizsgált fajok közül a szklerofill *Festuca vaginata* levélvíztartalma a legalacsonyabb 90-110 % közötti víztartalommal /1/A. ábra/. Ezt elsősorban a *Festuca*-ban nagyobb arányban előforduló fiziológiailag inaktív szklerenchima szövetek okozzák.

Levélvíztartalma a száraz periódusokban mintegy 10-15 % -kal alacsonyabb, mint a nedves periódusokban.

3. táblázat A *Festuca vaginata*, *Achillea ochroleuca* és a *Sedum sexangulare* szárazsúly százalékában kifejezett levélviztartalmának és vízdeficitjének/%/ változása a száraz és nedves periódusokban.

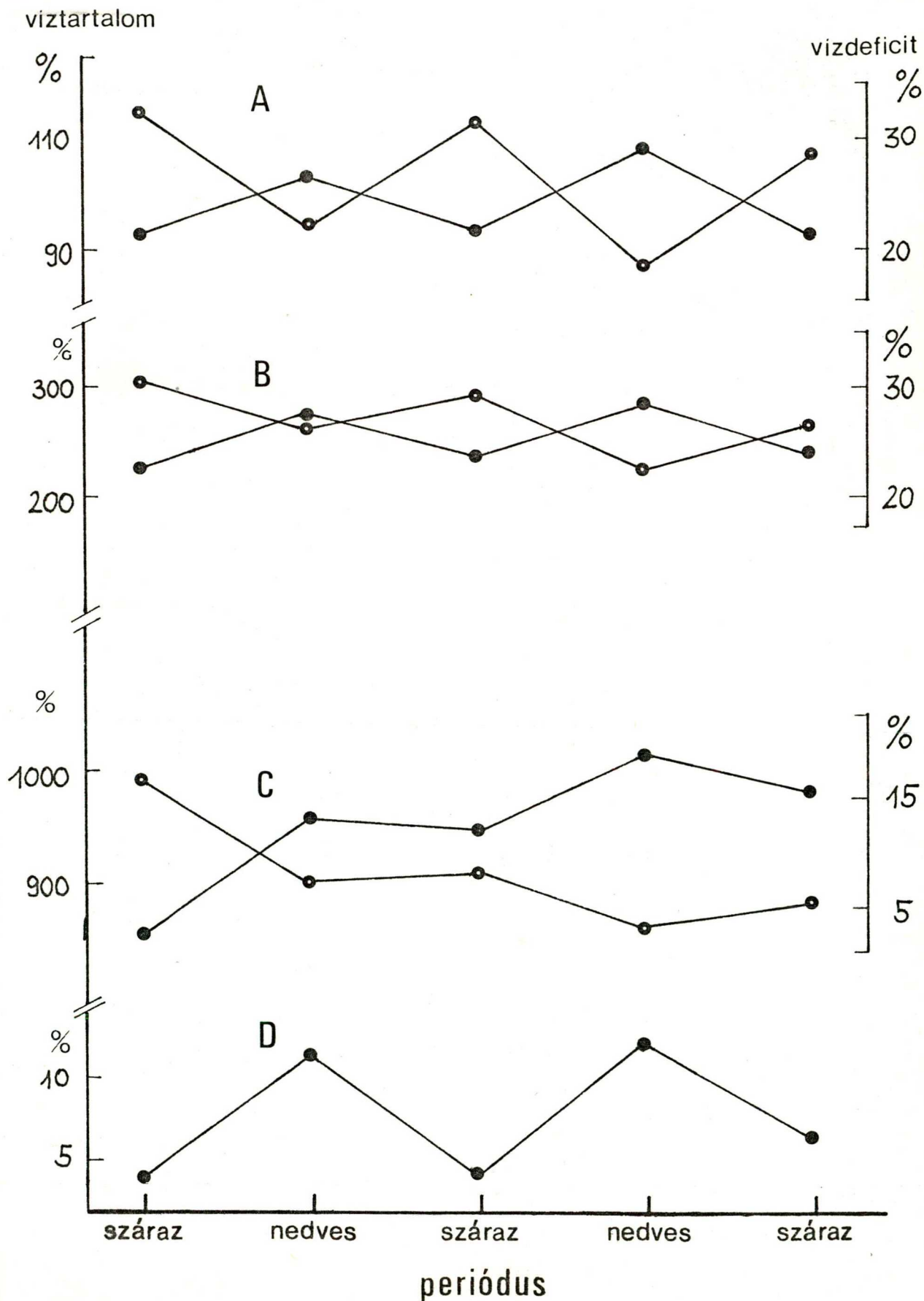
Periódus	<i>Festuca vaginata</i>	
	viztartalom %	vízdeficit %
Száraz	92,6 $\pm 0,10$	32,4
Nedves	103,5 $\pm 0,08$	22,3
Száraz	93,8 $\pm 0,07$	31,6
Nedves	108,2 $\pm 0,12$	18,8
Száraz	97,9 $\pm 0,06$	28,5
	<i>Achillea ochroleuca</i>	
	viztartalom %	vízdeficit %
Száraz	228,7 $\pm 0,15$	30,6
Nedves	272,8 $\pm 0,11$	26,5
Száraz	233,8 $\pm 0,28$	29,1
Nedves	286,8 $\pm 0,54$	22,7
Száraz	242,6 $\pm 0,56$	26,4
	<i>Sedum sexangulare</i>	
	viztartalom %	vízdeficit %
Száraz	851,1 $\pm 1,08$	16,9
Nedves	957,8 $\pm 1,10$	7,7
Száraz	949,3 $\pm 0,83$	8,5
Nedves	1015,5 $\pm 0,92$	3,1
Száraz	980,0 $\pm 0,95$	5,5

A vízdeficit száraz periódusban 10-13 %-kal nagyobb mértékű a nedves periódusbelieknél.

Víztartalma a második nedves periódusban a legmagasabb és egyben legkisebb a vízdeficitje. A száraz periódusok közül pedig az utolsó, harmadik száraz periódusban némileg magasabb a levélvítartalma és kisebb a vízdeficitje mint a megelőző két másik száraz periódusban, mivel a második kiszáradási időszak két nappal rövidebb volt az elsőnél. A *Festuca* vízdeficitjének periódusról periódusra bekövetkező nagy mértékű változását - mely legnagyobb a vizsgált fajok között - az magyarázza meg, hogy a szárazságtűrő fűvek egy részének, az éppen a vízdeficitjük viselkedése alapján egy csoportot alkotó ugynevezett *Chrysopogon* típusuaknak, köztük a *Festuca*-nak is, a vízkapacitása és víztelítettségi értéke egyenletesen nő a vízdeficittel /Rychnovská és Kvet, 1965/. Vagyis nagyobb vízdeficitnél nagyobb a faj víztelítettségi értéke.

Más szklerofil egyszikű fajok vízirtalma is hasonló a *Festuca*-éhoz. Így például a *Stipa* fajok egységnyi szárazsúlyra eső vízirtalma nyári száraz időszakban 70 és 110 % közötti /Rychnovská, 1966/. A 113,48 % vízirtalmu *Festuca sulcata* levelében szárazság alatt 23,8 % vízdeficit fejlődött ki /Rychnovská et al., 1972/. Trópusi *Heteropogon*, *Cenchrus* és *Mercoptilium* fajokban 20-25 %-os vízdeficitet találtak szabadföldi vízstressz vizsgálatok száraz periódusaiban, amely -13 és -44 bar vízhiányt jelentett /Wilson et al., 1980/.

1. ábra A talaj nedvességtartalmának /D●/ és a *Festuca vaginata* /A/, *Achillea ochroleuca* /B/, *Sedum sexangulare* /C/ víztartalmának /●/, valamint vízdeficitjének /○/ változásai a száraz és nedves periódusokban. /A víztartalom a szárazsúly százalékában kifejezve./



A vízdeficit a vízpotenciál egyik mértéke /Taylor, 1964; Gardner - Ehling, 1965; Macklon - Weatherley, 1965/, noha a közöttük lévő pontos összefüggés fajtól és kortól függően változik /Slatyer, 1960/. Vízpotenciál méréseket nem állt módomban végezni, de a vízdeficit értékeket figyelembe véve a trópusi fűvekben mért vízpotenciálhoz hasonló nagyságu vízstressz fejlődött ki szárazság alatt a *Festuca vaginata*-ban is.

4.2.1.2. *Achillea ochroleuca*

A malakofill *Achillea ochroleuca* levélvístartalma több mint kétszerese a szklerofill fajának /l/B. ábra/.

A levélvístartalom száraz periódusokban 39-53 %-kal kevesebb mint a két nedves periódusban.

A vízdeficit 2,6-6,8 % közötti értékekkel nagyobb a száraz periódusokban a nedves periódusbeliekénél.

Legmagasabb a levélvístartalom és legkisebb a vízdeficit ennél a fajnál is a második nedves periódusban. A száraz periódusok közül a legalacsonyabb levélvístartalmu első periódusban fejlődik ki a legnagyobb vízdeficit.

Az *Achillea ochroleuca*-hoz hasonló szárazságtűrő kétszikű, a *Silene otites* levelének víztartalma 307,52 % volt alacsony talajnedvességtartalom mellett / Rychnovská et al., 1972/.

Az *Achillea*-ban szárazság alatti vízdeficit növekedés kisebb, mint a *Festuca*-ban. Azonban a 4-6 %-nyi vízdeficit növekedés is még -6, -10 bar vízpotenciálcsökkenést jelent /Wilson et al., 1980/.

4.2.1.3. *Sedum sexangulare*

A szukkulens faj levelének víztartalma közel tízszerese a szklofófill és mintegy négyszerese a malakofill fajénak /1/C. ábra/.

A *Sedum sexangulare* levélvíztartalma is minden száraz periódusban alacsonyabb mint a nedves periódusban, noha jelentős különbség /106 %/ csak az első száraz és nedves periódus között van. Az első nedves periódus után mindössze 8 %-kal csökken a víztartalom, a második nedves periódusban ismét nagyobb lesz /66 %-kal/, amely a második rövidebb kiszáradási periódus során 35 %-kal csökken.

A vízdeficit a legnagyobb szárazság idején /első száraz periódus/ is alacsonyabb /16,9 %/, mint a másik két fajban, viszont a szukkulenciát figyelembe véve ez jelentős. Az első száraz periódusbeli vízdeficit a két nedves periódusban erősen lecsökken. A későbbi két száraz periódusban a vízdeficit növekedése mindössze 0,82, illetve 2,42 %.

Mindhárom faj esetében a vizsgálat során az első száraz periódusban találjuk a legalacsonyabb levélvíztartalmat és a legnagyobb vízdeficitet. A vizsgálat alatti második nedves periódusban érik el a fajok legnagyobb víztartalmukkal legkisebb vízdeficitjüket.

4.2.2. A talaj nedvességtartalmának és a vizsgált fajok víztartalmának és vízdeficitjének változása közötti összefüggések

A talaj nedvességtartalmának és a fajok levélvíztartalmának

változása közötti összefüggéseket vizsgálva megállapítható, hogy a szklerofill és malakofill faj víztartalmának változása szignifikáns összefüggést mutat a talaj nedvességtartalmának változásával /4/A. táblázat/. A talajnedvességtartalom változása és a fajok vízdeficitjének változása közötti összefüggéseket elemezve a legszorosabb összefüggést a *Festuca vaginata* esetében találjuk, már kisebb, de még szignifikáns az *Achillea ochroleuca*-nál, és nincs szignifikáns összefüggés a *Sedum sexangulare* esetében /4/B. táblázat/.

4. táblázat A talaj nedvességtartalma és a vizsgált fajok levélvíztartalma /A/, valamint vízdeficitje /B/ közötti összefüggések korrelációs koefficiensei

A

<i>Festuca vaginata</i>	0,9741 ⁺⁺
<i>Achillea ochroleuca</i>	0,9869 ⁺⁺
<i>Sedum sexangulare</i>	0,6935

B

<i>Festuca vaginata</i>	- 0,9851 ⁺⁺
<i>Achillea ochroleuca</i>	- 0,8582 ⁺
<i>Sedum sexangulare</i>	- 0,6814

++ 1 %-os szintű szignifikancia

+ 5 %-os szintű szignifikancia

4.2.3. A transzspiráció és a vízkicserélődési arány változásai

A növényi levelek víztartalma és vízdeficitje általánosan használt, nagyon fontos és érzékeny mutatója a növényi víz-

viszonyoknak, a levelek, levélszövetek hidratációs vagy éppen dehidratációs fokának /Kozłowski, 1968; Čatsky, 1974/, a növények életfolyamatairól, aktivitásáról azonban csak keveset árul el /Rychnovská et al., 1972/. A növények fiziológiai aktivitásáról, általános anyagcsereaktivitásuk szintjéről közvetve hasznos információkat szerezhethünk a transzspiráció és vízkicserélődési arány vizsgálatokkal /Rychnovská, 1966; Rychnovská et al., 1972; Gloser, 1977/. A transzspiráció és a vízkicserélődési arány közül is az utóbbi szolgál több felvilágosítással. Ugyanis a különböző fajok friss súlybeli szárazanyagtartalma változó, sőt változóak ugyanazon faj leveleiben az életkortól függően, de nagyon különböző az egyes szövetek fiziológiai aktivitása is /pl. a szkleréfill fajok sok inaktív mechanikai szövetet tartalmaznak/.

A vízkicserélődési arány kiküszöböli a szárazanyagtartalom változásából és a különböző szövetek eltérő fiziológiai aktivitásából származó nehézségeket, lévén a vonatkoztatási alap a víz egységnyi súlya /Rychnovská et al., 1972/. A vízkicserélődési arány azt mutatja meg, hogy egy szerv vizar-talmának hányszorosa cserélődött ki egységnyi idő alatt.

Annak eldöntésére, hogy megváltozik-e a három szárazságtűrő faj transzspirációja és vízkicserélődési aránya eltérő talajnedvességtartalom /száraz és nedves körülmények/ hatására, transzspiráció és vízkicserélődési vizsgálatokat végeztem. A három különböző időpontban végzett vizsgálatok eredményeit az 5. táblázat tartalmazza. Az 1981. július 31-i vizsgálatok

5. táblázat A *Festuca vaginata*, *Achillea ochroleuca* és *Sedum sexangulare* napi transzspirációjának és vízkicserélődési arányának alakulása száraz és nedves periódusokban.

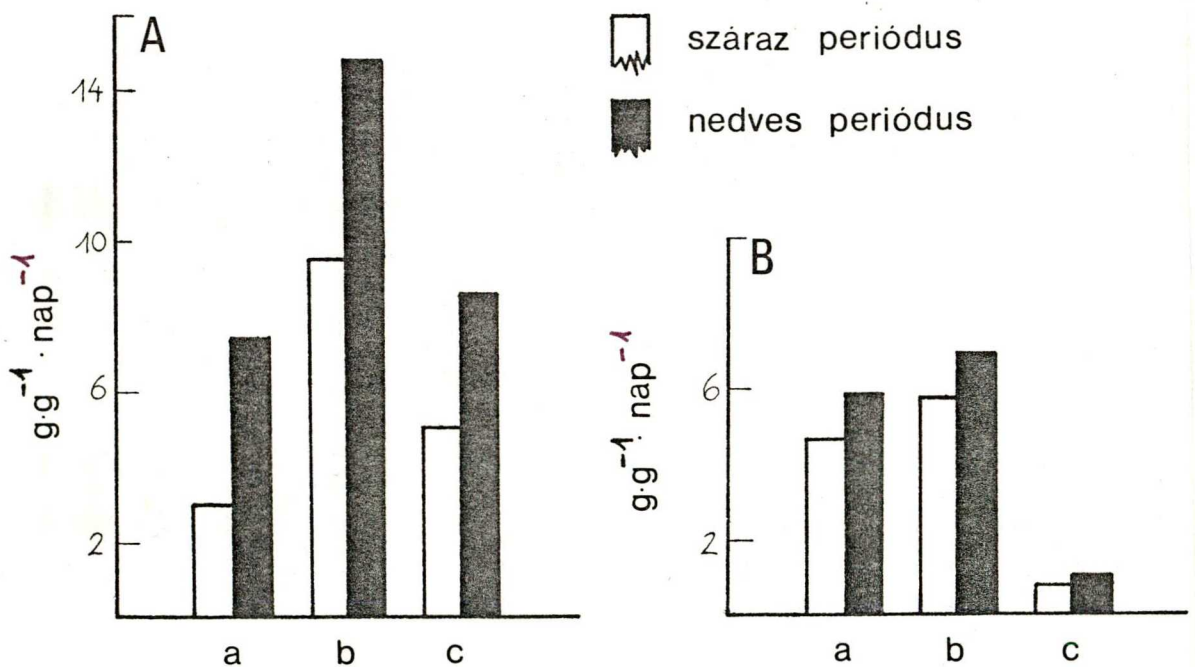
Festuca vaginata				
időpont	Transzspiráció mg.g ⁻¹ /száraz súly/.nap ⁻¹		Vizkicserélődési arány g.g ⁻¹ /viz/.nap ⁻¹	
	száraz	nedves	száraz	nedves
7. 31.	3,01 ±0,26	7,43 ±0,72	4,70 ±0,54	5,93 ±0,81
8. 7.	3,58 ±0,31	5,56 ±0,94	3,33 ±0,70	4,29 ±0,91
8. 31.	3,50 ±0,18	6,66 ±0,60	3,76 ±0,48	5,81 ±0,66
Achillea ochroleuca				
	Transzspiráció mg.g ⁻¹ /száraz súly/.nap ⁻¹		Vizkicserélődési arány g.g ⁻¹ /viz/.nap ⁻¹	
	száraz	nedves	száraz	nedves
7. 31.	9,47 ±1,05	15,86 ±1,66	5,88 ±0,37	6,96 ±0,86
8. 7.	9,53 ±0,31	14,87 ±0,90	6,33 ±0,33	7,10 ±0,81
8. 31.	10,11 ±0,90	16,29 ±1,24	5,67 ±0,45	5,91 ±0,70
Sedum sexangulare				
	Transzspiráció mg.g ⁻¹ /száraz súly/.nap ⁻¹		Vizkicserélődési arány g.g ⁻¹ /viz/.nap ⁻¹	
	száraz	nedves	száraz	nedves
7. 31.	5,01 ±1,14	8,62 ±0,85	0,93 ±0,72	1,02 ±0,70
8. 7.	7,29 ±1,32	10,34 ±1,26	1,31 ±0,28	1,49 ±0,81
8. 31.	5,87 ±1,25	7,09 ±0,90	0,83 ±1,22	1,14 ±0,43

eredményét a 2. ábra, a transzspiráció és mikroklíma ugyan-ezen napi menetét pedig a 3. és 4. ábra mutatja be.

Megállapítható, hogy ugyanazon napi fényintenzitásment és mikroklíma között, szárazságban, alacsony talajnedvességtartalom mellett, valamennyi vizsgálati napon mindhárom faj transzspirációs rátája alacsonyabb, és ennek megfelelően az egy nap alatt elpárologtatott vízmennyiség is kevesebb, a vízkicserélődési arány pedig kisebb, mint magas talajnedvességtartalom mellett /5. táblázat/. Ugyanazon faj különböző napokon - hasonló megvilágítási és mikroklímatis viszonyok között - egy nap alatt elpárologtatott vízmennyiségei, illetve vízkicserélődési arányai közel hasonló értékek körül mozognak.

A vizsgált fajok közül, száraz és nedves periódusban egyaránt, a párologtatását sztomatikus aktivitásával szabályozó *Achillea ochroleuca* /Kvet - Rychnovská, 1965/ napi transzspirációs rátája a legmagasabb, a nagy vízmegtartóképességű *Sedum*-é már csak kb. a fele, a párologtatását a levél morfológiai változtatása révén szabályozó *szklerofill Festuca*-é /Kvet - Rychnovská, 1965/ pedig a harmada. Míg a fajok száraz és nedves körülmények alatti transzspirációs rátájában jelentős a különbség, addig a vízkicserélődési arányt tekintve a különbségek már kisebbek /2. ábra/. Viszont tudjuk, hogy a vízkicserélődés sebességének már kis mértékű megváltozása is komolyabb fiziológiai aktivitásbeli különbséget

2. ábra A *Festuca vaginata* /a/, *Achillea ochroleuca* /b/ és *Sedum sexangulare* /c/ 1981. július 31-i transzspirációjának $A/g \cdot g^{-1}/szárazanyag/ \cdot nap^{-1}$ és vízkieserélődési arányának $B/g \cdot g^{-1}/viz/ \cdot nap^{-1}$ alakulása száraz és nedves periódusban.



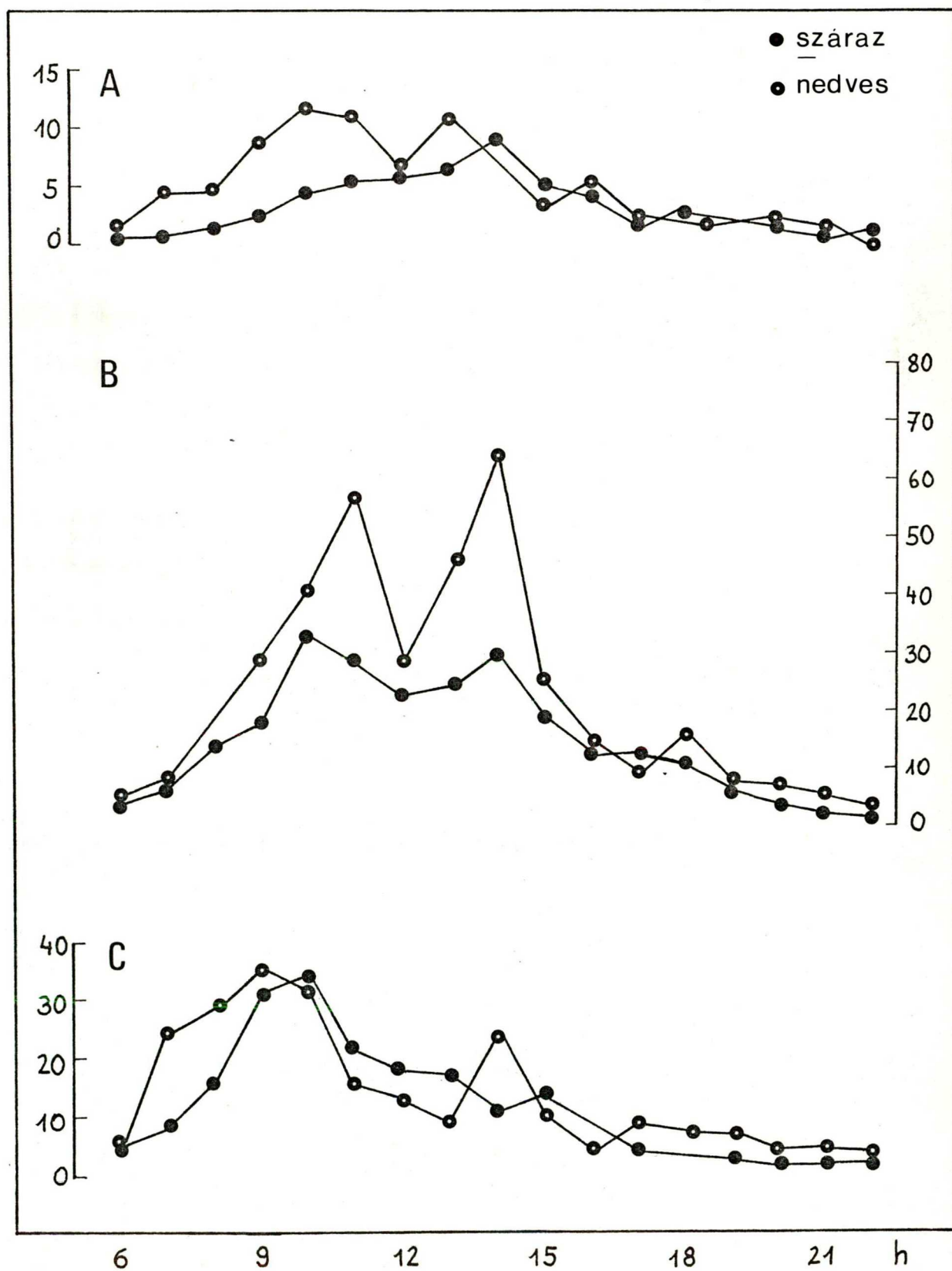
jelez /Rychnovská et al., 1972/. A száraz és nedves periódusban mutatott vízkieserélődési arány közötti különbség legnagyobb a *Festuca vaginata*-ban, kisebb az *Achillea ochroleuca*-ban és egészen csekély mértékű a *Sedum*-nál.

A transzspiráció napi menetét vizsgálva szembejövő, hogy mind a három faj, száraz és nedves periódusban is, két csucsu

lefutása, amely legkifejezettebb az Achillea-nál /3. ábra/. Az első maximum 10 és 11 óra között, a második /Achillea-nál ez a nagyobb/ pedig 13 és 14 óra között jelentkezik. A minimum 12 órára esik. E déli erős depressziót feltehetően az ekkor fellépett kisebb felhősödés miatti fényintenzitás- és hőmérsékletcsökkenés okozta /4. ábra/. Viszont a kétcsucsu görbével jellemezhető napi transzspiráció mindenképpen a fajok sztomatikus aktivitásának napi menetét tükrözheti, ugyanis hasonlóan kétcsucsu görbét figyeltem meg a *Festuca vaginata* bruttó fotoszintézisének napi menetében /Tuba, 1980/. A transzspirációs vízveszteség legnagyobb része mindhárom fajnál a nap első felére, kétharmadára esik. Az éjszakai transzspiráció jelentéktelen a nappalihoz képest. *Festuca vaginata*, *Corynephorus canescens* és *Helicrysum arenarium* éjszakai transzspirációja csak 3 - 15 %-a a nappal mértnek /Rychnovská - Kvet, 1963/. Az éjszakai igen alacsony transzspirációt a 20 - 22 óra között általam mért értékek is jelzik /3. ábra/. Még a szukkulens fajokban is hasonlóan alacsony az éjszakai transzspiráció /Virzo de Santo et al., 1980/, mely sztomatikus aktivitás viszont elegendő a CAM fotoszintézis típusu szukkulens növények éjszakai CO₂-fixációjának a biztosításához, tekintettel alacsony fotoszintetikus kapacitásukra /Osmond, 1978/.

A szklerofill *Festuca sulcata* és *Stipa capillata* száraz időszakbeli napi transzspirációs vízvesztése 7,6, illetve

3. ábra A *Festuca vaginata* /A/, *Achillea ochroleuca* /B/ és *Sedum sexangulare* 1981. július 31-i transzspirációjának /mg.g⁻¹ szárazanyag . min⁻¹/ napi menete.



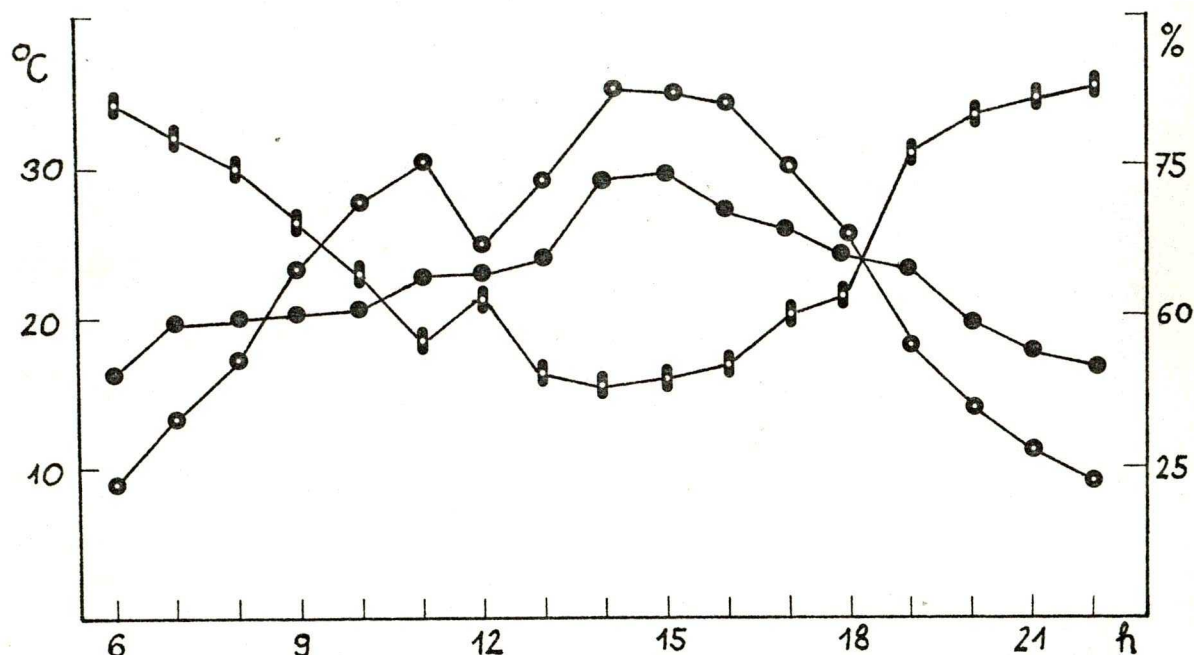
6,3 g víz volt 1 g szárazanyagra számítva, az *Achillea*-hoz hasonló *Silene otites* transzspirációja pedig három-négyszerese volt az előző szklerofillokénak /Rychnovská et al., 1972/. A *Silene* vízkicserélődési aránya is nagyobb volt mint a szklerofilloké. A bő vízellátás nemcsak a szklerofill *Stipa* fajok /Rychnovská, 1966/, hanem a szukkulens *Cissus quadrangularis* /Virzo de Santo et al., 1980/ transzspirációs rátáját is megemelte a szárazság alattihoz képest. Nyílt terresztris társulások fajainak transzspirációs rátája a vízellátás javulásával párhuzamosan növekszik, amivel bizonyos vízellátási szinten túl nem jár feltétlenül mindig együtt a vízkicserélődési arány növekedése is /Rychnovská et al., 1972/.

4.2.4. Összegzés

A vizsgált fajok eltérő vízgazdálkodása víztartalmuk, vízdeficitjük, transzspirációs rátájuk és vízkicserélődési arányuk különbözőségében, illetve vízviszonyaikban rövid idejű száraz és nedves periódusok hatására bekövetkező változásaik különbözőségében nyilvánul meg. Megállapítható, hogy a hosszabb szárazság, illetve a talajnedvességtartalom változásainak hatására, a szárazságtűrést eltérő vízgazdálkodással megvalósító fajok vízviszonyaiban is gyors és jelentős változások következnek be, amint azt az irodalmi adatok is alátámasztják /Rychnovská - Kvet, 1963; Rychnovská, 1966; Rychnovská et al., 1972; Wilson et al., 1980; Virzo de Santo, et al., 1980/.

A víztartalom és a vízdeficit száraz és nedves periódusok

4. ábra Az -5 cm-en mért talajhőmérséklet /●/, a 20 cm magasságban mért léghőmérséklet /○/ és a 20 cm m magasságban mért légpáratartalom napi menete az 1981. július 31-i transzpiráció vizsgálat során.



szerinti változása a szklerofill *Festuca*-tól a szukkulens *Sedum* felé haladva egyre kisebb mértékű.

Az alacsony talajnedvességtartalom /szárazság/ hatására a szklerofill *Festuca*-ban fejlődik ki a legnagyobb mértékű vízdeficit és a vízdeficit változása is ebben a fajban a legnagyobb az egymást követő száraz és nedves periódusokban. A malakofill *Achillea ochroleuca*-ban szárazság hatására kialakuló vízdeficit ugyan majdnem eléri a *Festuca*-ét, de a

periódusok szerinti vízdeficit változás megközelítőleg már csak a fele a *Festuca*-énak. A nagy víztartalma szukkulens *Sedum* szárazság alatt kifejlődő vízdeficitje a legalacsonyabb a három faj közül, rövid idejű száraz és nedves periódusok hatására vízdeficitje pedig csak minimálisan változik.

Tehát alacsony talajnedvességtartalom hatására kialakuló vízhiány /vizstressz/ a *Festuca vaginata*-ban a legnagyobb, kisebb, de még a *Festuca*-éhoz közelebb álló az *Achillea ochroleuca*-ban, és legkisebb a *Sedum*-ban.

Azonos a sorrend a talaj nedvességtartalmának rövid idejű szélsőséges változásaira való reagálás mértékét tekintve is, amit a talaj nedvességtartalmának változása és a fajok vízdeficitjének változása közötti összefüggés elemzése is bizonyít. Nyilvánvaló, hogy a talaj nedvességtartalmának rövid időtartamu szélsőséges változásaitól a szukkulens faj képes magát leginkább függetleníteni. De azt is látni kell, s e tény nem általánosan ismert, hogy hosszabb idejű erős szárazság még a szukkulens faj vízviszonyaira is jelentős hatással van.

Mindhárom faj szárazság alatti transzspirációs rátája alacsonyabb, mint jó vízellátású körülmények között. Ezzel összefüggésben szárazság alatt alacsonyabb a fiziológiai aktivitást tükröző vízkicserélődési arány is. A száraz és nedves periódusbeli vízkicserélődési arány közötti különbség szintén a *Festuca vaginata*-ban a legnagyobb, és a szukkulencia irányába haladva csökken.

A talaj nedvességtartalmának emelkedése tehát fokozottabb transzspirációt és vízfelvételt indukál, megnö a vízkicserélődés sebessége, amely az anyagcsere aktivitásának fokozódásához vezethet. Alacsony talajnedvességtartalomnál, a szárazság erősségétől függő mértékben, a fentiekkel ellentétes folyamatok játszódnak le.

4.3. A vizsgált fajok fotoszintetikus pigmentrendszerének változásai eltérő vízőkológiai körülmények hatására

4.3.1. A klorofill a és klorofill b koncentráció változásai

A vizsgált fajok $0,51 - 1,52 \text{ mg.g}^{-1}$ közötti klorofill a és $0,14 - 0,48 \text{ mg.g}^{-1}$ /szárazanyag/ közötti klorofill b, és így összklorofill mennyiségei /6. táblázat/ is alacsonyabbak, mint a jó vízellátású társulásokban élő fajoké. Például a *Phragmites communis* különböző helyzetű leveleinek összklorofill mennyisége $4,8 - 7,5 \text{ mg.g}^{-1}$ értékek között mozog /Rajmanková, 1973/. Még szembeütőbb a különbség, ha a magas fényintenzitáson növő *Festuca vaginata*, *Achillea ochroleuca* és *Sedum sexangulare* klorofillmennyiségeit erdei mezofitonok, különösen árnyéknövények $3 - 15 \text{ mg.g}^{-1}$ közötti összklorofill koncentrációival vetjük össze /Tuba, 1977; Harvay, 1980; Masarovičova - Eliás, 1981; ida, 1981/. Ez összhangban van egyrészt azzal a megállapítással, hogy a félynövények klorofilldenzitása alacsonyabb, mint az árnyéknövényeké, /Boardman, 1977; Wild, 1979/, másrészt azzal, hogy a magas megvilágításintenzitáson élő fajok közül a xerofitonok a mezo-

6. táblázat A *Festuca vaginata*, *Achillea ochroleuca* és *Sedum sexangulare* klorofill a és klorofill b koncentrációjának /mg.g⁻¹szárassúly/ változása a száraz és nedves periódusokban.

<i>Festuca vaginata</i>		
periódus	klorofill a	klorofill b
Száraz	0,567 ±0,02	0,138 ±0,05
Nedves	0,672 ±0,06	0,194 ±0,08
Száraz	0,627 ±0,11	0,160 ±0,03
Nedves	0,725 ±0,04	0,206 ±0,05
Száraz	0,658 ±0,09	0,177 ±0,06
<i>Achillea ochroleuca</i>		
	klorofill a	klorofill b
Száraz	1,216 ±0,09	0,327 ±0,07
Nedves	1,432 ±0,12	0,434 ±0,06
Száraz	1,279 ±0,10	0,355 ±0,02
Nedves	1,525 ±0,10	0,476 ±0,01
Száraz	1,483 ±0,11	0,449 ±0,04
<i>Sedum sexangulare</i>		
	klorofill a	klorofill b
Száraz	0,514 ±0,04	0,140 ±0,10
Nedves	0,552 ±0,07	0,153 ±0,04
Száraz	0,567 ±0,05	0,162 ±0,02
Nedves	0,593 ±0,04	0,169 ±0,07
Száraz	0,593 ±0,9	0,183 ±0,12

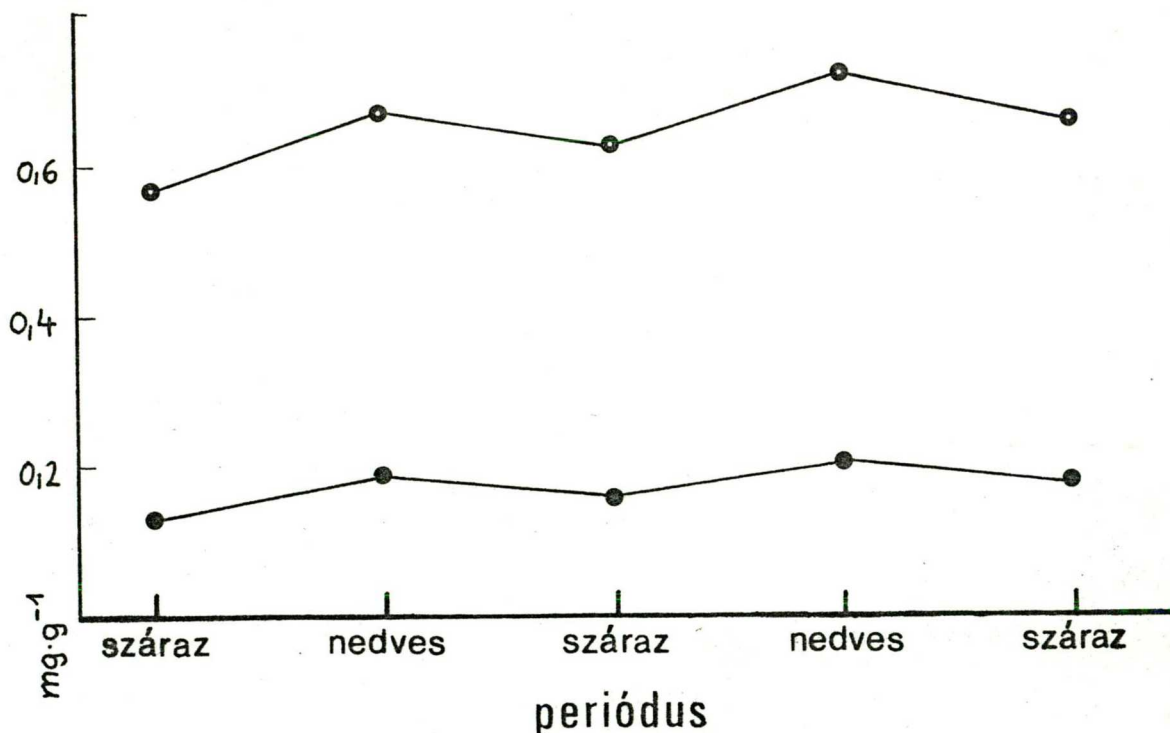
fitonoknál általában kevesebb klorofillmennyiséggel rendelkeznek /Spyropoulos - Mavrommatis, 1978/.

Az egyes fajok vizsgálat kezdetén és végén mért klorofillmennyiségeit összehasonlítva /5., 6. és 7. ábra/ azt tapasztaljuk, hogy a vizsgálat végére mindhárom fajnál megnövekedett a klorofill a és b mennyisége. Ennek egyik oka a vizsgálat ideje alatt végbement levélnövekedési folyamat lehetne, melynek egyik tipikus megnyilvánulása a klorofillok mennyiségének növekedése /Maksymovych, 1973; Šesták, 1977; Harvay, 1980/Albert et al. /1977/ kifejllett kukorica növényekben 30 %-os klorofillmennyiségi növekedést tapasztaltak 14 nap alatt. Mivel azonban tudjuk, hogy száraz körülmények között a növekedés még a szárazságtűrő növényekben is retardált, így nagyon valószínű, hogy az ezzel együtt járó klorofillfelhalmozódás is az. Ezért a fentínél lényegesebb szerepet tulajdonítok a nedves periódusok indukálta klorofillszintézisnek annál is inkább, mert a Festuca-nál és az Achillea-nál a klorofillok mennyiségi növekedése a száraz és nedves periódusok váltakozásának megfelelően ritmikus jellegű. A Sedumnál tulajdonképpen az első nedves periódustól kezdve a klorofillok mennyiségének /különösen a klorofill a-nak/ a növekedése tapasztalható /7. ábra/, amelynek az értelmezésére a 4.3.1.3. pont alatt térek ki. Az életkor előrehaladásával /a degradáció kezdetéig/ együtt járó klorofillfelhalmozódás /Šesták, 1977/ a vizsgálati időszak 10 napja alatt szintén nem játszhatott komoly szerepet a fajok klorofillmennyiségének növekedésében.

4.3.1.1. A *Festuca vaginata* klorofill a és b mennyiségének változásai

A szklerofill *Festuca vaginata* 0,57 és 0,73 mg.g^{-1} közötti klorofill a és 0,14 - 0,21 mg.g^{-1} közötti klorofill b mennyiségeivel a három vizsgált faj között köztes helyet foglal el /6. táblázat/. Ez is megerősíti, hogy a szklerofill fajok alacsony pigmenttartalmúak: *Festuca sulcata*, *Stipa capillata* és *Bromus erectus* fajok 0,7 - 1,74 mg.g^{-1} közötti összklorofillmennyiséget tartalmaztak nyári aszeptusban /Rychnovská et al., 1972/.

5. ábra A *Festuca vaginata* klorofill a /○/ és klorofill b /●/ koncentrációjának változása a száraz és nedves periódusok alatt.



A *Festuca vaginata* klorofilltartalma a száraz periódusokban mindig alacsonyabb, mint a nedves periódusokban /6. táblázat/. A faj klorofill b tartalma hasonló változást mutat.

Legalacsonyabb a klorofill a és b tartalom a hosszú szárazság utáni első /legszárazabb/ periódusban, és legmagasabb a legnagyobb talajnedvességtartalma második nedves periódusban.

A két klorofillkomponens közül a klorofill b mennyiségének száraz és nedves periódusok szerinti változása nagyobb mértékű a klorofill a mennyiségének változásánál. A klorofill b mennyiségének emelkedése nedves körülmények között nagyobb mértékű, mint a klorofill a-é. Száraz körülmények között szintén a klorofill b mennyisége csökken erősebben.

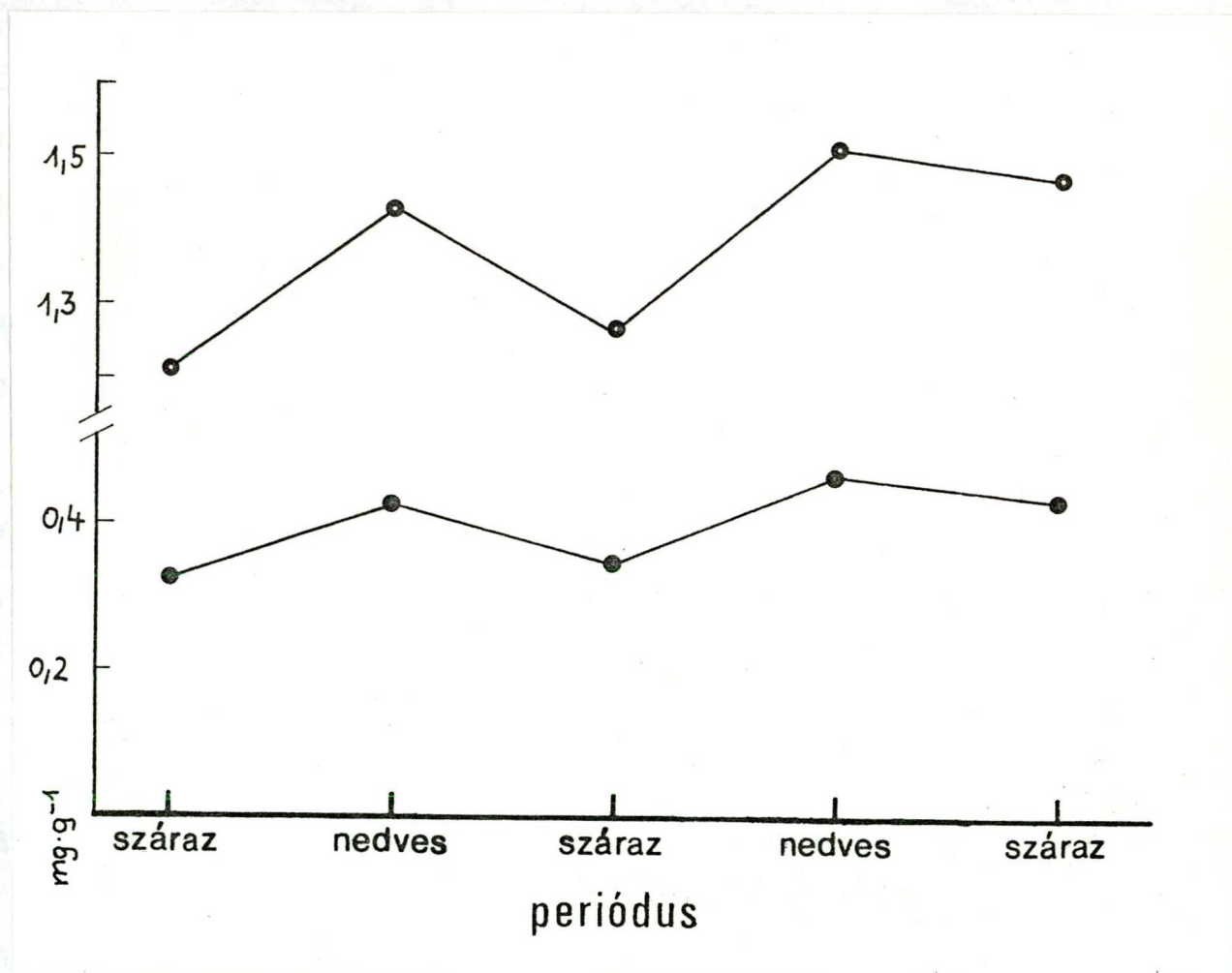
A *Festuca vaginata* klorofill a és b koncentrációjának száraz és nedves periódusok szerinti változása szoros összefüggésben van a talaj nedvességtartalmában és ennek hatására a faj levélvizardartalmában és vízdeficitjében bekövetkezett változásokkal. A levélvizardartalom száraz periódusbeli csökkenése, illetve a vízdeficit növekedése redukálja mind a klorofill a, mind a klorofill b mennyiségét, de az utóbbit erősebben. A talajnedvességtartalom emelkedésének hatására bekövetkező levélvizardartalom emelkedése és vízdeficit csökkenése a klorofillok mennyiségének növekedését eredményezi.

A *Festuca vaginata* esetében a levélvizardartalom változása és a klorofill a és b koncentráció változása között 0,1 %-os

szinten szignifikáns az összefüggés /7. táblázat/. Ez azt is jelenti egyben, hogy a *Festuca*-ban a klorofill a és b mennyiségét a levélszövetek vízviszonyai messzemenően befolyásolják. A klorofillek mennyiségének erőteljes vízhiány alatti csökkenése és bő vízellátású körülmények közötti emelkedése arányos a levélviztartalom és vízdeficit változás mértékével.

4.3.1.2. Az *Achillea ochroleuca* klorofill a és klorofill b koncentrációjának változásai

6. ábra Az *Achillea ochroleuca* klorofill a /○/ és klorofill b /●/koncentrációjának változása a vizsgálat száraz és nedves periódusaiban.



A három vizsgált faj közül az *Achillea ochroleuca* klorofill a $/1,22-1,53 \text{ mg.g}^{-1}/$ és klorofill b $/0,33-0,48 \text{ mg.g}^{-1}/$ tartalma a legmagasabb /6. táblázat/.

A faj klorofill a és b tartalmának száraz és nedves periódusbeli változása hasonló a *Festuca*-éhoz.

Az *Achillea* klorofill a és klorofill b mennyisége száraz periódusban szintén mindig alacsonyabb, mint a nedves periódusokba /6. ábra/. A klorofill a és b tartalom az egész vizsgálat alatt legalacsonyabb az első száraz periódusban és legmagasabb a második nedves periódusban. Csak a száraz periódusokbeli klorofill a és b koncentrációk változását figyelve látható, hogy a nedves periódusokat követő száraz periódusokban magasabb a két klorofill komponens koncentrációja, mint az első száraz periódusban. Továbbá, a második nedves periódus utáni száraz periódusban a legkisebb a klorofill a és b koncentráció csökkenése. Ennek oka, hogy ebben az utolsó száraz periódusban már nem volt olyan alacsony a talaj nedvességtartalma, mint az előző két száraz periódusban /2. táblázat/, s ennek következtében a vízdeficit is kisebb mértékben fejlődött ki ekkor az *Achillea*-ban /3. táblázat/. A két klorofillforma közül a klorofill b mennyisége nagyobb változásokat mutat ebben a fajban is. Mennyisége nagyobb mértékben csökken szárazság hatására és erőteljesebben növekszik a nedves periódusokban.

A levélviztartalom változása és a klorofill a és b mennyi-

ségének változása közötti összefüggés ennél a fajnál is szignifikáns /7. táblázat/, bár az összefüggés szorossága kisebb /5 %-os szintű szignifikancia/, mint a *Festuca* esetében.

7. táblázat A víztartalom és a klorofill a és b koncentráció változása közötti összefüggések korrelációs koefficiensei.

	kl a	kl b
<i>Festuca vaginata</i>	0,9310 ⁺⁺	0,9589 ⁺⁺
<i>Achillea ochroleuca</i>	0,7920 ⁺	0,8237 ⁺
<i>Sedum sexangulare</i>	0,9412 ⁺⁺	0,8034 ⁺

++ 1 %-os szintű szignifikancia

+ 5 %-os szintű szignifikancia

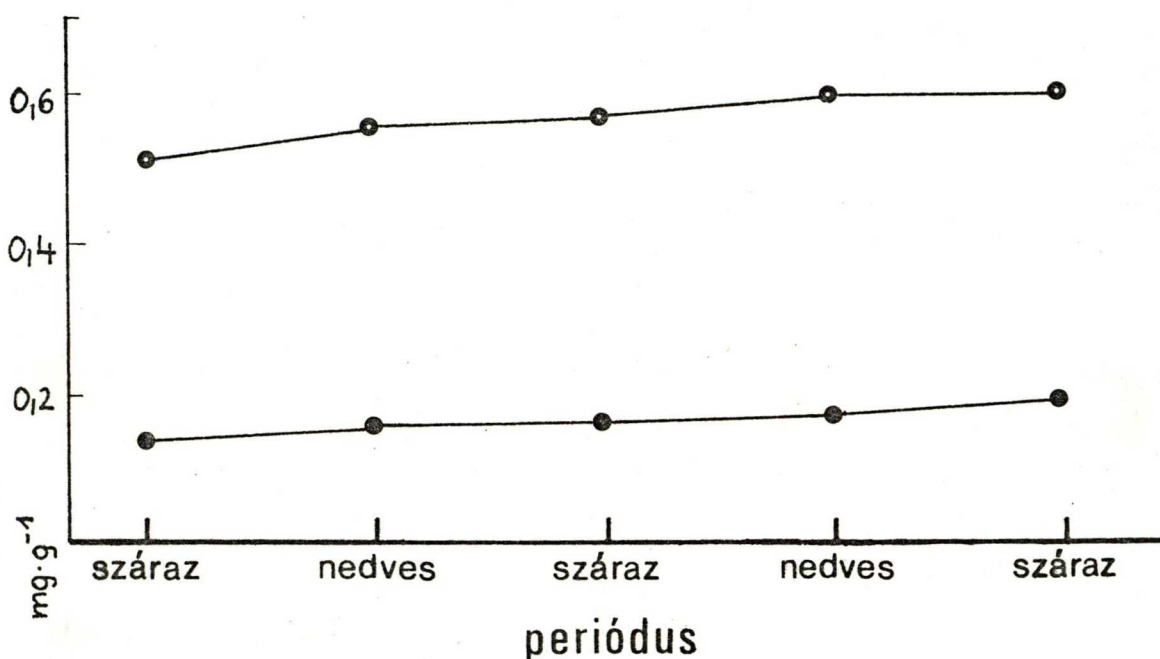
4.3.1.3. A *Sedum sexangulare* klorofill a és b koncentrációjának változásai

A *Sedum sexangulare* klorofill a /0,5-0,6 mg.g⁻¹/ és klorofill b /0,14-0,18 mg.g⁻¹/ tartalmával a legalacsonyabb klorofilldenzitású faj a vizsgáltak közül /6. táblázat/.

A szukkulens faj klorofillmennyiségének száraz és nedves körülmények közötti változásai eltérőek a *Festuca*-étól és *Achillea*-étól /7. ábra/.

A klorofill a és b tartalom legalacsonyabb az első száraz periódusban. Az ezt követő nedves periódustól kezdve mindkét komponens mennyisége végig növekszik, kivéve a klorofill a utolsó periódusbeli mennyiségét, amelynek értéke azonos marad

7. ábra A *Sedum sexangulare* klorofill a /●/ és klorofill b /●/koncentrációjának változása a száraz és nedves periódusokban.



a megelőző /második nedves/ periódusbelivel. A növekedés nem egyenletes, mindkét komponens mennyiségének növekedése nagyobb a két nedves periódusban, mint az utána következő száraz periódusban.

A *Sedum*-nál is szignifikáns összefüggést mutat a klorofill a és b mennyiségének változása a levélvístartalom változásával /7. táblázat/, de a klorofill a függése szorosabb.

4.3.1.4. Összegzés

A vizsgált fajok klorofill a és b tartalma legalacsonyabb az első száraz periódusban, amikor mindhárom fajban legkisebb

a levélviztartalom és legnagyobb a vízdeficit. A viztartalom növekedése és a vízdeficit csökkenése valamennyi esetben mind a három fajban a két klorofillkomponens mennyiségének emelkedésével jár együtt.

A fajok klorofilltartalmának száraz és nedves periódusok szerinti változása a levélviztartalmuk illetve vízdeficitjük változásával van szignifikáns összefüggésben. A viztartalom csökkenése /és a vízdeficit növekedése/a klorofilltartalom növekedését eredményezi és fordítva. A klorofillok mennyiségi változása arányos a viztartalom, illetve a vízdeficit változásával. Ez okozza, hogy a *Sedum* viselkedése eltér a két másik fajétól. A *Sedum*-nál a nedves periódusokat követő száraz periódusokban nem fejlődik ki olyan mértékű vízdeficit /3. táblázat/, amely a klorofilltartalmat redukálná. Sőt a vízdeficit növekedése a rövid száraz periódusokban oly kisméretű, hogy minimális mennyiségben ugyan, de új klorofillszintézis is folyik. A *Succulens* fajban csak hosszabb ideig tartó szárazság hatására fejlődik ki klorofilltartalmat redukáló vízdeficit /első száraz periódus/.

A *Festuca vaginata* és *Achillea ochroleuca* klorofillmennyisége a vizsgálat egész időszakában - vízdeficitjük változásának megfelelően - száraz periódusokban csökken, nedves periódusokban emelkedik.

A két klorofillkomponens közül a klorofill b változása nagyobb mértékű, mint a klorofill a-é.

4.3.2. A karotinoidok mennyiségének változásai

A vizsgált fajokban talált karotinkomponensek mennyiségeinek más társulásbeli fajokéval való összehasonlítására igen kevés irodalmi adat áll rendelkezésemre, ezek is erdei, azon belül is főleg árnyéknövények.

Pulmonaria officinalis karotintartalma $0,42-0,47 \text{ mg.g}^{-1}$, lutein tartalma pedig $0,78-1,32 \text{ mg.g}^{-1}$ értékek között változott az egyedfejlődés különböző szakaszaiban /Masarovičova - Duda, 1976/. Ida /1981/ $0,35 \text{ mg.g}^{-1}$ lutein, $0,24 \text{ mg.g}^{-1}$ violaxantin és $0,38 \text{ mg.g}^{-1}$ karotintartalmat talált *Metasequoia glyptostroboides* leveleiben. Hazai cseres-tölgyes társulás fajainak karotintartalma $0,25-1,28 \text{ mg.g}^{-1}$, lutein+zeaxantin tartalma $0,21-0,93 \text{ mg.g}^{-1}$, violaxantin tartalma $0,22-0,87$, neoxantin tartalma pedig $0,11-0,31 \text{ mg.g}^{-1}$ értékek között változott nyáron /Tuba, 1977/.

A *Festuca*, *Achillea* és *Sedum* karotinoidkomponenseinek mennyiségei alacsonyabbak az erdei mezofitonokénál, különösen az árnyéknövényeknél /8., 10. és 11. táblázat/, következésképpen összkarotinoidtartalmuk is alacsonyabb. Spyropoulos és Mavrommatis /1978/ vizsgálatai szerint is a szárazságtűrő fajok alacsonyabb összkarotinoidtartalmúak, mint a mezofitonok. A szklerofill *Quercus coccifera* és *Quercus ilex* $0,2-0,36 \text{ mg.g}^{-1}$ összkarotinoid mennyiségével szemben a mezofiton *Quercus robur*-é $0,4-0,48 \text{ mg.g}^{-1}$ volt.

8. táblázat A vizsgált fajok karotin és lutein+zeaxantin koncentrációinak /mg.g⁻¹szárazsúly/ változása a száraz és nedves periódusokban.

periódus	Festuca vaginata	
	karotin	lutein+zeaxantin
Száraz	0,084 ±0,05	0,064 ±0,07
Nedves	0,066 ±0,07	0,079 ±0,08
Száraz	0,107 ±0,01	0,057 ±0,11
Nedves	0,050 ±0,01	0,086 ±0,06
Száraz	0,113 ±0,03	0,061 ±0,06

periódus	Achillea ochroleuca	
	karotin	lutein+zeaxantin
Száraz	0,042 ±0,07	0,090 ±0,08
Nedves	0,035 ±0,02	0,147 ±0,06
Száraz	0,076 ±0,06	0,119 ±0,06
Nedves	0,048 ±0,07	0,197 ±0,03
Száraz	0,073 ±0,03	0,169 ±0,05

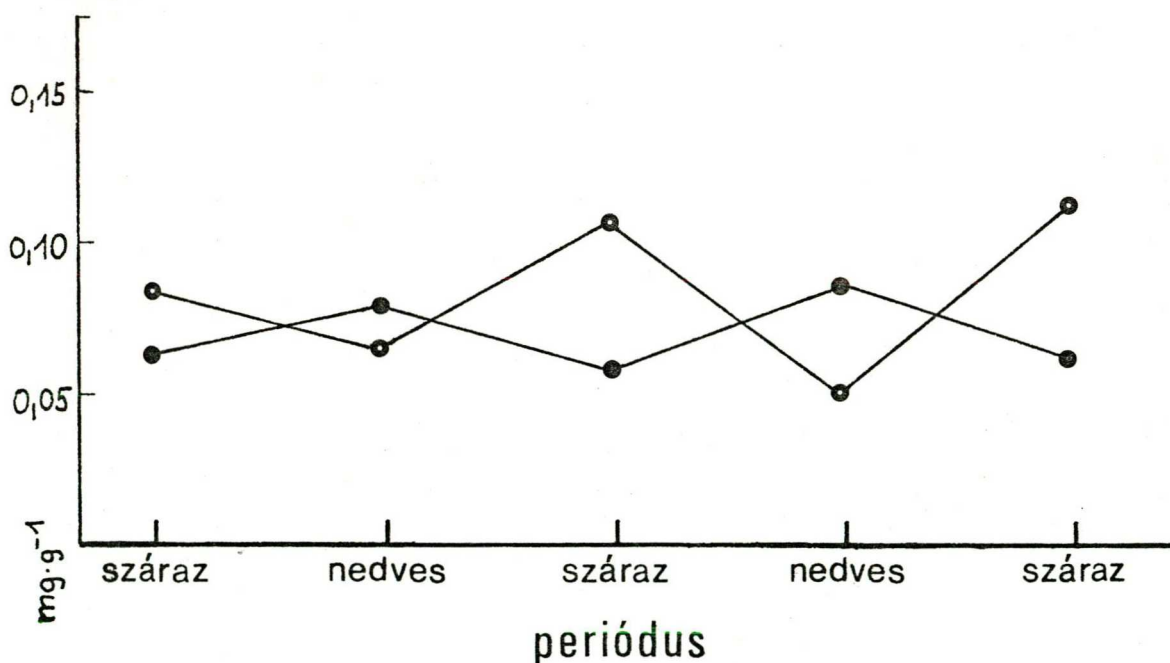
periódus	Sedum sexangulare	
	karotin	lutein+zeaxantin
Száraz	0,057 ±0,12	0,107 ±0,05
Nedves	0,064 ±0,03	0,165 ±0,02
Száraz	0,096 ±0,01	0,179 ±0,07
Nedves	0,084 ±0,09	0,196 ±0,10
Száraz	0,097 ±0,02	0,231 ±0,04

4.3.2.1. A karotin és lutein+zeaxantin mennyiségének változásai

4.3.2.1.1. Festuca vaginata

A *Festuca vaginata* karotintartalma minden száraz periódusban magasabb, mint a nedves periódusokban /8. táblázat és 8. ábra/. A száraz periódusokbeli karotin mennyisége az egymást követő száraz periódusokban egyre nagyobb. A karotintartalom csökkenése a második nedves periódusban erősebb mint az elsőben.

8. ábra A *Festuca vaginata* karotin /•/ és lutein+zeaxantin /•/ tartalmának változása a száraz és nedves periódusokban.



A lutein+zeaxantin tartalom változása a karotintartalom változásával ellentétes /8. ábra/. A faj lutein+zeaxantin tartalma valamennyi száraz periódusban alacsonyabb, mint a nedves periódusokban. A lutein+zeaxantin mennyisége legkevesebb a második száraz periódusban, az első és az utolsó száraz periódusban pedig megközelítőleg azonos. A két nedves periódus közül a másodikban több a lutein+zeaxantin mennyisége.

A *Festuca vaginata* karotin és lutein+zeaxantin mennyiségének változása szignifikáns összefüggésben van levélvizardalmának változásával.

9. táblázat A víztartalom és a karotin, valamint lutein+zeaxantin koncentráció változása közötti összefüggések korrelációs koefficiensei.

	karotin	lutein+zeaxantin
<i>Festuca vaginata</i>	- 0,7746 ⁺	0,9255 ⁺⁺
<i>Achillea ochroleuca</i>	- 0,4783	0,7937 ⁺
<i>Sedum sexangulare</i>	- 0,6337	0,6752

++ 1 %-os szintű szignifikancia

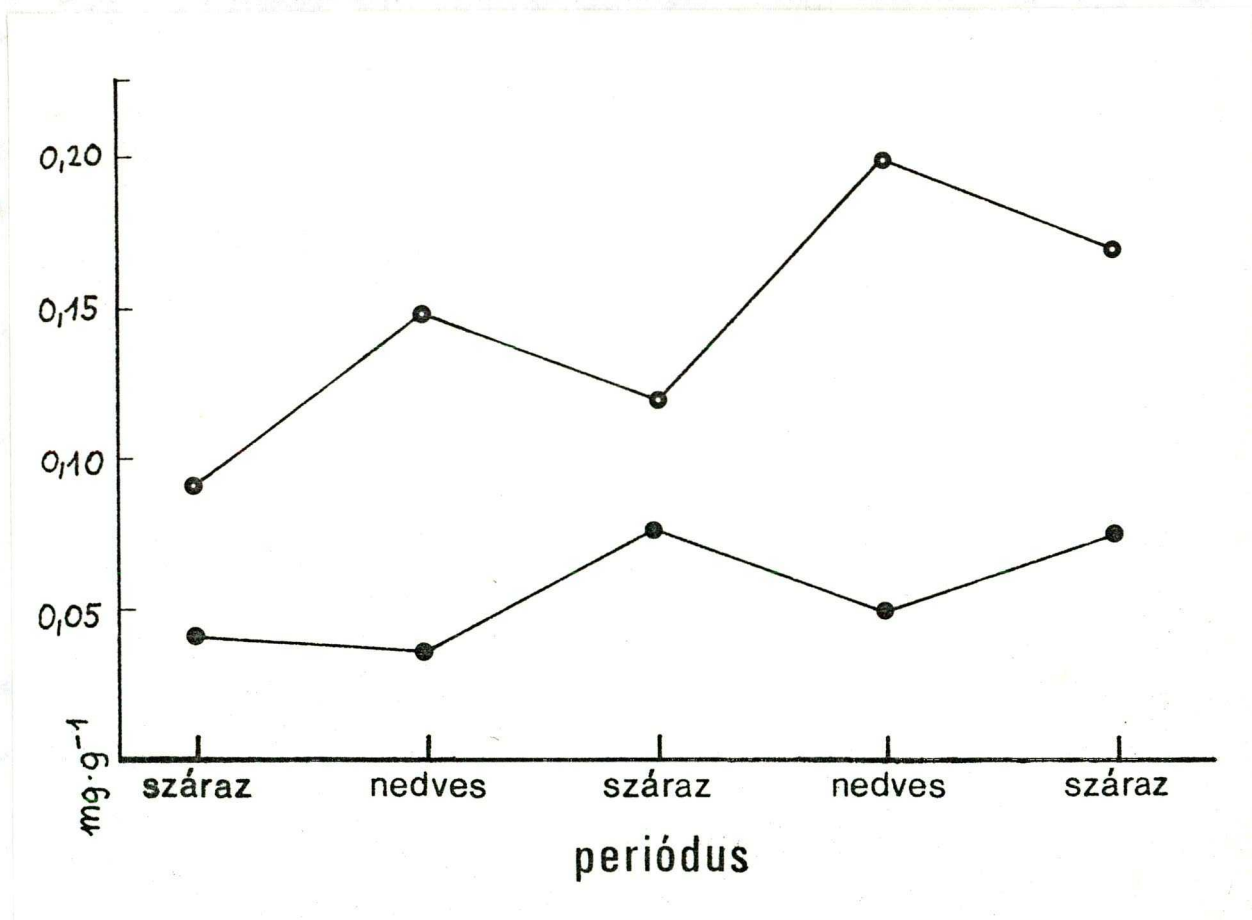
+ 5 %-os szintű szignifikancia

4.3.2.1.2. *Achillea ochroleuca*

Az *Achillea ochroleuca* karotin és lutein+zeaxantin mennyiségének változásában a *Festuca*-éhoz hasonló tendencia figyelhető meg /8. táblázat és 7. ábra/.

A karotin tartalom a megelőző száraz periódusokban mindig magasabb mint a rákövetkező nedves periódusokban. Csak száraz periódusokat vizsgálva legalacsonyabb a karotintartalom az elsőben.

9. ábra Az *Achillea ochroleuca* karotin /●/ és lutein+zeaxantin /●/ mennyiségének változása a vizsgálat alatti száraz és nedves periódusokban.



A lutein+zeaxantin mennyisége a nedves periódusokban megnő az előző száraz periódusbelihez képest. A két karotinoid-komponens, de különösen a lutein+zeaxantin mennyisége a vizsgálat utolsó periódusára /a karotiné már a második száraz periódusra/ jelentősen megemelkedik.

Különbség viszont a Festuca és az Achillea két karotinoidjának változásában, hogy míg a Festuca-nál száraz periódusban a karotin mennyisége mindig magasabb a lutein mennyiségénél /és nedves periódusban fordítva/, addig az Achillea-nál a karotintartalom minden periódusban alacsonyabb, mint a lutein+zeaxantin tartalom.

Az Achillea esetében csak a lutein+zeaxantin tartalom változása mutat szignifikáns összefüggést a levéltartalom változásával /9. táblázat/.

4.3.2.1.3. Sedum sexangulare

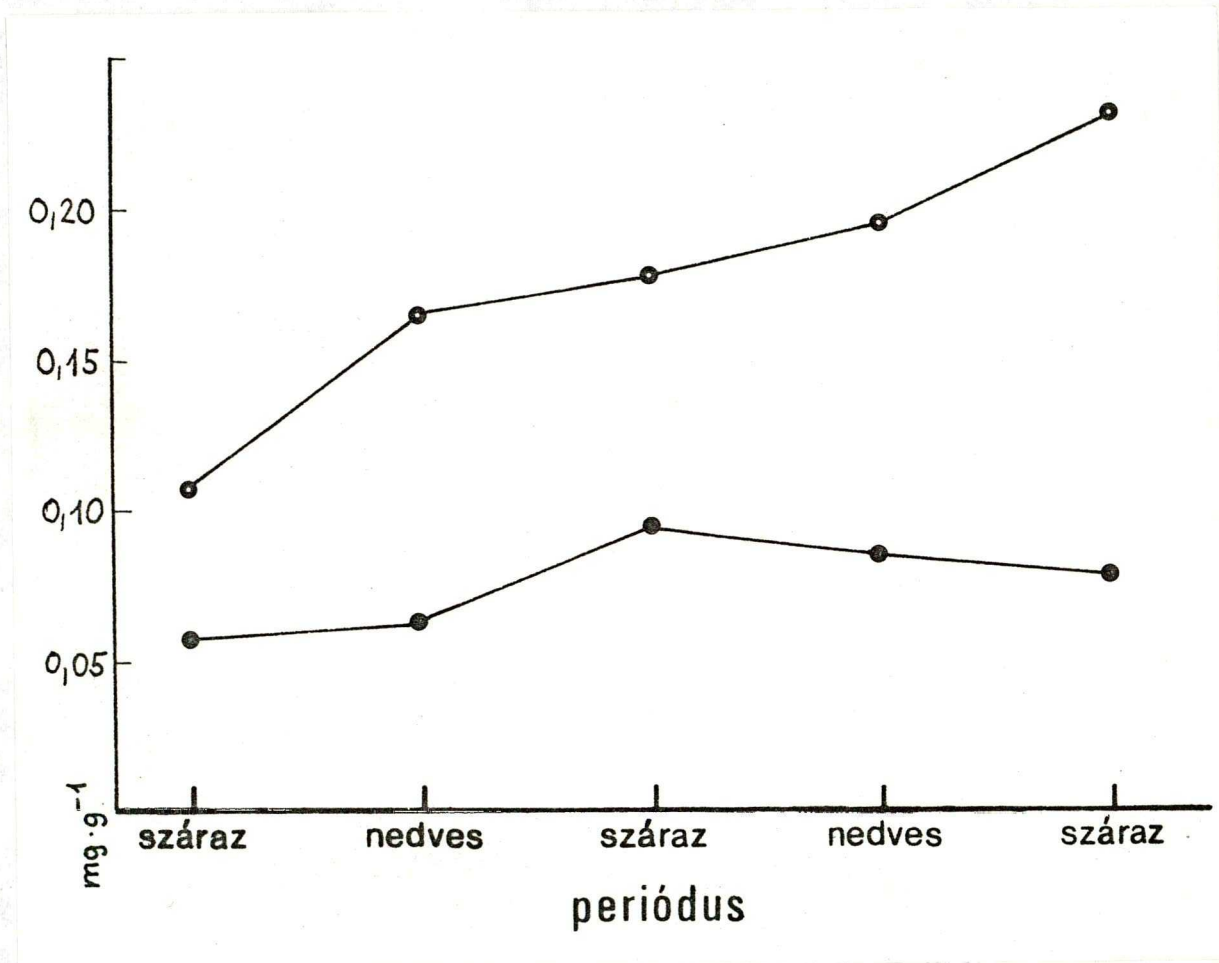
A szukkulens faj karotin és lutein+zeaxantin tartalmának változásában is eltér az előző két fajtól /8. táblázat és 9. ábra/.

A Sedum karotintartalma az első periódusban a legalacsonyabb, ettől kezdve mennyisége a harmadik periódusig nő, majd ezután a második és harmadik periódus közötti értékre esükk.

A lutein+zeaxantin tartalma, amely szintén az első száraz periódusban a legalacsonyabb, a második periódustól /nedves/ kezdve fokozatosan nő, legerősebben a második periódusban.



10. ábra A *Sedum sexangulare* karotin /●/ és lutein+zeaxantin /●/ tartalmának változása a száraz és nedves periódusok alatt.



A vizsgálat végére a lutein+zeaxantin tartalom több, mint a kétszerese a kezdetinek.

A *Sedum*-nál is minden esetben alacsonyabb a karotin-mennyiség, mint a lutein+zeaxantin mennyisége.

A *Sedum* karotin, illetve lutein+zeaxantin tartalmának változása nincs szignifikáns összefüggésben levélviztartalmának változásával /9. táblázat/.

4.3.2.1.4. Összegzés

A *Festuca vaginata* és *Achillea ochroleuca* karotin és lutein+zeaxantin tartalma határozottan és érzékenyen reagál a vízviszonyok változásaira.

A *Festuca* és *Achillea* karotintartalma a levélviztartalom csökkenésekor /és a vízdeficit növekedésekor/ nő, ellenkező esetben pedig csökken. A lutein+zeaxantin mennyiségét a viztartalom és vízdeficit változásai a karotin mennyiségi változásaival ellentétes irányban mozgatják. Tehát a *Festuca vaginata* és *Achillea ochroleuca* karotin és lutein+zeaxantin mennyiségét is nagymértékben befolyásolja a növényi viztartalom, de az *Achillea* karotin tartalmának változása nincs szignifikáns összefüggésben a levélviztartalom változásával.

A *Festuca vaginata* karotin mennyisége mindhárom száraz periódusban magasabb a lutein+zeaxantin mennyiségénél, ugyanakkor az *Achillea* karotin tartalma száraz és nedves periódusban is alatta marad a lutein+zeaxantin mennyiségének.

A *Sedum sexangulare* karotintartalma a második és harmadik periódusban nő, majd ettől kezdve csökken, lutein+zeaxantin mennyisége pedig a második periódustól kezdve végig emelkedik. A *szukkulens* faj levélviztartalmának és karotin, valamint lutein+zeaxantin tartalmának változása közötti összefüggés közepesnél erősebb ugyan, de nem szignifikáns.

4.3.2.2. Az epoxixantofillok mennyiségének változásai

4.3.2.2.1. Az anteraxantin és violaxantin tartalmának változásai

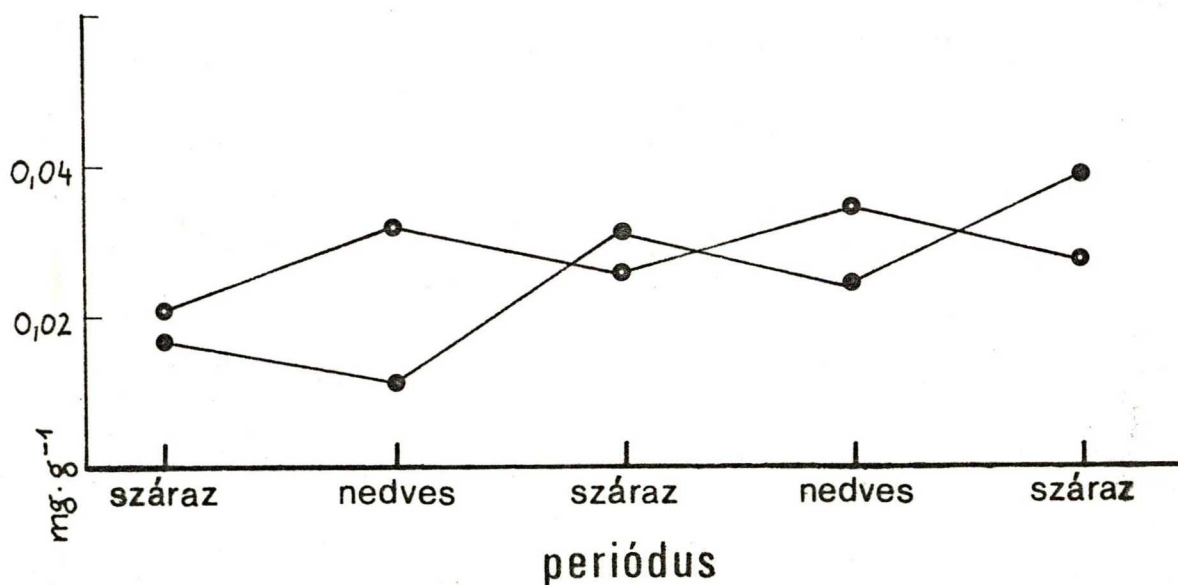
A *Festuca vaginata* és *Achillea ochroleuca* anteraxantin mennyisége száraz periódusokban emelkedik, nedves periódusokban csökken, a violaxantin mennyisége viszont száraz körülmények között lecsökken, nedves körülmények között megemelkedik /10. táblázat és 11., 12. ábra/. A *Festuca vaginata* anteraxantin mennyisége a periódusonkénti változás ellenére egyre magasabb lesz és az utolsó periódusra megduplázódik, az *Achillea*-é viszont lényegében azonos értékek között mozog. Szembetűnő, hogy az *Achillea* violaxantin tartalma a nedves periódusokban mintegy négyszerese a száraz periódusbelieknek. Az utolsó száraz periódusban viszont mennyisége magasabb, mint az előző száraz periódusokban.

A *Sedum sexangulare* violaxantin tartalma száraz és nedves periódusokban egyaránt a legmagasabb a három faj közül, de változása hasonló a *Festuca*-éhoz és az *Achillea*-éhoz: mennyisége száraz periódusokban csökken, nedves periódusokban megemelkedik /10. táblázat és 13. ábra/. A *szukkulens* faj anteraxantin mennyisége az első nedves periódusban minimálisan csökken, az ezt követő száraz periódusban csaknem háromszorosára nő, majd a második nedves periódusban enyhén emelkedik, és az utolsó száraz periódusra kis mértékben csökken /10. táblázat 13. ábra/.

10. táblázat A *Festuca vaginata*, *Achillea ochroleuca* és *Sedum sexangulare* anteraxantin és violaxantin koncentrációjának /mg.g⁻¹száranyag/ alakulása a száraz és nedves periódusok során.

periódus	<i>Festuca vaginata</i>	
	anteraxantin	violaxantin
Száraz	0,017 ±0,04	0,021 ±0,09
Nedves	0,011 ±0,11	0,032 ±0,07
Száraz	0,031 ±0,05	0,026 ±0,12
Nedves	0,024 ±0,10	0,034 ±0,07
Száraz	0,038 ±0,03	0,027 ±0,05
	<i>Achillea ochroleuca</i>	
	anteraxantin	violaxantin
Száraz	0,037 ±0,07	0,023 ±0,10
Nedves	0,026 ±0,08	0,087 ±0,08
Száraz	0,035 ±0,04	0,034 ±0,14
Nedves	0,022 ±0,08	0,091 ±0,05
Száraz	0,038 ±0,10	0,072 ±0,11
	<i>Sedum sexangulare</i>	
	anteraxantin	violaxantin
Száraz	0,019 ±0,04	0,052 ±0,04
Nedves	0,018 ±0,08	0,112 ±0,04
Száraz	0,057 ±0,03	0,074 ±0,04
Nedves	0,061 ±0,05	0,121 ±0,06
Száraz	0,053 ±0,06	0,106 ±0,06

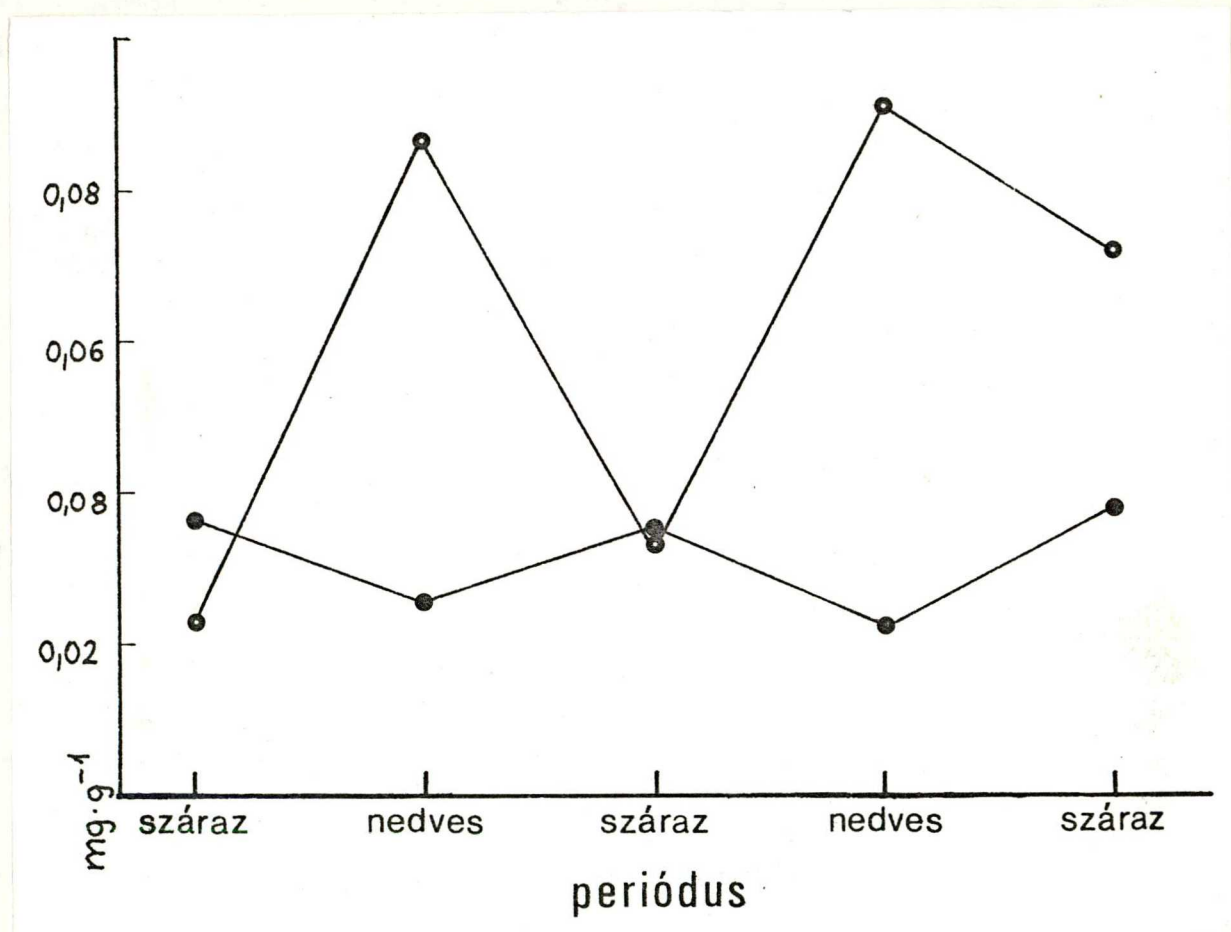
11. ábra A *Festuca vaginata* anteraxantin /●/ és violaxantin /○/ mennyiségének változása a száraz és nedves periódusokban.



4.3.2.2.2. A neoxantin mennyiségének változása

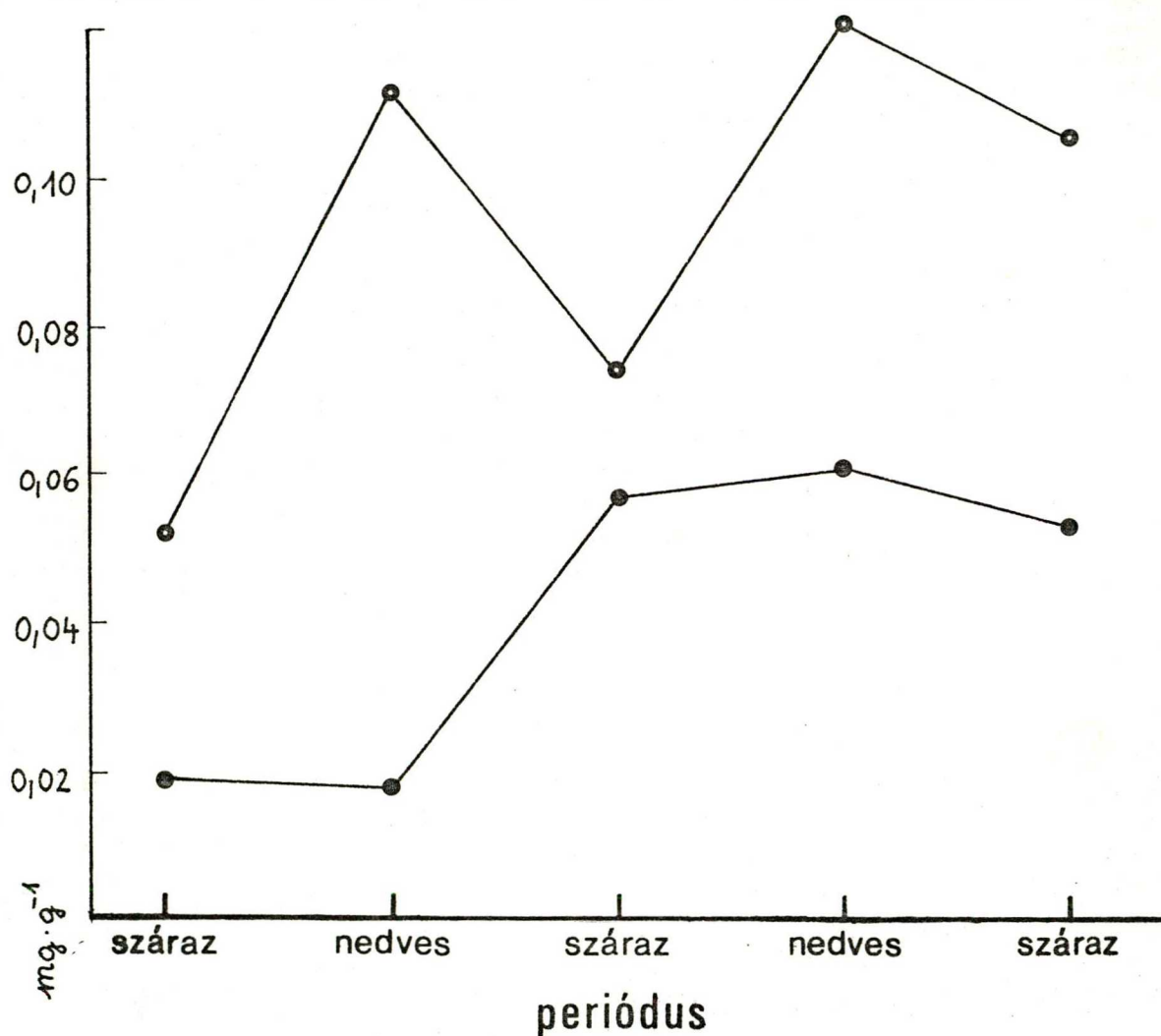
A *Festuca vaginata*, *Achillea ochroleuca* és *Sedum sexangulare* neoxantin mennyisége az egymást követő száraz és nedves periódusokban fokozatosan növekszik, kivéve a *Sedum* utolsó periódusát, ahol minimálisan csökkent /11. táblázat/. Igaz, a *Festuca* második periódusbeli /nedves/ neoxantin mennyisége azonos a kezdő periódusával. A neoxantin mennyisége az utolsó

12. ábra Az *Achillea ochroleuca* anteraxantin /●/ és violaxantin /○/ mennyiségének változása a vizsgálat alatti száraz és nedves periódusokban.



periódusban a *Festuca*-ban közel négyszerese, az *Achillea*-ban és *Sedum*-ban majdnem háromszorosa a kezdeti, első periódusbelinek. A neoxantin mennyisége a legalacsonyabb a *Festuca*-ban és legmagasabb az *Achillea*-ban. A neoxantin mennyiségének emelkedése mindhárom fajnál szinte mindig nagyobb a száraz periódusban, mint a nedves periódusokban.

13. ábra A *Sedum sexangulare* anteraxantin /●/ és violaxantin /○/ mennyiségének változása a száraz és nedves periódusok alatt.



11. táblázat A vizsgált fajok neoxantin koncentrációjának /mg·g⁻¹ szárazanyag/ változásai a száraz és nedves periódusokban.

periódus	<i>Festuca v.</i>	<i>Achillea o.</i>	<i>Sedum s.</i>
Száraz	0,022 ± 0,05	0,054 ± 0,09	0,028 ± 0,05
Nedves	0,022 ± 0,05	0,067 ± 0,11	0,050 ± 0,05
Száraz	0,049 ± 0,13	0,105 ± 0,04	0,081 ± 0,13
Nedves	0,053 ± 0,14	0,121 ± 0,06	0,096 ± 0,14
Száraz	0,084 ± 0,08	0,145 ± 0,06	0,084 ± 0,08

4.3.2.2.3. Összegzés

A *Festuca vaginata*, *Achillea ochroleuca* és *Sedum sexangulare* levélviztartalmának csökkenése és vízdeficitjének növekedése a violaxantin mennyiségének csökkenéséhez vezet, míg a vízdeficit csökkenése a violaxantin mennyiségének növekedését váltja ki. A violaxantin mennyiségében bekövetkező változások szoros összefüggésben vannak a víztartalom, illetve a vízdeficit változásával, amennyiben kisebb vízdeficit kevésbé redukálja a violaxantin tartalmat és fordítva.

Az anteraxantin mennyisége a *Festuca*-ban és az *Achillea*-ban a violaxantinnal ellentétes módon változik, és a változás nagyságát a vízviszonyok hasonlóan befolyásolják. A *Sedum* anteraxantin-tartalma a második nedves és a harmadik száraz periódusban a másik két fajétól eltérően változik.

A vizsgált fajok neoxantin-mennyisége - a *Festuca* első nedves periódusa /itt nem változott/ és a *Sedum* utolsó periódusa /minimálisan csökkent/ kivételével - periódusról periódusra emelkedik, mégpedig száraz periódusokban erősebben, mint a nedves periódusokban.

4.4. A vizsgált fajok kloroplasztisz szerkezetének változásai eltérő vízökológiai körülmények hatására

A kloroplasztisz-vizsgálatokat az első száraz és az ezt követő első nedves periódusban végeztem. A két periódusban a fényintenzitásnak /a mintavétel időpontjában reggel 7 órakor/, a talaj nedvességtartalmának és a fajok vízviszonya-

inak az értékeit az 1., 2. és 3. táblázat tartalmazza. A vizsgálat ideje alatt az első száraz periódusban volt a fajokban a legnagyobb a vízdeficit. Az ezt közvetlenül követő nedves periódusban pedig a fajok víztartalma jelentősen nőtt, vízdeficitjük nagymértékben csökkent. Ezek alapján feltételezhető, hogy a két mintavétel a vizsgálat száraz és nedves periódusbeli állapotait jól tükrözi.

A kloroplasztiszok szerkezeti változásainak leírásánál Menke /1962/ és Weiner - Banson /1967/ terminológiája mellett elsősorban Maróti - Gábor /1976/ nomenklaturáját használom.

Az egyes fajokhoz tartozó - a Függelék részben lévő - képeken a kloroplasztisz képleteit egytől fölmenő számozással jelölöm.

4.4.1. *Sedum sexangulare* /7 - 10. kép/

Az erős vízvesztés, vízdeficit hatására a vékony fali fekvésű citoplazma még vékonyabb lesz, és csak alig láthatóan tapad a kloroplasztiszokhoz /1/. Ezzel együtt csökken az elektrondenz szemcsék mérete és az egész citoplazma elektrondenzitása /2/. A kloroplasztiszok alakja megváltozik, ellapulnak vagy meghajolnak /3/. Egyes kloroplasztiszok reggel is nagy keményítőszemcséket tartalmaznak /4/. A kloroplasztisz belső szerkezetében a vízdeficit meglehetősen nagy, reverzibilis változásokat okozott. A sztrómaplazmában üres interthylakoidális terek /5/ képződnek, mert a sztrómaplazma részben a belső membránok külső felületéhez tapad /6/ vagy a

burkoló membrán belső felületén halmozódik fel /7/, illetve a kloroplasztisz belső részében lemezszerűen összeecsapódik /8/. Az aggregálódott sztrómaplaszma lemezekben több és nagy plasztoglobulus /9/ képződik. A vízdeficit egyaránt növeli a plasztoglobulusok számát és méretét, elektron-denzitásukat pedig fokozza. A vízhiány megszűnésekor /nedves periódus/ először az ozmofil globulusok denzitása csökken, később pedig a méretük is /10/.

Az erős vízdeficit a gránum-korongok szétválását okozta. A gránumkorongok tapadási felszínének szétválásában az alábbi fokozatokat figyelhetjük meg:

- 1/ Csak azokban a kloroplasztiszokban található keményítőszemcse, amelyekben néhány gránum még összetapadt állapotban megmaradt /11/.
- 2/ A szétvált gránumthylakoidok membránja elektrondenzitásuk és elrendezésük alapján még felismerhető /12/. Az erősebb elektrondenzitás valószínűleg arra utal, hogy a fénybegyűjtő komplexek egy része megmaradt a gránumban.
- 3/ A vízdeficit kiváltotta gránumdegradáció során a jobb spirálu kompartmentekről a sztrómalamellák feltehetően lecsavarodnak. Talán ezzel magyarázható az egyedi lamellák nagy száma és kissé hullámos lefutása /13/.
- 4/ A gránumthylakoidok tapadásában minden bizonnyal hidrofíli jellegű kölcsönhatások dominálnak. Ezért feltéte-

lezhető, hogy a komoly vízdeficit hatására létrejött lutein és neoxantin tartalom csökkenés összefüggésbe hozható a gránumkorongok szétválásával.

A vízdeficit megszűntekor, jó vizellátási körülmények hatására /nedves periódus/ a sztróma kezdi egyenletesen kitölteni a kloroplasztiszt /14/, azonban a volt sztrómalemezek /15/ még jól felismerhetők. Megindul a sok thylakoidos gránumok képződése /16/ és látható a gránumkorongok szoros tapadása is.

A sztrómalamella és a gránumthylakoid lokuluszok kitágulnak, megduzzadnak /17/. A keményítőszemcsék mérete egyes plasztiszokban némileg csökken. Csökken a plasztoglobulusok denzitása és mérete is /18, 19/.

4.4.2. *Achillea ochroleuca* /11-14. kép/

A faj kloroplasztiszainak legjellemzőbb és igen figyelemre méltó sajátossága, hogy a gránum- és sztrómathylakoid lokuluszokban erősen elektrondenz anyag /talán lipíd/ van, ugyanakkor a válaszfalak /partitionok/ kevésbé ozmofilok, majdnem fehér színűek.

Az erős vízdeficit hatására bekövetkezett változások a következők:

Az interthylakoidális tér beszűkül és elektrondenzitása megnő /1/. Az interthylakoidális térben a plasztoglobulusok számának gyarapodása figyelhető meg /2/. Száraz periódusban Nagy keményítőszemcsék jellemzik a kloroplasztiszokat /3/.

Vizfelvétel hatására /nedves periódus/ a sztrómalamellák /4/ és a vég-gránumkorongok /5/ lokuluszai felduzzadnak, a szárazság alatt oly jellemző keményítőszemcsék pedig eltűnnek. Itt is megfigyelhető az elektrondenz globulusok halványodása /6/, akárcsak a Sedum-nál. Több ponton kettes thy-lakoidokból álló, ugynevezett primer gránum figyelhető meg /7/.

4.4.3. Festuca vaginata /15-16. kép/

A száraz körülmények között különösen kemény Festuca-levélből a metszést eddig nem sikerült elvégezni, ezért száraz periódusbeli Festuca kloroplasztisz sajnos nem áll rendelkezésemre. Azonban a két állapot közötti idő rövidsége /24 óra/ miatt feltételezhető, hogy - ha nem is teljesen - az egyik állapotból a másikba való átmenet néhány sajátosságát még magán viseli a nedves periódusbeli kloroplasztisz.

A Festuca vaginata kloroplasztiszainak sztrómája finomszemcsés, homogén szerkezetű /1/. Belső membránbetűrődése /2/ a C₄-es fotoszintézistípusú növények kloroplasztiszaira jellemző, a periférikus reticulum azonban itt nem látható. A sztrómalamellák membránja kevésbé ozmofil jellegű /3/, úgy látszik, mintha az erős vízdeficit alatt dezorganizálódott volna. Nem tudni azonban pontosan, hogy a sztrómathy-lakoidok ebben a helyzetben regenerálódnak, avagy éppen bomlanak. A plasztoglobulusok helyzete és nagy száma /4/ a sztrómalamellák újrendeződését sejteti.

A sztrómalamellák és a végmembránok /5/ valószínűleg a

bő vízfelvétel hatására felduzzadtak. A válaszfalak /6/ nagy elektrondenzitásúak. Feltűnő a sokthylakoidos és széles gránumok, az ugynevezett makrogránumok nagy száma /7/.

4.4.4. Összegzés

A *Sedum sexangulare* kloroplasztiszáiban vízdeficit hatására jellemző a sztrómaplazma lemezek nagy száma és a gránumkorongok szétválása, amelynek több fokozata figyelhető meg. Ahol még néhány gránum összetapadt állapotban maradt, ott keményítőszemcse is található. A szétvált gránumthylakoidok erős elektrondenzitása a fénybegyűjtő komplex legalábbis egy részének megmaradására utal. A jobb spirálu kompartmentek letekeredése miatt nagy a hullámos lefutású egyedi sztrómalamellák száma. A vízfelvétel hatására sokthylakoidos gránumok képződnek, a sztrómalemezek és az egyedi sztrómalamellák száma csökken. A szárazság alatt nagyobb számban jelenlévő plasztoglobulusok mérete és elektrondenzitása csökken.

Az *Achillea ochroleuca* kloroplasztiszainak érdekes sajátossága, hogy a gránum- és sztrómathylakoidok lokuluszaiban erősen elektrondenz anyag van. Vízvesztés alatt az interthylakoidális tér szűkül, elektrondenzitása nő, interthylakoidális térben emelkedik a plasztoglobulusok száma. A vízhiány megszűnésekor a plasztoglobulusok halványodnak, a szárazság alatti nagy keményítőszemcsék eltűnnek és primer gránumok képződnek.

A *Festuca vaginata* kloroplasztiszainak belső membránja betűrődött. A vízhiány helyreállításakor a sztrómalamellák membránjainak ozmiofilitása csekély, mintha a megelőző száraz periódusban dezorganizálódott volna. A plasztoglobulusok nagy száma és helyzete a sztrómalamellák ujrrarendeződését jelentheti.

A vízdeficit megszűnésének hatására a *Sedum*-ban a sztróma- és gránumthylakoidok lokuluszai kitágulnak, az *Achillea*-ban és *Festuca*-ban pedig a sztrómalamellák és vég-gránum membránok felduzzadása tapasztalható.

5. A z e r e d m é n y e k m e g v i t a t á s a

A *Festucetum vaginatae* társulás három vizsgált eltérő vizgazdálkodású fajának fotoszintetikus pigmentrendszerében a vizsgálat száraz és nedves periódusai alatt bekövetkezett változásai a fajok vízviszonyainak változásaival hozhatók összefüggésbe.

A fajok víztartalmának és vízdeficitjének változása mellett megváltozik a transzspiráció és a vízfelvétel intenzitása is, ennek következtében pedig a vízkicserélődési arány. Száraz körülmények között, alacsony talajnedvességtartalomnál a vízkicserélődés sebessége lecsökken /5. táblázat/, ami csökkenti a fajok anyagcseréjének aktivitását, és még szárazságtűrő fajok esetében is anabolitikus depressziót idéz elő, anélkül azonban, hogy dominálóvá válnának a katabolitikus

folyamatok /Rychnovská, 1966; Rychnovská et al., 1972/. A vízhiány megszűnésekor az előbbiekkal ellentétes folyamatok játszódnak le.

Vizsgálati eredményeim szerint a szövetek hidratációjának és a vízkicserélődési arány alapján becsülhető anyagcsere aktivitásnak a rövid idejű változásai hatással voltak a vizsgált fajok fotoszintetikus pigmentrendszerére és kloroplasztisz szerkezetére is, amelyekben jól felismerhető változásokat idéztek elő.

5.1. Az eltérő vízgazdálkodású szárazságtűrő fajok fotoszintetikus pigmentrendszerének reakciói

5.1.1. Klorofillok

A vizsgálat időszaka alatt mindhárom faj klorofill a és b mennyisége az első periódusban a legalacsonyabb, amikor a legerősebb a fajokban a vízdeficit. A *Festuca vaginata*-ban és *Achillea ochroleuca*-ban a további nedves periódusokban emelkedik, száraz periódusokban csökken a klorofill a és b mennyisége. A klorofill b tartalom csökkenése és növekedése nagyobb, mint a klorofill a-é. Ennek következtében magasabb a klorofill a/b arány a száraz periódusokban, mint a nedves periódusokban /14. és 15. ábra/. A *Sedum sexangulare* klorofilljainak lassu mennyiségi növekedése az egymást követő rövid periódusok alatt erősebb a nedves periódusokban, mint a száraz periódusokban. A *Sedum* klorofill a/b aránya - ugyan igen csekély - fokozatos csökkenése a klorofill b

mennyiségének nagyobb növekedését és így a klorofill a-énál nagyobb változását jelzi /16. ábra/.

Ezen eredmények összhangban állnak a növényi vízviszonyok változásának függvényében megfigyelt klorofillváltozásokkal, melyek szerint a vízhiány /szárazság/ hatására csökken a klorofill a és b mennyisége, ezáltal az összklorofilltartalom is, a két klorofillkomponens közül nagyobb mértékű a klorofill b csökkenése, a klorofill a/b arány nő /Virgin, 1965; Borque - Naylor, 1971; Duxsen - Freeman, 1974 és 1976; Alberte et al., 1975; Alberte - Thornber, 1977; Spyropoulos - Mavrommatis, 1978/. Feltételezhető, hogy a klorofill b nagyobb mértékű változása a klorofill a-nál hidrofilabb természetével /Jackson, 1976/ van összefüggésben. A szövetek vízvesztésének hatására ezért elsősorban a klorofill b mennyisége csökken. A vízhiány megszűnésekor meginduló klorofillszintézis viszont a klorofill a-n keresztül történő klorofill b képződés /Bogorad, 1976/ irányába tolódik el - éppen a hidrofilabb környezet hatására, aminek következtében a klorofill a akkumulációja kisebb mértékű, mint a klorofill b-é.

Tudjuk, hogy a klorofill b erősebben kötődik a thylakoid-membránokhoz, mint a klorofill a /Shlyk - Nikolaeva, 1962; Shlyk et al., 1969; Nagy et al., 1967/. Viszont az eredmények alapján arra kell gondolni, hogy a klorofill b mennyiségének egy jelentősebb - a változásokban részt vevő -része

gyengén kötött formában található a membránokban, és e gyengén kötődési formát elsősorban hidrofil kölcsönhatások szabják meg. Ennek következtében a gyengén kötött - a változásokban részt vevő - klorofill b frakció - fajonként különböző - mennyisége a mindenkor aktuális belső vízviszonyoktól függ. Ugyanakkor feltételezhető, hogy az erőse/bbe/n kötött klorofill b frakció /amely az első legszárazabb periódusbeli értékhez állhat közel/ nem vesz részt a változásokban. Talán éppen e gyengén kötött klorofill b frakció mennyisége is kisebb a nem szárazságtűrő fajokban. Természetesen ennek pontos tisztázásához további, elsősorban a klorofillok heterogenitására vonatkozó vizsgálatok szükségesek.

A szklerofill *Festuca vaginata*-ban és a malakofill *Achillea osthroleuca*-ban a klorofillok mennyiségének rövid idejű száraz periódusok alatti csökkenése a fajok víztartalmának csökkenésével és vízdeficitjének emelkedésével áll arányban. A szukkulens *Sedum sexangulare*-ban viszont a rövid idejű száraz periódusokban a klorofillmennyiség nem csökken, mivel a vízdeficit növekedése egy esetben sem éri el azt a kritikus értéket, amely a klorofilltartalom redukálásához vezetne. Hosszan tartó erős szárazság hatására /16,9 %-os vízdeficitnél/ azonban a szukkulens faj klorofill a és b tartalma is redukálódik. A rövid idejű nedves periódusokbeli víztartalom növekedésének /és vízdeficit csökkenésének/ hatása mindhárom fajnál azonos: a fajok klorofill-

menyisége növekszik, mégpedig víztartalmuk emelkedésével /és vízdeficitjük csökkenésével/ arányosan.

Tehát megállapítható, hogy a szklerofill, malakofill és szukkulens faj klorofillmennyiségének rövid idejű száraz és nedves periódusok hatására bekövetkező változásait a fajok vízgazdálkodási típusától függő belső vízviszonyaik határozzák meg. A talaj nedvességtartalmának egymást követő rövid idejű szélsőséges változásaihoz a belső vízviszonyaik hasonlóan szélsőséges változtatásával alkalmazkodó szklerofill és malakofill fajokban rövid időszak alatt is kifejlődik a klorofill a és b tartalmat redukáló vízdeficit, és rövid idejű víztartalom emelkedés /és vízdeficit mérséklődés/ is klorofillszintézist indukál. A szukkulens fajt vízgazdálkodása oly mértékben függetleníti a rövid idejű száraz periódusok alacsony talajnedvességtartalmától, hogy még ha minimális mennyiségben is, de klorofillszintézis is folyhat ekkor. Ugyanakkor a rövid idejű nedves periódusok víztöbbletének hatására klorofillmennyiségének növekedése messze elmarad a két másik fajétól. Ennek oka a *Sedum* alacsony anyagcsereaktivitásában keresendő, mely viszont nem választható el élesen CAM típusú fotoszintézisének alacsony hatékonysági fokától. A szukkulens faj száraz periódusbeli igen kis vízkicserélődési aránya nedves periódusban is mindössze egy-két tizeddel emelkedik /5. táblázat/. Egyáltalán, szoros összefüggés látszik a fajok nedves periódusban mutatott vízkicse-

rélődési sebességének - száraz periódusbelihez viszonyított - emelkedése /5. táblázat/ és nedves periódusbeli klorofill-szintézisük között /5., 6. és 7. ábra/.

Összegzőképpen megállapítható, hogy a fajok klorofill a és b tartalmának egymást követő rövid idejű száraz és nedves periódusok alatti változása a vizgazdálkodási típustól függő belső vízviszonyok - elsősorban víztartalom és vízdeficit - változásának a hatására következnek be, amit a közöttük lévő szignifikáns összefüggések is bizonyítanak /7. táblázat/.

5.1.2. Karotinoidok

5.1.2.1. A karotin és lutein+zeaxantin transzformációi

A *Festuca vaginata* és *Achillea ochroleuca* karotin és lutein+zeaxantin tartalmának száraz és nedves periódusok szerinti változása hasonló képet mutat. Karotintartalmuk száraz periódusokban emelkedik, nedves periódusokban csökken; lutein+zeaxantin tartalmuk pedig karotintartalmukkal ellentétes irányban változik /8. és 9. ábra/. A *Sedum sexangulare* karotintartalmának változása abban tér el a fenti fajokétól, hogy az első nedves periódusban nem csökken, hanem kissé emelkedik, az utolsó száraz periódusban viszont kismértékű csökkenést mutat /10. ábra/. Lutein+zeaxantin tartalma fokozatosan emelkedik, leg-erősebben a második nedves periódusban /10. ábra/.

A *Festuca*-nál és *Achillea*-nál tehát a száraz periódusokban a lutein+zeaxantin tartalom csökkenése mindig a karotintartalom emelkedésével jár együtt, nedves periódusokban mindez fordítva

történik. Ez a változás a karotin és lutein+zeaxantin belső vízviszonyoktól függő hidroxilálódásával, illetve dehidroxilálódásával lehet összefüggésben. Eredményeim alapján valószínű, hogy a száraz körülmények, vízvesztés hatására a lutein+zeaxantin dehidroxilálódik, aminek következtében megemelkedik a karotintartalom, nedves periódusban, a vízhiány megszűnésekor pedig a karotintartalom egy részének hidroxilálódása következik be /Tuba 1982 a/. Azonban nedves periódusokban a karotintartalom csökkenése több esetben kisebb, mint a lutein+zeaxantin mennyiségének növekedése. Ebből viszont a vízfelvétel hatására meginduló karotinon keresztüli de novo luteinszintézis tételezhető fel.

A *Sedum* esetében a karotintartalom emelkedését és csökkenését is a lutein+zeaxantin tartalom emelkedése követi. Valószínű, hogy a *szukkulens* fajnál az első nedves periódusbeli vízfelvétel hatására meginduló de novo, karotinon keresztüli lutein+zeaxantin szintézis, ha kisebb mértékben is, folytatódik a későbbi rövid idejű száraz periódusokban is. A karotin mennyisége attól függ, hogy a de novo szintetizálódott karotinok milyen mértékben hidroxilálódnak, ez viszont a *szukkulens* faj víztartalmának periódusok alatti változása határozza meg.

A karotinok hidroxilálódása /Donohue et al., 1967/ megfordítható folyamat. Kísérletesen bizonyított, hogy a lutein+zeaxantin dehidroxilálódhat és közvetlenül karotin képződik /Maróti - Szemenkei, 1972; Maróti - Szajkó, 1972/. Az is bizo-

nyitott, hogy a karotin mennyiségi növekedése kifejezett levelekben nem csak új szintézisből származhat /Maróti - Szajkó, 1972/. Eredményeim alátámasztják azt a megfigyelést, hogy száraz körülmények között a karotintartalom megnő /Maróti - Szajkó, 1972/. A lutein+zeaxantin és a karotin heterogenitását a levélviztartalom erősen befolyásolja: a gyengén kötött karotin és lutein+zeaxantin mennyiségét elsősorban a levélviztartalom szabja meg /Maróti - Szajkó, 1972/. A karotin és lutein+zeaxantin hidroxilációs-dehidroxilációs átalakulásokban feltételezhetően a két komponens gyengén kötött frakciója vesz részt. A jövőbeli vizsgálatokat többek között a karotinoidok /és klorofilok/ száraz és nedves körülmények közötti heterogenitásvizszoenyainak megismerésére kívánom irányítani.

A karotin-lutein+zeaxantin hidroxilációs-dehidroxilációs átalakulásainak fontos szerepet tulajdonítok a vizsgált fajok szárazsághoz való alkalmazkodásában. Erős vízdeficitnél a karotinmennyiség - lutein+zeaxantinból dehidroxilálódással való - megnövekedése több előnnyel járhat.

1/ Szerepet játszhat a thylakoidmembránok integritásának fenntartásában, megvédésében. Eerre utalhat az a megfigyelés, hogy a karotin hiányában a thylakoidmembránok károsodnak, ami karotin hozzáadásával megszüntethető /Basszynsky - Tukendorf, 1975 és 1977; Tukendorf et al., 1980/.

2/ A karotinok mennyiségének emelkedése növelheti az l. pigmentszisztémát és aktivitását, és a hozzákapcsolódó ciklikus fotofoszforilációt amelynek vízstressz alatt kitüntetett szerepe lehet /részletesebben lásd az 5.1.3. pontban/. A karotin-

hiány kiváltotta l. fotosszisztéma aktivitás és fotofosforiláció csökkenését a karotin hozzáadás ugyancsak normalizálta /Bassynsky - Tukendorf, 1975 és 1977; Tukendorf et al., 1980/.

A viaszstressz kiváltotta lutein+zeaxantin dehidroxilálódás a thylakoidmembránok felszínén viskópszóddással is jár, amely enyhítheti a kloroplasztisz membránfelületeinek vízhiányát. /A membránrendszerekben ugynevezett anomális víz töltelkezhet fel /Chua, 1970//.

Erősebb, hogy a poikilohidrikus szárazságtűrő *Tortula ruralis*ban már a kiszáradás kezdetén, igen csekély vízvesztés hatására lejátéskodik a lutein+zeaxantin dehidroxilálódása, viszont a további vízvesztés /80-90 %-os vízdeficit/már nem befolyásolja a karotin és a lutein+zeaxantin mennyiségét /Tuba, 1982 /.

A karotin és lutein+zeaxantin tartalom egymást követő rövid idejű száraz és nedves periódusokbeli változása és a fajok vízviszonyainak /vízterlet, vízdeficit/ változása közötti összefüggés szorossága a szukkulencia irányába haladva csökken /9. táblázat/. A szklerofill *Festuca* esetében szignifikáns az összefüggés, a malakofill *Achillea* esetében már csak a lutein+zeaxantin változása függ szignifikánsan a vízviszonyoktól, a szukkulens *Sedum* két karotinoidkomponensének és vízviszonyaik változása között nincs szignifikáns összefüggés. Az adaptív jellegűnek tűnő karotin-lutein+zeaxantin hidroxilációs-dehidroxilációs folyamat intenzitása és szerepe a rövid idejű száraz

és nedves periódusok alatt szintén a szklerofill fajban a legnagyobb és a szukkulencia irányába csökken. Hosszu szárazság kialakította erős vízdeficit hatására azonban az *Achillea*-ban és talán a szukkulens fajban is szerepet játszhat. Erre az első száraz és nedves periódusbeli változások utalnak.

5.1.2.2. Az epoxixantofillok változásai

Az epoxixantofillok közül az anteraxantin és violaxantin tartalom változása hasonló a *Festuca vaginata*-ban és az *Achillea ochroleuca*-ban. A száraz periódusokban mindig magasabb anteraxantin tartalom alacsonyabb violaxantin tartalommal jár együtt; nedves periódusokban a két komponens változása ellentétes előjelű /11. és 12. ábra/. Az *Achillea* violaxantin tartalma nedves periódusokban nagyon megemelkedik, a *Festuca*-é csak kissé. A *Sedum sexangulare* violaxantin tartalma a két fajéhoz hasonlóan változik a periódusok során, és a nedves periódusokban ugyanolyan nagy mértékben nő meg, mint az *Achillea*-ban. /13. ábra/. Anteraxantin tartalmának két utolsó periódusban mutatott változása viszont eltér a két másik fajétól /13. ábra/.

Fenti változásokból arra lehet következtetni, hogy száraz periódusokban a violaxantin dezepoxidációja csak a folyamat köztes termékéig, az anteraxantinig jut el. Ugyanis száraz periódusokban a violaxantin csökkenésével egyidőben megnő az anteraxantin mennyisége, viszont a lutein+zeaxantin mennyisége lecsökken. Maróti - Szajkó, /1972/ vizsgálataiban a levelek vízvesztésekor a dezepoxidációban az anteraxantin mennyisé-

gének felhalmozódása nagyobb volt, mint a lutein+zeaxantiné.

Vizhiányban az anteraxantin mennyiségének felhalmozódása, és később lutein+zeaxantinná történő további dezepoxidálódása, alapja lehet a lutein+zeaxantinból dehidroxilálódással történő karotinképződésnek. Eszerint erős vízdeficit alatt a violaxantin tartalom redukálódását főként az okozza, hogy a dezepoxidációban anteraxantinná alakult violaxantin mennyiség nem a violaxantint regeneráló epoxidációba, hanem a karotinképződéssel járó dehidroxilálódási folyamatba lép be. Vagyis a vízhiány az epoxidációt gátolja, a dezepoxidáció-epoxidáció folyamatát - az ilyenkor előnyösebb - dehidroxilálódást segítő dezepoxidáció irányába tolja el.

A vizsgált fajok epoxixantofilljainak vízstressz alatti, hidroxil- és szénhidrogénkarotinoidokkal összefüggő változásai szintén a fotoszintetikus pigmentrendszer stresszhez való alkalmazkodását szolgálhatják.

A dezepoxidációra képes violaxantin gyengén kötött formájú, úgynevezett szabad pigment /Siefermann -Harms, 1980/. A kloroplasztisz szerkezetének változásai arra mutatnak, hogy a száraz és nedves periódusban elsősorban a gyengén kötött violaxantin mennyisége változik meg. /Erre az 5.2. pont alatt térek ki./

Egymást követő rövid idejű száraz és nedves periódusok hatására a vízgazdálkodási típustól függő belső vízviszonyok változásaira a vizsgált fajok violaxantin, de anteraxantin

tartalma is élesen reagál. Érdekes, hogy az epoxixantofillok változása a szukkulencia irányába haladva egyre nagyobb. Vagyis a rövid idejű száraz és nedves periódusok alatti növényi vízviszonyok - ráadásul a szukkulencia irányába egyre csökkenő - változásai is érzékenyen érintették a dezepoxidációs-epoxidációs rendszert, különösen a violaxantint.

A fajok neoxantin mennyisége a vizsgálat alatti periódusokban fokozatosan emelkedik /11. táblázat/. /Csak a Sedum-ban az utolsó periódusban csökken minimálisan mennyisége, a Festuca-ban a második periódusban az elsővel azonos értékű./

A neoxantin szerepével és mennyiségének változásával kapcsolatban még a többi karotinoidekomponensre vonatkozóanál is kevesebb irodalmi adat áll rendelkezésemre. Donohue et al. /1967/ feltételezik, hogy a violaxantin fény hatására bekövetkező dezepoxidálódása luteinné a lutein-5,6 epoxid mellett esetleg neoxantinon át is történhet. Ezen - elméletileg is kis valószínűséggel bíró-hipotézisnél fontosabb az a kísérleti tény, hogy *Nonea lutea* kifejlett leveleiben nedves környezetben - megvilágítás hatására - nőtt a neoxantin mennyisége /Maróti - Szajkó, 1972/. A neoxantin mennyiség emelkedése az első nedves periódus vízdeficitet megszüntető hatására indul meg vizsgálataimban is, bár a *Festuca* neoxantin mennyisége ekkor még nem nő. Tovább folytatódik a neoxantin mennyiségének növekedése az ezt

követő száraz periódusban is, sőt a *Festuca*-é csak ekkor kezd el nőni. Igaz, a száraz periódusokbeli növekedés retardáltabb a nedves periódusbeliekénél. A neoxantin változása ugy értelmezhető, hogy az első vízfelvétel után szintézise mindhárom fajban tovább folytatódik, függetlenül a rövid idejű száraz periódusok vízdeficit növelő hatásától is.

Valószínűleg fontos, még nem ismert szerepe van annak, hogy a szárazságtűrő fajokban az egymást követő rövid idejű száraz és nedves periódusok alatt vízviszonyaik változásától függetlenül éppen a leghidrofilebb természetű karotinoid, a neoxantin fokozatosan felhalmozódik. Azon kívül, hogy a fénybegyűjtő pigment-protein komplex alkotórésze /Thornber, 1975/, más szerepe nem ismeretes. Ezért elképzelhető, hogy a komplex stabilizálásában, vízdeficit alatti destrukciótól való megőrzésében szerepet játszik.

5.1.3. Pigmentarányok és pigmentszisztéma arányok

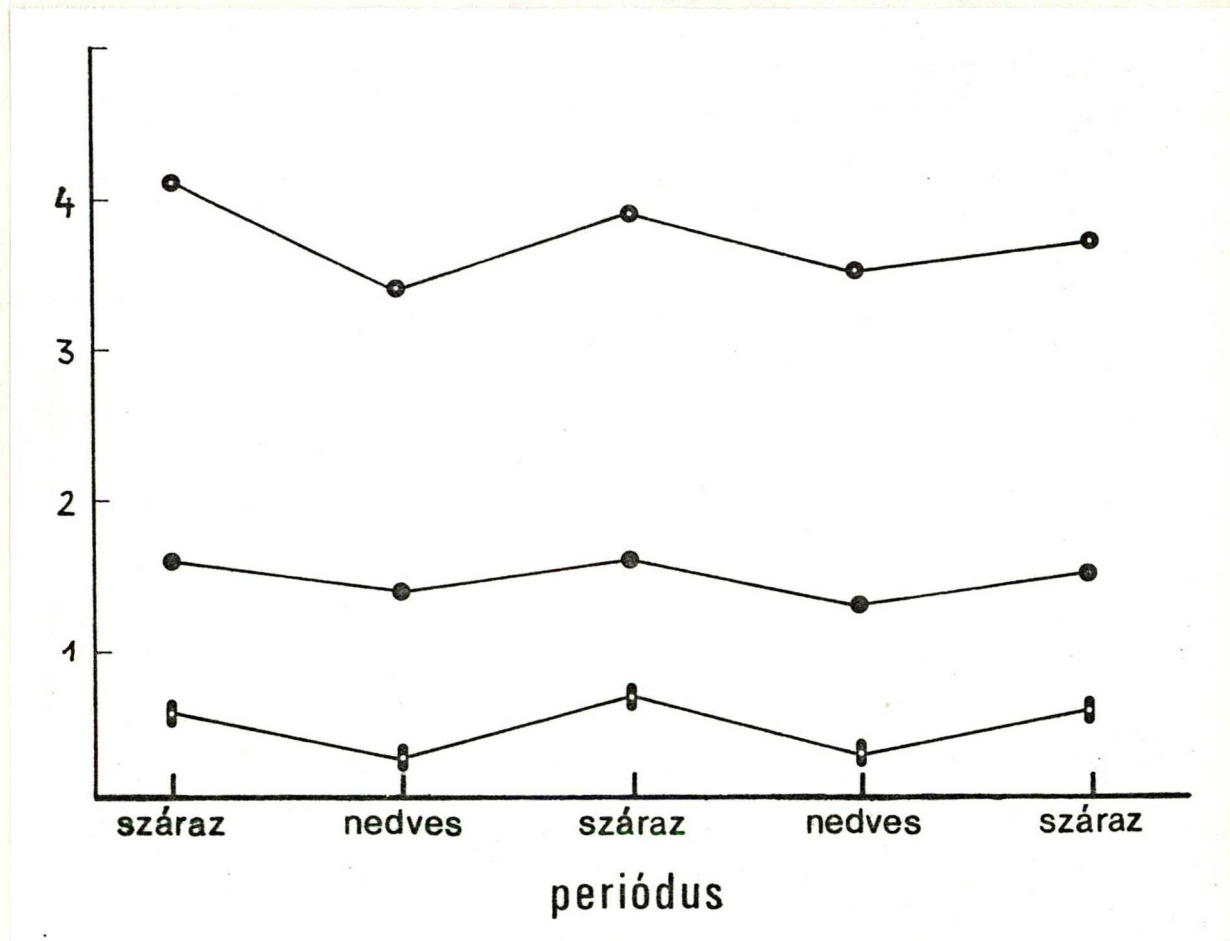
A száraz és nedves periódusok alatt a fotoszintetikus pigmentrendszer egyes tagjainak mennyiségében bekövetkezett változások módosítják a két pigmentszisztéma felépítését és egymáshoz viszonyított arányát is.

A klorofillok és karotinoidok megoszlása a két pigmentszisztémán belül eltérő, és jellemző az egyes pigmentszisztémákra. Az első pigmentszisztémában több a klorofill a, a karotin és a violaxantin mennyisége, a második

pigmentszisztémában pedig az egyéb xantofilok /lutein+ zeaxantin, anteraxantin, neoxantin/ fordulnak elő nagyobb mennyiségben /Anderson - Boardman, 1966; Boardman - Anderson, 1967; Gross et al., 1966; Briantais, 1967; Lichtenhaler, 1969; Faludi - Dániel, 1973/. A két pigmentszisztéma eltérő pigmentmegoszlása alapján felállíthatók olyan pigmentarányok, amelyek felvilágosítást adnak a két pigmentszisztéma arányáról, arányaik változásairól. Ilyen a fentebb idézett szerzők által a pigmentszisztéma arány kifejezésére használt, általánosan ismert klorofill a/b arány. A pigmentszisztémák arányának jellemzésére két új arányt állítottam fel: a karotin/klorofill b és a karotin/~~zeax~~antofill arányokat /Tuba, 1980, 1981 és 1982/. A karotin/klorofill b, karotin/xantofill és klorofill a/b arányok emelkedése az első pigmentszisztéma arányának, csökkenése pedig a második pigmentszisztéma arányának emelkedését mutatja. E módszerrel jó lehetőség kínálkozik a két pigmentszisztéma arányában bekövetkezett változások leírására.

A vizsgálat időszaka alatt mindhárom fajban legmagasabb a három pigmentarány a legalacsonyabb talajnedvességtartalmú első száraz periódusban, melyben legnagyobb a fajok vízdeficitje /14., 15. és 16. ábra/. Az egymást követő rövid idejű száraz és nedves periódusokban a szklerofill *Festuca vaginata* és a malakofill *Achillea ochroleuca* pigmentarányainak változása hasonló /14. és 15. ábra/. A klo-

14. ábra A *Festuca vaginata* klorofill a/b /○/, karotin/xantofill /●/ és karotin/klorofill b /◻/ arányának változása a száraz és nedves periódusokban.



12. táblázat A víztartalom és a pigmentarányok változása közötti összefüggések korrelációs koefficiensei.

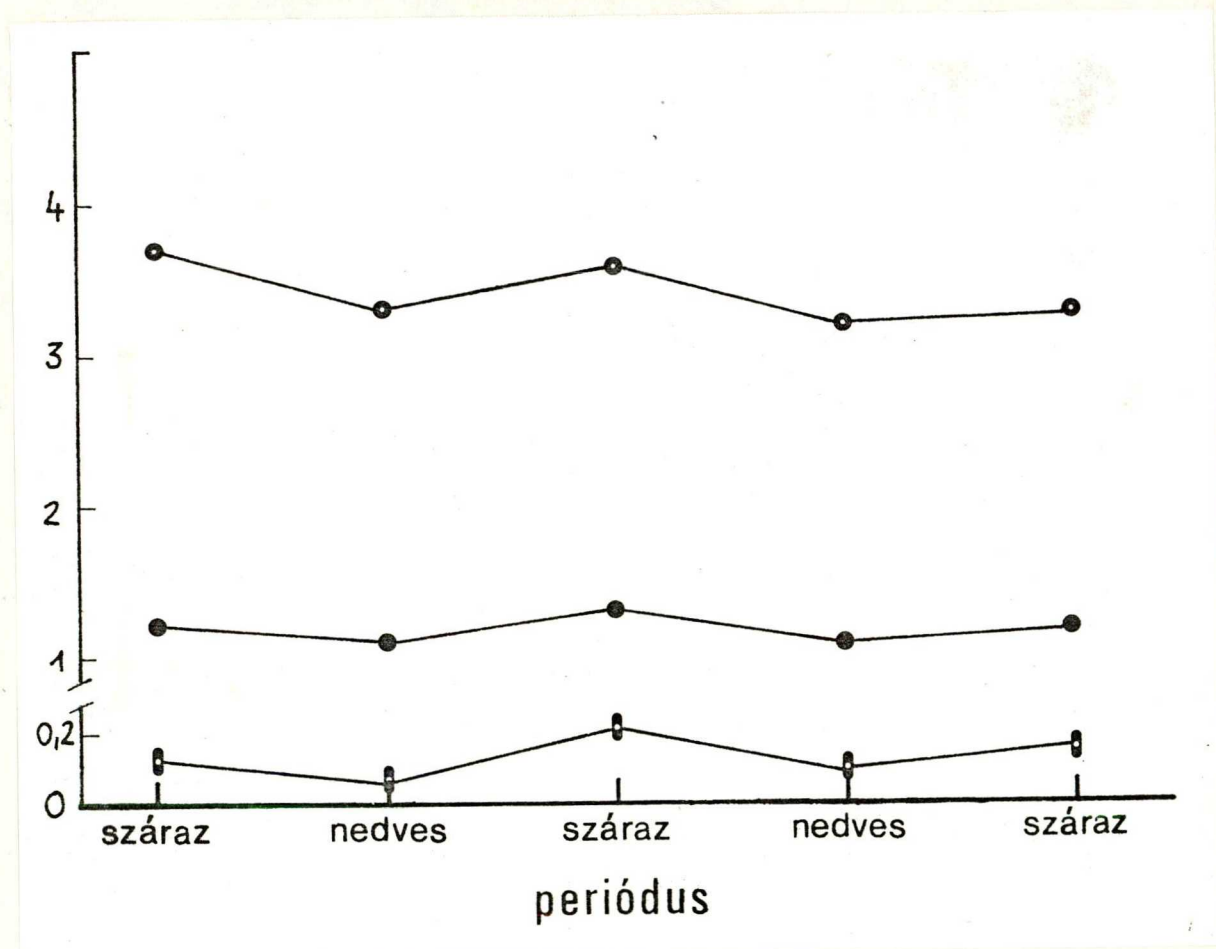
	kl a/b	kar/kl b	kar/xant
<i>Festuca vaginata</i>	- 0,9017 ⁺	- 0,9181 ⁺⁺	- 0,9974 ⁺⁺⁺
<i>Achillea ochroleuca</i>	- 0,8511 ⁺	- 0,7351	- 0,8536 ⁺
<i>Sedum sexangulare</i>	- 0,5939	- 0,3687	- 0,3252

+++ 0,1%-os szintű szignifikancia

++ 1 %-os szintű szignifikancia

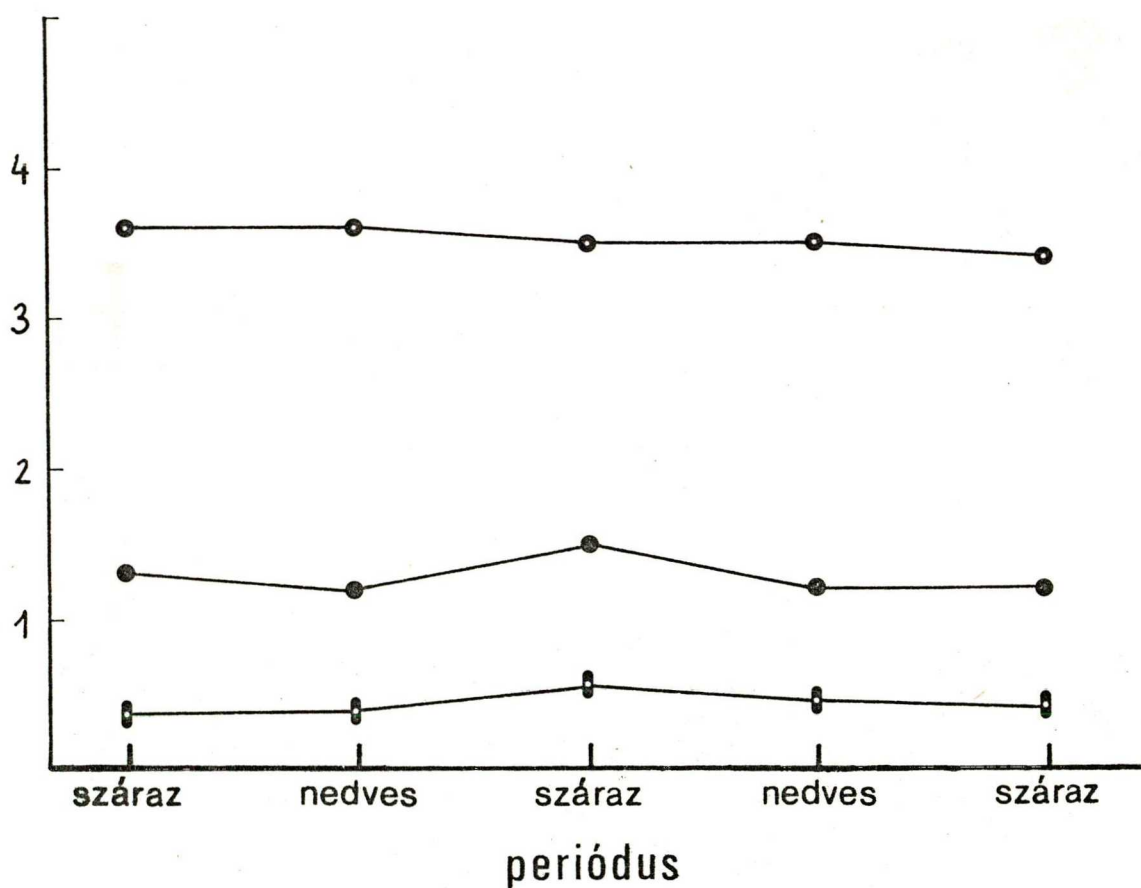
+ 5 %-os szintű szignifikancia

15. ábra Az *Achillea ochroleuca* klorofill a/b /●/, karotin/xantofill /○/ és karotin/klorofill b /◐/ arányának változása a vizsgálat alatti száraz és nedves periódusokban.



A periódusonkénti legnagyobb változások a klorofill a/b arányban tapasztalhatók, ezt a karotin/klorofill b arány követi. A *Sedum sexangulare* klorofill a/b aránya a vizsgálat vége felé lassan csökken, a másik két arányban a legjelentősebb változás a második száraz periódusbeli emelkedés /16. ábra/.

16. ábra A *Sedum sexangulare* klorofill a/b /●/, karotin/xantofill /●/ és karotin/klorofill b /○/ arányának változása a száraz és nedves periódusok alatt.



A rövid idejű száraz és nedves periódusokban a fajok vízviszonyainak /viztartalom és vízdeficit/ változása és a pigmentarányok változása közötti összefüggés a *Festuca*-ban mindhárom arány, az *Achillea*-ban a klorofill a/b és karotin/xantofill arány esetében szignifikáns /12. táblázat/. A *Sedum*-ban egyetlen pigmentarány változása sincs

szignifikáns összefüggésben a vízviszonyok változásával /12. táblázat/. Tehát a pigmentarányok és a vízviszonyok változása közötti összefüggés a szukkulencia irányába haladva csökken a rövid idejű száraz és nedves periódusok során.

A pigmentarányok változása alapján megállapítható, hogy az első periódusban mindhárom fajban magasabb az 1. pigmentszisztéma/2. pigmentszisztéma aránya. A *Festuca vaginata*-ban és *Achillea ochroleuca*-ban a további száraz periódusokban is mindig magasabb az 1. pigmentszisztéma/2. pigmentszisztéma aránya, mint nedves periódusokban. A *Sedum*-ban mindhárom arány alapján azonos irányu, nagyobb értékű pigmentszisztéma arány változás a rövid idejű egymást követő periódusokban nem figyelhető meg. Az 1. és 2. pigmentszisztéma arány a vizsgálat vége felé a klorofill a/b és karotin/xantofill arány alapján csökkenni látszik.

A pigmentarányok változása alapján leírható pigmentszisztéma arányváltozások messzemenően befolyásolhatják a két pigmentszisztémához kötött funkciók arányát és intenzitását is. A rövid időtartamu száraz periódusok alacsony talajnedvességtartalma által indukált víztartalomcsökkenéskor illetve vízdeficit emelkedéskor a szklerofill és malakofill faj minden esetben, de hosszú szárazság utáni nagy vízdeficitnél /első száraz periódus/ a szukkulens faj is, magasabb 1. pigmentszisztéma aránnyal bír, mint nedves periódus-

ban. Ennek megfelelően feltehető, hogy a vizsgált fajokban a 2. pigmentszisztémához kötött funkciók csökkent intenzitásuk, vagy egyes folyamatok akár gátoltak is, illetve, hogy az 1. pigmentszisztémához kapcsolt - legalábbis egyes - folyamatok intenzitása megnő. Az irodalmi adatok alátámasztják e feltételezéseket. Vizstressz alatt a Hill-reakció és NADP-redukció kisebb intenzitással folyik /Boyer - Bewen, 1970; Fry, 1970 és 1972; Vieira-Da-Silva - Velthamp, 1970; Potter - Boyer, 1973; Mohanty - Boyer, 1975/. Megállapították, hogy környezeti stresszel szemben a 2. fotoszisztéma sokkal érzékenyebb, mint az 1./Santarius, 1975; Björkman et al., 1976; Pearcy et al., 1977/. Kifejezett vizstressz vizsgálatok is igazolták, hogy az 1. fotoszisztémát kevésbé gátolja a vízhiány, mint a 2. fotoszisztémát /Keck - Boyer, 1974; Pospisilová et al., 1976/. Ilyen körülmények között az 1. fotoszisztémához kapcsolt ciklikus fotofoszforiláció játszhat nagy szerepet az ATP képzésben. Ezt támogatja, hogy -10, -11 bar vízhiánynál a ciklikus fotofoszforiláció még teljes aktivitással folyik /Keck - Boyer, 1974/.

Szárazság alatti vízvesztéskor a vizsgált szárazságtűrő fajok fotoszintetikus pigmentrendszerében elsősorban olyan változások mennek végbe /klorofill b klorofill a-nál nagyobb mértékű csökkenése, lutein+zeaxantin dehidroxilálódásból karotinképződés, lutein+zeaxantin epoxidáció gátlás/, amelyek a vizstresszel szemben kevésbé érzékeny



1. pigmentszisztéma arányát megnövelik, az érzékenyebb
2. pigmentszisztémáét pedig csökkentik. A pigmentváltozások közül kulcsfontosságú lehet a karotin mennyiségének növekedése, 1. fotoszisztéma aktivitását és a ciklikus fotofosforilációt stabilizáló, károsodásukat gátló hatása miatt /Baszynski - Tukendorf, 1975 és 1977; Tukendorf et al., 1980/.

A szárazságtűrő fajokban a rövid idejű száraz periódusok alatt a klorofill a/b protein komplex nem valószínű, hogy károsodott, mint ahogy azt nem szárazságtűrő növényekben megfigyelték /Alberte et al., 1975; Alberte - Thornber, 1977/ erős vízstressz hatására. Ugyanis a klorofill a/b protein komplex komponensei közül a klorofill b és a lutein mennyisége csökkent, viszont a neoxantiné nem, sőt a későbbi rövid idejű vízdeficit alatt még növekedett is. Talán többek között éppen a klorofill a/b protein komplex megvédésében van a neoxantin szerepe, kompenzálva erős vízstressz alatt a hidrofil kölcsönhatások csökkenését, és ezzel megakadályozva a komplex ledisszociálását a 2. pigmentszisztéma magjáról. A komplex ledisszociálása stresszhatásra - nem ellenálló fajokban - általában bekövetkezik /Armond et al., 1979; Raison et al., 1980/.

5.2. Eltérő vízőkológiai körülmények hatása a vizsgált szárazságtűrő fajok kloroplasztisz szerkezetére

Az erős vízhiány és az ezt követő vízfelvétel a szárazságtűrő fajok kloroplasztisz szerkezetében részben sajátos, részben azonos változásokat idézett elő.

A hosszú szárazság alatt kifejlődött vízdeficit hatására a *Sedum* kloroplasztiszainak belső szerkezetében viszonylag nagy, de reverzibilis változások történtek. Ez azt is jelenti, hogy a hosszú száraz periódus alatt a *Sedum*-ben kifejlődött vízdeficit - különösen, ha figyelembe vesszük a szukkulencia magas fokát - nagy mértékű volt. A *Sedum* kloroplasztiszáiban vízstressz hatására megindul a gránumkorongok szétválása, amelynek több fokozata látható. A volt gránumthylakoidmembránok elrendeződésük és erős elektrondenzitásuk alapján felismerhetők, ami azt is bizonyítja, hogy a klorofill a/b protein komplex nem károsodott ilyen mértékű vízhiánynál sem. Az egyedi lamellák nagy száma a jobb spirálu kompartmentek lecsavarodásából származhat, amely a belső szélsőségesebb vízviszonyok változásához való alkalmazkodási lehetőséget rejtet magában. A gránumthylakoidok szétválásában szerepet játszhat a hidroxikarotinoidek száraz periódusbeli mennyiségének csökkenése, mert a gránumthylakoidok tapadásában a hidrofil kölcsönhatások dominálnak. Így a vízhiány megszűnésekor meginduló gránumkorongok tapadása a hidroxikarotinoidek mennyiségének emelkedésével lehet összefüggésben. Nedves periódusban a sztómalamellák száma - újrafelcsavarodásuk következtében - jelentősen csökken.

Az *Achillea ochroleuca* és a *Sedum* kloroplasztiszáiban vízhiány hatására az interthylakoidális térben a plasztoglobulusok száma, mérete és elektrondenzitása nő, a vízhiány megszű-

nésekor mindez csökken. A plasztoglobulus denzitás szárazság alatti növekedésének egyik oka a telítetlen lipid felhalmozódás /talán karotin is?/ lehet.

Jellemző a *Sedum* és az *Achillea* plasztiszaiban is a vízhiány alatti keményítőszemcsék jelenléte, amelyek a vízhiány kiegyenlítődésekor eltűnnek. A sztómalamella és gránunthylakoid lokuluszok méretének vízhiány alatti csökkenésével és vízfelvétel alatti tágulásával, felduzzadásával lehet összefüggésben a violaxantin mennyiségének *Sedum*-ban és *Achillea*-ban megfigyelt száraz és nedves periódusok alatti nagy változása. Ez viszont megerősíti, hogy a változásokban a gyengén kötött, ún. szabad frakció vesz részt, mert ez lokalizálódik a lokuluszokban /Siefermann - Harms, 1980/.

A *Festuca vaginata* nedves periódusbeli kloroplasztiszaiban úgy látszik, hogy a sztómalamellák a megelőző száraz periódusban dezorganizálódtak. A plasztoglobulusok száma és helyzete újrendeződésüket valószínűsíti. A sztómalamellák mellett, akárcsak az *Achillea*-ban, a véggránum membránok itt is felduzzadtak. Érdekes, hogy a szárazságtűrő körte és alma kloroplasztiszaiban viszont éppen szárazság hatására duzzadt meg a véggránum lamella /Kusnyirenkó et al., 1971 és 1975/. A vizsgált szárazságtűrő fajok kloroplasztisz szerkezetében a szélsőséges vízviszonyok hatására nem figyelhetők meg azok a többnyire drasztikus változások, amelyek a nem szárazságtűrő fajok kloroplasztiszaiban jelentkeznek erősebb vízstressz hatására /Vieira-Da-Silva, 1974; Giles et al., 1974/.

6. Ö s s z e f o g l a l á s

Festucetum vaginatae homokpusztagyep három eltérő vizgazdálkodású fajának fotoszintetikus pigmentrendszer és kloroplasztisz szerkezet változásait vizsgáltam szélsőséges viz-ökológiai körülmények; egymást követő rövid idejű szélsőségesen alacsony és magas talajnedvességtartalmu /száraz és nedves/ periódusok hatására.

A vizeztartalom és vízdeficit egymást követő rövid idejű száraz és nedves periódusok alatti változása a vizsgált fajok között legnagyobb szklerofill *Festuca vaginata*-ban, kisebb, de még a *Festuca*-éhoz közelálló a malakofill *Achillea ochroleuca*-ban, és legkisebb a szukkulens *Sedum sexangulare*-ban. A hosszú idejű alacsony talajnedvességtartalom /első száraz periódus/ viszont még a szukkulens fajban is jelentős vízdeficitet hoz létre.

Mindhárom faj alacsony talajnedvességtartalom melletti transzspirációs rátája alacsonyabb, mint magas talajnedvességtartalomnál. Ezzel összefüggésben szárazság alatt alacsonyabb a fiziológiai aktivitást tükröző vízkicserélődés sebessége is. A száraz és nedves periódusbeli vízkicserélődési arány közötti különbség szintén a *Festuca*-ban a legnagyobb és a szukkulencia irányába haladva esökken.

A *Festuca vaginata* és *Achillea ochroleuca* klorofill a és b mennyisége rövid időtartamu száraz periódusokban csökken, nedves periódusokban emelkedik. A klorofill b mennyiségének változása nagyobb mértékű, mint a klorofill a-é. A száraz periód-

dukban magasabb klorofill a/b arány nedves periódusokban csökken. A Sedum-ban klorofilltartalmat redukáló vízdeficit csak hosszú száraz /első száraz/ periódusokban fejlődik ki.

A szklerofill, malakofill és szukkulens faj klorofill mennyiségeinek rövid idejű száraz és nedves periódusok hatására bekövetkező változásai és a fajok vízgazdálkodási típusától függő belső vízviszonyok változásai között szignifikáns az összefüggés. Szoros összefüggés látszik a fajok nedves periódusbeli vízkicserélődési sebességének - száraz periódusbelihez viszonyított - emelkedése és nedves periódusbeli klorofill-szintézisük intenzitása között is.

A Festuca vaginata-ban és Achillea ochroleuca-ban a rövid időtartamú száraz periódusokban - Sedum-ban csak hosszú időtartamú szárazság után - csökken a lutein+zeaxantin mennyisége, a karotin mennyiség egyidejű emelkedése mellett. A lutein+zeaxantin dehidroxilálódásával történő karotinképződésnek fontos szerepe lehet a fajok szárazsághoz való alkalmazkodásában /a karotin thylakoidmembrán integritását, l. fotoszisztéma aktivitását és ciklikus fotofoszforilációt stabilizáló, és növelő hatása következtében, amely még a thylakoidmembránok felszínén vízfelszabadulással is járhat/. Nedves periódusban a folyamat a hidroxilálódás /lutein+zeaxantin képződés/ irányába tolódik el. A szukkulens fajban az első nedves periódusbeli vízfelvétel hatására meginduló de novo karotinon keresztüli lutein+zeaxantin szintézis folytatódik a későbbi rövid

idejű száraz és nedves periódusokban is.

A száraz periódusbeli vízhiány mindhárom fajban csökkenti a violaxantin és emeli az anteraxantin tartalmat. A száraz körülmények közötti anteraxantin felhalmozódás a karotinképződéssel járó lutein+zeaxantin dehidroxilálódási folyamatot segítheti.

A rövid időtartamú száraz periódusokban a szárazságtűrő szklerofill és malakofill faj fotoszintetikus pigmentrendszerében elsősorban olyan változások mennek végbe /klorofill b klorofill a-nál nagyobb mértékű csökkenése, lutein+zeaxantin dehidroxilálódásából származó karotinmennyiség emelkedése, anteraxantin felhalmozódás/, amelyek a vízstresszel szemben ellenállóbb 1. pigmentrendszer arányát megnövelik az érzékenyebb 2. pigmentrendszerével szemben.

A szukkulens fajban szintén csak hosszú szárazság alatt figyelhetők meg hasonló változások. Az ekkor kifejlődött nagy vízdeficit hatására a Sedum kloroplasztiszaiban a gránumkorongok szétválása, az egyedi sztrómalameliák számának növekedése, vízhiány megszűnésekor pedig ezzel ellentétes változások figyelhetők meg.

Nedves periódusokban a Sedum és Achillea kloroplasztiszaiban a plasztoglobulusok szárazság alatti nagyobb száma, mérete és denzitása csökken. A Sedum és Achillea kloroplasztiszokban szárazság alatt jellemző a keményítőszemcsék jelenléte.

Szárazság alatt a Sedum és Achillea kloroplasztiszaiban a

sztrómalamellák és gránumthylakoid lokuszok mérete csökken, a vízhiány megszűnésekor pedig nő. A lokuszok méretváltozásaival lehet összefüggésben az itt lokalizálódó gyengén kötött violaxantin mennyiségének száraz és nedves periódusok alatti nagy változása.

A *Festuca vaginata* nedves periódusbeli kloroplasztiszaiban a szárazság alatt feltehetően dezorganizálódott sztrómalamellák újrarendeződésére lehet következtetni a nagy számú plasztoglobulusok helyzetéből. A vízhiány megszűnésekor itt is jelentkezik a sztrómalamellák és véggránum membránok duzzadása.

A vizsgált szárazságtűrő fajok fotoszintetikus pigmentrendszerében és kloroplasztisz szerkezetében vízstressz alatt bekövetkező változások biztosíthatják többek között a fajok fotoszintetikus rendszerének szárazsághoz való alkalmazkodását. Továbbá ezek a reverzibilis változások teszik képessé a szárazságtűrő fajokat aszáraz és nedves /esős/ körülmények váltakozásához való alkalmazkodásra is.

7 . I r o d a l o m

- Alberte, R.S - Fiscus, E.L. - Naylor, A.W./1975/: The effect of water stress on the development of the photosynthetic apparatus in greening leaves. *Plant Physiol.* 55, 317-321.
- Alberte, R.S. - Thornber, J.P./1977/: Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. *Plant Physiol.* 59, 351-353.
- Allaway, W.G. - Hsiao, T.C./1973/: Preparation of rolled epidermis of *Vicia faba* L. so that stomata are the only viable cells : analysis of guard cell potassium by flame photometry. *Aust. J. Biol. Sci.* 26, 309-318.
- Anderson, J.M. - Boardman, N.K./1966/: Fractionation of the photochemical systems of photosynthesis I. Chlorophyll contents and photochemical activities of particles isolated from spinach chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta* 112, 403-421.
- Armond, P.A. - Björkman, O. - Staehelin, L.A./1979/: Dissociation of supramolecular complexes in chloroplast membranes: A manifestation of heat damage to the photosynthetic apparatus. *Carnegie Inst. Washington Yearb.* 78, 292-293.
- Baszynski, T. - Tukendorf, A./1975/: Restoration of cyclic phosphorylation in heptane-extracted spinach chloroplasts by α -tocopherol. *FEBS Lett.* 57, 104-106.
- Baszynski, T. - Tukendorf, A./1977/: Restoration of photosystem I in heptane-extracted spinach chloroplasts by β -carotene. Abstracts of the 4th Intern. Congress on Photosynthesis, Reading, 21.
- Bauer, H. - Senser, M./1979/: Photosynthesis of ivy leaves /*Hedera helix* L./ after heat stress II. Activity of ribulose biphosphate carboxylase, Hill reaction and chloroplast ultrastructure. *Z. Pflanzenphysiol.* 91, 359-369.

- Björkman, O. - Boynton, J. - Berry, J./1976/: Comparison of the heat stability of photosynthesis, chloroplast membrane reactions, photosynthetic enzymes, and soluble protein in leaves of heat-adapted C_4 species. *Caregie Inst. Year Book* 75, 400-407.
- Boardman, N.K. - Anderson, J.M./1967/: Fractionation of the photochemical systems of photosynthesis II. Cytochrome and carotenoid contents of particles isolated from spinach chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta* 143, 187-203.
- Boardman, N.K./1977/: Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 355-377.
- Borque, D.P. - Naylor, A. W./1971/: Large effects of small water deficits on chlorophyll accumulation and ribonucleic acid synthesis in etiolated leaves of jack bean /*Canavalia ensiformis* /L./DC./. *Plant Physiol.* 47, 591-594.
- Boyer, J.S./1970/: Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 46, 233-235.
- Boyer, J.S. - Bowen, B.L./1970/: Inhibition of oxygen evolution in chloroplasts isolated from leaves with low water potentials. *Plant Physiol.* 45, 612-615.
- Burström, H./1966/: Definition and determination of water saturation. *Protoplasma* 61, 294-301.
- Bogorad, L./1976/: Chlorophyll biosynthesis. In: *Chemistry and biochemistry of plant pigments*/ed T.W. Goodwin/vol. 1./second edition/64 - 148 pp. Academic Press London.
- Gatsky, J./1965/: Leaf disk method for determination of water saturation deficit. In: *Methodology of plant-ecophysiology* /ed. Eckhardt, F.E./pp. 353-360, UNESCO, Paris.
- Gatsky, J./1974/: Water content In: *Methods of studying plant water relations* /ed. Slavik, B./ pp. 121-156, Acad. Publ. House Czech. Acad. Sci - Springer Verlag, Berlin - Praha.
- Chua, K. S./1970/: Structure of anomalous water and its mechanism. *Nature*, 227, 834-836.

- Claes, H./1967/: Action spectrum of light-dependent carotenoid synthesis in *Chlorella vulgaris*. In: Biochemistry and of chloroplasts /ed. Goodwin, T.W./ pp. 341-344. Acad. Press, London - New York,
- Deroche, M.E. - Costes, C./1966/: Hétérogénéité du carotène dans les chloroplastes. Ann. Physiol. Vég. 8, 259-269.
- Deroche, M.E. - Costes, C./1969/: Heterogeneity of carotenoids in in chloroplasts. In: Progress in photosynthesis research /ed. Metzner/II, pp. 681-693, Tübingen.
- Donohue, H.V. - Nakayama, T.O. - Chichester, C.O./1967/: Oxygen reactions of xanthophylls. In: Biochemistry of chloroplasts /ed. Goodwin, T.W./pp. 341-440, Acad Press, London - New York.
- El-Antably, H.M.M. - Wareining, P.F. - Hillman, J./1967/: Some physiological responses to D,L-abscisin /dormin/. Planta 73, 74-90.
- Emett, J.M. - Walker, D.A./1973/: Thermal uncoupling in chloroplasts. Inhibition of photophosphorylation without depression of light-induced pH change. Arch. Biochem. Biophys. 157, 106-113.
- Fajudi-Daniel, Á./1973/: Karotinoidmutáns kloroplasztiszok összehasonlító élettana. Akadémiai doktori értekezés, Szeged, manuscript.
- Fekete, G. - Précseányi, I. - Molnár, E. - Melkó, E./1976/: Niche studies on some plant species of a grassland community I. Comparison of various measurements. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 22, 321-354.
- Fork, D.C. - Hiyama, T. /1973/: The photochemical reactions of photosynthesis in an alga exposed to extreme conditions. Carnegie Inst. Year Book. 72, 384-388.
- Gardner, W.R. - Ehlig, C.F./1965/: Physical aspects of the internal water relations of plant leaves. Plant Physiol. 40, 705-710.
- Gardner, W.R./1968/: Availability and measurement of soil water. In: Water deficits and plant growth/ed. Kozlowski, T.T./ Vol. I. pp. 107-135, Academic Press, New York.

- Giles, K. L. - Beardsell, M.F. - Cohen, D./1974/: Cellular and ultrastructural changes in mesophyll and bundle sheath cells of maize in response to water stress. *Plant Physiol.* 54, 208-212.
- Gloser, J. /1977/: Photosynthesis and respiration of some alluvial meadow grasses: responses to soil water stress, diurnal and seasonal courses. *Acta Sc. Nat. Brno* 11, 1-34.
- Goedher, J.C./1979/: Carotenoids in the photosynthetic apparatus. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 92, 427-436.
- Gregory, R.P.F./1977/: Biochemistry of photosynthesis. J. Wiley and Sons Ltd., London.
- Gross, J.A. - Shefner, A.M. - Becker, M.J./1966/: Distribution of chlorophylls in chloroplast fragments. *Nature*, 209, 615.
- Hager, A. - Meyer-Bertenrath, T./1966/: Die Isolierung und quantitative Bestimmung der Carotenoide und Chlorophylle von Blättern, Algen und isolierten Chloroplasten mit Hilfe dünn-sichtchromatographischer Methoden. *Planta*, 69, 198 - 217.
- Harnischfeger, G. - Schopf, R. /1977/: A fluorescence method for measuring the retention of coupling factor /CF₁/ in reconstitution experiments of photophosphorylation. *Z. Naturforsch.* 32, 392-397.
- Harvey, G.W./1980/: Seasonal alteration of photosynthetic unit sizes in three herb layer components of a deciduous forest community. *Amer. J. Bot.* 67, 293-299.
- Hawcroft, D. - Friend, J./1975/: Stimulation by added lipids of photophosphorylation associated with photosystem I. In: *Proc. Third Intern. Congress on Photosynthesis*/ed. Avron, M./, pp. 603-608.
- Hawkins, G.D.B. - Lister, R.G. - Fink, R.P. - Vidaver, W.E. /1981/: Short-term pigment changes in Norway spruce needles. *Physiol. Plant.* 51, 175-180.
- Iljin, W.S./1923/: Der Einfluss des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen. *Flora N.F.* 116, 360-378.

- Horváth, G. - Kissimon, J. - Faludi-Dániel, Á./1972/: Effect of light intensity on the formation of carotenoids in normal and mutant maize leaves. *Phytochemistry* 11, 183-187.
- Huber, B./1937/: Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. *Ber. deut. bot. Ges.* 50, 611-618.
- Humble, G.D. - Raschke, K./1971/: Stomatal opening quantitatively related to potassium transport. Evidence from electron probe analyses. *Plant Physiol.* 48, 447-453.
- Ida, K./1981/: Eco-physiological studies on the responses of Taxodiaceous Conifers to shading with special reference to the behavior of leaf pigments. II. Chlorophyll and Carotenoid contents in green leaves grown under different grades of shading. *Bot. Mag. Tokyo*, 94, 181-196.
- Itai, C. - Vaadia, Y./1971/: Cytokinin activity in water-stressed shoots. *Plant Physiol.* 47, 87-90.
- Ivanov, L.A./1918/: O metode opredeleniya ispareniya rastenii v estestvennykh usloviyakh ikh proizrastaniya. *Lesn. Zh.* 48, 1-7.
- Ivanov, L.A./1928/: Zur Methodik der Transpirationbestimmung am Standort. *Ber. deut. bot. Ges.* 46, 306-310.
- Jackson, A.H./1976/: Structure, properties and distribution of chlorophylls. In: *Chemistry and biochemistry of plant pigments* /ed. Goodwin, T.W./, pp. 1-63, Vol. I., Academic Press, London.
- Katayama, J. - Shida, S./1970/: Studies on the changes of chlorophyll a and chlorophyll b contents due to projected materials and some environmental conditions. *Cytologia* 35, 171-180.
- Kato, S. - San Pietro, A./1967/: Ascorbate-supposed NADP photoreduction by heated Euglena chloroplasts. *Arch. Biochem. Biophys.* 122, 144-152.
- Kárpáti, I. - Kárpáti, I./1954/: A Vácrátót környéki mészkedvelő pusztagyep /*Festucetum vaginatae danubilae*/ 1952. évi aspektusai. *Bot. Közl.* 14, 109-114.

- Kárpáti, I. - Kárpáti, I./1955/: The aspects of the calciphilous turf /*Festucetum vaginatae danubiale*/ in the environs of Vác-rátót in 1952. *Acta Bot Acad. Sci. Hung.* 1, 247-256.
- Kárpáti, I. - Kárpáti, I. - Tölgyesi, Gy. /1970/: Concentration changes of some chemical elements in the plant species of acidophil and calcareous sand steppe sward. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 16, 299-311.
- Keck, R. - Boyer, J.S./1974/: Chloroplast response to low water potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation. *Plant Physiol.* 53, 474-479.
- Kovács-Láng, E. - Szabó M./1971/: Changes of soil humidity and its correlation to phytomass production in sandy meadow associations. *Ann. Univ. Sci. Budapestiensis R. Eö. N.* 13, 115-126.
- Kozlowski, T.T./1964/: "Water metabolism in plants". Harper, New York.
- Kozlowski, T.T./1968/: Introduction. In: Water deficits and plant growth /ed. Kozlowski, T.T./ pp. 1-21, Vol. I. Academic Press, New York.
- Kramer, P.J./1962/: The role of water in tree growth. In: Tree growth /ed. Kozlowski, T.T./, pp. 171-182. Ronald Press, New York.
- Krause, G.H. - Santarius, K. A. /1975/: Relative thermostability of the chloroplast envelope. *Planta* 127, 285-299.
- Kriedemann, P.E. - Downton, J.S./1981/: Photosynthesis. In: Physiology and biochemistry of drought resistance in plants pp. 283-314, Academic Press Australia.
- Krinsky, N.I./1978/: Non-photosynthetic functions of carotenoids. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 284, 581-590.
- Kusnyirenko, M.D. - Medvedeva, T.H. - Krjukova, E.V./1971/: Fiziologija i biokimija kulturnih rasztenij, T. 3. Vip. 6.
- Kusnyirenko, N.I. - Krjukova, E.V. - Pecserszkaja, Sz. H. - Kanas, E. V. - Medvedeva, T.H./1975/: Vodoobmen rasztenij pri nyeblogoprijatnih uszlovijah szredü. Kisinev, "Stilica".

- Kvet, J. - Rychnovská, M. /1965/: Contribution to the ecology of the steppe vegetation of the Tihany peninsula. II. Water retention capacity of some characteristic grass and forb species. *Annal. Biol. Tihany* 32, 275-288.
- Larcher, W. /1975/: Physiological plant ecology. Springer Verlag, Berlin - Heidelberg.
- Lawlor, D.W. /1979/9 Effect of water and heat stress on carbon metabolism of plants with C_3 and C_4 photosynthesis. In: Stress physiology in crop plants /ed. Mussel, H and Staples, R./, pp. 303-326, Wiley and Sons, New York - Chichester - Brisbane - Toronto.
- Lichtenthaler, H. /1969/: Localization and functional concentrations of lipoquinones in chloroplasts. *Progress in Photosynthesis Research* 1, 304-313.
- Macklon, A. E. S. - Weatherley, P.E. /1965/: A vapour-pressure instrument for the measurement of leaf and soil water potential. *J. exp. Bot.* 16, 261-270.
- Maison, B. - Lavoirel, J. /1977/: Effect of temperature on photosystem II in *Chlorella* and chloroplasts. *Photosynthetic organelles, Special Issue of Plant and Cell Physiology*, 55-65.
- Maksymovych, R. /1973/: Analyses of leaf development. Cambridge University Press, London.
- Maróti, I. - Gabnai, E. /1971/: Separation of chlorophylls and carotenoids by thin-layer chromatography. *Acta Biol. Szeged*, 17, 67-77.
- Maróti, I. - Szemenkei, K. /1972/: Light-induced transformations of pigments. I. Transformations of carotenoids under aerobic and anaerobic conditions. *Acta Biol. Szeged*, 18, 71-80.
- Maróti, I. - Szajkó, I. /1972/: Light-induced transformations of pigments. II. The role of water in the transformations of carotenoids. *Acta Biol. Szeged*, 18, 81-91.

- Maróti, I. - Gábor, G./1976/: Thylakoid aggregation and pigment ratios in the spongy and palisade parenchymas. Acta Biol. Szeged 22, 15-27.
- Maróti, I./1981/: Rövid fény-sötét ciklusok hatása a kukorica és a paradicsom klorofill és karotinoid tartalmára. Acta Biol. Szeged /in press/.
- Masárovicová, E. - Duda, M./1976/: Some ecophysiological aspects of quantitative changes of carotenoids in the leaves of *Pulmonaria officinalis* L. ssp. *maculosa* /Hayne/ Gams. Biológia /Bratislava/ 31, 15-23.
- Masárovicová, E. - Eliás, P./1981/: Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeam forest. 2. Shrub species. Photosynthetica 15, 16-20.
- Menke, W./1962/: Structure and chemistry of plastids. Ann. Rev. Plant Physiol. 13, 27-44.
- Mittelhauser, C.J. - Van Steveninck, R.F.M./1972/: Effects of ABA and kinetin on ultrastructure of senescencing wheat leaves. In: Plant growth substances /ed. Carr, D.J./, pp. 618-623, Springer-Verlag, Berlin.
- Mohanty, P. - Boyer, J.S./1975/: Quantum yield of photosynthesis in leaves and chloroplasts when the leaves have low water potentials. Plant Physiol. 56, 61.
- Monteith, J.L./1975/: Vegetation and atmosphere, ed. Monteith, J.L./, pp. 278, Vol. I., Academic Press, London - New York - San Francisco.
- Mukohata, Y. - Mitsudo, M. - Kakimoto, S. - Higashida, M. /1971/: Biophysical studies on subcellular particles. V. Effects of temperature on the ferricyanide-Hill reaction, the light induced pH shift and the light scattering response of isolated spinach chloroplasts. Plant and Cell Physiol. 12, 869-880.
- Mussel, H. - Staples, R.C./1979/: Stress physiology in crop plants./ed. Mussel, H. - Staples, R.C./, pp. 510, John Wiley and Sons, New York - Chichester - Brisbane - Toronto.



- Nagy, A.H. - Faludi-Daniel, Á./1967/: On the nature of the binding forces stabilizing carotenoid-protein and chlorophyll-protein complexes in vivo. *Photosynthetica*, 1, 69-75.
- Osmond, C.B./1978/: Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 379-414.
- Pauling, L./1961/: A molecular theory of general anesthesia. *Science*, 134, 15-21.
- Pearcy, R.W. - Berry, J.A. - Fork, D.C./1977/: Effects of growth temperature on the thermal stability of the photosynthetic apparatus of *Atriplex lentiformis* /Torr./Wats. *Plant Physiol.* 59, 873-878.
- Plant, Z./1971/: Inhibition of photosynthetic carbon dioxide fixation in isolated spinach chloroplasts exposed to reduced osmotic potential. *Plant Physiol.* 48, 591-595.
- Pospisilova, J. - Zima, J. - Sesták, Z./1976/: Effect of hydration level in primary bean leaves on the activity of photosystems 1 and 2 in isolated chloroplasts. *Biol. Plantarum /Praha/*, 18, 473-479.
- Potter, J.R. - Boyer, J.S./1973/: Chloroplast response to low water water potential. II. Role of osmotic potential. *Plant Physiol.* 51, 993-997.
- Précsényi, I./1956/: Mikroklima-mérések a gödöllői Száritópuszta legelőjén. *Bot. Közl.* 46, 267-274.
- Raison, J.K. - Berry, J.A. - Armond, P.A. - Pike, C.S./1980/: Membrane properties in relation to high and low temperature stress. In: Adaptations of plants to water and high temperature stress. *Wiley - Interscience*, New York.
- Rajmanková, E./1973/: Chlorophyll content in leaves of *Phragmites communis* Trin. In: Ecosystem study on wetland biome in Czechoslovakia /ed. Hejny, S./, pp.143-145, IBP/PT-PP Report No. 3. Trebon.
- Ravasz, T./1967/: Néhány vizsgálati eredmény a homokos jellegű talaj felszinközeli rétegeinek napszakos víztartalom változásáról. *Agrokémia és Talajtan* 16, 670-672.

- Rychnovská, M. - Kvet, J./1965/: Contribution to the ecology of the steppe vegetation of the Tihany peninsula. III. Estimation of drought resistance based on the saturation of water deficit. *Annal. Biol. Tihany* 32, 289-296.
- Rychnovská, M. - Kvet, J. /1963/: Water realtions of some psammophytes with respect to their distribution. In: The water relations of plants/ed. Rutter, A.J. and Whitehead, F.H., pp. 190-198, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Rychnovská, M./1966/: Wasserhaushalt einiger Stipa-Arten am natürlichen Standort. *Rozpravy CSAV*, 76, 1-32.
- Rychnovská, M. - Kvet, J. - Gloser, J. - Jakrlova, J./1972/: Plant water relations on three zones of grassland. *Acta Sc. Nat. Brno* 6, 1-38.
- Rychnovská, M./1979/: Transpiration in natural and man-made grasslands et Kamenicky, In: Progress report on MAB Project No 91: Function of grasslands in Spring region- Kamenicky Project/ed. Rychnovská, M./, pp. 153-160, Brno.
- Rutter, A.J. - Whitehead, F.H./1963/: The water relations of plants/ed. Rutter, A.J. and Whitehead, F.H./, pp.394. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Sanchez-Diaz, M.F. - Kramer, P.J./1971/: Behavior of corn and sorghum under water stress and during recovery. *Plant Physiol.* 48, 613-616.
- Santarius, K.A./1967/: Das Verhalten von CO_2 -Assimilation, NADP-und PGS-Reduktion und ATP-Synthese intakter Blattzellen in Abhängigkeit vom Wassergehalt. *Planta* 73, 228-242.
- Santarius, K.A. - Ernst, R./1967/: Das Verhalten von Hill-Reaktion und Photophosphorylierung isolierter Chloroplasten in Abhängigkeit vom Wassergehalt. II. Wasserentzug mittels konzentrierter Lösungen. *Planta* 73, 91-108.
- Santarius, K.A. - Heber, U./1967/: Das Verhalten von Hill-Reaktion und Photophosphorylierung isolierter Chloroplasten in Abhängigkeit vom Wassergehalt. II. Wasserentzug über CaCl_2 . *Planta* 73, 109-137.

- Sapzhnikov, D.I./1969/: Transformations of xanthophylls in the chloroplasts. In: Progress in Photosynthesis Research /ed. Metzner, H./, pp. 694-700, vol. II., Tübingen.
- Schreiber, U. - Berry, J.A./1977/: Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta* 136, 233-238.
- Šesták, Z./1977/: Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 1. Chlorophylls. *Photosynthetica* 11, 367-448.
- Šesták, Z. /1978/: Photosynthetic characteristic during ontogenesis of leaves. 2. Carotenoids. *Photosynthetica* 12, 89-109.
- Shlyk, A.A. - Fradkin, L.I./1962/: O skorosti metabolizma chlorofilla w selenom rastenii. *Biofizika* 7, 281-291.
- Shlyk, A.A. - Nikolaeva, G.N./1962/: Metabolicheskaya heterogenost chlorofilla w rasteniy. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*. 143, 460-463.
- Shlyk, A.A. Prudnikova, J.V. - Fradkin, L.I. - Nikolaeva, G.N. - Savchenko, G.E./1969/: Relationship between chlorophyll metabolism and heterogeneity of pigment apparatus. In: Progress in Photosynthesis Research /ed. Metzner, H./, pp. 572-591, Tübingen.
- Show, M. - Manocha, M.S./1965/: Fine structure in detached, senescing wheat leaves. *Can. J. Bot.* 43, 747-756.
- Siefermann-Harms, D./1980/: Biogenesis of plant lipids.

- Soó, R. /1964/: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. I. p.589., Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Soó, R./1966/: A magyar flóra és vegetáció rendszertani - növényföldrajzi kézikönyve. II. p. 655., Akad. Kiadó, Budapest.
- Soó, R./1968/: A magyar flóra és vegetáció rendszertani - növényföldrajzi kézikönyve. III. p. 506, Akad. Kiadó, Budapest.
- Soó, R./1973/: A magyar flóra és vegetáció rendszertani - növényföldrajzi kézikönyve. V. p. 724., Akad. Kiadó, Budapest.
- Slatyer, R.O./1960/: Absorption of water by plants. Bot. Rev. 26, 331-392.
- Spyropoulos, C.G. - Mavrommatis, M./1978/: Effect of water stress on pigment formation in Quercus species. J. Exp. Bot. 29, 473-477.
- Stocker, O./1928/: Das Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. Bot. Abhandl./Jena/ 13, 1-200.
- Stocker, O./1929/: Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanem Transpirations- und Evaporationsgrösse. Ber. deut. bot. Ges. 47, 126-136.
- Strain, H.H. /1959/: Chloroplast pigments and chromatographic analyses. p. 1. Penn. State. Univ. Press. Univ. Park, Penn.
- Strebeyko, P. - Karwowska, Z./1958/: Zawartosc wody lisciach roslin uprawnych /Badania metodyczne/. Roz. Nauk. roln. 78, 565-578.
- Szab, J. /1973/: Biometria i módszerek a kutatásban. p. 517, Mezőg. Kiadó, Budapest.
- Taylor, S.A./1964/: Water condition and flow in the soil- plant - atmosphere system. Amer. Soc. Agron. Spec. Publ. 5, 81.
- Thornber, J.P./1975/: Chlorophylls- proteins: Light-harvesting and reaction center components of plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 26, 127-158.

- Tuba, Z./1977/: Examination of the vertical pigment structure in an oak forest /*Quercetum petraeae-cerris*/. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 23, 413-426.
- Tuba, Z. /1980/: A fotoszintetikus pigmentkomplex hajlékonyságáról. Akadémiai pályamunka. Kézirat, Vácraátót.
- Tuba, Z./1981/: The changes of the photosynthetic pigment systems of two paprika /red pepper/ varieties from the fully developed vegetative stage to the ripening of the fruit. Bot. Közl. 68, 123-131.
- Tuba, Z./1982/: Adaptations of the photosynthetic pigment system of the drought tolerant *Tortula ruralis* during a daily desiccation. In: The third Meeting of the Bryologists from Central and East Europe /ed. Vána, J./, Prague, /in press/
- Tuba, Z. /1982a/: Adaptations of the photosynthetic pigment system to water ecological conditions in different terrestrial plants. In: Inter. Symp. on Adaptations to Ter. Envir./ed. Margaritis, N.S./, N.Nijhoff- W. Junk publishers, The Hague, The Netherlands /in press/
- Tukendorf, A. - Krupa, Z. - Baszynski, T./1980/: β - carotene as a factor in the reconstitution of cyclic phosphorylation in damaged chloroplast membranes. Acta Soc. Bot. Pol. 49, 435-443.
- Yamashita, T. - Butler, W.L./1968/: Inhibition of chloroplasts by UV-irradiation and heat-treatment. Plant. Physiol. 43, 2037-2040.
- Yordanov, I. - Zeinalov, Y. - Stamenova, M./1975/: Influence of post-action of high temperatures on photosynthetic activity, composition of lamellar proteins, and spectral characteristics of pigment system I and II. Biochem. Physiol. Pflanzen 168, 567-573.
- Vieira-Da-Silva, J. - Veltkamp, J./1970/: Action du potentiel osmotique de la solution nutritive sur la réaction de Hill et la phosphorylation de chloroplastes de Cotonnier. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, 271, 1367-1379.

- Vieira-Da-Silva, J. - Naylor, A.W. - Krmaer, P.J./1974/:
Some ultrastructural and enzymatic effects of water
stress in Cotton/Gossypium hirsutumL./ Proc. Nat. Acad.
Sci. USA 71, 3243-3247.
- Virgin, H.I./1965/: Chlorophyll formation and water deficit.
Physiol. Plant. 18, 994-1000.
- Virzo-De-Santo, A. - Alfani, A. - Greco, L. - Fioretto, A.
/1980/: Environmental influences on CAM activity of Cissus
quadrangularis. J. Exp. Bot. 31, 75-82.
- Weaterley, P.E. /1950/: Studies in the water relations of
the cotton plant. I. The field measurement of water de-
ficits in leaves. New Phytol. 49, 81-97.
- Wild, A./1979/: Physiologie der Photosynthese der höherer
Pflanzen die Anpassung an die Lichtbedingungen. Ber.
deut. Bot. Ges. 92, 341-364.
- Wilson, J.R. - Ludlow, M.M. - Fischer, M.J. - Schulze, E.D.
/1980/: Adaptation to water stress of the leaf water relations
of four tropical forage species. Aust. J. Plant.
Physiol. 27, 207-220.
- Wright, S.T.C. - Hiron, R.W.P./1970/: The accumulation of
abscisic acid in plants during wilting and under other
stress conditions. In: Plant growth substances /ed. Carr,
P.J./, pp.291-298, Springer-Verlag, Berlin.

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm Dr. Berczik Árpád akadémikus, kutatóintézeti igazgatónak és Dr. Fekete Gábor tudományos tanácsadónak, a biológiai tudományok doktorának, címzetes egyetemi tanárnak munkám feltevéseinek biztositását, kutatómunkám támogatását.

Köszönetemet fejezem ki Dr. Maróti Imre egyetemi docensnek, a biológiai tudományok kandidátusának a szakmai konzultációkért, szakmai tanácsokért és az eredmények interpretálásban nyújtott segítségért.

Hálás köszönettel tartozom Dr. Csik Márta tudományos munkatársnak /Országos Közegészségügyi Intézet, Morfológiai Osztály/ az elektronmikroszkópos vizsgálatok elvégzéséért.

Köszönöm Dinka Jánosné, Divald Ildikó és Petényi Erzsébet laboránsoknak a vizsgálatokban nyújtott lelkiismeretes munkájukat. Külön is köszönöm Dinka Jánosnének a kézirat gondos legépezését.

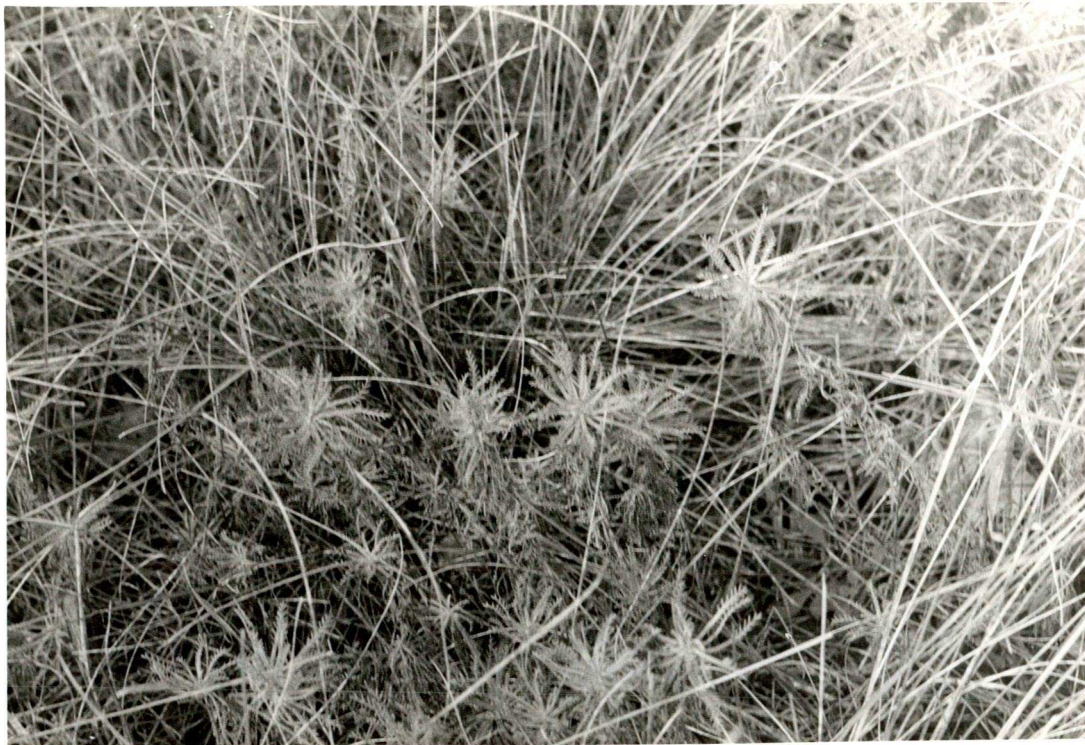


1. kép A *Festucetum vaginatae danubiale* társulás /a kép előterében/. Az évelő homokpusztagyep az MTA Botanikai Kutatóintézetének Kísérleti Területén belül lévő állománya.

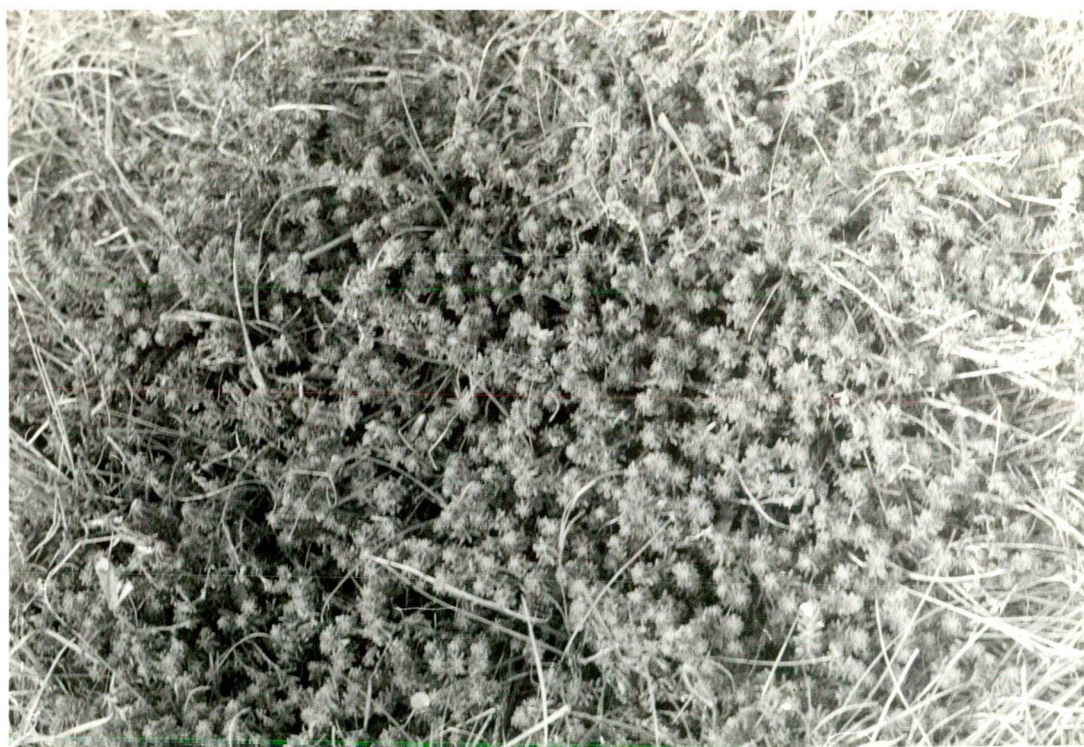


2. kép A szklerofill *Festuca vaginata* W. et K., a társulás domináns faja





3. kép A malakofill *Achillea ochroleuca* Ehrh.



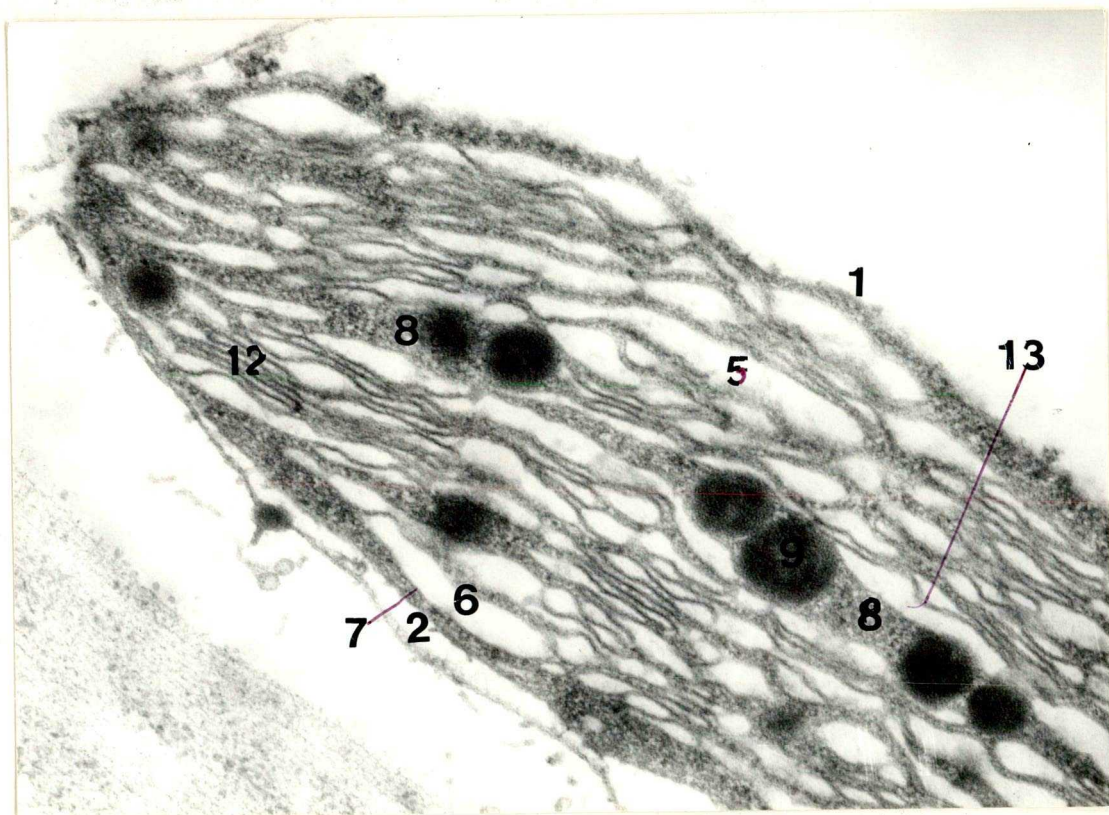
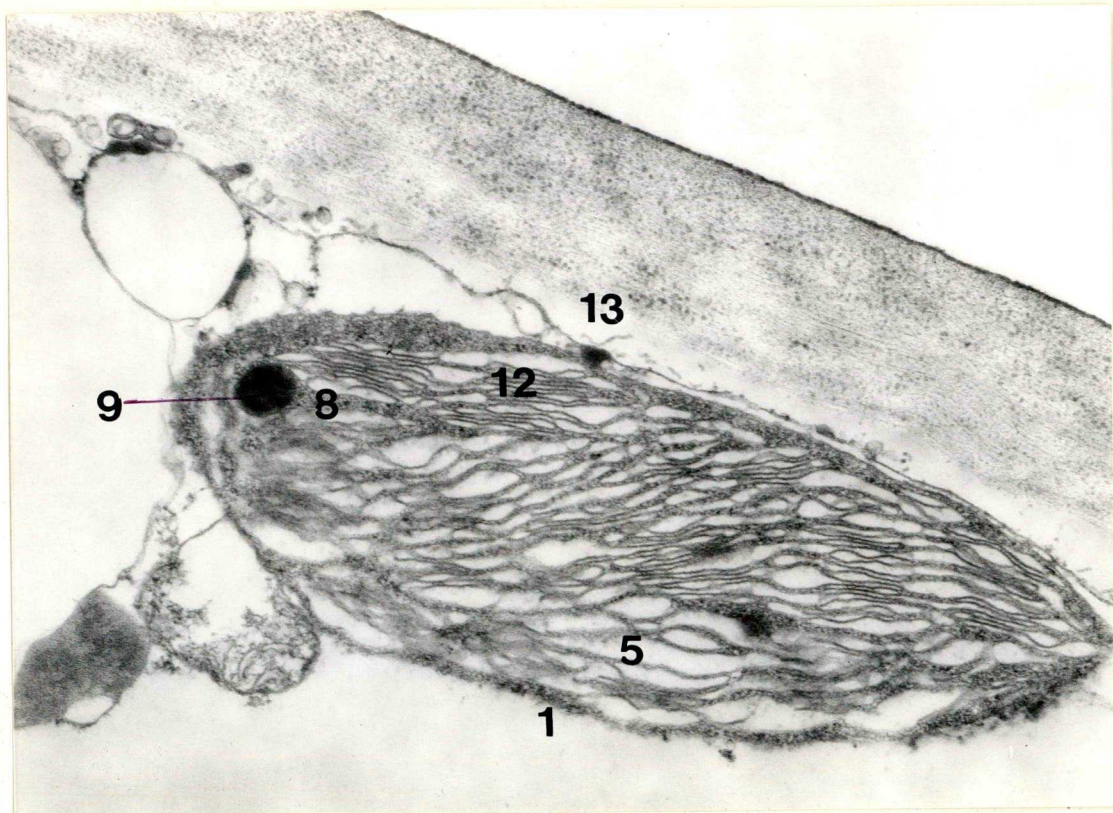
4. kép A szukkulens *Sedum sexangulare* L.



5. kép A *Festuetum vaginatae* társulás vizsgálata
 kijelölt területe /középen termohigrográffal/.

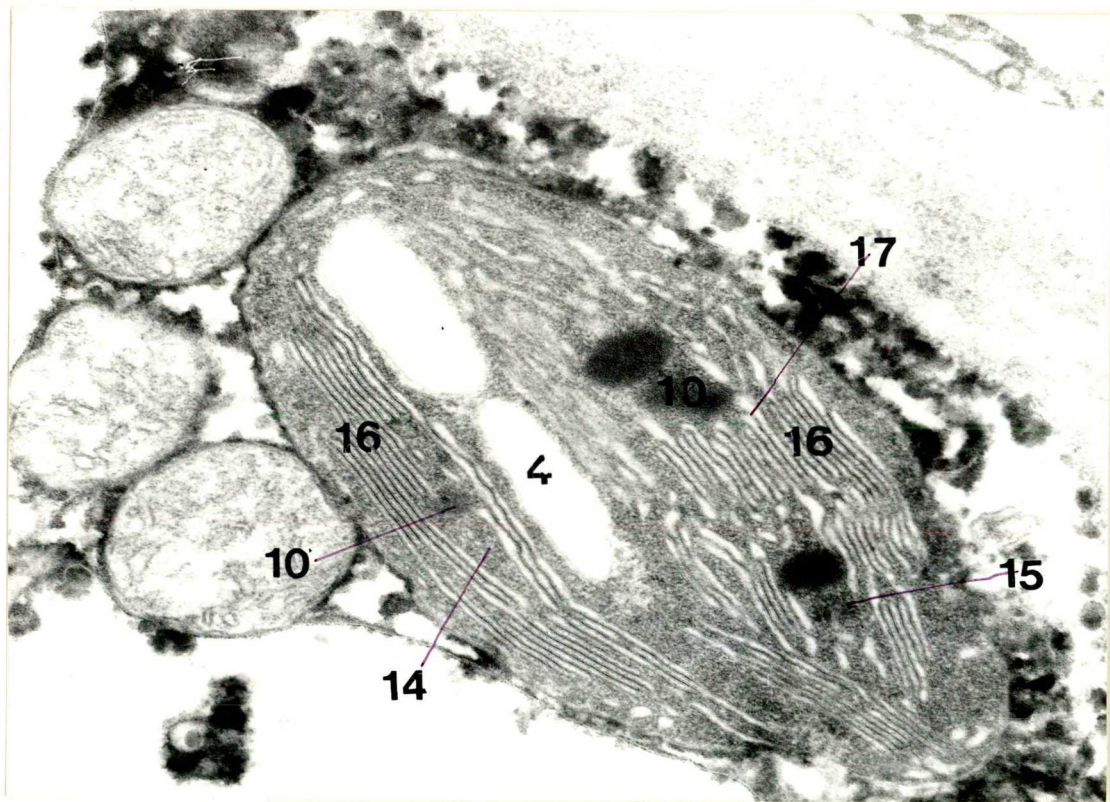
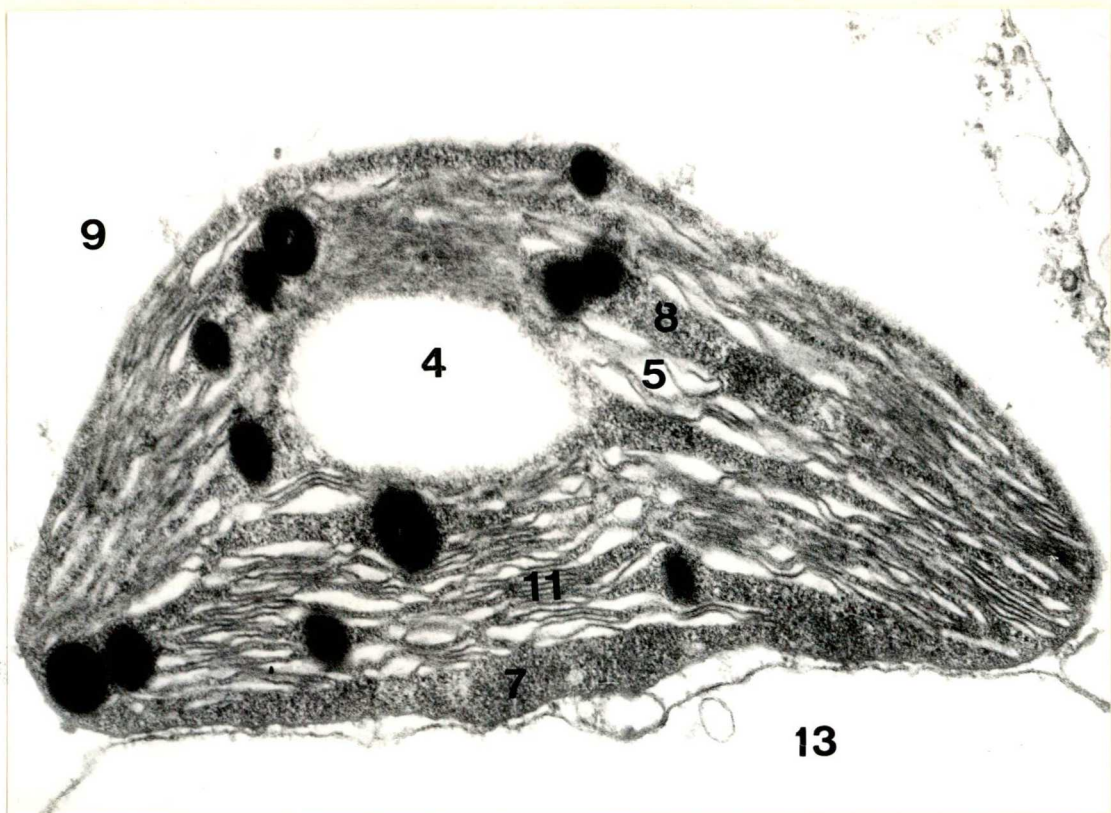


6. kép A homokpusztagyepen felállított meteorológiai
 állomás.

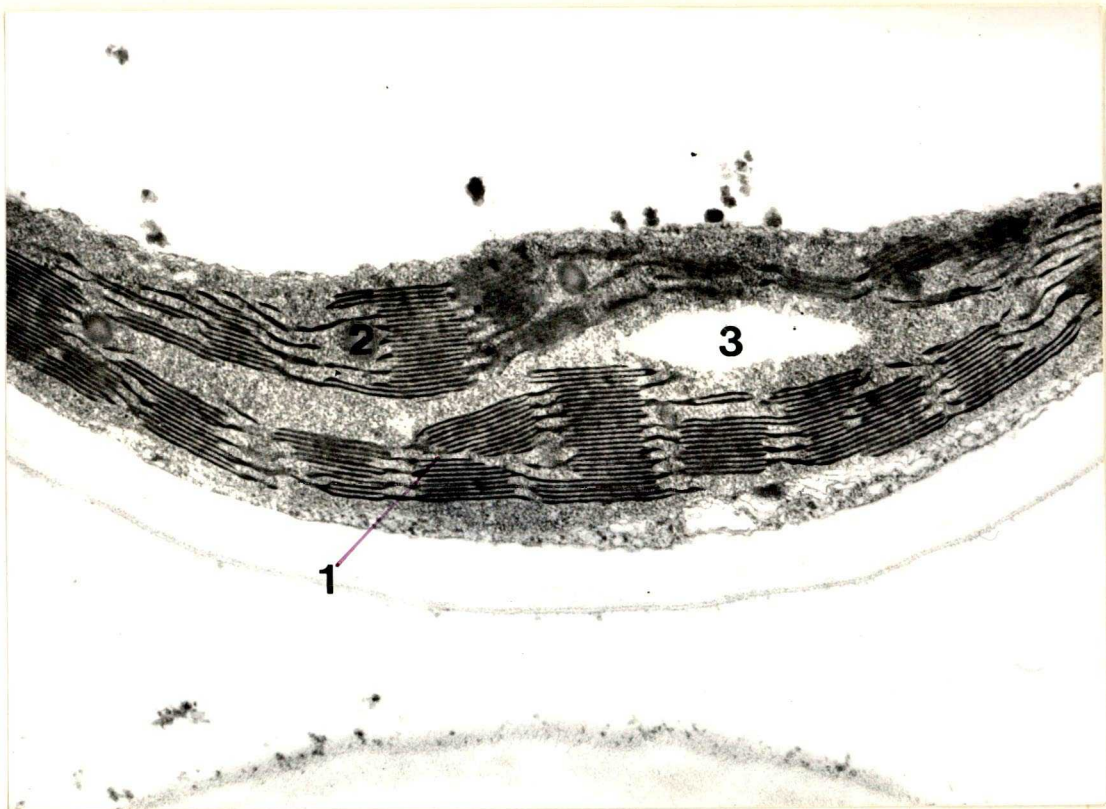


7. /felső, x 325000/ és 8. /alsó, x 54600/ kép.

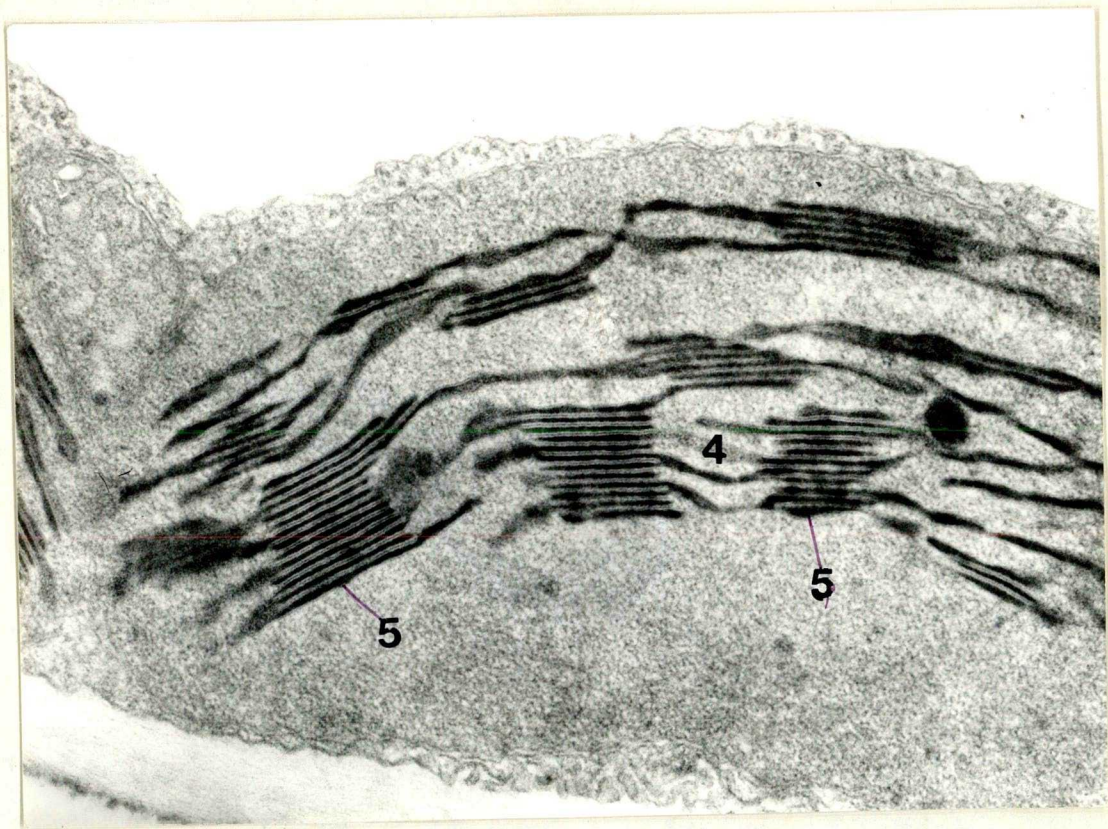
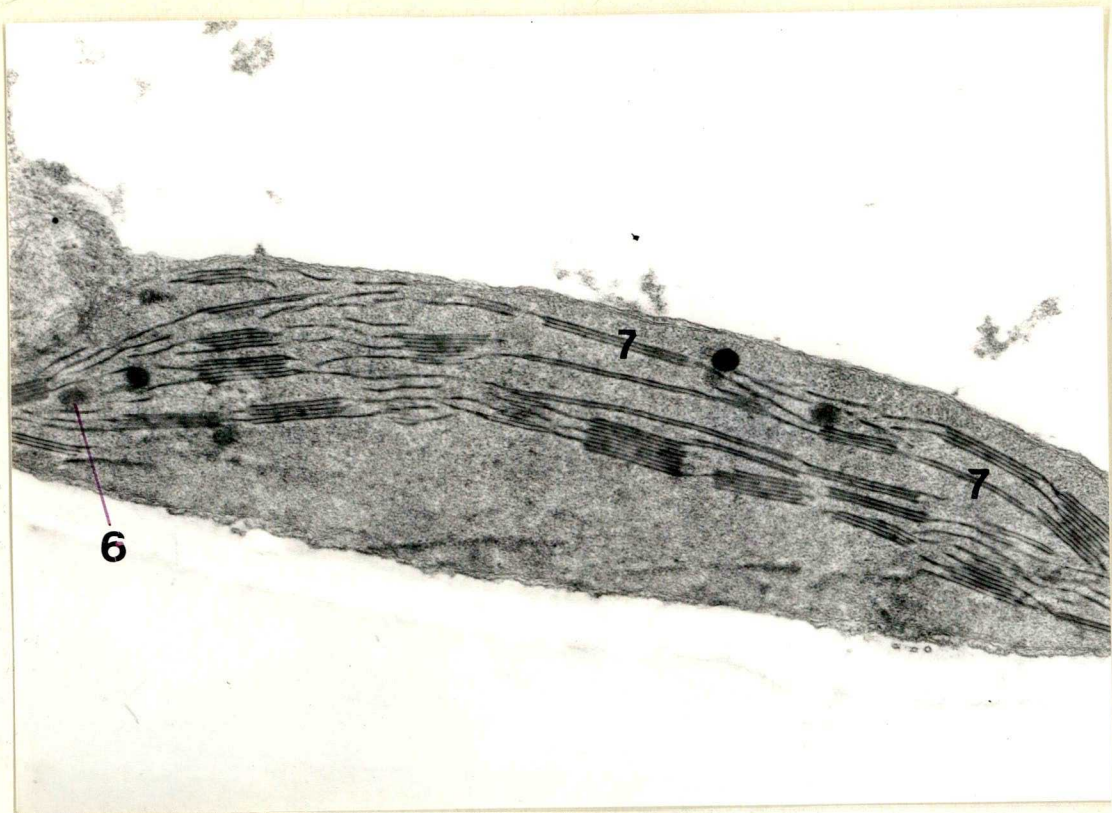
Sedum sexangulare kloroplasztisai száraz periódusban.



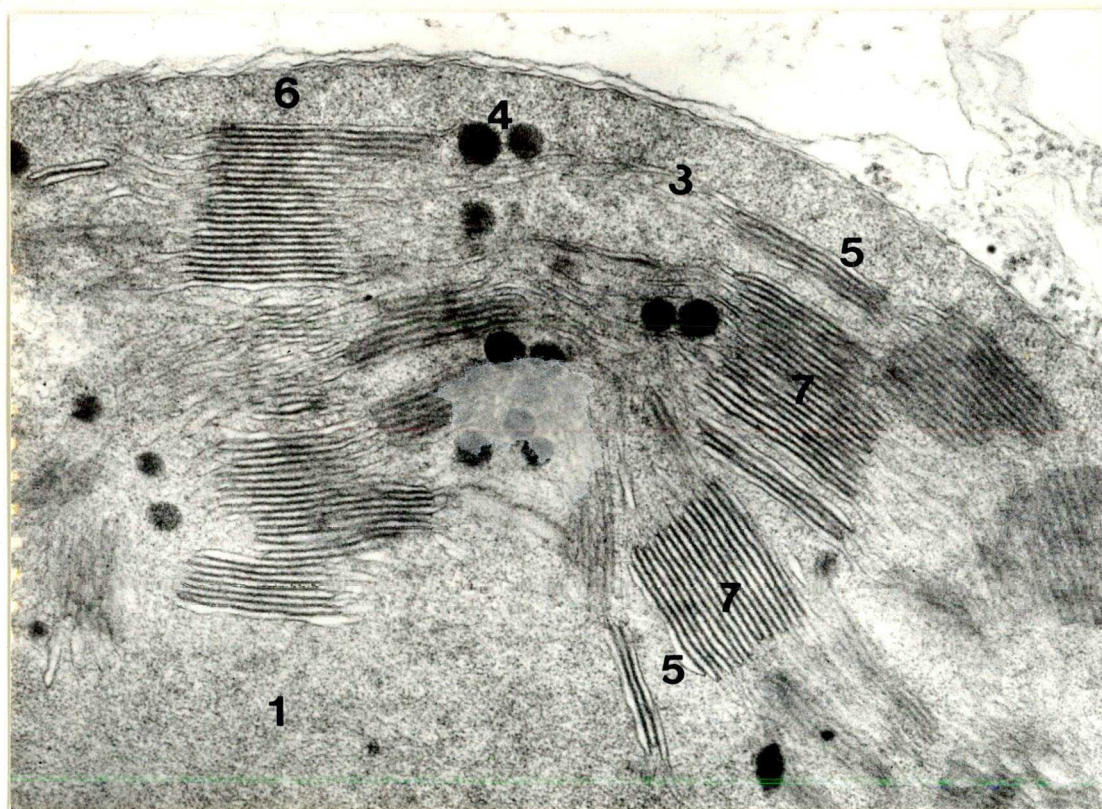
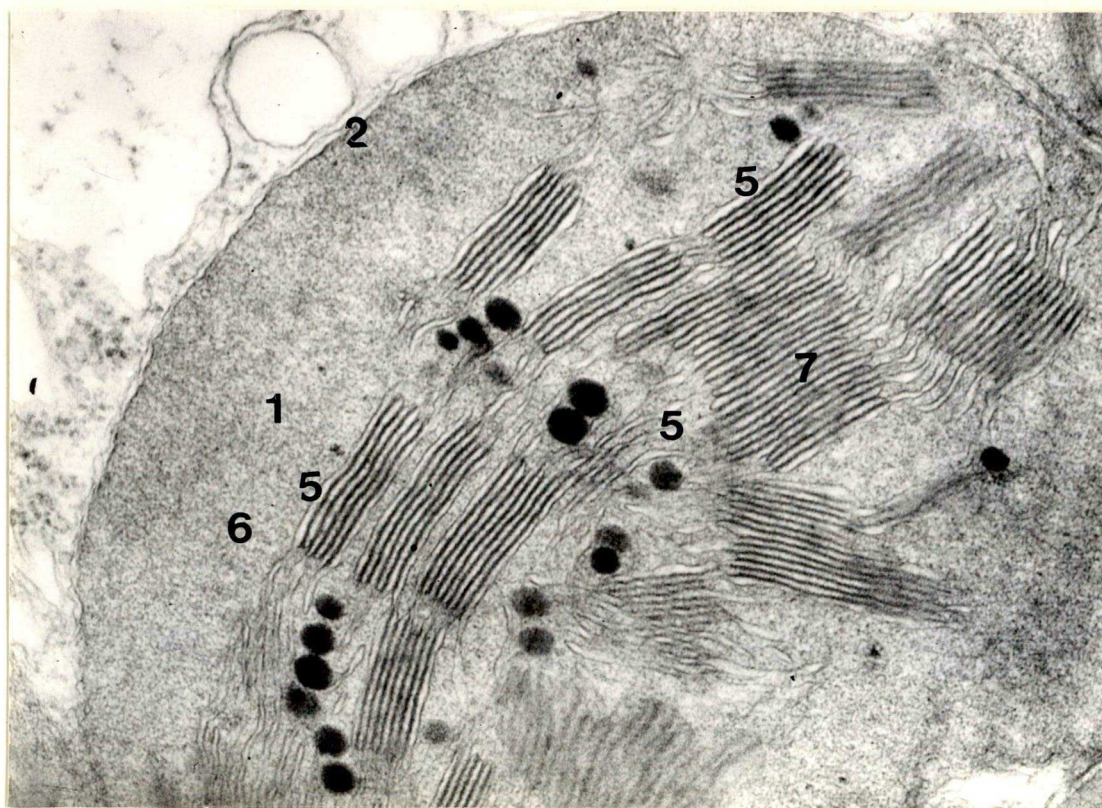
9. / x 36800 / kép. *Sedum sexangulare* száraz periódusbeli kloroplasztisza.
10. / x 46000 / kép. *Sedum sexangulare* kloroplasztisza a vízhiány megszűnésekor.



11. /x 33800 / és 12. / x 28600 / kép. Achillea ochroleuca kloroplasztiszai száraz periódusban.



13. / $\times 27300$ / és 14. / $\times 57200$ / kép. *Achillea ochroleuca* kloroplasztiszai nedves periódusban.



15. / x 48000 / és 16. / x 46000 / kép. *Festuca vaginata* kloroplasztiszai a vízhiány megszűnésekor.