B 887

EGYETEMI DOKTORI ÉRTEKEZÉS

A gyökérrendszer eltávolitása után bekövetkező változások a Bánkuti 1201-es őszi buza csiranövény fotoszintetikus pigmentjénél

BÉKÁSSYNÉ GARAI ANNA

Budapest
1970

B 888

TARTALOM

Oldal

1. Bevezetés 1

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A két klorofill legfontosabb tulajdonságai . 3

2.2. A klorofill bioszintézise 15

2.3. A klorofill szerepe a fotoszintézisben . . . 21

2.4. A karotinoidok jellemzése 26

3. A KISÉRLETEINKRE VONATKOZÓ IRODALOM ÖSSZEFOGLALÁSA. A GYÖKÉR ELTÁVOLITÁSÁNAK HATÁSA A FOTOSZINTETIKUS PIGMENTEKRE 31

4. ANYAG ÉS MÓDSZER 58

5. AZ EREDMÉNYEK ISMERTETÉSE. TÁBLÁZATOK 62

GRAFIKONOK 70

6. AZ EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE ÉS ÖSSZEFOGLALÁSA . . . 77

7. IRODALOM 85

B e v e z e t é s

A gyökér eltávolitása után az izolált levágott levelekben jelentős pigmentváltozás történik a meginduló fehérje-hidrolizissel párhuzamosan. A levágott levelekben bekövetkező fehérje bontásokat és a fehérje-tartalom csökkenését és az ezzel együttjáró pigment-tartalom csökkenést régebben közölt adatok tárják elénk /Chibnall 1939, 1964 ; Chibnall-Wilt-Shire 1954; Farkas 1963; Udvardy-Horváth, Dézsi-Farkas 1964/. A proteinek hasadása már néhány óra mulva megfigyelhető a levágott levelekben, mérni lehet a kloroplasztiszok dezintegrációját is. A levágott, izolált levelek kloroplasztiszainak a mérete csökken, a fehérje-tartalmuk is.

A sárgulási folyamatok előrehaladásával a sztróma teljesen eltünik. Ezeknek a reakcióknak a végbementele változik a növény korával. A levelek zöld szinének a redukciója parallel történik a kloroplasztiszok méretváltozásával, és a protein-tartalom csökkenésével. A protein-szintézis igen intenziv a kloroplasztiszban, a fény nem játszik essentiális szerepet a folyamatban, levágáskor pedig a bontódás indul meg.

A sárgulás folyamán a pigment-destrukció kimutatható. Összehasonlitották a fehérje-N és a pigment-tartalom változásokat levágott levelekben és az összefüggést is kimutatták. A protein lebomlás gyorsabban indul, mint a pigment--bomlás. Sötétben tartott levelek fehérje bomlása és pigment-tartalma között nem mutattak ki összefüggést, itt normál fehérje lehasadás következett be. A levágás után bekövetkező sárgulási folyamatot a kloroplaszt-protein-pigment-komplex csökkenése kisérte. A sárga komponensek és a proteinek kapcsolata igen kicsi a levélszövetben, igy a változás is a levágás után.

Az izolálás, illetve levágás hatására bekövetkező sárgulás inditotta meg kisérleteinket, pigmentkomponensek változását kisérjük figyelemmel. Izolált buzalevelekkel dolgoztunk és kontrollként intakt leveleket használtunk. Változtattuk a fényviszonyokat, etiolált és sötétre helyezett növényeket is vizsgáltunk, vörös és kék fólia hatását is bekapcsoltuk. Az izolálási idő függvényében a pigment mennyiségére a vörös és kék fólia hatását tüztük ki célul.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A két klorofill legfontosabb tulajdonságai

A klorofill-a zöldes árnyalatu, lándzsa-szerü csomókban kristályosodik, alkoholban és zsiroldókban oldódik, petróleuméterben és vizben nem. Alkoholos oldata ráeső fényben kékeszöld szinü piros fluoreszkálással, áteső fényben sötétpiros. A klorofill-b sötétzöld, vagy kékes-fekete, alkoholos oldata zöld, kissé sárgás árnyalattal. A levelek klorofill tartalma 0,13 és 0,35% között változik és a klorofill-a közel állandóan háromszor akkora mennyiségben van jelen, mint a klorofill-b. Ezenkivül a levelekben, algákban karotinoidok és xantofillok is állandóan kisérik a klorofillt, a klorofillnak kb. 1/3 mennyiségében. A két klorofill balra téritően optikailag hasonló. Megállapitották, hogy a zöld szinanyagok oldhatósága a levélben más, mint tisztán előállitva, mert a levélben proteinhez vannak kötve. A tiszta klorofill-a szinképe erős elnyelést mutat a pirosban és kék-lilában, nagyon keveset a sárgában. A b-komponens szinképe kissé a közép felé tolódik el, mind a két kulmináló részben. Szinképük a levélben a piros felé van eltolva.

Az a és b klorofillon kivül még c és d és e klorofillt is megkülönböztetünk.

Alacsonyabbrendü növényekben /vörös és kékes-zöld algákban/ a klorofillt helyettesitő szinanyagok fordulnak elő, melyek a levélzöldnek mintegy előfutárai és az epe szinanyagok közé tartozó biliverdin származékai, a mezobiliviolin és a mezobilieritrin. Mind a kettő kristályosan előállitható proteinek prostetikus csoportjaiként, a fitocianinból a mezobiliviolin, a fikoeritrinből a mezobilieritrin. Ezeket fikobilineknek nevezik és a klorofill bioszintézisében van jelentőségük.

A különböző töménységü H_2O_2 és ózon bejuttatása Nostoc kolóniák felaprózott szövetébe jelentékenyen növeli a szövetek relativ klorofill-b tartalmát, ami valószinüleg azt mutatja, hogy a klorofill-a klorofill-b -vé alakul. Ez a folyamat azonban a klorofill előtermékének pl. a protoklorofillnak erős oxidációja, vagy a klorofill-a bomlása következtében is végbemehet. Érdekesebb eredményt ad a szétmorzsolt fiatal fenyőtük kezelése égerfa kambium kivonattal vagy $KMnO_4$ oldattal, mert ilyenkor nemcsak a relativ, hanem az abszolut klorofill-b mennyiség is nő az a-klorofill mennyiségeinek csökkenésekor /Godnev, Lesina 1959/.

A klorofill két alakjának /a és b/ a zöld plasztidokban való megkülönböztetése után korán felmerült az a gondolat, hogy a kevésbé oxidált "a" komponens az erősebben oxidált "b" komponensbe mehet át. Az irodalom a C^{14} izotóppal

végzett kisérletek ismertetése után arra a következtetésre jut, hogy az "a" és "b" komponens viszonya a bioszintézis folyamatában a következő négy lehetőséget valószinüsiti:

1. Az "a" és "b" komponens egymástól függetlenül képződik;
2. először a "b" komponens képződik;
3. mindkét komponens közös elővegyületből képződik;
4. a "b" komponens az "a"-ból jön létre.

A kutatások mai szinvonalán az utóbbi lehetőség a legvalószinübb. /Godnev - Rotfarb - Slük 1960./ A klorofill valamennyi vizsgált fotokémiai reakcióját /fotoredukciót és a redox folyamatok fotoszenzibilizációját/ a karotin gátolja. Ez a gátló hatás csak akkor figyelhető meg, ha a klorofill és karotin egy fázisban van. A kolloid karotin a kolloid klorofill reakcióira hatástalan. Feltehető, hogy a karotin hatása fizikai, valamint kémiai mechanizmusuk utján valósul meg. /Krasznovszkij - Drozdova - Paksina 1960./

A klorofill színének fajlagos és általános aktivitását jelölt szenet tartalmazó közegbe helyezett Ceratophyllum demersum hajtásainak szövetében, majd normális feltételek közé helyezett szövetekben vizsgálják /Slük - Gaponenko 1960/. Kitünt, hogy a szénnek a klorofillban való beépüléséhez vezető anyagcserefolyamat sebessége a hajtás csucsától az alsó vég felé csökken. Ugyanigy növekedik az aktivitás maximumának

elérésához szükséges idő. Ez a különbség különösen nagy a klorofill-b esetén, amelynek rádióaktivitása lassabban és maximumát később éri el, mint a klorofill-a.

Az összekapcsolódott klorofillterméknek három abszorpciós maximuma /455-648-682 mikron/ van, benne a két klorofill molekula sikja 130°-os szöget zár be /Bródy 1961/.

Alacsony hőmérséklet hatására /19 C°/ a levelek intenzivebben növekednek, mint a magasabb hőmérsékleten /29 C°/. Az alacsony fényintenzitás mellett a klorofilltartalom kezdetben fokozódik és a klorofill a/b arány változatlan marad /Wieckowski 1963/.

A klorofill-a 685 és 670 nmikron-on abszorpciós maximumnál lezajló fotokémiai redukcióknak mikromorfológiai lehetőségét a kloroplaszt szerkezetének hidrofill-hidrofob karaktere biztositja, vékony réteges ultraszerkezetekben vizsgálva /Rabinowitch 1963/.

Az árpában rövid lehütés /3 C°, 2 nap/ hatására szignifikánsan nőtt a klorofill mennyisége, lehütés után a sötétben tartott levelekben a protoklorofill nem képződött, ugyanakkor a hematin tipusu vegyületek mennyisége jelentékenyen növekedett. A lehütés hatására kétszeresére növekedett a dehidrogenáz aktivitása a levelekben, mig az oxidázoké lecsökkent. A lehütés alatt energiában gazdag vegyületek halmozódnak fel, amelyek felhasználódnak, ha a növények

melegbe és fényre kerülnek /Godnev - Szabelszkaja 1964/.

Buzanövények gyökerét a kezdeti fejlődés alatt 2-4 C° hőmérsékletre hütötték huzamos ideig. A növények leveleiben tartós utókövetkezmény, hogy a levélfestékek mennyiségében jelentékeny növekedést lehet kimutatni papirkromatográfiás analizissel. A klorofill "a" és "b" tartalom gyarapodott /Rasztorgereva 1965/. Az in vitro növekedést a naftilecetsav és a 2,4 diklórfenoxiecetsav általában serkenti a szövettenyészetekben. Különböző fajok esetében ezek az auxinok serkentik vagy csökkentik a klorofill, illetve a karotinoidok képződését, főként a koncentrációtól függően /Sunderland 1966/.

Homokon termesztett őszi buzánál a klorofill eléggé nagy koncentrációja figyelhető meg, amely mennyiségi maximumát november végén, december elején éri el. Ez a koncentráció-növekedés fokozott foszfor és vele együtt járó fokozott nitrogén tápanyag ellátás esetén lehetséges /Dorohov - - Baranika - Makarinec 1966/.

A Marquis-buza első három érett leveleiben vizsgálták a klorofill felhalmozódását, a hőmérsékletet 5-30 C° között változtatva ugy találták, hogy a növekvő hőmérséklet a fenti intervallumban a klorofill felhalmozódásra csökkentő hatással van. 35 C°-on a klorofillképződés már erősen csökken. A kb. 100 lux erősségü fény és a hőmérséklet pedig jelentő-

sen együtthatnak a maximális klorofill felhalmozódásra. Alacsonyabb hőmérsékleteken a klorofilltartalom a fényerősséggel csökkent.

Legnagyobb értékét, nagyobb hőmérsékleten kb. 250 lux fényerősséggel érték el. A 20 és 100 lux közötti tartományban a klorofilltartalom minden hőmérsékleten növekedett /Friend 1960/.

A buzát vizes és 115 ppm töménységü gibberellinsav oldatban csiráztatták, majd a csiranövényeknek naponként 16 órán át 400-500 gyertyafény megvilágitást adtak, 6 nappal a vetés után a kezelt növények hossza meghaladta a kontroll növények hosszát, a kezelt növények szine sápadtabb volt, de a klorofilltartalomban szignifikáns különbség nem volt. 12 nap után a kezelt növények klorofilltartalma 20%-kal volt kisebb. A klorofilltartalom különbsége a kezelt és kezeletlen növényekben a korral növekedett. Etiolált növényekkel is végeztek kisérleteket. A kisérletek adatai azt mutatják, hogy a klorózis nem jár szükségszerüen együtt a gibberellines kezeléssel és az egész fiatal növények halvány szine kizárólag a sejtnövekedéssel együttjáró klorofillszintézis zavarának tulajdonitható /Wolf - Haber 1960/. Karobanov ismerteti, hogy a 100 ppm gibberellin hatására a feketeribizke leveleiben átmeneti csökkenés után a 30. naptól nő a klorofilltartalom és a 62. napon maximumát éri el az NPK-trágyázott parcellákon /Karabanov 1968/.

Foglalkoztak többen a pigmenttartalom napszakos változásával is. Buzover /1959/ és Vischowsky /1960/ szerint a déli órákban a legmagasabb és éjjel a legalacsonyabb a klorofilltartalom. Sahov /1960/ szerint a klorofilltartalom napi ritmusos változása az előbbi megállapitással ellentétes. Találkozunk olyan megállapitással is /Godnev - Gablevszkaja 1964/, hogy a klorofilltartalom napi ritmusban nem változik.

Véleményünk szerint az ellentétes megállapitások elsősorban valószinüleg onnan származnak, hogy a pigmenttartalom és annak változása nagymértékben függ a levél fiziológiai korától és állapotától. Ujabban ismét felvetik azt a problémát, hogy a klorofill molekulák teljesitőképessége lecsökkenhet koncentráció-növekedés esetén /Gaponenko 1963/. A klorofilltartalom és a fotoszintézis intenzitása között bizonyos határig parallelitás van /Sesták 1963/.

A fotoszintézis intenzitását a 0,02%-os gibberellinsav jobban fokozza, mint a 0,1%-os oldatában. A kezelés után 15 napra a gibberellin serkentő hatása a fotoszintézis intenzitására sokkal nagyobb, mint 30 nap után. A klorofill "a" és "b" mennyiségét növelik a következő anyagok: pl. a könnyezési nedv. A könnyezési nedv hatása az egész növényre kiterjed és összehasonlitva a kinetin hatásával, az tapasztalható, hogy a kinetin árpanövénynél 2-3 nap mulva hat, a ginkónál 2 hónap mulva. A gyökérnedvben van egy kinetin-

-gátló faktor. A kinetin hatása nem magyarázható azzal, hogy a kinetin szerkezetében analóg vegyület a gyökérnedvben lévő anyagokkal /Kulaaeva 1962/.

6 aminobenzilaminopurin hatására a sárguló dohánylevelek megzöldülnek és kloroplasztiszok lemezes strukturája helyreáll. A klorofill-a mennyisége növekszik a leginten-zivebben /Kurszakov 1964/.

Kinetin hatására a klorofill mennyisége változik. A 32-es foszfor beépülési arányát az RNA-ba és a DNA-ba vizsgálták levágott levelekben. Nyilvánvaló, hogy a kinetin a fehérje szintézis és a destrukció csökkentésével hat a klorofill mennyiségére a levágott levelekben. A kinetin késlelteti az öregedést /Giacomelli 1967/.

Bór, réz, kobalt, molibdén stimulálják a klorofill felhalmozódást. Kobalt, molibdén és a réz gátolja a klorofill leromlását sötétben. Kobalt és a molibdén elősegiti a pigment lipoid komplex stabilitását /Szolovjeva 1960/.

Molibdénnel jól ellátott növényeknél jelentős a klorofill felhalmozódása, a párhuzamosan végzett fehérje meghatározások nem mutattak szignifikáns különbséget. A legnagyobb változás a karotinoidok mennyiségében volt tapasztalható. A fehérje változás azzal magyarázható, hogy a molibdén csak a klorofill szintézisében játszik szerepet mint metalloproteid-koenzim /Ratner 1961/.

Cink jelenléte növeli a plasztiszok méretét és a klorofill mennyiségét /Kalisevics 1964/.

Vas és mangán hiány csökkentette a klorofill képződést /Agarwala 1964/. Alacsony és magas mangán-koncentráció mellett a klorofill szintézis fokozódott, ha a vas-koncentráció megfelelő szinten volt /Agarwala 1964/.

A molibdén és a réz lombtrágyázás után a második napon legerősebb a klorofillok felhalmozódása /Berrin 1961/. Mangán és rézzel kezeltek különböző dohányfajtákat:a levelek klorofilltartalma növekedett. Mikroelemek közül a mangán volt a leghatásosabb. A bór és réz kisebb változást okozott.

Az egyes vizsgálati időpontokban jelentős különbségek voltak a klorofilltartalomban. Az alacsonyabb szintben lévő levelek több klorofillt tartalmaztak, mint a magasabb szintben lévők. A fajták között is különbség volt /Aszpandijarova 1961/.

A mikroelemek hatására a cukorrépa levelekben a klorofill mennyisége növekszik, a kloroplasztiszok térfogata nő. A klorofill-a gyarapodását a molibdén fokozza, mig a klorofill-b gyarapodását elsősorban a cink és a réz. A cink hiánya következtében viszont erősen csökken a zöld pigment és a karotinoidok tartalma. A növények rézszükségleteinek csökkenése cink jelenlétében valószinüleg azon alapszik,

hogy cink jelenlétében fokozódik a rézionok bejutása a növénybe /Poroknevics - Kalisevics 1967/.

Minden mikroelem serkenti a zöld festékek képződését. /Menulti 1961/. A kloridionok csökkentik a pigmenttartalmat a paradicsomnövénynél. A klorofill-a -ra az anionok hatása a legnagyobb mértékü, a legkisebb mértékü a karotintartalomra /Siegel 1962/.

A fotokémiai és biológiai folyamatokban külön uton képződik az alfa és béta karotin /Szaahov 1963/. A klorogén sav 30 x 10^{-5} higitásban a klorofill fluoreszcenciáját felére, illetőleg harmadára csökkentette. A klorofilltartalom is csökkent /Rosenstoch 1963/.

Egysziku növényekhez jelzett acetátot és borostyánkősavat adtak és azt tapasztalták, hogy a klorofill szintézis nem növekedett lényegesen /Perkins 1963/.

Kloramfenikol a klorofillok és az elsődleges karotinok bomlását gátolja, néhány aminosav közömbösiti a kloramfenikol hatását, pl. szerin, alanin /Czygán 1964/.

Kukoricánál az alfanaftil-sav csak a klorofilltartalmat csökkenti /Rathore 1964/.

Klorofill destrukciót rizsnél kinetin és 6 aminobenzinopurin auxin származékok gátolták a legjobban /Yamada 1964/. A magasabbrendü növények kloroplasztiszai igen nagy

mennyiségben tartalmazzák a klorofill-a és klorofill-b komponenseket. A kálcium és kálium-ion koncentráció növekedése a klorofill képződését serkentette a levélben /Marschner 1964/.

A kloramfenikol részlegesen gátolta a levélplasztid protein-formációját, ha az etiolált leveleket fehér fénynyel világitották meg. Az etiolált levelek plasztidjainak fényre van szüksége a NADH és ATP alakitásához /Marqulies 1964/. A cukorrépa nátrium jelenlétésre csak kálitrágyázás esetén reagál pozitivan. A nátrium hatását a klorofill és a karotin képződésre erősen befolyásolja a trágyázás időpontja. A klorkáli szakaszos adagolásban erősen csökkenti a pigmentek mennyiségét, főleg a klorofillét. A klór tehát a pigment-képződésre negativan hat a cukorrépa levelében. A klórkáli és nátriumklorid a tenyészidő második felében káliumszulfát trágyázás esetén, kedvezőtlenebbül hat, mint a káliumklorid trágyázás esetén. Az 1:1 arányu kálium: :nátrium trágyázás a nyár második felében intenzivebb pigmentképződést idéz elő, mint a dupla kálciumadag /Vlaszenko - Godnev 1968/. Az aminotriasol gátolja a kloroplasztok lamelláris szerkezetének kialakulását, az együtt jár a klorofillok és karotinoidok bomlásával, valamint a fehérjék és lipoidok csökkenésével /Guillot - Salamon - Douce - - Szignol 1967/.

A szerves klórtartalmu növényvédőszer hatására a ke-

zelt leveleken a klorofill legerősebben a kezelés után 3-4 nappal csökken, a helyreállás legalább 10 napig tart. Sok növény levelében peszticidek hatására forditott korreláció figyelhető meg. Egyrészt a klorofilltartalom, másrészt a klorofilláz aktivitása között. A peszticidek hatása molekuláris szerkezetüktől függ, legerőteljesebb hatása a DDT tipusuaknak van. A rendszeres kezelés a klorofilláz fokozott aktivitása miatt rövid idő alatt klorózishoz vezet /Nilov - Blagonravova 1968/.

Az aktinomicin D, a kloramfenikol és a puromicin gátolja a klorofill szintézist, ha azokat a gyorsan zöldülő fázis előtt alkalmazzák. Az aminolevulinsav részben csökkentette a kloramfenikol gátló hatását /Gasmann - Bogorad 1967/.

2.2. A klorofill bioszintézise

A kész klorofill keletkezése annyira függ a protoklorofilltól, hogy pl. etiolált árpacsirában 0 C° körüli hőmérsékleten meg lehet figyelni, hogy sötétben csak annyi létesül, amennyi klorofill-a alakulhat át. Ezért a protoklorofill napfényen nem gyülhet fel. A friss klorofill különben világosságon nem fejleszt rögtön oxigént, hanem csak bizonyos ideig tartó sötétség után. A porfirinokat, a fikobilineket az élő növényekben megtalálták részint rendes életkörülmények között, pl. algákban, részint ezek mutánsaiban. A protoklorofill, mint a klorofill jellegzetes előfutárja, tülevelüek csiráiban sötétben is átalakul klorofill-a -vá, ami arra mutat, hogy itt enzimreakció müködik közre. A klorofill létesülésében azonban már valamely jóval korábbi fokozatban is valamiképpen beleszól a növények vassal való ellátottsága, mint erről a klorózis /a levelek sárga szine/ számtalan régi gyakorlati megfigyelések és az un. vasklorózisról szóló ujabb tudományos irodalom tanuskodik. Megfigyelték, hogy pl. az Aleuriteszben /egy trópusi fa /, ha Mg-tól mentesen tenyésztik, a peroxidáz koncentrációja

megnagyobbodott /Gilbert 1950/. Ebből arra lehet következtetni, hogy Mg hiányában a protoporfirin felszaporodása a vasporfirin - peroxidáz nagyobb mennyiségü keletkezését idézte elő. Ezenkivül tapasztalták, hogy a hemin enzimek ugylátszik közremüködnek a fotoszintézisben. A vas és Mg porfirin származékok szükséges egyensulyát még más tényezők is zavarják.

Megfigyelték pl., hogy táplálási viszonyok, mint a nitrogén minősége is megváltoztatja a vas mennyiségének felvételét, ami azután tovább hat a vas és Mg egyensulyára. Ennek folytán a felhasználható vas koncentrációja csökken, ez maga után vonja a proteinszintézis csökkenését, az oldható nitrogénvegyületek aránya nagyobbodik. Ez klorózist idéz elő. Hasonló hatással van az elégtelen nitrogéntáplálás is. Ismeretes a gyakorlatban, hogy nitrogénben való hiány a növények zöld szinének halványodását vonja maga után, mig dus nitrogéntáplálás a levelek mély zöld szinéről ismerhető fel /Füleky 1940/.

Kitünt továbbá, hogy a kloroplasztiszokban a vasnak az a mennyisége szabályozza a klorofill megalakulását, amely szerveskötésben van /Jakobson 1945/.

Ha mindezt, kivált azonban a hemin enzimek közremüködését a fotoszintézisben figyelembe vesszük /Frenkel 1950/, akkor a vasklorózist akként magyarázhatjuk, hogy a vas nem

közvetlenül hat a klorofill keletkezésére, hanem közvetve a kloroplasztiszokban lévő specifikus vasproteinnek, mint hemin enzimnek a nélkülözhetetlen megalakulásán át fejti ki hatását. Az élő növényben a klorofill fokoztosan megujul. Ennek a folyamatnak a mechanizmusa a régi pigmentek bomlásából és az ujak szintéziséből tevődik össze. A megujulási folyamat fiziológiai jelentősége valószinüleg az uj molekulák állapotának és a fehérjékkel, valamint a lipoidokkal kapcsolatos viszonyának megváltozásával magyarázható.

A klorofillban lévő fitol nem tekinthető a karotinoidok előtermékének a zöld levelek bioszintézisében. A karotin és xantofill nem alakul át egymásba olyan gyorsan, mint azt a fotoszintézis reakcióban résztvevő hasonló reverzibilis rendszerektől várni lehet /Slük 1960/.

A kloroplaszt citokromok válasz reakciója fényre és szubsztrátumokra a következőképpen történik: a citokromok /f, c, b_3, b_6/ sötétben redukálódnak, fényen oxidálódnak. Piridinnukleotidok, ADP vagy ATP jelenlétében ezek a reakciók megfordulhatnak /Lundegardh 1961/.

Sötétben a klorofill-a szintézise nem tud teljesen végbemenni. A bioszintézis utolsó lépése a protoklorofill klorofill-a -vá való redukciója, legtöbb magasabbrendü növényben fényt igényel. Spenót kloroplasztok pufferolt nátrium-kloridos szuszpenziójában a klorofill egy részének

csupán a lemez rendszere marad épségben. Desztillált vízbe téve a még intakt kloroplasztok is szétesnek. A lemezrendszer a Hill-reakció és a fotofoszforiláció enzimeit tartalmazza, az oldatba ment része pedig a piridinnukleotid reduktázt. A grana-képződés két fázisa fénytől függő folyamat; az első fázis kis energiáju vörös vagy kék fényt igényel és fotoreceptora valószinüleg a protoklorofill, mig a második fázis nagy energiát kiván és parallel fut a klorofill szintézissel /Erikson - Kahn 1961/.

Rádióaktiv szénnel jelzett széndioxid elsősorban a klorofill-a molekulába épül be. A klorofill-b komponensbe a rádióaktiv szén beépülése csaknem egy nagyságrenddel alacsonyabb, ilyenkor sötétben a kontrollhoz képest a klorofill-b bioszintézise 2-3 -szor nagyobb intenzitásu, mint a klorofill-a komponensé. A klorofill-a komponensbe mind a fitol, mind a forbin vázban nagyobb a beépülés, mint a klorofill-b frakcióba. Fényben a klorofill-a fitoljában, sötétben a klorofill-b fitoljában mutatható ki nagyobb aktivitás. A kisérletek eredménye szerint nagyon valószinü a klorofill-a klorofill-b átalakulása sötétben /Slük - Sztanisevszkaja 1962/.

A fotokémiai reakció megkezdődése szempontjából igen fontos az "a" klorofill bioszintézisének szakasza. Az ezen történő áthaladástól függ a xantofillnak bekapcsolódása a kialakuló fitokromproteid komplexusokba, amelyek részt vesz-

nek a viz fotooxidációjában. A megzöldülés folyamán keletkező "b" klorofill mennyisége nem befolyásolja a klorofill-a fotokémiai aktivitását megjelenésének kezdetén. A plasztidák fotokémiai aktivitásának növekedése a megzöldülés folyamán nemcsak az "a" klorofill bioszintézis gátlásának megszünésével, hanem a fotoszintézis két fotokémiai reakciójában meghatározott szerepet játszó nagymennyiségü "b" klorofill keletkezésével is kapcsolatos /Ejdelmann - Popova 1966/.

A sötétben nevelt növények proplasztidjai mind a buzánál, mind a kukoricánál tartalmaznak kevés mennyiségben protoklorofillidet és protoklorofillt. Ha az etiolált leveleket megvilágitjuk, a protoklorofillid igen gyorsan felhalmozódik és megjelenik a klorifillid. Néhány óra után a klorofill is formálódik. A prolamelláris test később gránum formát vesz fel. A protoklorofillid átalakulása klorofilliddé a lamelláris szerkezeten csak akkor következik be, amikor a világitás megkezdődik és bekapcsolódik a strukturális protein és enzim szintézis.

Marqulies 1962-ben kimutatta, hogy a klorofill formálódás etiolált bablevelekben a megvilágitás alatt részlegesen gátolható klóramfenikollal. A proplasztid RNA és DNA közötti funkcionális lehetőség kutatása érdekes. A bab és kukorica megvilágitott leveleiben a klorofill produkcióját gátolták aktinomicin-d -vel. Ennek az antibiotikumnak a hatásmódozata ugy tünik, hogy a kloroplasztisz fejlődésekor következik be.

A fény, ugy tünik, indukálja az RNA szintézist ebben a rendszerben. Smillé 1962-ben közölte, hogy 5 fluorouracil gátolja a klorofill fejlődését és a megvilágitás hatását. A fény indukálta klorofill-képződés proplasztiszokban összefüggésbe hozható a DNA-tól függő RNA szintézissel. A blokk természetes és helyzete levezethető aktinomicin-d -vel.

Ugy tünik, hogy az RNA rész van a proplasztiszokban és az aktinomicin-d gátolja a zöldülést és blokkolja a riboszomális RNA szintézist. Az aktinomicin-d hatásmechanizmusa a nukleoluszon és a citoplazmán keresztül történhet, ezzel a módszerrel lehet tanulmányozni a nukleinsav anyagcserét a proplasztiszokon belül /Lawrence 1964 /.

2.3. A klorofill szerepe a fotoszintézisben

A kloroplasztiszokban 2 citokrom-féleség található, az f és b_6 citokrom. Minthogy a fény hatására a kloroplasztiszokban ATP szintetizálódik, feltehető, hogy itt tulajdonképpen a H és OH reagál egymással a két citokromon keresztül és végül viz képződik. Ennek a feltevésnek a mechanizmusával és a citokromok szerepével foglalkoznak a szerzők /Hill - Bendall 1960/.

A klorofill hidrogénjének fotokémiai atomcseréje valószinüleg a hidrogénatom elektronjának és protonjának átvitelével és a hidrogén labilis atomjainak a fény hatására keletkező kettős gyökképződés miatti kicserélődésével kapcsolatos. Az Elodea canadensis deutériumoxidot és a N nehéz izotopját tartalmazó tápoldatban történő nevelésekor azt találták, hogy a növények klorofillja 2-4 órás fotoszintézis után nem tartalmaz deutériumot. 68 órás kisérletben a klorofill 1,3% deutériumot és 10,8% N^{15} -t tartalmazott a nem fehérje frakciókban, ami a klorofill-molekulák bioszintézisével és valószinüleg a hidrogén labilis atomjainak kicserélődésével magyarázható /Kutjurin 1960/.

Fotoszintetikus aktivitás árpa csiranövény fiatal levelében 3 órás megvilágitás után mutatkozott. Az aktivitás rohamosan nő a klorofill kialakulásával. Az egyensuly 30-40 óra után áll be. Ezután a CO_2 asszimiláció mértéke már felülmulja a légzést. A fiatal levél plasztidjainak szerkezeti változását elektronmikroszkóppal követték. Megállapitották, hogy a gránumok filakodjai között kialakult kettős membrán jelentős szerepet játszik a pigmentrendszer szerkezetének kialakulásában.

A fotomorfogenezis első lépcsője a proto-klorofillid átalakulása klorofillá, ezt követi a lamella-rendszer kifejlődése és a fehérjék, lipoidek bioszintézisének függvényében, kapcsolatban a fotoszintézissel a nukleinsavak szabályozása mellett /Rhodes-Yemm 1966/.

A növények fotoperiodizmusát szabályozó pigmentet, a fitokromot tiszta állapotban előállitották és vizsgálták a féntől függő átalakulását. A megvilágitás során a festék reverzibilisen uj formává alakul át, amelynek abszorpciós tulajdonságai is eltérőek a kiinduló alaktól. A pigmentátalakulási folyamat a fotoperiodikus indukció folyamán is lejátszódik és alkalmas a fotoperiodikus inger felvételének kémiai jellemzésére /Hendkichs 1960/.

A Calvin-ciklus, vagyis a CO_2 akceptor ciklikus regenerációja csak a kloroplasztiszokban megy végbe és ebben

a folyamatban a citoplazmának nincs semmi szerepe /Heber 1963/.

A klorofill komponensek fény hatására a gerjesztett állapot következtében elektront adnak le, mig sötétben elektront vesznek fel. A szenzibilizálásban és az elektron transzport közvetitésében redox-rendszerek /kinonok, aszkorbinsavak/ is részt vesznek /Ersztignoev 1963/. A klorofill és analógjainak fotooxidációja hasonlit a parakinonok oxidációjára, a klorofill fotoredukciója viszont a kinonok szemikinonná való átalakulására. A klorofill analógok -70 C^{o}-on közvetlenül fotokémiai uton oxidálódnak, légköri oxigén jelenlétében /Krasznovszkij 1963/.

Kidolgozták a fotoszintézis elektron-transzport rendszerét, a NADP redukciója a vizből származó elektronnal számos közbeeső lépést igényel energetikai szempontból. Egy-egy ilyen lépésben vesz részt a klorofill-b mint energia-közvetitő. Az egyes közbeeső rendszerek müködési mechanizmusát villanásszerüen rövid ideig tartó megvilágitás utján vizsgálták. A sejt spektrumának megvilágitás utáni változásából kitünt, hogy ez a jelenség csak zöld növények esetében lép fel, tehát függvénye a klorofill-b tartalomnak /Rumberg 1964/.

Gerjesztett állapotu klorofill molekulából a fotoszenzibilizáció következtében elektron-transzport indul a ni-

kotinamid adeinindinukleotid foszfátra. A vizmolekulák fotolizise során az oxidált koferment redukálódik. A klorofill molekulákról kiinduló elektron-transzport az ujabban leirt n-benzil-nikotinamidot redukálja, s az követve az aszkorbinsavat. A fotoszintézis folyamatában a klorofill fotokémiai gerjesztése révén meginduló elektronszállitást, mint evolucios folyamatot a piridinnukleotid rendszer kialakulásában látják a szerzők /Krasznovszkij 1964/.

A fotoredukcióhoz a fotoszintetikus piridinnukleotid-reduktáz /PPNR/ enzim jelenléte szükséges. A citokrom fotoredukció mértéke sokkal nagyobb, mint a NADP redukcióé. A folyamat fotofoszforilálással van egybekötve, amennyiben az ATP elektron-átvitel aránya 1:2. A piridinnukleotid transzhidrogenáz szükséges a NADP redukcióhoz, szemben a citokromok redukciójával /Keister 1963/.

A kloroplaszt fragmentumokban a foszforilálás jelentékenyen növelte a fotoszintetikus piridinnukleotid reduktáz jelenlétét. A fotofoszforilálás mértéke 108 nmol NADP képződésének felel meg mg klorofillra vonatkoztatva 1 órás időtartam alatt, amelyet anaerob körülmények között, egy dimetilurea gátol /Teuson 1963/. A protoklorofill képződése idején a lehetséges energia-átvitel hatásfoka meglehetősen alacsony. A fluoreszcencia gerjesztéséhez szükséges fényintenzitás a növények fejlődésével csökken. A NAD-re-

dukció tetőzést mutat 450 - 675 nmikron hullámhossznál.

Spenót kloroplasztisz részekben meghatározott foszforilálás intenzitás 430 és 680 nmikron mellett mutat abszorpciós maximumot. Fenazilmetaszulfát jelenlétében 430--500 nmikronnak megfelelő abszorpció ad maximumot, ami a karotinoidokkal hozható összefüggésbe /Black 1962/.

2.4. A karotinoidok jellemzése

Két csoportot különböztetünk meg a karotinoidok között aszerint, hogy szénhidrogének /karotinoidok/ vagy ezek oxidálási származékai /xantofillok/. Mégg további oxidálási termékek az epoxidok és ezek furanoid származékai is ismeretesek.

Az összes karotinoidok szilárdak, kristályosithatók és élénk sárga vagy vörös, esetleg narancs szinüek. A karotinokat és az oxidálási termékeiket különböző oldhatóságuk különbözteti meg, amennyiben a szénhidrogének petroleuméterben oldhatók, alkoholban alig, mig a xantofillok oldhatósága nagyjában forditott. Ezen a válogató oldódáson alapszik az első módszer /Willstätter és Mieg 1907/ karotinoidok szétválasztására. A szétválasztás továbbfejlesztése /Cvett 1936/ az adszorbciós kromatográfián alapszik, amely különösen két magyar kutatónak, Zeichmeisternek és munkatársának, Cholnokynak együttmüködésével fejlődött ki. Az éterrel kivont szinanyagokat a petroleuméter-metanolos módszerrel szétválasztják a felső epifázisra és az alsó hipofázisra és tovább $/Ca/OH/_2$ -os, illetve $CaCO_3$ -os osz-

lopon, esetleg más adszorbeáló anyagokon kromatografálják. Kémiai szerkezetük hasonló jellegü, mint az alacsony terpéneké azzal a különbséggel, hogy csaknem mindegyikben a molekula hosszu szénláncának egyik vagy mind a két végén ciklus foglal helyet, amely egy ketonnak ciklusvázát foglalja magába. A jonon alfa és béta izomérben létezik.

A kloroplasztiszokban a legjellegzetesebb háromféle karotin az alfa, béta és gamma karotin, amelyeknek tapasztalati képlete szintén $C_{40}H_{56}$.

A karotinoidok sztereokémiai viszonyai aránylag hosszu szénláncuknál és az ehhez kapcsolódó jonongyürünél fogva sokféle sztereoizomert tesznek lehetővé, amit még tetemesen fokoz, hogy a kettős kötések különbözően helyezkedhetnek el, továbbá pedig cisz-transz-izoméria bőven adnak alkalmat. Már a likopin és a három karotin is példái az izomériának, amikor vagy teljesen, vagy részben lehetnek alifásak, illetve gyürüsszerkezetüek. Ehhez járul, hogy a gyürükben lévő kettős kötések is különbözően helyezkedhetnek el pl. az alfa és béta karotinban. Ha hozzávesszük még a xantofillok és a hozzájuk hasonló oxidálási származékok O-tartalmu gyökeinek elhelyezkedését, akkor látjuk a bő alkalmat izoméria.

A kétféle izomer vegyület közül csak a transz-izomerek állandóak, mig a cisz-izomerek, még ahol elő is fordulnak, már nagyon enyhe beavatkozásoktól /pl. erős megvilágitás/

is transz-izomerekké változnak. Például a béta-karotin középső részéből a térbeli elrendezés folytán csak 5 lehetne cisz-izomer. A valóságban az elméletileg lehetséges 272 cisz-transz béta-karotin izomer közül csak 20 létezhetne mint cisz-állandó. Innen van, hogy a természetben előforduló karotinoidok tulnyomó többsége transzkonfigurációju. A térbeli alakulatra szintén jellemző az elnyelési szinkép. Ilyen vizsgálatokkal tünt ki, hogy például paradicsomban különböző sztereoizomerek fordulhatnak elő. Az árpában rövid tartamu lehütés /3 C°, 2 nap/ hatására szignifikánsan nőtt a karotinoidák mennyisége. Lehütés után a sötétben tartott levelekben hematin tipusu vegyületek mennyisége jelentékenyen növekedett, a lehütés hatására kétszeresére növekedett a dehidrogenáz aktivitása a levelekben, mig az oxidázoké lecsökkent. A lehütés alatt energiában gazdag vegyületek halmozódnak fel, amelyek felhasználódnak, ha a növények melegben és fényre kerülnek /Godnev - - Szabelszkaja 1964/.

Buzanövények gyökerét a kezdeti fejlődés alatt 2-4 C° hőmérsékletre hütötték huzamos ideig. A növények leveleiben tartós utókövetkezmény, hogy a levélfestékek mennyiségében jelentékeny növekedést lehetett kimutatni papirkromatográfiás analizissel. Karotin, lutein, xantin gyarapodott. A tartós lehütésének tulajdonitható, hogy a karotin 2 oxidált származéka halmozódott fel, ami arra mutat, hogy az utóha-

tás az oxidációs folyamatok növekedésével jelentkezik /Rasztorgereva 1965/.

A spenot kloroplaszt karotin és xantofill aránya megváltozik már néhány perces megvilágitás hatására is. A karotinoidák bomlása fenilcianid adagolására és megvilágitásra nő. A bomlás független az anyagcsere aktivitásától /foszforilálás, oxigén fejlődés/. A fény által kiváltott bomlás nem azonos a fotoszintézis oxigén fejlődéssel /Lundengardh 1964/.

A fotoszintetikus pigmentkomplex zöld és sárga komponenseinek szerepe a fényabszorpcióban különböző. Általában az a vélemény, hogy a fotoszintézisben hasznosuló energia közvetlenül a zöld komponensek fényabszorpciójával kapcsolatos. A sárga pigmentek fénytranszformátorként /Duttor - - Manning 1941; Emerson - Lewis 1942, 1951; Arnold - Oppenheimer 1950; Duysens 1952; French 1964/, illetve védő pigmentként /Griffiths 1955; Anderson - Fuller 1958; Anderson - -Robertson 1960/ szerepelnek. Ezt bizonyitja pl. az is, hogy karotinoid hiányos Chlorella mutáns csak sötétben volt életképes, fényen elpusztult /Cloes 1954/.

Rabinovitch /1951/ szerint a karotinoidok az elsődleges fényakceptorok, ezt a véleményt képviseli Jagendorf is /1958/. A fényabszorpció esetenként a kék hullám-tartományban nagyobb, mint vörösben. A sárga pigmentek fényabszorp-

ciójának maximuma 500 nmikron körüli /Emerson-Lewis 1953/ hullám-tartományba esik, igy a levelek fényabszorpciója a zöld hullám-tartományban is viszonylag jelentős. Az UV tartományra eső fényabszorpcióért is a karotinoidok a felelősek /Emerson - Lewis 1943 és Rabideau 1946/.

3. A kisérleteinkre vonatkozó irodalom összefoglalása

A gyökér eltávolitásának hatása a fotoszintetikus pigmentekre

A tiszta klorofill, oldatban, fény hatására, meglehetősen hamar elbomlik /Willstätter 1918/.

Az élő levélben is végbemegy ilyen bomlás, amit a levél szinének elhalványodásán is észlelni lehet. Ez párhuzamos a levelek öregedésével. Őszi lombhullás előtt különböző fokban megsárgult levelekben a két klorofill komponens menynyisége friss falevelek eredeti klorofill tartalmának 1/4 - - 1/20 részéig csökken.

Vizben oldható klorofill származékokon modellként később végzett kisérletekből /Noack, Pirson referátuma 1949/ következtetni lehet a klorofill pusztulásának okaira. A kloroplasztiszokban proteolizis által klorofill szabadul fel és ebből a klorofilláz aktivitása által fitol válik ki. Az aktiválását a kloroplasztiszokból származó kollodális $Fe(OH)_3$ idézi elő, amely viszont a katalázt gátolja és igy a légzési körfolyamatban keletkező H_2O_2 felgyülik, ami a

klorofillnak már lebontás által keletkezett származékait oxidálással teljesen lebontja. Ezt a menetet levágott, tehát izolált, éhező leveleken végzett vizsgálatok is alátámasztják. A gyökér eltávolitása után az izolált, levágott levelekben jelentős pigmentváltozás történik a megindulló fehérjehidrolizissel párhuzamosan. Levágott levelekben bekövetkező fehérje bontásokat és a fehérje tartalom csökkenését régebbi és ujabb adatok is bizonyitják /Chibnall 1939, 1964; Chibnall - Wiltshire 1954; Udvardy - Horváth - - Dézsi - Farkas 1964; Horváth - Lasztity; Lasztity - Horváth 1964/.

A proteinek hasadása már néhány óra mulva megfigyelhető a levágott levelekben, mérni lehet a kloroplasztiszok dezintegrációját is. A levágott, izolált levelek kloroplasztiszainak mérete, fehérje-tartalmuk csökken.

A sárgulási folyamatok előrehaladásával a sztroma teljesen eltünik. Ezeknek a reakcióknak a végbemenetele változik a növény korával. A levelek zöld szinének a redukciója parallel történik a kloroplasztiszok méretváltozásával és a protein-tartalom csökkenésével. A sárgulás folyamán a pigmentdestrukció kimutatható. Összehasonlitották a fehérje-N és a pigment-tartalom változásokat levágott levelekben és az összefüggést is kimutatták. A protein lebomlás gyorsabban indul meg mint a pigment bomlás. Sötétben tartott

levelek fehérje bomlása és a pigment-tartalom között nem mutattak ki összefüggést, itt normál fehérje lehasadás következett be. A levágás után bekövetkező sárgulási folyamatot a kloroplaszt protein pigment-komplex csökkenése kísérte. A sárga /karotinoid/ pigment-komponensek és a proteinek kapcsolata kicsi a levélszövetben, igy a változás is a levágás után. Az éhezés folyamán beállott fehérjehidrolizis közben a klorofill mennyisége lineárisan csökken a proteolizisben, aminosavak, majd aszparagin és glutamin keletkezik, amely a szénhidrátok elfogyása után fokozatosan szintén ellégződik, végül pedig NH_3 felszabadulása folytán mérgezés áll be. Hasonló reakciók következnek be savanyodási folyamatok közben is /silóban és dohány erjedésekor/, amikor a klorofillból a Mg is lehasad, ez még sietteti a pusztulást. A klorofill pusztulását még más folyamatok is okozhatják, igy tulságosan erős napfény; ilyenkor fokozott O_2 felvétel következik be, amelyben a klorofill mint szenzibilizáló a saját oxidálását katalizálja /Rabinovitch 1945/.

Kisérleteinknél is a levágott levelekben napról-napra csökkent a klorofill-tartalom, hasonlóan a vegetációs idő előrehaladásával, mivel levágás hatására az idő függvényében "öregedési" folyamatot idéztünk elő.

Izolált spenot kloroplasztisz szuszpenzió széndioxid felvétele és leadása párhuzamosan változik a fényintenzitás-

sal. A gibberellinnel kezelt csiranövény klorofill-tartalma erősen csökken az intenzitás-növekedés miatt. Izolált növény gibberellines kezelésnél szintén klorofill-csökkenés figyelhető meg /Sahai - Srivastava - Atkin 1968/.

Huminsavas kezelés a klorofill-tartalom növekedését okozza /Hoffman 1964/.

Sahai, Srivastava, Atkin /1968/ arról irnak, hogy árpa növénynél az első levél elöregedése /7-27 napos korig/ során gyorsan csökken a klorofill-tartalom, főleg az első periódusban. Az s-RNS szint csökkenése az r-RNS és DNS-i között van. A második levél eltávolitása a 11.napon jelentősen gátolja a klorofill-tartalom csökkenését, mig a nukleinsav-frakció mennyiségének csökkenésére csak átmenetileg hat gátlóan. A 11.naptól alkalmazott kinetin-kezelésnek /20 ppm/ a klorofill-szint esésére kevésbé hatásos és a nukleinsavak mennyiségének csökkenését is alig befolyásolja. Érdekes, hogy az öregedés során a p^{32} inkorporáció az RNS-be fokozódik és a 15.napon ér el maximumot. Ez az inkorporáció a második levél eltávolitása után csökken, kinetin hatására nem változik. Giacomelli - Belli - Donini - Cervigni /1967/ vizsgálták a kinetin hatását.

A kinetin késleltheti az öregedés tipikus jelenségét, igy a klorofill és a fehérje lebomlását izolált levelekben. A kinetinnek ezt a késleltető képességét vizsgálták előző-

leg röntgen 10, 30 és 50 kR besugárzott árpalevelekben a kinetin 2mmikrogramm/ml mennyisége mellett. A sugárkezelés után 3,5,7 és 10 nappal határozták meg a klorofill és fehérje tartalmat. A kinetin késleltette a klorofill lebomlását, de nem tudta teljesen semlegesiteni a sugárzás általi kérosodást, nem besugárzott, de kinetinnel kezelt levelekben a fehérje-tartalom csökkent az első három napban, de azután nőtt. Mindkét kezelést kapott levelekben a fehérje-tartalom kevésbé csökkent.

Az ontogenetikai fejlődés alatt a klorofill-a és a klorofill-b minőségében nincs különbség.

Krancz tanulmányozta a különböző buzafajok 1 dm^2-es asszimilációs felületének pigment-tartalmát. Megállapitotta, hogy az ontogenezis különböző időszakaiban a klorofill-tartalom változik. A változás a különböző buzafajok között általában a vetéstől számitott 9.héttől mutatható ki /Krancz 1964/. Az összes klorofill-tartalom dinamikáját a tavaszi buza ontogenezisében a klorofill-a dinamikájával határozták meg. A klorofill-a a növényben a jarovizációs stádiumtól a virágzás kezdetéig halmozódik fel. A klorofill-b mennyisége a növény fejlődése folyamán alig változik. Az a és b aránya a tavaszi buza ontogenezisében változik. A két festékanyag közti 1:3 arány csak a fejlődés kritikus periódusára vonatkozik.

A levelek karotin felhalmozódásának görbéje a maximumát a kritikus periódus végén éri el /Novikov-Virkovszkaja 1964/. A pigment-tartalom ontogenetikus ciklus során történő változásával kapcsolatosan megállapitották, hogy legmagasabb a virágzás idején, majd ezt követően jelentősen csökken /Sevcsuk 1959; Buzover 1959; Gautan 1962/.

A vegetációs idő végén a karotinoid-tartalom növekszik, a klorofill-tartalom pedig csökken /Polisesuk 1961/.

Albino-növények nem fotoszintetizálnak,a levelek megzöldülésekor is csak akkor indul meg bennük a fotoszintézis, ha nemcsak klorofill-a -t, hanem klorofill-b -t is tartalmaznak. A fotoszintetikus piridinnukleotid-reduktáz rendszer nem hem-kötésü, hanem fehérjéhez kapcsolódó vasat tartalmaz. 5 perces megvilágitás alatt a kloroplasztisz az enzim vastartalmának megközelitőleg felét redukálja /Fey 1963/.

A csiranövényeket sötétben nevelve elmarad a zöldülés, azaz nem képződik klorofill. A klorofill képződéséhez a fény elengedhetetlenül szükséges, noha a viszonyok az egyes növénycsoportok szerint némiképpen változnak.

Általában minél huzamosabb bizonyos határokon belül az etiolálás, annál gyorsabban képződik megvilágitás hatására a klorofill. Ez a jelenség arra mutat, hogy az etio-

lálás folyamán nagymennyiségü klorofill előanyag, un. protoklorofill halmozódik fel. A klorofill-képződésnek két szakasza van: az egyik főleg enzimatikus reakciókból áll, a sötétben is végbemegy, a másik csak fényen zajlik le. Kimutatták, hogy a sötétben nevelt növény protoklorofillja megvilágitásra gyorsan klorofillá alakul át és - megismételt elsötétitésre - protoklorofill utánpótlás észlelhető.

Ez az átváltozás nitrogén atmoszférában nem következik be, tehát feltétlenül fotooxidáció /Godnev 1959/.

Megfigyelték, hogy ha egyes zárvatermőket etioláltak és utána megvilágitották ugy, hogy zöld szint öltöttek és ujra sötétbe helyezték, a klorofill mennyisége először csökkent, majd ujra növekedett. Igen csekély mértékben klorofill-képződést teljesen etiolált növényekben is kimutattak. A jelenség magyarázatául szolgálhat az a hipotézis, hogy a klorofillt sötétben szintetizáló enzimrendszerek /lehetséges, hogy biokatalizátorok és enzimek komplexusa/ a növények evolueiója során teljesen degenerálódtak. Egyes fajokban ez a folyamat azonban nem fejeződött be teljesen és a képesség csökevényes alakban megmaradt, aminek következtében kismennyiségü klorofill szintetizálódására sötétben is alkalmasak /Godnev - Akulovics 1959/.

Etiolált babnövények részeiben meghatározták a főbb karotinoid pigmenteket. A megvilágitás a karotinoidoknak

kloroplasztiszokkal való kötését idézi elő a csiranövény különböző részeiben /Gooerin - Phagpolngarm 1960/.

A sötétben nevelt növényben rövid fényexpozíciók hatására gyorsan megváltozik a növényfestékek abszolut mennyisége és aránya. A protoklorofillnak klorofillá való átalakulása fotokémiai reakciójában az akciós-spektrum jelentékenyen eltér az abszorbcióstól, különösen a vörös szinképi tartományban. Kék fényben az indukált plazmaáramlás, illetőleg a zöld szintestek mozgása sokkal élénkebb, mint vörösben /Virgin 1964/.

A rövidnappalos növényekben a klorofill és a karotinoid-tartalom csak nagyon kis mértékben csökken a hosszutartalmu sötét kezelés hatására, mig a hosszunappalos növények leveleiben a szint-csökkenés nagyobb /Bavrina 1966/. Hétnapos sötétben növesztett etiolált buza-csiranövényeket tápoldaton tenyésztettek és a növények rövid fényimpulzusokat kaptak, de a fény nagy intenzitásu volt. Ezt a kezelést sötét periódus követte, mely idő alatt a klorofillid fotolizációját vizsgálták. A fotolizáció növekedett, ha a levelek a rövid fényimpulzus előtt olyan fényhatást kaptak, amelyet egy három órás sötét szakasz követett /Liljenberg 1966/. Az etiolált kukorica csiranövényekben 28 C^{o}-on fényintenzitástól függetlenül gyors a klorofill felhalmozódás, 16 C^{o}-on azonban, főként erős fényen /kb. 30-45000 lux/,

gátolt, valószinüleg a még nem stabilizálódott klorofill fotooxidációja miatt. E jelenség buzánál nem észlelhető /McWillian,J.R. - Nayler 1967/.

Az etiolált levelekben a klorofill-szintézist befolyásolja az, ha előzetesen vörös és infravörös sugárzó energiával kezelték a növényeket. A vörös általában serkenti a klorofill-szintézist, de ezt a hatást teljesen megsemmisiti egy azonnali infravörös kezelés. Az infravörös kezelés akkor is hatásosan gátolja a vörös indukálta klorofill-szintézist, ha a növekedés után a növényeket néhány órára sötétre tesszük és az infravörös kezelést több ciklusban váltogatva alkalmazzuk, akkor a legutolsó kezeléstől függ a fény hatásának befolyása /Price - Klein 1961/.

Az árnyéktürő növények huzamos árnyékolása a plasztidok számát nem módositja, nagyságuk fokozatosan csökken. A klorofill mennyisége 8 napig tartó árnyékoláskor változatlan, lényeges csökkenés csak 12 napos árnyékolás után kezdődik. A plasztidák méreteinek kisebbedése és észrevehető visszafejlődése ellenére életképességük épségben marad és a normális megvilágitás helyreállásakor regenerálódik.

A fénykedvelő növények /burgonya, kukorica/ plasztidjainak degradációja lényegesen gyorsabb, a klorofill mennyisége már az árnyékolás negyedik napján erősen csökken /Godnev - Lesina 1960/.

Sötétben tartott árpanövények leveleiben lévő protoklorofill-mennyiség, megvilágitás hatására gyorsan alakul át klorofill-a komponenssé. A klorofill-b keletkezése részben attól függ, hogy milyen a fényintenzitás.

Homogén fehér fény hatására klorofill-b mennyisége eléri a klorofill-a mennyiségét. Vörös és infravörös fény hatására relative lemarad az "a" komponenstől. A klorofill-b keletkezését nagy intenzitásu villanófény is serkenti /Augustinussen 1964/.

Az etiolált árpanövényekben rövid fényexpozició hatására gyorsan megváltozik a festékanyag mennyisége és aránya. A változást a klorofill-a pigmentkomponensen tapasztalták etiolált árpanövényekben, folyamatos fehérfényü megvilágitásra felhalmozódott a klorofill-a tartalom. Etiolált babnövények primer leveleit analizálták spektrofotometriásan. A különböző fény és sötét periódus után a fiatal, még növekedő levelekben sötét után a klorofill-a plusz-b mennyisége nem változott, de a klorofill-a és -b arány értéke növekedett /Kupke 1963/.

Etiolált borsónövény szegmenteket izoláltak és utána 48 óráig világitották. A klorofill-tartalmat vizsgálva megállapitották, hogy az izolált csúcsi szeletekben kevesebb volt a klorofill mennyisége, mint az alapi részekben, az intakt növényekben volt a legtöbb /Ulokla 1961/.

Sötétben a klorofill-a szintézis nem tud teljesen végbemenni. A bioszintézis utolsó lépése a protoklorofill klorofillá történő redukciója a magasabbrendü növényeknél kevés kivételtől eltekintve fényt igényel /Madsen 1961/.

Etiolált levelekben a klorofill-szintézist befolyásolni lehet, ha előzőleg vörös és infravörös fénykezelést kapnak. Már mások is közölték, hogy a vörös fény serkenti a klorofill-szintézist és ezt a hatást teljesen meg lehet szüntetni infravörös fénykezeléssel. Az infravörös fénysugár akkor is gátolja a vörös fény hatását, ha a kezelés után néhány órára sötétbe helyezik a növényeket és ha az infravörös fényt ciklikusan alkalmazzák. A legutolsó kezelés hatása érvényesül /Madsen 1962/.

Etiolált levelek röntgen besugárzása nagymértékben gátolja a klorofill-szintézist, ha utána ki is teszik a fehér fény hatásának. A klorofill-képződés meggyorsul a levelekben, ha a röntgen kezelés előtt néhány percig kapják a fénykezelést, majd több órára sötét és hosszabb időre erős fényhatásnak teszik ki. Leghatásosabb a vörös fényre történő előkezelés /Price 1962/.

Etiolált bablevelek kloroplasztiszait növekedésre serkentették ugy, hogy a növényt rövid időszakokra fehér és vörös, illetve vörös fénnyel világitották meg. A plasztiszok növekedése is megakasztható infravörös kezeléssel, mivel fej-

lődésük ezt a fázisát valószinüleg a pigmentrendszer is szabályozza /Mego 1961/.

Etiolált buza csiranövényeknél a protoklorofill klorofillá való átalakulását a fény spektrális összetétele befolyásolja. A befolyásolás alacsonyabb intenzitás-szinten kifejezettebb /Ernst 1965/.

Száradó buzalevelekben is végbemegy a protoklorofillnak klorofillá történő átalakulása nemcsak fényen, hanem részben sötétben /Madsen 1962/.

Etiolált árpanövényt 5 perces intervallumban világitották meg és figyelték a klorofill-b tartalom változását párhuzamosan folytonosan megvilágitott növényekkel szemben. A klorofill-b mennyisége a megszakitott világitáskor csak elenyészően kevesebb, mint folytonos megvilágitáskor. Vörösfény előkezelés stimulálta a folyamatot, ha utána még sötét kezelést is kaptak a növények. Az indukált vörösfény hatás 70%-kal visszafordítható volt, vegyes fehér-vörösfény kezeléssel /Augustinussen 1964/.

A sötét periódus változtatásával a bablevél klorofill-a -klorofill-b aránya növekedett /Kupka 1962/.

Etiolált buzanövények közegéhez megvilágitáskor glikokolt adtak. Néhány nap alatt a klorofill erőteljes fel-

halmozódása volt megfigyelhető; ha gátolták a klorofill-szintézist, akkor aminosavak halmozódtak fel /Szudjina 1963/.

Az előző irodalmi megállapitásokhoz kapcsolódva árpanövénynél folyamatos és rövid idejü megvilágitást és sötét periódust alkalmaztak /Lasztity-Horváth 1964/, és minden esetben karotint és xantofillokat, klorofill-a -t és klorofill-b - tartalmat és arányokat figyeltek. A pigment tartalom változása és a komponensek aránya egybehangzó néhány emlitett kivételtől eltekintve az irodalmi adatokkal, de a fényviszonyok változásával és az izolálási idő intervallumában történő előrehaladásában különbséget is állapitottak meg. A klorofill képződés etiolált levelekben maga után vonja a Hill-reakció és a fotoszintézis fokozódását, egyben a fehérje felhalmozódása is megfigyelhető és a klorofill molekulák orientálódása is határozattabbá lesz /Smith 1963/.

Etiolált árpanövénynél a megvilágitás első perceiben megindul a klorofill szintézis, 30 perc mulva már jelentős klorofill felhalmozódás van, a klorofill spektrumának maximuma 670 - 676 nmikron felé tolódik el. Jelentős különbséget a széndioxid fixációnál fényen és sötétben csak kétórás megvilágitás után figyeltek meg. A zöldüléssel párhuzamosan változik a fotoszintézis köztes termékeinek mennyisége, ez azzal magyarázható, hogy akkor tér át a növény az autotrof táplálkozásmódra /Doman 1961/.

A zabnövény etiolált és albinó leveleiben a plasztida fejlődése a differenciálódás egy bizonyos szakaszában megáll és szerkezeti blokkolással párosul a klorofill-képződés /Mauryama 1961/.

Sötétben fejlődő buza csiranövény levelének meghatározott részét vörösfény sugárzás hatásának tették ki. Azután még 6 óráig sötétben maradt növények teljes levelét három óra hosszat kezelték ugyanezzel a fénysugárral. Az előzőleg is kezelt levélrész zöldebb lett, amit a meggyorsult klorofill képződésének tulajdonitanak /Virgin - Arvidsson 1968/.

A Tradescantia guianensist 19 - 25 C^{o}-on 2 hónapig sötétben nevelték, majd különböző ideig tartó természetes megvilágitás után mérték a levelek lumineszcenciáját, a kloroplasztok térfogatát. A sötétben tartás csökkentette a levelek fotoszintetikus aktivitását és a kloroplasztiszok méreteit. A sötét periódus utáni 4,,10 napos normális megvilágitáskor a lumineszcencia intenzitása növekedett és 15. ill. 20.napon érte el az eredeti szintet /Kaler - Fedjunkin 1967/.

Hétnapos sötétben növesztett etiolált buza csiranövényeket tápoldaton tenyésztettek és a növények rövid fényimpulzusokat kaptak, de a fény nagy intenzitásu volt. Ezt a kezelést sötét periódus követte, mely idő alatt a klorofillid fotolizációját vizsgálták. A fotolizáció növekedett, ha a le-

velek a rövid fényimpulzus előtt olyan fényhatást kaptak, amelyet egy három órás sötét szakasz követett /Liljenberg 1966/. Buza csiranövényeket 1000 láb-gyertyafény erősség mellett 0-24 órás megvilágitással neveltek. Egy heti kezelés után megállapitották a növénymagasságot, nyers sulyt és a klorofill-tartalmat. A két első legkisebb volt 4 órás megvilágitás mellett. A növénymagasságban nem volt változás 20-24 órás megvilágitás esetén. A klorofill-tartalom legnagyobb volt 20 órás fotoperiódus esetén és az lassan csökkent 22-24 órás megvilágitáskor. A 8 óránál rövidebb ideig tartó megvilágitás esetén fotoperiodizmus változás állott be a klorofill-a és klorofill-b arányban. 2-4 órás megvilágitáskor a klorofill-a 85,8%-a volt az összes klorofill-tartalomnak, de az 80,7%-ra csökkent a fotoperiodizmusnál. 8-24 órás megvilágitás esetén a klorofill-a 72% volt /Wolf 1964/. A fényintenzitásnak a spektrális összetételnek a klorofill és karotinoid mennyiségére, valamint a szintestecske-készlet változására kifejtett hatását vizsgálta luminesz-censz lámpák és természetes viszonyok közti 18 órás napi megvilágitás esetén /Kahnovics 1963/. A sugárzás intenzitás optimuma a maximális klorofill-b felhalmozódás vonatkozásában a hagyma-levélnél valamivel nagyobb, mint a már korábban vizsgált többi kertészeti növénynél /Kahnovics 1963/.

Sesták-Catsky /1962/ vizsgálatai szerint lineáris összefüggés van a klorofill-tartalom és a fotoszintézis inten-

zitása között, ha kevés a klorofill mennyisége 0,02 mg-cm^2 levél felületen, abban az esetben a fotoszintézis produktivitása 0-ra csökken. Majd határozott utalást adnak közre, hogy szabadföldi körülmények között a klorofill mennyisége szabja meg a fotoszintézis produktivitását /Sesták 1963/, /Sesták-Bartos 1963/.

A fotoszintetikus pigmentek által adszorbeált energia mennyisége elsősorban a pigmentek mennyiségétől függ bizonyos határértékig és mindez a szervesanyag produkcióval kapcsolatos. A pigmentkomplex mennyiségét a megvilágitás erőssége jelentősen befolyásolhatja. Alacsony és magas megvilágitás intenzitáson a hatás ellentétes. Kis fényintenzitáson kb. 10000 luxig mesterséges fényen a megvilágitás erőssége növelésével a pigment-tartalom gyarapszik /Kahnovics 1960, Friend 1960/.

Magas energia-szinten szabadföldi fényviszonyok mellett ez az összefüggés ellentétes /Kusmirenko 1959, Szudnyik 1960/ Szudnyik-Levitszkaja 1961, Bibikan 1961, Wittaker-Garfine 1962/. A pigmentek mennyiségére a megvilágitási idő hossza is hat. Friend szerint /1961/ napi 8 órától 24 óráig tartó megvilágitásnál a fiatal buzanövények pigment-tartalma növekedett. Kisérleteinkben a megvilágitási idő hosszabbitásánál ezt tapasztaltuk, amikor etiolált buzacsiranövényeket izolált és intakt állapotban világitottuk 9000 lux erősségü

fénnyel. Hosszu-nappalos növényeknél a normál klorofill-tartalom kialakulásához 16 óra megvilágitás szükséges. 9 órás megvilágitásnál klorotikus jelenség figyelhető meg /Benedicht 1964/. A klorofill-a és klorofill-b változását elsődlegesen befolyásolja a környezet, elsősorban a fény /a fény-intenzitás növekedése vagy csökkenése/. A klorofill-tartalom csökkenését a karotin változása követi, a xantofillok változása összefügg a karotinnal /Flint 1963/.

Kisérleteink alapján megállapitottuk, hogy a fény hatására elsődlegesen a klorofill-a mennyisége növekszik, amikor az etiolált buza csiranövényeket 8000 lux megvilágitásnak tettük ki.

Sulgin /1964/ megállapitotta, hogy a természetes 17 órás megvilágitáshoz képest a hónapos reteknél a megvilágitás hosszabbitásával vagy röviditésével változik a klorofill mennyisége. A fényintenzitás csökkentésekor a fejlettebb levelekben növekszik a klorofill mennyisége. Saláta, retek, spenot, hagyma növényeknél lumineszcensz lámpák fénye és rövid idejü ultra-ibolya besugárzás jelentős mértékben növelte a klorofill-a mennyiségét, a klorofill-b tartalmat kevésbé /Godnev 1961/.

Eltérő tipusu lumineszcensz lámpákkal történő megvilágitás hatására jelentékenyen változik a saláta klorofill-a és klorofill-b aránya /Kahnovics 1961/.

A vegetációs periódus folyamán 70 és 50%-os eltérés mutatkozik a klorofill-tartalomban cseresznyemagoncoknál a természetes világitási periódustól függően /Szudnyik 1961/. A klorofill in vivo igen érzékeny erős megvilágitásra, pl. albino mutánsoknál a klorofill mesterséges megvilágitás hatására kvantitative elbomlik. Védő hatást gyakorolnak a klorofillra a karotinoidok prekurzorai a fény destruktiv hatásával szemben. A karotinoidok elnyelik a káros fénysugarakat. A káros hatás csak O_2 jelenlétében érvényesül, tehát fotodestrukcióról van szó, mert a karotinoidok nemcsak a klorofilleket, hanem egyéb porfirineket is védenek a fotodestrukciótól /Anderson 1961; Granik 1963/.

A pigment mennyisége függ a sugárzás erejétől, de a klorofill-a és klorofill-b aránya a fényintenzitástól bizonyos mértékig független /Hodorenko 1967/.

A klorofillok és a karotinoidok szintézise 100%-kal nagyobb fényben, mint sötétben /Szakov 1963/.

Azt tapasztalták, hogy a spenot karotinoidok és xantofilljainak arányán már néhány perces megvilágitás hatása is kimutatható. A karotinoidok bomlása ferricianid adagolásra és megvilágitás hatására növekedést mutat. A bomlás a foszforilálástól és az oxigénfejlődéstől független /Lundegardh 1964/.

Sötétben tartott árpanövények levelében lévő protoklo-

rofill mennyiség megvilágitás hatására gyorsan alakul át a klorofill-a komponensé. A klorofill-b keletkezése részben attól függ, hogy milyen a fényintenzitás. Homogén fehér fény hatására a klorofill-b mennyisége eléri a klorofill-a mennyiségét. A klorofill-b keletkezését nagy intenzitásu villanófény is serkenti /Augustinussen 1964/.

A burgonya gumok megvilágitásakor a klorofill-tartalom fokozatosan emelkedett, utána sötétben tárolták és akkor kevésbé csökkent. Legnagyobb klorofill-tartalom őszi, legkisebb téli megvilágitásnál alakul ki. A klorofill-a és klorofill-b arány az őszi megvilágitásnál volt a legnagyobb /Vecser 1961/.

Tanulmányozták fény hatására a protoklorofill eltünését kukorica gyökerekben. Azt tapasztalták, hogy a gyökerek pigmentje kevésbé érzékeny, mint a levelek protoklorofillja. Megállapitották, hogy a protoklorofillok átalakulása nem arányos a fényintenzitással /Björn 1963/.

Ebben az esetben a protoklorofillok átalakulása nem arányos a fényintenzitással, a protoklorofillok átalakulása fokozatokban történik, főként redukciós folyamatok következményeként. Az árpa protoklorofillid tartalma nem állandó a növény fejlődése alatt, hanem jelentékenyen változik. A klorofill mennyiségének fokozódásakor a protokloro-

fillidek mennyisége is nő. 24 órás megvilágitásnál a protoklorofillidek mennyisége együtt változik a megvilágitási idővel. Éjjel halmozódik fel a prekurzorok mennyisége, nappal csökken, ezzel egybehangzóan az árnyékban tartott növények protoklorofill-tartalma felhalmozódik. A protoklorofill szintézise sötétben megy végbe,a klorofillá való átalakulás fotokémiai reakció eredménye /Kaler 1962/.

Kukorica 8-9 napos csiranövényeit 4000 lux erősségü lumineszcensz lámpával világitották meg. Fokozatosan megzöldültek. A különböző fényexpoziciók hatásával fokozatosan növelhető volt a friss sulyra vonatkoztatott klorofill-tartalom /Ejdelman 1963/.

Az előző irodalmi megállapitásokhoz kapcsolódva buza csiranövénynél folyamatos és rövid idejü megvilágitást és sötét periódust is alkalmaztunk és minden esetben karotin és klorofill-a és klorofill-b tartalmat és arányokat figyeltünk.

A pigment-tartalom változása és a komponensek aránya egybehangzó néhány emlitett kivételtől eltekintve az irodalmi adatokkal, de a fényviszonyok változásával és az izolálási idő intervallumában történő előrehaladásban különbséget is állapitottunk meg. Fény hatására először a karotinoidok képződése indul meg, ezt követően a klorofilloké /Goodwin 1959; Wiehowsky 1961/. Természetesen a fotoszinté-

tikus pigmentkomplex komponenseinek fényabszorbciója eltérő. A klorofill-a elnyelési maximuma 660, illetve 427,5 nmikron, a klorofill-b 642,5 illetve 452,5 nmikron /Rabinovitch 1951/. A fényabszorbció esetenként a kék hullámtartományban nagyobb mint vörös hullámtartományban.

A sárga pigmentek fényabszorbciójának maximuma 500 nmikron körüli /Emerson-Lewis 1943/ hullámtartományba esik, igy a levelek fényabszorbciója a zöld hullámtartományban is viszonylag jelentős. A 730 nmikron hullámhosszu fény a fotoszintézis folyamatot stimulálja, egyébként a CO_2 felvétel maximuma 690 nmikronnál tapasztalható /Jork 1963/. A klorofill-a -nak az abszorbciós maximuma található ebben a tartományban a 670-685 nmikron hullámhosszon. Néhány növénynél kimutatható a harmadik abszorpciós maximum. A fotokémiai reakcióban valószinüleg mind a három maximum szerepet játszik. A klorofill-a formákat ultracentrifugálással el lehet különiteni az eltérő abszorpciós maximumok szerint /Brown 1963/. 700 és 650 nmikronos hullámhosszu fénnyel történő együttes megvilágitás esetén a fotoszintézis esetén a fotoszintézis intenzitás erősebb, mint a kétféle sugárzással külön-külön kapott fotoszintézis-értékek összege. Ennek a jelenségnek spektrálanalitikai tanulmányozásából azt állapitották meg, hogy két fotoszintetikus pigment-rendszer szerepel, melyek eltérő hullámhosszuságu fényt adszorbeálnak /Dysens 1963/. 700 nmikron hullámhosszu fény mellett a

legintenzivebb az oxigén produkció, de a fotoszintetizáló szervekben a fény abszorpciója 705-710 nmikronnál a legnagyobb, mig a pigmentek fluoreszcenciája 725 nmikron régióban ad maximumot /Allen 1961/. A klorofill komponensek fény hatására a gerjesztett állapot következtében elektront adnak le, mig sötétben elektront vesznek fel. A szenzibilizálásban redox-rendszerek /kinon, aszkorbinsavak/ is részt vesznek az elektron transzport közvetitésében /Ersztignoev 1963/.

Szaggatott fényimpulzusok hatására csak klorofill-a, állandó fényen ennek rovására klorofill-b is képződik /Akoyunoglou Argyroundi 1967/.

Meister /1968/ megállapitotta, hogy a képződött klorofill-a egy idő mulva tulnyomólag a 672 nmikron-nal adszorbeálódó alakban van jelen. A hosszu hullámu klorofill forma csak nagyon kis koncentrációban található. Monéger /1968/ szerint a karotinoidok szintézise feltehetően a klorofillok által adszorbeált fényhez kötött reakció sorozata.

Kiderült, hogy a pigment-rendszer módosulásában fontos tényező a fény minősége. A pigment adaptáció a fény minőségétől függ, mások viszont rámutatnak a fény intenzitásának nagy jelentőségére. A CO_2 rövid hullámokban való asszimilálódási sajátságai rányomják bélyegüket a zöld növény egész anyagcsere-folyamatára, ami változásokat válthat ki a ter-

més minőségében. A fényösszetétel a CO_2 asszimiláción kivül a zöld levélben végbemenő egyéb folyamatokra is hat. Az oxigén felvétel különböző gyorsasággal megy végbe a vörös és kék, zöld sugarakban az utóbbiakban lényegesen nagyobb mérvü. A CO_2 asszimiláció leghatékonyabb a spektrum vörös-narancs részében. A kék-zöld sugarak aktiválják az NO_2, NO_3, SO_4 redukcióját és fotoszintézis vonatkozásában legkisebb hatékonyságuak a zöld sugarak. /Voszkreszenszkaja 1964/. A zöld szin a sugárzó energiának maximális elnyelését biztositja a vörös fény számára /Bell 1966/. Az etiolált levelekben a klorofill-szintézist befolyásolja az, hogy ha előzetesen vörös és infravörös sugárzó energiával kezelték a növényeket. A vörös általában serkenti a klorofill szintézist, de ezt a hatást teljesen megsemmisiti egy azonnali infravörös kezelés. Az infravörös kezelés akkor is hatásosan gátolja a vörös indukálta klorofill-szintézist, ha a növekedés után a növényeket néhány órára sötétre tesszük és az infravörös kezelést több ciklusban váltogatva alkalmazzuk, akkor a legutolsó kezeléstől függ a fény hatásának befolyása /Price-Klein 1961/.

A kék fényben nevelt növényekben kezdetben erősebb a zöld festékanyagok felhalmozódása, a klorofill-a sötétnek ellenállóbb és a növények leveléből készült zöldszinü oldatok fotokémiai aktivitása is nagyobb. A kék fény hatására nő a levelek aszkorbinsav tartalma és csökken a szerves

sav-tartalma /Csernavina 1963/. Mig a vörös fényben a második éves cukorrépa normálisan fejlődik, addig kék fényben a fejlődés visszamarad. A növény középtáji leveleiben kék fény hatására több a klorofill,az összes levélben több a fehérje és az összes nitrogén. A vörös fényben viszont több cukrot tartalmaznak a levelek, mint a kék fényben lévők /Kuperman-Marjakin-Zelikson-Stanalev 1965/.

Stolwijh /1959/ vörös és kék fényben nevelt paradicsom metanolos pigment-komplexének abszorpciójában nem talált különbséget.

Voszkreszenszkaja-Grizina /1959/ viszont babnövényeknél megállapitotta, hogy a klorofill-tartalom mennyisége a rövidebb hullámhosszuságu fény hatására növekedik. A fény minősége a pigmentkomponensek mennyiségére a szintézisen keresztül különböző módon hat. A karotinoid mennyisége pl. alacsony fényintenzitáson a vörös, magasabb fényintenzitáson a kék hatására volt nagyobb /Kahnovics 1960-1961/. A klorofill-szintézist a vörös fény serkenti, e hatást infravörös fénnyel részben csökkenteni lehet /Mitrakos 1961/. Buzanövény - fejlődésének 38-ik napjáig - mesterséges megvilágitást is kapott, fokozódott a klorofill-a tartalom és a klorofill-a és klorofill-b tartalom aránya is növekedett. A klorofill komponensek mennyiségének aránya ilyen körülmények között legjobban emelkedett hónapos reteknél /Kahnovics 1963/.

A zöld növényeket rövid ideig vörös fénnyel megvilágitva a klorofill fluoreszcenciájában élesződést észlelnek. Ezt az erősödést, ami a vörös fény hatására keletkezik, az infravörös kezelés gátolta /Butler 1962/.

Etiolált levelekben a klorofill szintézist befolyásolni lehet, ha előzőleg vörös és infravörös fénykezelést kaptak. Etiolált bablevelek kloroplasztiszait növekedésre serkentették ugy, hogy a növényt rövid időszakokra fehér és vörös, ill. csak vörös fénnyel világitották meg. A plasztiszok növekedése is megakasztható infravörös kezeléssel, mivel fejlődésük ezt a fázisát valószinüleg a pigment-rendszer is szabályozza /Mego 1961/.

A látható spektrum minden szakasza hatékony a pigmentképződésben, a pigmentképződésben a legjobban a kék és a vörös hullámtartomány serkenti ezt /Veen-Meyer 1959/.

Vörös és fehér fényben váltakozva végzett megvilágitások hatására klorofill és kinon elegyében fényabszorpciós változásokat lehetett megfigyelni. A megvilágitás és a sötét periódusok alatt a fotokémiai redukció intenzitása és iránya is megváltozik. Alkoholos-glicerines viszkózus közegben a klorofill fotokémiai reakciója a kinonok oxidációjával kapcsolatos elektron-transzport következménye. A klorofill fotokémiai oxidációját az aszkorbinsav fotoredukciója

kiséri. A fikoeritrin esetében a zöld fény 570 nmikron mellett serkenti a fotoszintézis intenzitását, ugyanakkor a vörös fény 695 nmikron mellett a sejtlégzést serkenti a fotokémiai indukción keresztül. A fotoszintézis két fotokémiai reakciója között negativ összefüggés áll fenn a fotoszintetikus oxigénfejlődés és a sejtlégzés intenzitásának serkentése között. Extrém alacsony fényintenzitás hatására a sejtlégzés serkentésének mértéke feltünően nagyfoku,ami arra mutat, hogy a két elsődleges fotokémiai termék közvetlenül egymásra hat /French 1963/.

A rövid ideig tartó vörös fény kezelés változó hatásu volt a sötétben fejlődő buza csiranövények karotinoid szintézisére, kivéve a béta karotint, amelyik változatlan maradt. Sötétben a karotenoid-szintézis ugyanazt a tendenciát mutatta, mint állandó fénykezelés alatt. A lutein és a neoxantin lassan növekedett, mig a violaxantin csökkent. A változásokat a fitokrom hatásokkal hozza összefüggésbe /Virgin 1967/.

A spektrum kék és vörös tartománya látszott leghatásosabbnak a fotoszintézisre, ami valószinüleg egyes enzimaktiváló pigmentek specifikus szinével hozható kapcsolatba /Trachsel 1968/. Levágott levelekben vörös fényen csökken a fehérje és a klorofill-tartalom, károsodnak a kloroplasztok. Kék fénnyel vagy kinetin kezeléssel e hatások kivédhetők /Voszkreszenszkaja-Necsaeva-Vlaszova-Nicsiporovics 1968/.

A D-gliceraldehid-e foszfáttal kapcsolódott NADP oxidoreduktáz képződött a kék fényen fejlődött buza és borsó izolált gyökerében, ugyanakkor vörös fényen vagy sötétben nem /Björn 1967/. Sahov-Balaur-Konduruskin /1967/ a kukorica csiranövényt kék és sárgászöld vörös fénnyel való megvilágitás után vizsgálták elektronmikroszkóppal. 30 óra mulva a kék megvilágitás után fokozódött a lamellák száma és a prolamellák mennyisége. A fotoszintézis két maximumánál a legnagyobbra növekedett a gránumok lamella-száma. Infravörös besugárzás hatására hártya dezorganizálódás lépett fel. Sötétben fejlődő buza csiranövény levelének meghatározott részét vörös fény sugárzás hatásának tették ki. Azután még 6 óráig sötétben maradt növények teljes levelét három óra hosszat kezeltek ugyanezzel a fénysugárral. Az előzőleg is kezelt levélrész zöldebb lett, amit a meggyorsult klorofillképződésnek tulajdonitanak /Virgin - Arvidsson 1968/.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

1. A Bánkuti 1201-es őszi buza jellemzése

Kisérleteinkben Bánkuti 1201-es őszi buzát alkalmaztunk kisérleti növényként.

A Bánkuti 1201-es őszi buza /Triticum f. var. erythrospermum/ államilag törzskönyvezett nemesitett fajta /1931/. Származása: tiszavidéki tájfajtából kiemelt.

2. A nevelés körülményei

A Bánkuti 1201-es őszi buza csiranövényeket mesterséges növénynevelőben neveltük. Itt a

fényintenzitás:	8000 lux	
hőmérséklet nappal:	26	C^o
éjjel:	14	C^o volt.

A megvilágitás időtartama napi 14 óra volt. A kisérleteket 8-14 napos koru növényekkel végeztük.

3. A kisérletek beállitása és a kisérletek célja

Kisérleteinkben a következő variánsokat alkalmaztuk:

I. Sötétben nevelt /etiolált/ Bánkuti 1201-es őszi buza csiranövények egyik részéről eltávolitottuk a gyökeret

és az első levelet csapvizben főzőpohárba helyeztük és a gyökeres kontrolokkal együtt fényre tettük. Vizsgáltuk a gyökeres és izolált őszi buza első levelének klorofill-a, klorofill-b és a sárga pigment-komponensek mennyiségi változását.

II. Fényen neveltük a növényeket, a 7.napon távolitottuk el a gyökereket. A gyökeres és az izolált leveleket /melyek csapvizben voltak/ és a kontrolokat fényen hagytuk. Mértük a gyökeres növények pigment-tartalmát és az izolált első levelekből határoztuk meg a pigmenteket.

III. Fényen neveltük a növényeket, a 7.napon távolitottuk el a gyökereket, a gyökeres növények egy részét és az izolált leveleket fényen hagytuk, a gyökeres növények másik részét sötétbe helyeztük el. A vizsgálatokat ugy végeztük, mint az előzőekben, a gyökerek eltávolitása után az idő függvényében.

IV. Sötétben neveltük a növényeket, a 7.napon gyökértelenitettük. Fényre helyeztük az izolált leveleket és a gyökeres növényeket és sötétben is hagytunk izolált leveleket és gyökeres növényeket. A mérés ugyanaz, mint az előzőekben.

V. Fényen neveltük a növényeket, a 7.napon távolitottuk el a gyökereket. A növények egyik része, izolált és

intakt növények fényen maradtak, a másik részét sötétbe helyeztük. Mértük a pigment-komponensek mennyiségének alakulását.

VI. Fényen neveltük a növényeket, a 7.napos korban távolitottuk el a gyökereket. Kék fólia és vörös fólia alá került izolált és intakt levél.

VII. Sötétben neveltünk buzát, a 7.napon távolitottuk el a gyökereket. Kék és vörös fólia alá helyeztük az izolált és gyökeres kontrol növényeket.

A kisérletek célja

1. Etiolált növények pigment-tartalmának vizsgálata;
2. a gyökér eltávolitása után a pigment-tartalom változását néztük az idő függvényében;
3. etiolált növényekben a pigment felhalmozódását vizsgáltuk;
4. a kék és vörös fólia hatását is vizsgáltuk a pigmentek alakulására.

4. A pigmentek vizsgálatának módszere és a számitások

Az alkalmazott módszer a pigmentek meghatározására: 1 g levelet kvarchomokkal, 2 ml foszfát-pufferrel eldörzsöljük tejszerüre, 10 ml-re kiegészitjük. Paralellekből acetonnal vontuk ki a pigmenteket és 660 nmikronon fotometráltuk.

Számitás: $\frac{2 \times E}{325}$ = mg/g klorofill friss sulyra számitva

A pigment-komponensek meghatározása

1 g levelet homogenizáltunk /kvarchomokkal/ és acetonos kivonást alkalmaztunk, majd éterbe vittük a festékanyagot. Whatman-1-es papiron választottuk szét a pigment komponenseket /a higitásokat figyelembe véve 50 mg anyagra vonatkoznak a komponensek/.

A mérés Spektromom 360-as fotométeren történt.

A következő képletek alapján számoltunk:

Karotin $\frac{E \times 100}{116}$ = gamma/mg friss suly

Klorofill-a $\frac{E \times 20 \times 8,95}{91}$ = gamma/mg friss suly

Klorofill-b $\frac{E \times 20 \times 9,075}{48}$ = gamma/mg friss suly

5. AZ EREDMÉNYEK ISMERTETÉSE

TÁBLÁZATOK
GRAFIKONOK

Összpigment meghatározása a B-1201-es őszi buza első leveléből 8 napos kortól

Megvilágitási idők:	14 óra	28 óra	42 óra	56 óra	70 óra	84 óra	92 óra
Napok:	8	9	10	11	12	13	14
Mg/g értékek:	0,000763	0,000907	0,000975	0,001150	0,001686	0,002095	0,002276
gamma/g értékek:	0,763	0,907	0,975	1,150	1,686	2,095	2,276

6.nap után intenziven növekszik az összpigment-tartalom

Az etiolált izolált és gyökeres kontrolok zöldülése

Etiolált B 1201-es őszi buza izolált és intakt levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalma

Megvilágitási idők:		14 óra	28 óra	42 óra	56 óra
Napok:		8	9	10	11
gamma/mg értékek:					
Klorofill-a	intakt növény	0,581	0,468	0,883	0,883
	izolált "	0,467	0,281	0,503	0,556
Klorofill-b	intakt növény	0,317	1,052	1,446	1,594
	izolált "	0,216	0,308	0,239	0,205
Karotin	intakt növény	0,126	0,149	0,270	0,266
	izolált "	0,129	0,104	0,101	0,100
Össz-pigment tartalom:	intakt növény	1,024	1,169	2,599	2,743
	izolált "	0,812	0,693	0,843	0,861

Intakt leveleknél mind a klorofill-a, klorofill-b, karotin-tartalom fokozatosan növekszik az idő előrehaladtával. Az izolált leveleknél a klorofill-a tartalom az izolálás utáni harmadik napon csökken, a klorofill-b mennyiségénél növekedést tapasztaltunk, majd csökkenést. Karotin esetében fokozatos csökkenés figyelhető meg.

A gyökér eltávolitásának hatása a B 1201-es őszi buzanövénynél

Fényen nevelt növények izolálása /7.napon/. Az intakt kontrol és izolált leveleket fényen hagytuk

Megvilágitási idő:		14 óra	28 óra	42 óra	56 óra
Napok:		8	9	10	11
Gamma/mg értékek:					
Klorofill-a	izolált növény	0,406	0,360	0,187	0,241
	intakt "	1,190	1,269	1,380	1,387
Klorofill-b	izolált növény	0,289	0,289	0,238	0,195
	intakt "	0,595	0,642	0,825	1,134
Karotin	izolált növény	0,208	0,090	0,096	0,055
	intakt "	0,133	0,229	0,292	0,600
Össz-pigment tartalom:	izolált növény	0,903	0,739	0,523	0,491
	intakt "	1,918	2,140	2,497	3,121

Az izolálási idő függvényében a pigmentek mennyiségi változásával kapcsolatosan megállapithatjuk, hogy a pigment-komponensek csökkenése a fehérjék bomlásával kapcsolatos.

Sötét hatásának vizsgálata

Fényen nevelt B 1201-es őszi buza első levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalma

Az izolált és intakt növények egy részét fényen hagytuk, az intakt növények másik részét sötétbe helyeztük

Megvilágitási idő:		14 óra	28 óra	42 óra
Napok:		8	9	10
Gamma/mg értékek:				
Klorofill-a	izolált növény	0,812	1,017	0,912
	intakt növény	1,210	1,302	1,377
	intakt növény sötétben	0,873	0,883	0,830
Klorofill-b	izolált növény	0,560	0,692	0,529
	intakt növény	1,125	1,051	1,619
	intakt növény sötétben	0,440	0,792	0,598
Karotin	izolált növény	0,387	0,491	0,399
	intakt növény	0,478	0,646	0,427
	intakt növény sötétben	0,473	0,496	0,446
Össz-pigment tartalom	izolált növény	1,759	2,200	1,840
	intakt növény	2,833	2,999	3,423
	intakt növény sötétben	1,786	2,171	1,874

Sötét hatására az intakt levelek zöld szinének a redukciója lassubb folyamat, mint az izolált levelek esetében, minthogy az előző táblázatban látjuk. A tartalék szénhidrátok felhasználása az intakt leveleknél késlelteti a zöld szin redukciójának folyamatát.

Etiolált B 1201-es őszi buza klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalma

Fényre került izolált /7.napon/ és intakt növény, sötétben maradt izolált és intakt növény

Megvilágitási idő: / Napok:		14 óra 8	28 óra 9	42 óra 10	56 óra 11	70 óra 12	84 óra 13
Gamma/mg értékek: Klorofill-a	izolált növény fényen	0,300	0,611	0,617	0,408	0,400	0,392
	intakt növény fényen	0,396	0,520	0,935	1,259	0,785	0,703
	izolált növény sötétben	0,000	-	-	-	-	-
	intakt növény sötétben	0,042	0,009	0,006	0,000	0,000	0,000
Klorofill-b	izolált növény fényen	0,283	0,440	0,304	0,302	0,264	0,182
	intakt növény fényen	0,397	0,680	0,491	0,516	0,496	0,491
	izolált növény sötétben	-	-	-	-	-	-
	intakt növény sötétben	0,119	0,081	0,025	0,000	0,000	0,000
Karotin	izolált növény fényen	0,131	0,118	0,232	0,107	0,096	0,101
	intakt növény fényen	0,195	0,241	0,355	0,308	0,344	0,506
	izolált növény sötétben	0,042	0,041	0,044	0,025	0,010	0,016
	intakt növény sötétben	0,032	0,022	0,024	0,006	0,005	0,002
Össz-pigment tartalom	izolált növény fényen	0,714	1,169	1,153	0,817	0,760	0,675
	intakt növény fényen	0,978	1,441	1,781	2,083	1,625	1,700
	izolált növény sötétben	0,042	0,041	0,044	0,025	0,010	0,016
	intakt növény sötétben	0,193	0,112	0,055	0,006	0,005	0,002

Az etiolált levelekben világitás hatására felhalmozódó klorofill-a mennyisége az izolálás 3.napjától csökken, hasonlóképpen a karotin mennyisége is. Az intakt etiolált levelek pigment-komponensei növekvő értékeket mutatnak a levél növekedésének befejezéséig. A vizben tartott izolált leveleknél, amelyeket sötétben tartottunk, azt tapasztaltuk, hogy fokozatosan csökken a sárga komponensek mennyisége az izolálás első napjától kezdve.

Fényen nevelt B 1201-es őszi buza első levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalma.
Fényre került izolált és intakt növény, sötétbe került izolált és intakt növény

Megvilágitási idő:		14 óra	28 óra	42 óra	56 óra	70 óra	84 óra
Napok:		8	9	10	11	12	13
Gamma/mg értékek: Klorofill-a	izolált növény fényen	1,251	1,354	0,898	0,628	0,564	0,515
	intakt növény fényen	1,320	1,325	1,325	0,795	0,765	0,814
	izolált növény sötétben	1,178	1,158	0,883	00536	0,329	0,073
	intakt növény sötétben	1,148	1,153	0,947	0,373	0,387	0,211
Klorofill-b	izolált növény fényen	0,671	0,955	0,907	1,049	0,945	0,405
	intakt növény fényen	0,728	0,846	1,078	1,020	1,039	1,115
	izolált növény sötétben	0,397	0,614	0,567	0,327	0,400	0,159
	intakt növény sötétben	0,651	0,671	0,845	0,292	0,226	0,179
Karotin	izolált növény fényen	0,256	0,340	0,342	0,187	0,172	0,161
	intakt növény fényen	0,247	0,362	0,478	0,458	0,456	0,605
	izolált növény sötétben	0,307	0,239	0,370	0,211	0,210	0,093
	intakt növény sötétben	0,217	0,234	0,411	0,098	0,092	0,086
Össz-pigment tartalom	izolált fényen	2,178	2,648	2,147	1,864	1,681	1,081
	intankt fényen	2,295	2,533	2,881	2,273	2,260	2,534
	izolált sötétben	1,882	2,011	1,820	1,074	0,939	0,325
	intakt sötétben	2,016	2,058	2,203	0,763	0,705	0,476

A sötét hatása az intakt leveleknél lassubb, az izolált leveleknél gyorsabb sárgulási folyamattal jelentkezik. A levelek zöld szinének a redukciója az izolált leveleknél paralell történik a kloroplasztiszok pusztulásával és a természetes protein bomlással. Az intakt levelekben lassubb ez a folyamat, mert késlelteti a folyamatot a tartalék szénhidrátok felhasználása.

Fényen nevelt B 1201-es őszi buza első levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalma

Izolált és intakt növény kerül kék és vörös fólia alá

Megvilágitási idő:		14 óra	28 óra	42 óra	56 óra	70 óra	84 óra
Napok:		8	9	10	11	12	13
Gamma/mg értékek:	kékfólia hatása						
Klorofill-a	izolált növény	1,315	0,706	0,697	1,129	0,667	0,785
	intakt növény	1,217	0,854	1,276	1,354	1,365	1,590
Klorofill-b	izolált növény	1,323	1,134	1,115	0,680	0,812	0,661
	intakt növény	1,228	1,455	1,436	1,058	1,115	0,907
Karotin	izolált növény	0,314	0,362	0,327	0,310	0,275	0,267
	intakt növény	0,405	0,394	0,422	0,474	0,482	0,487
Össz-pigment	izolált növény	2,952	2,202	2,139	2,119	1,754	1,713
	intakt növény	2,850	2,703	3,134	2,986	2,961	2,984
	vörösfólia hatása						
Klorofill-a	izolált növény	1,325	0,618	0,942	0,618	0,628	0,589
	intakt növény	1,021	1,030	1,472	1,030	1,040	1,197
Klorofill-b	izolált növény	1,039	1,247	0,718	0,605	0,623	0,605
	intkt növény	1,361	1,164	0,964	0,664	0,680	0,794
Karotin	izolált növény	0,387	0,366	0,245	0,232	0,228	0,215
	intakt növény	0,357	0,443	0,474	0,323	0,318	0,340
Össz-pigment	izolált növény	2,251	2,231	1,905	1,475	1,479	1,409
	intakt növény	2,739	2,637	2,910	2,014	2,038	2,331

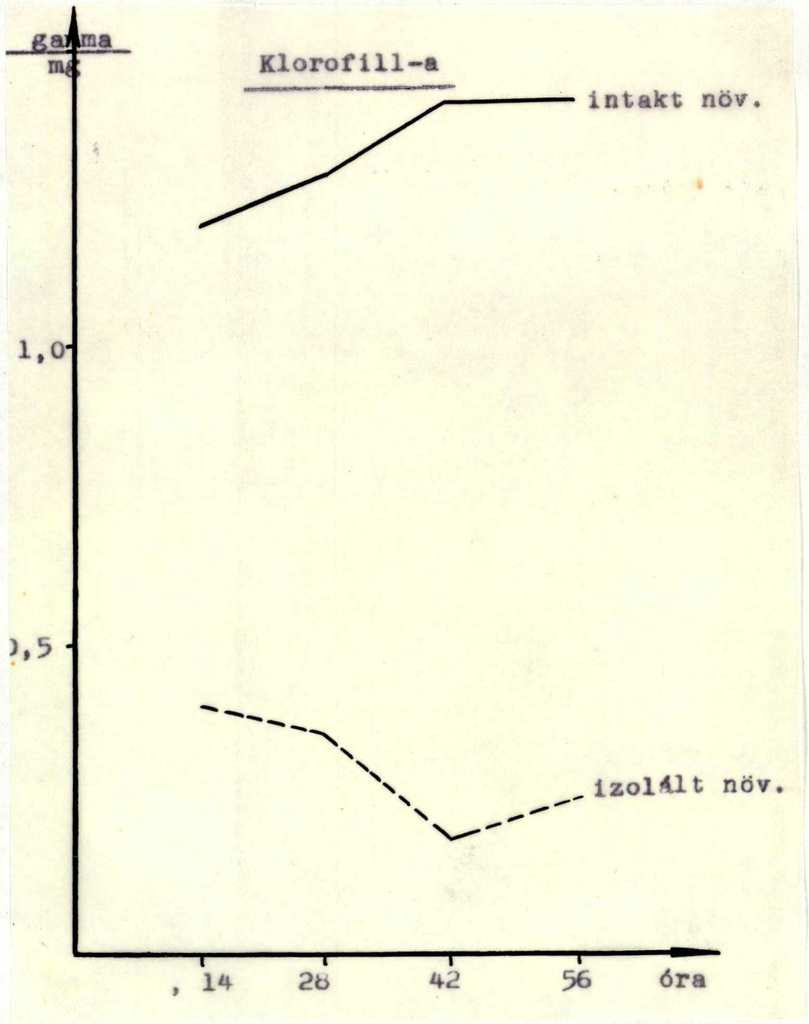
A megvilágitás előrehaladtával a vörösfólia alatti intakt növényekben a karotin mennyisége nagyobb, a kékfólia alatti levelekben pedig a zöld komponensek mennyisége növekedik intenziven.

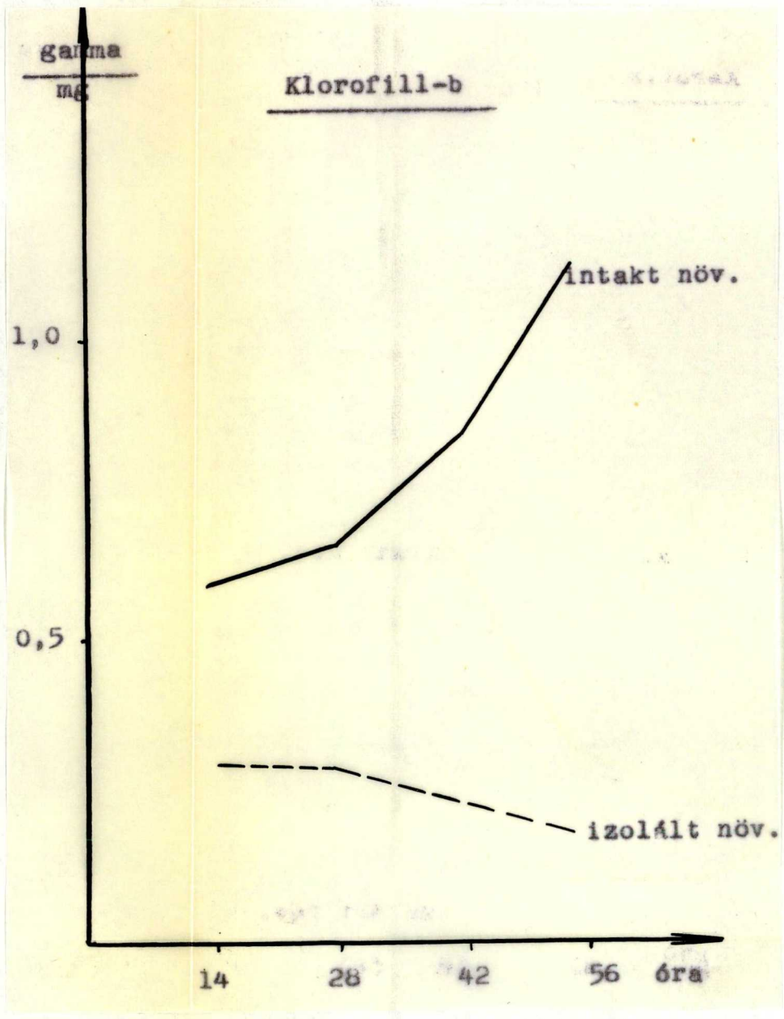
Kék és vörösfólia hatása
Etiolált B 1201-es őszi buza első levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalma
Izolált és intakt növény került kék és vörösfólia alá

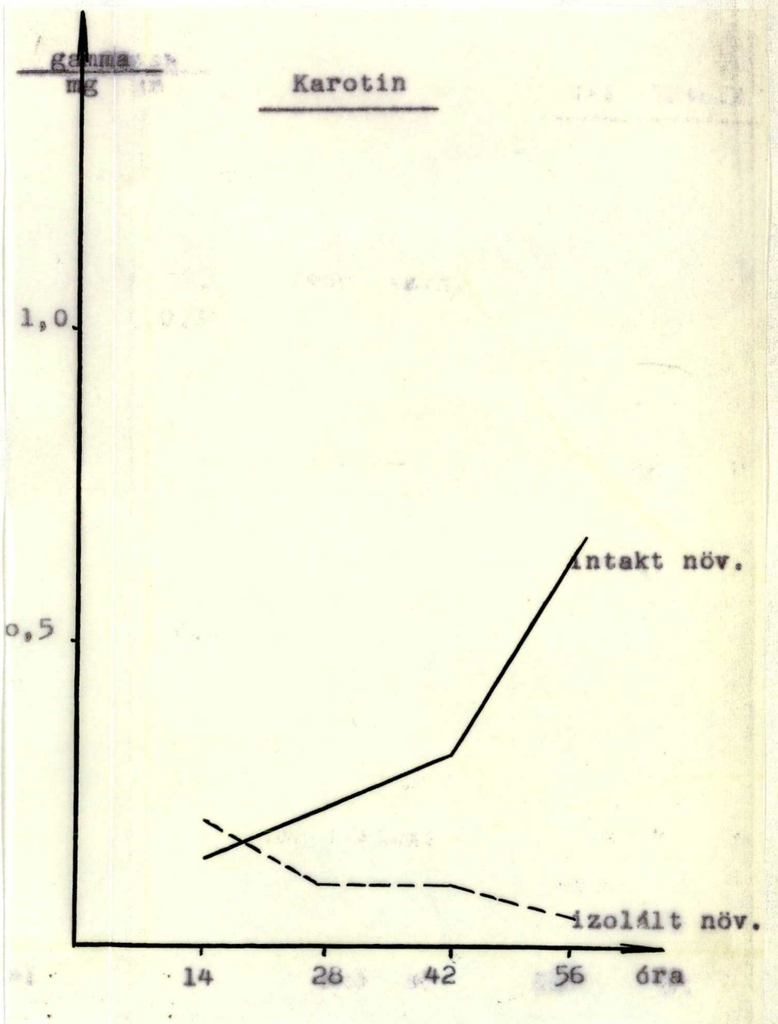
Megvilágitási idő:		14 óra	28 óra	42 óra	56 óra	70 óra	84 óra
Napok:		8	9	10	11	12	13
Gamma/mg értékek:	kékfólia hatása						
Klorofill-a	izolált növény	0,687	0,549	0,883	0,200	0,216	0,196
	intakt növény	0,736	1,413	1,453	1,413	1,472	1,472
Klorofill-b	izolált növény	0,536	0,408	0,404	0,412	0,586	0,397
	intakt növény	1,228	0,907	0,907	0,888	1,020	0,945
Karotin	izolált növény	0,215	0,189	0,275	0,124	0,125	0,112
	intakt növény	0,245	0,237	0,387	0,357	0,448	0,474
Össz-pigment	izolált növény	1,438	1,146	1,562	0,736	0,927	0,705
	intakt növény	2,209	2,557	2,767	2,658	2,940	2,891
	vörösfólia hatása						
Klorofill-a	izolált növény	0,324	0,176	0,294	0,216	0,206	0,196
	intakt növény	0,589	1,138	1,148	0,687	1,080	1,119
Klorofill-b	izolált növény	0,453	0,423	0,434	0,397	0,321	0,302
	intakt növény	0,586	0,605	0,926	0,775	0,926	0,945
Karotin	izolált növény	0,064	0,077	0,087	0,060	0,060	0,043
	intakt növény	0,193	0,193	0,262	0,271	0,431	0,448
Össz-pigment	izolált növény	0,841	0,676	0,815	0,673	0,587	0,541
	intakt növény	1,368	1,936	2,336	1,733	2,437	2,512

Megvilágitás hatására, annak előrehaladtával a kékfólia alá került levelekben rohamosan nőtt a klorofill-a mennyisége, ezzel parallel, de kisebb mértékben a klorofill-b mennyisége, kékfény hatására a karotin mennyisége jóval lemaradt a klorofill mennyiségétől.

Fényen nevelt intakt /gyökeres/ és izolált buza növény első levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalom /gamma/mg/ változása az idő függvényében. A gyökér eltávolításának hatását vizsgáltuk

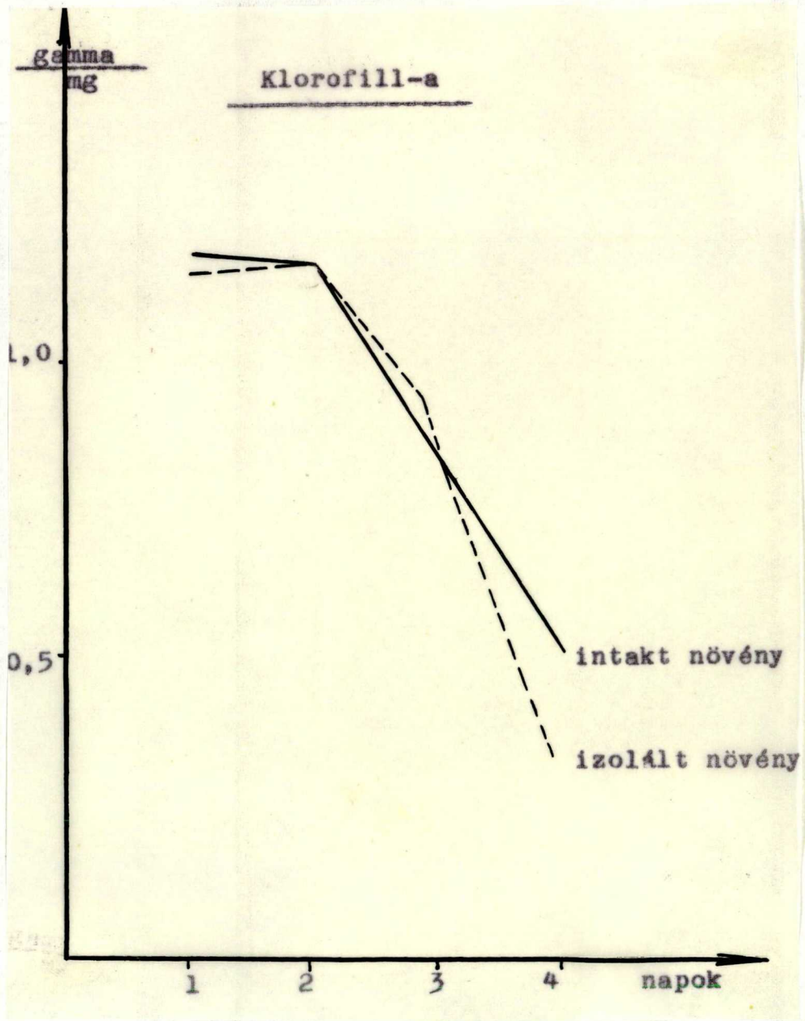


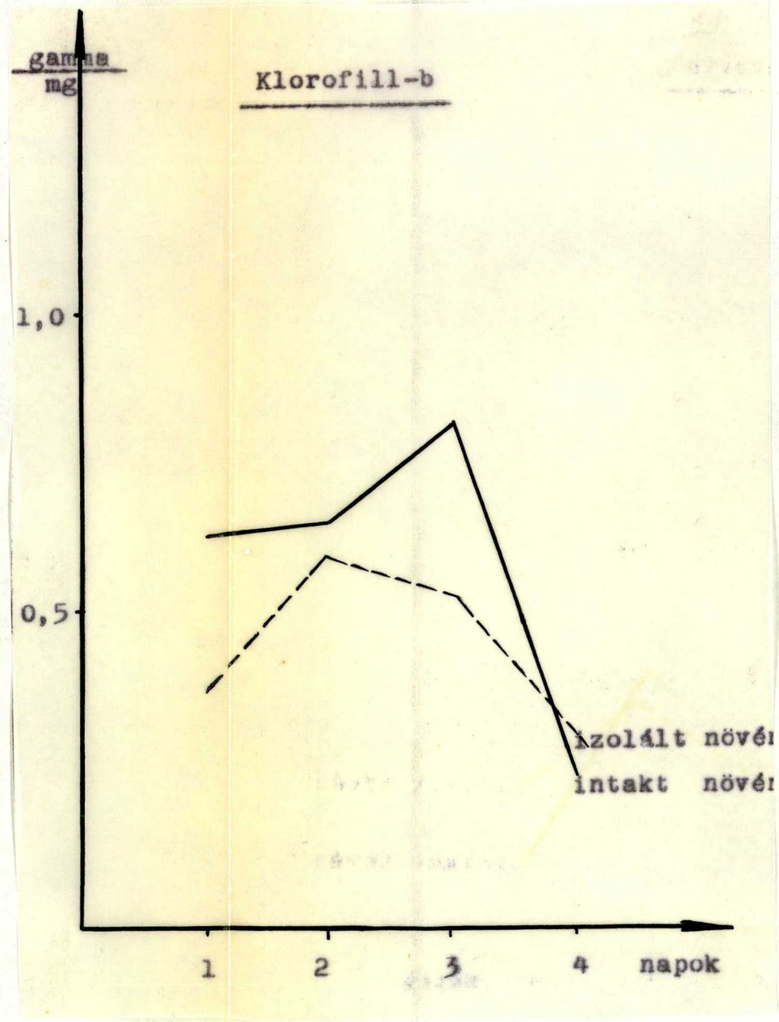


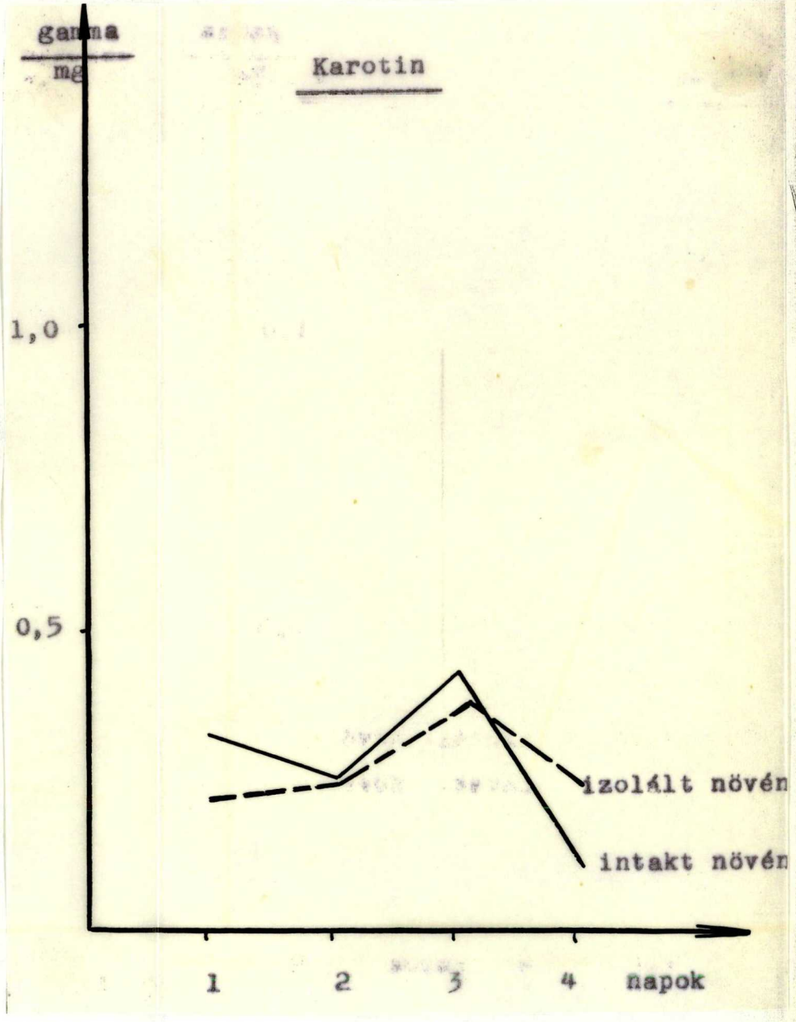


Az izolálási idő függvényében megállapithatjuk, hogy a pigment komponensek csökkenése a fehérjék bomlásával kapcsolatos. A klorofill-a mennyiségi csökkenése a legkifejezettebb; a klorofill-b mennyiségében is lassubb ütemü csökkenő tendencia tapasztalható. A sárga komponens, a karotin - mivel fehérjéhez nem kötődik olyan módon, mint a klorofill-a és klorofill-b - csak az izolálás hatására bekövetkező általános felbomlás megindulásától mutatja a csökkenő tendenciát

Sötét hatása
a fényen nevelt intakt és izolált buza növény első levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalom /gamma/mg/ változására az idő függvényében

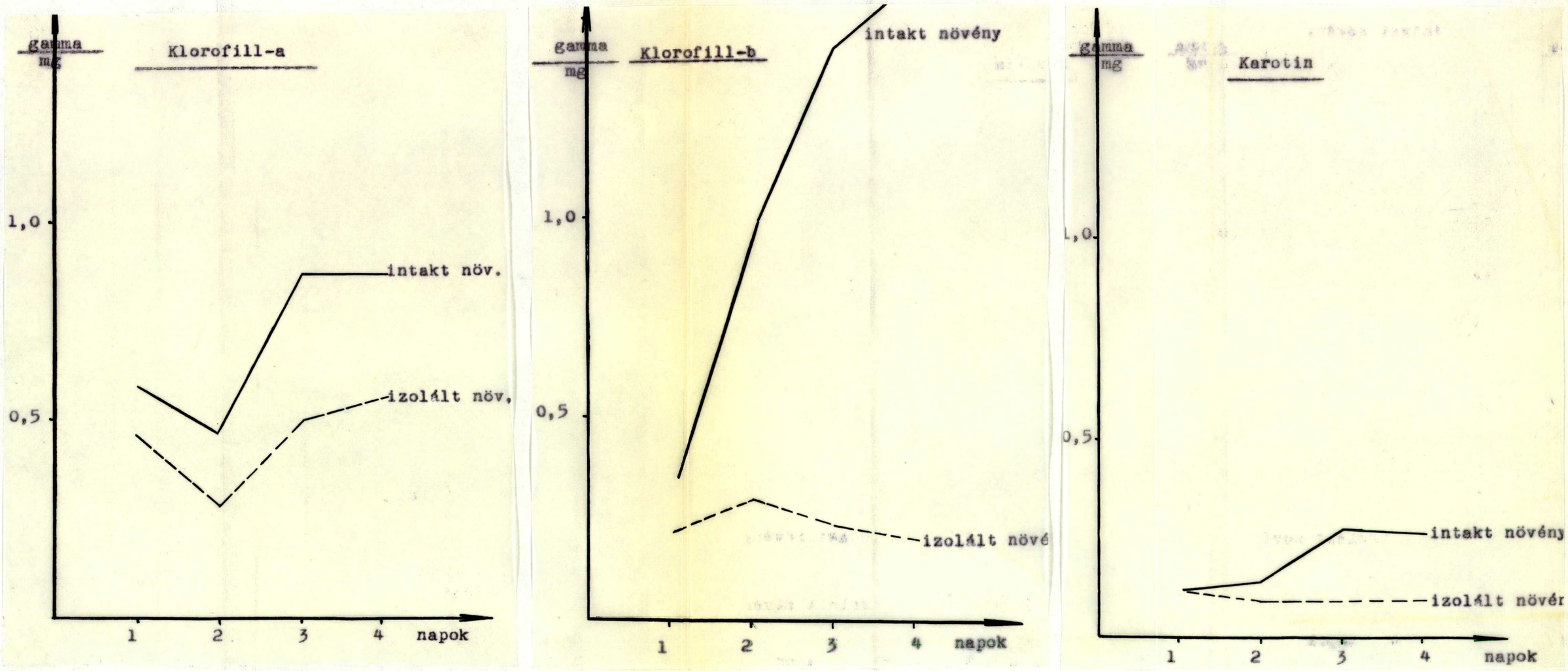






Sötétben a zöld izolált és intakt levelekben a pigment megváltozása hamarabb következik be izolálás után, mert intakt növénynél, amig van tartalék tápanyag és szénhidrát utánpótlás, a sötét hatása nem érvényesül nagymértékben. Izolálás esetében éppen ezt a tápanyag és szénhidrát utánpótlás lehetőségét szüntettük meg

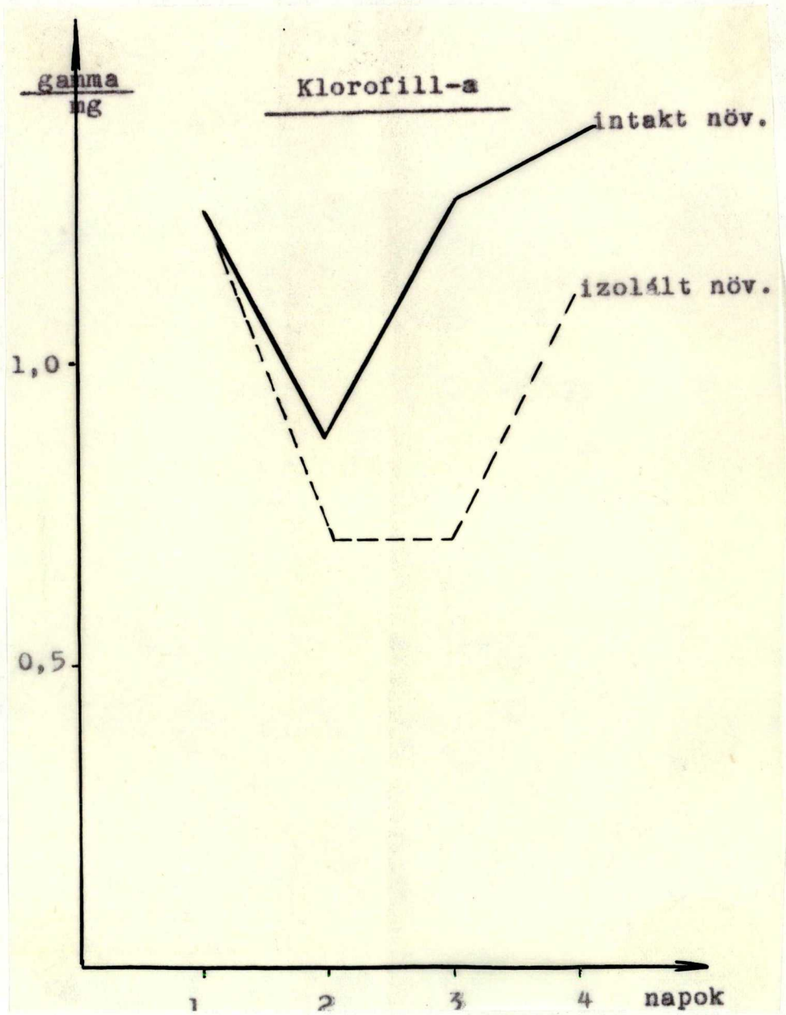
Zöldülés hatása
a pigment komponensekre. Etiolált buza csiranövények esetében a fény hatására bekövetkező klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalom /gamma/mg/ változása intakt és izolált buza növény első levelénél az idő függvényében

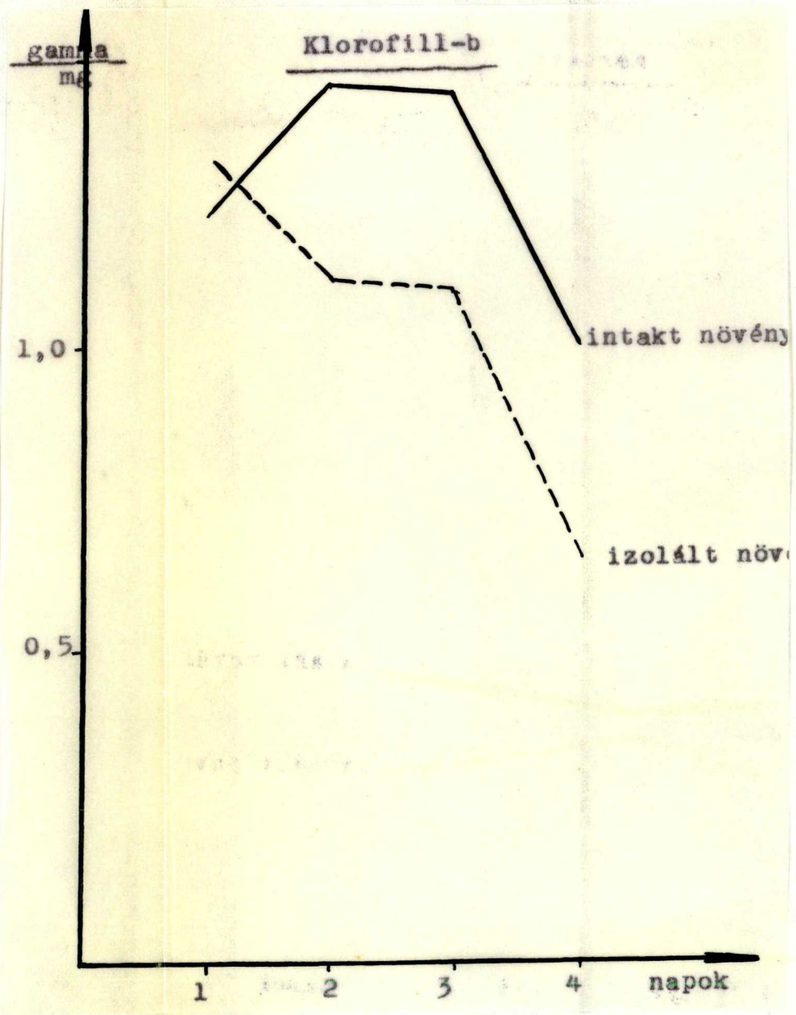


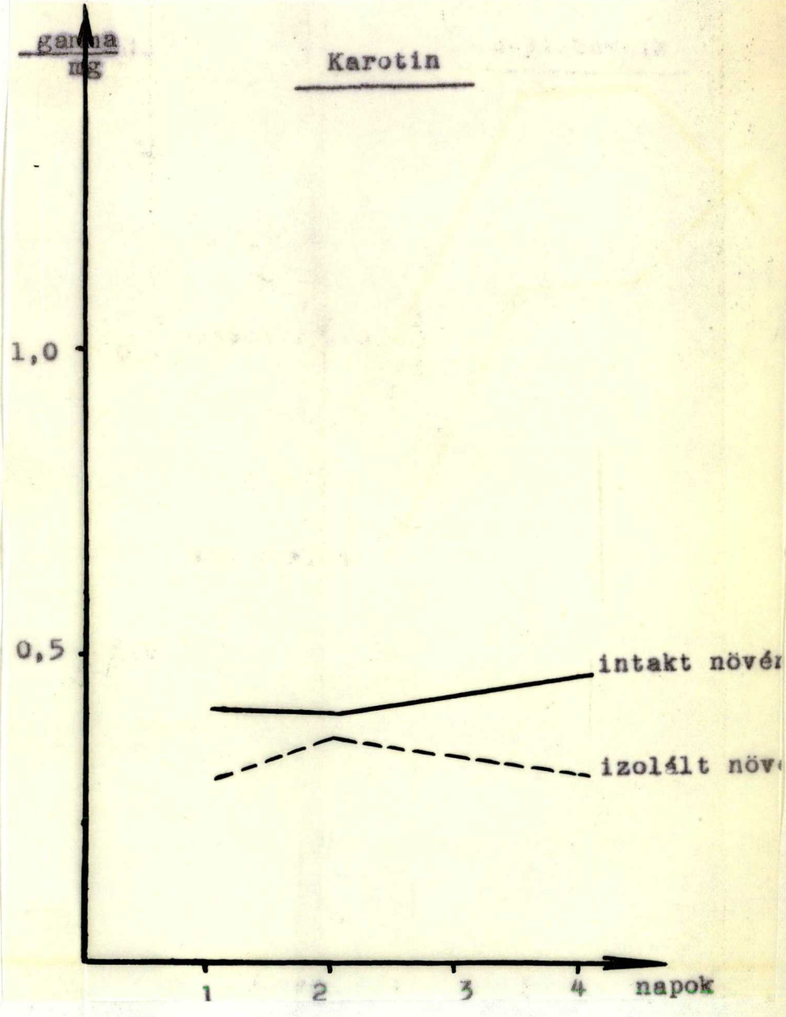
Fény hatására a protoklorofill, amely az etiolált növényben felhalmozódik, a redukciós folyamat következményeként gyorsan klorofillá alakul

Kék fólia hatása

A fényen nevelt és kék fólia alá helyezett intakt és izolált buza növény első levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalom /gamma/mg/ változása az idő függvényében



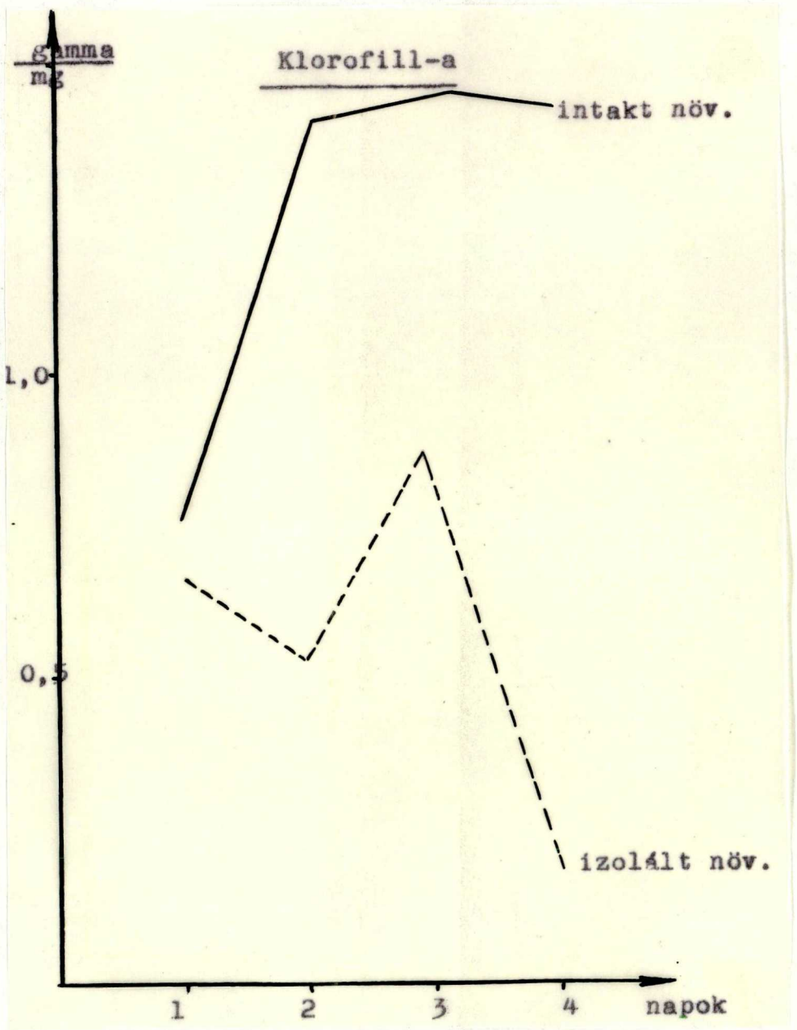


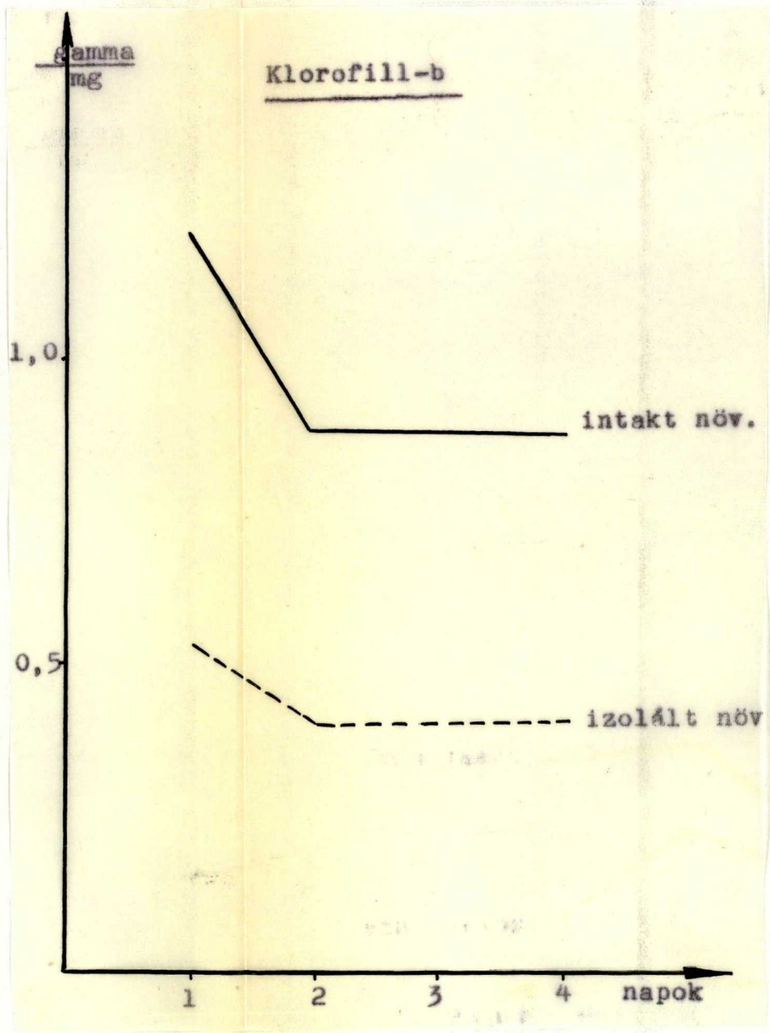


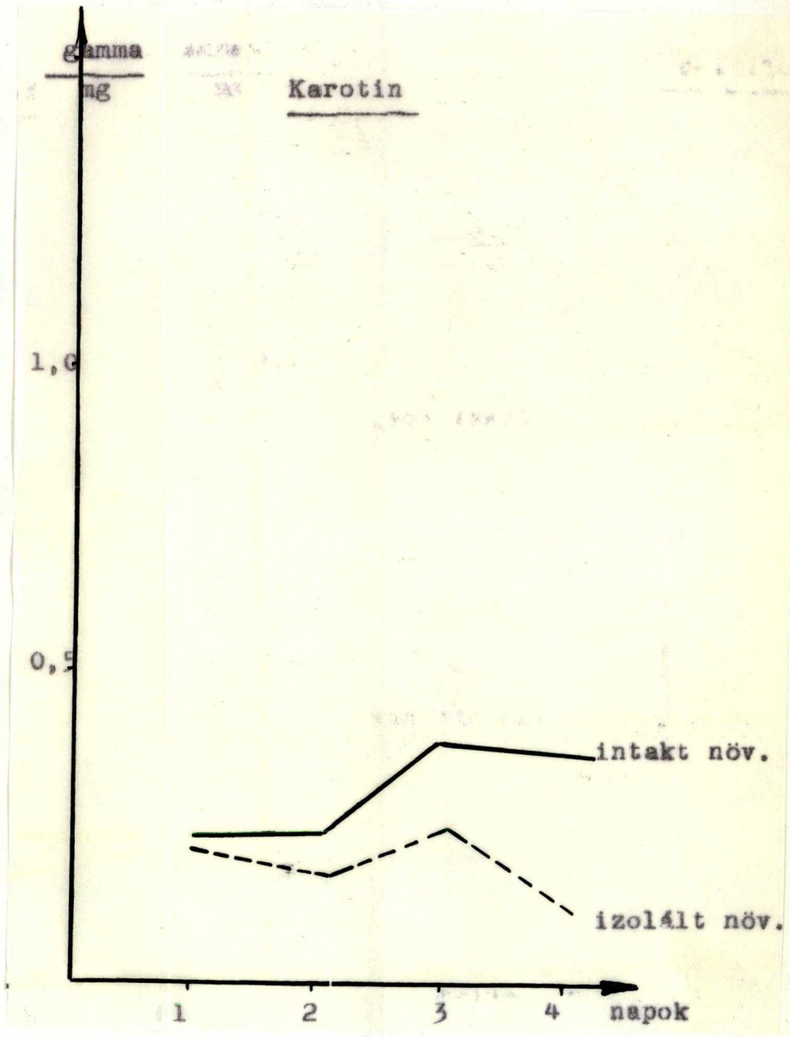
A megvilágitás előrehaladtával a kék fólia alatti levelekben igen intenziven növekedik a zöld komponensek mennyisége

Kékfólia hatása

Etiolált /sötétben nevelt/ kék fólia alá /és fényre/ helyezett intakt és izolált buza növény első levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalom /gamma/mg/ változása az idő függvényében



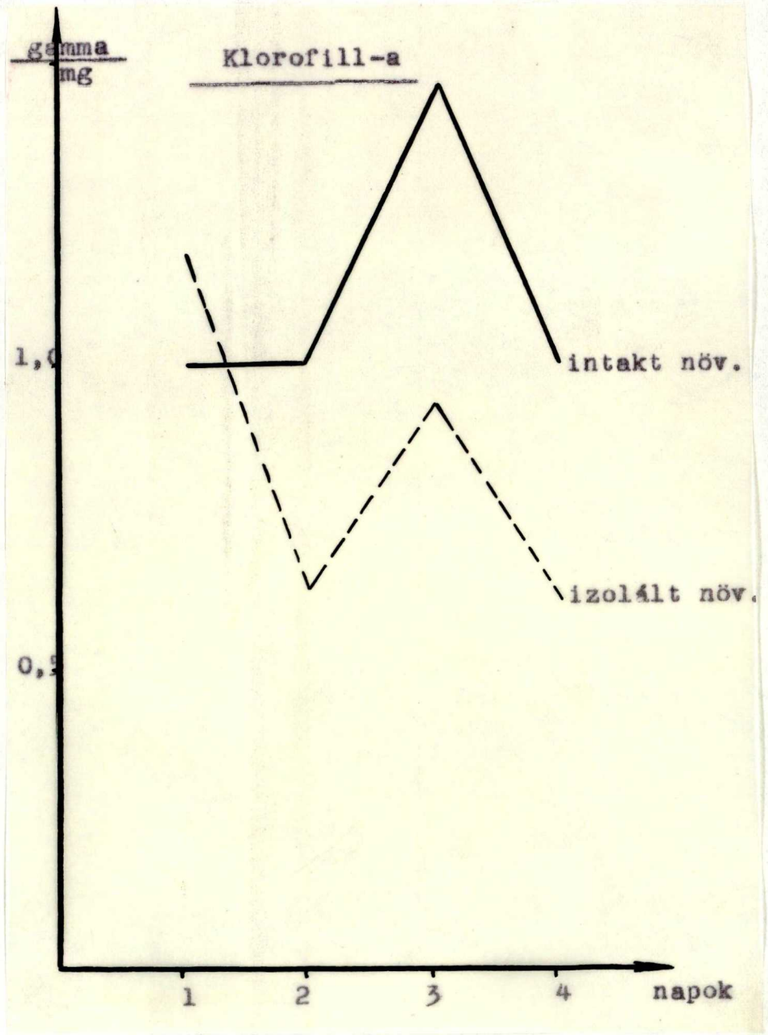


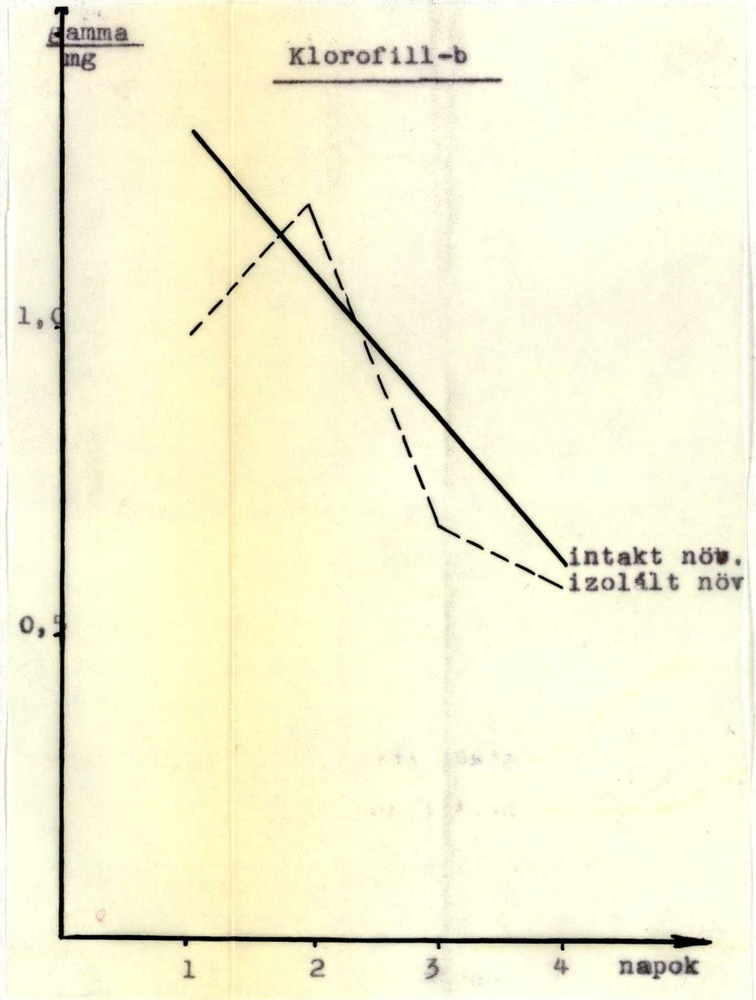


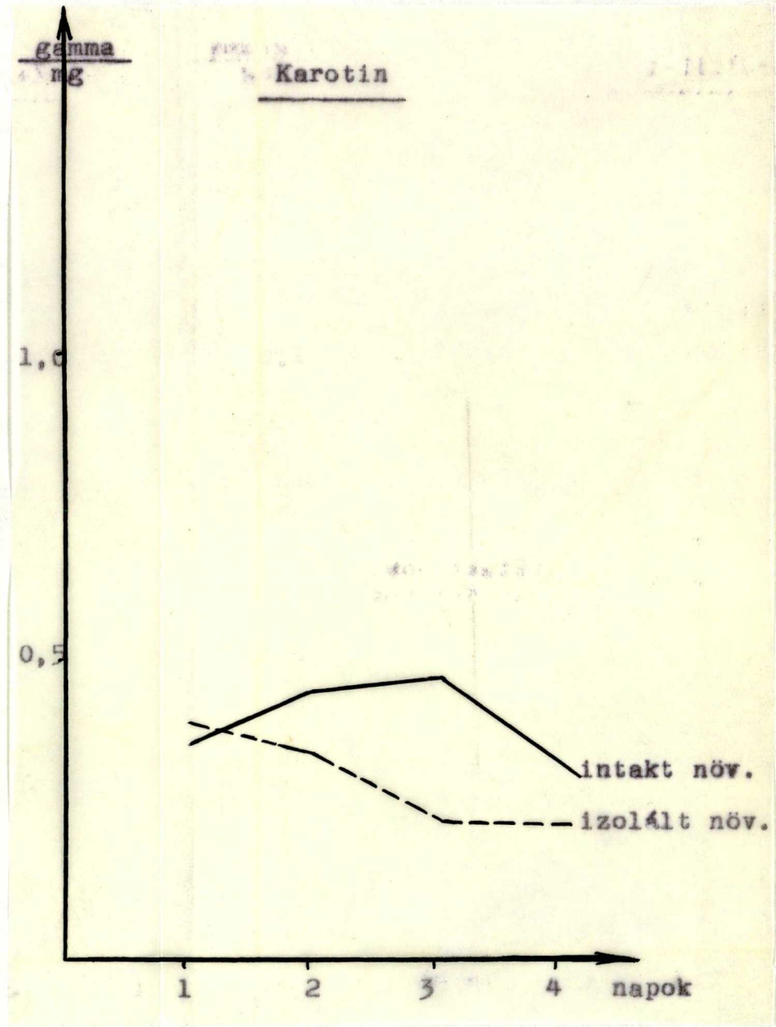
A megvilágitás előrehaladtával a kék fólia alá került levelekben rohamosan nőtt a klorofill-a mennyiség, ezzel parallel, de kisebb mértékben a klorofill-b mennyisége; a karotin mennyiségének gyarapodása lemaradt a klorofill mennyiségének gyarapodásától

Vörös fólia hatása

Fényen nevelt, vörös fólia alá helyezett intakt és izolált buza növény első levelének klorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalom /gamma/mg/ változása az idő függvényében

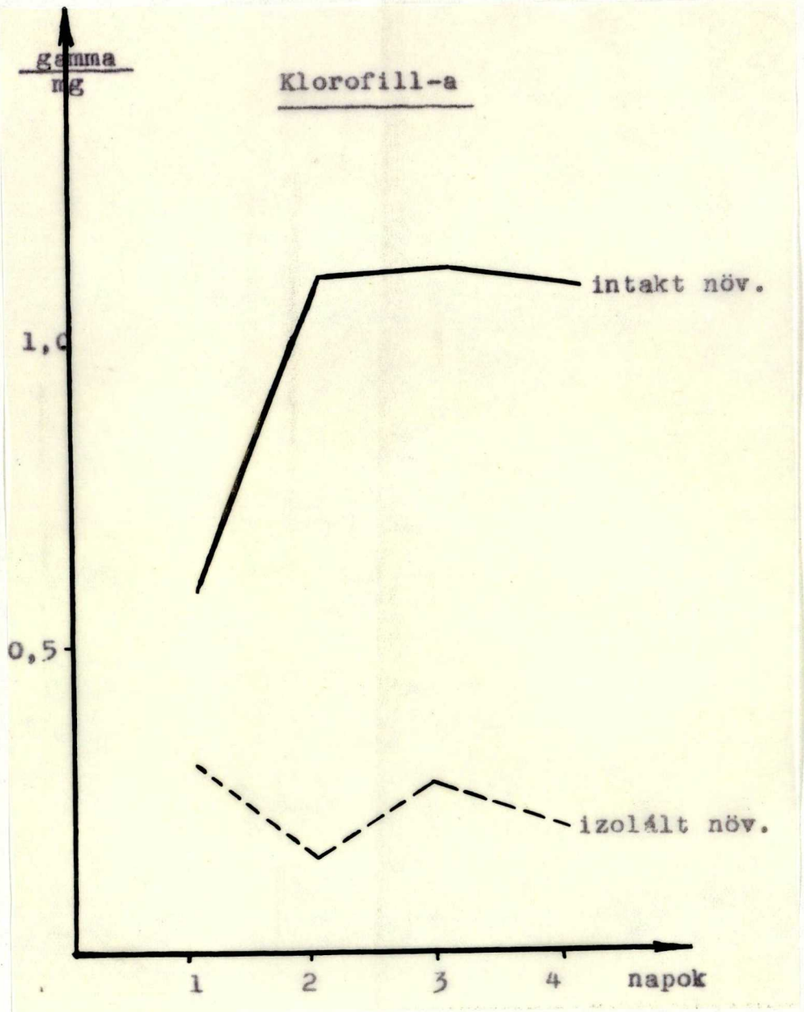


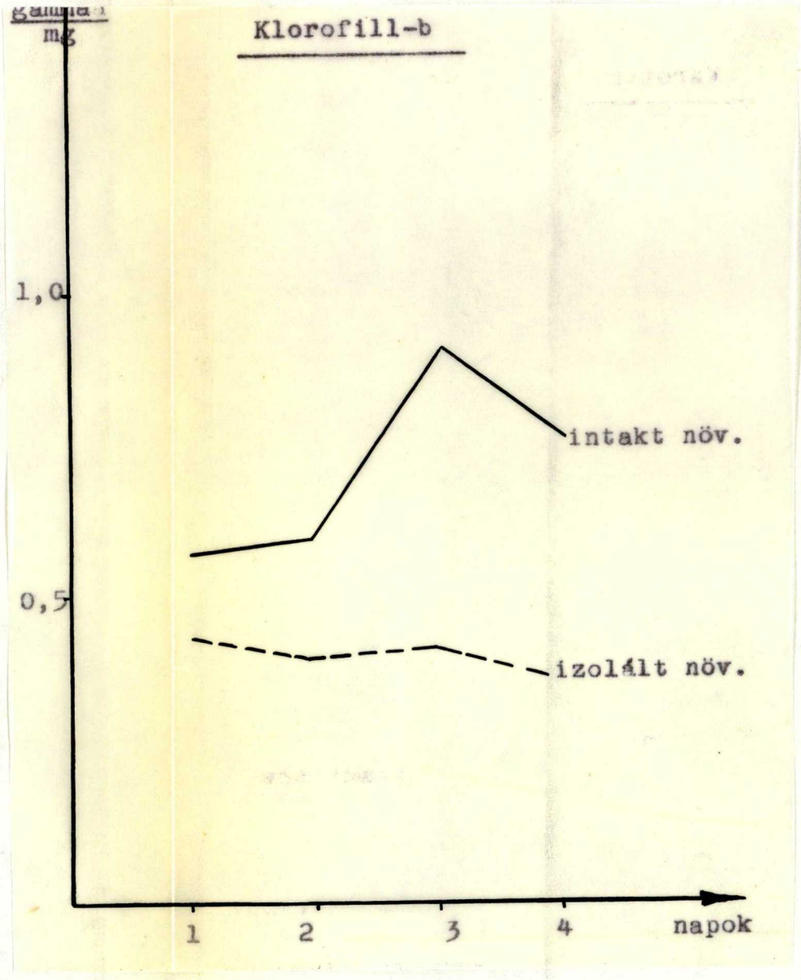


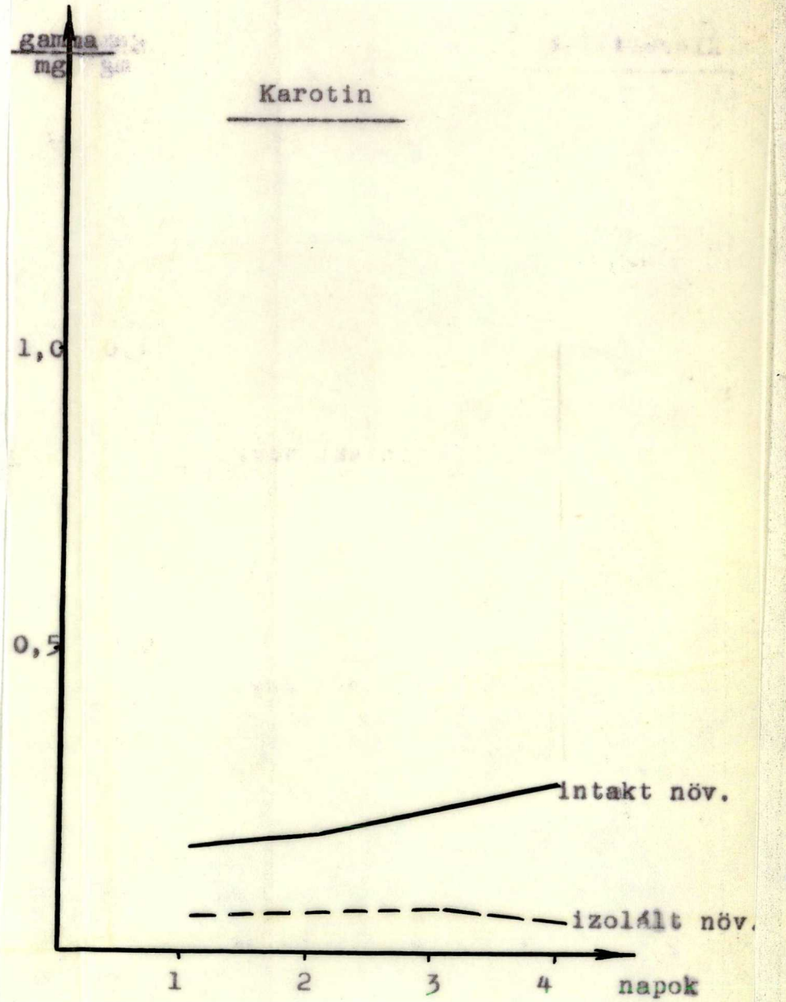


A megvilágitás előrehaladtával a vörös fólia alatti intakt növényekben a karotin mennyisége nagyobb volt, mint a kék fólia alatti levelekben

Vörös fólia hatása
Etiolált /sötétben nevelt/ vörös fólia alá /és fényre/ helyezett intakt és izolált buza növény első levelének klrorofill-a, klorofill-b és karotin-tartalom /gamma/mg/ változása az idő függvényében







A megvilágitás előrehaladtával a pigment komponensek mennyisége emelkedő tendenciát mutat, de ez az emelkedés kisebb mértékü, mint a kék fólia esetében

6. AZ EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE ÉS ÖSSZEFOGLALÁSA

Célunk volt a fotoszintetikus pigmentek mennyiségi változását vizsgálni az etiolált és fényen nevelt, izolált és intakt B 1201-es őszi buza leveleiben. Izolált és intakt fényen nevelt buza első levelében az izolálási idő függvényében a pigmentek mennyiségi változásával kapcsolatosan megállapithatjuk, hogy a pigment-komponensek csökkenése a fehérjék bomlásával kapcsolatos. A fehérjék hidrolizise az izolálás hatására igen gyorsan bekövetkezik. A klorofill-a mennyiségi csökkenése a legkifejezettebb. A klorofill-b mennyiségében lassubb ütemü csökkenő tendencia tapasztalható.

A karotin, mivel fehérjéhez nem kötődik olyan módon, mint a klorofill-a és a klorofill-b, csak az izolálás hatására bekövetkező általános felbomlás megindulásától mutatja a csökkenő tendenciát.

A klorofill-a mennyiségének csökkenése az izolálási idő függvényében igen nagymértékü, ez a csökkenés a fehérje bomlással kapcsolatos, tette közzé Marschner /1964/, Udvardy-Horváth /1964/, árpánál, buzánál, dohány hibrideknél kimutatták, hogy az izolálási idő előrehaladtával /7-8 nap/ a fehérje-tartalom 40-60%-os csökkenést mutat.

Augustinussen és Madsen 1965.évi közleményükben irják, hogy az izolálás hatására már 15 perc mulva bekövetkezhet a fehérje-bomlás /Horváth-Lasztity 1967/. A zöld buza leveleket a gyökér eltávolitása után csapvizben tartottuk és fólia /kék és vörös/ alá is helyeztük a gyökeres kontrollal együtt. Az izolált levelek klorofill-a tartalmának mennyiségi csökkenése volt a legkifejezettebb az idő függvényében.

Izolált és intakt etiolált buza leveleknél figyeltük a fény hatására a zöldülés folyamatát. A vizben tartott izolált levelekben a sárga komponensek mennyisége a harmadik napig kis emelkedést mutatott, a harmadik naptól kezdve fokozatosan csökken a mennyiségük. Az intakt levelekben fokozatosan növekszik a sárga komponensnek mennyisége a levél növekedésének a befejezéséig.

Fény hatására a protoklorofill, amely az etiolált növényben felhalmozódik, gyorsan klorofillá alakul. Elsősorban is a klorofill-a mennyiségének a növekedése mutatható ki. Ez megegyezik Augustinussen és Madsen eredményeivel /1965/. Etiolált buza-növényekben már a megvilágitás első idejében a klorofill-a felhalmozódását figyelték meg.

Slük /1962/ azt feltételezte, hogy a sötétben is végbemegy a protoklorofill klorofillá való átalakulása. A fény hatására az izolálás utáni harmadik napig emelkedett a klo-

rofill-a mennyisége, de utána az idő mulásával 4-, 5-, 6. napon a proteinek bomlása nagymértékben előrehalad, csökken a klorofill-a mennyisége. A gyökeres /intakt/ leveleknél akadálytalanul halmozódik fel a klorofill-a mennyisége. Ugyanezt a megállapitást találhatjuk az irodalomban /Lasztity-Horváth 1965; Lebegyev, Litvicsenko 1965/; Godnev /1961/; Kahnovics /1961/; Ejdelman /1963/ adatai alapján luminesszcensz lámpával történő megvilágitásnál szintén a klorofill-a mennyiségében következik be változás, ugy, mint a kisérleteinknél. Mesterséges megvilágitás fokozza a klorofill-a klorofill-b mennyiségének gyarapodását, olvashatjuk Vecser /1961/, Björn /1963/ közleményeiben.

Madsen /1961/ és Kaler /1962/ rámutattak arra, hogy a klorofill-a szintézis nem tud sötétben végbemenni, mert a bioszintézis utolsó lépése a protoklorofill klorofillá történő redukciója, kevés kivételtől eltekintve fényt igényel, fotokémiai jellegü.

Margulies /1962/ megállapitotta, hogy a klorofill intenziv átalakulása csak akkor következik be, amikor a világitás megkezdődik. Etiolált levelek világitásakor először a protoklorofillid, majd a klorofillid jelenik meg, ezután a klorofill. A 3 órás megvilágitás után már nagyobb mennyiségben találhatunk felhalmozódva klorofill-a -t és kisebb mennyiségben klorofill-b -t.

Sötétben a zöld izolált és intakt levelekben a pigment megváltozása hamarabb következik be izolálás után, mert intakt növénynél, amig van tartalék tápanyag és szénhidrát utánpótlás, a sötét hatása nem érvényesül nagymértékben. A gyökér eltávolitásával éppen ezt a tápanyag és szénhidrát utánpótlás lehetőségét szüntettük meg. A sötét hatása az intakt leveleknél lassubb, az izolált leveleknél gyorsabb sárgulási folyamattal jelentkezik. A levelek szinének a redukciója az izolált leveleknél parallel történik a kloroplasztiszok pusztulásával és a természetes protein bomlással. Az intakt levelekben lassubb ez a folyamat, mert késlelteti a folyamatot a tartalék szénhidrátok felhasználása. A sötétben tartott levelek fehérje felbomlása és a pigment-tartalom változása között a párhuzamosság nem mondható ki egyértelmünek, csak az izolált leveleknél mondhatjuk egyértelmünek, mert az izolálással siettetjük a fehérje-bomlást /Chibnall 1964/, /Frizna 1961; Wolf 1964/. A megvilágitási idő hossza és a pigment-tartalom mennyiségi gyarapodása között parallelitás mutatkozott.

Megállapithatjuk, hogy az etiolált izolált levelekben világitás hatására felhalmozódó klorofill-a mennyisége az izolálás harmadik napjától csökken, hasonlóan a karotin mennyisége is. Az intakt etiolált levelek pigment-komponensei növekvő értékeket mutatnak a levél növekedésének a befejezéséig. Az izolált leveleknél, amelyeket sötétben tar-

tunk, azt tapasztaljuk, hogy fokozatosan csökken a sárga--komponensek mennyisége az izolálás első napjától kezdve.

Mego /1961/, Chibnall /1954/, Sahov /1963/ szerint a karotinoidok szintéziséhez is fény szükséges, mert etioláltan elfogy az utánpótlás még intakt növényeknél is.

A fény minősége a pigment-komponensek mennyiségére a szintézisen keresztül különböző módon hat. A karotinoidok mennyisége pl. alacsony fényintenzitáson a vörös, magasabb fényintenzitáson a kék hatására nagyobb /Kahnovics 1960/.

A kék fólia hatására rohamosan nő a klorofill-a mennyisége a növényekben, vele parallel, de kisebb mértékben a klorofill-b mennyisége, kék fény hatására a karotinoidok mennyisége jóval lemaradt a klorofill mennyiségétől. Csernavina /1963/ cikkében is ez található, hogy kék fény hatására erősebb a zöld festékanyagok felhalmozódása, nő a levelek aszkorbinsav tartalma is, emelkedik a levél fehérje és össz--nitrogén-tartalma /Augustinussen 1964; Kuperman-Marjakina--Zelikson-Stanalev 1965/.

Price-Klein /1961/, Mitrakos /1961/, Madsen /1962/ cikkeiben azt a megállapitást találjuk, hogy a klorofill--szintézist a vörös fény serkenti.

Összefoglalva az eredményeket, a levélfesték komponenseinek mennyiségi változását vizsgáltuk izolált és intakt

B 1201-es őszi buza csiranövény leveleiben. A gyökeres csiranövények fotoszintetikus pigmentjeinek össz-mennyiségében a hatodik nap után intenziv gyarapodást tapasztaltunk.

Etiolált növényeknél, ha vetés után 7 nappal gyökértelenitünk s utána fényre tesszük az izolált és intakt növényt, az izolált leveleknél a klorofill-a tartalom az izolálás utáni harmadik napon kismértékben csökken, majd egy kis emelkedés következik;a klorofill-b mennyiségénél az izolálás utáni harmadik napon növekedést tapasztalunk, utána csökkenést, karotin esetében fokozatos kismértékü csökkenés figyelhető meg.

Intakt /gyökeres/ leveleknél mind klorofill-a, klorofill-b , karotin-tartalom fokozatosan növekszik az idő előrehaladtával.

Fényen nevelt növényeknél, ha vetés után a 7.napon izolálunk s ezután az izolált és intakt növényeket fényen hagyjuk, az izolált növényeknél a klorofill-a és karotin mennyiség nagymértékben csökken, a klorofill-b viszont kismértékben csökken. Intakt növényeknél szintén mind a 3 pigment-komponens mennyiségének fokozatos növekedését tapasztaljuk. Viszont az etiolált /sötétben nevelt/ növények pigment-tartalmához képest a fényen nevelt növényeknek nagyobb a klorofill-a, klorofill-b, karotin mennyiségek értékszámai.

A sötét hatását is figyelemmel kisértük. Fényen nevelt, a 7.napon izolált növényeknél és az intakt növényeknél, ha sötétbe helyeztük, gyorsan bekövetkezett a változás.

Intakt növényeknél a sötétbe helyezés utáni harmadik napra a klorofill-a, klorofill-b és karotin mennyiségek növekednek, utána rohamos csökkenés figyelhető meg.

Sötétben a növény nem fotoszintetizál, s amig van tartalék tápanyag, ill. szénhidrát, a sötét hatása nem érvényesül annyira, lassabban sárgulnak a levelek. A sötétben tartott izolált levelekben a klorofill-a mennyisége csökken, a klorofill-b mennyisége az izolálás után,ill. sötétbe helyezés után a második napra emelkedő tendenciát mutat, de ezután a csökkenés elég intenziv. A karotinnál is ez figyelhető meg. Az izolált levelek gyorsabban sárgulnak. Az izolált levelek zöld szinének redukciója parallel történik a protein bomlással és a proteinek szerkezeti pusztulásával.

Vörös fólia hatására bekövetkező változásokat fényen nevelt és etiolált, intakt és izolált buzánál vizsgáltuk. Kék fólia hatására bekövetkező változásokat is figyelemmel kisértük. A fényen nevelt buza-növény esetében a megvilágitás előrehaladtával a vörös fólia alatti intakt buza csiranövények karotin mennyisége az első levélben nagyobb volt, mint a kék fólia alatt tartott intakt levelekben.

Kék fólia alatt a levelekben igen intenziven növekedik a zöld pigmentek mennyisége.

A gyökér eltávolitása után bekövetkező pigment destrukció nem nagymértékü.

Etiolált levelekben a megvilágitás előrehaladtával a kék fólia alatt tartott levelekben rohamosan gyarapodott a klorofill-a mennyisége és kisebb mértékben a klorofill-b is. A kék fólia a karotin mennyiségét nem emelte.

- . -

7. IRODALOM

Agarvala, S.C. - Sharma, C.P. - Kumar, J. 1964.
Plant Physiologi. Lancaster Publ. - 39, 4. 603-609.

Ahoyunoglous,G. - Argyroudi,J. - Ahoyunoglou,J.H. 1967.
Le origine de la chlorophyll-b. Le chloroplaste. Paris.Masson et Cie, 91-98.

Allen,M.B. 1961. - Piette,L.H. - Murchio,J.C. 1961.
Progress in Photobiology. Amsterdam. Elsevier Publ.Co. 170-171.

Allen,M.N. 1961.
A symposium on light and life. Baltimore. The John Hopkins Press. 479-482.

Allen,M.B. 1961.
Vidence for pigments absorbing at 705-710 nmikron in photophythetic organism. Baltimore. The John Hopkins Press. 479-482.

Anderson,J.C. 1958.
Role of Carotinoisin protecting chlorophyll from photodestruktion.Plant.Physiol.Amsterdam. 35, 4. 531-534.

Anderson,J.C. - Fuller,R.C. 1958.
Photophosphorilation by isolated chromatophores of the purpure sulfur bacteria. Arch.Biochem. and Biophysic. Amsterdam. 76, 1. 168-169.

Anderson,J.C. - Robertson,O.S. 1961.
Carotinoid protection of porphyrins from photodestructions. Progress in photobiology, Amsterdam.Publ.Co. 477-479.

Anderson,F.H. - Calvin,F. 1964.
The agregation of chlorofill-a. Arch.Biochem.Baltimore. 107, 2. 251-259.

Arnold,W. - Oppenheimer,J.R. 1950.
J.Gen.Physiology 33, 423-426.

Asaki,T. 1964.
Sulfur metabolism in higher plants. IV. Mechanism of sulfate reduction in chloroplasts. Biochem.Biophisic. Acta. Amsterdam Publ. 2, 1. 58-66.

Asspandijarova,M. - Kalekendu,D.K. 1961.
Vlijanije mikroelementov na szoderzsanije klorofilla v lisztjah tabaka. Iv.An.Kar.Sz.Sz.R. bot.Pocsoved.Alma Ata 3, 83-88.

Augustinussen,E. 1964.
On the formation of chlorophyll-a and chlorophyll-b etiolated leaves. Fisiol.Plant Obenhaven, 17, 2. 403-406.

Augustinussen,E. - Madsen,A. 1965.
Regeneration of Protochlorophyll in etiolated Barley Seedlings following different light treatments. Physiol.Pantaren. 18, 828-837.

Avron,M. 1963.
A coupling factor in photophosphorilatian. Biochem.Biophys. Acta.Amsterdam, 77, 4. 699-702.

Bacsanova,N.V. - Szapocsnikov,D.J. 1963.
K harakterisztike temnoj reakcii vzaimoprevrascsenija kszantofillov. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R.Moszkva, 151, 5. 1219-1221.

Bara,M. - Galston,A.W. 1968.
Experimental modification of pigment content and phototropic sensitivity in excised Avena coleoptiles. Physiol.Pl.Lund. 21, 1. 109-118.

Barszkaja,E.J. 1961.
K metodike mikroszkopicseszkogo izucsényija kloroplasztov. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R.Moszkva. 46,10. 1538-1543.

Bavrina,T.V. 1966.
Vlijanije dlitcenoj temnotü na pigmentnoj apparat nejtroenüh dlinnodnevnüh i karothodnevnüh vidov. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R. Moszkva, 167, 2. 464-467.

Behina,R.M. - Sziszakjan,N.M. 1963.
Ob aktivnoszti fotoszinteticseszkogo foszforilirovanija. Dokl.Ak.N.Sz.Sz.Sz.R. Moszkva, 152, 2. 468-470.

Bell,L.N. 1966.
O fiziologocseszkom znacsenije zelenogo cveta fotoszintetirujusesih rasztenij. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R. Moszkva, 13, 1. 7-14.

Bellin,J.S. 1965.
Properties of pigments in the bond state a review. Photochem. Photobiol. Oxford-London-New York-Paris, 4, 1. 33-44.

Benedict,H.M. - Swidler,R. 1961.
Nodestructive method for estimeting chlorophyll content of leaves. Sciences.Washington, 132, 3469. 2015-2016.

Benedict,H.M. - Swidler,R. - Simons,I.N. 1964.
Chlorophyll content and growth of soybear plants. Possible interraction of iron availability and day bught. Sciences. Washington, 144, 3622. 1134-1135.

Benson,A.A. 1963.
Chloroplasts lipid metabolism. Proc.Fifth.Internat.Cong. Biochem. Moscow. Oxford Press, 6, 340-351.

Berzin,A.I. 1961.
Dejeszvije mikroelementov v lisztjah szadnovoj faszoli /Phaseolus vulgaris/. Sz.Sz.Sz.R.Riga, 3, 21. 291-296.

Bezinger,E.N. - Milcsanov,M.J. - Sziszakjan,N.M. 1964.
Znacsenije lipidnüh szoedihenij v bioszintete belka kloroplasztov. Biochemija. Moszkva, 29, 4. 749-758.

Bezinger,E.N. - Csigaev,V.Sz, - Sziszakjan,N.M. 1964.
Lipoamino-kiszlotonije szojetinenija kloroplasztov. Dokl. A.N.Moszkva, 29, 58. 6. 1424-1425.

Bibikan,I.N. 1961.
Szezonnoje dinamika makroplenija klorofilla a nekotorüh drevovidnüh lian i rasztvitie i pri razlicsnom oszveszcsenii. IZ.A.N.B.Sz.Sz.R.Szer.Biol. 1, 25-34.

Björm,L.O. 1963.
Conversion of protochlorophyll in roots. Physiol.Plaszt. Copenhagen, 16, 1. 142-150.

Black,C.C. - San Pietro,A. 1963.
Photosynthetic phosphorylation in the present of vitamin B. Arch.Biochem.Bipphysic. New York-London, 103, 3. 453-458.

Bishop,P.M. - Uhittingham,C.P. 1963.
The Enarson effect in isolated /Beta vulgaris/ chloroplast. Studies on Microalge and Photosynthetic Bacteria Janapase Society of Plant Physiology Univ. of Tokyo Press. Tokyo, Japan, 291-299.

Bladergrorm, W. 1962.
Problems in Photosynthesis. Charles C.Thomas Publ. Illionis.

Boodman,N.K. - Anderson,I.M. 1964.
Isolation from spinach Chloroplasts different proportions of chlorofill-a and -b and their possible role in the light reactions of photosyntheses. Nature, London, 203, 166-167.

Bogacseva,I.I. 1961.
O vzaimoszvjan dvizsanija kloroplasztov i fotoszinteza. Izv.T.Sz.H.A. Moszkva, 5, 222-229.

Breslavets,L.P. 1958.
Significance of plastids for inheritance in connection with the problem of their origin. Nature, London, 2, 32-33.

Brody,S.S. - Brody,M. 1961.
Absorption properties of aggregated chlorophyll. Plant. Physiol. 54, 3. 495-505.

Brown,I.S. French,C.S. 1959.
Absorption spector and relative photostability of the different forms of chlorophyll in Chlorella Plant. Physiol. 34, 305-309.

Brown,I.S. 1963.
Forms of chlorophyll-a and photosynthesis. La photosyntése, Paris.

Butlerfass,T. 1961.
Die Chloroplastenzahe als Merkmal, 74, 6. 217-218.

Butler,W.L. 1962.
Effects of red and forredlight on the fluorescence eyield of chlorophyll in vivo. Biochem.Biophysic.Acta, Amsterdam, 642, 309-317..

Buzover,F. 1959.
Karicsesztva klorofill i dnevnoj kod fotoszinteze i kartofilja. Ir.Harkovszk Szk.Inter. 19, 56. 3-13.

Chiba,Y. 1966.
Electrophoretic and sedimentation studies on chloroplasts protein solubielized with surface active agents. New Phytol. 90, 2. 294-303.

Chibnall,A.C. - Wiltshire,G.M. 1954.
A study with isotopic nitrogen of protein metabolism in detached runner beaer leaves. New Phytol. 53, 38-43.

Chibnall, A.C. 1964.

Protein Metabolism in the Plant.

Cloes,M. 1954.
Analyse das biochemischen synattreekette für Carotinoide mit Hilfe von Chlorella-Mutcertun-z. Naturforsch.B. 9, 7. 461-469.

Csernavina,I.A. 1967.
Szravnitelnaja karakterisztika fiziologi cseszkogo dejesztvija krasznogo i szinego szveta. Biol.Moszkva, 7, 198-203.

Csernavina,I.A. 1967.
O nekotorüh zakonomernosztjah bioszinteza klorofilla u vüszsih rasztenij. Szelszkohozj.Biol.Moszkva, 2, 4. 522-528.

Dobi Géza, 1959.
Növényi biokémia. Budapest.

Doman,N.G. - Krasznovszkij,A.A. - Romanova,A.K. - Vorobjeva, Z.A. 1961.
Szintez klorofill fikszacija uglekiszloti v etiolivannih prorasztkah jalsmena prionvicseni. Fiziologija Rosztinij, 8, 1. 3-12.

Dorokov,B.L. - Boranina,I.I. - Makarinec,Sz.N. 1966.
Izmenenije intenszivnoszti fotoszinteza i ozimoj pseniců pri razlicsnom pitanii. Fiziologija, Moszkva, 8, 109-116.

Ejdelmann,Z.M. - Popova,O.F. 1966.
O razvitii fotohimicseszkoj aktivnoszti plasztidü v processze zelenija. Bot.Moszkva, 51, 590-599.

Ejdelmann,Z.M. - Modzsaev,A.Sz. 1963.
Dinamika szvetovoj reakcii vizaimoprevrascsenija kszantofillov v processze zelenénija. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R.Moszkva, 150, 4.9. 928-930.

Emerson,R. - Lewis,C.M. 1943.
The dependence of the guantum of chlorella photosynthesis on wave lenghh of light. Amer.I.Bot. 30, 165-178.

Erikson,G. - Kohn,A. 1961.
Zur makromolekularen Physiologie der Chloroplastern III. 74, 7. 221-232.

Erzsova,N.K. 1960.
Produktivnoszt fotoszinteza lisztev markovi pri podrimnem i veszennem proszeve. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R. Moszkva, 7, 104-109.

Faludi - Dániel - Galmiche. 1963.
The role of the chloroplast structure in the efficiency of the photosyntetic CO_2 fixation in chloroplast mutans of barley. Hereditas Lund. 50, 136-138.

Faludi - Dániel - Fridvalszky - Gyurján. 1968.
Pigment composition and plastid structure in leaves of carotenoid mutants of maize. Planta, Berlin, 78, 2. 184-185.

Farkas,G.L. - Dézsi,L. - Horváth,M. - Kisbán,A. - Udvardy,I. 1963.
Common pattern of enzimatic changes in detached leaves and tissues attached by Phytopatch. Z. 49, 343-354.

Felton,R. - Sherman,G.M. - Linshitz,H. 1964.
Formation of phase test intermediate of chlorophyll by electrolitic reduction. Plant.Sci. 203, 4942. 637-639.

Flint,E. - Lewis,H. 1963.
Concerning chlorophyll. Advar Frontiers Plant Sci. 6, 1-26.

French,C.S. 1961.
Light, pigments and photosynthesis. Photos.P. 447-474.

Friend,D.J. 1960.
The control of chlorophyll accumulation in leaves of Marguies wheat by temperature and light intensity. I.The rate of chlorophyll accumulation and maximal absolute chlorophyllcontens. Biochem.Biophysic. 13, 4. 776-785.

Fujii,T. 1959.
Mutations in ernhorn wheat induced by X-rays V. recovery of chlorophyll content in some mutants and double recessive segregante. Biochem. Tokyo, 34, 8. 261-267.

Gaponenko,V.J. 1963.
Ab kohkasznüh szuadnatszinah klorofillu i fotoszintezu. Veszci A.N.Sz.Sz.Sz.R. Szer.Bijal.Minszk, 4, 28-33.

Gassman,M. - Bogorad,L. 1967.
Studies of the regeneration of protoklorofillide after brief illumination of etiolated bear leaves. Plant.Physiol.Kutztown, 42, 6. 781-784.

Genkel,P.A. - Morozova,R.Sz. 1959.
Elektronna mikroszkopicseszkoe iszledovanije kloroplasztov Bellis perennis v veszennij period. Dokl.A.N. 6, 5. 575-578.

Giacomelli,M. - Belli Donini,M.L. - Cervigni,T. 1967.
Effects of kinetin on chlorophyll breakdown and protein levels in irradiated barley leaves. Radiation.Bot.Oxford, 7, 5. 375-384.

Ginnis,R.C. - Dyck,P.L. - Hildebrandt,S.G. - Lin,C.C. 1968.
The association of a third chromosome with chlorophyll production in Avena Sativa. Can.I.Genet.Cytol.Ottawa, 10, 2. 228-231.

Godnev,T.N. - Rotfarb,R.M. - Slük,A.A. 1960.
Bioszintez fitola pokrütoszemjanümi rasztenijami v temnote. Minszk A.N.B.Sz.Sz.R. 7, 1. 81-82.
Dokl.

Godnev,T.N. 1963.
Klorofill. Ego sztroenije i obrazovanije v rasztenii. Minszk. Dokl.A.N. B.Sz.Sz.R. 319.

Godnev,T.N. - Sabelszkaja,É.F. 1964.
O sztimuljacii nakoplenija klorofilla i karotinoidov pri kratkovremennom oklazsdenii proproszkov jacsmenja. Dokl.A.N. B.Sz.Sz.R. 11, 6. 961-964.

Goodwin,T.W. - Phagpolngarm,S. 1960.
Studies in carotenogenesis. The effect of illumination on carotenoid synthesis in frenchbean /Phaseolus vulgaris/ seedling. Biochem. Biophysic. 76, 1. 197-199.

Goodwin,T.W. 1965.
Chemistry, biochemistry and biochemistry of plant pigments. Biochem. Biophysic. 583.

Guillot,L. - Salomon,T. - Dauce,A. - Signol,M. 1967.
Relations entre les modifications de la ultrastructure plastidiale la teneur en pigment et la composition en lipides ploaires de feuilles de mais traitess par la aminotriazole. Bull.Soc.Franc.Physiol. Viget,Paris, 13, 1. 63-75.

Habetinek,J. 1966.
Vliv nichych davek skutniho u chronichiha gamma razeni na mutabilitue jecmene. Praha. Sbornik Vys.Skol.Zem.Praze. 461-470.

Henke,D. 1963.
Beitzag zum Stoffwechsee chlorotischer pflanzen II. Die Beziehungen zwischen N.Stoffwechosel und Chlorofyllgehalt. Albrech-Thal-Archiv, Berlin, 7, 7-8. 537-552.

Hill,R. - Bendall,F. 1960.
Function of the two cytochrome components in chloroplasts a working hypothesis. Biochem.Biophysic. 186, 4719. 136-137.

Horváth - Lasztity 1967.
Effect of kinetin on the pigment content of barley leaves. Acta Agron.Hung.XVI. 393-396.

Intosh,R.A. - Baker,E.P. 1968.
Citogenetical studies in wheat II. An analyses of chlorophyll abnormalities in hexaploid wheat. Genet.Res.London, 12,1. 11-19.

Kahnovics,L.V. 1963.
Ab nakoplenii klorofillu a i b zmjanenni plasztüdnaga aparatu u liszcjah cübuli prü aszvjatlenni roznümi tüpami lumineszcentnüh, ljamp. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R. 3, 64-68.

Kapper,H. 1953.
Über ein Fall plasmonbedingter Weisschignit bei Plantago major Berlin. Dtsch.Bot.Ges. 66, 123-133.

Karabanov,I.A. 1968.
K voproszu o dejsztvii gibberellina na szoderzsanije klorofilla v rasztenijah. Fiziol.Raszt.Moszkva, 15, 6. 1068-1070.

Karapetian,V.K. 1963.
Genetical analysis of ryewheat and wheatrye hybrids. Proc. Sec.Internat.Wheat Gen Symp.Lund. 2, 467-468.

Karjakin,A.V. - Terenin,A.N. 1963.
Obratimoe vülvetanie klorofilla i ego analogov pod dejsztvijem moscsnüh szvetovüh impulszov v rasztvorennom i adszorbirovannom szosztojanijah. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R. 22-29.

Kaszjanenko,A.G. - Hoszürov,J.Sz. 1968.
O dejsztvii geneticseszkih faktorov na fotoszinteticseszkij apparat Arabidopsis thaliana /L/ Heynth, Fiziol.-Raszt. Moszkva, 3, 422-429.

Kasznovszkij,A.A. - Drozdova,N.N. - Paksina,E.V. 1960.
Dejsztvije karotina na fotohimicseszkije szvojsztva klorofilla. 25, 2. 288-295.

Koski,V.M. 1950.
Chlorophyll formation in seedling of Zea mays L.Arch.Biochem.Biophysic. 29, 399-

Koski,V.M. - French,C.S. - Smith,F. 1951.
The action spectrum for the transformation of protochlorophyll to chlorophyll-a in normal and albino cornd seedling. Arc.Biochem. 31, 1-17.

Kolesznikov,V.A. - Pilscsikov,F.N. 1968.
Vlijanije plasztarsznoj vszpashi na rasztkornej i nakoplenie klorofilla v liszjah jabloni. Izv.T.Sz.H.A.Moszkva, 6, 152-158.

Kranz,A.R. 1964.
Berichungen zwischen Evolutions studium und Chlorophyll gehalbeim Weizen, 51, 13, 319.

Kuperman,F.M. - Marjakina,I.I. - Zelikson,B.M. - Stanalev,S. 1965.
Utizaj spektralnog sastava svetcosti na razvice fisioloshe osobine semenjace secerne repe. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R. 13, 10. 783-795.

Kutjurin,V.M. 1960.
Fotohimicseszkij obmen atomov vodoroda klorofilla pri fotoszinteze. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R. 7, 2. 133-140.

Láng 1967.
Növénytermesztés. Budapest.

Liljenberg,C. 1966.
The effect of light on the phytolization of chlorophyllide and the spectral dependence of the process. Physiol.Plant, 19, 3. 848-853.

Lundengardh,M. 1961.
Response of chloroplast sytochromes to light and substrates. Physiol.Plant.192, 4799. 243-248.

Lundengardh,H. 1964.
The effect of light on chloroplast carotenoids. Physiol. Plant. Cobenhavn. 17, 2. 482-491.

Madsen,A. 1961.
A Photochemical conversion of protochlorophyll to chlorophyll--a. Progress in Photobiology, Amsterdam, Elsevier Publ.Co. 567-569.

Meister,A. 1968.
Zur Chlorophyllbildung in hurzzeitig belerechteten etiolierten Blattern von Phaseolus vulgaris. Kulturphlanzen.Berlin Akad. 16, 91-96.

Miskira,D. 1966.
Interaction of benzimidazole and allantoin on the chlorophyll content of detached wheat leaves. 53, 18. 283-284.

Misra,R. - Singh,J.S. Singh,K.P. 1968.
Dry matter production in sun and shade leaves and a simple method for the measurement of primari productivity. Curr.Sci. Bangalore, 37, II. 306-307.

Modi,V.V. - Patua,D.K. 1959.
Biosynthesis of carotness in carott extraxts. Publ.Physiol. 184, 983-984.

Monéger,R. 1968.
Un mecanisme possible d action de la lumiere sur les biosyntheses der carroténoides chez les vegetand superierers chlorophylliens. Bull.Soc.Franc.Physiol.Veget.Paris, 14, 4. 473-497.

Nikolszki,T.K. - Mankievics,V.J. - Zsebrak,E.A. 1969.
Kolkaszl klorofillu i fotoszintez a tetraploidnüh form.
Veszci.A.N.B.Sz.Sz.R.Bijal Nauk Minszk L. 1, 63-68.

Nilov,G.J. Blagonravova,L.N. 1968.
Izmenenije aktivnoszti klorofillazü i szoderzsanija klorofilla v lisztjah rasztenij pod vlijanijem nekotorüh klooorganiscseszkih peszticidov. Dokl.V.A.Sz.H.NIL.Moszkva, 6, 21-23.

Novikov,V.A. - Vitkovszkaja,V.V. 1960.
Dinamika zelenüh i cseltüh pigmentov v ontogeneze jarovoj pszniciü. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R.Moszkva, 175,178.

Packer,L. 1963.
Structural changes correlated with photochemical phosphorylation in chloroplasts membrans. Biochem.Biophys.Acta, Amsterdam-London-New York 75, 1. 12-22.

Price,L. - Klein,W.M. 1961.
Red, forred reaction and chlorophyll syntheses. Plant. Physiol.Kutztown, 36, 6. 733-735.

Porohnevics,N.V. - Kalisevics,Sz.V. 1967.
Vlijanije szootnosénija razlichnüh koncentracij cinka i medi nakoplenie klorofilla v lisztjah 1 na. Dokl.A.N.B.Sz.Sz.R. Minszk, 11, 7. 634-637.

Rabinowitch,E. 1963.
Two photochemical steps in photosyntheses and the structure of chloroplasts. La photosynthese, Paris Centre Nat.Res. Sci. 125-136.

Rasztorgereva,D.J. 1963.
Pszledejsztvie ponizoenn temperaturii karnavoj szredü na nakoplenije i zseltüh pigmentov v lisztjah nekotorüh rasztenij. Dokl.A.N.Sz.Sz.Sz.R. Moszkva, 11, 2. 316-320.

Ratner,E.J. 1961.
Vlijanije molibdena dinamiku pigmentov plasztid v lisztjah razlichnüh rasztenij. Dokl.A.N.Sz,Sz.Sz.R. 8, 6. 707-714.

Sahai Srivastava,B.J. - Atkin,R.K. 1968.
Effect of second-leaf removal or kinetin treatment on the nucleic-acid metabolism of senescing first seedling leaf of barley. Biochem.J. London, 107, 3. 361-366.

Sakov,A.A. - Balaur,N.Sz. - Konduruskin,T.A. 1967.
Formirovanije membrannoj szisztemü kloroplasztov pri oszvescsenii raznümi lucsami spektra. Fiziol.Raszt.Moszkva, 14, 5. 872-879.

Sakov,A.A. - Siscsenko,Sz.B. 1965.
Dejsztvije karotkovolnavüh ne trafioletovüh lucsej na bioszintez pigmentov i rasztenij. Fiziol.Raszt.Moszkva, 12, 3. 432-439.

Sesták,Z. - Bartos,I. 1962.
Photosynthesis and chlorophyll content in different areas of fodder cabbage leaves. Biochem.Biophysic.4, 1. 47-53.

Sesták,Z. 1964.
Factors affecting the accuracy of chlorophyll a and b determination by means of their paper chromatographic separation and colorimetric measurement in eluates. Biochem.Biophysic. 6, 2. 132-141.

Seybold,A. - Falk,H. 1959.
Die Hiedelberger chlorophyllbestimmungen - Eine Überprüfung. Physiol.Plant. 53, 4. 339-375.

Slük,A.A. 1965.
Metabolism klorofilla v zelenom rasztenii biokémija, biofizika fotoszinteza. Dokl.A.N. Moszkva, 170-189.

Slük,A.A.-Gaponenko, V.J. 1965.
Szravnitelnoc iszledovanije obnovlenija klorofilla a v raznüh csatjah rasztenija. Biochemija, Moszkva, 7, 6. 625-637.

Slük,A.A. 1965.
Izucsenije processza obnovlenija klorofilla metodom mecsenüh atomov. Biokemija-biofizika,Moszkva, 179-184.

Smith,J.H.C. 1963.
Chlorophyll formation and photosynthesis. Proc.Fifth.Internat.Cong.Biochem.Moscow-Owford. Pergamon Pr. 6, 151-162.

Smith,L.W. - Breidenbach,R.W. - Rubenstein,D. 1965.
Thin layer chromatography of plant pigments on mannitol or sucrose. Biochem.Biophysic.Moscow, 148, 3369. 508-509.

Stirban,M. 1968.
Relationship between the assimilatory pigments the intensity of chlorophyll fluorescence and the level of the photosynthesis zone in Zostera mazina L.Rev.Roumaine.Biol.Ser.Bot. Bucuresti, 13, 4. 291-295.

Sun,C.N. 1963.
The effect of genetic factors on the submicroscoopic structure of genetic factors on the submicroscopic structure of soybean chloroplasts. Biochem.Biophysic. 3, 257-264.

Sunderland,N.L. 1966.
Pigmented plant tissus in culture I. Auxins and pigmentation in chlorophyllous tissues. Biochem.Biophysic. 30, 118. 253-268.

Szalai,I. 1968.
Gibberellinsaure und Chlorophyllgehalt des Blattes von Phaseolus vulgaris L. Planta, Berlin, 83, 2. 161-165.

Szapozsnikov,D.J. 1964.
Pigmentü plasztid zelenüh rasztenij i metodika ih iszledovanijja. Moszkva-Leningrad Izd."Nauka" 121.

Szecsenszka,M.Sz. - Vecser,A.Sz. 1967.
O fotohimicseszkoj i okszdaznoj aktivnoszti kloroplasztov dvuh mutantnüh form tomata. Dokl.A.N.B.Sz.Sz.R.Minszk, 11, 11. 1027-1030.

Tabentszkij,A.A. 1953.
K voproszu ob upravlényiji processzami pbrazovannyija zelenyih plasztid. Izv.A.N.Sz.Sz.Sz.R. Szer.Biol. 1, 71-95.

Trachsel,D. 1968.
Chloroplasts use blue and red to increase plant growth. Cpo.Socies,Madison, 20, 9. 19.

Tyler,I.E. 1964.
In situ detection and estimation of chlorophyll and pigments. Preliminary riport Pro.Nat.Acad.Sci.Us.St.Am.Washington, 51, 4. 671-678.

Virgin,H.J. 1960.
Pigment transformations in leaves of wheat after irradiation. Photophysiology, New York-London Acad. 13, 1. 155-164.

Virgin,H.I. 1967.
Carotenoid synthesis in leaves of etiolated wheat seedlings after varying light and dark treatments. Physiol.Pl.Lund. 20, 2. 314-320.

Virgin,H.I. - Arvidsson,L.G. 1968.
On the delimitation of chlorophyll formation after an irradiation with a sharply defined light area. Physiol.Plant.Kabenhavn, 21, 6. 1177-1184.

Vlaszenko,N.E. - Godnev,T.N. 1968.
K voproszu o vlijanii natrija, kalija i klora na nakoplinija karotina i klorofilla v lisztjah szaharnoj szveklü. Dokl. Acad.Nauk B.Sz.Sz.R. Minszk, 12, 10. 930-932.

Voszkreszenszkaja,N.P. 1964.
Znacsenie szpektrolnogo szasztava deja fotoszinteticseszkoj dejatelnoszti zelenogo rasztenija. Izv.A.N.Eszt Sz.Sz.R. Szer.Biol. Tallin, 3, 193-204.

Voszkreszenszkaja,N.P. - Necsaeva,E.P. - Vlaszova,M.P. - - Nicsiporovics,A.A. 1968.
Znacsenije szinego s zveta i kinetina dlja voszsztanovlenija fotoszinteticseszkogo apparata sztarejuscsih lisztev jacsmenja. Fiziol.Raszt.Moszkva, 15, 5. 890-897.

Voszkreszenszkaja,N.P. - Necsaeva,E.P. 1967.
Dejsztvije szinego, krasznogo i zellenogo szveta na szoderzsanije belka, nukleinovüh kiszlot i klorofilla v molodüh rasztenijah jacsmenja. Fiziol.Raszt. Moszkva, 14, 2. 299-308.

Wasserman, A.R. - Heischer,S. 1968.
The stabilization of chloroplast function. Biochem.Biophysic. Acta, Amsterdam, 153, 1. 154-169.

Waygood,E.R. 1965.
Benzimidazola effect in chloroplasts of wheat leaves. London Phys.Plant. 40, 6. 1242-1247.

Wieckowski,S. 1963.
The influence of temperature and light intensity on the leaf growth and chlorophyll synthesis. Acta Soc.Bot.Pollen, Warsawa,32, 4. 719-730.

Wild,A. - Egle,K. 1968.
Die Grösse der photosynthetischen Einkeit und ihre Variabilität.II.Die Bedeutung der Carotinoide als Energielieferanten für die Photosynthese einer matierten Chlorella. Planta, Berlin, 82, 1. 73-86.

Willjam,T.R. - Naylor,A.W. 1967.
Temperature and plant adaption I interaction of temperature and light in the synthesis of chlorophyll in corn. London - New York, 42, 12. 1713-1715.

Ziegler,R. - Egle,K. 1965.
Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. I. Kritische Überprüfungen der spektralphotometrischen Chlorophyll Bestimmung. Beith.Biol.Pfl. Berlin, 41, 1. 11-37.

Yamamato,J. - Tomita,Y. 1957.
Studies on the bio-pigments and vitamins. III. The application of paper chromatography to the separation and determination of carotenoid pigments. Biochem. Tokyo, 3, 1. 16-24.