

Nagy-Tóth Ferenc

az MTA külső tagja

# Fényhatásvizsgálatok egysejtű zöldmoszatokon

Elhangzott 1999. október 12-én

## I. Bevezető (A fény kozmikus tényező)

Az autotróf növényi életnek négy alaptényezője van: 1. a *talaj* mint biológiailag értékesíthető tápanyagkészlet; 2. a *víz* mint oldószer és reakcióközeg, valamint elektron- és protondonor; 3. a *levegő* mint gáznemű tápelemforrás (fotoszintetikusán, illetve diazotrofikusán megköthető szén-dioxid és nitrogén és a reakciófolyamatokat kiváltó és szabályozó oxigén); és 4. a *napfény* mint sugárzó energia. Az első három tényező a földi életszintér (bioszféra) zárt ökoszisztémájában az életfolyamatok hatására is (nem csak a Föld bolygómozgása miatt) *változhat, alakulhat*, míg a kozmikus eredetű napfény szabályos (év-, napszakos) vagy szabálytalan (felhősödés) változásai ellenére is *állandó, konstans*. A földi feltételek között szeszélyesen ingadozó napfény hatására a fotoszintetizáló növényekben, az ingadozásokat kiegyensúlyozandó és átvészeldő, hatékony és energiaigényes, szövetvényes alkalmazkodások keletkeztek, a sugárzó energia befogására és hasznosítására, főleg pedig káros hatásainak kivédésére; cönózisoktól molekuláris szintig. „A fény a fotoszintézisnek olyan szubsztrátja, amelynek mennyisége a természetben nagymértékben változhat. Annak elnyelését a növény csak korlátozott mértékben képes szabályozni, és feleslege esetén a növényt ezáltal érő energiátöbblet destruktív folyamatokat válthat ki.” (Szigeti, 1998.) Az ásványos táplálkozásban érvényesülő szelektív anyagfelvételt a fény hasznosításában az alkalmazkodási szabályozás helyettesíti. A fényhez való alkalmazkodás csak passzív lehet, míg a

földi tényezőkkel szemben lehet aktív is; vagyis: földi környezetét a növény alakíthatja is, a fényviszonyokat azonban nem.

Rége (Jörgensen, 1977) a moszatok fényhez való alkalmazkodásának három változatát ismerték, úgymint: a fotoszintetikus pigmentek mennyiségi arányainak a megváltozásával (*Chlorella*-típus); a fotoszintézis enzimjeinek a mennyiségi megváltozásával (*Cyclotella*-típus); az előző két változat váltakozásával (*Skeletonema*-típus); izzólámpa fényében *Cyclotella* típusú, neonlámpa megvilágításában a *Chlorella* típusú alkalmazkodás jön létre a fotoszintetizáló moszatok szintestecskéiben. Az alkalmazkodási mechanizmusok állandó készenléti állapotban tartása és működtetése emészti fel a fotoszintézisben megkötött napfényenergia több mint 90%-át (a fotoszintézis hatásfoka alig 3–5%).

### I.1. A fényérzékelés szerkezeti és működési egységei

A fényfelfogás elsődleges helyei, szerkezeti elemei az igen változatos megjelenésű szintestek (plasztiszok), a sugárzó energia hasznosítására és ingadozásai kiváltotta hatásainak szabályozására azonban csak a zöld szintestek (kloroplastiszok) alkalmazkodtak. Alakilag és szerkezetileg ezek is igen különbözőek, különösen a zöldmoszatok körében, működésileg azonban hasonlóak, amennyiben a bennük végbemenő életfolyamatok mindig a tilakoidok makromolekuláris hártarendszerébe ágyazott zöld színanyagokhoz, a klorofilokhoz kötöttek. Az *a*-klorofill 3 milliárd éve létezik az evolúció által meg nem változtatva, szerkezeti módosulása a szelekcióban nem volt előnyös (Mauseth, 1995). A működő klorofilok, miként más fotoszintetikus pigmentek is, mindig fehérjékhez kötöttek. Ez a 3 milliárd éves összekapcsolódás azonban bár gyaníthatóvá teszi, nem jelenti párhuzamos evolúciójukat, ellenkezőleg: a klorofilok, különösen pedig a karotinoidok sokfélesége arra enged következtetni, hogy a kapcsoló fehérjék bármely elérhető pigment megkötésére alkalmazkodtak, mivel az általuk biztosított *fotoptrotekció fontosabb volt a hatékony fotoabszorpciónál* (Green, 1998).

A klorofilok és a karotinoidok az őket megkötő fehérjékkel együtt a konvergens fejlődés folyamán a két fő feladat – a fényvédelem és a fénybefogás – egyidejű ellátására alkalmas működési egységekké alakulva ágyazódtak be a zöld- (növények) moszatok lipoproteikussá összeszerelődött tilakoid hártarendszerébe. Az evolúció folyamán változatos szerkezetű működési egységek keletkez(het)tek. A növényvilágban jelenleg is létező ilyen pigment-protein egységekből, a rendkívüli kitartással végzett kutatások eredményeként, két alapvető folyamatípus vált ismertté: az I-es és a II-es fotoszintetikus rendszer

(fotokémiai rendszer, fotoszisztéma, Photosystem I, II, PS I, PS II). Mindkét rendszerhez többszáz pigmentmolekula tartozik, melyek közül esetleg csak minden 300. lehet eredményes a fényenergia kémiai energiává történő átalakításában, a többi a *fotonzuhatag káros hatásainak elhárításában* hasznosul.

Az I-es fotoszintetikus rendszer (PS I) központi együtteséhez (Core Complex I, CCI) tartozik, több ismert vagy még ismeretlen szerepű hidrofób és hidrophil polipeptid mellett, 80–90 *a*-klorofill-molekula, 2–15  $\beta$ -karotin és a két molekulapár (dimér) *a*-klorofillból álló reakcióközpont (Reaction Centre, RC), a P700. Jellemző a *b*-klorofill és a xantofillok hiánya. A központi együttes köré csoportosul a változó helyzetű és terjedelmű fénybegyűjtő antennapigment-rendszer (Light Harvesting Complex I, LHCI), amelyben *b*-klorofill is van; az *a*-klorofillhoz viszonyítva 3,5:1 molarányban (Bowyer–Leegood, 1997; Fodorpataki, 1999).

A II-es fotoszintetikus rendszer (PS II) az újabb szerkezet elemzések szerint 25 különböző alegységből álló „megalocomplex” (Dekker, 1998), „supercomplex” (Barber et al., 1998). Központi részében a 20–30–40 *a*-klorofill mellett 3–10–15 *b*-klorofill, továbbá 8  $\beta$ -karotin, 2,5 lutein, 1 violaxantin is található (*a/b*-klorofill 2:1) (Bowyer–Leegood, 1997; Irrgang et al., 1998; Fodorpataki, 1999). Reakcióközpontját ugyancsak egy *a*-klorofillpár, a P680 képezi (*a*-klorofill nélkül nincs fotoszintézis), mely a D1-D2 heterodimér polipeptidhez kötött. Ugyancsak ehhez az igen érzékeny és a fényhatás miatt folyton megújuló fehérje-makromolekula párhoz kapcsolódik még két-két tirozin (Tyr<sub>Z</sub>, Tyr<sub>D</sub>), feofitin (Pheo), kinon (Q<sub>A</sub>, Q<sub>B</sub>) és egy nem hem típusú vas (Fe<sup>2+</sup>). A pigment-protein alegységek (CP47, CP43) mellé csatlakozik a citrokrom *b*559 (Cyt *b*559) két funkcionális változata (Cyt *b*559  $\alpha$ , Cyt *b*559  $\beta$ ), melynek a P680 reakcióközpontból kiinduló fotonfluxus kiegyensúlyozásában (Heimann et al., 1998), a II-es fotoszintetikus rendszer körüli elektronciklizálásban van fontos szerepe (Fodorpataki, 1999).

A II-es fotoszintetikus rendszer periférikus része a fénybegyűjtő antennapigment-rendszer (LHC II), mely a tilakoid hártyszerkezet *összklorofill- és fehérjetartalmának felét képezi, s egyben az élővilág legnagyobb mennyiségben levő membránfehérje-komplexe* (Bowyer–Leegood, 1997; Barber, 1998; Flachmann et al., 1998; Fodorpataki, 1999). Mérete, tömege és helyzete a fényviszonyok és az életfeltételek szerint változik, s ezeknek megfelelően állandó szerkezeti átalakulásban leledzik (Dekker et al., 1998). A reakcióközpontoz viszonyított klorofilltartalma is változó; általában 200 (Bowyer–Leegood, 1997), zöldmoszatokban csupán csak az *a*-klorofill eléri az 550 molekulát (Wilhelm et al., 1998). *A b-klorofill-tartalom legnagyobb mennyisége pedig minden zöld növénynek a II-es fotoszintetikus rendszer fénygyűjtő antennapigment proteinegyüttesében van,*

ahol az *a*-klorofillhoz képest eléri az 1:1 értéket. Különösen a CP 25 polipeptid komponense gazdag *b*-klorofillban. *E pigment-protein együttes a/b-klorofilltartalom-változása jellemző mértéke a két fotoszintetikus rendszer közötti fotonfluxus-kilengések előidézte elektronszállítási ritmust szabályozó folyamatok következményeinek.* Bár más, főleg enzimatikus folyamatok (xantofill-ciklus, aszkorbát-glutation- és Mehler-reakciók, LCH II *b*-foszforiláció) részvétele a szabályozásban tompítja az *a/b*-klorofillarány mennyiségi értékét e vonatkozásban (Noctor–Foyer, 1998; Norén et al., 1998; Rosevear et al., 1998). Úgy szintén működési jellemzője ennek az antennapigment-együttesnek a karotinoidtartalom. Legnagyobb mennyiségben a lutein fordul elő, de a xantofill-ciklus pigmentjei, a violaxantin, anteraxantin és zeaxantin is rendszeresen jelen vannak, s a fényvédelem legváltozóbb tényezőinek számítanak (Rosevear et al., 1998).

Az életfeltételektől függően helyenként létrejövő magas pigment-, illetve klorofillkoncentráció miatt kölcsönhatások által különböző méretű tömörülések (halmazok, aggregátumok), a II-es fotoszintetikus rendszer központi együttese körül legyezőszerű szerkezetek (chiral order) keletkezhetnek, melyeknek fontos szerepe van a gerjesztett energia káros mennyiségének az eloszlásában (Cseh et al., 1998; Garab et al., 1998; Lin, S. Q. et al., 1998). Gyenge fényben sokkal kiterjedtebb, mint erős fényben, *s a mennyiségi változásokat jól tükrözi az a/b -klorofill aránya* (Norén et al., 1998; Polle–Melis, 1998; Walters et al., 1998; Fodorpataki, 1999). Az ilyen szerkezetű aggregátumok létrejöttét a  $Mg^{2+}$ , illetve túlzott fénygerjesztés hőkisugárzásából keletkező hőimpulzusok (heat package) is kiválthatják (Garab et al., 1998). A hőimpulzusok keletkezésében különösen fontos szerepe lehet a kvantumonként nagyobb energiájú kék fénynek.

A II-es fotoszintetikus rendszer egyike a tilakoid hártályák legösszetettebb pigment-protein együtteseinek, nemcsak összetevőinek száma, hanem működési egységisége szerint is. Szerkezetének és működésének részletes felderítése nemcsak a fotoszintézis-, hanem a sejtbiológia-kutatás célja is (Barber, 1998; Flachmann et al., 1998). Szerepe elsődleges nemcsak a töltésszétválasztásban és az elektrongerjesztés és -szállítás elindításában, hanem a szeszélyesen ingadozó fotonáramlás szabályozásában is. A fényenergia mindkét fotoszintetikus rendszert egyenlő mértékben érinti (a kapcsolt és nem kapcsolt membránrészekről eltekintve), a hatásfok szerinti elosztást azonban főleg a II-es fotoszintetikus rendszer antennapigment-együttese szabályozza. (Bowyer–Leegood, 1997). Ennek összeszerelése, szerkezete készen van, még mielőtt a klorofilltartalom alig mutatható ki (Flachmann et al., 1998). Zöldmoszatokban (*Scenedesmus quadricauda*) működése az egyedfejlődéssel szaka-

szosan változik: maximális a fényszakasz 3–5. órájában, lassul a 8.-ban, s csak 20%-os a 12.-ben, amikor az új granumtilakoidok képződnek (Mészáros et al., 1998). Szerkezeti és működési hatókörébe tartozó pigment-protein komplexek mennyiségi érzékeny változásai jelenleg is biztató mérési mutatói lehetnek a fény és más környezeti tényezők hatásainak, melyeknek ismerete elősegítheti a jövőbeli kutatásokat.

## I. 2. A pigmenttartalom és az a/b-klorofill viszonyának változása

A zöldmoszatok klorofilltartalma meglehetősen tág határértékek ([0,1]0,6–0,8–6,0–8,6 [15,0]%) között váltakozik (1. táblázat); ugyanazon faj (*Chlorella pyrenoidosa*, *Scenedesmus obtusiusculus*, *Sc. acutiformis*, *Sc. acutus*) keretén belül is. A fajlagosság általános hiánya (virágos növényeknél is) azt jelzi, hogy a pigmentrendszer evolúciójában a szabályozás, a környezeti ökológiai feltételekhez való alkalmazkodás mindvégig döntőbb jelentőségű volt más morfofiziológiai folyamatoknál, amelyek meghatározták az élővilágnak jelenleg még meglévő diverzitását.

Géntechológiai próblálkozásokkal nem sikerült (még eddig) specifikusan meggátolni a sejtmagban kódolt, de a kloroplasztiszokban összeszerelt II-es fotoszintetikus rendszer fénybegyűjtő antennapigment-együttesének a felhalmozódását. (Flachmann et al., 1998). A pigmentfehérjék a fotoszintetikus apparátus későbbi termékei (Láng, 1998; Nyitrai et al., 1998).

Természetesnek tekinthető, hogy a klorofilltartalom változásának leghatékonyabb tényezője a fény. Az erős, illetve a gyenge fényhez való alkalmazkodás (helio-, szciatofília) jellegei és működési szerkezeti mélyrehatóbbak, mint a más tényezők előidézte sajátságok. Erős fényben növekedett *Chlorella pyrenoidosa* vagy *Chlorella sp.* sejteje csak feleannyi klorofillt tartalmaztak, mint a gyenge fényben fejlődöttek (Burlew, 1961; Bogorad, 1964). Hajtásos növényekben (*Picea*) még nagyobb különbségek is lehetnek (Nyitrai et al., 1998). A fény és hőmérséklet hatásának tulajdonítható a klorofilltartalom évszakos változása (Ensminger et al., 1998).

Nyilvánvalóan a környezeti tényezők is befolyásolják a klorofilltartalmat, ám úgy tűnik, hogy ezek kedvező vagy kedvezőtlen hatásai közvetlenebbül érintik a szervezet (sejt)ökológiai tulajdonságait, mint a kettős öröklöttségű fotoszintetikus rendszereket. Táplálékhiányos környezetben a pigmenttartalom kisebb, de a változás nagyobb (2. táblázat) (Nagy-Tóth et al., 1980; Morrison–Critchley, 1998). A geokémiailag természetes összetételű KNO<sub>3</sub>-os tápoldatban fejlődött *Chlorella pyrenoidosa* sejteiben közel 20%-kal több volt a klorofill, mint a C:N aránya miatt előnyösebb (Tamiya et al., 1961) karbamidosban (Maslov–

Pinevich et al., 1966). Újabb vizsgálatok jelezték, hogy egyes szerves anionok szabályozó hatást gyakorolnak az I-es és a II-es fotoszintetikus rendszer közötti fényenergia elosztására; csökkentve a II-es és növelve az I-es rendszer elektrontranszportját (Jajoo et al., 1998). Változik a klorofilltartalom a sejtek korával, illetve egyedfejlődése szakaszai szerint is (Felföldy et al., 1962; Mészáros et al., 1998).

1. táblázat

Moszatok pigmenttartalma a szárazanyag százalékában

Moszatok	Tényezők	a-kloro- fill	b-kloro- fill	Karotin	a/b	Szerzők
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>		2,00	0,55	0,045	3,60	Rabinovich, 1951
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>		3,00	0,80	0,607	3,75	Felföldy et al., 1962
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	KNO <sub>3</sub> 2 g/l	3,20	1,50	0,180	2,13	Pinevich–Antonian, 1966
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	KNO <sub>3</sub> 80 g/l 12 ó.	1,57	1,07	0,037	1,47	Pinevich–Antonian, 1966
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	pH 5,2	1,75	1,30	0,181	1,37	Pinevich–Antonian, 1966
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	pH 1,0; 12 óra	1,06	0,28	0,105	3,78	Pinevich–Antonian, 1966
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	pH 12,0; 12 óra	–	–	0,190	–	Pinevich–Antonian, 1966
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	KNO <sub>3</sub> 0,2 g/l		2,83			Maslov–Pinevich, 1966
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	urea 0,2 g/l		2,51			Maslov–Pinevich, 1966
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	gyenge fény		6,60			Bogorad, 1964
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	erős fény		3,30			Bogorad, 1964
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>			0,80–6,30			Böger, 1964
<i>Chlorella vulgaris</i>	fiatal sejtek	2,80	1,60	0,588	1,75	Felföldy et al., 1962
<i>Chlorella vulgaris</i>	idős sejtek	0,80	0,40	0,360	2,00	Felföldy et al., 1962
<i>Chlorella vulgaris</i>			1,00–8,60			Böger, 1964
<i>Chlorella vulgaris</i>	egyetlen eset		15,0			Pirson–Böger, 1965
<i>Chlorella ellipsoidea</i>			1,70–4,40			Myers–Graham, 1959
<i>Chlorella ellipsoidea</i>			1,50–2,50			Burlew, 1961
<i>Chlorella sp.</i>			0,03–6,00			Burlew, 1961
<i>Chlorella sp.</i>			0,01–0,60	0,002		Burlew, 1961
<i>Chlorella sp.</i>	direkt napfény		1,60	0,160		Burlew, 1961
<i>Chlorella sp.</i>	diffúz napfény		3,50			Burlew, 1961
<i>Chlorella sp.</i>	melegházban		1,20–5,30			Burlew, 1961
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>			1,60–4,80			Böger, 1964
<i>Chlorococcum botryoides</i>		3,10	1,10	0,642	2,82	Felföldy et al., 1962
<i>Chlorodoster terrestris</i>		3,60	1,40	0,769	2,57	Felföldy et al., 1962
<i>Coelastrum microporum</i>		1,70	0,60	0,300	2,83	Felföldy et al., 1962
<i>Scenedesmus acutus</i>		2,50	0,90	0,431	2,77	Felföldy et al., 1962
<i>Sc. acuminatus</i>		2,20	0,80	0,481	2,75	Felföldy et al., 1962
<i>Sc. obliquus</i>			1,30–5,10			Böger, 1964
<i>Sc. oblusiusculus</i>		4,20	1,00	0,747	4,20	Felföldy et al., 1962
<i>Sc. oblusiusculus</i>	táplódat	3,80	1,30	0,560	2,92	Felföldy–Uherkovich, 1966
<i>Sc. oblusiusculus</i>	tengervíz 1,0	1,20	0,40	0,420	3,00	Felföldy–Uherkovich, 1966
<i>Sc. oblusiusculus</i>	tengervíz 1/4	3,70	1,30	0,610	2,85	Felföldy–Uherkovich, 1966
<i>Hydrodictyon africanum</i>	fiatal sejtek		1,97			Raven–Glidewell, 1975
<i>Hydrodictyon africanum</i>	idős sejtek		1,12			Raven–Glidewell, 1975
<i>Ulva lactuca</i>		0,09	0,07		1,30	Rabinovich, 1951
<i>Ulva lactuca</i>		0,33	0,17		2,20	Rabinovich, 1951
Moszat (általában)			0,50–1,50			Round, 1975
Moszat (általában)			6,00			Round, 1975

A klorofilltartalom (elsősorban az a-klorofill) a környezeti tényezők hatására való érzékeny reagálása révén általánosan elismert (és alkalmazott) érték-mérője (bioindikátor) a fotoszintézis-hozamnak (biomassza) (Hausmann, 1973; Wilhelm et al., 1998).

A pigment- és proteintartalom, valamint a fotoszintetikus hozam tápanyag-ellátottságtól függő változása két *Scenedesmus* fajban

Moszatok	Mérések		Sz.a.mg/l	Protein mg/l	a-klorofil sz.a./%	a-klorofil sz.a./%	Karotin sz.a./%	a/b	a + b/c	Karotin/klorofil
	tápcsoport	értékek								
<i>Scenedesmus acutus</i>	teljes	minimum	2530	89,40	7,30	2,95	3,00	2,59	3,05	0,33
		maximum	5424	281,27	14,17	5,33	6,76			
		közép	3977	185,14	10,74	4,14	4,88			
		diff. %	114	215,00	94,00	80,00	125,00			
	hiányos	minimum	430	30,05	0,12	0,09	0,45	2,86	2,74	0,36
		maximum	5424	419,05	14,17	5,33	6,89			
		közép	2927	224,55	6,92	2,42	3,41			
		diff. %	1006	1294,50	11 708,00	5822,00	1431,00			
<i>Scenedesmus acutiformis</i>	teljes	minimum	3110	152,00	2,41	0,85	0,87	2,89	3,95	0,25
		maximum	5592	375,30	15,20	5,24	5,14			
		közép	4351	263,65	8,80	3,04	3,00			
		diff. %	80	147,00	530,00	516,00	490,00			
	hiányos	minimum	820	18,26	0,12	0,11	0,26	2,72	2,92	0,38
		maximum	5592	375,30	15,20	5,24	5,53			
		közép	3206	196,80	5,17	1,90	2,42			
		diff. %	582	1955,00	12 566,00	4664,00	2027,00			

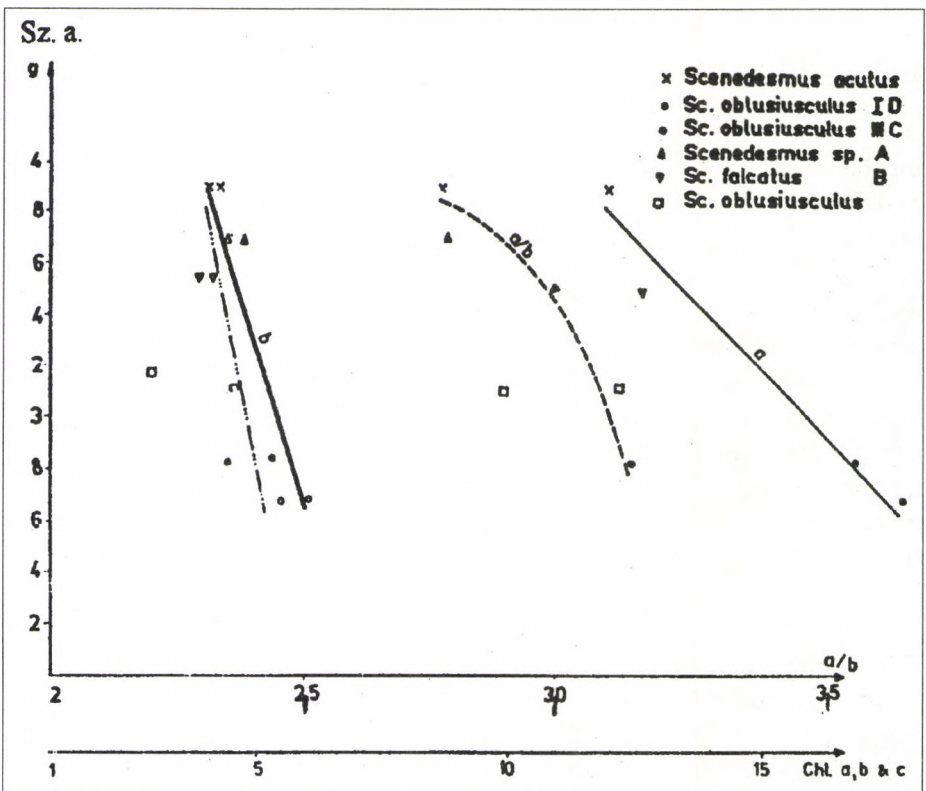
Sz.a. = száraz anyag

A fényhatásvizsgálatokban tanulságosabbnak tartják az *a/b*-klorofillarány meghatározását, mert az a fénybegyűjtő antennapigment-együttesek méret- és összetétel-változásai által a fotoszintetikus rendszerek működési alkalmazkodásait is jelezheti. A fénytűrő (heliofil) növények kloroplasztiszaiban az *a/b*-klorofil aránya általában 3,4–4,5; bennük kevesebb a *b*-klorofil, az I-es fotoszintetikus rendszer fénybegyűjtő antennapigment-együttese kisebb méretű. Ezzel szemben az árnyéktűrő (szciatofil) növények szintesteiben az *a/b*-klorofil aránya 2,6–3,4; több bennük a *b*-klorofil (különösen az LHC II fénybegyűjtő antennapigment-együttesének periferikus részében). Az értékek változnak növénycsoportok és ökotípusok szerint, fotoszintetikus rendszereik szerkezeti és működési alkalmazkodásának függvényében. Folytonos megvilágításban tartott lucfenyőcsemeték kloroplasztiszaiban az *a/b*-klorofil aránya 2,29 volt, míg a váltakozó fény/sötétségben növekvőkében 12,00 (Nyitrai et al., 1998). A borsólevél szintestecskéinek *a/b*-klorofillaránya természetes fényben 2,50, izzólámpa fényében 2,96, neónlámpájában 2,64 (Melis, Harvey, 1981, [cit. Fabian et al., 1983]). Mutáció nem változtatta meg jelentősen a lúdfű (*Arabidopsis*) szintestecskéiben az *a/b*-klorofil mérsékelt magas hányadosát (Björkman–Niyogi, 1998).

Moszatok sejtjeinek kloroplasztiszaiban az *a/b*-klorofil aránya 1,37–4,20 lehet (Felföldy et al., 1962; Pinevich–Antonian, 1966; Round, 1975). *Dunaliella salina* kloroplasztiszaiban erős fényben nagyobb, gyenge fényben pedig kisebb az arány, melynek szabályozásához a *b*-klorofil szintézise mellett

annak *a*-klorofillá váló átalakulása is hozzájárul (Tomitani et al., 1998). Laboratóriumi körülmények között a szaporodással járó sejtsűrűség-változás (kölcsonös beárnyékolódás) is befolyásolhatja az *a/b*-klorofill-viszonyt. *Chladophora glomerata* kloroplasztiszaiban nyáron fényben az *a/b*-klorofil hányadosa 2,31, árnyékon csak 1,80; télen pedig 3,30, illetve 3,43 (Ensminger et al., 1998). A téli hónapokban (október–március) alacsony hőmérséklet okozta lassú növekedés (vegetálás) következtében állapotodik meg magasabb szinten az arány, illetve a *b*-klorofill mennyisége.

A táplálkozási feltételek kisebb mértékben változtatják meg ezt a hányadost. Nitrogénnel ellátott és nitrogénhiányos tápoldatban tartott levelek *a/b*-klorofill hányadosa alig különbözött; 3,4, illetve 3,5 volt (Morrison–Critchley, 1998). *Scenedesmus acutiformis* és *Sc. acutus* kloroplasztiszainak klorofill-tartalmában a teljes és hiányos tápoldatok függvényében jöllehet nagy



1. ábra. *Scenedesmus* fajok fotoszintetikus teljesítményének és pigmenttartalmának összefüggése

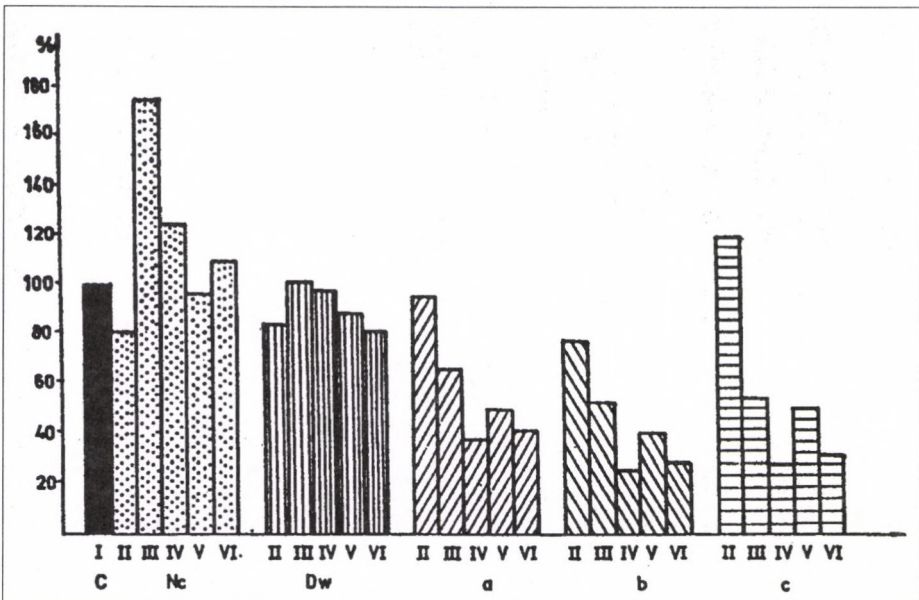


különbségek voltak, az  $a/b$ -klorofill arányaiban ezek nem mutatkoztak (2. táblázat) (Nagy-Tóth et al., 1980). Úgy tűnik, mintha a fotoszintetikus rendszerek elsősorban a pigment-protein együttesek szabályozó mechanizmusainak szerteágazó, energiaigényes működése által fékeződnek a kedvezőtlen tényezők hatásai és egyensúlyban marad a szervezet belső homeosztázisa.

A fényerősség és az  $a/b$ -klorofill aránya között ugyan nem lineáris a viszony (Fodorpatáki, 1999), a fénygátlás és a két klorofillvegyület hányadosa közötti összefüggés azonban fordított (Aro et al., 1993), és ez tűnik ki 6 *Scenedesmus*-törzs fotoszintetikus hozama és  $a/b$ -klorofill-arányainak az összevetéséből is (1. ábra) (Nagy-Tóth et al., 1980).

Ugyanakkor ezeknek a *Scenedesmus* törzseknek a pigmenttartalma (klorofilok és karotinoidok külön-külön vagy összesítve) és fotoszintetikus hozama (biomassza), valamint sejtszáma között nem lehetett tanulságos korrelációt megállapítani (2. ábra) (Nagy-Tóth et al., 1980).

A kloropasztizsok karotinoidtartalmának és a klorofilokhoz viszonyított változásai a fényenergia befogásában és az elektronok szállításában és a ger-



2. ábra. Szennyvizek hatása *Scenedesmus acutus* növekedésére és pigmenttartalmára.

I. Knop-Pringsheim-Felföldy-féle tápoldat (kontroll, C);

II-VI. porcelán- és gyógyszergyári szennyvizek 4 + 0 (II.), 3 + 1 (III.), 2 + 2 (IV.), 1 + 3 (V.), 0 + 4 (VI.) arányú keverékében; Nc = sejtszám; Dw = száraz anyag, a = a-klorofill; b = b-klorofill; c = c-karotinoidok

jesztett többletenergia hőszugárzásként való elosztatásában betöltött szerepére engednek következtetni. Régebbi kutatások kimutatták egyes karotinoid-vegyületeknek nemcsak algológiai rendszertani jelentőségét, hanem a fény-abszorpcióban és fényvédelemben („pajzsként” védik az érzékeny molekuláris rendszereket a káros oxidációktól), valamint a violaxantin, anteraxantin és zeaxantin fény keltette xantofillciklusban való részvételét is (Stransky–Hager, 1970; Czygan, 1982). Újabb vizsgálatok állapították meg, hogy erős fény hatására a tilakoid hártályák összkarotinoid-tartalma gyarapszik (Várkonyi et al., 1998), továbbá, hogy a xantofillciklus színanyagainak tartaléka a növényi pigmentrendszer egyik legváltozóbb tényezője; erős fényben a xantofill-tartalék zeaxantinná deepoxidálódik (Rosevear et al., 1998). A zeaxantin és anteraxantin szabályozza az elektrontranszportlánc redukált állapotát; kioltja a II-es fotoszintetikus rendszer gerjesztett energiáját; elősegíti a fénybegyűjtő antennapigment-együttes megfelelő aggregált állapotát; szabályozza a tilakoid hártályák fluiditását, és védi a lipid hártályákat a fotoredukcióktól (Sarry et al., 1998). A karotinoidok egyik elsődleges szerepe a fénybefogás és a gerjesztett többletenergia hőszugárzásként való elosztatása (Bowyer–Leegood, 1997; Björkman–Niyogi, 1998; Casper–Lindley–Björkman, 1998; Ritz et al, 1998).

3. táblázat

*A fényerősség hatása két Scenedesmus faj pigmenttartalmára és fotoszintetikus teljesítményére teljes értékű tápoldatokban*

Moszatok	Megvilágítás, lux	Tápoldat	Edény	Sejt/μl	Sz. a. mg/l	Protein mg/l	α-klorofil %	β-klorofil %	Karotin %	a/b	Klorofil/karotin	Karotin/klorofil
<i>Scenedesmus acutiformis</i>	10 000 + 10 000	KPF*	VS	87 187	3240	250,32	9,03	2,94	3,99	3,06	3,00	0,33
	5000	Tm	T	64 312	3110	375,30	5,23	1,72	2,44	3,04	2,85	0,33
	5000 + 5000		Gm	63 000	3460	–	2,41	0,85	0,87	2,84	3,74	0,27
10 000 + 10 000	VS	VS	92 750	5592	152,00	15,20	5,24	5,14	2,90	3,97	0,25	
<i>Scenedesmus acutus</i>	5000 + 5000	KPF	Gm	108 281	3870	133,72	7,30	3,25	3,15	2,24	3,35	0,30
	10 000 + 10 000		VS	116 875	3770	281,27	14,17	5,74	5,74	2,65	3,40	0,29
	5000	Tm	T	53 500	2530	174,20	12,25	4,10	6,76	3,00	2,43	0,41
	5000 + 5000		Gm	86 875	5424	153,86	13,41	4,70	4,28	2,85	4,23	0,24
10 000 + 10 000	VS		123 750	4146	117,74	13,17	4,15	3,40	3,18	5,04	0,20	

\* KPF = Knop–Pringsheim–Felföldy; Tm = Tamiya-módosított; T = vertikális csövek; Gm = gázmosó típusú edények; VS = Vladimirova–Szemenenko típusú edények

A fény közvetlen hatása mellett a kloroplasztiszok és sejtek karotinoid-tartalmát az anyagcserét közvetlenül érintő anyagok (tápsók, gátló vegyületek) is érzékenyen befolyásolják. Közismert a nitrogénhiány és cukorjelenlét

## Fényhatásvizsgálatok egysejtű zöldmoszatokon

karotinoidfelhalmozást elősegítő hatása, mely utóbbi lehet viszonylagos is, a klorofillok bioszintézisének gátlása miatt. „Valószínű, hogy a megnehezített életkörülmények a moszatsejtek karotinoidtartalmának növekedését idézik elő” (Halldal, 1970). Tápanyaghiányos, illetve kedvezőtlen összetételű tápoldatban *Scenedesmus acutiformis* és *Sc. acutus* sejteiben is valóban csökkent, de nem arányosan, úgy a karotinoid-, mind pedig a klorofilltartalom (1. ábra, 2. táblázat). Teljes értékűnek tartott tápoldatokban, de különböző fényviszonyoknak (5000–20 000 lux) kitéve a karotinoidtartalom független volt a klorofilloktól és az *a/b*-klorofill-hányadostól is (3. táblázat) (Nagy-Tóth et al., 1980). A karotinoidoknak a klorofillokhoz viszonyított mennyisége a teljes és hiányos tápoldatban termesztett *Scenedesmus*okban 2,74–3,95 közötti volt (tápanyaghiányban kisebb érték), míg különböző fényerősségeknek kitéve 2,43–5,04 (alacsonyabb fényerősségekben kisebb). Fordított viszonya (karotinoid/klorofill, átlagosan 0,3–0,4) is előfordul a szakirodalomban (Bowyer–Leegood, 1997).

4. táblázat

*A fehérje- és szénhidráttartalom változása Scenedesmus fajokban kísérleti körülmények között*

Moszatok	Tápoldatok	Megvilágítás, lux <sup>1</sup>	Termesztési idő, nap	Sejt/μl	Sz. a. g/l	Szénhidrát, sz. a. %	Összes protein, sz. a. %	Szénhidrát/protein	
<i>Scenedesmus acutiformis</i> Schroed. <i>Sc. obtusiusculus</i> Chod. <i>Sc. acutus</i> (Meyen) Chod.	KPF <sup>2</sup>	6500	41	75 125 101 375 111 125	1,52 1,17 1,86	14,20 13,65 29,10	45,00 50,18 36,00	0,310 0,260 0,800	
	KPF KPF + EDTA + urea T <sub>orig</sub> T <sub>m</sub>	5000	11	146 625	4,59	33,90	22,25	1,520	
			15	186 250	5,02	12,40	53,12	0,230	
15			87 750	2,30	5,20	57,19	0,090		
11			226 000	5,82	3,85	56,43	0,068		
<i>Scenedesmus acutiformis</i> Schroed.	KPF + 0,25% etanol KPF	5000	10	114 375	3,90	26,80	20,94	1,280	
				153 125	3,76	35,50	23,62	1,500	
	T <sub>m</sub> + Z; 1 : 1 T <sub>m</sub>	5000	8	323 875	4,33	5,10	63,75	0,080	
				190 875	3,14	5,45	57,50	0,094	
	KPF	K→P→S→F S→F→P→K 4000	5000	11	117 250	3,24	25,37	34,38	0,730
					122 500	4,61	34,90	24,19	1,400
					250 000	7,12	6,20	55,25	0,110
T <sub>m</sub>	5000→6400→ →8000→13 000 5000	6000	30	270 375	5,62	6,00	50,00	0,120	
0,10	278 125			3,83	6,30	63,12	0,099		
0,15	256 375	3,28	5,95	62,69	0,094				
0,20	215 312	3,08	4,80	61,19	0,078				

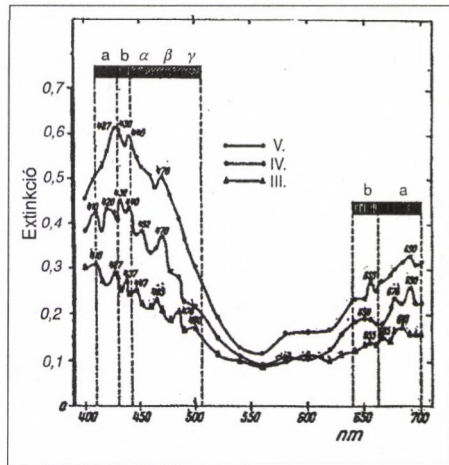
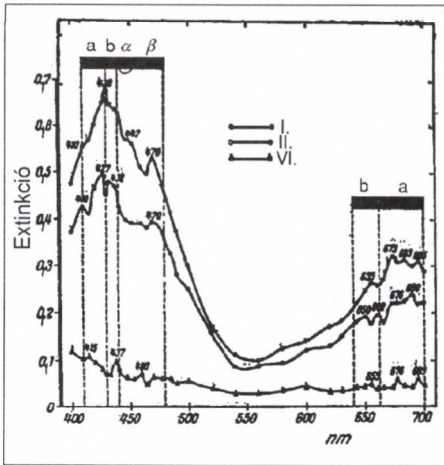
Magyarázat: 1. fény: sötétség 12 + 12 óra;  
2. KPF = Knop–Pringsheim–Felföldy; T<sub>orig</sub> = Tamiya-eredeti; T<sub>m</sub> = T<sub>orig</sub> + 10% talajkivonat;  
Z = Zajzonka ásványvíz; 0,10; 0,15; 0,25 = kultúrák napi tápoldatos felújítása;  
3. a fotofázisok elején és végén használt színárnyékolások, K→P→S→F = K = kék, P = piros, S = narancssárga

Az egysejtű zöldmoszatok fehérjetartalma közismerten igen változó (7,3–88%) (Milner, 1961). A szélsőséges határértékek elsősorban laboratóriumi termesztési technikáknak tulajdoníthatók, melyek között a fényerősség, színképi összetétel és megvilágítási időtartam mellett az alkalmazott tápoldatok anyagai is jelentős hatásúak voltak. A fotoszintetikus rendszerek pigment-protein szerkezetének fény és anyagcsere-tényezők általi változásait figyelembe véve, *feltételezhető, hogy a szüntelen mozgásban levő és állandó véletlenszerű fényvillanásoknak kitett sejtek folytonos fotoprotekciós és fotoreparációs állapota hozza létre a mindenkori életfeltételeknek legmegfelelőbb fehérjeszintet.* Különböző erősségű vagy színképi összetételű fénnel megvilágított és eltérő tápanyagtartalmú oldatokban termesztett *Scenedesmus acutiformis*, *Sc. acutus* és *Sc. obtusiusculus* biomasszájának fehérjetartalma 20,94–63,75% között változott; legkevesebb volt a 0,25% etanos Knop–Pringsheim–Felföldy-féle ( $\text{KNO}_3$ -tartalmú) tápoldatos és 5000 luxos megvilágítás mellett növekedett változatban, a legtöbb pedig a zajzonkai ásványvízzel kétszeresére hígított, Tamiya-féle (karbamidtartalmú) tápoldatos, úgyszintén 5000 luxos fényerősséggel megvilágított párhuzamos kísérleti változatban (4. táblázat). (Péterfi et al., 1969).

## II. A fényerősség hatása az egysejtű zöldmoszatok növekedésére és fotoszintézis-aktivitására

### II. 1. Egysejtű zöldmoszatok in vivo fényelnyelési színképe (abszorpció spektruma)

A nappalok és éjszakák váltakozása szakaszosságot hozott létre az életfolyamatokban is. A sejtosztódás napszakos váltakozása régóta ismeretes; nemcsak a virágos és virágtalan növények, hanem az állatvilág köréből is. A környezeti tényezők napszakoktól független szeszélyes ingadozásai a szerkezeti és működési szabályozási alkalmazkodások által időtartami különbségeket örökítettek az életfolyamatok ritmikus egymásutániségában. Ezért van az, hogy a szabad természetben csak kivételesen található (Simmer–Sodomkova, 1967), laboratóriumi kultúrákban is csak szigorúan ellenőrzött feltételek betartásával hozható létre olyan moszatpopulációk, amelyeknek minden sejtje (egyede) azonos fejlődési szakaszban (szinkronizált) legyen (Péterfi et al., 1972). Kevert fejlődési szakaszban nem szinkronizált levő moszatsejtenyészetekben a fényerjesztés és ennek nyomán a hasznosítás vagy kioltás a sejtek, kloroplasztiszok életkorától, a tilakoid hártarendszerek ennek megfelelő szerveződési fokától és pigmenttartalmától függően különböző.



3. ábra. *Scenedesmus acutiformis* élő sejtjeinek elnyelési színeképvonalai; I. erőlyesen növekvő, jól kifejlett kloroplasztiszt tartalmazó vegetatív sejt; II. kisebb kloroplasztisz-tartalmú vegetatív sejt; VI. színtestecske nélküli (hialin) sejt

4. ábra. Fényelnyelési színeképvonalak in vivo *Scenedesmus acutiformis*-sejtben; V. autospóra-anyasejt kifejlett kloroplasztisz-tartalmú leánysejtekkel; IV. autospóra-anyasejt kifejletlen kloroplasztiszokkal; III. osztódó sejt

*Scenedesmus acutiformis* tenyészetének sejtjei mikrofotometriásan mért (400–700 nm között, 5 nm-ként mért egyenként, összesen 105 sejtet) elnyelési színekép (abszorpciós spektrum) alapján legalább hatfélék lehetnek (3–4. ábra) (Nagy-Tóth–Soran, 1979):

1. intenzív fényelnyelésűek (magasabb extinkcióval), természetesen, a fejlődésük és működésük teljében levő sejt;
2. a kifejlett, de még ki nem szabadult autospórákat tartalmazó anyasejt;
3. kezdeti osztódásban levő kloroplasztiszokat, kevesebb klorofillt tartalmazó, vegetatív ciklusuk végéhez közeledő sejt;
4. azok továbbfejlődéséből keletkező, megnagyobbodott autospóra-anyasejt;
5. osztódó protoplazmájú anyasejt;
6. hialinos latens állapotban levő, nagyon kevés klorofillt még tartalmazó, kitaró sejt.

Mindegyik sejt típusnak jellemző elnyelési csúcsa van a kék (427, 430 nm) és a vörös (673, 676, 690, 695 nm) színtartományban. Ismeretes, hogy a tilakoid hártályba ágyazott pigmentek fényelnyelési színeképe (a porfirin-gyűrűk és a hozzájuk kapcsolódó polipeptidek kölcsönhatása miatt, a

nagyobb hullámhossz felé eltolódva, az *a*-klorofillé 675 és 695 nm közötti) különbözik az oldószerrel kivont pigmentekétől (Fodorpataki, 1999).

*Scenedesmus quadricauda* szinkronizált sejtjeivel végzett mélyrehatóbb vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy a napszakosan váltakozó sejtnövekedés és -fejlődés döntő tényezője az elektronszállító lánc működési sebességét is szabályozó II. fotoszintetikus rendszer (Mészáros et al., 1998).

## II. 2. Állandó fényerősségű megvilágításban termesztett különböző egysejtű zöldmoszatfajok növekedése és fotoszintetikus hozama

A természetbeli életfeltételekhez képest a kísérletileg beállított fényerősség és elkészített tápoldat szakaszos kultúrákban (batch culture) is csak viszonylagosan állandó, hiszen a sejtek szaporodása és kölcsönös beárnyékolódása, valamint a tápelemek abszorpciója miatt mindkét tényező fokozatosan változik, gyengül. Ez a folyamatos változás egyaránt érint minden egyidejűleg vizsgált moszatfajt, s ily módon a köztük levő különbségek ökológiai, esetleg evolúciós (specifikus) eredetűeknek tulajdoníthatók.

A tanulmányozott moszatfajok (törzsek) közötti növekedésbeli (sejtszám, biomassa) és összetételbeli (fehérje, pigment) különbségek egyáltalán nem vagy csak esetlegesen társíthatók rendszertani bélyegekkel (5. táblázat).

A környezeti, táplálkozási tényezők közvetlenebb hatása alapján, mely az egysejtű zöldmoszatok nagyfokú növekedési és alakváltozékonyságában (plaszticitásában) is megnyilvánul (Nagy-Tóth, 1987), a különbségek elsősorban és meggyőzően ökológiai alkalmazkodási adottságokkal hozhatók összefüggésbe. Azonos növekedési feltételeknek kitett, különböző ökológiai adottságú (spektrumú) moszatfajok fotoszintetikus és anyagcsere-szabályozási folyamatai eltérő belsőenergia-mennyiséget fogyasztanak életműködéseik fenntartására; vagyis: az ökológiai öröklöttségű élettani igényeiknek az adott kísérleti feltételek mennyire felelnek meg, s eszerint a fényből nyert energiájuk hányadrésze hasznosulhat prosperálásra vagy csupán vegetálásra, túlélésre. Az adatokból kitűnik a magas pigment- és fehérjetartalom és az alacsony fotoszintetikus hozam egybeesése (*Keratococcus braunii*, *Scenedesmus obtusiusculus*, *Schizochlamys gelatinosa*), amely a II-es fotoszintetikus rendszer fokozottabb mérvű működésére utalhat. Megjegyzendő, hogy ez a korreláció csak a nitrát-nitrogénes tápoldatokban termesztett fajokra vonatkoztatható, amelyekben más tápanyag nitrogénvegyülettel szemben minden  $\text{NO}_3^-$ -molekula redukálására ugyancsak a fotólízisből eredő, 8 többletelektron vonódik el:  $\text{NO}_3^- \xrightarrow{2e^-} \text{NO}_2 \xrightarrow{6e^-} \text{NH}_4^+$  (Libbert, 1979). A karbamidos tápoldatban fejlődött *Scenedesmus acutiformis* sejtjeiben a magasabb fehérjetartalom ellenére kevesebb volt a pigment.

5. táblázat

Különböző fényerősséggel megvilágított és tápoldatban intenzíven\* termesztett egysejtű zöldmoszatkultúrák szaporodása, fotoszintetikus hozama (biomassza) és annak fehérje- és pigmenttartalma

Moszatok	Tápoldat	Fény, lux	Sejt/μl	Hozam, sz. a. g/l/nap	Fehérje %	Pigment %
<i>Chlamydomonas intermedia</i>	KL**	10 000 + 10 000	52 187	0,47	27,52	2,86
<i>Gloeococcus schroeteri</i>	KPF	10 000 + 10 000	–	0,58	17,50	1,59
<i>Schizochlamys gelatinosa</i>	KL	5500	37 188	0,06	45,27	4,44
<i>Chlorella kessleri</i>	KPF	10 000 + 10 000	454 375	0,40	32,60	2,07
<i>Ch. luteoviridis</i>	KPF	10 000 + 10 000	176 250	0,15	35,97	1,30
<i>Ch. luteoviridis</i>	KL	5500	131 875	0,31	21,80	1,85
<i>Ch. vulgaris</i>	KL	10 000 + 10 000	216 875	0,37	26,52	2,61
<i>Coccomyxa dispar</i>	KL	10 000 + 10 000	85 312	0,61	22,74	2,92
<i>Choricystis guttula</i>	KPF	10 000 + 10 000	97 188	0,07	60,45	2,08
<i>Ecdysichlamys transylvanica</i>	KL	10 000 + 10 000	46 500	0,62	–	1,17
<i>Scenedesmus acutus</i> F.	KL	10 000 + 10 000	67 812	0,51	22,40	2,22
<i>Scenedesmus acutus</i> F.	KPF	5500	48 437	1,00	66,22	3,60
<i>Sc. acutus</i> A.	KPF	10 000 + 10 000	142 813	0,32	24,69	0,87
<i>Sc. acutus</i> K.	KPF	10 000 + 10 000	143 375	0,42	17,67	0,88
<i>Sc. acutiformis</i>	Tm	10 000 + 10 000	268 750	0,50	62,12	0,56
<i>Sc. acuminatus</i>	KL	10 000 + 10 000	63 438	0,12	–	1,60
<i>Sc. dactylococcopsis</i>	KL	10 000 + 10 000	120 312	0,19	40,00	1,94
<i>Sc. intermedius</i>	KL	5500	25 250	0,08	40,73	2,68
<i>Sc. intermedius</i>	KPF	10 000 + 10 000	20 000	0,38	19,14	0,84
<i>Sc. obtusiusculus</i> K.	KL	5500	12 344	0,04	60,80	4,74
<i>Sc. obtusiusculus</i> F.	KL	10 000 + 10 000	211 968	0,45	29,18	2,22
<i>Sc. obtusiusculus</i> S.	KPF	5500	219 687	0,12	50,18	3,04
<i>Keratococcus braunii</i>	KL	10 000 + 10 000	35 000	0,21	18,19	0,81
<i>Keratococcus braunii</i>	KL	5500	18 780	0,04	62,19	5,35
<i>Chlorococcum</i> sp.	KPF	10 000 + 10 000	63 313	0,20	39,57	1,36

\* – Intenzív kultúra: 3–5% szén-dioxidot tartalmazó sterilizált levegővel buborékolatott és állandó áramlásban tartott moszattenyésztés;

\*\* – KL = Kuhl–Lorenzen, KPF = Knop–Pringsheim–Felföldy-, Tm = módosított Tamiya-féle tápoldat

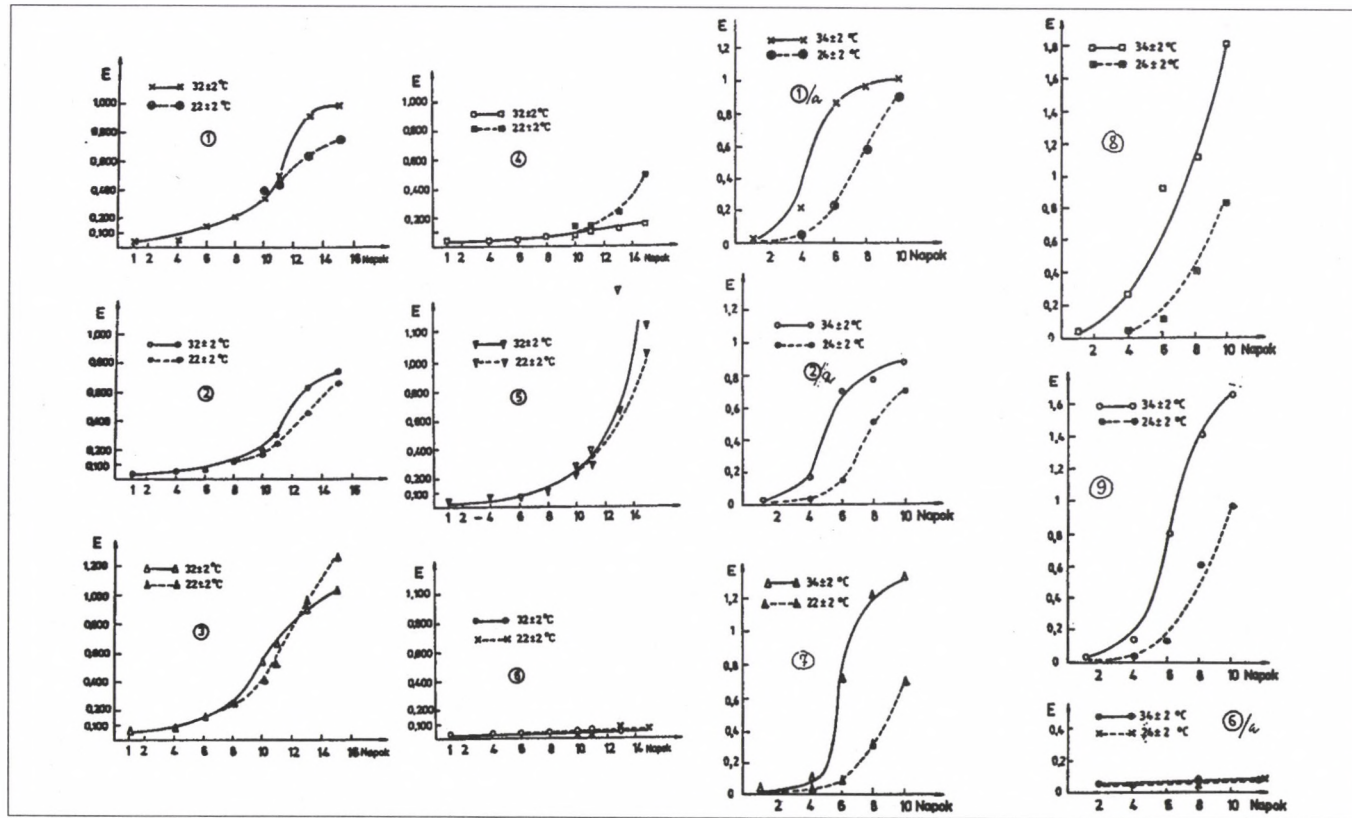
Az erősebb megvilágítás a fajok többségében élénkebb szaporodást váltott ki (viszonylagos heliofilia), amely azonban nem társult minden esetben sem magasabb fotoszintetikus hozammal, sem fehérjetartalom-többlettel (*Scenedesmus acutus*, *Keratococcus braunii*).

### II. 3. A fény és hőmérséklet együttes hatása néhány egysejtű zöldmoszat szaporodására és biokémiai összetételére

A fény és a hőmérséklet a legközvetlenebbül együtt ható ikertényezője az életfolyamatok szabályozásának. Az egyik kelti, kezdeményezi, a másik ellenőrzi, lassítja vagy gyorsítja a történéseket. A fényhatás káros többlete hővé válva semlegesíthető. Miként a fény, a hőmérséklet is napszakos változású, azonban e nagy ritmuson belüli rendszertelen ingadozások nem esnek egybe; a hőmérséklet utóhatású a fényhez képest. Kedvező hatásuk életfolyamatok szerint változhat. Egy mezotermofil *Chlorella pyrenoidosa* növekedési hőoptimuma 5000 lux fényerősség mellett 25–26 °C, míg a fotoszintézisé 32–35 °C. Ugyanazon faj termofil törzsének növekedési hőoptimuma 38–39 °C, a fotoszintézisé pedig 40–42 °C, a kedvező fényerősség 17 200 lux (Sorokin, 1959). A tényezőegyüttesek kedvező hatásértéke, a *harmonikus optimum*, ritkán esik egybe a külön-külön érvényes optimummal.

E két tényező együttes hatásának vizsgálata eddig még nem tanulmányozott 9 különböző ökotípusú (erdélyi) egysejtű zöldmoszaton (5. ábra, 6. táblázat) (Nagy-Tóth, 1994) a figyelembe vett életfolyamatok hatásválaszának olyan változatos végeredményét jelezte, amelyből az életműködések sajátos szabályozására lehet következtetni. A kísérletileg biztosított életfeltételek két fajnak (a Szilágysomlyó melletti „Enderi”-tóból gyűjtött *Monodus pyringer* és az Árokajka, Bethlen-kastély-park vendégházának esőcsatornája csepegő vizéből eredő *Myrmecia pyriformis*) nem kedveztek; kultúráik nem voltak kiértékelhetőek. Valamennyi többi faj növekedését elősegítette a fényerősség fokozása (8,5 vagy 10 luxról 19, illetve 22 luxra, vagyis a teljes napfényerősség 1/10-ről 1/5-re emelése) a hőmérséklet 10 °C-os emelésével egyidejűleg (5. ábra). A kedvező hatás fajonként és növekedési szakaszonként változott, a különbségek mértéke pedig visszajelzője lehet az eredeti élőhely ökológiai feltételeihez való hosszadalmas, öröklött alkalmazkodási adottságoknak. E tekintetben 3 faj (*Oocystis polymorpha*, Monó, a 14 °C-os forrásvíz betonkeretének belső faláról; *Characiopsis ovalis*, a somlyó-csehi „Enderi”-tó 15 °C-os vizéből, *Scenedesmus intermedius*, Kazán-szoros, Szinice mellett 20 °C-os tócsa a Duna árterében) növekedése mezofoto- és mezotermofil sajátosságokra utal, míg más 5 faj (elsősorban a Nagyvárad hőerőműve kifolyócsatornájának betonkockáin képződött élénkzöld bevonatból kitisztított új species, az *Ecdysichlamys transylvanica*, de a Duna-deltából való *Scenedesmus acutus*, a Bonchida Malomárkából gyűjtött *Scenedesmus* és Monó határában a Büdöskút-forrás tócsájának planktonjából eredő *Tetracystis intermedium*) tenyészetének a szaporodása és fejlődése foto- és termofilia-hajlamosságot jelzett.





5. ábra. A hőmérsékleti és fényerősségi különbségek hatása néhány moszat növekedésére és fejlődésére intenzív kultúrákban.  
 1. Scenedesmus acutus, 2. Sc. intermedius, 3. Oocystis polymorpha, 4. Myrmecia pyriformis, 5. Characiopsis ovalis,  
 6. Monodus pyringer, 7. Sc. acuminatus, 8. Ecdysichlamys transylvanica, 9. Tetracystis intermedium

*A fényerősség és a hőmérséklet együttes hatása néhány intenzíven termesztett zöld- és sárgászöld moszat méretváltozására és biokémiai összetételére*

Moszatok	°C	klux	Ex-tinkció	Sejt/ $\mu\text{m}$	Sejtméret, átmérő $\times$ hossz $\mu\text{m}$	Szárzanyag g/l	Protein %	Lipid %	Pigmentek %				
									össz.	a-kl.	b-kl.	karotin	a/b-kl.
<i>Tetracystis intermedium</i>	24	9,5 + 0,8	1,280	212 800		2,40	11,88		3,62	2,26	0,88	0,49	2,57
	34	11 + 11	3,600	129 000		5,88	5,79	2,77	0,98	0,57	0,23	0,18	2,48
<i>Myrmecia pyriformis</i>	22	7,5 + 1	0,480	31 560	6,00 $\times$ 8,17	1,64	8,83		1,35	0,81	0,29	0,25	2,79
	32	10,5 + 8,5	0,140	6 250	8,00 $\times$ 10,10	1,04	8,71		1,23	0,67	0,30	0,25	2,23
<i>Oocystis polymorpha</i>	22	7,5 + 1	1,290	34 375	4,83 $\times$ 10,50	1,26	4,82		1,86	1,15	0,43	0,28	2,67
	32	10,5 + 8,5	1,040	64 700	5,00 $\times$ 9,80	2,76	6,90		0,74	0,43	0,18	0,17	2,39
<i>Ecdysichlamys transylvanica</i>	24	9,5 + 0,8	1,140	51 000		3,28	9,40	2,00	1,35	0,80	0,33	0,22	2,42
	34	11 + 11	3,400	105 000		6,20	6,33	3,40	0,74	0,40	0,18	0,13	2,22
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	24	9,5 + 0,8	0,900	74 700		2,72	14,26	1,68	2,48	1,53	0,53	0,39	2,89
	34	11 + 11	1,320	72 200		4,36	7,53	4,20	1,00	0,55	0,23	0,21	2,39
<i>Scenedesmus acutus</i>	22	7,5 + 1	0,730	134 400	3,20 $\times$ 10,20	2,93	8,65		2,26	1,39	0,50	0,36	2,78
	32	10,5 + 8,5	0,975	118 450	3,50 $\times$ 12,38	4,56	4,74		1,05	0,58	0,25	0,22	2,32
	24	9,5 + 0,8	1,050	89 000		3,04	11,79	6,94	2,44	1,51	0,59	0,33	2,60
	34	11 + 11	1,380	95 000		5,00	6,99	7,88	0,97	0,54	0,21	0,21	2,57
<i>Scenedesmus intermedius</i>	22	7,5 + 1	0,660	18 125	5,30 $\times$ 13,04	3,00	7,82		1,89	1,17	0,40	0,32	2,92
	32	10,5 + 8,5	0,730	14 700	7,04 $\times$ 14,66	4,52	5,08		0,95	0,55	0,20	0,20	2,75
	24	9,5 + 0,8	0,740	25 000		3,68	9,62	2,87	1,72	1,03	0,35	0,30	2,94
	34	11 + 11	1,010	13 750		6,92	5,38	2,34	0,53	0,29	0,11	0,13	2,64
<i>Monodus pyringer</i>	22	7,5 + 1	(0,040)		8,00 $\times$ 10,07	0,40	9,37		0,42	0,23	0,12	0,09	1,91
	32	10,5 + 8,5	(0,040)		7,20 $\times$ 8,90	0,40	7,68		0,19	0,09	0,06	0,05	1,50
	24	9,5 + 0,8	0,060	700		0,64	7,20		0,16	0,08	0,05	0,03	1,60
	34	11 + 11	0,080	1 430		0,44	13,26		0,34	0,18	0,10	0,07	1,80
<i>Characiopsis ovalis</i>	22	7,5 + 1	1,035	31 250	4,00 $\times$ 5,40	3,16	6,40		2,52	1,53	0,57	0,42	2,63
	32	10,5 + 8,5	1,150	38 125	7,60 $\times$ 11,16	5,04	3,56		1,10	0,60	0,24	0,26	2,50

A fotoszintézis hozama (biomassza) 60–145%-kal gyarapodott a fényerősség és hőmérséklet emelésének köszönhetően. A többlet nem tulajdonítható csak az élénkebb sejtszaporodásnak (általában vett populációfejlődés), hanem a sejtek méretbeli megnagyobbodásának (20–60–80%-os, tulajdonképpeni növekedés) is. A hőmérséklet emelése *Chlorella* fajok (Lorenzen, 1963; Semenenko et al., 1967; Soeder, 1967) és *Monodus subterraneus* (Fogg et al., 1959) sejtméret-növekedését is előidézte, míg a *Scenedesmus quadricaudát* csökkentette (Komárek–Ruzicka, 1969).

A sejt építő vegyületei közül a fényerősség és a hőmérséklet emelése a legszembetűnőbb változást a pigmenttartalomban váltotta ki. „A fénybegyűjtő komplexek (LHC) mérete állandóan változik a megvilágítási körülményektől függően; gyenge fényben sokkal nagyobb kiterjedésűek, mint erős fényben” (Fodorpataki, 1999). Az összpigmenttartalom általában 50–60%-kal csökkent; a fényerősség megkétszerezése a fotoszintetizáló pigmentek felényire apadását idézte elő. *A pigmenttartalom fokozott fényerősség általi csökkenése a fotoszintézis fotofizikai reakciói közötti fényszabályozás következménye* (Lin, B. et al., 1992; Weis–Krieger, 1992), s ennek a közvetlen összefüggésnek a fordítottja is érvényes. Erős fényből (500 M quantum/m<sup>2</sup>·sec) gyengébbe (50 M quantum/m<sup>2</sup>·sec) helyezett *Tetraedron minimum* színtestecskéinek klorofill-tartalma megötszöröződött (Fischer et al., 1989). Az *a*-klorofill és a *b*-klorofill csökkenése nem különbözött lényegesen; mindkét klorofillvegyület egyaránt 50–70%-kal apadt. Az *a/b*-klorofill hányadosa is ezt jelzi, s ez is csökkent mérsékelten a fényerősség és hőmérséklet-emelés hatására. A karotintartalom is általában hasonló mértékben csökkent, s ez az eredmény arra enged következtetni, hogy az alkalmazott fényerősség és hőmérséklet nem érte el a fénygátlás határát, amely a xantofillciklus színanyagainak (violaxantin-anteraxantin-zeaxantin) fokozottabb képződését és reakcióit kiváltotta volna (Björkman, 1992).

#### II. 4. A tápanyagok fényerősségtől függő hatása egysejtű zöldmoszatok növekedésére és szervesanyag-képzésére

Egysejtű zöldmoszatok részére igen kedvező életfeltételek (harmonikus optimum) természetes környezetben csak ritkán (kivételesen) találkoznak; víz- vagy talajvirágzások alkalmával. A fejlődésnek és elszaporodásnak ilyen esetekben elért szintjét laboratóriumi kísérletekkel többszörösen sokszor meghaladták, ami jelentheti azt is, hogy a szervezetek még kedvező körülmények között sem „kockáztatnak”, és a fotoszintézis lehetséges energiájának jó része szabályozási folyamatokban használandó el. Az örökös készenléti állapot a

szervezetek, sejtek, fotoszintetikus rendszerek hosszadalmas alkalmazkodásának következménye, melynek folytán a működőképesség egy része tartalékolva van, még a viszonylagos harmonikus optimum idején is, azon egyensúlyt megbillentő hirtelen helyzetekre, amikor megváltozik a fényerősség s azt követően a hőmérséklet, majd a szelektív abszorpció miatti tápanyagarány.

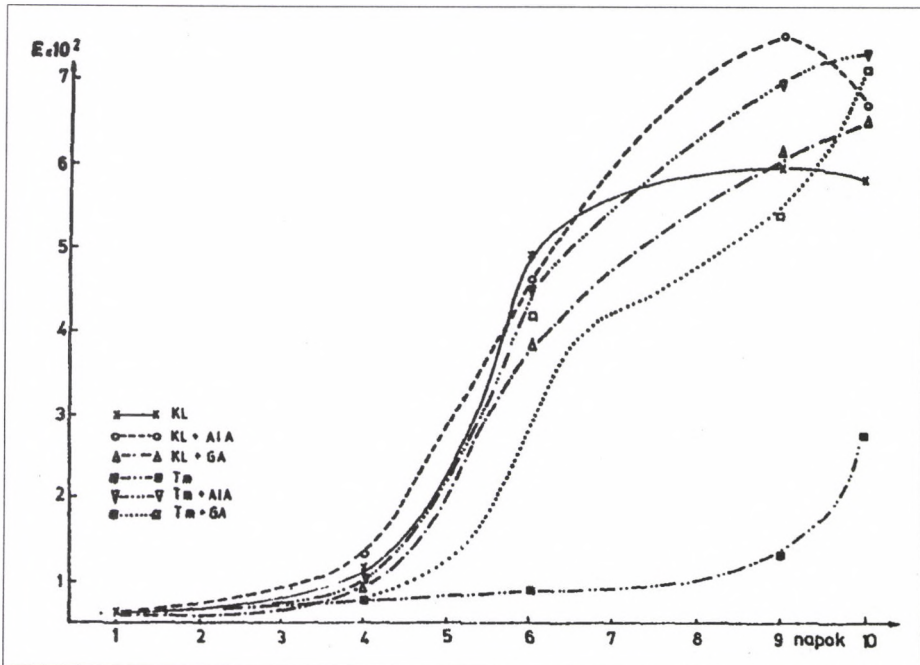
A szervezet működőképességének rejtett tartalékai szabadulnak fel sikeresen összeállított kísérletekben, melyek eredményeként a fotoszintetikus szervesanyag-termelés többszörösen felülmúlja a szabad természetben kivételes esetekben (víz-, talajvirágzás) elért hozamot.

A nyálkás telepeket képező egyszetű, gömb alakú zöldmoszat, a *Schizochlamys gelatinosa* (*Tetrasporales*) általánosan elterjedt, főleg átmeneti lápokban honos, de kisebb állóvizekből, sőt a székelyföldi borvízforrások csermelyeinek élőbevonatából is jelezték (Kol, 1945). Később a Kolozsvár melletti Szelicse határában levő tőzegmohás átmeneti láp tocsogóinak vízmintájából is előkerült, melyből tiszta élőtenyészet is készült (Nagy-Tóth, 1992). Vízirágzást is kiváltó tömeges megjelenése valamely természetes környezetben nem ismeretes, bár meglepően nagy szaporodási erélye benne lappang.

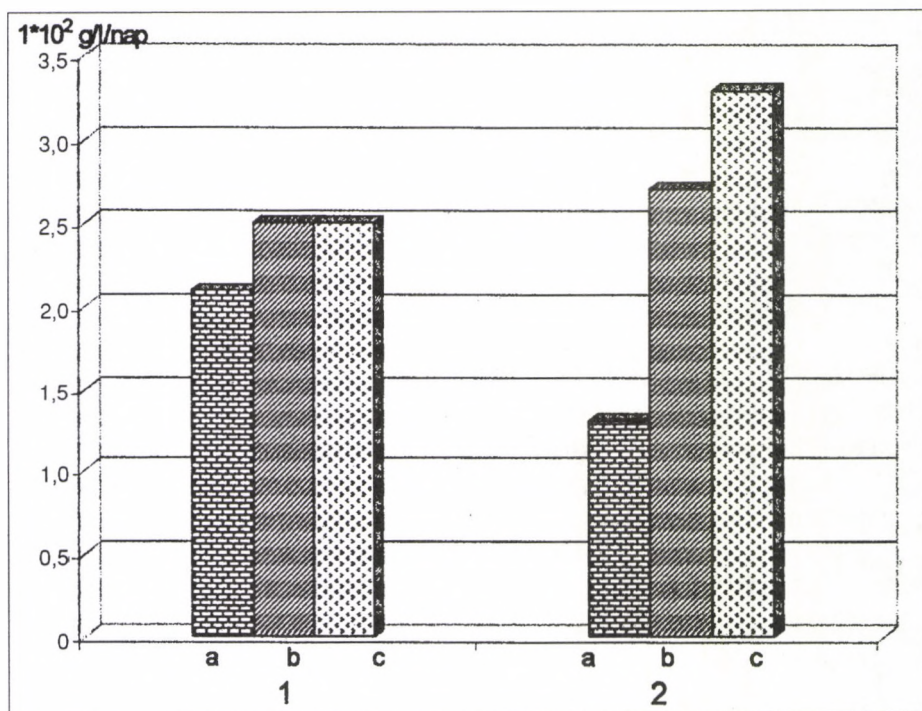
Tiszta tenyészetekben még egyszerű összetételű, agaros táptalajokon/ban is gyorsan, ígéretesen fejlődtek ki az élénkzöld, halványuló szélű, nyálkás telepek. Tápoldatban a sejtek nyálkabaruka szétszéled, s a tenyészet-szuszpenziót viszkózussá teszi. Nagy sejtsűrűségű kultúrákban a kölcsönös nyomás miatt a sejtek gömbalakja kerülékessé változhat, mert a sejt fal vékony, nem kimondottan merev, de ellenálló, és az utódsejtek kiszabadulása után is megmarad. A kifejlődött vegetatív sejtekben elhatárolódik az egyetlen falhoz simuló, csésze alakú szintestecské és rajta egy pirenoid. Öregedő vagy kedvezőtlen körülmények között élő tenyészetek sejtjeiben a szintestecské átluggatott, szemcsézett, s a pirenoid sem tűnik fel mindig. Az ilyen tenyészetek sejtjeiben gyakoriak az erősen fénytörő cseppecskék. Kedvező feltételek között is lehetnek csipkés, rojtos szélű és egyenetlen felületű szintestecskék. Az anyasejtekben keletkező autospórák száma 2–4; optimális feltételek között már az anyasejt falának eltűnése előtt elkezdődhet a következő sejtosztódás.

A táptalaj minősége érzékenyen hat a *Schizochlamys gelatinosa* fejlődésére még a lassan növekvő, statikus tenyészetekben is. A kevesebb tápelemet tartalmazó, Witsch-féle agaros táptalajon/ban sokkal hamarabb válik téglavörösre a tenyészet (nitrogénhiány), mint a kissé dúsabb Knop-Pringsheim-féle táptalajban. Intenzív kultúrákban (CO<sub>2</sub>-dal dúsított sterilizált levegővel való buborékolatás, fényerősség-szabályozás) sokkal gyorsabb a szaporodás, és nyilvánvalóan hamarabb elhasználnak a tápanyagok is. Teljes értékűnek

minősített, sokak által használt,  $\text{NO}_3^-$  nitrogént tartalmazó tápoldatban (Kuhl-Lorenzen-féle) 5500 lux fényerősség mellett a *Schizochlamys gelatinosa* intenzív tenyésztete már az 5. nap után eléri fejlődésének felső határát (6. ábra). Érdekes módon egy másik, ugyancsak sokat használt tápoldatban (karbamidot tartalmazó, módosított Tamiya-féle) a párhuzamos változat lap-pangási állapotban maradt 9 napig. Ez a fejlődési ciklus, a 2-3 napig tartó stacionáris szakasz ellenére, még nem a legfelső szintje a moszat szaporodási erélyének. E tápoldatok serkentő anyagokkal (0,175 mg% indol-ecetsav, IES; 5 mg% gibberellinsav,  $\text{GA}_3$ ) kiegészített változataiban az intenzív kultúrák növekedési ciklusának exponenciális szakasza 2-3 nappal meghosszabbodott, a sejttömeg (10–20%, illetve 150–200%) és a fotoszintetizált biomassza (20%, illetve 100–150%) hozama jelentősen gyarapodott (6–7. ábra, 7. táblázat). Ilyen közepes erősségű megvilágítás (5500 lux) mellett a tápoldat változtatásával, javításával a *Schizochlamys gelatinosa* biológiai működési teljesítőképessége már nem volt fokozható.



6. ábra. *Schizochlamys gelatinosa* Szel. növekedés- és szaporodásváltozása a tápoldat (KL = Kuhl-Lorenzen-; Tm = módosított Tamiya-féle) minőségétől és a serkentőanyagoktól (AIA =  $\beta$ -indol-ecetsav,  $\text{GA}_3$  = gibberillinsav) függően



7. ábra. A tápoldat összetételének hatása a *Schizochlamys gelatinosa* nettó fotoszintézis-hozamára; 1. Kuhl-Lorenzen- és 2. Tamiya-féle tápoldatban; indol-ecetsav (b) és gibberellinsav (c) hozzáadásával és anélkül (a)

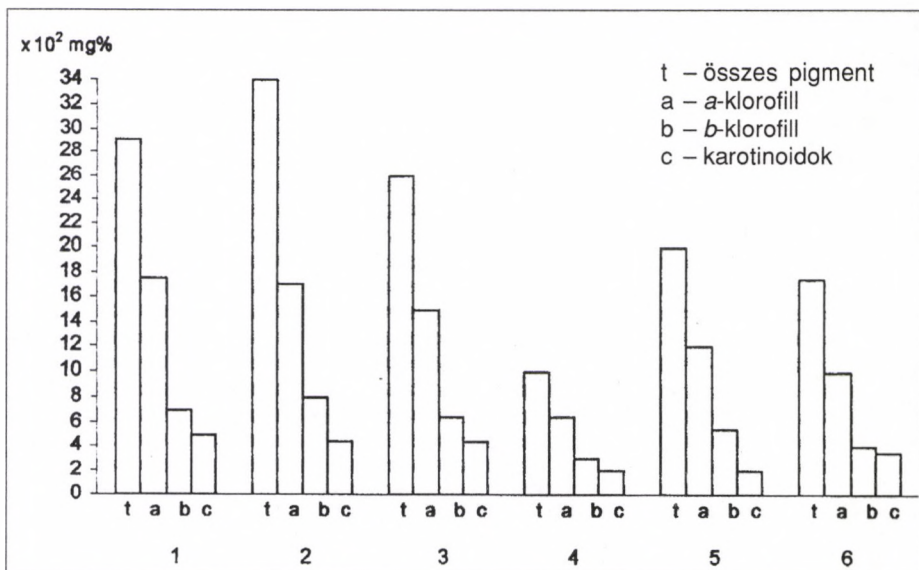
Hasonló helyzetről a *Selenastrum capricornutum*mal végzett kísérletei alapján Skulberg (1966) ekként vélekedett: „Különleges növekedési feltételek mellett meghatározott térfogatban a moszatsejtek által maximálisan elért mennyiség.” A fényerősség négyszeresére emelése azonban még a tápoldatok jobb kihasználását is fokozta, jelezve egyúttal elsődleges döntő szerepét e moszat s általában a fotoszintetizáló növények életében.

A természetes kardinális tényezőinek megfelelően változott a *Schizochlamys gelatinosa* biokémiai összetétele is. E moszatra igen jellemző az átlagnál jóval kisebb összfehérje- (6–30%) és  $\text{NH}_2$ -fehérje- (2–15%) tartalom. A párhuzamos kísérleti változatokban mennyisége fordítva arányos a sejtszámmal, illetve a fotoszintetikus hozammal (8. ábra, 7. táblázat);  $\text{NO}_3$ -nitrogénes tápoldatban több, mint karbamidosban. A pigmenttartalom a moszatokban mért átlagértékeknek megfelelően (Felföldy et al., 1962) és a fehérjetartalommal egybehangzóan változott. Nagyobb fényerősség mellett, illetve kisebb sejtsű-

Különböző fényerősséggel megvilágított és tápoldatban termesztett Schizochlamys gelatinosa növekedése, fehérje- és pigmenttartalma (sz. a./%)

Fény, lux	Tápoldat	Sejt/ $\mu$ l	sz. a. g./l/nap	Fehérje	Össz. pigment	a-kl.	b-kl.	a/b-kl.	kar.	kl/kar.
5500	Kuhl-Lorenzen	30 625	0,21	9,73*	2,88	1,66	0,77	2,16	0,45	5,40
	Kuhl-Lorenzen + IES	34 680	0,25	8,85	2,89	1,74	0,70	2,49	0,45	5,42
	Kuhl-Lorenzen + GA	32 800	0,25	7,99	2,54	1,48	0,65	2,28	0,41	5,20
	Tamiya-módosított	12 500	0,13	8,01	1,09	0,62	0,27	2,30	0,20	4,45
	Tamiya-módosított + IES	32 800	0,27	5,80	2,06	1,20	0,50	2,40	0,36	4,72
	Tamiya-módosított + GA	38 125	0,33	5,29	1,67	1,05	0,32	3,28	0,30	4,57
10 000 + 10 000	Kuhl-Lorenzen 1650 sejt/ $\mu$ l	112 812	0,79	8,28	0,28	0,18	0,08	2,25	0,02	13,00
	Kuhl-Lorenzen 170 sejt/ $\mu$ l	127 812	0,90	4,57	2,44	1,59	0,77	2,10	0,08	29,50
	Kuhl-Lorenzen 75 sejt/ $\mu$ l	197 812	1,30	1,88	-	0,40	-	-	0,07	-

\*  $\text{NH}_2$ -fehérje (Lowry-módszerrel)



8. ábra. A tápoldat hatása a Schizochlamys gelatinosa Szel. pigmenttartalmára (1. Kuhl-Lorenzen és 2.  $\beta$ -indol-ecetsavval, valamint 3. gibberillinsavval kiegészítve; 4. módosított Tamiya-tápoldat és 5.  $\beta$ -indol-ecetsavval, valamint 6. gibberillinsavval kiegészített változatai)

rúségben (viszonylagosan erősebb megvilágítás) a pigmentek (különösen az *a*-klorofil) mennyisége csökkentebb (7. táblázat, 8. ábra) a fotoszintetikus rendszerek fénybegyűjtő pigmentegyüttese szabályozási változásainak megfelelően. A viszonylag alacsony karotinoidtartalom erősebb fény hatására nem hogy emelkedett volna, hanem éppen nagymértékben csökkent, ami a fény-szabályozásban való részvételük elmaradására utalhat.

A *Schizochlamys gelatinosa* természetesi eredményeiből következik, hogy még kiegyensúlyozott tápoldatok kihasználását is fokozni lehet; elsősorban kedvező fényerősség beállításával, de serkentő anyagokkal is. A szabad környezetben, kiváltképpen olyan tájakon, ahol az elemek természetes biogeokémiai mennyiségi arányait az emberi tevékenység megbontotta, a *szelektív tápanyag-felvétel* és a *biokoncentráció* energiaigényesebb, minél fogva az életfolyamatok szervesanyag-gyapító (anabolikus) hatásfoka a kitérő védekező-szabályozó reakciók miatt csökken, s vele együtt a növekedés és szaporodás is.

A kén nélkülözhetetlen eleme az élő szervezetnek; enzimek (ureáz, papaináz, ko-karboxiláz, ko-enzim A) és redox rendszerek (cisztein-glutathion, ferredoxin, tioredoxin) szerkezeti eleme. A glutationnak a kénanyagcsereben betöltött szerepe mellett nagy jelentősége van mint antioxidásnak a fotoszintetikus rendszerek körül keletkező káros oxigéngyökök semlegesítésében (Noctor–Foyer, 1998; Fodorpataki, 1999).

Az egysejtű zöldmoszatok (miként más autotróf növények is) elsősorban szulfátokat (vízben általában 0,32 mg/l mennyiségben található) vesznek fel, de hasznosíthatnak más kénvegyületeket is. Az abszorpció aktív kénfelvételt szabályozó gének ellenőrizte sejthártyákhoz kötött rendszerek működésével (Laudenbach–Grossman, 1991), tehát energiaráfordítással megy végbe. A szabályozás ellenére kénvegyületekkel túlterhelt környezetben, mint amilyen az Ompoly völgye Zalatna táján, az anyagcsere-folyamatokhoz a szükségesnél sokkal több kén kerül a sejtekbe. A szükségesnél nagyobb mennyiségű kén, ha nem pusztító mennyiségű, védekezési reakciókat vált ki, melyeknek következményeként megváltozik a sejt biokémiai szerkezete és összetétele, s ezek kihatásaként alakja is, lelassul növekedése és fejlődése. A Kuhl–Lorenzen-tápoldatban az eredeti kénforrást, a magnézium-szulfátot ( $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ ) azonos kénkoncentrációval helyettesítő nátrium-szulfit ( $Na_2SO_3$ ) semleges pH-nál jelentősen gátolta (20–30%) a *Schizochlamys gelatinosa* és *Scenedesmus intermedius* növekedését és fotoszintetikus hozamát; 12 000 lux fényerősség mellett statikus tenyészetekben (Nagy-Tóth, 1995). A cisztein nemcsak hogy megszüntette a szulfit gátló hatását, hanem serkentést is kiváltott (30–50%) mindkét moszat növekedésében és szaporodásában. Az E-vitamin viszont fokozta a gátlást, sőt a *Scenedesmus intermedius* tenyészeté-



## Fényhatásvizsgálatok egysejtű zöldmoszatokon

ben mérgezést okozott (8. táblázat), annak ellenére, hogy az eredeti tápoldatban (szulfít nélkül, de magnézium-szulfát jelenlétében) meglepően serkentőleg hatott.

8. táblázat

*Kénvegyületek és az E-vitamin hatása Scenedesmus intermedius és Schizochlamys gelatinosa moszat pigment- és fehérjetartamára (%-os értékek a kontrollhoz viszonyítva).*

Vegyületek	Moszatok		Scenedesmus intermedius		Schizochlamys gelatinosa		
	Mérések	Konc.	1 ×	10 ×	1 ×		10 ×
		pH	7	7	5	7	7
Na <sub>2</sub> SO <sub>3</sub>	a-klorofill		95		100	140	
	b-klorofill		100		110	140	
	karoten		100		100	136	
	össz. pigm.		97		102	140	
	fehérje		127		144	118	
Na <sub>2</sub> SO <sub>3</sub> + cisztein	a-klorofill		121	39	83	121	68
	b-klorofill		132	52	90	125	65
	karoten		119	38	86	114	6
	össz. pigm.		123	42	121	98	88
	fehérje		146	99	121	98	88
NA <sub>2</sub> SO <sub>3</sub> + E-vitamin	a-klorofill		7		45	60	
	b-klorofill		16		65	100	
	karoten		19		6	6	
	össz. pigm.		11		52	63	
	fehérje		108		87	85	
KL-oldat (kontroll)	a-klorofill		0,57			0,47	
	b-klorofill		0,25			0,20	
	karoten		0,16	= 100%		0,14	= 100%
	össz. pigm.		0,98			0,81	
	fehérje		10,49			8,46	

Az E-vitamin gyökcsapdaként működő antioxidáns, mely a tilakoid hártya lipidmolekuláit védi a peroxidációtól. Az E-vitaminnak antioxidáns, illetve fotooxidatív károsodások elleni védő hatásai (Stajner et al., 1993; Fodor-pataki, 1999) ismeretében indokoltan vélhető, hogy a még teljes értékűnek tartott Kuhl–Lorenzen-tápoldatban és 12 000 lux fényerősség mellett termesztett moszatok fotoszintézise folyamán is képződnek káros oxigénformák és gyökök, melyek az E-vitamin hatására semlegesítődnek (1 mól E-vitamin 120 mól <sup>1</sup>O<sub>2</sub>\*-t), úgyannyira, hogy a moszat meglévő biológiai képességei jobban kibontakozhatnak.

A sejtek klorofilltartalma nem csökkent a nátrium-szulfít növekedést gátló hatása ellenére, sőt a *Schizochlamys gelatinosa* sejteiben emelkedett (40%). Hasonló a-klorofilltartalom-gyarapodást jeleztek *Euglena gracilis* sejteiben kén-dioxid hatására (Koning–Jegier, 1970). A cisztein hozzáadása serkentette, az E-vitamin jelenléte nem oldotta fel a klorofillképződés-gátlást sem, habár szulfít nélkül a pigmenttartalmat is serkentette (50–180%) (9. táblázat).

9. táblázat

Az E-vitamin hatása a *Scenedesmus intermedius* és *Schizochlamys gelatinosa* növekedésére és fotoszintetikusbiomassza-hozamára (E = optikai sűrűség, Nr = sejtszám, Bi = biomassza, %-os értékek a kontrollhoz viszonyítva)

Moszatok	Mérések	Koncentrációk					Etanol 5 ml/200 ml	Etanol + Na <sub>2</sub> SO <sub>3</sub>	KL-oldat (kontroll)
		0	0,25	2,5	25	250			
<i>Scenedesmus intermedius</i>	E	726	863	1337	69	37	45		0,095
	Nr	708	802	1260	56	35	15	18	521
	Bi	695	776	1190	60	46	16	32	205
<i>Schizochlamys gelatinosa</i>	E	648	531	1034	108	83	90	85	0,145
	Nr	1177	1128	1604	97	79	85	77	1130
	Bi	595	860	960	119	85	76	104	245
									= 100%

A *b*-klorofill-tartalom minden kísérleti változatban valamelyest jobban emelkedett, mint az *a*-klorofill, ami a II. fotoszintetikus rendszer körüli szabályozó reakciók élénkebb voltára utalhat. Kísérleti adatok szerint a szerves anionok (Cl<sup>-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>) csökkentik a II-es fotoszintetikus rendszer elektronszállítását (Jajoo et al., 1998). A magasabb klorofilltartalom alapján feltételezhető, hogy a klorofill is működhet antioxidáns gyanánt, gátolva hidroperoxidok képződését (Hoshina et al., 1998). A természetes antioxidánsok (cisztein, glutation, aszkorbát) serkentik a protonszállítást és az ATP-képződést (Budagovszkaya, 1998). Az élénkebb szabályozó reakciókat jelezheti a magasabb karotinoidtartalom is.

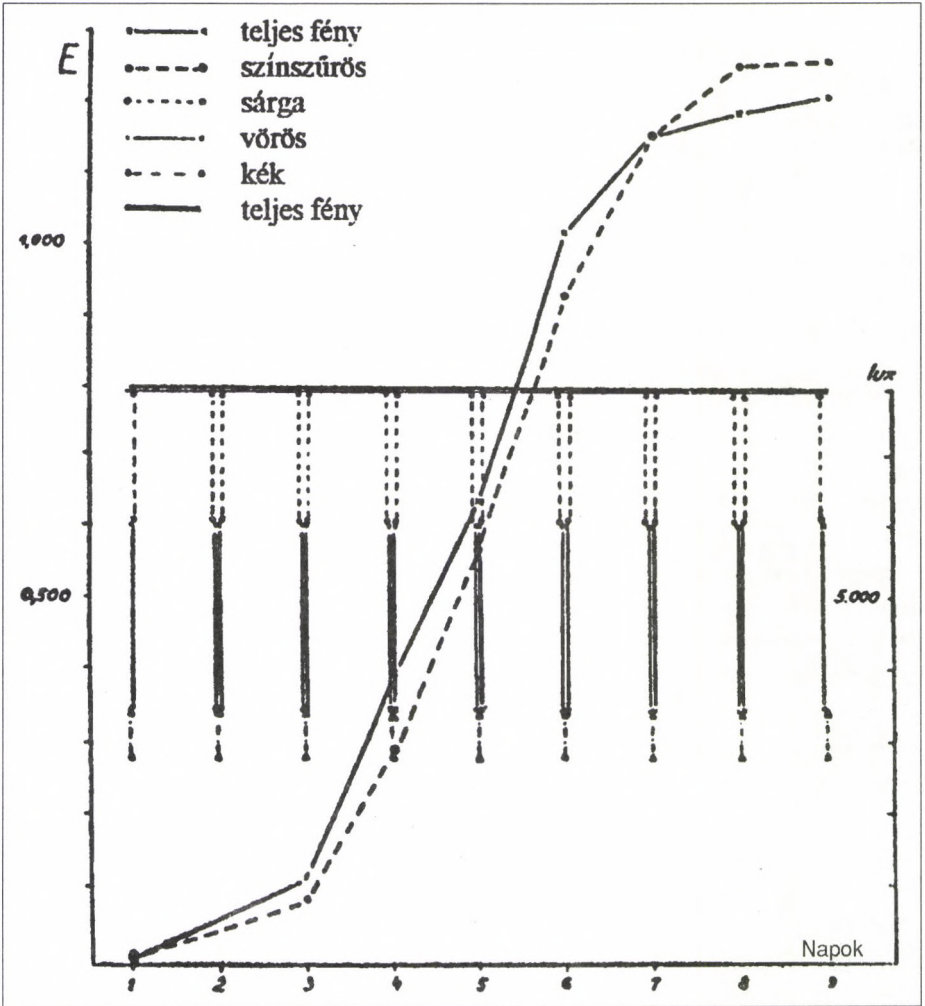
### III. Permanens fénystresszállapot az egysejtű zöldmoszatok életében (befejezetlen kísérlet)

A természetben a tényezők napszakos váltakozása általában átmenetes. Ehhez a növényi szervezetek, szervek és szerkezetek úgy alkalmazkodtak, hogy nemcsak károsodás nélkül elviselik, hanem igénylik is. A hirtelen és váratlan váltakozások, tartamuk és erősségük szerint, az életfolyamatokat megzavarják, védekezési reakciókat váltanak ki.

A fény és a sötétség váltakozása nemcsak csökkent erősséggel, hanem színbeli közbeiktatással és még hőmérsékleti utánkövetéssel is megy végbe. Az ilyen, valóságosan és képletesen is árnyalati feltételek figyelmen kívül hagyása, kísérleti feltételek között, érzékenyen érintik valamely moszategyüttes fejlődését (Fogg, 1965). Igen meglepő, hogy a fény hatásával kapcsolatos megismerhetetlen vizsgálataink zöméből hiányzik ez a természetszerűen, önként adódó feltétel. A fény hirtelen rákapcsolását a kísérleti növényre (növényi

részre) némelyek lényegtelennek (Lorenzen, 1979, szóbeli közlés), mások zavaró hatásúnak ugyan, de a legtöbb kísérlet célját nem befolyásolónak tartották (Sárvári, 1999, szóbeli közlés). Pedig a különböző élőhelyek, de még inkább a laboratóriumi vizsgálatok szeszélyes és szélsőséges fényviszonyainak tudatában csak sajnálni lehet az állandó áramlásnak és fényvillanásoknak, folytonos fénystressznek kitett érzékeny moszatsejteket, amelyekben az ehhez való alkalmazkodás szabályozási reakciói folytán állandóan változnak a fotokémiai rendszerek mennyiségi arányai; az I-es és II-es fotoszintetikus rendszer elektron- és protonhordozó komponenseiben, a helyzetüket és konformációjukat változtató pigment- protein együtteseiben, a foszforilálódó tilakoidális fehérjékben, a polipeptidek megújulási és az NADPH és ATP képzési ütemében s végül az aktív oxigénformák és károsító gyökök lekötésében. A fénykárosodás legérzékenyebb helye a II-es fotoszintetikus rendszer  $D_1$  proteinje, és a káros folyamat bekövetkezhet minden 30 perc–15. órában, a rendszer működési állapotától függően (Melis–Baroli, 1998; Santabarbara et al., 1998). Elképzelhető, hogy természetes napszakos váltakozásokhoz hasonló, a színbeli alkalmazkodásnak (*kromatikus adaptáció*) megfelelő, közbeiktatott fényátmenetekkel csökkenthetők a fénystressz energiaigényes, a fotoszintézis hozamát és minőségét is befolyásoló gátló, majd az azt követő helyreállítási folyamatok káros hatásai.

A látóhatár fölött kis szögben álló (kelő vagy lenyugvó) nap színképében a vörös fény van túlsúlyban, az égboltról visszaverődő szórt sugárzásban a kék. Ez a színkép határozta meg a fotoszintetikus pigmentek erős fényelnyelési sávjait; a klorofillok erős fényelnyelése a vörös és kék tartományban, a karotinoidoké a kékben, alkalmazkodás olyan körülményekhez, amikor a fény korlátozó tényezője a fotoszintézisnek (Pólya, 1979; Fodorpataki, 1999). Az elképzelés durva megközelítését szemléltetheti egy a *Scenedesmus acutiformisszal* végzett kísérletsorozat (Péterfi–Nagy–Tóth, 1973). A moszat színtelen plexiüvegből készült, hasáb alakú ( $20 \times 160 \times 140$  [90–95] mm) edényekbe, Knop–Pringsheim–Felföldy-féle talajkivonatos, teljes értékű tápoldatba beállított tenyészetét kétoldali, 4000 + 4000 lux erősségű fény világította meg napi 12 órán át. A megvilágítás reggel kék, majd vörös, végül narancssárga színszűrők közbeiktatásával kezdődött, este pedig fordított sorrendű elhelyezésükkel ért véget. A kék színszűrő spektruma 400–475 nm-ben volt, erőssége 1400 lux, a vörösé 600 nm-nél kezdődött, erőssége 1700 lux, a narancssárgáé 550 nm-nél, erőssége pedig 3100 lux volt. Hasonló színszűrők alkalmazása igen gyakori (Kowallik, 1962; Szemenenko et al., 1966; Öquist, 1969; Ashkenazi et al., 1998). A színszűrőkkel való takarás időtartama 60–15 perc volt, amelynek megállapítása a sokkhatások utáni helyre-



9. ábra. A *Scenedesmus acutiformis* növekedése teljes fényben (folytonos vonal) és a fotofázis kezdetén és végén kék, vörös és sárga színszűrőkkel borított megvilágításban

állítási folyamatokhoz szükséges idő figyelembevételével történt (Kowallik, 1965; Ried, 1966; Strotman-Ried, 1969). A termesztés a növekedés logaritmikus szakaszának végéig, 9–11 napig tartott (9. ábra).

A fényátmenettel kezdett és végzett fotofázisos tenyészetek növekedése (sejt- és optikai sűrűség) lényegében nem különbözött a teljes fényvel megvilágítottakétól (kontroll); 15 perces közbeiktatás esetén a logaritmikus növe-

kedés kissé jobb volt. A fotoszintetikus hozam azonban sajnos minden esetben kevesebb lett (10–20%). Figyelemre méltó szignifikáns különbség keletkezett az összfehérje- és szénhidrát tartalomban; a fénytmenetes kultúrák sejtjeinek fehérjemennyisége 40%-kal több, a szénhidrátoké pedig 25%-kal volt kevesebb.

A monokromatikus fények hatására vonatkozóan rengeteg a kísérleti adat. Ismeretes, hogy a zöldmoszatokra gyakorolt hatások lényegesen különböznek a virágos növényekre előidézettektől. A kék spektrum a zöldmoszatokra úgy hat, mint gyenge fény; szintestecskékiben gyarapszik a *b*-klorofill, csökken az *a/b*-klorofill hányadosa. Ámbár ez a hatás még kétséges, ugyanis a *Dunaliella bardawil* kék celofános, rézgálicoldatos vagy metilénkéoldatos árnyékolása után az *a/b*-klorofill hányadosa 0,9-ről 1,4-re, 0,7-re, illetve ismét 0,9-re változott (Ashkenazi et al., 1998). A vörös spektrum viszont úgy hat, mint az erős megvilágítás. A moszatok alkalmazkodását a víztömeg határozza meg; a felületen a vörös fény (heliofilia), mélyebb rétegekben a kék fény érvényesül (szciatófilia).

Ismeretes, hogy a kék fény egy kvantumának energiája kb. másfélszer nagyobb, mint a vörös fényé, azonos energiatartalom mellett kevesebb a kvantum száma, ennél fogva a pigmentmolekulák gerjesztése vörös fényben gyakoribb, mivel az az ütközések számával arányos (Péterfi, 1956). A kék fény egy kvantuma nagyobb energiatartalmánál fogva a gerjesztett elektront magasabb energiaszintre,  $S_3$  szingulettres emeli, ami a fotofizikai folyamatok hatásfokát közvetlenül nem javítja ugyan, mert nagy része hőként elszáll, de éppen ezáltal válhat közvetve nagyon is előnyössé, ugyanis a *Garab-tétel* szerint ez az impulzusokban (heat package) disszipálódó hőenergia szabályozhatja reverzibilisen a II-es fotoszintetikus rendszer fénybegyűjtő pigment-protein együttesének (LHC II) szerkezetét s a laza kötésű kationok helyzetváltozását (Cseh et al., 1998; Garab et al., 1998; Várkonyi et al., 1998).

Mivel a fény és sötétség, a fény és árnyék váltakozásait hőmérséklet-csökkenés és -emelkedés is kíséri, a kromatikus adaptációnak megfelelő átmeneteket az optimális fotoszintézis-előkészítő, illetve befejező („ébredő” és „lenyugó” állapot) szakaszainak lehetne minősíteni. Ezeknek az igen érdekes folyamatoknak a kifürkészése nemcsak ötletet, hanem még nagyon sok és megfelelő műszerezettségű vizsgálatot igényel. Ezért befejezetlen ez a kísérlet.

#### IV. Módszertani vonatkozások (anyag és elemzések)

A kísérletekben használt valamennyi moszat Erdély változatos élőhelyeiről (biotóp) származik (kivéve a *Scenedesmus acutus* F törzset, mely a Duna-deltából). Részben általánosan elterjedt (kozmpopolita) fajok széles körű ökológiai

alkalmazkodással, részben pedig az eredeti élőhely uralkodó feltételeihez jobban kötődtek, sajátos ökotípusok (*Monodus pyringer*, *Scenedesmus intermedius*).

Gyűjtésük és tiszta kultúrákban való termesztésük 1956 tavaszán kezdődött (Nagy-Tóth, 1991, 1996), s az élőtenyészet lassan ugyan, de gyarapodott, és 1987-ben 300 fajnál (törzsnél) már több volt a gyűjteményben (Nagy-Tóth-Barna, 1987; Nagy-Tóth, 1996). Élettani kísérletekhez csak intenzíven termesztett kultúrák szolgáltak (eleddig több mint 67) (Nagy-Tóth-Barna, 1987).

Az intenzív moszattermesztés alapvető jellegzetessége a sejtszuszpenzió megfelelő megvilágítása meghatározott fotofázisban (10–12–14–16 óra), szén-dioxiddal dúsított (1,5–3–5%) levegővel való buborékoltatása, illetve áramoltatása. A termesztőberendezés lényeges része a tenyésztőedény. Szerte a világon sok változatuk létezett. Az itt tárgyalt vizsgálatok kísérleti moszatai a következő tenyésztedényekben növekedtek:

a) Függőleges üvegcsővek közös állványon körkörösön (összesen 12) a középen elhelyezett fénycsövek körül. A csövek mérete 120×5 cm, űrtartalmuk 1650 ml. A moszatszuszpenzió buborékoltatása horzsaköves (porlasztó) végű, vékony üvegcsővel. A megvilágítás erőssége változtathatóan 8000–4000 lux ( $1000 \text{ lux} \cong 10 \text{ W m}^{-2} = 2 \text{ mól foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

b) Gázmosó típusú edények 22x5 cm mérettel és 250 ml űrtartalommal. A legerősebb megvilágítás 4500 + 4500 lux.

c) Gömbös cső üvegedények (Vladimirova–Szemenenko típusú); a cső felső része gömb alakúra kitérítve az űrtartalom növelése (250 ml) végett porüveg végű porlasztó buborékolatóval. A lehetséges legerősebb megvilágítás 11 000 + 11 000 lux.

d) Hasáb alakú plexiüvegből készült, 300 ml űrtartalmú edények, melyeknek méretei a belső 1, 1,5–2 cm-es rétegvastagságtól függően változtak. A változtatható kétoldali megvilágítás maximális erőssége 11 000 + 11 000 lux.

A beállított kísérletek időtartamát mindenkor az alapfeltételeknek (kontroll) kitett moszat növekedésének logaritmikus szakasza határozta meg. Minden kísérletnek több (3–5) ismétlése is volt.

A növekedés menete, változása a sejtszuszpenzió optikai mérése (fotokolorimetriás) és sejtsűrűség- (hemocitometriás) mérése alapján történt (naponta vagy 2–3 naponként).

A vizsgálatok célja különböző fajú és ökotípusú moszatok fényenergia-kihasználásának, fotoszintetikus teljesítőképességének, azok fokozhatósága lehetőségeinek a kimutatása, kikövetkeztetése volt, melyeknek egyik globális módja a biomassza, a fehérjék és pigmentek mennyiségi meghatározása és egymáshoz viszonyított változása alapján mutatkozott elérhetőnek.

Az összfehérje-tartalom (Nx6,25) meghatározása K. E. Ginzburg és munkatársai (1963), valamint L. L. Schetinina és V. A. Butenko (1957) módosított eljárása szerint történt. Az aminofehérjék meghatározására O. M. Lowry és munkatársai (1951), G. E. Fogg (1966) a változtatott és Péterfi I. és munkatársai (1978) által alkalmazott módszer szolgált. Az összcukortartalom meghatározására a Somogyi–Nelson–Kleinzeller A. (1965) által kidolgozott eljárás felelt meg; ez is kisebb módosításokkal. Végül a pigment- (*a*- és *b*-klorofill,  $\beta$ -karotin, lutein, violoxantin, neoxantin) tartalom meghatározása (közvetlenül a sejttömegből metanol + aceton keverékkel való kivonása után vagy közvetve vékonyréteg-kromatografiás elválasztás után) A. Hager és T. Meyer-Bertenrath (1966) módszere alapján (úgyszintén megfelelő változtatásokkal) történt (Specol spektrofotométerrel).

## V. Következtetések

A Nap sugárzásának állandósága a Föld feltételei következtében válik szabályos napszakos váltakozásúvá, ennek keretében pedig szeszélyes ingadozásúvá és szinte minden élőlény egyetlen kiindulásienergia-forrásává. A Nap sugárzó energiájának a befogása és vegyi energiává való átalakítása csakis a végtele-nül sok és csodálatosan bonyolult külső és belső *alkalmazkodások* által vált lehetségessé.

A Föld számtalan geográfiai régiójában a Nap sugárzó energiájának biológiailag lehetséges maximális kihasználásához a fotoszintézisre képes szervezetek különböző, de hasonló mechanizmusokra alapuló, fényvédelmi és fényenergia-értékesítési stratégiákat fejlesztettek ki. Ezek a stratégiák megnyilvánulnak mind az eltérő (pl. fénytörést és fényszórást is előidézni képes) morfológiájú *sejtfelületi falszerkezetek* kifejlesztésében, a kloroplastszok morfordiverzitálásában, mind a tilakoid membránrendszerek változatos kémiai felépítésében és az ezekben beépült pigmentkomplexek összetételében. A II-es fotorendszer (PS II.) és az ezzel társuló fénygyűjtő pigmentegyüttes (LHC II) a fényenergia-hasznosítás rendkívül bonyolult reakcióútjait és ezek komplex *szabályozási mechanizmusait* hordozza, és együttesen az egész élővilág anyag- és energiaforgalmának kulcsfontosságú tényezőjévé evolvál.

A zöldmoszatok nagy változatossága (diverzitása) fokozott alkalmazkodóképességüknek tulajdonítható, ami megnyilvánul a fényvédelmüket is biztosító, tág határértékek között ingadozó pigmenttartalmukban is. Ezek a szervezetek pigmenttartalmuk sokoldalú szabályozására képesek, mind a fényerősség-ingadozás, mind a rendkívül komplex módon változó táplálkozási körülmények hatására is. Kísérletesen igazolható, hogy a tápanyagellátás vál-

tozása e szervezeteknél nyomon követhető pigmentrendszerük összetételében, sejtszervecskéik működésében, anyagcsere-aktivitásukban és fényérzékenységükben. Az egysejtű zöldmoszatok fotoszintetikus nettó hozama és pigmenttartalma kedvezően befolyásolható serkentőanyagok adagolásával, tápelemfelvételük javításával, főként pedig a fényviszonyok tervszerű változtatásával is.

Az antioxidánsoknak a zöldmoszatok kultúrákra gyakorolt kedvező hatása kapcsolatba hozható e szervezetek fényvédelmi mechanizmusaival, minthogy még optimálisnak tartott feltételek közepette is keletkeznek a fotoszintetikus rendszerek körül káros gyökök és oxigénformák.

Az egysejtű zöldmoszatok fotoszintetikus rendszereinek teljesítményét (és más autotróf növényekét is) e tanulmány adatai szerint fokozni lehetne a fotofázisok kezdetén és végén közbeiktatott kromatikus adaptációjuknak megfelelő színképi átmenetekkel.

## Irodalom

- Aro, E.-M., McCaffery, S., Anderson, J. M.: Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiances. *Plant Physiol*, 1993, 103, 835–843.
- Ashkenasi, R., Yakir, D., Yogeve, A.: Photosynthesis and productivity response to changes in blue/red ratio in *Dunaliella Bardawil* under field conditions. In Garab G. (ed.): *Photosynthesis: Mechanism and Effects*, 1998, 5, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 4159–4162.
- Barber, J.: A multifaceted approach for elucidating the structure of photosystem II. In Garab G., i. m. 1998, 2, 919–924.
- Björkman, O.: *Converting excess light into heat*. Carnegie Inst. Washington, Year Book 91, Port City Press, Baltimore (Maryland), 1992, 118–119.
- Björkman, O., Niyogi, K. K.: Xanthophylls and excess-energy dissipation: A genetic dissection in *Arabidopsis*. In Garab G., i. m., 1998, 3, 2085–2090.
- Bogorad, L.: Chlorophylls. In Lewin, R. A. (ed.): *Physiology and Biochemistry of Algae*. Acad. Press, New York, 1964, 385–408.
- Bowyer, J. R., Leegood, R. C.: Photosynthesis. In Dey, P. M., Harborne, J. B. (eds): *Plant Biochemistry*. Acad. Press, San Diego, 1997, 49–110.
- Böger, P.: *Das Strukturprotein aus Chloroplasten einzelliger Grünalgen und seine Beziehung zum Chlorophyll*. Flora (Jena), 1964, 154, 174–211.
- Budagovskaya, N. V.: Antioxidants in regulation of energy transduction system in chloroplasts. In *Book of Abstracts of the XIth International Congress on Photosynthesis, August 17–22, 1998, Budapest, Hungary*, 1998. Printed by Full Extra Design, Szeged, Hungary, 88.
- Burlew, J. S. (ed.): *Algal Culture from Laboratory to Pilot Plant*. Carnegie Inst. Washington Publ. 600, Washington, D. C., 1961, 21, 65, 78, 81, 134, 175–176, 219–220, 292, 296–297, 314.
- Casper-Lindley, C., Björkman, O.: Non-photochemical quenching in four unicellular algae with different light-harvesting and xanthophyll-cycle pigments. In Garab G., i. m., 1998, 3, 2281–2284.



- Cseh Z., Papp E., Garab G.: Model calculation on mechanism of the light-induced structure changes in lamellar aggregates of LHC II. In Garab G., i. m. 1998, 1, 345–348.
- Czygan, F.-C.: Primäre und secundäre Carotinoide in chlorococcalen Algen. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 60, 1982, 4 (Algal. Studies 29), 470–488.
- Dekker, J. P., Roon, H. van, Boekema, E. J.: Structural characterization of megacomplex of photosystem II and LHC II of grana membranes. In Garab G., i. m. 1, 301–304.
- Ensminger, I., Hagen, C., Braune, W.: Photosynthetic activity and changes in the pigment pattern of *Cladophora glomerata* in dependence on light intensity in its natural habitat (River Ilm, Thuringia/Germany). In Garab G., i. m., 1998, 3, 2333–2336.
- Fabian, A., Nagy-Tóth, F., Barna, A.: *Procese biochimice în reqlarea raporturilor ecofiziologice ale plantelor (Mecanisme de adaptare biologică)*. In Miscalencu, D., Kiss, S., Toma, C. (coord.): *Biologie Generală*, Ed. Did. Ped., București, 1983, 411–430.
- Felföldy L., Szabó E., Tóth L.: Egysejtű algák pigment tartalmáról. *Ann. Biol. Tihany* (Hungaria), 1962, 29, 101–106.
- Felföldy, L., Uherkovich, G: Cultivation of the green algal strain 5618 *Scenedemus obtusiusculus* in artificial sea water. *Ann. Biol. Tihany* (Hungaria), 1965, 32, 255–264.
- Fischer, T., Schurtz-Swirski, R., Gepstein, S., Dubinsky, Z.: Changes in the levels of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) in *Tetradron minimum* (*Chlorophyta*) during light and shade adaptation. *Plant and Cell Physiol.*, 1989, 30, 2, 221–228.
- Flachmann, R., Ruban, A., Horton, P.: All or nothing rule for the assembly of photosystem II: An analytical study in severely chlorophyll-deficient tobacco plants. In Garab G., i. m., 1998, 4, 3135–3138.
- Fodorpataki L.: A fotoszintézis fény általi gátlása. *Múzeumi Füzetek (Új sorozat)* (Kolozsvár), 1995, 4, 76–89.
- Fodorpataki, L.: *Növényélettan. III. Fotoszintézis.* (Egyetemi jegyzet), Kolozsvári Babeş-Bolyai Tudományegyetem, 1999, 1–138.
- Fogg, G. E.: *Algal Culture and Phytoplankton Ecology*. The Atlone Press, London, 1965, 3–13.
- Fogg, G. E.: The extracellular products of algae. *Oceanogr. Marine Biology. Ann. Rev.*, 1966, 4, 195–212.
- Fogg, G. E., Smith, E. E., Miller, J. D. A.: An apparatus for the culture of algae under controlled condition. *J. Biochem. Microbiol. Technol. Eng.*, 1959, 1, 1, 59–76.
- Garab G., Istokovich, A., Butiuc, A., Simidjev, I., Dér, A.: Light-induced ion movement in thylakoid membranes and isolated LHC II. In Garab G., i. m., 1998, 1, 341–344.
- Ginzburg, K. E., Sheglova, G. M., Vulpius, E. V.: A rapid method for soil and plant combustion. *Pochvovedenie*, 1963, 5, 89–96.
- Green, B. R.: Solutions to the ligh-harvesting problem: Mix, match and duplicate. In Garab G., i. m., 1998, 1, 247–252.
- Hager, A., Meyer-Bertenrath, T.: *Die Isolierung und quantitative Bestimmung der Carotenoide und Chlorophylle von Blättern, Algen und isolierten Chloroplasten mit Hilfe Dünnschichtchromatographischer Methoden*. Planta, Berlin, 1966, 69, 198–217.
- Halldal, P. (ed.): *Photobiology of Microorganisms*, Wiley-Interscience. London., 1970.
- Hausmann, E.: Pigment analysis. In Stein, J. (ed.): *Handbook of Phycological Methods*. Cambridge Univ. Press, 1973, 359–368.
- Heimann, S., Klughammer, C., Schreiber, U.: Evidence for one Cyt b559 per PS II in spinach chloroplasts. In. Garab G., i. m., 1998, 2, 1089–1092.

- Hoshima, C., Tomita, K., Shioi, Y.: Antioxidant activity of chlorophylls: its structure-activity relationship. In Garab G. i. m., 1998, 4, 3281–3284.
- Irrgang, K.-D., Lekauskas, A., Franke, P., Reifarth, F., Smolian, H., Karge, M., Renger, G.: Structural analysis of the water: Plastoquinone oxidoreductase from spinach thylakoids. In Garab G., i. m., 1998, 2, 977–980.
- Jajoo, A., Bharti, S., Govindjee: Inorganic anions induce state changes in spinach thylakoid membranes. In Garab G., i. m., 1998, 2, 1227–1230.
- Jørgensen, E. G.: Photosynthesis. In Werner, D. (ed.): *The Biology of Diatoms*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 1977, 150–168.
- Kleinzeller, A.: Zucker und ihre Derivate. In Keil, B., Sormova, Z.: *Laboratoriumstechnik für Biochemiker*. Akad. Verl., Leipzig, 1965, 560–752.
- Komárek, J., Ruzicka, J.: Effect of temperature on the growth and variability of *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. *Studies in Phycology*, Praha, 1969, 262–296.
- Kol E.: Észak-Erdély 87 borvízforrása mikrovegetációjának általános összehasonlítása. *Múzeumi Füzetek*, 1945, 3, 1–4, 32–71.
- Koning, H. W. De, Jegier, Z.: Effects of sulfur dioxide and ozone on *Euglena gracilis*. *Atmospheric Environment*, Great Britain, 1970, 4, 357–361.
- Kowallik, W.: *Über die Wirkung des blauen und roten Spektralbereich auf die Zusammensetzung und Zellteilung synchronisierter*, Chlorella. Planta, Berlin, 1962, 58, 4, 337–365.
- Kowallik, W.: *Die Proteinproduktion von Chlorella im Licht verschiedener Wellenlängen*. Planta, Berlin, 1965, 64, 2, 191–200.
- Laudenbach, D. E., Grossman, A. R.: Characterization and mutagenesis of sulfur-regulated genes in cyanobacterium: evidence for function in sulfate transport. *J. Bacteriol.*, 1991, 173, 9, 2739–2750.
- Láng F.: Fotoszintézis. In Láng F. (szerk.): *Növényélettan. A növényi anyagcsere*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 1998.
- Libbert, E.: *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*. VEB Fischer Verl., Jena, 1979, 172–180.
- Lin, B., Eckert, H.-J., Eichler H.J., Renger, R.: Effect of photoinactivation under reducing conditions on the recombination kinetics of  $P_{680}^{+}$ +Phoe<sup>-</sup> core. FESPP Workshop on the Environmental Factors Affecting Photosystem II (Program and Abstracts), Szeged, July 5–8, 1992, *Biological Research Center Hungarian Academy of Science*, 1992, 33.
- Lin, S. Q., Wen, X.-G., Kuang, T.-Y.:  $Mg^{2+}$ -induced LHC II aggregation kinetics and its migration in thylakoid membrane. In Garab G., i. m., 1998, 1, 329–332.
- Lorenzen, H.: *Temperatureinflüsse auf Chlorella pyrenoidosa unter besonderer Berücksichtigung der Zellentwicklung*. Flora, Jena, 1963, 153, 554–592.
- Lowry, O. M., Rosenbrouch, N. J., Farr, A. L., Randall, R. J.: Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 1951, 193, 1, 265–275.
- Maslov, I. I., Pinevich, V. V.: Vlianie uslovii azotnogo pitania na biochimicheskii sostava kletok Chlorella pyrenoidosa. *Materialy 4-go Koordinatsionnogo Sobrania i Nauchnogo Simpoziuma po Tema VI.5. 5.*, 1966, SEV, Krakov, 107–119.
- Mauseth, J. D.: *Botany*. Saunders College Publ., Philadelphia, 1995, 261–294.
- Melis, A., Baroli, I.: Modulation of PS II photodamage in the green alga *Dunaliella salina*. In Garab G., i. m., 1998, 3, 2257–2260.
- Mészáros, T., Kaftan, D., Prasil, O., Setlik, I., Wismarsh, J., Nedbal, L.: Functional and structural heterogeneity of PS II during the cell cycle of the green alga *Scenedesmus quadricauda*. In Garab G., i. m., 1998, 2, 1165–1168.

- Milner, H. W.: The chemical composition of algae. In Burlew, J. S., i. m., 1961, 285–302.
- Morrison, B. C., Critchley, C.: Relationship between photosynthetic rate and turnover of the D1 protein of PS II. In Garab G., i. m., 1998, 5, 3671–3674.
- Myers, J., Graham, J.-R. (1959): On the mass culture of algae. II. Yield as a function of cell concentration under continuous sunlight irradiance. *Plant Physiol.*, 1959, 34, 3, 345–352.
- Nagy-Tóth, F.: Notes on the pleomorphism of *Scenedesmus intermedius* Chod. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 1987, 68, 3/4, 325–342.
- Nagy-Tóth F.: Algológiai kutatások Erdélyben. *Bot. Közlem. Suppl.*, 1991, 78, 53–56.
- Nagy-Tóth F.: Kísérleti adatok a *Schizochlamys gelatinosa* A. Br. zöldmoszat ismeretéhez. *Az Erdélyi Múzeum-Egyesület Természettudományi és Matematikai Szakosztályának Közleményei*, 1992, 1, 74–92.
- Nagy-Tóth F.: A fény és a hőmérséklet néhány moszatra gyakorolt hatásának kísérleti vizsgálata. *Múzeumi Füzetek (Új sorozat)*, Kolozsvár, 1994, 3, 73–93.
- Nagy-Tóth F.: Tiszta algakultúra-kollekciók a Kolozsvári Tudományegyetemen. *Múzeumi Füzetek (Új sorozat)*, Kolozsvár, 1996, 5, 104–107.
- Nagy-Tóth, F.: The mutual effects of some sulphuric compounds and vitamine E on the growth and cell structure of *Schizochlamys* and *Scenedesmus* species, and the post-effects of their cultural liquid. *Acta Bot. Hungarica*, 1995, 39, 3–4, 321–337.
- Nagy-Tóth F., Barna, A.: Algae experimented in laboratory pure cultures and stored in collection. *Contrib. Bot.*, 1987, Cluj-Napoca, 193–234.
- Nagy-Tóth, F., Bercea, V., Barna, A., Ştirban, M.: The dynamics of photosynthetic pigments and the productivity of some *Scenedesmus* species. *Rev. Roum. Biol.–Biol. Vég.*, 1980, 25, 1, 21–43.
- Nagy-Tóth, F., Soran, V.: Data concerning the absorption spectrum of *Scenedesmus acutiformis* intact cells. *Rev. Roum. Biol.–Biol. Vég.*, 1979, 24, 33–37.
- Noctor, G., Foyer, C. H.: Ascorbate and glutathione: Keeping active oxygen under control. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1998, 48, 249–279.
- Norén, H., Andersson, B., Svensson, P.: Photosynthetic and auxiliary functions of *Arabidopsis thaliana* – *in vivo* and *in vitro* studies. In Garab G., i. m., 1998, 3, 2079–2082.
- Nyitrai P., Sárvári, É., Ládai, M., Láng, F.: Accumulation of LHC I in *Picea* and maize seedlings greened under different conditions. In Garab G., i. m., 1998, 1, 429–432.
- Öquist, G.: Adaptation in pigment composition and photosynthesis by far red radiation in *Chlorella pyrenoidosa*. *Physiol. Plant.*, 1969, 22, 3, 516–528.
- Péterfi I.: *A növények táplálkozása*. Mezőgazd. Erdészeti Állami Könyvkiadó, Bukarest, 1956, 243–308.
- Péterfi, S., Nagy-Tóth, F.: Efectul luminilor colorate intercalate succesiv in fotoperioade asupra creşterii culturilor intensive de *Scenedesmus acutiformis*. *Studia Univ. Babeş-Bolyai, Ser. Biol., Fasc.*, 1973, 1, 37–45.
- Péterfi, S., Nagy-Tóth, F., Barna, A., Ştirban, M., Bercea, V.: Some metabolic characteristics of *Scenedesmus acutus* cultivated in media prepared from waste water. *Rev. Roum. Biol.–Biol. Vég.*, 1978, 23, 1, 45–53.
- Péterfi, S., Nagy-Tóth, F., Brugovitzky, E.: Die Veränderungen des Gluzid- und Protidgehaltes bei *Scenedesmus* unter verschiedenen Bedingungen von intensiver Kultur. *Trudi Konferencii po Izutscheniu Vodoroslei, Vengrija*, 1969, 319–330.
- Péterfi, S., Nagy-Tóth, F., Nagy, F.: Experiențe de sincronizare cu alge verzi. *Studia Univ. Babeş-Bolyai, Ser. Biol., Fasc.*, 1972, 1, 35–47.

- Pinevich, V. V., Antonian, A. A.: Vlianie ekstremalnoi kontsentratsii azotokislogo kalia na rost i biochimicheskii sostava *Chlorella pyrenoidosa*. *Materialy 4-go Koordinatsionnogo Sobrania i Nauchnogo Simpoziuma po Tema VI. 5. 5. SEV, Krakov*, 1966, 120–136.
- Pirson, A., Böger, P.: *Correlation of chlorophyll with insoluble protein of the chloroplast in green algae*. *Nature*, London, 1965, 205, 4976, 1129–1130.
- Polle, J., Melis, A.: Recovery of the photosynthetic apparatus from photoinhibition during dark incubation of the green alga *Dunaliella salina*. In Garab G., i. m., 1998, 3, 2261–2264.
- Polya L.: Növényélettan. *Physiologia*. In Haraszty, Á. (szerk.): *Növényismeret és növényélettan*. Tankönyvkiadó, Budapest, 1979, 419–768.
- Rabinovich, E.: *Fotosintez*, 1. Izd. Inostr. Lit., Moskva, 1951, 412–413.
- Raven, J. A., Glidewell, S. M.: Photosynthesis, respiration and growth in shade alga, *Hydrodictyon africanum*. *Photosynthetica*, 1975, 9, 3, 361–371.
- Ried, A.: Zuordnung von Übergangseffekten im O<sub>2</sub>-Austausch von *Chlorella* zu verschiedenen Lichtreaktionen. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 1966, 79, 11, 112–115.
- Ritz, T., Damjanovic, A., Schulten, K.: Light harvesting and photoprotection by carotenoids: Structure-based calculations for tree different photosynthetic antenna systems. *Book of Abstracts of XIth International Congress on Photosynthesis, August 17–22, 1998, Budapest, Hungary*. Printed by Full Extra Design, Szeged, Hungary, 27, 1998.
- Rosevear, M. J., Johnson, G. N., Young, A. J.: The pigment composition of plants grown under differing light conditions. In Garab G., i. m., 1998, 3, 2183–2186.
- Round, F. E.: *The Biology of the Algae*. E. Arnold Publ., London, 1975, 1, 45, 157, 162, 172.
- Santabarbara, S., Garlaschi, F. M., Zuccheli, G., Jennings, R. C.: The effect of excited state population in photosystem II on the photoinhibition-induced changes in chlorophyll fluorescence parameters. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1999, 1409, 165–170.
- Sarry, J.-E., Montillet, J.-L., Sauvaire, Y., Havaux, M.: The protective function of the xanthophyll cycle in photosynthesis. *FEBS Letters*, 1994, 353, 147–150.
- Shchetinia, L. L., Butenko, V. A.: Kolorimetrcheskii metod opredelenia obshego azota v pochve i rasteniah. *Pochvovedenie*, 1957, 8, 98–101.
- Semenenko, V. E., Vladimirova, M. G., Orleanskaya, O.B.: A physiological characteristic of *Chlorella* under conditions of high extremal temperatures. I. Uncoupling effect of extreme temperatures on the cellular function of *Chlorella*. *Fiziol. Rast.*, 1967, 14, 4, 612–625.
- Semenenko, V. E., Zimin, E. M. B., Vladimirova, M. G., Klyacho-Gurvich, G. S., Sokolov, M. V., Nichiporovich, A. A.: An investigation of the photosynthetic productivity and direction of metabolism of *Chlorella* as a function of the energy spectral distribution in an equi-energetic lightfield. *Fiziol. Rast.*, 1966, 13, 6, 949–967.
- Simmer J., Sodomkova, M.: Synchronisation of natural population of *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod. induced by rhythmical changes in the environment. *Acta Univ. Carol., Biol.*, 1967, 3, 251–254.
- Skulberg, O.: Algal culture as a means to assess the fertilizing influence of pollution. WPCF Publ. Washington, 1966, 1.
- Soeder C. J.: Zur Kinetik der Substanzproduktion in Synchronkulturen von *Chlorella fusca* Shihira et Krauss. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, 1966, 33, 1, 92–100.
- Sorokin, C.: *Tabular comparative data for the low- and high-temperature strains of Chlorella*. *Nature*, London, 1959, 184, 4686, 613–614.

- Stajner, D., Gasic, O., Kraljevic-Balalic, M., Matkovic, B., Varga, Sz., I.: Changes in antioxidant enzyme activities and pigments content during development of wheat. In Mozsik, Gy., Emerit, I., Fehér, J., Matkovic, J., Vincze, Á. (eds.): *Oxygen Free Radicals and Scavengers in the Natural Sciences*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1993, 45–56.
- Stransky, H., Hager, A.: Das Carotinoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen. *Arch. Microbiol.*, 1970, 73, 315–323.
- Strotman, H., Ried, A.: *Polarographische Messung der Nitritreduktion von Chlorella im monochromatischen Licht*. Planta, Berlin, 1969, 85, 3, 250–269.
- Szigeti Z.: A növények és a stressz. In Láng F., i. m., 1998, 915–984.
- Tamiya, H., Hase, E., Shibata, K., Mituya, A., Iwamura, T., Nihei, T., Sasa, T.: Kinetics of growth of *Chlorella*, with special reference to its dependence on quantity of available light and on temperature. In Burlew, J. S., i. m., 1961, 204–232.
- Tomitani, A., Ohno, T., Okada, K., Tanaka, A.: Isolation and characterization of chlorophyll a oxygenase which is involved in conversion of chlorophyll a to chlorophyll b from the green alga *Dunaliella salina*. In Garab G., i. m., 1998, 4, 3209–3213.
- Várkonyi, Zs., Zsiros, O., Farkas T., Garab, Gy., Ughy, B., Gombos, Z.: Adaptation mechanism of the photosynthetic apparatus of *Cylindrospermopsis raciborskii* act 9502 to different environmental effects. In Garab Gy., i. m., 1998, 3, 1819–1822.
- Walters, R. G., Shephard, F., Horton, P.: Isolation and characterization of acclimation-defective mutants of *Arabidopsis thaliana*. In *Book of Abstracts of XIth International Congress on Photosynthesis, August 17–22, 1998, Budapest, Hungary*. Printed by Full Extra Design, Szeged, Hungary, 1998, 138.
- Weis, E., Krieger, A.: The interaction between pH-dependent control of photosystem II and photoinhibition. *FESPP Workshop on the Environmental Factors Affecting Photosystem II (Program and Abstracts)*, Szeged, July 5–8, 1992, Biological Research Center Hungarian Academy of Science, 1992, 37.
- Wilhelm, C., Neeker, A., Domin, A., Gilbert, M., Jakob, T., Lohmann, C.: The analysis of photosynthetic apparatus of freshwater phytoplankton: problems-progress-perspective. In Garab, G., i. m., 1998, 5, 3985–3990.