

**A D1 PROTEIN MUTÁCIÓ HATÁSA A KETTES FOTOKÉMIAI RENDSZER ENERGIA-
HASZNOSÍTÁSÁRA ELTÉRŐ VÍZELLÁTÁSÚ NÖVÉNYEKBEN**

Doktori (Ph.D.) értekezés tézisei

Bajkán Szilvia

Témavezető: Prof. Dr. Lehoczki Endre

Biológia Doktori Iskola
Szegedi Tudományegyetem, Természettudományi és Informatikai Kar
Növénybiológiai Tanszék

Szeged

2011

BEVEZETÉS

A növények a napok többségében ki vannak téve a fényintenzitás dinamikus változásának, és gyakran több fényenergiát nyelnek el, mint amennyit hasznosítani tudnak a fotoszintézis során. Az elnyelt többlet gerjesztési energia károsíthatja a fotoszintetikus apparátust (szingulett oxigén, reaktív oxigén formák képződése által), ezért a fény fotokémiai hasznosulási folyamata mellett olyan fotoprotektív mechanizmusoknak is ki kellett alakulniuk, amelyek az elnyelt energiátöbbletet veszélytelen módon elvezetik a rendszerből. Egy ilyen folyamat a nem-radiatív energia disszipáció (hődisszipáció). Ezt a mechanizmust a klorofill (Chl) fluoreszcencia fényfüggő, nem-fotokémiai kioltásaként (NPQ) definiáljuk. Az NPQ legnagyobb komponense a gyorsan relaxálódó, ΔpH -függő qE komponens. Az NPQ mechanizmusa csak részben ismert, de kialakulásának feltételei a tilakoid lumen alacsony kémhatása, de-epoxidált xantofilok képződése, PsbS és fénybegyűjtő komplex (LHC) fehérjék protonációja.

Az ez idáig vizsgált atrazin-rezisztens (AR) gyomnövényekben (*Chenopodium album*, *Epilobium adenocaulon*, *Erigeron canadensis*, *Senecio vulgaris*, *Solanum nigrum*) kimutatták a csökkent mértékű NPQ kapacitást, ezen belül a csökkent qE komponenst (Várad *et al.*, 2003). Eddigi ismereteink szerint az NPQ kialakulását nukleárisan kódolt faktorok határozzák meg, habár a kettes fotokémiai rendszer (PSII) reakciócentrum D1 fehérjéjét kódoló *psbA* gén – amely a rezisztens növényekben a mutációt hordozza – a kloroplasztisz genom része. Ezért nem világos, hogy a D1 fehérje milyen hatással van az antennában végbemenő hődisszipáció kialakulására.

Reciprok keresztezéseket végeztünk a *Solanum nigrum* atrazin-szenzitív (AS) és AR biotípusai között, és az ebből származó hibridekkel (F1, F2 egészen az F6-ig) vizsgálatokat folytattunk annak érdekében, hogy közelebb jussunk annak a kérdésnek a megválaszolásához, milyen kapcsolat van a D1 protein mutáció és a PSII antennájában elnyelt fényenergia allokációja között; ezen belül tanulmányoztuk a qE komponens és az allokációs mintázat öröklődését.

Ismeretes az atrazin-rezisztens növények eltérő hőmérséklet-érzékenysége és adaptációs képessége (Ducruet & Lemoine, 1985), illetve fokozott fényérzékenysükről egyaránt beszámoltak (Hart & Stemler, 1990). Napjainkban a vízhiány (szárazság) az egyik legfontosabb környezeti tényező, amely a növények növekedését/produktivitását limitálja. Természetes körülmények között a vízdeficit gyakran együtt jár a magas hőmérséklettel és/vagy a magas fényintenzitással (fénygátlás). Tudomásunk szerint a vízdeficit (szárazság) fotoszintézisre gyakorolt hatásait ez idáig nem vizsgálták még D1 protein mutáns növényekben, ezért a dolgozatom másik fő témájának a vízdeficit hatásának tanulmányozását választottam a *Solanum nigrum* gyomnövény kétféle biotípusában annak a kérdésnek a megválaszolására, vajon a vízdeficit befolyásolja-e a D1 protein mutáns növények fitnessét.

CÉLKITŰZÉS

Az elnyelt fényenergia hasznosításának tárgykörében az alábbi célokat tűztem ki:

- A D1 protein mutáció és a PSII antennájában elnyelt fényenergia megoszlása közötti összefüggés tanulmányozása: a fotokémiai hasznosítás és a termális disszipáció kapcsolata.
- A klorofill *a* fluoreszcencia analízis és a fotoprotektív folyamatok vizsgálata segítségével az alacsonyabb NPQ, illetve a qE komponens értelmezése a D1 protein mutáns növényekben.
- Ennek megválaszolására reciprok keresztezésekkel hibridek létrehozása, melyeken tanulmányozható a PSII allokációs mintázata, a qE és a gyors Chl fluoreszcencia paraméterek öröklődése; sejtmagi és citoplazmatikus (kloroplasztisz) faktorok szerepe a qE szabályozásában.

A vízhiány vizsgálatának témakörében az alábbi célokat tűztem ki:

- A progresszív vízhiány hatásának megfigyelése intakt növények leveleinek vízállapotára, gázcseréjére és fotoszintetikus hatékonyságára.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A vizsgált növényi anyag

A kísérleti növények természetes körülmények között természetes módon szelektálódott AS és D1 protein mutáns AR *Solanum nigrum* L. (fekete csucsor) gyomnövények voltak. Az atrazin rezisztencia oka az általunk vizsgált gyomnövényben a *psbA* gén pontmutációja a 264-ik kodonban, amely a Ser₂₆₄→Gly aminosavcserét eredményezi a D1 fehérjén (Hirschberg & McIntosh, 1983; Gawronski *et al.*, 1992).

Összehasonlító tanulmányokat végeztem továbbá két, csökkent NPQ kapacitással rendelkező *Arabidopsis thaliana* L. mutáns vonal felhasználásával. Vad típusként a Columbia-0 ökotípust (Col-0) használtam. A két mutáns vonal az antiszensz *lhcb2* és a *psbS* deléciós *npq4-1* voltak (Andersson *et al.* 2003; Ruban *et al.* 2003; Li *et al.* 2000; 2002).

Növénynevelés, vízmegvonás

A növényeket kertészeti földet tartalmazó tenyészedényekben növénynevelő kamrákban neveltük, ahol a maximális fotoszintetikusán aktív radiáció értéke $350 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ volt (16 h fényperiódus, 25/20°C nappali/éjszakai hőmérséklet, kb. 50-60%-os relatív páratartalom mellett). A növényeket kétnaponta öntöztük a kísérletek alatt, a 35-40 napos növényeket tekintettük jó vízellátású kontrollnak. A vetés utáni kb. 40-42. napon a növények egy részétől megvontuk az öntözést, és gázcsereméréseket végeztünk három-négy naponta, hogy a vízdeficit hatásait tanulmányozzuk. A növények vízállapotát és gázcseréjét jellemző paraméterek alapján három szakaszt különítettünk el a vízdeficit időbeni vizsgálata során: enyhe szárazság (5-7 nap vízmegvonást követően), közepes szárazság (13-15 nap), és erős szárazság (18-19 nap), melyeket a DH1 (dehydration state 1), a DH2 (dehydration state 2), és a DH3 (dehydration state 3) jelölésekkel illettük. A vízhiány egyes szakaszaiban a növények egy részét a rehidráció után 24 órával tovább vizsgáltuk, és RH1, RH2 vagy RH3 (rehydration state 1, 2 és 3) jelöléssel illettük. Méréseinket rendre a növények legfiatalabb, teljesen kiterült, azonos pozícióban lévő levelein végeztük.

Az *A. thaliana* növényeket kertészeti földet tartalmazó tenyészedényekben, növénynevelő kamrákban neveltük, ahol a maximális fotoszintetikusán aktív radiáció értéke $350 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ volt (16 h fényperiódus, 25/20°C nappali/éjszakai hőmérséklet, kb. 50-60%-os relatív páratartalom mellett). Méréseinket rendre a kb. hat hetes növények legfiatalabb, teljesen kiterült levelein végeztük.

Reciprok keresztezések kivitelezése, genetikai analízis

Az AS és az AR *S. nigrum* szülő biotípusok reciprok keresztezésével F1 hibrideket hoztunk létre. A vad-típusú AS (♂) pollent az AR (♀) növények bibéjére transzferáltuk, és az AR (♂) növények pollenjét a vad-típusú, AS (♀) növények bibéjére vittük át. Az első reciprok keresztezésből származó F1 hibrideket ARF1 és ASF1-nek definiáltuk. Miután e heterozigóta F1 növényekben megtörtént az önbeporzás (a *S. nigrum* önbeporzó), létrejöttek az F2 nemzedékű magok, melyeket ASF2 és ARF2-nek neveztünk. Az F2 növényeket használtuk a levélszél alak vizsgálatához annak bizonyítására, hogy a mendeli levélszél tulajdonság szegregációja megtörtént-e. A szülő populációban három különböző levélszél típust találtunk, melyek Hardy-Weinberg eloszlást mutattak. A különböző levélszél típusok várható gyakoriságát a Hardy-Weinberg szabály alapján számoltuk ki. További keresztezéseket folytattunk, melyekkel eljutottunk az F6 nemzedékhez és ezeket ASF6 és ARF6 jelölésekkel illettük. Valamennyi *S. nigrum* vonal esetében a csíranövényeket közvetlenül 8 kg aktív hatóanyag/hektár atrazinnal permeteztük, illetve felhasználva a mutáció jól ismert manifesztálódásait, vizsgáltuk a növények gyors klorofill *a* fluoreszcencia indukciós görbéit.

A növény vízellátásának vizsgálata

A levelek relatív víztartalmának meghatározása

A kontroll körülmények és a vízhiány szakaszainak jellemzésére meghatároztuk a levelek relatív víztartalmát (RWC) a következő képlet felhasználásával: $(FW - DW)/FW_s$, ahol az FW a levelek friss tömege, a DW a levelek száraz tömege 24 órán át 85°C-on szárítószekrényben való szárítást követően, valamint az FW_s a 24 órán keresztül vízben úsztatott levelek friss tömege grammban [g] kifejezve.

A levélszövetek átlagos vízpotenciáljának mérése

A levélszövetek átlagos vízpotenciálját nyomásmérő kamrával (Model 600, PMS Instruments Company, USA) határoztuk meg.

Sztómakonduktancia mérése

A levelek abaxiális felületén a gázcserenyílasok vezetőképességét a DELTA T műszergyártó cég (UK) AP4 típusú diffúziós porométerével határoztuk meg a növénynevelő kamrákban.

Gázseremérések

A CO₂ asszimilációs ráta (A) aktinikus fényre adott válaszgörbéit LCA-3 típusú infravörös gázelemző készülékkel (IRGA) (ADC, UK) vettük fel. Az asszimilációs ráta értékeit a műszer szoftvere számította ki von Caemmerer és Farquhar (1981) egyenletei alapján. A CO₂ asszimilációs ráta intercelluláris CO₂ koncentrációtól (C_i) való függését a környezeti CO₂ koncentráció (C_a) 0 és 1500 μmol CO₂ mol⁻¹ intervallum közötti változtatásával 21% O₂-tartalmú levegőben határoztuk meg LCpro+ IRGA készülékkel. A levél felületére beeső fényintenzitást 800 μmol foton m⁻² s⁻¹-ra állítottuk be. Az adatokat ezután grafikusán ábrázoltuk a szoftver által számított intercelluláris CO₂ koncentráció függvényében (Farquhar *et al.* 1990).

Klorofill fluoreszcencia mérések

A gyors Chl fluoreszcencia tranziens (OJIP görbe) méréseket a HandyPEA (Plant Efficiency Analyser) fotoszintetikus hatékonyságmérő készülékkel (Hansatech Instruments, UK) végeztük. A 30 percen át sötétadaptált leveleket folyamatos fénnel ($\lambda = 650$ nm, 3000 μmol foton m⁻² s⁻¹ fotonáram-sűrűség) egy másodpercig világítottuk meg. Az OJIP tranziensek további analízisét az ún. JIP-teszttel (Strasser *et al.*, 2000; Tsimilli-Michael & Strasser, 2008), illetve a Biolyzer 4HP szoftverrel végeztük.

A Chl fluoreszcencia paraméterek steady-state szintjét 60 percig sötétadaptált leveleken a Dual Channel Modulated Fluorometer-rel (FMS2, Hansatech, UK) mértük. A modulált Chl fluoreszcencia paraméterek aktinikus fényre adott válaszgörbéit és időfüggvény görbéit sötétadaptált leveleken mértük a PAM 200 (Teaching PAM, Walz, Németország) pulzus amplitudó modulált fluorométerrel; a van Kooten és Snel (1990) szerinti nómenklatúrát használtuk. A PAM 200 készülékkel mért Chl fluoreszcencia paramétereket (F_o, F_m, F'_o, F'_m és F) felhasználva két modell alapján (Demmig-Adams *et al.*, 1996; Hendrickson *et al.*, 2004) meghatároztuk a PSII antennájában elnyelt fényenergia sorsát, mely egyrészt fotokémiaiilag hasznosulhat, másrészt termálisan disszipálódhat a környezetbe.

Fotoszintetikus pigmenttartalom meghatározás

HPLC és spektrofotometriás pigment meghatározás céljából korongokat vágunk ki a levelek azonos részeiből, és folyékony nitrogénben tároltuk azokat. A Chl és az összkarotinoid tartalom meghatározását 80%-os acetonos extraktumban Lichtenthaler (1987) spektrofotometriás módszere alapján végeztük. A HPLC analízis kivitelezése Váradi és munkatársai (2003) módszere szerint történt. A xantofill ciklus komponenseinek egymásba való átalakulását a xantofill ciklus pigmentek de-epoxidációs állapotával

$DE_i = [\frac{1}{2} \times \text{Ant} + \text{Zea}]/[\text{Vio} + \text{Ant} + \text{Zea}]$ jellemeztük. A xantofill ciklus készlet méretét a $\text{Vio} + \text{Ant} + \text{Zea}$ ($\mu\text{mol m}^{-2}$) összmenyiségeként számítottuk ki.

DNS izolálás és PCR amplifikáció, PsbS és PsbA (D1) fehérjéket kódoló DNS szakaszok szekvenálása

Négy hetes *S. nigrum* vonalak leveleiből növényi össz-DNS-t izoláltunk a gyártó (Zenon Biotechnológiai kft., Magyarország) utasításai szerint. Három *psbS*-specifikus primer pár segítségével ~600 bp, ~1360 bp és ~159 bp átfedő fragmenteket szaporítottunk fel a két *S. nigrum* szülői vonalból. A SniD1 primerekkel a D1 protein mutáns (AR, ARF2, ARF6) és a vad-típusú (AS, ASF2, ASF6) vonalakban felamplifikáltattuk a *psbA* gén 386 bp-os DNS fragmentjét, mely tartalmazta az A → G nukleotid cserét (S264G mutáció). Az amplifikáció termékeit 2%-os agaróz gélben választottuk el, majd a fragmenteket visszaizoláltuk és pGEM-T Easy vektorba klónoztuk. A szekvenálási reakció elvégzését követően a termékeket mikrokapilláris lézer szekvenátoron futattuk.

Immunoblot analízis

A levelek PsbA (D1) és PsbS fehérje tartalmait immunoblot analízissel határoztuk meg. Az AS és az AR *S. nigrum* leveleiből kivágott korongokat folyékony nitrogénben fagyasztottuk, majd finom porrá őröltük, és Laemmli puffer hozzáadásával elhomogenizáltuk. Az inkubációkat követően a fehérjéket SDS-poliakril-amid gélelektroforézissel (Laemmli, 1970) választottuk el.

Az elválasztott fehérjéket nitrocellulóz membránra blottoltuk át metanol tartalmú pufferrel. A nitrocellulóz membránokat 5%-os tejpórt tartalmazó TBS-T pufferben két órán át blokkoltuk, és két órán keresztül inkubáltuk PsbA és PsbS (Agrisera) fehérjék elleni elsődleges antitestekkel. A membránokat háromszor öt percig mostuk TBS-T pufferben és kecskéből származó anti-nyúl IgG torna peroxidázzal (HRP) konjugált másodlagos ellenanyaggal (Millipore) két órán át inkubáltuk 5% tejpórt tartalmazó TBS-T pufferben. Háromszor öt perces TBS-T pufferrel történő mosás után az immunoblottolt membránokat öt percen át inkubáltuk ECL plus HRP szubsztrátban és a kemilumineszcenciát Hyperfilm ECL fotografikus filmen detektáltuk. Az előhívott filmet digitalizáltuk és 1D Scan programcsomag segítségével analizáltuk.

EREDMÉNYEK

- A *S. nigrum* gyomnövény AS és AR szülő biotípusok reciprok keresztezésének sikerességét egy mendeli tulajdonság, a levélszél alak öröklődésének nyomonkövetésével igazoltuk, mely bizonyította az F2 növényi anyag sejtmagi hibrid státuszának meglétét.
- A keresztezések eredménye azt mutatta, hogy az NPQ kapacitásbeli különbségeket nem befolyásolták a sejtmagi szabályozó faktorok a hibridekben egészen az F6 generációig. Ezzel összhangban a szekvencia analízis során kapott eredmény, mely szerint a *S. nigrum* AS és AR biotípusaiban azonosak voltak a PsbS fehérjék, valamint a PsbS és a D1 fehérjék expressziójában sem találtunk különbséget.
- Az AR szülő és hibrid vonalakban megfigyelhető az *in vivo* Chl fluoreszcencia mérésekből számított PSII lineáris elektrontranszport sebesség (J_{ETR}), a fotokémiai kioltási koeficiens (qP) és a nem-fotokémiai kioltás (NPQ) csökkenése, ezen belül a qE komponens csökkenése.
- Valamennyi AR vonal kb. 20%-kal csökkent de-epoxidációs képességgel rendelkezett. A xantofill ciklus készletek nagysága között a kétféle biotípusban és hibridjeikben nem mutatható ki különbség. A xantofill ciklus kisebb kapacitásával részben magyarázható az NPQ (vagy qE) folyamatok csökkenése az AR biotípusokban.
- Az PSII energia allokációs modellek eredményei alapján az AR vonalakban az elnyelt fényenergiának kisebb hányada alakult át kémiaiilag kötött energiává (Φ_{PSII}), amely összefüggésbe hozható az 50%-kal alacsonyabb fotoszintetikus teljesítmény indexszel (PI_{abs}). Az AR vonalakra jellemző csökkent fotoprotektív NPQ (vagy qE) kapacitás ellenére a regulált hődisszipáció hatásfokát (Φ_{NPQ} vagy Φ_{DL}) nem befolyásolta a D1 protein mutáció. A kisebb PSII hatásfok mintegy kompenzációs mechanizmusaként a nem-regulált energiavesztés (Φ_{NO} vagy Φ_E) szignifikáns megnövekedése volt tapasztalható a mutáns vonalakban, amely a disszipáció nem-fotoprotektív módját jelenti és így közvetlenül hozzájárulhat az AR növények gyengébb fitnesséhez.
- Az AR vonalak sötétadaptált levelein mért gyors Chl fluoreszcencia transziensek (OJIP) analízise szintén jelezte a PSII működésének gyengülését az akceptor oldalon. A PSI végső akceptorainak redukcióját jellemző JIP-teszt paraméterek nem különböztek szignifikánsan a kétféle biotípusban és hibridjeikben. A δ_{R_0} paraméter azonban, amely annak a valószínűségét fejezi ki, amellyel egy elektron a köztes elektron akceptorok felől a PSI végső akceptorokhoz eljut, az AR biotípusokban jelentősen megnövekedett. Ez

feltételezhetően kompenzálhatja a PSII akceptor oldali alacsonyabb elektronáram sebességet és a PI_{abs} -t, és hasonló PI_{total} értékeket eredményez a *S. nigrum* biotípusaiban.

- Az eredményeink azt mutatják, hogy az általunk vizsgált Chl fluoreszcencia tulajdonságokat a D1 protein befolyásolja az AS és az AR biotípusú *S. nigrum* növények leveleiben. Az erősen konzervált D1 protein szerepét az elnyelt többletenergia nem-fotokémiai hődisszipációjának hatékony kialakulásában esszenciálisnak véljük, ahogyan ezt a kloroplasztisz genomban kódolt D1 protein mutáció és az alacsony NPQ (vagy qE) kapacitás együtt-öröklődése igazolta.
- Az AR szülő biotípus a vízháztartási paraméterek (sztóma konduktancia, levél vízpotenciál) és a CO_2 asszimiláció vizsgálatok alapján toleránsabb volt a vízhiánnyal szemben. A vízháztartási paraméterek és a CO_2 asszimiláció intenzitásának csökkenése később következett be az AR biotípusban, mint az AS párjában. Ezt tükrözte a kisebb mértékű fotorespiráció, a maximális asszimilációs ráta magasabb értéke (A_{max}), a nagyobb karboxilációs hatékonyság (ϵ) és a RuBP nagyobb regenerálódási sebessége (J_{max}) is. A vízhiány előrehaladtával a kétféle biotípus közötti különbség mérséklődött, illetve a közepes szárazság szakaszában el is tűnt. A reciprok keresztezésekből származó F2 hibridekkel folytatott vizsgálatok eredményei alapján megállapítható, hogy a szülő AR biotípus szárazsággal szembeni nagyobb toleranciája nem köthető a D1 protein mutációjához, mivel a szülő populációkban meglévő tulajdonságok az F2 nemzedékben elmosódtak. Megállapítható továbbá, hogy az atrazin-rezisztens biotípus rosszabb fitnessze nem magyarázható a vízhiánnyal szembeni tolerancia-csökkenésével.
- A PSII hatásfoka (Φ_{PSII}) és a lineáris elektrontranszport sebessége mindkét, erősen vízhiányos biotípusban és azok hibridjeiben közel azonos értékekre estek vissza. Az AR vonalakban drasztikus NPQ növekedést tapasztaltunk, míg ez az AS párjaikban kisebb mértékű volt. Meglepő módon a Φ_{NPQ} és az NPQ összefüggést mutatott, nem úgy, mint a kontroll növények esetében. A Φ_{NO} , mint komplementer folyamat, az AR vonalakban kissé lecsökkent, míg az AS párjaikban megemelkedett a jó vízellátású kontrolljaikhoz képest. A klorofill fluoreszcencia vizsgálatok alapján az AR vonalakban az erős szárazság által indukált fotoprotekciós folyamatok hatékonyabban működhetnek, mint az AS párjaikban. Ezt részben magyarázhatná a PSI körüli ciklikus elektrontranszport fokozódása, amely a ΔpH létrehozásával hozzájárul az NPQ fenntartásához, és mérsékli a PSII-n lévő gerjesztési nyomást. A kloroplasztisz vízdeficit hatására végbemenő szerkezeti újra-rendeződése szintén hozzájárulhat valamilyen formában a hatékonyabb hődisszipáció kialakulásához az AR növényben. Azonban e jelenség magyarázatához további vizsgálatokra van szükségünk.

IRODALOMJEGYZÉK

- Andersson J, Wentworth M, Walters RG, Howard CA, Ruban AV, Horton P, Jansson S (2003) Absence of the Lhcb1 and Lhcb2 proteins of the light-harvesting complex of photosystem II – effects on photosynthesis, grana stacking and fitness. *The Plant Journal* 35: 350-361
- Demmig-Adams B, Adams WW, Barker DH, Logan BA, Bowling DR, Verhoeven AS (1996) Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant* 98: 253-264
- Ducruet J, Lemoine Y (1985) Increased heat sensitivity of the photosynthetic apparatus in triazine-resistant biotypes from different plant species. *Plant Cell Physiol* 26: 419-429
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1990) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149: 78-90
- Gawronski SW, Sugita M, Sugiura M (1992) Mutation of *psbA* gene in herbicide-resistant population of *Erigeron canadensis*. In: Murata N ed. *Research in Photosynthesis*, Vol III. Kluwer Academic Publi, Dordrecht, pp 405-407
- Hart JJ, Stemler A (1990) High light-induced reduction and low light-enhanced recovery of photon yield in triazine-resistant *Brassica napus*. *Plant Physiol* 94: 1301-1307
- Hendrickson L, Furbank RT, Chow WS (2004) A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence. *Photosynth Res* 82: 73-81
- Hirschberg J, McIntosh L (1983) The molecular basis of herbicide resistance in *Amaranthus hybridus*. *Science* 222: 1346-1349
- Laemmli UK (1970) Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature* 227: 680-685
- Li XP, Björkman O, Shih C, Grossman AR, Rosenquist M, Jansson S, Niyogi KK (2000) A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. *Nature* 403: 391-395
- Li XP, Muller-Moule P, Gilmore AM, Niyogi KK (2002) PsbS-dependent enhancement of feedback de-excitation protects photosystem II from photoinhibition. *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 15222-15227
- Lichtenthaler HK (1987) Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic Biomembranes. In: Packer L, Douce R eds. *Methods in Enzymology*. Academic Press, New York, 148: 350-382
- Ruban AV, Wentworth M, Yakushevskaya AE, Andersson J, Lee PJ, Keegstra W, Dekkerk JP, Boekema EJ, Jansson S, Horton P (2003) Plants lacking the main light-harvesting complex retain photosystem II macro-organization. *Nature* 421: 648-653
- Strasser RJ, Srivastava A, Tsimilli-Michael M (2000) The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Mohanty P, Yunus M, Pathre U eds. *Probing Photosynthesis Mechanism, Regulation and Adaptation*. Taylor and Francis, London, pp 445-480
- Tsimilli-Michael M, Strasser RJ (2008) In vivo assessment of stress impact on plant's vitality: applications in detecting and evaluating the beneficial role of mycorrhization on host plants. In: Varma A ed. *Mycorrhiza: Genetics and Molecular Biology, Eco-function, Biotechnology, Eco-physiology, and Structure and Systematics*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp 679-703
- van Kooten O, Snel JFH (1990) The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth Res* 25: 147-150
- Váradi Gy, Polyánka H, Darkó É, Lehoczki E (2003) Atrazine resistance entails a limited xanthophyll cycle activity, a lower PS II efficiency and an altered pattern of excess excitation dissipation. *Physiol Plant* 118: 47-56
- von Caemmerer S, Farquhar GD (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387

PUBLIKÁCIÓS LISTA

- ***Bajkán Sz**, Váradi Gy, Balogh M, Domonkos Á, Kiss GyB, Kovács L, Lehoczki E (2010) Conserved structure of the chloroplast-DNA encoded D1 protein is essential for effective photoprotection via non-photochemical thermal dissipation in higher plants. *Mol Genet Genomics* 284: 55-63 **IF: 2,853**
- ***Bajkán Sz**, Várkonyi Zs, Lehoczki E (2011) Comparative study on energy partitioning in photosystem II of two *Arabidopsis thaliana* mutants with reduced non-photochemical quenching capacity. *Acta Physiol Plant* (közlésre elfogadva) **IF: 1,232**

Konferencia közlemények:

- ***Bajkán Sz**, Váradi Gy, Lehoczki E (2005) The response of photosynthesis to water deficit in atrazine-susceptible and resistant biotypes of *Solanum nigrum*. (oral presentation) The 8th Hungarian Congress on Plant Physiology, The 6th Hungarian Conference on Photosynthesis, August 25-28, 2005, Szeged, Hungary, *Acta Biol Szeged* 49: 203-205
- ***Bajkán Sz**, Váradi Gy, Lehoczki E (2005) Chlorophyll fluorescence quenching analysis of *Solanum nigrum* in relation to water deficit. (poster) The 8th Hungarian Congress on Plant Physiology, The 6th Hungarian Conference on Photosynthesis, August 25-28, 2005, Szeged, Hungary, *Acta Biol Szeged* 49: 207-209
- *Várkonyi Zs, **Bajkán Sz**, Váradi Gy, Lehoczki E (2005) Light response of the chlorophyll fluorescence parameters and partitioning of absorbed light energy in wild type and *npq4* mutant of *Arabidopsis thaliana*. (poster) The 8th Hungarian Congress on Plant Physiology, The 6th Hungarian Conference on Photosynthesis, August 25-28, 2005, Szeged, Hungary, *Acta Biol Szeged* 49: 229-232
- * A dolgozatban felhasznált közlemények

Egyéb közlemények:

Lehotai N, Pető A, **Bajkán Sz**, Erdei L, Tari I, Kolbert Zs (2011) *In vivo* and *in situ* visualization of early physiological events induced by heavy metals in pea root meristem. Acta Physiol Plant, DOI 10.1007/s11738-011-0759-z **IF: 1,232**

Tari I, Csiszár J, Gallé Á, **Bajkán Sz**, Szepesi Á, Vashegyi Á (2004) Élettani megközelítések gazdasági növények szárazságtűrésének genetikai transzformációval történő javítására. Bot Közl 90: 139-158

Konferencia közlemények:

Bajkán Sz, Tóth T, Holzwarth AR, Garab Gy, Kovács L (2008) Light-induced conformational changes in the reaction center of photosystem II, revealed by fluorescence measurements. (poster) The 9th Congress of Hungarian Society on Plant Biology, June 7-9, 2008, Szeged, Hungary

Tóth T, **Bajkán Sz**, Garab Gy, Kovács L (2008) The role of LHCII in the macro-organization of thylakoid membranes. (poster) The 9th Congress of Hungarian Society on Plant Biology, June 7-9, 2008, Szeged, Hungary

Szepesi Á, Csiszár J, **Bajkán Sz**, Gémes K, Horváth F, Erdei L, Deér KA, Simon LM, Tari I (2005) (poster) Role of salicylic acid pre-treatment on the acclimation of tomato plants to salt and osmotic stress. The 8th Hungarian Congress on Plant Physiology, The 6th Hungarian Conference on Photosynthesis, August 25-28, 2005, Szeged, Hungary Acta Biol Szeged 49: 123-125

Tari I, Szepesi Á, Csiszár J, **Bajkán Sz**, Gémes K, Horváth F, Erdei L, Deér A, Simon LM (2005) Role of salicylic acid pre-treatment on the acclimation of tomato plants to salt stress. (oral presentation) The 8th Hungarian Congress on Plant Physiology, 6th Hungarian Conference on Photosynthesis, August 22-25, 2005, Szeged, Hungary

Tari I, Simon LM, Deér KA, Csiszár J, **Bajkán Sz**, Kis Gy, Szepesi Á (2004) Influence of salicylic acid on salt stress acclimation of tomato plants: oxidative stress responses and osmotic adaptation. (poster) The 14th FESPB Congress, August 23-27, 2004, Cracow, Poland, Acta Physiol Plant, Book of Abstracts, pp. 237

IF: 0,433

Csiszár J, Tari I, Szepesi Á, Gallé Á, Bartha B, **Bajkán Sz**, Zeller D, Vashegyi Á, Pécsváradi A, Horváth F, Lazar A, Camen D, Staicu M, Petolescu (Dragoescu) C, Gabor L, Erdei L (2004) Oxidative stress and total antioxidants as estimated by using ferric reducing antioxidant power (FRAP) assays in vegetable genotypes. (oral presentation) PHARE Conference, 3-5 September, 2004, Timisoara

Csiszár J, Tari I, Szepesi Á, Gallé Á, Bartha B, **Bajkán Sz**, Zeller D, Vashegyi Á, Pécsváradi A, Horváth F, Lazar A, Dorin C, Staicu M, Petolescu C, Gabor L, Erdei L (2004). Az antioxidáns védőmechanizmus egyes elemeinek vizsgálata zöldségfélékben szárazságstressz hatására. Zárójelentés, 37-43. old., Magyarország – Románia PHARE CBC Program (projekt szám: HU 2002/000, 627, 03-14), Román-magyar miniszimpózium