



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem
Élelmiszertudományi és Technológiai Intézet
Élelmiszertudományi Doktori Iskola

**A fényviszonyok hatása a kenyérbúza
(*Triticum aestivum* L.) glutation és szabad aminosav
anyagcseréjére a kapcsolódó gének kifejeződésének szintjén**

Toldi Dávid Zoltán

Budapest

2024

**A doktori iskola
megnevezése:**

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem
Élelmiszertudományi Doktori Iskola

Tudományága:

Élelmiszertudományok

Vezetője:

Simonné Dr. Sarkadi Livia
Egyetemi tanár, az MTA doktora
MATE Élelmiszertudományi Kar

Témavezetők:

Simonné Dr. Sarkadi Livia
Egyetemi tanár, az MTA doktora
MATE Élelmiszertudományi és Technológiai Intézet,
Táplálkozástudományi Tanszék

Dr. Kocsy Gábor
Tudományos tanácsadó, az MTA doktora
HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont,
Mezőgazdasági Intézet
Biológiai Erőforrások Osztálya

Simonné Dr. Sarkadi Livia

Az iskolavezető jóváhagyása

Simonné Dr. Sarkadi Livia

A témavezető jóváhagyása

Dr. Kocsy Gábor

A témavezető jóváhagyása

„Kevés döntéssel tudjuk olyan közvetlenül befolyásolni az egészségünket, mint azzal, hogy milyen élelmiszereket választunk és fogyasztunk!”

Szent-Györgyi Albert

TARTALOMJEGYZÉK

Rövidítések jegyzéke.....	7
1. BEVEZETÉS	10
1.1. A téma aktualitása és jelentősége	11
2. CÉLKITŰZÉSEK	13
3. SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS.....	14
3.1. A búza származása, genetikája	14
3.2. A fény hatása a növények növekedésre és fejlődésére	15
3.3. Az oxidatív stressz és az antioxidánsok kapcsolata.....	16
3.4. A fotoszintézis és a redox állapot kapcsolata	17
3.5. A nitrogén asszimilációja a növényekben	19
3.5.1. A nitrát redukciója a növényekben	20
3.5.2. A fény hatása a növények nitrogén anyagcseréjére	21
3.6. A növények szén és nitrogén anyagcseréjének kapcsolata.....	24
3.7. Az oxidatív stressz hatása a növények aminosavak bioszintézisére.....	27
3.7.1. Aminosav szintézis és transzport a kloroplasztisban	30
3.7.2. A redox rendszer és az aminosav anyagcsere kapcsolata	30
3.8. A szabad aminosavak szerepe a növényi sejtekben.....	31
3.8.1. A glutaminsav szerepe a növényekben	33
3.8.2. A prolin szerepe a növényekben	34
3.8.3. A nemfehérje építő aminosavak szerepe a növényekben.....	35
3.9. A glutation szerepe a növényekben	39
3.9.1. A glutation bioszintézise a növényekben	40
3.9.2. A szulfát-redukció és a cisztein szintézise	41
3.9.3. A glutation és az oxidatív stressz tolerancia kapcsolata	42
3.9.4. A fény erősségének és spektrumának a hatása a glutation szintézisére	43
3.10. Kísérleti távlatok a glutation és a szabad aminosav anyagcsere fényviszonyok által történő szabályozása területén	44

4. ANYAG ÉS MÓDSZER	45
4.1. A nevelési körülmények a fény fiatal növényekre kifejtett hatásának vizsgálatához	45
4.2. A nevelési körülmények a fény termésérésig nevelt növényekre kifejtett hatásának vizsgálatához	46
4.3. A növények növekedésének a vizsgálata.....	48
4.4. A fotoszintetikus paraméterek vizsgálata	48
4.5. A szabad aminosavak meghatározása.....	49
4.6. A tiolok meghatározása HPLC-vel.....	49
4.7. Génexpressziós vizsgálatok.....	51
4.7.1. RNS izolálás.....	51
4.7.2. cDNS írás, azaz a reverz-transzkripció	52
4.7.3. A RT-qPCR alapú vizsgálatok	52
4.8. Statisztikai elemzés.....	53
5. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK.....	54
5.1. A fényviszonyok hatása a fiatal búza növekedésére és anyagcseréjére	54
5.1.1. A fény hatása a növekedésre	54
5.1.2. A fény hatása a fotoszintézisre.....	56
5.1.2.1. Fotoszintetikus pigmentek	56
5.1.2.2. A fiatal búza fotoszintetikus aktivitása.....	59
5.1.3. A fény hatása a glutation szintézisére és redox állapotára	60
5.1.4. A fény hatása a szabad aminosavakra	62
5.1.5. A fény hatása a glutation és az aminosavak anyagcseréjével kapcsolatos gének kifejeződésére.....	70
5.2. A fényviszonyok hatása a termésérésig nevelt növények növekedésére, fejlődésére és anyagcseréjére	84
5.2.1. A búza növekedése, teljes kifejlődése és a kalászhányás a különböző fénykörnyezetekben	84
5.2.2. A fényviszonyok hatása a búza zászlósleveleinek tiolszintjére	86
5.2.3. A fényviszonyok hatása a zászlólevelek aminosav tartalmára	90
6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	93
6.1. A fényintenzitás és spektrum hatása a fiatal búza növekedésére és fotoszintézisére	93
6.2. A fény hatása a glutation anyagcserére és a növényi sejtek redox környezetére	93
6.3. Az aminosavak anyagcseréjének a fény általi szabályozása	94

6.4. A fényviszonyok hatása a termésérésig nevelt búza fejlődésére	97
6.5. A fényviszonyok hatása a termésérésig nevelt búza redox homeosztázisára és szabad aminosav tartalmára.....	99
6.6. Következtetések.....	101
7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK.....	103
8. ÖSSZEFOGLALÁS	104
SUMMARY.....	106
9. MELLÉKLETEK.....	108
M.1. Irodalomjegyzék.....	108
M.2. A növények neveléséhez használt különböző fénybeállítások paraméterei.....	139
M.3. A különböző fitotron kamrák részletes paraméterei	140
M.4. A búza szabad aminosav-tartalom változásának szignifikanciája	141
M.5. A qRT-PCR analízishez használt primerek	142
M.6. A különféle vizsgált paraméterek közötti korreláció vizsgálat.....	143
M.7. A búza zászlóslevelének szabad aminosav-tartalom változásának szignifikanciája	144
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	145

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE:

Aaa	alfa-aminoadipic acid (α -amino adipinsav)
ADC	arginine decarboxylase (arginin dekarboxiláz)
Ala	alanin
ANOVA	analysis of variance (varianciaanalízis)
APS	adenosine-5'-phosphosulfate (adenozin-5'-foszfoszulfát)
APSR	adenosine phosphosulfate reductase (adenozin-foszfoszulfát reduktáz)
APX	ascorbate peroxidase (aszorbát-peroxidáz)
Arg	arginin
ArgSUL	argininosuccinate lyase (argininoszukcinát-liáz)
AS	asparagine synthetase (aszparagin-szintetáz)
AsA	ascorbic acid (aszkorbinsav)
ASL	argininosuccinate lyase (argininoszukcinát-liáz)
Asn	aszparagin
Asp	aszparaginsav
AspTA	aspartate aminotransferase (aszpartát-aminotranszferáz)
ASSY	argininosuccinate synthetase (argininoszukcinát-szintetáz)
ATP	adenosine triphosphate (adenozin-5'-trifoszfát)
ATPS	ATP sulfurylase (ATP-szulfuriláz)
BCI	beta-carotene isomerase (β -karotin izomeráz)
Ca²⁺-CaM	Ca ²⁺ -Calmodulin (Ca ²⁺ -kalmodulin)
CAS	beta-cianoalanine synthase (β -cianoalanin-szintáz)
CAT	catalase (kataláz)
cDNS	complementer DNS (komplementer DNS)
Cit	citrullin
Cys	cisztein
CysASTL	cysteine-O-acetylserine (thiol)lyase (cisztein-acetilszerin (tiol)liáz)
CySS	cystine (cistein-diszulfid)
DHA	dehydroascorbate (dehidroaszorbát)
DHAR	dehydroascorbate reductas (dehidro-aszorbát-reduktáz)
DNS	deoxyribonucleic acid (deoxiribonukleinsav)
DTT	ditiotreitol
ETR	elektron-transzportráta
FAA	free amino acids (szabad aminosavak)
FAD	flavin adenine dinucleotide (flavin-adenin-dinukleotid)
FR	far-red (távoli vörös spektrumtartomány)
Fum	fumársav
GABA	gamma-aminobutyric acid (γ -aminovajsav)
GABA-P	GABA permease (GABA-permeáz)
GABA-T	GABA transaminase (GABA-transzamináz)
GAD	glutamate decarboxylase (glutaminsav-dekarboxiláz)
GDH	glutamate dehydrogenase (glutaminsav-dehidrogenáz)
Gln	glutamin
Glu	glutaminsav
Gly	glicin
GOGAT	glutamine oxoglutarate aminotransferase (glutamin-oxoglutarát aminotranszferáz)
GPX	glutathione peroxidase (glutation-peroxidáz)
GR	glutathione reductase (glutation-reduktáz)
GS	glutamine synthetase (glutamin-szintetáz)
GSA	glutamate 1-semialdehyde (glutamil-szemialdehyd)

GS-GOGAT glutamine synthetase : glutamine oxoglutarate aminotransferase (glutaminsav-szintetáz : glutaminsav-oxoglutarát aminotranszferáz)

GSH glutathione (glutation redukált formája)

GSHS glutathione synthetase (glutation-szintetáz)

GSSG oxidized glutathione (glutation-diszulfid, glutation oxidált formája)

GST glutathione S-transferase (glutation-S-transzferáz)

His hisztidin

Ile izoleucin

IWGSC International Wheat Genome Sequencing Consortium

Leu leucin

LHC light harvesting complex (fénygyűjtő komplex)

Lys lizin

MBB monobrómbimán

Met metionin

mRNS messenger ribonucleic acid (hírvivő ribonukleinsav)

MSA metilszulfonsav

NAD⁺ nicotinamide adenine dinucleotide oxidized form (nikotinamid-adenin-dinukleotid oxidált formája)

NADH nicotinamide adenine dinucleotide reduced form (nikotinamid-adenin-dinukleotid redukált formája)

NADP⁺ nicotinamide adenine dinucleotide phosphate oxidized form (nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát oxidált formája)

NADPH nicotinamide adenine dinucleotide phosphate reduced form (nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát redukált formája)

NEM N-etilmaleimid

NIA nitrate reductase genes (nitrát-reduktáz gének)

NII foliar nitrite reductase promoter (levélben előforduló nitrát-reduktáz promóter)

NiR nitrite reductase (nitrit-reduktáz)

NPQ non-photochemical quenching (nem-fotokémiai kioltás)

NR nitrate reductase (nitrát-reduktáz)

OAS O-acetylserine (O-acetil-szerin)

OASTL O-acetylserine(thiol)lyase (O-acetil-szerin-(tiol)liáz)

ODC ornithine decarboxylase (ornitin-dekarboxiláz)

Orn ornitin

OrnATF ornithine δ -aminotransferase (ornitin- δ -aminotranszferáz)

OTC ornithine transcarbamylase (ornitin-transzkarbamiláz)

P5CDH pyrroline-5-carboxylate dehydrogenase (pirrolin-5-karboxilát dehidrogenáz)

P5CR pyrroline-5-carboxylate reductase (pirrolin-5-karboxilát reduktáz)

P5CS pyrroline-5-carboxylate synthase (Δ 1-pirrolin-5-karboxilát szintáz)

PCD programmed cell death (programozott sejthalál)

PEG polyethylene glycol (polietilén-glikol)

PEP phosphoenolpyruvate (foszfoenolpiruvát)

Phe fenilalanin

PHY phytochromes (fitokrómok)

POD peroxidase (peroxidáz)

PPFD photosynthetic photon flux density (fotoszintetikus fotonáram sűrűség)

Pro prolin

ProDH proline dehydrogenase (prolin-dehidrogenáz)

PRX peroxiredoxin

PSI photosystem I (I. fotokémiai rendszer)

PSII photosystem II (II. fotokémiai rendszer)

Pyr piruvát

R/FR red/far-red (vörös/távoli vörös spektrum aránya)
RNS ribonucleic acid (ribonukleinsav)
ROF reactive oxygen forms (reaktív oxigén formák)
RT-qPCR reverse transcription - quantitative polymerase chain reaction (reverz transzkripció - kvantitatív polimeráz lánreakció)
RuBisCo ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz)
SAM S-adenozil-metionin
SAT serine O-acetyltransferase (szerin-O-acetil-transzferáz)
Ser szerin
SerHMT serine hydroxymethyltransferase (szerin-hidroximetil-transzferáz)
SSA succinic semialdehyde (borostyánkősav szemialdehid)
SSADH succinic semialdehyde dehydrogenase (borostyánkősav szemialdehid-dehidrogenáz)
SSR succinic semialdehyde reductase (borostyánkősav szemialdehid-reduktáz)
ST sulfate transporters (szulfát transzporterek)
SUC succinate (borostyánkősav)
TaGR *Triticum aestivum* glutathione reductase (glutation-reduktáz - búzára specifikus)
TaGSHS *Triticum aestivum* glutathione synthetase2 (glutation-szintetáz2 - búzára specifikus)
TaGST *Triticum aestivum* glutathione S-transferase (glutation-S-transzferáz - búzára specifikus)
TCAC tricarboxylic acid cycle (trikarbonsav-ciklus)
Thr treonin
Trp triptofán
Tyr tirozin
Val valin
 α -KG α -ketoglutarát
 γ -EC gamma-glutamylcysteine (γ -glutamil-cisztein)
 γ -ECS gamma-glutamylcysteine synthetase (γ -glutamil-cisztein-szintáz)

1. BEVEZETÉS

A napfény alapvető szerepet játszik a növények metabolizmusában, azaz a fotoszintézis energiaforrása. Ezen kívül befolyásolja a különböző szervek növekedését és morfológiáját is. A Föld felszínének földrajzi szélességtől függően a közvetlen és a szórt fény aránya, a megvilágítás erőssége, színekpi összetétele és napi megvilágítás időtartama is jelentős mértékben eltér (TINETTI *et al.*, 2006).

A növények folyamatosan ki vannak téve a környezet hatásainak. A környezeti faktorok egy részének számottevő megváltozása ártalmas lehet számukra. Ezen kedvezőtlen hatások stresszorként jelentkezhetnek és stresszfolyamatokat válhatnak ki, azaz a növényekben számos kedvezőtlen folyamat játszódhat le. Ilyen közvetlen káros hatás lehet például a fotoszintézis nem megfelelő működése, a sejtek és azok membránjainak károsodása, az enzimek hatékonyságának romlása, valamint számos, a transzkripció és transláció folyamán fellépő rendellenesség is felléphet. A stresszhatást és annak érzékelését követően egy komplex jelátviteli hálózat aktiválódik, mely a génkifejeződés szintjén is változások következnek be, amelyek a növényekben különböző biokémiai és fiziológiai válaszreakciókat idéznek elő. A különféle stresszhatások érzékelése és a jelátviteli rendszernek az összetettsége nehezé teszi a köztük lévő kapcsolatok pontos megértését. A növényeknél a kedvezőtlen környezeti hatások gyakran idéznek elő oxidatív stresszt, melynek folyamán reaktív oxigénformák halmozódnak fel, amelyek tovább károsíthatják az élő szervezetet. A fényviszonyok a fotoszintézisre kifejtett hatásuk révén befolyásolják a reaktív oxigénformák képződését és az azok mennyiségét szabályzó antioxidáns rendszer aktivitását, így a glutation anyagcseréjét is (FOYER és NOCTOR, 2009).

A színekpi összetétel nemcsak a már jól ismert fotoszintézisre van alapvető hatással, hanem a növények egyéb anyagcserefolyamataira is. Ezek közül a nitrogén szerves molekulákba való beépítésére, azaz a nitrátredukcióra is hat (REN *et al.*, 2023a). A nitrogén-tartalmú vegyületek közül különösen nagy jelentőséggel bírnak a fehérjéket felépítő aminosavak (ATILIO és CAUSIN, 1996). Alapvetően a növények genetikai potenciáljától függ a termés mennyisége és minősége, melyet azonban a környezeti feltételek alapvetően meghatároznak (SHAFIQ *et al.*, 2021). A növény fiziológiai folyamatok és metabolikus válaszreakciók jobb megértésével is optimalizálhatjuk a növények által termelt biomassa, ezen belül is például az értékes fehérjék mennyiségét és minőségét (REN *et al.*, 2023b).

A növények, azaz a jelen kutatás alanyául szolgáló kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.), fényfüggő fiziológiai folyamatainak mélyebb megismerése segíthet a termőhelyi sajátosságokhoz leginkább alkalmazkodni képes és megbízható magas sütőipari értékkel bíró fajták nemesítésében.

1.1 A téma aktualitása és jelentősége

A növények produkcióját alapvetően genetikai állományuk határozza meg, de a környezeti feltételek is nagyban befolyásolják azt. Az abiotikus faktorok egyik csoportja közvetlenül a Naptól és annak égbolton elfoglalt helyzetétől függ. Ilyen a hőmérséklet, ezen belül is az alacsony és magas hőmérsékleti periódusok; a fény, úgyis mint a nappalhosszúság éves periodikus váltakozásai, valamint a fény spektrális összetétele és intenzitása. Továbbá az abiotikus faktorok közé tartozik a légkör összetétele; a vízellátottság, kiemelve a csapadék mennyiségének megfelelő eloszlását; a talaj szerkezete, annak kémhatása és tápanyagellátottsága. Ezen tényezők a biotikus faktorokkal együtt a termőhely sajátos viszonyait határozzák meg (TOLNER, 1999). A búza fejlődésének egyik legfontosabb szakasza, amely a liszt minőségét is nagyban befolyásolja, a kalászhányás. Ez egy igen komplex folyamat, melyet a már korábban említett környezeti faktorok összesége határozza meg. Ezek a környezeti faktorok közvetlenül befolyásolják az egyedfejlődést és a szemtermés minőségét (VARGA *et al.*, 2003).

A fény a fotonok energiáján, a spektrális összetételén, a megvilágítás időtartamán és a fotoperiodikus ciklus hatásain keresztül szabályozza a növény növekedésének és fejlődésének számos aspektusát. A fénymennyiség és a növényi szárazanyag termelése közötti szoros kapcsolatot, valamint a növények egymásra gyakorolt árnyékoló hatását már leírták több növénytársulási rendszerre. A legtöbb ezzel kapcsolatos kutatás a fény spektrális összetételére, az árnyékoló hatások által kiváltott változások hatásaira és a növények alkalmazkodására összpontosított. A növényi lombkorona által megváltoztatott fényerősség és fényspektrum befolyásolja a növény növekedését és a morfológiai felépítését, ami a fotoszintetikus asszimilációhoz kapcsolódó folyamatokra molekuláris genetikai szinten is hatást fejt ki. A növény fiziológiai és morfológiai alkalmazkodása a változó fényviszonyokhoz egy másik potenciális tényező, amely szabályozza a növények egymásra gyakorolt kölcsönhatásait. Például a jelenlegi növénytermesztési gyakorlat a keskeny sortávolságok révén kihasználja a növények fényválaszait a növekedésük elősegítésére és a gyomnövekedés elnyomására (HIGUCHI és HISAMATSU, 2016).

A kenyérbúza a termesztett gabonanövényeink közül a mai napig is kiemelt jelentőséggel bír, mivel a világ egyik legfontosabb kenyérgabonája. Az emberiség táplálkozásában már az ókor kezdete óta meghatározó jelentőségű, hiszen az emberiség egyik első termesztés alá vont élelmiszer növénye. A búza hazánk mezőgazdaságában kiemelkedő fontosságú. Vetésterülete évről-évre a kukoricáéval vetekszik (KISS, 2011). A Központi Statisztikai Hivatal (KSH) adatai alapján 2023-ban az őszi búza vetésterülete a korábbi évekhez képest számottevően növekedett. 2023-ban ismételten egymillió hektár felett volt (KSH 2023).

A termesztésbe vont közönséges búzának 42 kromoszómája van, ez több tízezer évvel ezelőtt a vad búzafajok spontán kereszteződése révén alakult ki. Ennek a komplex genomnak a teljes elemzését az International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC) a „*Chinese Spring (CS - Kínai tavasz)*” fajtájában végezte el. Ez a fajta szolgált a jelen kutatás alanyául. Ez egy Kínából származó konvencionális helyi tájfajta, amelyet széles körben használnak citogenetikai vizsgálatokhoz és genetikai elemzésekhez (SATO *et al.*, 2021).

A növények, közöttük is gabonaféléink különféle stresszfaktorokra adott válaszai és ezek kapcsolatrendszere már több évtizede kutatás tárgyát képezik. A kutatómunkámhoz kapcsolódó egyik fontos kutatási ág a növények oxidatív stresszválaszával, míg egy másik a fejlődő növények sötétítésével foglalkozott mélyrehatóbban annak érdekében, hogy jobban megértsük a növényi sejtekben lezajló folyamatokat (KOYRO *et al.*, 2011; ZHANG *et al.*, 2022). Magyarországon is kiemelten fontos e két szakterület a növény-nemesítők és a hazai növénytermesztők számára egyaránt, ugyanis hazánkat is egyre jobban fenyegeti a globális klímaváltozás okozta elsivatagosodás veszélye (GAÁL és BECSÁKNÉ TORNAY, 2023).

A búza és az árpa (*Hordeum vulgare* L.) esetében a különböző környezeti tényezőkre adott sokrétű szabályozási folyamatoknak az alapvető összefüggéseit már feltárták (KOSOVÁ *et al.*, 2014), viszont még nem kellőképpen tisztázottak az alkalmazkodási folyamatok alatt lezajló molekuláris-genetikai lépések (LIPIEC *et al.*, 2013). Az Európai Fizikai Társulat indítványára az UNESCO és az ENSZ támogatásával megrendezett nemzetközi eseménysorozat 2015-ben „*A fény nemzetközi éve*” (TERMÉSZET VILÁGA, 2015) kapcsán számos kutatás indult a nemzetközi (STEFÁNSKI *et al.*, 2019) és a hazai kutató hálózatban (MONOSTORI *et al.*, 2018) is a növények különböző erősségű és spektrális összetételű fény hatására bekövetkező válaszreakcióinak tanulmányozására. Ezen kutatások a gének szintjéig visszavezethető, a fény erősségétől és színekétől függő változások részletes megfigyelésével nem foglalkoztak, ezért hiánypótló a jelen doktori disszertáció alapjául szolgáló kísérleti munka.

2. CÉLKITŰZÉSEK

- a növekedés, fejlődés és az ezeken a folyamatokat alapvetően meghatározó fotoszintézis fényviszonyoktól (azaz eltérő erősségű és spektrális összetételű fény) függő változásainak nyomon követése búzában fiatal korban és teljesen kifejlődött növényekben
- a fényerősség és a spektrum glutation-szintézisre gyakorolt hatásának tanulmányozása az anyagcseretermékek szintjén
- a különböző erősségű és spektrális összetételű fény szabad aminosav-koncentrációra kifejtett hatásának vizsgálata az anyagcseretermék szintjén
- a tervezett kísérletekben alkalmazott eltérő fénykörnyezet glutation-szintézisre és szabad aminosav-koncentrációra kifejtett hatásának a génkifejeződés szintjén való vizsgálata

3. SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1. A búza származása, genetikája

Az egyik legalapvetőbb élelmiszerünk a kenyérbúza, avagy közönséges búza (*Triticum aestivum* L.) a pázsitfűfélék (*Poaceae*) családjába, a *Triticum* nemzetségbe tartozó termesztett növényfajunk. Az úgynevezett „Termékeny Félhold” vidékéről, azaz Délnyugat-Ázsiából származik, mely a mai Észak-Irak, Délkelet-Törökország, Szíria, Jordánia, Izrael, Délnyugat-Irán és Egyiptom egy részének területét fedi le (LEV-YADUN *et al.*, 2000).

A termesztett növényfajaink közül a kenyérbúza rendelkezik az egyik legnagyobb és legösszetettebb genommal (DEVOS *et al.*, 2009). Míg a rizs (*Oryza sativa* L.) 466 millió, a kukorica (*Zea mays* L.) pedig 2,3 milliárd DNS-bázispárt tartalmazó genommal rendelkezik, addig a búza (*Triticum aestivum* L.) bázispárjainak száma 16 milliárd. A búzában rendkívül nagy a repetitív szekvenciák aránya is, mely akár elérheti a 90 %-ot is (MOORE 1995). Ezek következtében genetikai kutatása nagy nehézséget jelentett és fizikai térképezése is hosszabb időt vett igénybe, de a közelmúltban a három alapvető gabona közül már a búza genomjának feltárása is befejeződött. A rizs genomját (*Oryza sativa* L.) 2002-ben, a kukoricáét (*Zea mays* L.) 2009-ben, a búzáét pedig 2018-ban szekvenálták teljesen mértékben (IWGSC, 2018).

A búzafajok kromoszómaszámuk alapján három csoportba sorolhatók (KIHARA 1924): 1. diploid (alakor) sorozat $n=7$; genom: A; 2. tetraploid (tönke) sorozat $n=14$; genom: AB vagy AG; 3. hexaploid (tönköly) sorozat $n=21$; genom: ABD vagy ABG. A hexaploid búza genetikai háttérvizsgálata alapján megállapítható, hogy kialakulása a diploid és tetraploid búzák termesztésbe vonásával köthető össze (IWGSC, 2014). A termesztett búza közvetlen vad őstét még nem azonosították. Feltételezhetően Északnyugat-Iránból vagy Északkelet-Törökországból származhat, és egy tetraploid búza, a *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* (AABB), illetve a diploid *Aegilops tauschii* (DD) kereszteződésének az eredményeként jöhetett létre, amely az ősi kromoszómakészlet megháromszorozódásával járt együtt. A kutatás alanyául is szolgáló „Chinese Spring” (CS), mint tavaszi búzafajta típus Kína Szecsuán tartományából származhat. E fajta széles körű alkalmazásának egyik oka, hogy ez egy „modern” búzafajta. A jelenleg köztermesztésben lévő kenyérbúza fajták genomjával nagy hasonlóságot mutat. A fajta több évtizedes múltra tekint vissza, mind a tudományos kutatások alanyaként, mind pedig mint köztermesztésbe vont fajtaként (LIU *et al.*, 2017).

Az elmúlt évtizedekben létrehozott nagyszámú genom-adatbázisok, mint az Expressed Sequence Tags (EST) gyűjtemények, a Bacterial Artificial Chromosome (BAC) és Yeast Artificial Chromosome (YAC) könyvtárak, mindemellett a genomszekvenálási technológiák exponenciális fejlődése tették lehetővé a búza nemzetközi genomszekvenálási programjának sikeres

kivitelezését. Ennek eredményeképpen elkészült az első, a teljes búza genomot lefedő szekvencia annotáció a Nemzetközi Búzagenom Szekvenálási Konzorcium (angolul: The International Wheat Genome Sequencing Consortium - IWGSC: <https://www.wheatgenome.org/>) közreműködésével. A jövőben egyre többet és többet tudhatunk meg az egyes gének kromoszómális elhelyezkedéséről, funkciójáról és fenotípusos hatásáról, ami a nemesítés gyakorlatát is alapvetően megváltoztathatja (IWGSC, 2018).

3.2. A fény hatása a növények növekedésére és fejlődésére

A fény minőségének és mennyiségének változásai módosítják a növények növekedését és fejlődését, ahogy ezt sok növényfajban megfigyelték. A gyors szármegnyúlás vagy a levelek sárgulása a fényhiány jól ismert tünetei. A fény minőségének tekintetében a kék fény növekedésre kifejtett negatív hatását mutatták ki erdei fenyőben (*Pinus sylvestris* L.), mivel a kék fény arányának csökkentésével nagyobb lett a növekedés mértéke (TAULAVOURI *et al.*, 2005). A krizantémot (*Chrysanthemum indicum* L.) alacsony R/FR arányú fénnel megvilágítva (0,4 vagy 0,7 a kontroll 2,4 helyett) szintén magasabb növényeket kaptak, melyek száraztömege nem változott (LUND *et al.*, 2007). Az alacsony R/FR arány növelte a ligetszépe (*Oenothera biennis* L.) szárhosszát, transpirációját, sztómazáródása mértékét és etilénszintjét, de csökkentette a fotoszintetikus pigmentjei mennyiségét, vízhasznosítását, fotoszintézisét és biomasszáját (QADERI *et al.*, 2015). Az alacsony R/FR arány alacsony hőmérséklettel való kombinációja tovább csökkentette a frisstömeget. A hőmérséklet és a R/FR arány napraforgó (*Helianthus annuus* L.) hipokotilhosszra kifejtett interaktív hatását szintén megfigyelték (KUREPIN *et al.*, 2011). Az alacsony R/FR arány fejlődésre kifejtett hatását a virágzás felgyorsítása révén mutatták ki (PUTTERILL *et al.*, 2004). Ezek az eredmények egy komplex kölcsönhatást jeleznek a fény- és hőmérsékletfüggő jelátviteli utak közt a növekedés és a fejlődés során (FRANKLIN, 2009).

A fény különféle módon képes kölcsönhatásba lépni a biológiai rendszerekkel és azok metabolikus folyamataival, és akár potenciálisan halálos hatást is gyakorolhat egy sejtre vagy szervezetre. Továbbá a fény egy olyan környezeti tényező, amely egyedülállóan részt vesz a ritmikus folyamatok (cirkadián ciklus) szabályozásában, amelyek mind a növények, mind az állatok anyagcseréjét meghatározzák. Harmadszor, a növények közvetlenül a biomassza előállításában használják fel a fényt, azaz a fotoszintézis révén a fény a biológiai energia minden formájának elsődleges forrását képezi (HART, 1988). Egy a növénytermesztés energiafelhasználásának optimalizálására irányuló kutatás során vizsgálták a búza különböző intenzitású és eltérő megvilágítási hosszúságú fényviszonyok hatását, mely során nem tapasztaltak szignifikáns különbségeket a biomassza, a tápanyag tartalom, a nem emészthető biomassza és

növényegészség-index tekintetében a kontroll csoporthoz képest (DONG *et al.*, 2014). A kutatás eredményeit figyelembe vettem a kísérleti rendszerem kialakításakor.

A fény erősségének és színképének az érzékelésében fontos szerepet játszanak a fotoreceptorok, melyekben a színanyagot hordozó kromofor csoport közvetlenül a fehérjéhez kapcsolódik. A fényviszonyok pontos érzékeléséhez többféle fotoreceptorral rendelkeznek a magasabb rendű növények, melyek érzékenysége kiterjed az UV-B-től a távoli vörös hullámhossz tartományig (KONG és OKAJIMA, 2016). Ezek képesek különféle jelátviteli útvonalakat aktiválni a fényfüggő válaszreakciók és a kapcsolódó génkifejeződések szabályozása érdekében (LIU *et al.*, 2018). Háromféle fotoreceptor csoport szabályozza a növények reakcióját az UV-A és kék tartományban (390-500 nm). Az egyik csoport a fototropinok (CHRISTIE, 2007), a másik a kriptokrómok (CHAVES *et al.*, 2011), valamint léteznek Zeitlupe fotoreceptorok (ztl, fkl1 és fkl2), (SUETSUGU és WADA, 2013). A fototropinok többek között szerepet játszanak a fototropizmusban, sztomák nyitásban, a kloroplasztizok mozgásában, a levelek kiegyenesedésében vagy a hipokotil megnyúlásának gátlásában, azaz a növényi válaszreakciók széles körét szabályozzák. Ezzel párhuzamosan a kriptokrómok a pigment szintézisben vesznek részt, a növények napi biológiai óráját (cirkadián ciklus) irányítják és hatással van a virágzásra is (ZHAO *et al.*, 2013). Fontos szerepet játszanak a Zeitlupe (ztl) fotoreceptor család tagjai is a növény napi biológiai órájának irányításában és a virágzás fotoperiodikus kontrolljában (TAKASE *et al.*, 2011). A fitokrómok alapvetően a 600-700 nm-es és a 700-750 nm-es hullámhossz-tartományra reagálnak (PONNU és HOECKER, 2022). Ugyanakkor képesek a zöld tartomány érzékelésére is, melynek hatására deaktiválódhatnak (BATTLE és JONES, 2020). A fitokrómok jelentős szereppel bírnak a növények fényadaptációjában és számos fotobiológiai válaszreakcióért felelősek. Szerepet játszanak a fotoblasztikus magvak csírázásának megindításában vagy gátlásában, hipokotil megnyúlás gátlásában, csírázás során a csúcsi kampó megerősödésében, a levél növekedésében, a virágzás idejében, a növény napi biológiai órája irányításában, és a klorofill bioszintézisében. A növények többféle fitokrómot tartalmaznak. Annak ellenére, hogy az általánosan elfogadott elmélet szerint leginkább a fény távoli vörös tartományát képesek érzékelni, a fitokrómok a spektrum szélesebb tartományából, többek között a kékől is képesek a fény megkötésére (DAVIS, 2015).

3.3. Az oxidatív stressz és az antioxidánsok kapcsolata

A környezetből származó valamennyi szöveti károsodással járó abiotikus vagy biotikus eredetű stressz reaktív oxigénformák (ROF) gyors és nagy mennyiségű felhalmozódását idézi elő a növények sejtjeiben és szöveteiben és így egy oxidatív jellegű mikrokörnyezet alakul ki bennük. A stressz hatására keletkező különféle nagyon reakcióképes (akár szabad elektronnal rendelkező)

oxigén-vegyületek (mint pl. szinglett oxigén, szuperoxid, hidroxil gyök, hidrogén-peroxid) keletkeznek. A növényekben ezen molekulák károsító hatásainak kivédésében az antioxidáns rendszereknek meghatározó szerepe van. Stresszmentes körülmények között a sejtekben és szövetekben kulcsfontosságú szerepet játszanak a különböző jelátviteli folyamatokban a ROF-k (WANG *et al.*, 2024). Azonban a stressz hatására jelentős mértékben megnövekvő mennyiségüket, mely már károsítani is képes a sejtet, többféle módon is képes semlegesíteni a növény. Egyrészt elektrondonorok segítségével, melyeket nem-enzimatis antioxiánsoknak nevezünk, ilyen például az aszkorbinsav, a glutation, a különféle karotinoidok vagy a tokoferol. Egy másik lehetséges mód az enzimek katalizálta reakciósorozatok által (enzimatis antioxiánsok) történő semlegesítés, ilyen például a peroxidázok, a szuperoxid-dizmutáz, a glutation-S-transzefráz, valamint az aszkorbát–glutation ciklus enzimei. A növények élettani állapotával a nem-enzimatis és enzimatis antioxiánsok mennyisége és aktivitása is számottevő mértékben megváltozik. A növények kora, tápanyag-ellátottsága, egy vagy több korábbi stresszre adott válasza jelentősen befolyásolja az oxidatív stresszel szembeni ellenálló képességüket. A növények antioxiáns kapacitása az egyedfejlődésük során nem állandó, általában az öregedés folyamán csökken, azaz az oxidatív stresszel szembeni ellenállósága is ezen folyamatok függvényében változik (MEHLA *et al.*, 2017). Búza esetében már bizonyították, hogy nemcsak a környezeti faktorok, mint a hőmérséklet és az aszály, hanem a növények fejlettségi állapota is befolyásolta a a növények antioxiáns kapacitását (VARGA *et al.*, 2011).

3.4. A fotoszintézis és a redox állapot kapcsolata

A fény mennyisége és minősége elsődlegesen a fotoszintézist befolyásolja (FOYER és NOCTOR, 2009). A fény különböző hullámhosszai szinergetikus hatással lehetnek a fotokémiai folyamatokra és magára a fotoszintézisre is (Emerson effektus). A távoli vörös fény a PSII-ben csökkenti a nem-fotokémiai kioltást (NPQ) és növeli a fotoszintézis hatékonyságát. A különböző hullámhosszúságú fénykomponensek közvetlen hatásai mellett a távoli vörös fény fotoszintézist fokozó hatását is figyelembe kell venni a fotokémiai rendszerhez kapcsolódó hatékonyság és egyéb, a fotoszintézishez köthető fiziológiai folyamatok vizsgálatakor (ZHEN és IERSEL, 2017).

A fotoszintetikus apparátus felépítése összetett. A benne található pigmentek mennyiségét és összetételét megváltoztatva képes a növényi sejt egy meghatározott mennyiségű fényenergia asszimilálására és végsősoron kémiai energiává történő átalakítására. A fotoszintetikus fényabszorpció intenzitása a megvilágítás erősségének növekedésével párhuzamosan mindaddig növekszik, amíg el nem éri a saját maximális teljesítőképességét. A fényintenzitás növekedésével párhuzamosan egyre meghatározóbbá válnak az olyan biokémiai reakciók a sejten belül, melyek a megkötött, de hasznosítani már nem képes „többlet” energiát olyan formává alakítják át, vagy

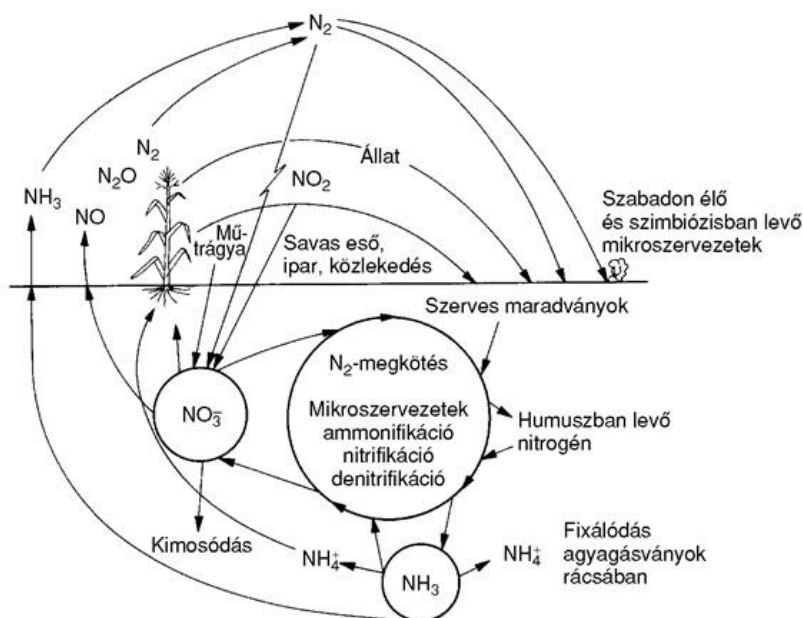
vezetik le, ami a növények számára kevésbé károsító hatású. Abban az esetben, ha a fotoprotektív rendszereknek a semlegesítő képessége kimerül, függetlenül attól, hogy ezt a fényintenzitás további növekedése vagy akár egyéb stressztényező váltja ki, akkor a fotokémiai rendszer gerjesztéséhez abszorbeált energia nem tud elvezetődni és toxikus szabadgyökök képződnek, amelyek károsíthatják a fotoszintetikus apparátust. Ezt a jelenséget fénygátlásnak hívjuk. A növények ezen káros folyamatok elkerülése érdekében képesek hosszútávon alkalmazkodni a pigmentek összetételének megváltozása és/vagy mennyiségük csökkentése, valamint az egész fotoszintetikus apparátus átszervezése által (EBERHARD *et al.*, 2008).

Ez a biokémiai folyamat károsodhat stresszkörülmények közt, ha az elektron-akceptor NADP^+ nem áll rendelkezésre elegendő mennyiségben a fotoszintézis számára a Calvin-ciklus csökkent működése miatt (BISWAL *et al.*, 2011). A fotoszintézis során fel nem használt elektronok reakcióba lépnek a molekuláris oxigénnel, és reaktív oxigénformákat (ROF) képeznek. (ASADA és TAKAHASHI, 1987). Ebből az következik, hogy a növényi sejtek működése folyamán a ROF-k keletkezése elkerülhetetlen, ha a fotoszintetikus elektrontranszport zavart szenved. Továbbá ezzel párhuzamosan a különféle stresszfaktorok hatására a növényi sejtek aktív módon további ROF-k előállítására is képesek. Ezen folyamatok kulcsenzimjei közül az egyik a plazmalemmába ágyazott NADPH-oxidáz, ami szuperoxid gyököt termel működése során, valamint ezzel párhuzamosan a különféle peroxidázok csoportja (GRANT és LOAKE 2000, HAMMOND-KOSACK és JONES 1996). Ezen utóbbi enzimek a sejtközötti járatokban megtalálható amin-oxidáz (ALLAN és FLUHR 1997) és az oxalát-oxidáz (DAT *et al.* 2000), amelyek aktivitása következtében a sejtközötti térben hidrogén-peroxid halmozódik fel. A ROF-k anyagcseréjének összetettsége azonban nem csak lehetséges képződésük sokféleségében nyilvánul meg, hanem még inkább az ezen metabolitok ártalmatlanítására hivatott antioxidánsok széles körének szinte minden sejtalkotóra kiterjedő megjelenésében (FOYER és NOCTOR 2005).

Egy búzával kapcsolatos kutatás során megállapították, hogy a búza fotoszintézisét elsősorban a sztómák állása képes korlátozni alacsony és/vagy közepes aszály-stressz okozta körülmények között. Az aszálynak kitett növények esetében a nem-sztomatális hatások fokozódása a levél alacsony vízpotenciálja indukálta. Az aszálystressz fokozatosan csökkentette a PSII elektronszállító képességét, de a nem fotokémiai kioltás csak erősen aszálystresszes növényekben nőtt, ahol a fotoszintézis sebessége a felére vagy annál nagyobb mértékben csökkent. Eredményeik azt mutatják, hogy az aszály stressz alatt lévő levelekben a szabad elektronok részben semlegesíthetők az energiaeloszlás megváltoztatásával a PSII és a PSI fotokémiai rendszerek között (ZIVCAK *et al.*, 2013).

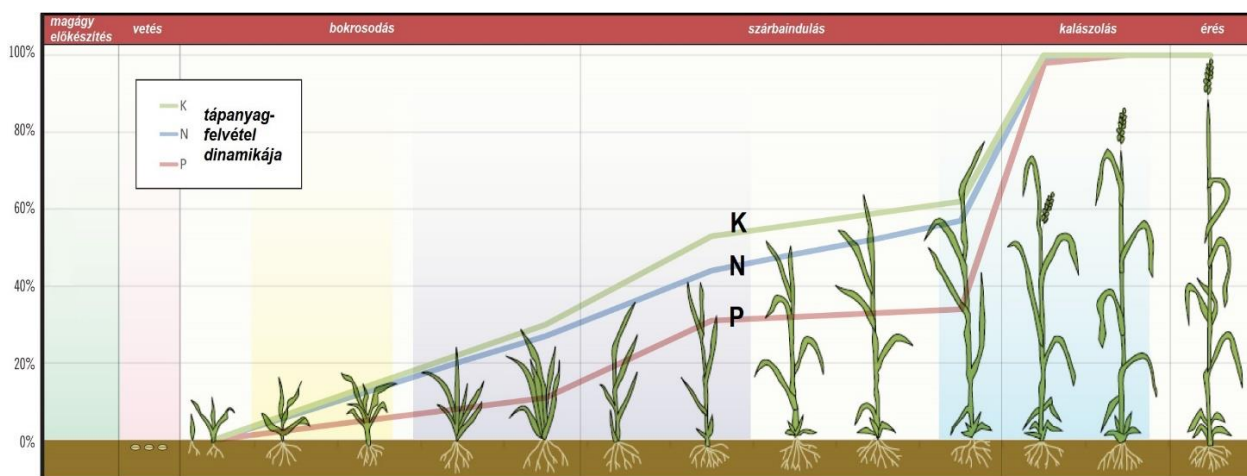
3.5. A nitrogén asszimilációja a növényekben

A nitrogén asszimilációja alatt a nitrát ammóniummá történő redukcióját, majd ennek szerves formába, azaz aminosavba épülését értjük (MIFLIN és LEA, 1976). A fejlett növények a levegő magas nitrogén tartalmát nem képesek közvetlenül hasznosítani. A levegőből a nitrogén a talaj nitrogénmegkötő szervezeteinek működésén keresztül képes biztosítani a már felvehető formába kerülő tápanyagot (3.1. ábra).



3.1. ábra: A nitrogén természetes körforgása (Fülek, 1999)

A nitrogént a talajból NH_4^+ (ammónium) kationok, de főként NO_3^- (nitrát) anionok formájában képesek felvenni és felhasználni a növények saját metabolizmus igényeiknek megfelelően (CRAWFORD és GLASS, 1998). A gyökérszinten történik az alapvető nitrátfelvétel, de a növények képesek a leveleiken keresztül is megkötésükre, melyet a fejtrágyázás során lehet kihasználni – például a búza sikértartalma így is növelhető. A búza nitrogén-felvételének jellegzetes dinamikája van (3.2. ábra).



3.2. ábra: A búza nitrogén (N), foszfor (P) és kálium (K) tápelemek felvételének a növekedésével összefüggő dinamikája (SAAD, 2018)

A fiatal növények ugyan kezdetben kevesebb nitrogént igényelnek, de később az intenzív növekedés és termésképzés fázisában fokozatosan növekvő mennyiségre van szükségük. Tehát összességében a nitrogén élettani szerepe igen széleskörű: tápelem, enzimek, fehérjék és a klorofill meghatározó összetevője, csökkenti a levelek öregedését, a növekedési ütem meghatározója, valamint a termés mennyiséget is szabályozza (XU *et al.*, 2012).

3.5.1. A nitrát redukciója a növényekben

A nitrát redukcióját a növényekben két enzim, a nitrát-reduktáz (NR) és a nitrit-reduktáz (NiR) katalizálja. Ezek az enzimek a NO_3^- -ot NO_2^- -té alakítják, amit NH_4^+ képződés követ. A NR egy homodimer, azaz két azonos alegységből tevődik össze. Az alegység három polipeptid egységből áll, melyek kiegészülnek különböző proszketikus csoportokkal, azaz egy flavin adenin dinukleotiddal (FAD), egy hemmel és egy Mo-kofaktorról. A NR kódoló géneket két osztályba soroljuk: a NIA gének, melyek az apoenzimet, illetve a Cnx (cofactor for nitrate reductase and xanthine dehydrogenase) gének, melyek a Mo kofaktort kódolják. A vad típusú *Arabidopsis*-ban az enzim aktivitása folyamatosan, a foszforiláció mértékétől függően változik, de ritkán éri el az abszolút katalitikus aktivitását. A NR gének a gyökérben és a hajtásban is képesek kifejeződni attól függően, hogy mennyi NO_3^- redukálódik az adott növényi részben. A NR gének működését több tényező befolyásolja, így a NO_3^- , a fény, a szénhidrátok és a hormonok (citokininek) szabályozása alatt áll. A NIA gének expresszióját a NO_3^- koncentráció mikromoláris változása szinte azonnal, néhány percen belül indukálja, ami arra utal, hogy a NO_3^- szabályozóként viselkedhet. A NO_3^- asszimiláció termékei gátolják a NIA és a Cnx gének kifejeződését (feedback visszacsatolás). Valószínűleg alapvetően a glutamin játszik ebben kulcsfontosságú szerepet más aminosavakkal, illetve az NH_4^+ -val. A NR gének túltermeltetése dohányban és *Arabidopsis*-ban is a levelek NO_3^- tartalmának 30-50 %-os csökkenéséhez vezetett, de nem a fokozott NO_3^- redukció, hanem a gátolt NO_3^- felvétel miatt (LAM *et al.*, 1996).

A nitrát nitritté redukálódása a citoszolban történik, majd a nitrit a kloroplasztokba/plasztidokba transzlokálódik, ahol a további redukció a nitrit-reduktáz segítségével történik (NiR). A növényi NiR a fotoszintézis során képződő redukált ferredoxin-t használ elektronforrásként. Fényhiányos környezetben vagy olyan szövetben, amely nem tartalmaz kloroplasztiszt, a ferredoxin vagy a ferredoxin-szerű fehérje redukálható az oxidatív pentóz-foszfát ciklus útján keletkező NADPH-val. Mivel a nitrit mérgező, a sejteknek elegendő NiR-rel kell rendelkezniük ahhoz, hogy a NR által termelt nitrit szintjét kellőképpen alacsony szinten tudják tartani. Ami a NIA génjeit illeti, a nitrát és a fény a két alapvető tényező, mely a nagymértékű expresszióhoz szükséges.

3.5.2. A fény hatása a növények nitrogén anyagcseréjére

A növény életszakaszában egy igen kiszolgáltatott időszak az, amikor a csírázó magvakból, az ott tárolt korlátozottan jelenlévő energia és tápanyagforrástól függően, egy aktív fotoszintézisre képes növénné fejlődik, amely a napfényből származó energiát már képes megkötni és bioszintézisre fordítani. A nitrogénredukcióban és az asszimilációban részt vevő gének expresszióját ebben az időtartamban erősen befolyásolják az alacsony intenzitású vörös és kék fény, amelyeket speciális fényreceptorok, fitokrómok és kriptokrómok érzékelnek. A fotoszintetikus apparátus aktiválódása után a fény a szén és nitrogén anyagcserére közvetlenül hat, valamint azok szintetikus termékein keresztül is kifejti hatását. Ilyenek a cukrok és bizonyos szénvegyületek. A nitrogén és a szén metabolizmus termékei közötti arány szabályozza a gének transzkripcióját a nitrogén metabolizmusban, és poszt-transzkripciósan is hat ezen géntermékekre (MA *et al.*, 2017), valamint a vörös és a kék fénynek az enzimek expressziójára gyakorolt hatásán keresztül a nitrogén anyagcserére (REN *et al.*, 2023b).

A fény által előidézett redox változások befolyásolhatják az aminosav-anyagcserét (GEIGENBERGER és FERNIE, 2014). Nyárfában (*Populus tremula* L.) az aminosavak mennyisége általában magasabb volt fényben, mint sötétben, és a transzgenikus vonalakban a megemelkedett glutationszintet számos aminosav nagyobb koncentrációja kísérte (NOCTOR *et al.*, 1998). Az aminosavak mennyiségének redox szabályozására egy további bizonyítékot találtak *Arabidopsis* növényekben, melyekben ditiotreitol (erős redukálószer) hatására az aminosav-anyagcserével kapcsolatos gének aktiválódtak és egyidejűleg az aminosav-koncentrációk megváltoztak (GULYÁS *et al.*, 2016).

A NR poszt-transzlációs szabályozását is erősen befolyásolja a fény (LILLO, 1994; LILLO és APENROTH, 2001). Néhány kivételtől eltekintve a poszt-transzlációs NR szabályozásról származó ismeretek (APPENROTH *et al.*, 2000) a legtöbb esetben olyan kutatásból származnak, amelyben zöld levelek vizsgálatával foglalkoztak és bennük a fotoszintetikusan aktív fény hatásait vizsgálták. A magasabb rendű növényekben a NR egy speciális szerinmaradványon keresztül foszforilálódik a molibdén ko-faktort-kötő és a hem-kötő egység között (szerin 534 az *Arabidopsis*-ban). Általában a NR foszforilációval inaktiválódik fényhiányos állapotban, és ezzel párhuzamosan defoszforilációval aktiválódhat a fény hatására (KAISER és SPILL, 1991; MACKINTOSH, 1992).

A NIA és az NII gének expressziójának tanulmányozásához egy fitokróm hiányos paradicsomban, az *Aurea* mutánsban végeztek kutatást. Ez a mutáns a vad típusú paradicsomhoz képest kevesebb, mint 5 %-ban tartalmaz spektrofotometriailag aktív fitokrómot (BECKER *et al.*, 1992). Piros, kék vagy UV-A besugárzás indukálta az NII expresszióját (GOUD és SHARMA 1994, MIGGE *et al.* 1998). A kék fény különösképpen az egyik NiR fehérje (NiR2)

felhalmozódását segítette elő. Az árpában, ahol csak egy NII gén van jelen, a nitrát szigorúan szükséges alapkritérium volt a NiR-aktivitásához. A levelekben ez az indukciós hatás a fénytől is jelentősen függött, míg a gyökerekben az expresszió csak olyan erős volt, mint amilyen erősen a nitrát indukálta a sötétségben. Ez azt mutatta ki, hogy a gyökerekben a nitrát váltotta ki a gén aktivitását, míg a levelekben bizonyos tényezők nyilvánvalóan akadályozták annak expresszióját (DUNCANSON *et al.*, 1992).

A fotoszintézis és a szén anyagcseréje fontos folyamatokat hordoz a nitrogén-asszimiláció szempontjából, amelynek felderítése már a nitrogén asszimilációval kapcsolatos kutatások kezdeti fázisában, az 50-es években elkezdődött az egysejtű algák kísérleti rendszerként történő felhasználásával. A korai megfigyelések egyike az volt, hogy a nitrogénnel megfelelően ellátott algáknak fényre van szükségük a nitrogén asszimilálásához, de a nitrogén-hiányos sejtek a nitrogént gyorsan asszimilálták fényhiányos környezetben. Az intracelluláris szénhidráttraktárak csökkentek a fényhiányos asszimiláció során, valamint megszűnt az asszimiláció, amikor ezek a tartalékok kimerültek (HUPPE és TURPIN, 1994). A magasabb rendű növényekben a nitrát-reduktáz (NR) fénytel történő szabályozása nagyon összetett. A NR-t alapvetően transzkripciószint kontroll szabályozza. Az etiolált növényekben a fitokróm a fő fotoreceptor. A zöld növényekben a fitokróm hatása a NR fehérje szintjére nagyon kicsi, és a fény hatását a fotoszintézis közvetíti, valószínűleg biokémiai jelek révén. A fény a NR-ra kifejtett hatását egy gyors poszt-transzlációs folyamat is szabályozza, mely alapvetően az enzim szerin részének foszforilációján/defoszforilációján alapul (LILLO és APPENROTH, 2001). A kukoricában lezajló fotoszintézis alapján és a nitrát felvételével kapcsolatos kísérletekből arra a következtetésre jutottak, hogy a nitrátfelvétel és a redukció az energiaellátás függvénye, valamint szükség van a megfelelő nitrogénkötőhellyel rendelkező szénhidrátláncok optimális ellátottságára ezen folyamatoknak elengedhetlen alapköveként (PACE *et al.*, 1990). Rozsban szintén megfigyelték a nitrátfelvétel szoros kapcsolatát a fotoszintézissel, körülbelül 5 órás fáziskéséssel a fotoszintézis és a felvétel között (SCAIFE, 1989). Ezenkívül a nitrátfelvétel napi szabályozását számos növényben megfigyelték (DELHON *et al.*, 1995; CARDENAS-NAVARRO *et al.*, 1998). Közismert, hogy a nitrogénfelvétel génjeit közvetlenül a nitrogén mennyisége és annak formája szabályozza a növényben, a nitrogén iránti igény fokozza ezen gének expresszióját és növeli a nitrát felvételét (MASCLAUX-DAUBRESSE *et al.*, 2010). Az *Arabidopsis* gyökereiben mind az AtNRT1.1, mind az AtNRT2.1 gének transzkripciós szintje napi ciklikus változásokon megy keresztül, a fényben a transzkripciós szintek a fényhiányos állapothoz képest több mint ötszörösét érték el. A fényhiány kezdetét az mRNS transzkripciós szintek gyors csökkenése, valamint a nitrátbeáramlás csökkenése követte. Az 1 %-os szacharóz oldattal való ellátás a fényhiányos állapot idején akadályozta a transzkripciós szintek és a nitrát beáramlásának csökkenését,

alátámasztva azt a nézetet, hogy a fény egyik pozitív hatása az, hogy a fotoszintézis termékei a gyökerekbe áramlanak és ott további felhasználásra vagy raktározásra kerülnek. Úgy tűnik, hogy a fotoszintézis vagy a nitrogénhiány által keletkező anyagcseretermékek által kifejtett hatás eltérően befolyásolja a kapcsolódó anyagcsereutakat, mivel az AtNRT1.1 és az AtNRT1.2 hasonló szabályozás alá esik a fény- és szacharózellátás által, de a nitrogénhiány eltérően befolyásolja működésüket (LEJAY *et al.*, 1999).

Különböző algákban gyakran azt tapasztalták, hogy a kék fény pozitív hatással van a nitrátfelvételre. Megállapították, hogy az alacsony intenzitású kék fény stimulálja a nitrátfelvételt a zöld algák *Monoraphidium braunii* (APARICIO és QUINONES, 1991; ULLRICH *et al.*, 1998) és az *Ulva rigida* (LOPEZ-FIGUEROA és RUEDIGER, 1991) esetében. A *Chlorella* nemzetség esetében a kék fény hatására a fotoszintézistől függetlenül stimulált nitrátfelvételt figyeltek meg (MAETSCHKE *et al.*, 1997). Úgy tűnik, hogy ebben az esetben a kék fény egy foszforillációval járó szignál-transzdukciós láncon keresztül fejt ki a hatását a protein-kináz inhibitorokra (TISCHNER, 2000). A magasabb rendű növényekben, például a rizs esetében, az eltérő spektrális összetétel, kiemelve a kék fényt is, sem az 5 perces, sem pedig a 6 órás külön megvilágítás során nem indukálta a kék fény által szabályozott nitrátfelvételt (SASAKAWA és YAMAMOTO, 1979).

Egy kutatás a kék és a vörös fény hatását vizsgálta a nitrát metabolitjaira és a kulcsfontosságú enzimek génexpressziójára a Pak Choi növényekben (*Brassica campestris* L. var. Suzhouqing). A nitrát-reduktáz (NR), a nitrit-reduktáz (NIR), a glutamin-szintetáz (GS) és a glutamin-oxoglutarát aminotranszferáz (GOGAT) aktivitása és a gének expressziós szintje szignifikánsan magasabb volt kék fény alatt (FAN *et al.*, 2019).

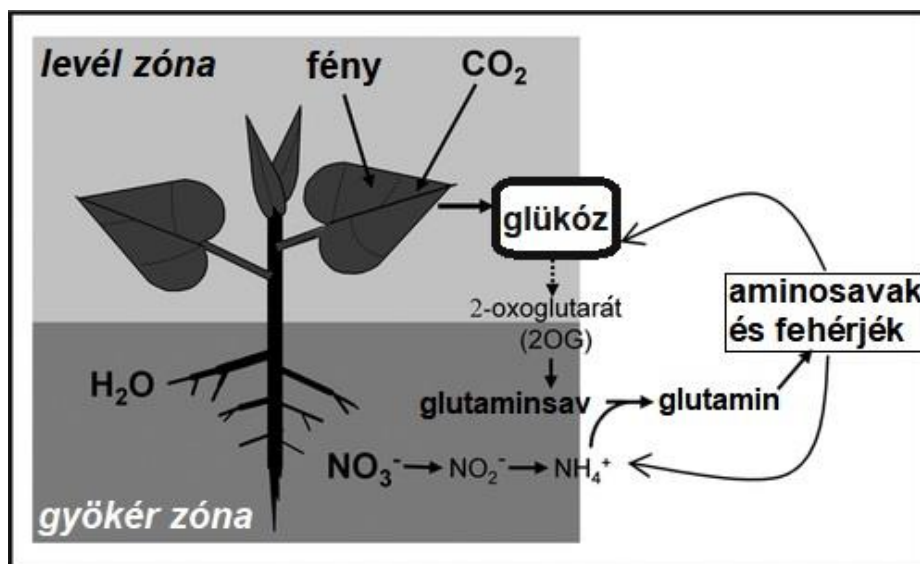
Különböző gabonafélék (búza, zab és árpa) hipoklotiljában a vörös fénykomponens nitrát-reduktáz aktivitására kifejtett hatását vizsgálva azt állapították meg, hogy a NR aktivitásának napi ritmikus változásai és stabilitása hasonló volt. Az etiolált és a zöld levelekben megfigyelt vörös fénykomponens eltérő hatása a NR aktivitásra, valamint a NR aktivitásának ritmikus változásai esetében tapasztalt időbeli különbség azt jelzi, hogy ezeket a folyamatokat a fotoszintézishez köthető különböző mechanizmusok okozzák (LILLO és HENRIKSEN, 1984).

A búza leveleiben megfigyelték, hogy a nitrát-reduktáz (NR) aktivitása érzékenyebb volt a vörös/távoli vörös (R/FR) arányra, mint a glutamin-szintetáz vagy a glutamát-szintáz, valamint azt, hogy az alacsony R/FR arány csekély hatással volt a NR aktivált állapotára, de csökkentette a NR fehérje mennyiségét és a TaNR1.2-t kódoló gén expresszióját. Az alkalmazott R/FR arány a TaPIL5 gyors expresszióját eredményezte a TaHY5 és a TaPIL-ok más tagjaival szemben, ami arra utal, hogy a TaPIL5 volt a kulcsfontosságú transzkripciós válaszfaktor és részt vehet a TaNR1.2 szabályozásában. Az alacsony R/FR arány hatására előbb csökkent le a TaNR1.2 expressziója a levelekben, mint a TaNRT1.1/1.2/1.5/1.8 a gyökerekben. Ezen eredmények azt

mutatják, hogy a lecsökkentett R/FR arány esetében a nitrogén-asszimiláció gátlás alá került a TaNR1.2 és TaPIL5 expressziója által korlátozott nitrát-reduktáz miatt (LEI *et al.*, 2023).

3.6. A növények szén és nitrogén anyagcseréjének kapcsolata

A szerves nitrogén felvétele a növényekben és azok szerves szénláncokba való beépítése (ilyen folyamat például az aminosav szintézis) alapvetően meghatározza a produktivitást, azaz a növények biomassza termelését (3.3. ábra).

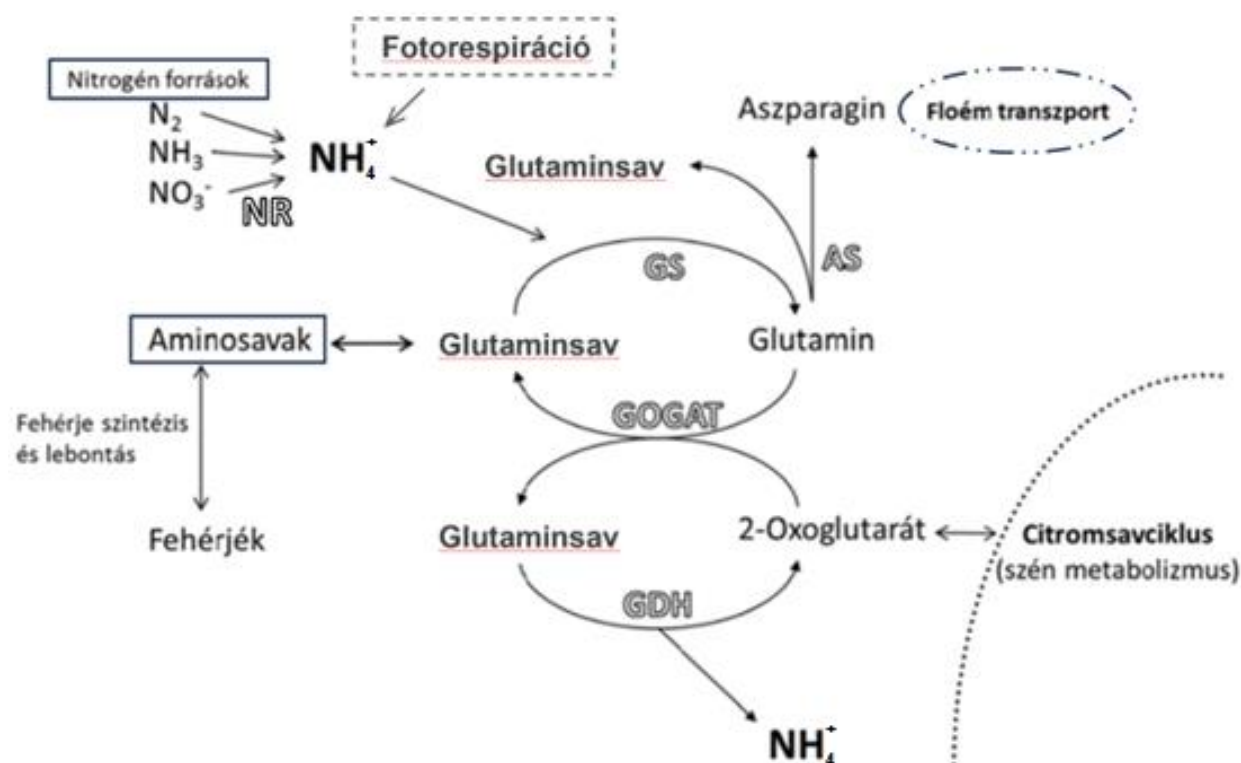


3.3. ábra: A növények szén és nitrogén metabolizmus kapcsolatának egyszerűsített sematikus ábrája (ZHENG, 2009)

Ezen anyagcsere folyamatok láncolatába több kulcsfontosságú enzim is bekapcsolódik, melyek közös tulajdonsága a nitrogén szerves molekulákhoz való kötése vagy a nitrogén-anyagcsere szabályozása. Idesorolható fontosabb enzimek például: a glutamin-oxoglutarát aminotranszferáz (GOGAT), a glutamin-szintetáz (GS), a glutaminsav-dehidrogenáz (GDH), aszparagin-szintetáz (AS) és az aszpartát-aminotranszferáz (AspAT) (FORDE és LEA, 2007).

A GS végzi a szerves nitrogén molekulák szénvázhoz való kötését és ezzel a kezdő lépéssel kerül a szerves nitrogén szerves formába a növényekben. Ennek jelentősége az, hogy a további anyagcsere folyamatok segítségével végső soron a megkötött nitrogén a fehérjeszintézisben használódhat fel. Az aminosavak és a szén anyagcsere viszonyát a glutaminsav szintetáz szabályozza, mégpedig a 2-oxoglutaráton és a glutaminsav molekulákon keresztül, mivel a citromsavciklus egyik fontos köztes termékeként a 2-oxoglutarát képes bekapcsolódni a szén és nitrogén anyagcseréhez a GOGAT cikluson keresztül. Viszont a szerves nitrogénformákból való ammónia felszabadításában egyértelműen a glutaminsav-dehidrogenáz (GDH) szerepe a meghatározó. Így ehhez az enzimhez köthető a sejtek és a különféle szövetek alacsony szén/nitrogén (C/N) arányának szabályozása, mely legfőképpen a szennelítődés és a levelek

szeneszenciája folyamán valósul meg. A szén-nitrogén anyagcsere egy másik meghatározó enzime az aszpartát-aminotranszferáz, mely összekapcsolja az anyagcsereutakat azáltal, hogy az aszpartáton lévő aminocsoportot képes a keto-glutarátra átranzferálni és ezáltal oxaloacetát és glutaminsav keletkezik. Az aszparagin pedig, amely a növények floémrendszerén keresztül könnyen transzportálható aminosav, az aszparagin-szintetáz (AS) segítségével keletkezik az aminocsoportok megkötésével. A talaj vagy tápközeg nitrogén tartalmával és annak változásaival ez az enzimszisztéma nagyfokú korrelációban van. A magas nitrát koncentráció a GS, GDH és nitrát-reduktáz, (mely a nitrátot alakítja át ammóniává) aktivitását is megnöveli a búza gyökérében (BAHRMAN *et al.*, 2005). A GS és a GDH enzimek a magas nitrát tartalom hatására bekövetkező mennyiségi növekedését a kétszikű növények közül a paradicsomban is detektálták (SCARPECI *et al.*, 2007). Az AS szerepét kimutatták levélöregedési folyamatokban lejátszódó nitrogén mobilizációban, azaz a szeneszencia folyamán az aszparagin-szintetáz aktivitása megemelkedik és ezzel párhuzamosan az aszparagin mennyisége is növekszik a glutamin szintjével együtt (HERRERA-RODRIGUEZ *et al.*, 2006). A 3.4. ábra foglalja össze a főbb enzimikus útvonalakat.



3.4. ábra: A szén és nitrogén anyagcserében szerepet játszó főbb enzimikus útvonalak vázlatos felépítése. GS: glutamin-szintetáz, AS aszparagin-szintetáz, GOGAT: glutamin-oxoglutarát aminotranszferáz, GDH: glutamát dehidrogenáz, NR: nitrát-reduktáz (MIFLIN és HABASH 2002 alapján).

Ezek az enzimek a növények leveleiben fényszabályozás alatt állnak. A fény a fitokróm fotoreceptorok közvetítésével a GS és GOGAT enzimek génexpresszióját pozitívan, míg az AS és

GDH génkifejeződését negatívan befolyásolja (FAN *et al.*, 2019). Ebben az anyagcsere rendszerben metabolit szabályozás is megállapítható. A fényszabályozáshoz hasonló jelenséget tapasztaltak a szacharóz szint növekedésekor, így ez alapján azt feltételezték, hogy a nitrogén anyagcsere szabályozásában a fotoszintetikus aktivitás és az általa keletkező anyagcseretermékek is meghatározó szerepet töltenek be. Továbbá a génkifejeződések szempontjából fontos megállapítás, hogy a sejten belüli C/N arányt is meghatározzák. Ezek összességében arra világítottak rá, hogy nem csak kinetikai és szubsztrát/termék kapcsolataiban, hanem magával a szabályozás szintjével is kapcsolatban van a szén- és nitrogén-transzport (LAM *et al.*, 1996; MIFLIN és HABASH, 2002). Ezeken kívül a nitrogén anyagcsere sebességének szempontjából még a glutaminsav mennyiségét is meghatározónak találták. A szénváz és a nitrogén asszimilációs folyamatok között szoros pozitív korreláció van (FOYER *et al.*, 2003).

A fotoszintézis folyamán keletkező anyagcseretermékek, mint például a különféle szénhidrátok stimuláló hatása a NIA expressziójára és a NR aktiválására, jól ismertek a növényfiziológiában. Ezzel szemben az is ismert tény, hogy a nitrogén-asszimiláció anyagcseretermékei, különösképpen a glutamin esetében viszont negatív feedback hatást gyakorolnak a NIA expressziójára (SIVASANKAR és OAKS, 1996; CORUZZI és BUSH, 2001). Úgy tűnik, hogy a NR expressziója elsősorban a glutamin és az α -ketoglutarát arányától függ, és a glutamin gátló hatását a transzkripcióra az α -ketoglutarát magas koncentrációja ellensúlyozza. FERRARIO-MÉRI és a munkatársai (2001) kísérletei alapján a PII, mely egy C/N arányra érzékeny fehérje, meghatározó szerepet tölt be a növények nitrogén-metabolizmusának szabályozásában, és a PII lehet a „hiányzó láncszem” a fotoszintézis és a NR expressziójának szabályozása között. Ezzel szemben azonban a szacharóz, amely növeli a NR mRNS szintjét, nem vezetett az α -ketoglutarát koncentráció *in situ* növekedéséhez, mint ahogyan az abban az esetben lett volna várható, ha az α -ketoglutarát lenne a szabályozója a rendszernek. Még mindig nem kellőképpen tisztázott, hogy a PII-re valóban jelforrásként hatnak-e a fotoszintetikus és a nitrogén anyagcseretermékek a növényekben. A C/N egyensúly állapotától függően a PII befolyásolhatja bizonyos faktorok transzlokációját a kloroplaszt membránok között, és később befolyásolhatja a magban lévő komponenseket, amelyek hatással vannak a transzkripcióra. A PII-től a transzkripciós szintig tartó jelátviteli útvonalat még alaposabban meg kell ismerni további következtetések levonásához (NUNES-NESI *et al.*, 2001).

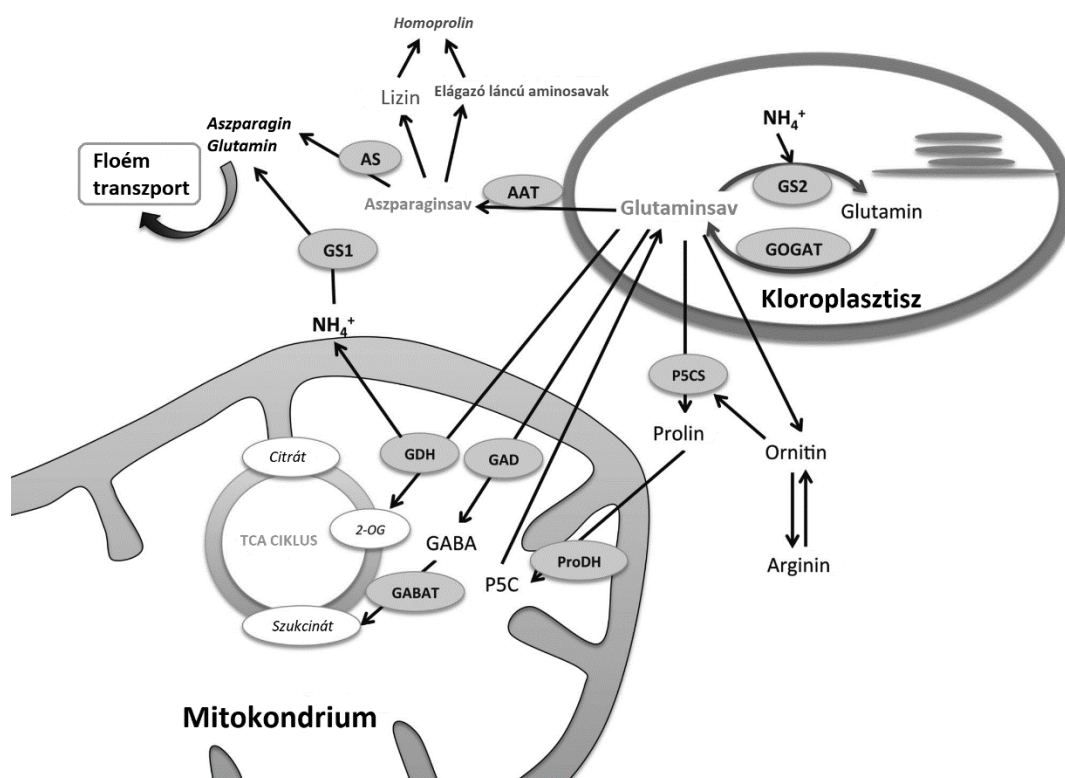
Az első és legfontosabb lépés a nitrogén metabolizmusban a nitrit-reduktáz reakció, mely során az ammónia keletkezik, ami azután képes további asszimilációra, melynek során a glutaminszintetáz (GS) végül aminosavakba építi be a felvett nitrogént (MIFLIN és HABASH, 2002). A magasabb rendű növények széles tartományában megtalálható a fitokróm által szabályozott GS, ilyen például a paradicsom (*Lycopersicon esculentum*) (MIGGE *et al.*, 1998) és a számos kutatás

alanyaként szolgáló lúdfű (*Arabidopsis*) (OLIVEIRA és CORUZZI, 1999). Általában a fény nagymértékben indukálja a GS2 aktivitását, míg a GS1 szabályozása a növény fejlődési stádiumától jobban függ. Az etiolált levelek megvilágítását követően mind a GS2 transzkripció, mind a GS fehérje megnövekedett mennyiségét figyelték meg a növényfajok többségében (GS és HIREL, 1999). Egy a búza nitrogén ellátásával kapcsolatos kutatás során megállapították, hogy a túlzott nitrogén alkalmazásával az oxidatív stressz részben növekedett az antioxidáns enzimek inaktiválódása, azaz a ROF-k semlegesítésének csökkent képessége miatt. Ezenkívül a nitrogén anyagcserében, a másodlagos anyagcsereutakban és a lipidanyagcserében okozott zavarokat. Ezen metabolikus folyamatokban bekövetkező változások eredményeként felgyorsult a levelek öregedése, és a gabona szemtelítődési dinamikája, és így végsősoron csökkentette a búza hozamát (KONG *et al.*, 2017). Ezen változások mértéke függ a genotípustól is (PADHAN *et al.*, 2020). A fény- és/vagy redox állapotra reagáló transzkripciós faktorok, például a HY5, nagy szerepet játszanak ebben az anyagcserében. Az anyagcsere fényfüggő szabályozásának két fő szabályozási útja a HY5 vagy más komponensek révén kölcsönhatásba léphet egymással. A szubcelluláris sejtalkotók redox környezetének különbségei erősen befolyásolják a metabolikus folyamatokat. A redox-közvetített hatásokat az elsődleges és másodlagos anyagcsérének a fényintenzitás és a spektrumfüggő változásai még nem kellőképpen tisztáztak (BORBÉLY *et al.*, 2022).

3.7. Az oxidatív stressz hatása a növények aminosavak bioszintézisére

A növények képesek a szerves anyagokból aminosavakat szintetizálni, majd azokból további biomolekulákat előállítani (fehérjéket, színanyagokat, nukleotidokat, enzimek kofaktorait, hormonokat stb), melyek a saját sejteik felépítéséhez szükségesek. Már több mint 500 különféle aminosavat azonosítottak, amelyek közül néhány szabad formában, míg a többségük pedig az anyagcserefolyamatok közbenső termékeiként fordul elő a természetben (MOREIRA *et al.*, 2015).

A fehérjék felépítésében részt vevő aminosavak (20 ilyen molekula ismert) csoportja a proteinogén aminosavak. A levél az aminosavak bioszintézisének és eloszlásának központi helye a legtöbb mezőgazdasági növény esetében. A fotoszintézis által létrehozott szénláncot és a keletkező potenciálkülönbséget használják fel a levelek sejteiben a nitrogén asszimilálásához, mégpedig úgy, hogy elsődlegesen aminosavakba, azaz glutaminsavba és glutaminba építik be (3.5. ábra). Mind a 20 proteinogén aminosavat képesek szintetizálni a magasabb rendű növények, ugyanakkor az állati vagy emberi szervezet erre nem képes maradéktalanul (SARKADI, 2007).



3.5. ábra: Az aminosav-metabolizmus vázlatos ábrázolása növényekben (FAGARD *et al.* 2014. alapján). aszparagin-szintetáz (AS), aszpartát-aminotranszferáz (AAT), citoszolos glutamin-szintetáz (GS1), glutaminsav-dehidrogenáz (GDH), glutaminsav dekarboxiláz (GAD), GABA transzamináz (GABAT), prolin-dehidrogenáz (ProDH), 1-pirrolin-5-karboxilát szintetáz (P5CS), kloroplasztikus glutaminsav szintetáz (GS2), és glutamin-oxoglutarát aminotranszferáz (GOGAT), α-ketoglutarát (2-OG), trikarbonsav ciklus (TCA).

Fehérjeépítő tulajdonságaikon túl az aminosavak sokféle más anyagcsere folyamatban, ezen belül is metabolitok szintézisében vesznek részt, mint prekursor molekulák. Jelentőségüket még az is tovább erősíti, hogy számos egyéb biológiai funkciójukat is bebizonyították a növényekben. Jelátvivő és szabályozó molekulák is lehetnek a stresszválaszban (ilyen például a növényekben a prolin). Az aminosavakat öt nagy családba lehet sorolni szintézisük alapján, ezek a glutaminsav család, aszparaginsav család, szerin család, piruvát család és az aromás aminosavak családja (NYITRAI és PÁL 2013).

Az 1960-as évek vége felé kezdődtek a növények aminosavanyagcserjének szabályozásával kapcsolatos kutatások. A korai vizsgálatok nem találtak a baktériumokra jellemző enzim repressziós szabályozásokat, melynek az akkori feltételezések szerint az lehetett az oka, hogy a növényekben zajló fehérje bioszintézis és lebontás (a baktériumokkal ellentétben) folyamatosan végbemenő folyamatok összessége, és ehhez feltétlen szükség van az aminosav-képződés szintjének egy adott értéken való tartására. Ilyen viszonyok mellett alkalmasabb az enzimaktivitás közvetlen szabályozása a végtermék(ek) által (feedback), mivel a végtermékek

közötti egyensúly fenntartására is alkalmasak a bioszintetikus utak megnyitása és elzárása mellett. Azaz egy összehangolt és egybekapcsolódó mechanizmus szabályozza az azonos családba tartozó aminosavak bioszintézisét. A szabályozás alapja a biogenetikai rokonság, vagyis az azonos kezdő reakciók és az elágazási pontok utáni anyagcsereutakhoz kapcsolódó reakciók enzimeit (3.2. ábra), melyek maguk a szabályozás helyei is (VÁGÚJFALVI, 1993).

Számos tanulmány bizonyította azt az elképzelést, hogy különböző növényfajok esetében az oxidatív stressz hatására megváltoznak a metabolizmusokhoz köthető útvonalak és ezáltal a képződő anyagcseretermékek aránya (SAVCHENKO és TIKHONOV, 2021; YANG *et al.*, 2018; HASHIM *et al.*, 2020). Az oxidatív stressz során egyes növényfajokban megváltozik a különféle szabad aminosavak mennyisége és egymáshoz viszonyított aránya. Egy másik kutatás arra mutatott rá, hogy a menadion által kiváltott oxidatív stressz fokozta az aminosavak mennyiségét (ISHIKAWA *et al.*, 2010). Stresszhatásnak kitett növény esetén a metionin (Met), a glutaminsav (Glu) és az aszparagin (Asn) szintje csökkent (OBATA és FERNIE, 2016). A CAT-hiányos *Arabidopsis* mutánsok erősebb H₂O₂ sztreesszhatásnak kitett egyedeiben kimutatták, hogy arányaiban magasabb aminosav tartalommal rendelkeztek, mint a vad típusú növények (NOCTOR *et al.*, 2015).

A lucernában a H₂O₂-os kezelés szignifikánsan befolyásolta a prolin-anyagcserét, és ennek következtében javult az aszály által okozott oxidatív stresszel szembeni ellenállóképessége (ANTONIOU *et al.*, 2017). A H₂O₂ nagymértékben enyhítette a sótartalom által kiváltott oxidatív károsodást azáltal, hogy növelte a búza prolin-termelését (LIU *et al.*, 2020). A H₂O₂-vel való előkezelés lényegesen megváltoztatta az aszparagin és a tirozin mennyiségét a magasabb sókoncentráció által kiváltott oxidatív stressz alatt a kontroll növényekhez képest. A csírázási szakaszban a H₂O₂ exogén alkalmazása az aminosavak nagyobb felhalmozódását eredményezte a *Chenopodium quinoa* esetében (HAJIHASHEMI *et al.*, 2020). Az exogén módon alkalmazott H₂O₂ kezelés hozzájárult a prolin mennyiségének növekedéséhez, és javította az alacsony hőmérsékletű környezet által előidézett oxidatív károsodásokkal szembeni toleranciát paradicsomban (KHAN *et al.*, 2019). Továbbá a H₂O₂-vel kezelt rizs- és búza fehérjéinek mennyisége oxidatív stresszfüggő változásokat mutattak (LI *et al.*, 2011; WAN és LIU, 2011).

Az oxidálószer mellett a redukálószer is jelentős hatással vannak az aminosavak anyagcseréjére. Így a levelekre kijutatott AsA-kezelés fokozta a szabad aminosavak felhalmozódását a lenfajtákban (EL-BASSIOUNY és SADAK, 2014), ami viszont több metabolikus utat szabályozhat. Továbbá az AsA-kezelés fokozta az arginin (Arg) mennyiségét, amely a számos szabályozási funkcióval rendelkező poliaminok prekursora (MUÑOZ-BERTOMEU *et al.*, 2011). A tiokarbamid (reduktív stressz-indukáló szer) fokozta az aminosav-

metabolizmust (glutaminsav, aszparagin, izoleucin, fenilalanin, triptofán és glutamin), mely növelte az arzénal szembeni védekezésőképeséget rizsben (GHATE *et al.*, 2022).

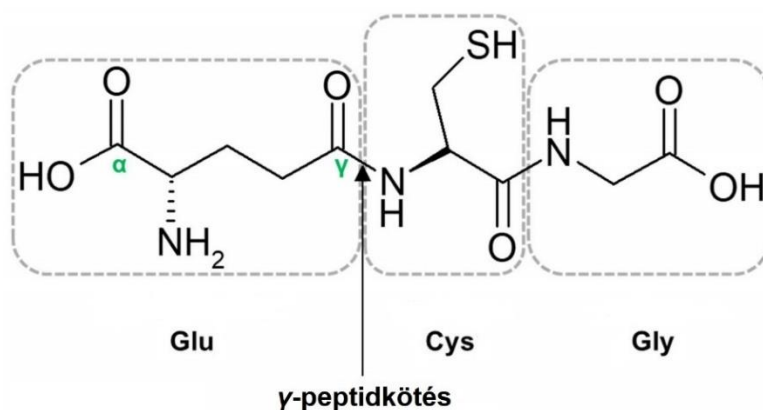
Összességében az aminosavak mennyiségének redox rendszer általi szabályozása hozzájárulhat a növények stressztoleranciájának javulásához, mivel az aminosavak egy része közvetlenül javíthatja a stressztoleranciát, míg egy másik részük a különféle védővegyületek prekursoraként szolgálhat (TROVATO *et al.*, 2021).

3.7.1. Aminosav szintézis és transzport a kloroplasztisban

A fehérjék felépítéséhez szükséges 20 α -L-aminosavból a következő 10 esetben a kloroplasztis a szintézis kizárólagos helye: Arg (SLOCUM, 2005), Lys, Thr, Leu, Ile, Val (AZEVEDO *et al.*, 2006), Trp, Phe, Tyr (HERRMANN, 1995; RIPPERT *et al.*, 2009) és a His (STEPANSKY és LEUSTEK, 2006). Az Asn szintetázok kizárólag citoszol eredetűek (LAM *et al.*, 1998), így nem valószínű, hogy ez az aminosav a plasztidokban termelődik. A glutaminsavból történő Pro szintézis első két lépését a szorosan rokon bifunkcionális pirrolin-5-karboxilát-szintetázok (AT2G39800 és AT3G55610) katalizálják a citoszolban és a kloroplasztban (SZEKELY *et al.*, 2008). Ugyanakkor a teljes szintézishez szükséges az utolsó enzimet, a pirrolin-5-karboxilát-reduktázt (AT5G14800) kódoló gén. Ez az enzim a sejt falban és a citoplazmában lokalizálódik. Az *Arabidopsis*-ban végzett kutatás bebizonyította, hogy null mutánsa életképtelen és nincs tranzitpeptid sem, ezzel jelezve a Pro szintézis utolsó lépésének citoszolos lokalizációját (SZABADOS és SAVOURE, 2010).

3.7.2. A redox rendszer és az aminosav anyagcsere kapcsolata

A redox homeosztázis és az aminosav anyagcsere több ponton kapcsolódik össze a növényi sejtek anyagcseréjében. A redox homeosztázis egyik nélkülözhetetlen összetevője a glutation (GSH). Ez a molekula egy glicinből, ciszteinből és glutaminsavból álló tripeptid (3.6. ábra), melyben a glicinhez peptidkötéssel kötődő cisztein γ -peptidkötéssel kapcsolódik a glutaminsav oldalláncának karboxilcsoportjához.



3.6. ábra: Redukált glutation (GSH) szerkezeti képlete (INTERNET1)

Antioxidánsként elfoglalt szerepe teszi jelentőssé a szervezetben, mivel védi a sejtalkotókat a reaktív oxigénformáktól (ROS), mint a szabad gyökök és a hidrogén-peroxid (POMPELLA *et al.*, 2003).

A glutation és az aminosav anyagcsere közötti kapcsolatot először nyárfában (*Populus tremula* L.) bizonyították be a glutation szintézisben résztvevő egyik enzim, a γ -Glu-Cys szintetáz túltermelésével (NOCTOR, 1998). A transzformáció hatására néhány aminosav (Gln, Gly és Ser) koncentrációja is megnövekedett a glutation mennyisége mellett. Egy hasonló jelenséget figyeltek meg szójában, ahol alacsonyabb GSH szintet eredményezett az intenzívebb prolin bioszintézis (KOCSY *et al.*, 2005). Ez az anomália azzal magyarázható, hogy az anyagcsere utaknak közös a prekursora és a Glu nagyobb arányban használódott fel a prolin bioszintézisre. Az aminosavak mennyisége és a redox szabályozás közötti kapcsolatot az is megerősíti, hogy a kataláz hiányos *Arabidopsis* mutánsokban a megnövekedett H_2O_2 tartalommal szoros párhuzamban számos aminosav koncentrációja is megemelkedett (NOCTOR *et al.*, 2015). A fenti eredmények ellenére a redox homeosztázis és az aminosav anyagcsere kapcsolata még feltérképezetlen terület és csak kevés tudományos munkát találni a szakirodalomban.

3.8. A szabad aminosavak szerepe a növényi sejtekben

A papírkromatográfia széleskörű elterjedése következtében az 1950-es évektől kezdődően elkezdték a különféle stresszhatások által kiváltott szabad aminosav összetételére gyakorolt hatásokat elemezni a növényekben. A növényi sejtek szabad aminosav összetétele és ezzel együtt az arányuk megváltozása volt megfigyelhető a különféle biotikus tényezők által kiváltott stresszhatások egyik fő jeleként, ami a megzavart aminosav és fehérje anyagcserére, azaz a sejt korábbi homeosztázisának megváltozására utal. Az aminosavak mellett, hogy a fehérjék fő építőkövei, más nitrogéntartalmú molekulák és szabályozó vegyületek (például biogén aminok vagy nukleinsavak) prekursorai is egyben, valamint több metabolikus folyamatra, illetve a sejt redox állapotára is hatással vannak (RAI, 2002).

A növényi metabolizmus fehérjeépítő aminosavai közül kiemelhető a Ser, mivel igen sokoldalú aminosav a növényekben (ROS *et al.*, 2014). A Ser bioszintéziséhez szükséges enzimek érzékenyen reagálnak a különféle abiotikus stresszhatásokra *Arabidopsis*-ban (HO és SAITO, 2001). Mindemellett 21 katalitikus funkciót is ellát a szerin-proteázokban (DI CERA, 2009) és számos más molekula, így egyéb aminosavak, a foszfolipidek és a szfingolipidek bioszintézisében is szerepet játszik. Ezeknek a metabolitoknak a hiánya sejszintű és az egész növényre ható morfológiai változásokat is okozhat. A Ser-palmitoil-transzferáz hiánya, mely a szfingolipid bioszintézisben játszik szerepet, letális hatású az ivarsejtekre (CHEN *et al.*, 2006), míg kifejezett

Arabidopsis növényben a szfingolipid tartalom csökkenése az ásványi anyag háztartás felborulását eredményezi (CHAO *et al.*, 2011).

A szerin családba tartozó cisztein is számos funkcióval rendelkezik a növényi sejtekben. Az igen reakcióképes tiol csoportja révén a fehérjék harmadlagos és negyedleges szerkezetének és funkciójának kialakításában fontos szerepet tölt be. A növényi sejtben számos olyan esszenciális molekulák prekursora, mint a vitaminok, kofaktorok (DROUX, 2004; WIRTZ és DROUX, 2005), antioxidánsok (MEYER és HELL, 2005), glükozinolátok és fitoalexinek (RAUSCH és WACHTER, 2005). Az anyagcserében betöltött szerepén túl fontos szerepet játszik a cisztein a redox szabályozásban, mivel a glutation előanyagát is képezi. Jelentőségét a növényekben tovább fokozza, hogy a szulfátredukció során a szulfát szulfiddá redukálódik, mely elsődlegesen ciszteinbe épül be (TAKAHASHI *et al.*, 2011). Egy *Arabidopsis thaliana*-t érintő kutatás során a cisztein szintézisét vizsgálták meg magas intenzitású fényviszonyokhoz való hosszú távú akklimatizáció során. A cisztein mennyisége az egyensúlyi állapothoz képest nem változott szignifikánsan a magas fényintenzitásnak kitett növények vad és az erre érzékeny mutáns (SERAT2;1, CYP20-3.1 és CYP20-3.2) genotípusaiban sem (SPEISER *et al.*, 2015).

A mungóbabban (*Phaseolus mungo*) bizonyos aminosavak (Asn, valamint Ala) és GABA felhalmozódását figyelték meg a szárazság, mint abiotikus stressztényező hatására (RAI és BAPAT, 1977), míg egyes japánciprus (*Cryptomeria japonica*) fajokban az Arg (MORI *et al.*, 1971) és az íriszben (*Irideae*) pedig az Asp és Ala (PAULIN, 1972) halmozódása volt megfigyelhető. A stresszhatás által kiváltott aminosav felhalmozódást gazdasági haszonnövények esetében is megfigyeltek, ilyen például a gyapotban a Glu, a Gln és az Asp (HANOWER és BRZOZOWSKA, 1975), kukoricában az Asn, az Asp, a Ser és a Gly (THAKUR és RAI, 1982), rizslevelekben a Pro, az Orn, az Arg és a Glu (YANG *et al.*, 2000) halmozódása. Az ozmotikus stressz alatt vizsgált kukoricafajták esetében azt figyelték meg, hogy a szabadaminosav-összetételre az egyes fajták különbözőképpen reagáltak. Egy toleráns fajtában a prolin tartalma közel négyszeresére növekedett, valamint mellette néhány másik aminosav, például Asn, Ser és Gly és Asp mennyisége is jelentős mértékben felhalmozódott (THAKUR és RAI, 1982).

Az ozmotikus stresszhatásnak kitett búza hervadását a tápközegbe adagolt prolinnal hátráltatni lehet RAJAGOPAL és SINHA (1980) szerint. Számos aminosav esetében (Glu, Gln, ASP, Thr, Ser, Gly, Ala, Tyr) egy átmeneti mennyiségi növekedést figyeltek meg az ozmotikus stressz hatására búzánál, ami azt mutatja, hogy az aminosav-tartalom emelkedése és az ozmotikus stresszre adott növényi válaszreakció összefügg (KOVÁCS *et al.*, 2012).

A kukoricanövények esetében is megfigyelték a külön hozzáadagolt aminosavak késleltető hatását a hervadásra az ozmotikus stressz hatás alatt. Azt is megállapították, hogy nemcsak a prolin, hanem az alanin, a szerin és az aszparagin is késleltette a növények hervadásos tüneteinek

megjelenését. Ez annak tudható be, hogy az aminosavak képesek befolyásolni a sztómák nyitását és záródását (SHARMA és RAI, 1989; RAI és SHARMA, 1991).

Sok esetben kapcsolat van a transzmembrán potenciál és az ionfelvétel szabályozása között, amit jelentősen képesek befolyásolni az aminosavak (GROUT és COUTT, 1974; FRANZ és TATTAR, 1981; KIYOSUE *et al.*, 1996; HARE és CRESS, 1997; HARE *et al.*, 1998). Ezzel összefüggésben megfigyelték az exogén aminosavak hatásait a H^+/OH^- -transzportra a meténg szíromleveleiben (RAI és KUMARI, 1983), valamint bab növények esetében a Ca^{2+} felvételére (RANA és RAI, 1996) gyakorolt hatásuk is bizonyítást nyert.

A szabad aminosavak (és hozzájuk értve az exogén aminosavakat) képesek kölcsönhatásba lépni a fehérjék oldalláncainak kötéseivel, és ezáltal megváltoztatják a fehérjék harmadlagos szerkezetét, így pedig az enzimfehérjék esetében a konformációváltozás módosítja az aktivitásukat. Ezeket az aminosav–fehérje kölcsönhatásokat még nem tárták fel kellőképpen, bár a prolin–fehérje kapcsolódás esetén feltételezhető, hogy a prolin megvédi az enzimeket a denaturációs folyamattól (SCHOBERT, 1977; SCHOBERT és TSCHESCHE, 1978; PALEG *et al.*, 1981; SHAH és DUBEY, 1998). Kukorica (*Zea mays* L.) sejtenyészetben kiváló krioprotektánsnak bizonyult a prolin, a hidroxiprolin, a γ -amino-vajsav és az aszparaginsav is (WITHERS és KING, 1979), a prolin pedig *Solanum tuberosum*-ban (HELLERGEN és LI, 1981).

Mindezek mellett több más aminosav is szerepet játszik a sejt redox homeosztázisának fenntartásában, ilyen például az arginin, mely a növekedés és a stresszválasz szabályozásában fontos szerepet betöltő poliaminok prekursora. A poliaminok oxidációja során H_2O_2 képződik, mely folyamat közvetlen kapcsolatot jelent a poliaminoktól és a redox rendszertől függő szabályozás közt (TAKAHASHI és KAKEHI, 2010).

3.8.1. A glutaminsav szerepe a növényekben

A glutaminsav kulcsfontosságú aminosav, amely a növények aminosav metabolizmusában központi szerepet tölt be. A glutaminsav család aminosavainak bioszintézise szorosan kapcsolódik a glutaminsavhoz. A glutaminsav egy fehérjeépítő aminosav, ezen kívül prekursora a glutationnak (antioxidáns), prolinnak és argininnak, mely vegyületek számos szabályozó folyamatban vesznek részt (WINTER *et al.*, 2015).

Az NH_4^+ bármilyen úton is képződött, nem halmozódhat fel a növényben. Az ammónium-ion metabolikus szétkapcsolóként („STOP”-ként) működik, mivel gátolja a kloroplasztiszokban és a mitokondriumokban az ATP-szintézisét. Az NH_4^+ először a glutaminsavval glutamint képez, majd a glutaminsav különféle anyagcsereutakon újra termelődik, ami újabb prekuzorként szolgálhat az ammónium-ion beépülésére. A Glu α -amino csoportja könnyűszerrel átkerülhet más aminosavakra a különféle multispecifikus aminotranszferázok segítségével, mindemellett

szénváza bioszintetikus alapnak szolgálhat a prolin (Pro), az arginin és a γ -amino-vajsav szintézisének (FORDE és LEA, 2007). A Glu anyagcserében betöltött szerepén túl *Arabidopsis* gyökérben jelátvivő funkcióját már bebizonyították (SINGH *et al.*, 2016; FORDE 2014). Mindemellett különböző stressz körülmények között több növényfajban is megfigyelték, hogy a Glu szintje megemelkedik, így az abiotikus stressz válaszában betöltött szerepe is bizonyítottnak látszik (YANG *et al.*, 2000; MARTINELLI *et al.*, 2007; BOLDIZSÁR *et al.*, 2013).

3.8.2. A prolin szerepe a növényekben

A különféle stresszhatások (biotikus és abiotikus) egyes szabad aminosavak, köztük is elsősorban a prolin felhalmozódását idézik elő a növényekben. A prolin (Pro) egy kiemelkedően fontos aromás iminosav, mely több fontos funkciót is ellát a növényekben. Amellett természetesen, hogy fehérjeépítő aminosav, részt vesz a növények növekedésének és a virágzásának szabályozásában, valamint a különböző abiotikus és biotikus stresszválaszában és jelátvitelben (HAYAT *et al.*, 2012). A nem fehérjékbe zárt aminosavak, melyek szabadon jelen vannak a citoszólban, ozmolitként működnek a sejten belül és ehhez kapcsolódóan részt vesznek az iontranszport és a sztómazáródás szabályozásában, valamint a nehézfémek ártalmatlanításában, továbbá nagymértékben hatással vannak az enzimek szintézisére és aktivitására, de szerepet játszanak a génexpresszió szabályozásában, valamint megteremtik a redox-homeosztázis fenntartását (RAI, 2002).

A prolin sejtekbeli felhalmozódása és a szárazságtűrés közötti kapcsolatot először árpa növényekben figyelték meg (SINGH *et al.*, 1972). Kutatásaik során azt tapasztalták, hogy a szabad prolin felhalmozása, szemben a szárazságtűrő növényfajtákkal, a stresszhatásra érzékeny fajták esetében a többszöröse volt.

A prolin tartalom stressz hatására bekövetkező változását először angol perjében (*Lolium perenne* L.) figyelték meg (KEMBLE és MACPHERSON, 1954). Azóta számtalan kutatás foglalkozott a Pro növényekben betöltött szerepével és alátámasztották, hogy a növényekben felhalmozódik a Pro a különböző kedvezőtlen faktorok, mint például oxidatív stressz, szárazság, magas sótartalom és nehézfémek hatására (VERBRUGGEN és HERMANS, 2008). A növényekben a prolin bioszintézise két reakcióúton megy végbe. A szakirodalmi adatok alapján a glutamát bioszintézis az elsődleges anyagcsereút (ZULFIQAR és ASHRAF, 2022). Alapvetően először glutaminsavból kiindulva egy redukciós folyamatban glutamil-szemialdehid (GSA) képződik. A reakciót a Δ -1-pirrolin-5-karboxilát szintetáz (P5CS) katalizálja, mely oxidatív stressz hatására aktiválódik (SU és WU, 2003), majd a keletkező GSA-ból spontán reakcióban Δ -1-pirrolin-5-karboxilát (P5C) képződik, amit a folyamat végén a Δ -1-pirrolin-5-karboxilát reduktáz prolinná alakít (DELAUNEY és VERMA, 1993). A másik lehetséges útvonalon az ornitin (Orn)

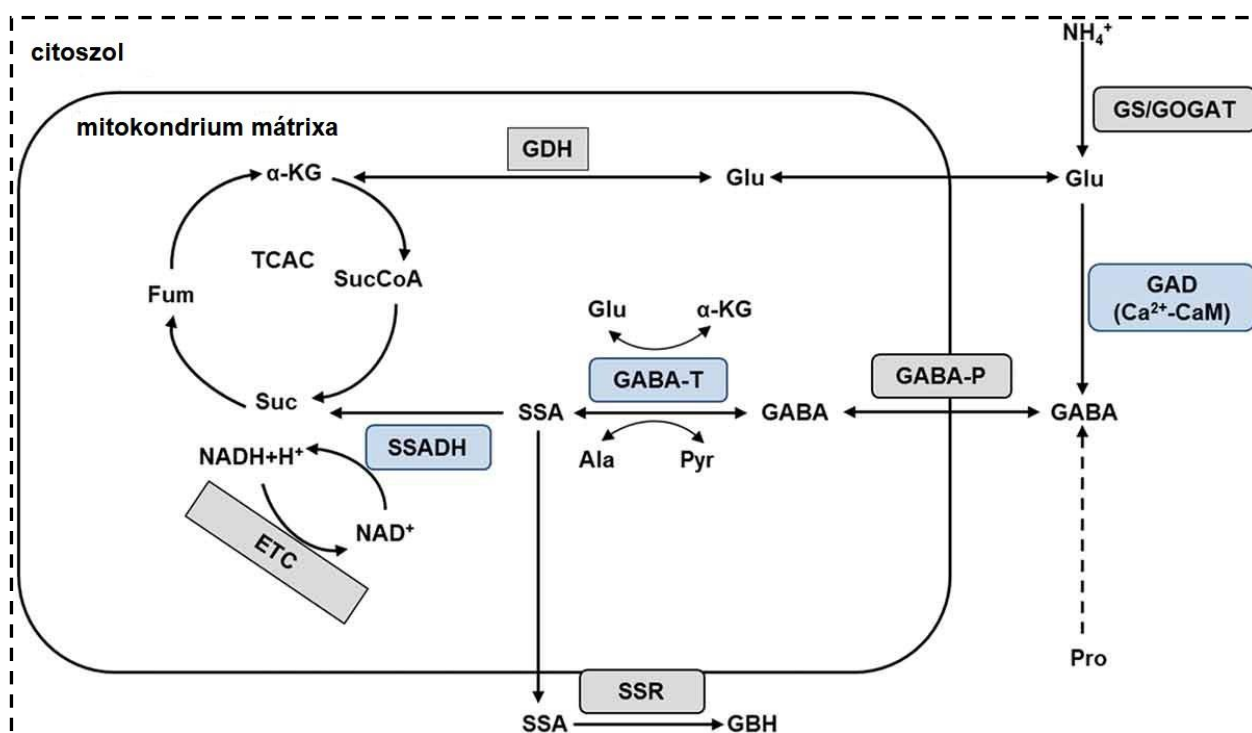
a prolin bioszintézis prekursora. Az ornitin- δ -aminotranszferáz (OrnATF) segítségével GSA keletkezik az ornitinből, ami P5C-n keresztül prolinná alakul át (FUNCK *et al.*, 2008). A Pro lebontása a prolin-dehidrogenáz (PDH) segítségével történik oxidatív úton a mitokondriumokban, aminek folyamán P5C keletkezik (ELTHON és STEWART, 1981). A keletkezett P5C-t a Δ -1-pirrolin-5-karboxilát dehidrogenáz (P5CDH) enzim glutaminsavvá bontja. Bár a kék fény prolintartalomra kifejtett pozitív hatását kimutatták paradicsomban (*Lycopersicon esculentum* Mill.), a redox változások részvételét ebben a szabályozó folyamatban nem vizsgálták (KIM *et al.*, 2013).

A számos kutatási eredmények ellenére a megemelkedett prolin szint és az abiotikus stressztolerancia közvetlen kapcsolata nem minden esetben bizonyított. Szárazságtűrő rizs genotípusokban magasabb prolintartalmat mértek (CHOUDHARY *et al.*, 2005), de árpában a Pro koncentráció és a sótűrőképesség között nem találtak egyértelmű összefüggést (CHEN *et al.*, 2007).

3.8.3. A nem fehérjeépítő aminosavak szerepe a növényekben

A fehérjét felépítő aminosavak mellett a növényekben számos nem fehérjeépítő aminosav (NPAAs) is előfordul. Ezek a szabad formában jelenlévő molekulák fontos szerves nitrogén tartaléknak számítanak az élő szervezetekben. Mindemellett számos biokémiai folyamatban, mint pl. a különböző stresszhatások kivédésében és a jelátvitelben játszanak fontos szerepet (VRANOVA *et al.*, 2010).

A GABA, azaz a γ -aminovajsav egy olyan nem fehérjeépítő aminosav, amelynek szerkezete hasonlít az aminosavakéhoz, négy szénatomból áll, illetve a növényi sejten belül lejátszódó bioszintézisek köztesterméke is egyben (3.7. ábra). A GABA-t először növényekben fedezték fel, ahol nagymértékben felhalmozódik a biotikus és az abiotikus stressz hatására, ideértve a sejtek előregedésre adott válaszreakcióját is. A GABA a szabad aminosavkészlet jelentős báziseleme baktériumok, gombák, növények és állatok sejteiben, és ezen különféle szervezetek anyagcseréiben szerepet játszó enzimek védelmében is közreműködik (SHELP *et al.*, 1999).



3.7. ábra: GABA anyagcséréje növényekben (RAMOS-RUIZ *et al.*, 2019) glutamin-szintáz/glutaminsav-oxoglutarát aminotranszferáz (GS/GOGAT); glutaminsav (Glu); glutaminsav dekarboxiláz (GAD); Ca^{2+} -kaldmodulin (Ca^{2+} -CaM); GABA-permeáz (GABA-P); borostyánkősav szemialdehid (SSA); GABA-transzamináz (GABA-T); α -ketoglutarát (α -KG); piruvát (Pyr); borostyánkősav szemialdehid-reduktáz (SSR); borostyánkősav szemialdehid-dehidrogenáz (SSADH); borostyánkősav (SUC); fumársav (Fum); trikarbonsav-ciklus (TCAC); nikotinamid-adenin-dinukleotid oxidált formája (NAD^+); nikotinamid-adenin-dinukleotid redukált formája (NADH); elektron-transzportlánc (ETC); glutaminsav-dehidrogenáz (GDH)

A növényekben a GS/GOGAT ciklus a legfontosabb nitrogén asszimilációs anyagcsereút a glutaminsav és további aminosavak szintéziséhez. A GABA metabolizmusa három enzimátikus lépésből áll. A Ca^{2+} -kaldmodulin proteinkomplextől függő glutaminsav dekarboxiláz (GAD) a citoszolban helyezkedik el, és katalizálja a Glu átalakulását GABA-vá. A GABA-permeáz (GABA-P) segíti a GABA átjutását a mitokondriális mátrixba. A GABA-transzamináz (GABA-T) α -ketoglutarát (α -KG) vagy piruvát (Pyr), mint nitrogén akceptorok, lép reakcióba és aminosavak keletkeznek. Ezután a borostyánkősav szemialdehid a borostyánkősav szemialdehid-dehidrogenáz (SSADH) által borostyánkősavvá (SUC) redukálja, ami a trikarbonsav-ciklus (TCAC) egyik alkotóeleme. A borostyánkősav és a NADH elektron donorként szolgálnak a mitokondriális elektronszállító láncban. Egy alternatív útvonal mentén a borostyánkősav szemialdehidet γ -hidroxivajsavra lehet redukálni a citoszolban található borostyánkősav szemialdehid-reduktáz (SSR) segítségével (RAMOS-RUIZ *et al.*, 2019).

A GABA számos élettani folyamatot szabályoz, így például szabályozza a pollencső növekedését, a szár megnyúlást, az etilénkibocsátást és a különféle gének indukcióját

(KATHIRESAN *et al.*, 1998; PALANIVELU *et al.*, 2003; MIRABELLA *et al.*, 2008; RENAULT *et al.*, 2011). Repce (*Brassica napus* L.) esetében bizonyítást nyert, hogy a teljes jeltovábbító anyagcsere rendszer szabályozása által képes befolyásolni a nitrátfelvételt (BEUVE *et al.*, 2004). Valójában a GABA a kalciummal együtt részt vesz az expressziós szabályozásban és mivel a nitrogén és a szén metabolizmusának számos kulcsfontosságú enzime (például nitrát-reduktáz, glutamin-szintetáz, keményítőszintáz III, valamint a glicerildehid-3-P DH), releváns lehet a C/N egyensúly mechanizmusának szabályozásában (LANCIEN és ROBERTS, 2006; ROBERTS, 2007; FAIT *et al.*, 2011).

A GABA jelző molekulaként is szolgálhat a növény növekedése és fejlődése során (BOUCHÉ *et al.*, 2004; FAIT *et al.*, 2008). Ennek ellenére egészen a közelmúltig a molekula receptorok létezése spekulatív maradt (MOLINA-RUEDA *et al.*, 2015), és csak 2015-ben találtak alumíniummal aktivált malát transzporter (ALMT) csatornaaktivitást, amely befolyásolta a növény növekedésének alakulását, utalva ezzel az ALMT fehérjék „növényi GABA receptor”-ként való azonosítására (RAMESH *et al.*, 2015; GILLIHAM és TYERMAN, 2016). Az ALMT-eket a GABA gátolja, ezzel szemben a malát aktiválja, és GABA-receptorokként szolgálhat a membránpotenciál szabályozásában a hiperpolarizáló membránok és az erre való érzékenység csökkentése révén (HEDRICH *et al.*, 2016).

A növényekben betöltött pontos funkciója azonban még nem kellőképpen tisztázott, valamint a felhalmozódásának körülményeit nehéz pontosan meghatározni (FAIT *et al.*, 2008; RENAULT *et al.*, 2013; MICHAELI és FROMM, 2015). A GABA transzamináz (4-amino-butirát:2-oxoglutarát-aminotranszferáz, GABA-T) aktivitása korlátozott lesz a különböző stresszhatások által kiváltott körülmények hatására, mely alapvető szerepet játszik a GABA felhalmozódásában (MIRABELLA *et al.*, 2008; RENAULT *et al.*, 2013).

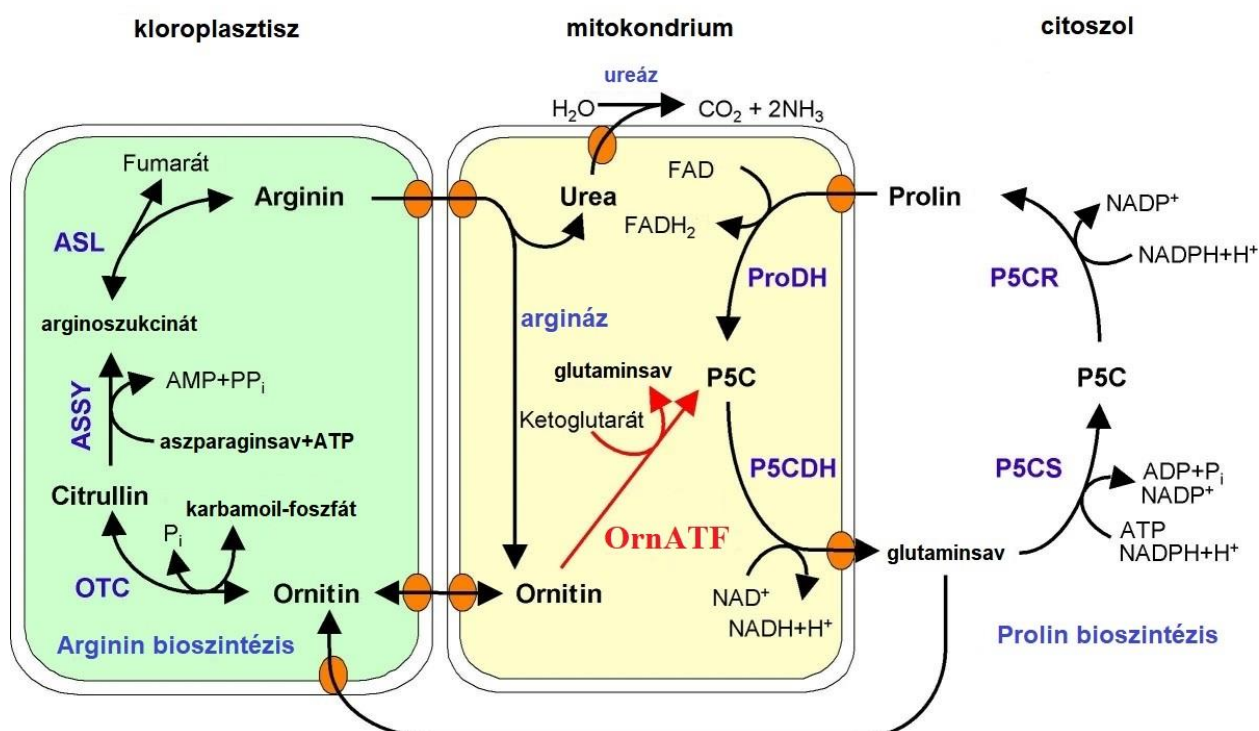
A növényekben a GABA mennyiségének és arányának megváltozását egy általános válaszreakcióként figyelték meg, mely összefüggésbe hozható a korlátozott glutamin szintézissel, a fehérjeszintézis csökkentésével és a fehérjék lebontásának fokozódásával (BOUCHÉ és FROMM, 2004). Nagyobb stresszhatás vagy több egyidejű stresszhatás egyidejű hatása alatt a GABA koncentrációja akár önmagában is meghaladhatja a proteinszintézisben részt vevő aminosavak sejten belüli koncentrációját (KINNERSLEY és TURANO, 2000).

A GABA arányának megváltozását a különféle fiziológias válaszokkal hozták összefüggésbe, beleértve például a nitrogén-hiány okozta stresszt (RECHT *et al.*, 2014) és a nitrogén egyensúlyi állapotának beállítását is (LANCIEN és ROBERTS, 2006; MAZZUCOTELLI *et al.*, 2006).

Úgy tűnik, hogy a GABA is szerepet játszik az *Arabidopsis* immunválaszában, mivel képes elnyomni a patogenezis génjeit és csökkenteni a *Pseudomonas syringae* növekedését (VEST,

2013). A biotikus stresszre adott válaszként az E-2-hexenális jelátviteli út összetevője (MIRABELLA *et al.*, 2008) és tekintettel a neurotranszmisszióban játszott szerepére, a GABA azért is szintetizálódhat, hogy visszatartsa a rovarokat a táplálkozástól, ezzel késleltetve a fejlődésüket (SCHOLZ *et al.*, 2017).

A GABA mellett más aminosavak is részt vesznek a növények stresszválaszában és homeosztázisuk megfelelő működésének biztosításában. Egyik ilyen az ornitin, ami az argininből képződik az argináz enzim közreműködésével (3.8. ábra). Az argináz a mitokondriumban található (CATONI *et al.*, 2003), azonban a plasztiszokban is képződhet ornitin, ahol visszaalakulhat argininné (FUNCK *et al.*, 2008), és részt vesz a prolin bioszintézisben is.



3.8. ábra: Az Orn, Arg és Pro metabolizmusának kapcsolata (FUNCK *et al.*, 2008) OrnATF: ornitin- δ -aminotranszferáz; ASL: argininoszukcinát-liáz; ASSY: argininoszukcinát-szintetáz; OTC: ornitin-transzkarbamiláz; P5C: pirrolin-5-karboxilát; P5CDH: pirrolin-5-karboxilát dehidrogenáz; P5CR: pirrolin-5-karboxilát reduktáz; P5CS: pirrolin-5-karboxilát szintetáz; ProDH: Pro dehidrogenáz; ATP: adenzin-5'-trifoszfát; FAD: flavin-adenin-dinukleotid; NADP⁺: nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát oxidált formája; NADPH: nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát redukált formája

Az ornitin- δ -aminotranszferáz (OrnATF) összekapcsolja az Arg és Pro metabolikus útvonalait, amelyeknek a mitokondriumban a P5C a kiinduló pontja. A Pro bioszintézise a citoszolban vagy a stressz során a plasztidokban történik, míg az Arg bioszintézise konstitutív módon lokalizálódik a plasztidokban (FUNCK *et al.*, 2008).

Az ornitinnek a nitrogén újramobilizálásában játszott szerepére irányuló vizsgálat arra mutatott rá, hogy az örökzöld magyaltölgyben (*Quercus ilex* L.) kora tavasszal az Orn volt az első

kimutatható aminosav a xilém nedvében, feltehetően az Arg degradációja miatt az argináz révén (NABAIS *et al.*, 2005). Hasonló ornitin-növekedést figyeltek meg a csírázó magvakban, melyek a fehérjetartalékokat Arg-ből történő Glu, Gln és Pro előállítására használták fel (CAÑAS *et al.*, 2008). Az ornitin és a citrullin az utolsó intermedier az arginin bioszintézis anyagcsereútjában, de ezek nem fehérje építő aminosavak. A növényekben a poliaminok és alkaloidok szintéziséhez szükséges az ornitin (SHARGOOL *et al.*, 1988). Egy cukorrépával foglalkozó tanulmányban Orn kezelést alkalmaztak a lombozaton aszályos körülmények között. Az eredmények azt mutatták, hogy az Orn javította az aszálytoleranciát a cukorrépa növényekben azáltal, hogy részt vett az ozmotikus szabályozási mechanizmusban, azaz hatással volt például a cukrok és a szabad aminosavak felhalmozódására, valamint a lipid peroxidáció csökkentésével fenntartotta a membránok stabilitását és néhány antioxidáns hatású enzim aktiválásával (HUSSEIN *et al.*, 2019).

3.9. A glutation szerepe a növényekben

Az aminosavak szintézisét befolyásolja a sejtek redox állapota, melynek szabályozásában a glutation fontos szerepet tölt be (FOYER és NOCTOR, 2011). A glutation egy általánosan jelenlévő tripeptid molekula (l- γ -glutamil-l-ciszteinilglicin; γ -Glu-Cys-Gly) a sejtekben, amely hosszú hidrofil csoportokat tartalmaz, benne a glicinhez peptidkötéssel kötődő cisztein γ -peptidkötéssel kapcsolódik a glutaminsav oldalláncának karboxilcsoportjához. Ennek ellenére a tiolcsoport a fő kémiai is aktív csoport a biológiai és biokémiai funkcióinak tekintetében (ZAGORCHEV *et al.*, 2013). A glutation tripeptid relatíve magas koncentrációban található az összes aerob organizmusban (HASANUZZAMAN *et al.*, 2012). A növények esetében megtalálható a citoszolban, az endoplazmatikus retikulumban, a vakuólumban, a mitokondriumban, a kloroplasztokban, a peroxisómákban és az apoplasztban (NOCTOR és FOYER, 1998). Változatos jelenlétére egy kiváló példa a dohány növény, melynek mezofillium sejteiben a GSH 76, 17 és 7 arányban oszlik meg a kloroplasztisz, a vakuólum és a citoplazma között (BERTHE-CORTI *et al.*, 1992). Egyes növényfajok (ilyen például néhány hüvelyes növény, mint a szója, a borsó vagy a földimogyoró) alapvetően nem tartalmaznak GSH-t. Ehelyett egy másik tiol vegyület található meg bennük, ez az úgynevezett homoglutation (γ -glutamilciszteinil- β -alanin), amely a GSH-hoz hasonló szerkezettel bír és ugyanazt a szerepet tölti be a sejtekben lejátszódó redox folyamatokban (YI *et al.*, 2010). Az összes olyan sejtben, ahol a GSH megtalálható, mely a redukált tripeptid-forma, oda-vissza lejátszódó folyamatok révén az oxidált formájával (glutation-diszulfid: GSSG) együtt található meg a sejtben. Míg a glutation-reduktáz (GR) a NADPH felhasználásával redukálja a GSSG-t GSH-ra, addig a különféle szabad gyökök és oxidáló hatással bíró molekulák könnyen képesek oxidálni a redukált GSH-t az oxidált GSSG formára. A glutation redukált és oxidált formájának (9:1, vagy kisebb optimális

körülmények közt) aránya meghatározza a sejtek redox állapotát, és befolyásolja a fehérjék aktivitását, azaz redox pufferként működhet, mely megakadályozhatja az enzimek inaktiválódását (SZALAI *et al.*, 2009).

Számos fiziológiai funkciót tulajdonítanak a GSH-nak növények esetében (ROUHIER *et al.*, 2008). A redukált kén raktározási szerepe mellett a GSH szabályozza a kén allokációt a sejtek között (HERSCHBACH és RENNENBERG, 1991, 1994). Azt is bebizonyították, hogy a glutation a génexpresszió szabályozó molekulájaként is működik (BALL *et al.*, 2004). Emellett a fitokelatinok prekursora is egyben, amelyek a nehézfémek optimálisnál nagyobb koncentrációját kötik meg (YADAV, 2010). A GSH S-transzferázok szubsztrátját is képezi, amelyek katalizálják a GSH konjugációját a potenciálisan veszélyes xenobiotikumokkal, mint például a különféle herbicidekkel (MARRS, 1996). Mindezek mellett a növények különféle fejlődési stádiumától függően a glutation is résztvehet a sejtek és szövetek életfolyamatainak redox szabályozásában (KOCSY *et al.*, 2013). A redox-aktív tiolcsoportjának köszönhetően a GSH gyakran fontos szerepet játszik a növények és más szervezetek oxidatív stressz elleni védekezésében.

3.9.1. A glutation bioszintézise a növényekben

A GSH szintézise a kloroplasztiszban és a citoszolban zajlik (DIAZ VIVANCOS *et al.*, 2010). Az első lépés a kloroplasztiszban játszódik le, melyet a γ -glutamil-cisztein-szintetáz (γ ECS) katalizál. A második lépést a glutation-szintetáz (GSHS) katalizálja, és történhet mind a kloroplasztiszban, mind a citoszolban. A kétlépéses reakcióhoz két ATP molekula bevonására van szükség (PASTERNAK *et al.*, 2008). A GSH bioszintézis első lépését a Glu γ -karboxil-csoportja és a Cys α -amino csoportja között lejátszódó reakció adja, ami egy amidkötést hoz létre a γ ECS enzim katalízise által. Az ezt követő lépésben az amidkötés kialakítása a γ -glutamilcisztein részét képező cisztein α -karboxil-csoportja és a glicin α -amino csoportja között játszódik le, hogy végül kialakuljon a GSH aktív formája (XIANG és OLIVER, 1999). A második lépés végbemehet a citoszolban is a γ ECS plasztidokból a citoszolba történő átjutása után is. A képződött molekula képes nagy hatékonysággal vissza-, illetve bejutni a plasztidokba vagy mitokondriumokba (MAHMOOD *et al.*, 2010), de szállíthat más sejtszervecskékbe is a metabolikus szükségleteknek megfelelően. A redukált GSH-nak a gyors átalakulása oxidált (glutation-diszulfid, GSSG) formává különböző biokémiai reakciókon keresztül történhet meg, különösképpen a növényekre ható káros vagy stressz körülmények között. A glutation-reduktáz (GR) és a glutation-peroxidáz (GPX) megfelelő aktivitása a sejten belül fenntartja a GSH/GSSG kiegyensúlyozott arányát (PANDEY *et al.*, 2015). A különböző enzimek együttes aktivitása felelős a GSH homeosztázisáért és a GSH/GSSG arány kialakításáért, amelyeket szintén szignifikánsan befolyásolnak a növényeket ért abiotikus stresszhatások. Az AsA-GSH ciklus jelentős szerepet

játszik ebben a folyamatban. A GSH szintézisét számos tényező szabályozza, melyek közül a legfontosabb a γ -glutamil-cisztein-szintetáz (γ ECS) visszacsatolás által (feedback) történő gátlása (OGAWA, 2005).

3.9.2. A szulfát-redukció és a cisztein szintézise

A kén a vitaminok (tiamin és biotin), aminosavak (Cys és Met), antioxidánsok (GSH), tioredoxin, zsírsavak (lipoinsav) és glükozinolátok szerves részét képezi. Mindezen biomolekulák fontos szerepet játszanak az anyagcsereegyensúly megfelelő fenntartásában a ROF semlegesítésével, a vitaminok bioszintézisével és a fehérjék redox kontrolljával a növényeket ért különféle stresszeshatások alatt (WIRTZ és DROUX, 2005).

A szulfát asszimiláció a növényekben az alapvető anyagcsereutak egyik jelentős ágát képezi, mely a sejtek kénháztartásában játszik kulcsfontosságú szerepet. A szabad cisztein mennyisége a sejten belül kulcsfontosságú tényező a glutation szintézisében, de a glutaminsav és a glicin megfelelő aránya szintén fontos. A kén (S), nitrogén (N) és szén (C) asszimiláció koordinációjának molekuláris mechanizmusai nem ismertek. Az *O*-acetyl-szerin, amely a cisztein prekursora, a szulfát-asszimilációt szabályozó faktornak feltételezik, de valószínűleg csak kis mértékben játszik szerepet a nitrogén- és szén-metabolizmus szabályozásához. Azonban összekapcsolja a nitrát- és a szulfátredukciót. A kénhiányos állapot hatását vizsgáló kutatás során feltárták, hogy az auxin szintézisben részt vevő géneket összefüggésben állnak a fitohormonok szabályozásával (HARTMANN, 2004).

A cisztein, a növények szulfát-asszimilációjának elsődleges terméke és annak közvetlen metabolitja a glutation (GSH) egyaránt megtalálható a sejten belüli komponensekként, amelyek a növények elsődleges anyagcseréjének három legfontosabb útjából származtathatók, azaz a fotoszintézis, a nitrogén- és a szulfát asszimiláció (DAVIDIAN és KOPRIVA, 2010). A ciszteinben lévő kén olyan szulfátból származik, amely a szulfát asszimiláció során a kloroplasztisban vagy a plasztidokban redukálódik. Ezen anyagcsereút esetében a szulfát, amely különféle transzporterek segítségével jut be a növényi sejtekbe, az adeniláció során egy bioaktív molekulává (adenozin-foszfoszulfátra - APS) aktiválódik egy ATP-szulfuriláz enzim (ATPS) által katalizált reakció segítségével. A bioaktív APS molekula így már könnyen képes szulfitra redukálódni az APS reduktáz által (APR), melyhez a szükséges elektronokat a GSH biztosítja a folyamat során. A szulfítot egy ferredoxin-függő szulfít-reduktáz (SiR) enzim tovább redukálja szulfiddá, amelyet a cisztein kialakítása érdekében az *O*-acetylserin(tiol)liáz (OAS-TL) enzim beépíti az *O*-acetylserin (OAS) aminosav vázába. Az OAS a szerin acetilezésével szintetizálódik egy acetyl-koenzimA molekulával a szerin-acetyltranszferáz (SAT) enzim által katalizált reakció során (KOPRIVA, 2006). A cisztein szénváza és nitrogénje tehát a szerinből származik, amelyet

a fotorespiráció állít elő a fotoautotróf szövetekben vagy a nem fotoszintetikusán aktív szövetek esetében a 3-foszfoglicerátról a foszforiláció során a plasztidokban (HO és SAITO, 2001). A szerinben található nitrogén a nitrogén redukció és asszimiláció termékeként épül be. A nitrogén asszimiláció a növényekben a GS-GOGAT anyagszármazékon keresztül zajlik, amelynek egyik előfeltétele a 2-oxo-glutarát jelenléte, amely viszont a citromsav-ciklus katabolikus terméke a mitokondriumokban. Azokban a növényekben, amelyek a gyökerekben asszimilálják a nitrogént, ilyenek például az erdei fák, mint a lucfenyő (*Picea Abies* L.) vagy az európai bükk (*Fagus sylvatica* L.), a nitrogén szerinben történő fotorespirációja erősen függ a xilém transzport gyökerektől a hajtásokig terjedő aminosav szállító képességétől (GEßLER *et al.*, 1998).

3.9.3. A glutation és az oxidatív stressz tolerancia kapcsolata

A glutation erős antioxidáns hatással bír és ezért létfontosságú szerepet játszik az antioxidánsok által kialakított sejtvédelemben. Káros környezeti körülmények hatására jelentős mennyiségű ROF-k képződnek, ami a sejtben oxidatív stresszállapot kialakulásához vezet. A növények azonban jól kiépített, antioxidánsokkal felszerelt védelmi rendszereket fejlesztettek ki az evolúció során, melynek a GSH az egyik alapvető építőköve. A GSH az AsA-GSH ciklus szerves részét képezi, így képes hatékonyan ártalmatlanítani a sejtekre potenciálisan toxikus hatású H_2O_2 -t. A glutation a H_2O_2 -t az aszkorbinsav-glutation ciklusban semlegesíti. Ebben a folyamatban az antioxidáns enzim közül az aszkorbát-peroxidáz (APX) vesz részt, így szerepe a stresszválaszban kulcsfontosságú. A DHAR enzim GSH-t használ az oxidált aszkorbinsav (DHA) AsA-ra történő átalakításához (FOYER és NOCTOR, 2011), valamint a GSH képes csökkenti a DHA-t egy nem enzimátikus reakció révén a kloroplasztisban lúgos pH alatt (POTTERS *et al.*, 2010). A glutation hatékony elektron donor a ROF-k méregtelenítési folyamataiban és a GSSG-vé való oxidációja során (ASADA, 1994). A GSH aktívan részt vesz a különböző metabolikus folyamatokban a különféle stressz körülmények között is. A glutation nemcsak semlegesíti a ROF-kat, hanem szabályozza az antioxidáns enzimeket is. A glutation a GPX szubsztrátja is lehet, ebben az esetben a lipid-hidroperoxidot vagy a H_2O_2 -t nem mérgező formává vagy vízzé alakítja (NOCTOR *et al.*, 2002). Ezenkívül a GST a GSH-t használja a toxikus xenobiotikumok átalakításához nem, vagy kevésbé toxikus komplexekké, amelyek a vakuólumba szállítódnak (SRIVALLI és KHANNA-CHOPRA, 2008). A ROF semlegesítésében játszott közvetlen szerepe mellett a GSH szabályozza és elősegíti más antioxidánsok, például a tokoferol és a zeaxanthin redukált állapotának fenntartását, és közvetett módon védi a sejtmembránokat is. Mindezek mellett még a glutation védi a fehérjéket a növényeket ért stresszhatások által kiváltott denaturációtól is. Szignál molekulaként jeleket továbbít a növények celluláris homeosztázisának fenntartása érdekében, ezáltal védve meg a növényt a stressz által kiváltott károsodástól (NOCTOR, 2006). A

japán varjúháj (*Sedum alfredii*) hisztokémiai vizsgálata feltárta, hogy a GSH bioszintézis gátlása a Cd stressz során H_2O_2 és O_2^- túltermelést okozott (JIN *et al.*, 2008). Azt is megfigyelték, hogy a túlzott mennyiségű Zn toxikus hatása magában foglalhatja a NADPH-oxidáz és a GSH szintézis gátlását, ami megnövekedett H_2O_2 és O_2^- akkumulációhoz vezethet (BALAFREJ *et al.*, 2020).

3.9.4. A fény erősségének és spektrumának a hatása a glutation szintézisére

A glutation mennyisége a levelekben nem változik jelentősen a napi ciklus során, azonban stressz hatására a GSH/GSSG aránya és relatív mennyiségük különböző lehet az egyes növényi részekben. Egy fényhiányos közegben (ilyen például a fák lombkoronájának belseje), ahol a vörös/távoli vörös (R/FR) fénykomponens arányának csökkenése figyelhető meg, egy sokkal alacsonyabb antioxidáns szint alakul ki a levelekben. Míg a fényszegény körülmények között nevelt bab növényekben a levelek glutation tartalma alacsonyabb volt, addig a levelek GSH:GSSG arányát nem befolyásolta szignifikánsan a fény spektrális összetétele, azonban a megvilágítás időtartalma igen. Továbbá a R/FR fénykomponensek arányának megváltozásaira való stresszválasz okozta GSH:GSSG arány megváltozása nagyon lassan következett be az aszkorbinsav mennyiségi változásaival összehasonlítva a levelekben (BARTOLI *et al.*, 2009). Számos kutatás foglalkozott a nappalhosszúság, a fényérzékelés és jelátvitel, valamint a glutation redox állapota közötti lehetséges metabolikus kapcsolataival (BECKER *et al.*, 2006; LAZNIK *et al.*, 2023; FOYER és KUNERT., 2024). A fény erősségében és spektrális összetételében bekövetkező olyan változás, amely a PSII gerjesztését részesíti előnyben a PSI-hez szemben, kis mértékben megnövelte a levelekben a glutation mennyiségét, míg ellenkező esetben kissé csökkentette. (BRÄUTIGAM *et al.*, 2009). A γ -ECS aktivitásának mértékét a fény olyan spektrális összetétele befolyásolta leginkább, amely elsősorban a PSII-t aktivitását idézte elő, azonban ezek az eredmények még nem kellőképpen tisztázottak (BRÄUTIGAM *et al.*, 2010).

A herbicidek és más stresszfaktorok csökkenthetik és gátolhatják a fotoszintetikus aktivitást és elősegíthetik a ROF-k képződését a növények leveleiben. Ezen folyamatok indukálhatják a sejthalált vagy számos méregtelenítő enzimet, például a glutation-transzferázokat (GST), amelyek hatással vannak a reaktív anyagcseretermékek eltávolítására (BOULAHIA *et al.*, 2016). A növényi GST-k a multifunkcionális enzimek sokszínű csoportja, amelyek a reakciók széles skáláját katalizálják a glutation kapcsolódását elektrofil vegyületekkel, hogy jobban oldódó származékokat képezzenek, amelyek a vakuólumba szállítódva tovább metabolizálódhatnak (LABROU *et al.*, 2015). A GST komplex szabályozása a transzkripció és poszt-transzlációs szabályozástól függ, amelyet számos promóter és transzkripciós faktor befolyásol, valamint függ a foszforillációtól és S-glutationalástól is, amelyek függhetnek a fénytől (DIXON és EDWARDS, 2010). A rövid hullámhosszúságú fény GST-k transzkripciójára gyakorolt hatását figyelték meg

petrezselyem (*Petroselinum crispum* M. Fuss) sejttenyészetekben, ahol a UV-A, UV-B, valamint a vörös és kék fény hatását vizsgálták és azt találták, hogy az UV-B kiváltotta a tau-csoportba tartozó GST-k expresszióját (LOYALL *et al.*, 2000). Később megerősítést nyert a fény szabályozó szerepe a GST aktivitásra, valamint a GST két csoportja, a tau és a phi, kulcsszerepet játszik a herbicidek méregtelenítésében (DIXON *et al.*, 2003).

3.10. Kísérleti távlatok a glutation és a szabad aminosav anyagcsere fényviszonyok által történő szabályozása területén

A növények és a fény közvetlen kapcsolata már régóta ismeretes, melynek alapösszefüggéseit már feltárták. Azonban a fény közvetett hatásainak a redox környezetre és ezáltal metabolizmusuk megváltozására még nem kellőképpen tisztázott. Számos kutatás foglalkozott a búza és egyéb gazdasági növények fényfüggő változásaival, azonban a fény a redox homeosztázis és az aminosav anyagcsere közötti lehetséges kapcsolatait nem vizsgálták a különböző fénykörnyezetek alatt. A fény intenzitásának és spektrumának változásai befolyásolhatják a fotoszintézist és a vele szoros kapcsolatban álló redox rendszert a búzában. A glutation mennyiségének és redox állapotának változásai kapcsolatban állhatnak a fényfüggő glutation és aminosav metabolizmus transzkripciós szintű szabályozásával. A kutatási téma és a kísérleti rendszer kiválasztása a szakterület előbbiekben felsorolt megoldatlan kérdéseinek tisztázása érdekében történt.

4. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

4.1. A nevelési körülmények a fény fiatal növényekre kifejtett hatásának vizsgálatához

Kutatásomat a *Triticum aestivum* L. ssp. *aestivum* cv. Chinese Spring (CS) genotípussal végeztem, melyet széleskörűen alkalmaznak a gabonakutatásokban (GALIBA *et al.*, 1989; GALIBA *et al.*, 1993; KEREPESI *et al.*, 1998). A csíráztatást Petri-csészékben, benedvesített szűrőpapíron végeztem úgy, hogy 1 napig 25 °C-on, majd 3 napig 4 °C-on tartottam a búzaszemeket a fejlődés összehangolása érdekében, majd a csíráztatás utolsó fázisaként további 2 napig újra 25 °C-ra helyeztem azokat.

A csíráztatást követően a fiatal csíranövényeket ½-es koncentrációjú Hoagland-tápoldatot tartalmazó 0,5 l-es edényekre (15 növény/edény) helyeztem és növénynevelő klímakamrában Conviron PGV- 15 (Controlled Env., Ltd., Winnipeg, Kanada) neveltem 2 héten keresztül. A tápoldatot egyszer lecseréltem a kísérlet folyamán. A fitotron kamrában hosszúnappalos (16 óra fény / 8 óra éjszaka) program volt beállítva. A hőmérséklet nappal 20 °C, míg éjszaka 17 °C, a páratartalom pedig nappal 70 %, míg a sötét fázisban 75 % volt a kéthetes nevelés teljes időtartama alatt.

A növénynevelő kamrában a megvilágítást több különböző típusú LED fényforrás biztosította. Ezek a fényforrások nem monokromatikusak. A kék, vörös vagy távoli vörös spektrális komponensek arányait változtattam meg (a megnövelt arányokra jellemző kezelést a továbbiakban röviden a kék, vörös, rózsaszín és a távoli vörös kifejezést használtam a könnyebb átláthatóságért). Ezek lehetővé tették a vizsgálni kívánt fényerősségek és spektrumok beállítását. A kéthetes növénynevelés során három különböző intenzitású fehér (4.1. táblázat) és három különböző spektrumú színes fényt használtam (4.2. táblázat).

4.1. táblázat: A különböző intenzitású fitotronkamrák paraméterei

PARAMÉTEREK/INTENZITÁS	ALACSONY	NORMÁL	MAGAS
PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	50	250	500
kék/vörös	1:2	1:2	1:2
vörös/távoli vörös	15:1	15:1	15:1

4.2. táblázat: Az eltérő spektrális összetételű fitotronkamrák paraméterei

PARAMÉTEREK/SPEKTRUM	KÉK	RÓZSASZÍN	TÁVOLI VÖRÖS
PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	250	245	250
kék/vörös	5:1	1:1	1:5
vörös/távoli vörös	17:1	37:1	10:1

A fehér a természetes fényhez hasonló összetételű volt, míg a kék, a rózsaszín és a távoli vörös esetében az adott szín irányába eltoltam a spektrumot, azaz nem egy adott hullámhosszúságú színes fényben neveltem fel a búzát. Ezek a fénybeállítások a természetben is lejátszódó fénykörnyezetben bekövetkező változásokat hivatottak imitálni. A kiválasztott optimális fényintenzitási érték egyrészt a tavaszi fényintenzitásokhoz hasonló, másrészt pedig a növénynevelő kamrákban használatos értékeknek megfelelőek. Az optimális értékhez képest alacsony és magas értékeket korábbi martonvásári fitotroni kísérletek alapján választottam ki, valamint a spektrum módosításainál is figyelembe vettem azokat. A távoli vörös és kék fény aránya változik a nap folyamán a napsugarak beesési szögének függvényében, és ezt szimuláltam a növénynevelő kamrákban (QUILES és LÓPEZ, 2004). Az alkalmazott megvilágításokat a disszertáció M.2. melléklete vizuálisan is bemutatja.

Mintavételezéskor minden esetben a második legfiatalabb teljes levelet választottam ki, valamint minden esetben három független biológiai ismétlést végeztem, ezen belül ismétlésenként legalább három technikai ismétlést használtam.

4.2. A nevelési körülmények a fény termésérésig nevelt növényekre kifejtett hatásának vizsgálatához

A termésérésig nevelt növényekkel végzett kísérletekben egy másik hexaploid búza genotípust (*Triticum aestivum* L. ssp. *aestivum* cv. 'Mv Kikelet') használtam, melyet a Martonvásári Gabona Génbank bocsátott a kutatás rendelkezésére. A búzaszemeket Petri-csészékben csíráztattam steril szűrőpapírok között és MilliQ vízzel tartottam nedvesen 3 napon át 26 °C-on. A megfelelően egyenletes gyököcskével rendelkező csírákat 4×4 cm méretű Jiffy pelletekre helyeztem át (Jiffy Group, Oslo, Norway) és szobahőmérsékleten álltak két napig. A növényeket 2 hétig 4 °C -on vernalizáltam, ami alatt 10/14 órás világos/sötét periódus váltakozása mellett a fényintenzitás $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PPFD) volt. Ezek után a növények cserepekbe lettek átültetve (átmérő 10 cm; magasság 30 cm; térfogat 2,8 l), melyekben kerti talaj, humusz és homok 2:1:1 (v/v/v) arányú keveréke volt. Ezek a cserepes növények kerültek be a növénynevelő kamrákba (PGV-36; Conviron Env. Ltd., Winnipeg, MB, Canada), ahol egy előre meghatározott 16 hetes tavaszi/nyári klimatikus viszonyokra programozott környezetben érték el a teljes fejlettségi állapotot. Ez idő alatt a hőmérséklet és a fényintenzitás heti emelésével szimuláltam a hazánkra jellemző késő tavaszi időjárást (4.3. táblázat).

4.3. táblázat: A különböző fitotron kamrák tavaszi program szerinti részletes hőmérséklet viszonyai.

IDŐ (hét)	HŐMÉRSÉKLET (°C)		
	SÖTÉT SZAKASZ	MEGVILÁGÍTOTT SZAKASZ	MEGVILÁGÍTÁS HOSSZA (óra:perc)
1.	5	12	12:00
2.	6,5	15	13:00
3.	8	16	14:00
4.	9	18	14:30
5.	10,5	19	15:00
6.	11,5	20,5	15:30
7.	12	21	15:30
8.	13,5	22,5	15:45
9.	14	23	15:45
10.	14,5	24	15:45
11.	15	24,5	15:45
12.	16	25,5	15:45
13.	16,5	26,5	15:30
14.	17	26,5	15:30
15.	17	27	15:30
16.	17	27	15:30

A vízutánpótlást napi szinten ellenőriztem. A tápanyagutánpótlást hetente két alkalommal ismételt meg. A tápoldat a Hoagland-tápoldathoz hasonlóan minden szükséges tápanyagot tartalmazott (mikroelemekkel együtt): 41 mg/l N; 7 mg/l P₂O₅; 21 mg/l K₂O; 4 mg/l Mg; 5 mg/l Ca; 1 mg/l B, valamint nyomokban bizonyos mikroelemeket: Cu, Mn, Fe, és Zn tartalmazott annak érdekében, hogy a növekedésben lévő növények számára a tápanyagok mennyisége ne legyen limitáló tényező. A cserepes növényeket 45 db növény/m² sűrűséggel véletlenszerűen helyeztem el egy kamrán belül. Ezek a cserepeket bizonyos időközönként felcseréltem. Vernalizálás után a három levéllel rendelkező növényeket hat különböző fénykörnyezetben neveltem fel. Minden típusú LED függetlenül vezérelhető volt a modulon belül. A kísérletekben alkalmazott fény spektrális összetétele a LED-ek különböző kombinációjából állt (a spektrumösszetétel részletes paramétereit a disszertáció M.3. melléklete vizuálisan is bemutatja). A fluoreszcens fehér fény hasonlít leginkább a tavaszi természetes fényhez, így ezt vettem viszonyítási alpnak a kutatás során, melyhez képest vizsgáltam a többi fénykezelés hatását. Továbbá a vörös fény hatását két intenzitásszinten is vizsgáltam. A fitokrómok vörös fényre való érzékenysége nagy (FRANKLIN és WHITELAM, 2007), így az alacsony intenzitású vörös fény és a fluoreszcens fehér fény (mely szintén tartalmazza ezt a spektrum tartományt is) között valószínűleg nem tudtam volna kellő különbségeket kimutatni a vörös spektrum vizsgálata esetében. A biokémiai vizsgálatokhoz a mintavétel a zászlós levelekből történt.

4.3. A növények növekedésének a vizsgálata

A kutatás során a fejlődő csírák és hajtások növekedését is figyelemmel kísértem. A beállított fitotron kamrák paramétereinek ellenőrzésén túl a búzáról fényképfelvételeket készítettem, illetve az analízishez szükséges mintavétel alkalmával a növények növekedési jellemzőit, azaz a növények hajtáshosszát és friss tömegét is regisztráltam.

A teljesen kifejlett növények fejlődési stádiumát fénykörnyezetenként legalább 25 növényen meghatároztam a Zadoks skála szerint Z13-tól Z89-ig (ZADOKS *et al.*, 1974). A növények magasságát hat időpontban regisztráltam a fénykezelés során: 54, 75, 94, 114, 124 és 134 napos növények esetében.

4.4. A fotoszintetikus paraméterek vizsgálata

A klorofill-meghatározáshoz a növények leveléből pontosan kimért 25 mg mintát egy dörzsmozsárba helyeztem, majd kvarchomok és 1 ml hideg (4 °C-os) 80 %-os aceton jelenlétében feltártam. Az eldörzsölt mintát újabb 1 ml hideg acetonnal veszteségmentesen átmostam centrifugacsövekbe. A már korábban szintén lehűtött centrifugába behelyeztem a mintákat, majd 10 percen át 10000-es percenkénti fordulatszám mellett választottam el a klorofillt a homoktól. A felülúszót óvatosan kipipetáztam és egy csavaros üvegcsőben hűvös (4 °C-on) és sötét helyre raktam. Az előző centrifugálásból visszamaradt pellethez 1 ml hideg (4 °C-os) 80 %-os acetont adagoltam és vortex segítségével összekevertem. Az így kapott oldatot ismét a centrifugába helyeztem és ugyanúgy jártam el, mint az első alkalommal. A centrifugálás végeztével ismét lepipetáztam a felülúszót és az előzőleg levett mennyiséghez adtam. A mérést a lehető leghamarabb elvégeztem, megelőzve a bomlási veszteséget.

A növényi kivonatok pigmenttartalmát (klorofilok és karotinoidok) egyszerű fotometriás úton határoztam meg egy Cary-100 UV-VIS spektrofotométer (Varian, Middelburg, Netherlands) segítségével, négy különböző hullámhosszúságon (750 nm, 664 nm, 646 nm és 470 nm). Vak oldatként a küvetákba töltött 80 %-os acetont használtam. A következő képletek segítségével számoltam ki a minta klorofill és karotinoid tartalmát µg/ml-ben (LICHTENTHALER, 1987).

$$C_a = 12,24 A_{664} - 2,79 A_{646}$$

$$C_b = 21,5 A_{646} - 5,1 A_{664}$$

$$C_{a+b} = 7,15 A_{664} + 18,71 A_{646}$$

$$C_{x+c} = (1000 A_{470} - 1,82 C_a - 85,02 C_b)/198$$

A klorofill fluoreszcencia indukciós paramétereket a leveleken egy PAM-2000 készülékkel (Portable Fluorometer PAM 2000, POQET, CH-8604, Walz, Effeltrich, Germany) határoztam

meg. A PSII effektív quantum yield értékének (Φ_{PSII}) változásait is vizsgáltam, ami a $\Delta F/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m'$ egyenlet segítségével számolható ki (ahol az F_m' és F_s a maximum és a steady state fluoreszcencia szintet jelenti a növények fény adaptált állapotában (GENTY *et al.*, 1989). A mérés során a fényintenzitás $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR volt. A zöld szintestek elektronmentessé tétele 20 perces sötétadaptációval történt.

4.5. A szabad aminosavak meghatározása

A szabad aminosav-tartalom meghatározásához az aprított és homogenizált levélmintákat (500 mg) Erlenmeyer lombikokban (10 cm^3) 3 cm^3 10 %-os triklórecetsavval extraháltam 1 órán át, szobahőmérsékleten (22°C), rázógépen rázatva (percenkénti 100-as intenzitással). Az extraktumot redős szűrőpapíron, majd $0,45$ és $0,22 \mu\text{m}$ -es pórusátmérőjű membránszűrőkön (Millex-HV Syringe Driven Filter Unit, PVDF Durapore, Non-Sterile, $0,45 \mu\text{m}/13 \text{ mm}$ és $0,22 \mu\text{m}/13 \text{ mm}$, Millipore Corp., USA) átszűrve Eppendorf csövekben tároltam a mérés megkezdésének időpontjáig -25°C -on. A szabad aminosav tartalom meghatározása Ionex Ostion LCP5020 kationcserélő oszloppal ($22 \text{ cm} \times 0,37 \text{ cm}$) ellátott AAA 400 típusú Automatikus Aminosav Analizátorral (Ingos Kft., Csehország) történt. A kromatográfiás elválasztás többlépcsős gradiens elúció alapján Li-citrát pufferrendszerrel valósult meg. A detektálás oszlop utáni ninhidrines származékképzést követően egy átfolyóküvettás detektorral 570 nm -en és 440 nm -en (Pro) történt. Az eredmények kiértékeléséhez CHROMULAN v0.82 (PIKRON, Csehország) programot használtam (KOVÁCS *et al.*, 2012).

4.6. A tiolok meghatározása HPLC-vel

A tiolok, azaz a GSH, a cisztein, a γ -glutamil-cisztein (γ -EC), a hmGSH és a ciszteinil-glicin (Cys-Gly) mennyiségének a meghatározásához 200 mg levélmintát dörzsmozsárban, folyékony nitrogén adagolásával porrá dörzsöltem és 1 cm^3 feltárási puffer (1 mM EDTA és $0,1 \text{ M}$ HCl elegye) hozzáadása után a korábban 4°C -ra lehűtött centrifugában 10 percig 15000 -es percenkénti fordulatszámon a mintákat lecentrifugáltam (20627 g , Sigma 3-12PK). A centrifugálás végeztével a tiolokat tartalmazó felülúszót használtam fel a további mérésekhez. Az összes nem-fehérje tioltartalom meghatározásához a felülúszóból $200 \mu\text{l}$ -t, az összes diszulfid redukciójához $120 \mu\text{l}$ -t használtam fel. Az összes tiol-tartalom meghatározáshoz $120 \mu\text{l}$ extraktumhoz $200 \mu\text{l}$ $0,2 \text{ mM}$ -os CHES-t és $10 \mu\text{l}$ 9 mM -os DTT-t pipetáztam, majd a mintákat szobahőmérsékleten 1 órán keresztül állni hagytam.

A diszulfidok (oxidált tiolok) mennyiségének mérésekor a szabad tiolok blokkolásához a korábban levett $200 \mu\text{l}$ felülúszóhoz $300 \mu\text{l}$ $0,2 \text{ mM}$ -os CHES-t (2-(ciklohexilamino)-etánszulfonsav, C2885 Sigma) és $15 \mu\text{l}$ 50 mM -os NEM-et (N-etilmaleimid, E3876 Sigma)

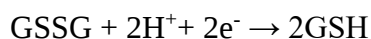
adagoltam és legalább 15 percig állni hagytam a mintákat szobahőmérsékleten. A reakció befejeződését követően a fel nem használt NEM-et szerves oldószeres extrakcióval távolítottam el, amit azonos térfogatú (515 µl) toluolos (09150, Molar Chemicals) extrakcióval értem el és a felesleges felső szerves fázist kidobtam. Az így megtisztított kivonatokból 300 µl-t új Eppendorf csövekbe mértem, és a diszulfidok redukálásához 10 µl 9 mM-os DTT-t (DL-ditiotreitol, D0632 Sigma) és 20 µl desztillált vizet adtam azokhoz, majd ezt követően 1 órán keresztül állni hagytam a mintákat szobahőmérsékleten.

A mindkét esetben DTT-vel redukált tioloikat 20 µl (15 mM) MBB-vel kellett megjelölni (THIOLYTE® Monobromobimane Reagent, 596105 Calbiochem) úgy, hogy a MBB hozzáadása után 15 percig sötétben tartottam a mintákat, majd ezután ezt a reakciót 250 µl 0,25 %-os MSA-val (metilszulfonsav, Sigma) állítottam le. A mintákat 10 percig 4 °C-on 15000-es percenkénti fordulatszámon centrifugáltam. A centrifugálás végétével 0,45 µm-es pórusátmérőjű membránon (MultiScreen Solvinert Filter Plate, hidrofil, PTFE, Millipore MSRLN0410) leszűrtem az oldatokat előkészítve a HPLC készülékbe való injektáláshoz.

Az előkészített mintáink méréséhez egy fluoreszcens detektorral ellátott (W474 pásztázó fluoreszcens detektor, Waters) fordított-fázisú oszlopot alkalmazó HPLC készüléket (Waters, Milford, MA, USA) használtam (KRANNER és GRILL 1996, KOCSY *et al.*, 2000). Az oxidált tiolok vizsgálata esetében mintánként 40 µl, az összes tioltartalom vizsgálata esetén pedig 10 µl került injektálásra. A kiértékelés során mennyiségüket a növényi minták friss tömegére vonatkoztattam nmol-ban, ezért ehhez a következő korrekciós szorzókat kellett alkalmazni: oxidált tiolok esetében 0,64-gyel, míg az összes tioltartalom esetében 2,5-del szoroztam meg az eredményt. Ennek az az egyszerű oka, hogy míg az első esetben a 40 µl injektált mennyiség 1,55 mg, addig a második esetben 10 µl injektált mennyiség 0,4 mg növényi mintából származott. A redukciós potenciál pontos meghatározásához az alábbi képletet alkalmaztam (SCHAFER és BUETTNER, 2001) nyomán:

$$\begin{aligned}
 E_{\text{redukált/oxidált}} [mV] &= E^0 - \frac{RT}{nF} \ln \left(\frac{\left(\frac{\text{redukált [nmol]}}{10^6} \right)^2}{\left(\frac{\text{oxidált [nmol]}}{10^6} \right)} \right) \\
 &= E^0 - \frac{8,314 \left[\frac{C V}{mol K} \right] * 298,15 [K]}{2 * 96485,34 [C mol]} \ln \left(\frac{(\text{redukált [mmol]})^2}{(\text{oxidált [mmol]})} \right) \\
 &= E^0 - 29,58 [mV] \log_{10} \left(\frac{(\text{redukált [mmol]})^2}{(\text{oxidált [mmol]})} \right)
 \end{aligned}$$

ahol: pH=7,0; T=25 °C=298,15 K; n=2, mert 2 elektron vesz rész a folyamatban:



A vizsgált kis molekulatömegű tiolok standard redukciós potenciálját 25 °C-on és 7-es pH-n a következő táblázat foglalja össze:

$$E^0_{\text{GSH/GSSG}} = -240 \text{ mV (ROST és RAPOPORT, 1964)}$$

$$E^0_{\text{Cys/CySS}} = -226 \text{ mV (JONES et al., 2000)}$$

$$E^0_{\text{Cys-Gly/Cystinyl-Gly}} = -226 \text{ mV (JONES et al., 2000)}$$

$$E^0_{\gamma\text{-EC}/\gamma\text{-ESSE}} = -234 \text{ mV (BIRTIC et al., 2011)}$$

$$E^0_{\text{hmGSH/hmGSSG}} = -240 \text{ mV}$$

A fenti adatok összefoglalva BIRTIC *et al.*, (2011) cikkében megtalálhatóak, a hmGSH/hmGSSG-re vonatkozó érték kivételével. A molekulaszervezetük hasonlósága miatt azt feltételeztem, hogy a hmGSH/hmGSSG molekulapár redukciós potenciálja igen hasonló lehet a GSH/GSSG páréhoz, ezért számoltam -240 mV-tal.

4.7. Génexpressziós vizsgálatok

4.7.1. RNS izolálás

A génexpressziós vizsgálatokhoz szükséges RNS izolálásához a Direct-zol™ RNS Miniprep Kit-et (Zymo Research) használtam. DNáz kezelést is alkalmaztam, hogy az esetlegesen a kivonatban maradó szennyező DNS zavaró hatását kiküszöböljem. A levett mintákat (egyenként 50 mg-ot) 2,0 ml-es Eppendorf-csövekbe gyűjtöttem, melyekbe előre 5-6 darab steril üveggyöngyöt (Ø 2,85-3,45 mm, Roth A557.1) helyeztem, majd folyékony nitrogén segítségével -80 °C-ra hűtöttem le és tároltam felhasználásig.

Az izolálás első lépéseként az előre analitikai pontossággal kimért növényi levél részeket TissueLyser II (Qiagen) készülékkel porítottam, 29 Hz frekvencián, két ismétlésben (1 perc 30 másodperc). A porrá tört mintákból TRI Reagent® segítségével oldatba vittem az RNS-t és elkezdtem az RNS tisztítást. Először 400 µl RNS mosó pufferrel tisztítottam, majd DNázzal emésztettem a mintákat. Ezt a kezelést 15 percen át végeztem 37 °C-on. Az inkubáció után a DNS emésztéshez használt oldatot lecentrifugáltam az oszlopról egy 30 másodperces rövid periódus alatt, majd 400 µl RNS elő-mosó (Direct-zol™ RNA „PreWash”) folyadékkal megtisztítottam a kivonatot, amit aztán ismételten lecentrifugáltam (1 perc alatt) és ezt a folyamatsort még egyszer megismétltem, majd a tisztítási folyamatokat 700 µl RNS mosó puffer rápipetázásával és lecentrifugálásával fejeztem be. Ezután következhetett az RNS membránról való eluálása, amihez 50 µl Rnáz-mentes vizet használtam és egy steril Eppendorf csőbe centrifugáltam le (KHANDHAR *et al.*, 2022). Az RNS-t tartalmazó oldatokat a későbbi felhasználásig -80 °C-on tároltam.

4.7.2. cDNS írás, azaz a reverz-transzkripció

A kivont RNS-t tartalmazó oldatokban lévő RNS koncentrációját NanoDrop ND-1000 UV/VIS spektrofotométerrel (Serial No.: A253) mértem le, majd a kivonatokból egységes koncentrációjú hígításokat készítettem. Az alkalmazott módszer folyamán az első csősorozatba 1 µg RNS került, mégpedig 12 µl-es végtérfogatban, amihez 1 µl oligo(dT) 18 primert (Thermo Scientific #S0132) adtam hozzá. Ezután a csöveket 5 percre 75 °C-ra melegítettem és utána jégen hűtöttem megközelítőleg 4 °C-ra, hogy az mRNS poli-A része és a primer megfelelően összekapcsolódhasson. A transzkripció mix mintánként 12 µl végtérfogatban 5 µl 5× M-MLV puffert; 1,25 µl 10 mM-os dNTP mixet; 100 egységnyi, 0,5 µl térfogatú reverz-transzkriptáz enzimet (M-MLV Reverse Transcriptase, Affymetrix 78306) és 5,25 µl DEPC (Diethylpyrocarbonat, Fluka 32490) kezelt MQ vizet tartalmazott. Az RNS-t és primert tartalmazó oldathoz hozzámértem a második cső tartalmát, így összesen 25 µl elegyet kaptam. Ezt egy programozható termosztátba („thermocycler” PCR-reakciókhoz) helyeztem, melynek paramétereit a 4.4. táblázatban foglaltam össze.

4.4. táblázat: PCR program szakaszai és beállításai

SZAKASZ	HŐMÉRSÉKLET (°C)	IDŐ (perc)
1.	25	5
2.	42	60
3.	95	5

A reakció után a cDNS oldatot 75 µl DEPC kezelt MQ vízzel 100 µl végtérfogatra hígítottam, hogy végül 10 ng/µl-es cDNS oldatot kapjak (VOGEL és WHEAT, 2011).

4.7.3. RT-qPCR alapú vizsgálatok

A génexpressziós vizsgálatsorozathoz egy CFX96 real-time PCR készüléket használtam (CFX96 Touch™ Real-Time PCR Detection System, Bio-Rad). A vizsgálatokhoz KAPA SYBR enzim mixet használtam (KAPA SYBR® FAST Universal, KK4601 Kapa Biosystems, Inc.) az alábbi módon: 5 µl SYBR mix; 0,5-0,5 µl „forward” és „reverse” primerek, 1 µl cDNS (10 ng) és 3 µl MQ víz. A készülékkel a 4.5. táblázatban összefoglalt programot futtattam le.

4.5. táblázat: RT-qPCR program szakaszai és beállításai

SZAKASZ	HŐMÉRSÉKLET (°C)	IDŐ
1. elő-denaturáció	95	3 perc
2. denaturációs	95	5 s
3. primerek megtapadása és elongáció	60	30 s

A komplementer DNS szintézise után történt a detektálás. A 2. és 3. lépéseket 40x ismételtettem meg. A termékek olvadási-görbéje egy 65 °C-tól 95 °C-ig tartó folyamatos hőmérsékletemeléssel pontosan meghatározható és minden változás előtt fluoreszcencia-jeldetektálást alkalmaztam.

Az így kapott görbéket a készülékhez tartozó Bio-Rad CFX Manager nevű szoftverrel (Bio-Rad CFX Manager 3.1.1517.0823) elemeztem ki, a C_T értékeket a jobb szemléltethetőség kedvéért Microsoft Office 365 (2019) Excel táblázatba exportáltam. Az adatelemzés során a relatív expressziós szintek meghatározásához a ΔC_T módszert alkalmaztam, melyhez minden esetben a Ta30797-es gént (PAOLACCI *et al.*, 2009) használtam referencia („housekeeping” gene - HKG) génként.

$$\text{Relatív expresszió}_{GOI} = \left(\frac{(2^{(\overline{C_T^{HKG}} - C_T^{GOI_1})}) + (2^{(\overline{C_T^{HKG}} - C_T^{GOI_2})}) + (2^{(\overline{C_T^{HKG}} - C_T^{GOI_3})})}{3} \right)$$

A fenti egyenlet alkalmazásával kapott eredmények átlaga adta meg az adott gén relatív expresszióját (LIVAK és SCHMITTGEN, 2001).

4.8. Statisztikai elemzés

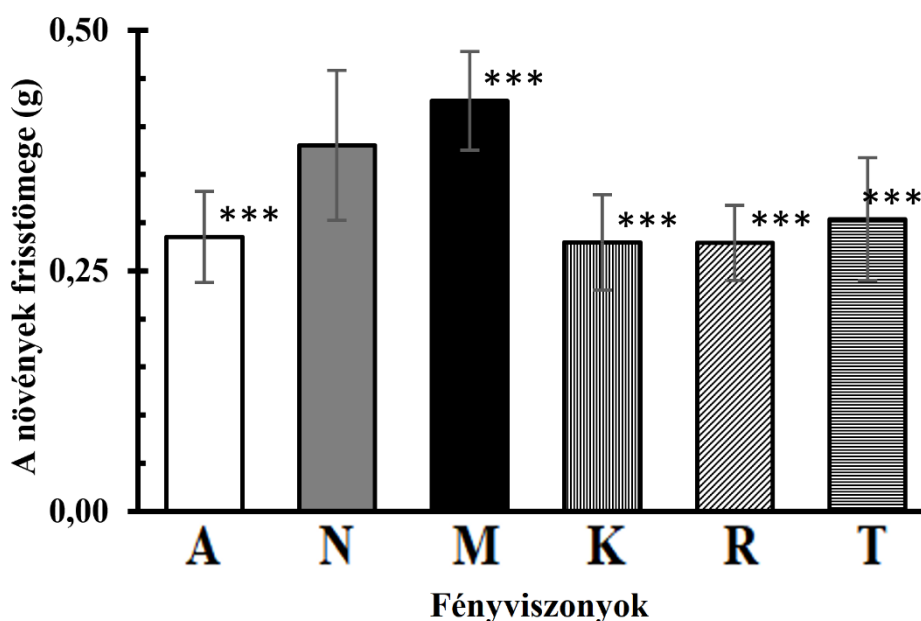
A statisztikai elemzés az IBM SPSS Statistics 22.0 (2013) program használatával történt. Az előfeltételek ellenőrzése után az adatsorokat egytényezős varianciaanalízissel (ANOVA) hasonlítottam össze, majd Tukey-féle post hoc tesztet alkalmaztam ($P < 0,05$ %), amely a csoportátlagok páronkénti összehasonlításával ad tájékoztatást arról, hogy mely párok esetében mutatható ki szignifikáns különbség. A korrelációs elemzés és az adatok ábrázolása a Microsoft Office 365 (2019) Excel program, míg a hierarchikus klaszterezés a Multiexperiment Viewer V4.5 program segítségével történt.

5. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

5.1. A fényviszonyok hatása a fiatal búza növekedésére és anyagcseréjére

5.1.1. A fény hatása a növekedésre

A búza frisstömegének változása szignifikáns eltéréseket mutatott a különböző fénykezelések hatására. A normál intenzitású fehér fényt vettem minden esetben az alap/standard állapotnak, amelyet a növények neveléséhez rutinszerűen használnak Martonvásáron a fitotron kamrákban. A normál intenzitású fehér fényhez képest szignifikáns eltéréseket tapasztaltam a fényerő és a színek megváltoztatásának hatására (5.1. ábra).



5.1. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt fiatal búza növények átlagos frisstömege. A kutatásom során a zöld növényi részeket (szár és levelek), azaz a föld feletti részeket vettem alapul a frisstömeg meghatározásához. A vizsgált csoportok összehasonlítása ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). A normál intenzitású fehér fényen nevelt növényektől szignifikánsan eltérő értékek csillaggal lettek megjelölve. Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A fény intenzitásának növekedésével közel lineárisan nőtt a búza átlagos frisstömege. A magas fényintenzitáson nevelt búza frisstömege volt a legnagyobb. Marquis búzával foglalkozó korai kutatások már megfigyelték a fényintenzitás és a növények biomassza termelésének összefüggéseit, miszerint a növekvő intenzitás együtt járt a növények nagyobb biomassza termelésével, azonban nem vizsgálták a fény redox rendszerre kifejtett hatását (MACDOWALL, 1972). Azonban a fiatal paradicsom (*Lycopersicon esculentum* M.) növények eltérő fényintenzitáson való felnevelésével kapcsolatos kutatás alatt azt figyelték meg, hogy a fény intenzitásának egy bizonyos mértéken túli emelése már nem növelte tovább a frisstömeget, hanem

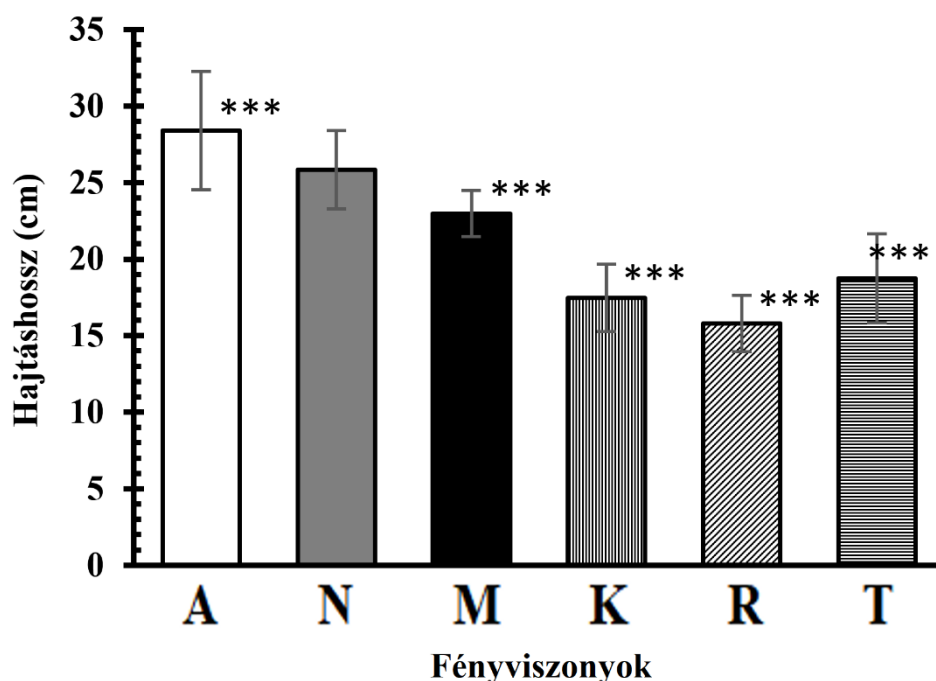
egy bizonyos intenzitáson túl már csökkentette (FAN *et al.*, 2013). A repce (*Brassica napus*) fényfüggő változásainak vizsgálatakor azt tapasztalták, hogy a fény erősségének növelése megváltoztatta a csíranövények leveleinek szerkezetét, valamint a $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson nevelt repcenövények intenzívebb fotoszintetikus sebesség mellett jobban fejlett levelekkel rendelkeztek, valamint erőteljesebb növekedést is mutattak, mint a nála alacsony fényintenzitáson nevelt növények (YAO *et al.*, 2017). *Anoectochilus formosanus*, mint egy tipikus árnyékkedvelő növény, vizsgálata során azt állapították meg, hogy magasabb fényintenzitás mellett ($90 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) már egy indukált stressz állapot alakul ki a növényben, mely hat a növekedésére a csökkent fotoszintetikus képesség és a flavonoid felhalmozódás mellett (MA *et al.*, 2010). Összességében tehát elmondható, hogy a fény intenzitásának növényekre gyakorolt hatása erősen függ a növény fajtától.

A fény eltérő spektrális összetétele is szignifikánsan befolyásolta a búza biomassza termelését a normál intenzitású fehér fényhez képest, de a frisstömegindexek az eltérő spektrális összetételű fény esetében inkább az alacsony intenzitású fehér fény alatt nevelt növények volumenét követték. Azonban a vörös/távoli vörös spektrum arányának növelése kismértékben emelte a biomassza produktumot a kék és rózsaszín fény alatt nevelt növényekhez képest, mely megállapításokat a 5.1. ábra illusztrálja. A kék és vörös spektrum arányának változtatásával előidézett frisstömeg változást saláta esetében is megfigyelték, ahol a kék spektrum arányának a növelése negatívan befolyásolta a növények frisstömegét (SON és OH, 2013).

A növényeknek a különböző fénykezelések hatására nemcsak biomassza produktivitásuk változott, hanem a morfológiájukra is befolyással volt (5.2. ábra).

A fényszegény környezetben nevelt búza minták nőttek a legmagasabbra annak ellenére, hogy frisstömegük elmaradt a normál intenzitású fehér fény alatt nevelt növényekhez viszonyítva, ami kapcsolatban van az árnyékoló effektussal, azaz a fényszegény környezetben nevelt növények igyekeznek minél magasabbra nőni, hogy több fényhez jussanak. A fényintenzitás növekedésével a búza hajtáshossza szignifikánsan és a fény erősségével lineárisan csökkent. Ezt a szignifikanciát több búzafajta egyidejű kutatása során is megerősítették (PAGE *et al.*, 2012).

Eltérő spektrális összetételű fény alatt nevelt búza hajtáshossza is eltér a normál intenzitású fehér fényhez képest. Az eltérő spektrális összetételű fény alatt nevelt növények átlagos hajtáshossza alacsonyabb volt a magas intenzitású fehér fényhez képest. A legalacsonyabb hajtáshosszúságot a rózsaszín fény alatt nevelt búza esetében figyeltem meg.



5.2. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza átlagos hajtáshossza. A hajtáshossz ebben az esetben a szár aljától a legfelső, a szár meghosszabbításában kinyújtott, teljesen kifejllett levél csúcsáig terjedő távolság volt. A vizsgált csoportok összehasonlítása ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). A normál intenzitású fehér fényen nevelt növényektől szignifikánsan eltérő értékek csillaggal lettek megjelölve. Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

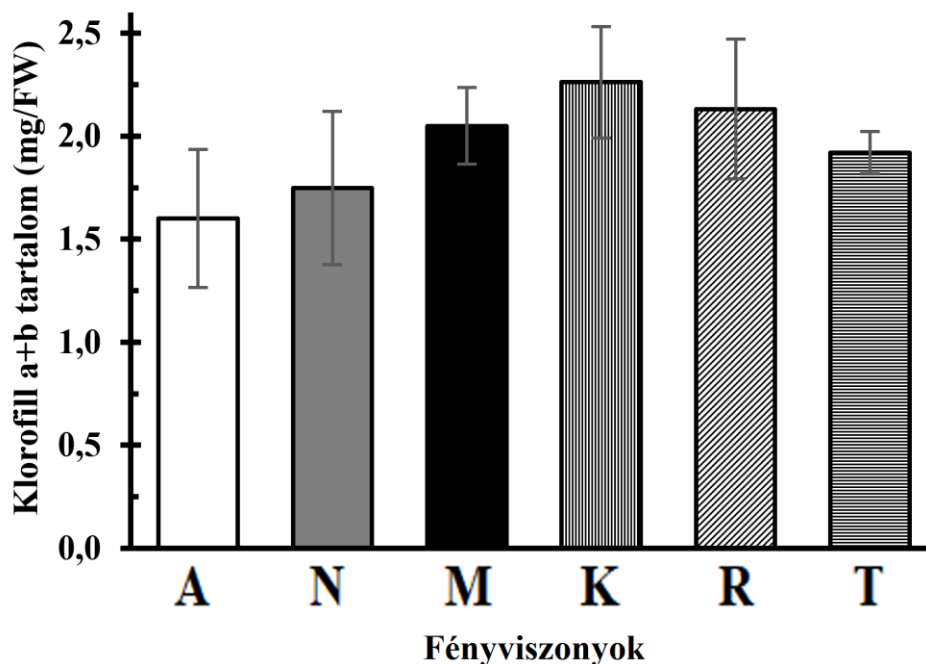
Az eltérő spektrális összetétel búza hajtáshosszára kifejtett hatását más kutatók is megerősítették. Kísérleteikben a kék spektrummal kiegészített fény alatt nevelt növények voltak a legalacsonyabbak (LI *et al.*, 2022). Salátanövények (*Lactuca sativa*) esetében a vörös és kék spektrum arányának megváltoztatásával párhuzamosan megváltozott a növények magassága, mégpedig úgy, hogy a kék spektrum arányának a szakaszos növelésével arányosan csökkent a növények magassága több fejlettségi állapotot is figyelembe véve (AZAD *et al.*, 2020). A kutatás során bizonyítást nyert, hogy a búza frisstömegének és hajtáshosszának változásai erősen függenek a fény erősségétől és a spektrumösszetételétől.

5.1.2. A fény hatása a fotoszintézisre

A fotoszintézissel szorosan összefüggő paraméterek a növényi biomasszatermelést és annak hatékonyságát alapvetően meghatározzák, és jelentősen befolyásolhatják a növényi szövetek redox állapotát és szabad aminosav összetételét.

5.1.2.1. Fotoszintetikus pigmentek

A 5.3. ábra szemlélteti búza leveleiben megtalálható klorofill a és b frisstömegre vonatkoztatott tartalmát. A fényerősség növelésével, illetve a kék fény arányának növelésével kis mértékben emelkedett a levelek klorofill tartalma, azonban statisztikailag alátámasztható szignifikanciát nem tudtam kimutatni. Általánosságban azt tapasztaltam, hogy a fény energia tartalmának függvényében változott a klorofill mennyisége a levelekben.

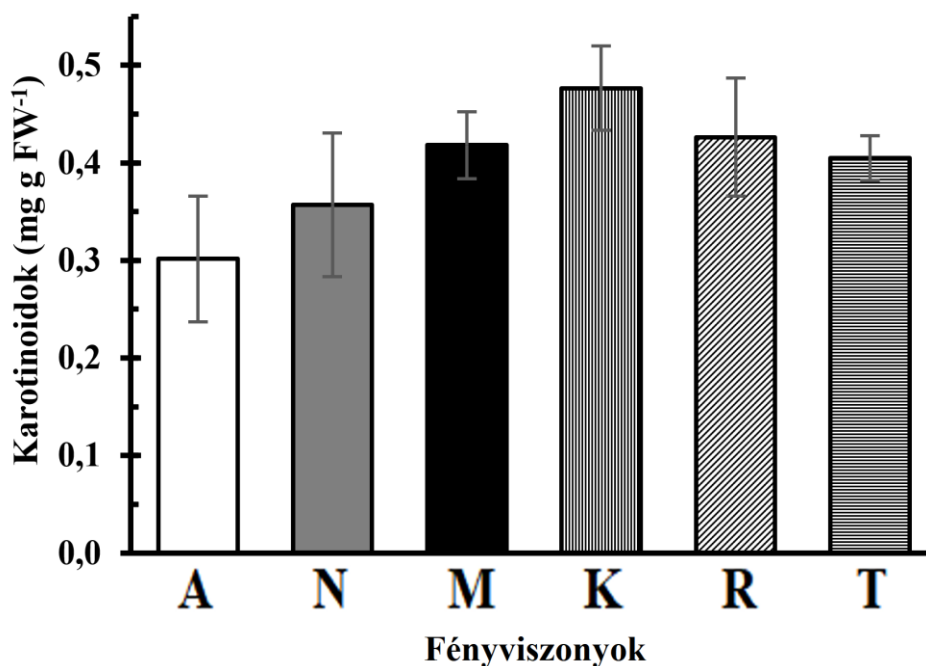


5.3. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza átlagos klorofill tartalma. A vizsgált csoportok összehasonlítása ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Az orvosi zsálya (*Salvia officinalis* L.) klorofill tartalmának fény és árnyékolás függő változásait vizsgáló kutatás során tapasztaltak hasonlót, amikor is a növekvő árnyékolás és ezzel párhuzamosan csökkenő fényintenzitás hatására sem csökkent arányosan a klorofill a+b tartalom a növényekben. Ezt a növények kényszerű adaptációs képességével magyarázták, ugyanis a növény úgy adaptálódott az egyre kevesebb hasznosítható fényhez, hogy több klorofill termeléssel próbálta a fény hasznosításának arányát növelni (REZAI *et al.*, 2018). A fény spektrális összetételének klorofill tartalomra gyakorolt hatását korábban búzában már megerősítették. A különböző fénykísérleti rendszerekben nevelt búza esetében azt állapították meg, hogy a spektrum megváltoztatása hatással van a klorofill a+b tartalomra a teljes „fehér” spektrumhoz képest, valamint, hogy a vörös spektrummal dúsított fény esetében tapasztalták a klorofilltartalom emelkedését, de a különböző fejlettségi állapotok nem befolyásolták jelentősen sem a mennyiségüket, sem pedig az arányukat (DONG *et al.*, 2014). A fény erőssége és spektrális

összetétele hatással volt a vizsgált növények klorofill tartalmára, de szignifikánsan nem befolyásolta azok mennyiségét.

A klorofill tartalomhoz hasonlóan a karotinoid tartalom eredményeit megvizsgálva búza leveleiben szignifikáns eltérést nem tapasztaltam a különböző fénykezelések (5.4. ábra), de a tendencia szinte megegyezik a klorofilltartalom változásaival. Különböző kék és vörös arányú fénykezelések alatt nevelt alakor búza (*Triticum monococcum* L. ssp. *monococcum*) vizsgálatokor hasonló összefüggést tapasztaltak (BARTUCCA *et al.*, 2020)



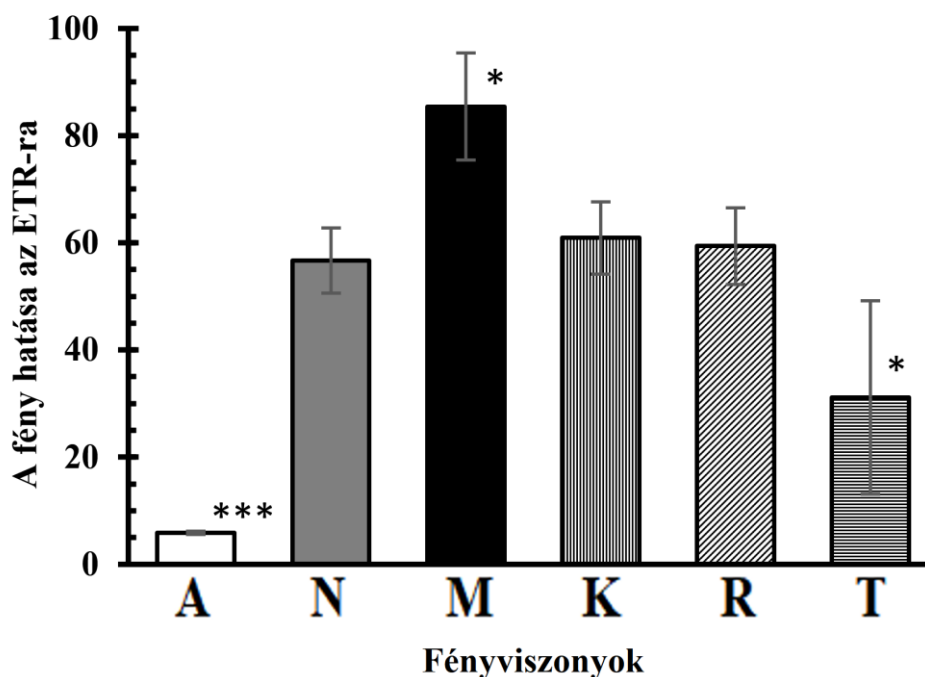
5.4. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza átlagos karotinoid tartalma. A vizsgált csoportok összehasonlítása ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A diagram hasonlósága is kiválóan szemlélteti a klorofill és a karotinoid tartalom szoros kapcsolatát a búza leveleiben. A fényerősség növelésével, illetve a kék fény arányának növelésével kis mértékben emelkedett a levelek karotinoid tartalma. Antenna pigmentek lévén, a karotinoidok a klorofill tartalommal erős korrelációban állnak. Egy keresztesvirágú csíranövény karotinoid tartalmát vizsgáló kutatás során azt tapasztalták, hogy a teljes karotinoid tartalom esetében a növényneveléshez használt fény kiegészítése zöld, sárga és narancssárga hullámhosszokkal a standard kék, piros és távoli megvilágítás mellett a mustár (*Sinapis alba*) csíranövény karotinoid tartalmának növekedését, míg vörös Pak Choi (*Brassica rapa* var. *chinensis*) esetében a csökkenését okozták. Mindemellett különbséget az intenzitás esetében is megfigyeltek a növényfajok között. A karotinoidok legnagyobb felhalmozódása a mustárban és a tatsoi (*Brassica rapa* subsp.

narinosa) csíranövényekben $330 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ intenzitás esetében volt (ez közel van az általam alapul vett fényintenzitáshoz, mely $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), míg a vörös Pak Choi esetében ez $440 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ volt. Az $545 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ besugárzási szint a karotinoid tartalom csökkenését okozta minden vizsgált keresztesvirágú csíranövényben (BRAZAITYTÉ *et al.*, 2015).

5.1.2.2. A fiatal búza fotoszintetikus aktivitása

A fotoszintetikus aktivitás további vizsgálatához megvizsgáltam a búza fotoszintetikus elektrontranszportját (ETR). Az alacsony intenzitású fehér fényen ez a paraméter drasztikusan elmarad a többi fénykezelés esetén mért értékektől (5.5. ábra).



5.5. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza átlagos fotoszintetikus elektrontranszportja. A vizsgált csoportok összehasonlítása ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). A normál intenzitású fehér fényen nevelt növényektől szignifikánsan eltérő értékek csillaggal lettek megjelölve. Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

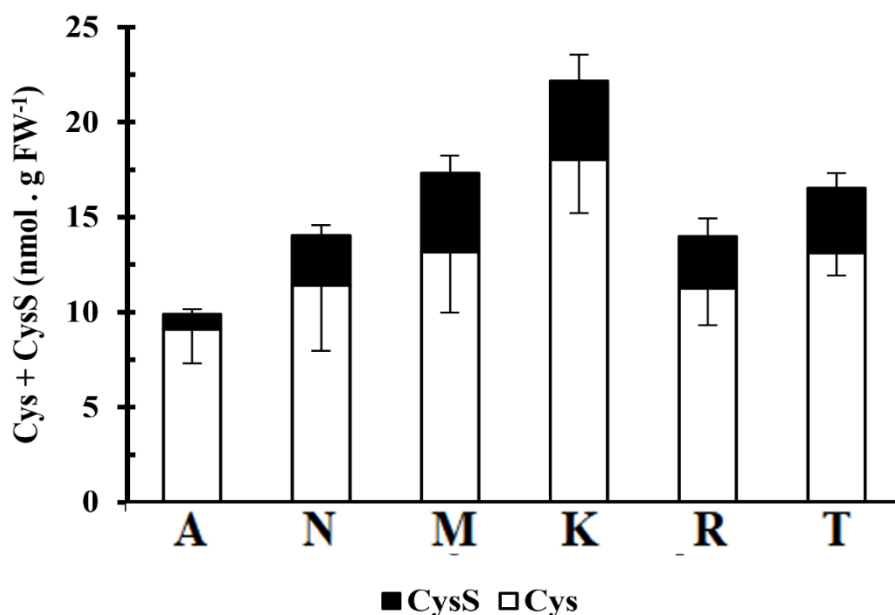
Az intenzitás növelésével a fotoszintetikus elektrontranszportaráta exponenciális mértékben nőtt, és a legmagasabb értéket a magas intenzitású fehér fény alatt nevelt növények esetében mértem. A normál fehér fényhez képest majdnem 50 %-kal nőtt az ETR. A búza időszakos erős fényintenzitáshoz való alkalmazkodó képességét vizsgáló kutatás során megerősítették a fényerősség és az ETR közötti korrelációt, illetve arra a következtetésre jutottak, hogy fokozódott a búza szénasszimilációja a behatást követően (LI *et al.*, 2020). Az eltérő spektrális összetételű fénykezelések esetében szignifikáns változás csak a vörös fény irányában eltol

spektrumösszetételénél volt megfigyelhető, mely alacsony érték a korábban ismertetett Emerson-effektussal magyarázható (GOVINDJEE, 1964). A kék és rózsaszín spektrumú fény alatt nevelt növények esetében a normál intenzitású fehér fényhez hasonlóan alakult a fotoszintetikus aktivitás.

5.1.3. A fény hatása a glutation szintézisére és redox állapotára

A fotoszintézis tanulmányozását követően megvizsgáltam a sejtek redox állapotát is, mivel az volt a hipotézisem, hogy fotoszintézis során keletkező szabadgyökök (ROF) és ennek megfelelően az azokat elbontó antioxidánsok mennyisége változik a fényintenzitással és a fény spektrum módosítása során.

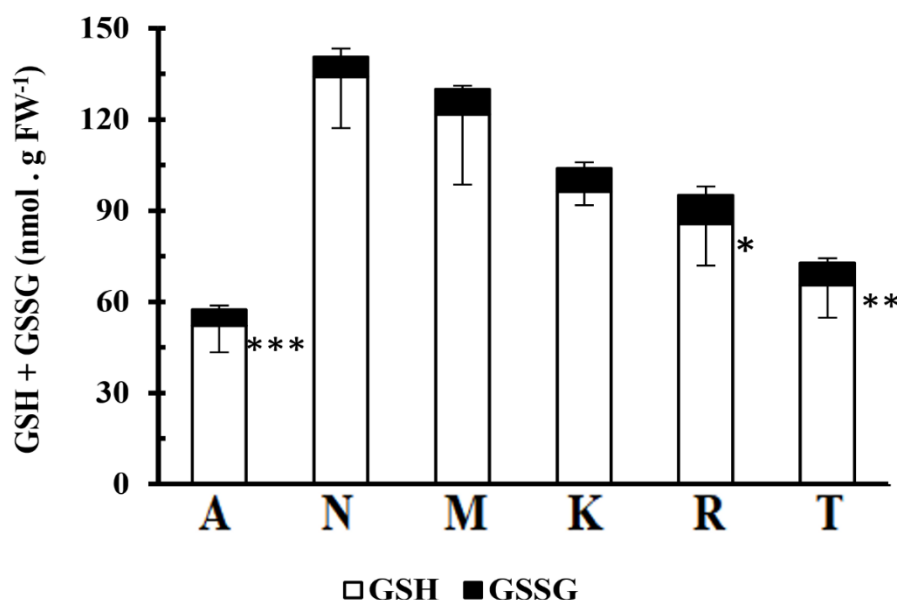
Az összes CysS és Cys tartalom a fényintenzitás növekedésével arányosan közel lineárisan nőtt (5.6. ábra).



5.6. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza átlagos redukált/oxidált (Cys/CysS) ciszteintartalma. A vizsgált csoportok összehasonlítása ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). Abszcissa: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Az eltérő spektrális összetételű fény hatására is megváltozott a mennyiségük, azonban a legkiemelkedőbb hatást a kék fény alatt nevelt növények esetében tapasztaltam. Ebben az esetben volt mennyiségük a legmagasabb. Különböző szárazságtűrő búzafajták összehasonlító elemzése során azt tapasztalták, hogy a távoli vörös fény volt leginkább hatással a búza a Cys/CysS tartalmára a Plainsman fajta esetében (GYUGOS *et al.*, 2021). A fény Cys és CysS tartalomra kifejtett hatásának vizsgálata során a kutatásom a kék fény hatását erősítette meg a Chinese Spring fajtában, így ezen metabolikus folyamatok erősen függhetnek a növényt ért stresszfaktoroktól és a fajtától is.

A GSH és GSSG mennyisége az alacsony intenzitású fehér fény alatt nevel búza esetében volt a legalacsonyabb, a felét sem érte el a normál intenzitású fehér fény alatt nevelt növényekhez képest, ami a fotoszintézis csökkent működésével függ össze, ugyanis ebben az esetben kevesebb ROF keletkezik (5.7. ábra).



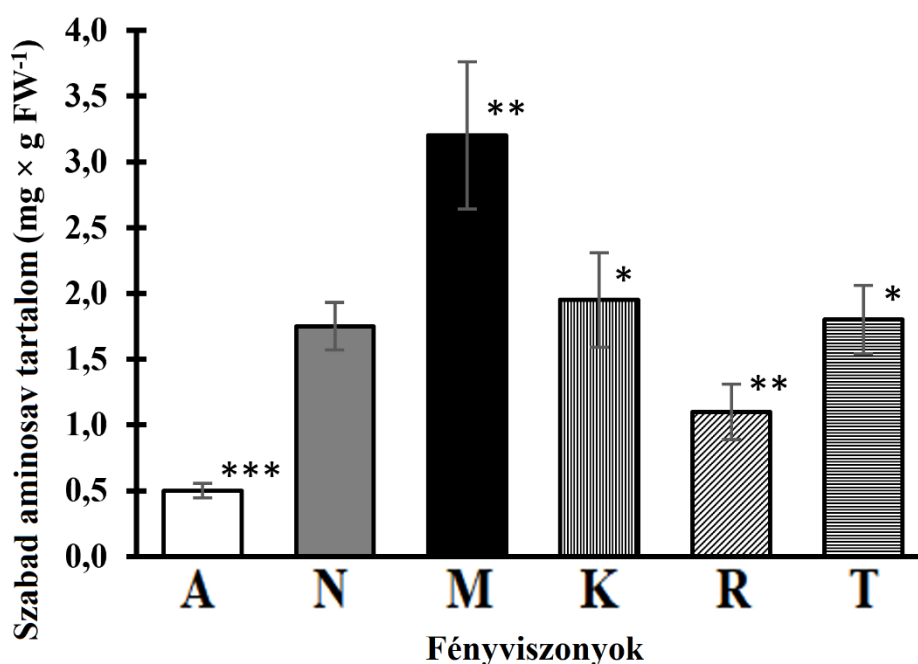
5.7. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza átlagos redukált/oxidált (GSH/GSSG) glutationtartalma. A vizsgált csoportok összehasonlítása ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). A normál intenzitású fehér fényen nevelt növényektől szignifikánsan eltérő értékek csillaggal lettek megjelölve. Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A normál és magas intenzitású fehér fény alatt nevelt növények esetében volt a legmagasabb a GSH és GSSG tartalom. A GSH és a GSSG fényintenzitás által kiváltott felhalmozódása a különféle növényfajok levélszöveiben valószínűleg általános jelenség, amit GASPERL *et al.* (2021) az *Arabidopsis* és a búza esetében kapott hasonló eredményei is igazoltak. GASPERL *et al.* (2021) kutatása célul tűzte ki, hogy megvizsgálja a redox homeosztázisban bekövetkező fényfüggő változásokat. A szubcelluláris szinten azonban létezhetnek a genotípus-specifikus szabályozási mechanizmusok, mivel a teljes glutation-tartalom növekedett a vizsgált búzafajta mind az öt sejtszervecskéjében, míg a három vizsgált *Arabidopsis* vonal közül csak a PAD2-1 mutáns mutatott a búzával hasonló tendenciát (GASPERL *et al.*, 2021). Az eltérő spektrális összetételű fénnel kezelt növények esetében a kék fény arányának csökkentésével párhuzamosan kis mértékben ugyan, de csökkent a GSH mennyisége. Az alacsonyabb GSH szint az alacsony intenzitású fehér és a vörös fény kezelés esetében a csökkent fotoszintézissel állhat kapcsolatban. A GSSG tartalom a különböző fénykezelések hatására nem változott szignifikánsan (5.7. ábra). GYUGOS *et al.* (2021) kutatása alapján az eltérő spektrális összetételű fényen nevelt

búzafajták és a szárazság stressz együttes hatására bekövetkező GSH tartalom változás összefüggéseinek vizsgálatakor azt tapasztalták, hogy a fiatal búza esetében, varianciaanalízissel összehasonlítva, a GSH és a hmGSH tartalmat szignifikánsan befolyásolta a genotípus, a vízhiány, a spektrum és ezek összes lehetséges interakciója. A kutatás megerősítette, hogy a fénynek a glutationra gyakorolt hatása mind a fejlődési stádiumtól, mind a környezeti feltételektől függ (GYUGOS *et al.*, 2021).

5.1.4. A fény hatása a szabad aminosavakra

A búza összes szabad aminosav tartalmát vizsgálva a normál intenzitású fehér fényhez képest minden kezelésnél szignifikáns különbségeket figyeltem meg (5.8. ábra).

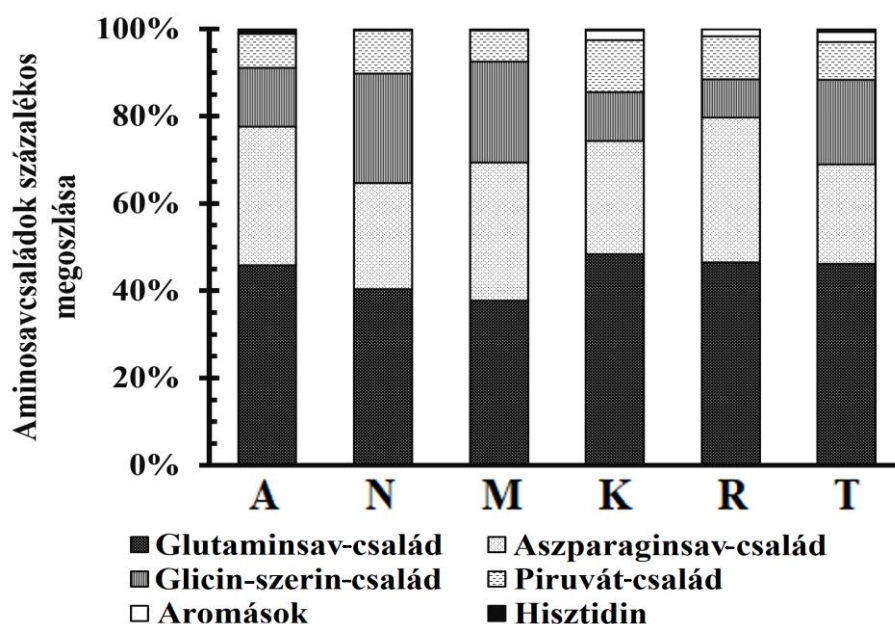


5.8. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza átlagos szabad aminosav (FAA) tartalma. A vizsgált csoportok összehasonlítása ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). A normál intenzitású fehér fényen nevelt növényektől szignifikánsan eltérő értékek csillaggal lettek megjelölve. Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A fény intenzitásának növelésével a szabad aminosav tartalom közel lineárisan nőtt. A magas intenzitású fehér fény alatt nevelt búza esetében a szabad aminosav tartalom közel kétszer annyi volt, mint a normál intenzitású fehér fény alatt nevelt esetében. Az eltérő spektrális összetételű fény is befolyásolta a búza szabad aminosav tartalmát. A rózsaszín fény hatására az összes szabad aminosav tartalom jelentősen csökkent a normál, illetve a kék és vörös fény alatt nevelt növényekhez képest.

Közismert, hogy a termesztett növények körében a durum búza rendkívül érzékeny az aszályra és a sótartalomra a növények fiatal fejlettségi állapotában, ezért is fontos ezen folyamatok minél mélyebb megismerése. Egy a fényerőséggel és sótűréssel kapcsolatos kutatásban azt figyelték meg, hogy a kontroll növényekben alacsony koncentrációban előforduló aminosavak mennyiségét a só okozta stresszkörnyezet növelte, valamint a magas fényintenzitás és a sóstressz együttes hatása további növekedésüket eredményezte (WOODROW *et al.*, 2016).

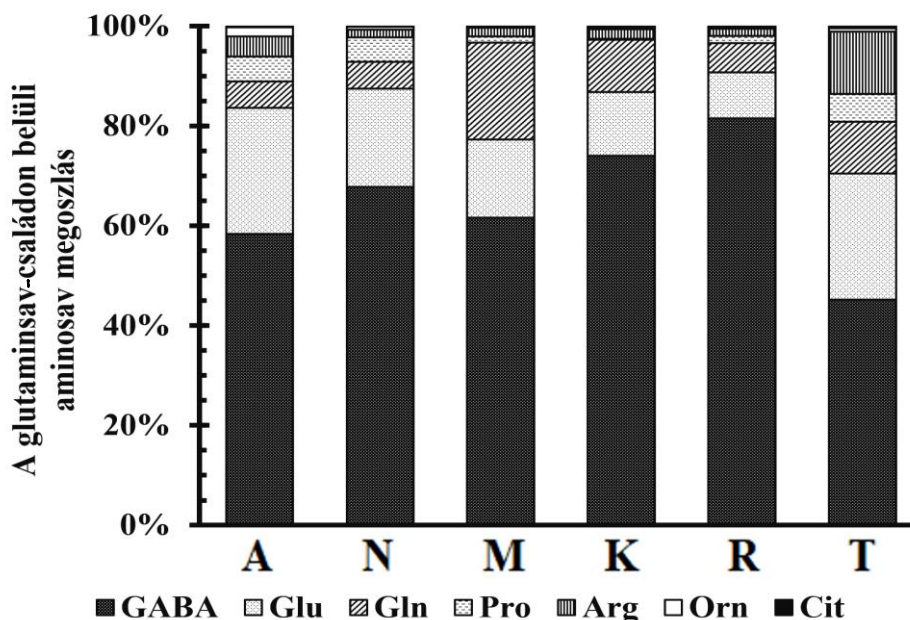
Meghatároztam az egyes aminosavak mennyiségét is, valamint összehasonlítottam a különböző családok arányát a különböző fénykezelések függvényében (5.9. ábra).



5.9. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza átlagos FAA családjainak megoszlása. Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A normál intenzitású fehér fényen nevelt búzához képest megváltozott a családok egymáshoz viszonyított aránya a fény erősségének és spektrumának változtatását követően. A glutaminsav család volt a legdominánsabb az aminosav családokon belül, kezeléstől függően 35-55 %-os arányban, a második legjelentősebb család az aszparaginsav család volt, mely 25-35 %-a volt a szabad aminosav tartalomnak. A harmadik jelentős család a glicin-szerin család volt, ahol nagy fényfüggő változások voltak megfigyelhetőek, azaz az alacsony intenzitású fehér fény hatására jelentősen csökkent részaránya a normál intenzitású fehér fényhez képest, valamint az eltérő spektrális összetételű fény is csökkentette részarányukat (5.9. ábra). Az aminosavak megoszlása azért is fontos, mert egy az alacsony hőmérsékleti hatásásokra érzékeny búzafajta (Yangmai16) vizsgálatokor azt az összefüggést találták, hogy az esszenciális aminosavak aránya növekedett a hidegkezelés hatására, ami akár javíthatja a búza szemtermésének a minőségét (HU *et al.*, 2022).

A növények fő nitrogéntranszport formái az aminodikarbonsavak és amidjaik (Asp, Asn, Glu, Gln) és az arginin, melyek a Glu és Asp család legnagyobb arányban előforduló aminosavai. A Glu család tagjainak arányai a különböző fénykezelések hatására jelentősen megváltoztak (5.10. ábra). A Glu családban legnagyobb arányban (50-80 %-ban) a γ -amino-vajsav (GABA) található meg. Legnagyobb mennyiségben a rózsaszín, míg legalacsonyabb mennyiségben a távoli vörös fény alatt nevelt növények esetében keletkezett (5.10. ábra).



5.10. ábra: A glutaminsav-családon belül az egyes aminosavak megoszlása az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búzában. Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövekedett aránya.

A fényintenzitás növelésével a fokozott asszimilációnak köszönhetően a Gln emelkedett, amivel párhuzamosan a Glu tartalom csökkent, azaz a nitrogén szerves kötésekbe való beépülésével a fehérjeszintézis számára nagyobb mennyiségben állt rendelkezésre.

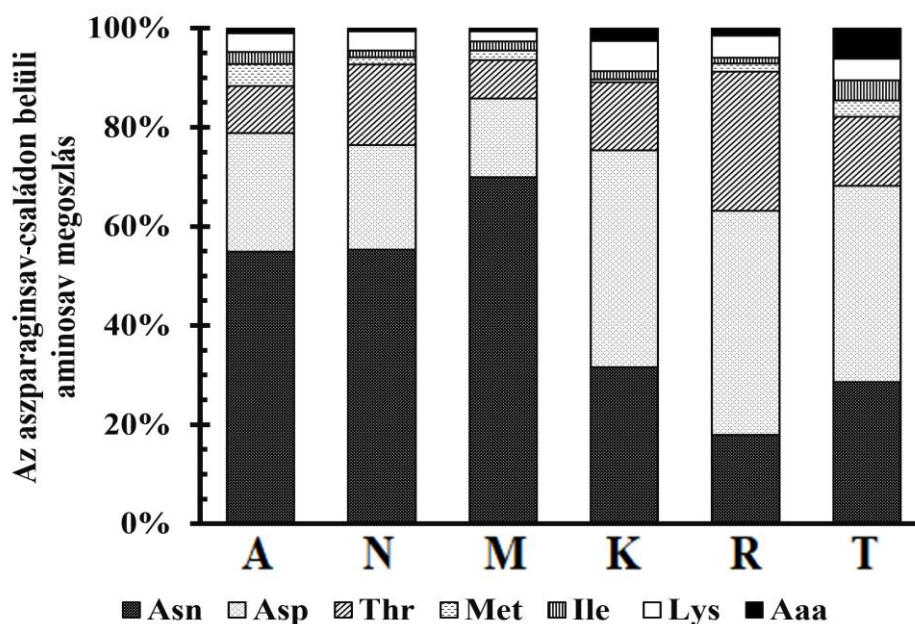
A megnövekedett GABA mennyiségnek több pozitív hatása is van. A GABA azáltal képes javítani a növények stressztűrő képességét, hogy segíti a fotoszintetikus anyagcserét az optimális C/N arány kialakításával, a sztómazáródásban is szerepet játszik, illetve a stresszhatások által keletkező ROF-k méregtelenítésében is fontos szerepe van az antioxidáns rendszerek támogatása révén (HAYAT et al., 2023). Az exogén GABA kezelés javította a fotoszintézist és a ROF-k által kiváltott stressznek való ellenállását. Következésképpen segítették a búza növekedését (LI et al., 2015). Az aszálystressz alatt csírázó búzával kapcsolatos kutatás során a GABA metabolizmusra gyakorolt hatásait vizsgálták a fenolsav felhalmozódásra és az antioxidáns rendszerre tett hatásaival együtt. Az eredmények azt mutatták, hogy az exogén GABA csökkentette a búza aszálystressz által okozott oxidatív károsodását, mindemellett fokozta a fenol tartalmukat (ZHAO et al., 2023). A GABA szerepe a sóstressz okozta oxidatív stressz elleni védekezésben is

megerősítést nyert (KUMARI *et al.*, 2023). Egy másik több búzafajtát is összehasonlító kutatás is megerősítette, hogy a sóstressznek kitett növények esetében a GABA kezelés segítette a növények növekedését (gyökeret és a szárát is beleértve), csökkentette a membránkárosodást, befolyásolta bizonyos gének expresszióját (ezzel segítve a stressz elleni védekezést), valamint megállapították, hogy ezen hatások mértéke a búzafajtától is függött (BADR *et al.*, 2024).

A GABA bioszintézisben a glutaminsav-dekarboxiláz (GAD) az egyik kulcsenzim. Egy kutatás részletesen vizsgálta a fénynek az aminosavak felhalmozódására gyakorolt hatását, és ezzel párhuzamosan megvizsgálták azt a molekuláris mechanizmust, amellyel a fény befolyásolja a GABA bioszintézisét a két szareptai mustár (*Brassica juncea*) fajta (zöld és lila levelű) csíranövényeiben, melyben megállapították, hogy a fény szignifikáns hatást gyakorolt az aminosavak felhalmozódásra. A GAD gén expresszióját szintén szignifikánsan befolyásolta a világos/sötét vagy sötét kezelés hatása, amely különbözőképpen szabályozta a GABA bioszintézisét. A vetőmagok csírázása után azonban a szabad aminosavak felhalmozódása sötétben kezelt növényekben a 9. napon tetőzött mindkét fajta esetében, míg a GABA szintézis a 9. napon volt a legintenzívebb a fénynek kitett csírák esetében (LI *et al.*, 2013). Ahogy ez a kutatás is rámutatott, az aminosavak felhalmozódásában a fénykezelés minősége mellett a fény erőssége is befolyásoló tényező a növények egyedfejlődése során.

Egy kutatás a fényintenzitás és a fénykibocsátó diódák (LED-ek) által előállított spektrum hatásait vizsgálta a tatsoi (*Brassica rapa* var. *rosularis*) növekedésére és nitrát-asszimilációjára. A kutatás során részletesen vizsgálták az egyes aminosavak mennyiségi változásait. Egyik megfigyelésük az volt, hogy a kék fény hozzáadása a piros 660 nm és 640 nm-es LED-ekhez a legmagasabb teljes fehérje- és esszenciális aminosavtartalmat eredményezte, valamint a különböző fénykezelések hatására az egyes aminosavak mennyisége is megváltozott (VIRŠILĖ *et al.*, 2019).

Az Asp családban a Glu családdal hasonlóan jelentősen megváltozott a családon belül az egyes aminosavak aránya. A nagy intenzitású fehér fény alatt nevelt növények esetében a két aminocsoportot tartalmazó Asn aránya nőtt, a Gln-hoz hasonlóan a fokozott nitrogén asszimiláció miatt és ezzel párhuzamosan a Asp aránya csökkent (5.11. ábra).

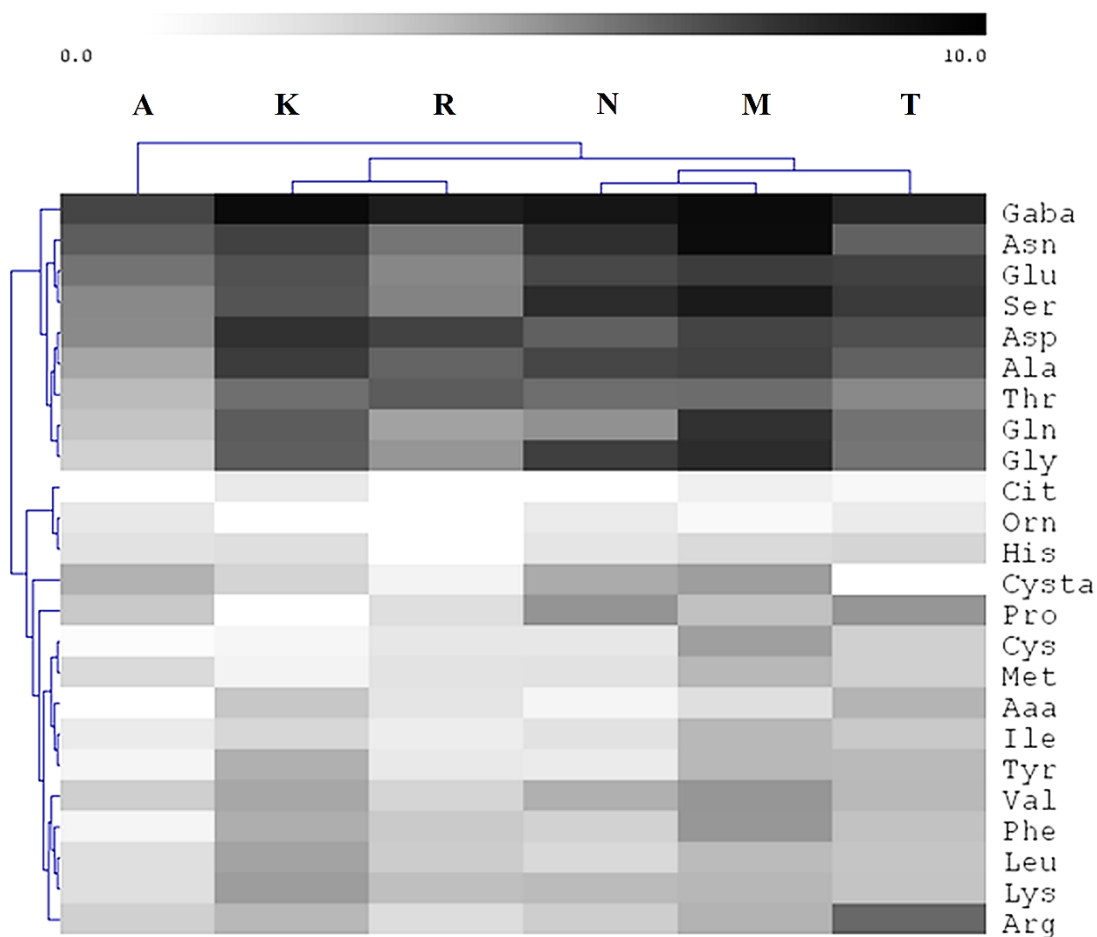


5.11. ábra: Az aszparaginsav-családon belül az egyes aminosavak megoszlása az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búzában. Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Az eltérő spektrális összetételű fény alatt nevelt növények esetében ez a hatás felerősödött és a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest az egymáshoz viszonyított arányuk is felcserélődött, azaz Asp dominancia alakult ki, ami a kisebb hatékonysággal lezajló fotoszintézisre utal. A rózsaszín fénykezelés hatására az Ile aránya is jelentősen megnőtt.

Az aszparagin fontos növényi metabolit, mivel a növények számára szerves nitrogén raktárt jelent, de az a felfedezés, hogy az élelmiszerek feldolgozása során akrilamiddá alakulhat, felvetett több kérdést, hogy mennyire lehet a koncentrációját lecsökkenteni, mielőtt más fontos tulajdonságokra gyakorolt hatásai megjelenének a növényekben. Néhány ismert stratégia azt mutatja, hogy az alacsony aszparagin tartalmú búza nemesítése és termesztése megvalósítható, és valószínű, hogy negatívan befolyásolná más tulajdonságaikat, mint például a liszt hozamának, a sütőipari minőségének és a tápanyag tartalmának csökkenése, amelyet befolyásolhat abban az esetben, ha a szabad aszparagin koncentráció nagyon alacsony szintre csökken (ODDY *et al.*, 2022). A kutatás során a különböző fénykezelések hatására megváltozott Asn aránya, pontosabban a fény spektrális összetételének módosítása már önmagában jelentősen csökkentette az Asn arányát és ezzel változással, figyelembe véve az élelmezésügyi kívánalmakat, új lehetőség nyílt az Asn tartalom további csökkentésére.

A hierarchikus klaszterezés azt mutatta, hogy az egyes aminosavak koncentrációi milyen mértékben különböznek az egyes kezeléseknél (5.12. ábra). A skálán a sötétebb árnyalatok jelzik a nagyobb aminosav mennyiségeket. A mért koncentrációk log2-transzformációs értékei láthatóak az ábrán.



5.12. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza szabad aminosav tartalmának hierarchikus csoportosítása, A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Az alacsony intenzitású fényen nevelt növények esetében tapasztaltam a legtöbb eltérést a többi fénykezelésekhez viszonyítva. A kezeléseket összehasonlítva két nagyobb csoportot lehetett képezni. Ezek a kék és rózsaszín fény, valamint a normál, a magas és a távoli-vörös fénykezelés volt. A legnagyobb szabad aminosav (FAA) koncentrációkat a magas intenzitású fehér fény alatt nevelt búza esetében detektáltam. Az aminosavak mennyisége a fényintenzitás növelésével párhuzamosan nőtt, kivéve a Pro-t, Met-t és Orn-t. Rózsaszín fényben számos aminosav koncentrációja sokkal alacsonyabb, de az Asp és Thr mennyisége nagyobb volt, mint a normál intenzitású fehér fény esetében.

Figyelembe véve az egyes aminosavak klaszterezését, két fő csoport jött létre. A következő aminosavak: GABA, Asn, Glu, Ser, Asp Ala, Thr, Gln, Gly koncentrációja volt a meghatározó csaknem valamennyi fényviszony esetében, különösen a magas intenzitású fehér és a kék fény alatt nevelt növények esetében. A többi aminosav közül a Cit és Orn mennyisége nagyon alacsony és független volt a fényintenzitás erősségétől és a spektrális különbségektől is. Érdekes módon nagyon nagy Arg-koncentrációt tapasztaltam a távoli vörös fénykezelés hatására.

A változó fényviszonyok hatására az egyes aminosavcsaládokon belül az egyes aminosavak eltérő módon változtak. A glutaminsav családban a Glu és a Gln mennyiségének a változásai voltak a legnagyobbak, de az Arg és a Pro változásai lényegesen kisebbek voltak. Az eltérő spektrális összetételű fény nagy hatást gyakorolt a Pro tartalomra, de nem befolyásolta a glutaminsav családban a GABA mennyiségét.

Különböző búzafajták szárazság stressz toleranciájának fényintenzitás függő vizsgálata során megállapították, hogy számos aminosavat halmoztak fel magas koncentrációban a növények, azonban a szárazságtűrő Plainsman fajtában már alacsony fényintenzitás esetében is megfigyelhető volt ez a jelenség, viszont az erre érzékeny Cappelle Desprez fajtában ezt a növekedést csak a magas intenzitású fénykezelés indukálta. Ez a fényintenzitásfüggő különbség az aminosavak vízhiány által kiváltott felhalmozódásában szintén hozzájárulhat a Plainsman jobb toleranciájához (GYUGOS *et al.*, 2019). Az eredményeim hierarchikus klaszterezése megerősítette, hogy a kék és magas intenzitású fénykezelés hatására több aminosav (GABA, Asn) aránya is jelentősen megváltozott.

Teanővények (*Camellia sinensis* L.) esetében vizsgálták a fényintenzitás és foszforellátottság kapcsolatát és megerősítették, hogy ezek a környezeti tényezők transzkripció szinten szabályozzák az anyagcserét. Az aminosav, szénhidrát és flavonoid anyagcserében résztvevő gének és metabolitok mennyiségére és aktivitására a foszfor- és fényhiányos állapot szignifikáns hatással van. Az eltérő fényintenzitások eltérően befolyásolták néhány metabolit (például theanine, katechin) mennyiségét (KC *et al.*, 2021). Az eredményeim hierarchikus klaszterezése megerősítette, hogy a fényintenzitás van a legnagyobb hatással az aminosavak mennyiségére és arányára.

A fényintenzitás aminosavakra kifejtett hatásának egy másik megközelítésében a szórt fény hatását vizsgálták meg saláta növényekben. A diffúz fénynek az aminosav tartalomra gyakorolt hatása a növényeket ért intenzitástól függött leginkább. Az alacsonyabb fényintenzitás mellett magas diffúz ráhatás növelte az összes aminosav tartalmat, míg az intenzívebb fénysugárzás mellett a magas diffúz hatás csökkentette azt (RIGA *et al.*, 2019). A tatsoi növekedése és a nitrát metabolizmusa nagyon érzékeny a megvilágítási paraméterekre. Az alacsonyabb fényintenzitás hangsúlyosabb hatást gyakorolt a nitrát asszimilációra és a tatsoi növekedésére, mint a fény spektrális összetétele. Az alacsony fényintenzitás (PPFD: $<200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) sokkal magasabb nitrát- és nitrit felhalmozódást eredményezett a levelekben. A nagyobb intenzitású fény és a kék spektrumtartomány befolyásolta a nitrát asszimilációját az aminosavakba (VIRŠILĖ *et al.*, 2019). Zöldhagyma (*Allium fistulosum* L.) vizsgálatok azt tapasztalták, hogy a kék és fehér kombinált LED-fény alatt nevelt növények esetében nőtt a táplálkozási érték és tárolhatóság azáltal, hogy a kék fény hatására a növény által előállított különféle metabolitok (például különféle aminosavak,

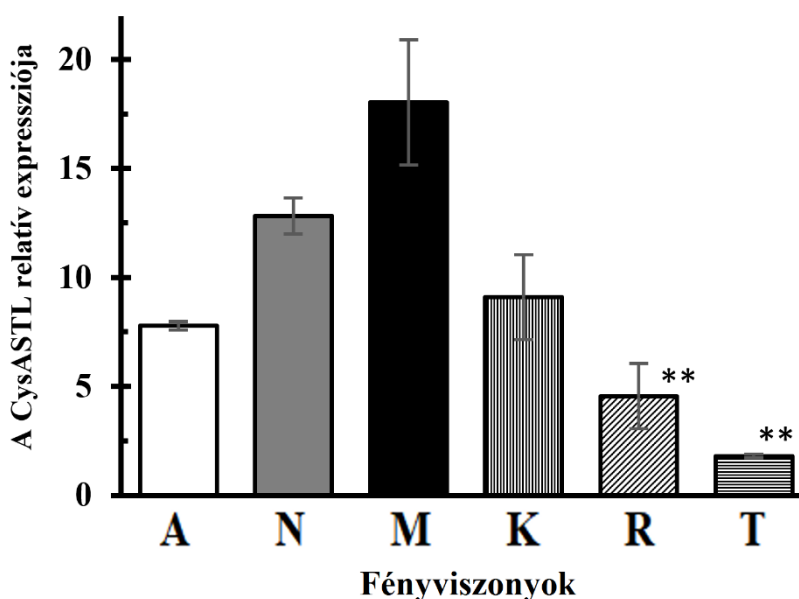
C-vitamin, GSH) növelték az antioxidánsok szintjét és lelassították a növény öregedését (GAO *et al.*, 2022). Az eredményeim hierarchikus klaszterezése megerősítette, a kék és a magas intenzitású fénykezelés hatását az Asn és Gln arányának növekedésére, mely a fokozott nitrát asszimilációval függhet össze.

Egy szamócatermesztéssel kapcsolatos kutatásban megvizsgálták a spektrum, vörös/kék=8:2 komponensei arányának ($567 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ intenzitáson) hatását a Glu-permetezéssel kezelt növényeken. Az intenzívebb növekedés mellett számos ásványianyag felhalmozódását mutatták ki. A gyümölcsök száma és a növények biomassa termelése magasabb volt a Glu spray alkalmazása mellett, mint nélküle. Azt állapították meg, hogy a vörös és kék (8:2 arányban) LED-ekkel kiegészített fény használata a Glu permetezés mellett javíthatja a zárt hidroponiás rendszerben termesztett epernövények növekedését és enyhíti az autotoxicitás növekedés gátló hatását (TALUKDER *et al.*, 2018). Az eredményeim hierarchikus klaszterezése megerősítette, hogy a Glu aránya az eltérő fénykezelések hatására szignifikánsan változott. Egy albino teafajta (Huangjinya) anyagcsere vizsgálata során azt tapasztalták, hogy két aminosav, az n - α -acetyl-L-glutamin és az L-aszparagin mennyisége megnőtt a vörös spektrummal kiegészített fénykörnyezetben nevelt növények leveleiben (MA *et al.*, 2022). Az eredményeim hierarchikus klaszterezése megerősítette, hogy a Asp aránya az eltérő fénykezelések hatására jelentősen változott.

5.1.5. A fény hatása a glutation és az aminosavak anyagcseréjével kapcsolatos gének kifejeződésére

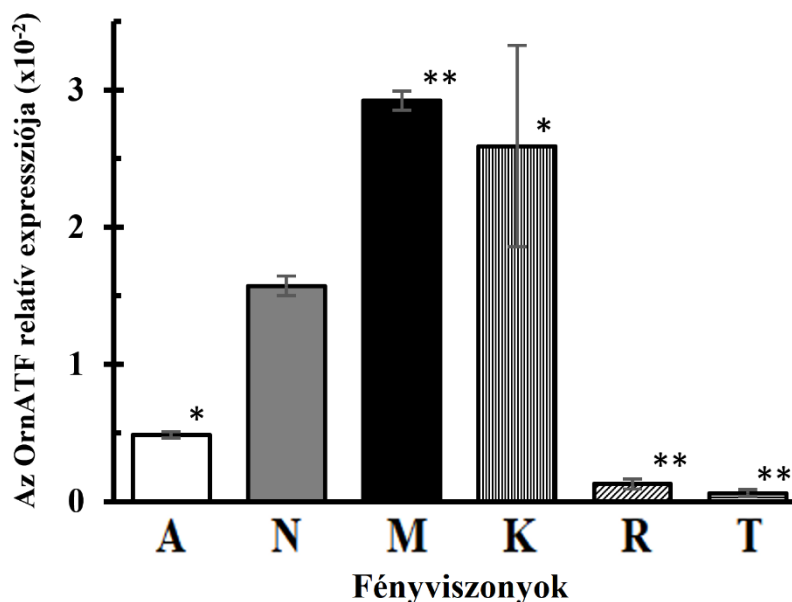
A vizsgált gének termékei, az adott anyagcsereútban meghatározó szerepet töltenek be, és szakirodalmi adatok alapján lettek kiválasztva. A glutation anyagcsere esetében NOCTOR *et al.*, (2011) közleményének, az aminosav anyagcserére vonatkozóan pedig PRATELLI és PILOT (2014) összefoglaló cikkének figyelembevételével történt a kiválasztás.

A glutation- és aminosav-metabolizmushoz kapcsolódó gének transzkripció szintjét a fény erőssége és spektrális összetétele is befolyásolta. Minden esetben a normál intenzitású fehér fényhez viszonyítottam az eredményeket. A következő ábrák szemléltetik a CysASTL (5.13. ábra), OrnATF (5.14. ábra) és a GluDH (5.15. ábra) fényfüggő expressziós változásait. Ezen három génexpressziós vizsgálat esetében azt tapasztaltam, hogy a fényintenzitás növekedésével az expresszió nőtt, azaz a fényerősségtől függő asszimiláció növekedésével párhuzamosan nőtt a gének expressziója. Ezen elméletet támasztja alá, hogy az eltérő spektrális összetételű fény alatt nevelt búza esetében a nagyobb energiatartalmú kék fény arányának a növelésével hasonló eredményekre jutottam. Ezen gének expressziója összefüggésben állhat a fény energiatartalmának változásával.



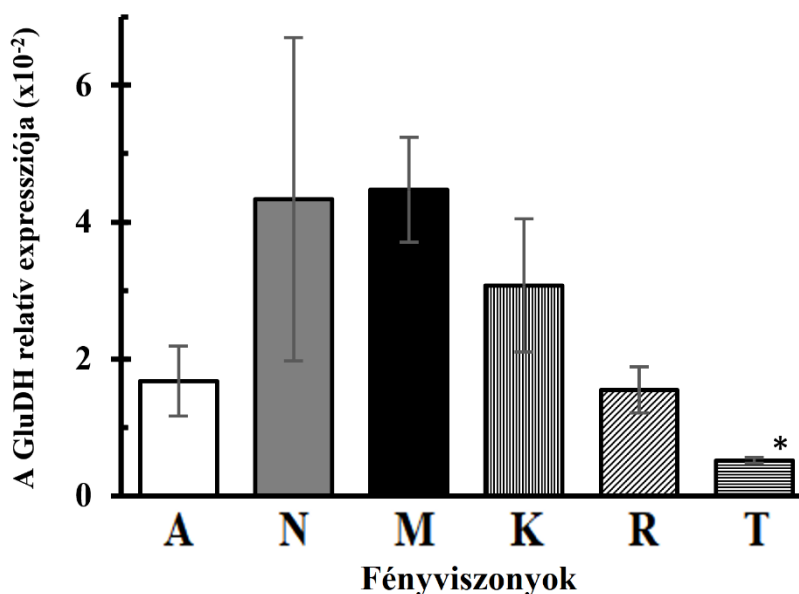
5.13. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza cisztein-acetilszerin (tiol)liázt (CysASTL) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A CysASTL egy kulcsfontosságú enzim a növényi kénasszimiláció során, melyet korábban transzgénikus nyárfában vizsgáltak. A transzgénikus nyárfában az enzim magasabb aktivitása a tiolok fokozott szintéziséhez vezetett stresszmentes körülmények között. A fokozott bioszintézis védheti a növényeket a szulfid indukálta károsodástól (NAKAMURA *et al.*, 2008). Az enzim gátlásával foglalkozó részletes kutatás során megállapították, hogy az enzim aktivitásának nagysága létfontosságú a hajnalka (*Ipomoea grandifolia*) homeosztázisának megfelelő fenntartásában (MARTARELLO *et al.*, 2024).



5.14. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza ornitin- δ -aminotranszferázt (OrnATF) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

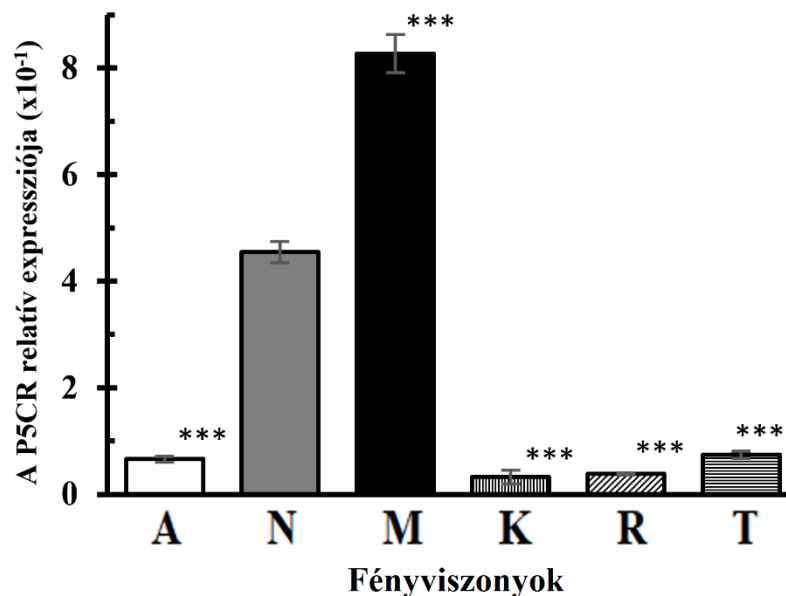
A búza fejlődésével és OrnATF részletes vizsgálatával foglalkozó kutatás során megállapították, hogy a kapcsolódó gének részt vettek a prolin szintézisben és a nitrogén remobilizációban, mivel kölcsönhatásba léptek a Pro bioszintézis enzimeivel és az Arg katabolizmushoz köthető génekkel. Ezenkívül az abiotikus stressztoleranciában és a kalászka fejlődésében is szerepet játszhat (ANWAR *et al.*, 2020). Egy rizsszel kapcsolatos kutatás során azt állapították meg, hogy az enzim részt vett az aminosav anyagcserében és az analízis azt mutatta, hogy a Pro, a Glu és néhány más aminosav koncentrációja megváltozott az enzimet túlexpresszáló vonalakban normál és az aszály okozta stressz körülmények között (YOU *et al.*, 2012). A transzgénikus búza aszály- és sőtoleranciáját fokozta az *Arabidopsis* OrnATF kódoló gén ektopiás expressziója. Továbbá megállapították, hogy OrnATF szerepet játszik a prolin bioszintézisében (ANWAR *et al.*, 2021).



5.15. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza glutaminsav-dehidrogenázt (GluDH) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A GluDH enzim fényfüggő változásait már több aspektusban is vizsgálták, azonban az összefüggések nem kellőképpen tisztázottak. A fény nem specifikusan befolyásolhatja a GluDH aktivitását (OSTUNI *et al.*, 1993). A különböző mértékű sóstressz hatására megváltozó enzimaktivitást búzában már bebizonyították (WANG *et al.*, 2007). Egy kutatásban a GluDH aktivitásának szabályozásának molekuláris és biokémiai mechanizmusait vizsgálták különféle fényhatások alatt nevelt kukoricanövények leveleiben és megállapították, hogy a GluDH aktivitás nagyságát a fény szabályozza. Sötétben és távoli vörös fény alatt nevelt növények esetében az enzimaktivitás növekedett (EPRINTSEV *et al.*, 2021). A szakirodalmi eredmények sokszínűsége alapján az enzim a különféle stresszhatásokra megváltozó aktivitása fontos lehet a növények stressz elleni védekezése során.

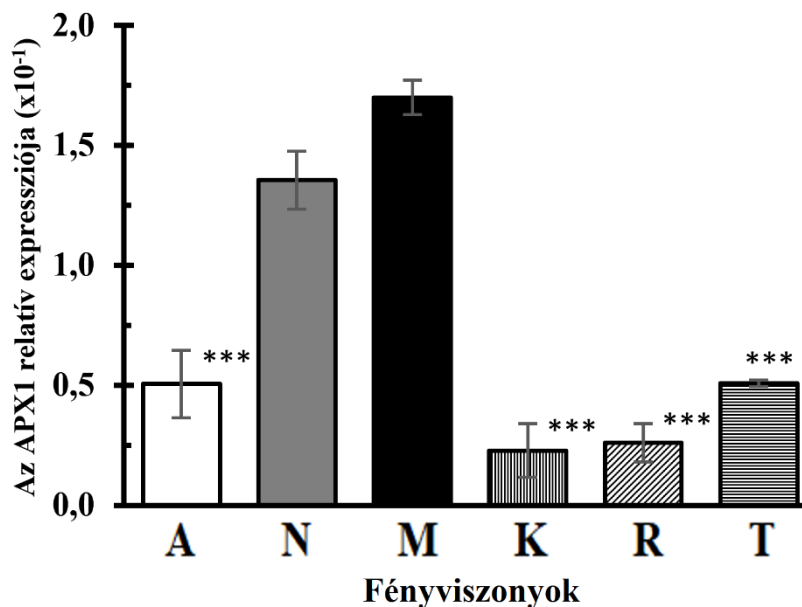
A következő ábrák szemléltetik a P5CR (5.15. ábra) és APX1 (5.16. ábra) fényfüggő expressziós változásait.



5.15. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza pirrolin-5-karboxilát reduktázt (P5CR) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Ezen két génexpressziós vizsgálat esetében azt tapasztaltam, hogy a fényintenzitás növekedésével az expresszió közel lineárisan nőtt, azaz a fényerősségtől függő asszimiláció növekedésével párhuzamosan nőtt a gén expressziója. Az eltérő spektrális összetételű fény hatására ezen gén expressziója nagymértékben csökkent a normál intenzitású fehér fényhez képest, valamint a távoli vörös fény arányának növelése kismértékben megemelte ezen gén expresszióját, azonban ez is alulmarad a normál intenzitású fehér fényen nevelt növények esetében mért értékektől.

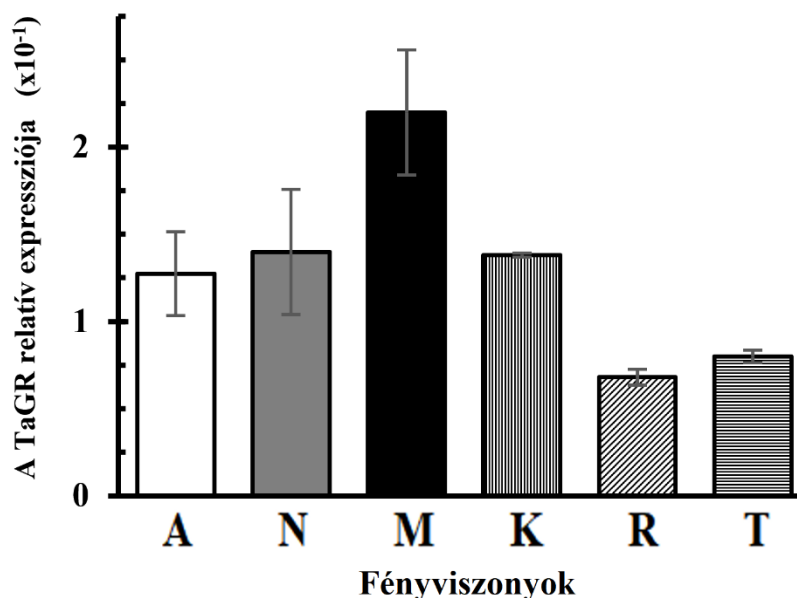
Egy szárazságtűrő vadszőlő (*Vitis yeshanensis*) szárazságstressz toleranciával foglalkozó tanulmány eredményei is alátámasztották, hogy a P5CR kulcsfontosságú gén a prolin bioszintézisben, amely reagálhat az aszály, a hideg és a só okozta stresszre. A P5CR gén túlzott expressziója a transzgenikus *Arabidopsis*-ban elősegítette a prolin szintézist, a gyökérnövekedést, csökkentette a sztóma pórusátmérőjét, pozitívan befolyásolta a védő hatású enzimek aktivitását és az aktív oxigén molekulák semlegesítésének a hatékonyságát. Továbbá fokozta az aszálystresszhez kapcsolódó gén expresszióját, ezáltal fokozta a transzgenikus *Arabidopsis* toleranciáját az aszály stresszel szemben (CHEN *et al.*, 2021).



5.16. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza aszkorbát-peroxidáz (APX1) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszciissa: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Az APX az egyik fontos antioxidáns enzim a hidrogén-peroxid semlegesítéséhez aszkorbinsav, mint elektron-donor bevonásával az AsA-GSH cikluson keresztül a kloroplasztisban és a citoszolban. Egy az *Arabidopsis* különböző ökotípusait (északi és déli) összehasonlító kutatás során bebizonyosodott, hogy a hőmérséklet befolyásolja a növények növekedését és fejlődését, valamint a virágképződést. Az erősebb oxidatív stresszhatás a déli ökotípusok korábbi virágzását váltotta ki, mint az északi ökotípus esetében. Így arra a következtetésre jutottak, hogy a H_2O_2 egy lehetséges tényező, amely részt vesz a virág indukciójában (LOKHANDE *et al.*, 2003). A magas intenzitású fény az antioxidáns enzimekre gyakorolt hatásának búzában történő vizsgálata azt mutatta, hogy az antioxidáns enzimek aktivitását, beleértve az APX-t, a szuperoxid-diszmutázt, a katalázt, és a peroxidázt, szignifikánsan gátolta (LIU *et al.*, 2019). Egy a fény hatását a búza fagytűrésére vizsgáló kutatás során bebizonyosodott, hogy az antioxidáns enzim aktivitásának változása a hideg hatásokra való edződés során nem csak a hőmérséklettől, hanem a fényintenzitástól is függ. A GR és APX enzimek legnagyobb aktivitása akkor fordult elő, amikor a hidegkezelést normál fényben végezték el, mindemellett a normál hőmérsékleten a magas fényintenzitás szintén növelte ezen enzimek aktivitását (JANDA *et al.*, 2007).

A következő ábrák szemléltetik az TaGR (5.17. ábra), AspTA (5.18. ábra) és APSR (5.19. ábra) fényfüggő expressziós változásait.

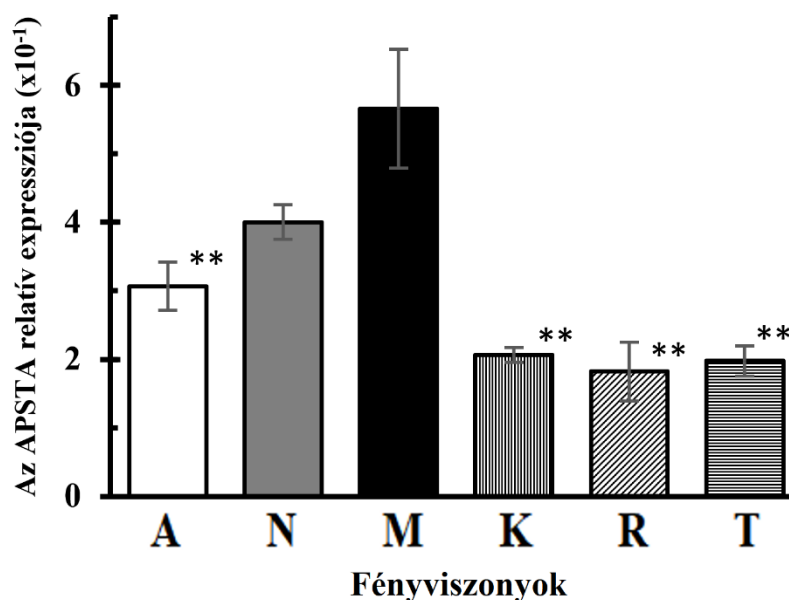


5.17. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza glutation-reduktázt (TaGR) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Ezen három génexpressziós vizsgálat esetében azt tapasztaltam, hogy hasonlóan az eddig leírtakhoz a fényintenzitás növekedésével az expresszió nőtt (az APSR esetében közel lineárisan). Az eltérő spektrális összetételű fény alatt nevelt búza esetében ezen gének expressziójának vizsgálatokor azt tapasztaltam, hogy az a rózsaszín spektrumösszetételű fény alatt nevelt növényeknél alacsonyabb volt, mint a kék, illetve távoli vörös spektrum felé eltoló fény esetében. Továbbá az APSR esetében azt tapasztaltam, hogy a spektrális összetétel megváltoztatása növelte az expressziót és meghaladta még a magas intenzitású fehér fény alatt nevelt növényekben mért szintet is.

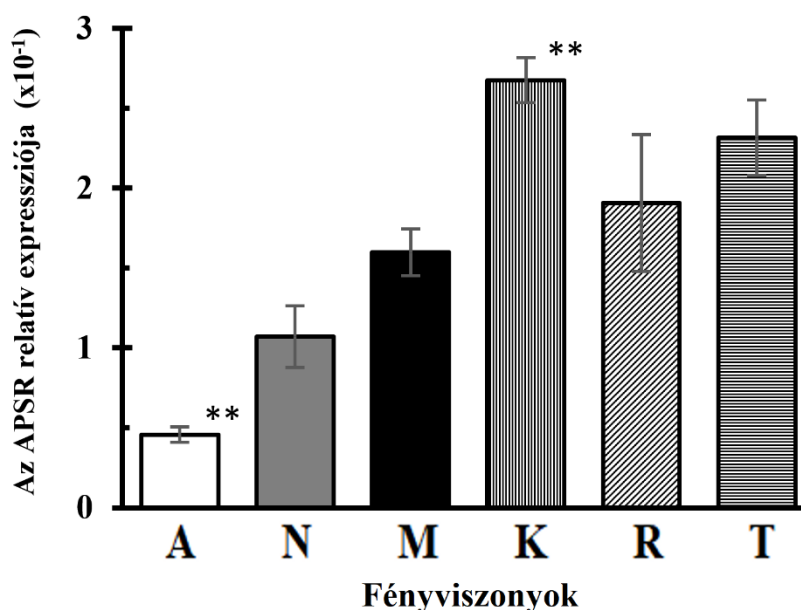
A magas intenzitású fény és a redox rendszer kölcsönhatását vizsgáló kutatás során megállapították, hogy az alkalmazott fényerősség a szabadgyökök jelentős felhalmozódását eredményezte, és ez a felhalmozódás a búza hibridben alacsonyabb volt, mint a szülői vonalakban. A magas fény segítette a szuperoxid-diszmutáz, kataláz, aszkorbát-peroxidáz, glutation-reduktáz, dehidroaszkorbát-reduktáz és monodehidroaszkorbát-reduktáz aktivitásának jelentős növekedését, melyek a hibrid növények esetében nagyobbak voltak. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a búzahibridben a fotoinhibícióval szembeni nagyobb tolerancia összefügg az antioxidáns rendszer fokozott működésével a xantofill-ciklussal együtt (CHEN *et al.*, 2011). A glutation-reduktázok felelnek a redukált glutation előállításáért. A két GR izoforma magasabb expressziós szintet mutatott a Plainsman V-ben a Cappelle Desprezhez képest. Ezenkívül megnövekedett

relatív transzkript mennyiséget mértek a toleráns fajtában az aszálystressz kezelés harmadik hetében (SEČENJI *et al.*, 2009). Az aszálytűrő és aszályra érzékeny búza genotípusok vizsgálata esetében azt tapasztalták, hogy magasabb redukált glutation tartalmat mutattak a toleráns, mint az érzékeny genotípusok az aszály kísérlet során. Ezenkívül a toleráns genotípust magasabb GR aktivitása kísérte (LASCANO *et al.*, 2001).



5.18. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza aszpartát-aminotranszferázt (AspTA) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Az AspTA elengedhetetlen nitrogén asszimilációhoz, valamint az asszimiláták és a szén- és nitrogénforrások sejtszervecskék közötti szállításához. Az aszálystressz különböző búza genotípusokra (durum és kenyérbúza) kifejtett hatását az egyes szén és nitrogén metabolizmusához köthető enzimek napi ritmikus dinamikáján keresztül vizsgáló kutatás során megállapították, hogy a fényszakaszban növekedett az enzimaktivitás, ami a nap végén volt a legmagasabb. A megnövekedett aktivitás a sötét szakasz során fokozatosan lecsökkent (KUZNETSOV *et al.*, 2019). Egy AspTA túltermelő transzgenikus rizs vonal vizsgálata során megállapították, hogy a kontroll növényekkel összehasonlítva, az enzimet túlexpresszáló vonalakban szignifikánsan megnövekedett levelek AspTA aktivitása és a szemtermésnek nagyobb lett az aminosav- és fehérjetartalma (ZHOU *et al.*, 2009).

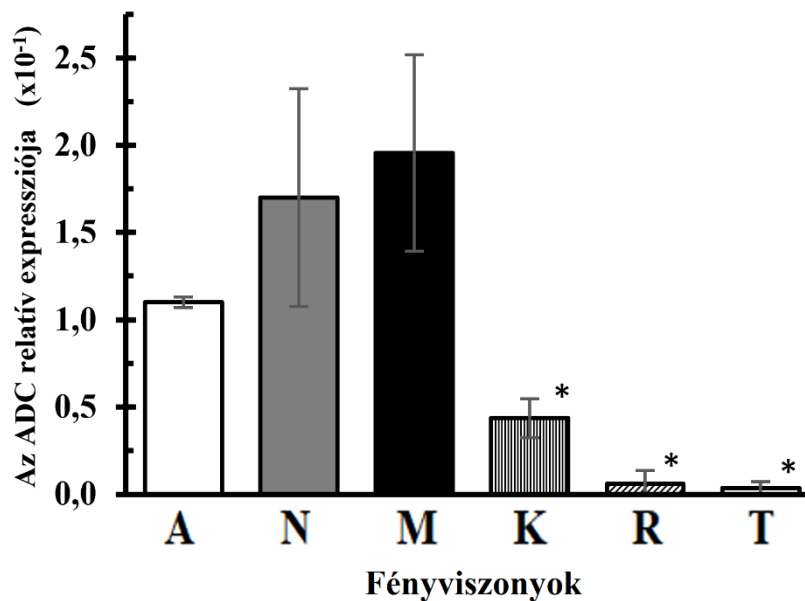


5.19. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza adenzin-foszfoszulfát reduktázt (APSR) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Az APSR esetében megfigyelhető, hogy az eltérő spektrális összetételű fény alatt nevelt búzában az expresszió szintje meghaladta a normál intenzitású fehér fény alatt nevelt búza értékeit, ez a jelenség a másik két gén expresszió esetében nem figyelhető meg.

Az APSR a legmeghatározóbb szabályozó szereppel bíró enzim a szulfátredukciós anyagcsereútvonalban. Egy transzgénikus nyárfával foglalkozó kutatás során azt állapították meg, hogy a békalencséből származó APSR a vártnak megfelelően túlexpresszáldott a transzgénikus nyárfában, azonban ez a szulfátanyagcserében jelentős változást ez nem okozott (SCHEERER *et al.*, 2010). Az *Arabidopsis* szulfátanyagcseréjek szabályozását vizsgáló kutatás során bizonyítást nyert, hogy meglepő módon az APSR enzim aktivitását nem befolyásolta a sóstressz. Továbbá ugyanerre az eredményre jutottak a citokinin és auxin jelátvitelben érintett mutánsok vizsgálatakor is. A gibberellinsavon keresztül történő visszacsatolás viszont elengedhetetlennek bizonyult az APSR aktivitásának növekedéséhez a sóstressz kezelés során. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a növények APSR-jének kiterjedt poszt-transzkripciószabályozása van, valamint a szulfát asszimilációs útvonalat egy komplex rendszer szabályozza, ráadásul különböző szabályozási szinteken (KOPRIVOVA *et al.*, 2008).

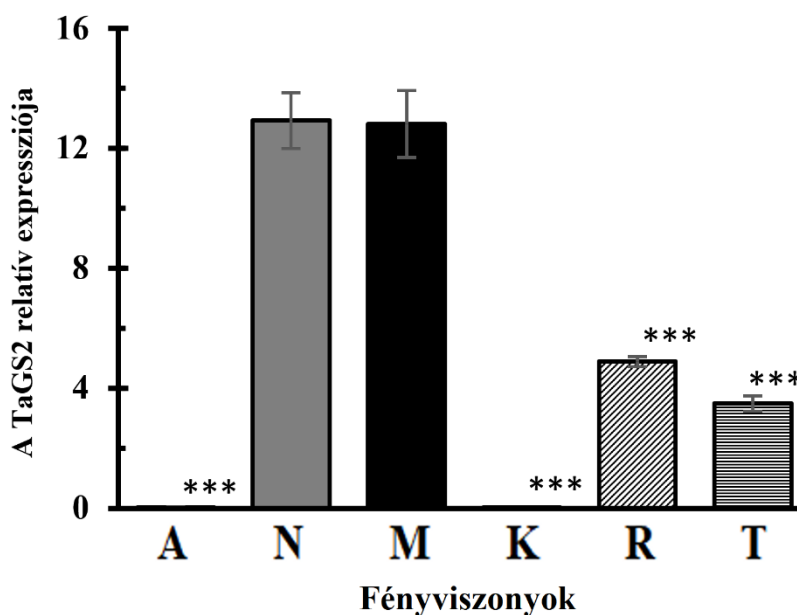
A következő ábrák szemléltetik az ADC (5.20. ábra) és TaGSHS (5.21. ábra) fényfüggő expressziós változásait.



5.20. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza arginin dekarboxilázt (ADC) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszciissa: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

Ezen két génexpressziós vizsgálat esetében azt tapasztaltam, hogy a fényerősség változásának hatására bekövetkező expressziós változások összefüggésben állnak ugyan, de a kapcsolat nem pontosan lineáris. Az eltérő spektrális összetételű fény alatt nevelt búza esetében pedig a távoli vörös fény hatására volt a legalacsonyabb a gén expressziója.

Az ADC kulcsfontosságú enzim a növényekben, mivel a metabolizmusa során az arginint putreszcinre képesek katalizálni, amely az abiotikus stressztolerancia fontos mediátora. Egy az *Arabidopsis* ozmotikus stresszválaszával foglalkozó kutatás során megállapították, hogy a növény levélszövevei az ozmotikus stresszre reagálva az ADC aktivitásának és az intracelluláris putreszcin koncentrációjának növekedése kísérté (FEIRER *et al.*, 1998). Egy búza poliamin metabolizmus fényfüggő változásait vizsgáló kutatás során azt figyelték meg, hogy annak ellenére, hogy pozitív korrelációt találtak a fény intenzitása és a levelek teljes poliamin-tartalma között, a fényintenzitás önmagában nem befolyásolta az ADC kódoló génjének kifejeződését (GONDOR *et al.*, 2021). Azonban a spektrum a búza poliamin tartalmára kifejtett hatásának vizsgálatakor azt állapították meg, hogy az azonos fényerősségű, de eltérő spektrális összetételű fénynek nem volt hatása a poliaminok összmenyiségére. Adott körülmények között a fényminőség optimalizálja a növény növekedését, valamint befolyásolhatja a poliaminok anyagcseréjének adaptív kiigazításával génexpressziós szinten (PÁL *et al.*, 2022).

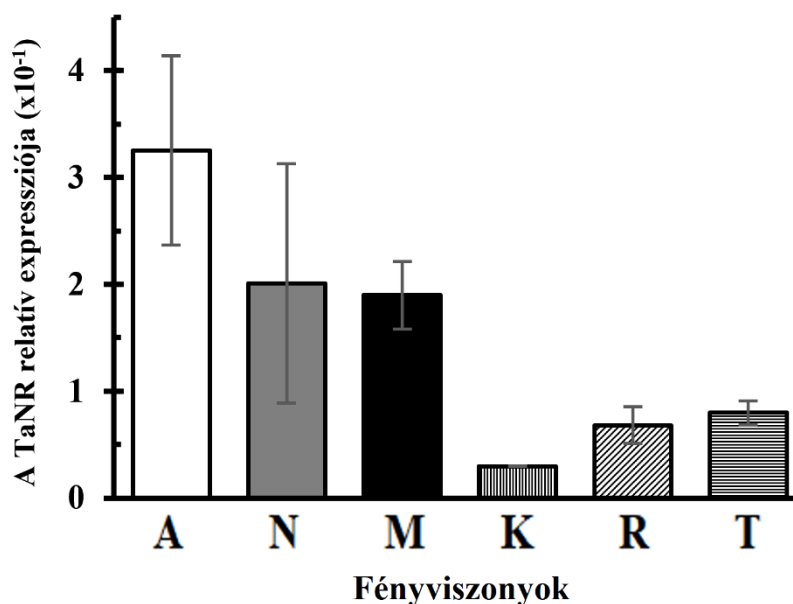


5.21. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza glutation-szintetáz (TaGS2) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A TaGS2 relatív expresszióinak vizsgálata azt mutatta, hogy csak az alacsony intenzitás mellett volt szignifikáns különbség kimutatható, míg az ADC esetében a fény intenzitás növekedésével az expresszió nőtt, de ebben az esetben nem volt szignifikáns a különbség. Az eltérő spektrális összetételű fény alatt nevelt búza esetében ezen gén expressziója igen változatos képet mutatott, azonban az minden esetben elmondható, hogy expressziójuk elmarad a normál intenzitású fehér fény alatt nevelt búzatól.

A GS2 a glutation-szintézisben részt vevő második enzim, mely az ATP felhasználásával a γ -glutamilszteint köti össze a glicinnel. A hőstressz hatását a glutation bioszintézisére vizsgáló kutatás során megállapították búzában, hogy γ EC és a GS2 aktivitása a hőstressz után növekedett az összes vizsgált genotípusban, és a legmagasabb szintjét két hidegérzékeny genotípusban figyelték meg (KOCSY *et al.*, 2002). Egy tanulmány célja annak tisztázása volt, hogy a redox homeosztázis és a glutation szubcelluláris eloszlásának fényfüggő változásai hasonlóak-e a kétszikű *Arabidopsis*-ban és az egyszikű búzában. Ebben megállapították, hogy a fényintenzitás befolyásolja a glutation medence méretét és redox állapotát a búza transzkripciós szintjén a glutation-metabolizmushoz kapcsolódó gén expressziós változásai alapján, de az *Arabidopsis*-ban nem. A levélkivonatok elemzésével kapott eredményekkel összhangban mind a fényintenzitás, mind a távoli vörös fény hasonló mértékben befolyásolta a teljes glutation tartalmat a búza szubcelluláris szintjén (GASPERL *et al.*, 2021).

A következő ábrák szemléltetik a TaNR (5.22. ábra), a TaGST (5.23. ábra) és SerHMT (5.24. ábra) fényfüggő expressziós változásait.

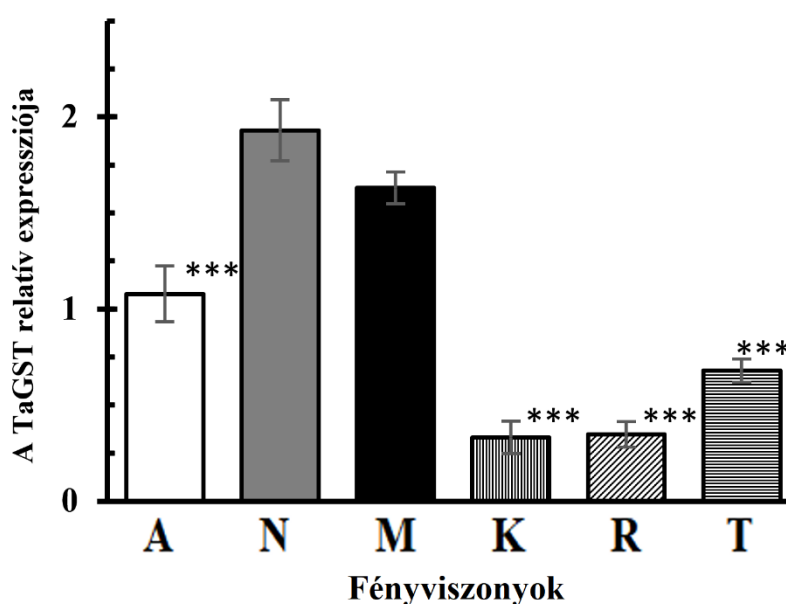


5.22. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza nitrát-reduktázt (TaNR) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A NR génexpressziós vizsgálat esetében azt tapasztaltam, hogy a fényerősség változás hatására bekövetkező expressziós változások fordított összefüggésben állnak, azaz a fényintenzitás növelésével ezen gének expressziója csökkent. A csökkenés mértéke az alacsony és normál intenzitású fehér fény alatt nevelt búza esetében kiemelkedő, viszont a normál és magas intenzitású fehér fény esetében a változás mértéke alacsony. Az eltérő spektrális összetételű kezelések hatására a búza esetében a fehér fényhez képest a génexpresszió mértéke alacsonyabb maradt.

A növényekben a NR jelen van a citoszolban, amely katalizálja a nitrát nitritté történő redukcióját. A fényintenzitás és a nitrátasszimiláció közötti szoros kapcsolatot már korábban bizonyítást nyert (HAGEMAN és FLESHER, 1960), melyet kukoricában is megerősítettek (LI és OAKS, 1995). Kukorica esetében megfigyelték, hogy a kék fény megemelte a NR aktivitását, mely azonban erősen függött az asszimilálható nitrát mennyiségétől. Ezzel párhuzamosan a spektrum hatását a NR aktivitására borsóban is megfigyelték (WYN és SHEARD, 1977). Mindemellett számos tanulmány kimutatta már, hogy a NR-t a nitrát-ionok, a fény, a növekedési körülmények, a hormonok, a nitrogén-metabolitok mennyisége, valamint foszforilláció szabályozzák. A nitrogénforrások megvonása jelentős csökkenést okozott mind a transzkripció

szintekben, mind a NR, a NiR, a GS és a GOGAT aktivitásában. A kálium-nitrát és az ammónium-nitrátkezelések helyreállították ezen enzimek aktivitását. Az eredmények megerősítik a különböző nitrogénsók és azok mennyiségének eltérő hatását ezen enzimek aktivitására búzában (BALOTF *et al.*, 2015). Az UV-B sugárzás a kukorica NR aktivitására vizsgáló kutatás megállapította, hogy kísérleti körülmények között az UV-B sugárzás csökkentette az O₂ elúciós sebességét és a kukoricalevelek cukortartalmát anélkül, hogy befolyásolta volna a klorofill tartalmat vagy a növények súlyát. A kezelés a levél és gyökér NR aktivitásának és a nitráttartalom jelentős csökkenését váltotta ki. A kukorica NR-t kódoló gén transzkripciós elemzése nem mutatott szignifikáns különbségeket a kontroll és az UV-B által kezelt palánták között (QUAGGIOTTI *et al.*, 2004).

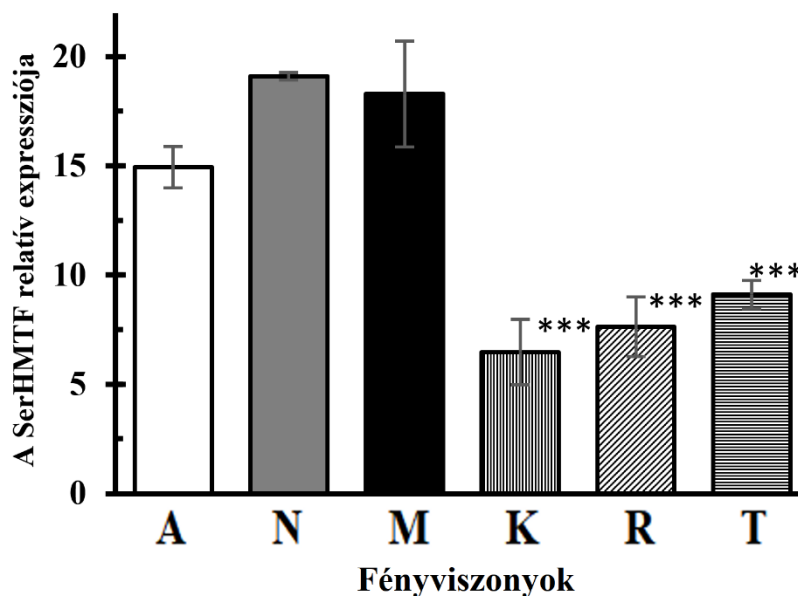


5.23. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza glutation-S-transzferázt (TaGST) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

A GST és SerHMT gének expressziójának vizsgálati eredményei eltérnek a korábbiaktól. A fény erősségének változása és a génexpresszió közötti kapcsolat kevésbé mutatkozik meg. A normál intenzitású fehér fény alatt nevelt búza esetében volt a legnagyobb a génexpresszió, azaz mind a fényhiány, mind pedig az magas fényintenzitás csökkentette ezen két gén expresszióját. A különböző spektrális összetételű fénykezelések esetében a génexpresszió szintje elmaradt a normál intenzitású fehér fény alatt nevelt növények esetében tapasztaltaktól, de a távoli vörös fény arányának növelés befolyásolja a vizsgált két gén expresszióját.

A növényi GST-k a multifunkcionális enzimek változatos csoportjába tartoznak, amelyek a reakciók széles skáláját katalizálják, ilyen például a glutation konjugációja elektrofil vegyületté, hogy oldódóbb származékokat képezzenek, amelyek transzportálódhatnak a vakuólumba vagy tovább metabolizálódhatnak. A legújabb eredmények azt mutatják, hogy a napi szintű ritmikus szabályozás felismerhető a GST aktivitásában és a gén expressziójában több növényfajban is. Továbbá az egyik társszubsztrátja, a redukált glutation tartalma szintén napi szintű ritmikus változásokat mutat. A sötétség, a gyenge fény vagy az árnyék, azaz a fényhiányos állapot többnyire csökkenti a GST aktivitását, míg a magas vagy a túlzott intenzitású fény szignifikánsan növeli mind a GST, mind a GSH szint aktivitását és expresszióját. A GST-k fényszabályozott indukciója által részt vehetnek a látható és UV fény jelátvitelében is. Például a vörös fény enyhítheti a kórokozók és az abiotikus stresszorok káros hatásait azáltal, hogy növeli a GST aktivitását és expresszióját, valamint a különböző növényfajok leveleiben a GSH -tartalmat (GALLÉ *et al.*, 2019). A szoros kapcsolatot egy az *Arabidopsis* növényvel végzett kutatás is megállapította, ahol bebizonyították, hogy az GST részt vesz a fény érzékelésében, és segítheti a növény fejlődésének különféle aspektusait azáltal, hogy befolyásolja a glutation mennyiségét és redukált/oxidált formáinak arányát a phyA-val és a fitohormonokkal való összehangolt szabályozás révén (JIANG *et al.*, 2010).

A következő ábra szemlélteti a SerHMT (5.24. ábra) fényfüggő expressziós változásait.



5.24. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza szerin-hidroximetil-transzferázt (SerHMT) kódoló génjének fényfüggő expressziós változásai. A vizsgált csoportok összehasonlítása a normál intenzitású fehér fényen nevelt növényekhez képest ANOVA-val, majd Tukey-teszt analízis alapján történt ($P < 0,05$ %, a szignifikancia mértékét a csillagok mutatják). Abszcissza: A: alacsony, N: normál, M: magas intenzitású fény, míg K: kék, R: rózsaszín T: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya.

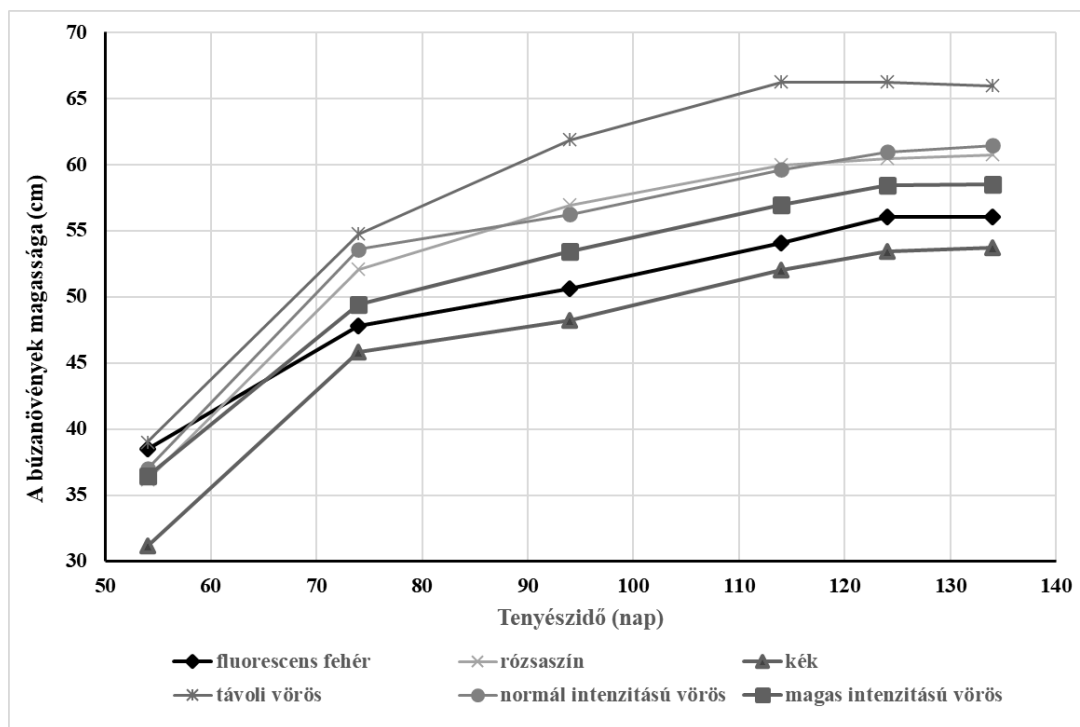
A SerHMT gén expressziójának vizsgálati eredményei alapján a fény intenzitásának változása és a génexpresszió közötti kapcsolat nem szignifikáns, azonban az eltérő spektrális összetételű fény minden esetben szignifikánsan befolyásolta az expressziót a normál intenzitású fényhez képest. A távoli vörös tartomány arányának emelésével párhuzamosan nőtt az expresszió. Így megállapítható, hogy nem a fény intenzitásának erőssége, hanem spektrumösszetétele játssza a kulcsfontosságú szerepet a SerHMT gén expressziójára.

A SerHMT létfontosságú szerepet játszik a szén metabolizmusban, a fotorespirációban és a különféle stresszválaszokban. A búza SerHMT analízisét célzó kutatás során bebizonyították, hogy a vizsgált SerHMT gének eltérő választ adtak a különféle stresszhatásokra (só-, hideg- és hőstressz), és különböző szabályozási szerepet játszottak az abiotikus stresszválaszban (LIU *et al.*, 2022), melyet megerősítettek közönséges uborkában (*Cucumis sativus* L.) (GAO *et al.*, 2022) és a különböző fényintenzitásnak kitett rizs esetén is (HUANG *et al.*, 2013). Egy az árnyékhatással foglalkozó kutatás során, melyben a sortávolság hatását vizsgálták búza esetében, megállapították, hogy a nitrogén asszimilációhoz szükséges enzimek közül a SerHMT expressziója is megváltozott (ZHANG *et al.*, 2022).

5.2. A fényviszonyok hatása a termésérésig nevelt növények növekedésére, fejlődésére és anyagcseréjére

5.2.1. A fényviszonyok hatása a növények morfológiájára és virágzási idejükre

A búza átlagmagassága a távoli vörös fénykezelés hatására a legmagasabb, míg a kék fénykezelés hatására a legalacsonyabb volt (5.25. ábra).

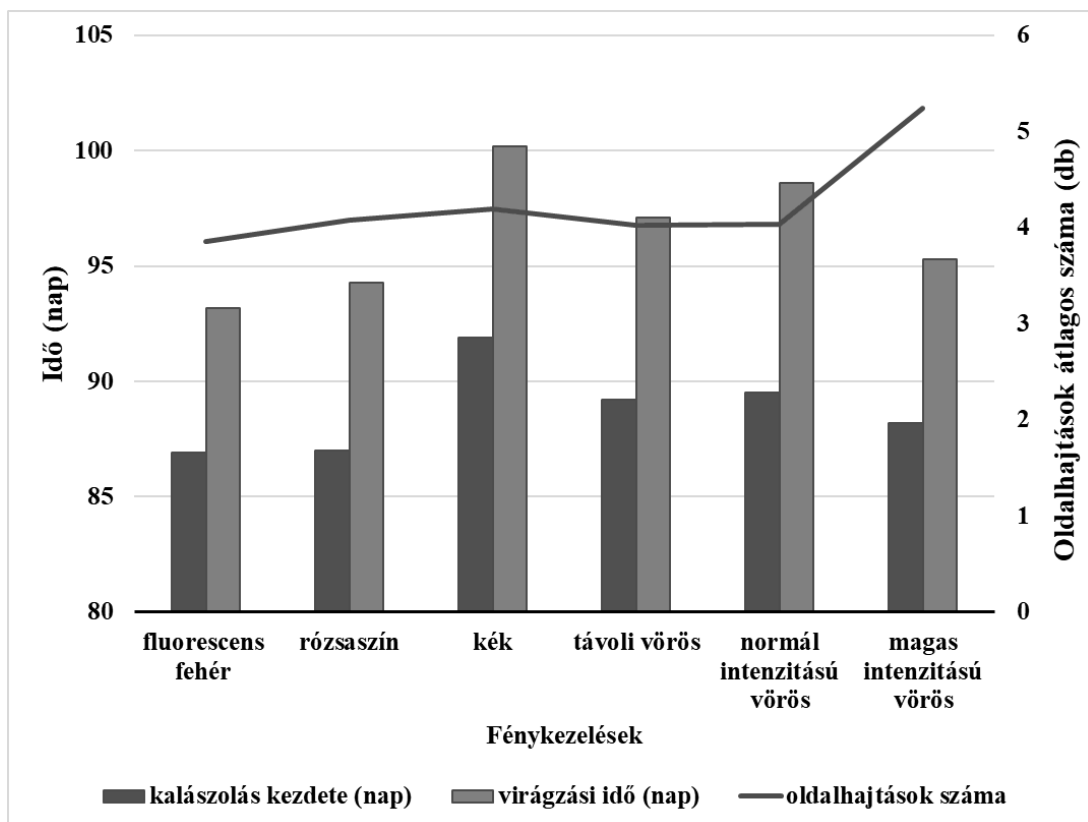


5.25. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza átlagos magassága tenészdő alatt.

A magasságból adódó különbségeket nem kísérte a levélszám megváltozása. Az érés során (Z71-89) kialakuló fejlődési különbségek a különböző fényforrások hatására nem voltak szignifikánsak, kivéve a kék kezelés esetében, ahol az érés négy nappal később fejeződött be, mint a többi kezelés esetében.

Egy búzára irányuló kutatás megállapította, hogy önmagában a vörös spektrumú LED-ek alatt is képes a növény a teljes egyedfejlődésre, azonban magasabb növényeket és nagyobb terméshozamot eredményez, ha ez a fénykörnyezet ki van egészítve kék spektrummal is (GOINS *et al.*, 1997).

A fitotron kamrák különböző fényviszonyai alatt nevelt búza a fény spektrális összetétele és az intenzitása különböző mértékben befolyásolta, a növények aktuális fejlődési szakaszától függően. A szárbaindulási időszakban (Z20-29) csak a fényintenzitás befolyásolta a bokrosodási hajlamot: a magas fényintenzitású vörös fénnel kezelt növények esetében volt megfigyelhető egy intenzívebb bokrosodás ($\sim 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a normál fényintenzitáson ($\sim 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) nevelt növényekhez képest (fluorescens fehér, rózsaszín, kék, vörös és távoli vörös) (5.26. ábra).



5.26. ábra: Az eltérő fényintenzitáson és spektrális összetételű fényen nevelt búza kalászkodási és virágképződési ideje, illetve a fejlődésük során kialakuló oldalhajtások átlagos száma.

Ebben az esetben a fény spektrális összetétele nem volt szignifikáns hatással a búza bokrosodására. Később, a szármegnyúlási időszakban (Z30-49), mind a fény spektrális összetétele, mind az intenzitása befolyásolta a növény növekedését és a zászlóslevél kialakulását. A fluoreszcens fehér, rózsaszín és magas intenzitású vörös kezelések hatására alakult ki legkorábban a kalászkezdemény, majd ezt követte a távoli vörös és normál intenzitású vörös és a kék fényen nevelt növényekben. Szignifikáns különbség csak a legkorábbi (fluoreszcens fehér kezelés) és legkésőbbi (kék kezelés) kalászképződési idő esetében volt. A későbbi kalászhányási dátum a kék fényen nevelt növények esetében volt megfigyelhető. Ez körülbelül 1 héttel később volt, mint a rózsaszín és fluoreszcens fehér kezelés hatására. A normál intenzitású vörös fényen nevelt növények virágzási ideje nem különbözött a kék kezelés hatásától, valamint a magas intenzitású vörös és távoli vörös fényen nevelt növények nem különböztek szignifikánsan a többi fénykezelésnél megfigyelt kalászhányási időponttól.

A virágzási idő egy fontos agronómiai tulajdonság, amely nagymértékben befolyásolja a növények fejlődését és végsősoron a gabonafélék hozamát a gabonafélékben. A búza óriási genetikai potenciállal rendelkezik és a kedvező környezeti feltételektől függően változhat a virágzás ideje és ez az egyik oka annak, hogy a világ minden részén termesztik. Sikeresen azonosítottak egy fényszabályozott gént, a TaLWD1L-A-t hexaploid búzából, amely WD40

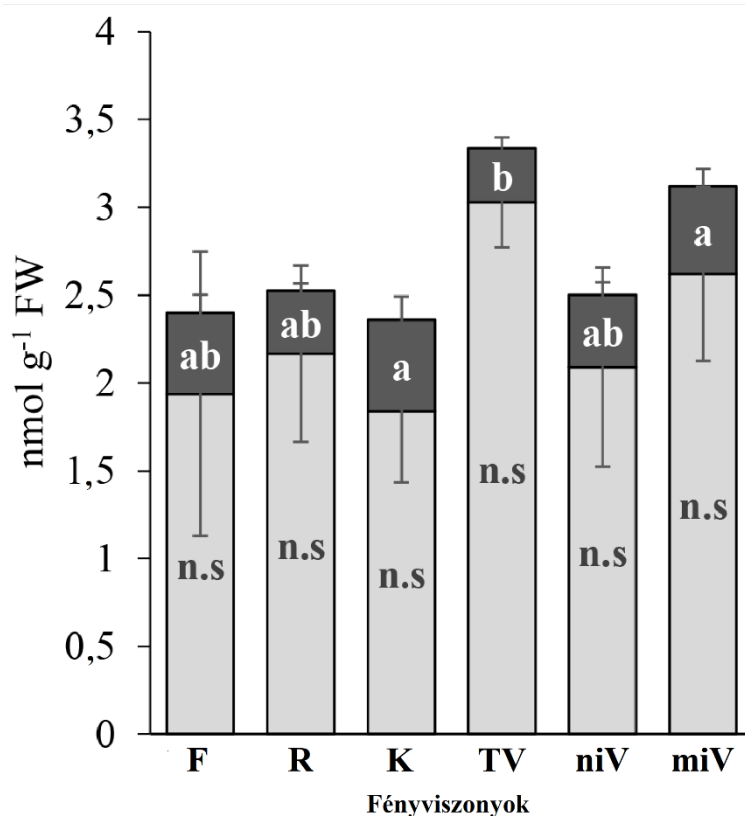
domén tartalmú fehérjét kódol. Azonban a korai virágzással bíró fenotípus a TaLWD1L-A-t túlexpresszázó transzgenikus vonalakban hozamcsökkenést figyeltek meg. Mindemellett a TaLWD1L-A befolyásolta a cirkadián órával kapcsolatos gének expresszióját, és fontos szerepet játszott a búza virágzási szabályozásában azáltal, hogy befolyásolja a vernalizálással és a fotoperiodussal kapcsolatos gének expresszióját. A vernalizációs igényüket és nappalhossz érzékenységüket csökkentette, de a TaLWD1L-A-t túltermelő génmódosított búza esetében a korábbi virágzást a TaFT1 expressziójának megváltozása eredményezte (HU *et al.*, 2020). Az eredmények alapján nem zárható ki, hogy a kék fény valamilyen módon szabályozza a búza virágzását meghatározó gének egyikét. Így ezeket a géneket felhasználva újabb vonalak létrehozásával úgy szabályozhatjuk vagy esetleg rövidíthetjük a kalászolást, hogy az ne okozzon termés kiesést.

A kriptokrómok és a fototropinok a fényérzékelés alappillérei, ezek által képes a növény a nappalhosszúság érzékelésére (FANTINI és FACELLA, 2020). A kutatás során tapasztalt virágzási időkből mért eltérés (ami leginkább a kék fény hatására következett be) azt mutatja, hogy a búza sem közömbös a nappalhosszúságra.

A kék spektrum búza morfológiájára gyakorolt hatását vizsgáló kutatás megállapította, hogy a növények átlagosan 25 %-kal több oldalhajtsást hoztak a kék fény magasabb aránya mellett. A levélhosszúságot a kék fény magasabb aránya csökkentette, míg a növény száraz tömegét nem befolyásolta szignifikánsan. Az ekvivalens fényhatás elvét alkalmazva az eredmények azt sugallják, hogy a bokrosodást és a levelek meghosszabbodását a kék-UV fényreceptorok közvetítik, mivel az egyes fénykezelések fitokróm fotoequilibrium tekintetében majdnem azonosak voltak (BARNES és BUGBEE, 1992).

5.2.2. A fényviszonyok hatása a búza zászlósleveleinek tiolszintjére

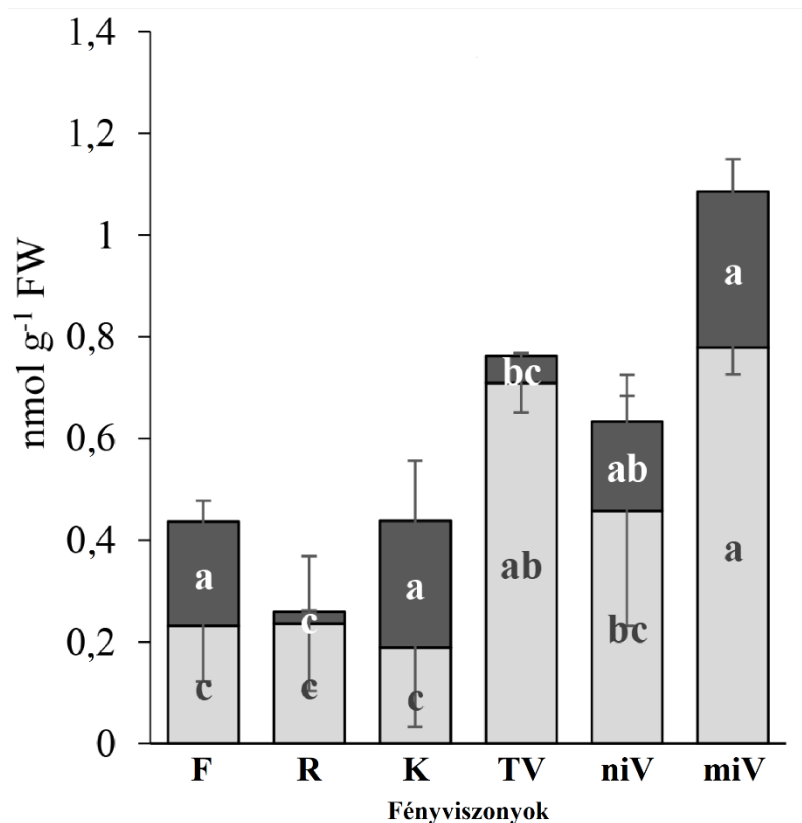
A különböző fénykezelések befolyásolták a búza zászlóleveleinek tiolszintjét, ideértve a ciszteint (a GSH prekursora) (5.27. ábra), a γ -glutamilciszteint (γ EC, közbenső molekula a GSH szintézisben) (5.28. ábra) és a GSH mennyiségét (5.29. ábra).



5.27. A fény spektrális összetételének és a fényintenzitásnak a cisztein oxidált (fekete) és redukált (világos szürke) formáira gyakorolt hatása. Az értékek az öt biológiai replikátum átlagos $\pm$ SD-a fénykezelésenként. A különböző betűk a statisztikailag szignifikáns különbségeket jelzik $P < 0,05$ -nél (Tukey post-hoc teszt). Abszcissza: F: fluorescens fehér, R: rózsaszín, K: kék, TV: távoli vörös spektrum irányába eltolt fénykörnyezetet, míg a niV: normál intenzitású vörös és miV: magas intenzitású vörös spektrum irányába eltolt és különböző intenzitású fénykörnyezetet jelöli.

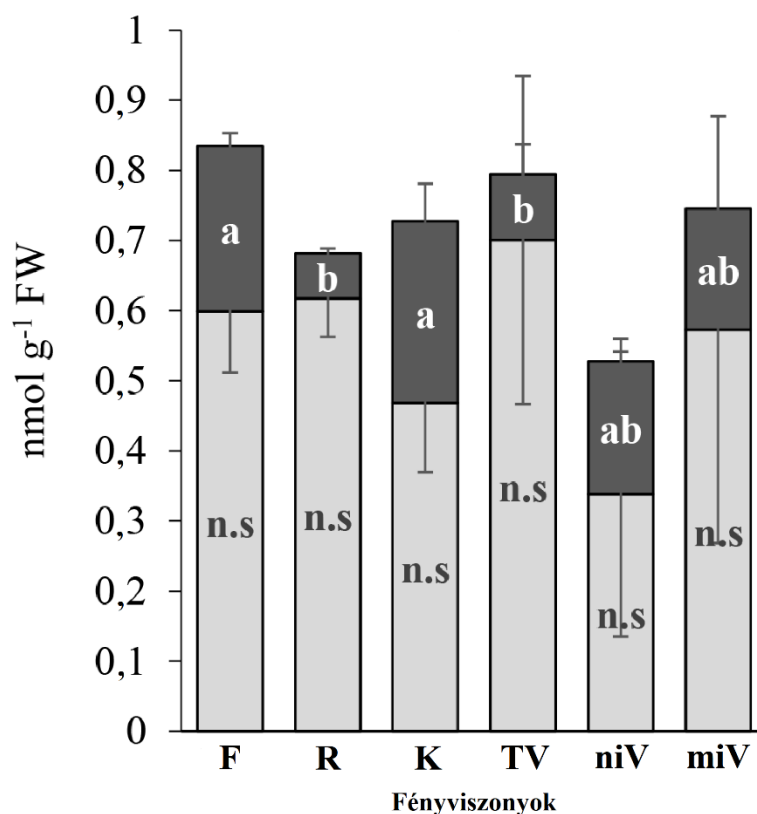
A különféle fénykezelések között nem volt szignifikáns különbség a cisztein redukált formájának tartalmában, ám a cisztein teljes mennyisége nagyobb volt a távoli vörös fényen nevelt növények esetében, mint a fluoreszcens fehér, rózsaszín, kék és vörös és normál intenzitású vörös fényen nevelt búzában. A magas intenzitású vörös fényen nevelt növények leveleinek cisztein szintje nem különbözött szignifikánsan egyetlen más csoporttól sem. A cisztein oxidált formájának koncentrációja szignifikánsan alacsonyabb volt a távoli vörös fénykezelés esetében, mint a kék és a magas intenzitású vörös fénykörnyezetben nevelt búza esetében. A távoli vörös fényen nevelt növények leveleiben a cisztein redukált és oxidált formáinak aránya megváltozott a fluoreszcens fehér fénykezeléshez képest.

A három vizsgált tiol molekula közül a leginkább fényfüggő változás a γ -glutamilcisztein (γ EC) esetében volt kimutatható (5.28. ábra).



5.28. A fény spektrális összetételének és a fényintenzitásnak a γ -glutamilcisztein (γ EC) oxidált (fekete) és redukált (világos szürke) formáira gyakorolt hatása. Az értékek az öt biológiai replikátum átlagos $\pm$ SD-a fénykezelésenként. A különböző betűk a statisztikailag szignifikáns különbségeket jelzik $P < 0,05$ -nél (Tukey post-hoc teszt). Abszcissza: F: fluorescens fehér, R: rózsaszín, K: kék, TV: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya, míg a niV: normál intenzitású vörös és miV: magas intenzitású vörös spektrális komponens megnövelt aránya és különböző intenzitású fénykörnyezetet jelöli.

A zászlóslevelek vizsgálata azt mutatta, hogy γ EC legnagyobb mennyiségben a magas intenzitású vörös, míg a legalacsonyabb a rózsaszín fénykezelés alatt nevelt növényeknél volt, valamint a γ EC redukált és oxidált formáinak arányát a fényviszonyok befolyásolták. A fluoreszcens fehér, kék, magas és normál intenzitású vörös fénykezelés hatására ez az arány alacsony, míg a rózsaszín és a távoli vörös esetében magas volt a búza zászlósleveleiben.



5.29. A fény spektrális összetételének és a fényintenzitásnak a glutation oxidált (sötét oszlop) és redukált (világos oszlop) formáira gyakorolt hatása. Az értékek az öt biológiai replikátum átlagos $\pm$ SD-a fénykezelésenként. A különböző betűk a statisztikailag szignifikáns különbségeket jelzik $P < 0,05$ -nél (Tukey post-hoc teszt). Abszcissza: F: fluorescens fehér, R: rózsaszín, K: kék, TV: távoli vörös spektrális komponens megnövelt aránya, míg a niV: normál intenzitású vörös és miV: magas intenzitású vörös spektrális komponens megnövelt aránya és különböző intenzitású fénykörnyezetet jelöli.

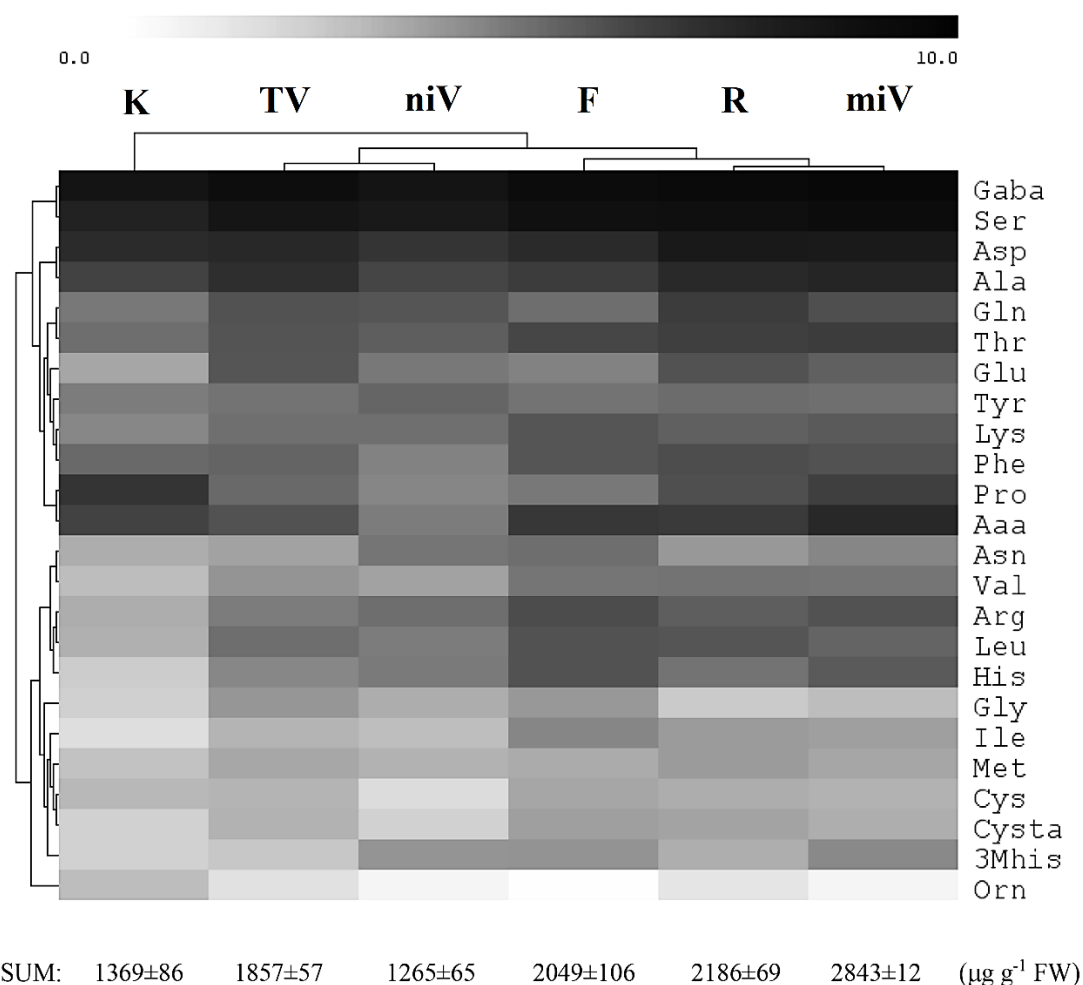
A teljes glutation mennyiség legalacsonyabb értéke a normál intenzitású vörös fénykezelés alatt nevelt növények zászlós leveleiben volt kimutatható (5.29. ábra). Míg a redukált glutation (GSH) mennyiségét nem befolyásolták szignifikánsan a különböző fénykezelések, az oxidált formájának (GSSG) koncentrációja szignifikánsan alacsonyabb volt a rózsaszín és a távoli vörös fénykezelés hatására, mint a fluoreszcens fehér és kék fénykezelések esetében. Azonban ezen értékek nem különböztek szignifikánsan a normál és magas intenzitású vörös fény alatt nevelt növények esetében tapasztaltaktól. A fény által kiváltott különbségek az oxidált glutation tartalomban szignifikánsan magasabb GSSG/GSH arányokhoz vezettek a rózsaszín és a távoli vörös fénykezelések esetében, szemben a többi fénykezelés hatásaival.

Árpa esetében kidolgoztak egy a cirkadián ritmushoz köthető spektrum függő modellt, mely arra mutat rá, hogy a spektrális komponensek közül a távoli vörös tartomány befolyásolja leginkább a transzkripció szintű folyamatokat. Ezen belül kutatás külön foglalkozott a glutation metabolizmussal is, mely esetében megállapították, hogy a távoli vörös komponens transzkripcióra kifejtett hatása szignifikáns volt (BALOGH *et al.*, 2022). Az eredmények

összhangban állnak saját kutatásom eredményeivel, ahol a távoli vörös komponens volt az egyik leginkább szignifikáns módosító tényező a glutation redukált és oxidált formáinak mennyiségére gyakorolt hatását tekintve a különböző fénykomponesek közül.

5.2.3. A fényviszonyok hatása a zászlólevelek aminosav tartalmára

A fény erőssége és spektrális összetétele befolyásolta a szabad aminosavak mennyiségét és arányát a búza zászlósleveleiben. Alacsonyabb mennyiségű szabad aminosav volt kimutatható a kék és a normál intenzitású vörös fénykezelések esetében, míg a szabad aminosavak legnagyobb mennyisége a magas intenzitású vörös fénykezelés alatt nevelt búza zászlósleveleiben volt megfigyelhető (5.30. ábra).



5.30. A fény spektrális összetételének és a fényintenzitásnak hatása a szabad aminosavszintre a búza zászlósleveleiben. Az összes szabad aminosav tartalom jelen ábra alatt külön kijelölve található meg. Az értékek öt biológiai replikátumból származnak. Abszcisza: F: fluorescens fehér, R: rózsaszín, K: kék, TV: távoli vörös spektrum irányába eltoló fénykörnyezetet, míg a niV: normál intenzitású vörös és miV: magas intenzitású vörös spektrális komponens megnövelt aránya és különböző intenzitású fénykörnyezetet jelöli.

A GABA, a Ser, az Asp és az Ala volt a legnagyobb mennyiségben kimutatható szabad aminosav a vizsgált levelekben, amelyek együttesen az összes aminosav tartalom ~60 %-át tették ki, valamint arányukat a különféle fényviszonyok hasonlóan befolyásolták. A hierarchikus klaszteranalízis alapján a zászlóslevélben lévő szabad aminosavak koncentrációi leginkább a kék fénykezelés hatására változtak meg. Ezenkívül a fluoreszcens fehér, rózsaszín és magas intenzitású vörös fénykezelések esetében a Val, Leu, Thr, Lys, Ser és GABA mennyiségei magasabbak voltak, mint a másik három fénykezelés alatt nevelt növények zászlósleveleiben. Az egy családba tartozó aminosavak esetében az eltérő spektrális összetételű fény befolyásolta leginkább az aminosavak arányát. Például a glutaminsav család esetében (a teljes szabad aminosav tartalom ~35 %-át kitevő család) a Pro mennyisége a kék fénykezelés hatására volt a legmagasabb, míg ezzel szemben a Glu, Gln és Arg kisebb arányban volt jelen. Ezzel hasonló összefüggés a távoli vörös fénykezelés hatására is megfigyelhető volt, ahol a magas Glu és Gln arány mellett a Pro mennyisége alacsony volt. Csak a piruvát családhoz tartozó egyes aminosavak (Ala, Val, Leu) esetében volt hasonló fényviszonyoktól függő változás megfigyelhető. A három aminosav magasabb mennyisége a fluoreszcens fehér, rózsaszín és magas intenzitású vörös fénykezelések, míg alacsony mennyiségük a kék és normál intenzitású vörös fénykezelések alatt nevelt növények zászlósleveleiben volt megfigyelhető.

Az ázsiai boglárka (*Ranunculus asiaticus* L.) hibridjeivel foglalkozó kutatások során vizsgálták a fény különböző spektrális összetételének és a megvilágítás hosszának hatását a fotoszintézisre, a metabolitokra, valamint a növények növekedésére és virágzására. A kutatás során a hibrid növények anyagcseréje a periodikus megvilágítás függvényében különbségeket mutatott, de csak az egyik hibrid virágzása kezdődött korábban a R/FR=3:1 arányú LED-es megvilágítása esetében. Növekedett a keményítő és az aminosavak mennyisége, ezek közül is kiemelkedően nőtt a GABA mennyisége, azonban a klorofill, a karotinoidok, a polifenolok és a fehérjék mennyisége csökkent (MODARELLI *et al.*, 2020; CARILLO *et al.*, 2020; CARILLO *et al.*, 2021). A fénykomponensek arányának megváltoztatására kialakuló virágzási időeltolódást és az aminosavprofil megváltozása a kutatásom során is megfigyelhető volt a búzában.

A kutatások egy része nem csak a növényi részekben történt metabolikus folyamatokban bekövetkező változásokat vizsgálta, hanem a fogyasztásra szánt növényi részeket is. A kiegészítő LED fényforrással kezelt szamóca esetében például szignifikánsan növelte a termés glükóz és fruktóz mennyiségét. Ezenkívül a kiegészítő fényforrás alkalmazása javította a szamóca növények nitrogén asszimilációját, valamint növelte a levél glutaminsav és csökkentette a H₂O₂ mennyiségét a levélben vízhiány okozta stressz alatt (XU *et al.*, 2023). A különböző spektrális komponensek a paradicsom termésére kifejtett hatásának vizsgálata során azt tapasztalták, hogy a Glu koncentrációját megnövelte a kék fénykomponens, így elősegítette sok más aminosav

felhalmozódását és a kapcsolódó másodlagos metabolitokét is. Ezen túlmenően néhány antioxidáns, például fenolok és tokoferolok mennyisége is növekedett. Továbbá elősegítette a paradicsom környezeti stresszel szembeni ellenálló képességét. A transzkriptomikus elemzés azt mutatta, hogy ezen metabolitok magas koncentrációja a metabolit felhalmozódásával kapcsolatos gének expressziójához köthető (XIAO *et al.*, 2022).

A zászlóslevélben végzett analízis alapján megállapítható, hogy abban az aminosavak egymáshoz viszonyított mennyisége kisebb mértékben változott a különböző fénykezelések hatására, mint a fiatal búza esetében, ahol a GABA, Asn, Glu, Ser, Asp, Ala, Thr, Gln és Gly csoport jól elkülöníthető. A GABA mennyisége mindkét nevelési rendszer magas intenzitású fénykezelése esetében meghatározó volt, ezzel is jelezve központi szerepét az anyagcserében.

6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

6.1. A fényintenzitás és spektrum hatása a fiatal búza növekedésére és fotoszintézisére

A fénykörnyezet módosítása befolyásolja a fotoszintézis hatékonyságát, és közvetett módon a szénhidrátok előállításához és a növekedéshez szükséges energia elérhetőségét. Ennek megfelelően a kutatásom alanyául is szolgáló fiatal búza tömege a fényintenzitás növekedésével nőtt, amit korábban repcében figyelték meg (YAO *et al.*, 2017). A ligetszépe-félékhez (*Oenothera*) hasonlóan (QADERI *et al.*, 2015), az alacsony R/FR arány csökkentette a hajtás friss súlyát a vizsgált búzában. A fényspektrum változásai azonban nem befolyásolták a krizantém hajtások tömegét (LUND *et al.*, 2007). Míg a kék, a rózsaszín és a távoli vörös fény egyaránt gátolta a növekedést a búza kétleveles fejlődési szakaszában, az idősebb növények zászlós leveleiben csak a kék fénynek volt hasonló hatása (MONOSTORI *et al.*, 2018). Ezek a megfigyelések azt jelzik, hogy a spektrális változásoknak a növekedési paraméterekre gyakorolt hatása valószínűleg a növények fejlődési szakaszától függ, valamint nagymértékben fajspecifikus is lehet.

Habár a kutatásom alanyául szolgáló búzában a fotoszintetikus pigmenteket nem befolyásolta szignifikánsan a fény intenzitásának növekedése, az elektron transzportot viszont nagymértékben módosította az *Arabidopsis*-hoz hasonlóan (ABDEL-GHANY *et al.*, 2005). A vizsgált búzában megfigyelt elektron-transzport sebessége nagyobb volt a kék spektrális komponens arányának megnövelése esetén, a távoli vörös arányának változtatásához képest, hasonlóan a korábban a bab leveleinek vizsgálatakor megfigyelt eredményekhez (GRUSZECKIA *et al.*, 1997). Ez a jelenség azzal magyarázható, hogy a kék fény által kiváltott fényáramot mind a karotinoidok, mind pedig a klorofill pigmentek képesek abszorbeálni, viszont a vörös fényspektrum által kizárólag a klorofill képes gerjesztődni. A különböző fényviszonyok mellett megfigyelt eltérések az ETR rendszerben befolyásolhatják a növekedést, amit a paraméterek közötti pozitív korreláció ($R^2=0,6$) is jelez. Ezt a hatást valószínűleg a glutation-függő redoxváltozások közvetítik a friss tömeg, ETR, GSH tartalom és a GSSG százalékos korrelációi alapján. Az eredmények alapján a búzatermesztés alkalmazott általános tőtávolság helyett egy, a fajtára specifikus megválasztása segíthet a növények jobb fényadaptációjának kialakításához, valamint az oxidatív stressz elleni jobb védekezés kialakításához.

6.2. A fény hatása a fiatal búza glutation anyagcseréjére és sejtjeik redox környezetére

A fény erősségétől és a spektrális összetételétől függő változások az elektrontranszportláncon keresztül befolyásolhatják a ROF-ok termelődésének mennyiségét, valamint ezen molekuláknak az antioxidáns rendszer általi semlegesíthetőségét, azaz következésképpen közvetlenül a növényi sejtek és szövetek redox állapotát (HEYNEKE *et al.*,

2013), ahogy azt a kutatásom során is megfigyeltem. Ennek a hipotézisnek megfelelően a fényviszonyok glutation redox állapotára kifejtett hatását a GSSG megváltozott százalékos aránya jelezte. Az ETR és a glutation redox állapota közötti kapcsolatot a negatív korreláció bizonyítja ($R^2=-0,53$). A GSSG százalékos arányának növekedése elsősorban a GSH-tartalom csökkenésének köszönhető. Ezek a változások a fény GSH-szintézisre kifejtett hatásai miatt következett be. Mind a GSH-prekursor Cys, mind a GSH metabolizmusához szükséges gének expressziós szintjét a fénykörnyezet különböző változásai befolyásolták. Ezek az eredmények a GSH szintézis transzkripciós szabályozását mutatják, mely feltételezést alátámasztják a pozitív korrelációs értékek is, beleértve az anyagcseréjéhez szükséges további gének expressziójának különbözőségét is. A Cys sokkal alacsonyabb koncentrációban volt jelen, mint a Glu és a Gly, amelyek a GSH tripeptid két másik prekursora, így a Cys elérhetősége a búza GSH szintézisében a legfőbb korlátozó tényező. A teljes antioxidáns rendszer szabályozott finomhangolása a megváltozott fényviszonyokhoz transzkripciós szinten történik, melyet az a tény támaszt alá, hogy a GSHT, APX1-t és a GST-t kódoló gének expressziója hasonló mintázatot mutatott az alkalmazott fényintenzitás és az eltérő spektrumösszetétel függvényében a vizsgált búzában. A kék és a vörös fénynek a GST gén expressziójára gyakorolt hatását már korábbi kutatások is alátámasztották (GALLE *et al.*, 2019).

A búzához hasonlóan megnövekedett GSH szintet detektáltak a fokozott fényintenzitás hatására az *Arabidopsis*-ban (HEYNEKE *et al.*, 2013). A kutatás során az alacsony R/FR arány hatására bekövetkező GSH tartalom csökkenés a babot (BARTOLI *et al.*, 2009) követően a búzában is megerősítést nyert a dolgozatban bemutatott eredmények alapján. A búza fiatal leveleihez hasonlóan (TOLDI *et al.*, 2019), a kék fény csökkentette a GSH tartalmat a búza zászlós leveleiben is (MONOSTORI *et al.*, 2018), azonban a rózsaszín és a távoli vörös fénykezelésnek csak a fiatal növényekben volt ilyen következménye, ezzel jelezve a fejlődési stádium specifikus hatását. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a GSH, mint antioxidáns, döntő szerepet játszik a növények változó fényviszonyokhoz való alkalmazkodásában, melyet a búza fejlettségi állapota is befolyásol. Így az eredmények alapján az antioxidáns rendszer finomhangolásával lehetőség nyílik a különböző fényviszonyokhoz könnyebben adaptálódni képes új fajták nemesítésében.

6.3. Az aminosavak anyagcseréjének a fény általi szabályozása a fiatal búzában

A GSH és az aminosavak szintézise összekapcsolódik a szulfát anyagcserével (biztosítva a ként a Cys és ezt követően a GSH szintézis számára) és a nitrát redukcióval (mely az aminosavak számára biztosítja a nitrogént) az *O*-acetil-serin képződésének katalízisén keresztül. Az APSR és a NR, mint kulcsfontosságú enzimek közötti nagyon szoros a transzkripciós szintű negatív korreláció az optimálistól eltérő környezeti feltételek következményeként (ami alapvetően

növekvő GSSG %-hoz vezet). A kutatásom esetében a spektrális komponensek (vörös/távoli vörös/kék) arányainak megváltoztatásának hatására növekednie kellett volna a GSH felhalmozódásának, amikor nincs szükség nagy mennyiségben az aminosavakra a csökkent fehérjeképződés és a lelassult fejlődés miatt. A GSH felhalmozódás elmaradása a fotoszintézis alul működésével függhet össze, ugyanis ilyenkor kevesebb ROF képződik.

A fénynek a szabad aminosav-anyagcserére gyakorolt hatását a GSH-függő redox változások közvetíthetik, mivel negatív korreláció mutattam ki a GSSG százalékos aránya és a kapcsolódó gének transzkripció szintjei között. Ezenkívül hasonló különbségek figyelhetők meg a GSH és a szabad aminosav szintekben a különféle fényviszonyok mellett nevelt búza között. Ezen eredmények az *Arabidopsis* aminosav-felhalmozódás redox szabályozásának korábbi megfigyeléseivel szorosan korrelálnak (GULYÁS *et al.*, 2017). A vad típusú és az AsA vagy GSH hiányos mutáns növények GSH, AsA, ditiotreitol (DTT) és H₂O₂ vegyületekkel való kezelése egyértelműen megmutatta a szabad aminosavak koncentrációinak redox szabályozását, mivel ezen vegyületek hozzáadása kompenzálja a mutációk okozta defektust. Ezenkívül az *Arabidopsis* levélkorongjainak DTT-vel (mint erős redukánssal) történő kezelése az aminosav metabolizmusban részt vevő gének aktiválódását eredményezte, valamint ezzel egyidejűleg az aminosav-koncentrációban is változásokat eredményezett (KOLBE *et al.*, 2006).

Habár a spektrum vörös és távoli vörös komponensei arányának megemlése nem befolyásolta a kutatásban használt búzagenotípusok teljes aminosavtartalmát, az árpanövények 100 %-os vörös fényben történő nevelése ennek a paraméternek a 1,4-szeres növekedését eredményezte (KOGA *et al.*, 2013). Ezenkívül az egyes aminosavak mennyiségét eltérő módon befolyásolta a búzában, miközben ez a hatás az árpában hasonló mennyiségi növekedést mutatott, jelezve, hogy a monokromatikus vörös fény és a normál fehér fény vörös spektrális komponenssel történő dúsításának megkülönböztetett hatása volt a fejlődő növényekre. A fény spektrumának az aminosavszintre gyakorolt hatását közvetett módon kimutatták az *Arabidopsis*-ban, mégpedig a fitokróm mutánsok felhasználásával, mivel a fényt abszorbeálni képes pigmentek elvesztése módosította az aminosavak koncentrációját (YANG *et al.*, 2016).

Nagyobb figyelmet kellene fordítani az aminosav családokon belül a glutaminsav családra, mivel magas az aránya (~40 %) és a családhoz tartozó aminosavak a stresszválaszban is fontos szerepet töltenek be. A búzához hasonlóan, a vörös fény nagymértékben gátolta az aminosavak metabolizmusához kapcsolódó gének transzkripcióját, beleértve a glutaminsav család tagjait is a rizsben (COOK, 2008). A GABA szintjét, amely szintén jelátviteli molekulaként is jelen van a növényekben (RAMESH *et al.*, 2017), a kutatás során alkalmazott spektrum nagymértékben befolyásolta, ami jelezheti részvételét a növekedés, a fejlődés és a stresszválasz fényminőségfüggő szabályozásában. Azonban magas koncentrációja nem erősíti ezt a szerepét búzában. A GABA

mellett a Gln, Pro és az Arg is (az Orn-en keresztül) a Glu-ból szintetizálódik, ezért ennek az aminosavnak központi szerepe van a vizsgált glutaminsav családban. Ezenkívül a Glu jelátviteli szerepét növényekben már igazolták (FORDE, 2007). A jelen kutatómunkámhoz hasonlóan a Glu-metabolizmus fényminőség függő szabályozását korábban kukoricában is kimutatták (SUZUKI *et al.*, 2001). A Glu-ból képződő aminosavak közül a Pro-nak nemcsak a stresszválaszban van kiemelkedően fontos szerepe, hanem biztosítja a kapcsolatot a redox rendszer és az aminosav metabolizmus közt. Képződése során NADPH-ra van szükség a Glu pirrolin-5-karboxiláttá történő redukciójához, majd utána képződhet a Pro. A keletkező NADP⁺ elektron-akceptor lehet a fotoszintézis során, ezzel akadályozva meg az oxigénbe történő elektronáramot és a ROF-k keletkezését (SZABADOS és SAVOURÉ, 2010). Következésképpen a Pro szabályozni képes az intracelluláris redox környezetet, mint ahogyan azt az emlős sejtek esetén is tapasztalták (KRISHNAN *et al.*, 2007). Míg a kék spektrum irányába eltolt fénykezelés alacsony Pro szintet eredményezett, addig a távoli vörös fény esetében magas Pro tartalom volt megfigyelhető a vizsgált búzánál, azonban ennek ellentmondó kapcsolatot találtak korábban a paradicsomban (KIM *et al.*, 2013). Ez azt jelezi, hogy a spektrum összetétel módosulása által indukált Pro koncentráció változásának a szabályozó szerepe szerv-, faj- és fejlődési stádium specifikus. Egy másik Glu eredetű aminosav, az Arg, mely a nitrogén tároló vegyülete, valamint a poliaminok és a NO prekursora is egyben, részt vesz a növekedés és a stresszválasz szabályozásában (TAKAHASHI és KAKEHI, 2010; WINTER *et al.*, 2015). Az Arg részt vehet a fény ezen folyamatokra gyakorolt hatásainak közvetítésében, mivel a vizsgált búzában a távoli vörös fénynek jelentős hatása volt az Arg mennyiségére és a metabolizmusához kapcsolódó gének expressziójára.

A kutatás eredményeképpen az is megállapítható volt, hogy mind az aszparaginsav, mind pedig a szerin család tagjai, a glutaminsav család mellett a legnagyobb (20–40 %) arányban jelenlevő szabad aminosavak voltak és az egyes aminosavak mennyiségét és arányát az eltérő fényviszonyok különbözőképpen befolyásolták. Így az aszparaginsav családon belül, a fény spektrumának megváltoztatása az Asn hasadásával keletkező Asp-re volt a legnagyobb hatással a búzában, míg az Asn-ből keletkező további aminosavak (a Lys, a Thr, a Met és az Ile) koncentrációját csak kisebb mértékben változtatta meg. A szerin család esetében a Ser és a Gly koncentrációja kék fény hatására sokkal magasabb volt a rózsaszín kezeléshez képest. Ilyen mértékű különbség nem volt tapasztalható a Cys esetében. Ezen család három aminosavja közül a Ser fontos szerepet játszik a növények fejlődésének és az anyagcseréjének kontrollálásában (ROS *et al.*, 2014), amely funkciókat a jelen eredmények alapján a fény spektrális összetétele befolyásolhatja búzában.

Bizonyos aminosavak (Glu, Pro, Arg, Asp, Ser) mennyisége és aránya, valamint a kapcsolódó gének transzkripciós szintjei közötti korreláció alátámasztja az aminosav

anyagcserének transzkripciós szintű szabályozását a különböző fénykezelés hatására búzában. Ez a szabályozás függ a redox rendszertől, amint azt a GSH redox állapota (a GSSG százalékos aránya az összglutathionhoz képest) és az expressziós szintek közötti kapcsolat mutatja. Az eltérő spektrális összetételű fény (kék és vörös spektrumtartomány előre meghatározott arányától függően) hatását az aminosavak (Phe, Tyr és Asp) metabolizmusával kapcsolatos gének transzkripciójára már kimutatták a lucfenyőben, azonban az aminosav koncentrációk esetleges egyidejű változásait nem vizsgálták meg (OUYANG *et al.*, 2015). Mivel a különböző fénykörnyezet a redox rendszer mellett a szabad aminosavak mennyiségét és arányát is befolyásolta, az eredmények alapján érdemes lenne bizonyos metabolikus útvonalak erősítésével befolyásolni az anyagcserét, úgy hogy a növény minél hatékonyabban legyen képes a rendelkezésre álló erőforrások jobb kihasználására, ezzel csökkentve például a nitrogén műtrágya igényt.

6.4. A fényviszonyok hatása a termésérésig nevelt búza fejlődésére

A fénykörnyezet befolyásolja a növények morfogenetikus reakcióit, ideértve a hajtások elágazó képességét vagy a bokrosodást, a szár megnyúlást és a virágzás kezdetét. Ezeket a válaszreakciókat számos fotoreceptor közvetíti, ilyenek például fitokrómok, amelyek többnyire a vörös/távoli vörös arányára érzékenyek, a kék fényre érzékeny kriptokrómok vagy a fotoszintetikus pigmentek (DE SALVADOR *et al.*, 2008). A hajtáselágazások képződése gátlás alá kerülhet, ha a bokrosodási csomók nem jutnak elég fényhez például a levelek intenzív növekedése, a túl sűrűn egymás mellett növekedő növények vagy a kialakuló sűrű lombzat által kialakuló árnyékoló hatás miatt (SMITH és WHITELAM, 1997), mely a fitokrómok által közvetített távoli vörös spektrum arányának a megváltozásához köthető (KEBROM *et al.*, 2006; FINLAYSON *et al.*, 2010). Ezt a kutatásom alatt is vizsgáltam. Tavaszi búza esetében kimutatták, hogy a vörös/távoli arány egy bizonyos küszöb alá csökkenése esetében a bokrosodási csomókból képződő oldalhajtások nem fejlődtek ki, azonban ez a küszöbérték a fényintenzitástól függött. (EVERS *et al.*, 2006). A kutatás szerint a búza fejlődése során a fényintenzitás volt a bokrosodást leginkább befolyásoló tényező. Az oldalhajtások számának növekedése hozzájárult a kalászok kialakulásához és növekedéséhez, és magas intenzitású vörös fény alatt nevelt növények hozamnövekedését eredményezte. Hasonló következtetésre jutottak, amikor angol perjében vizsgálták a fényintenzitás és a spektrális összetételének hatásait, akkor az oldalhajtások száma szignifikánsan több volt a magas fényintenzitásnál nevelt növényekben, mint alacsony intenzitásnál, bár ez független volt a vörös/távoli vörös spektrum arányától (GAUTIER *et al.*, 1999). Ezekben az esetekben a magas fényintenzitás elegendő asszimilátumot biztosított a bokrosodási csomókból fejlődő oldalhajtások intenzív növekedéséhez és fejlődéséhez és nem volt

szükség a létrehozott hajtások megnyúlásához szükséges erőforrások aktiválására. Az alacsonyabb fényintenzitás esetén azonban a szubsztrátok korlátozott elérhetősége csökkentette az oldalhajtások számát. A kutatás során az nyert bizonyítást, hogy a fény spektrális összetétele nem okozott szignifikáns különbségeket az oldalhajtások kialakulásában a búza korai fejlődési szakaszában. Azonban lehetséges, hogy sem a túl sűrűn egymás mellett növekedő növények, sem pedig a levélnövekedés intenzitása nem fejtett ki elégséges árnyékoló hatást ahhoz, hogy elérje a szakirodalomban már meghatározott vörös/távoli vörös arány küszöbértéket (még a távoli vörös fénykezelés hatására sem). Úgy tűnik, hogy az oldalhajtások fényfüggő fejlődését elsősorban a fényintenzitás és nem pedig a fény spektrális összetétele határozza meg addig, amíg a növények elegendő asszimilátumot nem tudnak előállítani a növekedésükhöz. Fontos azonban szem előtt tartani, hogy más környezeti tényezők, mint például a hőmérséklet, a víz és a különféle tápanyagok rendelkezésre állása is befolyásolja az oldalhajtások és ezáltal a bokrosodás kialakulását (ASSUERO és TOGNETTI, 2010).

A szármegnyúlás során a fény spektrális összetétele számottevőbb befolyással volt, mint a fényintenzitás, ezáltal a búza magasságának nagyobb eltérését eredményezte. A szármegnyúlást több fotoreceptor összehangolt módon szabályozza (FOLTA és CHILDERS, 2008). A vörös és távoli vörös fényérzékelő fitokrómok (A és B), valamint a kék spektrumot érzékelő fototropinok és kriptokrómok hozzájárulnak a szár megnyúlásának gyors gátlásához (PARKS *et al.*, 2001), míg a fény zöld spektrumtartománya antagonistaként hat a kék és a vörös spektrum által kiváltott gátló effektussal (FOLTA, 2004). Ezeket a hatásokat elsősorban a fényhiányos környezet hipokotil megnyúlására kifejtett hatásának kutatása során figyelték meg (APPELGREN, 1991). Ezekkel az eredményekkel összhangban a távoli vörös fénykezelés elősegítette a szár meghosszabbodását, míg a kék fénnel történő kezelés gátolta azt. Ez a kutatásban használt fénykörnyezetek alatt a legmagasabb, illetve a legkisebb méretű búza eredményezte. A távoli vörös kezeléssel csak az internódiumok hosszabbodtak meg, de nem volt különbség azok számában, hasonlóan a szakirodalom korábbi megállapításához (KIM S. J. *et al.*, 2004). A kutatás során alkalmazott rózsaszín, normál és magas intenzitású vörös fénykezelés hatása hasonló magasságú növényeket eredményezett, ezzel bizonyítva, hogy a fényintenzitás és a fény vörös spektrumtartománya marginális szerepet játszik a szármegnyúlásban. Azonban a teljesség igényéhez meg kell említeni, hogy a fitotron kamrákban a kék fénykezelés spektruma kék és vörös spektrális komponensekből is állt (400–500 nm és 600–700 nm között); míg a közbenső régió (500 és 600 nm között) hiányzott. A többi fénykezelés esetében, beleértve a fluoreszcens fehéret is, a spektrum a zöld spektrális összetevőt is tartalmazta. Ezek az eredmények megerősítik, hogy a kék alacsonyabb és a távoli vörös fényspektrum magasabb aránya a szármegnyúlás folyamán aktiválja a búza jellegzetes árnyékelkerülési tünetegyüttesét. Ezzel párhuzamosan megfigyelték a zöld fény

antagonista hatását a növekedés gátlására is. A fény erőssége, spektrális összetétele, valamint a fényhatások időtartama számos fotoreceptor, beleértve a fitokrómokat, a kriptokromokat és a fotoszintetikus pigmenteket is, a fénnel való kölcsönhatásuk révén befolyásolják a kalászhányás idejét, melyek közül néhányuk antagonisztikus módon fejt ki a hatását (LIN, 2000; THOMAS, 2006). Alapvetően a kék, a vörös és a távoli vörös spektrum befolyásolja leginkább a virágzást. A kutatás során megállapítható, hogy mind a kalászkialakulás kezdete, mind pedig a kalászhányási idő elcsúszott, amikor a növények a kék fénykezelés alatt nőttek, aminek az asszimilátumok termelésének csökkenése lehet az oka. A magas fényintenzitás nem hozta korábbra a kalászhányás idejét, ami arra utal, hogy a fény erőssége kisebb szerepet játszik a virágzáshoz szükséges komplex folyamatokban. A legkorábbi kalászhányási idő a fluoreszcens fehér és rózsaszín fénykezelések alatt nevelt búza esetében volt, ahol a kék és a piros spektrum arány körülbelül azonos volt, azonban ezek nem különböztek szignifikánsan a távoli vörös és magas intenzitású vörös fénykezelések hatásaitól, így valószínűleg a kék és a vörös spektrum relatív aránya szintén befolyásolhatja a kalászosulási időt. A különböző fénykörnyezet a redox rendszer mellett a szabad aminosavak mennyiségét és arányát is befolyásolta a termésérésig nevelt búza esetében is. Az eredmények alapján érdemes lenne a kalászfejlődésben is szerepet játszó metabolikus útvonalak erősítésével befolyásolni az anyagcserét, úgy hogy a növény minél hatékonyabban legyen képes a rendelkezésre álló erőforrások jobb kihasználására, ezzel csökkentve például a nitrogén fejtrágyázás során a műtrágya igényt.

6.5. A fényviszonyok hatása a termésérésig nevelt búza redox homeosztázisára és szabad aminosav tartalmára

A glutation a tiol-függő redox homeosztázis szabályozásának és fenntartásának központi eleme a sejtekben, és fontos szerepet játszik a növények egyedfejlődése során (CEJUDO *et al.*, 2014). Habár az összglutation mennyiségét és redukált és oxidált formáinak arányát csak kismértékben befolyásolták a kutatás során alkalmazott különféle fénykörnyezetek a búza zászlósleveliben, azonban ez az arány szignifikánsan magasabb volt a rózsaszín és a távoli vörös fénykezelés alatt nevelt búza esetében a többi kezeléshez képest. A redukált glutation nagy mennyisége biztosítja a H_2O_2 mint reaktív oxigénforma hatékony eltávolítását a sejten belül (FOYER és NOCTOR, 2011). Annak ellenére, hogy a magas intenzitású vörös fénykezelés alatt nevelt búza magas γ EC képződést mutattak, ami a GSH szintézisének korlátozó lépése, ezzel párhuzamosan magas GSH felhalmozódás nem volt megfigyelhető, így jelezve a molekula további metabolizmusát. A vizsgált fénykezelések közül a távoli vörös spektrum elsősorban a redukált glutation és γ -glutamilsztein oxidált formáinak arányára volt leginkább hatással. Ezek az eredmények azt is bizonyították, hogy a spektrális fénykörnyezet megváltozása befolyásolja a

GSH/GSSG arányt a búzában. A megfelelő antioxidás, ezen belül is a GSH/GSSG arány létfontosságú a celluláris redox környezet megfelelő szabályozásához, mivel számos redox-függő anyagcsere-folyamat érintett, mint például a Calvin-ciklus, a keményítő anyagcsere és a lipid-szintézis (GEIGENBERGER és FERNIE, 2014). A GSH közvetlen belépése a fény által szabályozott különféle fiziológiai folyamatokba egy glutation-S-transzferáz révén lehetséges, amely kölcsönhatásba lép a távoli vörös spektrumra nem érzékeny 219 fehérjével, mivel a glutation-S-transzferázt kódoló gén expressziója különbözőképpen is szabályozható a távoli vörös és egyéb spektrumtartomány által (CHEN *et al.*, 2007). A metabolikus folyamatok fényfüggő szabályozásában a GSH más redox vegyületekkel, például tioredoxinokkal és glutaredoxinokkal (a ferredoxinok és a NADPH révén) kölcsönhatva vesz részt (DIETZ és PFANNSCHMIDT, 2011).

A kutatás és a szakirodalmi adatok alapján is alátámasztható, hogy a vörös/távoli vörös spektrális komponensek arányának a megváltozása kiemelkedő fontossággal bír ezen anyagcsere folyamatok irányításában. A nitrát-asszimiláció és a nitrogén aminosavakba történő beépülése nemcsak megfelelő redukáló képességet, hanem a fotoszintézisből származó energiát is igényel, így a különböző fényviszonyok metabolizmusra gyakorolt közvetett hatását a szabad aminosav mennyiségi meghatározásával nyomon lehet követni. A szabad aminosavak elérhetősége fontos a fehérjék és számos más metabolit bioszintéziséhez. A nagyobb fotoszintetikus aktivitást, amelyet a magas intenzitású vörös fénykezelés váltott ki, intenzívebb bioszintézis által a teljes szabad aminosav tartalom növekedése kísérte. Normál fényintenzitás esetén a magasabb vörös/távoli vörös spektrum aránya alacsonyabb teljes szabad aminosav tartalmat eredményezett a kék és normál intenzitású vörös fény esetében a többi eltérő spektrális körülményekhez képest. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a fehérjék és más metabolitok szintéziséhez a szabad aminosavak mennyisége és elérhetősége a sejten belül a fény mennyiségétől és minőségétől is függ. Az azonos bioszintetikus aminosav családokban az egyes aminosavak mennyiségét a különböző fényviszonyok eltérően befolyásolták. Ez alátámasztja azt is, hogy a fény spektrális összetétele fontos az egyes szabad aminosavak szintjének sejten belüli kiigazításában, valamint az egyes aminosavakból szintetizálódó metabolitok szintjét is szabályozhatja. A Glu központi szerepet játszik több más biomolekula-metabolizmusban, mint a GSH, a Pro és poliaminok (az Arg-en keresztül). Ennek megfelelően a magasabb Pro tartalom alacsonyabb Glu tartalom kísérte a kék fénykezelés alatt nevelt növények esetében, összehasonlítva a többi spektrális kezeléssel, azonban kivételt képezett ez alól a magas intenzitású vörös fénykezelés esetében a Pro, valamint a fluoreszcens fehér fénykezelés esetében a Glu mennyisége. A Pro szintet nagymértékben befolyásolták a különböző fénykezelések, amint azt a kék fénykezelés alatt nevelt növények esetében a négyszer nagyobb Pro koncentráció igazolja a távoli vörös fénykezeléshez képest. A

különböző spektrumtartományok által kiváltott hasonló mértékű Glu tartalombeli változás volt megfigyelhető, ezzel utalva e két aminosav anyagcseréjének lehetséges összeköttetésére. A búza Pro tartalmának legnagyobb növekedését a kék fénykezelés hatása alatt figyelték meg korábban, valamint ezt a jelenséget paradicsom esetében is alátámasztották. (KIM *et al.*, 2013). A fény spektrum Pro-t szabályozó szerepének további bizonyítékait az *Arabidopsis*-ban találták meg. Ezekben olyan vörös spektrumot érzékelő fitokrómokat találtak, amelyek a Pro tartalom szabályozására szolgáltak (YANG *et al.*, 2016). A Pro tartalom fényfüggő szabályozása a növekedés és az egyedfejlődés során különféle környezeti körülmények között nagyon fontos szerepet tölt be, mivel ez egy multifunkcionális aminosav, amely részt vesz a jelátviteli rendszer, az energiaállapot, az ozmotikus és a redox környezet szabályozásában (SZABADOS és SAVOURÉ, 2010). Bizonyos szabad aminosavak segítik a különféle stresszhatásokkal szembeni védekezést (például a Pro), így végsősoron az aminosavak mennyisége a növény fiziológiai állapotán túl a termés minőségét is befolyásolhatja, valamint az antioxidáns rendszer megfelelő működését is segíti. Mivel fény befolyásolja a szabad aminosavak mennyiségét és arányát, érdemes lehet átgondolni például a búzanövények fejtrágyázásának napszak függő alkalmazását a növények minél megfelelőbb fiziológiai állapotának kialakítása és a szemtermés minél magasabb minősége érdekében.

6.6. Következtetések

A fény intenzitásának és spektrumának változásai befolyásolják a fotoszintézist és a vele szoros kapcsolatban álló redox rendszert a búzában. A glutation mennyiségének és redox állapotának változásai kapcsolatban állhatnak a fényfüggő glutation és aminosav metabolizmus transzkripció szintű szabályozásával. Ezt a kapcsolatot támasztja alá a GSH koncentráció pozitív és a GSSG arány negatív korrelációja az ETR-vel. Ez azt jelenti, hogy a GSH koncentráció növekedésével ezek a paraméterek is nagyobbak lesznek, míg a GSSG arány növekedésével, ami a sejtekben oxidálóbb környezetet eredményez, kisebbek lesznek.

A búza teljes felnevelése során a fényviszonyok változásai hatással voltak a fejlődésre és az anyagcserére. A kutatás során elsősorban a fényintenzitás volt leginkább hatással a fotoszintetikus aktivitásra és így a növények biomassza termelésére. Mindezek mellett még kiemelkedő jelentősége volt a növények bokrosodási szakaszában is. A fényminőség befolyásolta a búza szármegnyúlását, amelyet antagonistaként a kék és a távoli vörös fény befolyásolt leginkább. A kalászolási idő elhúzódása volt megfigyelhető a kék fénykezelés hatására, míg a legkorábbi kalászolási időt akkor volt megfigyelhető, amikor a kék és a vörös spektrum aránya körülbelül azonos volt. A fényminőség és a mennyiség megváltoztatta a zászlóslevelek anyagcseréjét is, melyek fontos forrásként szolgálnak a búzaszemek tartaléktápanyagainak

felhalmozódásához. Annak ellenére, hogy a kék kezelés stimulálta a sztómák nyílását, a zászlós levelek CO₂ asszimilációs kapacitása alacsony maradt. A tiolok redox állapotát elsősorban a távoli vörös fénykezelés befolyásolta. Ezen metabolitok, például a γ -EC, a cisztein és a glutation redukált és oxidált formáinak aránya módosult. A kék fénykezelés stimulálta a prolin anyagcserét. Összességében ezek az eredmények arra engednek következtetni, hogy a különböző fényviszonyok és azok módosítása a fejlődés során lehetővé teszi a búza növekedési feltételeinek optimalizálását hozzájárulva bizonyos tulajdonságai megváltoztatásához.

7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. A búza hajtásnövekedésében a kulcsfontosságú szerepet a fény intenzitása játssza, melynek növekedése esetén kisebb lesz a hajtáshossz. A vizsgált spektrális komponensek közül a kék és a távoli vörös fény volt a legnagyobb hatással a növények magasságára.
2. A növények fejlődését vizsgálva bebizonyosodott, hogy a bokrosodás mértéke a fényintenzitástól kismértékben függ, de a spektrális összetételtől nem. A kék fény kismértékben késlelteti a búza kalászerési folyamatait, de morfológiai különbséget nem okoz.
3. A fotoszintézis alapjául szolgáló klorofill a+b, valamint a karotinoidok mennyiségét a vizsgált fényviszonyok szignifikánsan nem befolyásolták. A pigmentek bioszintézisben résztvevő enzimeket kódoló gének kifejeződése sem változott.
4. Az antioxidánsok (GSH/GSSG és a prekursor CysS/Cys) össz mennyisége és redox állapota is fényfüggő változásokat mutatott mind az anyagcseretermék, mind a génexpresszió szintjén. A fényintenzitás csökkenésével kisebb lett a GSH/GSSG aránya, a távoli vörös fény pedig a glutation mennyiségét csökkentette.
5. A fényintenzitás növekedésével nagyobb lett számos szabad aminosav mennyisége az anyagcseréjükben kulcsfontosságú enzimek génexpressziós szintű szabályozása révén. Ezen kívül a kék, vörös és távoli vörös spektrális komponensek mennyisége is befolyásolta az aminosavak mennyiségét.

8. ÖSSZEFOGLALÁS

A kenyérbúza az emberiség egyik alapvető tápláléka évezredek óta és hazánkban is kiemelkedő fontossággal bír (PINKE *et al.*, 2024). Genetikája rendkívül összetett, ezért sok lehetőség rejtőzik benne (GÁLVEZ-GALVÁN *et al.*, 2024). A fény, mint környezeti tényező alapvetően meghatározza a növények egyedfejlődését, azonban komplex transzkripciós szintű szabályozása még kevésbé ismert. A fotoszintézisen keresztül képződő anyagcseretermékek alapvetően meghatározzák a növények fejlődését (XU *et al.*, 2023). A fény, annak intenzitása és spektrális komponensei nemcsak közvetlenül a fotoszintézis útján, hanem közvetett úton is szabályozzák a növények anyagcseréjét (HUQ *et al.*, 2024). A redox homeosztázis fenntartása és a stressz elleni védekezés egyik kulcsmolekulája a glutation (SULIMAN *et al.*, 2024). A fejlődés és növekedés szempontjából az anyagcserefolyamatok közül a szerves nitrogén szerves kötésekbe való beépítése az egyik kulcsfontosságú lépés, hiszen ezúton képződnek a különféle aminosavak és belőlük a fehérjék (CHENG *et al.*, 2024). Kutatásom fő tárgya az volt, hogy megállapítsam a különféle fényintenzitások és spektrális összetételek hatását a búza növekedésére, fejlődésére, fotoszintézisére, glutation és aminosav anyagcseréjére.

A kutatás alanyául a *Triticum aestivum* L. ssp. *aestivum* cv. Chinese Spring (CS) genotípus szolgált, melyet kontrollált körülményeket biztosító fitotron kamrákban neveltem különféle fénykezelések alatt. Az analízisekhez a második legfiatalabb teljes levelüket választottam ki. A termésérésig nevelt növények esetében a *Triticum aestivum* L. ssp. *aestivum* cv. 'Mv Kikelet' genotípus zászlós leveleit használtam fel a biokémiai vizsgálatokhoz. A kutatás során vizsgáltam a növények növekedését, frisstömegét és kalászolását is. A növényi kivonatok pigmenttartalmát spektrofotometriásan határoztam meg. A szabad aminosav tartalmat egy ioncserés Automatikus Aminosav Analizátorral, míg a tiolokat, azaz a redukált és oxidált glutation mennyiségét RP-HPLC-vel határoztam meg. A metabolitok nagyműszeres analízise mellett a glutation és az aminosav anyagcserét génexpressziós szinten is vizsgáltam. Ennek során az RNS izolálást cDNS írás követte, majd a transzkriptumok szintjét RT-qPCR-rel határoztam meg. A kapott eredményeket egytényezős varianciaanalízissel (ANOVA) és hierarchikus klaszterezéssel hasonlítottam össze.

A fényintenzitás növekedését (alacsony - normális - magas) a hajtások friss tömegének, a fotoszintézis aktivitásának és a glutation tartalomnak egyidejű növekedése kísérte. Ezeket a paramétereket befolyásolta a kék, a vörös és a távoli vörös spektrum aránya által módosított fénykörnyezet is (melyre kék, rózsaszín és távoli vörös fényként hivatkoztam) a normál fehér fényhez képest. A fotoszintetikus aktivitás és a glutation tartalom 50 %-kal csökkent, és a glutation-diszulfid százalékos aránya (ami a szövetek redox állapotát jellemzi) a teljes glutation tartalomra vonatkoztatva megduplázódott a távoli vörös fény hatására. Az antioxidáns glutation

szintjének és ezzel a redox állapotnak a változásait a fénynek a szintézisre gyakorolt hatása okozta, mely összefüggésben áll a szintézishez kapcsolódó gének transzkripciós változásaival. A fényviszonyok módosítása szintén nagymértékben befolyásolta a szabad aminosavak mennyiségét és arányát. A teljes szabad aminosav tartalmat nagymértékben indukálta a fényintenzitás növekedése, a rózsaszín fény alatt nevelt növények esetében viszont jelentősen csökkent a mennyiségük a normál intenzitású fehér fényhez képest. A különböző intenzitású és eltérő spektrális összetételű fény az aminosav-családok és az egyes aminosavak mennyiségét külön-külön is befolyásolta. Azonban a Pro, a Met, a Thr, az Orn és a cisztationin ebből a szempontból kivételt képez. Amint az aminosavszinteknél megfigyelhető, az anyagcserében részt vevő számos gén expressziója szintén fokozódott a fényintenzitás növekedésével egyidejűleg. Érdekes módon a spektrum módosítása nagymértékben gátolta ezen gének többségének expresszióját.

A vizsgált paraméterek korrelációs elemzése azt mutatja, hogy a fényviszonyok változásai befolyásolhatják a búza növekedését a fotoszintézis és a szövetek glutationfüggő redox állapotának módosításán keresztül. Ez a folyamat befolyásolja a glutation és az aminosavak metabolizmusát transzkripciós szinten.

A búza eltérő spektrális összetételű és intenzitású fényen való nevelése során nemcsak fejlődése fényfüggő változásait mutattam ki, hanem a fénynek a fotoszintézisre és az anyagcserefolyamatokra kifejtett hatásait is feltártam. Így megállapítottam, hogy a búza hajtásnövekedésében a kulcsfontosságú szerepet a fény intenzitása játssza. A kék fény kismértékben késlelteti a búza kalászerési folyamatait, de morfológiai különbséget nem okoz. A fotoszintézis alapjául szolgáló klorofill a+b, valamint a karotinoidok mennyiségét a vizsgált fényviszonyok szignifikánsan nem befolyásolták a gének kifejeződési szintjén sem. Az antioxidánsok (GSH/GSSG és a prekursor CysS/Cys) össz mennyisége és redox állapota is fényfüggő változásokat mutatott mind az anyagcsere termék, mind a génexpressziós szintjén. A fényintenzitás növekedésével nagyobb lett számos szabad aminosav mennyisége az anyagcseréjükben néhány kulcsfontosságú enzimek génexpressziós szintű szabályozása révén, valamint a kék, vörös és távoli vörös spektrális komponensek mennyisége is befolyásolta az aminosavak mennyiségét.

A klímaváltozás következményeit figyelembe véve egyre sürgetőbbé válik a termesztett növényeink, köztük is a legfontosabb hazai kenyérgabona, a búza biztonságos termesztése érdekében a növényi fiziológiai folyamatok minél jobb megismerése és adaptálása ehhez a változó környezethez. Ezen új ismeretek segíthetnek a stressztolerancia javításában, melyek a hagyományos nemesítési eljárásokkal együtt növelhetik a búza genetikai diverzitását és a szemtermés minőségét.

SUMMARY

Bread wheat has been one of the main food of mankind for thousands of years in the World and in Hungary, too (PINKE *et al.*, 2024). Its genetics are extremely complex, so it has great potential in agriculture (GÁLVEZ-GALVÁN *et al.*, 2024). Light as an environmental factor basically determines the growing of plants but the complex transcriptional regulation is not known entirely. Metabolic products formed through photosynthesis fundamentally determine the development of plants (XU *et al.*, 2023). The light, its intensity, and its spectral components not only directly control the metabolism of plants through photosynthesis but also indirectly regulate the metabolism of plants via their metabolites (HUQ *et al.*, 2024). A key molecule of redox homeostasis and stress control is glutathione (SULIMAN *et al.*, 2024). Among the metabolic processes, the assimilation of inorganic nitrogen into organic bonds is formed as one of the key steps to synthesize various amino acids and proteins in terms of development and growth (CHENG *et al.*, 2024). The effects of various light intensities and spectral compositions on growing, development, blooming, photosynthesis, glutathione and amino acid metabolism were compared in wheat.

The subject of my research was *Triticum aestivum* L. ssp. *aestivum* cv. Chinese Spring (CS) genotype, which I subjected to various light treatments in phytotron chambers that provide controlled conditions. For analyses, I chose their second youngest full leaf. In the case of mature crops, the *Triticum aestivum* L. ssp. *aestivum* cv. ‘Mv Kikelet’ genotype was used, and its flag leaves were taken for biochemical tests. During the research, I also investigated the growth and weight of plants, and earing, too. The pigment content of the plant extracts was determined by spectrophotometry. The free amino acid content was identified by an ion exchange Automatic Amino acid Analyzer, while thiols (the amount of reduced and oxidized forms), were determined by RP-HPLC. In addition to analytical methods, glutathione and amino acid metabolism were also determined at gene expression level. In this method, RNA isolation was followed by cDNA writing and then the level of transcripts was determined by RT-qPCR. The samples were subjected to RT-qPCR-based examination with the help of unique primers to track transcription-level changes. I compared the results with one-factor (ANOVA) and hierarchical cluster analysis.

Increase of light intensity (low - normal - high) was accompanied by a simultaneous increase in the shoot fresh weight, photosynthetic activity, and glutathione content. These parameters were also affected by the modification of the ratios of blue, red and far-red components (referred to as blue, pink and far-red lights) compared to normal white light. The photosynthetic activity and the glutathione content decreased to 50 % and the percentage of glutathione disulfide (characterising the redox state of the tissues) in the total glutathione pool doubled in far-red light.

The alterations in the level and redox state of the antioxidant glutathione resulted from the effect of light on its synthesis as it could be concluded from the changes in the transcription of the related genes. Modification of the light conditions also greatly affected both the amount and the ratio of free amino acids. The total free amino acid content was greatly induced by the increase of light intensity and was greatly reduced in pink light compared to the normal intensity white light. The ratio of amino acid families and concentrations of most amino acids were similarly affected by the light conditions as described for the total free amino acid content but Pro, Met, Thr, Orn and cystathionine showed unique response to light. As observed for the amino acid levels, the expression of several genes involved in their metabolism also increased due to increased light intensity. Interestingly, the modification of the spectrum greatly inhibited the expression of most of these genes.

Correlation analysis of the investigated parameters indicates that changes in the light conditions may affect growth through the adjustment of photosynthesis and the glutathione-dependent redox state of the tissues. This process modifies the metabolism of glutathione and amino acids at transcriptional level.

When growing wheat plants in different spectral compositions and intensity of light, I not only showed the light-dependent changes in their maturing, but also revealed the effects of light on photosynthesis and metabolism. I found that the key role of growing wheat plants was the intensity of light. The blue light slightly delays the ripening processes of wheat but does not cause a morphological difference. The amount of chlorophyll a+b and carotenoids, which are the basis of photosynthesis, were not significantly influenced by light, neither the level of gene expression. The total amount and different redox state of the antioxidants (GSH/GSSG and precursor CysS/Cys) also showed light-dependent changes with their transcriptional level. The amount of free amino acids was increased with the increasing intensity of light through some key enzymes in gene expression level, and the ratio of blue, red and far-red spectral components also affected the amount of amino acids.

Considering the consequences of climate change, it is becoming increasingly urgent to get to know and adapt plant physiological processes to the changing environment in addition to the safe cultivation of our cultivated crops, including wheat, the most important domestic bread grain. This new knowledge can help to improve the stress tolerance of wheat, which, together with traditional breeding methods, can increase the genetic diversity of wheat and the quality of the grain.

9. MELLÉKLETEK

M.1. Irodalomjegyzék

- ABDEL-GHANY, S.E., MÜLLER-MOULÉ, P., NIYOGI, K.K., PILON, M., SHIKANAI, T. (2005): Two P-Type ATPases Are Required for Copper Delivery in *Arabidopsis thaliana* Chloroplasts. Plant Cell Online. 2005; 17: 1233–1251. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.030452> PMID: 15772282
- AGRÁRGAZDASÁGI KUTATÓ INTÉZET (2019): A klímaváltozás hatásának modellezése a főbb hazai gabonafélék esetében, DOI: <http://doi.org/10.7896/ak1901> ISBN 978-963-491-605-5 ISSN 2061-8204 (Agrárgazdasági Könyvek sorozat) AKI
- ALLAN, A. C. (1997). Two Distinct Sources of Elicited Reactive oxygen species in tobacco epidermal cells. The plant cell online, 9(9), 1559–1572. doi:10.1105/tpc.9.9.1559
- ANTONIOU, C., CHATZIMICHAIL, G., XENOFONTOS, R., PAVLOU, J.J., PANAGIOTOU, E., CHRISTOU, A., FOTOPOULOS, V. (2017): Melatonin systemically ameliorates drought stress-induced damage in *Medicago sativa* plants by modulating nitro-oxidative homeostasis and proline metabolism. J. Pineal Res. 2017, 62, e12401, doi:10.1111/jpi.12401.
- ANWAR, A., SHE, M., WANG, K., & YE, X. (2020): Cloning and molecular characterization of *Triticum aestivum* ornithine amino transferase (TaOAT) encoding genes. BMC Plant Biology, 20(1). doi:10.1186/s12870-020-02396-2
- ANWAR, A., WANG, K., WANG, J., SHI, L., DU, L., & YE, X. (2021): Expression of *Arabidopsis* ornithine aminotransferase (AtOAT) encoded gene enhances multiple abiotic stress tolerances in wheat. Plant Cell Reports, 40(7), 1155–1170. doi:10.1007/s00299-021-02699-0
- APARICIO, P. J., & QUINONES, M. A. (1991): Blue light, a positive switch signal for nitrate and nitrite uptake by the green alga *Monoraphidium braunii*. Plant physiology, 95(2), 374–378. doi:10.1104/pp.95.2.374
- APPELGREN, M. (1991): Short communication effects of light quality on stem elongation of *Pelargonium in vitro*. Sci. Hortic. (Amsterdam) 45, 345–351. doi: 10.1016/0304-4238(91)90081-9
- APPENROTH, K.-J., MECO, R., JOURDAN, V., LILLO, C. (2000): Phytochrome and post-translational regulation of nitrate reductase in higher plants. - Plant Sci. 159: 51-56.
- ASADA, K. (1994): Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues. In: Foyer CH, Mullineaux PM (eds) Causes of photooxidative stress and amelioration of defense systems in plants. CRC Press, Boca Raton, pp 77–104
- ASADA, K., TAKAHASHI M. (1987): Production and scavenging of active oxygen in photosynthesis. 227–287. p. In: KYLE D. J., OSMOND C. B., ARNTZEN C. J. (Szerk.): Topics in Photosynthesis: Photoinhibition 9. Amsterdam: Elsevier, 315 p.
- ASPINALL, D. & PALEG, L.G. (1981): Proline accumulation: physiological aspects, In: Paleg, L.G. and Aspinall, D. Eds., The physiology and biochemistry of drought resistance in plants, Academic Press, Sydney, 205-241.

- ASSUERO, S. G., & TOGNETTI, J. A. (2010): Tillering regulation by endogenous and environmental factors and its agricultural management. *Am. J. Plant Sci. Biotechnol.* 4, 35–48.
- ATILIO J., B., & CAUSIN, H. F. (1996): The central role of amino acids on nitrogen utilization and plant growth. *Journal of Plant Physiology*, 149(3-4), 358–362. doi:10.1016/s0176-1617(96)80134-9
- AZAD, M. O. K., KJAER, K. H., ADNAN, M., NAZNIN, M. T., LIM, J. D., SUNG, I. J., LIM, Y. S. (2020): The evaluation of growth performance, photosynthetic capacity, and primary and secondary metabolite content of leaf lettuce grown under limited irradiation of blue and red LED light in an urban plant factory. *Agriculture*, 10(2), 28. doi:10.3390/agriculture10020028
- AZEVEDO, R., LANCIEN, M., LEA, P.J. (2006): The aspartic acid metabolic pathway, an exciting and essential pathway in plants. *Amino Acids* 30:143–62, 32
- BADR, A., BASUONI, M.M., IBRAHIM, M. (2024): Ameliorative impacts of gamma-aminobutyric acid (GABA) on seedling growth, physiological biomarkers, and gene expression in eight wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under salt stress. *BMC Plant Biol* 24, 605 (2024). <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05264-5>
- BAHRMAN, N., GOUY, A., DEVIENNE-BARRET, F., HIREL, B., VEDELE, F., & GOUIS, J. L. (2005): Differential change in root protein patterns of two wheat varieties under high and low nitrogen nutrition levels. *Plant Science*, 168(1), 81–87. doi:10.1016/j.plantsci.2004.07.035
- BALAFREJ, H., BOGUSZ, D., TRIQUI, Z.-E. A., GUEDIRA, A., BENDAOU, N., SMOUNI, A., & FAHR, M. (2020): Zinc Hyperaccumulation in Plants: A Review. *Plants*, 9(5), 562. doi:10.3390/plants9050562
- BALL, L., ACCOTTO G-P., BECHTOLD, U., CREISSEN, G., FUNCK, D., JIMENEZ, A., KULAR, B., LEYLAND, N., MEJIA-CARRANZA, J., REYNOLDS, H., KARPINSKI, S., MULLINEAUX, P. M. (2004): Evidence for a direct link between glutathione biosynthesis and stress defense gene expression in *Arabidopsis*. *The plant cell online*, 16(9), 2448–2462. doi:10.1105/tpc.104.022608
- BALOGH, E., KALAPOS, B., AHRES, M., BOLDIZSÁR, Á., GIERCZIK, K., GULYÁS, ZS., GYUGOS, M., SZALAI, B., NOVÁK, A., & KOCSY, G. (2022): "Far-red light coordinates the diurnal changes in the transcripts related to nitrate reduction, glutathione metabolism and antioxidant enzymes in barley" *International journal of molecular sciences* 23, no. 13: 7479. <https://doi.org/10.3390/ijms23137479>
- BALOTF, S., KAVOOSI, G., & KHOLDEBARIN, B. (2015): Nitrate reductase, nitrite reductase, glutamine synthetase, and glutamate synthase expression and activity in response to different nitrogen sources in nitrogen-starved wheat seedlings. *Biotechnology and Applied Biochemistry*, 63(2), 220–229. doi:10.1002/bab.1362
- BARNES, C., & BUGBEE, B. (1992): Morphological responses of wheat to blue light. *Journal of plant physiology*, 139(3), 339–342. doi:10.1016/s0176-1617(11)80347-0

- BARTOLI, CG., TAMBUSSI, EA., DIEGO, F., FOYER, CH. (2009): Control of ascorbic acid synthesis and accumulation and glutathione by the incident light red/far red ratio in *Phaseolus vulgaris* leaves. FEBS Lett. Federation of European Biochemical Societies; 2009; 583: 118–122. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2008.11.034> PMID: 19059408
- BATTLE, MW., JONES, MA. (2020): Cryptochromes integrate green light signals into the circadian system. Plant Cell Environ. 2020 Jan;43(1):16-27. doi: 10.1111/pce.13643. Epub 2019 Aug 27. PMID: 31410859; PMCID: PMC6973147.
- BECKER, B., HOLTGREFE, S., JUNG, S., WUNRAU, C., KANDLBINDER, S., BAIER M., DIETZ, K.J., BACKHAUSEN, J.E. & SCHEIBE, R. (2006): Influence of the photoperiod on redox regulation and stress responses in *Arabidopsis thaliana* L. (Heynh.) plants under long- and short-day conditions. Planta 224, 380–393.
- BECKER, T.W., FOYER, C., CABOCHE, M. (1992): Light-regulated expression of the nitrate-reductase and nitrite-reductase genes in tomato and in the phytochrome-deficient aurea mutant of tomato. - Planta 188: 39-47.
- BENJAMIN, J.M., PETER, J.L. (1976): The pathway of nitrogen assimilation in plants [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)84362-9](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)84362-9) Phytochemistry Volume 15, Issue 6, 1976, Pages 873-885
- BERTHE-CORTI, L., HULSCH, R., NEVRIES, U., ECKARDT-SCHUPP, F. (1992): Use of batch and fed-batch fermentation for studies on the variation of glutathione content and its influence on the genotoxicity of methyl-nitro-nitrosoguanidine in yeast. Mutagenesis 7:25–30
- BEUVE, N., RISPAIL, N., LAINE, P., CLIQUET, J. B., OURRY, A., & LE DEUNFF, E. (2004): Putative role of γ -aminobutyric acid (GABA) as a long-distance signal in up-regulation of nitrate uptake in *Brassica napus* L. Plant Cell Environ. 27, 1035–1046. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01208.x
- BIRTIC, S., KSAS, B., GENTY, B., MUELLER, M. J., TRIANTAPHYLIDÈS, C., & HAVAUX, M. (2011): Using spontaneous photon emission to image lipid oxidation patterns in plant tissues. The Plant Journal, 67(6), 1103–1115. doi:10.1111/j.1365-313x.2011.04646
- BISWAL, B., JOSHI, P.N., RAVAL, M.K. (2011): Photosynthesis, a global sensor of environmental stress in green plants: stress signalling and adaptation. Current Science 101: 47-56.
- BOLDIZSÁR, Á., SIMON-SARKADI, L., SZIRTES, K., SOLT&Z, A., SZALAI, G., KEYSTER, M., KOCSY, G. (2013): Nitric oxide affects salt-induced changes in free amino acid levels in maize. Journal of Plant Physiology, 170(11), 1020–1027. doi:10.1016/j.jplph.2013.02.006 .
- BORBÉLY, P., GASPERL, A., PÁLMAI, T., AHRES, M., ASGHAR, M.A., GALIBA, G., MÜLLER, M., & KOCSY, G. (2022): "Light intensity- and spectrum-dependent redox regulation of plant metabolism" Antioxidants 11, no. 7: 1311. <https://doi.org/10.3390/antiox11071311>
- BOUCHÉ, N., & FROMM, H. (2004): GABA in plants: just a metabolite? Trends Plant Sci. 9, 110–115. doi: 10.1016/j.tplants.2004.01.006

- BOULAHIA, K., CAROL, P., PLANCHAIS, S., & ABROUS-BELBACHIR, O. (2016): *Phaseolus vulgaris* L. seedlings exposed to prometryn herbicide contaminated soil trigger an oxidative stress response. J. Agric. Food Chem. 64, 3150–3160. doi: 10.1021/acs.jafc.6b00328
- BÄUTIGAM, K., DIETZEL, L., & PFANNSCHMIDT, T. (2010): Hypothesis: a binary redox control mode as universal regulator of photosynthetic light acclimation. Plant Signaling & Behavior 5, 81–85.
- BÄUTIGAM, K., DIETZEL, L., KLEINE, T., (2009): Dynamic plastid redox signals integrate gene expression and metabolism to induce distinct metabolic states in photosynthetic acclimation in *Arabidopsis*. The Plant Cell 21, 2715–2732.
- BRAZAITYTĖ, A., SAKALAUSKIENĖ, S., SAMUOLIENĖ, G., JANKAUSKIENĖ, J., VIRŠILĖ, A., NOVIČKOVAS, A., DUCHOVSKIS, P. (2015): The effects of LED illumination spectra and intensity on carotenoid content in *Brassicaceae* microgreens. Food Chemistry, 173, 600–606. doi:10.1016/j.foodchem.2014.10.077
- CANAS, R. A., VILLALOBOS, D. P., DIAZ-MORENO, S. M., CANOVAS, F. M., & CANTON, F. R. (2008): Molecular and functional analyses support a role of ornithine-aminotransferase in the provision of glutamate for glutamine biosynthesis during pine germination. Plant physiology, 148(1), 77–88. doi:10.1104/pp.108.122853
- CARDENAS-NAVARRO, R., ADAMOWICZ, S., ROBIN, P. (1998): Diurnal nitrate uptake in young tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants: test of a feedback-based model. - J. Exp. Bot. 49: 721-730.
- CARILLO, P., DELL' AVERSANA, E., MODARELLI, GC., FUSCO, GM., DE PASCALE, S., & PARADISO, R. (2020): Metabolic profile and performance responses of *Ranunculus asiaticus* L. hybrids as affected by light quality of photoperiodic lighting. Front. Plant Sci. 11:597823. doi: 10.3389/fpls.2020.597823
- CARILLO, P., MODARELLI, G. C., FUSCO, G. M., DELL' AVERSANA, E., ARENA, C., DE PASCALE, S., & PARADISO, R. (2021): Light spectral composition affects metabolic response and flowering in non-vernalized *Ranunculus asiaticus* L. Environmental and Experimental Botany, 192, 104649. doi:10.1016/j.envexpbot.2021.104649
- CATONI, E., DESIMONE, M., HILPERT, M., WIPF, D., KUNZE, R., SCHNEIDER, A., FROMMER, W. B. (2003): Expression pattern of a nuclear encoded mitochondrial arginine-ornithine translocator gene from *Arabidopsis* BMC Plant Biology, 3(1), 1. doi:10.1186/1471-2229-3-1
- CEJUDO, F. J., MEYER, A. J., REICHHELD, J. P., ROUHIER, N., & TRAVERSO, J. A. (2014): Thiol-based redox homeostasis and signaling. Front. Plant Sci. 5:266. doi: 10.3389/fpls.2014.00266
- CHAO, D.-Y., GABLE, K., CHEN, M., BAXTER, I., DIETRICH, C. R., CAHOON, E. B., SALT, D. E. (2011): Sphingolipids in the root play an important role in regulating the leaf ionome in *Arabidopsis thaliana*. The Plant Cell, 23(3), 1061–1081. doi:10.1105/tpc.110.079095

- CHAVES, I., POKORNY, R., BYRDIN, M., HOANG, N., RITZ, T., BRETTEL, K., ESSEN, L.-O., VAN DER HORST, G. T. J., BATSCHAUER, A. & AHMAD, M. (2011): The cryptochromes: blue light photoreceptors in plants and animals. *Annual review of Plant Biology*. 62(1): 335-364 p
- CHEN, C., CUI, X., ZHANG, P., WANG, Z., ZHANG, J. (2021): Expression of the pyrroline-5-carboxylate reductase (P5CR) gene from the wild grapevine *Vitis yeshanensis* promotes drought resistance in transgenic *Arabidopsis*, *Plant Physiology and Biochemistry*, Volume 168, 2021, Pages 188-201, ISSN 0981-9428, <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.10.004>
- CHEN, I. C., HUANG, I., LIU, M. J., WANG, Z. G., CHUNG, S. S., & HSIEH, H. L. (2007): Glutathione S-transferase interacting with far-red insensitive 219 is involved in phytochrome A-mediated signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 143, 1189–1202. doi: 10.1104/pp.106.094185
- CHEN, M., HAN, G., DIETRICH, C. R., DUNN, T. M., & CAHOON, E. B. (2006): The essential nature of sphingolipids in plants as revealed by the functional identification and characterization of the *Arabidopsis* LCB1 subunit of serine palmitoyltransferase. *The plant cell online*, 18(12), 3576–3593. doi:10.1105/tpc.105.040774
- CHEN, X., LI, W., LU, Q., WEN, X., LI, H., KUANG, T., LU, C. (2011): The xanthophyll cycle and antioxidative defense system are enhanced in the wheat hybrid subjected to high light stress. *Journal of Plant Physiology*, 168(15), 1828–1836. doi:10.1016/j.jplph.2011.05.019
- CHEN, Z., CUIN, T. A., ZHOU, M., TWOMEY, A., NAIDU, B. P., & SHABALA, S. (2007): Compatible solute accumulation and stress-mitigating effects in barley genotypes contrasting in their salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58(15-16), 4245–4255. doi:10.1093/jxb/erm284
- CHENG, J., CHENG, J., SUN, R., CAO, S., WANG, X., & YANG, H. (2024): Foliar application of amino acid biostimulants increased growth and antioxidant activity of *Epipremnum aureum*. *Cogent Food & Agriculture*, 10(1). <https://doi.org/10.1080/23311932.2024.2321680>
- CHOUDHARY, N.L., SAIRAM, R.K. TYAGI, A., (2005): Expression of delta1-pyrroline-5-carboxylate synthetase gene during drought in rice (*Oryza sativa* L.). *Indian journal of biochemistry & biophysics*, 42(6), o.366–370.
- CHRISTIE, J. M. (2007). Phototropin blue-light receptors. *Annual review of Plant Biology*. 58(1): 21-45 p
- COOK, CR. (2008): A question of intervention: American policymaking in Sierra Leone and the power of institutional agenda setting. *African Stud Q.* 2008; 10: 1–33.
- CORUZZI, G.M., ZHOU, L. (2001): Carbon and nitrogen sensing and signaling in plants: emerging "matrix effects". - *Curr. Opin. Plant Biol.* 4: 247-253.
- CRAWFORD, N.M., GLASS, A.D.M. (1998): Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants. *Trends in Plant Science*, 3:389–395
- CREN, M., HIREL, B. (1999): Glutamine synthetase in higher plants: Regulation of gene and protein expression from the organ to the cell. - *Plant Cell Physiol.* 40: 1187-1193

- DAT, J., VANDENABEELE, S., VRANOVÁ, E., VAN MONTAGU, M., INZÉ, D., VAN BREUSEGEM, F. (2000): Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences* 57: 779–795.
- DAVIDIAN, J.-C., & KOPRIVA, S. (2010): Regulation of sulfate uptake and assimilation—the same or not the same? *Molecular Plant*, 3(2), 314–325. doi:10.1093/mp/ssq001
- DAVIS, P. (2015): Lighting: the principles, Technical guide. AHDB Horticulture. Stoneleigh, Kenilworth, UK.
- DE SALVADOR, F. R., SCARASCIA MUGNOZZA, G., VOX, G., SCHETTINI, E., MASTRORILLI, M., & BOU JAODÉ, M. (2008): Innovative photoselective and photoluminescent plastic films for protected cultivation. *Acta Hortic.* 801(PART 1), 115–121. doi: 10.17660/ActaHortic.2008.801.7
- DELAUNEY, A. & VERMA, D., (1993): Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The plant journal*, 4(2), o.215–223.
- DELHON, P., GOJON, A., TILLARD, P., PASSAMA, L. (1996): Diurnal regulation of NO₃⁻ uptake in soybean plants. 4. Dependence on current photosynthesis and sugar availability to the roots. - *J. Exp. Bot.* 47: 893-900
- DEVOS, K.M., DOLEZEL, J., FEULLET, C. (2009): Genome organization and comparative genomics. In: CARVER B.F. (Szerk.) *Wheat: science and trade*. Wiley Blackwell, Danvers, 327-368. p.
- DI CERA, E. (2009): Serine proteases. *IUBMB life*, 61(5), o.510–5.
- DIAZ VIVANCOS, P., WOLFF, T., MARKOVIC, J., PALLARDÓ, F. V., & FOYER, C. H. (2010): A nuclear glutathione cycle within the cell cycle. *Biochemical Journal*, 431(2), 169–178. doi:10.1042/bj20100409
- DIETZ, K. J., & PFANNSCHMIDT, T. (2011): Novel regulators in photosynthetic redox control of plant metabolism and gene expression. *PlantPhysiol.* 155,1477–1485. doi: 10.1104/pp.110.170043
- DIXON, D. P., & EDWARDS, R. (2010): Glutathione Transferases. *Arabidopsis Book* 8:e0131. doi: 10.1199/tab.0131
- DIXON, D. P., MCEWEN, A. G., LAPTHORN, A. J., & EDWARDS, R. (2003): Forced evolution of a herbicide detoxifying glutathione transferase. *J. Biol. Chem.* 278, 23930–23935. doi: 10.1074/jbc.M303620200
- DONG, C., FU, Y., LIU, G., & LIU, H. (2014): Growth, photosynthetic characteristics, antioxidant capacity and biomass yield and quality of wheat (*Triticum aestivum* L.) exposed to LED light sources with different spectra combinations. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200(3), 219–230. doi:10.1111/jac.12059
- DROUX, M., (2004): Sulfur assimilation and the role of sulfur in plant metabolism: A survey. *photosynthesis research*, 79(3), o.331–348.
- DUNCANSON E., IP S.-M., SHERMAN A., KIRK D.W., WRAY J.L. (1992): Synthesis of nitrite reductase is regulated differently in leaf and root of barley (*Hordeum vulgare* L.) - *Plant Sci.* 87: 151-160.

- EBERHARD, S., FINAZZI, G., & WOLLMAN, F.-A. (2008): The dynamics of photosynthesis. annual review of genetics, 42(1), 463–515. doi:10.1146/annurev.genet.42.110807.091452
- EL-BASSIOUNY, H.M.S.; SADAK, M.SH. (2014): Impact of foliar application of ascorbic acid and α -tocopherol on antioxidant activity and some biochemical aspects of flax cultivars under salinity stress. Acta biol. Colomb. 2014, 20, doi:10.15446/abc.v20n2.43868.
- ELTHON, T.E. & STEWART, C.R., (1981): Submitochondrial location and electron transport characteristics of enzymes involved in proline oxidation. Plant physiology, 67(4), o.780–784.
- EPRINTSEV, A.T., ANOKHINA, G.B. & FEDORIN, D.N. (2021): Regulation of glutamate dehydrogenase activity in maize leaves (*Zea mays* L.) with change in the light conditions. Biol Bull Russ Acad Sci 48 (Suppl 3), S38–S44 (2021). <https://doi.org/10.1134/S1062359021060066>
- EVERS, J. B., VOS, J., ANDRIEU, B., & STRUIK, P. C. (2006): Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red:far-red ratio. Ann. Bot. 97, 649–658. doi: 10.1093/aob/mcl020
- FAGARD, M., LAUNAY, A., CLEMENT, G., COURTIAL, J., DELLAGI, A., FARJAD, M., MASCLAUX-DAUBRESSE, C. (2014): Nitrogen metabolism meets phytopathology. Journal of Experimental Botany, 65(19), 5643–5656. doi:10.1093/jxb/eru323
- FAIT, A., FROMM, H., WALTER, D., GALILI, G., & FERNIE, A. R. (2008): Highway or byway: the metabolic role of the GABA shunt in plants. Trends Plant Sci. 13, 14–19. doi: 10.1016/j.tplants.2007.10.005
- FAIT, A., NESI, A. N., ANGELOVICI, R., LEHMANN, M., PHAM, P. A., SONG, L., (2011): Targeted enhancement of glutamate-to- γ -aminobutyrate conversion in *Arabidopsis* seeds affects carbon-nitrogen balance and storage reserves in a development-dependent manner. Plant Physiol. 157, 1026–1042. doi: 10.1104/pp.111.179986
- FAN, X.-X., XU, Z.-G., LIU, X.-Y., TANG, C.-M., WANG, L.-W., & HAN, X. (2013): Effects of light intensity on the growth and leaf development of young tomato plants grown under a combination of red and blue light. Scientia Horticulturae, 153, 50–55. doi:10.1016/j.scienta.2013.01.017
- FAN, X.-X., XUE, F., SONG, B., CHEN, L.-Z., XU, G., & XU, H. (2019): Effects of blue and red light on growth and nitrate metabolism in Pakchoi. Open Chemistry, 17(1), 456–464. Doi:10.1515/chem-2019-0038
- FANTINI, E., & FACELLA, P. (2020): Cryptochromes in the field: how blue light influences crop development. Physiologia Plantarum. doi:10.1111/ppl.13088
- FEIRER, R. P., HOCKING, K. L., & WOODS, P. J. (1998): Involvement of arginine decarboxylase in the response of *Arabidopsis thaliana* to osmotic stress. Journal of Plant Physiology, 153(5-6), 733–738. doi:10.1016/s0176-1617(98)80228-9
- FINLAYSON, S. A., KRISHNAREDDY, S. R., KEBROM, T. H., & CASAL, J. J. (2010): Phytochrome regulation of branching in *Arabidopsis*. Plant Physiol. 152, 1914–1927. doi: 10.1104/pp.109.148833
- FOLTA, K. M. (2004): Green light stimulates early stem elongation, antagonizing light-mediated growth inhibition. Plant Physiol. 135, 1407–1416. doi: 10.1104/pp.104.038893

- FOLTA, K. M., & CHILDERS, K. S. (2008): Light as a growth regulator: controlling plant biology with narrow-bandwidth solid-state lighting systems. *HortScience* 43, 1957–1964. doi: 10.1186/1471-2164-12-360
- FORDE, B. G., & LEA, P. J. (2007). Glutamate in plants: metabolism, regulation, and signalling. *Journal of Experimental Botany*, 58(9), 2339–2358. doi:10.1093/jxb/erm121
- FORDE, B.G., (2014): Glutamate signalling in roots. *Journal of experimental botany*, 65(3), o.779–87.
- FOYER, C. H., & KUNERT, K., (2024): The ascorbate–glutathione cycle coming of age, *Journal of Experimental Botany*, 2024;, erae023, <https://doi.org/10.1093/jxb/erae023>
- FOYER, C. H., & NOCTOR, G. (2011): Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. *Plant Physiol.* 155, 2–18. doi: 10.1104/pp.110.167569
- FOYER, C. H., NOCTOR, G. (2005): Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant, Cell & Environment* 28: 1056–1071.
- FOYER, C. H., NOCTOR, G. (2009): Redox regulation in photosynthetic organisms: signalling, acclimation and practical implications. *Antiox. Redox. Signal.*, 11: 861-905.
- FOYER, C. H., NOCTOR, G. (2011): Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. *Plant Physiol* 155:2–18
- FOYER, C. H., PARRY, M., & NOCTOR, G. (2003): Markers and signals associated with nitrogen assimilation in higher plants. *Journal of Experimental Botany*, 54(382), 585–593. doi:10.1093/jxb/erg053
- FRANKLIN, K. A., & WHITELAM, G. C. (2007): Phytochrome a function in red light sensing. *Plant signaling & behavior*, 2(5), 383–385. doi:10.4161/psb.2.5.4261
- FRANKLIN, K.A. (2009): Light and temperature signal crosstalk in plant development. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 12: 63-68.
- FRANZ, S.L., TATTAR, T.A. (1981): Effects of sugars and amino acids on membrane potentials in two clones of sugarcane. *Plant Physiol.*, 67, 150-155.
- FUNCK, D., STADELHOFFER, B. & KOCH, W., (2008): Ornithine-delta-aminotransferase is essential for arginine catabolism but not for proline biosynthesis. *BMC plant biology*, 8, o.40.
- FÜLEKY, G (1999): Környezettudományi Intézet (SZIE/MKK) Magyar nyelvű Szakkönyv (Könyv) Tudományos Megjelent: Mezőgazda Kiadó, Budapest, Magyarország 1999
- GAÁL, M., & BECSÁKNÉ TORNAY, E. (2023): Drought events in Hungary and farmers' attitudes towards sustainable irrigation. *Időjárás / Quarterly journal of the Hungarian meteorological service*, 127 (2). pp. 143-165. ISSN 0324-6329 <https://doi.org/10.28974/idojaras.2023.2.1>
- GALIBA, G., KOCSY, G., KAUR-SAWHNEY, R., SUTKA, J., GALSTON, A.W. (1993): Chromosomal localization of osmotic and salt stress-induced differential alterations in polyamine content in wheat. *Plant Sci.*, 92, 203-211.

- GALIBA, G., SIMON-SARKADI, L., SALGO, A., KOCSY, G. (1989): Genotype dependent adaptation of wheat varieties to water stress in vitro. *J. Plant Physiol.*, 134, 730-735.
- GALLÉ, Á., CZÉKUS, Z., BELA, K., HORVÁTH, E., ÖRDÖG, A., CSISZÁR, J., & POÓR, P. (2019): Plant Glutathione transferases and light. *Front. Plant Sci.* 9:1944. doi: 10.3389/fpls.2018.01944
- GÁLVEZ-GALVÁN, A., GARRIDO-RAMOS, M.A. & PRIETO, P. (2024): Bread wheat satellitome: a complex scenario in a huge genome. *Plant Mol Biol* 114, 8 (2024). <https://doi.org/10.1007/s11103-023-01404-x>
- GAO, R., LUO, Y., PAN, X. (2022): Genome-wide identification of *SHMT* family genes in cucumber (*Cucumis sativus* L.) and functional analyses of *CsSHMTs* in response to hormones and abiotic stresses. *3 Biotech* 12, 305 (2022). <https://doi.org/10.1007/s13205-022-03378-x>
- GAO, S., KONG, Y., LV, Y., CAO, B., CHEN, Z., XU, K. (2022): Effect of different LED light quality combination on the content of vitamin C, soluble sugar, organic acids, amino acids, antioxidant capacity and mineral elements in green onion (*Allium fistulosum* L.) <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2022.111329>
- GASPERL, A.; BALOGH, E.; BOLDIZSÁR, Á.; KEMETER, N.; PIRKLBAUER, R.; MÖSTL, S.; KALAIPOS, B.; SZALAI, G.; MÜLLER, M.; ZELNIG, G.; (2021): Comparison of light condition-dependent differences in the accumulation and subcellular localization of glutathione in *Arabidopsis* and wheat. *Int. J. Mol. Sci.* 2021, 22, 607. <https://doi.org/10.3390/ijms22020607>
- GAUTIER, H., VARLET-GRANCHER, C., & HAZARD, L. (1999): Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Ann. Bot.* 83, 423–429. doi: 10.1006/anbo.1998.0840
- GEIGENBERGER, P., & FERNIE, A. R. (2014): Metabolic control of redox and redox control of metabolism in plants. *Antioxid. Redox Signal.* 21, 1389–1421. doi: 10.1089/ars.2014.6018
- GENTY, B., BRIANTAIS, J.-M., & BAKER, N. R. (1989): The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 990(1), 87–92. doi:10.1016/s0304-4165(89)80016-9
- GEßLER, A., SCHNEIDER, S., WEBER, P., HANEMANN, U., RENNENBERG, H. (1998): Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: a comparison between the roots of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) and beech (*Fagus sylvatica*) trees grown under field conditions. *New Phytologist* 138, 385–399.
- GHATE, T.; SONEJI, K.; BARVKAR, V.; RAMAKRISHNAN, P.; PRUSTY, D.; ISLAM, S.R.; MANNA, S.K.; SRIVASTAVA, A.K. (2022): Thiourea mediated ROS-metabolites reprogramming restores root system architecture under arsenic stress in rice. *Journal of Hazardous Materials* 2022, 435, 129020, doi:10.1016/j.jhazmat.2022.129020
- GILLIHAM, M., & TYERMAN, S. D. (2016): Linking metabolism to membranesignaling: the GABA-malate connection. *Trends Plant Sci.* 21, 295–301. doi: 10.1016/j.tplants.2015.11.011

- GOINS, G. D., YORIO, N. C., SANWO, M. M., & BROWN, C. S. (1997): Photomorphogenesis, photosynthesis, and seed yield of wheat plants grown under red light-emitting diodes (LEDs) with and without supplemental blue lighting. *Journal of Experimental Botany*, 48(7), 1407–1413. doi:10.1093/jxb/48.7.1407
- GONDOR, O., TAJTI, K. J., HAMOW. K. Á., MAJLÁTH, I., SZALAI, G., JANDA, T., & PÁL M. (2021): "Polyamine metabolism under different light regimes in wheat" *International Journal of Molecular Sciences* 22, no. 21: 11717. <https://doi.org/10.3390/ijms222111717>
- GOUD, K.V., SHARMA, R. (1994): Retention of photoinduction of cytosolic enzymes in aurea mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum*). - *Plant Physiol.* 105: 643-650.
- GOVINDJEE, R. (1964): Emerson enhancement effect in chloroplast reactions *plant physiology* 39(1):10-4 February 1964 with 329 Reads DOI: 10.1104/pp.39.1.10 Source: PubMed
- GRANT, J. J., LOAKE, G. J. (2000): Role of reactive oxygen intermediates and cognate redox signaling in disease resistance. *Plant Physiology* 124: 21–29.
- GROUT, D.W.W., COUTT, R.H.A. (1974): Additives for the enhancement of fusion and endocytosis in higher plant protoplasts, an electrophoretic study. *Plant Sci. Lett.*, 2, 397-403.
- GRUSZECKIA, W., WARDAK A., MAKSYMIEC, W. (1997): The effect of blue light on electron transport in photosystem II reconstituted in planar bilayer lipid membrane. *J Photochem Photobiol B Biol.* 1997; 39: 265–268. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(97\)00014-6](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(97)00014-6)
- GUILFORD, J. P. (1950): Creativity. *american psychologist*, 5(9), 444–454. <https://doi.org/10.1037/h0063487>
- GULYÁS, Z., BOLDIZSÁR, Á., NOVÁK, A., SZALAI, G., PÁL, M., GALIBA G., KOCSY G., (2014): Central role of the flowering repressor ZCCT2 in the redox control of freezing tolerance and the initial development of flower primordia in wheat. *BMC Plant Biol.* 14(1), 91
- GULYÁS, Z., SIMON-SARKADI, L., BADICS, E., NOVÁK, A., MEDNYÁNSZKY, Z., SZALAI, G. (2017): Redox regulation of free amino acid levels in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant.* 2017; 159: 264–276. <https://doi.org/10.1111/ppl.12510> PMID: 27605256
- GULYÁS, Z., SIMON-SARKADI, L., BADICS, E., NOVÁK, A., MEDNYÁNSZKY, Z., SZALAI, G., KOCSY, G. (2016): Redox regulation of free amino acid levels in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, 159(3), 264–276. doi:10.1111/ppl.12510
- GYUGOS, M., AHRES, M., GULYÁS, Z. (2021): Light spectrum modifies the drought-induced changes of glutathione and free amino acid levels in wheat. *Acta Physiol Plant* 43, 90. <https://doi.org/10.1007/s11738-021-03253-x>
- GYUGOS, M., AHRES, M., GULYÁS, Z., SZALAI, G., DARKÓ, É., VÉGH, B., KOCSY, G. (2019): Role of light-intensity-dependent changes in thiol and amino acid metabolism in the adaptation of wheat to drought. *Journal of Agronomy and Crop Science.* doi:10.1111/jac.12358
- HAGEMAN, R. H., & FLESHER, D. (1960): Nitrate reductase activity in corn seedlings as affected by light and nitrate content of nutrient media. *Plant physiology*, 35(5), 700–708. doi:10.1104/pp.35.5.700

- HAJIHASHEMI, S.; SKALICKY, M.; BRESTIC, M.; PAVLA, V. (2020): Cross-Talk between nitric oxide, hydrogen peroxide and calcium in salt-stressed *Chenopodium quinoa* Willd. at seed germination stage. *Plant Physiology and Biochemistry* 2020, 154, 657–664, doi:10.1016/j.plaphy.2020.07.022.
- HAMMOND-KOSACK, K. E., JONES, J. D. G. (1996): Resistance gene-dependent plant defence responses. *The Plant Cell* 8: 1773–1791.
- HANOWER, P., BRZOZOWSKA, J. (1975): Effects of osmotic stress on composition of free amino acids in cotton leaves. *Phytochemistry*, 14, 1691-1694.
- HARE, P.D., CRESS, W.A. (1997): Metabolic implications of stress induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul.*, 21, 79-102.
- HARE, P.D., CRESS, W.A., VAN STADEN, J. (1998): Dissecting the role of osmolyte accumulation during stress. *Plant Cell Environ.*, 21, 535-553.
- HART, J. W. (1988): Light and plant growth. doi:10.1007/978-94-011-5996-8
- HARTMANN, T. (2004): Regulation of sulphate assimilation by glutathione in poplars (*Populus tremulax*, *P. alba*) of wild type and overexpressing glutamylcysteine synthetase in the cytosol. *Journal of Experimental Botany*, 55(398), 837–845. doi:10.1093/jxb/erh094
- HASANUZZAMAN, M., HOSSAIN, M.A., TEIXEIRA DA SILVA, J.A., FUJITA, M. (2012): Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: antioxidant defense is a key factor. In: Venkateswarlu B, Shanker AK, Shanker C, Maheswari M (eds) *Crop stress and its management: perspectives and strategies*. Springer, New York, pp 261–315
- HASHIM, A. M., ALHARBI, B. M., ABDULMAJEED, A. M., ELKELISH, A., HOZZEIN, W. N., HASSAN, H. M. (2020): Oxidative stress responses of some endemic plants to high altitudes by intensifying antioxidants and secondary metabolites content. *Plants* 2020, 9, 869, doi:10.3390/plants9070869
- HAYAT, F., UMMARA, K., JUAN, L., NAZIR, A., FAKHARA, K., SHAHID, I., MUHAMMAD, A. A., JALIL, A., HAFIZ, U. J., YANG, P., XIAOYAN, M., PANFENG, T., JIEZHONG, C., & MUHAMMAD, A. S. (2023): "γ-aminobutyric acid (GABA): A key player in alleviating abiotic stress resistance in Horticultural Crops: Current insights and future directions" *Horticulturae* 9, no. 6: 647. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9060647>
- HAYAT, S., HAYAT, Q., ALYEMENI, M. N., WANI, A. S., PICHTEL, J., & AHMAD, A. (2012): Role of proline under changing environments. *Plant Signaling & Behavior*, 7(11), 1456–1466. doi:10.4161/psb.21949
- HEDRICH, R., SALVADOR-RECATALÀ, V., & DREYER, I. (2016): Electrical wiring and long-distance plant communication. *Trends Plant Sci.* 21, 376–387. doi: 10.1016/j.tplants.2016.01.016
- HELLERGEN, J., LI, P.H. (1981): Survival of *Solanum tuberosum* suspension culture to -14 C: mode of action of proline. *Plant Physiol.*, 52, 444-449.
- HERRERA-RODRIGUEZ, M.B., MALDONADO, J.M. & PÉREZ-VICENTE, R. (2006): Role of asparagine and asparagine synthetase genes in sunflower (*Helianthus annuus*) germination and natural senescence. *Journal of Plant Physiology* 163, 1061-1070.

- HERRLICH, A., DAUB, H., KNEBEL, A., HERRLICH, P., ULLRICH, A., SCHULTZ, G., & GUDERMANN, T. (1998): Ligand-independent activation of platelet-derived growth factor receptor is a necessary intermediate in lysophosphatidic, acid-stimulated mitogenic activity in L cells. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1998 Jul 21;95(15):8985-90. doi: 10.1073/pnas.95.15.8985.
- HERRMANN, KM. (1995): The Shikimate pathway: early steps in the biosynthesis of aromatic compounds. *Plant Cell* 7:907–19
- HERSCHBACH, C., RENNENBERG, H. (1991): Influence of glutathione (GSH) on sulphate influx, xylem loading and exudation in excised tobacco roots. *Journal of Experimental Botany* 42, 1021–9.
- HERSCHBACH, C., RENNENBERG, H. (1994): Influence of glutathione (GSH) on net uptake of sulphate and sulphate transport in tobacco plants. *Journal of Experimental Botany* 45, 1069–76
- HEYNEKE, E., LUSCHIN-EBENGREUTH, N., KRAJECER, I., WOLKINGER, V., MÜLLER, M., ZECHMANN, B. (2013): Dynamic compartment specific changes in glutathione and ascorbate levels in *Arabidopsis* plants exposed to different light intensities. *BMC Plant Biol.* 2013; 13: 104–123. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-104> PMID: 23865417
- HIGUCHI, Y., & HISAMATSU, T. (2016): Light acts as a signal for regulation of growth and development. *LED Lighting for Urban Agriculture*, 57–73. doi:10.1007/978-981-10-1848-0_5
- HIRZEL, J., & UNDURRAG, P. (2013): Nutritional management of cereals cropped under irrigation conditions. *Crop Production*. doi:10.5772/56095
- HO, C.-L., SAITO, K., (2001): Molecular biology of the plastidic phosphorylated serine biosynthetic pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Amino Acids*, 20(3), 243–259.
- HU, R., XIAO, J., ZHANG, Q., GU, T., CHANG, J., YANG, G., & HE, G. (2020): A light-regulated gene, TaLWD1L-A, affects flowering time in transgenic wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Science*, 299, 110623. doi:10.1016/j.plantsci.2020.110623
- HU, X., MA, J., QIAN, W., CAO, Y., ZHANG, Y., LIU, B., TANG, L., CAO, W., ZHU, Y., & LIU, L. (2022): "Effects of low temperature on the amino acid composition of wheat grains" *Agronomy* 12, no. 5: 1171. <https://doi.org/10.3390/agronomy12051171>
- HUANG, S., JACOBY, R.P., SHINGAKI-WELLS, R.N., LI, L. & MILLAR, A.H. (2013): Differential induction of mitochondrial machinery by light intensity correlates with changes in respiratory metabolism and photorespiration in rice leaves. *New Phytol*, 198: 103-115. <https://doi.org/10.1111/nph.12123>
- HUPPE, H.C., TURPIN, D.H. (1994): Integration of carbon and nitrogen metabolism in plant and algal cells. - *Annu. Rev. Plant Physiol.* 45: 577-607.
- HUQ, E., LIN, C., QUAIL, P.H. (2024): Light signaling in plants-a selective history. *Plant Physiol.* 2024 Apr 30;195(1):213-231. doi: 10.1093/plphys/kiad110. PMID: 38431282; PMCID: PMC11060691.

- HUSSEIN, H.A., MEKKI, B.B., EL-SADEK, M.E.A., EL LATEEF, E.E. (2019): Effect of L-ornithine application on improving drought tolerance in sugar beet plants. *Heliyon*. 2019 Oct 13;5(10):e02631. doi: 10.1016/j.heliyon.2019.e02631. PMID: 31667428; PMCID: PMC6812460.
- ISHIKAWA, T.; TAKAHARA, K.; HIRABAYASHI, T.; MATSUMURA, H.; FUJISAWA, S.; TERAUCHI, R.; UCHIMIYA, H.; KAWAI-YAMADA, M. (2010): Metabolome analysis of response to oxidative stress in rice suspension cells overexpressing cell death suppressor bax inhibitor-1. *Plant and Cell Physiology* 2010, 51, 9–20, doi:10.1093/pcp/pcp162
- IWGSC, INTERNATIONAL WHEAT GENOME SEQUENCING CONSORTIUM (2014): A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*) genome. *Science* 345, 1251788. doi:10.1126/science.1251788pmid:25035500
- IWGSC, INTERNATIONAL WHEAT GENOME SEQUENCING CONSORTIUM (2018): Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science* 361, eaar7191. DOI: 10.1126/science.aar7191
- JANDA, T., SZALAI, G., LESKÓ, K., YORDANOVA, R., APOSTOL, S., & POPOVA, L. P. (2007): Factors contributing to enhanced freezing tolerance in wheat during frost hardening in the light. *Phytochemistry*, 68(12), 1674–1682. doi:10.1016/j.phytochem.2007.04.012
- JIANG, H-W., LIU, M-J., CHEN, I-C., HUANG, C-H., CHAO, L-Y., HSIEH, H-L. (2010): A glutathione S-transferase regulated by light and hormones participates in the modulation of *Arabidopsis* seedling development, *Plant Physiology*, Volume 154, Issue 4, December 2010, Pages 1646–1658, <https://doi.org/10.1104/pp.110.159152>
- JIN, X., YANG, X., ISLAM, E., LIU, D., MAHMOOD, Q. (2008): Effects of cadmium on ultrastructure and antioxidative defense system in hyperaccumulator and non-hyperaccumulator ecotypes of *Sedum alfredii* Hance. *J Hazard Mater* 156:387–397
- JONES, M. J., & SINGH, M. (2000): Long-term yield patterns in barley-based cropping systems in Northern Syria. 2. The role of feed legumes. *The Journal of Agricultural Science*, 135(3), 237–249. doi:10.1017/s0021859699008199
- KAISER, W.M., SPILL, D. (1991): Rapid modulation of spinach leaf nitrate reductase activity by photosynthesis. II. In vitro modulation by ATP and AMP. - *Plant Physiol.* 96: 368-375.
- KATHIRESAN, A., MIRANDA, J., CHINNAPPA, C. C., AND REID, D. M. (1998): γ -aminobutyric acid promotes stem elongation in *Stellaria longipes*: The role of ethylene. *Plant Growth Regul.* 26, 131–137. doi: 10.1023/a:1006107815064
- KC, S., LONG, L., LIU, M., ZHANG, Q., & RUAN, J. (2021): Light intensity modulates the effect of phosphate limitation on carbohydrates, amino acids, and catechins in tea plants (*Camellia sinensis* L.). *Front. Plant Sci.* 12:743781. doi: 10.3389/fpls.2021.743781
- KEBROM, T. H., BURSON, B. L., & FINLAYSON, S. A. (2006): Phytochrome B represses teosinte branched1 expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals. *Plant Physiol.* 140, 1109–1117. doi: 10.1104/pp.105.074856
- KEMBLE, A.R., & MACPHERSON, H.T. (1954): Liberation of amino acids in perennial rye grass during wilting. *The Biochemical journal*, 58(1), 46–49.

- KEREPESI, I., GALIBA, G., BÁNYAI, É. (1998): Osmotic and salt stresses induced differential alteration in water-soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *J. Agric. Food Chem.*, 46(12), 5347-5354.
- KHAN, T.A., YUSUF, M., AHMAD, A., BASHIR, Z., SAEED, T., FARIDUDDIN, Q., HAYAT, S., MOCK, H.-P., WU, T. (2019): Proteomic and physiological assessment of stress sensitive and tolerant variety of tomato treated with brassinosteroids and hydrogen peroxide under low-temperature stress. *Food Chemistry* 2019, 289, 500–511, doi:10.1016/j.foodchem.2019.03.029.
- KHANDHAR, D., BHATT, P., & THAKER, V. (2022): Improved protocol of Rna isolation for transcriptome analysis of poaceae plants. *International journal of agriculture, environment and biotechnology* citation: IJAEB: 15(01): 25-31, March 2022 doi: 10.30954/0974-1712.01.2022.4
- KIM, K., KOOK, H-S., JANG, Y-J., LEE, W-H., KAMALA-KANNAN, S., CHAE, J-C. (2013): The effect of blue-light-emitting diodes on antioxidant properties and resistance to *Botrytis cinerea* in tomato. *J Plant Pathol Microbiol.* 2013; 04: 1–5. <https://doi.org/10.4172/2157-7471.1000203>
- KINNERSLEY, A. M., & TURANO, F. J. (2000): Gamma aminobutyric acid (GABA) and plant responses to stress. *Crit. Rev. Plant Sci.* 19, 479–509. doi: 10.1080/07352680091139277
- KISS, I. (2011): "Significance of wheat production in world economy and position of hungary in it," *Applied Studies in Agribusiness and Commerce, AGRIMBA*, vol. 5(1-2), pages 1-6.
- KIYOSUE, T., YOSHIBA, Y., YAMAGHUCHI-SHINOZAKI, K., SHINIZAKI, K. (1996): A nuclear gene encoding mitochondrial proline dehydrogenase, an enzyme involved in proline metabolism, is upregulated by proline but down regulated by hydration in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 8, 1323-1335.
- KOCSY, G., LAURIE, R., SZALAI, G., SZILAGYI, V., SIMON-SARKADI, L., GALIBA, G., & DE RONDE, J. A. (2005): Genetic manipulation of proline levels affects antioxidants in soybean subjected to simultaneous drought and heat stresses. *Physiologia Plantarum*, 124(2), 227–235. doi:10.1111/j.1399-3054.2005.00504.x
- KOCSY, G., SZALAI, G. & GALIBA, G. (2002): “Effect of heat stress on glutathione biosynthesis in wheat”, *Acta Biologica Szegediensis*, 46(3-4), pp. 71–72. Available at: <https://abs.bibl.u-szeged.hu/index.php/abs/article/view/2245> (Accessed: 21 August 2024).
- KOCSY, G., SZALAI, G., VÁGÚJFALVI, A., STÉHLI, L., OROSZ, G., & GALIBA, G. (2000): Genetic study of glutathione accumulation during cold hardening in wheat. *Planta*, 210(2), 295–301. doi:10.1007/pl00008137
- KOCSY, G., TARI, I., VANKOVÁ, R., ZECHMANN, B., GULYÁS, Z., POÓR, P., & GALIBA, G. (2013): Redox control of plant growth and development. *Plant Science*, 211, 77–91. doi:10.1016/j.plantsci.2013.07.004
- KOGA, R., MENG, T., NAKAMURA, E., MIURA, C., IRINO, N., DEVKOTA, H.P. (2013): The effect of photo-irradiation on the growth and ingredient composition of young green barley (*Hordeum vulgare*). *Agric Sci.* 2013; 4: 185–194. <https://doi.org/10.4236/as.2013.44027>

- KOLBE, A., OLIVER, S.N., FERNIE, A.R., STITT, M., VAN DONGEN, J.T., GEIGENBERGER, P. (2006): Combined transcript and metabolite profiling of *Arabidopsis* leaves reveals fundamental effects of the thiol-disulfide status on plant metabolism. *Plant Physiol.*, 141: 412-22.
- KONG, L., XIE, Y., HU, L., SI, J., & WANG, Z. (2017): Excessive nitrogen application dampens antioxidant capacity and grain filling in wheat as revealed by metabolic and physiological analyses. *Scientific Reports*, 7(1). doi:10.1038/srep43363
- KONG, SG., OKAJIMA, K. (2016): Diverse photoreceptors and light responses in plants. *J Plant Res* 129, 111–114 (2016). <https://doi.org/10.1007/s10265-016-0792-5>
- KOPRIVA, S. (2006): Regulation of sulfate assimilation in *Arabidopsis* and beyond. *Annals of Botany*, 97(4), 479–495. doi:10.1093/aob/mcl006
- KOPRIVOVA, A., NORTH, K. A., KOPRIVA, S. (2008): Complex signaling network in regulation of adenosine 5'-phosphosulfate reductase by salt stress in *Arabidopsis* roots, *Plant Physiology*, Volume 146, Issue 3, March 2008, Pages 1408–1420, <https://doi.org/10.1104/pp.107.113175>
- KOSOVÁ, K., VÍTAMÁS, P., & PRÁŠIL, I. T. (2014): Proteomics of stress responses in wheat and barley-search for potential protein markers of stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 5. doi:10.3389/fpls.2014.00711
- KOVÁCS, Z., SIMON-SARKADI, L., VASHEGYI, I., & KOCSY, G. (2012): Different accumulation of free amino acids during short- and long-term osmotic stress in wheat. *The Scientific World Journal*, 2012, 1–10. doi:10.1100/2012/216521
- KOYRO, H-W., KHAN, M. A., & LIETH, H. (2011): Halophytic crops: A resource for the future to reduce the water crisis? February 2011 *Emirates Journal of Food and Agriculture* 23(1):1-16 23(1):1-16 ISSN: 2079-052X <https://doi.org/10.9755/ejfa.v23i1.5308>
- KRANNER, I., & GRILL, D. (1996): Determination of glutathione and glutathione disulphide in lichens: a comparison of frequently used methods. *Phytochemical Analysis*, 7(1), 24–28. doi:10.1002/(sici)1099-1565(199601)7:1<24::aid-pca277>3.0.co;2-2
- KRISHNAN, N., DICKMAN, M.B., BECKER, D.F. (2007): Proline modulates the intracellular redox environment and protects mammalian cells against oxidative stress. *Free Radic Biol Med.* 2008; 44: 671–681. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2007.10.054> PMID: 18036351
- KUMARI, S., NAZIR, F., JAIN, K. (2023): GABA and potassium modulates defence systems, assimilation of nitrogen and carbon, and yield traits under salt stress in wheat. *J Plant Growth Regul* 42, 6721–6740 (2023). <https://doi.org/10.1007/s00344-023-10992-3>
- KUREPIN, L.V., WALTON, L.J., PHARIS, R.P., EMERY, R.J.N., REID, D.M. (2011): Interactions of temperature and light quality on phytohormone-mediated elongation of *Helianthus annuus* hypocotyls. *Plant Growth Regul.*, 64: 147-154 .
- LABROU, N. E., PAPAGEORGIOU, A. C., PAVLI, O., AND FLEMETAKIS, E. (2015): Plant GSTome: structure and functional role in xenome network and plant stress response. *Curr. Opin. Biotechnol.* 32, 186–194. doi: 10.1016/j.copbio.2014.12.024

- LAM, H.-M., COSCHIGANO, K. T., OLIVEIRA, I. C., MELO-OLIVEIRA, R., CORUZZI, G. M. (1996): The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology Vol. 47:569-593 (Volume publication date June 1996) <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.569>
- LAM, H.M., HSIEH, M.H., CORUZZI, G. (1998): Reciprocal regulation of distinct asparagine synthetase genes by light and metabolites in *Arabidopsis thaliana*. Plant J. 16:345–53)
- LANCIEN, M., & ROBERTS, M. R. (2006): Regulation of *Arabidopsis thaliana* 14-3-3 gene expression by γ -aminobutyric acid. Plant Cell Environ. 29, 1430–1436. doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01526.x
- LASCANO, H. R., ANTONICELLI, G. E., LUNA, C. M., MELCHIORRE, M. N., GÓMEZ, L. D., RACCA, R. W., CASANO, L. M. (2001): Functional Plant Biology, 28(11), 1095. doi:10.1071/pp01061
- LAZNIK, Ž., KRIŽMAN, M., ZEKIČ, J., ROŠKARIČ, M., TRDAN, S., URBANEK KRAJNC, A. (2023): The role of ascorbate-glutathione system and volatiles emitted by insect-damaged lettuce roots as navigation signals for insect and slug parasitic nematodes. Insects. 2023 Jun 15;14(6):559. doi: 10.3390/insects14060559. PMID: 37367375; PMCID: PMC10299396.
- LEI, K., HU, H., CHANG, M., SUN, C., ULLAH, A., YU, J., DONG, C., GAO, Q., JIANG, D., CAO, W., TIAN, Z., DAI, T. (2023): A low red/far-red ratio restricts nitrogen assimilation by inhibiting nitrate reductase associated with downregulated TaNR1.2 and upregulated TaPIL5 in wheat (*Triticum aestivum* L.), Plant Physiol Biochem. 2024 Jan;206:107850. doi: 10.1016/j.plaphy.2023.107850
- LEJAY, L., TILLARD, P., LEPETIT, M., OLIVE, F.D., FILLEUR, S., DANIEL-VEDELE, F., GOJON, A. (1999): Molecular and functional regulation of two NO₃⁻ uptake systems by N- and C-status of *Arabidopsis* plants. - Plant J. 18: 509-51
- LEV-YADUN S., GOPHER A., ABBO S. (2000): The cradle of agriculture. Science 288: 1602-1603.
- LI, A., ZHANG, R., PAN, L., TANG, L., ZHAO, G., ZHU, M., CHU, J., SUN, X., WEI, B., ZHANG, X. (2011): Transcriptome analysis of H₂O₂-treated wheat seedlings reveals a H₂O₂-responsive fatty acid desaturase gene participating in powdery mildew resistance. PLoS ONE 2011, 6, e28810, doi:10.1371/journal.pone.0028810.
- LI, J., GUO, X., ZHANG, S., ZHANG, Y., CHEN, L., ZHENG, W., & XUE, X. (2022): Effects of light quality on growth, nutritional characteristics, and antioxidant properties of winter wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). Front. Plant Sci. 13:978468. doi: 10.3389/fpls.2022.978468
- LI, M. F., GUO, S. J., YANG, X. H., MENG, Q. W., & WEI, X. J. (2015): Exogenous gamma-aminobutyric acid increases salt tolerance of wheat by improving photosynthesis and enhancing activities of antioxidant enzymes. Biologia Plantarum, 60(1), 123–131. doi:10.1007/s10535-015-0559-1
- LI, X., KIM, Y. B., UDDIN, M. R., LEE, S., KIM, S.-J., & PARK, S. U. (2013): Influence of light on the free amino acid content and γ -aminobutyric acid synthesis in *Brassica juncea* seedlings. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 61(36), 8624–8631. doi:10.1021/jf401956v

- LI, X.-Z., & OAKS, A. (1995): The effect of light on the nitrate and nitrite reductases in *Zea mays*. *Plant Science*, 109(2), 115–118. doi:10.1016/0168-9452(95)04159-r
- LI, Y.-T., YANG, C., ZHANG, Z.-S., ZHAO, S.-J., & GAO, H.-Y. (2020): Photosynthetic acclimation strategies in response to intermittent exposure to high light intensity in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 104275. doi:10.1016/j.envexpbot.2020.104275
- LICHTENTHALER, H. K. (1987): Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Plant Cell Membranes*, 350–382. doi:10.1016/0076-6879(87)48036-1
- LILLO, C. (1994): Light regulation of nitrate reductase in green leaves of higher plants. - *Physiol. Plant.* 62: 89-94
- LILLO, C., & APPENROTH, K.-J. (2001): Light regulation of nitrate reductase in higher plants: which photoreceptors are involved? *Plant Biology*, 3(5), 455–465. doi:10.1055/s-2001-17732
- LILLO, C., & HENRIKSEN, A. (1984): Comparative studies of diurnal variations of nitrate reductase activity in wheat, oat and barley. *Physiologia Plantarum*, 62(1), 89–94. doi:10.1111/j.1399-3054.1984.tb05928.x
- LIN, C. (2000): Update on development photoreceptors and regulation of flowering time 1. *Plant Physiol.* 123, 39–50. doi: 10.1104/pp.123.1.39
- LIN, Y., CHENG, C.-L. (1997):. A chlorate-resistant mutant defective in the regulation of nitrate reductase gene expression in *Arabidopsis* defines a new HY locus. - *Plant Cell* 9: 21-35.
- LIPIEC, J., DOUSSAN, C., NOSALEWICZ, A., & KONDRACKA, K. (2013): Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review, *Int. Agrophys.* 27, 463-477 doi: 10.2478/intag-2013-0017
- LIU, D., ZHANG, L., HAO, M., NING, S., YUAN, Z., DAI, S., HUANG, L., WU, B., YAN Z., LAN, X., ZHENG, Y. (2017): Wheat breeding in the hometown of Chinese Spring <https://doi.org/10.1016/j.cj.2017.08.009> *The Crop Journal* (2017)
- LIU, H., LI, N., ZHAO, Y., KANG, G.-Z., ZHAO, Y.-H., & XU, H.-W. (2022): "Serine hydroxymethyltransferase (*SHMT*) gene family in wheat (*Triticum aestivum* L.): Identification, Evolution, and Expression Analysis" *Agronomy* 12, no. 6: 1346. <https://doi.org/10.3390/agronomy12061346>
- LIU, L., HUANG, L., LIN, X., SUN, C. (2020): Hydrogen peroxide alleviates salinity-induced damage through enhancing proline accumulation in wheat seedlings. *Plant Cell Rep* 2020, 39, 567–575, doi:10.1007/s00299-020-02513-3.
- LIU, Y., FANG, S., YANG, W., SHANG, X., & FU, X. (2018): Light quality affects flavonoid production and related gene expression in *Cyclocarya paliurus*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 179, 66–73. doi:10.1016/j.jphotobiol.2018.01.002
- LIVAK, K. J., & SCHMITTGEN, T. D. (2001): Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2⁻ $\Delta\Delta$ CT method. *Methods*, 25(4), 402–408. doi:10.1006/meth.2001.1262

- LOKHANDE, S. D., OGAWA, K., TANAKA, A., & HARA, T. (2003): Effect of temperature on ascorbate peroxidase activity and flowering of *Arabidopsis thaliana* ecotypes under different light conditions. *Journal of Plant Physiology*, 160(1), 57–64. doi:10.1078/0176-1617-00990
- LOYALL, L., UCHIDA, K., BRAUN, S., FURUYA, M., & FROHNMEYER, H. (2000): Glutathione and a UV light-induced glutathione S-transferase are involved in signaling to chalcone synthase in cell cultures. *Plant Cell* 12, 1939–1950. doi: 10.1105/tpc.12.10.1939
- LUND, J.B., BLOM, T.J., AASLYNG, J.M. (2007): End-of-day lighting with different red/far-red ratios using light-emitting diodes affects plant growth of *Chrysanthemum x morifolium* Ramat. “Coral Charm”. *HortScience*. 2007; 42: 1609–1611.
- MA, Q., SONG, L., NIU, Z., LI, J., WANG, Y., SUN, H., REN, Z., ZHAO, H., GUO, S., & DING, Z. (2022): Red light regulates the metabolite biosynthesis in the leaves of “huangjinya” through amino acid and phenylpropanoid metabolisms. *Front. Plant Sci.* 12:810888. doi: 10.3389/fpls.2021.810888
- MA, Z., BYKOVA, N. V., & IGAMBERDIEV, A. U. (2017): Cell signaling mechanisms and metabolic regulation of germination and dormancy in barley seeds. *The Crop Journal*, 5(6), 459–477. doi:10.1016/j.cj.2017.08.007
- MA, Z., LI, S., ZHANG, M., JIANG, S., & XIAO, Y. (2010): Light intensity affects growth, photosynthetic capability, and total flavonoid accumulation of anemochilus plants. *HortScience horts*, 45(6), 863-867. Retrieved Feb 15, 2024, from <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.45.6.863>
- MACDOWALL, F. D. H. (1972): Growth kinetics of Marquis wheat. I. Light dependence. *Canadian Journal of Botany*, 50(1), 89–99. doi:10.1139/b72-014
- MACKINTOSH, C. (1992): Regulation of spinach-leaf nitrate reductase by reversible phosphorylation. - *Biochim. Biophys. Acta* 1137: 121-126
- MAHMOOD, Q., AHMAD, R., KWAK, S.S., RASHID, A., ANJUM, N.A. (2010): Ascorbate and glutathione: protectors of plants in oxidative stress. In: Mahmood, Q., Ahmad, R., Kwak, S.S., Rashid, A., Anjum, N.A. (eds) *Ascorbate–glutathione pathway and stress tolerance in plants*. Springer, Berlin, pp 209–229
- MALKIN, S., CANAANI, O., & HAVAUX, M. (1986): Analysis of Emerson enhancement under conditions where photosystem II is inhibited? Are the two photosystems indeed separated? *Photosynthesis Research*, 10(3), 291–296. doi:10.1007/bf00118293
- MARRS, K. (1996): The functions and regulation of glutathione S-transferases in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47, 127–58.
- MARTARELLO, D.C.I., GRIZZA, L.H.E., FOLETTO-FELIPE, M.P., MENDONÇA, A.P.S., CONSTANTIN, R.P., FERRO, A.P., DOS SANTOS, W.D., CONSTANTIN, R.P., MARCHIOSI, R., FERRARESE-FILHO, O. (2024): S-benzyl-L-cysteine inhibits growth and photosynthesis, and triggers oxidative stress in *Ipomoea grandifolia*. *Agronomy* 2024, 14, 1633.

- MARTINELLI, T., WHITTAKER, A., BOCHICCHIO, A., VAZZANA, C., SUZUKI, A., & MASCLAUX-DAUBRESSE, C. (2007): Amino acid pattern and glutamate metabolism during dehydration stress in the “resurrection” plant *Sporobolus stapfianus*: a comparison between desiccation-sensitive and desiccation-tolerant leaves. *Journal of Experimental Botany*, 58(11), 3037–3046. doi:10.1093/jxb/erm161
- MASCLAUX-DAUBRESSE, C., DANIEL-VEDELE, F., DECHORGNAT, J., CHARDON, F., GAUFICHON, L., & SUZUKI, A. (2010): Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany*, 105(7), 1141–1157. doi:10.1093/aob/mcq028
- MÄTSCHKE, M., RIEDEL, J., & TISCHNER, R. (1997): Evidence for signal transduction in the stimulation of nitrate uptake by blue light in *Chlorella saccharophila*. *Photochemistry and Photobiology*, 66(1), 128–132. doi:10.1111/j.1751-1097.1997.tb03149.x
- MAZZUCOTELLI, E., TARTARI, A., CATTIVELLI, L., & FORLANI, G. (2006): Metabolism of γ -aminobutyric acid during cold acclimation and freezing and its relationship to frost tolerance in barley and wheat. *J. Exp. Bot.* 57, 3755–3766. doi: 10.1093/jxb/erl141
- MEHLA, N., SINDHI, V., JOSULA, D., BISHT, P., WANI, S.H. (2017): An introduction to antioxidants and their roles in plant stress tolerance. In: Khan, M., Khan, N. (eds) *Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants: Role and Regulation under Abiotic Stress*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-10-5254-5_1
- MEYER, A.J. & HELL, R., (2005): Glutathione homeostasis and redox-regulation by sulfhydryl groups. *Photosynthesis Research*, 86(3), 435–457.
- MEYER, C., STITT, M. (2001): Nitrate reduction and signalling. - In: Lea P.J., Morot-Gaudry J.F. (Eds.) *Plant nitrogen*. - Berlin, Germany, Springer Verlag, pp 37-59
- MICHAELI, S., & FROMM, H. (2015): Closing the loop on the GABA shunt in plants: are GABA metabolism and signaling entwined? *Front. Plant Sci.* 6:419. doi: 10.3389/fpls.2015.00419
- MIFLIN, B. J., & HABASH, D. Z. (2002): The role of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation and possibilities for improvement in the nitrogen utilization of crops. *Journal of Experimental Botany*, 53(370), 979–987. doi:10.1093/jexbot/53.370.979
- MIGGE A., CARRAYOL E., HIREL B., LOHMANN M., MEYA G., BECKER T.W. (1998): Influence of UV-A or UV-B light and of the nitrogen source on the induction of ferredoxin-dependent glutamate synthase in etiolated tomato cotyledons. - *Plant Physiol. Biochem.* 36: 789-797.
- MIRABELLA, R., RAUWERDA, H., STRUYS, E. A., JAKOBS, C., TRIANTAPHYLIDÈS, C., HARING, M. A., (2008): The *Arabidopsis* her1 mutant implicates GABA in E-2-hexenal responsiveness. *Plant J.* 53, 197–213. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2007.03323.x
- MODARELLI, G. C., ARENA, C., PESCE, G., DELL’AVERSANA, E., FUSCO, G. M., CARILLO, P., PARADISO, R. (2020): The role of light quality of photoperiodic lighting on photosynthesis, flowering and metabolic profiling in *Ranunculus asiaticus* L. *Physiologia Plantarum*. doi:10.1111/ppl.13122
- MOLINA-RUEDA, J. J., GARRIDO-ARANDA, A., & GALLARDO, F. (2015): “Glutamate decarboxylase,” in amino acids in higher plants, ed. J. P. F. D’Mello (Wallingford: CABI).

- MONOSTORI, I., HEILMANN, M., KOCSY, G., RAKSZEGI, M., AHRES, M., ALTENBACH, S. B., DARKO, É. (2018): LED lighting – modification of growth, metabolism, yield and flour composition in wheat by spectral quality and intensity. *Frontiers in Plant Science*, 9. doi:10.3389/fpls.2018.00605
- MOORE, G. (1995): Cereal genome evolution: pastoral pursuits with ‘Lego’ genomes. *Current Opinion in Genetics and Development*, 5: 717–724.
- MOREIRA, F. T. C., GUERREIRO, J. R. L., BRANDÃO, L., & SALES, M. G. F. (2015): Synthesis of molecular biomimetics. *Biomimetic Technologies*, 3–31. doi:10.1016/b978-0-08-100249-0.00001-x
- MORI, T., SAKAGAMI, Y., DOI, K. (1971): Changes in free amino aci contents in *Cryptomeria japonica* transplants under various soil moisture conditions
- MUÑOZ-BERTOMEU, J., ANOMAN, A.D., TOUJANI, W., CASCALES-MIÑANA, B., FLORES-TORNERO, M., ROS, R. (2011): Interactions between abscisic acid and plastidial glycolysis in *Arabidopsis*. *Plant Signaling & Behavior* 2011, 6, 157–159, doi:10.4161/psb.6.1.14312
- NABAIS, C., HAGEMEYER, J., & FREITAS, H. (2005): Nitrogen transport in the xylem sap of *Quercus ilex*: The role of ornithine. *Journal of Plant Physiology*, 162(5), 603–606. doi:10.1016/j.jplph.2004.11.004
- NAKAMURA, M., KURAMATA, M., KASUGAI, I., ABE, M., & YOUSSEFIAN, S. (2008): Increased thiol biosynthesis of transgenic poplar expressing a wheat O-acetylserine(thiol) lyase enhances resistance to hydrogen sulfide and sulfur dioxide toxicity. *Plant Cell Reports*, 28(2), 313–323. doi:10.1007/s00299-008-0635-5
- NOCTOR, G (2006): Metabolic signalling in defence and stress: the central roles of soluble redox couples. *Plant Cell Environ* 29:409–425
- NOCTOR, G., (1998): Manipulation of glutathione and amino acid biosynthesis in the chloroplast. *PLANT PHYSIOLOGY*, 118(2), o.471–482.
- NOCTOR, G., ARISI, A.C.M., JOUANIN, L., KUNERT, K.J., RENNENBERG, H., FOYER, C.H. (1998): Glutathione: biosynthesis, metabolism and relationship to stress tolerance explored in transformed plants. *J Exp Bot* 49:623-647.
- NOCTOR, G., FOYER, C.H. (1998): Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 49:249–279
- NOCTOR, G., GOMEZ, L., VANACKER, H., FOYER, C.H. (2002): Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. *J Exp Bot* 53:1283–1304
- NOCTOR, G., MHAMDI, A., CHAOUCH, S., HAN, Y., NEUKERMANS, J., MARQUEZ-GARCIA, B., QUEVAL G., FOYER, C. H. (2011): Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant, Cell & Environment*, 35(2), 454–484. doi:10.1111/j.1365-3040.2011.02400.x
- NOCTOR, G.; LELARGE-TROUVERIE, C.; MHAMDI, A. (2015): The Metabolomics of Oxidative Stress. *Phytochemistry* 2015, 112, 33–53, doi:10.1016/j.phytochem.2014.09.002.

- NUNES-NESI, A., FERNIE, A. R., & STITT, M. (2010): Metabolic and signaling aspects underpinning the regulation of plant carbon nitrogen interactions. *Molecular Plant*, 3(6), 973–996. doi:10.1093/mp/ssq049
- NYITRAY, L., & PÁL, G. (2013): *A biokémia & molekuláris biológia alapjai, elméleti e-tankönyv* Budapest 2013
- OBATA, T., FERNIE, A.R. (2012): The use of metabolomics to dissect plant responses to abiotic stresses. *Cell. Mol. Life Sci.* 2012, 69, 3225–3243, doi:10.1007/s00018-012-1091-5.
- ODDY, J., RAFFAN, S., WILKINSON, M.D., ELMORE, J.S., HALFORD, N.G. (2022): Understanding the relationships between free asparagine in grain and other traits to breed low-asparagine wheat. *Plants*, 11, 669. <https://doi.org/10.3390/plants11050669>
- OGAWA, K. (2005): Glutathione-associated regulation of plant growth and stress responses. *Antioxidants & Redox Signaling*, 7(7-8), 973–981. doi:10.1089/ars.2005.7.973
- OLIVEIRA, I.C., CORUZZI, G.M. (1999): Carbon and amino acids reciprocally modulate the expression of glutamine synthetase in *Arabidopsis*. - *Plant Physiol.* 121: 301-309
- OSTUNI, A., PASSARELLA, S., & QUAGLIARIELLO, E. (1993): Photomodulation of glutamate dehydrogenase properties by red light. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 20(2-3), 101–111. doi:10.1016/1011-1344(93)80138-y
- OUYANG, F., MAO, J., WANG, J., ZHANG, S., LI, Y. (2015): Transcriptome analysis reveals that red and blue light regulate growth and phytohormone metabolism in norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *PloS One*. 2015; 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127896> PMID: 26237749
- PACE, G.M., VOLK, R.J., JACKSON, W.A. (1990): Nitrate reduction in response to carbon dioxide-limited photosynthesis relationship to carbohydrate supply and nitrate reductase activity in maize seedlings. - *Plant Physiol.* 92: 286-292
- PADHAN, B. K., SATHEE, L., MEENA, H. S., ADAVI, S. B., JHA, S. K., & CHINNUSAMY, V. (2020): CO₂ elevation accelerates phenology and alters carbon/nitrogen metabolism vis-à-vis ROS abundance in bread wheat. *Frontiers in Plant Science*, 11. doi:10.3389/fpls.2020.01061
- PAGE, V., BLÖSCH, R. M., & FELLER, U. (2012): Regulation of shoot growth, root development and manganese allocation in wheat (*Triticum aestivum*) genotypes by light intensity. *Plant Growth Regulation*, 67(3), 209–215. doi:10.1007/s10725-012-9679-1
- PÁL, M., HAMOW, K. Á., RAHMAN, A., MAJLÁTH, I., TAJTI, J., GONDOR, O. K., AHRES, M., GHOLIZADEH, F., SZALAI, G., & JANDA, T. (2022): "Light spectral composition modifies polyamine metabolism in young wheat plants" *International Journal of Molecular Sciences* 23, no. 15: 8394. <https://doi.org/10.3390/ijms23158394>
- PALANIVELU, R., BRASS, L., EDLUND, A. F., & PREUSS, D. (2003): Pollen tube growth and guidance is regulated by POP2, an *Arabidopsis* gene that controls GABA levels. *Cell* 114, 47–59. doi: 10.1016/S0092-8674(03)00479-3
- PALEG, L.G., DOUGHLAS, T.J., VAN DAAL, A., KEECH, D.B. (1981): Proline and betaine protectenzymes against heat inactivation. *Aust. J. Plant Physiol.*, 8, 107-114.

- PANDEY, P., SINGH, J., ACHARY, V. M. M., & REDDY, M. K. (2015): Redox homeostasis via gene families of ascorbate-glutathione pathway. *Frontiers in Environmental Science*, 3. doi:10.3389/fenvs.2015.00025
- PAOLACCI, A. R., TANZARELLA, O. A., PORCEDDU, E., CIAFFI, M. (2009): Identification and validation of reference genes for quantitative RT-PCR normalization in wheat. *BMC Mol. Biol.*, 10.
- PARKS, B. M., FOLTA, K. M., & SPALDING, E. P. (2001): Photocontrol of stem growth. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 436–440. doi: 10.1016/S1369-5266(00)00197-7
- PASTERNAK, M., LIM, B., WIRTZ, M., HELL, R., COBBETT, C.S., MEYER, A.J. (2008): Restricting glutathione biosynthesis to the cytosol is sufficient for normal plant development. *Plant J Cell Mol Biol* 53:999–1012
- PAULIN, A. (1972): The influence of a temporary water deficit on nitrogen metabolism in cutflowers of *Iris germinica*. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, Sér. D* 275, 209-212.
- PFANNSCHMIDT, T., BRÄUTIGAM, K., WAGNER, R., DIETZEL, L., SCHRÖTER, Y., STEINER, S., & NYKYTENKO, A. (2008): Potential regulation of gene expression in photosynthetic cells by redox and energy state: approaches towards better understanding. *Annals of Botany*, 103(4), 599–607. doi:10.1093/aob/mcn081
- PINKE, ZS., DECSI, B., DEMETER, G., KALICZ, P., KERN, Z., ACS, T. (2024): Continental lowlands face rising crop vulnerability: structural change in regional climate sensitivity of crop yields, Hungary (Central and Eastern Europe), 1921–2010. *Reg Environ Change* 24, 33 (2024). <https://doi.org/10.1007/s10113-024-02192-w>
- POMPELLA, A; VISVIKIS, A; PAOLICCHI, A; TATA, V; CASINI, AF (2003): "The changing faces of glutathione, a cellular protagonist". *Biochemical Pharmacology* 66 (8): 1499–503.
- PONNU, J., & HOECKER, U. (2022): Signaling Mechanisms by *Arabidopsis* Cryptochromes. *Front. Plant Sci.* 13:844714. doi: 10.3389/fpls.2022.844714
- POTTERS, G., JANSEN, M. A. K., HOREMANS, N., GUISEZ, Y., & PASTERNAK, T. (2010): Dehydroascorbate and glutathione regulate the cellular development of *Nicotiana tabacum* L. SR-1 protoplasts. *In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant*, 46(3), 289–297. doi:10.1007/s11627-009-9266-y
- PRATELLI, R., & PILOT, G. (2014): Regulation of amino acid metabolic enzymes and transporters in plants. *Journal of Experimental Botany*, 65(19), 5535–5556. doi:10.1093/jxb/eru320
- PUTTERILL, J., LAURIE, R, MACKNIGHT, R. (2004): It's time to flower: the genetic control of flowering time. *Bioessays*, 26: 363-373.
- QADERI, M.M., GODIN, V.J., REID, D.M. (2015): Single and combined effects of temperature and red:far-red light ratio on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Botany*. 2015; 93: 475–483
- QUAGGIOTTI, S., TRENTIN, A. R., DALLA VECCHIA, F., & GHISI, R. (2004): Response of maize (*Zea mays* L.) nitrate reductase to UV-B radiation. *Plant Science*, 167(1), 107–116. doi:10.1016/j.plantsci.2004.03.005

- QUILES, M. J., & LÓPEZ, N. I. (2004): Photoinhibition of photosystems I and II induced by exposure to high light intensity during oat plant growth. *Plant Science*, 166(3), 815–823. doi:10.1016/j.plantsci.2003.11.025
- RAI, V.K. (2002): Role of amino acids in plant responses to stresses. *Biol. Plant.*, 45(4), 481-487
- RAI, V.K., BAPAT, C.M. (1977): Water stress effects on amino acid metabolism during early vegetative growth in *Phaseolus mungo* L. *Geobios*, 4, 231-234.
- RAI, V.K., KUMARI, A. (1983): Modulation of membrane permeability by amino acids in *Vincapetals*. *Experimentia*, 39, 301-303.
- RAI, V.K., SHARMA, U.D. (1991): Amino acids can modulate ABA induced stomatal closure, stomatal resistance and K⁺ fluxes in *Vicia faba* leaves. *Beitr. Biol. Pflanz.*, 66, 393-405.
- RAJAGOPAL, V., SINHA, S.K. (1980): Influence of exogenously supplied proline on relative water content in wheat and barley. *Indian J. Exp. Biol.*, 18, 1523-1524.
- RAMESH, S.A., TYERMAN, S.D., GILLIHAM, M., XU, B. (2017): γ -Aminobutyric acid (GABA) signalling in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2017. pp. 1577–1603. <https://doi.org/10.1007/s00018-016-2415-7> PMID: 27838745
- RAMESH, S. A., TYERMAN, S. D., XU, B., BOSE, J., KAUR, S., CONN, V., (2015): GABA signalling modulates plant growth by directly regulating the activity of plant-specific anion transporters. *Nat. Commun.* 6:7879. doi: 10.1038/ncomms8879
- RANA, U., RAI, V.K. (1996): Modulation of calcium uptake by exogenous amino acids in *Phaseolus vulgaris* seedlings. *Acta Physiol. Plant.*, 18, 117-120.
- RAUSCH, T. & WACHTER, A., (2005): Sulfur metabolism: a versatile platform for launching defence operations. *Trends in Plant Science*, 10(10), 503–509.
- RECHT, L., TÖPFER, N., BATUSHANSKY, A., SIKRON, N., GIBON, Y., FAIT, A., (2014): Metabolite profiling and integrative modeling reveal metabolic constraints for carbon partitioning under nitrogen starvation in the green algae *Haematococcus pluvialis*. *J. Biol. Chem.* 289, 30387–30403. doi: 10.1074/jbc.M114.555144
- REN, M., LIU, S., TANG, C., MAO, G., GAI, P., GUO, X., ZHENG, H., TANG, Q. (2023a): Photomorphogenesis and Photosynthetic Traits Changes in Rice Seedlings Responding to Red and Blue Light July 2023 *International Journal of Molecular Sciences* 24(14):11333 DOI:10.3390/ijms241411333
- REN, M.; LIU, S.; MAO, G.; TANG, C.; GAI, P.; GUO, X.; ZHENG, H.; WANG, W.; TANG, Q. (2023b): Simultaneous application of red and blue light regulate carbon and nitrogen metabolism, induces antioxidant defense system and promote growth in rice seedlings under low light stress. *Int. J. Mol. Sci.* 2023, 24, 10706. <https://doi.org/10.3390/ijms241310706>
- RENAULT, H., EL AMRANI, A., BERGER, A., MOUILLE, G., SOUBIGOU-TACONNAT, L., BOUCHEREAU, A., (2013): γ -Aminobutyric acid transaminase deficiency impairs central carbon metabolism and leads to cell wall defects during salt stress in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell Environ.* 36, 1009–1018. doi: 10.1111/pce.12033

- RENAULT, H., EL AMRANI, A., PALANIVELU, R., UPDEGRAFF, E. P., YU, A., RENOU, J.-P., (2011): GABA accumulation causes cell elongation defects and a decrease in expression of genes encoding secreted and cell wall-related proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 52, 894–908. doi: 10.1093/pcp/pcr041
- REZAI, S., ETEMADI, N., NIKBAKHT, A.M., YOUSEFI, M., & MAJIDI, M.M. (2018): Effect of light intensity on leaf morphology, photosynthetic capacity, and chlorophyll content in sage (*Salvia officinalis* L.), *Horticultural Science and Technology* 2018 Vol.36, Issue 1 <https://doi.org/10.12972/kjhst.20180006>
- RIGA, P., BENEDICTO, L., GIL-IZQUIERDO, Á., COLLADO-GONZÁLEZ, J., FERRERES, F., & MEDINA, S. (2019): Diffuse light affects the contents of vitamin C, phenolic compounds and free amino acids in lettuce plants. *Food Chemistry*, 272, 227–234. doi:10.1016/j.foodchem.2018.08.051
- RIPPERT PASCAL, PUYAUBERT JULIETTE, GRISOLLET DELPHINE, DERRIER LAURE, MATRINGE MICHEL (2009): Tyrosine and phenylalanine are synthesized within the plastids in *Arabidopsis* *Plant Physiol.* 2009 Mar;149(3):1251-60.doi: 10.1104/pp.108.130070. Epub 2009 Jan 9.
- ROBERTS, M. R. (2007): Does GABA act as a signal in plants?: hints from molecular studies. *Plant Signal. Behav.* 2, 408–409. doi: 10.4161/psb.2.5.4335
- ROS, R., MUÑOZ-BERTOMEU, J., KRUEGER, S. (2014): Serine in plants: biosynthesis, metabolism, and functions. *Trends Plant Sci.* 2014; 19: 564–569. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.06.003> PMID: 24999240
- ROST, J., & RAPOPORT, S. (1964): Reduction-potential of glutathione. *Nature*, 201(4915), 185–185. doi:10.1038/201185a0
- ROUHIER, N., LEMAIRE, S. D., & JACQUOT, J.-P. (2008): The role of glutathione in photosynthetic organisms: Emerging functions for glutaredoxins and glutathionylation. *Annual Review of Plant Biology*, 59(1), 143–166. doi:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092811
- SARKADI, L. (2007): *Biokémia mérnök szemmel Második kiadás Megjelen*&: 2007 Budapest
- SASAKAWA, H., & YAMAMOTO, Y. (1979): Effects of red, far red, and blue light on enhancement of nitrate reductase activity and on nitrate uptake in etiolated rice seedlings. *Plant Physiology*, 63(6), 1098–1101. doi:10.1104/pp.63.6.1098
- SATO, K., ABE, F., MASCHER, M., HABERER, G., GUNDLACH, H., SHIRASAWA, M., SPANNAG, K., & ISOBE, S. (2021): Chromosome-scale genome assembly of the transformation-amenable common wheat cultivar ‘Fielder’ *DNA Res.* 2021 Jun; 28(3): dsab008. Published online 2021 Jul 12. doi: 10.1093/dnares/dsab008 PMID: 34254113
- SAVCHENKO, T.; TIKHONOV, K. (2021): Oxidative stress-induced alteration of plant central metabolism. *Life* 2021, 11, 304, doi:10.3390/life11040304
- SCAIFE, A. (1989): A pump/leak/buffer model for plant nitrate uptake. - *Plant Soil* 114: 139-141.

- SCARPECI, T. E., MARRO, M. L., BORTOLOTTI, S., BOGGIO, S. B., & VALLE, E. M. (2007): Plant nutritional status modulates glutamine synthetase levels in ripe tomatoes (*Solanum lycopersicum* cv. Micro-Tom). *Journal of Plant Physiology*, 164(2), 137–145. doi:10.1016/j.jplph.2006.01.003
- SCHAFER, F. Q., & BUETTNER, G. R. (2001): Redox environment of the cell as viewed through the redox state of the glutathione disulfide/glutathione couple. *Free Radical Biology and Medicine*, 30(11), 1191–1212. doi:10.1016/s0891-5849(01)00480-4
- SCHEERER, U., HAENSCH, R., MENDEL, R. R., KOPRIVA, S., RENNENBERG, H., & HERSCHBACH, C. (2010): Sulphur flux through the sulphate assimilation pathway is differently controlled by adenosine 5'-phosphosulphate reductase under stress and in transgenic poplar plants overexpressing γ -ECS, SO, or APR, *Journal of Experimental Botany*, Volume 61, Issue 2, January 2010, Pages 609–622, <https://doi.org/10.1093/jxb/erp327>
- SCHOBERT, B. (1977): Is there an osmotic regulatory mechanism in algae and higher plants? *J.Theor. Biol.*, 541, 17-26.
- SCHOBERT, B., TSCHESCHE, H. (1978): Unusual solution properties of proline and its interaction with proteins. *Biochem. Biophys. Acta*, 541, 270-277.
- SCHOLZ, S. S., MALABARBA, J., REICHEL, M., HEYER, M., LUDEWIG, F., & MITHÖFER, A. (2017): Evidence for GABA-induced systemic GABA accumulation in *Arabidopsis* upon wounding. *Front. Plant Sci.* 8:388. doi: 10.3389/fpls.2017.00388
- SEČENJI, M., HIDEĖ, É., BEBES, A., & GYÖRGYÉY, J. (2009): Transcriptional differences in gene families of the ascorbate–glutathione cycle in wheat during mild water deficit. *Plant Cell Reports*, 29(1), 37–50. doi:10.1007/s00299-009-0796-x
- SEČENJI, M., HIDEĖ, É., BEBES, A., GYÖRGYÉY, J., (2010): Transcriptional differences in gene families of the ascorbate-glutathione cycle in wheat during mild water deficit. *Plant Cell Rep.* 29, 37–50.
- SHAFIQ, I., HUSSAIN, S., ALI RAZA, M., IQBAL, N., ASGHAR, M. A., RAZA, A., (2021): Crop photosynthetic response to light quality and light intensity. *J. Integr. Agric.* 20 (1), 4–23. doi: 10.1016/S2095-3119(20)63227-0
- SHAH, K., DUBEY, R.S. (1998): Effect of cadmium on proline accumulation and ribonuclease activity in rice seedlings: role of proline as a possible enzyme protectant. *Biol. Plant.*, 40(1), 121-130.
- SHARGOOL, P. D., JAIN, J. C., & MCKAY, G. (1988): Ornithine biosynthesis, and arginine biosynthesis and degradation in plant cells. *Phytochemistry* 27, 1571–1574. doi: 10.1016/0031-9422(88)80404-7
- SHARMA, U.D., RAI, V.K. (1989): Modulation of osmotic closure of stomata, stomatal resistance and K^+ fluxes by exogenous amino acids in *Vicia faba* L. leaves. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 185, 369-376.
- SHELP, B. J., BOWN, A. W., & MCLEAN, M. D. (1999): Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid. *Trends Plant Sci.* 4, 446–452. doi: 10.1016/S1360-1385(99)01486-7

- SHELP, B. J., MULLEN, R. T., & WALLER, J. C. (2012): Compartmentation of GABA metabolism raises intriguing questions. *Trends Plant Sci.* 17, 57–59. doi: 10.1016/j.tplants.2011.12.006
- SINGH, S.K., CHIEN, C.-T. CHANG, I.-F., (2016): The *Arabidopsis* glutamate receptor-like gene GLR3.6 controls root development by repressing the Kip-related protein gene KRP4. *Journal of Experimental Botany*, 67(6), o.1853–1869.
- SINGH, T.N., ASPINALL, D., PALEG, L.G. (1972): Proline accumulation and varietal adaptation todrought in barley, a potencial metabolic measure of drought resistance. *Nature New Biol.*,236, 188-190
- SIVASANKAR, S., OAKS, A. (1996). Nitrate assimilation in higher plants: The effect of metabolites and light. - *Plant Physiol. Biochem.* 34: 609-620.
- SLOCUM, R.D. (2005): Genes, enzymes and regulation of arginine biosynthesis in plants. *Plant Physiol.Biochem.* 43:729–45)
- SMITH, H., & WHITELAM, G. C. (1997): The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant Cell Environ.*20,840–844. doi: 10.1046/j.1365-3040.1997.d01-104.x
- SON, K., & OH, M. (2013): Leaf shape, growth, and antioxidant phenolic compounds of two lettuce cultivars grown under various combinations of blue and red light-emitting diodes. *HortScience horts*, 48(8), 988-995. Retrieved Feb 15, 2024, from <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.48.8.988>
- SPEISER, A., HABERLAND, S., WATANABE, M., WIRTZ, M., DIETZ, K.-J., SAITO, K., & HELL, R.Ä. (2015): The significance of cysteine synthesis for acclimation to high light conditions. *Frontiers in Plant Science*, 5. doi:10.3389/fpls.2014.00776
- SRIVALLI, S., KHANNA-CHOPRA, R. (2008): Role of glutathione in abiotic stress tolerance. In: Khan NA, Singh S, Umar S (eds) *Sulfur assimilation and abiotic stress in plants*. Springer, Berlin, pp 207–225
- STEFANŃSKI, P., SIEDLARZ, P., MATYSIK, P., RYBKA, K. (2019): Usefulness of LED lightings in cereal breeding on example of wheat, barley and oat seedlings December 2019International Journal of Agricultural and Biological Engineering 12(6):32-37 DOI:10.25165/j.ijabe.20191205.3646
- STEPANŃSKY, A., LEUSTEK, T. (2006): Histidine biosynthesis in plants. *Amino Acids* 30:127–42
- STUDART-GUIMARÃES, C., FAIT, A., NUNES-NESI, A., CARRARI, F., USADEL, B., & FERNIE, A. R. (2007): Reduced expression of succinyl-coenzyme a ligase can be compensated for by up-regulation of the γ -aminobutyrate shunt in illuminated tomato leaves. *Plant Physiol.* 145, 626–639. doi: 10.1104/pp.107.103101
- SU, J., & WU, R. (2004): Stress-inducible synthesis of proline in transgenic rice confers faster growth under stress conditions than that with constitutive synthesis. *Plant Science*, 166(4), 941–948. doi:10.1016/j.plantsci.2003.12.004

- SUETSUGU, N., WADA, M. (2013): Evolution of three LOV blue light receptor families in green plants and photosynthetic stramenopiles: Phototropin, ZTL/FKF1/LKP2 and aureochrome, *Plant and Cell Physiology*, Volume 54, Issue 1, January 2013, Pages 8–23, <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs165>
- SULIMAN, M.S.E., ELRADI, S.B.M., ZHOU, G., MENG, T., ZHU, G., XU, Y., NIMIR, N.E.A., ELSIDDIG, A.M.I., AWDELSEID, A.H.M., ALI, A.Y.A., GUO, X., AHMAD, I. (2024): Exogenous glutathione protected wheat seedling from high temperature and water deficit damages. *Sci Rep.* 2024 Mar 4;14(1):5304. doi: 10.1038/s41598-023-47868-1. Erratum in: *Sci Rep.* 2024 Mar 26;14(1):7135. PMID: 38438398; PMCID: PMC10912748.
- SUZUKI, A., RIOUAL, S., LEMARCHAND, S., GODFROY, N., ROUX, Y., BOUTIN, J.P. (2001): Regulation by light and metabolites of ferredoxin-dependent glutamate synthase in maize. *Physiol Plant.* 2001; 112: 524–530. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1120409.x> PMID: 11473712
- SZABADOS, L., SAVOURÉ, A. (2010): Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci.* 2010; 15: 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009> PMID: 20036181
- SZALAI, G., KELLŐS, T., GALIBA, G., & KOCSY, G. (2009): Glutathione as an antioxidant and regulatory molecule in plants under abiotic stress conditions. *Journal of Plant Growth Regulation*, 28(1), 66–80. doi:10.1007/s00344-008-9075-2
- SZEKELY, G., ABRAHAM, E., CSELO, A., RIGO, G., ZSIGMOND, L. (2008): Duplicated P5CS genes of *Arabidopsis* play distinct roles in stress regulation and developmental control of proline biosynthesis. *Plant J.* 53:11–28)
- TAKAHASHI, H., KOPRIVA, S., GIORDANO, M., SAITO, K., & HELL, R. (2011): Sulfur assimilation in photosynthetic organisms: molecular functions and regulations of transporters and assimilatory enzymes. *Annual Review of Plant Biology*, 62(1), 157–184. doi:10.1146/annurev-arplant-042110-103921
- TAKAHASHI, T., KAKEHI, J.I. (2010): Polyamines: Ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. *Ann Bot.* 2010; 105: 1–6. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp259> PMID: 19828463
- TAKASE, T., NISHIYAMA, Y., TANIHIGASHI, H., OGURA, Y., MIYAZAKI, Y., YAMADA, Y. & KIYOSUE, T. (2011): LOV kelch protein2 and zeitlupe repress *Arabidopsis* photoperiodic flowering under non-inductive conditions, dependent on flavin-binding kelch repeat f-box1. *Plant Journal.* 67(4): 608-621 p
- TALUKDER, M. R., ASADUZZAMAN, M., TANAKA, H., & ASAO, T. (2018): Light-emitting diodes and exogenous amino acids application improve growth and yield of strawberry plants cultivated in recycled hydroponics. *Scientia Horticulturae*, 239, 93–103. doi:10.1016/j.scienta.2018.05.033
- TAULAVUORI, K., SARALA, M., KARHU, J., TAULAVUORI, E. K. E., LAINE, K., POIKOLAINEN, J., PESONEN, E. (2005): Elongation of scots pine seedlings under blue light depletion. *Silva Fennica.* 39. 10.14214/sf.401.
- THAKUR, P.S., RAI, V.K. (1982): Dynamics of amino acid accumulation in two differentially drought resistant *Zea mays* cultivars in response to osmotic stress. *Environ. Exp. Bot.*, 22, 221–226.

- THOMAS, B. (2006): Light signals and flowering. *J. Exp. Bot.* 57, 3387–3393. doi: 10.1093/jxb/erl071
- TINETTI, G., MEADOWS, V. S., CRISP, D., KIANG, N. Y., KAHN, B. H., BOSC, E., TURNBULL, M. (2006): Detectability of planetary characteristics in disk-averaged spectra II: Synthetic spectra and light-curves of earth; Published Online: 8 Dec 2006 Volume: 6 Issue 6: December 8, 2006 <https://doi.org/10.1089/ast.2006.6.881>
- TISCHNER, R. (2000): Nitrate uptake and reduction in higher and lower plants. *Plant, Cell and Environment*, 23(10), 1005–1024. doi:10.1046/j.1365-3040.2000.00595.x
- TOLDI, D., GYUGOS, M., DARKÓ, É., SZALAI, G., GULYÁS, Z., GIERCZIK, K., KOCSY, G. (2019): Light intensity and spectrum affect metabolism of glutathione and amino acids at transcriptional level. *PLOS ONE*, 14(12), e0227271. doi:10.1371/journal.pone.0227271
- TOLNER, L. (1999): Termelők és tápanyagok (1.2. fejezet). In.: Fülek, Gy. (szerk.): Tápanyag-gazdálkodás. Mezőgazda Kiadó, Budapest. 18-21.
- TROVATO, M., FUNCK, D., FORLANI, G., OKUMOTO, S., AMIR, R. (2021): Amino acids in plants: Regulation and functions in development and stress defense front. *Plant Sci.*, 18 October 2021 Sec. Plant Metabolism and Chemodiversity Volume 12 - 2021 | <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.772810>
- TROVATO, M., MATTIOLI, R. COSTANTINO, P. (2008): Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development. *Rendiconti lincei*, 19(4), o.325–346.
- VÁGÚJFALVI, D. (1993): A növényi anyagcsere élettana I.
- VARGA, B., JANDA, T., LÁSZLÓ, E., & VEISZ, O. (2011): Influence of abiotic stresses on the antioxidant enzyme activity of cereals. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34(3), 849–858. doi:10.1007/s11738-011-0882-x
- VARGA, B., SVECNJAK, Z., JURKOVIC, Z., KOVACEVIC, J. & JUKIC, Z. (2003): Wheat grain and flour quality as affected by cropping intensity UDC 633.11:632.534 original scientific paper ISSN 1330-9862 *Food Technol. Biotechnol.* 41 (4) 321–329 (2003) <https://hrcak.srce.hr/file/180933>
- VERBRUGGEN, N. & HERMANS, C., (2008): Proline accumulation in plants: A review. *Amino Acids*, 35(4), o.753–759.
- VEST, A. (2013): The Role of JAZs and GABA in Plant Immune Response. Master thesis, University of Exeter, Exeter.
- VIRŠILĖ, A., BRAZAITYTĖ, A., VAŠTAKAITĖ-KAIRIENĖ, V., JANKAUSKIENĖ, J., MILIAUSKIENĖ, J., SAMUOLIENĖ, G., DUCHOVSKIS, P. (2019): Nitrate, nitrite, protein, amino acid contents, and photosynthetic and growth characteristics of tatsoi cultivated under various photon flux densities and spectral light compositions. *Scientia Horticulturae*, 258, 108781. doi:10.1016/j.scienta.2019.108781
- VOGEL, H., & WHEAT, C. W. (2011): Accessing the transcriptome: how to normalize mRNA pools. *Molecular methods for evolutionary genetics*, 105–128. doi:10.1007/978-1-61779-228-1_6

- VRANOVA, V., REJSEK, K., SKENE, K. R., & FORMANEK, P. (2010): Non-protein amino acids: plant, soil and ecosystem interactions. *Plant and Soil*, 342(1-2), 31–48. doi:10.1007/s11104-010-0673-y
- WAN, X.-Y.; LIU, J.-Y. (2008): Comparative proteomics analysis reveals an intimate protein network provoked by hydrogen peroxide stress in rice seedling leaves. *Molecular & Cellular Proteomics* 2008, 7, 1469–1488, doi:10.1074/mcp.M700488-MCP200.
- WANG, P., LIU, W.-C., HAN, C., WANG, S., BAI, M.-Y., & SONG, C.-P. (2024): Reactive oxygen species: Multidimensional regulators of plant adaptation to abiotic stress and development. *J. Integr. Plant Biol.* 66: 330–367.
- WANG, Z.-Q., YUAN, Y.-Z., OU, J.-Q., LIN, Q.-H., & ZHANG, C.-F. (2007): Glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase contribute differentially to proline accumulation in leaves of wheat (*Triticum aestivum*) seedlings exposed to different salinity. *Journal of Plant Physiology*, 164(6), 695–701. doi:10.1016/j.jplph.2006.05.001
- WANG., Y., ZHANG, X., JIANG, H., ZHANG, Y., LIN, Y., RAO, X. (2022): Light stress diagnosis of rapeseed seedling stage based on hyperspectral imaging technology. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 2022, 48(1): 106-116. DOI: 10.3785/j.issn.1008-9209.2021.03.081
- WEBER, A.P.M., SCHWACKE, R., FLUGGE, U.I. (2005): Solute transporters of the plastid envelope membrane. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56:133–64)
- WINTER, G., TODD, C. D., TROVATO, M., FORLANI, G., FUNCK, D. (2015): Physiological implications of arginine metabolism in plants. *Frontiers in Plant Science*, 6. doi:10.3389/fpls.2015.00534
- WIRTZ, M. & DROUX, M., (2005): Synthesis of the sulfur amino acids: cysteine and methionine. *Photosynthesis Research*, 86(3), o.345–362.
- WITHERS, L.A., KING, P.J. (1979): Proline: a novel cryoprotectant for the freeze preservation of cultured cells in *Zea mays*. *Plant Physiol.*, 64, 675-678.
- WOODROW, P., CIARMIELLO, L. F., ANNUNZIATA, M. G., PACIFICO, S., IANNUZZI, F., MIRTO, A., CARILLO, P. (2016): Durum wheat seedling responses to simultaneous high light and salinity involve a fine reconfiguration of amino acids and carbohydrate metabolism. *Physiologia Plantarum*, 159(3), 290–312. doi:10.1111/ppl.12513
- WYN, J., R., & SHEARD, R. W. (1977): Effects of blue and red light on nitrate reductase level in leaves of maize and pea seedlings. *Plant Science Letters*, 8(4), 305–311. doi:10.1016/0304-4211(77)90147-x
- XIANG, C., OLIVER, D.J. (1999): Glutathione and its central role in mitigating plant stress. In: Pessarakli M (ed) *Handbook of plant and crop stress*. Marcel Dekker, Basel, pp 697–708
- XIAO, L., SHIBUYA, T., WATANABE, T., KATO, K., KANAYAMA, Y. (2022): Effect of light quality on metabolomic, ionomic, and transcriptomic profiles in tomato fruit *International Journal of Molecular Sciences* 23, no. 21: 13288. <https://doi.org/10.3390/ijms232113288>
- XU, G., FAN, X., & MILLER, A. J. (2012): Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 63(1), 153–182. doi:10.1146/annurev-arplant-042811-105532

- XU, X., ZHANG, Y., LI, Y., LIAO, S., SUN, Y., LIU, F. (2023): Supplemental light and silicon improved strawberry fruit size and sugars concentration under both full and deficit irrigation - *Scientia Horticulturae* DOI <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.111912>
- XU, Y., KOROMA, A.A., WEISE, S.E., FU, X., SHARKEY, T.D., SHACHAR-HILL, Y. (2023): Daylength variation affects growth, photosynthesis, leaf metabolism, partitioning, and metabolic fluxes. *Plant Physiol.* 2023 Dec 30;194(1):475-490. doi: 10.1093/plphys/kiad507. PMID: 37726946; PMCID: PMC10756764.
- YADAV, S. K. (2010): Heavy metals toxicity in plants: An overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. *South African Journal of Botany*, 76(2), 167–179. doi:10.1016/j.sajb.2009.10.007
- YANG, C.-W., LIN, C.C. KAO, C.H., (2000): Proline, ornithine, arginine and glutamic acid contents in detached rice leaves. *Biologia Plantarum*, 43(2), o.305–307.
- YANG, D., SEATON, D. D., KRAHMER, J., & HALLIDAY, K. J. (2016): Photoreceptor effects on plant biomass, resource allocation, and metabolic state. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 7667–7672. doi: 10.1073/pnas.1601309113
- YANG, D., SEATON, D.D., KRAHMER, J., HALLIDAY, K.J. (2016): Photoreceptor effects on plant biomass, resource allocation, and metabolic state. *PNAS*. 2016; 113: 7667–7672. <https://doi.org/10.1073/pnas.1601309113> PMID: 27330114
- YANG, L.; WEN, K.-S.; RUAN, X.; ZHAO, Y.-X.; WEI, F.; WANG, Q. (2018): Response of plant secondary metabolites to environmental Factors. *Molecules* 2018, 23, 762, doi:10.3390/molecules23040762
- YAO, X., LIU, X., XU, Z., & JIAO, X. (2017): Effects of light intensity on leaf microstructure and growth of rape seedlings cultivated under a combination of red and blue LEDs. *Journal of Integrative Agriculture*, 16(1), 97–105. doi:10.1016/s2095-3119(16)61393-x
- YI, H., RAVILIOUS, G. E., GALANT, A., KRISHNAN, H. B., & JEZ, J. M. (2010): From sulfur to homogluthathione: thiol metabolism in soybean. *Amino Acids*, 39(4), 963–978. doi:10.1007/s00726-010-0572-9
- YOU, J., HU, H., & XIONG, L. (2012): An ornithine δ -aminotransferase gene OsOAT confers drought and oxidative stress tolerance in rice. *Plant Science*, 197, 59–69. doi:10.1016/j.plantsci.2012.09.002
- ZADOKS, J., CHANG, T., & KONZAK, C. (1974): A decimal growth code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14, 415–421. doi: 10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x
- ZAGORCHEV, L., SEAL, C.E., KRANNER, I., ODJAKOVA, M.A. (2013): Central role for thiols in plant tolerance to abiotic stress. *Int J Mol Sci* 14:7405–7432
- ZHANG, H., ZHU, J., GONG, Z., ZHU, J.K. (2022): Abiotic stress responses in plants, *Affiliations* PMID: 34561623 DOI: 10.1038/s41576-021-00413-0 *Nat Rev Genet.* 2022 Feb;23(2):104-119. Epub 2021 Sep 24.
- ZHANG, J., ZHANG, Z., NENG, F., XIONG, S., WEI, Y., CAO, R., WEI, Q., MA, X., & WANG, X. (2022): Canopy light distribution effects on light use efficiency in wheat and its mechanism. *Front. Ecol. Evol.* 10:1023117. doi: 10.3389/fevo.2022.1023117

- ZHAO, Q., MA, Y., HUANG, X., SONG, L., LI, N., QIAO, M., LI, T., HAI, D., CHENG, Y. (2023): "GABA Application Enhances Drought Stress Tolerance in Wheat Seedlings (*Triticum aestivum* L.)" *Plants* 12, no. 13: 2495. <https://doi.org/10.3390/plants12132495>
- ZHAO, X., WANG, Y.-L., QIAO, X.-R., WANG, J., WANG, L.-D., XU, C.-S., & ZHANG, X. (2013): Phototropins function in high-intensity blue light-induced hypocotyl phototropism in *Arabidopsis* by altering cytosolic calcium. *Plant physiology*, 162(3), 1539–1551. doi:10.1104/pp.113.216556
- ZHEN, S., & VAN IERSEL, M. W. (2017): Far-red light is needed for efficient photochemistry and photosynthesis. *Journal of Plant Physiology*, 209, 115–122. doi:10.1016/j.jplph.2016.12.004
- ZHENG, Z.-L. (2009): Carbon and nitrogen nutrient balance signaling in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 4(7), 584–591. doi:10.4161/psb.4.7.8540
- ZHOU, Y., CAI, H., XIAO, J., LI, X., ZHANG, Q., & LIAN, X. (2009): Over-expression of aspartate aminotransferase genes in rice resulted in altered nitrogen metabolism and increased amino acid content in seeds. *Theoretical and Applied Genetics*, 118(7), 1381–1390. doi:10.1007/s00122-009-0988-3
- ZIVCAK, M., BRESTIC, M., BALATOVA, Z., DREVENAKOVA, P., OLSOVSKA, K., KALAJI, H. M., ALLAKHVERDIEV, S. I. (2013): Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. *Photosynthesis Research*, 117(1-3), 529–546. doi:10.1007/s11120-013-9885-3
- ZULFIQAR, F., ASHRAF, M. (2023): Proline alleviates abiotic stress induced oxidative stress in plants. *J Plant Growth Regul* 42, 4629–4651. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10839-3>

Internetes hivatkozások

INTERNET1: <https://healthjade.net/glutathione/> 2024.08.16.

KSH 2023 - Központi Statisztikai Hivatal Agrárrium, 2023, előzetes adatok
<https://www.ksh.hu/s/kiadvanyok/agrarium-2023-elozetes-adatok/agrarium-2023-elozetes-adatok.pdf> 2023.12.14.

SAAD, RAMEZ. (2018): What are the appropriate growth stages of wheat to apply nitrogen fertilizer?. Retrieved from:
https://www.researchgate.net/post/What_are_the_appropriate_growth_stages_of_wheat_to_apply_nitrogen_fertilizer/5aa2846d615e27617b2c68a2/citation/download: HIRZEL, J., & UNDURRAG, P. (2013): Nutritional management of cereals cropped under irrigation conditions. *Crop Production*. doi:10.5772/56095

TERMÉSZET VILÁGA TERMÉSZETTUDOMÁNYI KÖZLÖNY 146. évf. 2015. II. különszám, 2015 a fény nemzetközi éve
http://real-j.mtak.hu/6263/1/TermVil_A.Feny.Eve_1-96.oldal_netre.pdf

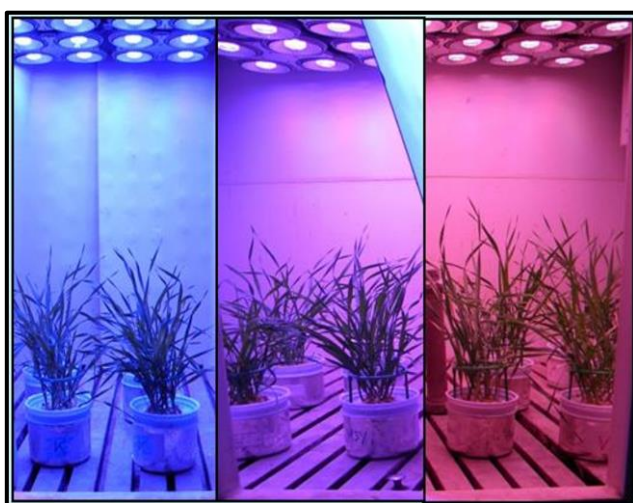
M.2.: A növények neveléséhez használt különböző fénybeállítások paraméterei



1. fotó: A fitotron kamrában nevelt növények vizualizációja különböző intenzitású fény esetében.

paraméterek/intenzitás	alacsony	normál	magas
PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	50	250	500
kék/vörös	1:2	1:2	1:2
vörös/távoli vörös	15:1	15:1	15:1

1. táblázat: A különböző intenzitású fitotronkamrák paraméterei.



2. fotó: A fitotron kamrában nevelt növények vizualizációja eltérő spektrális összetételű fény esetében.

paraméterek/spektrum	kék	rózsaszín	távoli vörös
PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	250	245	250
kék/vörös	5:1	1:1	1:5
vörös/távoli vörös	17:1	37:1	10:1

2. táblázat: Az eltérő spektrális összetételű fitotronkamrák paraméterei.

M.3.: A különböző fitotron kamrák részletes paraméterei

paraméterek	fénykörnyezet típusok					
	fluoreszens fehér	LED rózsaszín	LED kék	LED távoli vörös	LED normál intenzitású vörös	LED magas intenzitású vörös
PPFD (400–700 nm) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	249	248	250	253	253	499
PPF (400–750 nm) ($\mu\text{W/cm}^2$)	5855	5700	5917	5322	5252	10007
kék (400–500 nm)	1451	2215	4402	657	653	1274
zöld (500–600 nm)	2280	690	23	1020	1022	2036
vörös (600–700 nm)	1841	2443	1490	3346	3437	6424
távoli vörös (>700 nm)	283	352	2,4	299	140	273
frakció (%)						
kék	24,8	38,8	74,1	12,3	12,4	12,7
zöld	38,9	12,1	0,4	19,2	19,5	20,3
vörös	31,4	42,8	25,1	62,9	65,4	64,2
távoli vörös	4,8	6,2	0,4	5,6	2,7	2,7
arányok						
kék:vörös	0,8	0,9	3,0	0,2	0,2	0,2
vörös:távoli vörös	6,5	6,9	59,6	11	25	24
kék:távoli vörös	5,1	6,3	176	2,2	4,7	4,7
energia fogyasztás (kW)	4,69	1,24	1,42	1,09	1,02	2,09

A fluoreszcens fehér egy olyan fényrendszerre utal, amelyet fluoreszcens lámpák biztosítanak. A rózsaszín kezelés azonos kék és piros arányú LED-eket használt. A kék LED-es kezelésben a kék fény domináns volt, az alacsony és magas intenzitású vörös fénykörnyezetben a vörös fény volt domináns 250, illetve 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitás mellett. A távoli vörös rendszerben a vörös fényt távoli vörös fénnel volt kiegészítve. A teljes fotoszintetikus foton fluxussűrűség (PPFD) Li-COR kvantummérővel (LI-189, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, Egyesült Államok), míg a spektrális energiaeloszlást spektrométerrel (UBS4000, Ocean Optics Inc., Egyesült Államok) volt ellenőrizve. A hullámhosszarányt azzal a feltételezéssel számítottam ki, hogy a kék fény 400 és 500 nm, a zöld fény 500–600 nm, a vörös fény 600–700 nm és távoli vörös 700–750 nm között volt a sávzélesség-integráció. A kamrák energiafogyasztását az azonos megvilágított területen egy C.A 8230 teljesítmény- és minőségi elemzővel volt meghatározva (Chauvin Arnoux Ltd, Dewsbury, Egyesült Királyság). Az alkalmazott LED-ek típusai: Osram Lumilux T5 Cool White (4000K) 54W/840 fluoreszcens csövek, illetve széles (Philips Lumileds, LXZ2-5790-y) és keskeny spektrumú LED-del felszerelt modulok az alábbiak szerint: a 448 nm-es hullámhossz (Philips Lumileds, LXZ1-PR01); 655 nm hullámhossz (Philips Lumileds, LXZ1-PA01); 750 nm hullámhossz (Edison Edixeon, 2er101fx00000001).

M.4.: A búza szabad aminosav-tartalom változásának szignifikanciája

A búza szabad aminosav tartalma (µg/g FW).

FAA (µg/g)	alacsony		normal		magas		kék		rózsaszín		távoli vörös	
	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás
Aaa	1,79	0,24	3,00	0,42	6,63*	0,53	13,11*	1,90	5,50	0,69	19,48*	1,01
Ala	26,45*	1,18	147,76	5,59	165,20	1,30	181,93*	9,61	84,13*	2,79	89,01*	13,04
Arg	10,44	0,55	10,98	1,83	20,25	2,98	18,41	3,15	7,22	1,45	79,64*	14,34
Asn	98,33*	9,10	242,15	4,80	677,63*	19,72	161,97*	19,98	63,23*	3,37	90,21*	19,74
Asp	42,89*	2,27	92,40	2,77	154,25*	3,98	224,34*	11,24	159,25*	17,73	125,25*	2,46
Cit	0,54	0,12	0,73	0,01	0,85	0,04	4,62*	0,56	1,68*	0,18	2,69*	0,26
Cys	0,44	0,03	0,77	0,03	0,91	0,02	2,95*	0,23	5,11*	0,22	10,50*	0,81
Cysta	20,90	1,30	23,97	2,10	30,12*	2,61	9,09*	0,69	3,30*	0,46	1,80*	0,05
GABA	150,91*	6,97	494,66	2,16	710,70*	7,20	709,25*	12,83	402,61*	30,77	289,21*	8,37
Gln	13,89*	1,84	39,07	3,42	223,80*	9,84	99,58*	10,97	28,88	4,40	66,12*	10,51
Glu	65,27*	5,70	143,16	5,36	180,83*	4,26	122,45	0,78	45,68*	11,61	161,61	17,17
Gly	10,04*	1,64	167,32	7,96	257,29*	14,51	94,20*	4,52	35,92*	1,56	63,81*	11,05
His	5,92	0,27	5,29	0,15	8,08*	0,14	6,56	1,18	0,88*	0,12	8,94*	1,56
Ile	4,41	0,20	5,92	0,43	18,33*	0,46	8,41*	0,74	4,06	0,63	12,76*	1,67
Leu	6,54	1,17	8,21	0,24	17,27*	0,26	27,86*	1,38	11,61*	0,87	13,57*	2,00
Lys	6,84*	0,21	16,98	2,06	19,12	1,96	31,37*	2,02	15,65	0,95	13,72	2,00
Met	7,86	0,36	6,07	0,22	18,43*	2,38	3,28	0,28	5,70	1,54	10,47*	1,55
Orn	4,90	0,69	4,52	0,42	2,52*	0,29	1,77*	0,07	1,00*	0,08	4,40	0,15
Phe	0,33	0,02	0,48	0,01	1,09	0,02	22,63*	2,60	12,26*	1,47	14,39*	2,80
Pro	12,69*	1,37	36,21	3,10	14,85*	1,09	1,62*	0,34	6,87*	0,36	36,08	1,89
Ser	44,24*	5,25	261,74	7,18	418,91*	7,82	115,95*	7,18	49,24*	8,73	192,34*	12,82
Thr	17,02*	1,95	71,50	2,52	75,22	5,11	70,39	2,58	99,04*	11,97	44,05*	12,84
Tyr	0,33	0,02	0,49	0,02	1,17	0,03	21,49*	1,02	4,74	0,59	17,65*	4,69
Val	10,74*	1,88	21,23	1,66	35,62*	1,36	25,46	3,12	9,00*	1,53	17,93	3,13

* A csillaggal jelzett értékek szignifikánsan különböznek a normál fényben mért értékektől (az adatok egytényezős ANOVA módszerrel lettek összehasonlítva, majd Tukey-féle post-hoc teszttel lett vizsgálva a szignifikancia ($P < 0,05\%$)).

M.5.: A qRT-PCR analízishez használt primerek

Név	Rövidítés	Forward	Reverse	Referencia
ascorbate peroxidase 1	APX1	GCAGCTGCTGAAGGAGAAAGTC	CAATTTCAAACCTCAAGCTACCAT	Secenji et al. 2010.
adenozine phosphosulfate reductase	APSR	GCTCAAAGCCCTCCATTAT	GACCGAGTGAACCCACGAGTA	Gulyás et al. 2014.
arginine decarboxylase	ADC	CAATGCCGTACCTGTCGTTT	AACTCCCACTCCTCGTCATC	saját tervezés
argininosuccinate lyase	ArgSUL	GAACAGTTGGAGCGTGATGC	CAGTTCCAGCCAAAGCACAAAG	saját tervezés
aspartate transaminase	AspTA	TCGTGCTGATGGTGGTG	GCTCCACGGTCCCATTCG	saját tervezés
glutamate dehydrogenase	GluDH	CGCTAAAGGTGGCATTGGG	TGCTGTGCGTTGGTGCC	saját tervezés
glutathione reductase	GR	AACTGTAGACACAGACTCTTG	ATCAGATACACCGTATCACAC	saját tervezés
glutathione S transferase	GST	CAGGCAGTCAATCCTCGGAC	TGGAGAGGTTGGATGCTTGA	saját tervezés
glutathione synthase 2	GS2	TGGCCGTGACATATCCGATG	ATGACCTCCCCGTTTGTTC	saját tervezés
nitrate reductase	NR	CGAGATCCTCCCCATCAACG	CCGTCCAGAGTCACTTCCAC	saját tervezés
O -acetylserine (thiol) lyase	ASTL	CCTTGTTCTGGCATCGGG	TTGTGTGGTCCAGGCTTTCC	saját tervezés
ornithine aminotransferase	OrnATF	GCACGGAGGCAAAATGAGC	TCCGTCTGACCCGAAAAGC	saját tervezés
pyrroline-5-carboxylate reductase	P5CR	TGGTCCGGCCTACATTTTCT	TTTACCCGTCTCGCTAACCA	saját tervezés
phosphogluconate-dehydrogenase	TA30797	GCC GTG TCC ATG CCA GTG	TTA GCC TCA ACC ACC TGT GC	Paolacci et al. 2010.
serine hydroxymethyltransferase	SerHMTF	TGCTGTGTGTCATTCCGTCTC	TTATTCTTTCACCCCCCTTCCG	saját tervezés

M.6.: A különféle vizsgált paraméterek közötti korreláció vizsgálat

ETR: elektron transzport ráta

A glutation metabolizmus vizsgált génjei: adenosine phosphosulfate reductase (APSR, glutation szintézis prekurzora, Cys), ascorbate peroxidase1 (APX1, reduction of az oxidált glutation redukálja aszkorbát-glutathion ciklusban), glutathione reductase (GR), glutathione synthase2 (GSHS), glutathione S-transferase (GST, conjugation of a glutation konjugációja peroxidokkal és xenobiotikumokkal) és O-acetylserine (thiol) lyase (ASTL, Cys synthesis).

Az aminosav metabolizmus vizsgált génjei:

arginine decarboxylase (ADC), argininosuccinate lyase (ArgSUL), aspartate transaminase (AspTA), glutamate dehydrogenase (GluDH), nitrate reductase (NR), ornithine δ -aminotransferase (OrnATF), pyrroline-5-carboxylate reductase (P5CR, Pro synthesis) and serine hydroxymethyltransferase (SerHMT).

GUILFORD JP: Creativity. *Am Psychol* 1950, 5:444–454.

	hajtáshossz	hajtástőmeg	hajtáshossz	hajtástőmeg	ETR	Cys	CyS5	CyS5%	GSH	GSSG	GSSG%	Glu	Pro	Avg	Asp	Ser	APSR	CysASTL	GS2	APX1	GR	GST	NR	GUHDH	PSCR	ArgSUL	ADC	OmATF	ASPTA	SerHMTF		
		0,40	-0,12	-0,07	0,60	-0,07	0,35	0,53	0,77	0,08	-0,73	0,72	0,38	-0,08	-0,09	0,95	-0,25	0,84	0,92	0,99	0,79	0,86	0,31	0,78	0,59	0,86	0,85	0,59	0,94	0,82 hajtástőmeg		
			-0,87	-0,86	-0,39	-0,59	-0,61	-0,56	0,06	-0,81	-0,43	0,08	0,32	-0,28	-0,81	0,21	-0,90	0,46	0,25	0,51	0,46	0,76	0,95	0,34	0,37	0,49	0,74	0,09	0,59	0,83 hajtáshossz		
	klorofil a+b				0,68	0,79	0,81	0,65	0,24	0,82	0,10	-0,54	0,10	-0,54	0,01	0,98	0,06	0,87	0,00	-0,09	-0,25	0,01	-0,87	0,09	-0,05	-0,10	-0,39	0,40	-0,24	-0,62 klorofil a+b		
	karotinoidok				0,68	0,86	0,88	0,71	0,28	0,77	0,02	0,24	-0,40	-0,40	0,15	0,99	0,14	-0,93	-0,01	-0,05	-0,21	0,01	-0,52	-0,91	0,10	-0,03	-0,07	-0,38	0,42	-0,24	-0,61 karotinoidok	
	ETR					0,49	0,80	0,85	0,82	0,74	-0,53	0,44	-0,19	-0,23	0,68	0,65	0,43	0,62	0,64	0,50	0,51	-0,19	0,69	0,64	0,58	0,32	0,70	0,46	0,12	0,46	0,12 ETR	
	Cys					0,82	0,50	0,26	0,35	-0,18	0,41	-0,31	0,20	0,89	0,16	0,85	0,09	-0,18	-0,18	0,18	0,18	-0,74	0,21	-0,05	0,08	-0,23	0,60	-0,18	-0,49	Cys		
	CyS5						0,89		0,52	0,64	-0,27	0,66	-0,07	0,30	0,85	0,57	0,81	0,28	0,30	0,22	0,33	-0,12	0,73	0,35	0,36	0,26	-0,03	0,61	0,15	-0,23	CyS5	
	CyS5%							0,62	0,76	-0,27	0,64	0,17	0,30	0,64	0,68	0,63	0,28	0,59	0,41	0,25	0,08	-0,62	0,35	0,52	0,30	0,05	0,41	0,27	-0,03	CyS5%		
	GSH							0,31	-0,88	0,51	0,17	-0,35	0,30	0,71	0,05	0,76	0,84	0,73	0,58	0,61	-0,10	0,90	0,74	0,86	0,63	0,69	0,62	0,51	0,59	0,51	GSH	
	GSSG							0,15		0,01	-0,32	-0,02	0,72	0,16	0,63	-0,01	0,25	-0,04	-0,10	-0,37	-0,72	0,05	0,13	-0,10	-0,30	0,12	-0,09	-0,40	-0,40	-0,40	GSSG	
	GSSG%							-0,51		-0,22	0,40	-0,04	-0,64	0,21	-0,83	-0,70	-0,74	-0,70	-0,70	-0,49	-0,11	-0,94	-0,70	-0,96	-0,81	-0,74	-0,69	-0,68	-0,68	-0,68	GSSG%	
	Glu							0,52		0,51	0,19	0,88	0,27	0,47	0,55	0,66	0,58	0,49	0,42	-0,11	0,54	0,18	-0,03	0,33	0,15	0,19	0,32	-0,27	-0,28	0,39	Glu	
	Pro							0,56		0,56	-0,49	0,39	-0,19	-0,08	0,46	0,42	-0,11	0,54	0,18	-0,03	0,33	0,15	0,19	0,32	-0,27	-0,28	0,32	-0,27	-0,28	0,44	Pro	
	Arg							0,03		0,16	0,45	-0,49	0,15	-0,12	-0,30	-0,20	-0,33	-0,53	-0,16	-0,43	-0,42	-0,16	-0,43	-0,42	-0,32	-0,27	-0,28	0,32	-0,27	-0,28	Arg	
	Asp							0,10		0,10	0,89	0,05	-0,08	-0,21	0,07	-0,51	-0,86	0,17	-0,04	-0,01	-0,31	0,49	-0,21	-0,59	0,17	-0,04	-0,01	-0,31	-0,59	0,17	Asp	
	Ser									0,02	0,75	0,83	0,91	0,76	0,71	0,09	0,68	0,93	0,76	0,70	0,63	0,68	0,93	0,76	0,70	0,63	0,63	0,84	0,64	0,64	Ser	
	APSR									-0,30	-0,22	-0,37	-0,22	-0,63	-0,96	-0,18	-0,24	-0,30	-0,60	-0,45	-0,74	0,18	-0,45	-0,74	0,18	-0,45	-0,74	0,18	-0,45	-0,74	APSR	
	CysASTL										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	CysASTL
	GS2										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	GS2
	APX1										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	APX1
	GR										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	GR
	GST										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	GST
	NR										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	NR
	GUHDH										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	GUHDH
	PSCR										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	PSCR
	ARGSUL										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	ARGSUL
	ADC										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	ADC
	OmATF										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	OmATF
	ASPTA										0,69	0,84	0,95	0,73	0,37	0,94	0,89	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	0,92	0,84	ASPTA

M.7.: A búza zászlóslevelének szabad aminosav-tartalom változásának szignifikanciája

	fluorescens fehér			LED magas intenzitású vörös		LED normál intenzitású vörös	LED rózsaszín	LED kék	LED távoli vörös
3Mhis	20.79±5.32ab	24.49±0.82a	20.02±5.39ab	12.66±1.12bc	6.35±0.92c	8.06±2.25c			
Aaa	116.05±18.94b	181.59±23.19a	30.39±8.34d	111.16±7.65b	86.74±3.41bc	65.30±24.51cd			
Ala	104.67±6.75c	205.16±18.24a	86.01±11.70c	172.22±8.59b	87.55±3.14c	152.72±7.21b			
Arg	71.49±17.11a	64.21±9.00a	38.58±6.94b	50.66±2.39ab	13.55±0.53c	30.71±0.43bc			
Asn	39.47±6.27a	25.67±2.54abc	33.96±11.21ab	19.00±6.11bc	13.36±2.08c	16.14±5.59c			
Asp	168.52±8.83bc	294.80±20.20a	124.46±8.24c	312.70±12.71a	164.03±35.47bc	179.69±16.43b			
Cys	15.50±0.77a	11.94±4.63ab	5.06±0.47b	13.26±0.88ab	11.17±4.42ab	11.43±3.61ab			
Cysta	16.49±6.28a	12.77±4.22a	6.26±0.42a	15.81±6.05a	6.23±0.99a	12.13±2.11a			
Gaba	623.23±14.47b	766.46±28.25a	385.43±22.81d	712.55±35.64a	400.19±40.39d	532.46±29.97c			
Gln	38.78±0.62bc	68.66±19.11b	59.28±9.29bc	105.41±4.50a	32.01±3.44c	64.54±16.87b			
Glu	28.00±3.58bc	49.95±5.27a	32.77±3.00b	65.20±4.70a	15.45±0.79c	60.78±12.41a			
Gly	19.27±0.62a	9.93±1.35bc	13.11±2.05b	7.74±0.87c	6.87±1.81c	19.67±2.88a			
His	65.00±9.26a	54.63±19.62ab	30.94±4.95bcd	35.95±1.85bc	7.29±2.23d	25.07±1.42cd			
Ile	26.80±5.13a	17.23±2.70b	9.60±1.21cd	18.06±1.80b	4.61±0.10d	11.71±0.94bc			
Leu	64.61±2.33a	46.98±1.99b	30.17±1.82d	59.96±2.53b	12.24±2.68e	39.32±3.72c			
Lys	61.50±4.04a	54.82±0.89ab	37.93±4.44c	49.64±1.37b	25.23±6.08d	38.14±1.72c			
Met	13.61±1.83ab	15.14±3.16ab	12.13±2.25ab	18.12±4.06a	8.70±0.20b	14.77±3.75ab			
Orn	1.81±0.16c	2.42±0.59bc	2.41±0.72bc	3.72±1.65bc	9.98±0.70a	4.32±0.61b			
Phe	62.46±2.75ab	66.49±3.53ab	27.73±8.47c	69.72±4.33a	42.17±3.34bc	45.47±18.79abc			
Pro	33.12±6.81d	93.65±22.77ab	26.63±7.92d	68.63±2.61bc	123.81±12.94a	41.96±10.40cd			
Ser	471.53±18.08b	602.23±47.30a	316.38±24.42c	501.34±41.66b	212.64±3.93d	364.35±11.35c			
Thr	80.36±9.08b	102.71±4.27a	51.86±4.85cd	98.00±6.54a	38.44±2.38d	63.71±6.55c			
Thy	34.88±7.58a	38.07±8.19a	44.70±10.77a	40.63±4.48a	30.71±2.68a	35.018±5.05a			
Val	33.61±3.34a	33.37±4.36a	16.31±1.51b	34.91±1.43a	10.09±1.11c	20.38±0.96b			

Az értékek három biológiai ismétlés átlaga és szórása fénykezelésenként lebontva. A különböző betűk statisztikailag szignifikáns különbségeket jeleznek ($P < 0,05$, Tukey post hoc teszt).

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretném köszönetemet kifejezni mindenkinek, aki valamilyen módon hozzájárult ahhoz, hogy ez a dolgozat elkészülhessen.

Köszönöm témavezetőimnek Prof. Dr. Simonné Sarkadi Liviának és Dr. Kocsy Gábornak, hogy javaslataikkal, szakmai segítségnyújtásukkal lehetővé tették e munka létrejöttét.

Köszönöm a Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem (korábban Szent István Egyetem) Élelmiszertudományi és Technológiai Intézet Élelmiszertudományi Doktori Iskola és ezen belül különösképpen az Élelmiszerkémia és Táplálkozástudományi Tanszék és az Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézet Molekuláris Biológia Osztályának, hogy biztosították a kutatásokhoz szükséges műszereket és szakmai tapasztalatokat, illetve az egyéb eszközöket és az anyagi háttérrel, továbbá, hogy lehetővé tették konferenciákon való részvételemet. Segítségük nagymértékben hozzájárult szakmai tudásom növeléséhez és ezzel párhuzamosan látóköröm bővítéséhez.

Külön köszönet illeti a Biológiai Erőforrások Osztályának minden dolgozóját és PhD hallgatóit, akik molekuláris biológiában szerzett tapasztalataikkal és azok kiváló átadásával nagymértékben hozzájárultak ezen értekezés létrejöttéhez.

Köszönöm tanárainnak, továbbá tanszékünk minden munkatársának, kiemelve Dr. Amtmann Máriát és Dr. Mednyánszky Zsuzsannát, hogy szakmai tanácsaikkal, meglátásaikkal utat mutattak és segítettek munkámat.

Köszönet illeti opponenseimet Dr. Mészáros Klárát és Dr. Szőke Antalt bírálói tevékenységükért, mely során fáradtságos munkával a dolgozatomat értékelték, és hasznos tanácsaikkal, éles meglátásaikkal hozzájárultak annak végleges formájához.

Végül köszönöm a Magyar Államnak, hogy Doktori Ösztöndíj formájában lehetőséget nyújtott számomra, és biztosította a PhD tanulmányaimhoz szükséges anyagi háttérrel.

The author acknowledge the Hungarian University of Agriculture and Life Sciences's Doctoral School of Food Science for the support in this study.