A NÖVÉNYEK CSODÁLATOS ÉLETE

Dudits Dénes

Bevezetés, indoklás
A növények fejlődési programja: a megtermékenyítéstől a kifejlett növényig
A fotoszintézis mint a növényi szervesanyag-termelés motorja
Az élettani funkciók károsodása és az alkalmazkodás folyamatainak aktiválódása a kedvezőtlen környezeti hatások következtében

Bevezetés, indoklás

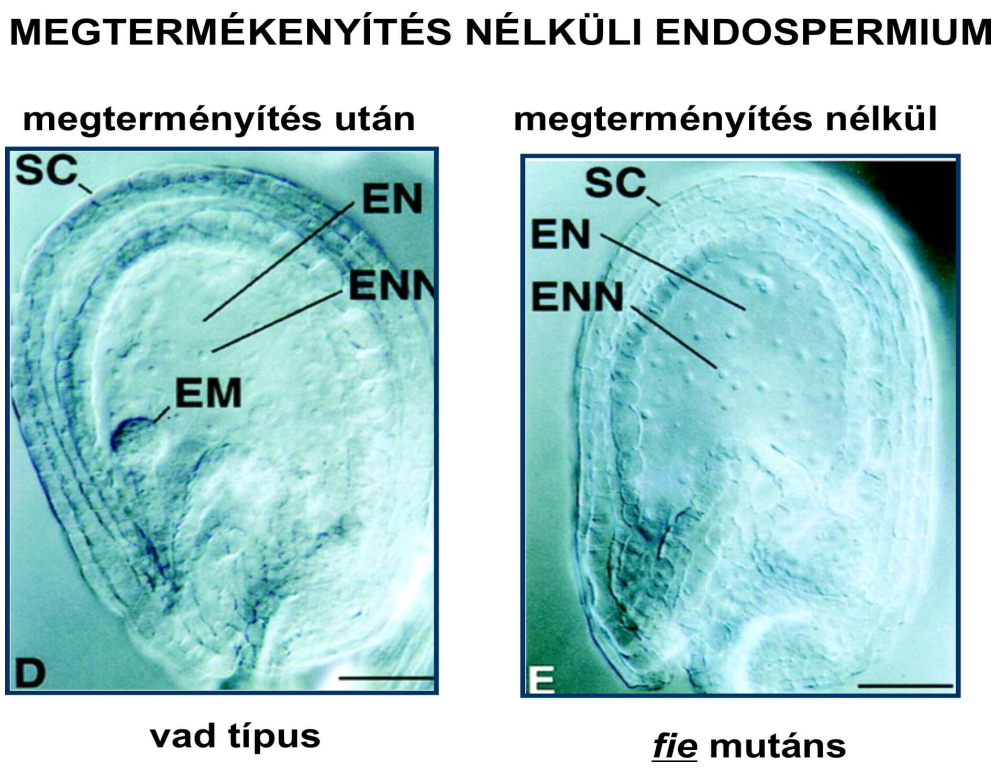
Emberi létünk megszámlálhatatlan formában kapcsolódik a növények világához. A növények táplálnak minket, hiszen élelmiszereink forrását jelentik, akár növényi, akár állati termékeket fogyasztunk. Teljes energiafelhasználásunk 13,4%-a származik növényekből, és a fenntartható fejlődés feltételeinek megteremtése során felértékelődik a zöldenergia jelentősége. A növények gyönyörködtetnek. Gondoljunk a rózsák vagy a mezei virágok színpompájára, az erdők fáinak tekintélyt parancsoló méltóságára. Csodálhatjuk a földből kibúvó csíranövény kirobbanó növekedését, a búza szárba szökkenését. A szemmel látható életjelenségek mögött meghúzódó molekuláris történések megismerése napjaink növénybiológiájának nagy kihívása, és bár napról napra újabb és újabb eredményeket szolgáltat a kísérletező kutató, messze vagyunk még attól, hogy egészében megértsük a növényi életciklust vezérlő folyamatokat – holott már alkalmazhatjuk a rendszerbiológia egyes koncepcióit, a genomprogramok kínálta hatalmas adatbázisokat. A DNS-chip-technológia használatával teljességre törekedhetünk a gének működésének követésében, génfunkciókat értékelhetünk génbeépítés után a transzgenikus (GM) növények vagy mutánsok segítségével. A proteomika és metabolomika a sejtek fiziológiai állapotát részleteiben jellemzi. A növények külső jegyeinek követését pedig megbízhatóvá teszik a sejt-, illetve a növényszintű képalkotási módszerek, így a fenotipizálás nagyszámú növény esetében is megbízhatóan elvégezhető.

Tekintettel az említett új megközelítésekre, túlzás nélkül állítható, hogy alapjaiban átalakul a növények életéről formálódó szemléletünk. Ezért indokolt friss kutatási eredmények segítségével néhány kiemelt funkció példáján bemutatni napjaink növénybiológiájának főbb fejlődési irányait. Ismereteink jelentősen bővültek a növényi szervek kialakulását és szerveződését meghatározó génekről, fehérjékről. Ezeket a fejlődési folyamatokat és a növényi test formálódását nehéz megérteni anélkül, hogy foglalkoznánk a sejtosztódási ciklust irányító mechanizmusokkal. Agronómiai jelentősége van a szervek méretét befolyásoló géneknek. A fotoszintézis-kutatás változatlanul központi jelentőségű, hiszen a növények a napból származó energia elsődleges hasznosítói, azzal, hogy a légköri CO_2-gáz kémiai energiává alakul át. A klímaváltozás kedvezőtlen hatásainak felismerése folytán igen jelentős szellemi kapacitások koncentrálódnak a környezeti abiotikus stresszhatások okozta károk mérséklése érdekében.

A növények fejlődési programja: a megtermékenyítéstől a kifejlett növényig

A növények számos fejlődésbiológiai érdekességgel szolgálnak, így a szervek kialakulása csak elkezdődik az embriogenezis során, de lényegében a növény egész életét végigkíséri az osztódó sejtekből felépülő merisztémák aktivitása, s ez újabb és újabb hajtások, gyökerek, majd ivarszervek differenciálódását teszi lehetővé. Már a növényi élet kezdetét jelentő *kettős megtermékenyítés* is megkülönbözteti a növényeket a többsejtű, eukarióta szervezetektől. A pollentömlő hímivarsejtjeinek egyike egyesül a diploid kromoszómaállományú központi sejtmaggal, és ezzel kezdetét veszi a triploid (háromszoros kromoszómakészlet) endospermium kialakulása. Ez a táplálószövet biológiai szerepén túl a legfontosabb emberi táplálékok egyikét jelenti, gondoljuk csak a gabonafélék szemtermésének

élelmezési jelentőségére. Az endospermium szövet kialakulását szabályozó folyamatok kitűnő példát szolgáltatnak a genomikai lenyomat (genomic imprinting) fejlődésbiológiai szerepére. A magvak képződése feltételezi bizonyos gének szülői, anyai vagy apai eredet szerinti eltérő kifejeződését. Ezt a kiegyensúlyozatlan genetikai állapotot nevezik genetikai lenyomatnak, ami nem a DNS-szekvenciában van kódolva, hanem epigenetikus folyamatok során jön létre, mint a hisztonfehérjék módosítása vagy a DNS-metiláció. Az epigenetikus jelenségek visszavezethetők a kromatin aktív, génkifejeződést megengedő vagy zárt, a gének elhallgatását okozó állapotára. A Polycomb Group (PcG) fehérjék mint epigenetikus tényezők a növényekben is megtalálhatók, és részt vesznek a sejtek típusának meghatározásában, illetve az osztódási vagy differenciálódási folyamatok közötti átmenet szabályozásában. *Arabidopsis* mutánsok között találhatók az ún. FIS (Fertilization Independent Seed) gének hibái. A FIS – Polycomb Repressor Complex2 (PCR2) egyik alegysége a FIE- (megtermékenyítés nélküli endospermium) fehérje. Ha ez a gén mutáció következtében funkcióképtelenné válik, endospermium-képződés indul meg annak ellenére, hogy nincs megtermékenyítés, és nem történt meg a központi sejt magjainak fúziója a hímivarsejt magjával *(1. ábra).* A képen látható, hogy az ilyen mutáns magkezdeményében az endospermiumsejtek többszöri osztódása is bekövetkezhet, míg nem alakul ki az embrió. Vad típusú növényekben a FIS-fehérjekomplex a nukleoszomális hiszton metilációja révén gátolja azoknak a géneknek a kifejeződését, amelyek az endospermium kifejlődéséhez szükségesek. Ez a gátlás a megtermékenyítéssel oldódik fel. Ha ez a funkció genetikai hiba folytán elvész, rendellenes diploid endospermium differenciálódása veszi kezdetét.

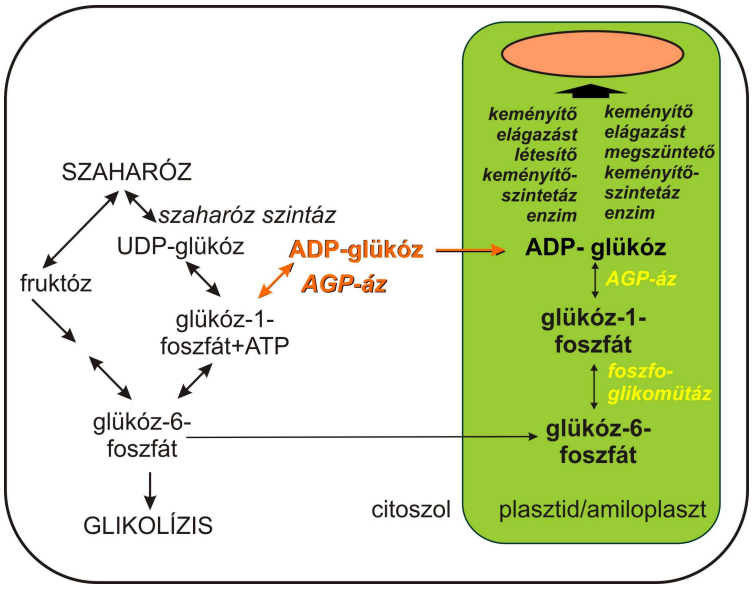


1. ábra. A Polycomb Repressor Complex2 (PCR2) FIE alegységének mutációja következtében megtermékenyítés nélkül bekövetkezhet az endosperium-sejtmagok osztódása. Az epigenetikus gátlás megszűnése nem elegendő az embrió fejlődésének elindításához. SC: magkezdeményburok; EM: embrió; EN: endospermium; ENN: endospermiummag (Ohad et al. 1999)

Az endospermiumban kifejeződő gének, amelyek a raktározó fehérjéket vagy a keményítőszintézis enzimeit kódolják, alulmetiláltságot mutatnak. Ez az epigenetikus állapot abból származik, hogy a DNS-metilációt végző enzim (DNS-metiltranszferáz – MET1) génjének kifejeződése gátlódik, illetve

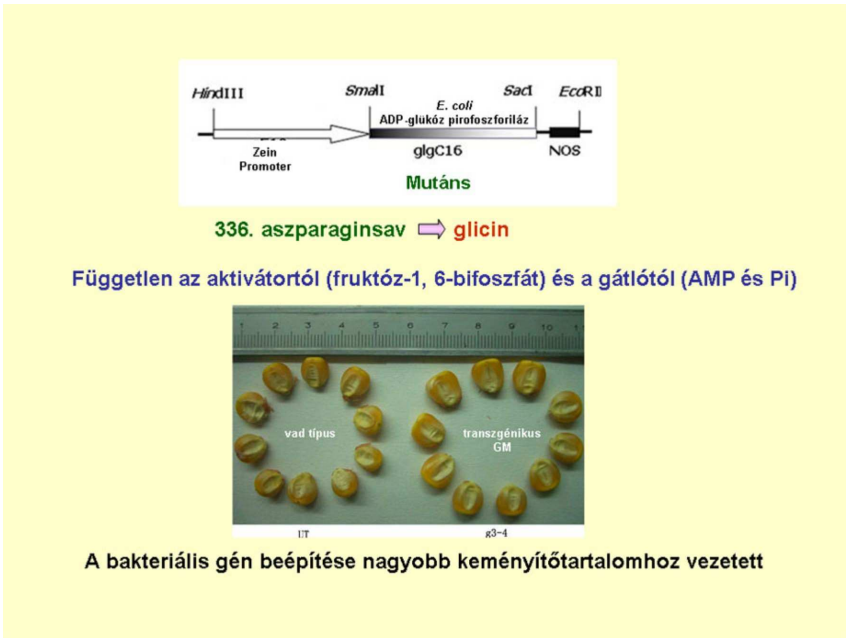
a metilcsoportot eltávolító enzim (DNS-glükoziláz – DEMETER – DME) génje aktív. A búza endospermiumában szintetizálódó raktározófehérjéket, a glutenineket és a gliadinokat együttesen prolaminoknak nevezzük; ezek alapvetően befolyásolják a liszt sütőipari paramétereit.

Gabonaféléink termésének domináns összetevője a keményítő, ami a száraz szemsúly 70%-át is adhatja. Így a keményítő bioszintézisének egyes lépései, enzimösszetevői kiemelt figyelmet érdemelnek, ha maximalizálni kívánjuk a termést akár élelmezési, akár bioenergia-termelési célból. A DNS-chip-technológiával végzett génkifejeződés-vizsgálatok szerint közel 800 gén mutat korai, endospermium-specifikus kifejeződést. A gének által kódolt fehérjéket tekintve megállapítható, hogy a citokinin növényi hormon jelátviteli rendszerének kiemelt szerepe van ebben a fejlődési fázisban. A sejtosztódást szabályozó gének aktivitása jelzi az endospermiumsejtek számának növekedését. A fejlődő szemekben az ADP-glükóz-pirofoszforiláz (AGP-áz) enzim a keményítőszintézist meghatározó faktorként működik, mivel terméke, az ADP-glükóz glükózdonorként szolgál a keményítő polimerizációjához. Mint a 2. ábra szemlélteti, a keményítőszintézis elsődlegesen a plasztiszokban, az amiloplasztokban, illetve az endospermiumban zajlik az ADP-glükózt szubsztrátként használó keményítőszintáz enzim működése révén.



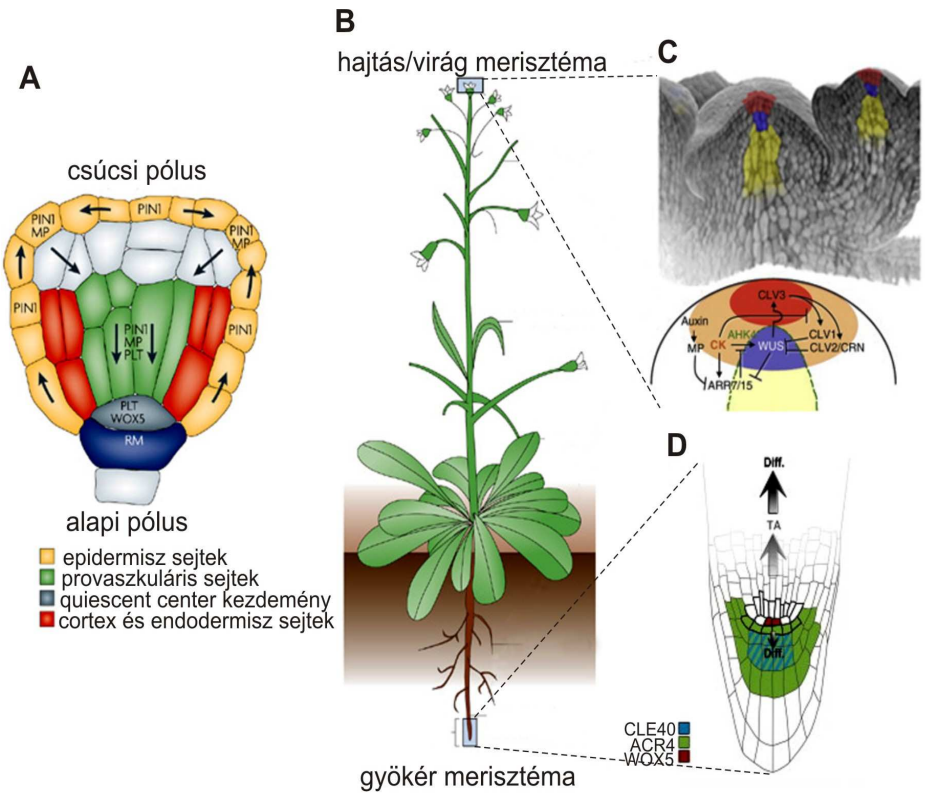
2. ábra. A keményítő szintézisében szerepet játszó molekulák és enzimek. A keményítőszintetázok számára glükózforrásul szolgáló ADP-glükózt az ADP-glükóz-pirofoszforiláz (AGP-áz) szintetizálja, ATP felhasználásával (Smith 2008)

A keményítő végső bonyolult szerkezetét olyan enzimek alakítják ki, amelyek elágazásokat létesítenek és szüntetnek meg. A keményítő két glükózpolimerből épül fel: az amilóz (20-30%) lineárisan kapcsolódó glükózegységeivel szemben az amilopektin (70–80%) erősen elágazó szerkezetű. A keményítőszintézis fokozódását várhatjuk az ADP-glükóz-szint emelkedésétől, illetve az ADP-glükóz-pirofoszforiláz (AGP-áz) aktivitásának növelésétől. Wang és munkatársai (2007) egy mutáns bakteriális AGP-áz enzimet fejeztettek ki szemspecifikus zeinpromoterrel transzgenikus kukoricavonalakban. A szemek nagyobb mérete a fokozott keményítőszintézis folytán a 3. ábrán látható. Különböző génbeépítések igazolták, hogy az alloszterikus gátlás nélküli, akár bakteriális AGP-áz, akár mutáns kukoricaenzim kifejeztetése vagy 30%-kal növelte a burgonyakeményítő hozamát, vagy 15%-kal nagyobb kukoricaszemeket eredményezett.



3. ábra. Egy aminosavcserét kódoló bakteriális ADP-glükóz-pirofoszforiláz gén kifejeztetése zeingén promoterével a kukoricaszemek méretének megnagyobbodását eredményezte (Wang et al. 2007)

A táplálószövetnek, azaz az endospermiumnak a szerveződésével párhuzamosan zajlik a folyamata a növényi test felépülésének programját alapjaiban meghatározó embriogenezisnek is. A petesejt és a sperma sejtmagfúziójával kialakuló zigóta – akár szabályos, akár szabálytalan sejtosztódási mintázatot követve – a növényi embriogenezis kiindulópontja. Mint a 4. ábra szemlélteti, már a késői, gömbstádiumú embrióban megtalálhatók a növényi test mintázatát alkotó főbb sejttípusok. Ez az ábra azt is bemutatja, miként eredményezi a növényi hormon, az auxin (β-indol-3-ecetsav) mozgása a hormon felhalmozódását és ezzel a sejtek funkcionális specializálódását. A sejtekből az aktív auxinkiáramlást a Pin-Formed-1 (PIN1) fehérje biztosítja, amelynek a génjét a Monopteros (MP) transzkripciós faktor aktiválja. A gyökérmerisztéma (RM) kialakulásának feltételét teremti meg az auxinfelhalmozódás az embrió alapi részén. Ebben a folyamatban két auxinfüggő transzkripciós faktor, a homeodomén WOX5 és az AP-2 típusú PLETHORA (PLT) génkifejeződést szabályozó fehérje játszik még meghatározó szerepet. A homeotikus gének morfológiai struktúrákat, a szervek kialakulását, továbbá a növényi test formálásának programját irányítják.



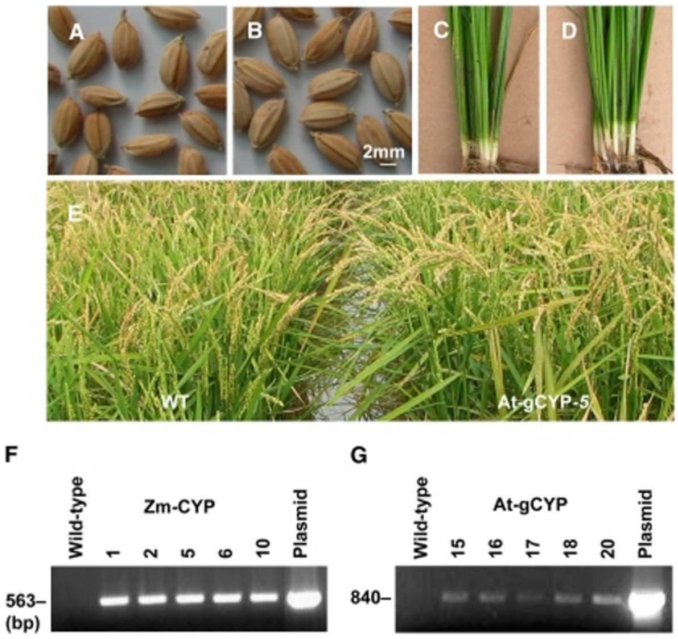
4. ábra. Sejttípusok differenciálódása a fejlődő embrióban, valamint a merisztémák szerveződése mint a totipotens őssejtek hordozói és a szervképződés forrásai a növények életciklusa során. A hormonok (auxin, citokinin-CK) kölcsönhatása a génkifejeződést szabályozó faktorokkal (Monopteros – MP; WOX5; Wuschel – WUS; Plethora – PLT). A Pin-Formed-1 (PIN1) fehérje az auxinkiáramlás és -felhalmozódás szabályozója (nyilak). A hajtásmerisztéma őssejtjeiben (piros) a Clavata-3 (CLV3) gén szignálpeptid-szintézisét biztosítja, amely receptorokon keresztül (CLV1; CLV2) korlátozza a WUS régiót (kék). Az *Arabidopsis*-hisztidin-kináz-4 (AHK4, zöld) egy citokinin-receptor. Az ARR7/15 negatív regulátora a citokininhatásnak. A CLE40 peptidet a differenciált gyökércsúcsi sejtek szintetizálják, és így gátolják a WOX5-aktív (piros) őssejtek osztódását. Az *Arabidopsis*-crinkly-4 (ACR4) fehérje receptorként működik. (Vö. Wolters–Jürgens 2009; Sablowski 2010; Stahl–Simon 2010.)

A növények növekedésük vegetatív fázisában folyamatosan képesek új szerveket növeszteni. Ennek a környezeti feltételekhez történő alkalmazkodásban fontos képességnek a forrását a merisztémák totipotens őssejtjei biztosítják. A 4. ábra szemlélteti az őssejtek csoportjának elhelyezkedését mind a hajtás-, mind a gyökércsúcsban. A leegyszerűsített vázlat olyan visszacsatolási mechanizmust mutat be, amelyben növekedési hormonok és regulátor fehérjék kontrollálják a képződő őssejtek számát. Így az auxin felhalmozódása a merisztéma szélén levő sejtekben szervképződést, például levéldifferenciálódást eredményezhet. A citokininek szükségesek az osztódási képesség fenntartásához. A merisztéma csúcsi részén található őssejt-populáció a Clavata-3 (CLV3) gén aktivitása folytán egy 183 aminosavból felépülő szignálpeptidet termel, amely a mélyebben elhelyezkedő iniciális sejtek alkotta organizációs központban aktív Wuschel (WUS) gén működését gátolja. Ez a gén egy homeorégióval rendelkező transzkripciós faktort kódol, amely szerepet játszik az őssejt azonosság ellenőrzésében és új szervek kialakulásának kezdeményezésében. A WUS faktor elsődleges funkciója a génkifejeződés gátlása a merisztémában, de aktiválja az ivarszervek kialakulását irányító Agamous gént is.

A gyökérmerisztéma szerveződésének és működésének felderítéséhez érdemes figyelembe venni azt a hipotézist, hogy a gyökérmerisztéma lényegében a hajtásmerisztémának környezeti adaptáció során kialakult változata. Ebből fakadóan a főbb szabályozó elemek – mint a növényi hormonok, peptidek, illetve transzkripciós faktorok – szintén szerepet játszanak a gyökér fejlődési programjában. A gyökér keresztmetszetét tekintve körkörösen helyezkednek el a differenciált sejtek egyes típusai, mint azt a 4. ábra szemlélteti. Hosszmetszetét nézve a gyökérsüveg felett azonosítható a merisztémarégió, ezt a megnyúlási és differenciálódási zóna követi. Ez a struktúra visszatükrözi a gyökérsejtek funkcionális átprogramozódásának folyamatát, amikor a sejtosztódási aktivitást felváltja a sejtmegnyúlás és a differenciálódás. Mint a 4. ábrán látható, a gyökérmerisztémát részben alkotja a mitotikusan ritkán aktív központ, a quiescent center (QC) mint a környező őssejtek (kiindulási sejtek) hosszú távú forrása és regulátora. Az ezek osztódásából származó utódsejtek egy része kapcsolatban marad a QC régióval, és megőrzi őssejt jellegét, másik része eltávolodik a központtól, és a differenciált gyökérsejtek kiindulási forrásaként szolgál. Ezek az ún. transitamplifying (TA) sejtek többszöri osztódást és megnyúlást követően a differenciálódási régióban nyerik el specializált funkciójukat. Az említett sejtaktivitások hátterében működő gének és szabályozási rendszerek feltárásában központi szerepet játszottak az *Arabidopsis*-mutánsok és azok részletes jellemzése. Így vált ismertté a QC-sejtekben kifejeződő (Wuschel-related homeobox 5) WOX5 gén mint az őssejtfunkció fontos meghatározója. A WOX5 hatását szintén korlátozhatja peptidhatás, ezt igazolja a CLE40 szintetikus peptid által okozott csökkenés a merisztéma méretében. A gyökérőssejtek funkcióinak komplex szabályozási rendszerében szerepet játszanak további, elsősorban a gének kifejeződését meghatározó transzkripciós faktorok. A Plethora (PLT) AP2 régióval rendelkező regulátor gén működése az auxingradiens függvénye. Magas PLT-aktivitás serkenti az őssejtállapot kifejeződését, alacsony szint az őssejtekből származó leánysejtek mitotikus osztódását biztosítja, míg a még alacsonyabb PLT-szint lehetővé teszi a sejtek differenciálódását. A gyökérszövetek kialakulásának szabályozásában központi szerepe van két másik transzkipciós faktornak. A Shortroot (SHR) fehérje aktiválja a Scarecrow (SCR) gén kifejeződését, s ez sejtosztódási gének működését eredményezi a QC sejtjeiben, illetve a cortex/endodermis sejtek elősejtjeiben. A gyökér szerveződését és növekedését irányító szabályozási mechanizmusok ismerete segítheti a nemesítési munkát, amelynek célja a víz- és tápanyag-hasznosítás hatékonyságának növelése.

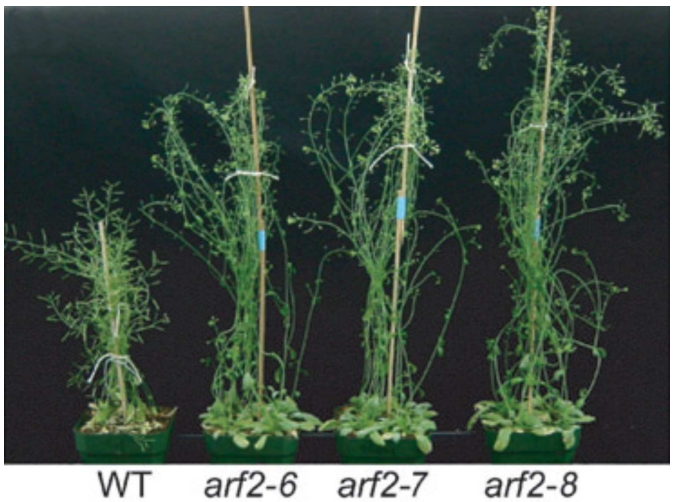
A növényi életciklus során igen kritikus fejlődésbiológiai esemény a vegetatív-generatív növekedési fázisok közötti átmenet, amellyel kezdetét veszi az ivarszervek kialakulása és az utódok létrehozásának folyamata. A virágzást és megtermékenyítést szabályozó génekről és fehérjékről részletes bemutatást ad egy korábbi tanulmány (Dudits 2004).

A növények fejlődési programjának megvalósulása során a hormonok a belső fiziológiai állapot, illetve a külső környezeti tényezők függvényében módosítják a növekedés jellemzőit. A növekedést szabályozó hormonok között kiemelt szerepe van az auxinoknak, citokinineknek, brasszinoszteroidoknak, valamint a gibberellineknek. Az abszcizinsav, az etilén és a jazmonsav elsődlegesen a stresszválaszokban jutnak szerephez. Az egyes hormonok anyagcsereútjainak módosítása jelentős változást eredményezhet a növényi szervek méretében és élettani paramétereiben. Találhatunk példát mind a szemtermés méreteit, mind a zöldtömeget növelő géntechnológiai megoldásokra. Wu és mtsai. (2008) a brasszinoszteroid szintjét növelték meg GM rizsnövényekben, azzal a céllal, hogy serkentsék a szemfeltöltődést. A szterol-C22-hidroxiláz (CYP) enzim cDNS-ét az S-adenozil-metionin-szintáz gén promoterével fejeztették ki. Mint az 5. ábrán látható, mind a kukorica (ZmCYP), mind az *Arabidopsis* (At-gCYP) génje fokozott működése következtében javultak az agronómiai bélyegek. Jobb bokrosodás mellett több szem alakult ki. A nagyobb szemek is hozzájárultak a többlettermészhez üvegházban és szabadföldön is. A GM növényekben a CO_2-asszimiláció hatékonyabban történt.



5. ábra. A GM rizsnövények tulajdonságainak javulása a brasszinoszteroid (BR) hormon szintézisének fokozása révén. A szterol-C22-hidroxiláz (CYP) gén működésének aktiválódását az mRNS mennyiségének növekedése jelzi *[F), G)]*. Fontosabb fenotípusbélyegek: *A)* magméret a vad típusban; *B)* magméret Zm-CYP-1GM növény esetében; *C)* tőszám a vad típusnál; *D)* tőszám Zm-CYP-1-túltermelő vonalban; *E)* kifejlett növények a kísérleti parcellában túltermelő vonalban (At-gCYP-5); *F)* vad típus; *G)* GM vonal (Wu et al. 2008)

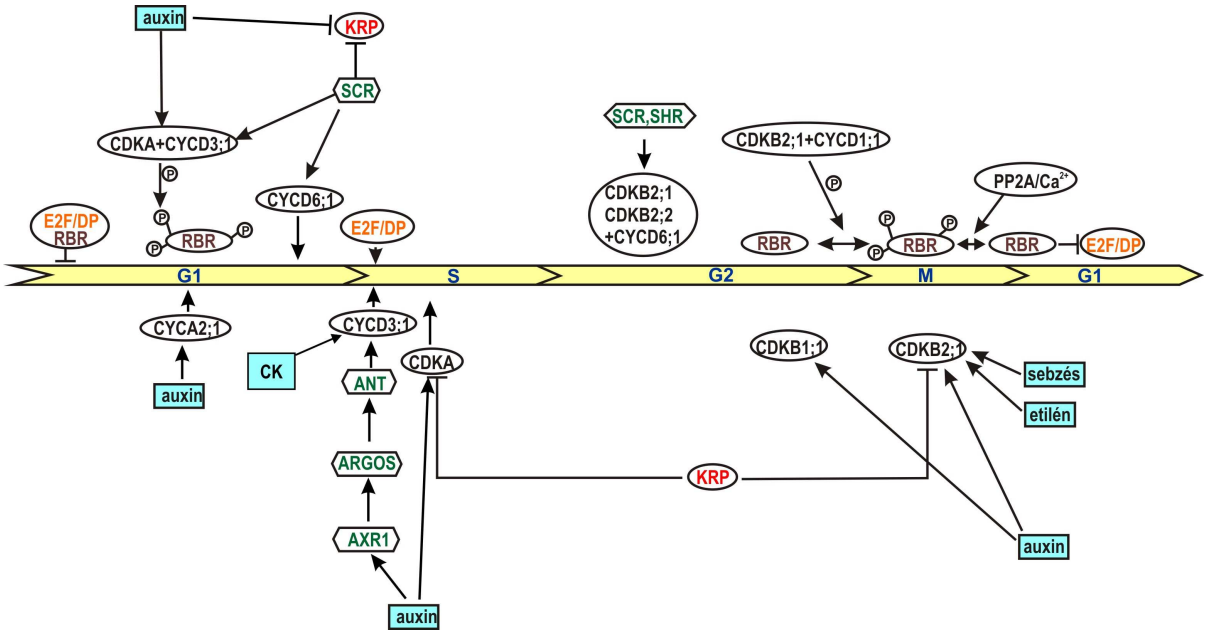
Megújuló energiaforrásként a növényi eredetű alapanyagok különböző formában hasznosíthatók. A jelenlegi gyártási technológiák elsősorban a bioetanol keményítőből való előállítását részesítik előnyben. Nyilvánvaló korlátai vannak ugyanakkor ennek a megoldásnak, hiszen konfliktus keletkezik az élelmiszer-, illetve az energiacélú hasznosítás között, különösen rossz évjáratokban. Ezért a fejlesztések előterébe a cellulózalapú bioenergia, a bioetanol-előállítás gazdaságossá tétele kerül. Könnyen belátható, hogy a hektáronként megtermelhető biomassza növelése központi tényező ezekben a törekvésekben. Így azok a gének, anyagcsere-folyamatok, amelyek megnövelik a növényi szervek méretét, szerepet kaphatnak a zöldtömegre nemesítés folyamatában. Egyetlen, az auxinhatás kialakításában közreműködő gén módosítása jelentős szervméret-növekedést eredményezhet, mint ezt a 6. ábra mutatja. Az auxinválasz 2 típusú faktora (Auxin Responsive Factor 2 – ARF2) transzkripciógátlóként funkcionál. Ha mutáció következtében ez a gén működésképtelenné válik, az jelentős növekedést eredményez a növény egészét tekintve. Ez a funkcióvesztést eredményező mutáció sokirányú változást okoz, így a virágok rendellenessége, valamint részleges sterilitás is jellemzi ezeket a növényeket.



6. ábra. Az Auxin Responsive Factor 2 (ARF2) mint transzkripciós gátló működik az auxin hormon hatásával összefüggő jelátvitelben. Ha mutáció következtében elromlik ez a funkció (arf2-6, arf2-7, arf2-8), úgy az jelentősen nagyobb zöldtömeg kialakulásához vezet. Ezeket a mutáns növényeket jellemzi még a virágok rendellenes felépítése, a növények szerveinek késleltetett elhalása (Okushima et al. 2005)

A növényi szervek építőkövei a sejtosztódási és differenciálódási folyamatok eredőjeként keletkező sejtpopulációk. A szervméret kialakításában szerepet kap a sejtmegnyúlás is. Nehéz megérteni a

növényi élet alapjait anélkül, hogy ne ismernénk a sejtek osztódását meghatározó géneket, fehérjekomplexeket. Különösen izgalmas kérdés, miként reagál a sejtosztódási apparátus a hormonális, fejlődési vagy akár környezeti behatásokra. Mint a 7. ábrán látható, a sejtosztódási ciklus négy, funkciójában eltérő fázisra bontható. Az S fázisban történik a DNS molekulák replikációja, az örökítőanyag megduplázódása. Az M fázis a kromoszómák kialakulásának és a leánysejtekbe történő eloszlásának a szakasza. Felkészülés zajlik a két fő eseményre a G1 és G2 fázisokban. A növényi sejtciklusok kutatásának molekuláris és sejtbiológiai eredményeit alapul véve megállapítható, hogy számos, az evolúcióban konzervált szabályozási folyamat a növényekben is azonosítható, vannak ugyanakkor növényspecifikus tényezők is. Ezeket érdemes kiemelt figyelemmel kutatni.

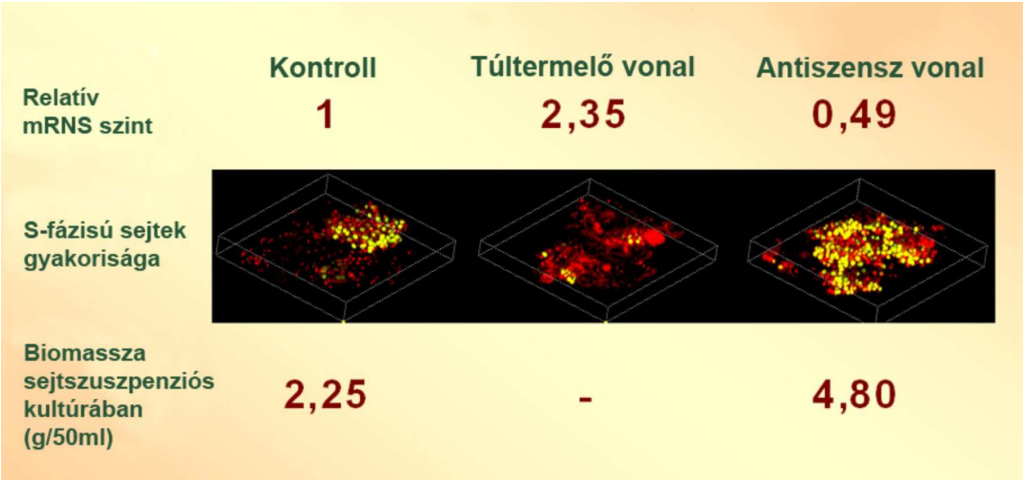


7. ábra. A növényi sejtek osztódási ciklusát szabályozó fontosabb fehérjék, valamint a hormonális és fejlődési behatások célpontjai, kapcsolódási pontjai ebben a szabályozási rendszerben: S fázis: DNS-szintézis; M: mitózis; G1 és G2 fázisok; CDK: ciklinfüggő kináz; CYC: ciklin; RBR: retinoblastomahomológ fehérje; E2F/DP: transzkripciós faktorok; PP2A: foszfatáz; KPR: CDK-gátló fehérje; CK: citokinin; SCR: scare crow transzkripciós faktor; SHR: short root transzkripciós faktor; Ca^{2+}: kalcium; ANT: aintegumenta; ARGOS: *auxin-regulated gene in organ size*; AXR1: *ubiquitin-activating enzyme*1; → aktivációt szemléltet; ┬ gátlást jelez.

A bemutatott vázlat feltünteti az egyes fázisok elindításában, a ciklus előrehaladásában, illetve elhagyásában, valamint a sejtosztódási folyamat leállításában szerepet játszó fontosabb fehérjéket. Központi szabályozók a ciklin fehérjék, amelyek igen szép számban azonosíthatók, és fázisfüggő szerepeket töltenek be. Az A és D típusú ciklinek a G1-S fázisok folyamataiban az auxin- vagy kinetinhatás közvetítésében vesznek részt. A ciklin-B1;1 és ciklin-B2;1 fehérjék a G2/M sejtekben mutathatók ki. A ciklinfunkciók foszforilációs módosítások eredményeként működnek. Így a ciklinfüggő kinázok (CDK), valamint a különböző foszfatázok (PP1, PP2A) szerepe egyértelműen igazolható. A CDK-fehérjék aktivitása is foszforilációfüggő, de ismeretesek gátló fehérjék (KRP), szintén szabályozó szereppel. A sejtciklusgének kifejeződése lehet állandó az egyes fázisokban, de vannak CDK-gének (CDKB1;1, CDKB2;1), amelyek magas aktivitást csak a G2 fázisban és a mitotikus sejtekben mutatnak. Ezen kinázok foszforilációs aktivitása is magas a G2/M sejtekben.

A G1-S fázisok közötti átmenet elindításában kulcsszerepet játszik a tumorszuppresszorként ismert emlősretinoblastoma-fehérje (pRb). Ennek a fehérjének a működési zavara rákos sejtburjánzáshoz vezethet, de a pRb szerepet játszik a kromatinszerkezet kialakításában, valamint a sejtek differenciálódásának szabályozásában is. A növényi sejtciklus kutatásának egyik igen fontos kérdése volt, hogy megtalálható-e a növényekben is ez az emlősökével rokon fehérje. Először kukorica-cDNS-bankban sikerült megtalálni azt a növényi gént, amely a ZmRBR fehérjét (Retinoblastoma-Related Protein) kódolja. Ezzel kezdetét vette a növényi retinoblastomakutatás. Érdekes eredményt hoztak a különféle növényekkel folytatott génizolálási munkák. Igazolást nyert, hogy míg a kétszikű növények (*Arabidopsis*, dohány, borsó, lucerna) egyetlen RBR génnel rendelkeznek, addig az egyszikű gabonafélékben (kukorica, búza, rizs) legalább két gén azonosítható. A rizs két génjét eltérő kifejeződési mintázat jellemzi: az OsRBR1 gén az osztódó sejtekben gazdag szövetekben mutat erős aktivitást, míg az OsRBR2 gént a sejttípustól független (konstitutív) kifejeződési mintázat jellemzi. Mint a 7. ábra is szemlélteti, a növényi RBR fehérje szabályozó szerepe az E2F/DP transzkripciós faktorokkal történő kölcsönhatáson keresztül realizálódik. A foszforilálatlan RBR-fehérje a G1 sejtekben köti az E2F/DP faktorokat, és ezzel gátolja az S fázis génjeinek bekapcsolódását. Ha a CDKA+CYCD1/3 komplex foszforilálja az RBR fehérjét, felszabadul a kötésből az E2F/DP transzkripciósfaktor-pár, és így aktiválni tudja azokat a géneket, amelyek az S fázis elindításához szükségesek. A foszforilált RBR fehérje kimutatható G2/M sejtekben is. A foszfátcsoport eltávolítását a PP2A foszfatáz végezheti. A 7. ábra rámutat néhány kapcsolódási pontra, ahol akár a növényi hormonok, akár a fejlődési szabályozók közvetlenül befolyásolhatják a sejtciklus folyamatát. Így például az Aintegumenta (ANT) – Auxin-regulated gene in organ size (ARGOS) – ubiquitin-activating enzym E1(AXR1) fehérjék az auxinhatást közvetítik a CYCD1;3 gén aktivációjához. Az ARGOS gén felfokozott aktivitása következtében az *Arabidopsis* növény levelei lényegesen nagyobbak, mint a nem transzformált növények esetében.

A növényi RBR fehérjék funkciójának megismerésében eszközként szolgálnak azok a GM sejtvonalak és növények, amelyekben csökkentett vagy megnövelt a működőképes RBR fehérje mennyisége. Példaként a 8. ábra bemutatja az S fázisú sejtek gyakoriságát, valamint a sejttömeget azokban a rizssejtvonalakban, amelyekben az OsRBR1 gén gátolt (antiszensz), illetve megnövelt kifejeződésű. Jól látható, hogy az RBR funkció mérséklése osztódást stimuláló hatást eredményez. Az *Arabidopsis*-transzformánsokkal végzett kísérletek szerint az RBR fehérje mennyiségének csökkentése az őssejtpopulációk megnagyobbodásához vezetett mind a gyökér-, mind a hajtásmerisztémák esetében.

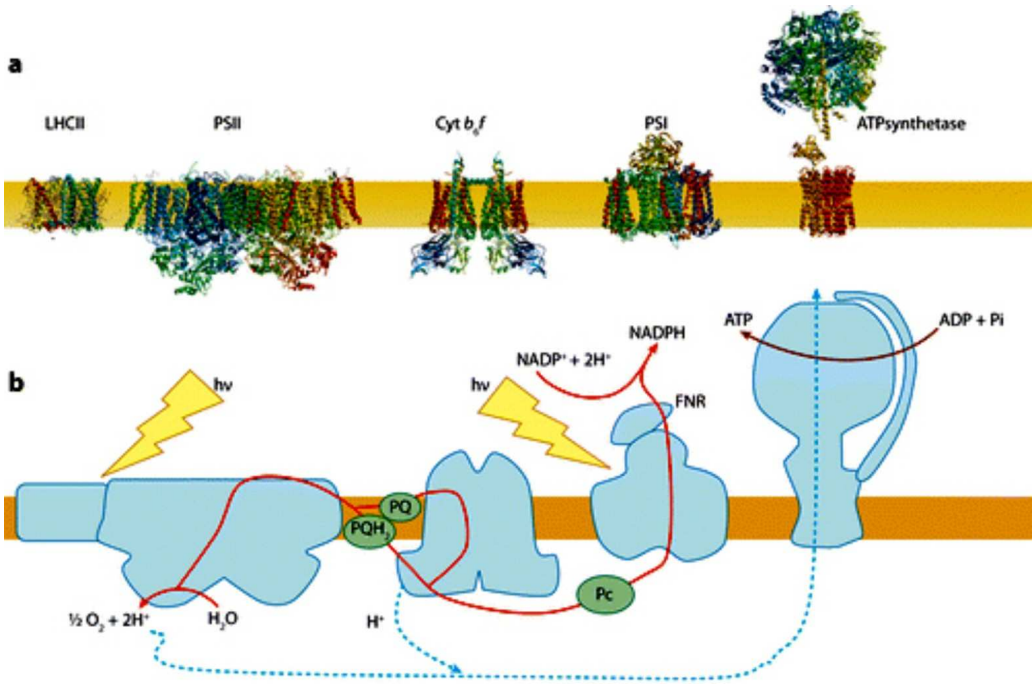


8. ábra. A retinoblastomahomológ fehérje génjének aktiválása gátolja az S fázisban levő sejtek számát, míg az antiszensz gén beépítésével előidézett kifejeződésgátlás növeli az S fázisos sejtek gyakoriságát. Az utóbbi módosítás nagyobb sejttömeget eredményez sejtszuszpenziós kultúrában. Az S fázisban levő sejtek 5-etinil-2′-deoxiuridin beépülésével mutathatók ki, ezt a sárga fluoreszencia jelzi.

A fotoszintézis mint a növényi szervesanyag-termelés motorja

A fotoszintézis, mint egy természetes energiaátalakító folyamat, napfényt hasznosít, és ezzel csaknem ezerszeresére képes koncentrálni a légköri szénmolekulákat kémiai energia, szénhidrátok formájában. Ezt az energiát hasznosítjuk akár élelmiszerként, akár fűtőanyagként. A növényi produkció alapja ez a komplex biofizikai és biokémiai folyamat, amelynek mechanizmusát egyre több ismeret segít megérteni. Napjainkban a megújuló energiaforrások előtérbe kerülése még inkább indokolja, hogy a molekuláris eseményeket feltáró alapkutatások új energetikai technológiákat alapozzanak meg. Az alábbi rövid elemzésben csak igen vázlatos áttekintést tudunk nyújtani a fotoszintetikus apparátus fontosabb alkotóelemeiről és a lejátszódó reakciókról. Talán indokoltabb a fotoszintézis hatékonyságát javító lehetőségek elemzése, hiszen ezen keresztül nyílhat mód a növények biológiai produktivitásának optimalizálására.

A fotoszintézis folyamatai a kloroplasztiszokban mint specializált sejtszervecskékben játszódnak le. A belső, tilakoid membránok rendszerében helyezkednek el azok a több alegységből álló fehérjekomplexek, amelyek a fény által működtetett fotoszintetikus elektronáramlás közvetítői. A 9. ábra szemlélteti ezeknek a fehérjéknek az atomi felbontású háromdimenziós szerkezetét. A fotokémiai reakciók sorozata a klorofillok fényelnyelésével veszi kezdetét. Ezek a pigmentmolekulák az első és második fotokémiai rendszerek (PSI és PSII) fénygyűjtő komplexeiben találhatók, és a foton teljes energiájának elnyelése során energiagazdag, gerjesztett állapotba kerülnek. A gerjesztési energiát a PSII-, illetve PSI-reakciócentrumok abszorbeálják, ezekben töltésszétválás következik be, és lehetővé válik a vízből származó elektronok membránon keresztüli áramlása. A víz oxidációját Mn-tartalmú vízbontó enzim végzi, ennek során oxigén szabadul fel, és az elektronok az $NADP^+$-t (nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát) NADPH-vá redukálják. A hidrogénionok membránon keresztül való, a belső térből (lumen) a külső térbe (stroma) történő transzlokációjában részt vesz még a citokróm-b_6f komplex, amely a plasztokinol oxidációját és a plasztocianin redukcióját végzi. A $NADP^+$ redukcióját a ferredoxin-$NADP^+$-oxidoreduktáz (FNR) katalizálja. A hidrogénionok felhalmozódása a lumenben a pH és ezzel együtt elektrokémiai potenciál különbségének kialakulását eredményezi a membrán két oldala között, s ez energiát biztosít az ATP-szintáz aktivitásához. Az ATP és az NADPH által biztosított kémiai energia hasznosítódik a fénytől független CO_2 megkötésére és redukciójára a Calvin-ciklus folyamán.



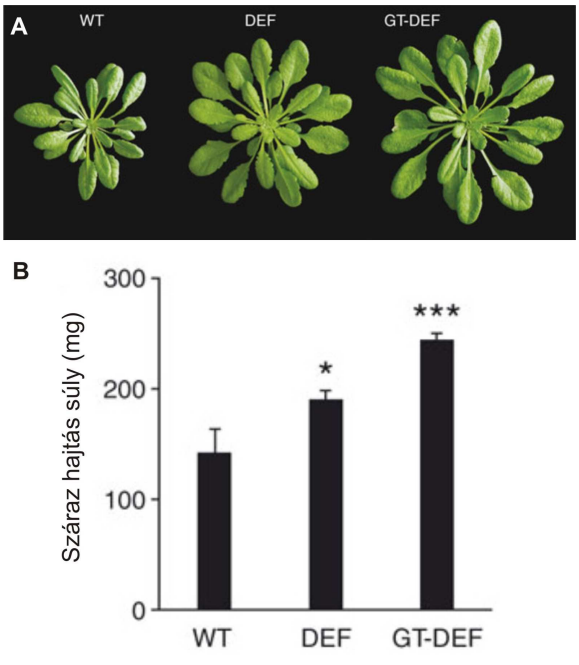
9. ábra. A fotoszintézis leegyszerűsített mechanizmusa

a) A fontosabb fotoszintetikus fehérjék transzmembrán szerveződése és a röntgenkristály szerkezete natív oligomerizációs állapotban: LHCII: fénygyűjtő komplex; PSII: második fotokémiai rendszer; Cyt b_6f: citokróm-b_6f komplex; PSI: első fotokémiai rendszer; ATP-szintáz enzim

b) A lineáris fotoszintetikus elektrontranszport és protontranszlokáció a fenti fehérjekomplexek közvetítésével. Az elektronok a víz bontásából származnak a membrán belső oldalán, és az $NADP^+$-t NADPH-vá redukálják a membrán külső oldalán. A protonok transzlokalizációja az ATP-szintézist biztosítja (Eberhard–Finazzi–Wollman 2008)

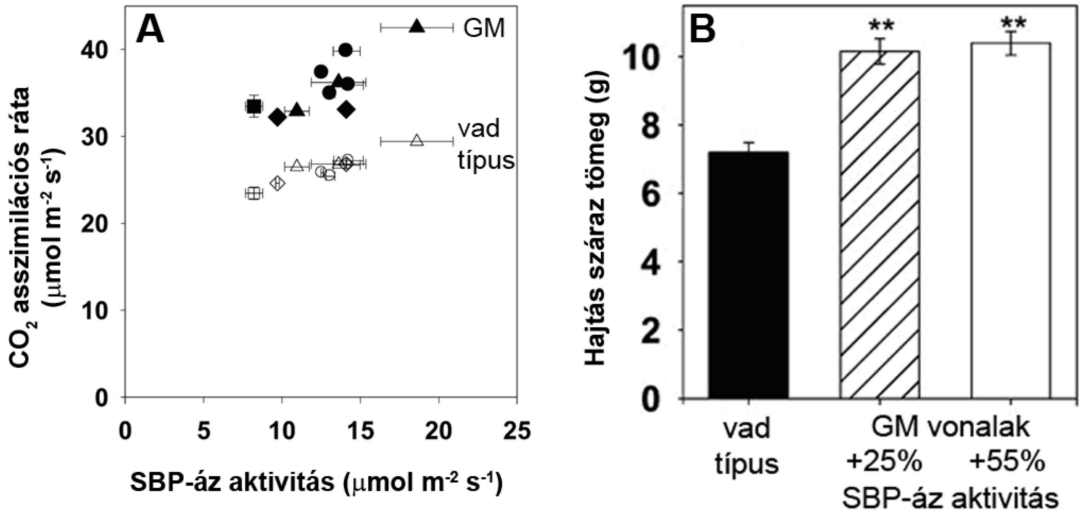
A növényekben két lényegesen eltérő enzimrendszer működik a CO_2 hasznosítása során. Az ún. C3 növényekben a RuBisCO (ribulóz-1,5-bifoszfát-karboxiláz-oxigenáz) enzim viszonylag kis hatékonysággal köti a CO_2-gázt (3–10 molekula/másodperc/enzim); ezzel a reakcióval verseng az oxigénnel történő kölcsönhatás (fotorespiráció), amely 25%-os veszteséget okozhat a karboxilációval megkötött szén mennyiségében. Az ún. C4 növényekben (pl. a kukoricában, a cirokban vagy a cukornádban) a foszfoenol-piruvát (PEP)-karboxiláz enzim működik, és a CO_2-fixáció korai termékeként négy C-atomos oxálecetsav képződik. A fotoszintézis folyamatában felhasználható sugárzási spektrumot (400–700 nm) tekintve, a létrejött biomassza energiáját az elnyelt sugárzás energiájához viszonyítva megállapítható, hogy a C3 növényekben 9,4%, míg a C4 növényekben 12,3% az elméletileg maximális energiahasznosítás. Tekintettel arra, hogy a kloroplasztisz-DNS is módosítható génbeépítéssel, több próbálkozás történt a RuBisCO enzim alegységeinek kombinálására különböző növényekből. Az ilyen hibrid enzimek paraméterei nem bizonyultak jobbnak a donor növényekénél.

A RuBisCO enzim a levél összes fehérjemennyiségének 40%-át teszi ki. Mint a neve is jelzi, ez a fehérje kettős enzimfunkcióval rendelkezik. Reakcióba léphet CO_2-dal és O_2-nel. Az utóbbi, az oxigenázaktivitásra épülő folyamatot fotorespirációnak (glikolátciklus) nevezik, és a karboxilációs folyamatokkal verseng. Az oxigenázreakció eredményeként egy molekula glicerin-3-foszfát és egy molekula glikolsav-2-foszfát keletkezik. Mivel egy CO_2 felszabadul minden két glikolsav-2-foszfát szintézisekor, 25% a veszteség a megkötött CO_2-ot tekintve. Ez a hatás természetesen kimutatható mind a cukor, mind a zöldtömeg-előállító képesség csökkenésében. A fotorespirációból származó veszteség növekedésével kell számolni a hőmérséklet emelkedésekor vagy vízhiány esetén. Ennek a kedvezőtlen folyamatnak a hatását lehetett csökkenteni azzal, hogy a bakteriális glikolát anyagcsereútjának a génjeit *Arabidopsis* növényekbe építették, és az enzimek a kloroplasztiszokban szintetizálódtak. Mint a 10. ábra igazolja, a transzformánsok levélmérete jelentősen megnőtt, és mind a hajtás, mind a gyökér tömege megnagyobbodott.



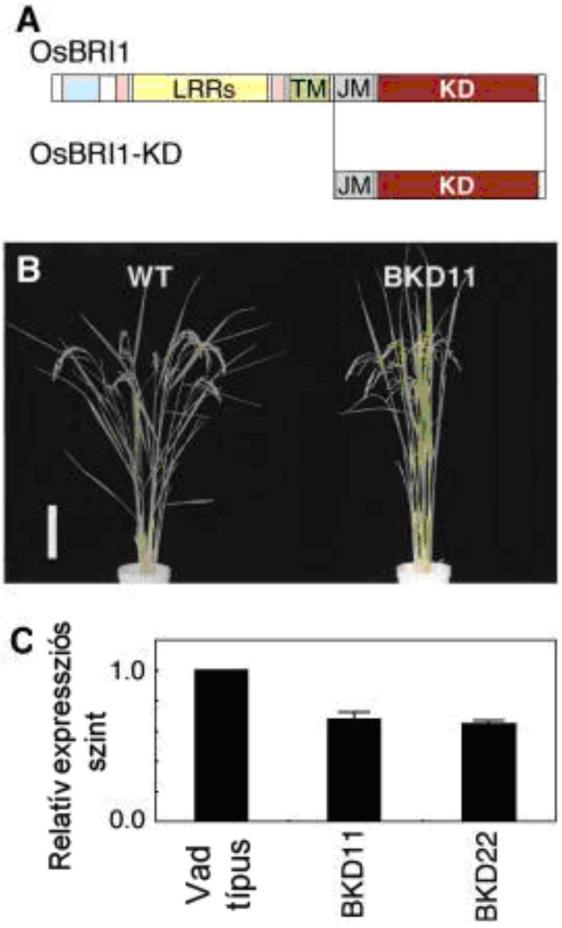
10. ábra. A bakteriális glikolát anyagcsereútjának működése az *Arabidopsis* növények kloroplasztiszaiban csökkentette a megkötött CO_2 vesztéségét, azáltal hogy a glikolát közvetlenül gliceráttá alakul. A transzgenikus növények jelentősen több biomassza előállítására képesek. WT: vad típusú kontrollnövény; DEF: a glikolát-dehidrogenáz enzim három alegységét szintetizáló növény; GT-DEF: DEF^+ glioxilát-karboligáz és tartronszemialdehid (Kebeish et al. 2007)

Tekintettel a zöldenergia-igények jelentős megnövekedésére, számos géntechnológiai lehetőséget vizsgálnak a kutatók. Így a szedoheptulóz-1,7-biszfoszfatáz (SBP-áz) enzim aktivitásának fokozása a GM dohánynövények leveleiben javította a CO_2-asszimilációt, és ennek következtében megnőtt a levelek tömege *(11. ábra).*



11. ábra. A szedoheptulóz-1,7-biszfoszfatáz (SBP) enzim túltermeltetése GM növényekben javította *A)* a CO_2-asszimilációt; és *b)* nagyobb zöldtömeget eredményezett (Lefebvre et al. 2005)

A biokémiai folyamatok mellett a növény struktúrája, a levelek mérete, elhelyezkedése is jelentősen befolyásolja a fény hasznosulását és ezáltal a szervesanyag-produkciót. A növényi hormonok közül a gibberellinek vagy brasszinoszteroidok hatását érintő genetikai változások vezethetnek féltörpe, felálló levelű növények kialakulásához. A 12. ábra bemutatja a kontroll- és a GM rizsnövények fenotípusát. A rizs OsBRI1-génje egy membránfehérjét, brasszinoszteroidreceptort kódol, amely rendelkezik egy leucinban gazdag régióval (LRR) és egy, a foszforilációt végző kinázzal (KD), valamint a membránban elhelyezkedő szakaszokkal (TM és JM). A génbeépítéshez a gén csonka változatát használták, így a gén terméke csökkent. A hormonérzéketlenség következménye a felálló típusú levelek kialakulása, ami 26%-os szemtermés-növekedéssel párosult.



12. ábra. A brasszinoszteroid (BR) hormon receptora szintézisének gátlása felálló levelű GM rizst eredményezett, megnövekedett termőképességgel – *A)* a BR-receptor-kináz főbb elemei és a génbeépítéshez használt csonka változat (OsBRI1-KD); *B)* a kontroll- (WT) és a GM növény (BKD11) morfológiája; *C)* az OsBRI1-KD-gén termékének csökkenése a GM vonalakban (BKD11, BKD22) (Morinaka et al. 2006)

Bár a fotoszintézis a növényi szervesanyag-termelés alapfolyamata, az utóbbi évszázadokban elért termőképesség-növekedés csak minimálisan származik e biofizikai-biokémiai folyamat hatékonyságának a növeléséből.

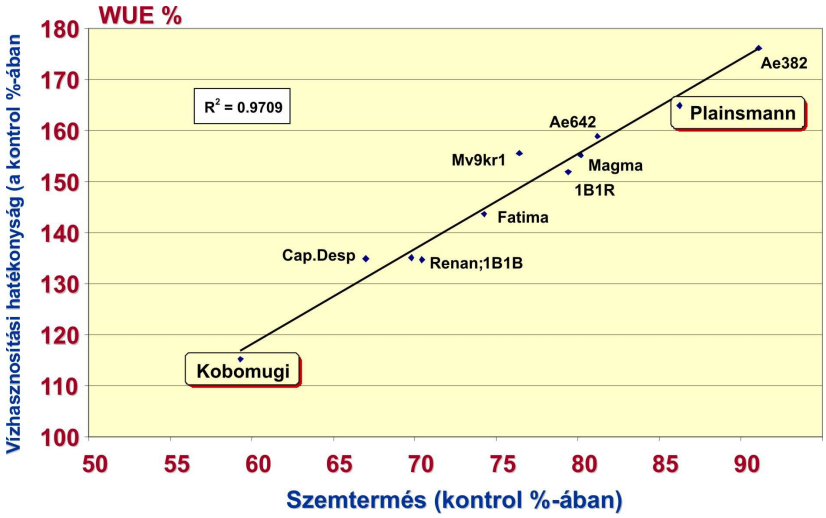
Az élettani funkciók károsodása és az alkalmazkodás folyamatainak aktiválódása a kedvezőtlen környezeti hatások következtében

A klímaváltozás hatásainak megtapasztalása megnövekedett jelentőséget ad a növényi stressz biológiájának. A szélsőséges időjárási események gyakoribbá válása súlyos veszteségeket okoz a növényt nevelő gazdaembernek. Az aszály, a fagy vagy akár a belvíz az anyagcsere lényegi megváltoztatásával csökkenti a hasznosított növényi szervek növekedését, módosítja a fejlődés programját. A kártevők és a kórokozók szintén stresszállapotot hoznak létre, és igen súlyos termésveszteséget is okozhatnak. Akár az abiotikus, akár az anabiotikus stresszválaszok jellegzetességeit tekintjük, egyaránt megfigyelhetünk általános és specifikus növényi reakciókat. A vízhiány okozta molekuláris és élettani történések példáján kívánjuk bemutatni a stresszreakciók molekuláris hátterének megismerésében végbement jelentős előrehaladást, amelyet a legújabb kutatási irányok biztosítottak. A stressztűrés genetikailag meghatározott sajátosság, ezért kiterjedt nemesítési programok szolgálhatják rezisztens növényfajták létrehozását. A rezisztenciát biztosító gének, anyagcsereutak felkutatása lehetővé teszi a nemesítés eredményesebbé tételét. Mivel a stresszellenállóságban igen nagy a genetikai variabilitás, érdemes a rezisztens genotípusokat azonosítani, és alapos jellemzésük révén maguktól a növényektől megtanulni azokat a védekezési mechanizmusokat, amelyek az alkalmazkodási képességek kialakításakor hasznosíthatók.

A szárazságérzékeny és -toleráns tenyészanyagok azonosítása többféle kísérleti módszerrel történhet. A szántóföldi kisparcellás vizsgálatok a termés alapján értékelik a szárazságtűrést. Esőárnyékoló segítségével ezek a mérések függetleníthetők az éppen aktuális csapadékellátottságtól. Ha a növényeket tenyészedényekben neveljük, akkor lehetőség nyílik a víz mennyiségének precíz beállítására, valamint a morfológiai és a fiziológiai paraméterek felvételezésére akár az egész tenyészidő folyamán. Ezt szolgálják a komputervezérelt, nagy teljesítményű fenotipizálási rendszerek, amelyek képalkotási technológiákkal rögzítik a növények méreteit, a levél hőmérsékletét vagy fotoszintetikus aktivitását. Az ilyen komplex stresszdiagnosztikai berendezések nagyszámú növény robotizált jellemzése révén sokban segíthetik a nemesítést. Az ún. rhizotronok a gyökérrendszer reakcióinak követésére alkalmasak. Korlátozott vízellátás (20% talajnedvesség) mellett a búza hajtásának és gyökerének növekedése gátolva van, és – a levélhőmérséklet emelkedésében megnyilvánulóan – mérséklődik a levelek párologtatása. A légzőnyílások, a stomák bezáródása következtében a CO_2-asszimiláció csökken, így a fotoszintézis hatékonysága, klorofillfluoreszcencia-mérésekkel nyomon követhetően károsul. A stomák záródása genotípusfüggő reakció, és hatással van a termőképességre. Ha egy genotípus szárazság alatt is nyitva tartja a légzőnyílásokat, akkor kisebb terméscsökkenés mutatható ki. Vízhiányos talajban a növény túlélése függhet attól, hogy képes-e a növény a gyökér növekedésének a fenntartására. A növény stresszválaszaiban központi szerepet tölt be az abszcizinsav (ABS) hormon. A gyökér esetében az ABS-felhalmozódás segíti a növekedési képesség fennmaradását. A vízhiányban elszenvedett károsodásban jelentős tényező az ún. oxidatív stressz, mert lelassul mind a fotoszintetikus, mind a mitokondriális elektrontranszport, az elektronakceptor molekulák oxigénnel lépnek reakcióba, így hidrogén-peroxid-, illetve szuperoxidgyökök mint reaktív oxigénszármazékok (ROS) keletkeznek. Az antioxidáns enzimek sorában a kataláz, a peroxidáz, a szuperoxid-diszmutáz (SOD), az aszkorninsav-peroxidáz megnövekedett aktivitása mutatható ki stressztűrő búzanövények leveleiben. A ROSkárosító hatásukat kifejhetik membránlipidek peroxidációja révén, amelynek során erősen toxikus vegyületek (pl. 4-hidroxi-2-nonenál, metilglioxál vagy a malondialdehid [MDA]) képződnek. A reaktív aldehidek méregtelenítésében több enzim is szerepet játszik, így a glioxalázok (I és II) vagy az aldo/keto-reduktázok.

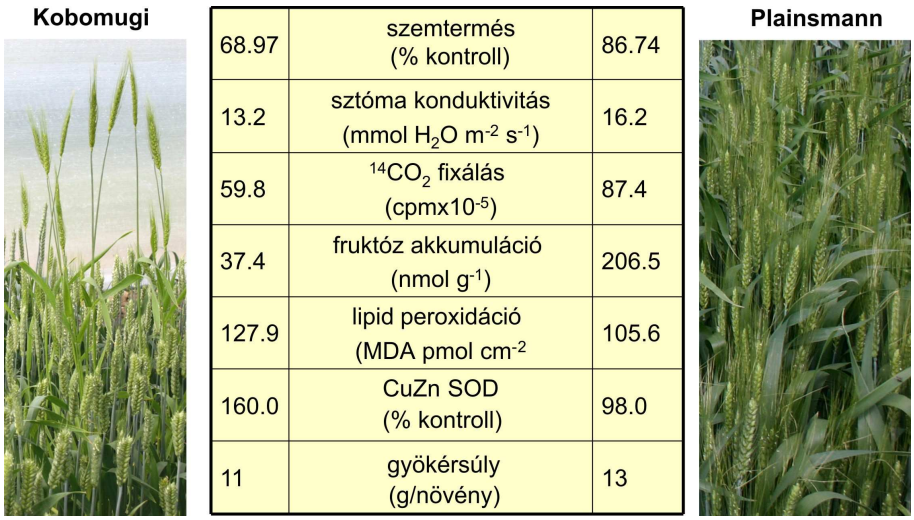
Az előzőekben ismertetett stressz-szereplők eltérő viselkedése jól követhető a különböző búzagenotípusok összehasonlító vizsgálatakor. A 13. ábrán erős összefüggést láthatunk az egyes

genotípusok termése és vízhasznosító képessége között. A sor élén egy vad *Aegilops* faj és az arizonai Plainsmann genotípusok találhatók, a szárazság okozta igen mérsékelt terméskieséssel. Az ellentétes példát a távolkeleti Kobogumi fajta szolgáltatja.



13. ábra. Az agronómiai vízhasznosító képesség alakulása és a szemtermés közötti kapcsolat, mindkettő a kontroll százalékában kifejezve, a Búzakonzorcium 2002–2003. évi kísérletében (Hoffmann–Cseuz–Pauk 2006)

E két genetikai variáns összevetése – mind a fiziológiai, mind a génkifejeződési tényezők vonatkozásában – lehetőséget ad a toleranciát eredményező faktorok feltárására. A 14. ábrán láthatjuk, hogy a Plainsmann növények stomái nyitottabbak, és hatékonyabb a CO_2-asszimiláció. Lényegesen több fruktóz halmozódik fel a rezisztens növényekben. A cukrok, mint ozmoprotektánsok, a sejtek vízpotenciáljának negatív irányú eltolódását okozzák, ez segíti a víz felvételét és a turgor megőrzését. A Kobomugi növény szöveteiben fokoz lipidperoxidáció figyelhető meg, és a szuperoxid-diszmutáz enzim (SOD) nagyobb aktivitása jelzi az oxidatív stresszfolyamatok felerősödését. A rezisztens búza nagyobb gyökérzettel rendelkezik.



Kobomugi		Plainsmann
68.97	szemtermés (% kontroll)	86.74
13.2	sztóma konduktivitás (mmol H_2O m^{-2} s^{-1})	16.2
59.8	$^{14}CO_2$ fixálás (cpmx10^{-5})	87.4
37.4	fruktóz akkumuláció (nmol g^{-1})	206.5
127.9	lipid peroxidáció (MDA pmol cm^{-2}	105.6
160.0	CuZn SOD (% kontroll)	98.0
11	gyökérsúly (g/növény)	13

14. ábra. A szárazságra adott stresszválaszban alapvetően eltérő két búzafajta főbb jellemzői (Hoffmann–Cseuz–Pauk 2006)

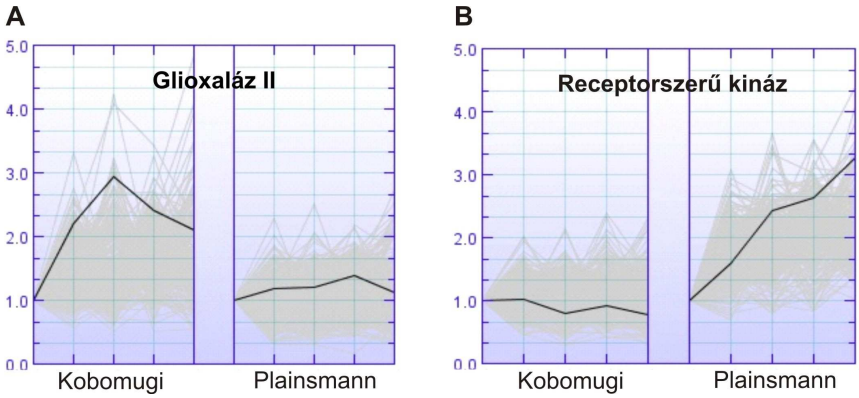
A vizsgált élettani paraméterek egyértelműen szemléltetik, hogy a víz hiányából származó károsodások mérséklése többfaktoros, komplex védekezési rendszer működését igényli. Ezt a következtetést támasztják alá a DNS-chip-vizsgálatok, amikor az aktivált és a gátolt gének kifejeződését analizáljuk az ozmotikus stressz körülményei között. A két búzafajta gyökereit 4 héten át tartó, 400 mOsm-os, 19% koncentrációjú polietilénglikol-6000 oldattal történt kezelést követően RNS-minták izolálására került sor. A génkifejeződési adatokat az 1. táblázat foglalja össze. A kezelés első két hetében értékelt 10 000 gén aktivitása azt mutatja, hogy a Plainsmann fajta gyökereiben a gének 6,1%-a mutatott fokozott kifejeződést, míg a Kobomugi gyökerek esetében kisebb az aktivált gének száma (1,6%). A működésükben gátolt géneket tekintve is kimutatható hasonló jellegű változás. A kezelés későbbi fázisában csökken a reagáló gének aránya.

1. táblázat. Működésükben megváltozott gének gyakorisága szárazságstressznek kitett gyökerekben (Sečenji et al. 2010)

		PLAINSMANN Alkalmazkodó, stabil hozamú típus	KOBOMUGI Gyorsan reagáló „menekülő” típus
4 hét	változatlan	73	78
1-2 hét	emelkedés csökkenés	6.1 2.7	1.3 1.6
3-4 hét	emelkedés csökkenés	0.5 0.5	0.8 0.4

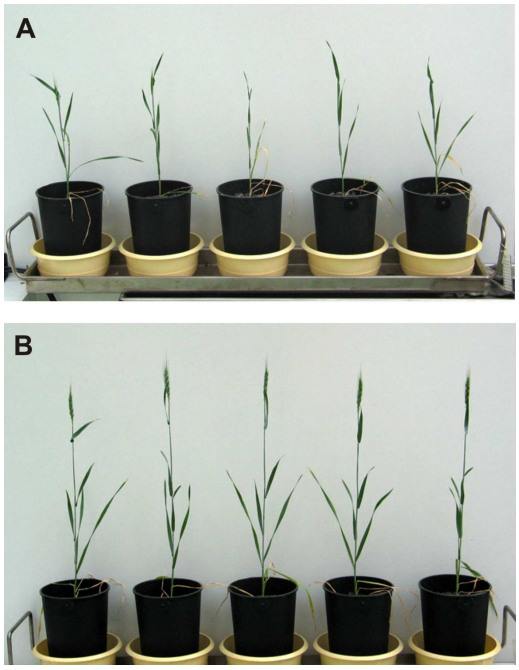
(10 500 klón %-ában)

A genotípustól függő génkifejeződési mintázat eltéréseire mutat példát a 15. ábra. A glioxaláz enzim génje igen erőteljesen aktiválódott a Kobomugi növények gyökereiben, míg ez a gén nem reagál az ozmotikumra a Plaismann fajta esetében. Fordított a helyzet az egyik receptorszerű kináz génjének működését tekintve. A DNS-chip-technológia és ma már a nagy kapacitású szekvenálási módszerek a genom egészét tekintve adnak információt a kulcsszerepet játszó génekről. Mint láthattuk, nagyszámú gént érintenek a stresszhatásokra adott válaszreakciók. Az egyes gének tényleges szerepét mutánsok, illetve transzgenikus növények vizsgálatával tisztázhatjuk.



15. ábra. A fajtafüggő génexpresszió változása a búzagyökerekben szárazságstressz alatt, a kontrollhoz (1) viszonyítva (Sečenji et al. 2010)

A szárazságtűrés kialakítása érdekében végzett sikeres génbeépítési kísérletek nagy száma is jelzi az intenzív kutatás méreteit. A transzgenikus stratégiák vagy a gén működésének felfokozásával, vagy a gén elhallgattatásával érik el a biológiai hatást. Az előzőekben említettük, hogy az oxidatív stressz következményeként a sejtekben lipidaldehidek képződnek, amelyek toxikus hatása hozzájárul a szárazság során kimutatható tünetekhez. A detoxifikáló képességgel rendelkező aldo/keto-reduktáz (AKR) enzim mennyiségének növelése lehet megoldás a növények teljesítőképességének javítására a stresszreakciók több változata esetében is. Példaként a 16. ábra bemutatja a lucerna-AKR enzimet túltermelő búzanövényeket a kontrollnövényekkel összehasonlítva, szuboptimális vízellátás mellett. Jól látható, hogy a hatékonyabb méregtelenítésnek köszönhetően a GM növények képesek kalászokat fejleszteni.



16. ábra. A lucerna-aldózreduktáz-gént hordozó *B)* transzgenikus búzanövények javított szárazságtűrő képességgel rendelkeznek *A)* a kontrollnövényekhez képest (Pauk Jánosnak és munkatársainak kísérlete)

A fentiekben bemutatott példák messze nem tették lehetővé napjaink növénybiológiájának átfogó, teljes körű bemutatását. A szubjektív alapon kiemelt témák talán érzékeltetni tudják azt a szemléletbeli változást, amelyet a molekuláris biológia, a genomika eredményezett a növények életének jobb megismerésében. Kívánatos lenne, hogy a biológia oktatása során az új szemlélet legfontosabb elemei, koncepciói megérintenék a fiatalokat, felkeltve érdeklődésüket a növénytudományok iránt.

Irodalom

Dudits Dénes (2004/2005): A növények szexuális életének molekuláris titkai. In Hitseker Mária–Szilágyi Zsuzsa (szerk.): Mindentudás Egyeteme IV. Kossuth Kiadó, Budapest, 109–126. = http://mindentudas.hu/elodasok-cikkek/item/13-a-növények-szexuális-életének-molekuláris-titkai.html = http://www.dura.hu/html/mindentudas/duditsdenes.htm (ábrák nélkül)

Eberhard, Stephan–Finazzi, Giovanni–Wollman, Francis-André (2008): The dynamics of photosynthesis. *Annual Review of Genetics* 42: 463–515.

Hoffmann Borbála–Cseuz László–Pauk János (2006): Az őszibúza szárazságtűrésre történő nemesítésének lehetőségei és korlátai. In Dudits Dénes (szerk.): *A búza nemesbítésének tudománya. A funkcionális genomikától a vetőmagig.* MTA Szegedi Biológiai Központ–Winter Fair, Szeged, 191–224.

Kebeish, Rashad et al. (2007): Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana. Nature Biotechnology* 25: 593–599.

Lefebvre, Stephane et al. (2005): Increased sedoheptulose-1,7-bisphosphatase activity in transgenic tobacco plants stimulates photosynthesis and growth from an early stage in development. *Plant Physiology* 138: 451–460.

Morinaka, Yoichi et al. (2006): Morphological alteration caused by brassinosteroid insensitivity increases the biomass and grain production of rice. *Plant Physiology* 141: 924–931.

Ohad, Nir et al. (1999): Mutation in FIE, a WD polycomb-group gene, allow endosperm development without fertilization. *The Cell* 11: 407–415.

Okushima, Yoko et al (2005): AUXIN RESPONSE FACTOR 2 (ARF2): a pleiotropic developmental regulator. *The Plant Journal* 43: 29–46.

Sablowski, Robert (2010): Plant stem cell niches: from signalling to execution. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 4–9.

Sečenji, Maria et al. (2010): Differences in root functions during long-term drought adaptation: comparison of active gene sets of two wheat genotypes. *Plant Biology* 12: 871–882.

Smith, Alison M. (2008): Prospects for increasing starch and sucrose yields for bioethanol production. *The Plant Journal* 54: 546–558.

Stahl, Yvonne–Simon, Rüdiger (2010): Plant primary meristems: shared functions and regulatory mechanisms. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 53–58.

Wang, Zhangying et al. (2007): Increasing maize seed weight by enhancing the cytoplasmic ADP-glucose pyrophosphorylase activity in transgenic maize plants. *Plant Cell Tissue and Organ Culture* 88: 83–92.

Wolters, Hanno–Jürgens, Gerd (2009): Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development. *Nature Reviews Genetics* 10: 305–317.

Wu, Chuan-yin et al. (2008): Brassinosteroids regulate grain filling in rice. *Plant Cell* 20: 2130–2145.