

Debreceni Egyetem

Doktori értekezés tézisei

**A vízhiány és a nitrogénhiány hatása a kukorica (*Zea mays L.*) levélnövekedésére
és fotoszintézis aktivitására**

Tóth Viktor

Debrecen

2001

Bevezetés

A növények léte sok környezeti tényezőtől függ, amelyek közül az életfolyamataikat leginkább négy abiotikus tényező (víz, a talaj tápanyagtartalma, fény és hő) határozza meg. A növények csak a vizet és tápelemeket nem nélkülözhetik hosszabb ideig, mind a kettő jelenléte, illetve hiánya tükröződik a fiziológiai folyamatok intenzitásában. A hiányuk felléptekor pontosabban a hiányból eredő stressz alatt olyan morfológiai, élettani és molekuláris változások következnek be, amelyek a megváltozott körülmények közötti minél hosszabb ideig történő fennmaradást célozzák.

Az élő és növekedésben lévő növényi szövetek fő energia és szerves anyag forrása a fotoszintézis folyamata, amely dominánsan a levelekben játszódik le. A növények biomasszájának gyarapodására és a reprodukcióra potenciálisan felhasználható asszimilátumok mennyiségét elsősorban a fotoszintetikus apparátus CO₂ fixációs kapacitása és a levelek mérete határozza meg. A fotoszintetikus apparátusban a membránok, pigment-protein komplexek és a különböző folyamatok eltérő érzékenységet mutatnak a stressztényezőkkel szemben.

A levelek növekedése térben és időben lezajló komplex folyamat és szoros összefüggésben zajlik a fotoszintetikus apparátus teljesítményének a változásaival. A levélnövekedést számos környezeti tényező és endogén faktor befolyásolja. A folyamat komplex jellege miatt a kutatók gyakran egyszerűbb vizsgálati objektumhoz folyamodnak. A sejtszintű és élettani folyamatok vizsgálatához a *Gramineae* fajok levelei kedvező, ún. egydimenziós növekedési rendszert biztosítanak, amellyel lehetőség nyílik a folyamatok időbeli és térbeli jellegének tanulmányozására. A kutatásaim során ezért választottam teszt növényként a kukoricát (*Zea mays L.*).

Célkitűzések

Az értekezésben a vízhiány- és a nitrogénhiány-stressz alatti levélnövekedési és fotoszintézis válaszokat, valamint összefüggéseiket vizsgálom kukorica teszt növény (*Zea mays* L. cv. Maya) felhasználásával laboratóriumi és szabadföldi kísérletekben. A kutatás célkitűzései a következők voltak:

1. Laboratóriumi kísérletekben a víz- és a nitrogénmegvonás hatásainak feltárása a levelek méretére és növekedési rátáira. Az egyes növekedési jellemzők esetében a levelek korával és a stressz szintjével összefüggő érzékenység megismerése.
2. A növekedés mechanisztikus modelljének alkalmazása a levélnövekedés folyamataiban és a megnyúlási zónában a stressz alatt bekövetkező változások feltárásához.
3. A növekedéstől független szervesanyag akkumuláció (nettó depozíciós ráták) levélen belüli megoszlásának a vizsgálata a levélnövekedés és a megnyúlási zóna jellemzéséhez.
4. A víz- és a nitrogénhiány fotoszintetikus aktivitást befolyásoló hatásainak tanulmányozása a CO₂ gázcseré és a fotokémiai aktivitás mérésével. A fotoszintézis-válaszok stressztípustól függő sajátosságainak a megismerése. A stressz alatt a fotoszintetikus apparátusban fellépő fényfelesleggel szembeni védekezésben szerepet játszó komponensek és folyamatok vizsgálata.

Anyag és módszer

Laboratóriumi kísérletek

A vizsgálatainkhoz kukorica növényeket (*Zea mays* cv. Maya) használtunk. A csíranövényeket nedvesített perlittel töltött cserépbe ültettük és a következő kontrollált feltételek mellett neveltük. A második levél megjelenéséig, a növényeket kizárólagosan félerősségű Hoagland tápoldattal öntöztük. Ezt követően az egyik (kontroll) csoport teljes Hoagland tápoldatot kapott, míg a másik vagy N mentes Hoagland oldattal, vagy polietilén-glikollal csökkentett oldatpotenciálú tápoldattal öntöztük.

Naponta mértük a kijelölt növények levelek hosszát. A kapott adatok alapján számoltuk a napi átlagos levélnövekedési, illetve relatív levélnövekedési rátákat.

A kontroll és stresszelt növények negyedik levelén 3 mm-es szegmensekben meghatároztuk az abaxiális epidermális sejtek méretének változásait. Az így kapott eredményeket használtuk fel ahhoz, hogy Silk (1989), illetve Morris és Silk (1992) kinematikus módszerét alkalmazva meghatározzuk a relatív elementáris növekedési rátát, a sejteltmozdulási sebességet és a nettó depozíciós rátákat (NDR). Az utóbbiakat a szárazanyag, víztartalom, szénhidráttartalom alapján adtuk meg.

A CO₂ asszimilációs mérésekhez LCA-2 (ADC, Anglia) infravörös gázanalizátort használtunk szűk Parkinson típusú levélkamrával (PLC-N). A sztómakonduktancia mérése AP-4 (D T-Device, Anglia) porométerrel történt. A fotoszintézis fény- és széndioxid-telítési görbék értelmezéséhez a Webb (1974) képletének a paramétereit használtuk fel.

A kísérleti növények levelein klorofill fluoreszcencia indukció méréseket végeztünk PAM-2000 (WALZ, Németország) modulált fényű hordozható fluorométerrel.

A 3 mm-es levélszegmensekből oldatható szénhidráttartalmát etanolos extrahálást követően HPLC analízissel mértük

Szabadföldi kísérletek

A szabadföldi kísérleteket a Debreceni Agrártudományi Egyetem látóképi kísérleti területén végeztük. Az értekezésben az 1998. augusztusában történt *in situ* mérések és az azt követő laboratóriumi vizsgálatok eredményeit mutatjuk be. Tesztnövényként a laboratóriumi kísérletekben használt kukoricafajtát (*Zea mays* cv. *Maya*) választottuk.

A kutatási területen a talaj típusa mészlepedékes csernozjom, közepes N- (0.14-0.18%) és P-ellátottsággal (130-200 mg kg⁻¹), valamint nagy (240-280 mg kg⁻¹) K-tartalommal. A kísérleteinket a hosszútávú termesztési kutatások parcelláiban végeztük (Nagy 1995).

A parcellák mérete 30-30 m², ahol a tőszám 70 ezer tő ha⁻¹ volt, a sortávolság 70 cm. A parcellák a növények a vegetációs időszakban azonos mennyiségű öntözővizet és eltérő műtrágyadózist kaptak. A kísérletben konstans arányú NPK műtrágyát használtunk, az alapdózis 79 kg ha⁻¹ – ebből 30 kg ha⁻¹ a nitrogén – és ennek 1, 2, 3, 4, 5-szörös dózisát alkalmaztuk, és egy műtrágyázás nélküli kontroll parcellát is beállítottunk.

Az *in situ* gázcsere vizsgálatokat a laboratóriumi kísérleteknél is használt készülékekkel végeztük a növények 2. kifejlett levelein. A PSII optimális fotokémiai hatékonyságának megállapításához a klorofill-fluoreszcencia indukciós méréseket megelőzően 30 perces sötétadaptációt alkalmaztunk, vagy a méréseket napfelkelte előtt végeztük. A levelek fotokémiai aktivitásának fényintenzitástól függő változását különböző aktiváló fényintenzitás alkalmazásával vizsgáltuk 0 és 2200 μmol m⁻² s⁻¹ intervallumban, 7 fényintenzitás lépcsőt és 6-6 perces akklimatizációs időt használtunk.

A levélterület és tömeg mérése parcellánként 6-6 növény kifejlett levelein történt. A levélterületet Microtek 600G scanner és Areascop v1.05 számítógépes program segítségével Mészáros et al. (1992) módszere szerint.

A fotoszintetikus pigmenteket 80%-os acetonban vontuk ki és a koncentrációjukat a Wellburn (1994) módszere alapján határoztuk meg spektrofotométeren (UV-VIS 1601, Shimadzu, Japán).

A xantofill ciklus komponenseinek (violaxantin, antheraxantin és zeaxantin) koncentrációját ugyanezen extraktumból HPLC eljárással határoztuk meg Mészáros et al. (1997) módszere szerint.

Statisztikai analízis

Az adatok feldolgozása Microsoft Excel programokkal történt. A Student t-tesztet, regresszió- ill. kovariancia-analízishez Minitab for Windows, v.10, SigmaPlot v.5.0 programokat használtunk. A görbék illesztéséhez Matlab for Windows v.3.0, illetve SigmaPlot 5.0 programokat használtunk.

Az eredmények összefoglalása

Laboratóriumi kísérletek

1. A nitrogén és a vízelvonás hasonló módon befolyásolja a levelek méretbeli változását. A stressz hatására a levelek hossza és területe jelentősen csökken. A csökkenés mértéke jelentősen függ a stressz erősségétől és a stressz hatásának időtartamától. A levelek növekedésének visszaesése jelentősebb a fiatalabb levelek esetében..

Az abszolút (LER), ill. relatív (RGR) levélnövekedési ráták, a kísérleti időszak során a stresszelt növényeknél folyamatosan alacsonyabbak voltak a kontrollhoz viszonyítva.

2. Vizsgáltuk a levelek méretének csökkenésének az okát. Az epidermális sejtek hosszának levélen belüli változása alapján megállapítottuk, hogy a kifejtett epidermális sejtek méretében nem okoz változást sem a nitrogén megvonás, sem a vízhiány. Ez azt támasztotta alá, hogy a levél méretbeli csökkenésének a hátterében a sejtek számának csökkenése áll. A stressz hatására a levelekben a sejtek növekedésének dinamikája változik meg: a maximális növekedés zónája bazipetálisán elmozdul, ill. a maximum értéke is számottevően csökken, a megnyúlási zóna jelentősen rövidül, a sejtek áramlási sebessége kisebb a megnyúlási zónában.
3. Mindkét stressztípus jelentősen befolyásolta a CO₂ asszimiláció fényfüggését. Alacsonyabb fényintenzitásoknál kisebb, nagyobb fényintenzitásoknál nagyobb az eltérés a kontroll és a kezelt minták között. A vízhiány és a nitrogén hiány kezelésnél a fotoszintézis maximális értéke (P_{max}) és a fényteltődési pont (I_k) eltérő mértékben változott: a vízhiánynál a P_{max} csökkenése (35%-al) az I_k érték csökkenésével járt együtt (46%-al), míg a nitrogén hiányos kukoricáknál a P_{max} csökkenése (17%) az I_k érték 75%-os növekedésével járt.

A növénynevelés körülménye között a kontroll és a stresszelt növények CO₂ asszimilációja nem különbözött szignifikánsan.

A fotoszintézis ráta csökkenésének a vízhiány esetében sztomatikus okai vannak. A sztómakonduktancia a vízhiányos növények levelében jelentősen csökken mind a négy levélben. A fotoszintézis és a sztómakonduktancia összefüggése alapján megállapítottuk, hogy a nitrogén megvonásnál a fotoszintetikus aktivitás csökkenése nem sztomatikus okokra vezethető vissza.

A sztómakonduktancia térbeli eloszlásának vizsgálatánál kimutattuk, hogy a vízhiánystressz esetében a levél egész területén csökkenés jelentkezik, míg a nitrogén hiánynál a sztómakonduktancia csak a levélalaphoz közeli régiókban csökken számottevően.

4. A klorofill fluoreszcencia indukciós mérések eredményei a CO₂ asszimiláció mérések eredményeihez hasonló tendenciájú változásokat mutattak. A kétféle stressz között nem mutatkoztak eltérések. Mind a nitrogén hiánynál, mind a vízhiánynál kimutatható volt a fotorendszerek gátlása. Jellegzetes volt a fényintenzitás növekedésével erősödő különbség a hiány-kezelések és a kontroll között. Az aktuális fotokémiai hatékonyság ($D F/Fm\phi$) értéke alacsonyabb volt a stresszelt növényeknél, mint a kontroll növények esetében. A fényintenzitás növelésére a vízhiányos kukorica növények érzékenyebben reagáltak, mint a nitrogénhiányos növények. A vízhiány hatására az aktuális fotokémiai hatékonyság csökkenése nagyobb mértékű volt, mint a nitrogénhiányos kukoricák levélének fotokémiai hatékonysága:
5. A levelek megnyúlási zónájában meghatároztuk az oldható szénhidráttartalmat.

Megállapítottuk, hogy a szénhidráttartalom a stresszelt növények levelének az elongációs zónájában mindig alacsonyabb volt, - ami nem magyarázható a CO₂ asszimilációval - kivéve a megnyúlás legaktívabb zónáját, ahol a szénhidráttartalom növekedése alakul ki a kontroll növényekhez képest.

Az oldható szénhidrátok nettó depozíciós rátáinak csúcsa és a szárazanyag depozíciójának első csúcsa egybeesett, ami megegyezik az elongációs zóna legaktívabb részével, és az egybeesik a REGR felívelő szakaszával. Megállapítható, hogy az első szárazanyag depozícióért nagyobb részben a felhalmozódó oldható szénhidrátok felelősek. Ezt támasztja alá az is, hogy a nitrogénhiányos növények növekedési zónájának ezen részén mind a szénhidrátok esetében, mind a szárazanyagnál ez a csúcs vagy hiányzik, vagy nagy mértékben csökkent és bazipetálisan eltolódott. A nem strukturális szerves anyagok akkumulálása egyben a szöveteken belüli ozmotikusan aktív anyagok mennyiségének növekedését is jelenti, aminek szoros következménye a víztartalom változásait kifejező vízdepozíciós rátában megjelenő maximum, amely egybeesik a relatív elementáris növekedési ráta csúcsával. A szárazanyag második depozíciós csúcsa a sejtfalak vastagodásával hozható összefüggésbe, és egyben a sejtmegnyúlási zóna végét is jelzi.

Szabadföldi kísérletek

1. A szabadföldi mérések során kimutattuk, hogy a nitrogéntartalmú műtrágya adagolása és a fotoszintetikus aktivitás között összefüggés figyelhető meg: a fotoszintézis maximális értékeit a 60-90 kg N ha⁻¹ értékeknél kaptunk. Ez alatt és fölött a fotoszintetikus kapacitás csökkent. A nitrogén műtrágyázás befolyásolta a kukorica leveleinek méretét. Az egész növényre vetítve a CO₂ asszimiláció a fotoszintetikusan aktív levélterülettől is jelentősen függ, így a fotoszintetikus kapacitás korlátozottságát a növények a levélterület növekedésével pótolják, ezzel a levélre mért fotoszintetikus maximum 90-120 kg N ha⁻¹ érték felé tolódott el. A CO₂ asszimiláció klorofillra vonatkoztatott értéke számottevően csökkent a műtrágya adag növelésével, ami azt sugallja, hogy a fotoszintézisnek nem a klorofill tartalom a limitáló faktora.
2. A műtrágyázás hatására a klorofillok és azon belül a klorofill b mennyisége növekedett. Ezzel szemben a karotinoidok levélterületre és klorofillra vonatkoztatott mennyiségében csökkenés volt megfigyelhető. A növények számára hozzáférhető nitrogén mennyiségének növelése a levelek növekedésével jár együtt, ami az önárnyékolás, ill. a fotoszintetikus apparátuson belüli átalakulásokat valószínűsíti.
3. A klorofill fluoreszcencia indukció vizsgálatai alátámasztották a CO₂ asszimiláció mérésének eredményeit, vagyis, hogy a fotoszintézis folyamatának az optimális nitrogén ellátottsága 60-90 kg N ha⁻¹ mellett van. Magas aktiváló fényintenzitások alkalmazása mellett vált szembevetendővé a nitrogén dózisok közötti különbség, míg az alacsony fényintenzitásoknál a fotokémiai folyamatok eltérése nem volt szignifikáns. A PSII aktuális fotokémiai hatékonysága, a fluoreszcencia fotokémiai kioltási koefficiense és a fényhasznosítási hatékonyság nőtt 60-90 kg N ha⁻¹ értékig, a további dózisok alkalmazásával csökkent. Ezzel szemben a nem-fotokémiai kioltás koefficiense csökkent a fent említett műtrágya adagig, és aztán ismét emelkedett.

4. A levelekben a felesleges gerjesztési energia elvezetésében résztvevő xantofill ciklus pool jellegzetes változásokat mutatott: a hozzáférhető nitrogén mennyiség növekedésével a violaxantin koncentrációja és a xantofill cikluson belüli részaránya emelkedett, míg az anteraxantin és a zeaxantin mennyisége csökkent. Alacsony nitrogén ellátás mellett a növények a fényfelesleggel szemben védekeznek: egyrészt az alacsony klorofill koncentráció következtében kisebb mennyiségben abszorbeálják a fényt, másrészt növekszik a hő formájában szétszórt gerjesztési energia jelentősége.

A xantofill ciklus aktivitását jelző deepoxidációs ráta alakulása a nitrogén dózis függvényében azt támasztotta alá, hogy a védekezési mechanizmus az alacsony nitrogénkezeléseknél nagyobb hatékonysággal működik. Alacsony nitrogén dózisknál a hajnalban mért deepoxidációs ráta magas volt és a hozzáférhető nitrogén mennyiségének növelésével a deepoxidációs ráta csökkent.

Irodalomjegyzék

Mészáros I, Móricz L, Nagy L. 1992. Areascope v1.5 manual. L. Kossuth University Press.

Mészáros, I., Tóth, R.V., Marschall, M., Veres, Sz. 1997. *Final Report Of COST Programme on Relationship between carbon reduction cycle and energy dissipation processes under stress conditions*. Vitebo-Brno-Budapest-Debrecen, 63-83.

Nagy J. 1995. *Növénytermelés* 44, 493-506

Silk WK. 1984. *Annual Review of Plant Physiology* 35, 479-518.

Silk WK. 1992. *Internation Journal of Plant Science*, 153, S49-S58.

Wellburn 1994. *Journal of Plant Physiology* 144, 307-313.

Az értekezés témájában megjelent közlemények

Tóth VR, Palmer SJ, Mészáros I, Veres Sz 2001: Spatial distribution of growth vectors and net deposition rates in the elongation zone of maize plants under conditions of nitrogen deprivation. *Biologia Plantarum*. (in press)

Tóth VR, Mészáros I, Veres Sz, Nagy J 2001: The effect of available nitrogen on dissipation of excess light via xanthophyll cycle in maize. *Journal of Plant Physiology*. (submitted)

Tóth VR, Mészáros I, Veres Sz, Nagy J 1995: Effects of water deficit and nitrogen supply on photosynthesis of maize cultivars. In: *Photosynthesis: from Light to Biosphere* (eds. P.Mathis) Vol V., 431-436. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht, Boston, London.

Nagy, J., Nemeskéri, E., Huzsvai, L., Mészáros, I., Tóth, R.V., Veres, Sz. 1995: Effects of drought on seed quality of different maize (*Zea mays L.*) genotypes. Proc. of Fifth International Workshop on seeds. The University Reading, 70-81

Nagy J., Huzsvai, L., Mészáros, I, Tóth, R.V., Veres, Sz. 1995: A talajművelés, a műtrágyázás, az öntözés, és a növényszám hatásának értékelése a kukorica termesztésében (*Zea mays L.*). MTA Szabolcs-Szatmár Bereg megyei Tudományos Testületek Kiadványa, Nyíregyháza, pp.6-7

Tóth VR, Mészáros I, Láposi R, Précsényi I, Nagy J. 1997: Short term effects of different nitrogen supply levels on maize cultivars. In: Nagy, J. (ed.) 1997: Soil, Plant and Environment Relationships. Dept. of Crop Production and Land Use, Debrecen Agricultural University, Debrecen, 308-321.

Az értekezés témájában megtartott előadások

Tóth VR, Mészáros I, Láposi R, Précsényi I, Nagy J. 1997: Short term effects of different nitrogen supply levels on maize cultivars. *Second International Seminar on Soil-Plant-Environment Relationships*. Debrecen (előadás)

Mészáros I, Veres Sz, Tóth VR 1996: Relationship between the operation of violaxanthin cycle and the PSII quantum yield in sandy grassland species. *10th FESPP Congress. Florence, Italy. September 9-13.* (poszter-előadás).

Palmer SJ, Tóth VR, Jarvis AJ, Mészáros I, Davies WJ 1996: Leaf elongation in *Hordeum vulgare* L.: development and stress. *SEB meeting. 26-29 March. Lancaster.* (poszter-előadás)

Tóth VR, Mészáros I, Veres Sz, Nagy J 1995: Effects of water and nitrogen supply on the leaf photosynthetic content, photosynthesis and stomatal conductance of maize hybrids. *Eureco, 20-25 August.* (poszter-előadás).

Mészáros I, Précsényi I, Tóth VR, Módy I, Veres Sz, Györfi Zs, Váradi Gy, Benedek Á 1995: Physiological responses of sandy grassland species to the summer drought. *Eureco, Budapest, 20-25 August.* (poszter-előadás).

Mészáros I, Enczi J, Tóth VR, Módy I, Marschall M, Györfi Zs, Veres Sz. 1994: Magasabbrendű növények vízhiánystressz alatti fiziológiai válaszai. *III. Magyar Ökológus Kongresszus. Szeged. Julius 3-6.* (előadás).

Az értekezés témájához közeli publikációk és előadások

Mészáros I, Gebefügi I, Kettrup A, Lakatos Gy, Tóth RV, Veres Sz, Szabó L 1996: Detection of herbicide-induced changes in duckweed *Lemna gibba* by using chlorophyll fluorescence induction kinetics. *International Symposium on Environmental Pollution and Impact Assessment. Mohammedia, Morocco, October 9-11.* (poszter-előadás)

Mészáros I, Tóth VR, Veres Sz 1995: Physiological background of the formation of secondary ecotones. *Eureco, Budapest, 20-25 August.* (poszter)

Mészáros I, Tóth VR, Veres Sz, Váradi Gy 1995: Changes in leaf xanthophyll cycle pool and chlorophyll fluorescence of beech forest species and their sun/shade adaptation. In: *Photosynthesis: from Light to Biosphere* (eds. P.Mathis) Vol IV., 143-146. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London.

Mészáros I, Tóth VR, Váradi Gy 1995: Effect of deficiency on the net photosynthesis, chlorophyll fluorescence and pigment composition of cucumber. In: *Photosynthesis: from Light to Biosphere* (eds. P.Mathis) Vol IV., 717-719. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht, Boston, London.

Mészáros I, Veres Sz, Tóth VR 1994: Az abszcizinsav és a poliaminok kölcsönhatásai a sztómaregulációban. *V. Magyar Növényélettani Kongresszus. 1994. Július 13-15. Szeged.* (poszter)

Mészáros, I., Veres, Sz., Tóth, R.V. 1996: Relationship between the operation of violaxanthin cycle and the PSII quantum yield in sandy grassland species. *Plant Physiology and Biochemistry*, Special Issue, 327.

Mészáros I., Tóth, R.V., Veres, Sz. 1998: Photosynthetic responses to spatial and diurnal variation of light conditions in seedlings of three deciduous tree species Garab, Gy. (ed) *Photosynthesis: Mechanisms and effects*. V. Kluwer Academic Press, 4081-4084

Veres, Sz., Mészáros I., Tóth, R.V. 1998: Contribution of violaxanthin cycle to the stress tolerance of semiarid grassland species .In: Garab, Gy. (ed): *Photosynthesis: Mechanisms and effects* Kluwer Academic Press Vol. IV.: 2565-2568

Mészáros, I., Veres, Sz., Tóth, R.V., Láposi, R., Mile, O. 2000: Survival and susceptibility to photoinhibition of beech forest species after deforestation at Rejtek Research Site, Hungary Lajtha, K., Vanderbelt, K. (ed.) *Cooperation in Long Term Ecological Research in Central and Eastern Europe*, Oregon State University, Corvallis . 95-96

Veres, Sz., Mészáros, I., Tóth, R.V., Mile, O., Ács, G 2000: Photosynthetic acclimation of some monocot and dicot species to abiotic stress factors in a semiarid grassland. *Proceedings of "Ecology of Grassland V" Conference*, Banská Bystrica, Slovakia 254-264.

Mészáros, I., Précsényi, I., Tóth, R.V., Módy, I., Veres, Sz., Györfi, Zs., Váradi, Gy., Benedek, Á. 1995: Physiological responses of sandy grassland species to the summer drought. *Abstracts of 7th European Ecological Congress* (Demeter, A., Peregovits, L. eds), Budapest, p.94

Mészáros, I., Tóth, R.V., Veres, Sz. 1995: Physiological background of the formation of secondary forest ecotones. *Abstracts of 7th European Ecological Congress* (Demeter, A., Peregovits, L. eds), Budapest, p. 93

Mészáros, I., Tóth, R.V., Veres, Sz., Sebestyén, Zs. 1997: Alterations in light tolerance of beech forest species after canopy opening. *International Congress on Stress of Life - Stress and Adaptation from Molecules to Man*, 1-5 July, 1997 Budapest, Hungary

Mészáros, I., Tóth, R.V., Veres, Sz., Mile, O., Láposi, R., Sebestyén, Zs. 1999: Photosynthetic performance and regeneration of woody plants after clear-cutting of a beech (*Fagus sylvatica*) forest. *Proceedings of VIII European Ecological Congress*, Sept. 18-23 Halkidiki, Greece.p.397

Mészáros, I., Tóth, R.V., Veres, Sz., Sebestyén, Zs., Szalai, A. 1997: Szubmontán bükkös fajok fénytoleranciájának változásai tarvágás után. IV. Magyar Ökológiai Kongresszus, Pécs.

Tóth, R., V, Mészáros, I., Précsényi, I., Szalai, A., Veres, Sz. 1997: A nitrogén megvonás hatásai a levélnövekedésre. IV. Magyar Ökológiai Kongresszus, Pécs.

Veres, Sz., Mészáros, I., Tóth, R.V. 1997: A karotionoidok szerepe homokpusztagyepfajok környezeti stressztoleranciájában. IV. Magyar Ökológiai Kongresszus, Pécs.

Mészáros I., Tóth, R.V., Veres, Sz., Sebestyén, Zs. 1998: Photosynthetic performance and regeneration of woody plants after clear-cutting of a beech (*Fagus sylvatica*) forest *Proceedings of Intecol VII Congress of Ecology*, Florence, Italy, 288-289

Mészáros I., Veres, Sz., Tóth, R.V. 1998: Survival and susceptibility to photoinhibition of beech forest species after canopy opening Proceedings of BES Annual Symposium: Advances in Plant Physiological Ecology, York, UK. p. 24

¹Mészáros, I., ¹Veres, Sz., ¹Láposi, R., ²Sárvári, É., ¹Tóth, R.V., ³Lakatos, Gy, ¹Mile, O., ¹Gáspár, A. 2002:

Photosynthetic acclimation and xanthophyll cycle activity of beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.) along a natural light gradient. Aust.J.Plant Physiology (submitted)

Veres, Sz., Mészáros I., Tóth, R.V. 1998: Changes in carotenoid composition and photochemical activity of sandy grassland species under stress conditions Proceedings of BES Annual Symposium: Advances in Plant Physiological Ecology, York, England. p.21.

Veres, Sz., Mészáros, I., Tóth, R.V., Mile, O. 1999: Ecophysiology of sandy grassland species: Effects of high light and temperature Proceedings of VIII European Ecological Congress: The European Dimension in Ecology, Perspectives and Challenges for the 21st Century, Halkidiki, Greece. p.426.