

37. OTDK BIOLÓGIA SEKCIÓ

B₆-VITAMIN FÜGGŐ VÁLASZOK KÜLÖNBÖZŐ TERMÉSZETES UV TARTOMÁNYOKNAK KITETT *ARABIDOPSIS THALIANA* MODELLNÖVÉNYEK BEN

PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR
BIOLÓGIAI INTÉZET



Témavezető: Dr. CZÉGÉNY GYULA
adjunktus

Készítette: KÚTI KAMILLA (FCBS0R)
Biológia MSc 1.évfolyam

PÉCS, 2025

Tartalomjegyzék

I. Bevezetés	3
I.1. Az ultraibolya-sugárzás	3
I.2. Az oxidatív folyamatok UV-kitettség során.....	5
I.2.1 Reaktív oxigénszármazékok	5
I.2.2 Antioxidánsok.....	6
I.3. A B ₆ -vitamin	8
II. Célkitűzések.....	9
III. Anyag és módszertan	11
III.1. Növénynevelés.....	11
III.2. Pigmenttartalom becslés	13
III.3. A klorofill-fluoreszcencia paraméterek meghatározása	13
III.4. Levélnyél hosszúság meghatározás	14
III.5. Mintaelőkészítés	14
III.6. Natív poliakrilamid gélelektroforézis	14
III.7. Hidroxilgyök antioxidáns-kapacitás meghatározás	15
III.9. Gyökérfejltség vizsgálat	16
III.10. Statisztika.....	16
IV. Eredmények	17
IV.1. Levélnyél hosszúság meghatározása	17
IV.2. A pigmenttartalom non-invazív becslése	18
IV.3. Klorofill-fluoreszcencia paraméter eredmények	20
IV.6. Antioxidáns képesség meghatározása	22
IV.7. B ₆ -vitamin tartalom	24
V. Diskusszió.....	26
VI. Összefoglalás és kitekintés.....	28
Köszönetnyilvánítás	29
Irodalomjegyzék.....	30

I. Bevezetés

I.1. Az ultraibolya-sugárzás

Az ipari forradalom óta a Föld felszínét elérő ultraibolya-sugárzás (UV, 280-400 nm) intenzitása megváltozott. Ennek oka többek között a sztratoszférikus ózonréteg elvékonyodása az antropogén hatások miatt. Az 1987-ben ratifikált ENSZ egyezmény, a Montréal Protocol az ózonréteg további károsodásának megelőzését tűzte ki célul, elsősorban az antropogén eredetű halogénezett szénhidrogének (CFC) emissziójának korlátozásával (Barnes és mtsai., 2019). A Montréal Protocol sikere okán napjainkra elindult az ózonréteg helyreállása (Madronich és mtsai., 2024) azonban a változó klíma is egyre inkább hozzájárul a beeső felszíni UV dinamikájához (Verdaguer és mtsai., 2017; Bais és mtsai., 2019), ezzel megváltoztatva egyes élőhelyek természetes UV-kitettséget. A sztratoszférikus ózonréteg vékonyodásával ellentétben ezek az éghajlatváltozás által kiváltott hatások nem csak az ultraibolya-B (UV-B, 280-315 nm), hanem az ultraibolya-A (UV-A, 315-400 nm) és a fotoszintetikusan aktív (400-700 nm) sugárzások felszíni mennyiségét is módosíthatják. A beeső felszíni UV-sugárzás nagymértékben függ az aeroszolok (a légkörben lebegő szilárd és folyékony részecskék), a felhők és a felszíni reflexió (pl. albedo) változásától. Az éghajlatváltozás megváltoztathatja a felhőzetet, egyes régiók a korábbiaknál felhősebbé, mások kevésbé felhősekké válhatnak. A megnövekedett felhőtakaró általában csökkenti a Föld felszínét elérő UV-fotonok mennyiségét, de ez nagyban függ az UV-foton hullámhosszúságától, a felhők típusától és a Naphoz viszonyított helyzetüktől (Verdaguer és mtsai., 2017). A légkörben az UV-fotonok szóródhatnak vagy visszaverődhetnek az aeroszoloiról, amelyek típusát és összetételét több faktor is meghatározhatja, ezeket pedig részben befolyásolhatja az éghajlatváltozás. Ilyen például a vulkáni tevékenység, a légszennyező anyagok emissziója, vagy az erdőtüzek és porviharok gyakorisága és kiterjedése (López és mtsai., 2012; Feister és mtsai., 2015; Bornman és mtsai., 2019).

Az ózonréteg elvékonyodásának kb. 40 évvel ezelőtti felismerése fokozta a tudomány érdeklődését az UV-sugárzás növényekre gyakorolt hatásai iránt (Rai és mtsai., 2021). A kezdeti években a tudomány elsősorban az UV okozta károsító hatásokkal foglalkozott (Stapleton, 1992; Strid és mtsai., 1994; Jansen és mtsai., 1998; Hollósy, 2002). Az azóta – többek között a Montréal Protocol hatása miatt – bekövetkezett szemléletváltás okán az elmúlt időszakban már inkább az UV szabályozó mechanizmusait kutatják (Zhang & Björn, 2009; Rizzini és mtsai., 2011; Hideg és mtsai., 2013; Robson és mtsai., 2015; Liu és mtsai., 2024), figyelembe véve a kereszttolerancia kialakításában (Wargent & Jordan, 2013; Máta és mtsai.,

2019; Qian és mtsai., 2020; Saenz-De La O és mtsai., 2021), vagy a beltéri növénytermesztésben (Wong és mtsai., 2020; Budavári és mtsai., 2024; Csepregi és mtsai., 2024) lévő lehetőségeket. Az UV-sugárzás dóziséntől függően válhat ki eustresszt vagy distresszt a növényekben. Az eustressz alacsonyabb stressz-szinteken jelentkezik, pozitív hatással lehet a növény növekedésére a stressz jelátviteli és védelmi mechanizmusok (például az antioxidáns rendszerek) aktiválásával, míg a distressz erőteljes stresszhatást és kedvezőtlen környezeti tényezők által kiváltott oxidatív stresszt okoz, amely során a reaktív oxigénszármazékok (ROS) metabolikus károsodást idéznek elő, majd a stresszel összefüggő károsodásokkal szembeni elégtelen antioxidáns védelem végső soron a sejt vagy az egész növény pusztulásához vezethet (Hideg és mtsai., 2013; Nawkar és mtsai., 2013). Mind az alacsony és mind a magas dózisú UV-sugárzás képes megváltoztatni a növények antioxidáns-, és ROS-metabolizmusát (Hideg és mtsai., 2013).

Azt, hogy egy adott UV-dózis pozitív vagy negatív hatással bír egy növény életfolyamataira, jelentősen befolyásolja az adott növényegyedet körülvevő biotikus és abiotikus környezet, valamint a növény fitnesze (Hideg és mtsai., 2013; Roeber és mtsai., 2021; Rai és mtsai., 2021). Ebből kifolyólag az UV-alkalmazkodási válaszok sikeréhez nagyban hozzájárul a kiegészítő fotoszintetikusán aktív sugárzás (PAR, photosynthetically active radiation, 400 – 700 nm) karakterisztikája (hullámhosszúság, intenzitás, megvilágítás hossza) (Krizsek, 2004). A fotoszintetikusán aktív-, és az ultraibolya-sugárzás dinamikája természetes fényviszonyok esetén együttesen változik, az állandó UV:PAR arányhoz a növények hatékonyan képesek alkalmazkodni (Deckmyn & Impens, 1997). Magas PAR-dózisnak kitéve vastagabb és pigmentáltabb levelek fejlődnek, megelőzendő a várhatóan szintén magas UV-dózis okozta károsodásokat. Alacsony intenzitású természetes PAR alatt kevesebb védelemre van szükség, mivel ekkor jellemzően a természetes UV-dózis is alacsony. Ebből kifolyólag az élőhelyek éghajlatváltozás következtében megváltozó UV-kitettsége módosíthatja az ott élő növények alkalmazkodási válaszait is (Verdaguer és mtsai., 2017). Az UV-fotobiológiai tanulmányok jelentős része olyan növényeket használ, amelyek nevelőkamrákban, a természetestől jelentősen különböző fényviszonyok alatt fejlődtek. A mesterséges fényforrások karaktere, a besugárzás időtartama és intenzitása, valamint a kísérletek során alkalmazott UV:PAR arány egyaránt befolyásolhatja a kezelés során felépülő stresszválaszokat (Rai és mtsai., 2021).

I.2. Az oxidatív folyamatok UV-kitettség során

I.2.1 Reaktív oxigénszármazékok

A reaktív oxigénszármazékok (ROS) kettős szerepet töltenek be a növények életében, számos fontos jelátviteli reakcióhoz szükségesek, de az aerob anyagcsere toxikus melléktermékei is (Mittler, 2017). Egy növényi sejtben a legjellemzőbb ROS keletkezési helyek a kloroplasztisz, a mitokondrium és a peroxiszóma. A jelátviteli folyamatokban receptorok hiányában nem a klasszikus értelemben (ld. hormonok vagy peptidek) vesznek részt. Erősen oxidáló tulajdonságuk következtében inkább egyes lipidek vagy fehérjék szerkezetének és működésének megváltoztatásával (poszt-transzlációs módosítások) szabályozzák ezeket a folyamatokat (Mittler és mtsai., 2022). A ROS-szinteket a kialakulás és a semlegesítés közötti szigorúan szabályozott egyensúly határozza meg, amelyet összetett antioxidáns rendszerek segítségével tartanak fent a növények (Mittler és mtsai., 2011; Noctor és mtsai., 2012). Ezek a rendszerek és a ROS-hoz kapcsolódó útvonalak szabályozása együttesen határozzák meg a növények plaszticitását és rugalmasságát a változó környezeti körülmények között, és így szabályozzák a növények növekedését és túlélését (Mittler, 2017; Waszczak és mtsai., 2018). A fokozott ROS keletkezés azonban a nagy reaktivitásukból adódóan károsító hatású lehet, amennyiben nincs megfelelő antioxidáns válasz. Károsíthatják a fehérjéket, a lipideket, a szénhidrátokat és a DNS-t is, amely károsodások végső soron oxidatív stresszhez vezetnek. A ROS-ok lehetnek szabad gyökök ($O_2^{\cdot-}$, szuperoxid anion gyök; $\cdot OH$, hidroxilgyök és $HOO\cdot$, hidroperoxil gyök) és molekuláris formák (H_2O_2 , hidrogén-peroxid és 1O_2 , szinglett oxigén). A fotoszintetizáló szervezetek különösen ki vannak téve az oxidatív károsodás veszélyeinek, ugyanis a kloroplasztiszban bizonyos körülmények között a klorofill fényérzékenyítőként viselkedhet (Krieger-Liszkay, 2005) illetve a nagy mennyiségben előforduló többszörösen telítetlen zsírsavak is potenciális prooxidánsok (Halliwell, 1987). A dolgozatomban bemutatott kísérlet során a környezeti ultraibolya-sugárzás növényekre gyakorolt hatásait vizsgáltuk, ezért a következő bekezdésekben az UV-kitettség során releváns (Barta és mtsai., 2004; Czégény és mtsai., 2016) elektrontranszferrel kialakuló ROS-okhoz ($O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , $\cdot OH$) kapcsolódó mechanizmusokat mutatom be részletesebben.

Szuperoxid anion gyök ($O_2^{\cdot-}$) legnagyobb valószínűséggel a Mehler-reakció során alakulhat ki az egyes fotokémiai rendszer (PSI) akceptor oldalán, ekkor egyéb redukálható reakciópartner hiányában egy elektron kerül a ferredoxinról az oxigénmolekulára (Mehler, 1951). A $O_2^{\cdot-}$ -képződés további mechanizmusokon keresztül iniciálhatja további ROS-ok keletkezését is. A $O_2^{\cdot-}$ képes a Fe^{3+} -nak elektront átadni, az így kialakuló Fe^{2+} pedig

redukálhatja a H_2O_2 -ot, aminek eredményeként $\cdot\text{OH}$ keletkezik (Haber-Weiss- és Fenton-reakciók) (Fenton, 1894; Haber & Weiss, 1934).

Hidrogén-peroxid (H_2O_2) a szuperoxid gyök egyértékű redukciójával alakulhat ki (Cheeseman, 2006). A H_2O_2 egy stabil molekula, amely kettős szerepet tölt be a növények redox háztartásában: megfelelően szabályozott keletkezés esetén fontos szerepet tölt be egyes jelátviteli folyamatokban, ezáltal hozzájárulhat az alkalmazkodási válaszok kialakulásához (Czégény & Rácz, 2023), a kontrollálatlan H_2O_2 -keletkezés azonban a szövetek oxidatív károsodásához vezethet (Quan és mtsai., 2008). UV-sugárzásnak kitett növényekben a H_2O_2 -háztartás megfelelő egyensúlya kiemelten fontos (Czégény és mtsai., 2016). Egyfelől UV-kitettség során fokozott szöveti H_2O_2 keletkezés figyelhető meg, ráadásul egyes, a természetes napfényben is jelen lévő UV-B fotonok (290-300 nm) képesek a hidrogén-peroxidot közvetlenül hidroxilgyökké alakítani (Czégény és mtsai., 2014).

A hidroxilgyök ($\cdot\text{OH}$) a legreaktívabb és a legrövidebb életidejű ROS (Richards és mtsai., 2014). A jelátviteli folyamatokban betöltött konkrét szerepe nem ismert, azonban potenciálisan a $\cdot\text{OH}$ is reakcióba léphet minden biológiai molekulával. A hidroxilgyökhöz köthető hatás továbbá a növekedés és a csírázás elősegítése a sejtfalak fellazításával (Smirnov, 2005). Azonban, mivel nincs enzimatis mechanizmus a semlegesítésére, a túlzott $\cdot\text{OH}$ -keletkezés végül sejthalálhoz vezethet (Vranova és mtsai., 2002).

Sabater és Martin (2013) általános stresszbiológiai modellje alapján a károsodás jellegét jelentősen befolyásolja a kloroplasztiszból keletkező ROS-ok típusa és koncentrációja. A $([\cdot\text{O}_2] + [\text{O}_2^{\cdot-}]) / [\text{H}_2\text{O}_2]$ képlet alapján fokozott $\cdot\text{O}_2$ és/vagy $\text{O}_2^{\cdot-}$ keletkezés esetén oxidatív károsodásról, magas H_2O_2 -koncentráció esetén pedig programozott sejthalálról beszélhetünk. Nagy energiájú UV-sugárzás hatására nem detektálható fokozott $\cdot\text{O}_2$ kialakulás (Barta és mtsai., 2004), így a fenti képlet alapján az UV-akklímáció sikere a megfelelő szuperoxid-, és hidrogén-peroxid egyensúly kialakításán múlik, illetve a napfény UV-B hatására potenciálisan fellépő $\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow \cdot\text{OH}$ konverzió fokozott veszélye miatt a védekezés a H_2O_2 -semlegesítés irányába tolódik (Czégény és mtsai., 2016).

I.2.2 Antioxidánsok

A növények többféle védelmi stratégiát is kialakítottak a reaktív oxigénszármazékok károsító hatásai ellen. Képesek a ROS-ok keletkezését megakadályozni, a ROS-ok által okozott károsodást helyrehozni, és a ROS-okat semlegesíteni. Ez utóbbi védekező stratégiában fontos szerepet játszanak az antioxidánsok. Az antioxidánsok olyan, az oxidálható szubsztrátnál

alacsonyabb koncentrációban jelen lévő anyagok, amelyek képesek megakadályozni vagy késleltetni az adott szubsztrátok oxidációját. Ilyen szubsztrát lehet minden *in vivo* megtalálható molekula (Halliwell & Gutteridge, 2015). Az antioxidánsok csoportját két kategóriára oszthatjuk, nem enzimatis antioxiánsokra és antioxiáns enzimekre. Előbbie közé tartozik például a glutation, az aszkorbinsav, a tokoferolok, a fenolos vegyületek, egyes karotinok és a B₆-vitamin is. Antioxiáns aktivitással rendelkező enzimek pedig a következők: szuperoxid-dizmutáz (SOD), kataláz (CAT), aszkorbát peroxidáz (APX), fenolos peroxidáz (POD), glutation-peroxidáz (GPX), peroxiredoxin (PRX), dehidroaszkorbát-reduktáz (DHAR) és monodehidroaszkorbát-reduktáz (MDHAR) (Larson, 1988).

A szuperoxid-dizmutáz (SOD) egy metalloenzim, amely a O₂^{•-} diszmutációját katalizálja, mely reakció során H₂O₂ és O₂ képződik. A SOD-zal szorosan együttműködnek a peroxidázok (pl. APX, POD, CAT) a keletkező H₂O₂ hatékony semlegesítése érdekében (Asada, 1999). A kapcsolódó fém kofaktoroktól függően a SOD-nak különböző izoformái jöhetnek létre (magasabbrendű növényekben: Cu/Zn-SOD, Mn-SOD, Fe-SOD). A Cu/Zn-SOD izoforma a citoplazmában, peroxiszómában, kloroplasztisban és az apoplasztisban, míg a Fe-SOD izoforma a kloroplasztisban, a Mn-SOD pedig a mitokondriumok mátrixában és a peroxiszómában fordulnak elő (Bowler és mtsai., 1994).

UV-nak kitett növényekben az alkalmazkodás sikere a H₂O₂ hatékony semlegesítésén múlik, ezt a H₂O₂ keletkezési helyétől függően legfőképp a különböző peroxidázok végzik (Welinder, 1992). A növények számos különböző enzimet szintetizálnak a H₂O₂ gyors és hatékony eltávolítására. Ezek a korábban említett enzimek az aszkorbinsavval és a glutationnal (Noctor & Foyer, 1998) együtt rendkívül hatékony rendszert biztosítanak a sejtek számára a H₂O₂ semlegesítéshez. A H₂O₂-semlegesítő enzimek összehangolt működése a SOD aktivitásával együtt különösen fontos a rendkívül toxikus hidroxilgyök kontrollálatlan képződésének megelőzésében (Halliwell & Gutteridge, 2015).

A fenolos peroxidázok (POD) növény-specifikus oxidoreduktázok, melyek a H₂O₂ és különböző reduktánsok közötti oxidoredukciót katalizálják. Fontos szerepet játszanak a lignin és a szuberin kialakulásában vagy az auxin katabolizmusban (Passardi és mtsai., 2004) a kórokozók elleni védelemben (Chittoor és mtsai., 1997), a sótűrésben (Amaya és mtsai., 1999) és az öregedésben (Abeles és mtsai., 1988; Hiraga és mtsai., 2001). Kulcsszereplői az UV-megvilágítás során kialakított alkalmazkodási válaszoknak (Majer és mtsai., 2014; Czégény és mtsai., 2016; Czégény & Rácz, 2023). UV-sugárzás hatására a növényekben fokozódik a fenolos vegyületek (flavonolok, flavonoidok, hidroxifahéjsavak, stb.) szintézise az

epidermiszben (Leonardelli és mtsai., 2024; Liu és mtsai., 2024). Ezek a vegyületek amellet, hogy hatékony UV-abszorbeáló molekulák, antioxidánsként, illetve különböző hatásfokkal a fenolos peroxidázok szubsztrátjaiként is funkcionálnak (Csepregi & Hideg, 2018; Czégény & Rácz, 2023). Majer és munkatársai (2014) megállapították, hogy UV-B-kezelt levelek esetében leginkább az APX- és a POD-aktivitása fokozódik, míg a CAT-aktivitásában nem történik változás. Ez alapján arra következtethetünk, hogy az UV-B H₂O₂-koncentrációt fokozó hatása a kloroplasztisz mellett a vakuólumra összpontosul.

I.3. A B₆-vitamin

A B₆-vitamin a piridoxin és annak különféle formáinak a gyűjtőneve. Kémiaailag a piridinhez hasonló molekulák (2-metil-3-hidroxi-4,5-di-(hidroximetil)piridin), amely a 4' pozícióban lévő csoportjukban térnek el egymástól (Ohdake, 1932; György, 1934; Snell és mtsai., 1942). A piridoxin (PN) egy hidroxil-, a piridoxál (PL) egy aldehid-, a piridoxamin (PM) pedig egy aminocsoportot hordoz a 4' pozícióban. Ez a három forma képes foszforilálódni, ekkor piridoxin 5'-foszfátról (PNP), piridoxál 5'-foszfátról (PLP) és piridoxamin 5'-foszfátról (PMP) beszélhetünk (Wagner és mtsai., 2006).

A B₆-vitamin szintézise növényekben három útvonalon történhet: (i) deoxixilulóz 5'-foszfát (DXP) függő útvonal, (ii) kinyerési (salvage) útvonal, (iii) DXP-független útvonal (Fitzpatrick, 2011). A DXP-függő útvonal során a PdxJ és PdxA enzimek játszanak szerepet. Ez a két B₆-szintáz fehérje a PNP kialakításához szubsztrátként 4-foszfahidroxi-L-treonin (4HPT) és DXP-t használ, amelyek az izoprenoid-, illetve a tiamin-bioszintézis prekursorai. A PdxA katalizálja a 4HPT oxidációját 3-amino-1-hidroxi-aceton-1-foszfáttá (AHAP), a PdxJ pedig PNP-t képez az AHAP és DXP intermedierekkel (Drewke és mtsai., 1993, 1996; Laber és mtsai., 1999). A salvage útvonal során a PdxH (oxidáz) és a PdxK (kináz) enzimek hoznak létre piridoxál 5'-foszfátot. A PdxK piridoxolból és piridoxaminból létre hozza azok foszforilált formáját, amit utána a PdxH enzim PLP-vé, aktív formává alakít (Yang és mtsai., 1996; Mittenhuber, 2001). A DXP-független útvonal során a PDX1 és a PDX2 fehérjék játszanak fontos szerepet. Ez a két szintáz fehérje közvetlenül szintetizálja a PLP-t ribóz-5'-foszfátból vagy ribulóz-5'-foszfátból, gliceraldehid-3'-foszfáttal vagy dihidroxiaceton-foszfáttal és glutaminnal kombinálva. Itt a PDX2 glutaminázként működik, amely deaminálja a glutamint glutamáttá, hogy nitrogént szolgáltatson a PLP heterociklus számára, majd a PDX1 gondoskodik a végső gyűrűzárásról (Mittenhuber, 2001; Tambasco-Studart és mtsai., 2005; Mooney és mtsai., 2009).

A PLP a B₆-vitamin aktív formája, amely kofaktorként játszik szerepet számos bioszintézisben és esszenciális enzim működésében. Ez utóbbi PLP-függő enzimek több mint 140 enzimreakciót katalizálnak (Percudani & Peracchi, 2009). A PLP-függő enzimek részt vesznek az aminosav metabolizmus fontos lépéseiben, a klorofill bioszintézisben vagy a zsírsav anyagcserében (Drewke & Leistner, 2001; Mittenhuber, 2001; Mooney és mtsai., 2009). A PLP fontos kofaktor a raktározott szénhidrátok, pl.: glikogén lebontásában is (Helmreich, 1992). A bioszintézis útvonalakban betöltött szerepen túl a B₆-vitamin fontos a stressz elleni védelemben is. Antioxidáns molekulaként közvetlenül részt vesz a ROS semlegesítésben, illetve egyes antioxidáns enzimek szintézisében is szerepet játszhat, ezáltal közvetetten támogatva a védelmi rendszereket (Tambasco-Studart és mtsai., 2005; Czégény és mtsai., 2019).

A B₆-vitamin szintézisében fontos szerepet játszanak a már említett PDX fehérjék. Közülük a PDX1 expressziója fokozódik UV-B-besugárzás hatására lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) modellnövényekben (Ristilä és mtsai., 2011). A kutatócsoport korábbi munkáiban a *pdx1* gén mutációja következtében gyengébb B₆-vitamin szintézisre képes lúdfűben UV-B-besugárzás hatására fokozott fotoszintézis gátlás és nem szabályozott nem fotokémiai kioltás volt megfigyelhető (Czégény és mtsai., 2014, 2019). Ezekben a növényekben kevésbé hatékony H₂O₂-semlegesítő antioxidáns rendszerek működtek, ezáltal érzékenyebbnek bizonyultak az alkalmazott UV-kezelésre (Czégény és mtsai., 2019). Ezekben a kísérletekben vagy monokromatikus (Czégény és mtsai., 2014), vagy szélessávú (Czégény és mtsai., 2019) mesterséges UV-forrásokat használtak, a természetesnél jóval alacsonyabb fotoszintetikusan aktív fénnel kiegészítve, ezáltal magas UV:PAR arányok mellett. Az így kapott eredmények megmutatták, hogy a B₆-vitaminnak fontos és sokrétű szerepe van az UV-stresszválaszok kialakításában, azonban a természetes fényviszonyokhoz történő alkalmazkodásban betöltött szerepéről nem nyújtanak információt. Ezért a dolgozatomban bemutatott munka során megvizsgáltuk, hogy a természetes UV-tartományokhoz történő alkalmazkodás hogyan függ a B₆-vitamin koncentrációjától.

II. Célkitűzések

A napsugárzás ultraibolya komponense (UV-A, 315-400 nm; UV-B, 280-315 nm) reaktív oxigénformák keltésével, illetve fotoreceptorokon (kriptokróm, fototropin vagy UVR8) keresztül is befolyásolhatja a növényi alkalmazkodási válaszokat (Hideg és mtsai., 2013; Rai és mtsai., 2019). A kutatócsoport korábbi munkái során (Czégény és mtsai., 2014, 2019; Neugart és mtsai., 2020) már részletezte a B₆-vitamin sokrétű szerepét a növények UV-sugárzásra adott válaszaiban. Ezek a tanulmányok azonban a természetesnél magasabb

UV:PAR arányok mellett készültek, növénynevelő kamrákban, kontrollált körülmények között, ahol az UV-sugárzás volt az egyetlen stresszor.

A kutatómunkám célja az volt, hogy a B₆-vitamin által befolyásolt folyamatokat megvizsgáljuk természetes fényviszonyok alatt, tehát a nevelőkamráknál sokkal komplexebb környezetben fejlődött modellnövényeken is. Ehhez különböző UV-szűrő fóliákat (teljes UV kizáró és UV-B kizáró) használtunk, így a B₆-függő válaszok mellett lehetőségünk nyílt a különböző természetes UV tartományok növényekre gyakorolt hatásának vizsgálatára is. A munkához lúdfű (*Arabidopsis thaliana* L.) modellnövényeket használtunk: a C24 vad típus mellett minden fólia alatt *rsr4-1*, B₆-szintézisében akadályozott ökotípust is megvizsgáltunk. A munka során non-invazív módon vizsgáltuk a növények morfológiai jegyeit, a pigmenttartalmukat és a klorofill fluoreszcencia válaszaikat. Levélkivonatokból pedig meghatároztuk azok egyes antioxidáns képességét, illetve B₆-vitamin tartalmát.

III. Anyag és módszertan

III.1. Növénynevelés

A kísérletünk során lúdfű (*Arabidopsis thaliana* L.) C24 vad típus és *rsr4-1*, B₆-vitamin szintézisben csökkentett mutáns ökotípus modellnövényekkel dolgoztunk (1. ábra). A növények természetes körülmények között csíráztak és nevelkedtek a 2022. szeptember közepén történt vetéstől egészen 2022. október 27-ig, a mintavétel napjáig. A kísérlet Pécssett, a PTE Szőlészeti és Borászati Kutatóintézet területén zajlott (É 46°04', K 18°11'). A kísérlet során egyedül a növényeket érő ultraibolya-sugárzás tartományát befolyásoltuk különböző műanyag szűrőfóliák segítségével. A növényeket 3 kezelési csoportra osztottuk:

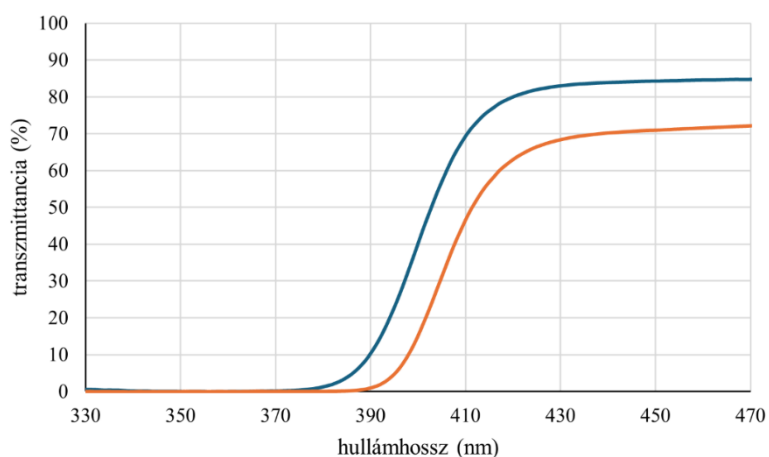
1. UV-kizáró körülmények. A növényeket kizárólag fotoszintetikusán aktív sugárzás érte (PAR, n=10).
2. UV-B-kizáró körülmények. A növényeket fotoszintetikusán aktív sugárzás és UV-A sugárzás érte (PAR+UVA, n=10).
3. UV átengedő körülmények. A növényeket a teljes napsugárzás elérte (PAR+UVA+UVB, n=10).

A kísérlet során az átlag-hőmérséklet napközben 16 °C, éjszaka pedig 10 °C volt. Az adatok forrása a PTE Ifjúság úti meteorológiai állomása (<https://joido.ttk.pte.hu/>).

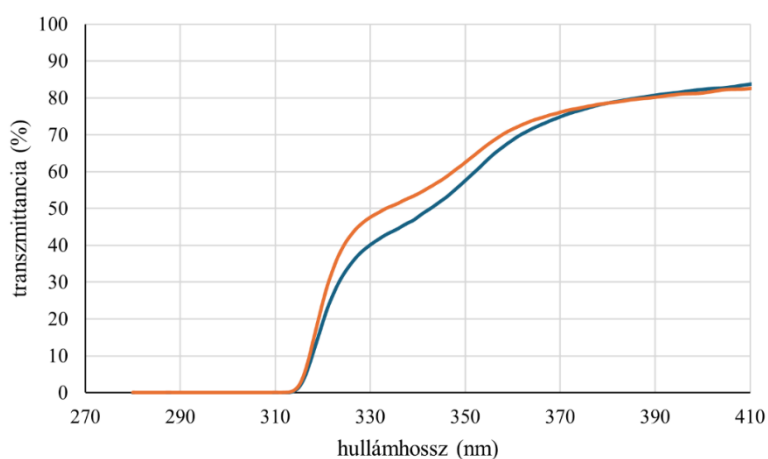
A kísérlet során használt szűrőfóliák transzmissziós képességét (2-4. ábra) a kísérlet előtt és után is spektrofotométerrel határoztuk meg (Shimadzu UV1800, Shimadzu Corporation, Kyoto, Japán), ezek alapján a fóliák UV-transzmissziós képessége alig változott a kísérlet időtartama alatt.



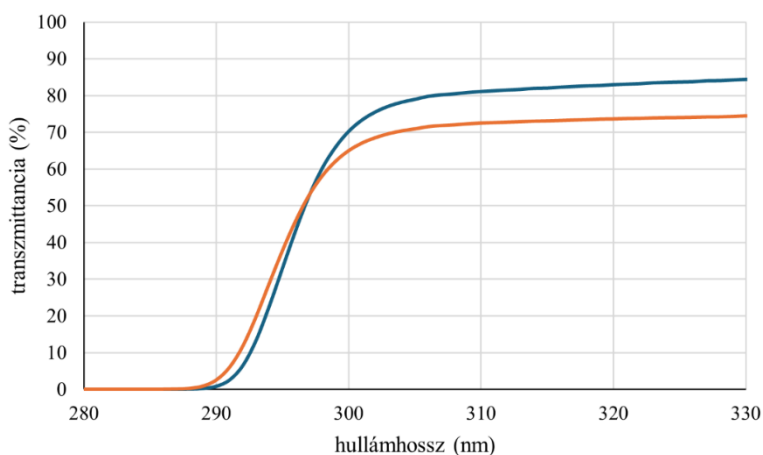
1. ábra Az *Arabidopsis thaliana* C24, vad típus (A) és; *rsr4-1*, B₆-vitamin szintézisben csökkentett mutáns (B)



2. ábra A kísérlet során használt fotoszintetikusan aktív sugárzást (PAR) áteresztő szűrőfólia transzmissziós értéke a kísérlet kezdetén (kék) és a mintavétel napján (sárga).



3. ábra A kísérlet során használt fotoszintetikusan aktív sugárzást (PAR) és az UV-A sugárzást áteresztő szűrőfólia transzmissziós értéke a kísérlet kezdetén (kék) és a mintavétel napján (sárga).



4. ábra A kísérlet során használt PAR, UV-A és UV-B sugárzást áteresztő szűrőfólia transzmissziós értéke a kísérlet kezdetén (kék) és a mintavétel napján (sárga).

III.2. Pigmenttartalom becslés

A levelek klorofill-, flavonoid- és antocianin tartalmát a Dualex Scientific készülékkel (ForceA, Orsay, Franciaország) becsültük meg. Minden növény esetében 4 különböző, teljesen kifejlett, nem szeneszicens levélen mértünk pigmenttartalmat, adaxiális és abaxiális oldalon is.

A műszer működése:

A klorofill index meghatározáshoz egy 710 és egy 850 nm hullámhosszúságú fényforrásra van szükség, utóbbi referencifényként szolgál. Minél nagyobb a levelek klorofilltartalma, annál kisebb lesz a transzmittancia és nagyobb az abszorbancia 710 nm-en. A levelek klorofilltartalmáról a két hullámhossz közötti abszorbancia különbség ad információt.

Akár csak a klorofill-, úgy a flavonoid index meghatározásához is két hullámhosszra van szükség (375 és 650 nm). A flavonoidok a 375 nm hullámhosszúságú fény jelentős részét képesek elnyelni, míg a 650 nm-es fényt nem. Ez a két hullámhossz azonban a klorofillt gerjeszti és fluoreszcenciát vált ki. A két fény hatására bekövetkező fluoreszcencia változásban lévő különbség egyenesen arányos lesz a levél flavonoid tartalmával. Minél nagyobb a levél flavonoid tartalma, annál kevesebb lesz a 375 nm-re vonatkoztatott klorofill fluoreszcencia.

A flavonoid méréshez hasonlóan zajlik az antocianin tartalom meghatározás. Az antocianinok abszorbancia maximuma 520 nm-en van, így ezt a hullámhosszúságú fényt használja a műszer a 650 nm-es referencia fény mellett (Cerovic és mtsai., 2012).

III.3. A klorofill-fluoreszcencia paraméterek meghatározása

A levelek fotokémiai paramétereit az Imaging PAM MAXI típusú klorofill fluoriméterrel (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Németország) határoztuk meg. A növényeket először 30 percig sötétadaptáltuk, majd megmértük a minimális fluoreszcencia hozamukat (F_0). Ezután telítő fényimpulzus ($5000 \mu\text{mol foton/m}^2/\text{s}$) érte a növényeket, ami által megkaptuk a maximális fluoreszcencia hozamot (F_m). Ezt követően emelkedő fényintenzitások mellett (40 másodperces megvilágításokkal) ismét elvégeztük a méréseket, így megkaptuk az F_0' és F_m' értékeket. A dolgozatban a fénytelítési görbe 600 PAR megvilágításon mért értékeit mutatom majd be, ugyanis ez megegyezett a mintavétel napján mért környezeti fényintenzitással. A meghatározott fluoreszcencia értékekből kiszámítottuk a fotoszintézis hatékonyságáról információt szolgáltató paramétereket. Kiszámítottuk a fényadaptált PSII kvantumhatásfokát ($Y(\text{II}) = (F_m' - F) / F_m'$), a szabályozott nem fotokémiai kioltást ($Y(\text{NPQ}) = F / F_m' - F / F_m$) és a nem szabályozott nem fotokémiai kioltást is ($Y(\text{NO}) = F / F_m$) (Klughammer & Schreiber, 2008; Murchie & Lawson, 2013).

III.4. Levélnyel hosszúság meghatározás

A növények morfológiájának meghatározásához a levélnyel hosszúságát vettük alapul, ugyanis a vad típus komplex levéllemez-morfológiájából adódóan (ld. 1. ábra) ezt a paramétert tudtuk pontosan megmérni. A növényekről felül nézeti képeket készítettünk, majd pedig az ImageJ szoftverrel elemeztük ki (Rasband, 1997).

III.5. Mintaelőkészítés

A további mérésekhez a növények leveleiből kivonatokat készítettünk. Az előzetesen cseppfolyós nitrogénben lefagyasztott, és -60 °C-on tárolt leveleket később cseppfolyós nitrogén segítségével porítottuk. Ezt követően a levélporokat 1 mM EDTA-t tartalmazó 50 mM Na-foszfát puffer (pH 7,0) hozzáadása mellett homogenizáltuk. A levélkivonatokat 4 °C-on 30 percig centrifugáltuk (21 380 x g, DLAB D1524R, DLAB Scientific Co. Ltd., Peking, Kína). A további méréseinkhez a felülúszókat használtuk, melyeket a minták felhasználásáig -20 °C-on tároltuk. A nem denaturáló poliakrilamid gélelektroforézishez a mintáinkat töményítettük (Amicon Ultra 0,5 mL Centrifugal Filters, Merck KGaA, Darmstadt, Németország): szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitás meghatározásához a 10 kDa alatti, míg fenolos peroxidáz (POD) gélhez a 30 kDa alatti proteineket szűrtük ki. A B₆-tartalom meghatározásához szükséges levélporokat liofilizáltuk.

III.6. Natív poliakrilamid gélelektroforézis

A levélkivonatok szuperoxid-dizmutáz (SOD) és fenolos peroxidáz (POD) aktivitását SDS mentes 10%-os Tris-glicin poliakrilamid gélen határoztuk meg. A minták egységesítéséhez előzetesen meghatároztuk a levélkivonatok fehérjetartalmát (Bradford, 1976). Az 1:4 arányban vízzel hígított Bradford-reagenshez a kivonatokból 2-2 µl-t adtunk úgy, hogy a végtérfogat 1 ml legyen. Az így kapott oldatok 590 nm-es abszorpcióját spektrofotométerrel mértük meg (Shimadzu UV1800, Shimadzu Corp., Kyoto, Japán). A módszer kalibrálását 0,1 mg/ml koncentrációjú borjú szérum albuminnal (bovine serum albumin, BSA) végeztük. A fehérjetartalmak mérését és a minták szűrését követően a gélzsebekbe egységes proteinmennyiséget vittünk fel, SOD esetében 25 µg-ot, POD esetében 9 µg-ot. Mindkét gél esetében a futtatás 180 percig, 50 mA áramerősségen és 150 V feszültségen zajlott. A festés során SOD esetében a gél 30 percig sötétben inkubáltuk a következő oldatban: 1 mM EDTA, 0,1 mM NBT, 0,05 mM riboflavin és 0,3% TEMED 50 mM Na-foszfátban (pH 7,8). Az inkubációs idő letelte után a gél egy LED panellal (Light Source SL, 3500 Photon System Instruments, Drásov, Cseh Köztársaság) megvilágítottuk, majd az aktivitás sávok megjelenését követően dokumentáltuk (Alves és mtsai., 2020). A POD aktivitás meghatározásához az

elválasztást követően a gélt 2-3 percig áztattuk desztillált vízben, majd 15 percig 4 mM H₂O₂-ban, végül pedig az aktivitás sávok megjelenéséig 50 mM o-feniléndiamint (OPD) szubsztrátot tartalmazó foszfát-citrát pufferben (50 mM, pH 5,0) (Rácz és mtsai., 2018).

III.7. Hidroxilgyök antioxidáns-kapacitás meghatározás

A mintáink hidroxilgyök ([•]OH) semlegesítő képességének meghatározása tereftálsav (TPA) fluoreszcens jelző használatával történt (Šnyrychová & Hideg, 2007). A Fenton-reakció során keletkező [•]OH hidroxil-tereftaláttá (HTPA) oxidálja a TPA-t, így a gyengén fluoreszkáló jelzőből a keletkező [•]OH okozta oxidáció függvényében egy erősen fluoreszkáló molekula alakul ki. Az antioxidánsokat tartalmazó levélminták pedig késleltetni tudják a HTPA [•]OH által vezérelt képződését. A méréshez Shimadzu RF-6000 spektrofluorimétert (Shimadzu Corp., Kyoto, Japán) használtuk, 312 nm-es fénnel történő gerjesztés mellett az emissziót 420 nm-en detektáltuk. A reakcióelegy Na-foszfát pufferben (50 mM, pH 7,2) oldott TPA-t (500 μM), EDTA-t (10 μM), vas(II)-szulfátot (10 μM), aszkorbátot (100 μM) tartalmazott, a reakciót 100 μM H₂O₂ hozzáadásával indítottuk el. Kalibrálószernek 2 mM-os Troloxot (6-hidroxi-2,5,7,8-tetrametilkromán-2-karboxilsav) használtunk. A hidroxilgyök-antioxidáns kapacitást a HTPA-fluoreszcencia 50%-os csökkentéséhez szükséges növényi minták friss tömegével jellemeztük, és a minták [•]OH antioxidáns kapacitását pedig μM Trolox ekvivalens g⁻¹ levél frisstömeg egységekben adtuk meg.

III.8. B₆-vitamin tartalom meghatározás

A minták B₆-vitamin tartalmának meghatározása a PTE Szőlészeti és Borászati Kutatóintézetével kooperációban történt. A B₆-vitamerek extrakciója során a liofilizált levélporokat azokat 50 mM H₃PO₄ oldatban szonikáltuk 15 percig, az elkészült szuszpenziót ezután centrifugáltuk (20 660 × g). A felülúszókat 0,22 μm PTFE fecskendőn történő szűrés után nagy teljesítményű folyadékkromatográfiával (HPLC) vizsgáltuk (PerkinElmer Series 200 HPLC-FLD, Waltham, Massachusetts, Egyesült Államok). A minták elválasztása egy Phenomenex SynergiTM 4 μm Hydro-RP 80 Å, 250 × 4,6 mm oszlopon történt, 25 °C-on. A mérés során használt eluensek A) 50 mM H₃PO₄ és B) 100 mM foszforsav és acetonitril 1:1 arányú keveréke voltak (áramlási sebesség: 1 mL / perc). Az elúciós folyamat 100%-os A eluenssel kezdődött, majd egy 10 perces izokratikus szakasz után a B eluenst lineárisan, 5 perc alatt 100%-ra emeltük. Végül az oszlopot újra kiegyenlítettük 100% A eluenssel 15 percen keresztül. A fluoreszcens detektor 290 nm-es gerjesztés és 395 nm-es emisszió detektálta a különböző B₆-vitamereket (Czégény és mtsai. 2019). A B₆ tesztvegyületeket (PL, PM, PN, PLP

és PMP) a Sigma-Aldrichtól szereztük be, az eredményeket az ismert koncentrációk alapján állapítottuk meg.

III.9. Gyökérfejltség vizsgálat

Egy kiegészítő kísérlet során megvizsgáltuk, hogy a kiegészítő, mesterséges forrásból származó UV-megvilágítás (Q-Panel UVB-313EL fénycsővek, Q-Lab Ltd., Bolton, Egyesült Királyság) milyen hatással bír a C24 vad típus és az *rsr4-1* ökotípus gyökérfejlődésére. Ehhez elsőként összemértük a táptalajt (4g agar-agar, 0,88 g Murashige-Skoog médium, 0,4 g szacharóz, 400 ml desztillált víz), majd 25 percen keresztül sterilizáltuk. Sterilizés után Petri-lemezekbe öntöttük. A magok sterilizése a következőképpen zajlott: 30 µl magot 500 µl steril csapvízben inkubáltunk 30 percig, szobahőmérsékleten, majd rövid fűgálás után a felülúszót leszívtuk. Ezt követően a magokra 500 µl 70%-os alkoholt mértünk, 2 percig vortexeltük, majd egy újabb rövid fűgálás után a felülúszót leszívtuk. Ezután 500 µl Na-hipoklorit tartalmú vizet ((1,25%) + 0,1% Tritox) adtunk a magokhoz, melyet 20 perc inkubálás követett. Az inkubálás befejeztével történt rövid fűgálás után a felülúszót már elszívó fülke alatt szívtuk le. A magokat 5x átmostuk steril csapvízzel, majd 0,05%-os agart adtunk hozzá és pasteur pipetta segítségével egységesen szétoszlattuk a megszilárdult táptalajon. A Petri-lemezeket parafilmmel lezártuk. Két hét elteltével a kicsírázott növényeket tartalmazó lemezeket 4 napon keresztül napi 2 órás UV-sugárzásnak tettük ki, majd újabb két hét után megvizsgáltuk és lefotóztuk a gyökérzetet.

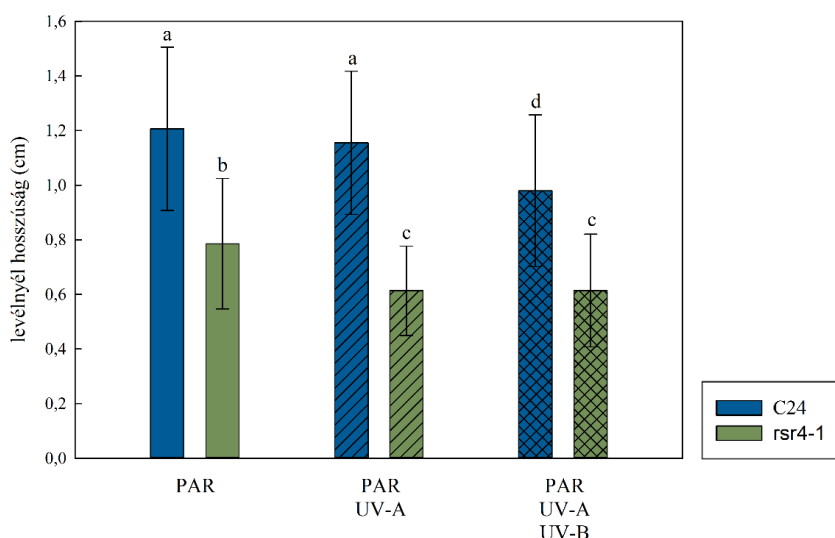
III.10. Statisztika

Az eredményeink statisztikai értékelését kétmintás Student-féle *t*-próbával végeztük a Microsoft Office Excel-t használva. Az eredményeket $p < 0,05$ esetén tekintettük szignifikánsan különbözőnek. A dolgozat ábrái a SigmaPlot 12 (Systat Software Inc., San Jose, CA, USA), az Adobe Photoshop CC (Adobe Systems Inc., San Jose, CA, USA) és a Microsoft Office Excel szoftverekkel készültek.

IV. Eredmények

IV.1. Levélnyel hosszúság meghatározása

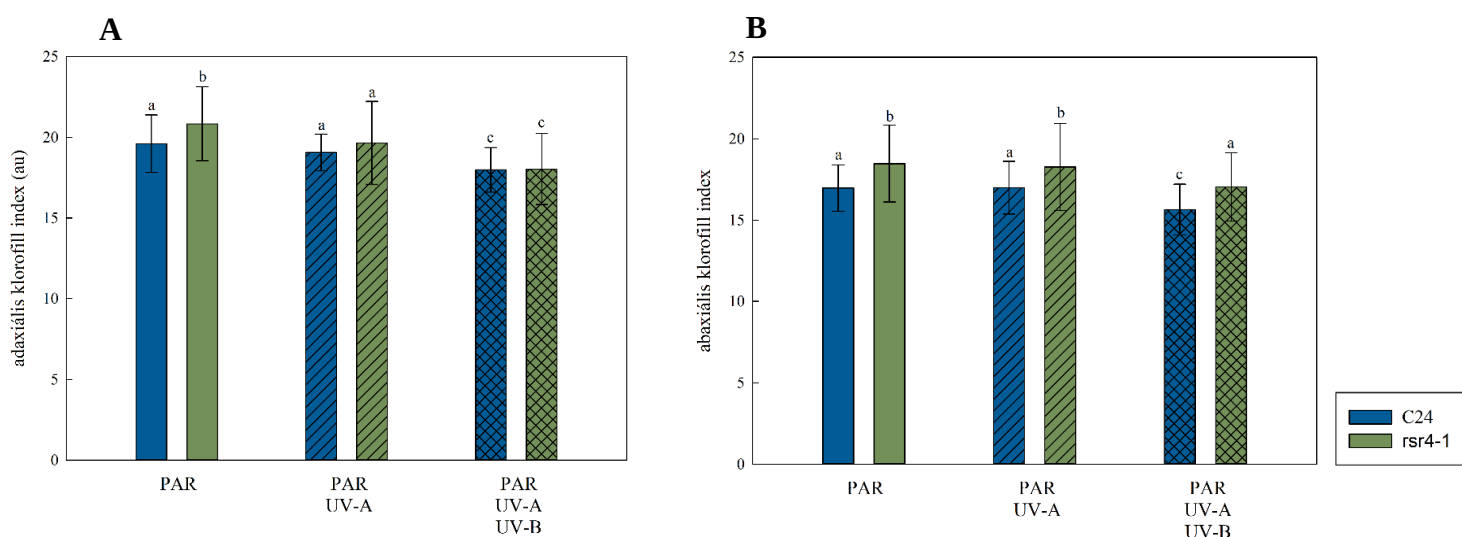
A napfény ultraibolya komponensei eltérő hatással vannak a lúdfű levéllemezőnek és levélnyelének morfológiájára (Cunningham és mtsai., 2024). A vad típus és a mutáns levéllemezők közötti jelentős morfológiai eltérések miatt (1. ábra) kizárólag a levéllyekek hosszúságán keresztül vizsgáltuk a kezelés hatásait. A C24 vad típusú és az *rsr4-1* B₆-vitamin szintézisben csökkentett mutáns növényeinket a mintavétel napján lefotóztuk, majd az ImageJ szoftver segítségével kiszámítottuk (Rasband, 1997). A mutáns növények levéllyele minden fényviszony alatt rövidebb volt, mint a vele azonos fényviszonyok alatt fejlődött vad típusú (PAR, 35%-kal rövidebb, PAR+UV-A, 47%, PAR+UV-A+UV-B, 37%). A vad típusnál UV-B jelenlétében a levélnyel hossz a másik két körülmény alatt fejlődött levelek értékeinek 81%-a volt. A mutáns ökotípusnál már PAR+UV-A körülmények között rövidebb levéllyeleket figyeltünk meg (78%-a a PAR növényeknek), az UV-B-t is átengedő szűrők alatt viszont nem tapasztaltunk további eltéréseket (5. ábra).



5. ábra Az *Arabidopsis thaliana* C24, vad típus (kék oszlopok) és; *rsr4-1*, B₆-vitamin szintézisben csökkentett mutáns (zöld oszlopok) levelek átlagos levélnyel hosszúsága, annak függvényében, hogy a növények milyen fényviszonyok alatt fejlődtek. PAR: kizárólag fotoszintetikusán aktív sugárzás alatt fejlődött növények, nincs csíkozás; PAR + UV-A: fotoszintetikusán aktív sugárzásnak és UV-A-nak kitett növények, szimpla csíkozás; PAR + UV-A + UV-B: teljes napfényben fejlődött növények, dupla csíkozás. Az oszlopokon az átlagos eredmények láthatók, a statisztikai adatelemzést Student-féle *t*-próbával végeztük, a különbségeket $p < 0,05$ esetén tekintettük szignifikánsnak ($n=10$), a hibásávok a minták standard devianciáját jelölik. A statisztikailag különböző értékeket különböző betűkkel jelöltük.

IV.2. A pigmenttartalom non-invazív becslése

A levelek optikai tulajdonságai alapján, non-invazív módon határoztuk meg azok pigmenttartalmát Dualex készülékkel. A műszer a levelek epidermális klorofill, flavonol és antocianin tartalmát becsüli meg (Cerovic és mtsai., 2012). A kizárólag fotoszintetikusan aktív sugárzásnak kitett (PAR) *rsr4-1* levelek klorofill tartalma az adaxiális levélfelszínen 6%-kal, míg az abaxiális oldalon 9%-kal magasabb volt, mint az azonos körülmények között fejlődött C24 vad típusú (6. ábra). A vad típusban az UV-B jelenléte okozott némi csökkenést a klorofill koncentrációban mindkét levélfelszínen (8% mindkét esetben), a mutánsok abaxiális oldalán is hasonló tapasztaltunk (8%), az adaxiális felszínükön azonban már UV-A hatására bekövetkezett egy minimális (6%). Az abaxiális levélfelszínen az *rsr4-1* mindhárom körülmény esetén magasabb klorofill koncentrációt tapasztaltunk, mint a vonatkozó vad típusban (PAR, 9%-kal magasabb, PAR+UV-A, 8%-kal, PAR+UV-A+UV-B 9%-kal).

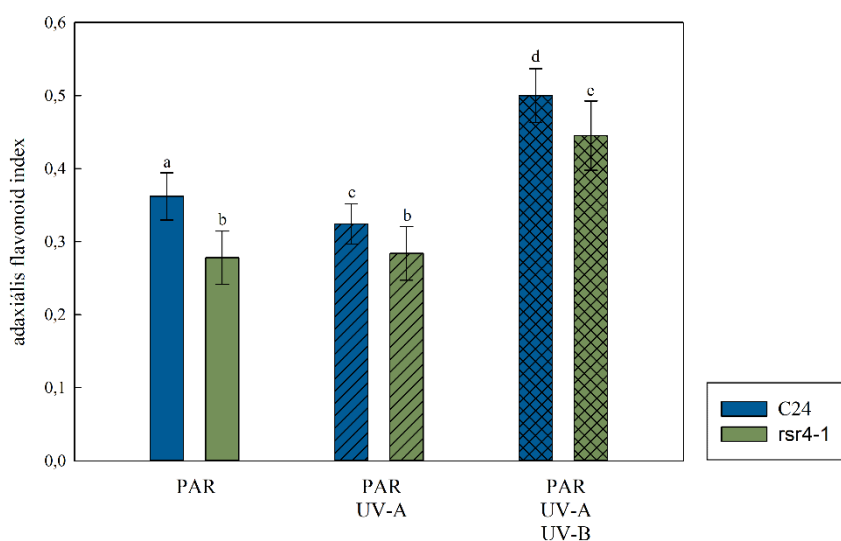


6. ábra Az *Arabidopsis thaliana* C24, vad típus (kék oszlopok) és; *rsr4-1*, B₆-vitamin szintézisben csökkentett mutáns (zöld oszlopok) levelek becsült felszíni (adaxiális, A), és fonáki (abaxiális, B), annak függvényében, hogy a növények milyen fényviszonyok alatt fejlődtek. PAR: kizárólag fotoszintetikusan aktív sugárzás alatt fejlődött növények, nincs csíkozás; PAR + UV-A: fotoszintetikusan aktív sugárzásnak és UV-A-nak kitett növények, szimpla csíkozás; PAR + UV-A + UV-B: teljes napfényben fejlődött növények, dupla csíkozás. Az oszlopokon az átlagos eredmények láthatók, a statisztikai adatelemzést Student-féle *t*-próbával végeztük, a különbségeket $p < 0,05$ esetén tekintettük szignifikánsnak ($n=10$), a hibásávok a minták standard devianciáját jelölik. A statisztikailag különböző értékeket különböző betűkkel jelöltük.

A flavonoidok hatékony UV-abszorbeáló molekulák. Ebből és a modellnövényünk morfológiájából kifolyólag lúdfűben kizárólag az adaxiális epidermiszben halmozódnak fel (Kuhn és mtsai., 2011). A B₆-vitamin szintézist befolyásoló mutáció az *rsr4-1* levelek epidermiszében minden fényviszony alatt alacsonyabb adaxiális flavonoid koncentrációban

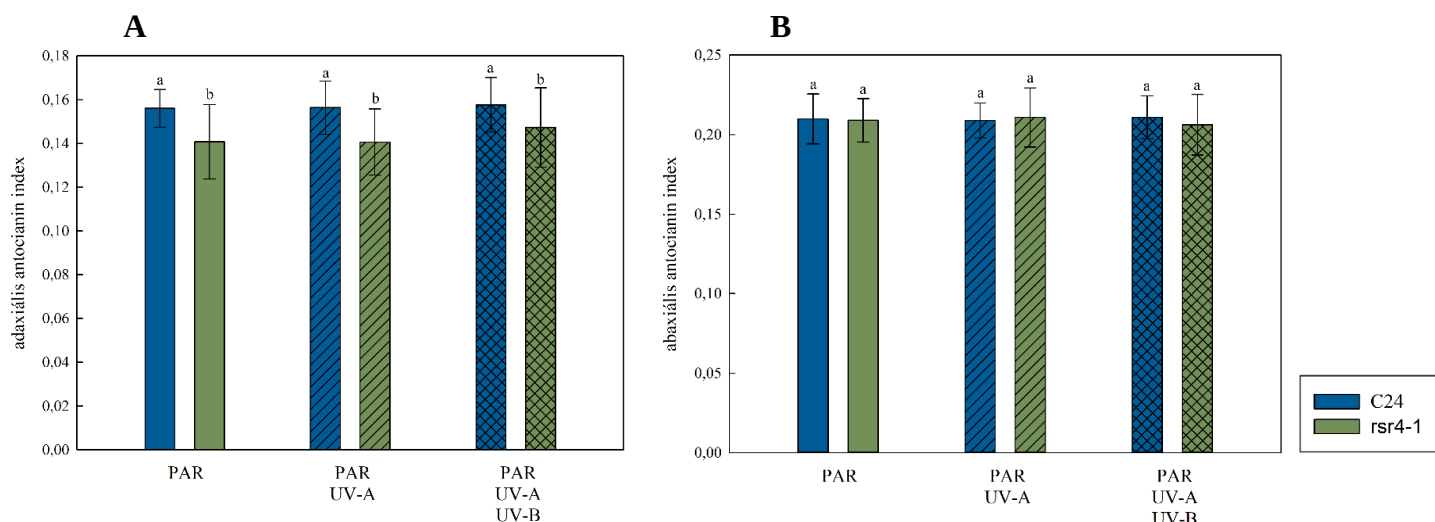
realizálódott a C24 vad típushoz képest (PAR, 23%-kal alacsonyabb; PAR+UV-A, 13%; PAR+UV-A+UV-B, 11%) (7. ábra). Az UV-A fotonok jelenlétében a vad típusban 10%-kal alacsonyabb flavonoid indexet tapasztaltunk, míg a mutánsokban az UV-A nem okozott eltérést. A környezeti UV-B-t átengedő szűrők alatt mindkét genotípusban flavonoid koncentráció növekedést tapasztaltunk (a vad típus esetében 36%-os, a mutánsban 60%-os), azonban az *rsr4-1* genotípus ekkor sem érte el a vad típusban detektálható szinteket.

7. ábra Az *Arabidopsis thaliana* C24, vad típus (kék oszlopok) és; *rsr4-1*, B₆-vitamin szintézisben csökkentett



mutáns (zöld oszlopok) levelek becsült felszíni (adaxiális) flavonoid tartalma, annak függvényében, hogy a növények milyen fényviszonyok alatt fejlődtek. PAR: kizárólag fotoszintetikusán aktív sugárzás alatt fejlődött növények, nincs csíkozás; PAR + UV-A: fotoszintetikusán aktív sugárzásnak és UV-A-nak kitett növények, szimpla csíkozás; PAR + UV-A + UV-B: teljes napfényben fejlődött növények, dupla csíkozás. Az oszlopokon az átlagos eredmények láthatók, a statisztikai adatelemzést Student-féle *t*-próbával végeztük, a különbségeket $p < 0,05$ esetén tekintettük szignifikánsnak ($n=10$), a hibásávok a minták standard devianciáját jelölik. A statisztikailag különböző értékeket különböző betűkkel jelöltük.

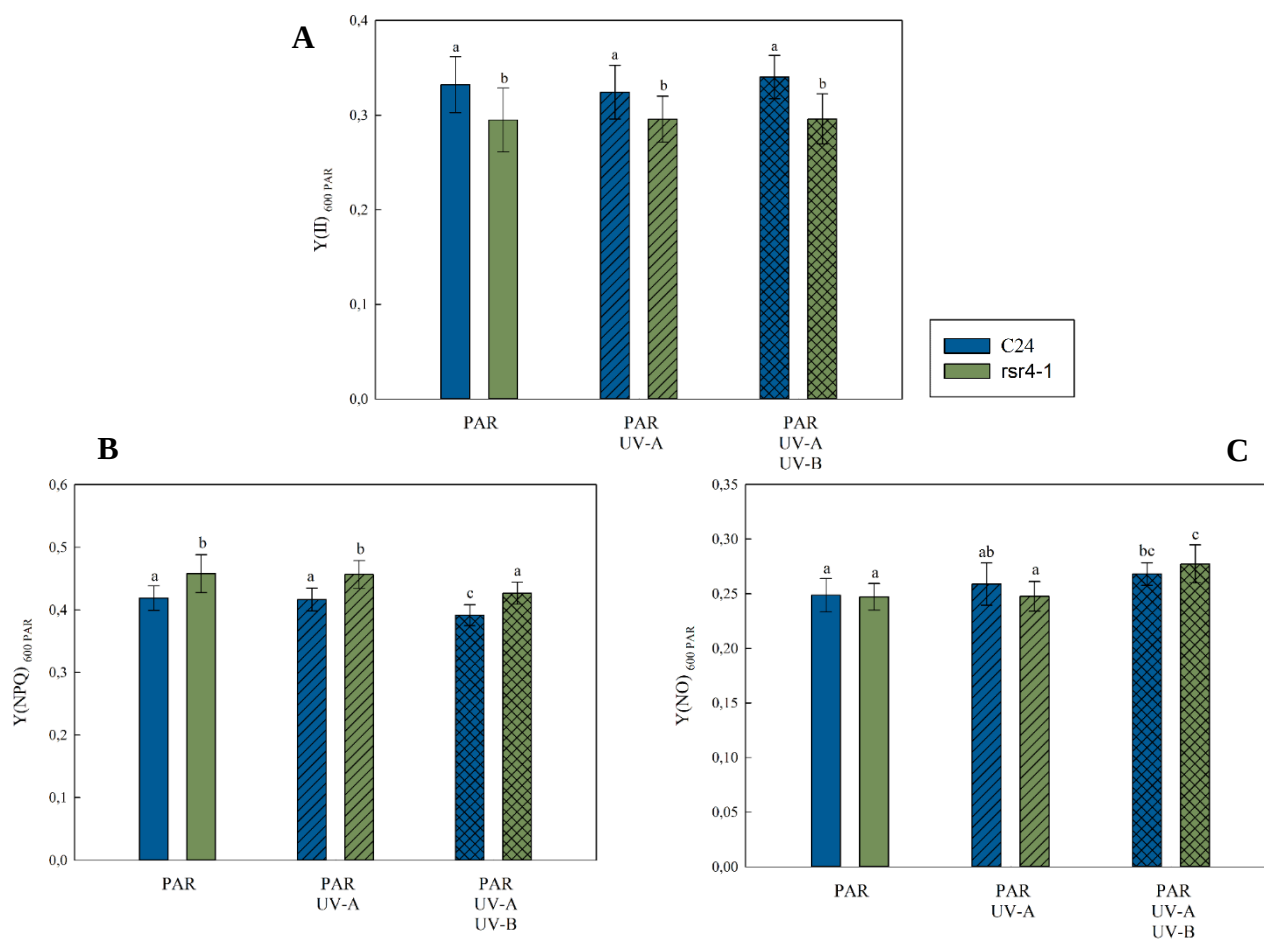
A levelek epidermális antocianin tartalmát egyik genotípusban sem befolyásolta az UV-sugárzás. A B₆-vitamin mutáció nem befolyásolta az abaxiális antocianin tartalmat, viszont az adaxiális oldalon a mutánsokban 7-10%-kal alacsonyabb értékeket tapasztaltunk (8. ábra, A).



8. ábra Az *Arabidopsis thaliana* C24, vad típus (kék oszlopok) és; *rsr4-1*, B₆-vitamin szintézisben csökkentett mutáns (zöld oszlopok) levelek becsült felszíni (adaxiális) antocianin tartalma (A), és fonáki (abaxiális) antocianin tartalma (B), annak függvényében, hogy a növények milyen fényviszonyok alatt fejlődtek. PAR: kizárólag fotoszintetikusán aktív sugárzás alatt fejlődött növények, nincs csíkozás; PAR + UV-A: fotoszintetikusán aktív sugárzásnak és UV-A-nak kitett növények, szimpla csíkozás; PAR + UV-A + UV-B: teljes napfényben fejlődött növények, dupla csíkozás. Az oszlopokon az átlagos eredmények láthatók, a statisztikai adatelemzést Student-féle *t*-próbával végeztük, a különbségeket $p < 0,05$ esetén tekintettük szignifikánsnak ($n=10$), a hibasávok a minták standard devianciáját jelölik. A statisztikailag különböző értékeket különböző betűkkel jelöltük.

IV.3. Klorofill-fluoreszcencia paraméter eredmények

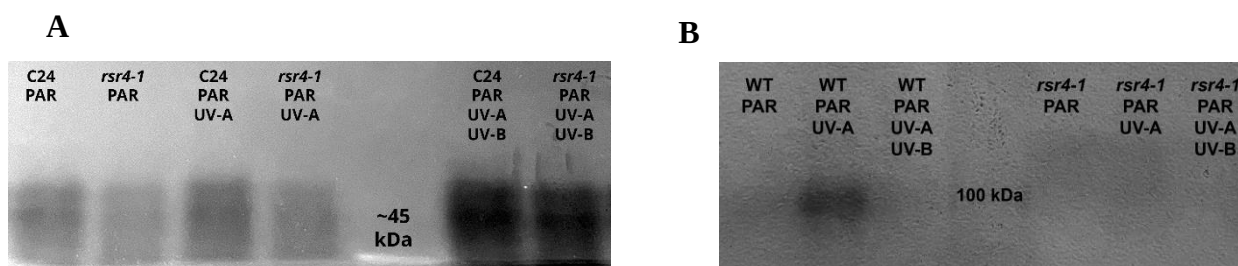
A fotokémiai és nem fotokémiai útvonalak közötti energiaeioszlás jellemzéséhez az elkészült fénytélítési görbe 600 PAR-on mért adatait használtuk, ugyanis ez volt hasonló a környezeti fényintenzitáshoz a mintavétel idején. Az ezzel a fényintenzitással megvilágított levelek PSII hatékonysága ($Y(II)_{600 \text{ PAR}}$) UV-sugárzástól független volt, ez az akklimatizáció sikerét mutatja. A B₆-mutánsokban minden nevelési körülmény esetén kb. 11%-kal alacsonyabb $Y(II)$ értékeket tapasztaltunk (11%), ezeket viszont kb 9%-kal magasabb szabályozott nem-fotokémiai kioltással ($Y(NPQ)_{600 \text{ PAR}}$) kompenzálták. Az $Y(NPQ)$ és a nem szabályozott nem-fotokémiai kioltás ($Y(NO)_{600 \text{ PAR}}$) közötti energia-megoszlás mindkét genotípusban átrendeződött a teljes napsugárzás alatt fejlődött levelekben, ami lecsökkent $Y(NPQ)$ (7%-kal) és megnövekedett $Y(NO)$ (8-12%-kal) értékekben realizálódott.



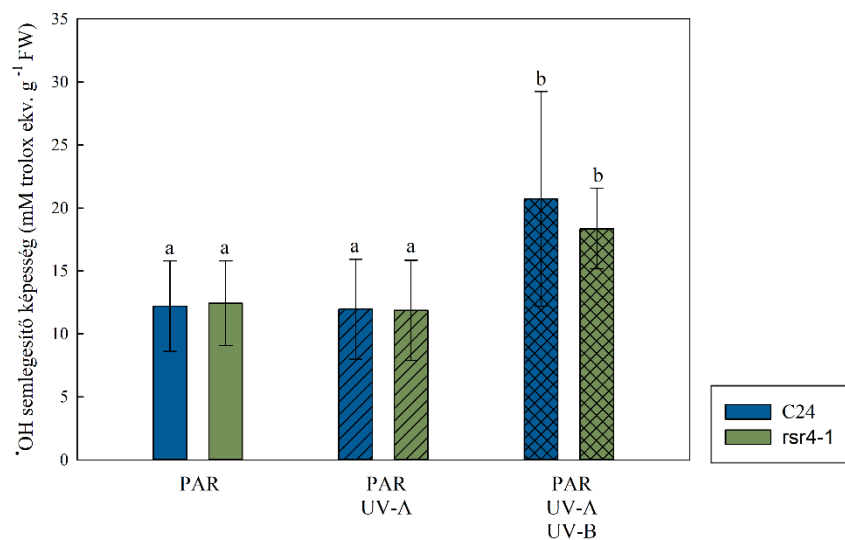
9. ábra A PSII fotokémiai rendszer kvantumhatásfoka ($Y(II)$) (A), a szabályozott nem fotokémiai kioltás kvantumhatásfoka ($Y(NPQ)$) (B), és a nem szabályozott nem fotokémiai kioltás kvantumhatásfoka ($Y(NO)$) (C), a mintavétel napján a természetes látható fény intenzitásának megfelelő fény mellett meghatározva (600 PAR), annak függvényében, hogy a növények milyen fényviszonyok alatt fejlődtek (PAR, PAR + UV-A, PAR + UV-A + UV-B). Az oszlopokon az átlagos eredmények láthatók, a statisztikai adatelemzést Student-féle t -próbával végeztük, a különbségeket $p < 0,05$ esetén tekintettük szignifikánsnak ($n=10$), a hibásávok a minták standard devianciáját jelölik. A statisztikailag különböző értékeket különböző betűkkel jelöltük.

IV.6. Antioxidáns képesség meghatározása

Az antioxidáns eredményeket (SOD, POD, anti- $\cdot\text{OH}$) együttesen tárgyalom, hiszen a növények ROS-ok elleni antioxidáns védelme szorosan összefüggő reakciókból áll. Míg a szuperoxid-dizmutáz (SOD) egy H_2O_2 -termelő enzim, a fenolos peroxidáz (POD) a H_2O_2 semlegesítését végzi (Halliwell & Gutteridge, 2015), ez utóbbi kiemelten fontos a hidroxilgyök keletkezést elkerülendő. A *pxd1.3* gén pontmutációját hordozó *rsr4-1* levelekben alacsonyabb SOD-aktivitást detektáltunk minden UV-körülmény között (10. ábra A), azonban mind a C24, mind az *rsr4-1* emelkedő aktivitást mutatott az UV-gradiens mentén. Érdekes, hogy a vad típusokban a környezeti UV-A sugárzás aktiválta a levelek fenolos peroxidázait (10. ábra B), azonban ez a hatás az UV-B megjelenésével eltűnt. A mutánsokban egyáltalán nem detektáltunk POD aktivációt az UV hatására. A $\cdot\text{OH}$ semlegesítés hatékonysága a két genotípusban minden fényviszony alatt megegyezett (11. ábra), ez UV-A-sugárzás hatására nem változott, azonban UV-B-fotonok jelenlétében a vad típusban 53%-kal, az *rsr4-1*-ben pedig 48%-kal megemelkedett. A SOD aktiválódása, amelyet többnyire nem reagáló POD-ok kísérték, arra utal, hogy UV-sugárzás alatt a sejtek H_2O_2 -szintje magasabb volt, mint a csak PAR körülmények között. A H_2O_2 -nek az UV-B hatására bekövetkező $\cdot\text{OH}$ -ké váló fotokonverziójának lehetséges veszélye miatt (Czégény és mtsai., 2014), a C24 növények POD-jai megerősödtek. A mutánsok nem voltak képesek ugyanerre, mivel ezek a növények UV-B hatására is erős $\cdot\text{OH}$ -védelemmel rendelkeztek (11. ábra), vagy esetleg más mechanizmusok révén semlegesítették a H_2O_2 -t. A $\cdot\text{OH}$ semlegesítés hatékonysága a két genotípusban megegyezett (11. ábra), hatékonyságuk UV-A-sugárzás hatására nem változott, azonban UV-B sugárzás esetén a C24-es vad típusban 53%-kal, az *rsr4-1*-ben pedig 48%-kal megemelkedett.



10. ábra Szuperoxid-dizmutáz (SOD, A) és fenolos peroxidáz (POD, B) aktivitás 10%-os nem denaturáló poliakrilamid gélen.



11. ábra A levelek hidroxilgyök semlegesítés hatékonysága, annak függvényében, hogy a növények milyen fényviszonyok alatt fejlődtek (PAR, PAR + UV-A, PAR + UV-A + UV-B). Az oszlopokon az átlagos eredmények láthatók, a statisztikai adatelemzést Student-féle *t*-próbával végeztük, a különbségeket $p < 0,05$ esetén tekintettük szignifikánsnak ($n=10$), a hibásávok a minták standard devianciáját jelölik. A statisztikailag különböző értékeket különböző betűkkel jelöltük. minták $\cdot\text{OH}$ antioxidáns kapacitását μM Trolox ekvivalens g^{-1} levél frisstömeg egységeiben adtuk meg.

IV.7. B₆-vitamin tartalom

A levelekben található B₆ izoformák közül ötnek (piridoxál, PL; piridoxamin, PM; piridoxin, PN; piridoxál 5'-foszfát PLP és piridoxamin 5'-foszfát, PMP) a mennyiségét határoztuk meg nagy teljesítményű folyadékkromatográfiával (HPLC) Czégény és mtsai. (2019) alapján (1. táblázat). A hatodik vitamér, a piridoxin 5'-foszfát preparatív úton történő előállítására nem volt lehetőségünk.

1. táblázat Az *Arabidopsis thaliana* növények leveleinek B₆-vitamin tartalma (PL, piridoxál; PLP, piridoxál 5'-foszfát; PM, piridoxamin; PMP, piridoxamin 5'-foszfát; PN, piridoxin), annak függvényében, hogy a növények milyen fényviszonyok alatt fejlődtek (PAR, PAR+ UV-A, PAR+ UV-A+ UV-B). A táblázatban az átlagos eredmények láthatók, melyeket ng vitamér/mg levél száraztömegben adtunk meg. A statisztikai adatelemzést Student-féle *t*-próbával végeztük, a különbségeket *p*<0,05 esetén tekintettük szignifikánsnak (*n*=10). A különböző izoformákat külön értékeltük ki. A statisztikailag különböző értékeket különböző betűkkel jelöltük.

B₆ tartalom (ng vitamér/mg levél száraztömeg)	PL piridoxál	PLP piridoxál 5'- foszfát	PM piridoxamin	PMP piridoxamin 5'-foszfát	PN piridoxin
C24, PAR	18,78± 1,79 ^a	0,83± 0,16 ^a	5,03± 0,26 ^a	0,24± 0,03 ^a	0,03± 0,01 ^{ae}
<i>rsr4-1</i> , PAR	18,75± 1,60 ^a	1,07± 0,34 ^a	5,63± 0,55 ^b	0,33± 0,04 ^b	0,08± 0,02 ^b
C24, PAR+UV-A	19,73± 1,01 ^a	1,26± 0,29 ^b	5,88± 0,29 ^b	0,20± 0,02 ^c	0,01± 0,008 ^c
<i>rsr4-1</i> , PAR+UV-A	18,72± 1,54 ^a	n.a.	5,93± 0,50 ^b	0,29± 0,04 ^b	0,05± 0,02 ^{be}
C24, PAR+UV-A+UV-B	19,28± 1,61 ^a	1,27± 0,24 ^b	5,85± 0,45 ^b	0,15± 0,02 ^d	0,04± 0,02 ^e
<i>rsr4-1</i> , PAR+UV-A+UV-B	19,91± 1,34 ^a	0,42± 0,12 ^c	6,63± 0,40 ^c	0,20± 0,02 ^c	0,10± 0,02 ^d

A levélminták összesített B₆-vitamin tartalmában nem észleltünk sem UV-generált, sem *pdx1.3* mutációval összefüggő különbségeket. Ez valószínűleg annak volt köszönhető, hogy az össztartalmat a piridoxál (PL) dominálta (70-75%), ennek tartalmában pedig nem volt változás sem a mutáció, sem az UV hatására. Az össztartalom 20-24%-át mindkét genotípusban a piridoxamin (PM) tette ki, de ennek mennyisége magasabb volt a mutáns genotípusban mind UV-kizáró (12%-kal magasabb), mind a teljes napfényt átengedő (13%) körülmények között. A vad típusban az UV-A fotonok jelenléte 17%-kal emelte a levelek PM tartalmát, és ezt a mennyiséget az UV-B fotonok megjelenése nem befolyásolta. Ezzel szemben az *rsr4-1* levelekben az növekvő UV-kitettsége növekvő PM koncentrációval párosult (PAR + UV-A, 5%-kal magasabb; PAR + UV-A + UV-B, 18%). A piridoxamin 5'-foszfát (PMP) mennyisége

jóval alacsonyabb volt (0,6-1,3%) a levelekben. Érdekes módon a PMP koncentrációja minden fényviszony alatt kb. 1,4-szer magasabb volt a mutánsokban, mint a C24-ben, de szintje mutáció-független csökkenést mutatott az UV-gradiens mentén. A piridoxál 5'-foszfát (PLP), és a teljes B₆-tartalom 1,5-4,6%-át tette ki. Az UV-A sugárzás tűnt a fő hajtóerőnek a levél PLP-koncentrációjának megváltoztatásában. Az UV-A a vad típusokban megemelte a PLP-szintet, de a mutánsok UV-sugárzás alatt ellentétes reakciókat mutattak. A piridoxin (PN) kisebb jelentőségű komponens volt, mivel a teljes B₆-vitamin-tartalomnak mindössze 0,1-0,4%-át tette ki

V. Diskusszió

A B₆-metabolizmust befolyásoló mutációt hordozó *rsr4-1* növények eltérő alkalmazkodási stratégiát alakítottak ki a napfény különböző komponenseinek kitéve. A mutáció befolyásolta a fény hasznosításának mechanizmusait és az antioxidáns rendszereket is. A morfológiai és fotokémiai paraméterek alapján kijelenthetjük, hogy a mutáció ellenére az *rsr4-1* növények sikeresen alkalmazkodtak a természetes napfény minden komponenséhez. A magasabb klorofill koncentráció ellenére a mutánsokban kb 10%-kal alacsonyabb fotoszintetikus hatékonyságot (Y(II)) figyeltünk meg, de az alacsonyabb Y(II) fokozott szabályozott energiaelvezetéssel járt együtt (Y(NPQ))), ami egy eltérő alkalmazkodási stratégiára utal. Ennek oka valószínűleg az, hogy a *pdx1.3* mutáció módosítja az *rsr4-1* növényekben a PSII core antenna-komplexek fehérjeszerkezetét (Havaux és mtsai., 2009), és ezért kevésbé hatékony az energiatranszfer az LHCII és a PSII között. Havaux és mtsai. (2009) hosszan tartó magas fényintenzitásnak (1500 PAR) kitett *pdx1* mutánsokban magasabb zeaxantin koncentrációt dokumentáltak, ezt az *rsr4-1* genotípusban megfigyelt magasabb Y(NPQ) miatt mi is valószínűsítjük. Az antocianinok fényvédő funkciója ismert (Neill & Gould, 2003). A mutánsokban megfigyelt alacsonyabb antocianin és magasabb klorofill koncentráció miatt a fotoinhibíció kockázata megemelkedett. Ezt a hatékonyabb energiaelvezetésen túl fokozott piridoxamin szintézissel kompenzálhatta az *rsr4-1*. A piridoxamin rendkívül hatékony molekula a ¹O₂ (Czégény és mtsai., 2019) és lipid-eredetű karbonil intermedierek ellen, ráadásul megtalálható a kloroplasztisban is (Havaux és mtsai., 2009). Az UV-B jelenléte nem befolyásolta a fotoszintetikus elektrontranszport hatékonyságát, de átrendezte a nem-fotokémiai kioltás dinamikáját, amit a csökkent Y(NPQ) és a megemelkedett Y(NO) mutatott mindkét genotípusban.

Annak ellenére, hogy a flavonoidok és az antocianinok bioszintézise számos közös lépéssel rendelkezik (Holton & Cornish, 1995), a környezeti UV-sugárzás hatására mégis eltérő válaszokat mutattak. A levelekben található fenolok szintézisét a *pdx1.3* mutáció az *rsr4-1* mutánsban minden fényviszony alatt akadályozta, és az epidermális flavonoid-tartalom UV-B sugárzás hatására történő emelkedését az UV-B-nek kitett levelekben sem követte hasonló antocianin válasz. Ennek oka az lehet, hogy ugyan a antocianinok előanyagaiként ismert flavonoidok szintézise az UV-B fotoreceptor (UVR8) által szabályozott folyamat, az antociánokká történő átalakulás ettől eltérő szabályozás alá esik. Az alacsonyabb összfenol-tartalmat magyarázhatja a PLP korlátozott elérhetősége, amely akadályozhatja a fenolok MYB12 által vezérelt bioszintéziséhez szükséges fitohormonok (pl. auxin, etilén) termelését

(Lewis és mtsai., 2011). Habár az UVR8 által vezérelt flavonoid szintézis a mutáns növényekben nagyobb mértékben volt megfigyelhető, koncentrációjuk még így is alacsonyabb volt, mint a vad típusú növényeké. Ez a flavonoid szint növekedés az etiléntermelés és a PDX1/PDX2 fehérjék UV-B által vezérelt szabályozása miatt történhetett.

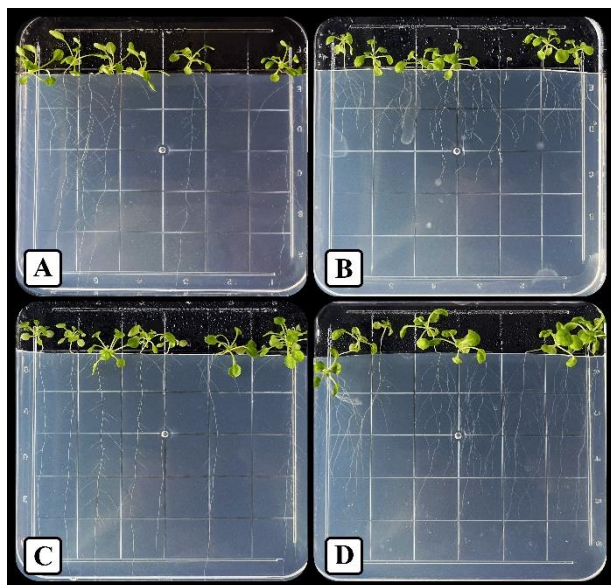
A B₆-vitamin számos enzimsalád, köztük az oxidoreduktázok aktiválásához is nélkülözhetetlen (Percudani & Peracchi, 2003). Az *rsr4-1* mutánsokban kevésbé aktív SOD-okat és nem detektálható aktivitású POD-okat figyeltünk meg, aminek oka valószínűleg az, hogy ezeknek az oxidoreduktázoknak az aktiválódása és/vagy szintézise B₆-függő (Czégény és mtsai., 2019). Az UV-grádiens mentén a SOD fokozott aktivációja mindkét genotípusban magasabb celluláris H₂O₂-koncentrációhoz vezetett, amely növelte a H₂O₂ UV-B által kiváltott [•]OH-ké történő fotokonverziójának kockázatát (Czégény és mtsai., 2014), emiatt mindkét genotípus megerősítette [•]OH-semlegesítő képességét az UV-B megjelenésére. Ezt támogatja az, hogy detektálható mértékű POD-aktiváció csak a vad típus leveleiben valósult meg PAR + UVA körülmények között, amihez megemelkedett [•]OH semlegesítés nem társult. Ez arra utal, hogy eltérő UV-viszonyok mellett már a vad típusban is eltérő volt a növények H₂O₂-koncentrációt szabályozó stratégiája. A környezeti UV-A erősebb H₂O₂ semlegesítést indukált (POD), a teljes napsugárzásnak kitett levelek H₂O₂-igénye azonban nagyobbak tűnt (SOD), ennek potenciális károsító hatásait ezek a levelek hatékonyabb [•]OH semlegesítéssel szabályozták. A mutánsokban a flavonoid tartalom sikeres alkalmazkodáshoz szükséges emelkedése ellenére az ezeket szubsztrátként használó POD-ok nem aktiválódtak UV-sugárzás hatására. Az elmaradó POD válasz tehát nem az elégtelen szubsztrátellátás miatt, hanem a B₆ aktív formájának hiánya, és így a megfelelő enzimszintézis és/vagy aktiválás hiánya miatt következett be.

Hosszantartó magas látható fényintenzitás hatására – mesterséges fényviszonyok mellett - a *pdx1* mutáns levelek B₆ koncentrációja megemelkedik (Havaux és mtsai., 2009). A *pdx3* gén hiányát már alacsony fényben nevelt *Arabidopsis*ok képesek egyéb útvonalakkal kompenzálni (Colinas és mtsai., 2016). A kísérletünk időtartama alatt a természetes napsugárzás látható komponensének napi maximális intenzitása nagyjából 500-1500 PAR volt, ami magyarázhatja az azonos B₆-tartalmat a genotípusainkban. A B₆ izoformák közül a levélmintáinkban messze a piridoxál volt legjobban reprezentálva (kb 70%). Amellett, hogy a piridoxál egy fontos előanyaga az aktív B₆ izoformának, potens antioxidáns hatással is bír (Czégény és mtsai., 2019). A piridoxamintól eltérően antioxidáns hatása inkább generális, azaz

minden természetben előforduló ROS ellen képes védelmet nyújtani. Az UV-fotonok jelenléte a domináns piridoxál koncentrációját nem, ellenben a többi izoforma szintézisét befolyásolta.

VI. Összefoglalás és kitekintés

Kontrollált körülmények között, a napfény karakterétől jelentősen különböző fényforrások alatt fejlődött növényekben a gátolt vagy akadályozott B₆-vitamin szintézis komoly oxidatív károsodásokhoz vezetett (Titiz és mtsai., 2006; Denslow és mtsai., 2007; Havaux és mtsai., 2019; Czégény és mtsai., 2014, 2019). Ezzel szemben a dolgozatomban bemutatott eredmények azt mutatják, hogy a hibásan működő B₆-szintézis ellenére a természetes fényviszonyok alatt fejlődött lúdfű modellnövények alternatív mechanizmusokkal kompenzálni tudták a hibásan működő folyamataikat, és sikeresen alkalmazkodtak a szabadtéri kondíciókhoz. Ez arra enged következtetni, hogy ezeknek a nagyrészt fotoreceptor szabályozás alá eső alkalmazkodási folyamatoknak a sikere a receptorok megfelelő mértékű stimulálásán múlik. A természetes napfény UV:PAR aránya kb. 0,1 (Rai és mtsai., 2021), ehhez a szárazföldi növények sikeresen alkalmazkodtak. Azonban már ez az UV is képes oxidatív károsodást okozni a növényi szövetekben, amennyiben hatása egyéb környezeti stresszorokkal (pl. kedvezőtlen hőmérséklet vagy vízellátottság) együttesen érvényesül (Hideg és mtsai., 2013). A környezetinél jelentősen magasabb UV:PAR arány (kb. 1,6) növénynevelő kamrákban történő alkalmazása a megfelelő védelmi molekulák hiányában a PS II jelentős károsodásához vezetett B₆-hiányos növényekben (Czégény és mtsai., 2019). Ilyesfajta károsodás nem jelenik meg törvényszerűen a környezetinél magasabb UV:PAR arányok esetében megfelelő dózírozás esetén. Az *rsr4-1* genotípusban kódolt gyengébb gyökérnövekedés (Wagner és mtsai., 2006) a körülbelül 0.4-es UV:PAR arányú mesterséges fényben fejlődött csíranövényekben az UV-által stimulált B₆-keletkezés hatására részlegesen helyreállt (12D ábra).



12. ábra A kétnapos kiegészítő UV-kezelés hatása a gyökérfejlődésre. A: kizárólag fotoszintetikusán aktív fény alatt fejlődött vad típusú (C24) csíranövények; B: kizárólag fotoszintetikusán aktív fény alatt fejlődött mutáns ökotípusú (*rsr4-1*) csíranövények; C: kétnapos, napi két órás kiegészítő UV-sugárzással kezelt vad típusú (C24) csíranövények; D: kétnapos, napi két órás kiegészítő UV-sugárzással kezelt mutáns ökotípusú (*rsr4-1*) csíranövények.

Napjaink változó klímája alapjaiban változtathatja meg a klasszikus növénytermesztési protokollokat. A mesterséges forrásból származó UV-sugárzás kontrollált körülmények között történő alkalmazása egy új lehetőség a mezőgazdaság számára, segítségével javíthatóak egyes gyümölcsök beltartalmi értékei (Del-Castillo-Alonso és mtsai., 2020; Santin és mtsai., 2021; Varaldo és mtsai., 2024), vagy fokozható bizonyos mezőgazdasági növények ellenállóképessége a környezeti kihívásokkal szemben (Zhao és mtsai., 2015; Shoaib és mtsai., 2023). Az olcsó LED-ek térnyerésével és a fokozódó szántóföldi költségekkel a jövőben a beltéri növénytermesztés szerepe fontossá válhat (Budavári és mtsai., 2024; Klongdee és mtsai., 2024; Csepregi és mtsai., 2025).

Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani Dr. Czégény Gyula témavezetőmnek, hogy az OTDK dolgozat elkészítése során hasznos tanácsokkal látott el, minden téren önzetlenül segítette a munkámat, és hitt bennem. Szeretnék köszönetet mondani Dr. Hideg Évának, Major Gyöngyinek és a Növénybiológia Tanszék további munkatársainak, hogy segítettek, és hasznos tanácsokkal láttak el. Továbbá szeretnék köszönetet mondani Dr. Kőrösi Lászlónak, a B₆-tartalom meghatározásban nyújtott segítségéért.

Irodalomjegyzék

- Abeles, F. B., Dunn, L. J., Morgens, P., Callahan, A., Dinterman, R. E., & Schmidt, J. (1988). Induction of 33-kD and 60-kD Peroxidases during Ethylene-Induced Senescence of Cucumber Cotyledons. *Plant Physiology*, 87(3), 609–615. <https://doi.org/10.1104/PP.87.3.609>
- Alves, R. L., Prado, R. E., de Oliveira, R., F., Santos, F. E., de Souza, L. I., dos Reis, R. A., Azevedo, A. R., & Gratão, L. P. (2020). Mechanisms of cadmium-stress avoidance by selenium in tomato plants. *Ecotoxicology*, 29, 594–606. <https://doi.org/10.1007/s10646-020-02208-1>
- Amaya, I., Botella, M. A., De La Calle, M., Medina, M. I., Heredia, A., Bressan, R. A., Hasegawa, P. M., Quesada, M. A., & Valpuesta, V. (1999). Improved germination under osmotic stress of tobacco plants overexpressing a cell wall peroxidase. *FEBS Letters*, 457(1), 80–84. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(99\)01011-X](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(99)01011-X)
- Asada, K. (1999). The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Biology*, 50, 601–639. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.601>
- Bais, A. F., Bernhard, G., McKenzie, R. L., Aucamp, P. J., Young, P. J., Ilyas, M., Jöckel, P., & Deushi, M. (2019). Ozone-climate interactions and effects on solar ultraviolet radiation. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 18(3), 602–640. <https://doi.org/10.1039/c8pp90059k>
- Barnes, P. W., Williamson, C. E., Lucas, R. M., Robinson, S. A., Madronich, S., Paul, N. D., Bornman, J. F., Bais, A. F., Sulzberger, B., Wilson, S. R., Andrady, A. L., McKenzie, R. L., Neale, P. J., Austin, A. T., Bernhard, G. H., Solomon, K. R., Neale, R. E., Young, P. J., Norval, M., ... Zepp, R. G. (2019). Ozone depletion, ultraviolet radiation, climate change and prospects for a sustainable future. *Nature Sustainability*, 2(7), 569–579. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0314-2>
- Barta, C., Kálai, T., Hideg, K., Vass, I., & Hideg, É. (2004). Differences in the ROS-generating efficacy of various ultraviolet wavelengths in detached spinach leaves. *Functional Plant Biology : FPB*, 31(1), 23–28. <https://doi.org/10.1071/FP03170>
- Bornman, J. F., Barnes, P. W., Robson, T. M., Robinson, S. A., Jansen, M. A. K., Ballare, C. L., & Flint, S. D. (2019). Linkages between stratospheric ozone, UV radiation and climate change and their implications for terrestrial ecosystems. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 18(3), 681–716. <https://doi.org/10.1039/C8PP90061B>
- Bowler, C., Van Camp, W., Van Montagu, M., Inzé, D., & Asada, K. (1994). Superoxide Dismutase in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13(3), 199–218. <https://doi.org/10.1080/07352689409701914>
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1–2), 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Budavári, N., Pék, Z., Helyes, L., Takács, S., & Nemeskéri, E. (2024). An Overview on the Use of Artificial Lighting for Sustainable Lettuce and Microgreens Production in an Indoor Vertical Farming System. *Horticulturae*. <https://doi.org/10.3390/horticulturae10090938>
- Cerovic, Z. G., Masdoumier, G., Ghazlen, N. B., & Latouche, G. (2012). A new optical leaf-clip meter for simultaneous non-destructive assessment of leaf chlorophyll and epidermal flavonoids. *Physiologia Plantarum*, 146(3), 251–260. <https://doi.org/10.1111/J.1399-3054.2012.01639.X>

- Cheeseman, J. M. (2006). Hydrogen peroxide concentrations in leaves under natural conditions. *Journal of Experimental Botany*, 57(10), 2435–2444. <https://doi.org/10.1093/JXB/ERL004>
- Chittoor, J. M., Leach, J. E., & White, F. F. (1997). Differential induction of a peroxidase gene family during infection of rice by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 10(7), 861–871. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1997.10.7.861>
- Colinas, M., Eisenhut, M., Tohge, T., Pesquera, M., Fernie, A. R., Weber, A. P., & Fitzpatrick, T. B. (2016). Balancing of B₆ Vitamers Is Essential for Plant Development and Metabolism in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 28(2), 439–453. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.01033>
- Cunningham, N., Crestani, G., Csepregi, K., Coughlan, N. E., & Jansen, M. A. K. (2024). Exploring the complexities of plant UV responses; distinct effects of UV-A and UV-B wavelengths on Arabidopsis rosette morphology. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 23, 1251–1264. <https://doi.org/10.1007/s43630-024-00591-w>
- Czégény, G., Wu, M., Dér, A., Eriksson, L. A., Strid, Å., & Hideg, É. (2014). Hydrogen peroxide contributes to the ultraviolet-B (280-315 nm) induced oxidative stress of plant leaves through multiple pathways. *FEBS Letters*, 588(14), 2255–2261. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2014.05.005>
- Czégény, G., Máta, A., & Hideg, É. (2016). UV-B effects on leaves—Oxidative stress and acclimation in controlled environments. *Plant Science*, 248, 57–63. <https://doi.org/10.1016/J.PLANTSCI.2016.04.013>
- Czégény, G., Kőrösi, L., Strid, Å., & Hideg, É. (2019). Multiple roles for Vitamin B₆ in plant acclimation to UV-B. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38053-w>
- Czégény, G., & Rácz, A. (2023). Phenolic peroxidases: Dull generalists or purposeful specialists in stress responses? In *Journal of Plant Physiology*. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.153884>
- Csepregi, K., & Hideg, É. (2018). Phenolic Compound Diversity Explored in the Context of Photo-Oxidative Stress Protection. *Phytochemical Analysis*, 29(2), 129–136. <https://doi.org/10.1002/pca.2720>
- Csepregi, K., Rácz, A., Czégény, G., & Hideg, É. (2025). Possible lessons of a model experiment: To what extent can UV activate the production of leaf phenolics in indoor plant cultivation? *Plant Physiology and Biochemistry*, 219, 109333. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2024.109333>
- Deckmyn, G., & Impens, I. (1997). The ratio UV-B/photosynthetically active radiation (PAR) determines the sensitivity of rye to increased UV-B radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 37(1), 3–12. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(96\)01044-1](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(96)01044-1)
- Del-Castillo-Alonso, M.-Á., Monforte, L., Tomás-Las-Heras, R., Núñez-Olivera, E., & Martínez-Abaigar, J. (2020). A supplement of ultraviolet-B radiation under field conditions increases phenolic and volatile compounds of Tempranillo grape skins and the resulting wines. *European Journal of Agronomy*, 121, 126150. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126150>
- Denslow, S. A., Rueschhoff, E. E., & Daub, M. E. (2007). Regulation of the *Arabidopsis thaliana* vitamin B₆ biosynthesis genes by abiotic stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45(2), 152–161. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.01.007>

- Drewke, C., Notheis, C., Hansen, U., Leistner, E., Hemscheidt, T., Hill, R. E., & Spenser, I. D. (1993). Growth response to 4-hydroxy-L-threonine of *Escherichia coli* mutants blocked in vitamin B₆ biosynthesis. *FEBS Letters*, 318(2), 125–128. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(93\)80005-f](https://doi.org/10.1016/0014-5793(93)80005-f)
- Drewke, C., Klein, M., Clade, D., Arenz, A., Müller, R., & Leistner, E. (1996). 4-O-phosphoryl-L-threonine, a substrate of the pdxC(serC) gene product involved in vitamin B₆ biosynthesis. *FEBS letters*, 390(2), 179–182. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(96\)00652-7](https://doi.org/10.1016/0014-5793(96)00652-7)
- Drewke, C., & Leistner, E. (2001). Biosynthesis of vitamin B₆ and structurally related derivatives. *Vitamins and Hormones*, 61, 121–155. [https://doi.org/10.1016/S0083-6729\(01\)61004-5](https://doi.org/10.1016/S0083-6729(01)61004-5)
- Feister, U., Cabrol, N., & Häder, D. (2015). UV irradiance enhancements by scattering of solar radiation from clouds. *Atmosphere*, 6(8), 1211–1228. <https://doi.org/10.3390/atmos6081211>
- Fenton, H. J. H. (1894). Oxidation of tartaric acid in presence of iron. *Journal of the Chemical Society*, 65, 899–910. <https://doi.org/10.1039/ct8946500899>
- Fitzpatrick, T. B. (2011). Vitamin B₆ in plants: More than meets the eye. *Advances in Botanical Research*, 59, 1–38. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385853-5.00006-4>
- György, P. (1934). Vitamin B₂ and the pellagra-like dermatitis in rats. *Nature*, 133, 498–499. <https://doi.org/10.1038/133498a0>
- Jansen, M. A. K., Gaba, V., & Greenberg, M. B. (1998). Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends in Plant Science*, 3(4), 131–135. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01215-1](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01215-1)
- Haber, F., Weiss, J. (1934). The catalytic decomposition of hydrogen peroxide by iron salts. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A*, 147(861), 332–351. <http://doi.org/10.1098/rspa.1934.0221>
- Halliwell, B. (1987). Oxidants and human disease: some new concepts. *The FASEB Journal*, 1(5), 358–64. <https://doi.org/10.1096/fasebj.1.5.2824268>
- Halliwell, B., & Gutteridge, J. M. C. (2015). *Free radicals in biology and medicine*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198717478.001.0001>
- Havaux, M., Ksas, B., Szewczyk, A., Rumeau, D., Franck, F., Caffarri, S., & Triantaphylidès, C. (2009). Vitamin B₆ deficient plants display increased sensitivity to high light and photo-oxidative stress. *BMC Plant Biology*, 9. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-130>
- Helmreich, E. J. (1992). How pyridoxal 5'-phosphate could function in glycogen phosphorylase catalysis. *Biofactors (Oxford, England)*, 3(3), 159–172. <https://europepmc.org/article/med/1599610>
- Hideg, É., Jansen, M. A. K., & Strid, Å. (2013). UV-B exposure, ROS, and stress: Inseparable companions or loosely linked associates? In *Trends in Plant Science*. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.003>
- Hiraga, S., Sasaki, K., Ito, H., Ohashi, Y., & Matsui, H. (2001). A Large Family of Class III Plant Peroxidases. *Plant and Cell Physiology*, 42(5), 462–468. <https://doi.org/10.1093/PCP/PCE061>
- Hollósy, F. (2002). Effects of ultraviolet radiation on plant cells. *Micron*, 33(2), 179–197. [https://doi.org/10.1016/S0968-4328\(01\)00011-7](https://doi.org/10.1016/S0968-4328(01)00011-7)
- Holton T. A., & Cornish E. C. (1995). Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis. *The Plant Cell*, 7(7), 1071. <https://doi.org/10.1105/TPC.7.7.1071>

- Klongdee, S., Netinant, P., & Rukhiran, M. (2024). Evaluating the Impact of Controlled Ultraviolet Light Intensities on the Growth of Kale Using IoT-Based Systems. *IoT*, 5(2), 449–477. <https://doi.org/10.3390/iot5020021>
- Klughammer, C., & Schreiber, U. (2008). Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. *PAM Application Notes*, 1, 27–35.
- Krieger-Liszka, A. (2005). Singlet oxygen production in photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 56. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh237>
- Krizek, D. T. (2004). Influence of PAR and UV-A in Determining Plant Sensitivity and Photomorphogenic Responses to UV-B Radiation. *Photochemistry and Photobiology*, 79(4), 1–6. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2004.tb00013.x>
- Kuhn, B. M., Geisler, M., Bigler, L., & Ringli, C. (2011). Flavonols accumulate asymmetrically and affect auxin transport in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 156(2), 585–595. <https://doi.org/10.1104/pp.111.175976>
- Laber, B., Maurer, W., Scharf, S., Stepusin, K., & Schmidt, F. S. (1999). Vitamin B₆ biosynthesis: formation of pyridoxine 5'-phosphate from 4-(phosphohydroxy)-L-threonine and 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate by PdxA and PdxJ protein. *FEBS Letters*, 449(1), 45–48. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(99\)00393-2](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(99)00393-2)
- Larson, R. A. (1988). The antioxidants of higher plants. *Phytochemistry*, 27(4), 969–978. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(88\)80254-1](https://doi.org/10.1016/0031-9422(88)80254-1)
- Leonardelli, M., Tissot, N., Podolec, R., Ares-Orpel, F., Glauser, G., Ulm, R., & Demarsy, E. (2024). Photoreceptor-induced sinapate synthesis contributes to photoprotection in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 196(2), 1518–1533. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiae352>
- Lewis, D. R., Ramirez, M. V., Miller, N. D., Vallabhaneni, P., Keith Ray, W., Helm, R. F., Winkel, B. S. J., & Muday, G. K. (2011). Auxin and ethylene induce flavonol accumulation through distinct transcriptional networks. *Plant Physiology*, 156(1), 144–164. <https://doi.org/10.1104/pp.111.172502>
- Liu, W., Giuriani, G., Havlikova, A., Li, D., Lamont, D. J., Neugart, S., Velanis, C. N., Petersen, J., Hoecker, U., Christie, J. M., & Jenkins, G. I. (2024). Phosphorylation of Arabidopsis UVR8 photoreceptor modulates protein interactions and responses to UV-B radiation. *Nature Communications*, 15(1), 1221. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-45575-7>
- López, M. L., Palancar, G. G., & Toselli, B. M. (2012). Effects of stratocumulus, cumulus, and cirrus clouds on the UV-B diffuse to global ratio: Experimental and modeling results. *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer*, 113(6), 461–469. <https://doi.org/10.1016/j.jqsrt.2011.12.018>
- Madronich, S., Bernhard, G. H., Neale, P. J., Heikkilä, A., Andersen, M. P. S., Andrady, A. L., Aucamp, P. J., Bais, A. F., Banaszak, A. T., Barnes, P. J., Bornman, J. F., Bruckman, L. S., Busquets, R., Chiodo, G., Häder, D. P., Hanson, M. L., Hylander, S., Jansen, M. A. K., Lingham, G., ... Neale, R. E. (2024). Continuing benefits of the Montreal Protocol and protection of the stratospheric ozone layer for human health and the environment. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 23(6), 1087–1115. <https://doi.org/10.1007/s43630-024-00577-8>

- Majer, P., Czégény, G., Sándor, G., Dix, P. J., & Hideg, É. (2014). Antioxidant defence in UV-irradiated tobacco leaves is centred on hydrogen-peroxide neutralization. *Plant Physiology and Biochemistry*, 82, 239–243. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.06.011>
- Mátai, A., Nagy, D., & Hideg, É. (2019). UV-B strengthens antioxidant responses to drought in *Nicotiana benthamiana* leaves not only as supplementary irradiation but also as pre-treatment. *Plant Physiology and Biochemistry*, 134, 9–19. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.09.014>
- Mehler, A. H. (1951). Studies on reactions of illuminated chloroplasts: I. Mechanism of the reduction of oxygen and other hill reagents. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 33(1), 65–77. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(51\)90082-3](https://doi.org/10.1016/0003-9861(51)90082-3)
- Mittenhuber, G. (2001). Phylogenetic analyses and comparative genomics of vitamin B₆ (pyridoxine) and pyridoxal phosphate biosynthesis pathways. *Journal of Molecular Microbiology and Biotechnology*, 3(1), 1–20.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Suzuki, N., Miller, G., Tognetti, V. B., Vandepoele, K., Gollery, M., Shulaev, V., & Van Breusegem, F. (2011). ROS signaling: The new wave? *Trends in Plant Science*, 16(6), 300–309. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.007>
- Mittler, R. (2017). ROS are good. *Trends in Plant Science*, 22(1), 11–19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.08.002>
- Mittler, R., Zandalinas, S. I., Fichman, Y., & Van Breusegem, F. (2022). Reactive oxygen species signalling in plant stress responses. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 23, 663–679. <https://doi.org/10.1038/s41580-022-00499-2>
- Mooney, S., Leuendorf, J. E., Hendrickson, C., & Hellmann, H. (2009). Vitamin B₆: A long known compound of surprising complexity. *Molecules*, 14(1), 329–351. <https://doi.org/10.3390/molecules14010329>
- Murchie, E. H., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, 64(13), 3983–3998. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>
- Nawkar, G., Maibam, P., Park, J., Sahi, V., Lee, S., & Kang, C. (2013). UV-induced cell death in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(1), 1608–1628. <https://doi.org/10.3390/ijms14011608>
- Neill, S. O., & Gould, K. S. (2003). Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants? *Functional Plant Biology*, 30(8), 865–873. <https://doi.org/10.1071/FP03118>
- Neugart, S., Hideg, É., Czégény, G., Schreiner, M., & Strid, Å. (2020). Ultraviolet-B radiation exposure lowers the antioxidant capacity in the: *Arabidopsis thaliana* *pdx1.3-1* mutant and leads to glucosinolate biosynthesis alteration in both wild type and mutant. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 19(2), 217–228. <https://doi.org/10.1039/c9pp00342h>
- Noctor, G., & Foyer, C. H. (1998). Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49, 249–279. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.49.1.249>
- Noctor, G., Mhamdi, A., Chaouch, S., Han, Y., Neukermans, J., Marquez-Garcia, B., Queval, G., & Foyer, C. H. (2012). Glutathione in plants: An integrated overview. *Plant, Cell and Environment*, 35(2), 454–484. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02400.x>

- Ohdake, S. (1932). Isolation of "oryzanin" (antineuritic vitamin) from rice-polishings. *Bulletin of the Agricultural Chemical Society of Japan*, 8, 11–46. <https://doi.org/10.1271/bbb1924.8.11>
- Passardi, F., Penel, C., & Dunand, C. (2004). Performing the paradoxical: How plant peroxidases modify the cell wall. *Trends in Plant Science*, 9(11), 534–40. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.09.002>
- Percudani, R., & Peracchi, A. (2003). A genomic overview of pyridoxal-phosphate-dependent enzymes. *EMBO Reports*, 4(9), 850–854. <https://doi.org/10.1038/sj.embor.embor914>
- Percudani, R., & Peracchi, A. (2009). The B₆ database: A tool for the description and classification of vitamin B₆-dependent enzymatic activities and of the corresponding protein families. *BMC Bioinformatics*, 10, 273. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-10-273>
- Qian, M., Rosenqvist, E., Flygare, A. M., Kalbina, I., Teng, Y., Jansen, M. A. K., & Strid, Å. (2020). UV-A light induces a robust and dwarfed phenotype in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) without affecting fruit yield. *Scientia Horticulturae*, 263. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2019.109110>
- Quan, L. J., Zhang, B., Shi, W. W., & Li, H. Y. (2008). Hydrogen peroxide in plants: A versatile molecule of the reactive oxygen species network. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50(1), 2–18. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00599.x>
- Rácz, A., Hideg, É., & Czégény, G. (2018). Selective responses of class III plant peroxidase isoforms to environmentally relevant UV-B doses. *Journal of Plant Physiology*, 221, 101–106. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.12.010>
- Rai, N., Morales, L. O., & Aphalo, P. J. (2021). Perception of solar UV radiation by plants: photoreceptors and mechanisms. *Plant Physiology*, 186(3), 1382–1396. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab162>
- Rai, N., Neugart, S., Yan, Y., Wang, F., Siipola, S. M., Lindfors, A. V., Winkler, J. B., Albert, A., Brosché, M., Lehto, T., Morales, L. O., & Aphalo, P. J. (2019). How do cryptochromes and UVR8 interact in natural and simulated sunlight? *Journal of Experimental Botany*, 70(18), 4975–4990. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz236>
- Richards, S. L., Wilkins, K. A., Swarbreck, S. M., Anderson, A. A., Habib, N., Smith, A. G., Mcainsh, M., & Davies, J. M. (2014). The hydroxyl radical in plants: from seed to seed. *Journal of Experimental Botany*, 66(1), 37–46. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru398>
- Ristilä, M., Strid, H., Eriksson, L. A., Strid, Å., & Sävenstrand, H. (2011). The role of the pyridoxine (vitamin B₆) biosynthesis enzyme PDX1 in ultraviolet-B radiation responses in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 49(3), 284–292. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.01.003>
- Rizzini, L., Favory, J. J., Cloix, C., Faggionato, D., O'Hara, A., Kaiserli, E., Baumeister, R., Schäfer, E., Nagy, F., Jenkins, G. I., & Ulm, R. (2011). Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 protein. *Science*, 332(6025), 103–106. <https://doi.org/10.1126/science.1200660>
- Robson, T. M., Klem, K., Urban, O., & Jansen, M. A. K. (2015). Re-interpreting plant morphological responses to UV-B radiation. *Plant, Cell and Environment*, 38(5), 856–66. <https://doi.org/10.1111/pce.12374>
- Roeber, V. M., Bajaj, I., Rohde, M., Schmülling, T., & Cortleven, A. (2021). Light acts as a stressor and influences abiotic and biotic stress responses in plants. *Plant, Cell and Environment*, 44(3), 645–664. <https://doi.org/10.1111/pce.13948>

- Sabater, B., & Martín, M. (2013). Hypothesis: increase of the ratio singlet oxygen plus superoxide radical to hydrogen peroxide changes stress defense response to programmed leaf death. *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00479>
- Sáenz-De La O, D., Morales, O. L., Strid, Å., Torres-Pacheco, I., & Guevara-González, G. R. (2021). Ultraviolet-B exposure and exogenous hydrogen peroxide application lead to cross-tolerance toward drought in *Nicotiana tabacum* L. *Physiologia Plantarum*, 173(3), 666–679. <https://doi.org/10.1111/ppl.13448>
- Santin, M., Ranieri, A., Hauser, M.-T., Begoña Miras-Moreno, Rocchetti, G., Lucini, L., Strid, Å., & Castagna, A. (2020). The outer influences the inner: Postharvest UV-B irradiation modulates peach flesh metabolome although shielded by the skin. *Food Chemistry*, 338, 127782–127782. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.127782>
- Shoaib, N., Pan, K., Mughal, N., Raza, A., Liu, L., Zhang, J., Wu, X., Sun, X., Zhang, L., & Pan, Z. (2024). Potential of UV-B radiation in drought stress resilience: A multidimensional approach to plant adaptation and future implications. *Plant, Cell & Environment*, 47, 387–407. <https://doi.org/10.1111/pce.14774>
- Smirnoff, N. (2005). Ascorbate, tocopherol and carotenoids: Metabolism, pathway engineering and functions. Blackwell Publishing Ltd EBooks, 53–86. <https://doi.org/10.1002/9780470988565.ch3>
- Snell, E. E., Guirard, B. M., & Williams, R. J. (1942). Occurrence in natural products of a physiologically active metabolite of pyridoxine. *Journal of Biological Chemistry*, 143, 519–530. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)72641-0](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)72641-0)
- Šnyrychová, I., & Hideg, É. (2007). The first application of terephthalate fluorescence for highly selective detection of hydroxyl radicals in thylakoid membranes. *Functional Plant Biology*, 34(12), 1105–1111. <https://doi.org/10.1071/FP07150>
- Stapleton, A. E. (1992). Ultraviolet Radiation and Plants: Burning Questions. *The Plant Cell*, 4(11), 1353–1358. <https://doi.org/10.1105/tpc.4.11.1353>
- Strid, Å., Chow, W. S., & Anderson, J. M. (1994). UV-B damage and protection at the molecular level in plants. *Photosynthesis Research*, 39, 475–489. <https://doi.org/10.1007/BF00014600>
- Tambasco-Studart, M., Titiz, O., Raschle, T., Forster, G., Amrhein, N., & Fitzpatrick, T. B. (2005). Vitamin B₆ biosynthesis in higher plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1073/pnas.0506228102>
- Titiz, O., Tambasco-Studart, M., Warzych, E., Apel, K., Amrhein, N., Laloi, C., & Fitzpatrick, T. B. (2006). PDX1 is essential for vitamin B₆ biosynthesis, development and stress tolerance in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 48(6), 933–946. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2006.02928.x>
- Varaldo, A., Alchera, F., Giuggioli, N. R., & Giacalone, G. (2024). LED UVB postharvest treatments modify nutraceutical quality and physical properties of “Cargo” blueberries. *Journal of Agriculture and Food Research*, 15, 101040–101040. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2024.101040>
- Verdaguer, D., Jansen, M. A. K., Llorens, L., Morales, L. O., & Neugart, S. (2017). UV-A radiation effects on higher plants: Exploring the known unknown. *Plant Science*, 255, 72–81. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.11.014>

- Vranova, E., Inzé, D., & Van Breusegem, F. (2002). Signal transduction during oxidative stress. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1227–1236. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1227>
- Wagner, S., Bernhardt, A., Leuendorf, J. E., Drewke, C., Lytovchenko, A., Mujahed, N., Gurgui, C., Frommer, W. B., Leistner, E., Fernie, A. R., & Hellmann, H. (2006). Analysis of the Arabidopsis *rsr4-1/pdx1-3* mutant reveals the critical function of the PDX1 protein family in metabolism, development, and vitamin B₆ biosynthesis. *Plant Cell*, 18(7), 1722–1735. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.036269>
- Wargent, J. J., & Jordan, B. R. (2013). From ozone depletion to agriculture: understanding the role of UV radiation in sustainable crop production. *New Phytologist*, 197, 1058–1076. <https://doi.org/10.1111/nph.12132>
- Waszczak, C., Carmody, M., & Kangasjärvi, J. (2018). Reactive oxygen species in plant signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 209–236. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817>
- Welinder, K. G. (1992). Superfamily of plant, fungal and bacterial peroxidases. *Current Opinion in Structural Biology*, 2(3), 388–393. [https://doi.org/10.1016/0959-440X\(92\)90230-5](https://doi.org/10.1016/0959-440X(92)90230-5)
- Wong, C. E., Teo, Z. W. N., Shen, L., & Yu, H. (2020). Seeing the lights for leafy greens in indoor vertical farming. *Trends in Food Science & Technology*, 106, 48–63. <https://doi.org/10.1016/J.TIFS.2020.09.031>
- Yang, Y., Zhao, G., & Winkler, M. E. (1996). Identification of the *pdxK* gene that encodes pyridoxine (vitamin B₆) kinase in *Escherichia coli* K-12. *FEMS microbiology letters*, 141(1), 89–95. <https://doi.org/10.1111/J.1574-6968.1996.TB08368.X>
- Zhang, W. J., & Björn, L. O. (2009). The Effect of Ultraviolet Radiation on the Accumulation of Medicinal Compounds in Plants. *Fitoterapia*, 80, 207–218. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2009.02.006>
- Zhao, C., Wang, X., Wang, X., Wu, K., Li, P., Chang, N., Wang, J., Wang, F., Li, J., & Bi, Y. (2015). Glucose-6-phosphate dehydrogenase and alternative oxidase are involved in the cross tolerance of Highland Barley to salt stress and UV-B radiation. *Journal of Plant Physiology*, 181, 83–95. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.03.016>

Rövidítések jegyzéke

$^1\text{O}_2$	szinglett oxigén
4HPT	4-foszfohidroxi-L-treonin
AHAP	3-amino-1-hidroxi-aceton-1-foszfát
APX	aszorbát-peroxidáz
BSA	borjú szérum albumin
C24	<i>Arabidopsis thaliana</i> C24, vad típus
CAT	kataláz
EDTA	etilén-diamin-tetraecetsav
DHAR	dehidroaszorbát-reduktáz
DXP	deoxilulóz 5'-foszfát
F_0	minimális fluoreszcencia hozam nyitott PSII reakciócentrumok mellett
F_m	sötétadaptált levelek maximális fluoreszcencia hozama zárt PSII reakciócentrumok mellett (közvetlenül a telítő fényimpulzus után)
F'_m	fényadaptált levelek maximális fluoreszcencia hozama zárt PSII reakciócentrumok mellett
GPX	glutation-peroxidáz
H_2O_2	hidrogén-peroxid
$\text{HOO}^\bullet$	hidroperoxil gyök
HPLC	nagy teljesítményű folyadékkromatográfia (High Performance Liquid Chromatography)
HTPA	2-hidroxitereftálsav
LHCII	a kettes fotokémiai rendszerhez kapcsolódó fénybegyűjtő antennakomplex
MDHAR	monodehidroaszorbát-reduktáz
MS	Murashige & Skoog

NBT	nitro blue tetrazolium
O ₂ ^{•-}	szuperoxid anion gyök
•OH	hidroxilgyök
OPD	<i>o</i> -feniléndiamin
PAM	pulzus amplitúdó moduláció
PAR	fotoszintetikusan aktív sugárzás (400-700 nm)
PDX	piridoxál-foszfát-szintáz fehérje
<i>pxd1.3</i>	B ₆ -vitamin szintézisben csökkentett <i>Arabidopsis thaliana</i> mutáns
PL	piridoxál
PLP	piridoxál 5'-foszfát
PM	piridoxamin
PMP	piridoxamin 5'-foszfát
PN	piridoxin
PNP	piridoxin 5'-foszfát
POD	fenolos peroxidázok
PRX	peroxiredoxin
PSI	egyes fotokémiai rendszer
PSII	kettes fotokémiai rendszer
<i>rsr4-1</i>	B ₆ -vitamin szintézisben csökkentett <i>Arabidopsis thaliana</i> mutáns ökotípus
ROS	reaktív oxigénszármazék
SDS	nátrium-dodecil-szulfát
SOD	szuperoxid-dizmutáz
TEMED	tetrametiletiléndiamin
TPA	tereftálsav

UV	ultraibolya-sugárzás (100-400 nm)
UV-A	ultraibolya-A-sugárzás (315-400 nm)
UV-B	ultraibolya-B-sugárzás (280-315 nm)
UVR8	UV RESISTANCE LOCUS8
Y(II)	fényadaptált effektív PSII kvantumhatásfoka
Y(NO)	PSII nem szabályozott nem fotokémiai kioltási útvonal kvantumhatásfoka
Y(NPQ)	PSII szabályozott nem fotokémiai kioltási útvonal kvantumhatásfoka