

A NÖVÉNYI KISZÁRADÁSTŰRÉS HOMIOKLOOROFILL ÉS POIKILOKLOORO- FILL STRATÉGIÁJA ÉS A TRÓPUSI SZIGETHEGY-ÖKOFIZIOLÓGIA

Tuba Zoltán

DSc, mb. intézetigazgató, egyetemi tanár
Szent István Egyetem Növényteni és Ökofiziológiai Intézet,
MTA–SZIE Növényökológiai Kutatócsoport
tuba.zoltan@mkk.szie.hu

Csintalan Zsolt

PhD, habil. egyetemi docens
SZIE Növényteni és Ökofiziológiai Intézet

Pócs Tamás

az MTA rendes tagja, professor emeritus
Eszterházy Károly Főiskola Növényteni Tanszék

A vegetatív szerveikben kiszáradástűrő (DT), az angolszász irodalomban feltámadónak avagy újraeledőnek is nevezett növények a sejtvíz tartalmuk 90–95 %-ának elvesztését (teljes kiszáradás, amikor is a sejtekből a folyékony vizes fázis eltűnik) és a kiszáradt állapotot rövidebb-hosszabb ideig képesek elviselni és túlélni (Gaff, 1989). A kiszáradt állapotban újra nedvességhez jutva az addig szünetelő vagy minimálisra csökkent anyagcsere-tevékenységük helyreáll, és a növény teljes élete ismét a nem kiszáradástűrő növényekre jellemző aktivitással folyik tovább. Elméleti fontossága mellett a vegetatív növényi kiszáradástűrés nyilvánvaló gyakorlati jelentősége nem szorulhat magyarázatra. A kiszáradástűrés minőségileg különbözik a nem kiszáradástűrő növények szárazságtűrésnek nevezett tulajdonságától.

A mohák széles körben elterjedt kiszáradástűrése alapján valószínűsíthető, hogy a vege-

tatív kiszáradástűrés a szárazföldre került ősi poikilohidrikus növények alapvető tulajdonsága volt, melynek meghatározó szerepe kellett legyen a tengeri és az édesvízi eredetű primitív növények szárazföldi elterjedésében. A ősi poikilohidrikus növények vízszállításának fokozatos internalizálódása eredményeként létrejött homiohidrikus jelleg kifejlődése révén a száraz növények a törzsfajlás során fokozatosan elveszítették vegetatív szöveteik kiszáradástűrő képességét (Oliver et al., 2000). A vegetatív kiszáradástűrést biztosító gének azonban részt vettek a reproduktív propagulumok kiszáradástűrésének biztosításában is, ami a vegetatív kiszáradástűrés ősi formájából fejlődött ki. Ezt követően a szélsőségesen száraz élőhelyek növényeiben a vegetatív szövetekben a kiszáradástűrés újra kifejlődött, mégpedig a magvaik fejlődésébe „programozott” kiszáradástűrés mechanizmusból. Az edényes növényekben a vegetatív szövetek

kiszáradástűrésének reevolúciója számos alkalommal következett be. Így a zárvatermők között a kiszáradástűrésnek legalább nyolc független reevolúciója figyelhető meg. Mindezek eredményeként a vegetatív kiszáradástűrés ma is megmaradt a virágtalan szárazföldi növények (cyanobaktériumok, zuzmók, mohák) körében, és ma is ismert az edényes növények között is, bár előfordulása rendszerint egyenlőtlen. Az edényes növények között jelenleg mintegy 350 kiszáradástűrő fajt ismerünk (Proctor – Tuba, 2002). A kiszáradástűrő edényes növények között az egyszikűek (négy család) és a harasztok létszámban felülmúlják a kétszikűeket, kiszáradástűrő nyitvatermőt pedig egyet sem ismerünk. Az egyszikű *Velloziaceae* család az összes többinél több (200 fölötti) kiszáradástűrő fajt foglal magába. A kiszáradástűrő fajok száma az ugyancsak egyszikű *Cyperaceae* és *Poaceae* családban kevesebb, ám egyes *Cyperaceae* fajok uralkodóvá váltak a kiszáradástűrők élőhelyein. Az edényes DT-növények széles körben elterjedtek az egész világ trópusi szigethegyein, ahol a Paleotrópuson, Kelet- és Nyugat-Afrikában és Madagaszkáron a *Poaceae*, *Cyperaceae* és *Velloziaceae* családok dominálnak, míg Ausztráliában elsősorban a tág értelemben vett liliomfélék körében fordulnak elő. A kétszikűeknél azok öt családjában fordulnak elő kiszáradástűrők. Azonban feltehető, hogy a legtöbb edényes és virágos növény spórája és pollenje/magja kiszáradástűrő, ezért a kiszáradástűrés nagy valószínűséggel általánosnak tekinthető az edényes növények világában. (Kivétel: számos trópusi esőerdei növény magjai.) A kiszáradástűrő növények kivétel nélkül poikilohidrikus vízgazdálkodásúak. Elméleti biológiai és ökológiai fontossága mellett a vegetatív kiszáradástűrés gyakorlati jelentősége sem szorul magyarázatra.

A DT-növények számos ökoszisztéma meghatározó alkotórészei a trópusoktól a sarkkörig, ezért ezen ökoszisztémák működését és jellegét nagymértékben befolyásolják. Így a földi vegetáció sajátosságainak és változásainak megismeréséhez nélkülözhetetlen a DT-növények, vegetációik és ökoszisztémáik kutatása.

A kiszáradástűrésben nagyszámú biokémiai és élettani mechanizmus és mintegy 800–3000 közötti gén vesz részt (Proctor – Tuba, 2002; Hartung et al., 1998). Ennek ellenére a kiszáradás és újranedvesedés során még a kiszáradástűrő növényekben is jelentős sérülések, károsodások léphetnek fel. A kiszáradás egyik fő veszélye a reaktív oxigéngyökök képződésével járó oxidatív folyamatok felerősödése (Smirnoff, 1993). Az oxidatív folyamatok fény jelenlétében csak tovább erősödnek, amit ráadásul a kiszáradás során egyre csökkenő fotoszintetikus fényenergia-hasznosítás még jelentősen tovább fokoz.

A homoioklorofill és poikiloklorofill kiszáradástűrési stratégiák

A kiszáradástűrő növényeket a kiszáradás és újraéledés során legsérülékenyebb és legveszélyeztetettebb szerkezet, a fotoszintetikus rendszer viselkedése alapján is osztályozni lehet, ami evolúciós szempontból is kiemelten jelentős (Tuba et al., 1998; Oliver et al., 2000). Azokat a kiszáradástűrő növényeket, melyek a kiszáradás és a kiszáradt állapot ideje alatt megőrzik fotoszintetikus rendszerüket és így klorofilltartalmukat is, ún. *homoioklorofill* kiszáradástűrőknek (HDT-knek) nevezzük. Ezzel szemben a vegetatív edényes kiszáradástűrő növények egy része, az ún. *poikiloklorofill* kiszáradástűrők (PDT-k) a kiszáradás során lebontják kloroplasztiszaik belső szerkezetét, és ezzel együtt elvesztik teljes klorofilltartalmu-

kat is, majd az újranedvesedést követően újra felépítik fotoszintetikus rendszerüket.

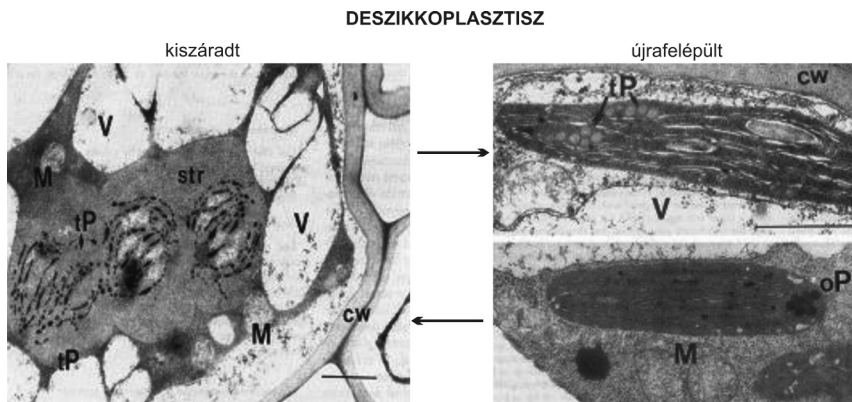
A fentebb már tárgyalt, a gyors kiszáradást toleráló növények vagy sejntegritás-megőrzési vagy sejntegritás-helyreállítási stratégiájuk, és egyikük sem módosult kiszáradástűrő, ugyanakkor valamennyiük homoioklorofill. Ezért valamennyi sejntegritás-megőrzési és sejntegritás-helyreállítási stratégiájú növény egyben homoioklorofill kiszáradástűrési stratégiájú is.

A poikiloklorofill kiszáradástűrési stratégiáról

Az Ivan M. Vassiljev által még 1931-ben leírt ún. poikiloklorofillia jelenség elnevezése David J. Hamblertől (1961) származik. A poikiloklorofilliát sokáig néhány kiszáradástűrő növény érdekes sajátosságának tartották (Gaff, 1989). Csak nem oly rég ismertük fel és írtuk le, hogy egy új növényi kiszáradástűrési stratégiáról van szó (Tuba et al. 1994, 1998). A poikiloklorofill kiszáradástűrési stratégia nem a két ősből sejntegritás-megőrzési, illetve sejntegritás-helyreállítási stra-

tégiára épül. Eszköztára a legveszélyeztetetebb kloroplasztiszon belüli szerkezet kiszáradás alatti lebontása és az újraéledés alatti gyors újrafelépítése (Tuba et al., 1994). A stratégia alapját képező lebontás–felépítés mechanizmusa az általunk csak nemrég leírt szintestre, az ún. deszikkoplasztiszra épülnek (Tuba et al., 1993).

A deszikkoplasztisz időben kompartmentalizált kloroplasztisz dimorfizmus, amely deszikkoplasztisz fotoszintézisre alkalmas szerkezetét elvesztett, gerontoplasztiszhoz hasonló intrakloroplasztisz szerkezetű, de reverzibilisen újrazöldülésre és belső szerkezetének újrafelépítésére képes plasztiszforma (1. ábra). Ez pedig minden más plasztiszformától megkülönböztető tulajdonsága. Az irányított/programozott intrakloroplasztisz szerkezet lebontásához és újrafelépítéséhez a szöveti vízviszonyok kiszáradás és újranedvesedés alatti változása a kiváltó jel. A *X. scabrída* – és más PDT-növények – kiszáradt leveleiben található deszikkoplasztiszok tilakoidokat egyáltalán nem tartalmaznak, bennük



1. ábra • A poikiloklorofill kiszáradástűrő *Xerophyta scabrída* időben kompartmentalizált kloroplasztisz dimorfizmusa: a kiszáradt állapotbeli deszikkoplasztisz és a belső szerkezetében újrafelépült fotoszintetikus működésre kész kloroplasztisz. Jelmagyarázat: V: vakuolum, tP: átlátszó plastoglobulus, oP: ozmiofil plazmoglobulus, cw: sejtfal, M: mitokondrium, str: sztroma

a korábbi gránum és sztróma tilakoidok helyein csupán ozmiofil lipid anyagokat, illetve átlátszó plasztoglobulusokat találunk.

A deszikkoplasztiszra épülő poikiloklorofill kiszáradástűrési stratégiájú növények kiszáradása és újraélése a modellnövény Xerophyta scabrida példáján (Tuba et al., 1994, 1995)

A nettó CO₂-asszimiláció a kiszáradás kezdetétől meredeken csökken és a kiszáradási időtartam 1/5–1/4-nél szűnik meg. A PDT *X. scabrida* levelek kiszáradásának időtartama két nagyságrenddel hosszabb, mint a poikilohidrikus kriptogám homoiochlorophyllous DT-k (HDT), és egy nagyságrenddel hosszabb, mint az edényes HDT-k lassú kiszáradása. A *X. scabrida* levelek klorofilljának és tilakoidjainak kiszáradás alatti lebomlásához egészen a kiszáradás végéig tartó – és jóval -3,2 MPa-nál kisebb levélvízpotenciál mellett is folytatózó –, a kiszáradás egészét végigkísérő hosszú időtartamú ún. kiszáradási légzés társul. Szerepe többek között a fotoszintetikus szerkezet lebontásában és a kloroplasztiszok deszikkoplasztiszokká való átalakításában van. Kiszáradása során élőhelyén a *X. scabrida* klorofilltartalmát teljesen, karotinoidtartalmának pedig kétharmadát elveszíti. A karotinoidok a dezorganizálódnak, teljesen tilakoid nélküli kloroplasztiszok, a deszikkoplasztiszok ozmiofil plasztoglobulusaiban raktározódnak. Ilyenkor a levelek makroszkóposan csaknem fekete színűekké válnak, harántirányban összehúzódognak vagy összesodródognak.

A PDT *X. scabrida* kiszáradt, légszáraz levelei újraélési és fotoszintetikus újranelépülési képességüket évek múltán is megőrzik. A légszáraz, kiszáradásuk során klorofilltartalmukat, belső kloroplasztisz szerkezetüket, belső membránrendszerüket és fotoszintetizáló

képességüket teljesen elvesztett *X. scabrida* levelek anabiotikus állapota újranelvedés hatására megszűnik, és 72 óra alatt teljesen újra felépülnek. Ezen időpontra fotoszintetikus rendszerük újra felépül (klorofilltartalmuk reszintetizálódik, a tilakoidok nélküli deszikkoplasztiszokból normális szerkezetű kloroplasztiszok képződnek), és ismét teljes fotoszintetikus és egyben anyagcsere-aktivitásúvá válnak. Külsőleg ezt a folyamatot a levelek kiterülésén kívül narancssárga, citromsárga, majd fokozatosan élénkzöld színűre változása jelzi. Hasonló külső színváltozás („fordított őszi lombzínéződés”) figyelhető meg sok más poikiloklorofill kiszáradástűrési stratégiájú növényenél újraéléseik során, például *Borya (Liliaceae)* vagy *Coleochloa (Cyperaceae)* fajoknál.

A légzési folyamatok működése még a turgor visszaállása előtt (az újranelvedést követő első hat óra során) megindul. A PDT *X. scabridánál* az újranelvedési légzés a HDT-növények természetes körülmények közötti újranelvedési légzéséhez képest hat-tízszer hosszabb időtartamú. Ez az intenzív légzés kell biztosítsa a fotoszintetikus rendszer teljes újranelépülésének energia- és metabolizsükségletét.

A tilakoidoknak, a CO₂-asszimilációnak és a sztomatikus konduktációnak az újranelépése, illetve helyreállása összehangoltan, ugyanazon időpontban (72. óra) fejeződik be. Az újranelépült fotoszintézis rendszerű *X. scabrida* levelek nettó CO₂-asszimilációs rátája a C₃-as növények átlagát közelítő tartományba esik.

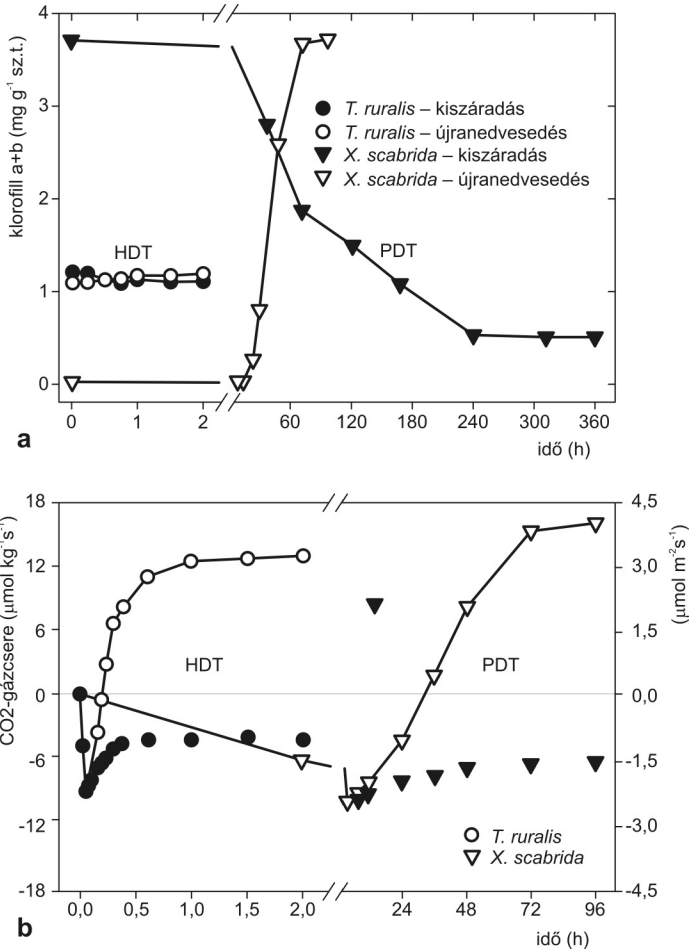
A homoiochlorofill és poikiloklorofill kiszáradástűrési stratégiák ökológiai vonatkozásai (2a. és 2b. ábra)

A PDT-k és HDT-k közötti lényeges különbség, hogy az utóbbiaknál a CO₂-asszimiláció

kiszáradás alatti csökkenése, majd megszűnése változatlan klorofiltartalom és fotoszintetikus szerkezet mellett következik be, és az csak a szöveti vízvesztés miatti inaktíválódás következménye. Ezzel szemben a PDT *X. scabrida*-nál a klorofilok és a tilakoidok lebom-

lanak, melyeknek a következő újranedvesedés /újraéledés során újra fel kell épülniük.

A HDT mechanizmus olyan élőhelyeken jelent előnyt, ahol a kiszáradt állapotok rövid időtartamúak, és a rövid kiszáradt és újranedvesedett állapotok váltakoznak egymással,



2. ábra • a.) Homoio- és poikilohidrikus kiszáradástűrő (HDT, illetve PDT) növények klorofil a + b tartalmának újranedvesedés és kiszáradás alatti változása; b.) fényteltettség (üres szimbólumok), valamint sötétben mért (telt szimbólumok) nettó CO₂-gázcsere (pozitív értékek: nettó CO₂-asszimiláció, negatív értékek: légzés) intenzitásának változása a légszáraz állapotból az újranedvesedett és újrafelépült, fotoszintetikusan aktív állapot eléréséig. Modellnövények: HDT ektohidrikus *Tortula ruralis* lombosmoha és a *Xerophyta scabrida* egyszikű (*Velloziaceae*) trópusi afrikai szigethegyi faj

ezért a HDT-k élőhelyén a kiszáradt időszakok hossza rövid.

Ezért a PDT-k, így a *X. scabrida* élőhelyén a hosszú, féléves vagy hét–tíz-/tizenegy hónapos kiszáradt állapot alatt a HDT-jelleg már nem megfelelő stratégia. Sokkal előnyösebb a nagyon kényes fotoszintetikus szerkezetet a kiszáradás alatt lebontani és az esős évszak kezdetén újrafelépíteni, mint megőrizni és lassú helyreállítás során javíthatni. A meglévő kiszáradt levelek fotoszintetikus rendszerének újrafelépülése lényegesen gyorsabb és eredményesebb mód a növény (évelő) egésze szempontjából a növekedés megkezdésére, mint új levelek kifejlesztése. Ráadásul erre a működőképes járulékos gyökérrendszer hiánya miatt nem is lenne lehetőség.

A poikiloklorofill stratégiájú kiszáradástűrő növények élőhelye, előfordulási gyakorisága, globális jelentősége

Ez a növényi kiszáradástűrés egy új, evolúciónálisan külön fejlődött stratégia (Tuba et al., 1994, 1998; Oliver et al., 2000, Proctor – Tuba, 2002), ami kizárólag trópusi egyszikű növények között fordul elő. Ezen poikiloklorofill kiszáradástűrési stratégia teszi csak lehetővé az ilyen növények élőhelyein, a szigethegyeken, a sok hónapos kiszáradt állapot elviselését. A poikiloklorofill növények jelenleg az egyszikűek négy családjának (*Cyperaceae*, *Liliaceae*, *Poaceae*, *Velloziaceae*) nyolc nemzetségében ismertek (Proctor – Tuba, 2002). Néhány példa: a *Cyperaceae* családból az *Afrotrilepis pilosa* (Boeck.) J. Raynal, a *Liliaceae* családból a *Borya nitida* Labill., a *Poaceae* családból a *Sporobolus stapfianus* Gandoger, a *Velloziaceae* családból a *Xerophyta scabrida*, a *X. villosa*, *X. humilis* és a *X. viscosa*. Saját kutatásaink szerint – terepmunka, továbbá direkt és indirekt bizonyítékok alapján – a PDT-fajok száma jelenleg

252, azonban eddig nem ismert fajok is gazdagítják ezt a számot (közöletlen adataink).

A PDT *Cyperaceae*-k és *Poaceae*-k nagy kiterjedésű területeket borítanak. Például a nyugat-afrikai *Afrotrilepis pilosával* Szenegáltól délkeletre Gabonig találkozhatunk, több mint 3500 km-en keresztül. Ebben a régióban az *Afrotrilepis pilosa* majd minden szigethegyen előfordul egy bizonyos magasság felett.

Az Östrópusok (Paleotrópusok), azaz Kelet- és Dél-Afrika és Madagaszkár a PDT-növények fejlődésének központjai. Itt a *Velloziaceae*, *Poaceae* és *Cyperaceae* családok dominálnak, számos fajjal. Valamennyi trópusi szigethegyet tekintve pedig a *Poaceae* családba tartozó kiszáradástűrő fajok fordulnak elő a legnagyobb gyakorisággal.

A PDT-fajok kizárólagosan csak a trópusi szigethegyeken élnek, ráadásul ezeken az élőhelyeken globálisan jelentős területeket borítanak szintén globálisan jelentős mennyiségű biomasszával. Ezen szempontból nem is az egyes PDT-fajok, hanem a teljes PDT-növénytársulások a lényegesek, mely társulások itt dominánsak (Pócs, 1976). Előzetes kutatásaink alapján a trópusi szigethegyek teljes növényi biomasszája a mérsékelt övi gyepek biomasszájához hasonló mennyiségű. A hosszú kiszáradt állapot ellenére a jelentős, sőt földi léptékben sem elhanyagolható nagyságrendű növényi szárazanyag-mennyiség előállítása épül a deszikkoplasztizsra. A szigethegyi PDT-társulások növényi biomassza adatai 620/880– 1,790/2,3210 g. sz.a.m⁻² tartományba esnek (saját közöletlen adataink). Tehát globális léptékben is jelentős C- és N-raktárakról van szó, s a rájuk vonatkozó ismeretek nélkül nem érthető meg a földi globális C- és N-körforgalom sem. Ráadásul a kiszáradástűrő edényes HDT-növények több mint 90 százaléka is a trópusokon él.

A trópusi és részben a szubtrópusi szigethegyek a DT-növények és vegetációik izolált evolúciós gócpontjai, amelyek egyben a növényi kiszáradástűrési taxonómiai és funkcionális sokféleségének (diverzitásának) kulcsökoszisztémái is. A szigethegyek prekambriumi gránit és a gneisz sziklakiemelkedések, melyek a geológiailag ősi kristályos szárazföldi pajszokon fordulnak elő, és különösen gyakoriak a trópusokon (Porembski – Barthlott, 2000). Szikláit nem vagy csak csekély részben és akkor is igen vékonyan borítja talaj. A szigethegyekre a rendkívül „kemény” és az élőlények által az elviselhetőség határát is átlépő extrém edafikus és mikroklimatikus körülmények jellemzőek.

Szigethegy-ökológia és -ökoфизиология

A szigetek ökológiai jelentősége (evolúció, fajképződés) Darwin és Wallace munkássága óta jól ismert, ezen ismeretek azonban az óceáni/tengeri szigetekre vonatkoznak. Előzőektől a szárazföldi szigetek, a szigethegyek lényegesen különböznek. Az egyik fő szempont, hogy míg az óceániak az ember által erősen befolyásolt ökoszisztémák, addig a teresztris szigetek a legkevésbé érintett ökoszisztémák helyszínei. További lényeges sajátosság, hogy mivel a szigethegyek és ökoszisztémáik azonos (gránit, gneisz, homokkő) szubsztráton, de földrajzilag nagyon különböző helyeken fordulnak elő, ezért a legkiválóbb objektumai lehetnek az összehasonlító ökológiai diverzitás, fragmentálódási, globális környezeti hatás és invázió kutatásának. Mégis a szigethegyek globális jelentőségének felismerése az ökológiai kutatásokban csak napjainkra esik, jóllehet ezek Alexander von Humboldt érdeklődését már 1819-ben felkeltették.

Láttuk azonban, hogy a trópusi szigethegyek a növényi kiszáradástűrési evolúciós

központjai is. A szigethegyekre azonban nemcsak a kiszáradást indukáló vízhiány, hanem a vízzel való elárasztás (az esős évszakban), a szélsőséges tápanyaghiány (pl. N- és P-hiány) is jellemző. Ezért a csapadékosabb trópusok szigethegyein a különösen erős tápanyagkilugzás miatt jellemző a „rovarevő” növények (*Nepenthes*, *Drosera*, *Helicophyllum* és más nemzetségek fajainak) tömeges megjelenése.

A sugárzási viszonyok is eltérnek a szigethegyek környezetétől: szélsőségesen magas (nappal) és alacsony hőmérsékleti stressz (éjjel), a rendkívül erős látható és UV-B fénystressz és főként előzőek interakciója is jellemző.

Ezért a szigethegyek nemcsak a virágos poikilohidrikus és kiszáradástűrő növényi fajképződés, hanem feltehetően: a növényi szerkezeti, működési (anatómiai, élettani, biokémiai, megporzási), növekedési-formai fejlődés és diverzitás helyszínei is. A szigethegy-ökoфизиология tárgya ezen fentiek tanulmányozása a faj/egyed szinttől a társulásállomány- és ökoszisztéma-szintig. Fontosnak tartjuk, hogy a szigethegy-ökoфизиológiát sikerült útjára indítanunk.

Az inselbeg-növényekre vonatkozó új ismereteink még a növénytan olyan hagyományos területeit is újraírhatják, mint a morfológia és az anatómia, nem is beszélve a növekedési és működési területekről. Ráadásul számos, kimondottan speciálisan szigethegy növény alapvető sajátossága (például edényes növényeik poikilohidrikussága) szintén alig tanulmányozott és ismert, ugyanakkor ezen tulajdonságok megismerése igen közel vihet a homiohidrikus növények vízzállítási és víztárolási folyamatainak és ezen folyamatok evolúciójának jobb megismeréséhez.

A kiszáradástolerancia molekuláris hátterének megismerését célzó kutatások nélkülözhetetlenek a mezőgazdasági gyakorlat számá-

ra is. Ugyanakkor a növekvő érdeklődés ellenére viszonylag kevés információ áll rendelkezésre a kiszáradástűrés molekuláris biológiájáról (inkluzív genetikájáról), és szinte semmit nem ismerünk anatómiájukról, élettanukról (pl. vízgazdálkodásukról), *in situ* egyed- és állományökológiai viselkedésükről, ökoszisztémáik szerkezetéről, működéséről.

Kulcsszavak: *deszikkoplasztisz, homoioklorofil, kiszáradástűrés stratégia, poikiloklorofil, trópusi szigethegyek*

IRODALOM

Gaff, Donad F. (1989): Responses of Desiccation Tolerant Resurrection Plants to Water Stress. In: Kreeb, K. H. – Richter, H. – Hinckley, T. M. (eds.): *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses: Water Shortages*. SPB Academic Publishing, The Hague, 264–311.

Hambler, David J. (1961): A Poikilohydrous, Poikilochlorophyllous Angiosperm from Africa. *Nature*. 191, 1415–1416.

Hartung, Wolfram – Shiller, P. – Dietz, K. J. (1998): Physiology of Poikilohydric Plants. *Progress in Botany*. 59, 299–327.

Kappen, Ludger – Valladares, Fernando (1999): Opportunistic Growth and Desiccation Tolerance: The Ecological Success of Poikilohydrous Autotrophs. In: Pugnaire, Francisco I. – Valladares, Fernando (eds.): *Handbook of Functional Plant Ecology*. 9–80.

Oliver, Melvin J. – Tuba Z. – Mishler, B. D. (2000): The Evolution of Vegetative Desiccation Tolerance in Land Plants. *Plant Ecology*. 151, 85–100.

Pócs Tamás (1976): Vegetation Mapping in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). *Boissiera*. 24b, 477–498.

Porembski, Stefan – Bartlott, Wilhelm (2000): Granitic and Gneissic Outcrops (Inselbergs) As Centers of Diversity for Desiccation-Tolerant Vascular Plants. *Plant Ecology*. 151, 19–28.

Proctor, Michael C. F. – Tuba Zoltán (2002): Poikilohydry Or Homoihydric: Antithesis Or Spectrum

Szerzők ezúton fejezik ki köszönetüket a CarboEurope-IP (EU 6 Framework project), MTA–INSA indiai–magyar, MTA–BAS bolgár–magyar, MTA–CSIC spanyol–magyar bilaterális együttműködési projektek, TÉT W/28/99 amerikai–magyar, TÉT DAK-9/98 és TÉT DAK 2002 – dél-afrikai–magyar tudományos és technológiai kormányközi projektek, MÖB–DAAD 2602/2001 német–magyar kutatási projekt, valamint az MTA–SZIE Növényökológiai Kutatócsoport pénzügyi támogatásáért.

of Possibilities. *Tansley Review. New Phytologist*. 156, 327–349.

Smirnov, Nick (1993): The Role of Active Oxygen in the Response of Plants to Water Deficit and Desiccation. *New Phytologist*. 125, 27–58.

Tuba Zoltán – Lichtenthaler H. K. – Csintalan Zs. et al. (1994): Reconstitution of Chlorophylls and Photosynthetic CO₂ Assimilation upon Rehydration of the Desiccated Poikilochlorophyllous Plant Xerophyta Scabrida (Pax) Th. Dur. et Schinz. *Planta*. 192, 414–420.

Tuba Zoltán – Lichtenthaler H. K. – Maróti I. – Csintalan Zs. (1993): Resynthesis of Thylakoids and Functional Chloroplasts in the Desiccated Leaves of the Poikilochlorophyllous Plant Xerophyta Scabrida upon Rehydration. *Journal of Plant Physiology*. 142, 742–748.

Tuba Zoltán – Proctor, M. C. F. – Csintalan Zs. (1998): Ecophysiological Responses of Homoioklorophyllous and Poikilochlorophyllous Desiccation Tolerant Plants: A Comparison and An Ecological Perspective. *Plant Growth Regulation*. 24, 211–217.

Tuba Zoltán – Lichtenthaler H. K. – Csintalan Zs. et al. (1995): Loss of Chlorophylls, Cessation of Photosynthetic CO₂ Assimilation and Respiration in the Poikilochlorophyllous Plant *Xerophyta Scabrida*. *Physiologia Plantarum*. 96, 383–388.

Vassiljev, Ivan M. (1931): Über den Wasserhaushalt Von Pflanzen der Sandwüste im Südöstliche Kara-Kum. *Planta*. 14, 225–309.