

**DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS**

**KÉRI-SCHMIDTHOFFER ILDIKÓ**

**MOSONMAGYARÓVÁR  
2021**

SZÉCHENYI ISTVÁN EGYETEM  
MEZŐGAZDASÁG- ÉS ÉLELMISZERTUDOMÁNYI KAR  
NÖVÉNYTUDOMÁNYI TANSZÉK

Wittmann Antal Növény-, Állat- és Élelmiszer- tudományi  
Multidiszciplináris  
Doktori Iskola

HABERLANDT GOTTLIEB NÖVÉNYTUDOMÁNYI DOKTORI  
PROGRAM

Doktori Iskola vezető:  
DR. ÖRDÖG VINCE DSC, EGYETEMI TANÁR

Programvezető:  
DR. ÖRDÖG VINCE DSC, EGYETEMI TANÁR

Témavezetők:

DR. HABIL. SKRIBANEK ANNA PHD, FŐISKOLAI TANÁR

DR. CSONTOS PÉTER DSC, TUDOMÁNYOS TANÁCSADÓ

**A SZÁRAZSÁGSTRESSZ BIOLÓGIAI HÁTTERÉNEK  
VIZSGÁLATA SÖRÁRPA FAJTÁKBAN ÉS  
VONALAKBAN**

Készítette:  
KÉRI-SCHMIDTHOFFER ILDIKÓ

MOSONMAGYARÓVÁR  
2021

**A SZÁRAZSÁGSTRESSZ BIOLÓGIAI HÁTTERÉNEK  
VIZSGÁLATA SÖRÁRPA FAJTÁKBAN ÉS VONALAKBAN**

Írta:  
**KÉRI-SCHMIDTHOFFER ILDIKÓ**

**Készült a Széchenyi István Egyetem Mezőgazdaság- és Élelmiszertudományi Kar  
Wittmann Antal Növény-, Állat- és Élelmiszer- tudományi Multidiszciplináris  
Doktori Iskola  
Haberlandt Gottlieb Növénytudományi Doktori Programja keretében**

**Témavezető: Dr. habil Skribanek Anna PhD, főiskolai tanár  
Dr. Csontos Péter DSc, tudományos tanácsadó**

**Elfogadásra javaslom (igen / nem)**

**(aláírás)**

**A jelölt a doktori szigorlaton.....%-ot ért el,**

**Mosonmagyaróvár, .....**

.....  
**a Szigorlati Bizottság Elnöke**

**Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom (igen/nem)**

**Első bíráló (Dr. ....) igen/nem**

**(aláírás)**

**Második bíráló (Dr. ....) igen/nem**

**(aláírás)**

**Esetleg harmadik bíráló (Dr. ....) igen/nem**

**(aláírás)**

**A jelölt az értekezés nyilvános vitáján .....%-ot ért el.**

**Mosonmagyaróvár, .....**

**A Bírálóbizottság elnöke**

**Doktori (PhD) oklevél minősítése.....**

**Az EDT elnöke**

# TARTALOMJEGYZÉK

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE .....	6
<b>1. KIVONAT</b> .....	8
<b>Magyar nyelven</b> .....	8
<b>Angol nyelven</b> .....	9
<b>2. BEVEZETÉS</b> .....	10
<b>3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS</b> .....	12
3.1. A csapadékhiány hatása a mezőgazdasági termelésre .....	12
3.2. Az árpa gazdasági jelentősége .....	14
3.3. Az árpa éghajlatigénye .....	15
3.4. A növényi stressz alapjai. ....	16
3.5. A szárazságstressz .....	18
3.5.1. A szárazságstressz hatása a növények növekedésére. ....	19
3.5.2. A szárazságstressz hatása a növények fotoszintézis élettanára	20
3.5.3. A prolin szerepe a szárazságstresszben .....	22
3.5.4. Az oldható cukrok szerepe a szárazságstresszben.....	23
3.5.5. Az árpa szárazságtűrésében szerepet játszó gének .....	25
3.5.5.1. Az árpa szárazságtűrését meghatározó fontosabb gének/géncsaládok.....	25
3.6. Az algák szerepe a szárazságstressz elleni védekezésben .....	32
3.7. A szántóföldi szárazságtűrés meghatározása .....	35
<b>4. ANYAG ÉS MÓDSZER</b> .....	38
4.1. A kísérleti növények beszerzése, fajtasor .....	38
4.2. A kísérleti növények nevelése.....	39
4.2.1. A kísérleti növényeknél alkalmazott kezelések.....	40
4.2.2. A kísérleti növényeknél vizsgált paraméterek.....	42

4.3. A laboratóriumi mérések .....	43
4.3.1. A vízelvonás mértékének megállapítása .....	43
4.3.2. Növekedési paraméterek mérése .....	44
4.3.3. Fotoszintézis élettani mérések .....	44
4.3.4. Prolin tartalom meghatározása .....	45
4.3.5. Oldható cukor tartalom meghatározása .....	46
4.3.6. Génexpressziós vizsgálat .....	46
4.3.6.1. RNS kivonás .....	46
4.3.6.2. cDNS szintézis .....	47
4.3.6.3. Real-Time PT-PCR reakció .....	48
4.4. Biológiai tesztek .....	49
4.4.1. Citokinin hatás kimutatása levélöregedési teszttel .....	49
4.4.2. Abszcizinsav hatás kimutatása sztómazáródási teszttel .....	50
4.5. Statisztikai módszerek .....	50
<b>5. EREDMÉNYEK.....</b>	<b>52</b>
5.1. Tavaszi árpa fajták ozmotikus stressz tűrése .....	52
5.1.1. Vízelvonó kezelés hatása a csíranövények gyökerének hosszára és tömegére .....	53
5.1.2. A vízelvonó kezelés hatása a hajtás hosszára és tömegére .....	55
5.1.3. A vízelvonó kezelés hatása a prolin és oldható cukor tartalomra .....	57
5.1.4. A vízelvonó kezelések hatása tavaszi árpa fajták fotoszintézis élettani paramétereire .....	61
5.1.4.1. A vízelvonó kezelések hatása a fényhasznosításra .....	61
5.1.4.2. A vízelvonás hatása tavaszi árpa fajták fotoszintézisére .....	63
5.1.4.3. A vízelvonó kezelések hatása a sztómakonduktanciára .....	67
5.1.5. A vízelvonó kezelések hatása a Hsdr4 gén expressziójára .....	69
5.1.6. Összefüggésvizsgálatok .....	71

5.1.7. Összevont Index .....	73
5.2. Algakezelések hatása a fajták ozmotikus stressz tűrésére .....	76
5.2.1. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a Hsdr4 gén expressziójára .....	77
5.2.2. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a gyökérhosszra .....	79
5.2.3. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a hajtáshosszra és tömegre.....	80
5.2.4. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a fényhasznosításra .....	83
5.2.5. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a nem fotokémiai kioltásra .....	85
5.2.6. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a prolin-tartalomra .....	86
5.2.7. Alga szuszpenziók abszcizinsav tartalmának kimutatása sztómazáródási teszttel.....	87
5.2.8. Alga szuszpenziók citokinin hatásának kimutatása levélöregedési teszttel .....	88
<b>6. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA ÉS KÖVETKEZTETÉSEK</b>	<b>90</b>
6.1. Új tudományos eredmények .....	104
<b>7. ÖSSZEFOGLALÁS</b> .....	<b>106</b>
<b>8. KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS</b> .....	<b>109</b>
<b>9. IRODALOMJEGYZÉK</b> .....	<b>110</b>
<b>10. MELLÉKLET</b> .....	<b>145</b>

# RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

Sz. szt.%	Szántóföldi szárazságtűrés
cDNS	Komplement-DNS
DNS	Dezoxiribonukleinsav
F	Fényadaptált minta aktuális fluoreszcencia szintje
F <sub>m</sub>	Sötétadaptált minta maximális fluoreszcencia szintje
F' <sub>m</sub>	Fényadaptált minta maximális fluoreszcencia szintje
F <sub>o</sub>	Sötétadaptált minta minimális fluoreszcencia szintje
F <sub>v</sub>	Sötétadaptált minta változó fluoreszcencia szintje
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	A kettes fotokémiai rendszer maximális kvantumhatásfoka
Hsdr4	<i>Hordeum spontaneum</i> drought responsive 4, <i>Hordeum spontaneum</i> szárazságra érzékeny 4 gén
Hsdr4 $\Delta\Delta C_T$	Hsdr4 expressziójának változása
KF <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	Kontroll növények fényhasznosítása
KGYH	Kontroll gyökér hossz
KGYT	Kontroll gyökér tömeg
Khh	Kontroll hajtás hossz
KHT	Kontroll hajtás tömeg
KNPQ	Kontroll nem fotokémiai kioltás
K PT	Kontroll prolin tartalom
K OCT	Kontroll oldható cukor tartalom
LEA	Embriófejlődés késői fehérjei
MACC-612	<i>Nostoc entophyllum</i> mikroalga törzs
MACC-430	<i>Tetracystis sp.</i> mikroalga törzs
mRNS	Hírvivő RNS

NPQ	Nem-fotokémiai kioltás
PAM	Pulzus amplitúdó moduláció
PAR	Fotoszintetikusán aktív sugárzás (photosynthetically active radiation, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
PCR	Polimerase Chain Reaction, Polimeráz lánreakció
PEG	Polietilén-glikol
PEGFv/Fm	PEG fényhasznosítás
PEGhh	PEG hajtás hossz
PEGHT	PEG hajtás tömeg
PEGNPQ	PEG nem fotokémiai kioltás
PEG PT	PEG prolin tartalom
PEG OCT	PEG oldható cukor tartalom
PEGGYH	PEG gyökér hossz
PEGGYT	PEG gyökér tömeg
PSII	A kettes fotokémiai rendszer
RNS	Ribonukleinsav
RT-qPCR	Valós idejű, kvantitatív, reverz transzkripció polimeráz-lánreakció
RWC	Relative Water Content, Relatív víztartalom
WSD	Víztelítettségi hiány (water saturation deficit %)



# 1. KIVONAT

## **A szárazságstressz biológiai hátterének vizsgálata sörárpa fajtákban és vonalakban.**

A gabonatermesztés egyik meghatározó termés-csökkentő tényezője a szárazság, hazai és világviszonylatban egyaránt. Kiemelt fontosságú a termesztett növényfajokból olyan fajták nemesítése, amelyek jól tűrik a csapadékhiányt és a szárazságstressz ellenére is jó minőséget és biztos terméshozamot garantálnak. A sörárpa a rövid tenyészideje miatt különösen érzékeny a szárazságra. Kezdeti fejlődését a kora nyári hónapok szélsőséges csapadékviszonyai határozzák meg. Elsődleges célunk olyan korai, laboratóriumban is elvégezhető szelekciós módszer kidolgozása volt, mellyel már csíranövény korban végzett tesztek alapján megbízhatóan elkülöníthető a tavaszi árpa fajták és vonalak várható szántóföldi szárazságtűrése, melynek alapja a kezdeti fejlődés és korai szárazságtűrés vizsgálata. Ezt szem előtt tartva elsőként a vízelvonó kezelések hatásait vizsgáltuk csíranövény tesztek segítségével. Mértük a növények növekedési, fotoszintézis élettani, beltartalmi és molekuláris biológiai válaszreakcióit. A mért paraméterek eredményeit összevetettük a fajták szántóföldi szárazságtűréseivel és a közepesen vagy szorosan összefüggő tulajdonságokból tolerancia indexet ( $r=0,62$ ) és kibővített tolerancia indexet ( $r=0,69$ ) is készítettünk. A szoros illeszkedést mutató kibővített index alapján a fajtanemesítés genotipizálásakor a vonalak több mint 50%-a nagy biztonsággal szelektálható a korai szárazságtűrésre. A természetes biostimulánsok szárazságstressz mérséklő hatását *Nostoc entophyllum* és *Tetracystis sp.* algák kísérletbe vonásával vizsgáltuk. Az

árpa csíranövények szárazságtűrésre történő kondícionálását mindkét alga esetében igazoltuk.

## ABSTRACT

### **Investigation of the biological background of drought stress in malting barley varieties and lines.**

Drought is one of the determining factors of crop yield in our country and worldwide. Malting barley is particularly sensitive to drought due to its short growing season. Its initial development is determined by the extreme rainfall conditions in the early summer's months. Our primary goal was to develop a selection method which can successfully and reliably discriminate spring barley varieties according to their drought tolerance and which can be performed on seedlings, early in the laboratory. With this in mind, we first examined the effects of dehydration treatments using seedling tests. The measured parameters were compared with the field drought tolerance of the cultivars. Based on the extended index, more than 50% of the lines could be selected with high certainty for drought tolerance. We also examined the drought stress-reducing effect of natural biostimulants such as the *Nostoc entophyllum* and *Tetracystis sp.* algae.

## 2. BEVEZETÉS

Magyarországi viszonylatban a búza és a kukorica után az árpa a legfontosabb gabonanövény, a tavaszi és az őszi árpa is kiemelkedő élelmiszeripari jelentőségű. Termesztésük évről évre nagy kihívást jelent a magyar gazdáknak, hiszen hazánk kontinentális klímáján gyakori jelenség a tartós vagy átmeneti vízhiány (PÁLFAI 2011). A tavaszi szárazság intenzitása, gyakorisága minden évben kihívást jelent a növénytermesztés számára. A jövedelmező gazdálkodás feltétele, hogy a nemesítés során a klasszikus és modern nemesítési technológiák alkalmazásával olyan fajtákat állítsanak elő, melyek a mindenkori felhasználói követelményeknek eleget tesznek, tehát jó beltartalmi értékkel rendelkeznek, gazdaságosan termeszthetők, nagy termőképességűek, emellett pedig a biotikus és az abiotikus stresszekkel szemben is ellenállóak. Ennek alapján a Gabonakutató Nonprofit Kft. Táplászentkeresztzi Növénynemesítő Kutatóállomással együttműködve 22 köztermesztésben lévő tavaszi árpa fajta és nemesítési vonal szántóföldi kísérleti eredményeire alapozva laboratóriumi vizsgálatokat végeztünk.

A munkánk során a következő célokat tűztük ki:

- A szárazságtűrő képességgel összefüggésbe hozható növényi válaszreakciók (hajtás-, és gyökérnövekedés, oldható cukor és prolin tartalom, fotoszintetikus aktivitás, párologtatás stb.) a csíranövények vizsgálatánál is alkalmazhatók-e? Kimutatható-e a vízelvonó kezelés hatása csíranövény tesztekkel, valamint a fajták és vonalak eltérnek-e ilyen tekintetben?

- A szárazságtűrésért felelős Hsdr4 gén expressziója hogyan változik szárazsághatásra, valamint a különböző szántóföldi szárazságtűrő

képességgel rendelkező fajtáknál hogyan változik a génexpresszió mértéke?

- Csíranövények vizsgálatával lehetséges-e a fajták/vonalak szántóföldi szárazságtűrő képességére következtetni?

- A szántóföldi szárazságtűrés mérésére lehetséges-e a vizsgált paraméterek segítségével költséghatékony, gyors, megbízható laboratóriumi szelekciós metodikát kidolgozni?

- Természetes biostimulánsok mérsékelhetik-e a szárazsághatást és kimutatható-e különbség a fajták válaszreakciójában?

A célkitűzésekre 22 tavaszi árpa fajta és vonal országos kisparcellás fajtakísérleti eredményei alapján meghatározott szántóföldi szárazságtűrő képesség összehasonlításával kerestük a válaszokat.

## 3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

### 3.1. A csapadékhiány hatása a mezőgazdasági termelésre

Szinte évről évre visszatérő jelenség az aszály és a száraz időszakok előfordulása hazánkban. Az 1980-as évektől egyre magasabb hőmérsékleti értékekkel, ezzel együtt rendkívül változékony csapadékmennyiséggel kell számolnunk. Az előrejelzések szerint a mezőgazdaságra a jövőben is nagy hatása lesz a szélsőséges időjárási körülményeknek. A növekvő hőmérséklet és a vízhiány elsősorban a növénytermesztésre jelenthet komoly problémákat (BATES és mtsai 2008, VÁRALLYAY 2010, NAGY és NAGY 2018).

Az Országos Meteorológiai Szolgálat (OMSZ) időjárási adatelemzése szerint Magyarországon az éves csapadék mennyisége 1981 és 2010 között az országos évi csapadékösszeg átlagosan 597 mm volt. Az éghajlatváltozás hatására bekövetkező tendenciák nehezebben mutathatók ki a csapadék térbeli és időbeli változékonysága miatt. Azonban a múlt század közepétől a csapadékváltozás területi eloszlása leginkább a nyugati országrészben, valamint a Dunántúl középső részén mutat csökkenést. Még szembetűnőbb az évszakos csapadékváltozás, ahol a legnagyobb csapadékcsökkenés tavasszal, a sörárpa termesztés szempontjából legérzékenyebb időszakban következett be (3.1. táblázat). Ez a 1981–2010-es időszakban átlagosan 141 mm hullott csapadékot jelentett.

**3.1. táblázat.** Az országos átlagos csapadékösszegek változásának becslése az 1901–2016 időszakban a 90%-os megbízhatósági intervallum alsó és felső határával. A becsült értékek az 1981- 2010 közötti időszak átlagaihoz viszonyított százalékos eltérések. A szignifikáns változást a *kiemelés* jelöli (www.met.hu).

<b>1901–2016</b>			
	<b>Változás [%]</b>	<b>Alsó határ [%]</b>	<b>Felső határ [%]</b>
<b>Év</b>	-4,6	-12,3	3,9
<b>Tavaszi</b>	<b>-17,2</b>	<b>-28,0</b>	<b>-4,9</b>
<b>Nyári</b>	6,6	-8,7	24,5
<b>Őszi</b>	-12,3	-28,4	7,3
<b>Téli</b>	8,3	-9,9	30,1

A mezőgazdaság fenntartható fejlődésének biztosításához nélkülözhetetlen az éghajlat változékonysága elleni védekezés stratégiájának kidolgozása, illetve az ehhez alkalmazkodó precíziós technológiák figyelembe vétele (NAGY és NAGY 2018). Kiemelt fontosságúvá vált a termőhelyi adottságokhoz és a növény igényeihez igazodó termesztéstechnológia, valamint olyan hazai mezőgazdasági növényfajták előállítása, amelyek jól túrik a korai csapadékhiányt és a szárazságstressz ellenére is jó minőséget és biztos terméshozamot garantálnak (LELLEY 1963, NAGY 2017, NUTTALL és mtsai 2017, DASZKOWSKA-GOLEC 2019).

Ismeretes, hogy a növények kedvezőtlen körülmények között nem érik el a genetikai potenciáljuknak megfelelő terméshozamot. A stresszhatások közül a vízhiány az egyik fő korlátozó tényező (MOLNÁR és mtsai 2004, HOFFMANN és mtsai 2006, MA és mtsai\_2017, DUBEY és mtsai 2019, TOLOSA és ZHANG 2020). A tavaszi árpa különösen érzékeny

növény a szárazságra rövid tenyészideje és a kora nyári hónapok szélsőséges csapadékviszonyai miatt (TOMCSÁNYI és TURCSÁNYI 2004, PETERSSON és ECKERSTEN 2007, OLESEN és mtsai 2011).

### **3.2. Az árpa gazdasági jelentősége**

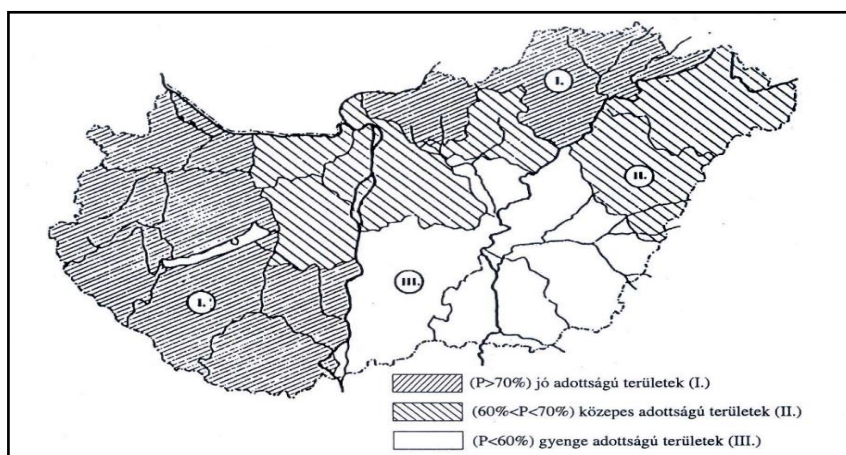
Az árpa (*Hordeum vulgare* L.) termőterülete világviszonylatban az ötödik, 2000 és 2003 közötti időszakban mintegy 55 millió hektáron termesztették, termésmennyisége 138 millió tonnára tehető (SÁRVÁRI 2011), ami a 2016-os évben 141 millió tonna volt (fao.org). Bár vetésterülete viszonylag csekély, nem ismert még egy olyan gabonaféle, amely ilyen széles körben elterjedt volna. A tavaszi árpa termesztésének északi határát a 70. szélességi foknál éri el. Jó adaptálódó képessége rövid tenyészidejének köszönhető. Ezt kihasználva az Alpokban 1900 méter tengerszint feletti magasságban, a Himalája vidékén 4000 méter magasságban is vetik, továbbá szubtropikus viszonyok között is termesztethető.

Felhasználási területei közé tartozik a takarmány, élelmiszer- és malátatermelés (NEWTON és mtsai 2011). A fejlődő országokban gazdasági szempontból az árpát leginkább a maláta és söripar számára termesztik (KLING és mtsai 2004). Magyarországi viszonylatban a búza és a kukorica után az árpa a legfontosabb gabonanövény, sör- és malátaiparunk alapanyaga, továbbá kiváló takarmány. Bár a tavaszi árpa genetikai potenciálja kisebb, mint a kukoricáé és a búzáé, termesztését indokolja, hogy a gyengébb talajokon jövedelmezőbb, mivel a sörárpa magasabb áron értékesíthető, mint a kukorica vagy a búza. A sörfogyasztásra (ezáltal a sörárpaigényre) kedvező hatása van az

idegenforgalom növekedésének, és a kevesebb alkoholt tartalmazó szeszes italok iránti fokozott keresletnek (HIDVÉGI 2007).

### 3.3. Az árpa éghajlatigénye

Hazánkban a tavaszi árpa jó minőségét biztosító agrotechnikát Cserhádi Sándor (1905) alapozta meg. Az 1990-es években figyelt fel az akkoriban fejlődésnek induló söripar a jó minőségű tavaszi árpa iránti fokozódó keresletére. LŐRINCZ (1984) munkásságából ismert, hogy a tavaszi árpa viszonylag rövid tenyészideje és alacsony csapadékszükséglete miatt sikeresen termeszthető az egész ország területén. Ugyanakkor CSAJBÓK (2012) szerint a jó minőségű és nagy terméshozamú tavaszi árpa söripari felhasználásra csak egyenletesen csapadékos, enyhén napsütéses, humidabb talajtípusú országrészekben termesztendő. Napjaink sörárpa termesztéséhez a legjobb klímaadottságú területek a következő megyékben találhatóak: Győr-Moson-Sopron, Veszprém, Nógrád, Borsod-Abaúj-Zemplén, Vas, Somogy, Zala és Tolna megye (3.1. ábra) (TOMCSÁNYI és TURCSÁNYI 2004).



**3.1. ábra.** Sörárpatermesztésre alkalmas magyarországi termőtájak (LŐRINCZ 1984)



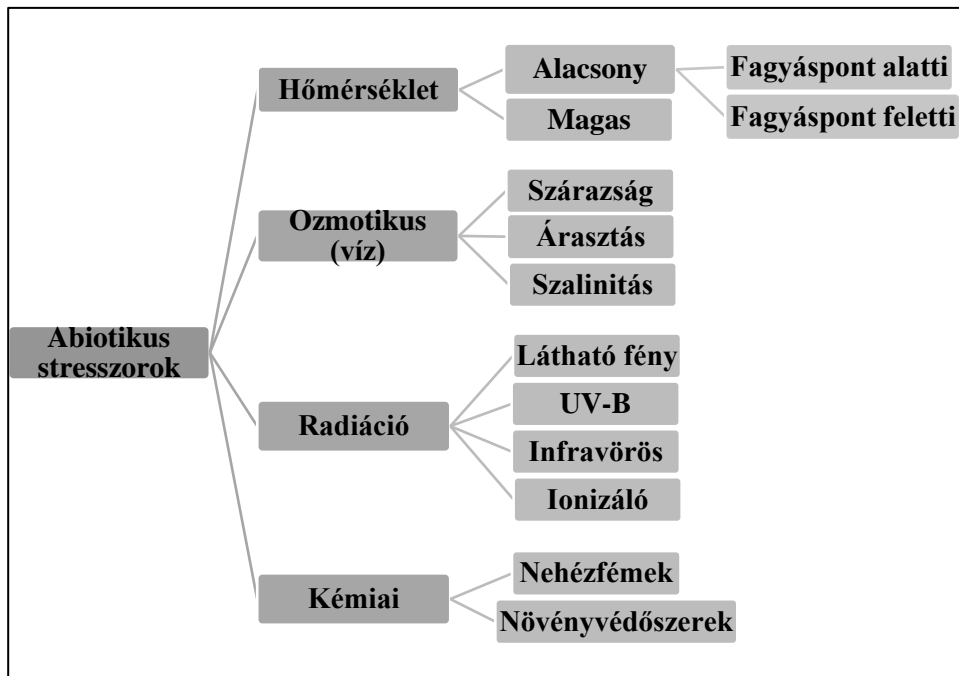
### 3.4. A növényi stressz alapjai

A stressz kifejezést használjuk a növényeknél is abban az esetben, amikor egy megterheléssel járó helyzet a szervezetben a normális fiziológiás állapotoktól való eltéréshez vezet.

A stressz fogalmát elsőként Selye János fogalmazta meg. Selye szerint „*a stressz a szervezet túlterhelt, túlerőltetett állapota, a test aspecifikus reakciója mindenfajta igénybevétellel szemben*”. Az 1936-ban közölt Nature cikk megjelenése után, azonban a fogalom egyre szélesebb értelmezést nyert. Mindezt segítette LEVITT (1980), LARCHER (1987) és GÁSPÁR (2002) munkája is. Korszerű megfogalmazás szerint SZIGETI (2018) így definiálja a stresszt: „*A stressz az a fiziológiai állapot, amelyben a növények növekedése, fejlődése és szaporodása az optimális alkalmazkodás tartományán kívül, a fokozott környezeti terhelés miatt a genomban meghatározott lehetőségek alatt marad.*” Ezen definíció értelmében a stressz a növény élettani állapotát jellemzi és nem a hatótényező maga. Amit a Selyei értelmezés szerint így a stresszor elnevezés „illet”.

Egy stresszor, ami egy élettani alkalmazkodást eredményező elem, specifikus és aspecifikus reakciókat idézhet elő a növényi szervezetben. De mielőtt bővebben megvizsgálánk a növények stresszre adott reakcióit, ismernünk kell magát a stresszort. LEVITT (1972) szerint két nagy csoportja ismert a növényeket érő stresszhatásoknak: biotikus és abiotikus. Az abiotikus stresszorok általában környezeti hatások (3.2. ábra), melyek típustól, intenzitástól és időtartamtól függően rendkívül különböző válaszreakciókra kényszerítik a növényeket. Ezek a tényezők ritkán jelentkeznek külön-külön, általában komplex módon fejtik ki a hatásukat.

Például egy nyári időszakban, amikor megnő a napsütéses órák száma, egy időben éri a növényt erős fényhatás, magas hőmérséklet és az ezekkel gyakran együtt járó vízhiány.



**3.2. ábra.** Az abiotikus stresszorok csoportjai LEVITT (1972) szerint.

Az abiotikus stresszorok szélsőséges megjelenései a kultúrnövényekben is évről évre rendkívül nagy károkat okoznak. Kukoricánál például több mint 60%-os, búzánál több mint 80%-os termés kiesést is okozhatnak, ehhez képest a biotikus stresszorok (kórokozók, rovarok, gyomok) hatása átlagosan 30–40%-os terméskiesést eredményezhet (WANG és mtsai 2003). Nem megfelelő védekezés esetén azonban a gyomosodás is okozhat akár 60-70%-os terméskiesést (HARKER 2001, GHARDE és mtsai 2018).

A mezőgazdaságot leginkább érintő környezeti hatás a szárazság, ezért a dolgozatom további részében részletesen a szárazságstresszel foglalkozom.

### **3.5. A szárazságstressz**

A legtöbb növény életciklusa során ki van téve rövidebb vagy hosszabb ideig tartó vízhiányos stressznek. De mikor beszélhetünk szárazságstresszről?

A legáltalánosabb megfogalmazás szerint a szárazságstressz akkor alakulhat ki a növényeknél, ha nincs jelen a talajban elegendő mennyiségű és megfelelő minőségű víz, például az erős párologtatás, a fagy vagy a talaj magas sótartalma miatt. Szűkebb értelemben akkor beszélhetünk vízhiányról, amikor a növény transzspirációja meghaladja a víz felvételét (BRAY 1997, SANDLER és mtsai 2014). A mezőgazdasági kutatások elsősorban a tenyészidőszakon belül fellépő szárazságot értelmezik szárazságstresszként, az alacsony talajnedvességi szint következményét a csökkent termésmennyiség alapján mérik (PASSIOURA 2007). Mivel a szántóföldön a szárazsághoz gyakran egyéb stressz (hő-, só-, -fénystressz) is társulhat, illetve maga a vízhiány is kiválthatja ezeket (pl.: tápanyaghiány, vagy felesleg a szállítófolyamatok károsodása miatt), a szárazságstressz megjelenése tehát széles skálán értelmezhető. Az egyes növényfajok és fajták számára a szárazságstressz kialakulása más más vízhiányos állapothoz köthető a különböző fenofázisokban. Sőt, egy fajtán belül is eltérő érzékenységet jelenthet a különböző korról és kondícióval bíró egyedek esetében (CSEUZ és PAUK 2004). Legyen szó bármilyen értelemben kialakuló vízhiányról, az kihat a növény növekedésére,

életfunkcióira, valamint a termés mennyiségére és minőségére is (BOYER 1982, AKINCI és LÖSEL 2012). Ha a talaj nedvességtartalma kritikus szint alá csökken, akár a növény pusztulásához is vezethet. A növények azonban képesek leküzdeni a szárazságstresszt különböző genetikai és adaptív mechanizmusaik által. Ezek révén olyan fiziológiai és biokémiai változásokon mennek keresztül, mely a vizet jobban hozzáférhetővé teszi számukra (ALI és mtsai 2014).

### **3.5.1. A szárazságstressz hatása a növények növekedésére**

A szárazságstressz egyik fő jellemzője, hogy nem minden esetben lép fel hirtelen, hanem fokozatosan és a tünetek erősödésével jelentkezik.

A gyökérszőrök már kisfokú szárazságstressz esetén érzékelik a csökkent talajnedvességet (OYIGA és mtsai 2019), melynek eredményeként csökken a sejtek hidrosztatikai nyomása. Ennek következtében a sztómák záródnak, amely kihat a levél- és gyökérszövetek feszességére, a sejtfal megnyúlására, valamint növekedésükre (ZWIENIECKI és mtsai 2004, KUSAKA és mtsai 2005, LOBELL és GOURDJI 2012, MUSCOLO és mtsai 2014). A sejtnövekedés gátlása a levelek növekedésének lassulása (BLUM 1996, TARDIEU és mtsai 2000) mellett nagymértékben befolyásolja a levelek számát, méretét, alakját és tömegét (MÉSZÁROS és mtsai 2007). A vízvesztés megakadályozására hatékony stratégia a levelek számának csökkentése (LAFITTE és mtsai 2004), ezáltal a párologtató felület mérséklése (PASSIOURA 1988, BLUM 2005).

A vízhiány a gyökérnövekedést is befolyásolja, általában a gyökérhajtás aránya változik meg. HOFFMANN és mtsai (2006) búza fajták későbbi fejlődési fázisánál alkalmazott vízelvonó kezelés hatására a gyökér/hajtás arány növekedését tapasztalta. Takarmányborsó fajták és

vonalak esetében igazolták, hogy különböző PEG oldattal történő kezelés hatására a gyökérhossz nagyobb mértékben csökkent a 3. napon mért adatok alapján, mint a 6. napon, illetve, hogy a hajtásfejlődést jobban gátolta a stressz, mint a gyökérnövekedést (ISZÁLYNÉ 2007). A szárazságstresszel szembeni védekezésben a gyökerek kulcsfontosságú szerepet játszanak, hiszen szerepük van a vízvesztés észlelésében (JANIAK és mtsai 2016, KSOURI és mtsai 2016), a víz elérésében (TARI és mtsai 2003, EHDAIE és mtsai 2012, LYNCH és mtsai 2014, PALTA és YANG 2014, PAEZ-GARCIA és mtsai 2015) valamint a vízhiányos stresszhez való alkalmazkodásban (GENG és mtsai 2018, SCHMIDTHOFFER és mtsai 2018). A gyökér behatolását segíti a kemény, száraz talajba a hosszabb elsődleges és oldalsó gyökér fejlesztése (JOVANOVIC és mtsai 2007), a mélyebb és sűrűbb gyökérszövet (WASSON és mtsai 2012, COMAS és mtsai 2013, UGA és mtsai 2013), a gyökérszőrök és a nagyobb átmérőjű gyökércsúcsok megléte (LYNCH és mtsai 2014).

### **3.5.2. A szárazságstressz hatása a növények fotoszintézis élettanára**

A növények növekedési paramétereit valamint terméshozamát nagyban meghatározza a fotoszintézis, melynek folyamata fontos szerepet játszik a növények aszályra adott válaszreakcióinak értelmezésében.

Erősebb vagy hosszabb ideig tartó szárazság esetén a stressz a fotoszintetikus folyamatokra is hatást gyakorol (HOFFMANN és mtsai 2006, CHAVES és mtsai 2009). A vízhiány következtében kialakuló turgorcsökkenés hatására abszcizinsav termelődik és a sztómák záródnak (HENSON és mtsai 1989). A gázcseré gátlása és a vízhiánnyal jellemzően

együtt járó magas hőmérséklet és fényintenzitás a fotoszintetikus folyamatok gátlását, fotoinhibíciót vált ki, többek között károsodik a PSII, és reaktív oxigén származékok szabadulnak fel (ARO és mtsai 1993; 2005, BAKER és ROSENQVIST 2004, ZLATEV 2009, VAZ és SHARMA 2011), megváltozik a növények fotoszintetikus aktivitása és a fotoszintetikus elektrontranszportlánc működése (BAKER és ROSENQVIST 2004, BAKER 2008). A fotoszintetikus aktivitás változásának követésére széles körben elterjedt a klorofill-a fluoreszcencia indukciója, ami a II fotokémiai rendszer működését méri. Jellemző értékei az Fo, Fm, Fv, Ft, melyekből kiszámíthatók a fotoszintetikus apparátus működését jellemző paraméterek. Az így meghatározott paraméterek jól használhatók különböző rendellenességek (kártevők által okozott károk, különböző stresszek, korai öregedés) megállapítására (BAKER és ROSENQVIST 2004, BAKER 2008, BĄCZEK-KWINTA és mtsai 2011). Az Fv/Fm arány - mely a II fotokémiai rendszer maximális kvantum hatásfokát adja meg – változásából következtetni tudunk a növény fotoszintetikus kapacitására (JAMIL és mtsai 2007, TANG és mtsai 2007, BALOUCHI 2010). A legtöbb növényfaj esetében a sérülésmentes, egészséges levelek Fv/Fm értéke 0,8 körüli, ennél alacsonyabb érték a PSII reakcióközpont sérülésére utal. Kadmiumstressz hatására a fotoszintetikus aktivitás csökkenését írták le SOLTÍ és munkatársai (2008). RAPACZ és mtsai (2010) szerint a különböző genotípusok között is megfigyelhető a növények aktivitásbeli eltérése. KHAMSSI és NAJAPHY (2012) és MAMNOUIE és munkatársai (2006) szerint a magasabb fotokémiai hatékonyság szerepet játszik a búzafajták szárazságtűrő képességében, melynek megállapítására egyes vizsgálatok szerint az Fv/Fm paraméter is alkalmas bélyeg lehet (MAMNOUIE és mtsai 2006, SKRIBANEK és mtsai 2016).

Az elnyelt fény energiája egyrészt hasznosulhat a fotoszintetikus folyamatokban, másrészt a nem hasznosuló fény energia disszipációs folyamatok során relaxálódik. A nem-fotokémiai kioltás (NPQ) változása utal a növények stressz állapotára, valamint arányos a környezeti stressz, például a vízelvonás mértékével (CALATAYUD és mtsai 2006, HASSAN 2006). Az NPQ jellemző napi ingadozást mutat, a délutáni magas hőmérsékleteknél, illetve a nyári vízszegény hónapokban is jelentős mértékben, akár 60–70%-kal is változik (FARIA és mtsai 1998). Nitrogénadagolással mérsékelhető a nem-fotokémiai kioltás, azaz a szárazsághatás (SHANGGUAN és mtsai 2000).

A sztómák nyitott állapotával arányos paraméter a sztómakonduktancia, mely ozmotikus stressz hatására több növényfajnál is csökkenést mutat (QUARRIE és JONES 1979, TARDIEU és mtsai 2006, DOHENY-ADAMS és mtsai 2012, LI és mtsai 2017). A növényi szövetek ozmotikus potenciáljának megtartására szolgál a gázcsere nyílások gyors zárása, ez azonban hatással van a szövetek CO<sub>2</sub> ellátottságára (HIDEG és mtsai 2006). A folyamat regulációja részletesen ismert, amiben nélkülözhetetlen szerepe van az abszcizinsav szabályozó funkciójának (TARDIEU és mtsai 2006).

### **3.5.3. A prolin szerepe a szárazságstresszben**

A lassan kialakuló szárazságstressz során a növények ozmolitikumok segítségével tartják fenn a sejtek folyamatos vízfelvételét. Ilyen ún. kompatibilis molekuláknak tekinthetők az aminosavak, azon belül is a prolin, a cukrok és a cukoralkoholok egyes típusai (CHEN és MURATA 2002). A prolin mennyisége víz-, illetve sóstressz hatására egyaránt nő a baktériumokban, gombákban, moszatokban és a

növényekben (CSONKA 1989, DELAUNEY és VERMA 1993, YOSHIBA és mtsai 1995). A különféle stresszhatásoknak kitett növényekben, funkcionálhat fém kelátként, antioxidánsként és szignál molekulaként is (HAYAT 2012). A prolin kisméretű apoláris aminosav, olyan hidrofil vegyület, amely enzimatisz regulátorként is szerepel (GALIBA 2001).

Vízhiány hatására akkor is akkumulálódik a növényekben, ha elegendő mennyiségű víz van jelen a gyökérközegben, de a gyökerek általi felvétele nehéz vagy gátolt (PÁLFI és BITÓ 1970). BANDURSKA (2000) különböző árpa genotípusokban vizsgálta a polietilén-glikol (PEG) által kifejtett szárazság membránsérülésre gyakorolt hatását. Vizsgálataik eredményei szerint a nagyobb prolin akkumulációs képességgel rendelkező genotípusoknál kisebb mértékű membránkárosodás mutatkozott. A prolin felhalmozódás és a szárazságstressz között SINHA és mtsai (2006) kerestek összefüggést. A prolin megfelelő indikátora lehet a szárazságstresszhez való alkalmazkodásnak, annak ellenére, hogy egyéb stressz hatására is nő a szintje (SHAFIQ és mtsai 2019). A prolin felhalmozódása hideg, valamint fagy stressz során is megfigyelhető, azonban csak a vízhiánynak kitett növényekben érheti el a prolin szint az összáminosav tartalom 80%-át. Optimális vízellátottságnál kis mennyiségben mutatható ki a levelekből. Az úgynevezett prolin-próba alkalmas a növények vízhiányának kimutatására. A módszer alkalmazása azért is ajánlott, mert a prolin szint összefügg a szárazsághatással (GALIBA 2001).

### **3.5.4. Az oldható cukrok szerepe a szárazságstresszben**

A szénhidrátoknak jelentős szerepe van a növények élettani folyamataiban. Ennek következtében bármely olyan változás, ami stresszt



okozhat (vízhiány, sótartalom növekedés stb.) a növényekben az egyszerű cukrok mennyiségének változásában is megnyilvánul. (Vízhiány csökkenése hatással van a cukorakkumulációra.) Aszályos időszakban az oldható cukrok, mint például a szacharóz, glükóz és a fruktóz szerepet játszanak a fotoszintézis anyagcsere útvonalainak szabályozásában. A keményítő lebontásának következtében nő a cukrok koncentrációja, ami befolyásolja egyes gének kifejeződését, így változik a fehérjemintázat is. Magas cukortartalom esetén csökken a fotoszintézisben részt vevő enzimek transzkripszintje, míg a szénhidrátok lebontásában szerepet játszó, továbbá a raktározott poliszacharidok, lipidek bontását katalizáló enzimek mRNS-mennyisége nő (STITT és mtsai 2007). A fokozott légzés, és a csökkent CO<sub>2</sub> fixáció miatt csökken a szénhidrát áramlás, valamint a szacharóz grádiens.

Az oldható cukrok, köztük a szacharóz is képes vízmegkötésre, ezzel elősegíti, hogy a sejthártya foszfolipidjei folyékony-kristályos állapotban maradjanak, illetve a vízdékony proteinek strukturális változását akadályozza meg, gátolja kicsapódásukat vízvesztés esetén. Paradicsomnál vizsgálták, hogy szalicilsavas kezelés milyen mértékben befolyásolja (szerves vagy szervetlen) ozmotikumok szintézisét, illetve melyek azok, amelyek elősegítik az ozmotikus adaptációt sóstressz alatt. Szalicilsavas kezelés után a hajtás szöveteiben nő a vízpotenciál, a szerves ozmotikumok (szénhidrátok) akkumulációja következtében. A gyökérben és a hajtásban egyaránt nő az oldható cukortartalom. A gyökérben elsősorban a szacharóz, a levelekben a hexózok, a glükóz és a fruktóz akkumulálódik (SZEPESI 2009, DONEVA és mtsai 2020, JANDA és mtsai 2020)

A növényi anyagcserében a szárazság hatására bekövetkező változások érintik a szén és a nitrogén metabolizmusának folyamatait is. Az oldható szénhidrátok mennyisége megemelkedik, különös tekintettel a diszacharidokra (FORD és WILSON 1981). A levelek oldható nitrogén tartalma szintén megnő, melynek oka a lebontó folyamatok térnyerése, a csökkent fehérje szintézis és az újonnan szintetizálódó aminosavak mennyiségének emelkedése (BARNETT és NAYLOR 1966).

### **3.5.5. Az árpa szárazságtűrésében szerepet játszó gének**

#### **3.5.5.1. Az árpa szárazságtűrését meghatározó fontosabb gének/géncsaládok**

A szárazságtűrés összetett tulajdonság. A növényekben a transzkripció megváltoztatásával a stresszel kapcsolatban álló olyan géneket is aktivál (MAZZUCOTELLI és mtsai 2008), amelyeknek szerepe van a stabil terméshozam biztosításában (TESTER és LANGRIDGE 2010). Az agrárkutatók szempontjából nagy jelentőségű a növényi adaptáció hatékonyabb megismerése, új gének és metabolikus utak azonosítása (SHAAR-MOSHE és mtsai 2015). A termesztett árpa (*Hordeum vulgare* L.) szárazságtűrésénél a legtöbbet vizsgált géneket az 3.2. táblázat foglalja össze.

**3.2. táblázat.** Az árpa szárazságtűrésében szerepet játszó fontosabb gének, géncsaládok.

<b>Gén neve</b>	<b>Vizsgált növény</b>	<b>Vizsgált tulaj- donság</b>	<b>Szerző(k), évszám</b>
<b>DHN</b> gének	<i>Hordeum spontaneum</i> K Koch	Szárazságstressz	SUPRUNOVA és mtasi 2004
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	KARAMI és mtasi 2013
<b>Hsdr4</b>	<i>Hordeum spontaneum</i> K Koch	Szárazságstressz	SUPRUNOVA és mtasi 2007
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	AKASH és mtasi 2009, PAPAEFTHIMIOU és mtasi 2012a; 2012b, MEZER és mtasi 2014, HARB és SAMARAH 2015, BINOTT 2015
<b>HSPs</b>	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	SVOBODA és mtasi 2016, TEMEL és mtasi 2017,
	<i>Hordeum vulgare</i> L és <i>Hordeum spontaneum</i> K Koch	Szárazságstressz	XIA és mtasi 2013
<b>HVA1</b>	<i>Hordeum vulgare</i> L. var. <i>nudum</i> Hook.	Szárazságstressz	YAO és mtasi 2017
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	SNIEGOWSKA-ŚWIERK és mtasi 2015
	<i>Hordeum distichon</i> L.	Szárazságstressz	WÓJCIK-JAGLA és mtasi 2012
	<i>Hordeum vulgare</i> ssp. <i>vulgare</i>	Szárazságstressz	QIAN és mtasi 2007
<b>P5CS</b>	<i>Hordeum vulgare</i> var <i>nudum</i> .	Szárazságstressz	DENG és mtasi 2013
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazság - és sóstressz, ABA kezelés	ABU-ROMMAN és mtasi 2011
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	BANDURSKA és mtasi 2017
<b>P5CS1</b>	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	XIA és mtasi 2017
<b>P5CS2</b>	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	WEHNER és mtasi 2016

A Hsdr4 (*Hordeum spontaneum* drought responsive 4) gént SUPRUNOVA és mtsai (2007) azonosították, melynek expressziójában különbség mutatkozott a szárazságstresszre érzékeny (JS1 és JS2) és toleráns (JR1 és JR2) árpa genotípusok között. A gén az árpa 3H kromoszómájának hosszú karján az EBmac541 és EBMag705 markerek között helyezkedik el. A Hsdr4 szerepére vonatkozó kutatásokat végeztek AKASH és mtsai (2009) is. Tíz különböző, szárazságtűrésben szerepet játszó gént (Hsdr4, HVA1- *Hordeum vulgare* aleuron 1, CBF3- C-repeat binding factor 3, HvCBF4 *Hordeum vulgare* C-repeat binding factor 4, 1-sst- sucrose:sucrose 1-fructosyltransferase, Dhn1- Dehydrin 1, Dhn3- Dehydrin 3, Dhn5- Dehydrin 5, Dhn6- Dehydrin 6, Dhn9- Dehydrin 9) vizsgáltak, azonban a vizsgált gének transzkripciós szintje között nem találtak egyértelmű különbséget. A szárazságstressznek kitett árpa genotípusok differenciálódásának tanulmányozására hasznos markergén lehet a HvNCED2 (*Hordeum vulgare* 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 2), HvDHN1 gének mellett a HvHsdr4 is (HARB és SAMARAH 2015). PAPAETHIMIOU és TSAFTARIS (2012a) a Hsdr4 génnel szemben vizsgálta a HvPKDM7-1 gén szerepét. A HvPKDM7-1 transzkripciós szintje a szárazságstressz tizedik napján a közepesen szárazságtűrő Caresse fajtánál ötszörösére, a szárazság-toleráns Demetra fajtánál tizenötszörösére emelkedett. Ugyanakkor a Hsdr4 esetében a Caresse fajtánál háromszorosára, a Demetra fajtánál ötszörösére nőtt a transzkripciós szint. A HvPKDM7-1 génhez hasonlóan a HvTX1 gén expressziójának mérésekor szintén a Hsdr4 gént alkalmazták referenciagénként. A vízelvonással kiváltott szárazságstresszt követő tizedik napon a HvTX1 transzkriptumának expressziója megnőtt ( $\Delta\Delta Ct$ : 2,979) a Hsdr4 transzkriptumának expressziójával ( $\Delta\Delta Ct$ : 2,456) szemben

(PAPAEFTHIMIOU és TSAFTARIS 2012b). Szárazságstressz esetén mindkét vizsgált gén hatékonyabbnak bizonyult a Hsdr4 génnel szemben. A Hsdr4 gént, mint a vízhiány során fellépő szárazságtűrésben résztvevő gént említik még CHEN és mtsai (2008), GOUS és mtsai (2015), valamint BLÁHA és STŘEDA (2016). BINOTT (2015) szerint a Hsdr4 expressziója erősebben indukált a levelekben, mint a gyökerekben. MEZER és mtsai (2014) véleménye szerint a HvZIP1 (b-ZIP-típusú transzkripciós faktort kodoló) és a Hsdr4 gének nemcsak stressz jelzésére alkalmasak, hanem a szárazságtűrés markerei is lehetnek.

A kiszáradás következtében többféle dehidrin gén expresszálódik, úgymint a Dhn1, Dhn3, Dhn5, Dhn6 és Dhn9. Ezeknek a géneknek funkcionális szerepük van a vadon élő árpa fajok dehidratációs toleranciájának kialakításában (SUPRUNOVA és mtsai 2004). 13 gént sorolnak a dehidrin multigén család közé, közülük kettő (Dhn3 és Dhn9) stresszhatás alatt közvetlen összefüggést mutatott olyan növényélettani paraméterekkel, mint a klorofill-tartalom, az ozmotikus koncentráció, a sztómakonduktancia és a növényi biomassa (KARAMI és mtsai 2013).

A különböző árpa genotípusoknál a prolin felhalmozódása és a szárazság tolerancia közötti kapcsolat nem egyértelmű. Bizonyos eredmények azt mutatják, hogy ezen aminosav felhalmozódása általában a levéldehidratáció tünete, és a stresszérzékenységhez kötődik (HANSON és mtsai 1977). A P5CS gén elnyomott expressziója és a szabad prolintartalom csökkentése nem befolyásolta a tibeti hullless (pelyvátlan) árpa (*Hordeum vulgare* var. nudum) szárazságtoleranciáját (DENG és mtsai 2013). Mások pozitív kapcsolatot fedtek fel az aszály által indukált prolin felhalmozódás és a stresszel szembeni rezisztencia között (SINGH és mtsai 1972, AHMED és mtsai 2013). A kutatások szerint a P5CS gén a szárazság

következtében aktiválódik és a delta-1-pirrolin-5- karboxilát szintáz szintézisében vesz részt (ABU-ROMMAN és mtsai 2011, WEHNER és mtsai 2016, XIA és mtsai 2017). Maresi és Cam/B1/C1 árpa genotípusok leveleiben a P5CS gén fokozott expresszióját már mérsékelt vízhiány jelenlétében is megfigyelték. A megnövekedett expresszió a prolin szintéziséért felelős anyagcsere-útvonalak korai aktiválását jelzi, amelynek révén csökken a vízvesztés mértéke, ezzel is megakadályozva az aszály negatív hatását (BANDURSKA és mtsai 2017). A HvP5CS genetikai variációja igen sokféle. A HvP5CS1 gén polimorfizmus vizsgálata világszerte begyűjtött 287 árpan történt meg. Öt polimorfizmus szoros összefüggést mutatott az árpa szárazságtűrésével (XIA és mtsai 2017). A fenti eredmények alapján kijelenthető, hogy a HvP5CS gén aszálystressz során indukálódik, szerepe van a prolin bioszintézisének aktiválásában, genetikailag sok variációja ismert.

A hősokk fehérjék (HSP: Heat shock protein) szintézisét egyéb tényezők mellett a magas hőmérséklet által kiváltott stressz okozza, a transzkripciós szintjük erősen korrelál a stressz időtartamával, ami a stressz után bekövetkező eliminációnál elkezdi csökkenni (HAYANO-KANASHIRO és mtsai 2009). A szárazságtűrő fajtáknál különbség mutatkozik a HSP17 fehérjék felhalmozódása során (SVOBODA és mtsai 2016). Árpa növények fiziológiai állapotának, valamint a HSP17 gén expressziójának változását vizsgálták kontroll és szárazsággal kezelt növényeken. A tizenkét napig tartó kezelés során a HSP17 gén expressziós szintje a kétszeresére emelkedett a szárazságnak kitett növényeknél (TEMEL és mtsai 2017). Összesen 30 országból származó 210 árpafajtán a HSP17.8 gén nukleotid polimorfizmus vizsgálatát végezték el. A detektált 11 SNP (single nucleotide polymorphism) közül mindössze négy

használható DNS markerként a marker-asszociált szelekcióban (XIA és mtsai 2013). Ha a növény párologtatása meghaladja a vízfelvételt, a szövetekben és a sejtekben vízhiány keletkezik. Korlátozott vízfelvétel nem csak szárazság miatt alakul ki, hanem sóstressz vagy hidegstressz esetén is jelentkezhet (VERSALUS és mtsai 2006). FARALLI és mtsai (2015) génexpressziós vizsgálatok során megállapították, hogy az előzetesen alkalmazott rövid ideig tartó hőstressz hatására olyan stresszfüggő gének (HSP17, HSP18, HSP26 és HSP70) aktiválódnak, amelyek csökkenthetik hőstresszt követő sóstressz negatív hatásait. Az aszály során bekövetkező brasszinoszteroid termelés zavarainak a növényekre gyakorolt hatását HSP70 és HSP90 génekkel kapcsolatban vizsgálták. A HSP70 transzkriptum felhalmozódása magasabb, a HSP90 transzkriptum felhalmozódása alacsonyabb volt a Delisa fajtából mutációval létrehozott, közepes magasságú 527DK fajtában. A brasszinoszteroidok azonban kis mértékben felelősek a növekedés szabályozásáért (JANECZKO és mtsai 2016). A hőszokkfehérjék megjelenése annak ellenére, hogy elsősorban a magas hőmérsékleti stresszre jellemzőek, összefüggésbe hozhatók a szárazságtűréssel. Az eddigi eredmények alapján a HSP17 gén tekinthető a leginkább hatékonyknak.

A HVA1 (*Hordeum vulgare* aleuron 1) gén a LEA3 (late embryogenesis abundant protein, group 3) csoport tagja és jelenléte szorosan kapcsolódik a vízhiányhoz. YAO és mtsai (2017) 28 tibeti hullless árpa fajta génexpressziós vizsgálatát végezték el. A fajták között a szárazságtűrés szempontjából voltak nagy (Handizi), közepes (Kunlun 12) és gyenge (Dama) tűrőképességűek. A PEG 6000 által indukált HVA1 gén magasabb transzkripcióját figyelték meg a nagy tűrőképességgel rendelkező fajtánál (Handizi). A HVA1 gén klónozásával és a többszörös

szekvenciaillesztés alkalmazásával a különböző fajták HVA1 cDNS-szekvenciáját hasonlították össze. A cDNS 642 bázispárból állt, és 213 aminosavat kódolt. A Handizi és Dama fajták aminosavszekvenciája azonos volt, a Kunlun 12 fajtánál a 197. aminosav eltérést mutatott a másik két fajtához képest. Ezzel bizonyították, hogy a HVA1 kifejeződési szintje a szárazság tolerálásának megbízhatóbb markere, mint a HVA1 genetikai szerkezete. Az aktin filamentum (AF) hálózatának szárazság során bekövetkező változásait az aktin fehérjét (ACT11), az aktin depolimerizációs faktort (ADF1) kódoló génekkel és a HVA1 génnel összefüggésben vizsgálták. A toleráns fajtáknál aszály során csökkent a relatív víztartalom, amelyet a HVA1 expresszió növekedése és az aszály által kiváltott ACT11 és ADF1 transzkriptumok csökkenése kísért (SŃIEGOWSKA-ŚWIERK és mtsai 2015). A HVA1 gén, valamint a szárazságstressz alatt, illetve abszcizinsavval történő kezelés hatására az ozmotikus stressztolerancia kialakításában szerepet játszó SRG6 gén esetében megfigyelték, hogy a két gén expressziója nagymértékben korrelál az árpa genotípusok szárazságtűrésével. Mindkét vizsgált gén nagyobb mértékben fejeződött ki az aszályt toleráló genotípusokban. A HVA1 gén legmagasabb transzkripciós szintjét azon fajták esetében figyelték meg, ahol a levél vízpotenciálja jelentősen csökkent. A szárazság-toleráns genotípusban az abszcizinsav (ABA) bizonyult erősebb jelátviteli útnak. Az SRG6 gén esetében az elsődleges jel, amely kiváltotta a transzkriptum felhalmozódását, az abszcizinsav volt, de a szárazság-toleráns genotípus esetén közvetlen hatásként a levélben fellépő vízhiány is kiválthatja a gén expresszióját. A HVA1 génexpresszióját tehát elsődlegesen a vízhiány, az SRG6 génnél pedig az abszcizinsav váltotta ki (WÓJCIK-JAGLA és mtsai 2012). A HVA1 gén szekvenciáját és



expresszióját a tibeti hulless árpában is vizsgálták. Szenzitív és toleráns genotípusokat azonosítottak a vízveszteség (WLR), a malondialdehid (MDA) és a prolin-tartalom alapján. Az alacsony malondialdehid-tartalom, az alacsony WLR-értékek és a magas prolin-tartalom összefüggést mutatott az aszályt toleráló genotípusoknál. A kvantitatív valós idejű PCR eredmények alapján a HVA1 gén relatív expressziós szintje mindig magasabb volt a toleráns genotípusokban, és gyorsan növekedett a 2-4 órás dehidratáció után. Az érzékeny genotípusok HVA1 expressziója 8 és 12 óra között mutatott gyors növekedést. QIAN és mtsai (2007) szerint a HVA1 szekvenciája és expressziója összefüggésben lehet a különböző szárazságtűrő genotípusokkal.

A szárazságtűrés kialakulása egy nagyon összetett folyamat (állandóan változó egyensúlyi állapot) révén valósul meg. A mai modern molekuláris biológiai eljárásoknak köszönhetően a tudomány egyre több ismerettel rendelkezik a gének részletes jellemzése révén a szárazságtűréshez való alkalmazkodásról. Egy-egy vizsgált gén transzkriptum felhalmozódását vizsgálva a vízhiányt jobban tűrő fajtáknál hatékonyabb génexpresszió figyelhető meg. Ezen ismeretek nagyban segíthetik a nemesítők munkáját a köztermesztésbe vont fajták szárazságtoleranciára történő szelektálásában (SCHMIDTHOFFER és mtsai 2019).

### **3.6. Az algák szerepe a szárazságstressz elleni védekezésben**

A növényi biostimulánsok közé tartoznak az algák is. Megfelelnek az Európai Biostimulátorgyártók Szövetsége (EBIC) által elvárt követelményeknek, miszerint *„a biostimulátor olyan hatóanyagokat és/vagy mikroorganizmusokat tartalmazó készítmény, mely közvetlenül*

*aktiválja és szabályozza a gyökér és gyökérszóna működését, valamint a hajtáson keresztül a növények anyagcsere folyamatait”*(BÍRÓ 2019).

Az első mezőgazdasági célokra felhasznált algakivonatot az 1940-es évek végén fejlesztették ki (CRAIGIE 2011) és napjainkban is számos folyékony vagy por alakú tengeri alga készítmény létezik (KHAN és mtsai 2009). Használatuk a mezőgazdaságban számos előnnyel jár, például serkentik a növények növekedését és stressztűrő képességét (OOSTEN és mtsai 2017), megnövelik a virág- és terméskötődést, késleltetik az öregedést (CROUCH és VAN STADEN 1994, KHAN és mtsai 2009, METTING és mtsai 1990), valamint a kezelt növények jobban ellenállnak a biotikus stressz hatásoknak (CRAIGIE 2011, CROUCH és VAN STADEN 1994, Khan és mtsai 2009, Metting és mtsai 1990). Legyen szó akár a talaj, akár a levél algakivonattal történő kezeléséről, kedvező hatásuk nem magyarázható a kivonatban lévő makro- és mikroelemekkel, hiszen olyan kis koncentrációban és mennyiségben juttatják ki őket, hogy nem képesek élettani válaszokat indukálni (CRAIGIE 2011, CROUCH és VAN STADEN 1994). Azonban a növényi hormonok és más elicitor molekulák, például poliszacharidok lehetnek olyan stimuláló aktív anyagok, amelyek alacsony koncentrációban is képesek kifejteni az élettani hatásukat (CRAIGIE 2011, CROUCH és VAN STADEN 1994, KHAN és mtsai 2009, PÖTHE és mtsai 2014). ÖRDÖG (2015) zöldalgák hormontartalmának és összetételének műszeres analitikai mérései alapján igazolta, hogy számos zöldalga képes növényi hormonok termelésére, ezért a mikroalgák, a tengeri algakivonatokhoz hasonlóan alkalmasak lehetnek a termesztett növények növekedésének és fejlődésének kedvező befolyásolására.

Köztudott, hogy a fitohormonok (például abszcizinsav, auxinok, citokininek, szalicilsav, jazmonsavak, brasszinoszteroidok stb.)

fokozhatják a különféle növényfajok abiotikus stressztűrő képességét (beleértve az aszálytűrést is) és fontos metabolikus célpontnak tekinthetők az abiotikus stressztűrő növények termesztésében (RATNAKUMAR és mtsai 2016, WANI és mtsai 2016). Az abszcizinsav (ABA) szabályozza a növények növekedését és szárazságtűrését (SHINOZAKI és YAMAGUCHI-SHINOZAKI 2000, TARI és mtsai 2003, ZHANG és mtsai 2020), valamint egyéb biotikus és abiotikus stresszre adott válaszreakciók szignál molekulája (MA és mtsai 2019, WANG és mtsai 2019).

A gyökérből a xilémen keresztül jut el a hajtás különböző részeibe, ahol szabályozza a transzspirációs vízvesztéséget és a levélnövekedést. A hajtást elérve az apoplastba jut, ahol a zárósejtekből történő kálium kiáramlás révén a gázcsereyílások záródását idézi elő (BÜSSIS 1998), így csökkentve a párologtatást és a sztómakonduktivitást, ami a szárazságstressz szempontjából a hormon egyik legfontosabb hatása.

Számos védekezéssel kapcsolatos folyamatot szabályoz mint például ozmotikumok termelését, az oxidatív stresszt elhárító rendszerek aktiválását, védő- és csatornafehérjék szintézisét (BARNABÁS és mtsai 2008, WANI és KUMAR 2015). Indukálja különböző LEA (késői embriófejlődés (Late embryogenesis abundant) fehérjéi) (GALAU és mtsai 1986), RAB (ABS-re válaszoló (responsive to ABA), dehidrin, és regulátor (például protein-kinázok) (GÓMEZ-CADENAS és mtsai 1999) fehérjéket kódoló gének expresszióját.

Az algák speciális anyagcsere utakon termelt metabolitjai többek közt a környezet és az algák közti kapcsolatok fenntartásához szükségesek (BOUSSIBA 1988). ÖRDÖG és munkatársai (2004) mikroalgákban észleltek citokinineket. OSMAN és munkatársai (2010) a *Nostoc entophyllum* esetében 95,8 ng/mg citokinin és 19,8 ng/mg abszcizinsav tartalmat mértek.

STRIK és munkatársai (2002) a *Tetracystis sp* mikoalga esetében  $0,1 \text{ mg L}^{-1}$  citokinin-szerű és  $0,3 \text{ mg L}^{-1}$  auxin-szerű aktivitás mértékét. JÄGER és munkatársai (2010) kukorica (*Zea mays* L.) biotesztekkel igazolta a mikroalgák citokinin- és auxinszerű hatását. A citokinin az auxinnal együttesen a sejtmegnyúlást stimulálja. Gátolják az idősebb szövetek öregedési folyamatait és szinte konzerválják a kloroplasztiszokat. Alkalmassak a transzspiráció csökkentésére, fokozzák a terméskötődést, növelik a levelek klorofill-tartalmát, a termés fehérje tartalmát, valamint serkentik a gyökér- és hajtásfejlődést (STIRK és mtsai 2013a, 2013b). Mindezt bizonyítja, hogy hormontermelő algák szuszpenziójával kezelt növényeknél javul a termés minősége, nő a terméshozam (ÖRDÖG és mtsai 2006).

### **3.7. A szántóföldi szárazságtűrés meghatározása**

A szántóföldi szárazságtűrés számszerűsítésére a kutatók különböző mutatókat alkalmaznak. A stressz érzékenységi indexet (stress susceptibility index – SSI) a genotípusok termés stabilitásának mérésére alkalmazzák (FISCHER és MAURER 1978, MOHAMMADI 2016, EL-SHAWY és mtsai 2017).

A stressz toleranciával (tolerance index – TOL) a kedvező és kedvezőtlen körülmények termésmennyisége közötti különbség számolható ki, ahol a magas TOL érték az adott genotípus stressz hatására bekövetkező érzékenységet jelzi (ROSIELLE és HAMBLIN 1981). ROSIELLE és HAMBLIN (1981) munkásságából ismert mutatók a harmónikus átlag (harmonic mean – HM) és az átlagos termés mennyiség (mean productivity – MP), amik az adott genotípus normál és vízhiányos körülmények között mért átlagos termésmennyiségét adják meg. A termés

index (yield index – YI) és a termés stabilitási index (yield stability index – YSI) a termés stabilitásának becslésére alkalmazható (BOUSLAMA és SCHAPAUGH 1984, LIN és mtsai 1986, GAVUZZI és mtsai 1997). FERNANDEZ (1992) a szárazságstressz esetén is magas terméshozamot produkáló genotípusok szelektálására stressz tolerancia indexet (stress tolerant index – STI) alkalmazott és a magas STI értékkel rendelkező genotípusokat tekintette toleránsnak. ARANYI NIKOLETTA RÉKA (2015) munkásságából ismert, hogy a különböző stressztolerancia indexek segítségével összehasonlíthatók a különböző környezeti feltételek mellett elért termésmennyiségek, ezáltal könnyebben elkülöníthetők és kiválaszthatók a szárazságtűrő genotípusok. Ehhez különböző a stresszhatás mértékének megfelelő indexek állnak rendelkezésre.

Egy több környezetes kísérletsorozatban (MET: multi environmental trials) a környezeti stresszek detektálására alkalmazott módszer, hogy a környezeti alkalmazkodás szempontjából fontosnak vélt fajtatulajdonságokat a fajták környezetenkénti várható teljesítményétől való eltéréssel (GEI genotype x environmental interaction) korreláltatják (COOPER és FOX 1996, és TOMCSÁNYI 2008). Az így kidolgozott bioassay módszer abban tér el a többitől, hogy a környezeti hatások felismerésére elégséges bélyegként tekint a fajtakísérletekben megtalálható fajtaváltozatosságra (SKRIBANEK és TOMCSÁNYI 2008).

A bioassay-módszert a tavaszi árpák szárazságtűrésének előrejelzésére hazánkban elsőként Tomcsányi András (TOMCSÁNYI 2012) alkalmazta. Ahhoz, hogy meghatározzák azokat a környezeti hatásokat, amelyek a fajtatelesítményeket befolyásolják országos kisparcellás, négy ismétléses fajtakísérleteket végeztek (3.3. ábra). Ennek alapja az volt, hogy a termőhelyenkénti eredményeket a fajtatulajdonságok függvényében

értelmezték. Ezen belül is a környezeti alkalmazkodás szempontjából fontosnak vélt fajtulajdonságokat korreláltatták a fajták várható teljesítményétől való eltéréssel (GE= genotype x environmental). Főkomponens analízissel meghatározták mely termőhelyek befolyásolják legjobban az adathalmaz szóródását, azaz a fajták eltérő viselkedése szempontjából melyek az aridabb és a humidabb környezetek. Ahol igazolható volt az eltérés, a fajták szárazságtűrését az Alföldön mutatott relatív előnyükkel jellemezték, amit  $GE_{ij}=X_{ij}-G_i-E_j+A$  képlettel határoztak meg.

Ahol:  $GE_{ij}$  = i-edik fajta j-edik helyen mutatott eltérése az átlagos teljesítményétől

$X_{ij}$  = i-edik fajta termésmennyisége a j-edik helyen

$G_i$  = i-edik fajta átlagos teljesítménye az összes hely átlagában

$E_j$  = j-edik kísérleti hely átlagos teljesítménye az összes fajta átlagában

A = kísérleti főátlag



**3.3. ábra.** Az árpa fajták szárazságtűrésének tesztelésére elvégzett kispárcellás szántóföldi kísérletek helyszínei.

## 4. ANYAG ÉS MÓDSZER

### 4.1. A kísérleti növények, fajtasor

Laboratóriumi vizsgálatokat összesen 23 tavaszi árpafajtán (*Hordeum vulgare* L.) végeztük (4.1. táblázat). Az ozmotikus stressz csíranövényekre gyakorolt hatását a Gabonakutató Nonprofit Kft. Táplánszentkereszti Növénynemesítő Kutatóállomás tájtörzskísérleteiben szereplő 22 tavaszi fajtára és nemesítési vonalon vizsgáltuk. Ezeknek a fajtáknak ismert a szántóföldi szárazságtűrő képessége, melynek meghatározása a 2011-es évi szántóföldi terméseredmények alapján történt (TOMCSÁNYI 2012). A 2011-es fajtasor választását az indokolta, hogy a 2011-es tavaszi hónapok az országos átlag alapján jelentősen szárazabbnak bizonyultak a sokéves átlaghoz képest. Ebben az évben az országos átlaghőmérséklet közel 1°C-al volt melegebb, a csapadékösszeg pedig átlagosan 200 mm-el volt kevesebb a szokásos 500-800 mm éves csapadékösszeghez képest. A 407,4 mm országos csapadékmennyiség 1901 óta a legalacsonyabb (www.met.hu). A szárazságstressz mérséklésére vonatkozó laboratóriumi kísérletekhez 9 Európában termesztett tavaszi árpafajtát és egy a szárazság szempontjából toleráns genotípust a *Hordeum vulgare* L. cv. Rihane-t, (ROMDHANE és mtsai 2020) vontunk be a kísérletekbe. A szaporítóanyagot a tápiószelei Növényi Diverzitási Központ biztosította. A 9 fajtát a szántóföldi szárazságtűrésük alapján választottuk ki, a szárazságtűrők: **Mandolina**, **GK Habzó**, **Marthe**, **KH Andrea**, vízigényesek: *Grace*, *Mauritia*, *KH Lilla*, vízigény szempontjából semlegesek: *Scarlett* és *Tatum* (5.1. táblázat).

**4.1. táblázat.** A tavaszi árpa gyűjteményünk fajtasorrendje és származása.

Sorszám	Név	Származás	Sorszám	Név	Származás
1	Mandolina	Hollandia	12	KH Lédi	Magyarország
2	GKS 9413	Magyarország	13	Quench	Csehország
3	GK Habzó	Magyarország	14	KH Andrea	Magyarország
4	GKS 903	Magyarország	15	Scarlett	Németország
5	Tatum	Németország	16	Bojos	Hollandia
6	Grace	Franciaország	17	Marthe	Németország
7	GKS 902	Magyarország	18	Explorer	Franciaország
8	Tocada	Németország	19	KH Lilla	Magyarország
9	GKS 901	Magyarország	20	Pasadena	Németország
10	Chill	Nagy-Britannia	21	Mauritia	Magyarország
11	Xanadu	Németország	22	KH Szinva	Magyarország
			23	Rihane	Szíría

**4.2. A kísérleti növények nevelése**

Minden fajtából 30-30 db szemtermést csapvízzel átitatott szűrőpapírra helyeztünk és szobahőmérsékleten (23 °C) előcsíráztattuk, majd a 2. napon csíráztató hálóra helyeztük. A csíranövényeket szobahőmérsékleten, laboratóriumi fényviszonyok mellett, folyadékkultúrában az első hat napban csapvízben neveltük (4.1. ábra). A növényeken a csíráztatást követő 7. napon stresszkezelést alkalmaztunk (20%-os PEG6000-es oldattal vagy kiszáritásos technikával). A laboratóriumi mérésekhez a kilencedik napon 10-10 darab növényről reprezentatív módon mintát vettünk, a csíráztató rácson „X” alakú vonalak mentén választottuk ki a mérések során felhasznált növényeket (ezzel megakadályozva a csíranövények tetszés szerinti kiválasztását).





**4.1. ábra.** Tavaszi árpfajták kontroll (felső sor) és szárazságstressznek kitett (alsó sor) csíranövényei.

#### **4.2.1. A kísérleti növényeknél alkalmazott kezelések**

Laboratóriumi méréseink két szakaszra oszthatók. Az első szakaszban az ozmotikus stressz hatását 22 tavaszi árpfajta 9 napos csíranövényeinél vizsgáltuk négy ismétlésben. A kezelések a következők voltak:

1. kontroll kezelés: a csíranövényeket a csíráztatástól számított 2. naptól a 9. napig csapvízben tartottuk, a csapvizet a 7. napon cseréltük.

2. ozmotikus stressz kezelés: két napig tartó polietilén-glikol 6000 (PEG6000) 20%-os oldatával történt, amit a csíráztatást követő 7. naptól csapvíz helyett alkalmaztunk.

- a fotoszintézis hatékonyságára vonatkozó méréseknél a kontroll és a vízelvonó kezelés mellett egy kiszáritásos (16 óra hosszan tartó) kezelést alkalmaztunk, ekkor a csíráztató rácson található fajtánként 30 db csíranövény gyökeréről a vizet először papírtörölő segítségével leittattuk, majd a csíranövényeket egy nyitott, folyadékot nem tartalmazó petri csészébe helyezve 16 óra hosszan laboratóriumi hőmérsékleten (23°C) tartottuk exikátorban 80%-os páratartalom mellett.

A második szakaszban a szárazsághatás mérséklésére vonatkozó kísérleteknél két alga hatását vizsgáltuk. A fotoszintetizáló prokarióta *Nostoc entophyllum* (MACC-612) és az eukarióta *Tetracystis sp.* (MACC-430) algákat a Mosonmagyaróvári Algagyűjtemény biztosította. A liofilezett állapotban kapott algákból desztillált vízzel 10 g L<sup>-1</sup> koncentrációjú szuszpenziót készítettünk, amit ultrahangos sejtroncsolóval (VirSonic 600, USA) kezeltünk 2 percig. A biostimuláns hatás tesztelésére a szuszpenziót 2 g L<sup>-1</sup>-re hígítottuk (ÖRDÖG 2015). A kísérletekhez minden alkalommal frissen készített mikroalga szuszpenziót használtunk, melyet a csíráztatástól számított 2. és 7. napon alkalmaztunk a következő kezeléseknél megfelelően négy ismétlésben:

1. minta (kontroll): nevelőközeg csapvíz, melyet a csíráztatást követő 7. napon frissre cseréltünk.
2. minta: nevelőközeg csapvíz, melyet a csíráztatást követő 7. naptól 20%-os PEG6000 oldatra cseréltünk.
3. minta: nevelőközeg 2 g L<sup>-1</sup> *Nostoc entophyllum* (MACC-612) algaszuszpenzió, melyet a csíráztatást követő 7. napon cseréltünk.

4. minta: nevelőközeg  $2 \text{ g L}^{-1}$  *Nostoc entophytum* (MACC-612) algaszuszpenzió, melyet a 7. napon 20%-os PEG6000 oldatra cseréltünk.
5. minta: nevelőközeg  $2 \text{ g L}^{-1}$  *Tetracystis sp.* (MACC-430) algaszuszpenzió, melyet a csíráztatást követő 7. napon frissre cseréltünk.
6. minta: nevelőközeg  $2 \text{ g L}^{-1}$  *Tetracystis sp.* (MACC-430) algaszuszpenzió, melyet a 7. napon 20%-os PEG6000 oldatra cseréltünk.

#### 4.2.2. A kísérleti növényeknél vizsgált paraméterek

A szárazságstressz hatását laboratóriumi körülmények között a növényélettani paraméterek változásának (gyökér és hajtáshossz, hajtás nedves tömeg, prolin valamint oldható cukor tartalom, fotoszintetikus aktivitás, sztómakonduktancia) mérésével, illetve a Hsdr4 gén expressziós szintjének mérésével vizsgáltuk kontroll és kezelt növényi mintákon. Két különböző algafaj 9 napos árpa csíranövényekre gyakorolt élettani hatását a gyökér- és hajtáshossz, a hajtás nedves tömeg, a fényhasznosítás, a nem fotokémiai kioltás, a prolin-tartalom, illetve a Hsdr4 expressziója szempontjából vizsgáltuk. A laboratóriumi mérések különböző szakszában vizsgált paramétereket a 4.2. táblázat mutatja be.

**4.2. táblázat.** A laboratóriumi mérések összefoglaló táblázata.

	<b>Laboratóriumi mérések 1.</b>	<b>Laboratóriumi mérések 2.</b>
<b>Alkalmazott kezelések</b>	- Kontroll - Vízelvonó (20% PEG) - Kiszáritásos (16 óra hosszan)	- Kontroll - Vízelvonó (20% PEG) - <i>Nostoc entophyllum</i> - <i>Tetracystis sp.</i> - Vízelvonó + <i>Nostoc entophyllum</i> - Vízelvonó + <i>Tetracystis sp.</i>
<b>Vizsgált fajtaszám</b>	22 fajta	10 fajta
<b>Vizsgált paraméterek</b>	- Hajtás- és gyökérhossz - Hajtás-és gyökértömeg - Prolin tartalom - Oldható cukor tartalom - Fényhasznosítás (Fv/Fm) - Fluoreszcencia hozam (Y) - Nem fotokémiai kioltás (NPQ) - Sztómakonduktancia - Hsdr4	- Hajtás- és gyökérhossz - Hajtástömeg - Prolin tartalom - Fényhasznosítás (Fv/Fm) - Nem fotokémiai kioltás (NPQ) - Hsdr4
<b>Ismétlésszám</b>	4 ismétlés, ismétlésenként 30 növény/fajta	4 ismétlés, ismétlésenként 30 növény/fajta

**4.3. A laboratóriumi mérések****4.3.1. A vízelvonás mértékének megállapítása**

A növények állapotát a levelek aktuális telítettségi vízhiányával (WSD% – water saturation deficit) jellemeztük. STOCKER (1929) alapján a következő képlettel számítottuk (SLAVÍK 1974)  $WSD = \{(ms - mf) / (ms - md)\} * 100 (\%)$  (ms – telítési tömeg, mf – friss tömeg, md – száraz tömeg). Az aktuális telítettségi hiány meghatározását a 4.1.-es táblázatban szereplő első 22 árpafajtán végeztük el.

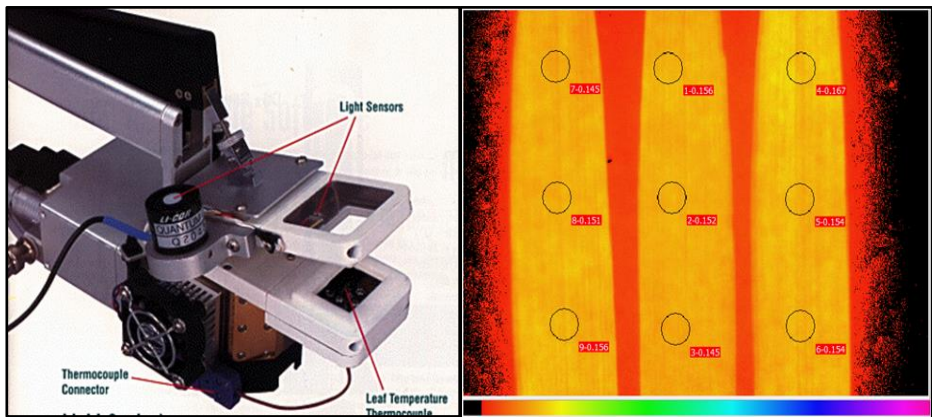
### 4.3.2. Növekedési paraméterek mérése

A csíráztatástól számított 9. napon minden kezelési típus (kontroll kezelés, ozmotikus stressz kezelés, kiszáritásos kezelés, alga-szuszpenziós kezelés) esetében a csíráztató rácsról véletlenszerűen kiválasztottunk fajtánként 10-10 darab csíranövényt. Minden növény gyökér- és hajtáshosszát vonalzóval milliméter pontossággal, a hajtások és a gyökerek együttes nedves össztömegét pedig analitikai mérlegen négytizedes pontossággal mértük.

### 4.3.3. Fotoszintézis élettani mérések

A vízelvonás mértékét a sztómák nyitottságával arányos sztómakonduktanciával jellemeztük, melyet LI-6400 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) (4.2. ábra) készülékkel mértünk fajtánként és kezelésként 4\*3 ismétlésben. Kilenc napos csíranövényeken a fotoszintetikus aktivitás változását pulzáló amplitúdó modulációs (PAM) hordozható MINI-PAM klorofill-a fluoriméterrel határoztuk meg (Heinz Walz GmbH, Germany) (4.2. ábra). Az elektrontranszportlánc üres állapotát minden esetben húsz percig tartó sötétadaptálással értük el. Növekvő fényintenzitással 0–725  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  PAR (Photosynthetically Active Radiation) tizenhárom cikluson keresztül húsz másodpercenként végeztünk méréseket, melyhez IMAG-MIN/B kék fényt kibocsátó mérőfejet használtunk. Fajtánként négy ismétlésben, három-három növényen mértük a sötétadaptált minta fluoreszcenciáját ( $F_0$ ), a maximális fluoreszcencia hozamot ( $F_m$ ) fényadaptált állapotban a maximális fluoreszcenciát ( $F'_m$ ), valamint a megvilágított minta aktuális

fluoreszcencia hozamát ( $F$ ). A mért paramétereiből ( $F_o$ ,  $F_m$ ,  $F'm$ ) kiszámítottuk a növények fényhasznosítását ( $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ ) (BILGER és SCHREIBER 1986), a PSII effektív fluoreszcencia hozamát ( $Y = (F'm - F)/F'm$ ) és a nem-fotokémiai kioltást ( $NPQ = (F_m - F'm)/F'm$ ) (BILGER és BJÖRKMAN 1990), amivel a sérült vagy csökkent működésű fotoszintetikus apparátus energia disszipációs mechanizmusát mérhetjük.



4.2. ábra. LICOR készülék és IMAGING-PAM készülék mérési felülete.

#### 4.3.4. Prolin tartalom meghatározása

A prolin kimutatását BATES (1968) munkája alapján végeztük a csíráztatástól számított 9. napon 4 ismétlésben. A kimutatás során 0,5 g növényi mintát először 5 ml 3%-os szulfoszalicilsavban homogenizáltunk, majd szűrtük Whatman 2 szűrőpapíron. Az így kapott szűrletből 1,5 ml-t 1,5 ml ninhidrinsavval reagáltattuk és 1,5 ml jégcetet hozzáadva 100°C-on vízfürdőben tartottuk egy órán keresztül, majd jégen hűtöttük a mintákat. A kihűlt mintákhoz 3 ml toluolt adtunk, ezt követően 15-20 másodpercig erőteljesen kevertük. A kromatografálandó toluolos fázist

elválasztva szobahőmérsékleten fotometráltuk toluol vakpróbával szemben 520 nm-en (Anthelie Adveanced). A prolin koncentrációt kalibrációs görbe segítségével határoztuk meg.

### **4.3.5. Oldható cukor tartalom meghatározása**

A minták oldható cukor tartalmát DUBOIS (1956) fenolkénsavas módszerét alkalmazva határoztuk meg 4 ismétlésben. Ennek alapján 0,5 g levelet feldaraboltunk, majd 19,5 ml desztillált vízben egy óráig digeráltuk 100 °C körüli hőmérsékleten. Ezt követően kémcsőbe mértünk 2 ml kihűlt oldatot, hozzáadtunk 0,05 ml 80%-os fenolt, és 5 ml tömény kénsavat, ügyelve arra, hogy a savsugár inkább a folyadék felszínét érje. Ezután a mintákat 10 percig állni hagytuk. Az állás után a mintákat összeráztuk és 20-30 °C-ra (vízfürdőben) lehűtöttük. Az ilyenkor megjelenő színváltozás még néhány óráig tartós marad. A hexózokat spektrofotométerrel (Anthelie Adveanced) mértük 490 nm-en, kénsavval szemben.

### **4.3.6. Génexpressziós vizsgálat**

#### **4.3.6.1. RNS kivonás**

Az RNS kivonást TRIzol® reagenssel (Invitrogen) végeztük. A kivonáshoz 0,01 g friss árpalevelet használtunk, melyet folyékony nitrogénben elporítottunk. Ezt követően 1 ml TRIzol® reagens hozzáadásával folytattuk a sejtek feltárását. A mintákhoz 200 µl kloroformot adtunk és 3 perces erőteljes vortexelést követően 4 °C-on centrifugálással (14.000 rpm, 15 percig) szabadultunk meg a kicsapott fehérjétől. A centrifugálás után a tiszta felülúszót eppendorf csőbe

pipettáztuk és a maradék szennyező anyagoktól 375 µl kloroform: izoamilalkohol 24:1 arányú elegyének hozzáadásával majd a minta ismételt 4 °C-on történő centrifugálásával (14.000 rpm, 5 percig) váltunk meg. Az RNS extrakciója 500 µl -20 °C-os izopropanol hozzáadásával történt meg, amit a felső immáron RNS-t tartalmazó vizes fázishoz adtunk, majd 4 °C-on centrifugáltuk (14.000 rpm, 10 percig) az RNS ülepítése érdekében. Az RNS csapadék tisztításakor a mintát kétszer mostuk 1 ml -20 °C-os 70%-os etanollal, majd centrifugáltuk 4 °C-on 14.000 rpm-mel, 4 percig. A centrifugálást követően a pellethez 40 µl RNáz mentes vizet (Fermentas) adtunk. A minták tisztaságára az A260/A280 arányból következtettünk. Az ellenőrzés során megfelelő értéként fogadtuk el, ha az A260/A280 > 1,9. Az arány meghatározása spektrofotométer (Hitachi U2910, Japán) segítségével történt. A teljes RNS-kivonatokat a további felhasználásig -70 °C-on fagyasztva tároltuk.

#### **4.3.6.2 cDNS szintézis**

A génexpressziós vizsgálatok során a már meglévő RNS mintákból cDNS-t szintetizáltunk RevertAid M-MuLV Reverse Transcriptase (Fermentas) enzim segítségével. Az előállításra szolgáló 25 µl végtérfogatú reakcióelegy a következő enzimeket tartalmazta: 5 µl 5x Reaction Buffer, 2 µl dNTP Mix 10mM each (Fermentas), 1 µl RevertAid M-MULV Reverse Transcriptase, 5 µl RNS templát, 12 µl H<sub>2</sub>O-t (nukleáz mentes). Az összemérést követően a reakcióelegyet 42°C-on 60 percig SureCycler 8800 PCR (Agilent Technologies) készülékben inkubáltuk.



### 4.3.6.3. Real-Time PT-PCR reakció

A Real-Time RT-PCR reakcióhoz Luminaris Color HiGreen Low ROX qPCR Master Mixet (Thermo Scientific) alkalmaztunk a gyártó utasításának megfelelően. A 40 µl végtérfogatú reakcióelegy 25 µl Sybr Green Mixet, 5 µl Yellow Mixet, 2- 2µl forward és reverse primert, 5 µl templát cDNS-t és 1 µl H<sub>2</sub>O-t (nukleáz mentes) tartalmazott. A reakciókat Mx3000P qPCR System (Agilent Technologies) Real-Time PCR készüléken futtattuk le normál üzemmódban. A reakció hőmérsékleti programja: 95°C 5 min; 94°C 45 sec 61°C 45 sec 72°C 45 sec \*40 ciklus; 50°C 10 sec 94°C 33 sec, 25°C 30 sec.

A reakció során egy referencia primert és az általunk vizsgálni kívánt Hsdr4 gén primereit használtuk fel. Referencia primerként a legstabilabban expresszáldó, a növényekben nagy mennyiségben jelen levő alpha-tubulint alkalmaztuk, Forward primer: 5'AGTGTCTCTGTCCACCCACTC 3', Reverse primer: 5'AGCATGAAGTGGATCCTTGG 3' (BURTON és mtsai 2004). A vizsgálni kívánt gén pedig a Hsdr4 Forward primer: 5'CCGGGCTTTATTCCTGGCT 3', Reverse primer: 5'TTCCAGTACAACCCTCCGCT3' (SUPRUNOVA és mtsai 2007). A kapott eredményeket a MxPro QPCR Software (Agilent Technologies) segítségével értékeltük. Az eredmények kiértékelésénél a kezelések hatására bekövetkező Hsdr4 expressziós értéket LIVAK és SCMITTGEN (2001) munkássága alapján számoltuk ki. A méréseket kezelésenként 4 ismétlésben végeztük.

## 4.4. Biológiai tesztek

A szárazsághatás mérséklésére vonatkozó vizsgálatainkban feltételeztük az algák hormonhatásának szerepét, melyre csak korlátozottan álltak rendelkezésre irodalmi adatok, ezért az algák hormonhatásának mérésére biológia tesztet végeztünk.

### 4.4.1. Citokinin hatás kimutatása levélöregedési teszttel

A vizsgálathoz 15 órás megvilágítással, 23°C-on, 7 napig nevelt búza csíranövényeket használtunk. A 10-12 cm magas növényekből 25 darabos csoportokban a csúcsuktól 7,5 cm-re 1 cm-es darabokat vágunk. A 25-ös csoportok súlyát külön-külön analitikai mérlegen lemértük majd  $10^{-4}$ ,  $10^{-5}$ ,  $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$  M koncentrációjú kinetin (6-futfurilaminopurin) oldatot, valamint a kontrollként szolgáló desztillált vizet és a vizsgált alga-szuszpenziót tartalmazó Petri-csészébe helyeztük. A mintákat sötétszobában 4 napig 25°C-on inkubáltuk, majd az inkubációs idő leteltével 10 ml 80%-os acetonnal homogenizáltuk. Az így kapott oldatokat 4 °C-ra hűtöttük, majd 5000-es fordulaton 5 percig centrifugáltuk. Az acetonos oldat abszorbanciáját 646,6 és 663,6 nm-nél lemértük. A kapott adatokból kiszámoltuk a klorofill-a (Kl-a), klorofill-b (Kl-b), illetve az összklorofill tartalmat (Kl-a+Kl-b) (PORRA, 1989):

$$\text{Kl-a} = (12,25 * Y_{663,6\text{Nm}} - 2,55 * X_{646,6\text{Nm}}) * 10 / \text{tömeg (g)}$$

$$\text{Kl-b} = (20,31 * X_{646,6\text{Nm}} - 4,91 * Y_{663,6\text{Nm}}) * 10 / \text{tömeg (g)}$$

$$\text{Kl-a+Kl-b} = (17,75 * Y_{663,6\text{Nm}} + 7,34 * X_{646,6\text{Nm}}) * 10 / \text{tömeg (g)}$$

A kinetin koncentráció függvényében bekövetkező klorofilltartalom változásról kalibrációs görbét készítettünk, mely alapján meghatároztuk az egyes algák citokinin hatását (STIRK és mtsai 2013a; 2013b).

#### **4.4.2. Abszcizinsav hatás kimutatása sztómazáródási teszttel**

Fiatal muskátli (*Pelargonium sp.*) növényeket a kísérlet előtt pár óráig sötétadaptáltunk. A növények fonáki epidermiszéből több ismétlésben nyúzatokat készítettünk, melyeket algakivonatokba helyeztük. A kontroll mintát  $\text{NaNO}_3$ -os foszfát puffer felhasználásával állítottuk be. Az oldatokban elhelyezett epidermisz fragmentumokat intenzív megvilágításnak tettük ki (9000 lux 3 órán keresztül). A kezelési idő elteltével fragmentumonként 20 db élesen rögzített sztóma mikroszkópos fényképét készítettük el. *AxioVision Zeiss* program segítségével, kezelésként 30-30 sztómánál  $\mu\text{m}$ -es pontossággal mértük a zárósejtek közötti rés nagyságát. A sztómazáródás mértéke arányos az abszcizinsav tartalommal.

#### **4.5. Statisztikai módszerek**

A mért növekedési, élettani és molekuláris biológiai paramétereket a különböző kezelések során  $n=4$  ismétlésben mértük. A csoportátlagok páronkénti összehasonlítására Microsoft Excel programban Student-féle  $t$ -próbát alkalmaztunk egyenlő és nem egyenlő varianciák esetében. A nem normál eloszlást mutató adatoknál Mann-Whitney teszttel végeztük az összehasonlításokat. A helyes próba kiválasztásához előzetesen F-próbát

végeztünk. Különbözőnek két csoport átlagát a nullhipotézis  $p < 0,05$  valószínűsége esetén tekintettük szignifikánsnak. Az árpa fajták egyes paraméterei és a szántóföldi szárazságtűrés közötti kapcsolatot Microsoft Excel programban regresszióanalízissel elemeztük.

A többféle kezelés hatásának elemzéséhez egyutas ANOVA-t alkalmaztunk (BM SPSS Statistics 25.0 program). Az egyes kezelések hatásainak igazolására post-hoc tesztként Bonferroni-tesztet alkalmaztunk, ezeket  $p < 0,05$  esetén tekintettük szignifikánsnak.

## 5. EREDMÉNYEK

### 5.1. Tavaszi árpa fajták ozmotikus stressz tűrése

Laboratóriumi körülmények között 22 tavaszi árpa fajta növekedési, élettani valamint molekuláris biológiai tulajdonságait vizsgáltuk kontroll és stresszelt (20%-os PEG, kiszárítás) körülmények között. Statisztikai módszerekkel elemeztük a stressz kezelések hatását. Elsősorban arra kerestünk választ, hogy kimutatható-e a fajták és vonalak között különbség e tekintetben, másodsorban pedig, hogy a vizsgált paraméterek összefüggenek-e a fajták szántóföldi szárazságtűréseivel (5.1. táblázat). Végül elemeztük, hogy a kísérletbe vont alga-szuszpenziók mérsékl-e a szárazsághatást, valamint, hogy a fajták reakciójában mutatkozik-e különbség.

**5.1. táblázat.** A vizsgált árpa fajták szántóföldi szárazságtűrése a 2011-es évi termésadatok alapján. Jelmagyarázat: A **vastagon** szedett betűtípussal a szárazságtűrő, a *dőlttel* a vízigényes fajtákat jelöltük, mely jelöléseket a könnyebb értelmezhetőség jegyében a szövegben és a táblázatoknál is alkalmazunk.

Fajta	Szántóföldi szárazságtűrés (%)	Fajta	Szántóföldi szárazságtűrés (%)
1. <b>Mandolina</b>	25,4	11. Xanadu	2,3
2. <b>GK Habzó</b>	18,8	12. GKS 901	0,8
3. <b>Marthe</b>	17,4	13. Explorer	-1,9
4. <b>GKS 9413</b>	14,5	14. Tatum	-2,9
5. <b>KH Andrea</b>	12,2	15. Tocada	-7,9
6. GKS 903	7,6	16. Bojos	-8,1
7. GKS 902	5,2	17. Quench	-9,1
8. Chill	3,6	18. <i>KH Lédi</i>	-14,1
9. Pasadena	3,3	19. <i>Grace</i>	-14,7
10. Scarlett	2,3	20. <i>KH Szinva</i>	-15,8
11. Xanadu	2,3	21. <i>KH Lilla</i>	-18,7
12. GKS 901	0,8	22. <i>Mauritia</i>	-20

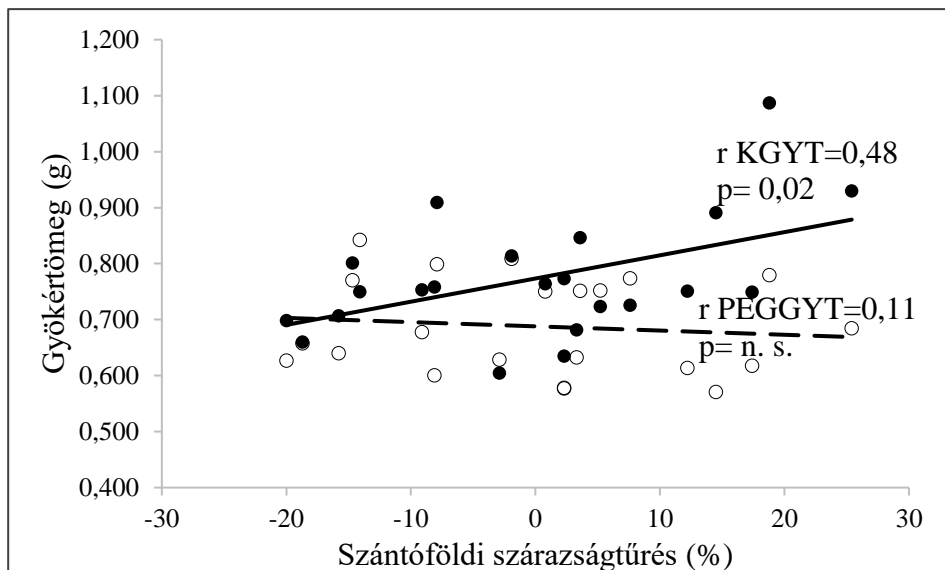
### 5.1.1. Vízelvonó kezelés hatása a csíranövények gyökerének hosszára és tömegére.

Laboratóriumi körülmények között vízelvonó kezelés hatását vizsgáltuk tavaszi árpa fajták csíranövényein. A két napig tartó 20%-os polietilén-glikolos kezelés átlagosan  $0,796 \pm 0,790$  cm-rel rövidebb gyökérhosszt és  $0,085 \pm 0,069$  g-mal kevesebb gyökértömeget eredményezett. A különbség mindkét esetben szignifikáns ( $p < 0,05$ ) volt. A gyökér hosszúság változása a fajtáknál és vonalaknál eltérő mértékben nyilvánult meg. A kontrollhoz viszonyítva szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) csökkent a Tocada, *KH Lilla*, **KH Andrea** és GKS 901 valamint a GKS 902 fajták gyökérhossza (5.2. táblázat), azaz az ozmotikus stressz jelentős mértékben gátolta a gyökérnövekedést.

A mért növekedési paramétereket összevetettük a fajták szántóföldi szárazságtűrésével annak eldöntésére, hogy a csíranövények gyökér hosszúsága - és tömege alkalmas lehet-e a fajták ozmotikus stressztűrésének becslésére. A fajták kontroll gyökértömege a szántóföldi szárazságtűréssel közepesen szoros  $p < 0,05$  összefüggést mutatott (5.1. ábra), azaz a csíranövények gyökértömege hatással van a fajták és vonalak stressztűrő képességére, természetlagára.

**5.2. táblázat.** Az ozmotikus stressznek kitett tavaszi árpafajták gyökérhossz változása stresszmentes állapotban (kontroll) és polietilén-glikolos kezelés (PEG) után. Az értékek mellett  $\pm$  jellel a szórást tüntettük fel. Jelmagyarázat: \*= páros t-próba alapján a kezelésre szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató fajta, n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató fajta.

<b>Fajtanevek</b>	<b>Kontroll gyökérhossz (cm)</b>	<b>PEG gyökérhossz (cm)</b>
<b>Mandolina</b>	7,820 $\pm$ 1,523	7,153 $\pm$ 1,463 n.s.
Scarlett	6,935 $\pm$ 1,941	7,528 $\pm$ 1,451 n.s.
Pasadena	8,458 $\pm$ 2,857	7,678 $\pm$ 2,088 n.s.
<b>GK Habzó</b>	7,925 $\pm$ 2,815	6,610 $\pm$ 1,372 n.s.
<b>GKS 9413</b>	7,893 $\pm$ 1,654	6,950 $\pm$ 1,546 n.s.
Xanadu	6,423 $\pm$ 1,602	6,100 $\pm$ 1,342 n.s.
<b>Marthe</b>	8,520 $\pm$ 1,984	7,870 $\pm$ 1,918 n.s.
Tatum	7,875 $\pm$ 2,440	7,213 $\pm$ 1,219 n.s.
Bojos	9,513 $\pm$ 2,456	7,810 $\pm$ 2,211 n.s.
Quench	8,185 $\pm$ 1,700	8,108 $\pm$ 1,409 n.s.
<i>Grace</i>	7,210 $\pm$ 1,718	7,523 $\pm$ 1,664 n.s.
Explorer	8,398 $\pm$ 1,712	8,323 $\pm$ 1,201 n.s.
Chill	9,170 $\pm$ 1,800	8,405 $\pm$ 1,454 n.s.
<i>Mauritia</i>	6,953 $\pm$ 1,591	6,218 $\pm$ 1,480 n.s.
Tocada	10,813 $\pm$ 1,514	8,763 $\pm$ 1,378 *
<i>KH Lédi</i>	7,580 $\pm$ 1,751	7,360 $\pm$ 1,814 n.s.
<i>KH Lilla</i>	7,195 $\pm$ 1,802	5,590 $\pm$ 1,223 *
<i>KH Szinva</i>	7,245 $\pm$ 2,182	6,743 $\pm$ 1,509 n.s.
<b>KH Andrea</b>	9,298 $\pm$ 2,217	7,078 $\pm$ 1,187 *
GKS 901	8,103 $\pm$ 1,498	7,043 $\pm$ 1,053 *
GKS 902	8,660 $\pm$ 2,393	7,330 $\pm$ 1,600 *
GKS 903	8,558 $\pm$ 1,911	7,815 $\pm$ 1,095 n.s.



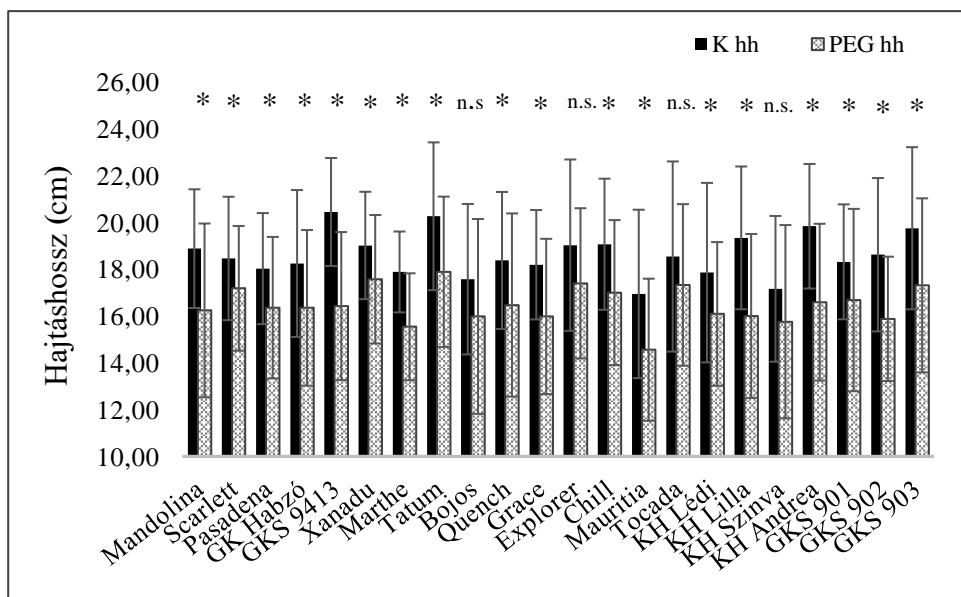
**5.1. ábra.** Az árpa fajták gyökértömegének és szántóföldi szárazságtűrésének vizsgálata regresszióanalízissel. Jelmagyarázat: ●= az egyes fajták kontroll csoportjainak gyökértömegei, ○= az egyes fajták PEG-gel kezelt csoportjainak gyökértömegei,  $r_{KGYT}$ = a fajták kontroll mintáinak adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense,  $r_{PEGGYT}$ = a PEG kezelt minták adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense, n.s.= nem szignifikáns illeszkedés.

### 5.1.2. A vízelvonó kezelés hatása a hajtás hosszára és tömegére

A vízelvonó kezelés a vizsgált 22 fajtánál eltérően hatott a hajtás növekedésére és tömegére. A fajták nagy részénél, kivéve a Bojos, Explorer, Tocada és *KH Szinva* fajtákat szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) csökkent a hajtáshossz a kontrollhoz képest (5.2. ábra). A hajtástömeg esetében tizenhat fajtánál tapasztaltuk a gyökérhossznál is megfigyelt szignifikáns csökkenést. Itt kivételt képeztek a Bojos, Explorer, Tocada, *KH Lédi*, *KH*

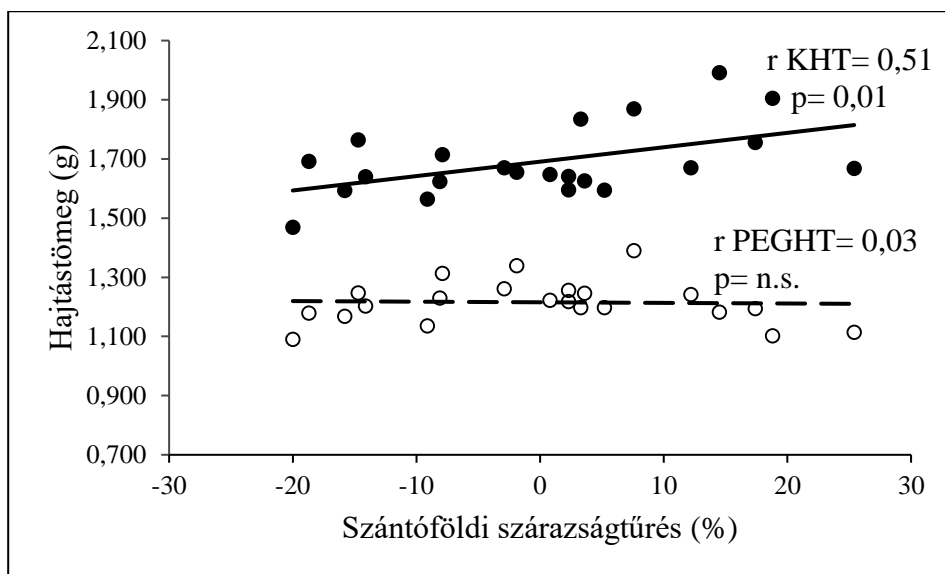


*Szinva* valamint GKS 901 fajták. A 22 fajta kontroll csoportjainak összesített hajtáshossz átlaga 18,63 cm volt, míg a PEG-gel kezeltéké 16,49 cm ( $SzD.p\%=1,03E-41$ ). A hajtástömeg átlaga a kontroll növényeknél 1,69 g volt, míg a PEG-gel kezeltéké 1,22 g ( $SzD.p\%=3,63E-23$ ). A csökkenés mindkét esetben szignifikáns ( $p<0,05$ ) volt.



**5.2. ábra.** Az ozmotikus stressznek kitett tavaszi árpafajták hajtáshossz változása stresszmentes állapotban (kontroll) és polietilén-glikolos kezelés (PEG) után. A hibasávok a szórást jelölik. Jelmagyarázat: Khh= kontroll növények hajtáshossza, PEGhh= kezelt növények hajtáshossza, \*= páros t-próba alapján a kezelésre szignifikáns ( $p\leq 0,05$ ) eltérést mutató fajta, n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató fajta.

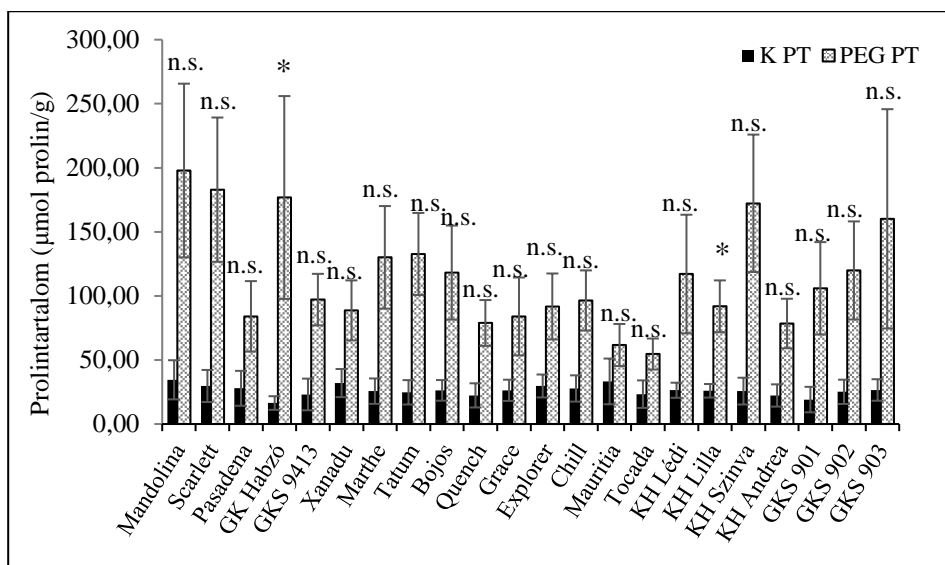
A növények kontroll hajtástömege közepesen szoros  $p<0,05$  összefüggést mutatott a szántóföldi szárazságtűréssel (5.3. ábra).



**5.3. ábra.** Az árpa fajták hajtástömegének és szántóföldi szárazságtűrésének vizsgálata regresszióanalízissel. Jelmagyarázat: ●= az egyes fajták kontroll csoportjainak hajtástömegei, ○= az egyes fajták PEG-gel kezelt csoportjainak hajtástömegei,  $r_{\text{KHT}}$ = a fajták kontroll mintáinak adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense,  $r_{\text{PEGHT}}$ = a PEG kezelt minták adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense, n.s.= nem szignifikáns illeszkedés.

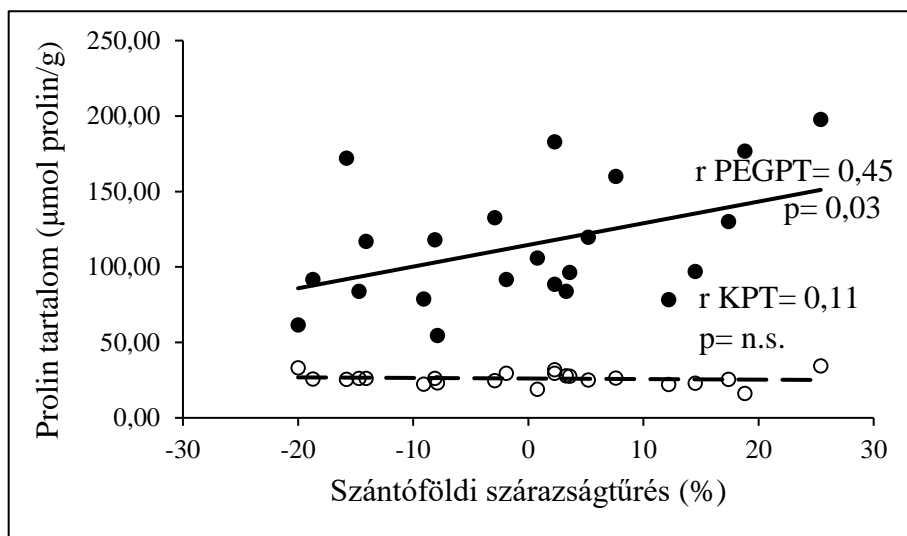
### 5.1.3. A vízelvonó kezelés hatása a prolin és oldható cukor tartalomra

A 48 órás PEG kezelés mindegyik fajta levelének prolintartalmát növelte, ami a kontrollhoz viszonyítva átlagosan több, mint négyszeres emelkedést jelentett. A vízelvonó kezelés a **GK Habzó** fajtánál 160  $\mu\text{mol/g}$ -mal a **KH Lilla** fajtánál 65  $\mu\text{mol/g}$ -mal több prolintartalmat eredményezett. A mért változás az említett fajtáknál szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutatott (5.4. ábra).



**5.4. ábra.** Az ozmotikus stressznek kitett tavaszi árpafajták prolin tartalmának alakulása stresszmentes (kontroll) állapotban (K PT, fekete oszlopok) és polietilén-glikolos (PEG) kezelés után (PEG PT, szürke oszlopok). A hibásávok a standard hibát jelölik. Jelmagyarázat: \*= páros t-próba alapján a kezelésre szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató fajta, illetve n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató fajta.

A csíranövények levelének prolin tartalmát összevetettük a fajták szántóföldi szárazságtűrésével. A PEG-gel kezelés hatására megnövekedett prolin tartalom és a szántóföldi szárazságtűrés közepesen szoros  $p < 0,05$  összefüggést mutatott (5.5. ábra), míg a fajták és vonalak stresszmentes állapotban mért prolin tartalma nem volt kapcsolatba hozható a szárazságtűrő képességükkel.

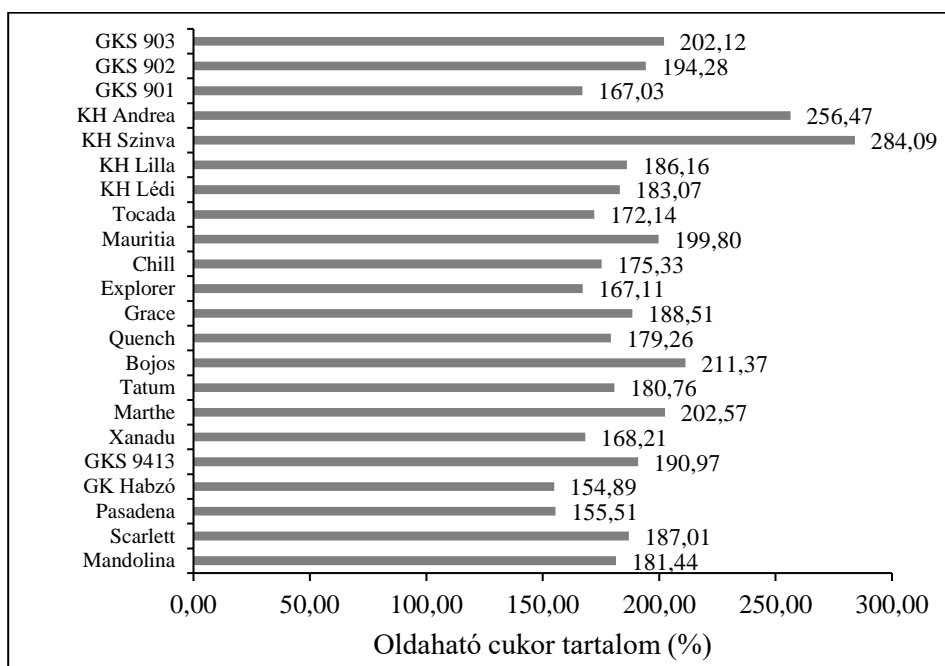


**5.5. ábra.** Az árpa fajták prolin tartalmának és szántóföldi szárazságtűrésének vizsgálata regresszióanalízissel. Jelmagyarázat: ●= az egyes fajták kontroll csoportjainak prolin tartalma, ○= az egyes fajták PEG-gel kezelt csoportjainak prolin tartalma, rK PT= a fajták kontroll mintáinak adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense, rPEG PT= a PEG kezelt minták adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense, n.s.= nem szignifikáns illeszkedés.

A fajták oldható cukor tartalma a két napig 20%-os polietilén-glikol oldatban nevelt növényeknél átlagosan 2494 µg/g-al szignifikánsan ( $SzDP\% = 1,36E-13$ ) növekedett (5.3. táblázat). A fajták különböző mértékű változást mutattak. Legkevésbé növekedett az oldható cukortartalom a **GK Habzó** (154%) és Pasadena (155%) fajtákban, míg a **KH Szinva** fajta 284%-kal a **KH Andrea** 256%-kal nagyobb oldható cukortartalmat mutatott (5.6. ábra). A kontroll fajták oldható cukor tartalma és a szántóföldi szárazságtűrés enyhén szoros  $p < 0,1$  összefüggést mutatott (lásd korrelációs táblázat, 150. oldal), azaz a magasabb cukortartalom védő hatást jelenthet a vízvesztéssel szemben.

**5.3. táblázat.** Az árpa fajták átlagos oldható cukor tartalmának alakulása stresszmentes (kontroll) állapotban (K SZT) és polietilén-glikolos (PEG) kezelés után (PEG SZT). A kezelések közötti páros t-próba eredményei  $p \leq 0,05$  szignifikancia szinten vizsgáltuk.

	Oldható cukortartalom ( $\mu\text{g/g}$ )	
	K SZT	PEG SZT
<b>várható érték</b>	2114,06	4608,21
<b>szórás</b>	893,04	2771,39
<b>SZD</b> P%	1,36E-13	



**5.6. ábra.** A tavaszi árpafajták oldható cukortartalmának %-ban kifejezett változása két napig tartó PEG kezelés után.

## 5.1.4. A vízelvonó kezelések hatása a fotoszintézis élettani paraméterekre

A fotoszintézis folyamatait az enyhe vagy közepes mértékű szárazságstressz kis mértékben befolyásolja (TESZLÁK 2008). Ahhoz, hogy a levelek fotoszintetikus reakciója erőteljesebb legyen kb. 0,2 MPa vízpotenciál-csökkenés szükséges (LÁNG 1998). Ezért a PEG kezelést egy drasztikusabb 16 órán át tartó kiszáritásos kezeléssel egészítettük ki. A különböző vízelvonó kezelések eltérő módon hatottak a fajták vízállapotára. A csíranövények 16 órás kiszáritása, átlagosan 70%-os, a polietilén-glikol oldat alkalmazása 50%-os aktuális telítettségi hiányt eredményezett.

### 5.1.4.1. A vízelvonó kezelések hatása a fényhasznosításra

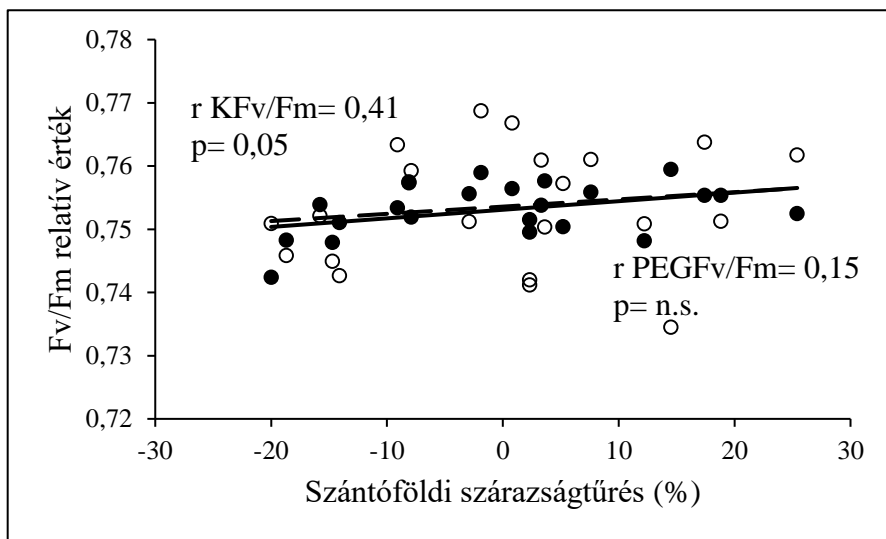
A PEG-es kezelésre nem, de a kiszáritás hatására 4,8%-kal szignifikánsan ( $p \leq 0,05$ ) csökkent a növények PSII maximális kvantumhozama ( $F_v/F_m$ ). A PEG kezelés hatására négy fajtánál (Pasadena, **GKS 9413**, Quench, Explorer) csökkent szignifikánsan az  $F_v/F_m$ . A kiszáritás következtében azonban a **Marthe** fajta kivételével minden fajtánál szignifikánsan csökkent a fényhasznosítás (5.4. táblázat).

A kontroll fajtákban a PSII maximális kvantum hozama és a szántóföldi szárazságtűrés közepesen szoros  $p < 0,05$  összefüggést mutattak. A PEG-es és kiszáritásos kezelésnek kitett fajták  $F_v/F_m$  értékei nem korreláltak a szántóföldi szárazságtűréssel (5.7. ábra).

**5.4. táblázat.** Az árpafajták átlagos fényhasznosításának alakulása stresszmentes állapotban (kontroll), polietilén-glikolos (PEG) és kiszáritásos kezelés után. Jelmagyarázat: \*= páros t-próba alapján a kontrollhoz képest szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató fajta, illetve n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató fajta.

Fajta	Fényhasznosítás (Fv/Fm)								
	Kontroll			PEG			Szárított		
	N	Átlag	St. Hiba	N	Átlag	St. Hiba	N	Átlag	St. Hiba
1. <b>Mandolina</b>	66	0,752	0,0018	45	0,762 n.s.	0,0037	30	0,674 *	0,0121
2. Scarlett	81	0,752	0,0018	45	0,741 n.s.	0,0037	36	0,705 *	0,0083
3. Pasadena	81	0,754	0,0019	45	0,761 *	0,0021	27	0,745 *	0,0013
4. <b>GK Habzó</b>	77	0,755	0,0017	45	0,751 n.s.	0,0035	36	0,724 *	0,0033
5. <b>GKS 9413</b>	81	0,760	0,0015	45	0,7345 *	0,0063	36	0,746 *	0,0015
6. Xanadu	81	0,750	0,0026	45	0,742 n.s.	0,0022	36	0,715 *	0,0068
7. <b>Marthe</b>	70	0,755	0,0025	42	0,764 n.s.	0,0030	36	0,765 n.s.	0,0075
8. Tatum	81	0,756	0,0019	42	0,751 n.s.	0,0030	36	0,740 *	0,0023
9. Bojos	81	0,758	0,0016	45	0,757 n.s.	0,0022	36	0,736 *	0,0055
10. Quench	81	0,753	0,0021	43	0,763 *	0,0019	27	0,718 *	0,0047
11. <i>Grace</i>	74	0,748	0,0027	43	0,745 n.s.	0,0041	36	0,727 *	0,0039
12. Explorer	81	0,759	0,0019	43	0,769 *	0,0021	36	0,743 *	0,0021
13. Chill	75	0,758	0,0022	43	0,750 n.s.	0,0035	36	0,716 *	0,0062
14. <i>Mauritia</i>	73	0,742	0,0036	41	0,751 n.s.	0,0035	36	0,684 *	0,0087
15. Tocada	81	0,752	0,0022	43	0,759 n.s.	0,0031	36	0,706 *	0,0075
16. <i>KH Lédi</i>	78	0,751	0,0022	41	0,743 n.s.	0,0042	36	0,702 *	0,0071
17. <i>KH Lilla</i>	80	0,748	0,0023	45	0,746 n.s.	0,0034	36	0,724 *	0,0042
18. <i>KH Szinva</i>	81	0,754	0,0013	43	0,752 n.s.	0,0024	36	0,708 *	0,0073
19. <b>KH Andrea</b>	77	0,748	0,0020	42	0,751 n.s.	0,0023	36	0,698 *	0,0092
20. GKS 901	81	0,756	0,0017	42	0,767 n.s.	0,0035	36	0,656 *	0,0114
21. GKS 902	78	0,750	0,0026	44	0,757 n.s.	0,0044	30	0,714 *	0,0098
22. GKS 903	81	0,756	0,0019	43	0,761 n.s.	0,0020	36	0,734 *	0,0027

	Fényhasznosítás Fv/Fm		
	Kontroll	PEG	Szárított
Átlag	0,753	0,753	0,717
Szórás	0,004	0,009	0,025
K/PEG; K/Szárított	0,999		1,049
Szignifikancia (P érték)	0,7872		<0,0001



**5.7. ábra.** Az árpa fajták fényhasznosításának és szántóföldi szárazságtűrésének vizsgálata regresszióanalízissel. Jelmagyarázat: ● = az egyes fajták kontroll csoportjainak PSII maximális kvantum hozama, ○ = az egyes fajták PEG-gel kezelt csoportjainak PSII maximális kvantum hozama,  $r\text{KFv/Fm}$  = a fajták kontroll mintáinak adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense,  $r\text{PEGFv/Fm}$  = a PEG kezelt minták adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense, n.s. = nem szignifikáns illeszkedés.

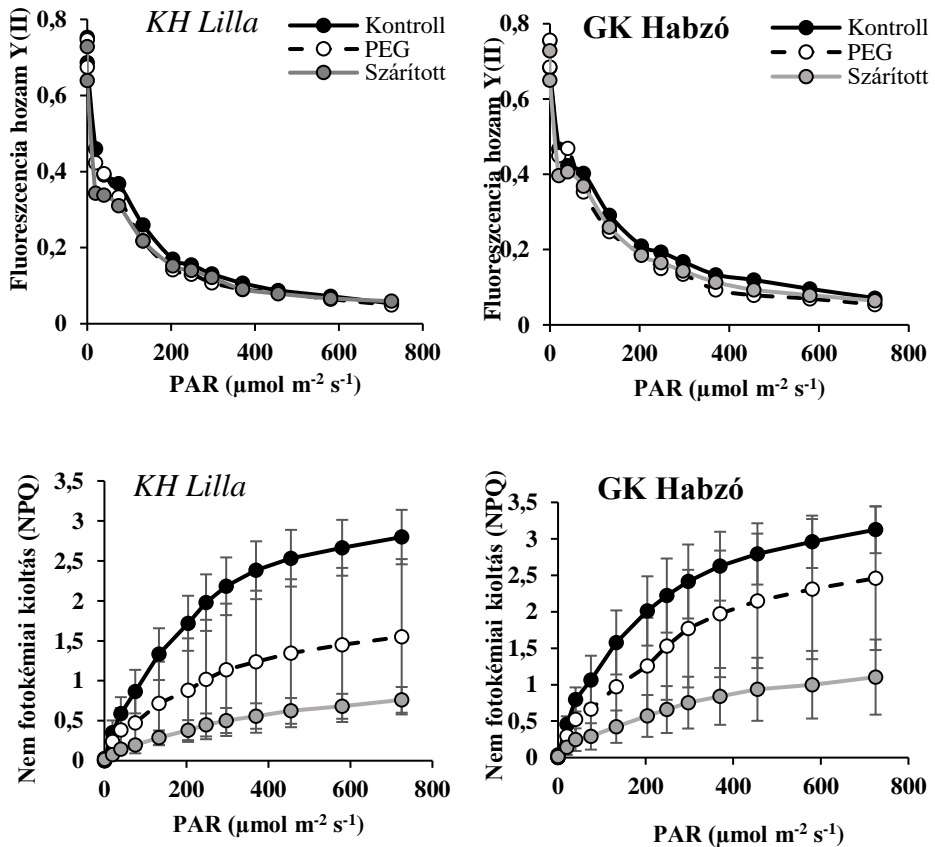
#### 5.1.4.2. A vízelvonás hatása a fotoszintézisre

Összességében a fotoszintetikus elektrontranszportlánc működésében a vízelvonó kezelések hatására nem volt mérhető különbség, ami a *KH Lilla* és a **GK Habzó** fajtáknál is jól látható (5.8. ábra). Így a tavaszi árpafajták fluoreszcencia hozamának alakulását a továbbiakban nem részletezzük.

A nem fotokémiai kioltás paraméterében történő változásokat a következőkben ismertetjük.



A PEG-es kezelésre 19%-kal, valamint kiszáritás hatására 64%-kal szignifikánsan ( $p \leq 0,05$ ) csökkent az árpafajták kontrollhoz viszonyított nem fotokémiai kioltása. Az NPQ PEG kezelés hatására tizenhét, kiszáritás hatására mind a huszonek fajtánál szignifikánsan ( $p \leq 0,05$ ) csökkent. (5.5. táblázat).



**5.8. ábra.** *KH Lilla* és *GK Habzó* árpafajták fluoreszcencia hozamának és nem fotokémiai kioltásának alakulása stresszmentes állapotban (kontroll), polietilén-glikolos (PEG) és kiszáritásos kezelés után.

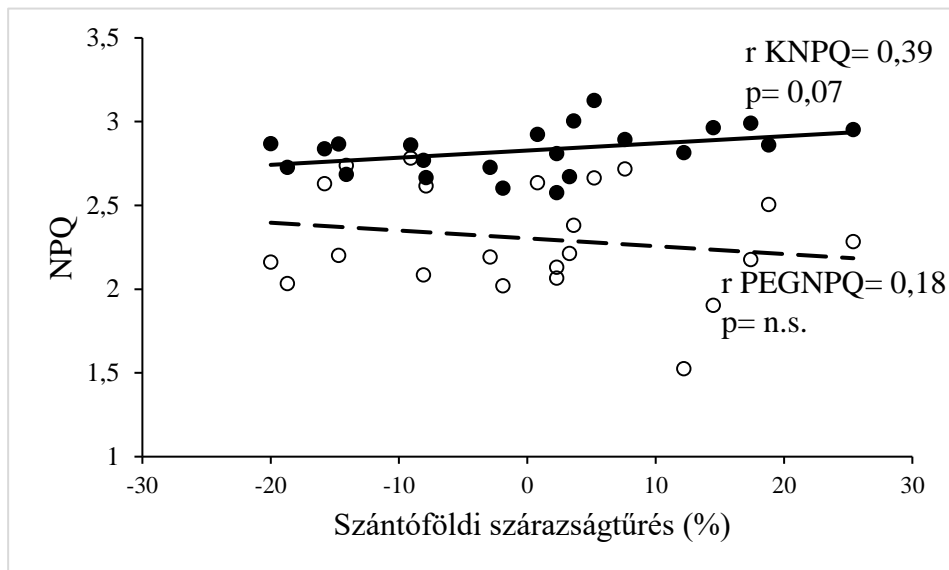
**5.5. táblázat.** Az árpafajták átlagos nem fotokémiai kioltásának alakulása 728 PAR megvilágításnál stresszmentes állapotban (kontroll), polietilén-glikolos (PEG) és kiszáritásos kezelés után. Jelmagyarázat: \*= páros t-próba alapján a

kontrollhoz képest szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató fajta, illetve n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató fajta.

Fajta	Nem fotokémiai kioltás (NPQ)								
	Kontroll			PEG			Szárított		
	N	Átlag	St. Hiba	N	Átlag	St. Hiba	N	Átlag	St. Hiba
1. <b>Mandolina</b>	48	2,952	0,0594	35	2,283 *	0,1366	29	0,990 *	0,0506
2. <b>Scarlett</b>	62	2,577	0,0717	32	2,131 *	0,1570	36	0,750 *	0,0357
3. <b>Pasadena</b>	61	2,673	0,0541	36	2,213 *	0,1079	36	0,967 *	0,0575
4. <b>GK Habzó</b>	62	2,862	0,0670	36	2,506 *	0,1515	36	1,104 *	0,0859
5. <b>GKS 9413</b>	63	2,964	0,0443	31	1,903 *	0,0851	36	0,880 *	0,0348
6. <b>Xanadu</b>	63	2,810	0,0609	30	2,067 *	0,1648	36	0,750 *	0,0462
7. <b>Marthe</b>	62	2,991	0,0545	28	2,177 *	0,1588	36	1,132 *	0,0975
8. <b>Tatum</b>	62	2,728	0,0511	21	2,193 *	0,2271	36	1,462 *	0,1034
9. <b>Bojos</b>	63	2,770	0,0411	36	2,085 *	0,1589	36	1,411 *	0,1257
10. <b>Quench</b>	63	2,861	0,0446	32	2,782 n.s.	0,1260	36	1,004 *	0,0939
11. <i>Grace</i>	61	2,867	0,0651	28	2,202 *	0,1831	36	1,034 *	0,0527
12. <b>Explorer</b>	62	2,603	0,0605	32	2,020 *	0,0907	36	1,079 *	0,0935
13. <b>Chill</b>	61	3,005	0,0801	26	2,381 *	0,1898	36	1,194 *	0,1254
14. <i>Mauritia</i>	59	2,870	0,0555	29	2,161 *	0,1529	35	0,903 *	0,0378
15. <b>Tocada</b>	61	2,666	0,0700	32	2,617 n.s.	0,1584	36	1,108 *	0,0700
16. <i>KH Lédi</i>	62	2,686	0,0613	24	2,739 n.s.	0,1207	36	0,905 *	0,0825
17. <i>KH Lilla</i>	62	2,727	0,0450	23	2,033 *	0,1891	36	0,779 *	0,0266
18. <i>KH Szinva</i>	61	2,837	0,0474	21	2,630 n.s.	0,2097	36	0,971 *	0,1159
19. <b>KH Andrea</b>	61	2,816	0,0292	29	1,525 *	0,0706	36	1,374 *	0,1183
20. <b>GKS 901</b>	63	2,924	0,0453	28	2,636 *	0,1491	36	0,801 *	0,0778
21. <b>GKS 902</b>	63	3,128	0,0438	32	2,664 *	0,1437	36	0,928 *	0,0670
22. <b>GKS 903</b>	63	2,894	0,0479	29	2,719 n.s.	0,1541	36	1,162 *	0,1056
Nem fotokémiai kioltás (NPQ)									
	Kontroll			PEG			Szárított		
Átlag	2,827			2,303			1,031		
Szórás	0,139			0,324			0,203		
K/PEG; K/Szárított				1,251			2,838		
Szignifikancia (P érték)				<0,0001			<0,0001		

A laboratóriumi körülmények között mért nem fotokémiai kioltást összevetettük a fajták szántóföldi szárazságtűrésével. A kontroll fajták NPQ értékei és a szántóföldi szárazságtűrés enyhén szoros  $p < 0,1$

összefüggést mutattak. A PEG-es és kiszáritásos kezelésnek kitett fajták NPQ-ja nem korrelált a szántóföldi szárazságtűréssel (5.9. ábra)



**5.9. ábra.** Az árpa fajták fényhasznosításának és szántóföldi szárazságtűrésének vizsgálata regresszióanalízissel. Jelmagyarázat: ●= az egyes fajták kontroll csoportjainak PSII maximális kvantum hozama, ○= az egyes fajták PEG-gel kezelt csoportjainak PSII maximális kvantum hozama,  $r_{KFv/Fm}$ = a fajták kontroll mintáinak adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense,  $r_{PEGFv/Fm}$ = a PEG kezelt minták adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense, n.s.= nem szignifikáns illeszkedés.

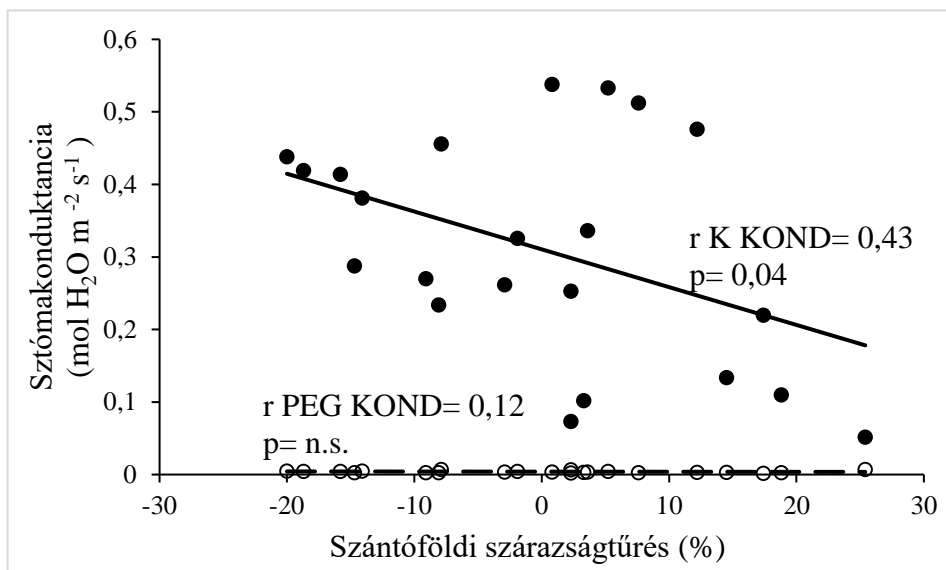
### **5.1.4.3. A vízelvonó kezelések hatása a sztómakonduktanciára**

A csíranövények sztómakonduktanciája szignifikánsan ( $p \leq 0,05$ ) vízelvonó kezelés hatására átlagosan  $0,022 \pm 0,016$ , míg kiszáritás hatására  $0,022 \pm 0,016$ -al csökkent. A kezelések eredményként minden fajtánál szignifikánsan ( $p \leq 0,05$ ) csökkent a sztómakonduktancia mértéke a kontroll kezeléshez viszonyítva. A tavaszi árpa fajták csíranövényeinek sztómái a kezelések hatására zártabbak voltak (5.6. táblázat).

A csíranövények sztómakonduktanciáját összevetettük a fajták szántóföldi szárazságtűrésével. A fajták kontroll körülmények között mért sztómakonduktanciája és a szántóföldi szárazságtűrés közepesen szoros  $p < 0,05$  összefüggést mutatott. A PEG-es kezelésnek kitett fajták sztómakonduktancia értékei nem korreláltak a szántóföldi szárazságtűréssel (5.10. ábra).

**5.6. táblázat.** Az árpafajták sztómakonduktanciájának alakulása stresszmentes állapotban (kontroll), polietilén-glikolos (PEG) és kiszáritásos kezelés után. Jelmagyarázat: \*= páros t-próba alapján a kontrollhoz képest szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató fajta.

Fajta	Sztómakonduktancia ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )									
	Kontroll			PEG			Szárított			
	N	Átlag	St. Hiba	N	Átlag	St. Hiba	N	Átlag	St. Hiba	
1. <b>Mandolina</b>	44	0,030	0,0019	22	0,007 *	0,0007	11	0,010 *	2,99E-05	
2. <b>Scarlett</b>	39	0,024	0,0022	22	0,007 *	0,0007	10	0,002 *	2,90E-05	
3. <b>Pasadena</b>	43	0,034	0,0032	11	0,003 *	0,0000	11	0,002 *	1,75E-05	
4. <b>GK Habzó</b>	44	0,022	0,0020	11	0,003 *	0,0000	11	0,007 *	1,46E-05	
5. <b>GKS 9413</b>	44	0,023	0,0021	11	0,003 *	0,0000	11	0,008 *	2,60E-04	
6. <b>Xanadu</b>	26	0,032	0,0044	11	0,002 *	0,0000	9	0,008 *	1,56E-04	
7. <b>Marthe</b>	38	0,042	0,0032	11	0,002 *	0,0000	11	0,009 *	6,42E-05	
8. <b>Tatum</b>	33	0,027	0,0018	11	0,003 *	0,0000	11	0,009 *	6,38E-04	
9. <b>Bojos</b>	44	0,035	0,0039	11	0,003 *	0,0000	11	0,008 *	8,22E-04	
10. <b>Quench</b>	41	0,033	0,0035	11	0,003 *	0,0000	11	0,008 *	6,40E-05	
11. <b>Grace</b>	41	0,027	0,0021	11	0,003 *	0,0000	11	0,008 *	9,34E-04	
12. <b>Explorer</b>	41	0,041	0,0041	11	0,005 *	0,0000	11	0,007 *	1,58E-04	
13. <b>Chill</b>	41	0,028	0,0033	11	0,004 *	0,0000	11	0,002 *	1,45E-05	
14. <b>Mauritia</b>	32	0,015	0,0023	11	0,005 *	0,0000	11	0,003 *	1,34E-05	
15. <b>Tocada</b>	33	0,015	0,0006	11	0,007 *	0,0001	11	0,001 *	1,01E-05	
16. <b>KH Lédi</b>	44	0,027	0,0028	11	0,005 *	0,0000	11	0,001 *	1,46E-05	
17. <b>KH Lilla</b>	41	0,015	0,0013	11	0,004 *	0,0000	11	0,002 *	2,09E-05	
18. <b>KH Szinva</b>	44	0,015	0,0011	11	0,005 *	0,0000	11	0,001 *	1,13E-05	
19. <b>KH Andrea</b>	40	0,013	0,0010	11	0,003 *	0,0000	11	0,001 *	1,05E-05	
20. <b>GKS 901</b>	38	0,026	0,0028	11	0,004 *	0,0000	11	0,000 *	1,72E-05	
21. <b>GKS 902</b>	41	0,034	0,0043	11	0,004 *	0,0000	10	0,001 *	8,11E-06	
22. <b>GKS 903</b>	44	0,024	0,0034	11	0,003 *	0,0000	10	0,001 *	1,02E-05	
		Sztómakonduktancia ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )								
		Kontroll			PEG			Szárított		
Átlag		0,0265			0,0042			0,0046		
Szórás		0,019			0,002			0,003		
K/PEG; K/Szárított					6,9412			13,8579		
Szignifikancia (P érték)					<0,0001			<0,0001		

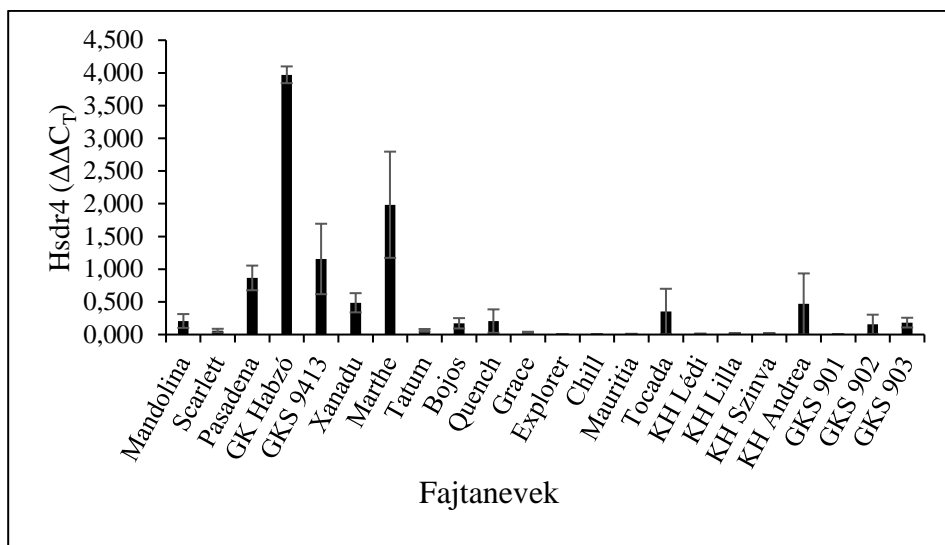


**5.10. ábra.** Az árpa fajták sztómakonduktanciájának és szántóföldi szárazságtűrésének vizsgálata regresszióanalízissel. Jelmagyarázat: ●= az egyes fajták kontroll csoportjainak sztómakonduktanciája, ○= az egyes fajták PEG-gel kezelt csoportjainak sztómakonduktanciája, rK Kond= a fajták kontroll mintáinak adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense, rPEG Kond= a PEG kezelt minták adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense, n.s.= nem szignifikáns illeszkedés.

### 5.1.5. A vízelvonó kezelések hatása a Hsdr4 gén expressziójára

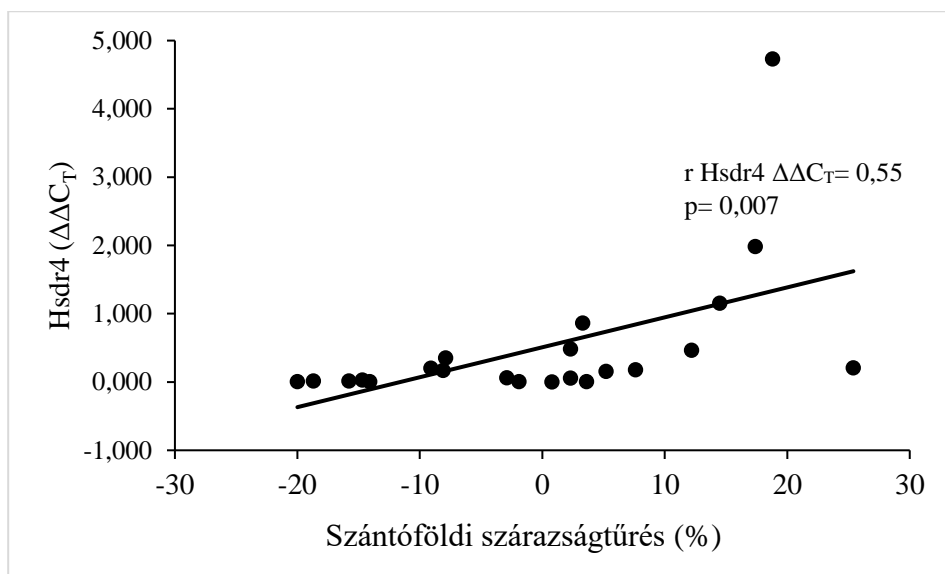
A Hsdr4 gén expressziója a két napig 20%-os polietilén-glikol oldatban nevelt növényeknél növekedést mutatott (Hsdr4  $\Delta\Delta C_T$ : 0,474). A kezelés hatására a fajták transzkriptum szintje különbözött, a Hsdr4 transzkriptum szintje legkevésbé növekedett a GKS 901, Explorer, Chill

és *KH Lédi* fajtákban, míg nagyobb arányban nőtt a **GK Habzó**, **Marthe** és **GKS9413** csíranövényeknél (5.11. ábra).



**5.11. ábra.** A tavaszi árpafajták kontrollhoz viszonyított Hsdr4 transzkriptum szintjének  $\Delta\Delta C_T$ -ben kifejezett értéke két napig tartó 20%-os PEG kezelés után.

A laboratóriumi körülmények között mért Hsdr4 transzkriptum szintjét összevetettük a fajták szántóföldi szárazságtűrésével. A Hsdr4  $\Delta\Delta C_T$  értékei és a szántóföldi szárazságtűrés szoros  $p < 0,01$  összefüggést mutatott (5.12. ábra).



**5.12. ábra.** A Hsdr4 transzkriptum szintjének összefüggése a szántóföldi szárazságtűréssel. A génexpresszió és a szántóföldi szárazságtűrés közötti kapcsolatot regresszióanalízissel vizsgáltuk. Jelmagyarázat: ● = az egyes fajták Hsdr4 transzkriptum szintjének változása,  $r$  Hsdr4  $\Delta\Delta C_T$  = a fajták kontroll-PEG adataira illesztett egyenes korrelációs koefficiense.

### 5.1.6. Összefüggésvizsgálatok

A növekedési, élettani és génexpressziós paramétereket a szántóföldi kispárcellás tájtörzskísérlet alapján számolt szántóföldi szárazságtűréssel korreláltattuk (5.7. táblázat). A szántóföldi szárazságtűréssel szoros ( $p < 0,01$ ) összefüggést mutatott a kontroll és a PEG-gel kezelt növények gyökértömegének a különbsége, valamint a Hsdr4 transzkriptum szintje. Közepesen szoros ( $p < 0,05$ ) összefüggést mutatott a kontroll növények hajtáshossza, hajtástömege és gyökértömege, továbbá a PEG-gel kezelt növények prolin tartalma, a kontroll és a PEG-



gel kezelt növények prolin tartalmának a különbsége, a kontroll növények fényhasznosítása, illetve a kontroll növények sztómakonduktanciája. Enyhén szoros ( $p < 0,1$ ) összefüggést a kontroll növények oldható cukor tartalma, nem fotokémiai kioltása, a kontroll és a PEG-gel kezelt növények NPQ-nak a különbsége mutatott.

**5.7. táblázat.** A növekedési, élettani és génexpressziós paraméterek korrelációja a szántóföldi szárazságtűréssel. A vizsgált paraméterek és a szántóföldi szárazságtűrés közötti kapcsolatot Excel program korrelációanalízissel vizsgáltuk. Magyarázat:  $P_{0,1\%}=0,35$ ;  $P_{0,05\%}=0,41$ ;  $P_{0,01\%}=0,52$

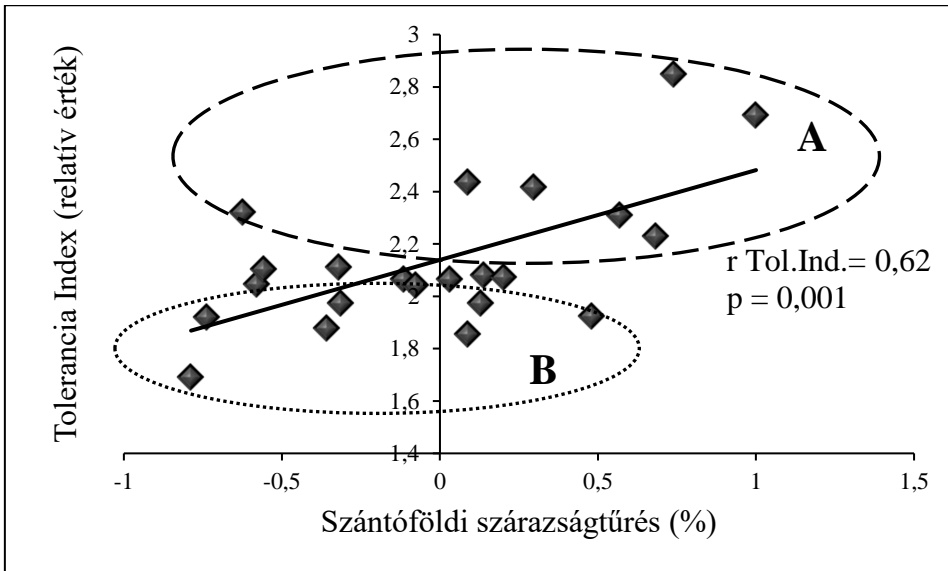
Paraméterek	Szántóföldi szárazságtűrés(%)	Paraméterek	Szántóföldi szárazságtűrés(%)
Alf . tol%	1	Fv/Fm PEG	0,1583
K gyh	0,1995	Fv/Fm SZ	0,1073
PEG gyh	0,1239	Fv/Fm K-P	0,0307
$\Delta$ gyhK-PEG	0,1458	Fv/Fm K-SZ	-0,0415
K hh	0,4145	Y (II) K	-0,0181
PEG hh	0,2296	Y (II) PEG	0,1803
$\Delta$ hhK-PEG	0,2828	Y (II) SZ	-0,1037
K gyt	0,4849	Y (II) K-P	-0,1206
PEG gyt	-0,1116	Y (II) K-SZ	0,0771
$\Delta$ gytK-PEG	0,5701	NPQ K	0,3910
K ht	0,5108	NPQ PEG	-0,1839
PEG ht	-0,0354	NPQ SZ	0,1580
$\Delta$ htK-PEG	0,4942	NPQ K-P	0,3504
K P	-0,1126	NPQ K-SZ	0,0917
PEG P	0,4501	K Kond.	-0,4328
$\Delta$ PK-PEG	-0,4615	PEG Kond.	-0,1204
K SZ	-0,3810	SZ Kond	0,2891
PEG SZ	-0,1294	K-PEG Kond	0,2952
$\Delta$ SZK-PEG	-0,0319	K-SZ Kond	0,0023
Fv/Fm K	0,4133	Hsdr4 $\Delta\Delta C_T$	0,5524

### 5.1.7. Összevont Index

A szántóföldi szárazságtűrésre történő szelekcióban a tolerancia index (TI) alkalmas lehet a nemesítési vonalak előszelekciójára, így már csíranövény korban kiszűrhetők a szélsőségesen vízigényes vonalak. Ezen gyakorlati jelentőséget szem előtt tartva elsőként egy olyan összevont indexet készítettünk, ahol a szántóföldi szárazságtűréssel összefüggő, könnyen vizsgálható, és költséghatékony paramétereket – a kontroll növények hajtástömege, a kontroll növények gyökértömege és a PEG-gel kezelt növények prolin tartalma – vontuk össze. Az így kapott értékek a szántóföldön mutatott szárazságtűréssel  $r=0,62$ , azaz 0,001%-on szignifikánsnak bizonyultak (5.8. táblázat). A tolerancia index a fajták 1-re maximált teljesítményének összege. A 5.13. ábrán látható, hogy az így nyert index alapján jól elkülöníthetők a szárazságot jól tűrő és az arra érzékeny fajták.

**5.8. táblázat.** Tolerancia index korrelációanalízise a szántóföldi szárazságtűréssel. Az összevont paraméterek és a szántóföldi szárazságtűrés közötti kapcsolatot Excel programban korrelációanalízissel vizsgáltuk.

	Sz szt (%)	Tolerancia index
Sz. szt (%)	1	
Tolerancia index	0,6275	1



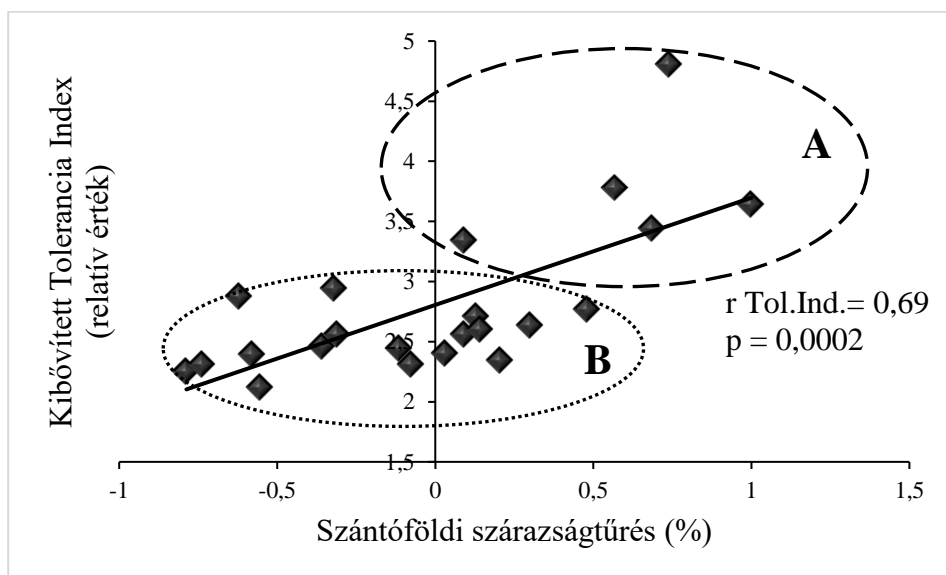
**5.13. ábra.** A szántóföldi szárazságtűréssel összefüggő paraméterek tolerancia indexe. Jelmagyarázat: A tolerancia index alapján az „A” betűvel jelölt a szárazságtűrő, a „B” betűvel jelölt halmaz a vízigényes fajtákat jelöli.

A még hatékonyabb szelekció érdekében a szántóföldi szárazságtűréssel szintén összefüggő további paramétereket – kontroll növények hajtástömege, a kontroll növények gyökértömegének változása, a PEG-gel kezelt növények prolintartalma, a kontroll növények fényhasznosítása és a Hsdr4 gén expressziós változása – összevontuk és egy újabb kibővített tolerancia indexet (KTI) készítettünk. Az így kapott értékek a szántóföldön mutatott szárazságtűréssel még szorosabb  $r=0,69$  összefüggést mutattak, amely összefüggés 0,001%-on szignifikánsnak mondható (5.9. táblázat). A tolerancia index itt is a fajták 1-re maximalizált teljesítményének összegét tartalmazza. Az így nyert szorosabb illeszkedést mutató index alapján még pontosabban elkülöníthetők a szárazságot jól tűrő és arra érzékeny fajták, ezáltal a fajtanemesítés

genotipizálásakor a vonalak több mint 50%-a nagy biztonsággal szelektálható szárazságtűrésre (5.14. ábra).

**5.9. táblázat.** A kibővített tolerancia index korrelációanalízise a szántóföldi szárazságtűréssel. Az összevont paraméterek és a szántóföldi szárazságtűrés közötti kapcsolatot Excel programban korrelációanalízissel vizsgáltuk.

	Sz. szt. (%)	Kibővített tolerancia index
Sz. Szt. (%)	1	
Kibővített tolerancia index	0,6988	1

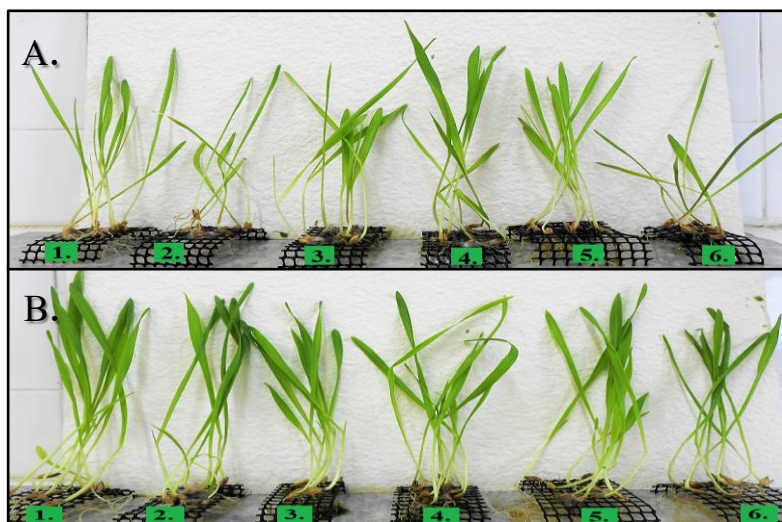


**5.14. ábra.** A szántóföldi szárazságtűréssel összefüggő paraméterek kibővített tolerancia indexe. Jelmagyarázat: A kibővített tolerancia index alapján az „A” betűvel jelölt a szárazságtűrő, a „B” betűvel jelölt csoport a vízigényes fajtákat jelöli.

## 5.2. Algakezelések hatása a fajták ozmotikus stressz tűrésére

Az árpa növények szárazságtűrésének kondícionálására egy bizonyítottan szárazság toleráns szíriai (*Hordeum vulgare* L. cv. Rihane) (ROMDHANE és mtsai 2020) és egy a szántóföldi kísérletek eredményeképpen vízigényesként számontartott (*Hordeum vulgare* L. cv. KH Lilla) fajtát vizsgáltunk.

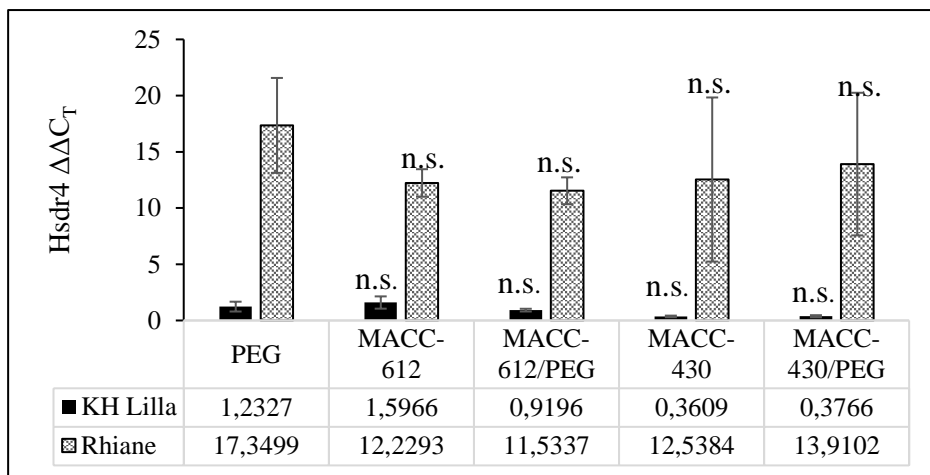
A Hsdr4 gén expressziójának változása fajtánként nagymértékű eltérést mutatott és 0,01%-os valószínűségi szinten összefüggött a szántóföldi szárazságtűréssel (5.1.5. fejezet). Ezért a vízelvonó PEG kezeléseket biostimuláns alga szuszpenziók hozzáadásával (5.15. ábra) egészítettük ki és mértük a Hsdr4  $\Delta\Delta C_T$  értékét. Két algát, a fotoszintetizáló prokarióta *Nostoc entophyllum* (MACC-612) és az eukarióta *Tetracystis* sp. (MACC-430) algákat alkalmaztuk az anyag és módszer fejezetben leírtak szerint. Megfigyelhető volt, hogy a szélsőségesen szárazságtűrő **Rihane** fajta, minden kezelésben erőteljesebben növekedett (5.15. ábra).



**5.15. ábra.** Különböző algaszuszpenziós kezelések *KH Lilla* (A sor) és *Rihane* (B sor) árpafajtákon. Jelmegnyarázat: 1= Kontroll, 2= PEG, 3= MACC-612, 4= MACC-612 és PEG, 5= MACC-430, 6= MACC-430 és PEG kezelések.

### 5.2.1. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a *Hsdr4* gén expressziójára

A kontrollhoz viszonyított *Hsdr4* gén expressziójának változására ( $\Delta\Delta C_T$ ) az alga szuszpenziók eltérően hatottak. A génexpresszió mértéke a *KH Lilla* fajtánál a PEG kezeléshez viszonyítva az MACC-430 (*Tetracystis sp.*) alga-szuszenziós kezelés hatására csökkent leginkább 70,8 %-kal. A **Rihane** fajta esetében az ozmotikus stresszt követő MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszenziós kezelés 33,5 %-kal csökkentette a génexpressziót. A csökkenés mértéke a PEG kezeléshez viszonyítva egyik fajtánál sem volt szignifikáns (5.16. ábra).



**5.16. ábra.** Tavaszai árpafajták Hsd4 gén expressziójának változása stressznek kitett állapotban (PEG), alga-szuszenziós (MACC-612, MACC-430) és ozmotikus stresszt követő alga-szuszenziós (MACC-612/PEG és MACC-430/PEG) kezelések után. Az oszlopok a Hsd4 génextpressziójának kontrollhoz viszonyított változását jelölik  $\Delta\Delta C_T$  értékben meghatározva. A hibasávok a standard hibát jelölik. A kezelések hatásait Excel páros t-próba nem egyenlő variancia teszttel vizsgáltuk.

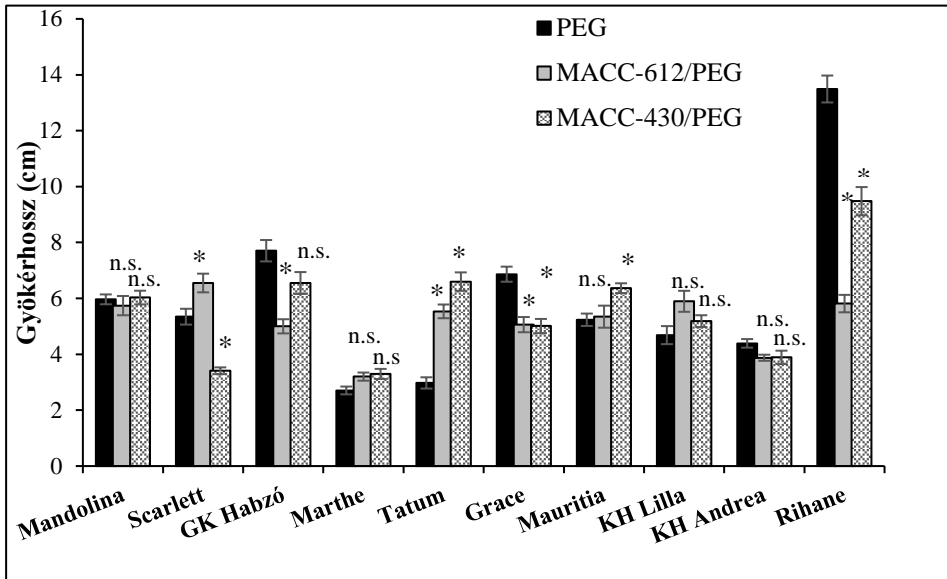
Annak eldöntésére, hogy a különböző alga szuszenzióval történő kezelés miként hat a csíranövények viselkedésére a szántóföldi szárazságtűrő képességük alapján kiválasztottunk tíz különböző vízigényű fajtát és ugyanazon paraméterek mérését végeztük el rajtuk, amit a 22 fajta esetében.

## 5.2.2. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a gyökérhosszra

Az alga szuszpenziók a csíranövények gyökérhosszára különböző mértékben hatottak. Az MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszpenzió a **Marthe**, a Tatum és a *Grace* fajták gyökérhosszát növelte, ami az utóbbi fajtánál a kontrollhoz viszonyítva szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) 2,18 cm-rel volt nagyobb. Az MACC-430 (*Tetracystis sp.*) alga-szuszpenzió a **Mandolina**, **Scarlett**, **Marthe**, Tatum, *Grace* és **KH Andrea** fajtáknál növelte a gyökérhosszt, ami kontrollhoz viszonyítva a **Marthe** fajtánál szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) 1,63 cm-rel hosszabb gyökérhosszt eredményezett. A szignifikáns eltéréseket SPSS Bonferroni teszt alapján mutattuk ki  $N=20$  minta esetén.

Az ozmotikus stressz utáni MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszpenziós kezelés következtében nőtt a **Scarlett**, **Marthe**, Tatum és a *KH Lilla* fajták gyökérhossza. A PEG-es kezeléshez képest szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) 1,2 cm-rel volt nagyobb a **Scarlett**, 2,56 cm-rel pedig a Tatum fajta gyökérhossza. Az ozmotikus stressz utáni MACC-430 (*Tetracystis sp.*) alga-szuszpenzió a **Marthe**, Tatum, *Mauritia* és a *KH Lilla* fajtáknál növelte a gyökérhosszt, ami a PEG-es kezeléssel összehasonlítva a Tatum fajtánál szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) 3,62 cm-rel, a *Mauritia* fajtánál 1,13 cm-rel volt nagyobb (5.17. ábra).





**5.17. ábra.** Tavaszi árpafajták gyökérhosszának alakulása stressznek kitett állapotban (PEG) és ozmotikus stresszt követő alga-szuszpenziós (MACC-612/PEG és MACC-430/PEG) kezelések után. A hibásávok a standard hibát jelölik. Jelmagyarázat: \*= Az SPSS Bonferroni teszt alapján a PEG-hez képest szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató fajta, illetve n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató fajta.

### 5.2.3. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a hajtáshosszra és tömegre

A csíranövények hajtáshossza különböző mértékben változott az alga szuszpenzióval történő kezelés hatására. Az MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszpenzió a **Mandolina**, **Scarlett**, **GK Habzó**, **Tatum**, **Grace** és a **KH Andrea** fajták hajtáshosszát növelte, azonban a növekedés mértéke a kontrollhoz viszonyítva nem volt szignifikáns. Az MACC-430

(*Tetracystis sp.*) alga-szuszenzió a **Mandolina**, Scarlett, **GK Habzó**, Tatum, *Grace*, *KH Lilla* és a **KH Andrea** fajtáknál növelte a hajtáshosszt, ami kontrollhoz viszonyítva a Tatum fajtánál szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) 1,73 cm-rel volt nagyobb.

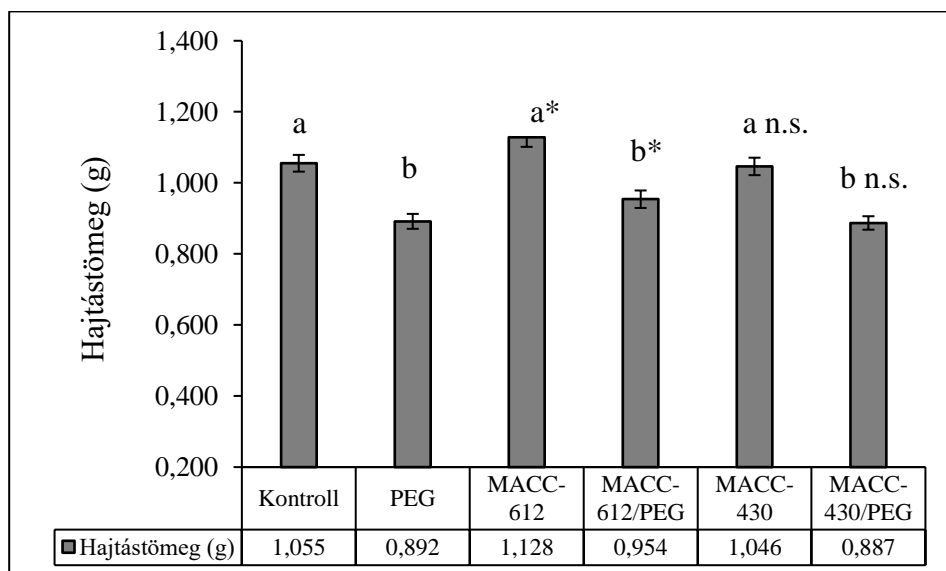
Az ozmotikus stressz utáni MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszenziós kezelés következtében nőtt a Tatum, *Mauritia* és a **KH Andrea** fajták hajtáshossza, ami a Tatum fajta esetében a PEG-es kezeléshez viszonyítva szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) 2,61 cm-rel volt hosszabb. Az MACC-430 (*Tetracystis sp.*) alga-szuszenziós kezelés a **Mandolina**, Scarlett, **Marthe**, Tatum fajtáknál eredményezett hosszabb hajtáshosszt. A PEG-es kezeléshez képest ennél a kezeléskor is a Tatum fajta hajtáshossza nőtt szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) 2,62 cm-rel (5.10. táblázat).

**5.10. táblázat.** Tavaszi árpa fajták hajtáshossza stressznek kitett állapotban (PEG) és ozmotikus stresszt követő alga-szuszenziós (MACC-612/PEG és MACC-430/PEG) kezelése után. Jelmagyarázat: a **félkövér** kiemelés az SPSS Bonferroni teszt alapján a PEG-es kezeléshez viszonyítva szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató, illetve n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató érték.

Hajtáshossz (cm)			
Kezelés/ fajta		10 fajta <b>összesített</b> hajtáshossza	Tatum fajta
PEG	Átlag	12,77	11,96
	Szórás / St. Hiba	2,967	0,357
MACC-612/PEG	Átlag	12,66 n.s.	<b>14,56</b>
	Szórás / St. Hiba	2,526	0,233
MACC-430/PEG	Átlag	12,77 n.s.	<b>14,58</b>
	Szórás / St. Hiba	2,808	0,259

A csíranövények hajtástömege különböző mértékben változott a kezelések hatására. Az MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszpenzió  $0,07 \pm 0,15$  g-mal szignifikánsan ( $p \leq 0,05$ ) növelte a hajtástömeget. Az ozmotikus stressz utáni MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszpenziós kezelés következtében is szignifikánsan ( $p \leq 0,05$ ) nőtt a hajtástömeg (5. 18. ábra).

**5.18. ábra.** Tavaszi árpa fajták hajtástömege kontroll, stressznek kitett (PEG), alga szuszpenziós (MACC-612 és MACC-430) és ozmotikus stresszt követő alga-szuszpenziós (MACC-612/PEG és MACC-430/PEG) kezelések után. Jelmagyarázat: a= kontroll, b= PEG, a Student-t teszt alapján a \*= betűvel jelölt kezelések közötti szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató, illetve n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató érték.



## 5.2.4. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a fényhasznosításra

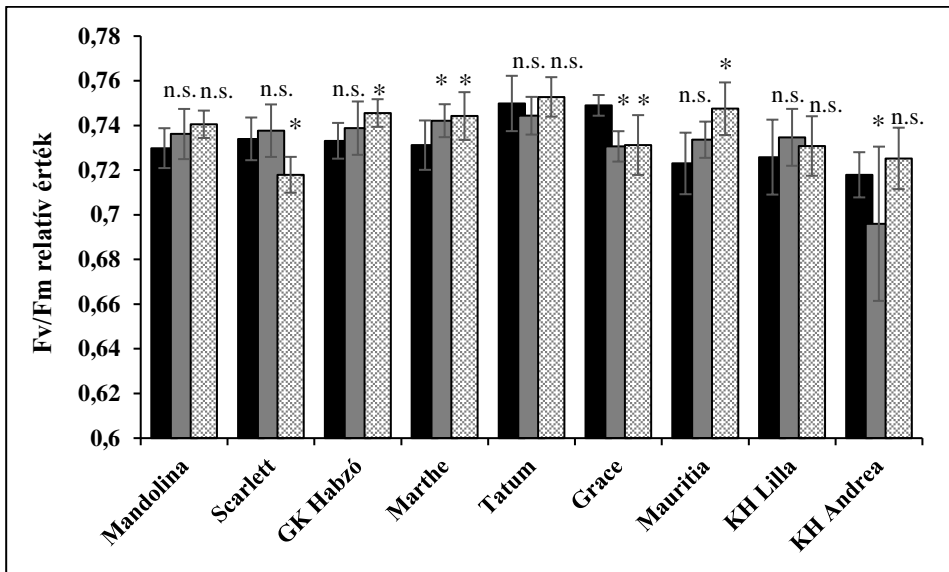
A fajták összesített fényhasznosítása (Fv/Fm) kontroll körülmények között  $0,745 \pm 0,008$ , PEG-es kezelés hatására azonban csökkent ( $0,733 \pm 0,011$ ). Az MACC-612 alga szuszpenzió hatására kismértékben ( $0,743 \pm 0,011$ ), PEG-el együtt adagolva további csökkenést tapasztaltunk ( $0,733 \pm 0,014$ ). Az MACC-430 alga hatására a PSII maximális kvantumhatásfoka  $0,743 \pm 0,013$ , míg PEG kezeléssel együtt  $0,737 \pm 0,012$ -re változott. A kontroll, a PEG-es és a MACC-430 alga szuszpenzióval történő kezelések közötti különbségeket SPSS Bonferroni teszt alapján vizsgáltuk és szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést tapasztaltunk a kezelések között (5.11. táblázat).

**5.11. táblázat.** A különböző kezelések összehasonlítása. Jelmagyarázat: 1= kontroll kezelés Fv/Fm értékei, 2= PEG kezelés Fv/Fm értékei, 5= MACC-430 kezelés Fv/Fm értékei. \*= szignifikáns eltérést mutató kezelés.

Multiple Comparisons						
Dependent Variable: Fv/Fm						
Bonferroni						
(I) V1	(J) V1	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
1	2	0,0124 *	0,0017	0,000	0,0080	0,0167
	5	0,0024	0,0017	0,541	-0,0019	0,0067
2	1	-0,0124 *	0,0017	0,000	-0,0167	-0,0080
	5	-0,0100 *	0,0017	0,000	-0,0143	-0,0056
5	1	-0,0024	0,0017	0,541	-0,0067	0,0019
	2	0,0100 *	0,0017	0,000	0,0056	0,0143

\*. The mean difference is significant at the 0,05 level.

A szárazságstresszt követő MACC-612 alga szuszpenzióval történő kezelés hatására nőtt a fényhasznosítás a **Mandolina**, **Scarlett**, **GK Habzó**, **Marthe**, **Mauritia** és **KH Lilla** fajtáknál. A **Marthe** fajta Fv/Fm értéke a PEG kezeléshez viszonyítva szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) 0,011-el volt magasabb. A szárazságstresszt követő MACC-430 alga szuszpenzióval történő kezelés hatására nőtt a **Mandolina**, **GK Habzó**, **Marthe**, **Tatum**, **Mauritia**, **KH Lilla** és **KH Andrea** fényhasznosítása. A PEG kezeléshez viszonyítva szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) a **GK Habzó** Fv/Fm értéke a 0,012-vel, a **Marthe** fajtáé 0,013-mal, a **Mauritia** fajtáé 0,024-el volt magasabb (5.19. ábra).



**5.19. ábra.** Tavaszi árpafajták fényhasznosításának alakulása stressznek kitett állapotban (fekete oszlopok) és az ozmotikus stresszt követő MACC-612/PEG (szürke oszlopok), MACC-430/PEG (mintás oszlopok) kezelése után. A hibásávok a szórást jelölik. Jelmagyarázat: \*= Az SPSS Bonferroni teszt alapján a PEG-hez képest szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató fajta, illetve n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató fajta.

## 5.2.5. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a nem fotokémiai kioltásra

A fajták összesített nem fotokémiai kioltása kontroll körülmények között  $0,603 \pm 0,336$  PEG-es kezelés hatására  $0,695 \pm 0,438$ , MACC-612 alga szuszpenzióval történő kezelés hatására  $0,613 \pm 0,359$  PEG kezelést követő MACC-612 alga szuszpenzióval történő kezelés hatására  $0,709 \pm 0,439$  MACC-430 alga szuszpenzióval történő kezelés hatására  $0,604 \pm 0,337$  és PEG kezelést követő MACC-430 alga szuszpenzióval történő kezelés hatására  $0,777 \pm 0,480$ -ra változott.

A vízelvonó kezelés, és az ozmotikus stresszt követő MACC-430 alga szuszpenziós kezelések közötti különbségeket SPSS páros t-teszt alapján vizsgáltuk és szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést tapasztaltunk a kezelések között. A vízelvonó és az ozmotikus stresszt követő MACC-612 alga szuszpenziós kezelések között SPSS páros t-teszt alapján nem volt különbség (5.12. táblázat).

**5.12. táblázat.** A PEG-es és vízelvonó kezelést követő alga szuszpenziós kezelések közötti különbségek a nem fotokémiai kioltás vonatkozásában. A kezelések közötti különbséget  $p \leq 0,05$  szignifikancia szinten SPSS páros t próba teszttel vizsgáltuk.

Paired Samples Test								
Paired Differences								
95% Confidence Interval of the Difference								
	Mean	Std. Deviation	Std. Error Mean	Lower	Upper	t	df	Sig.(2-tailed)
NPQ PEG - 612PEG	-0,014	0,240	0,018	-0,051	0,023	-0,754	161	0,452
NPQ PEG - 430PEG	-0,078	0,428	0,033	-0,145	-0,011	-2,326	160	0,021

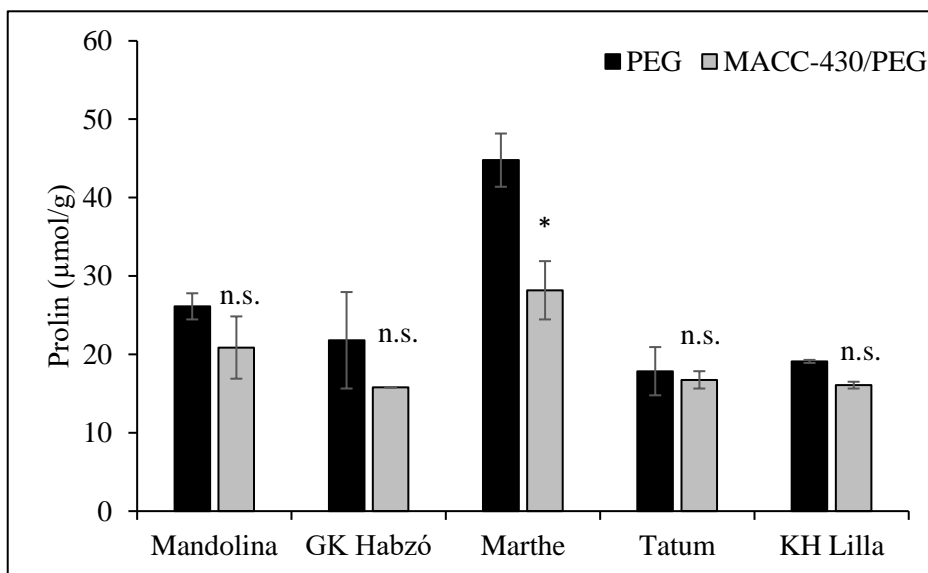
A nem fotokémiai kioltás növekedését tapasztaltuk az MACC-612 alga szuszpenzióval történő kezelés során a **Mandolina**, *Grace*, *Mauritia* és *KH Lilla* fajtáknál, ami az utóbbinál a kontrollhoz viszonyítva szignifikáns ( $p < 0,05$ ) volt. Az MACC-430 algánál a *Grace*, *Mauritia*, és *KH Lilla* fajtáknál nőtt az NPQ. Szignifikáns ( $p < 0,05$ ) különbséget a *KH Lilla* fajta mutatott. A vízelvonó kezelést követő MACC-612 és MACC-430 alga szuszpenziós kezelés hatására szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) a *Grace* fajta NPQ értéke nőtt.

### 5.2.6. Alga szuszpenziókkal történő kezelés hatása a prolin-tartalomra

A tavaszi árpafajták prolin-tartalma eltérő mértékben változott a kezelésekre hatására. A kontrollhoz viszonyítva az MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszpenziós kezelés 0,95  $\mu\text{mol/g}$ -al csökkentette, az MACC-430 (*Tetracystis sp.*) alga-szuszpenziós kezelés 4,77  $\mu\text{mol/g}$ -al növelte a fajták össz prolin szintjét. Az MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszpenzió a *Scarlett*, **GK Habzó**, *Grace*, *KH Lilla* és **KH Andrea** fajták, az MACC-430 (*Tetracystis sp.*) alga-szuszpenzió a **Mandolina**, *Scarlett*, **Marthe**, *Mauritia*, *KH Lilla* és **KH Andrea** fajták prolin tartalmát csökkentette. A kontrollhoz viszonyítva egyik fajta sem mutatott szignifikáns eltérést.

Vízelvonó kezelést követően az MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszpenzió szinte minden fajtánál csökkentette a prolin szintet, a legnagyobb arányban (6,27  $\mu\text{mol}$ ) a *Scarlett* fajtánál. A vízelvonó kezelést követő MACC-430 (*Tetracystis sp.*) alga-szuszpenziós kezelés a **Mandolina**, **GK Habzó**, **Marthe**, *Tatum* és *KH Lilla* fajták prolin szintjét

tovább csökkentette, a **Marthe** fajtánál szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) (5.20. ábra).



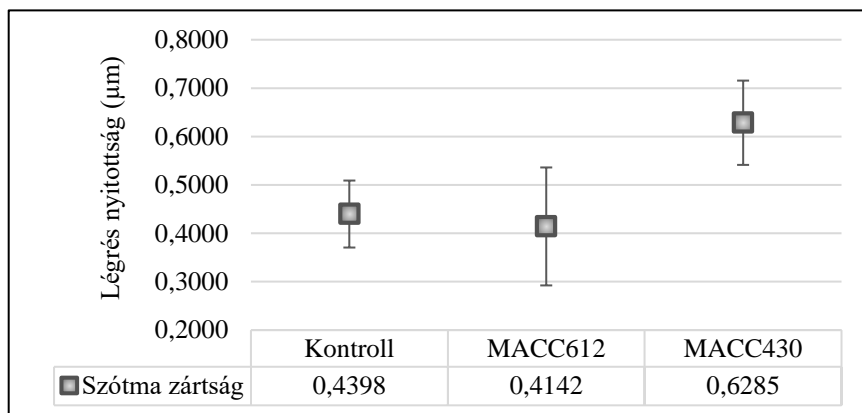
**5.20. ábra.** A prolinszint alakulása ozmotikus stresszt (PEG) követő MACC-430 (*Tetracystis sp.*) alga-szuszpenziós kezelés (MACC-430/PEG) után. A hibasávok a standard hibát jelölik. Jelmagyarázat: \*= A páros t teszt alapján a PEG-hez képest szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) eltérést mutató fajta, illetve n.s.= nem szignifikáns eltérést mutató fajta.

### 5.2.7. Alga szuszpenziók abszcizinsav tartalmának kimutatása sztómazáródási teszttel

A szárazságstressz kivédésében, ezáltal a növényi életfolyamatok biztosításában fontos szerepe van az abszcizinsavnak, ami elsősorban a sztómák záródásáért felelős. A két alga sztómazárást okozó hatásában szignifikáns ( $p \leq 0,05$ ) különbséget mutattunk ki. Az MACC-430



(*Tetracystis sp.*) alga-szuszenzió alacsonyabb az MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga-szuszenzió magasabb abszcizinsav hatással rendelkezik (5.21. ábra), a sztómák az utóbbi kezelésnél szignifikánsan zártabbak voltak, így az algával kezelt növények hatékonyabban képesek kivédeni a gyors vízvesztést.



**5.21. ábra.** *Pelargonium sp.* levélen a légrés nyitottságának alakulása kontroll és alga szuszenziók (MACC612 - *Nostoc entophyllum* és MACC430 - *Tetracystis sp.*) hatására. A hibaszávok a szórást jelölik.

### 5.2.8. Alga szuszenziók citokinin hatásának kimutatása levélöregedési teszttel

A citokininek többek közt a sejtosztódásért és a juvenilis állapot fenntartásáért felelősek. Az algák hormon hatását levélöregedési teszttel igazoltuk. A kalibrációs görbe alapján kapott citokinin tartalom a két alga között jelentős különbséget mutatott. Az MACC-612 (*Nostoc entophyllum*) alga 0,0018  $\mu\text{g/ml}$  citokinin koncentrációnak megfelelő hatással rendelkezett, ami az MACC-430 (*Tetracystis sp.*) alga esetében fele, azaz

0,0009 µg/ml citokinin koncentrációnak megfelelő hatást jelentett (5.13. táblázat). Tehát a *Nostoc entophytum* alga nagyobb mértékű juvenilis állapotra jellemző kintin hatással bír.

**5.13. táblázat.** A levélöregedési teszt eredménye *Nostoc entophytum* és *Tetracystis sp.* algák esetében. A kapott eredményeket kalibrációs görbe alapján határoztuk meg.

Alga-szuszpenzió	Citokinin tartalom
<i>Nostoc entophytum</i> (MACC-612)	0,0018 µg/ml
<i>Tetracystis sp.</i> (MACC-430)	0,0009 µg/ml

## 6. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA ÉS KÖVETKEZTETÉSEK

Kísérleteink során elsődleges célunk olyan szelektációs módszer kidolgozása volt, mely alkalmas a tavaszi árpafajták szántóföldi szárazságtűrésének becslésére, gyors, költséghatékony és a korai fejlődési fázisokban is jól alkalmazható. Ezen cél érdekében arra kerestük a válaszokat, hogy a tavaszi árpafajták csíranövényei hogyan reagálnak a vízelvonó kezelésekre? A szakirodalomban leírt, szárazságtűrő képességgel összefüggő növényi válaszreakciók alkalmazhatók-e a csíranövények állapotának jellemzésére? Illetve, hogy miként változik a csíranövények ozmotikus stresszre adott válaszreakciója természetes biostimulánsok hatására. A kísérletek alanyai 22 tavaszi árpa fajta 9 napos csíranövényei voltak, melyeket folyadékkultúrában neveltünk a csíráztatást követő második naptól a hetedik napig. Az ozmotikus stressz által kiváltott hatás azonosítása céljából a csíráztatást követő hetedik naptól 48 óra hosszan 20%-os polietilén-glikol (PEG-6000) oldatot használtunk. A szakirodalomban gyakran találkozunk a szárazságtressz indukcióját célzó kísérleti beállításokkal. A stressz előidézésére népszerű és hatékony módszer a nagy molekulatömegű ozmotikus anyagok, elsősorban a polietilén-glikol (PEG-6000) használata (MONEY 1989, GALLÉ és mtsai 2013, RAO és JABEEN 2013, KACEM és mtsai 2017, GUELLIM és mtsai 2020). Az ennél kisebb mólsúlyú PEG molekuláknál (például PEG-4000) felvetődhet, hogy méretük miatt bejuthatnak a sejtekbe.

A laboratóriumi méréseinket a Gabonakutató Nonprofit Kft. Táplánszentkereszti Növénynemesítő Kutatóállomás négy ismétlésben elvégzett kisparcellás tájtorzskísérleti eredményeire alapoztuk, mely során a 2011-es évben összesen 22 tavaszi fajta és nemesítési vonal szántóföldi szárazságtűrő képességének eredményeihez jutottunk hozzá (TOMCSÁNYI 2012). A kisparcellás fajtakísérleti eredményeket felhasználva bioassay módszer alkalmazásával állapították meg a fajták és vonalak szántóföldi szárazságtűrő képességét, melyhez a későbbiekben a laboratóriumi kísérleteink eredményeit hasonlítottuk.

Saját szántóföldi kísérletek beállítását és kivitelezését anyagi és eszköz források hiánya akadályozta, ezért a Táplánszentkereszten kidolgozott módszert és annak eredményeit használtuk fel és vetettük össze a laboratóriumban elvégzett ozmotikus stressz kísérletek eredményeivel.

Vizsgálataink első részében tavaszi árpafajták és vonalak 9 napos csíranövényeinek növekedési paramétereiben stressz hatására bekövetkező változását figyeltük meg. A kontrollhoz viszonyított vízelvonó kezelésre a 22 tavaszi árpa fajta gyökérhossza  $0,796 \pm 0,790$  cm-rel, a gyökértömege  $0,085 \pm 0,069$  g-mal szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) csökkent. PEG kezelés hatására szintén a gyökérhossz csökkenését tapasztalták kukorica csíranövényeknél PETCU és mtsai (2018), illetve MAGAR és mtsai (2019), repcénél CHANNAOUI és mtsai (2019), árpánál SKRIBANEK és TOMCSÁNYI (2008), valamint XUE és mtsai (2019). Azt a jelenséget, amikor az egyes paraméterek változásában a kontrollhoz viszonyítva eltérő mértékű különbségeket tapasztaltunk a különböző fajták és vonalak esetében fajthatásként értelmeztük. Így a vízelvonó kezelés hatására megfigyelt eltérő gyökérhossz adatokat (5.2. táblázat) is a

fajthatás eredményeként könnyeltük el. A tavaszi árpa fajták átlagos gyökértömege szignifikánsan csökkent vízelvonó kezelés hatására, a paraméter változása egyik fajta esetében sem mutatott szignifikáns eltérést a kontrollhoz viszonyítva. Azonban a fajták kontroll gyökértömege és a szántóföldi szárazságtűrés közepesen szoros  $p < 0,05$  összefüggést mutatott (KGYT  $r=0,48$ ). A gyökértömeg alkalmas paraméter lehet a tavaszi árpa fajták és vonalak stressztűrő képességének ezáltal terméshozamának becslésére. Az ozmotikus stressz következtében a hajtáshossz és hajtástömeg változásában is szignifikáns ( $p < 0,05$ ) csökkenést tapasztaltunk. A 22 tavaszi árpa fajta hajtástömege összesen  $0,47 \pm 0,276$  g-mal, a hajtáshossza  $2,14 \pm 3,988$  cm-rel csökkent a kontroll növényekhez képest. Búza csíranövényeknél ABRO és mtsai (2020) szintén a hajtástömeg csökkenését tapasztalták PEG kezelés hatására. Az általunk vizsgált fajtáknál ugyan eltérő mértékben csökkent a hajtáshossz és hajtástömeg, de a változás mértéke a kontrollhoz viszonyítva nem mutatott szignifikáns eltérést. A fajták kontroll hajtástömege és a szántóföldi szárazságtűrés közepesen szoros  $p < 0,05$  összefüggést mutatott (KHT  $r=0,51$ ). A tavaszi árpafajtáknál a növekedési paraméterek közül a kontroll körülmények között mért gyökér- és hajtástömeg a szárazságstresszhez való alkalmazkodás meghatározó bélyege lehet. A kezdeti fejlődés nagyban meghatározza a termés mennyiségét, ezért az említett paraméterek fontos hibridvigor tulajdonságok lehetnek a nemesítés során.

A megfelelő terméshozam biztosítása érdekében a vízhiánynak kitett növényekben olyan ozmoprotektánsok halmozódnak fel, mint például a prolin (KISHOR és mtsai 1995) vagy a glicin-betain (CHEN és MURATA 2008), amelyek növelik az ozmotikus stresszel szembeni ellenállóképességet. A prolin nagymértékű felhalmozódása következik be

a növényeket ért ozmotikus stressz esetén (KEREPESI és GALIBA 2000), melyet mi is tapasztaltunk. A kezeletlen növényeknél a prolin alacsony szintű volt, azonban vízelvonó kezelésre (20% PEG-6000) a szintje a négyszeresére emelkedett a kontroll csoporthoz képest. PEG kezelés hatására a prolin tartalom minden fajta esetében nőtt. A prolin felhalmozódás mértékéből a növények szárazságtűrő képességére lehet következtetni (NAYYAR és WALIA 2003, SINHA és mtsai 2006). VELICEVICI és mtsai (2013) a magasabb prolin szintet leginkább a nagyobb szárazságtűrést mutató fajtákkal hozták összefüggésbe. A prolin tartalom fajtánkénti változását figyelve ozmotikus stressz hatására a **GK Habzó** fajtánál szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) nőtt a prolin szint  $160 \mu\text{mol/g}$ -mal. A **GK Habzó** a szántóföldi szárazságtűréses adatok alapján szárazságtűrés szempontjából toleránsnak mondható fajta. A PEG kezelés hatására megnövekedett prolin tartalom és a szántóföldi szárazságtűrés közepesen szoros  $p < 0,05$  összefüggést mutatott. Az aszálystressz hatására más ozmotikusan aktív anyagok (pl. cukrok) halmozódnak fel a növényekben, ami a stressz okozta káros hatások elkerülésének egyik lehetséges módja (BASU és mtsai 2016, SAMI és mtsai 2016). Ismeretes, hogy az oldható cukrok felhalmozódása szorosan korrelál a növények aszálytűrő képességével (ELSHEERY és CAO 2008, NASER és mtsai 2010, KUMARI és mtsai 2014). Eredményeink alapján KEREPESI és GALIBA (2000) munkásságával egyetértve megállapítottuk, hogy vízelvonás hatására növekszik a növények oldható cukor tartalma. A kezelésnek kitett árpa fajták össz cukor tartalma  $2494 \mu\text{g/g}$ -al szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) növekedett a kezeletlen csoporthoz viszonyítva. Párhuzamot keresve a szárazságra való érzékenység és az oldható cukor felhalmozódás között megvizsgáltuk az oldható cukrok felhalmozódás fajtánkénti mértékét a

PEG-gel kezelt növényekben. Várakozásainkkal ellentétben nem kaptunk szignifikáns különbséget az egyes fajták és vonalak között, ami alátámasztotta volna a megnövekedett cukorszint feltételezett védő szerepét. KUMARI és mtsai (2014) azonban a vízhiány hatására szignifikánsan magasabb oldható cukor tartalmat mértek az aszálytűrő búza genotípusokban az érzékeny genotípusokkal szemben. Annak ellenére, hogy az oldható cukor tartalom növekedése a fajtáknál nem hozható összefüggésbe a vízhiánnyal, a fajták kontroll össz cukor tartalma és a szántóföldi szárazságtűrés enyhén szoros  $p < 0,1$  kapcsolatot mutatott.

GUPELLIM és mtsai (2020) szerint a növény fiziológiai állapotára utaló jellemzők mint például a prolin, az oldható cukor és keményítő tartalom előzetes mérése alkalmas lehet az aszályálló genotípusok kiválasztására a durumbúza fejlődésének korai szakaszában. Mindezt alátámasztják eredményeink is, miszerint mind a prolin, mind az oldható cukortartalom korrelációt mutatott a tavaszi árpafajták szántóföldi szárazságtűrésével.

A fotoszintézisre a megváltozott környezeti tényezők (ozmotikus stressz, vízhiány, talajszárazság) negatív hatást gyakorolnak. A folyamat azonban kis mértékben érzékeny, mert az oszmotikus stressz kezdetén bekövetkező sztómazáródás jobban gátolja párologtatást, mint amennyire csökkenti a belső  $\text{CO}_2$  koncentrációt, ami a hatékonyabb vízfelhasználásnak kedvez (FORGÓÉ GUÓTH 2010, OGBAGA és mtsai 2020). Ertőteljesebb stressz, például kiszáritás esetén már gátlódik a fotoszintézis és a sztómazáródás következtében csökken az intercelluláris járatok  $\text{CO}_2$  koncentrációja, ami a növényekben növeli a fotorespirációt, ezzel egyidejűleg csökken a vízhasznosítás hatékonysága (FORGÓÉ GUÓTH 2010). A szárazságtűrés vizsgálatára kiszáritással történő

vízlevonó kezelést is alkalmaznak, melyet jellemzően a tenyészközeg (talaj, homok stb.) öntözésének megvonásával valósítanak meg (BĄCZEK-KWINTA és mtsai 2011, MAMNOUIE és mtsai 2006, ZLATEV 2009). A fotoszintetikus apparátus működésének követésére számos kutató előszeretettel alkalmazza a klorofill-a fluoreszcenciáját, ami a növények vízstresszre adott válaszáról nyújt információt. Ennek ellenére vannak akik úgy gondolják, hogy még a súlyos aszály (40-50% RWC) sincs szignifikáns hatással a kettes fotokémiai rendszer (PSII) állapotára (CORNIC és mtsai 1987, GENTY és mtsai 1987). Ezzel ellentétben GUÓTH és mtsai (2009) súlyos aszály esetén a PSII maximális hatásfokának (Fv/Fm) csökkenését tapasztalta sötétadaptált búza levelekben. Szintén súlyos aszálystressz következtében a kontroll 0,8 Fv/Fm értékhez képest szignifikánsan alacsonyabb értéket kaptak LI és mtsai (2016), ami a fotoinhibíció jele. Hasonló eredményt tapasztaltunk a tavaszi árpafajták kiszáritásos kezelése során, ahol a levelek Fv/Fm értékei szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) csökkentek (0,753-ról 0,717-re), ellentétben az enyhébb stressznek (PEG kezelés) kitett csíranövényekkel. Annak ellenére, hogy a PEG kezelés szignifikánsan nem csökkentette a tavaszi árpa növények összesített Fv/Fm értékeit, a PEG és a kiszáritásos kezelés a legtöbb szántóföldi szárazságtűrés szempontjából toleráns tavaszi árpa fajtánál szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) alacsonyabb Fv/Fm értékeket eredményezett a kontroll növényekezhez képest. Az eredményünk más szakirodalmi adatokkal is egyezést mutat, hisz a kiszáradást jól tűrő *Craterostigma pumilum* növényeknél már az RWC 20%-os változása az Fv/Fm gyors csökkenését eredményezte (ZIA és mtsai 2016).

A PS II maximum kvantum hozamát (Fv/Fm) és a nem fotokémiai kioltást (NPQ) egyaránt a növényi stressz indikátoraként tartják számon



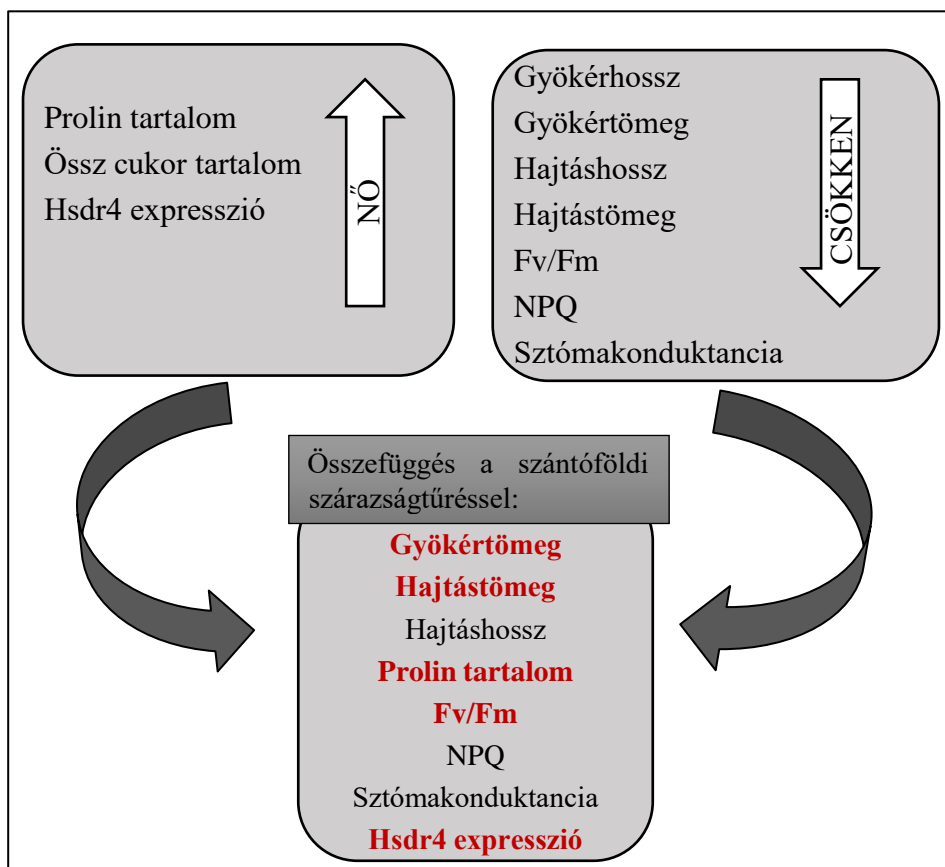
(CHAVES és mtsai 2002, RUBAN és MURCHIE 2012, KROMDIJK és mtsai, 2016). Az NPQ növekedése alacsonyabb elektronszállítási sebesség mellett azt jelzi, hogy a fényvédő mechanizmusok működnek (OGBAGA és mtsai 2019, ZHAO és mtsai 2017), a növények például a reaktív oxigén formák (ROS) képződésének csökkentésével akadályozzák a fény káros hatását. Összességében az NPQ növekedése azt jelenti, hogy a növény védekezik az aszály negatív hatása ellen (OGBAGA és mtsai 2020). A szakirodalmi adatokkal ellentétben PEG kezelésre és kiszáritásra a tavaszi árpa fajták kontrollhoz viszonyított NPQ értéke szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) csökkent. Ami a kezelések fajtánkénti hatásainál is megmutatkozott, hiszen a legtöbb fajtánál szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) alacsonyabb NPQ értékeket kaptunk. Feltételezzük, hogy a csíranövényekben a védelmi mechanizmusok kiépítettsége még nem teljes. Egyes vizsgálatok szerint az NPQ mellett az Fv/Fm paraméter alkalmas bélyeg lehet a növények szárazságtűrő képességének megállapítására (MAMNOUIE és mtsai 2006), amit méréseink is alátámasztanak, a szántóföldi szárazságtűréssel a tavaszi árpa fajták kontroll körülmények között mért NPQ-ja enyhén szoros  $p < 0,1$ , a fotoszintetikus aktivitása közepesen szoros  $p < 0,05$  összefüggést mutatott (KFv/Fm  $r = 0,41$ ). A sztómák nyitott állapotával arányos paraméter a sztómakonduktancia, mely vízstressz hatására több növényfaj esetében csökkenést mutat (QUARRIE és JONES 1979, TARDIEU és mtsai 2006, DOHENY-ADAMS és mtsai 2012, LI és mtsai 2017). Tavaszi árpafajták csíranövényeinél a szakirodalmi adatokkal egyező eredményeket kaptunk. Az általunk alkalmazott kezelések (PEG és száritás) hatására 84%-kal csökkent a sztómakonduktancia. Ami arra enged következtetni, hogy a sztómák zárását már egy gyengébb stresszt előidéző kezelés (PEG) is

kiválthatja, ami zavarokat okoz a fotoszintetikus apparátus javító mechanizmusában. A fajták egyéni válaszreakcióiban fajtáhatást nem mutattunk ki, ennek ellenére a fajták összesített sztómakonduktancia értékei és a szántóföldi szárazságtűrés fordított arányban közepesen szoros  $p < 0,05$  összefüggést mutatott (KFv/Fm  $r = -0,43$ ).

A tavaszi árpa szárazságtűrésében szerepet játszó Hsdr4 (*Hordeum spontaneum* drought responsive 4) gént SUPRUNOVA és mtsai (2007) azonosították. A gén az árpa 3H kromoszómájának hosszú karján az EBmac541 és EBmag705 markerek között helyezkedik el. A Hsdr4 gént több szakirodalom is a vízhiány során fellépő szárazságtűrésben résztvevő génként említi (CHEN és mtsai 2008, GOUS és mtsai 2015, BLÁHA és STŘEDA 2016). A tavaszi árpa fajták és vonalak vízelvonó kezelésre adott molekuláris biológiai válaszreakcióját a Hsdr4 gén expressziójának változása alapján vizsgáltuk. BINOTT (2015) szerint a Hsdr4 expressziója erősebben indukált a levelekben, mint a gyökerekben. A molekuláris biológiai vizsgálatokhoz szükséges RNS izolálást kilenc napos tavaszi árpa csíranövények leveléből végeztük. Vízelvonó kezelés hatására a tavaszi árpa fajták Hsdr4 transzkriptum szintje összességében növekedett (Hsdr4  $\Delta\Delta C_T$ : 0,474). A kezelés eredményeként a fajták különböző mértékű transzkriptum szintet mutattak, a Hsdr4 gén szintje legkevésbé növekedett a GKS 901, Explorer, Chill és *KH Lédi* fajtákban, míg a szántóföldi szárazságtűrés alapján toleráns **GK Habzó**, **Marthe** és **GKS9413** fajtákban nagyobb arányban nőtt. PAPAETHIMIOU és TSAFTARIS (2012a) szintén a szárazságstressz szempontjából toleráns fajtánál (Demetrea) mutatták ki a magasabb Hsdr4 gén szintet. MEZER és mtsai (2014) véleménye szerint a HvZIP1 és a Hsdr4 gének a stressz jelzése mellett a szárazságtűrés fontos markerei is lehetnek. Mindezt

alátámasztják méréseink, miszerint a szántóföldi szárazságtűrés és a Hsdr4 transzkriptum szintje között szoros  $p < 0,01$  összefüggést tapasztaltunk ( $Hsdr4 \Delta\Delta C_T r = 0,55$ ).

A tavaszi árpa vizsgált paramétereinek összesített válaszreakcióit vízelvonó kezelésre az 6.1. ábra mutatja.

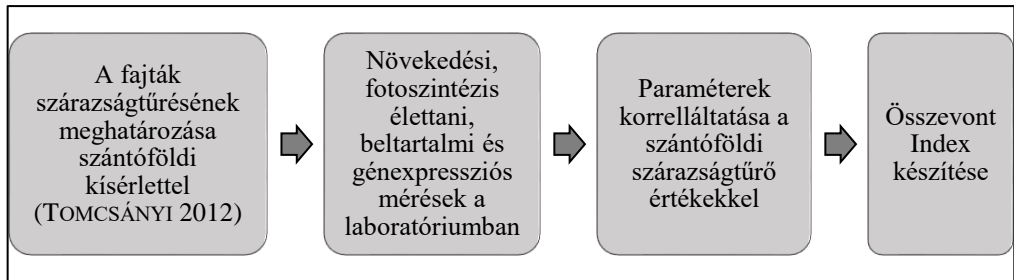


**6.1. ábra.** A vizsgált paraméterek változása és azok összefüggése a szántóföldi szárazságtűréssel. A tolerancia indexnél alkalmazható paramétereket piros betűszínnel jelöltük.

A szántóföldi szárazságtűrésre történő szelekcióban a tolerancia index alkalmas lehet a nemesítési vonalak előszelekciójára, így már csíranövény korban kiszűrhetők a szélsőségesen vízigényes vonalak (ARANYI 2015, SCHMIDTHOFFER és mtsai 2018). Elsőként a szántóföldi szárazságtűréssel összefüggő, költséghatékony és könnyen vizsgálható paramétereket (kontroll növények hajtástömege, a kontroll növények gyökértömege, a PEG-gel kezelt növények prolin tartalma) vontuk össze és korreláltattuk a fajták szántóföldi szárazságtűréssel. Az így kapott érték a szántóföldön mutatott szárazságtűréssel szorosban ( $r= 0,62$ ) 0,001%-os valószínűségi szinten összefügg. Véleményünk szerint a fajták 30%-a ezen index segítségével biztonságosan elkülöníthető a szárazságtűrés tekintetében. A hatékonyabb szelekció érdekében több paraméterből (a kontroll növények fényhasznosítása és a Hsdr4 gén expressziós változása) álló újabb kibővített tolerancia indexet (KTI) készítettünk. Az összevont paraméterek értéke a szántóföldi szárazságtűréssel még szorosabb  $r=0,69$  összefüggést mutatott, amely összefüggés 0,001%-os valószínűségi szinten szignifikánsnak mondható. A kibővített index alapján még pontosabban elkülöníthetők a szárazságot jól tűró és arra érzékeny fajták, ezáltal a fajtanemesítés genotipizálásakor a szárazságtűrésre vonatkozóan a vonalak több mint 50%-a nagy biztonsággal kisselektálható.

Hazánkban a szárazságtűrésre történő szelekciónál a tolerancia index (TI) és a kibővített tolerancia index (KTI) metodikája hasznos eszközként szolgálhat a növénynemesítők és a termelők számára. Az általunk kidolgozott szelekciós módszer fő lépéseit a 6.2. folyamatábra

mutatja be, mely véleményünk szerint alkalmas lehet más növényfajok szárazságtűrő képességének megállapítására is.



**6.2. ábra.** A tavaszi árpa fajták szárazságtűrő képességének meghatározására felhasznált metodika sorrendje.

A fenntartható mezőgazdasági termelés egyik feltétele, hogy a termésmennyiség csökkenését előidéző abiotikus stressz tényezők (szárazság, különböző növényi betegségek) negatív hatása mérséklődjön. Az ezirányú kutatások fő célja, hogy fokozzák a termesztett növények termésbiztonságát csapadékhiányos körülmények között. Megoldást jelenthet, ha a mikroalgákat, amelyek a tengeri algakivonatokhoz hasonlóan növényi hormonokat tartalmaznak speciális növénykezelésekre alkalmazzák (ÖRDÖG és mtsai 1996). Előnyös tulajdonságuk továbbá, hogy nagyobb hozamot és ellenálló képességet biztosítanak a biotikus és abiotikus stresszel szemben (BECKETT és mtsai 1994, ABD EL-BAKY és mtsai 2010). Ezért a tavaszi árpa csíranövényeken elvégzett kísérleteinket alga-szuszpenziókkal történő kezelésekkkel egészítettük ki az anyag és módszer fejezetben leírtak szerint, annak eldöntésére, hogy a kivonatok alkalmazhatók-e a növények kondicionálására, a szárazság hatás mérséklésére. A cianobaktériumok és a zöldalgák olyan jótékony növekedésszabályozókat (SHANAN és HIGAZY 2009) és bioaktív

vegyületeket (specifikus anyagcseretermékek) képesek előállítani, amelyek serkenthetik az egyes növényfajok növekedését és fejlődését (PSZCZOLKOWSKI és mtsai 2010, PSZCZOLKOWSKI és mtsai 2012, GRZESIK és ROMANOWSKA-DUDA 2014). BARONE és mtsai (2018) kétféle mikroalga kivonat hatását vizsgálta cukorrépa csíranövényeken és hatásukra szignifikáns gyökér növekedést ( $p < 0,01$ ) tapasztaltak. Az alga kivonatok abiotikus stresszel szembeni jótékony hatását a tavaszi árpafajtáknál mi is tapasztaltuk. Az ozmotikus stressz utáni liofilizált 0,2%-os *Nostoc entophytum* alga-szuszpenziós kezelés hatására szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) nőtt 1,2 cm-rel a Scarlett, 2,56 cm-rel a Tatum fajta gyökérhossza. Az ozmotikus stressz utáni *Tetracystis sp.* alga-szuszpenziós kezelés a Tatum fajtánál 3,62 cm-rel, a *Mauritia* fajtánál 1,13 cm-rel szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) hosszabb gyökeret eredményezett. PÖTHE és mtsai (2014) szerint az *Nostoc entophytum* mikroalga kezelés pozitívan befolyásolta a napraforgó növekedését és fejlődését. Hasonló eredményt kaptunk a tavaszi árpafajták esetében. A Tatum fajta csíranövényeinek hajtáshossza az ozmotikus stressz utáni mindkét alga-szuszpenziós kezelés hatására szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) nőtt. A *Nostoc entophytum* és az ozmotikus stressz utáni *Nostoc entophytum* alga-szuszpenziós kezelés következtében is szignifikánsan ( $p \leq 0,05$ ) nőtt a hajtástömeg. NIO és mtsai. (2011) a stressznek kitett búza növények megnövekedett prolintartalmáról számoltak be, ami a növények ozmotikus alkalmazkodóképességének bizonyos szintjeire utal. A kontrollhoz viszonyítva a *Nostoc entophytum* alga-szuszpenziós kezelés 0,95  $\mu\text{mol}$ -al csökkentette a tavaszi árpa fajták prolin tartalmát. A vízelvonó kezelést követően a *Nostoc entophytum* hatására a Scarlett fajta prolin tartalma csökkent a legnagyobb arányban, míg a *Tetracystis sp.* alga-szuszpenziós kezelés a **Marthe** fajtánál

csökkentette szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) a prolin szintet. A gázcsere gátlása és a vízhiánnyal jellemzően együttjáró magas hőmérséklet és fényintenzitás megváltoztatja a növények fotoszintetikus aktivitását, a fotoszintetikus elektrontranszportlánc működését (BAKER és ROSENQVIST 2004, BAKER 2008). Számos tanulmány beszámolt arról, hogy a biostimulánsok fokozhatják a növények fotoszintetikus folyamatait (NARDI és mtsai 2009, JALAKAS és mtsai 2018). Tengeri algakivonatokkal kezelt növények leveleiben magasabb klorofill-koncentrációt mértek paradicsom, búza, árpa, kukorica esetében (BLUNDEN és mtsai 1996). TAKÁCS és mtsai (2019) cianobaktériummal kezelt búza növénynél mértek magasabb klorofill tartalmat. Az Fv/Fm arány - mely a II fotokémiai rendszer maximális kvantum hatásfokát adja meg – változásából következtetni tudunk a növény fotoszintetikus kapacitására (JAMIL és mtsai 2007, TANG és mtsai 2007, BALOUCHI 2010). Kísérleteinkben a szárazságtűrő fajták maximális kvantumhozama mindkét alga-szuszpenziós kezelés hatására nőtt. A PEG kezeléshez viszonyítva szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) magasabb Fv/Fm értéket mértünk a **Marthe** fajtánál a *Nostoc entophyllum*, míg a **GK Habzó**, **Marthe** és a *Mauritia* fajtáknál a szárazságstresszt követő *Tetracystis sp.* alga szuszpenzióval történő kezelés hatására. Feltételezzük, hogy az említett fajtáknál a fotoszintetikus apparátus az alga-szuszpenziós kezelések révén enyhébb károsodást szenved annak ellenére, hogy vízhiány is éri őket. A nem fotokémiai kioltás (NPQ) változása utal a növények stressz állapotára, valamint arányos környezeti stressz például a vízelvonás mértékével (CALATAYUD és mtsai 2006, HASSAN 2006). Értéke a vízelvonó kezelést követő mindkét alga szuszpenziós kezelés hatására a PEG kezeléshez viszonyítva szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) a *Grace* fajta esetében nőtt.

A Hsdr4 gént, mint a vízhiány során fellépő szárazságtűrésben résztvevő gént említik CHEN és mtsai (2008), GOUS és mtsai (2015), valamint BLÁHA és STŘEDA (2016). A PEG kezeléshez viszonyított Hsdr4 gén expressziójának változása ( $\Delta\Delta C_T$ ) a *KH Lilla* fajtánál a *Tetracystis sp.* alga-szuszpenziós kezelés hatására csökkent leginkább 70,8 %-kal. A szélsőségesen szárazságtűrő **Rihane** fajta esetében az ozmotikus stresszt követő *Nostoc entophyllum* alga-szuszpenzió hatására 33,5 %-kal csökkent a génexpresszió. Eredményeink alapján feltételezzük, hogy a génexpressziós szintek csökkenése a szárazsághatás tolerálásnak jele, amit az a tény is megerősít, hogy a szántóföldi szárazságtűrés és a Hsdr4 gén expressziójának változása között szoros  $p < 0,01$  összefüggést tapasztaltunk. A szárazságtűréshez köthető jelátviteli utak regenerálódását más alga fajok esetében is kimutatták. Az *Ascophyllum nodosum* barna alga kivonatával kezelt *Arabidopsis* növényeknél részleges sztómazáródást figyeltek meg, ami az ABA-reagáló és antioxidáns rendszer útvonalaiiban részt vevő gének expressziós szintjének változásával társult (SANTANIELLO és mtsai 2017). Az alga-szuszpenziók szárazságtűrésre kondicionáló hatását leginkább a szántóföldi szárazságtűrés alapján semleges vagy vízigényes csoportba sorolható fajtáknál mutattuk ki. A mikroalgák kondicionáló hatásának bővebb megértése érdekében növényi hormontermelésükre irányuló kutatásokat is végeznek. A növények megfelelő növekedéséhez a hormonok közül az auxinok és a citokininek egyaránt szükségesek, mivel a fejlődés szinte minden szakaszában részt vesznek (WOODWARD és BARTEL 2005). Azonban a mikroalgák is osztódnak és válaszolnak a környezeti ingerekre, ezáltal feltételezik, hogy a sejtosztódás szabályozásában és a környezeti válaszreakciókban a mikroalgák esetében is a növényi hormonoknak lehet koordináló szerepe



(ÖRDÖG 2015). Számos kutatás foglalkozik a cianobaktériumok és mikroalgák hormonszerű (auxin és citokinin) hatásával (STIRK és mtsai 2002, JÄGER 2005, ÖRDÖG 2015). A tavaszi árpa fajtáknál kezelésként alkalmazott mikroalgák esetében a hormon hatásuk kimutatására sztómazáródási és levélöregedési tesztet alkalmaztunk. Azt tapasztaltuk, hogy a *Nostoc entophyllum* nagyobb abszcizinsav és 0,0018 µg/ml citokinin koncentrációnak megfelelő hatással rendelkezik. Míg a *Tetracystis* sp. kisebb abszcizinsav és 0,0009 µg/ml citokinin koncentrációnak megfelelő hatással bír. A *Nostoc entophyllum* cianobaktérium nagyobb mértékű juvenilis állapotra jellemző kinetin és magasabb abszcizinsav hatással bír, melynek következtében gyorsabb sztómazáródást idéz elő a tavaszi árpafajták csíranövényeinél. Ennek ellenére a szárazsághatás kivédésére biostimulánsként mindkét mikroalga törzs alkalmazható.

## 6.1. Új tudományos eredmények.

1. A tavaszi árpa fajták/genotípusok válaszreakciója vízelvonó (20%-os PEG6000 és kiszáritás) kezelésre csíranövény korban is jól tanulmányozható.
2. Egyes paraméterek (gyökérhossz és a fluoreszcencia hozam) nem mutattak összefüggést a fajták szántóföldi szárazságtűrésével.
3. Számos vizsgált paraméter a növénynemesítés során potenciális szelekciós marker lehet, mivel korreláltak a szántóföldi szárazságtűréssel. Ezek a tulajdonságok a következők:

- Kontroll hajtáshossz közepesen szoros korreláció  $r = 0,41$
- Kontroll gyökértömeg közepesen szoros korreláció  $r = 0,48$
- Kontroll hajtástömeg közepesen szoros korreláció  $r = 0,51$
- Hajtástömeg különbsége (kontroll – PEG)  
közepesen szoros korreláció  $r = 0,49$
- PEG prolin tartalom közepesen szoros korreláció  $r = 0,45$
- Prolin tartalom különbsége (kontroll – PEG)  
közepesen szoros korreláció  $r = -0,46$
- Oldható cukor tartalom enyhén szoros korreláció  $r = -0,38$
- Kontroll Fv/Fm közepesen szoros korreláció  $r = 0,41$
- Kontroll NPQ enyhén szoros korreláció  $r = 0,39$
- Kontroll NPQ különbsége (kontroll – PEG)  
enyhén szoros korreláció  $r = 0,35$
- Kontroll Sztómakonduktancia közepesen szoros korreláció  $r = -0,43$
- Gyökértömeg változása (K-PEG) szoros korreláció  $r = 0,57$
- Hsdr4 transzkriptum szintje szoros korreláció  $r = 0,55$

4. A szelekció hatékonysága fokozható ha a paramétereiből egy költséghatékony tolerancia indexet ( $r = 0,62$ ) és egy kibővített tolerancia indexet ( $r = 0,69$ ) készítünk. A szorosabb összefüggés ( $r = 0,69$ ) hatékonyabb szelekciót eredményezett.

5. A dolgozatban ismertetett metodika alkalmas a szárazságtűrés korai szelekciójára.

6. A szárazsághatás mérséklésére egyaránt alkalmazható biostimulánsként a *Nostoc entophyllum* és a *Tetracystis sp.* mikroalga.

## 7. ÖSSZEFOGLALÁS

Az árpa (*Hordeum vulgare* L.) magyarországi viszonylatban a búzával és a kukoricával együtt a legfontosabb gabonanövényeink közé tartozik. Az egyre szélsőségesebb időjárás következtében fontossá vált olyan termesztett növényfajták nemesítése, melyek terméshozama a változó környezeti feltételek mellett is stabil marad. A sörarpa különösen érzékeny a szárazságra a rövid tenyészideje és a kora nyári hónapok szélsőséges csapadékviszonyai miatt. Célunk olyan szelekciós módszer kidolgozása volt, mely alkalmas a tavaszi árpafajták szántóföldi szárazságtűrésének becslésére, gyors, költséghatékony és a korai fejlődési fázisokban is jól alkalmazható. Válaszokat kerestünk arra, hogy a tavaszi árpafajták csíranövényei hogyan reagálnak a vízelvonó kezelésekre? A kutatási gyakorlatban alkalmazott, szárazságtűrő képességgel összefüggő növényi válaszreakciók alkalmazhatók-e a csíranövények állapotának jellemzésére? Célkitűzéseinknek megfelelően a csíranövényeket folyadékkultúrában neveltük a csíráztatást követő második naptól a hetedik napig. Az ozmotikus stresszt a csíráztatást követő hetedik naptól 48 óra hosszan idéztük elő 20%-os polietilén-glikol (PEG-6000) oldattal. Mértük a növények növekedési (gyökér- és hajtáshossz, gyökér- és hajtástömeg), fotoszintézis élettani (Fv/Fm, NPQ, Y(II), sztómakonduktancia), beltartalmi (prolin és oldható cukor tartalom) és molekuláris biológiai (Hsdr4 transzkriptum szintje) válaszreakcióit. A kapott eredményeket összevetettük a fajták szántóföldi szárazságtűrésével.

Az összefüggő, költséghatékony és könnyen vizsgálható paramétereket (kontroll növények hajtástömege, a kontroll növények gyökértömege, a PEG-gel kezelt növények prolintartalma) összevontuk és korreláltattuk a fajták szántóföldi szárazságtűrésével. Az így kapott érték a szántóföldön mutatott szárazságtűréssel szorosan ( $r= 0,62$ ) összefügg. Ezen tolerancia index már alkalmas a szárazságtűrésre történő szelekcióra. A hatékonyság növelése érdekében további tulajdonságok (a kontroll növények fényhasznosítása és a Hsdr4 gén expressziós változása) bevonásával újabb kibővített tolerancia indexet készítettünk. Az összevont paraméterek értéke a szántóföldi szárazságtűréssel még szorosabb  $r= 0,69$  összefüggést mutatott, amely összefüggés 0,001%-os valószínűségi szinten szignifikáns. A kibővített index alapján még megbízhatóbban elkülöníthetők a szárazságot jól tűró és arra érzékeny fajták. Azaz növelhető a szelekció hatékonysága. További célunk volt, hogy természetes biostimulánsok segítségével megvizsgáljuk a csíranövények ozmotikus stresszre adott válaszreakcióját. A szárazsághatás mérséklésére vonatkozó kísérleteknél számos vizsgált tulajdonságnál pozitív hatást tapasztaltunk. Mindkét algakezelés az európai tavaszi árpafajták gyökér- és hajtáshosszát, a fotoszintézis élettani tulajdonságait növelte, a prolin tartalmukat csökkentette. A molekuláris biológiai vizsgálatokkal kimutattuk, hogy Hsdr4 gén transzkriptum szintje a vízigényes fajtánál nagyobb arányban csökkent, szemben a szélsőségesen szárazságtűrő szíriai fajtával. A génextpressziós szint csökkenése a szárazsághatás tolerálásnak jele. A tavaszi árpa fajták csíranövényeinek szárazságstresszre adott pozitív válaszreakcióját a mikroalgák homonszerű hatásával magyarázzuk.

Új tudományos eredményeink a növénytermesztési gyakorlatban alkalmazhatók. Fontosnak tartjuk a termésbiztonság növelése érdekében a természetes biostimulánsok felhasználását és az értekezésben javasolt tolerancia index módszertanának kiterjesztését egyéb növényfajok szárazságtűrésre történő szelektálásánál.

## 8. KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS

A dolgozatom elkészítéséhez nyújtott segítségéért szeretnék köszönetet mondani témavezetőimnek, Dr. Skribanek Annának és Dr. Csontos Péternek, akik szakmai útmutatásaikkal és támogatásukkal mindig motiválták a tudományos tevékenységem.

Köszönöm a segítséget Dr. Ördög Vince professzor úrnak és Dr. Molnár Zoltán intézetvezető úrnak, akik szakmai tanácsaikkal és a mikroalgák biztosításával lehetővé tették a szárazsághatás mérséklésére vonatkozó kísérletek helyes kivitelezését.

Külön köszönettel tartozom Dr. Molnár Péternek és Dr. Szilák Lászlónak a dolgozatban bemutatott kísérletek megvalósításához nyújtott szakmai tanácsaikért.

Hálával tartozom Dr. Tomcsányi Andrásnak, a Gabonakutató Nonprofit Kft. Táplánszentkereszti Növénynevelő Kutatóállomás egykori nemesítőjének, aki megosztotta velem az országos fajtakísérletek eredményeit és számításait alapul véve elvégezhettem a fajták szárazságtűrésére vonatkozó laboratóriumi vizsgálatokat.

Köszönetem szeretném kifejezni az Eötvös Loránd Tudományegyetem, Berzsényi Dániel Pedagógusképző Központ, Biológiai Tanszékének, amiért a szükséges anyagok és eszközök biztosításával lehetővé tette számomra a kísérletek elvégzését.

Szívből köszönöm a családomnak az évek során nyújtott támogatást, türelmet és szeretet.

## 9. IRODALOMJEGYZÉK

- ABD EL-BAKY H. H., EL-BAZ F. K., EL BAROTY G.S. 2010: Enhancing antioxidant availability in wheat grains from plants grown under seawater stress in response to microalgae extract treatments. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 90(2): 299-303. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3815>
- ABRO A. A., MEMON S., ABRO S. A., SAM E. K., HE RU-YU, RIND M. H., MEMON S., SOLANGI Z., MUHAMMAD T., ALI B., AHMED W., DEV W., ABRO M. A., RAJPUT N., NIZAMANI S., NARGIS M., KUMBHAR R. A. 2020: Evaluation of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars at early seedling stage using polyethylene glycol induced osmotic stress. *Journal of Animal and Plant Sciences* 30(4): 950-957. <https://doi.org/10.36899/JAPS.2020.4.0111>
- ABU-ROMMAN S. M., AMMARI T. G., IRSHAID L. A., SALAMEH N. M., HASAN M. K., HASAN H. S. 2011: Cloning and expression patterns of the HvP5CS gene from barley (*Hordeum vulgare*). *Journal of Food, Agriculture & Environment* 9(3-4): 279-284. <https://doi.org/10.1234/4.2011.2269>
- AHMED I. M., DAI H., ZHENG W., CAO F., ZHANG G., SUN D., WU F. 2013: Genotypic differences in physiological characteristics in the tolerance to drought and salinity combined stress between Tibetan wild and cultivated barley. *Plant Physiology and Biochemistry* 63: 49-60. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.11.004>
- AKASH M. W., AL-ABDALLAT A. M., SAOUB H. M., AYAD J. Y. 2009: Molecular and field comparison of selected barley cultivars for drought tolerance. *Journal of New Seeds* 10(2): 98-111. <https://doi.org/10.1080/15228860902901710>

- AKINCI S., LÖSEL M. D. 2012: Plant Water-Stress Response Mechanisms, Water Stress, Ismail Md. Mofizur Rahman and Hiroshi Hasegawa, Intech Open, DOI: 10.5772/29578. Available from: [www.intechopen.com/books/water-stress/plant-waterstress-response-mechanisms](http://www.intechopen.com/books/water-stress/plant-waterstress-response-mechanisms)
- ALI M., BAKHT J., KHAN G. D. 2014: Effect of water deficiency and potassium application on plant growth, osmolytes and grain yield of *Brassica napus* cultivars. *Acta Botanica Croatia* 73(2): 299–314.
- ARANYI N. R. 2015: Búza-árpa introgressziós vonalak citológiai és agrónómiai elemzése. Doktori (PhD) értekezés, Pannon Egyetem, Keszthely, 29. p.
- ARO E-M., SUORSA M., ROKKA A., ALLAHVERDIYEVA Y., PAAKKARINEN V., SALEEM A., BATTCHIKOVA N., RINTAMÄKI E. 2005: Dynamics of photosystem II: a proteomic approach to thylakoid protein complexes. *Journal of Experimental Botany* 56(411): 347–356. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/eri041>
- ARO E-M., VIRGIN I., ANDERSSON B. 1993: Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta* 1143: 113–134. [http://dx.doi.org/10.1016/0005-2728\(93\)90134-2](http://dx.doi.org/10.1016/0005-2728(93)90134-2)
- BĄCZEK-KWINTA R., KOZIEŁ A., SEIDLER-ŁOŻYKOWSKA K. 2011: Are the fluorescence parameters of German chamomile leaves the first indicators of the anthodia yield in drought conditions? *Photosynthetica* 49(1): 87–97. <http://dx.doi.org/10.1007/s11099-011-0013-3>.
- BAKER N. R. 2008: Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology* 59: 89–113. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- BAKER N. R., ROSENQVIST E. 2004: Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities.



Journal of Experimental Botany 55(403): 1607–1621.  
<http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erh196>

- BALOUCHI H. R. 2010: Screening wheat parents of mapping population for heat and drought tolerance, detection of wheat genetic variation. International Journal of Biology and Life Sciences 4(6): 56–66.  
[doi.org/10.5281/zenodo.1073493](http://doi.org/10.5281/zenodo.1073493)
- BANDURSKA H. 2000: Does proline accumulated in leaves of water deficit stressed barley plants confine cell membrane injury? I. Free proline accumulation and membrane injury index in drought and osmotically stressed plants. Acta Physiologiae Plantarum 22: 409-415.
- BANDURSKA H., NIEDZIELA J., PIETROWSKA-BOREK M., NUC K., CHADZINIKOLAU T., RADZIKOWSKA D. 2017: Regulation of proline biosynthesis and resistance to drought stress in two barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes of different origin. Plant Physiology and Biochemistry 118: 427–437.  
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.07.006>
- BARNABAS B, JAGER K, FEHER A. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. Plant, Cell and Environment 31(1): 11-38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x>
- BARNETT N. M., NAYLOR A. W. 1966: Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. Plant Physiology 41(7): 1222–1230.  
<https://doi.org/10.1104/pp.41.7.1222>
- BARONE V., BAGLIERI A., STEVANATO P., BROCCANELLO C., BERTOLDO G., BERTAGGIA M., CAGNIN M., PIZZEGHELLO D., MOLITERNI V. M. C., MANDOLINO G., FORNASIER F., SQUARTINI A., NARDI S., CONCHERI G. 2018: Root morphological and molecular responses induced by microalgae extracts in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Journal of Applied Phycology 30: 1061–1071. <https://doi.org/10.1007/s10811-017-1283-3>

- BASU S., RAMEGOWDA V., KUMAR A., PEREIRA A. 2016: Plant adaptation to drought stress. Basu S., Ramegowda V., Kumar A., Pereira, A. Plant adaptation to drought stress. F1000Research, 5, F1000 Faculty Rev-1554. <https://doi.org/10.12688/f1000research.7678>
- BATES L. S., WALDREN R. P., TEARE I. D. 1973: Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant Soil 39: 205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- BATES, B.C, KUNDZEWICZ, Z.W, WU, S., PALUTIKOF, J.P. 2008: Climate change and water. Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC Secretariat.
- BECKETT R. P., MATHEGKA D. M., VAN STADEN J. 1994: Effect of seaweed concentrate on yield of nutrient-stressed tepary bean (*Phaseolus acutifolius* Gray). Journal of Appl. Phycology 6(4): 429-430. <https://doi.org/10.1007/BF02182161>
- BILGER W., BJÖRKMAN O. 1990: Role of xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. Photosynthesis Research 25: 173-185. <https://doi.org/10.1007/BF00033159>
- BILGER W., SCHREIBER U. 1986: Energy-dependent quenching of dark-level chlorophyll fluorescence in intact leaves. Photosynthesis Research 10: 303–308. <https://doi.org/10.1007/BF00118295>
- BINOTT J. J. 2015: Physiological and molecular characterization of Kenyan barley lines (*Hordeum vulgare* L.) for abiotic stress tolerance and malting attributes. PhD Dissertation, Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn. <https://d-nb.info/1084760584/34>

- BÍRÓ B. 2019: Biostimulátorok beillesztése a bioeffektív növénytermesztési gyakorlatba. *Agrárágazat* 20(4): 46-50.
- BLÁHA L., STŘEDA T. 2016: Plant integrity – the important factor of adaptability to stress conditions. *Abiotic and Biotic Stress in Plants – Recent Advances and Future Perspectives*. <https://doi.org/10.5772/62306>
- BLUM A. 1996: Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation* 20:135-148.
- BLUM A. 2005: Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research* 56(11): 1159-1168. <https://doi.org/10.1071/AR05069>
- BLUNDEN G., JENKINS T., LIU Y. 1996: Enhanced leaf chlorophyll levels in plants treated with seaweed extract. *Journal of Applied Phycology* 8: 535–543. <https://doi.org/10.1007/BF02186333>
- BOUSSIBA S. 1988: N<sub>2</sub>-Fixing cyanobacteria as nitrogen biofertilizer—a study with the isolate *Anabaena azollae*. *Symbiosis* 6: 129-138.
- BOUSLAMA M., SCHAPAUGH W. T. 1984: Stress tolerance in soybean. I. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance 1. *Crop Science* 24: 933-937. <https://doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183X002400050026x>
- BOYER J. S. 1982: Plant productivity and environment. *Science* 218(4571): 443-448. DOI: 10.1126/science.218.4571.443
- BRAY E. A. 1997: Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* 2(2): 48-54. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(97\)82562-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(97)82562-9).
- BURTON R. A., SHIRLEY N. J., KING B. J., HARVEY A. J., FINCHER G. B. 2004: The Cesa gene family of barley. Quantitative analysis of transcripts reveals

- two groups of coexpressed genes. *Plant Physiology* 134(1): 224-236.  
<https://doi.org/10.1104/pp.103.032904>
- BÜSSIS D., KAUDER F., HEINEKE D. 1998: Acclimation of potato plants to polyethylene glycol-induced water deficit I. Photosynthesis and metabolism. *Journal of Experimental Botany* 49(325): 1349-1360.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/49.325.1349>
- CALATAYUD A., ROCA D., MARTÍNEZ P. F. 2006: Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry* 44(10): 564–573. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2006.09.015>
- CHANNAOUI S., IMANE SAGHOURI EL IDRISSE, HAMID MAZOUZ, ABDELGHANI NABLOUSSI 2019: Reaction of some rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes to different drought stress levels during germination and seedling growth stages. *Oilseeds and fats, Crops and Lipids* 26: 23.  
<https://doi.org/10.1051/ocl/2019020>
- CHAVES M. M., FLEXAS J., PINHEIRO C. 2009: Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103(4): 551–560. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- CHAVES M. M., PEREIRA J. S., MAROCO J., RODRIGUES M. L., RICARDO C. P. P., OSORIO M. L., CARVALHO I., FARIA T., PINHEIRO C. 2002: How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89(7): 907-916. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf105>
- CHEN G., LI C., SHI Y., NEVO E. 2008: Wild barley, *Hordeum spontaneum*, a genetic resource for crop improvement in cold and arid regions. *Sciences in Cold and Arid Regions* 1: 115-124.

- CHEN T. H. H., MURATA N. 2002: Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 250–257.
- CHEN T. H. H., MURATA N. 2008: Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants. *Trends in Plant Science* 13(9): 499-505. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.06.007>
- COMAS L. H., BECKER S. R., CRUZ V. M. V., BYRNE P. F., DIERIG D. A. 2013: Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science* 4: 442. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00442>
- COOPER M., FOX P. 1996: Environmental characterization based on probe and reference genotypes in: plant adaptation and crop improvement. In: Cooper, M., Hammer, G. L. (Ed): *Plant adaptation and crop improvement*. CAB International, IRRI, ICRI. 529–547.
- CORNIC G., PAPAGEORGIOU I., LOUASON G. 1987: Effects of a rapid and a slow drought cycle followed by rehydration on stomatal and non-stomatal components of leaf photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. *Journal of Plant Physiology* 126(4-5): 309–318. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(87\)80015-9](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(87)80015-9)
- CRAIGIE J. S. 2011: Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture. *Journal of Applied Phycology* 23: 371-393.
- CROUCH I. J., VAN STADEN J. 1994: Commercial seaweed products as biostimulants in horticulture. *Journal of Home & Consumer Horticulture* 1(1): 19-76.
- CSAJBÓK J. 2012: Szántóföldi Növények Termesztése És Növényvédelme. Jegyzet. Debreceni Egyetem Agrár-és Gazdálkodástudományok Centruma Mezőgazdasági, Élelmiszertudományi És Környezetgazdálkodási Kar, Növénytudományi Intézet. Debrecen.

- CSERHÁTI S. 1905: Általános és különleges növénytermelés I. kötet. Nitsmann József Kiadó, Győr, 598 pp.
- CSEUZ L, PAUK J. 2004: Az őszi búza nemesítése szárazságtűrésre a szegedi Gabonatermesztési Kutató Kht-ban. *Mag* 18(3): 15-22.
- CSONKA L. N. 1989: Physiological and genetic responses of bacteria to osmotic stress. *Microbiological reviews* 53(1): 121–147.
- DASZKOWSKA-GOLEC, A., COLLIN, A., SITKO, K., JANIÁK, A., KALAJI, H. M., & SZAREJKO, I. 2019: Genetic and Physiological Dissection of Photosynthesis in Barley Exposed to Drought Stress. *International Journal of Molecular Sciences* 20(24): 6341. <https://doi.org/10.3390/ijms20246341>
- DELAUNEY A. J., VERMA D. P. S. 1993: Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The Plant Journal* 4: 215-223. doi:10.1046/j.1365-313X.1993.04020215.x
- DENG G., LI ANG J., XU D., LONG H., PAN ZH., YU M. 2013: The relationship between proline content, the expression level of P5CS ( $\Delta 1$  -pyrroline-5-carboxylate synthetase), and drought tolerance in Tibetan hullless barley (*Hordeum vulgare* var. nudum). *Russian Journal of Plant Physiology* 60(5): 693–700. <https://doi.org/10.1134/S1021443713050038>
- DOHENY-ADAMS T., HUNT L., FRANKS P. J., BEERLING D. J., GRAY J. E. 2012: Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 547–555. <http://doi.org/10.1098/rstb.2011.0272>  
DOI: 10.1080/17429145.2013.835880.
- DONEVA D., PÁL M., BRANKOVA L., SZALAI G., TAJTI J., KHALIL R., IVANOVSKA B., VELIKOVA V., MISHEVA S., JANDA T., PEEVA V. 2021: The effects of

putrescine pre-treatment on osmotic stress responses in drought-tolerant and drought-sensitive wheat seedlings. *Physiol Plantarum* 171: 200-216. <https://doi.org/10.1111/ppl.13150>.

DUBEY A. K., KUMAR N., KUMAR A., ANSARI M. A., RANJAN R., GAUTAM A., MEENAKSHI, SAHU N., PANDEY V., BEHERA S. K., MALLICK S., PANDE V., SANYAL I. 2019: Over-expression of CarMT gene modulates the physiological performance and antioxidant defense system to provide tolerance against drought stress in *Arabidopsis thaliana* L, *Ecotoxicology and Environmental Safety* 171: 54-65. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.12.050>.

DUBOIS M., GILLES K. A., HAMILTON J. K., REBERS P. A., SMITH F. (1956): Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28(3): 50-356.

EHDAIE B., LAYNE A. P., WAINES J. G. 2012: Root system plasticity to drought influences grain yield in bread wheat. *Euphytica*, 186(1), 219–232. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0585-9>

EL-SHAWY E. E., EL SABAGH A., MANSOUR M., BARUTÇULAR C. 2017: A comparative study for drought tolerance and yield stability in different genotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences* 5(2): 151-162. 10.18006/2017.5(2).151.162.

ELSHEERY N. I., CAO K.-F. 2008: Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 30(6): 769-777. DOI 10.1007/s11738-008-0179-x

- FARALLI M., LEKTEMUR C., ROSELLINI D., GÜREL F. 2015: Effects of heat shock and salinity on barley growth and stress-related gene transcription. *Biologia Plantarum* 59(3): 537–546. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0518-x>
- FARIA T., SILVÉRIO D., BREIA E., CABRAL R., ABADÍA A., ABADÍA J., PEREIRA J. S., CHAVES M. M. 1998: Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiologia Plantarum* 102: 419–428. <http://dx.doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1020310.x>
- FERNANDEZ G. C. J. 1992: Effective selection criteria for assessing stress tolerance. Adaptation of food crops to temperature and water stress. Proceedings of an international symposium, Taiwan, 13-18 August 1992: 257-270.
- FISCHER R. A., MAURER R. 1978: Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield response. *Australian Journal of Agricultural Research* 29(5): 897-912.
- FORD C. W., WILSON J. R. 1981: Changes in levels of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. *Australian Journal of Plant Physiology* 8: 77–91.
- FORGÓNÉ G. A. 2010: Búzafajták szárazságtűrésének élettani indikátorai. Doktori (PhD) értekezés, Szegedi Tudományegyetem, Szeged. 19. p.
- GALIBA G., SUTKA J. 2001: A termesztett növények abiotikus stresszrezisztenciája, Egyetemi jegyzet, Szent István Egyetem-Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar, Gödöllő
- GALLÉ Á., CSISZÁR J., BENYÓ D., LASKAY G., LEVICZKY T., ERDEI L., TARI I. 2013: Isohydric and anisohydric strategies of wheat genotypes under



- osmotic stress: Biosynthesis and function of ABA in stress responses. *Journal of Plant Physiology* 170(16): 1389-1399.
- GÁSPÁR, L., SÁRVÁRI, É., MOLNÁR, I., STÉHLI, L., MOLNÁR-LÁNG, M., GALIBA, G. 2002: Structural changes of the photosynthetic apparatus under osmotic stress in different *Triticum aestivum* and *Aegilops biuncialis* genotypes. *Acta Biologica Szegediensis* 46: 91- 93.
- GAVUZZI P., RIZZA F., PALUMBO M. 1997: Evaluation of field and laboratory of drought and heat stress in winter cereals. *Canadian Journal of Plant Science* 77(4): 523-531. <https://doi.org/10.4141/P96-130>
- GENG D., CHEN P., SHEN X., ZHANG Y., LI X., JIANG L., XIE Y., NIU C., ZHANG J., HUANG X., MA F., GUAN Q. 2018: MdMYB88 and MdMYB124 enhance drought tolerance by modulating root vessels and cell walls in apple. *Plant Physiology* 178(3): 1296–1309. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00502>
- GENTY B., BRIANTAIS J. M., DA SILVA J. B. V. 1987: Effects of drought on primary photosynthetic processes of cotton leaves. *Plant Physiology* 83(2): 360–364. <https://doi.org/10.1104/pp.83.2.360>
- G HARDE Y., SINGH P. K., DUBEY R. P., GUPTA P. K. 2018: Assessment of yield and economic losses in agriculture due to weeds in India, *Crop Protection* 107: 12-18, <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2018.01.007>.
- GALAU G. A., HUGHES D. W., DURE L. 1986: Abscisic acid induction of cloned cotton late embryogenesis-abundant (Lea) mRNAs. *Plant Molecular Biology* 7(3): 155-170. <https://doi.org/10.1007/BF00021327>
- GÓMEZ-CADENAS A., VERHEY S. D., HOLAPPA L. D., SHEN Q., HO T. H., WALKER-SIMMONS M. K. 1999: An abscisic acid-induced protein kinase, PKABA1, mediates abscisic acid-suppressed gene expression in barley aleurone layers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(4): 1767-1772. 10.1073/pnas.96.4.1767.

- GOUS P. W., GILBERT R. G., FOX G. P. 2015: Drought-proofing barley (*Hordeum vulgare*) and its impact on grain quality: a review. *Journal of The Institute of Brewing* 121: 19–27. <https://doi.org/10.1002/jib.187>
- GRZESIK M., ROMANOWSKA-DUDA Z. 2014: Improvements in Germination, Growth, and Metabolic Activity of Corn Seedlings by Grain Conditioning and Root Application with Cyanobacteria and Microalgae. *Polish Journal of Environmental Studies* 23(4): 1147-1153.
- GUELLIM A., HIREL B., CHABRERIE O., CATTEROU M., TETU T., DUBOIS F., AHMED H. B., KICHEY T. 2020: Screening for durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivar resistance to drought stress using an integrated physiological approach. *Journal of Crop Science and Biotechnology* 23: 355–365. <https://doi.org/10.1007/s12892-020-00043-8>
- GUÓTH A., TARI I., GALLÉ Á., CSISZÁR J., PÉCSVÁRADI A., CSEUZ L., ERDEI L. 2009: Comparison of the Drought Stress Responses of Tolerant and Sensitive Wheat Cultivars During Grain Filling: Changes in Flag Leaf Photosynthetic Activity, ABA Levels, and Grain Yield. *Journal of Plant Growth Regulation* 28(2): 167-176. <https://doi.org/10.1007/s00344-009-9085-8>
- HANSON A. D., NELSON C. E., EVERSON E. H. 1977: Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. *Crop Science* 17: 720–726. <https://doi.org/10.2135/cropsci1977.0011183X001700050012x>
- HARB A. M., SAMARAH N. H. 2015: Physiological and molecular responses to controlled severe drought in two barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *Journal of Crop Improvement* 29(1): 82–94. <https://doi.org/10.1080/15427528.2014.976802>

- HARKER K. N. 2001: Survey of yield losses due to weeds in central Alberta. Canadian Journal of Plant Science 81: 339-342. <https://doi.org/10.4141/P00-102>
- HASSAN I. A. 2006: Effects of water stress and high temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Triticum aestivum* L. Photosynthetica 44(22): 312–315. <http://dx.doi.org/10.1007/s11099-006-0024-7>
- HAYANO-KANASHIRO C., CALDERON-VAZQUEZ C., IBARRA-LACLETTE E., HERRERA-ESTRELLA L., SIMPSON J. 2009: Analysis of gene expression and physiological responses in three Mexican maize landraces under drought stress and recovery irrigation. PLoS ONE 4(10): e7531. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007531>
- HAYAT S., HAYAT Q., ALYEMENI M. N., WANI A. S., PICHEL J., AHMAD A. 2012: Role of proline under changing environments. Plant Signaling & Behavior 7(11): 1456-1466. <https://doi.org/10.4161/psb.21949>
- HENSON I. E., JENSEN C. R., TURNER N. C. 1989: Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. III. Abscisic acid and drought-induced stomatal closure. Functional Plant Biology 16(5): 429–442. <http://dx.doi.org/10.1071/pp9890429>
- HIDEG É., CSISZÁR J., HORVÁTH V.G., ERDEI L. 2006: Az oxidatív stressz és aszálykárok In: A búza nemesítésének tudománya, A funkcionális genomikától a vetőmagig Szerk.: Dudits Dénes. MTA Szegedi Biológiai Központ – Winter Fair, 2006
- HIDVÉGI SZ. (szerk.) 2007: Növénytermesztés, Egyetemi jegyzet. Debreceni Egyetem Agrár- és Műszaki Tudományok Centruma Agrárgazdasági és Vidékfejlesztési Kar, Debrecen.

- HOFFMANN B., CSEUZ L., PAUK J. 2006: Az őszibúza szárazságtűrésre történő nemesítésének lehetőségei és korlátai. In: Dudits D. (szerk.) A búza nemesítésének tudománya. Winter Fair Kft, pp: 191-224.
- ISZÁLYNÉ TÓTH J., MAGYARNÉ TÁBORI K., DOBRÁNSZKI J., HUDÁK I. 2007: Az ozmotikum hatása borsó (*Pisum sativum* L.) in vitro hajtástenyészeteinek fejlődésére. In: Heszky L., Kiss J. (szerk.) XIII. Növénynemesítési Tudományos Napok. MTA Agrártudományok Osztálya Növénynemesítési Tudományos Bizottság, pp: 108-109.
- JÄGER K. 2005: Növényi növekedésszabályozó anyagokat (PGR) termelő alga törzsek, mint alternatív hormonforrások felhasználása magasabb rendű növények szövettenyésztéseiben. Doktori (PhD) értekezés. Nyugat-magyarországi Egyetem. Mosonmagyaróvár.
- JÄGER K., BARTÓK T., ÖRDÖG V., BARNABÁS B. 2010: Improvement of maize (*Zea mays* L.) anther culture responses by algae-derived natural substances. South African Journal of Botany 76(3): 511-516. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.009>
- JALAKAS P., TULVA I., KANGOR T., SOOVÄLI P., RASULOV B., TAMM Ü, KOPPEL M., KOLLIST H., MERILO E. 2018: Gas exchange-yield relationships of malting barley genotypes treated with fungicides and biostimulants. European Journal of Agronomy 99: 129-137. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2018.07.001>.
- JAMIL M., REHMAN S. U., LEE K. J., KIM J. M., KIM H. S., RHA E. S. 2007: Salinity reduced growth PS2 photochemistry and chlorophyll content in radish. Scientia Agricola 64(2): 111–118. <http://dx.doi.org/10.1590/s0103-90162007000200002>

- JANDA T., SZALAI G., PÁL M. 2020: Salicylic Acid Signalling in Plants. *International Journal of Molecular Sciences* 21(7): 2655. <https://doi.org/10.3390/ijms21072655>
- JANECZKO A., GRUSZKA D., POCIECHA E., DZIURKA M., FILEK M., JURCZYK B., KALAJI H. M., KOCUREK M., WALIGÓRSKI P. 2016: Physiological and biochemical characterisation of watered and drought-stressed barley mutants in the HvDWARF gene encoding C6-oxidase involved in brassinosteroid biosynthesis. *Plant Physiology and Biochemistry* 99: 126–141. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.12.003>
- JANIAK A., KWAŚNIEWSKI M., SZAREJKO I. 2016: Gene expression regulation in roots under drought. *Journal of Experimental Botany* 67(4): 1003–1014. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv512>
- JOVANOVIC M., LEFEBVRE V., LAPORTE P., GONZALEZ-RIZZO S., LELANDAIS-BRIÈRE C., FRUGIER F., HARTMANN C., CRESPI M. 2007: How the Environment Regulates Root Architecture in Dicots. *Advances in Botanical Research*, Academic Press 46: 35-74. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(07\)46002-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(07)46002-5).
- KACEM N. S., DELPORTE F., MUHOVSKI Y., DJEKOUN A., WATILLON B. 2017: *In vitro* screening of durum wheat against water-stress mediated through polyethylene glycol. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology* 15(1): 239–247. <https://doi.org/10.1016/j.jgeb.2017.04.004>
- KARAMI A., SHAHBAZI M., NIKNAM V., SHOBBAR Z. S., TAFRESHI R. S., ABEDINI R., MABOOD H. E. 2013: Expression analysis of dehydrin multigene family across tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes in response to terminal drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 35: 2289–2297. <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1266-1>

- KEREPESI I., GALIBA G. 2000: Osmotic and Salt Stress-Induced Alteration in Soluble Carbohydrate Content in Wheat Seedlings. *Crop Science* 40(2): 482-487. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.402482x>
- KHAMSSI N. N., NAJAPHY A. 2012: Comparison of photosynthetic components of wheat genotypes under rain-fed and irrigated conditions. *Photochemistry and Photobiology* 88(1): 76–80. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1751-1097.2011.01008.x>
- KHAN W., RAYIRATH U. P., SUBRAMANIAN S., JITHESH M. N., RAYORATH P., HODGES D. M., CRITCHLEY A. T., CRAIGIE J. S., NORRIE J., PRITHIVIRAJ B. 2009: Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development. *Journal of Plant Growth Regulation* 28: 386-399.
- KISHOR P. B. K., HONG Z., MIAO G. H., HU C. A. A., VERMA D. P. S. 1995: Overexpression of 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiology* 108(4): 1387-1394.
- KLING J. G., HAYES P. M., ULLRICH S. E. 2004: Barley. Genetics and breeding. In: Wrigley C., (editor). *Encyclopedia of Grain Science*. Elsevier, pp: 27-37. <https://doi.org/10.1016/B0-12-765490-9/00010-0>.
- KROMDIJK J., GŁOWACKA K., LEONELLI L., GABILLY S. T., IWAI M., NIYOGI K. K., LONG S. P. 2016: Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science* 354(6314): 857-861. <http://science.sciencemag.org/content/354/6314/857>
- KSOURI N., JIMÉNEZ S., WELLS C. E., CONTRERAS-MOREIRA B., GOGORCENA Y. 2016: Transcriptional responses in root and leaf of *Prunus persica* under drought stress using RNA sequencing. *Frontiers in Plant Science* 7: 1715. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01715>

- KUMARI A., NEHRU J., VISHWAVIDYALAYA K., SAIRAM R. K., SINGH S. 2014: Effect on physiological, growth and yield parameters of wheat genotypes under drought stress. *International Journal of Agricultural and Statistics Sciences* 10(1): 167–174.
- KUSAKA M., LALUSIN A. G., FUJIMURA T. 2005: The maintenance of growth and turgor in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) Leeke) cultivars with different root structures and osmo-regulation under drought stress. *Plant Science* 168(1): 1-14.
- LAFITTE H. R., PRICE A. H., COURTOIS B. 2004: Yield response to water deficit in an upland rice mapping population: associations among traits and genetic markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 109: 1237–1246  
<https://doi.org/10.1007/s00122-004-1731-8>
- LARCHER W. 1987: Stress bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74: 158–167.  
<https://doi.org/10.1007/bf00372919>
- LÁNG F. (szerk.) 1998: Növényélettan- A növényi anyagcsere, ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.
- LELLEY J. 1963: A nemesítés módszerei. In.: Lelley Y., Mátyás GY. (Szerk.): A búza- *Triticum aestivum* L. Kultúrflóra sorozat 19. Budapest: Akadémiai Kiadó, pp: 233-240.
- LEVITT J. 1972: Responses of plants to environmental stress. Academic Press New York.
- LEVITT J. 1980: Responses of plants to environmental stresses: water, radiation, salt, and other stresses. Academic Press New York, 607.
- LI T., KROMDIJK J., HEUVELINK E., VAN NOORT F., KAISER E., MARCELIS L. F. 2016: Effects of diffuse light on radiation use efficiency of two *Anthurium* cultivars depend on the response of stomatal conductance to dynamic light

- intensity. *Frontiers in Plant Science* 7: 56.  
<https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2016.00056>
- LI Y., LI H., LI Y., ZHANG S. 2017: Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *The Crop Journal* 5(3): 231-239. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2017.01.001>
- LIN CS., BINNS M. R., LEFKOVITCH L. P. 1986:. Stability analysis: Where Do We Stand?1. *Crop Science* 26: 894-900.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci1986.0011183X002600050012x>
- LIVAK K. J., SCHMITTGEN T. D. 2001: Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the  $2^{-\Delta\Delta CT}$  method. *Methods* 25(4): 402-408. doi:10.1006/meth.2001.1262.
- LOBELL B. D., GOURDJI M. S. 2012: The influence of climate change on global crop productivity. *Plant Physiology* 160: 1686-1697.
- LŐRINCZ J. 1984: A sörárpa termesztése, Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- LYNCH J. P., CHIMUNGU J. G., BROWN K. M. 2014: Root anatomical phenes associated with water acquisition from drying soil: Targets for crop improvement. *Journal of Experimental Botany* 65(21): 6155–6166.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/eru162>
- MA X., WANG G., ZHAO W., YANG M., MA N., KONG F., DONG X., MENG Q. 2017: SICOR413IM1: A novel cold-regulation gene from tomato, enhances drought stress tolerance in tobacco. *J Plant Physiol* 216: 88–99
- MA Q., XIA Z., CAI Z., LI L., CHENG Y., LIU J., NIAN H 2019: GmWRKY16 Enhances Drought and Salt Tolerance Through an ABA-Mediated Pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science* 9: 1979.  
<https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2018.01979>



- MAGAR M., PARAJULI A., SAH B., SHRESTHA J., SAKHA B., KOIRALA K., DHITAL S. 2019: Effect of PEG Induced Drought Stress on Germination and Seedling Traits of Maize (*Zea mays* L.) Lines. *Türk Tarım ve Doğa Bilimleri Dergisi* 6(2): 196-205. <https://doi.org/10.30910/turkjans.556607>
- MAMNOUIE E., FOTOUHI GHAZVINI R., ESFAHANY M., NAKHODA B. 2006: The effects of water deficit on crop yield and the physiological characteristics of barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties. *Journal of Agricultural Science and Technology* 8(3): 211–219.
- MAZZUCOTELLI E., MASTRANGELO A. M., CROSATTI C., GUERRA D., STANCA A. M., CATTIVELLI L. 2008: Abiotic stress response in plants: when post-transcriptional and post-translational regulations control transcription. *Plant Science* 174(4): 420–431. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2008.02.005>
- MÉSZÁROS I., VERES SZ., KANALAS P., OLÁH V., LÉVAI L. 2007: Leaf Growth and Photosynthetic Performance of Two Co-existing Oak Species in Contrasting Growing Seasons. *Acta Silvatica & Lignaria Hungarica* 3: 7-20.
- METTING B., ZIMMERMAN W. J., CROUCH I. J., VAN STADEN J. 1990: Agronomic uses of seaweed and microalgae. In: Akatsuka, I. (ed) *Introduction to Applied Phycology*, SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp 589-627.
- MEZER DE M., TURSKA-TARASKA A., KACZMAREK Z., GLOWACKA K., SWARCEWICZ B., RORAT T. 2014: Differential physiological and molecular response of barley genotypes to water deficit. *Plant Physiology and Biochemistry* 80: 234–248. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.03.025>

- MOHAMMADI R. 2016: Efficiency of yield-based drought tolerance indices to identify tolerant genotypes in durum wheat. *Euphytica* 211: 71–89. <https://doi.org/10.1007/s10681-016-1727-x>
- MOLNÁR I., GÁSPÁR L., SÁRVÁRI E., DULAI S., HOFFMANN B, MOLNAR-LANG M., GALIBA G. 2004: Physiological and morphological responses to water stress in *Aegilops biuncialis* and *Triticum aestivum* genotypes with differing tolerance to drought. *Functional Plant Biology* 31: 1149-1159. 10.1071/FP03143.
- MONEY N. P. 1989: Osmotic Pressure of Aqueous Polyethylene Glycols: Relationship between Molecular Weight and Vapor Pressure Deficit. *Plant Physiology* 91(2): 766–769. <https://doi.org/10.1104/pp.91.2.766>
- MUSCOLO A., SIDARI M., ANASTASI U., SANTONOCETO C., MAGGIO A. 2014: Effect of PEG-induced drought stress on seed germination of four lentil genotypes. *Journal of Plant Interactions* 9(1): 354-363.
- NAGY J. 2017: Klímaváltozás és a műtrágyázás hatása a kukorica termésére debreceni tartamkísérletben. *Növénytermelés* 66(3): 11–32.
- NAGY J., NAGY O. 2018: Fenntartható agrárgazdálkodás a klímaváltozás tükrében. *Magyar Tudomány* 179(9): 1327–1335. DOI: 10.1556/2065.179.2018.9.6
- NARDI S., CARLETTI P., PIZZEGHELLO D., MUSCOLO A. 2009: Biological activities of humic substances, in biophysicochemical processes involving natural nonliving organic matter in environmental systems. In: Senesi N., Xing B., Huang P. M., eds. Part I. Fundamentals and impact of mineral-organicbiota interactions on the formation, transformation, turnover, and storage of natural nonliving organic matter (NOM). John Wiley, Hoboken, NJ, USA.
- NASER L., KOUROSH V., BAHMAN K., REZA A. 2010: Soluble sugars and proline accumulation play a role as effective indices for drought tolerance

- screening in Persian walnut (*Juglans regia* L.) during germination. *Fruits* 65(2): 97–112. <https://doi.org/10.1051/fruits/20010005>
- NAYYAR H., WALIA D. P. 2003: Water stress induced proline accumulation in contrasting wheat genotypes as affected by calcium and abscisic acid. *Biologia Plantarum* 46(2): 275-279. <https://doi.org/10.1023/A:1022867030790>
- NEWTON A. C., FLAVELL A. J., GEORGE T. S., LEAT P., MULLHOLLAND B., RAMSAY L., REVOREDO-GIHA C., RUSSELL J., STEFFENSON B. J., SWANSTON J. S., THOMAS W. T. B., WAUGH R., WHITE P. J., BINGHAM I. J. 2011: Crops that feed the world 4. Barley: a resilient crop? Strengths and weaknesses in the context of food security. *Food Security* 3: 141-178. <https://doi.org/10.1007/s12571-011-0126-3>.
- NIO S. A., CAWTHRAY G. R., WADE L. J., COLMER T. D. 2011: Pattern of solutes accumulated during leaf osmotic adjustment as related to duration of water deficit for wheat at the reproductive stage. *Plant Physiology and Biochemistry* 49(10): 1126-1137. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.05.011>
- NUTTALL J. G., O'LEARY G. J., PANOZZO J. F., WALKER C. K., BARLOW K. M., FITZGERALD G. J. 2017: Models of grain quality in wheat-A review. *Field Crops Research* 202: 136-145. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.12.011>.
- OGBAGA C. C., BAJHAIYA A. K., GUPTA S. K. 2019: Improvements in biomass production: Learning lessons from the bioenergy plants maize and sorghum. *Journal of Environmental Biology* 40(3): 400-406. DOI:10.22438/jeb/40/3/MRN-891
- OGBAGA C., ATHAR H., AMIR M., BANO H., CHATER C., JELLASON N. 2020: Clarity on frequently asked questions about drought measurements in plant

physiology. Scientific African 8. e004005  
<https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2020.e00405>

- OLESEN J. E., TRNKA M., KERSEBAUM K. C., SKJELVAG A. O., SEGUIN B., PELTONEN-SAINIO P., ROSSI P., KOZYRA J., MICALÉ F. 2011: Impacts and adaptation of European crop production systems to climate change. *European Journal of Agronomy* 34: 96–112.
- OOSTEN VAN M. J., PEPE O., PASCALE DE S., SILLETTI S., MAGGIO A. 2017: The role of biostimulants and bioeffectors as alleviators of abiotic stress in crop plants. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture* 4: 5.  
<https://doi.org/10.1186/s40538-017-0089-5>
- OSMAN M. E.S., MOSTAFA E.N., AMAL G..S. 2010: Effect of two species of cyanobacteria as biofertilizers on some metabolic activities, growth, and yield of pea plant. *Biology and Fertility of Soils* 46: 861-875.  
<https://doi.org/10.1007/s00374-010-0491-7>.
- OYIGA B. C., PALCZAK J., WOJCIECHOWSKI T., LYNCH J. P., NAZ A. A., LÉON J., BALLVORA A. 2019: Genetic components of root architecture and anatomy adjustments to water-deficit stress in spring barley. *Plant Cell Environment* 43(3): 692–711. <https://doi.org/10.1002/pce.13683>
- ÖRDÖG V., PULZ O. 1996: Diurnal changes of cytokinin-like activity in a strain of *Arthronema africanum* (Cyanobacteria), determined by bioassays. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie* 82: 57-67.  
[10.1127/algol\\_stud/82/1996/57](https://doi.org/10.1127/algol_stud/82/1996/57)
- ÖRDÖG V. 2015: Mikroalgák biotechnológiai alkalmazása a növénytermesztésben és növényvédelemben. Akadémiai nagydoktori értekezés, Nyugat-magyarországi Egyetem. Mosonmagyaróvár, 174 pp.

- PAEZ-GARCIA A., MOTES C., SCHEIBLE W. R., CHEN R., BLANCAFLOR E., MONTEROS M. 2015: Root traits and phenotyping strategies for plant improvement. *Plants (Basel)* 4(2): 334–355. doi: 10.3390/plants4020334.
- PÁLFAI I. 2011: Aszályos évek az Alföldön 1931–2010 között, pp: 87–96. In: Rakonczai J. (szerk.) *Környezeti változások és az Alföld*. Nagyalföld Alapítvány Kötetei 7. Nagyalföld Alapítvány, Békéscsaba, 396 pp.
- PÁLFI G., BITÓ M. 1970: Effect of the cold soil and physiological dryness on the amino acid metabolism of wheat, beans sunflower, and paprika. *Acta Biologica* 16(3-4): 79-91.
- PALTA J. A., YANG J. C. 2014: Crop root system behaviour and yield preface. *Field Crops Research* 165: 1–4. DOI: 10.1016/j.fcr.2014.06.024
- PAPAEFTHIMIOU D., TSAFTARIS A. S. 2012a: Significant induction by drought of HvPKDM7-1, a gene encoding a jumonji-like histone demethylase homologue in barley (*H. vulgare*). *Acta Physiologiae Plantarum* 34(3): 1187–1198. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0915-5>
- PAPAEFTHIMIOU D., TSAFTARIS A.S. 2012b: Characterization of a drought inducible trithoraxlike H3K4 methyltransferase from barley. *Biologia Plantarum* 56(4): 683–692. <https://doi.org/10.1007/s10535-012-0125-z>
- PASSIOURA J. B. 1988: Root signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in drying soil. *Functional Plant Biology* 15(5): 687-693. <https://doi.org/10.1071/PP9880687>
- PASSIOURA J. B. 2007: The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany* 58(2): 113-117.
- PETCU E., MARTURA T., CIOCĂZANU I., IORDAN H., BĂDUȚ C., URECHEAN V. 2018: The effect of water stress induced with PEG solution on maize seedlings. *Romanian Agricultural Research* 35: 21-28.

- PETTERSSON C.G., ECKERSTEN H. 2007: Prediction of grain protein in spring malting barley grown in northern Europe. *European Journal of Agronomy* 27: 205–214. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2007.04.002>
- PORRA R. J., THOMPSON W. A., KRIEDEMANN P. E. 1989: Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics* 975(3): 384-394. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(89\)80347-0](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(89)80347-0).
- PÓTHE P., GERGELY I., ÖRDÖG V. 2014: Effect of microalgae leaf treatments on sunflower growth and production. In: Kószegi I. (szerk.) *Advances in Plant Breeding & Biotechnology Techniques: Book of Abstracts*. Martonvásár, Magyarország : Pannonian Plant Biotechnology Association, pp: 73-75.
- PSZCZOLKOWSKI W., ROMANOWSKA-DUDA Z. B., GRZESIK M., CHOJNACKA A., SAKOWICZ T. 2010: Usefulness secondary metabolites of Cyanobacteria in plant biotechnology. In: K. WOŁOWSKI, J. KWANDRANS and A.Z. WOJTAL (Eds), *Taxonomy the queen of science – the beauty of algae*. Book of abstracts of the 29th International Phycological Conference, Krakow, pp. 146-147.
- PSZCZOLKOWSKI W., ROMANOWSKA-DUDA Z., OWCZARCZYK A., GRZESIK M., SAKOWICZ T., CHOJNACKA A. 2012: Influence of secondary metabolites from Cyanobacteria on the growth and plant development. *Phycological Reports: Current advances in algal taxonomy and its applications: phylogenetic, ecological and applied perspective*. Institute of Botany Polish, Academy of Sciences, Krakow, pp. 195-203.

- QIAN G., HAN Z., ZHAO T., DENG G., PAN Z., YU M. 2007: Genotypic variability in sequence and expression of HVA1 gene in Tibetan hulless barley, *Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*, associated with resistance to water deficit. *Australian Journal of Agricultural Research* 58(5): 425–431. <https://doi.org/10.1071/AR06300>
- QUARRIE S. A., JONES H. G. 1979: Genotypic variation in leaf water potential, stomatal conductance, and abscisic acid concentrations in spring wheat subjected to artificial drought stress. *Annals of Botany* 44(3): 323-332. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085736>
- RAO S., JABEEN F. T. Z. 2013: In vitro selection and characterization of polyethylene glycol (PEG) tolerant callus lines and regeneration of plantlets from the selected callus lines in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants* 19: 261–268. <https://doi.org/10.1007/s12298-013-0162-x>
- RATNAKUMAR P., KHAN M. I. R., MINHAS P. S., FAROOQ M. A., SULTANA R., PER T. S., DEOKATE P. P., KHAN N. A., SINGH Y., RANE J. 2016: Can plant bio-regulators minimize crop productivity losses caused by drought, salinity and heat stress? An integrated review. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 89: 113-125. 10.5073/JABFQ.2016.089.00X
- RAPACZ M., KOCIEINIAK J., JURCZYK B. 2010: Different patterns of physiological and molecular response to drought in seedlings of malt- and feed-type barleys (*Hordeum vulgare*). *Journal of Agronomy and Crop Science* 196(1): 9–19. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-037x.2009.00389.x>
- ROMDHANE L., DAL FERRO N., SLAMA A., RADHOUANE L. 2020: Optimizing irrigation and determining the most sensitive development stage to drought in barley (*Hordeum vulgare* L.) in a semi-arid environment. *Acta Botanica Croatica* 79(1): 87-94. <https://doi.org/10.37427/botcro-2020-011>

- ROSIELLE A. A., HAMBLIN J. 1981: Theoretical Aspects of Selection for Yield in Stress and Non-Stress Environment 1. *Crop Science* 21(6): 943-946  
<https://doi.org/10.2135/cropsci1981.0011183X002100060033x>
- RUBAN A. V., MURCHIE E. H. 2012: Assessing the photoprotective effectiveness of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching: A new approach. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 1817(7): 977-982. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2012.03.026>.
- SAMI F., YUSUF M., FAIZAN M., FARAZ A., HAYAT S. 2016: Role of sugars under abiotic stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 109: 54–61.  
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.09.005>
- SANDLER L., NELSON K. A., DUDENHOEFFER C. 2014: Winter wheat row spacing and alternative crop effects on relay-intercrop, double-crop, and wheat yields. *International Journal of Agronomy*.2015: ID 369243.
- SANTANIELLO A., SCARTAZZA A., GRESTA F., LORETI E., BIASONE A., DI TOMMASO D., PIAGGESI A., PERATA P. 2017: *Ascophyllum nodosum* Seaweed Extract Alleviates Drought Stress in *Arabidopsis* by Affecting Photosynthetic Performance and Related Gene Expression. *Frontiers in Plant Science* 8: 1362. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01362>
- SÁRVÁRI M. 2011: Egyéb gabonanövények termesztése. Debreceni Egyetem, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Pannon Egyetem. (Internetes tankönyv)  
[https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/0010\\_1A\\_Book\\_adapt\\_alt\\_02\\_egyeb\\_gabonanoenyek\\_termesztese/adatok.html](https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/0010_1A_Book_adapt_alt_02_egyeb_gabonanoenyek_termesztese/adatok.html)
- SCHMIDTHOFFER I., CSONTOS P., SKRIBANEK A. 2019: Az árpa szárazságtűrésének genetikai háttere. *Botanikai Közlemények* 106(1): 131-144.  
<https://doi.org/10.17716/BotKozlem.2019.106.1.131>
- SCHMIDTHOFFER I., SZILÁK L., MOLNÁR P., CSONTOS P., SKRIBANEK A. 2018: Drought Tolerance of European Barley (*Hordeum Vulgare* L.) Varieties.



Agriculture (Pol'nohospodárstvo) 64(3): 137-142.

<https://doi.org/10.2478/agri-2018-0014>

SELYE H. 1936: A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature* 138(3479): 32-32.

SHAAR-MOSHE L., HÜBNER S., PELEG Z. 2015: Identification of conserved droughtadaptive genes using a cross-species meta-analysis approach. *BMC Plant Biology* 15: 111. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0493-6>

SHAFIQ S., AKRAM N. A., ASHRAF M: Assessment of physio-biochemical indicators for drought tolerance in different cultivars of maize (*Zea mays* L.). *Pakistan Journal of Botany* 51(4): 1241-1247. [http://dx.doi.org/10.30848/PJB2019-4\(21\)](http://dx.doi.org/10.30848/PJB2019-4(21))

SHANAN N. T., HIGAZY A. M. 2009: Integrated biofertilization management and cyanobacteria application to improve growth and flower quality of *Matthiola incana*. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences* 5(6): 1162-1168.

SHANGGUAN Z. P., SHAO M. G., DYCKMMANS J. 2000: Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *Journal of Plant Physiology* 156(1): 46–51. [http://dx.doi.org/10.1016/s0176-1617\(00\)80271-0](http://dx.doi.org/10.1016/s0176-1617(00)80271-0)

SHINOZAKI K., YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. 2000: Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways. *Current Opinion in Plant Biology* 3(3): 217-223. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)80068-0](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)80068-0)

SINGH T. N., ASPINALL D., PALEG L. G. 1972: Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley: a potential metabolic measure of drought resistance. *Nature New Biology* 236(67): 188–190. <https://doi.org/10.1038/newbio236188a0>

- SINHA N. C., PATIL B. D. 2006: Screening of barley varieties for drought resistance. *Plant Breeding* 97(1): 13–19. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0523.1986.tb01296.x>
- SKRIBANEK A., SCHMIDTHOFFER I., CSONTOS P. 2016: Szárazságstressz hatása 22 árpafajta csíranövényeinek fotoszintetikus paramétereire. *Botanikai Közlemények* 103(2): 237-248. DOI: 10.17716/BotKozlem.2016.103.2.237
- SKRIBANEK A., TOMCSÁNYI A. 2008: Predicting water stress tolerance of malting barley varieties with seedlings PEG-reactions. *Acta Biologica Szegediensis* 52(1): 187-189. <http://abs.bibl.u-szeged.hu/index.php/abs/article/view/2619>
- SKRIBANEK A., TOMCSÁNYI A. 2008: Sörárpafajták szárazságstressz reakciói. *A Nyugat-magyarországi Egyetem Savaria Egyetemi Központ Tudományos Közleményei XVI. Természettudományok* 11: 137-145.
- SLAVÍK, B. 1974: *Methods of studying plant water relations*. Springer-Verlag, Berlin.
- SŃIEGOWSKA-ŚWIĘRK K., DUBAS E., RAPACZ M. 2015: Drought-induced changes in the actin cyto skeleton of barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *Acta Physiologiae Plantarum* 37: 73. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1820-0>
- SOLTI Á., GÁSPÁR L., MÉSZÁROS I., SZIGETI Z., LÉVAI L., SÁRVÁRI É. 2008: Impact of iron supply on the kinetics of recovery of photosynthesis in Cd-stressed poplar (*Populus glauca*). *Annals of Botany* 102: 771–782. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcn160>
- STIRK W. A., BÁLINT P., TARKOWSKÁ D., NOVÁK O., STRNAD M., ÖRDÖG V. 2013b: Hormone profiles in microalgae: Gibberellins and brassinosteroids.

Plant Physiology and Biochemistry 70: 348-353.

<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.05.037>

STIRK W. A., ÖRDÖG V., NOVÁK O., ROLČÍK J., STRNAD M., BÁLINT P., VAN STADEN J. 2013a: Auxin and cytokinin relationships in 24 microalgal strains. Journal of phycology 49(3): 459-467.

<https://doi.org/10.1111/jpy.12061>

STIRK W. A., ÖRDÖG V., VAN STADEN J., JÄGER K. 2002: Cytokinin- and auxin-like activity in *Cyanophytia* and microalgae. Journal of Applied Phycology 14(3): 215-221.

STITT M., GIBON Y., LUNN J. E., PIQUES M. 2007: Multilevel genomics analysis of carbon signalling during low carbon availability: coordinating the supply and utilisation of carbon in a fluctuating environment. Functional Plant Biology 34: 526-549.

STOCKER O. 1929: Vizsgálatok különböző termőhelyen nőtt növények vízhiányának nagyságáról. Erdészeti Kísérletek 31: 63–76

SUPRUNOVA T., KRUGMAN T., DISTELFELD A., FAHIMA T., NEVO E., KOROL A. 2007: Identification of a novel gene (Hsdr4) involved in water-stress tolerance in wild barley. Plant Molecular Biology 64(1–2): 17–34.

<https://doi.org/10.1007/s11103-006-9131-x>

SUPRUNOVA T., KRUGMAN T., FAHIMA T., CHEN G., SHAMS I., KOROL A., NEVO E. 2004: Differential expression of dehydrin genes in wild barley, *Hordeum spontaneum*, associated with resistance to water deficit. Plant, Cell and Environment 27: 1297–1308. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01237.x>

<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01237.x>

SVOBODA P., JANSKA A., SPIWOK V., PRASIL I. T., KOSOVA K., VITAMVAS P., OVESNA J. 2016: Global scale transcriptional profiling of two contrasting barley genotypes exposed to moderate drought conditions: Contribution of

- leaves and crowns to water shortage coping strategies. *Frontiers in Plant Science* 7: 1958. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01958>
- SZEPESI Á. (2009): A hosszútávú szalicilsav előkezelés hatása paradicsom növények sóstressz akklimatizációjára. Doktori (PhD) értekezés, Szegedi Tudományegyetem, Szeged 62. p.
- SZIGETI Z. 2018: A növényi stresszel kapcsolatos felfogásunk változásai. *Botanikai Közlemények* 105(2): 165–178. <https://doi.org/10.17716/BotKozlem.2018.105.2.165>
- TAKÁCS G., STIRK W. A., GERGELY I., MOLNÁR Z., VAN STADEN J., ÖRDÖG V. 2019: Biostimulating effects of the cyanobacterium *Nostoc piscinale* on winter wheat in field experiments. *South African Journal of Botany* 126: 99-106. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.06.033>.
- TANG Y., WEN X., LU Q., YANG Z., CHENG Z., LU C. 2007: Heat stress induces an aggregation of the light-harvesting complex of photosystem II in spinach plants. *Plant Physiology* 143: 629–638. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.106.090712>
- TARDIEU F, ZHANG J, KATERJI N, BETHENOD O, PALMER S, DAVIES WJ. 2006: Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying. *Plant Cell and Environment* 15(2):193-197. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1992.tb01473.x
- TARDIEU F., REYMOND M., HAMARD P., GRANIER C., MULLER B. 2000: Spatial distributions of expansion rate, cell division rate and cell size in maize leaves: a synthesis of the effects of soil water status, evaporative demand and temperature, *Journal of Experimental Botany* 51(350): 1505–1514. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.350>.
- TARI I., CSISZÁR J., GALLÉ Á., BAJKÁN SZ., SZEPESI Á., VASHEGYI Á. 2003: Élettani megközelítések gazdasági növényeink szárazságtűrésének

- genetikai transzformációval történő javítására, *Botanikai Közlemények* 90(1-2): 139-158.
- TEMEL A., JANACK B., HUMBECK K. 2017: Drought stress-related physiological changes and histone modifications in barley primary leaves at HSP17 gene. *Agronomy* 7: 43. <https://doi.org/10.3390/agronomy7020043>
- TESTER M., LANGRIDGE P. 2010: Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science* 327(5967): 818–822. <https://doi.org/10.1126/science.1183700>
- TESZLÁK P. (2008): A szárazság stressz ökofiziológiai hatásainak összehasonlító elemzése különböző borszőlőfajtáknál (*Vitis vinifera* L.). Doktori (PhD) értekezés, Szent István Egyetem, Gödöllő, 28. p.
- TOLOSA L.N., ZHANG Z. 2020: The Role of Major Transcription Factors in Solanaceous Food Crops under Different Stress Conditions: Current and Future Perspectives. *Plants* 9: 56.
- TOMCSÁNYI A., TURCSÁNYI Á. 2004: Az árpa. Akadémiai Kiadó Budapest.
- TOMCSÁNYI ANDRÁS 2012: Tavaszi árpa Posztregisztrációs kísérletek – tanulságokkal. *Gabonakutató Híradó* 26(1): <https://www.gabonakutato.hu/hu/letoltesek>.
- UGA Y., SUGIMOTO K., OGAWA S., RANE J., ISHITANI M., HARA N., KITOMI Y., INUKAI Y., ONO K., KANNO N., INOUE H., TAKEHISA H., MOTOYAMA R., NAGAMURA Y., WU J., MATSUMOTO T., TAKAI T., OKUNO K., YANO M. 2013: Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics* 45: 1097–1102. <https://doi.org/10.1038/ng.2725>
- VÁRALLYAY, GY. (2010): A talaj, mint víztározó; talajszárazodás. „KLÍMA-21” Füzetek 59: 3-25.

- VAZ J., SHARMA P. K. 2011: Relationship between xanthophyll cycle and non-photochemical quenching in rice (*Oryza sativa* L.) plants in response to light stress. *Indian Journal of Experimental Biology* 49(1): 60–67.
- VELICEVICI G., MADOŠA E., CIULCA S., ŠUMĀLAN R., CRETESCU I., SORINA R. 2013: Proline accumulation in response to drought stress in barley. 48. Hrvatskii 8. Međunarodni Simpozij Agronoma, Dubrovnik, Hrvatska, 17.-22. veljač 2013. Zbornik Radova, 333-337.
- VERSALUS P.E., AGARWAL M., KATIYAR-AGARWAL S., ZHU J., ZHU J.-K. 2006: Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal* 45: 523–539. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2005.02593.x>
- WANG W., VINOCOUR B., ALTMAN A. 2003: Plant responses to drought, salinity and extreme temperature: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1105-5>.
- WANG WENBIN, QIU XIANGPO, YANG YANXIN, KIM HO SOO, JIA XIAOYUN, YU HUAN, KWAK SANG-SOO 2019: Sweetpotato bZIP Transcription Factor IbABF4 Confers Tolerance to Multiple Abiotic Stresses. *Frontiers in Plant Science* 10(630): 1-15. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.00630>
- WANI S. H., KUMAR V. 2015: Plant stress tolerance: engineering ABA: a potent phytohormone. *Transcriptomics* 3(2): 1000113. 10.4172/2329-8936.1000113
- WANI S. H., KUMAR V., SHRIRAM V., SAH S. K. 2016: Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants. *The Crop Journal* 4(3): 162-176. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.01.010>
- WASSON A. P., RICHARDS R. A., CHATRATH R., MISRA S.C., SAI PRASAD S.V., REBETZKE G.J., KIRKEGAARD J.A., CHRISTOPHER J., WATT M. 2012: Traits

and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany* 63(9): 3485–3498.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/ers111>

WEHNER G., BALKO C., HUMBECK K., ZYPRIAN E., ORDON F. 2016: Expression profile of genes involved in drought stress and leaf senescence in juvenile barley. *BMC Plant Biology* 16: 3. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0701-4>

WÓJCIK-JAGLA M., RAPACZ M., BARCIK W., JANOWIAK F. 2012: Differential regulation of barley (*Hordeum distichon*) HVA1 and SRG6 transcript accumulation during the induction of soil and leaf water deficit. *Acta Physiologiae Plantarum* 34: 2069–2078. <https://doi.org/1007/s11738-012-1004-0>

WOODWARD A. W., BARTEL B. 2005: Auxin: regulation, action, and interaction. *Annals of Botany* 95(5): 707-735. <https://doi.org/10.1093/aob/mci083>

XIA Y., LI R., BAI G., SIDDIQUE K., VARSHNEY R. K., BAUM M., YAN G., GUO P. 2017: Genetic variations of HvP5CS1 and their association with drought tolerance related traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Scientific Reports* 7(1): 7870. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08393-0>.

XIA Y., LI R., NING Z., BAI G., SIDDIQUE K., YAN G., BAUM M., VARSHNEY R. K., GUO P. 2013: Single nucleotide polymorphisms in HSP17.8 and their association with agronomic traits in barley. *PLoS ONE* 8(2): e56816. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056816>

XUE W., YAN J., JIANG Y., ZHAN Z., ZHAO G., TONDELLI A., CATTIVELLI L., CHENG J. 2019: Genetic dissection of winter barley seedling response to salt and osmotic stress. *Molecular Breeding* 39: 137. <https://doi.org/10.1007/s11032-019-1042-z>

- YAO X., WU K., YAO Y., LI J., REN Y., CHI D. 2017: The response mechanism of the HVA1 gene in hulless barley under drought stress. *Italian Journal of Agronomy* 12(804): 357–363. <https://doi.org/10.4081/ija.2017.804>
- YOSHIBA Y., KIYOSUE T., KATAGIRI T., UEDA H., MIZOGUCHI T., YAMAGUCHI-SHINOZAKI K., WADA K., HARADA Y., SHINOZAKI K. 1995: Correlation between the induction of a gene for delta 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase and the accumulation of proline in *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress. *The Plant Journal* 7(5): 751–60. doi: 10.1046/j.1365-313x.1995.07050751.x. PMID: 7773306.
- ZHANG H, LIU D, YANG B, LIU WZ, MU B, SONG H, CHEN B., LI Y., REN D., DENG H., JIANG Y-Q. 2020: Arabidopsis CPK6 positively regulates ABA signaling and drought tolerance through phosphorylating ABA-responsive element-binding factors. *Journal of Experimental Botany* 71(1): 188–203. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz432>
- ZHAO X., CHEN T., FENG B., ZHANG C., PENG S., ZHANG X., GUANFU F., TAO, L. 2017: Non-photochemical quenching plays a key role in light acclimation of rice plants differing in leaf color. *Frontiers in Plant Science* 7: 1968. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2016.01968>
- ZIA A., WALKER B. J., OUNG H. M. O., CHARUVI D., JAHNS P., COUSINS A. B., FARRANT J. M., REICH Z., KIRCHHOFF H. 2016: Protection of the photosynthetic apparatus against dehydration stress in the resurrection plant *Craterostigma pumilum*. *The Plant Journal* 87(6): 664–680. <https://doi.org/10.1111/tpj.13227>
- ZLATEV Z. 2009: Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence of young wheat plants. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 23(1): 437–441. <http://dx.doi.org/10.1080/13102818.2009.10818458>.



ZWIENIECKI M. J., BOYCE C. K., HOLBROOK N. M. 2004: Functional Design Space of Single-veined Leaves: Role of Tissue Hydraulic Properties in Constraining Leaf Size and Shape, *Annals of Botany* 94(4): 507–513. <https://doi.org/10.1093/aob/mch173>.

## 10. MELLÉKLET

A tavaszi árpa fajták szántóföldi szárazságtűrésének és a vizsgált paramétereinek korrelációs táblázata. Jelmagyarázat: kollerlációs együttható szignifikanci szintjei: SzD  $p\%_{0,1}\Gamma \leq 0,35$ ; SzD  $p\%_{0,05}\Gamma \leq 0,41$ ; SzD  $p\%_{0,01}\Gamma \leq 0,52$ . A **vastagon szedett** tulajdonságokat a tolerancia indexnél (TI) és a kibővített tolerancia indexnél (KTI) alkalmaztuk.

	Alf . tol%	K gyh	PEG gyh	$\Delta$ gyh K- PEG	K hh	PEG hh	$\Delta$ hhK -PEG	K gyt	PEG gyt	$\Delta$ gyt K- PEG	K ht	PEG ht	$\Delta$ htK- PEG	K P	PEG P	$\Delta$ PK- PEG	K SZ	PEG SZ	$\Delta$ SZ K- PEG
Alf . tol%	1,00																		
K gyh	0,20	1,00																	
PEG gyh	0,12	0,71	1,00																
$\Delta$ gyhK-PEG	0,15	0,64	-0,09	1,00															
K hh	0,41	0,12	0,00	0,18	1,00														
PEG hh	0,23	0,20	0,34	-0,09	0,65	1,00													
$\Delta$ hhK-PEG	0,28	-0,05	-0,36	0,32	0,58	-0,24	1,00												
<b>K gyt</b>	<b>0,48</b>	0,30	0,25	0,15	0,00	-0,01	0,01	1,00											
PEG gyt	-0,11	0,30	0,39	-0,01	-0,08	0,12	-0,24	0,39	1,00										
<b><math>\Delta</math>gytK-PEG</b>	<b>0,57</b>	0,07	-0,06	0,16	0,07	-0,10	0,20	0,69	-0,40	1,00									
<b>K ht</b>	<b>0,51</b>	0,14	0,04	0,16	0,45	0,20	0,36	0,43	0,07	0,37	1,00								
PEG ht	-0,04	0,40	0,54	-0,02	0,41	0,67	-0,20	-0,17	0,30	-0,41	0,17	1,00							
$\Delta$ htK-PEG	0,49	-0,09	-0,26	0,16	0,18	-0,19	0,44	0,49	-0,11	0,57	0,83	-0,40	1,00						
K P	-0,11	-0,35	-0,07	-0,41	-0,14	-0,09	-0,08	-0,33	-0,24	-0,13	-0,40	0,01	-0,38	1,00					
<b>PEG P</b>	<b>0,45</b>	-0,26	-0,11	-0,25	-0,02	0,06	-0,09	0,26	-0,04	0,29	0,14	-0,11	0,19	0,04	1,00				
$\Delta$ PK-PEG	-0,46	0,22	0,10	0,20	0,01	-0,07	0,08	-0,29	0,01	-0,30	-0,18	0,11	-0,23	0,06	-0,99	1,00			
K SZ	-0,38	-0,01	-0,29	0,30	0,17	-0,22	0,45	-0,16	-0,37	0,13	-0,20	-0,22	-0,07	0,08	-0,31	0,31	1,00		
PEG SZ	-0,13	0,00	-0,09	0,11	0,25	0,22	0,08	0,20	0,05	0,16	0,14	-0,19	0,24	-0,02	-0,41	0,41	0,32	1,00	
$\Delta$ SZK-PEG	-0,03	-0,01	-0,03	0,02	-0,18	-0,33	0,12	-0,28	-0,21	-0,11	-0,24	0,10	-0,28	0,06	0,30	-0,29	0,10	-0,91	1,00

<b>Fv/Fm K</b>	<b>0,41</b>	0,36	0,48	-0,01	0,30	0,44	-0,09	0,30	0,11	0,22	0,45	0,33	0,23	-0,33	0,28	-0,32	-0,27	0,01	-0,13
Fv/Fm PEG	0,16	0,48	0,48	0,15	-0,21	0,03	-0,30	0,04	0,33	-0,22	-0,15	0,18	-0,23	-0,07	0,01	-0,01	-0,48	-0,24	0,04
Fv/Fm SZ	0,11	0,13	0,25	-0,09	0,23	0,13	0,15	-0,10	-0,16	0,03	0,50	0,28	0,31	-0,08	-0,06	0,05	-0,02	0,07	-0,08
Fv/Fm K-P	0,03	-0,32	-0,27	-0,16	0,36	0,18	0,27	0,10	-0,29	0,33	0,36	-0,03	0,35	-0,08	0,13	-0,13	0,36	0,25	-0,10
Fv/Fm K-SZ	-0,04	-0,08	-0,18	0,09	-0,19	-0,07	-0,17	0,16	0,19	0,01	-0,46	-0,24	-0,29	0,02	0,11	-0,11	-0,03	-0,07	0,06
Y (II) K	-0,02	0,15	0,48	-0,32	-0,06	0,36	-0,45	0,09	0,17	-0,05	-0,02	0,36	-0,22	0,03	-0,11	0,11	-0,34	0,16	-0,32
Y (II) PEG	0,18	-0,04	0,07	-0,13	0,14	0,01	0,18	-0,08	0,02	-0,09	0,14	0,16	0,04	0,19	-0,20	0,21	-0,13	0,10	-0,16
Y (II) SZ	-0,10	-0,10	0,13	-0,28	0,02	-0,04	0,07	0,14	0,26	-0,06	0,28	0,22	0,14	0,03	-0,07	0,07	-0,06	-0,08	0,06
Y (II) K-P	-0,12	0,17	0,44	-0,25	-0,14	0,35	-0,55	0,13	0,16	0,01	-0,10	0,27	-0,24	-0,08	0,00	-0,01	-0,27	0,10	-0,23
Y (II) K-SZ	0,08	0,15	0,12	0,08	-0,04	0,21	-0,28	-0,07	-0,13	0,03	-0,24	-0,01	-0,22	-0,02	0,00	-0,01	-0,12	0,14	-0,20
NPQ K	<b>0,39</b>	0,05	-0,09	0,17	0,05	-0,37	0,46	0,16	0,01	0,15	0,09	-0,33	0,27	-0,14	0,10	-0,12	-0,04	-0,28	0,27
NPQ PEG	-0,18	0,09	0,27	-0,17	-0,35	-0,02	-0,43	0,12	0,60	-0,35	-0,11	-0,02	-0,09	-0,24	0,22	-0,25	-0,39	-0,14	-0,03
NPQ SZ	0,16	0,60	0,43	0,38	0,21	0,20	0,06	0,06	0,04	0,03	0,09	0,31	-0,09	-0,22	0,00	-0,03	0,10	-0,16	0,21
NPQ K-P	<b>0,35</b>	-0,07	-0,31	0,24	0,37	-0,14	0,62	-0,05	-0,59	0,41	0,14	-0,13	0,20	0,18	-0,18	0,20	0,37	0,02	0,14
NPQ K-SZ	0,09	-0,47	-0,41	-0,21	-0,15	-0,37	0,21	0,04	-0,02	0,06	-0,02	-0,44	0,23	0,11	0,06	-0,05	-0,10	-0,02	-0,02
K Kond.	<b>-0,43</b>	0,25	-0,02	0,37	-0,02	-0,08	0,05	-0,34	0,40	-0,65	-0,33	0,33	-0,49	-0,20	-0,38	0,36	0,14	-0,27	0,35
PEG Kond.	-0,12	0,09	0,13	-0,02	-0,12	0,04	-0,20	0,23	0,20	0,07	-0,34	0,02	-0,33	0,35	0,19	-0,15	0,22	0,20	-0,11
SZ Kond.	0,29	-0,16	0,02	-0,25	0,13	0,04	0,13	0,18	-0,26	0,39	0,20	-0,23	0,32	0,12	0,13	-0,11	-0,06	0,12	-0,15
K-PEG Kond.	0,30	0,18	0,35	-0,13	-0,08	0,07	-0,18	-0,09	-0,23	0,09	0,13	0,02	0,11	0,11	-0,11	0,12	-0,33	-0,09	-0,05
K-SZ Kond.	0,00	0,38	0,42	0,07	-0,24	0,05	-0,36	-0,21	0,01	-0,22	-0,08	0,23	-0,21	0,06	-0,25	0,26	-0,25	-0,12	0,02
<b>Hsdr4 ΔΔCT</b>	<b>0,55</b>	0,05	-0,12	0,20	-0,04	-0,11	0,08	0,58	0,00	0,58	0,60	-0,35	0,75	-0,49	0,26	-0,31	-0,30	0,10	-0,24