



MAGYAR AGRÁR- ÉS ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

**A HŐSTRESSZTŰRÉS PRODUKCIÓBIOLÓGIAI
ÉS GENETIKAI VIZSGÁLATA ÁRPA (*HORDEUM
VULGARE* L.) FAJTÁKBAN**

Doktori (PhD) értekezés

Horváth Ádám

GÖDÖLLŐ

2024

A doktori iskola

megnevezése:

Növénytudományi Doktori Iskola

Tudományága:

Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok

Vezetője:

Prof. Dr. Helyes Lajos

Intézetigazgató, Egyetemi tanár, az MTA lev. tagja

MATE, Mezőgazdaság-és Környezettudományi

Kar, Kertészeti Technológiai Tanszék

Témavezetők:

Dr. Karsai Ildikó

Osztályvezető, az MTA doktora

HUN-REN, Agrártudományi Kutatóközpont

Mezőgazdasági Intézet

Molekuláris Nemesítési Osztály

Dr. Cseh András

Tudományos főmunkatárs, PhD

HUN-REN, Agrártudományi Kutatóközpont

Mezőgazdasági Intézet

Molekuláris Nemesítési Osztály

.....
Dr. Helyes Lajos

Az iskolavezető jóváhagyása

.....
Dr. Karsai Ildikó

A témavezető jóváhagyása

.....
Dr. Cseh András

A témavezető jóváhagyása

Tartalomjegyzék

1. BEVEZETÉS	7
Célkitűzések	8
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	11
2.1. A klímaváltozás okozta hőmérsékletváltozások	11
2.1. Hőstressz hatása az árpa növényekre	14
2.1.1. Morfológiai, fenológiai változások	15
2.1.2. A hőstressz-reakció fiziológiai háttere	17
2.1.3. Hőstresszre adott molekuláris válaszok	19
2.2. Hőedzés és a hőstressz tűrés	21
2.3. Molekuláris genetikai, genomikai módszerek alkalmazási lehetőségei a hőstressz tűrés kutatásában	22
2.3.1. Populáció szintű vizsgálatok	22
2.3.2. Génexpressziós vizsgálatok	23
2.4. Árpa hőstressz-tolerancia javítása nemesítési és agronómiai megközelítésekkel	24
2.5. A kutatási téma előzményei az ATK Mezőgazdasági Intézetében	25
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	27
3.1. Növényanyag	27
3.2.1. Szántóföldi kísérletek	28
3.2.2. Hőstressztűrés kísérletek	29
3.3. Genom szintű vizsgálatok	31
3.3.1. Genetikai vizsgálatok	31
3.3.2. Génexpressziós vizsgálatok	31
3.4. Statisztikai és adatelemzési módszerek	32
4. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK	34
4.1 A 190 árpafajtából álló asszociációs panelen végzett kísérletek	34
4.1.1 Az árpa panel genetikai diverzitása	34
4.1.2. Több évjáratban kivitelezett szántóföldi teljesítménykísérlet	36
4.1.2.1. Az évjáratok hatása árpa genotípusok egyedfejlődésére	36
4.1.2.2. Árpafajták terméslemei az évjáratok függvényében	39
4.1.3 A szántóföldi kísérleti eredmények megvitatása	44
4.2. Árpafajták hőstressz reakciója kontrollált klímakamrás kísérletben	45
4.2.1. Hőstressz hatása a biomasszára, morfológiai paraméterekre és a terméskomponensekre	48
4.2.2. A mért tulajdonságok közti összefüggések a kezelések függvényében	52
4.2.3. A genotípus és a kezelés közötti kölcsönhatások	55
4.2.4. Az árpafajták egyszeri hőstresszre adott válaszreakciói	58

4.2.5. Az árpafajták kombinált hőstresszre adott válaszreakciói	62
4.2.6. Stressz tolerancia indexek alkalmazása a szelekcióban	67
4.2.7. A 28 árpafajta hőstressz kezelésben mért morfológiai és terméskomponens eredményeinek megvitatása	69
4.3. Hőstressz hatása az árpa génexpressziós mintázatára	70
4.3.1. A génexpressziós vizsgálatba vont hat árpafajta jellemzése	71
4.3.2 A hőstressz hatása az árpa génexpressziós aktivitására	72
4.3.3. A hőstressz hatására bekövetkezett génexpressziós változások megvitatása	74
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	77
6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	80
7. ÖSSZEFOGLALÁS	81
8. SUMMARY	83
9. Mellékletek	85
M1. Irodalomjegyzék	85
M2. A növény nevelő és regeneráló kontroll kamra beállítási protokollja	104
M3. A Z31-es fejlődési fázisban kapott növények kamra beállítási protokollja	105
M4. A ZD49-es stádium kamra kezelési protokollja	106
M5. A kontroll és a két hőstressz kezelésen átesett növények fotói	107
M6. 182 genotípus csoportosítása a kalásztípus szerint.	108
M7. A 182 genotípus filogenetikai (Neighbour-Joining) ágrajza	111
M8. Szántóföldi meteorológiai adatok összesítő táblázata.	111
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	112

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

ATKW: (Average Thousand Kernel Weight) átlagos ezerszemtömeg [g]

ASN: (Average Seed Number) átlagos szemszám/kalász [db]

Box-plot: Doboz-ábra, ami tartalmazza medián értékeket, felső- és alsó kvartilis értékeket, illetve a standard hibákat

bp: bázispár

DENS: (Main Spike Density) főkalász kalászkasűrűsége

DH: (Doubled Haploid) kettős haploid

EAL: (Main Ear Length) a főkalász hossza [cm]

GY: (Grain Yield) szemtermés [g]

Infinium: Az Illumina cég hibridizáción alapuló SNP detektáló készüléke, illetve módszere

kb: kilobázis

LFC: (\log_2 fold-change) kettes alapú logaritmus változó érték

LIN: (Length of the Last Internode) az utolsó szártag hossza [cm]

MTKW: (Main Spike Thousand Kernel Weight) a főkalász ezerszemtömege [g]

MSN: (Main Spike Seed Number) a főkalász szemszáma [db]

MSW: (Main Spike Seed Weight) a főkalász szemsúlya [g]

NJ-tree: (Neighbour-Joining Tree) szomszédösszevonó filogenetikai elemzéssel készült fa (dendrogram), amely a páronkénti távolságok alapján készül.

UPGMA: (Unweighted Pair-Group Method with Aritmetic mean) súlyozás nélküli párcsoport módszer számtani átlaggal, egy egyszerű, hierarchikus klaszterezési módszer

PCR: (Polymerase Chain Reaction) polimeráz láncreakció

PH: (Plant height) növénymagasság (a főhajtás alapi részétől a főkalász alapi részéig mérve) [cm]

RT: (Reproductive Tillers Number) a produktív oldalhajtások száma

qrt-PCR: (Quantitative Real-Time Polymerase Chain Reaction) kvantitatív valós idejű PCR, a génexpresszió változásainak kimutatására fejlesztett PCR alapú módszer (Real-Time Polymerase Chain Reaction)

SNP: (Single Nucleotide Polymorphism) egyedi nukleotid polimorfizmus

SPIK: (Spikelet Number) a főkalász kalászkáinak száma [db]

SSN: (Side Spikes Seed Number) a mellékkalászok szemszáma [db]

SSP: (Spikelet Number Per Spike) szem/kalászka arány (fertilitás)

SSW: (Side Spikes Seed Weight) a mellékkalászok szemsúlya [g]

TKW: (Thousand Kernel Weight) ezerszemtömeg

Split-violin plot: Módosított doboz-ábra eloszlási görbével kiegészítve

ZD31: (Zadoks scale 31. stage) a Zadoks skála szerinti egyedfejlődési fázis - az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél

ZD49: (Zadoks scale 49. stage) a Zadoks skála szerinti egyedfejlődési fázis - a kalász a zászlóslevél hüvelyének felső részében helyezkedik el

1. BEVEZETÉS

A kalászos gabonafélék termesztése több évezredes múltra tekint vissza. Az elmúlt század közepétől a növénytermesztési technológiák fejlődése és a növénynemesítés sikeressége lehetővé tette a különböző gabonafélék termésmennyiségének és termésbiztonságának jelentős növekedését. A kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.) mellett, az árpa (*Hordeum vulgare* L.) is nagy fontossággal bír a söripár, a takarmányozás, valamint egyre növekvő mértékben a népélelmezés szempontjából.

A globális klímaváltozás fokozódó mértékben kihat a növénytermesztésre. A felmelegedés hatására változhat a csapadék idő és térbeli eloszlása, gyakoribbá válnak a szélsőséges időjárási jelenségek, mint például a túl magas vagy túl alacsony hőmérséklet, illetve a túl sok vagy túl kevés csapadék. A globális klímaváltozás okozta átlaghőmérséklet emelkedés mellett még a természetes adottságok által kiváltott időjárási szélsőségek is sújtják hazánkat, ami tovább erősíti a felmelegedés hatását. A Kárpát-medencében az óceáni, a kontinentális és a mediterrán éghajlati hatások együttesen és kiszámíthatatlan módon érvényesülnek (Rakonczai 2011).

A modernizáció és az ebből adódó globális környezeti változások hatására a Föld légköre évtizedek óta folyamatosan melegszik és valószínűleg a jövőben ez még fokozódni fog. A mérések alapján, éves szinten a globális átlaghőmérséklethez viszonyítva a Kárpát-medencében ez az átlagérték magasabb 0,74 °C-kal, ami azonban évszakonként változó mértékben jelentkezik. Amíg a telek és a tavaszok döntően az éves átlagnak megfelelő ütemben melegsznek, addig a nyár jobban (mintegy 1 °C), az ősz kevésbé (0,4–0,5 °C) követi az átlagos melegedés mértékét. Növekszik a nyári hőségnapok száma is, ami jelentős hatással van a mezőgazdaságra (Bartholy és Pongrácz 2005).

A felgyorsult hőmérséklet emelkedés és a lehulló csapadékmennyiség évről évre nagy ingadozást mutat, ezzel jelentős mértékben növelik a növénytermesztés kockázatát. A világ rohamosan növekvő népességének ellátásához szükséges élelem mennyiség előállítására, ezen belül a gabonafélék termésbiztonságának megőrzése, a klímaváltozás körülményei között, sok kihívás és megoldandó feladat elé állítja a nemesítőket és a termesztokeket (Bedő et al. 2007; Bedő et al. 2014).

Az abiotikus stressz tolerancia fokozásához számos új kutatási eredmény nyújt eddig még kiaknázatlan lehetőséget a nemesítők számára. A sikeresség érdekében a mai modern mezőgazdasági és biotechnológiai módszerekre lehet támaszkodni. Az árpa hőstresszre adott válaszméchanizmusának tanulmányozása nagy jelentőséggel bír a hőstresszhez való alkalmazkodás megértése szempontjából.

A hosszú távú, supraoptimális hőmérséklet, ahol az átlaghőmérséklet 20°C és 28°C között van, negatív közvetett következményekkel járhat a terméshozamra nézve, ami a termesztési ciklus rövidüléséből és/vagy az optimális fejlődési mintázatok zavarásából eredhet (Horváth et al. 2023).

Ahhoz, hogy az egyes genotípusok hőstressz toleranciáját minél alaposabban megismerjük, fontosak az együttesen alkalmazott fenotipizálási, fiziológiai és genetikai módszerek, ismeretek. A mennyiségi tulajdonságokért felelős QTL régiók (Quantitative Trait Locus) azonosítása, génexpressziós vizsgálatok, molekuláris és biokémiai mechanizmusok tanulmányozása képezhetik olyan gén változatok, géncsaládok azonosításának alapját, amelyek által bizonyos fajták képesek lehetnek akár tartósan magas hőmérsékleti viszonyok mellett is megfelelő hozam elérésére.

Célkitűzések

Vizsgálataink során tanulmányoztuk a magas hőmérséklet hatását őszi árpafajtákra különböző fejlődési stádiumokban, valamint a tartós hőmérséklet növekedéséből adódó stressz hatását a különböző genetikai háttérrel rendelkező kalászosok biomassza felhalmozására és termésükre. Kísérleteink a hőstressz tűrés növénymorfológiai, produkcióbíológiai, valamint genetikai alapjainak összehasonlító vizsgálatát végeztük különböző árpafajtákban. Ezen eredményekre alapozva a gyakorlati célkitűzésünk a különböző hőstressztűrési források azonosítása a nemesítés számára, melyek hozzájárulhatnak a továbbiakban olyan genetikai populációk létrehozásához és monitorozásához, melyek segíthetik a jó hőtűrőképességű tulajdonságok továbbvitelét. Az előnyös tulajdonságot hordozó egyedek szelektálásával a jövőben új lehetőségek nyílnak a magas hőmérséklethez jól adaptálódó fajták előállítására és termesztésére. E célok elérése érdekében az alábbi kísérletek kivitelezésére került sor:

1. Évjáráthatás vizsgálata 190 árpafajtából álló asszociációs panel több éves szántóföldi kísérletében

Annak érdekében, hogy elemezzük az eltérő évjáratok hatását az árpafajták termőképességére, az árpa genetikai panelt négy egymást követő évben kivetettük szántóföldre, azonos kísérleti elrendezést használva. Így az évek közötti összehasonlító elemzések választ adhatnak arra, hogy milyen szerepe van a különböző évjáratú tényezőknek az árpa termésképzésére. Emellett azt is értékelhettük, hogy milyen módon lehet a szántóföldi kísérleteket felhasználni az árpafajták hőstressz-válaszának becslésére.

2. Hőstressztűrő-képesség összehasonlító vizsgálata kontrollált körülmények között eltérő árpafajtákban.

Szántóföldi körülmények között az abiotikus stressz véletlenszerűen jelentkezhet az egyedfejlődés során, sőt többször is megismétlődhet, vagy többféle stressz egyidejűleg is jelentkezhet. Mivel az árpafajták fejlődési dinamikája, valamint kalászos ideje között jelentős eltérések tapasztalhatók, a fellépő stressz eltérő fejlettségi állapotban érheti az egyes genotípusokat. Ez viszont megnehezíti, és bizonytalanná teszi a fajtareakciók összehasonlítását és az egyes abiotikus stresszfaktorok szerepének értékelését. Kontrollált körülmények között azonban lehetőség van standard körülmények biztosítása mellett csak egy-egy abiotikus stressz faktor elkülönített vizsgálatára, és arra is, hogy minden fajtát ugyanabban a fejlődési fázisban érjen a stresszhatás. Ennek érdekében a 190 fajtából álló, nagy genetikai diverzitással jellemezhető populációból kiválasztottunk 28 árpafajtát oly módon, hogy megőrizzük a kiinduló populáció genetikai diverzitását. Ezt a 28 árpafajtát vontuk kontrollált fitotroni kísérletbe, amelynek során a kalászos fázisában a genotípusokat ugyanolyan hosszúságú és egységesen alkalmazott hőstressz kezelésnek vetettük alá, mérve a produkciobiológiai és termés-komponens paraméterek változásait.

3. Kombinált hőstressz hatása a növényekre, hőedzés: „priming” hatás

Céljaink között szerepelt, hogy felvételezzük a kiválasztott 28 árpafajta esetében, hogy a fejlődésük mely szakaszában a legérzékenyebbek a magas hőmérsékleti kezelésre kontrollált körülmények között. Továbbá, meghatároztuk, hogy milyen hatások mérhetők akkor, ha a hőstressz nemcsak egy fejlődési stádiumban, hanem egymás után több fejlődési stádiumban is, kombináltan éri a növényt. Ennek érdekében két kezelésben hasonlítottuk össze a fajták válaszreakcióit. Az egyszeri hőstressz kezelést a növények a kalász-hasban stádiumban (ZD49) kapták. A kombinált hőstressz kezelés esetében a szárba induláskor alkalmazott hőstressz

kezelést követően a növényeket a kalász-hasban stádiumában is magas hőmérsékletnek tettük ki (ZD31+ZD49). Célunk volt minél több információt gyűjteni arról, hogy a tartós hőmérséklet növekedés okozta stressz milyen mértékben befolyásolja az eltérő genetikai háttérű árpa fajták termésprodukciónját és értékeljük a különböző stresszreakció típusokat.

4. Hőstressz hatása a különböző érzékenyséű árpafajták génexpressziós mintázatára

Kísérleteinkben azt is vizsgáltuk, hogy a hőstressz hogyan befolyásolja a különböző regulátor és struktúrgének aktivitását, és hogy mutatkozik-e különbség az expressziós mintázatban a különböző hőstressz érzékenységgel rendelkező árpafajták között. Ennek érdekében a hőstressz reakciója alapján jellemzett 28 fajta közül kiválasztottunk hat eltérő érzékenyséű árpafajtát, és kontrollált hőstressz kísérlet során, a kezelés hetedik napján ezekről levélmintákat gyűjtöttünk, majd RNS-t izoláltunk. E minták RNS szekvenálási eredményeit összehasonlítva kísérletet tettünk a stressztűrésben legfontosabb szerepet játszó gének azonosítására.

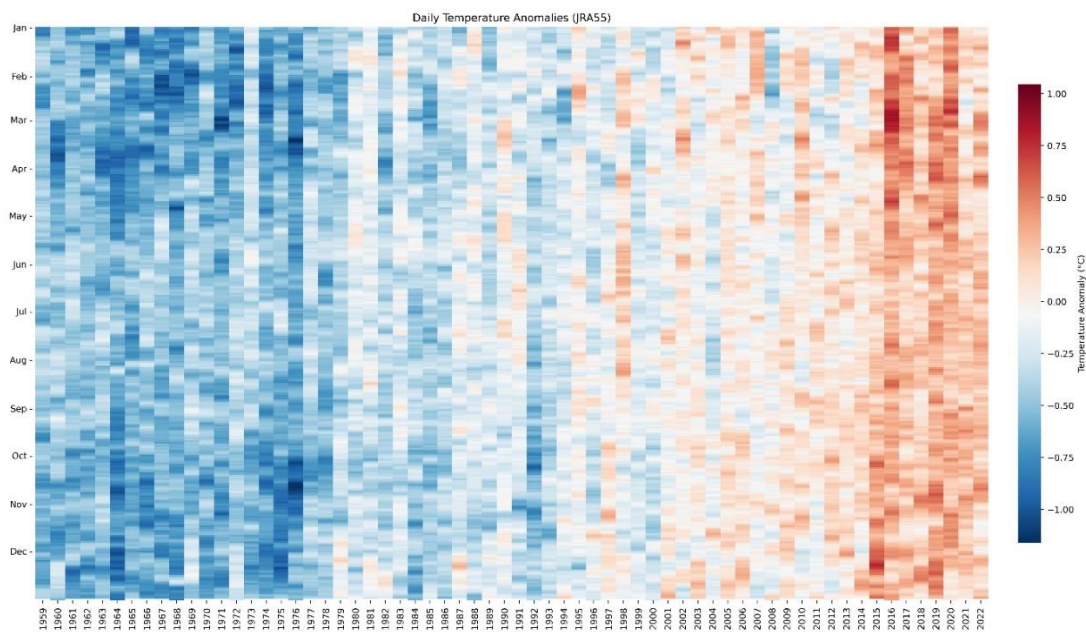
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A klímaváltozás okozta hőmérsékletváltozások

A globális környezeti változások hatására a Föld légköre évtizedek óta folyamatosan melegszik és ez a melegedés valószínűleg a jövőben fokozódni fog (Smith et al. 2008; IPCC, 2014). A XX. század második felétől az egyre magasabb hőmérsékleti adatok és a csapadékmennyiség hektikussága igazolja a tényt, (1. ábra) hogy az antropogén eredetű üvegházhatású gázok fokozott kibocsátása komoly fenyegetést jelent a Föld bioszférájára nézve. A globális felmelegedés hatására a jégsapkák és gleccserek olvadása emeli a tengerszintet, ami beláthatatlan következményekkel járhat. A felmelegedés hatására gyakoribbá válnak az extrém időjárási jelenségek is, mint például a hirtelen aszályok, szélsőséges hóhullámok, vagy az évszakok felboruló éves ritmusa. A csapadékviszonyok kiszámíthatatlansága a szélsőségeség irányába hat, súlyos aszályok és özönvízszerű esőzések egyre gyakoribb előfordulásához vezetve (IPCC 2007, Várallyay 2010, Rahmstorf et al. 2017, IPCC 2018, Nagy és Nagy 2018, IPCC 2022). Az éghajlatváltozás előidézheti a biodiverzitás és az ökológiai egyensúly felborulását, aminek hatására megváltozhatnak az élőhelyek, az élőlények elterjedése és viselkedése (Rosenzweig et al. 2014). Ez kihat az ökológiai rendszerekre és a biodiverzitásra, és veszélyeztetheti a természeti ökoszisztémák stabilitását (McCarty 2001, Stenseth et al. 2002).

Az 1. ábrán az 1959 és 2022 közti középhőmérsékleti változások láthatóak egy hőtérképen, amit több zónára bonthatunk szét. Az első idő-intervallumot (1959-1991) a negatív hőmérsékleti változások jellemezték, a második (1992-2012) átmeneti időszaknak számít, míg a harmadik szakaszban (2013-2022) már folyamatos hőmérséklet növekedés tapasztalható.

A második és harmadik szakaszt együttesen vizsgálva megállapítható, hogy az elmúlt 30 év alatt főként tavasszal következett be látványos hőmérséklet-emelkedés. Az utóbbi 10 évben pedig már éves átlaghoz képest több mint 0,5 °C-os emelkedést láthatunk, ami még kiegészült a nyári extrém magas középhőmérsékleti értékekkel is. A világ rohamosan növekvő népességének ellátásához szükséges élelem biztonságos megtermelése veszélybe kerülhet a szélsőséges időjárási anomáliák hatására, ami sok kérdést vet fel a jövőt illetően (Bartholy és Pongrácz 2005).

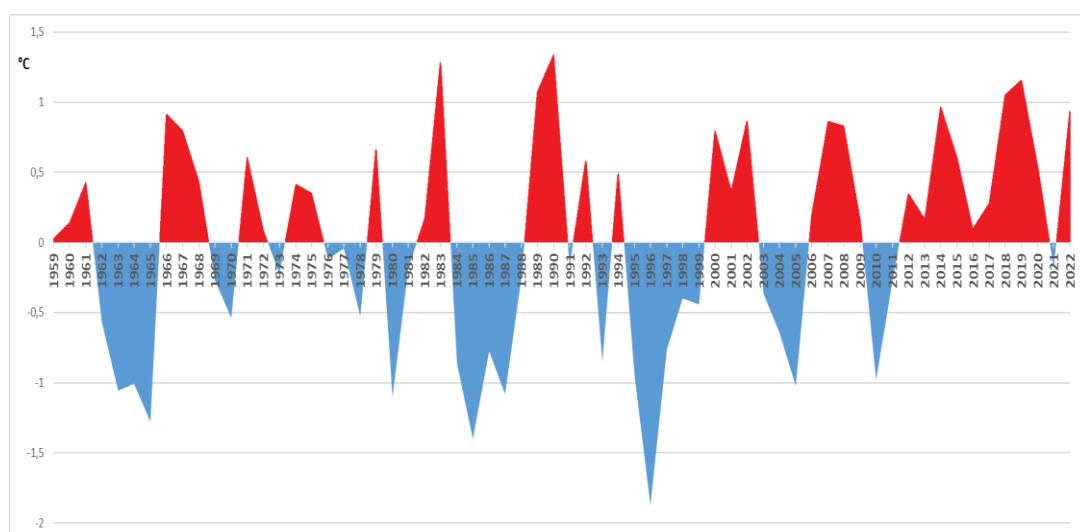


1. ábra. A világ napi hőmérséklet ingadozásának hő térképe 1959-től 2022-ig (A piros és narancssárga mezők jelölik a 63 évre vetített átlagos középhőmérsékletéhez képest a hőmérséklet emelkedést, a kék mezők pedig a csökkenést). (forrás: <https://www.theclimatebrink.com/p/visualizing-a-summer-of-extremes>, szerző: Zeke Hausfather (2023) alapján módosítva)

A klímaváltozás magyarországi vonatkozásai összetetten vannak jelen és évről évre egyre fokozódnak. Hazánk, a területi adottságait és elhelyezkedését tekintve sajátos mikroklímával rendelkezik, éppen ezért az éghajlatváltozás is sokkal összetettebb formában jelentkezik. A Kárpát-medencei elhelyezkedésből eredő medencehatást kiegészíti a tény, hogy az óceáni, a kontinentális és a mediterrán éghajlati hatások együttesen és kiszámíthatatlan módon érvényesülnek a különböző években és évszakokban, ami jelentősen kihat a hőmérsékletre és a csapadék eloszlására is. A felgyorsult hőmérsékletemelkedés és az ezzel együtt járó csapadékhiány jelentős károkat okoz a mezőgazdaságban. A csapadékmennyiség évről évre nagyon szeszélyesen ingadozik, aszályos és/vagy árvizes időszakok előfordulásával is egyre gyakrabban számolnunk kell (Lobell et al. 2008, Bartholy et al. 2009, Pálfai 2009). A folyamatosan növekvő számú és egyre szélsőségesebb időjárási anomáliák hatására az egyes évek közötti változékonyság is növekszik. Mindezek a változások súlyosan érinthetik az agráriumot azáltal, hogy jelentős termésveszteségek várhatóak a növénytermesztésben.

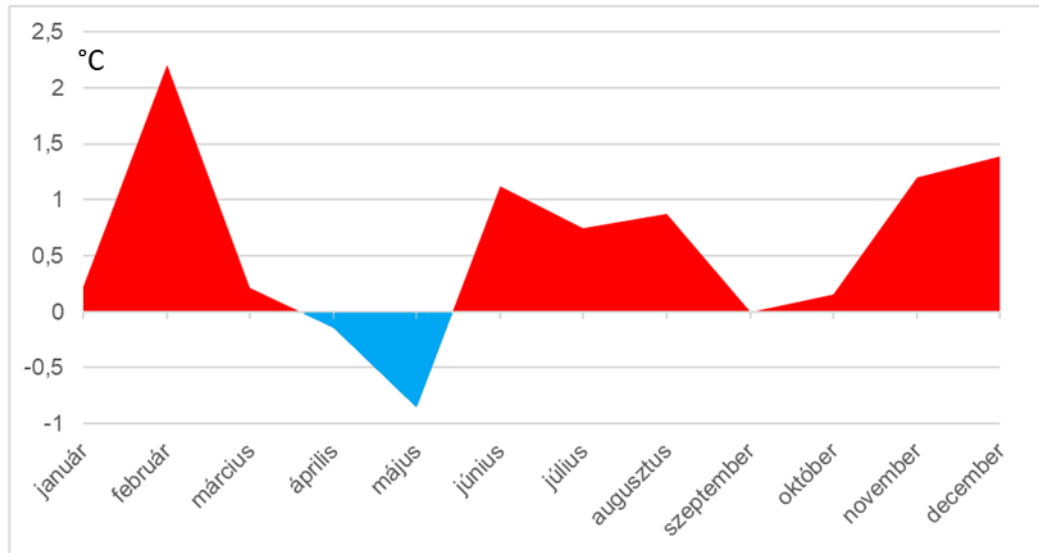
Az országos szintű változások azonban nem minden esetben jellemzik egy adott termelési körzet klimatikus viszonyainak alakulását. Martonvásár napi középhőmérsékletét és a napi csapadék mennyiségét egészen 1959-től visszamenőleg vizsgáltuk. A szakirodalom és az időjárási elemzések alapján elmondható, hogy

hullámzók a klimatikus viszonyok, ami Martonvásár 65 évre visszamenőleg elkészített középhőmérsékleti ábráján is látható. Az egyes években (2. ábra) és az éveken belül (3. ábra) is az a tendencia rajzolódik ki, hogy mivel szinte minden nyár hőhullámos, ez azzal fog járni, hogy akár három-négyévente várhatóak lesznek súlyosabb aszályok (Kis et al. 2023). Az évszakok eltolódása jól látható a 3. ábrán, ami mutatja, hogy a forró nyári évszakot egy mérsékelt ősz majd egy rendkívül enyhe tél követi. Az 53 év átlagához viszonyított adatok arra mutatnak rá, hogy márciusban egyre többször fordulhat elő hirtelen hőmérsékletcsökkenés, ami komoly fagykárokat eredményezhet a szántóföldön.



2. ábra. Az elmúlt 63 év átlagához viszonyított évenkénti középhőmérsékleti értékek változásának tendenciája (A piros csúcs-értékek jelölik az átlaghoz képest a magasabb évi középhőmérsékletet, a kék csúcsok pedig az átlagnál alacsonyabb hőmérsékletet). (Martonvásár, „Tükrösi” tenyészkert helyszínén elhelyezett mérőállás meteorológiai adatai felhasználásával készült)

Sok esetben várható a jelenleg termesztésben lévő fajtasortiment részleges vagy teljes leváltása, mivel a köztermesztésben lévő kultúrnövényeink nem eléggé klíma-rezisztensek (Dawson et al. 2015). A nemesítésnek mindig is célja volt ebben az irányban tovább fejlődni, főként a szemtelítődést, terméshozamot és termésbiztonságot illetően (Howden et al. 2007, Tubiello et al. 2007). Ahhoz azonban, hogy az egyes genotípusok hőstressz toleranciáját minél alaposabban megismerjük a különböző évjáratokban, szükséges, hogy együttesen alkalmazzuk a fenotipizálási módszereket, a fiziológiai és genetikai ismereteket.



3. ábra. Az 1959-2022-ig rögzített adatok havi középhőmérséklet átlagának összehasonlítása 53 év (1959-2012) átlagához viszonyítva. (Martonvásár, „Tükrösi” tenyészkert helyszínén elhelyezett mérőállás meteorológiai adatai felhasználásával készült)

2.1. Hőstressz hatása az árpa növényekre

Természetes ökoszisztémákban a növények folyamatosan ki vannak téve a környezeti változásoknak, és alkalmazkodniuk kell a környezeti hatásokhoz. A termotolerancia a magas hőmérséklettel szemben mutatott ellenállóképesség, ami lehetővé teszi a növények számára, hogy bizonyos hőmérsékleti terhelések között stabil állapotban maradjanak, anélkül, hogy tartós károsodást szenvednének (Larcher 2003). A növények hőmérséklettel szemben mutatott toleranciája erősen függ attól, hogy milyen fejlődési fázisban éri a növényeket a stressz. Az érzékenység mértéke közvetlenül a termőképességgel kapcsolatos tulajdonságok változásával jellemezhető. A hőstressz, amely jelentős hatással van a növényekre, - veszélyeztetve növekedésüket és fejlődésüket - hazánk éghajlati viszonyai között jellemzően a nyári hónapokban fordul elő. A globális klímaváltozás hatására azonban az utóbbi évek tavaszi periódusaiban (1. ábra) is voltak kiugró hőmérsékleti maximumok. A tavaszi hőségrekordok rendkívül kártékonyak lehetnek a gabonák mégpedig a fiatalkori szárbaindulás (Z31) fenofázisában. A fiatalkori egyedfejlődési szakasz (Z31) mellett a kalász hasban állapot elérésekor (Z49) fokozottan érzékenyen reagálnak a kalászosok az abiotikus stressz tényezőkre, ezen belül is a tartósan magas 30-35 °C-os hőmérsékletre. Szemtelítődéskor is nagyfokú érzékenység jellemzi a gabonákat, mivel a hőstressz jelentős mértékben csökkentheti a termés mennyiségét és ronthatja a technológiai minőséget (Tottman és Makepeace 1979, Easterling et al. 2017). A

növények fejlődéstani tulajdonságaira jelentős hatást gyakorolnak a rövid és a tartósan magas hőmérsékleti periódusok. A stressz növényekre gyakorolt negatív hatása függ a hőstressz időtartamától, intenzitásától és az előfordulási gyakoriságától is (Balla et al. 2012a, Lobell et al. 2008, Balla et al. 2019, Jagadish et al. 2020, Balla et al. 2021).

A magas hőmérséklet hatására számos fiziológiai, molekuláris és biokémiai változás következik be a növényekben, amelyek hozzájárulhatnak a hőstresszhez való alkalmazkodáshoz és a túléléshez. A növények számos adaptációs és védekezési mechanizmust fejlesztettek ki a magas hőmérsékleti viszonyokkal szemben. Ezen mechanizmusok magukban foglalják az iontranszporterek, fehérjék, ozmoprotektánsok, antioxidánsok és más jelátviteli kaszkádokban és transzkripciós szabályozásban szerepet játszó tényezők aktiválását (Rizhsky et al. 2002a; Rizhsky et al. 2002b, Suzuki et al. 2014), ami lehetővé teszi, hogy a növények megbirkózzanak a környezeti stresszhatásokkal és minimalizálják a termést érintő károkat. A stressz hatására a növényekben különböző fenotípusos változások jöhetnek létre, például levélszínváltozás, sejtkárosodás, valamint szabálytalan növekedés. A stresszhelyzetek befolyásolhatják a növényi fenológiai fázisokat, például a virágzás időpontját (Gibson és Paulsen 1999, Kuchel et al. 2006, Shirdelmoghanloo et al., 2016, Alqudah et al. 2017). A hőstressz a szárazanyagtartalom változásához vezethet a növényi szövetekben, mivel a túlzott hő hatására a növények vízvesztésnek vannak kitéve (Hasanuzzaman et al. 2012, Hassan et al. 2020).

Az árpa hőstresszre adott válasza fajtacsoportokra jellemző, de magától a fajtától is függ és jellemzőek a hőstresszre adott specifikus reakciók (Wahid et al. 2007). Az árpa stresszre adott reakcióinak mélyebb megértése és az új információk alkalmazása a nemesítés és a hatékonyabb termesztési módszerek kidolgozása során is kulcskérdés (Fleury et al. 2010, Maccaferri et al. 2019, Balla et al. 2021).

2.1.1. Morfológiai, fenológiai változások

Magyarország jelenlegi klímáját tekintve a magas hőmérséklet leggyakrabban a kalászás utáni időszakban és az érés során okoz stresszhatást, csökkentve a termés mennyiségét és a sütőipari minőségét (Fracasso et al. 2016, Kidane et al. 2019). A meleg hatására felgyorsulnak az öregedési folyamatok, a gabonafélék esetében lerövidül a szemtelítődési időszak, a szemek aszottá válnak, valamint kevesebb lesz a kalászokénti szemszám, ami a termésmennyiségben is csökkenést eredményezhet (Chaves et al. 2002, Wheeler 1996, Randall és Moss 1990). A szárazság és a magas

hőmérséklet kölcsönhatása még súlyosabb stresszt okozhat, tovább rontva a fejlődési folyamatokat és a terméshozamot (Klink et al. 2014, Fahad et al. 2017).

A szemtermésben kialakulhatnak morfológiai és produkcióbiológiai változások, amelyek befolyásolhatják az ezerszemtömeget és a csírázó képességet (Dolferus et al. 2011, Fahad et al. 2017, Savchenko és Talanova 2017). Magas hőmérsékleten megfigyelhető a növényi szervek, például a gyökér- és hajtás méretének csökkenése. Változások következhetnek be a levelek vastagságában, a kutikuláris viaszréteg vastagságában és a sztómák számában, amelyek befolyásolhatják a vízvesztést és a fotoszintézis hatékonyságát (Blum 1996, Tardieu et al., 2000, Fahad et al. 2016). Az árpa növekedése és fejlődése során a hőstressz károsíthatja a hajtásnövekedést és a teljes biomasszára is hatással van. A magas hőmérséklet a sejtosztódást, a sejtnagyobbodást és a sejtfal kialakulását is befolyásolhatja, ami negatív hatást gyakorolhat a növényi részek fejlődésére (Janda et al. 2020). A magas hőmérséklet káros hatással lehet a pollenzsákok kialakulására és a pollenszemek életképességére, ami csökkent beporzást és termékenységet eredményezhet (Qaseem et al. 2019). A magas hőmérséklet az antézis során (a virágzás időszakában) növényi hormonok és fehérjék károsodását okozhatja, ami a pollen szövetkárosodásához és végül a pollen sterilitásához vezethet (Prasad et al. 2006, Li et al 2021a, Schindfessel et al. 2021).

Az árpa természetes toleranciájának egyik tényezője az abiotikus stresszel szemben a korai virágzás, amely biztosítja, hogy a beporzás, a magfejlődés és az érés optimálisabb időszakban történjen. Az árpa virágzásának idejét befolyásoló fő géneket azonosították, és ezek főként a vernalizációval, a nappalhossz érzékenységgel és a cirkadián ritmussal vannak összefüggésben (Turner et al, 2005; von Zitzewitz et al, 2011). Például a *HvCEN* és *HvLux1* gének befolyásolják a virágzás idejét, míg a cirkadián óra génje, a *PPD-H1*, a nappalhosszal összefüggő kimeneti géneket szabályozza (Campoli et al, 2012; Comadran et al, 2012).

A különböző árpa geneotípusok változatos hőtűrő képességet mutathatnak, így lehetőség van az irányított szelekció alkalmazására. A genetikailag diverz hátterű és hőtoleráns fajták feltérképezése kiemelt jelentőséggel bír a hőstresszhez való alkalmazkodás genetikai hátterének megismeréséhez és a terméshozam fenntartásához ill. növeléséhez a klímaváltozás kedvezőtlen hatásainak ellenére (Lelley 1963, Nagy 2017, Kaur et al. 2019).

2.1.2. A hőstressz-reakció fiziológiai háttere

A hőstressz hatására a növények számos alkalmazkodási mechanizmust aktiválnak, amelyek célja a sejtek és szövetek megóvása a hő okozta károsodástól (Awasthi et al. 2015), ennek során több fiziológiai folyamat is jelentősen megváltozik. A hő negatív hatást gyakorol a növények membránállapotára, a fehérjék konformációjára és a fotoszintetikus folyamatokra is (Szigeti 1998, Bernacchi et al. 2002, Suzuki et al. 2012). A megnövekedett hőmérséklet gátolja a biokémiai reakciókat, inaktiválja és denaturálja az enzimeket, illetve károsíthatja a fotoszintézishez szükséges membránokat is, ami a fotoszintézis határfokának csökkenésével járhat. A folyamat eredményezheti az elektrontranszport lassulását és a fotoszintézis reakcióközpontok instabilitását, ami csökkent fotoszintetikus teljesítményhez vezet (Nakamoto és Hiyama 1999, Hasanuzzaman et al. 2013, Deryng et al. 2016, Ruane et al. 2018). Emellett a fotoszintézis folyamatában bekövetkező károsodások csökkenthetik a szénfixáció hatékonyságát (Crafts-Brandner és Salvucci, 2000). Mivel a hő hatására csökken az egységnyi levélfelületre jutó CO₂-asszimiláció aránya, így csökken a sztóma aktivitás és az intercelluláris CO₂-diffúzió (Wollenweber et al. 2003, Pérez-López et al. 2015, Zhao és Running 2016). Bizonyos anyagcsere folyamatok (szénhidrát-, fehérje- és lipidmetabolizmus) befolyásolhatják a víz- és tápanyagfelvételt, ami tovább ronthatja a termés mennyiségét és minőségét (Sangtarash et al. 2017). A hőstressz hatására csökken a levél relatív víztartalma és a klorofill mennyisége, ami gyors sárgulást és korai érést indukál. (Hatfield és Prueger 2015, Balfagón et al. 2020). A hőstresszhez való alkalmazkodóképesség kialakításában fontos szerepet játszik a redox homeosztázis. A stresszhelyzetek hatására jelentkezik egyfajta oxidatív stressz, ami károsíthatja a növények sejtkomponenseit és sejtfunkcióit és a fotoszintetikus rendszereket (Ashraf és Harris 2013). A növények a hőstressz okozta abiotikus stresszhatásokra összetett intracelluláris jelzőrendszerükön keresztül reagálnak, amely magában foglalja a reaktív oxigén szabadgyökök (ROS) felhalmozódását és a peroxidáció folyamatát. (Mittler 2002, Mittler 2006, Mittler et al. 2012).

A hőstresszre adott fiziológiai válaszok közé tartozik a fotoszintetikus enzimek és a klorofill szintézis gátlása mellett a vízvesztés csökkentése és a védekezés aktiválása antioxidánsok (szuperoxid-dizmutáz, kataláz) segítségével (Zandalinas et al. 2018). Az antioxidáns védekezés jelentős szerepet játszik az árpa stresszre adott válaszreakcióiban is. Az antioxidáns rendszerek, mint például az aszkorbát, glutation

és különböző enzimek, segítenek csökkenteni az oxidatív stressz okozta károsodást és hozzájárulnak az árpa stressztoleranciájának növeléséhez (Gill és Tuteja 2010, Hossain et al. 2020).

Hőstressz jelentős hatással van az árpa növények fitohormonális rendszerére is. A fitohormonok kulcsfontosságú szerepet játszanak a növények hőstresszel szembeni reakcióinak szabályozásában és az alkalmazkodásukban (Janeczko et al. 2011, Wani et al. 2016). Az auxin, mint a növekedést és fejlődést szabályozó fitohormon, fontos szerepet játszik a hőstressz válaszreakciókban (Li et al. 2021a). Kutatások kimutatták, hogy a hőstressz hatására az auxin szintje változik a növényekben, és ez befolyásolja a gyökér- és lombszervek növekedését, valamint a stresszel szembeni reakciókat. Az etilén szintén fontos szerepet játszik az árpa hőstressz válaszreakcióiban. Az etilén szint növekedése megfigyelhető hőstressz hatására, és számos sejtes és molekuláris folyamatot szabályoz, amelyek segítik a növények alkalmazkodását a hőstressz körülményeihez (Khan et al. 2013, Poór et al. 2022). Az abszcizinsav (ABA) is jelentős szerepet játszik az árpa hőstressz válaszreakcióiban. Az ABA szint növekedése tapasztalható hőstressz hatására, ami befolyásolja a növények vízháztartását, sztómák nyitását és zárását, valamint a stresszel szembeni védekező mechanizmusokat (Wani et al. 2016). Emellett más fitohormonok, mint például a cisztein, jázmonsav és szalicilsav is fontosak lehetnek az árpa hőstressz válaszreakcióiban, bár ezzel kapcsolatban még kevés tudományos eredmény született.

A hőstressz hatására a sejtfa szerkezete és összetétele is megváltozhat. Ezek a módosulások hozzájárulnak a kalászosok sejtfaának erősödéséhez és a hőstressz okozta káros hatások csökkentéséhez. Az egyik stressz-alkalmazkodási mechanizmus a növény membránjának módosítása a lipidösszetétel és a zsírsav telítetlenség által. Az említett módosítások biztosítják a membrán fluiditását és stabilitását, ami elengedhetetlen a sejtek normális működéséhez és a hőstressz okozta káros hatások minimalizálásához (de Pinto et al. 2015). Emellett az energiaegyensúly fenntartása is fontos szerepet játszik a hőstressz kezelésében, mivel a hőstressz jelentős energiavesztést eredményezhet a növényekben (Wu et al. 2018).

Összességében az árpa hőstressz alkalmazkodása számos mechanizmust foglal magában, amelyek közé tartozik a lipidösszetétel és zsírsavak módosítása a membránokban, az energiaegyensúly fenntartása, a víztartalom szabályozása, a hormonális egyensúly fenntartása, az antioxidáns védelem növelése, és az ozmotikus

szabályozás által növelt ozmolit (például a prolin) szint (Szabados és Savoure 2010, Anjum et al. 2011). Ezek az alkalmazkodási mechanizmusok segíthetik az árpat a hőstressz okozta káros hatások minimalizálásában és túlélésében.

2.1.3. Hőstresszre adott molekuláris válaszok

A hőstresszre adott molekuláris válaszok közé tartozik a hőmérsékletérzékelő receptorok aktiválódása és a különböző hőstresszspecifikus gének kifejeződésének változása, ideértve a hősokk fehérjét (HSP) vagy a hősokk választ adó transzkripciós faktorokat (Rizhsky et al. 2002b, Kotak et al. 2007). Ez a folyamat a hőstressz-specifikus gének expresszióját eredményezi, amelyek hőmérséklet-érzékeny fehérjét és hőválasz géneket kódolnak. Ezek a gének az árpa hőstressztoleranciájának kialakításában és a stresszhelyzetekhez történő alkalmazkodásában játszanak szerepet (Wahid et al. 2007, Mittler et al. 2012, Pecio et al. 2019, Mahalingam et al. 2022). A HSP gének kifejeződése a hőstressz hatására bizonyos mértékig fokozódik, és a molekuláris szinten szabályozott védelmi mechanizmusok aktiválódása függvényében ezek a fehérjék védelmet nyújtanak a sejtek számára a hő okozta károsodások ellen (Shankar et al. 2014).

A chaperonok olyan fehérjék, amelyek részt vesznek a fehérjék helyes struktúrájának fenntartásában, valamint hozzájárulnak a hibásan összeállt vagy denaturált fehérjék helyreállításában is, így biztosítva a sejtek proteosztázisát és a fehérjék megfelelő működését. A hősokkfehérjék részei lehetnek a chaperon rendszernek, és bizonyos hősokkfehérjék, például a Hsp70 és a Hsp90, a chaperonok csoportjába tartoznak (Kotak et al. 2007). A hősokkfehérjék és chaperonok fontos szerepet játszanak a sejtek védelmében, különösen az abiotikus stressz körülmények között (Schöffl et al. 1998). A hősokkfehérjék és chaperonok képesek védeni más sejtelemeket, például enzimeket és membránokat, azáltal, hogy kölcsönhatásba lépnek velük vagy körülveszik őket. Ez segít megakadályozni azok károsodását vagy denaturációját és fenntartani a sejt homeosztázisát a hőstressz alatt (Boston et al. 1996, Schöffl et al. 1998, Chaudhary et al. 2019). A hősokkfehérjék a chaperonokkal együtt szabályozzák a hőtoleranciával és stresszválaszokkal kapcsolatos jelátviteli útvonalakat, illetve képesek befolyásolni más fehérjék szintézisét a sejtekben. Ezek a fehérjék részt vesznek a stresszre adott sejtválaszok után a helyreállítás folyamatában is a hőstressz utáni normál működés visszaállításában (Lang et al. 2021).

Az árpaiban számos hőstressz-specifikus gén és transzkripciós faktor azonosítható, amelyek kulcsfontosságú szerepet játszanak a hőstressz válaszreakciókban (Singh és

Grover 2008). Ezek a gének és faktorok felelősek a hőstressz-specifikus génexpresszióért, és szabályozzák a sejtek válaszát a magas hőmérsékleti körülményekre. Ezek a gének különböző szerepeket töltenek be a hőstressz válaszreakciókban, mint például a hővédő fehérjék szintézise, a reaktív oxigén szabadgyökök semlegesítési folyamatai és az oxidatív stressz csökkentése (Xue et al. 2004, Wang et al. 2004). A legjelentősebb hatású hőstressz-specifikus gének a *HVA1* (*Hordeum vulgare* Abscisic Acid-Induced Protein 1) és a *LEA* (Late Embryogenesis Abundant), amelyek kritikus szerepet játszanak a hőstressz által kiváltott oxidatív stressz elleni védelemben (GÜREL et al. 2016).

A hőstressz-specifikus transzkripciós faktorok szabályozzák számos gén expresszióját. Ezek a transzkripciós faktorok közvetlenül kötődnek a hőstressz-specifikus gének promóter régióihoz és aktiválják vagy gátolják a különböző géncsoportok működését, aminek összessége a hőstresszre adott válasz. A szakirodalomban számos ilyen transzkripciós faktort azonosítottak ezidáig. Megkülönböztetünk hőstressz specifikus transzkripciós faktorokat (HSF – Heat Shock Factor), abszizinsav jelátviteli utat szabályozó faktorokat (AREB1 – ABA-Responsive Element Binding Protein 1), illetve olyan fehérjék kódoló régiókat, amelyek különböző géneket aktiválnak vagy gátolnak (MYB – Myeloblastosis Transcription Factor) (Yosida et al. 2015). Azonosítottak már összetettebb hatással bíró faktorokat is, amelyek a dehidratációs választ szabályozó gének (DREB – Dehydration-responsive Element Binding Protein) promóter régióinak szabályozása révén nagy jelentőséggel bírnak mind a szárazságstressz, mind a hőstressz szempontjából. Továbbá, igazoltak olyan génműködést szabályzó mechanizmusokat is amelyek során több hőstressz- specifikus transzkripciós faktor lép interakcióba egymással (NTL3 – NAC-Like Transcription Factor 3), vagy olyanokat is, amelyek a növények közvetlen stressz- és immunválaszában vesznek részt (WRKY) (Rensink et al. 2005, Nuruzzaman et al. 2010, Lim et al. 2006, Sakuma et al. 2006, Jung et al. 2008, Wu et al. 2009, Bedon et al. 2010, Li et al. 2010, Liu et al. 2013, Thao et al. 2013, Zhao et al. 2017, Kumar et al. 2020, Meraj et al. 2020, Zhang et al. 2020, Cheng et al. 2021, Pan et al. 2022, Yang et al. 2022, Qin et al. 2022, Zenda et al. 2022). Ezek a gének közvetlenül vagy közvetve irányítják a hőstressz hatására aktiválódó szabályozó utakat a növényekben. Az expressziójuk növekedése vagy csökkenése révén számos transzkripciós faktorial és génnel kölcsönhatásba lépnek, ami a hőstressz válasz genetikai hálózatának kialakításához és szabályozásához

vezet. Ez a genetikai hálózat és az epigenetikai hatások valamint a környezeti tényezők hozzájárulnak a növények hőstresszhez való alkalmazkodásához és a hőstressz hatására fellépő molekuláris szintű változásokhoz (Shinozaki et al. 2003; Guo et al. 2016, Xu et al. 2022).

Az epigenetikus változások (metiláció, hiszton módosítások, mikro-RNS-ek) kulcsfontosságú szerepet játszanak a stresszre adott válaszreakciók kialakításában (Xu et al. 2022). Az epigenetikus változások a gének expresszióját és a kromatin szerkezetét befolyásolják. Az epigenetikai módosítások hozzájárulhatnak a hőstresszspecifikus gének aktiválásához vagy gátlásához, ezáltal befolyásolhatják a hőstresszre adott válaszok eredményességét és hatékonyságát (Saraswat et al. 2017).

2.2. Hődzés és a hőstressz túrés

A növények képesek gyorsan alkalmazkodni a változó körülményekhez és tovább erősíteni védekezésüket a stressz fokozódása esetén, ugyanakkor ismételt stressz jelentkezésekor fontos, hogy erősebb vagy gyorsabb választ tudjanak adni (Crisp et al. 2016). A "priming" egy olyan stratégia, amely előzetes expozícióval készíti fel a növényeket egy adott környezeti tényezőre, lehetővé téve számukra, hogy későbbi biotikus vagy abiotikus stresszhelyzetekre hatékonyabban reagáljanak. WANG és munkatársai (2017) szerint ez a "stresszmemória" az aktuális generációban, sőt az utódokban is fennmaradhat. A „priming” hatásával kapcsolatos kutatásaik alapján az abiotikus stressz két jelentős formájára, a szárazságra, valamint a magas és alacsony hőmérsékletre fókuszáltak. Például őszi búza esetében az előzetes szárazságstressz által kiváltott kereszt-tolerancia a szülőnövények és az utódnövények között hozzájárul a hőstressz elleni fokozott ellenállóképességhez. Az antioxidáns kapacitás erősödése, a hatékony jelészlelés és - továbbítás, a fehérjeszerkezetek jobb fenntartása, a szacharóz szintézis fokozása és a hősokkfehérjék felhalmozódása mind hozzájárulnak a termotolerancia javulásához az utódgenerációkban.

Az árpa esetében a priming pontos hatása és működése még nem ismert, de ígéretes stratégia lehet a növények számára az abiotikus stresszhelyzetekkel való hatékonyabb megbirkózásra, különösen a globális klímaváltozás által előidézett jövőbeli kihívásokra való felkészülés szempontjából. A priming hatásának kihasználása lehetőséget teremthet a terméspotenciál fenntartására az olyan változó környezeti feltételek között, amelyek gyakran járnak extrém hőmérsékletekkel és más stresszhatásokkal (Balla et al. 2021). Mindemellett az epigenetikai mechanizmusok is hozzájárulnak az ismétlődő környezeti sokkhatások nagyobb

eséllyel való átvészeléséhez (Bruce et al. 2007, Haider et al. 2021). Figyelembe véve a természet sokféle stressztényezőjét, viszonylag kevés példa van ilyen típusú adaptálódási készségekre, és nincs információ a készség megőrzésének időtartamáról. A stresszt követő regenerálódás megértése új betekintést nyújthat abba, hogy mikor, hogyan és miért jön létre és szabályozódik a rövid ideig tartó hősokek „memória” (Kambona et al. 2023). A regenerálódás során az RNS anyagcserének, a poszttranszkripciós géncsendesítésnek és a DNS metilációnak is kulcsszerepe van a transzkriptom helyreállításában, valamint a „memória” megváltoztatásában (Begcy és Dresselhaus 2018, Nadeem et al. 2018).

Ez az új terület egyre inkább feltárhatóvá válik a genomika, a fenomika és a nagyáteresztő képességű szekvenáló módszerek (RNS, DNS) fejlődésével, melyek lehetővé teszik az idősoros hőstressz kísérletek során a térképezési populációk vagy sokfajtás gyűjtemények korábban nem kivitelezhető profilozását (Mikołajczak et al. 2022, Rajendran et al. 2022).

2.3. Molekuláris genetikai, genomikai módszerek alkalmazási lehetőségei a hőstressz túrés kutatásában

2.3.1. Populáció szintű vizsgálatok

A genom alapú asszociációs térképezés (GWAS) lehetővé teszi olyan genomi variánsok azonosítását, amelyek statisztikailag összefüggésbe hozhatók adott vizsgált paraméterekkel, tulajdonságokkal. Az elemzések során a bayesi-modell alapú (Bayesian-model) csoportosítási módszert alkalmazzák az altípusok számának meghatározására egy kevert lineáris modell (Mixed Linear Model-MLM, Compressed Mixed Linear Model-CMLM) mellett, és ehhez társítják az allélgyakoriságokat (Lloyd-Jones et al. 2019; Uffelman et al. 2021, Horváth et al. 2023). A populáció szintű elemzés segítségével megvizsgálható a fajta genetikai struktúrája, és kiszűrhetők azok az informatív nukleotid-polimorfizmusok (SNP-k), amelyek genetikai változatosságot mutatnak a genotípusok között, emellett az eloszlási gyakoriságuk összefüggést mutat a tanulmányozott fenotípusos bélyegekkel (Giambartolomei et al. 2014). A populáció struktúra-elemzések nemcsak a genetikai sokféleséget jellemezhetik, hanem a módszer lényege az is, hogy összekapcsoljuk az SNP markereket az általuk kiváltott biológiai hatással (Haseneyer et al, 2010, Capochichi et al. 2023). A teljes genomot lefedő markerrendszerek megjelenése, a kellően diverz populációk alkalmazása és a vizsgált tulajdonságok normál eloszlása a térképezési populáción belül, lehetővé teszi az asszociációs elemzések elvégzését az

árpa mezőgazdaságilag fontos tulajdonságaihoz kapcsolódóan is. Az elért eredmények közvetlenül hasznosíthatók a nemesítés számára a marker alapú szelekcióban. A vizsgálatok segíthetik a szülők kiválasztását a jövőbeli keresztezésekhez olyan allélkombinációk létrehozásához, amelyek egymást kiegészítik, és kedvezőbb fenotípust határoznak meg, így elkerülve a drága és/vagy időigényes fenotipizálási folyamatot (Ghomi et al. 2021).

2.3.2. Génexpressziós vizsgálatok

A növények stressztűrő képessége összetett tulajdonság és ennek molekuláris háttere még nem teljesen feltárt az árpában. Az elmúlt évtized során az RNS-szekvenálás (RNA-seq) vált uralkodóvá, mint erőteljes analitikai eszköz a transzkripciós változások egyed szintű követésére, amely lehetővé teszi az összetett génstruktúrák, génexpressziós mintázatok tanulmányozását (Wang et al. 2009). Az új generációs szekvenálási technológiák (NGS) elterjedése a növénykutatásban ahhoz vezetett, hogy hatalmas mennyiségű RNS-szekvenálási adat gyűlt össze különböző növényfajokban (Langmead és Nellore 2018). Az egyes gének expressziós változásai különböző szövetekben és eltérő kísérleti körülmények között nagy adatbázisokban elérhetőek, de az árpa transzkripciós válaszai (gének és transzkriptom hálózat) több növekedési stádiumban és hőstressz körülmények között még a referencia genomként használt Morex árpafajtában sem határozták meg (Rapazote-Flores et al. 2019).

HÜBNER és munkatársai (2015) 35 árpafajtát vizsgált a szárazságstresszel szembeni ellenállóságuk alapján. A fajtakörbe beválogattak bizonyítottan stressztűrő és érzékeny fajtákat is. Az RNS-szekvenálási eredmények alapján megállapították, hogy 14 gén expressziós profilja különbözött jelentős mértékben a stressz kezelés hatására, viszont ezekből csak 12 gén volt összefüggésbe hozható a szárazság stresszre adott válaszreakció mértékével.

Spanyol kutatók két árpafajtát (spanyol tájfajta és egy modern, német fajta) hasonlítottak össze a transzkriptom expresszió alapján (Cantalapiedra et al. 2017). Felnőtt egyedfejlődési stádiumban lévő növények génexpresszióját figyelték meg szimpla szárazságstressz és kombinált (szárazság stressz+hőstressz) körülmények között. Főleg a kombinált kezelés esetében tapasztaltak jelentős expressziós változásokat, tehát a hőstressz felerősítette a molekuláris választ. A kísérlet során azonosítottak 11 olyan transzkripciós faktort azonosítottak, amelyeknek az expressziója szignifikánsan változott mind a két fajtában. Ezek közül a CCA1/LHY transzkripciós faktort már korábban is leírták több növényfaj esetén, hogy a

mérsékelt hő- és szárazságstressz hatására jelentős expressziót mutat és szabályozza a tiamin bioszintézist. A tiamin bioszintézise pedig hatással van a cirkadián órára. A cirkadián szabályozási útvonal pedig olyan enzimek aktivitását szabályozza, amik növelhetik az oxidatív stresszel szemben mutatott tolerancia mértékét, tehát bizonyítottan kardinális szerepet játszhatnak a hő- és szárazságstressz hatására fellépő génregulációs folyamatokban (Wang et al. 2016).

A modern genetikai és genomikai eszközök, melyeket a szántóföldi és klímakamrás kísérletek során is alkalmaznak, egyre részletesebb információkat nyújtanak az árpa fejlődése és környezete közötti kapcsolatáról. Ezek a kutatások lehetővé teszik a nagy hatású molekuláris markerek azonosítását és jövőbeni alkalmazását a modern nemesítési programokban.

2.4. Árpa hőstressz-tolerancia javítása nemesítési és agronómiai megközelítésekkel

A hőstressz-tolerancia javítására két fő megközelítés létezik: nemesítési és agronómiai. A nemesítési stratégiák közé tartozik a hőstressz-toleráns fajták kiválasztása és nemesítése. A molekuláris markerekkel és genomikai eszközökkel hatékonyan lehet azonosítani a hőstressz-toleranciában szerepet játszó géneket, ezáltal lehetőséget teremtve a hatékony szelekcióra (Sallam et al. 2018). A hőstresszre adott válaszban fajtától függően szignifikáns eltérések tapasztalhatók, ezért a megfelelő fajták kiválasztása és genetikai erőforrások kiaknázása kulcsfontosságú a hőstressz tűrésre történő szelekció során (Pradhan et al. 2012; Müller et al. 2004, Balla et al. 2019). A genetikai diverzitás és a fajtaválasztás kiemelkedő szerepet játszanak a hőstressztoleráns fajták nemesítésében is.

Az optimális agrotechnikai gyakorlat számos lehetőséget kínál a hőstressz káros hatásának csökkentésére. Például az optimális vetési időpont és az öntözés hatékonyan enyhíthetik a hőstresszt (Kiss et al. 2019). Az optimális időzítésű öntözés, különösen a kritikus fejlődési szakaszokban, segíthet a növények vízháztartásának fenntartásában és a hőstressz negatív hatásainak minimalizálásában (Pratap et al. 2022). Az öntözés és a talajnedvesítés kulcsfontosságú tényezők, amelyek csökkenthetik a növények hőterhelését és támogathatják a stresszes körülmények közötti túlélést.

Az új eszközök, mint a drónok, pontosabb légnyomásmérők, talajszenzorok és a precíziós gazdálkodásban nagy segítséget nyújtó okos rendszerek, elősegítik az

időjárási szélsőségek prognosztizálását, ideértve a hőstresszt is. Ezek a technológiai újdonságok segíthetik a gazdákat a megfelelő intézkedésekkel időben felkészülni a stresszhelyzetek kezelésére.

Összességében a hőstressz nagy kihívások elé állítja a mezőgazdasági szektort, és erősen befolyásolja a termés mennyiségét és minőségét. A folyamatos kutatás és innováció elengedhetetlen a hőstressz hatásainak mélyebb megértéséhez és az alkalmazkodóképesség növeléséhez, különösen a globális éghajlatváltozás tükrében (Mwadingeni et al. 2016). A jövőben a kombinált molekuláris nemesítési és modern agrotechnikai megközelítések alkalmazása lehet a hatékony válasz a változó környezeti kihívásokra, biztosítva ezzel a fenntartható mezőgazdaság fejlődését és a stabil terméshozamot a gazdák számára.

2.5. A kutatási téma előzményei az ATK Mezőgazdasági Intézetében

A tartósan magas hőmérsékleti viszonyokkal szemben mutatott alkalmazkodóképesség nagymértékben függ a növény adott fenofázisától, illetve a hőstressz intenzitásától és attól, hogy rövid vagy tartós stressz éri-e a növényt (Balla et al. 2012a, Balla et al. 2021). Jelenlegi kutatási eredmények arra engednek következtetni, hogy az első szárcsomó megjelenésekor, tehát a szárba indulást jelentő kezdeti stádiumban vagy később a szemtelítődéskor bekövetkező 30-35 °C-ot elérő hőstressz jelentős mértékben kihat a termés minőségére és mennyiségére (Balla et al. 2019).

BALLA és munkatársai 174 dihaploid búza törzsön végeztek 15 napos hőstressz kezelést kontrollált klímakamrában. A kísérlet során a vizsgált populáció nagy fenotípusos varianciát mutatott. A legérzékenyebb törzsnél körülbelül 80,5 %-os terméseszkökenést váltott ki a tartósan magas hőmérsékleti kezelés. A hőstresszt tűró törzsnél esetében pedig mindössze 5,8%-os termésveszteséget figyeltek meg (Balla et al. 2012b).

Az ATK kutatói emelt légköri szén-dioxid (CO₂) szinten hőstressz kísérleteket végeztek marionvásári búzafajtákkal is. Kísérleti eredményeik alapján magasabb CO₂ szinten a fajták a szemtelítődési fázisban jobb hőstressz toleranciával rendelkeztek a kontrollhoz viszonyítva (Veisz et al. 2007). A növények stressz kezelése 12 nappal a kalászosítás után indult és 15 napig tartott 35 °C-on. A vonalak túlélési aránya kapcsolatba hozható a fajtaival és az emelt CO₂ kiegészítő kezeléssel is. A tartósan magas hőmérsékleten a túlélés normál körülmények között a jobb

hőtűrő képességgel rendelkező fajták körében 80% volt. Ez az érték érzékenyebb fajtáknál mindössze 15-38 % között változott a fajták függvényében. Az emelt CO₂ szint mellett hőstressz kezelt ugyanezen fajták körében a túlélési ráta javult. Az átlagosnál ellenállóbb fajták 80-90%-os túlélési arányt értek el a stressz körülmények között, az érzékenyebb genotípusok túlélése 40-50%-os volt a vizsgált búzafajták esetében (Veisz et al. 2007).

Megállapítható, hogy az ATK kutatói korábban több tűréssel kapcsolatos kísérletet végeztek, azonban az árpa hőstressz-toleranciájának vizsgálata még számos lehetőséget rejt magában, mivel ez utóbbi faj abiotikus stresszfaktorokkal szembeni ellenállóképessége még csak részben tisztázott.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

A disszertációban a GINOP-2.3.2-15-2016-00029 pályázat árpa kísérleteinek genotípusait vizsgáltam magas hőmérséklettel szembeni ellenállóképességük szempontjából produkcióbiológiai, fiziológiai és molekuláris genetikai vizsgálati módszerekkel.

3.1. Növényanyag

Vizsgálatainkba az eltérő földrajzi származású, 190 árpafajtából álló BARGEN asszociációs térképezési populációt vontuk be, aminek produkcióbiológiai paramétereit, termőképességét több éves szántóföldi kísérletekben értékeltük. A BARGEN panel kialakítása egy nemzetközi együttműködésben kivitelezett szántóföldi fagyállósági kísérletsorozat 1000 genotípusából történt (Muñoz-Amatriaín et al. 2020). A szántóföldi fenotípusos eredmények alapján a BARGEN panel 190 fajtájából kiválasztottunk 28 genotípust a további, kontrollált körülmények között kivitelezett hőstressz kísérletek céljaira. A kiválasztás alapja a dolgozat anyagát nem képező esősátor kísérletben mutatott szárazság stressz tolerancia volt (nem publikált adatok). A kiválasztásnál a kalásztípust is figyelembe vettük, a 28 fajta fele kétsoros, másik fele hatsoros árpa volt (1. táblázat).

1. táblázat. Kontrollált hőstressz kísérletbe vont 28 árpafajta (Martonvásár, 2018-2019). A pirossal kijelölt fajtákat vontunk ismétlő fitotroni kísérlet alá.

Kétsoros árpafajták	Hatsoros árpafajták
Calcutta	Aldebaran
Canberra	Bereke 54
Cinnamon	Balda
Coriolis	Carola
Dolphin	Dahlia
Faraday	Elan
Finesse	Full Pint
Lambada	Ketos
Mascara	Lorena
Parasol	Gerlach
Sombrero	Robur
Spinner	Lonni
Sprite	Maja
Surtees	Mavlonno

3.2. Fenotípusos vizsgálatok

3.2.1. Szántóföldi kísérletek

A szántóföldi kísérleteket négy egymást követő évben (2019–2022) állítottuk be ugyanazon a helyszínen, Martonvásáron (szélesség: 47° 21' N, hosszúság: 18° 49' E, tengerszint feletti magasság: 150 m), melynek talajtípusa erdőmaradványos csernozjom (Árendás et al. 2004). Minden évben azonos kísérleti elrendezést alkalmazva, a vetésre október közepén került sor. A 190 árpa genotípust ismétlés nélkül vetettük ki. Két fajta szolgált kontrollként - a kísérleti területen a növények homogenitás ellenőrzése szempontjából-, a korai virágzású Kompolti korai és a középkésői Dicktoo, amelyeket 7 – 7 ismétlésben, a táblában egyenletes elhelyezésben vettünk el. Az 5 sorból álló, egy – egy genotípust tartalmazó parcellák alapterülete 1 m × 2 m volt. A kísérlet a sztenderd agronómiai kezelést kapta; a talajelőkészítés, műtrágyázás mind a négy évben megegyezett, a betegségek és kórokozók elleni növényvédelmi kezelések, valamint a gyomirtás igény szerint történtek.

Vetés előtt őszi alaptrágyázás (20% N, 20% P₂O₅, 0% K) és pétisóval (27% N, 7% CaO, 5% MgO; Genezis Trans Kft, Pétfürdő, Magyarország) fejtrágyázás történt. A hagyományos növényvédelemhez elsősorban Granstar Super50 SX (500 g/kg tribenuron-metil; FMC-Agro Hungary Kft., Budapest, Magyarország) kétszikű gyomirtószert permeteztek a magról kelő és évelő kétszikű gyomnövények ellen. Starane Forte 333 EC (333 g/L fluroxipir (480 g/L fluroxipir-meptil); Corteva Agriscience, Jonhston, Iowa, USA) kétszikű gyomirtó szerrel permeteztek. Másrészt, Lontrel 600 (600 g/L klopritalid (48,5 m/m %); Corteva Agriscience, Jonhston, Iowa, USA) posztemergens gyomirtót is alkalmaztak. Sumi Alfa 5 EC (50 g/L eszfenvalerát; Nufarm Hungária Kft., Budapest, Magyarország) széles hatásspektrumú rovarölő repellens permetszerrel permeteztek.

A tenyészidőszak során felvételeztük a kalászolási időt (ZD49 stádium) és a növénymagasságot (talajszinttől a kalász aljáig). A Zadoks skála szerinti Z31, Z49 és Z59-es fázisokat az egy-egy adott év vegetációs időszak kezdetétől végéig vizsgáltuk az adott egyedfejlődési szakasz eléréséig szükséges idő, napokban kifejezett értékei alapján határoztuk meg, amelyeket minden genotípus esetében (190) módosítottuk a növények vernalizációs igényeinek átlagával és a nappalhossz értékekkel (effektív hőösszeg) egy szakirodalomban leírt módszer alapján (Bogard et al. 2015). Az effektív hőösszeg ($SPTV = TT \times FV \times FP$, ahol TT: a napi összegyűjtött hőmennyiség; FV: a vernalizációs faktor; FP: a nappalhossz faktor) a

vernalizációs igény telítődése után a napi átlag hőmérsékletek nappalhosszával korrigált értékeinek összege, ami a növény által egy adott egyedfejlődési stádiumig összegyűjtött hőmennyiség.

A növények teljes érettségénél minden parcellából 2 darab 25 cm-es szakaszt ollóval arattunk ki, amin mértük a különböző terméskomponenseket. A főkalász paramétereit 6 – 6 a mintára jellemző és hasonló méretű kalászon határoztuk meg. Ezek a főkalász hossza, kalászka száma, szemszáma és szemsúlya voltak. A maradék többi kalászt egybecsépeztük, megszámlolva és mérve a mellékkalász szemszámot és súlyt. A fő- és mellékkalászok megfelelő összevont adatai adták az összes szemszámot és összes szemsúlyt. Ez utóbbi a hat főkalász adataival kiegészítve jelentette egyben a 25 cm-en learatott szemtermés mennyiségét.

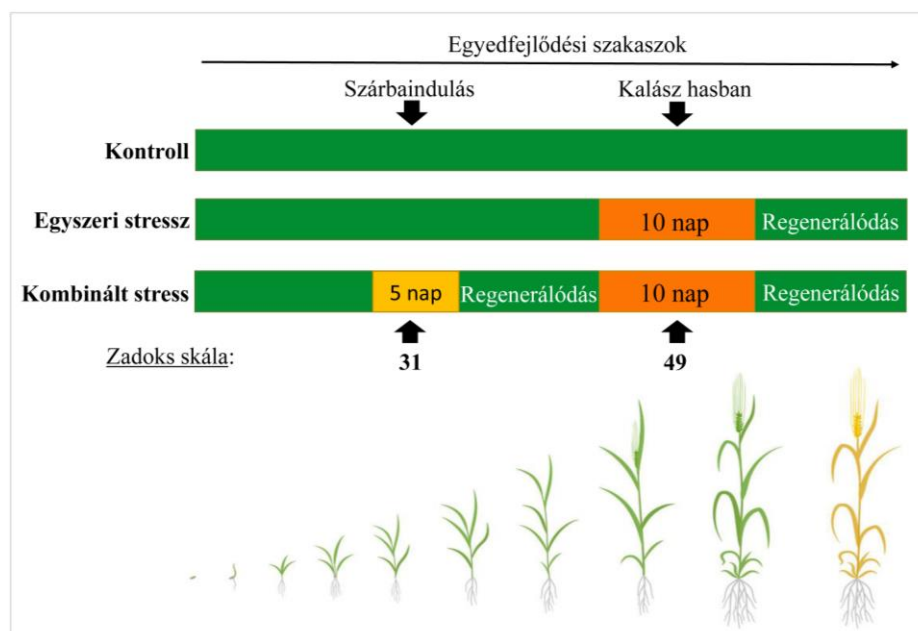
A szántóföldi kísérlet négy évére a napi szintű meteorológiai adatok is rendelkezésünkre álltak (hőmérséklet, csapadék), az ATK területén elhelyezett meteorológia gyűjtőállomás révén.

3.2.2. Hőstressztűrési kísérletek

A kísérlet három kezelésből állt: kontroll (K), egyszeri hőstressz (ZD49) és kombinált hőstressz (ZD31+49). Minden kezeléshez a növényeket Jiffy tápkockákban csíráztattuk, majd 60 napos vernalizációt kaptak 4°C-on, alacsony fényintenzitású, rövid nappalhosszon. Ezt követően a növényeket egy 1,5 kg földmennyiség befogadására méretezett pálmacerépbe ültettük ki egyenként, fajtánként összesen 21 cserép képezte a kísérlet növényanyagát. A cserepeket kontrollált körülmények közé helyeztük, az intézet Fitotronjában, PGV-36 típusú növénynevelő kamrákba. Ezekben a kamrákban a nevelőkörnyezet végig konstans volt. A növények 18 °C-on, 16 órás nappalhosszon növekedtek, fémhalogén izzókkal biztosított, 240 mol·m⁻²·s⁻¹ fényintenzitás mellett (M2.).

A stresszkezelés minden esetben G-30 szekrényben történt, mind az egyszeri, mind a kombinált kezelés esetén. A stresszkamrában a nappalhossz, a fény minősége és mennyisége megegyezett a kontroll kezelésével, a hőmérséklet profil azonban speciális volt. A világítás kezdetével az éjszakai 20 °C-os szintről fokozatosan emelkedett a hőstressz szintjéig, ami a megvilágítási periódusban 8 órán keresztül tartott, majd ezt követően fokozatosan visszaesett az éjszakai 20 °C-ra (M3-M4.). Fajtánként és kezelésként 7 növény, egyedi cserépben jelentette az ismétlést. A növények naponta kaptak öntözést, valamint hetente kétszer tápoldatot (Volldünger Solution, vízzel hígítva). A hőstressz kezelés alatt különös gondot

fordítottunk a növények gyakoribb öntözésére, hogy elkerüljük a szárazság stressz kialakulását.



4. ábra. A kísérleti-terv és a kezelések sematikus ábrázolása. Az ábra azt jelöli, hogy a növények szárbaindulás fejlődési stádiumban (Zadoks 31) 5 napig tartó stressz kezelés alá kerültek. A kalász hasban állapotban pedig 10 napig tartott a stressz kezelés.

A stresszkezeléseket minden fajta esetében az adott fejlődési stádium elérésekor indítottuk. Az egyszeri hőstressznél alkalmazott hőmérséklet 35 °C volt, amit a növények kalász hasban stádiumban kaptak 10 napon keresztül (2. táblázat). A kombinált hőstressz esetében az első kezelést a bokrosodás végén/szárbaindulás elején (Zadoks-31) és a második kezelést a fajtára jellemző kalász hasban állapotban kapták (Zadoks-49, Tottman és Makepeace 1979). A kombinált stresszkezelésnél a ZD31-es stádiumban 30 °C-ot alkalmaztunk 5 napig (2. táblázat), majd a ZD49-ben 35 °C-ot 10 napig (Balla et al. 2019, Balla et al. 2021). A stressz befejezése után a növényeket visszahelyeztük a kontroll kamrába, regenerálódásra illetve a teljes érésig.

2. táblázat. A kontroll, első szárcsomó megjelenéskor és a kalász hasban állapotban végzett stresszkezelések során alkalmazott hőmérsékleti értékek.

Kontroll			Hőstressz kezelések	
Nappal/éjjel	Első szárcsomó megjelenése (ZD31)	Kalász hasban állapot (ZD49)	Első szárcsomó megjelenése (ZD31)	Kalász hasban állapot (ZD49)
	18 °C	18 °C	30/20 °C	35/20 °C

Minden fajtából 3 egészséges és közel egyforma fejlettségű növényt választottunk ki, amelyeken rendszeresen felvételeztük a genotípusok magasságát, teljesen kiterült levelek számát, oldalhajtások számát (5 naponta) és két egyedfejlődési fázist, amelyek a Zadoks-skálán a következők voltak: ZD31 (az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél), ZD49 (a kalász a zászlóslevél hüvelyének felső részében helyezkedik el), TOTTMAN és MAKEPEACE (1979) alapján.

A teljes érettségi állapot elérést követően learattuk a növényeket. A terméskomponensek mérése során a következő tulajdonságokat határoztuk meg: növénymagasság, utolsó szártag hosszúság, főkalász hosszúság, főkalász tömege, főkalász kalászkaszáma, főkalász szemszáma és szemtömege, mellékkalászok száma, mellékkalászok tömege, mellékkalászok szemszáma és szemtömege, valamint a föld feletti érett növényi biomassa.

A 28 fajta kísérlet eredményeire alapozva kiválasztottunk hat árpafajtát (ezeket az 1. táblázatban pirossal kiemeltük), amelyekkel megismételtük a hőstressz kísérletet teljesen azonos kísérleti elrendezést alkalmazva, egy kivétellel. Ebben a kísérletben csak a kontroll és a kalász hasban adott egyszeri hőstressz kezeléseket alkalmaztuk. Itt a hangsúly a genomikai vizsgálatokon volt. A növények zászlósleveleiből mintákat gyűjtöttünk a kezelés elején és a kezelés 7. napján. Ezekből a levélmintákból a későbbiekben RNS-t izoláltunk szekvenálási célra. A mintavételezés mindig azonos időben történt, a megvilágítási periódus közepén. Fajtánként és mintavételenként 9 növényről gyűjtöttünk be levélmintákat, az egy-egy biológiai ismétlést 3 növény leveleiből alakítottuk ki.

3.3. Genom szintű vizsgálatok

3.3.1. Genetikai vizsgálatok

A BARGEN minden fajtájának leveléből QIAGEN izoláló kittel DNS-t izoláltunk (DNeasy® Plant Mini Kit, Qiagen GmbH, Hilden, Germany). A DNS-minták 45K Infinium elemzését a TraitGenetics GmbH (Gatersleben, Németország) végezte (<https://www.traitgenetics.com>). A fajták genetikai diverzitás vizsgálatához a BARGEN LD marker adatbázisa összesen 30006 db SNP markerből állt.

3.3.2. Génexpressziós vizsgálatok

A teljes RNS-t a Qiagen RNeasy plant mini kittel (Qiagen GmbH, Hilden, Germany) izoláltuk. A Trizol extrakciót követően, a QIAcube berendezésben (Qiagen Ltd.,

Germany) történt az automatizált RNS izolálás, a gyárilag beépített programot kiegészítve egy DNáz kezeléssel.

A „short-readek” referencia genomra illesztése a Joint Genome Institute (JGI) Phytozome 13 (The Plant Genomics Resource- Növény Genomikai Adatbázis) *Hordeum vulgare* r1 alapján történt. A Morex v1.0 referencia genom alapján végeztük az árpa gének annotálását. A referencia genomot alkotó 'Morex' tavaszi árpafajta 5 Gbp genommal rendelkezik (Schulte et al. 2009).

A fajták közötti génexpressziós mintázatok átfedéseit funkcionális genomikai módszerekkel határoztuk meg (<https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/Venn/>).

A nukleinsav mintákat minőségvizsgálataa az Agilent 4200 TapeStation (Agilent Technologies Pte Ltd, Singapore) rendszerrel lett elvégezve. Ezt követően a GO, a fold change érték, a Baggerly's teszt, az FDR (False Discovery Rate) p-érték korrekció alapján való szűréseket alkalmaztunk (Baggerly et al. 2003, Huang et al. 2015). A minőségellenőrzési és génontológiai annotációt követően a fennmaradó 39365 SNP markert használtuk fel az elemzések során. A leírt statisztikai eredményeket és a változó értékeket is figyelembe véve kialakítottunk egy legnagyobb szignifikancia és változó értékekkel rendelkező 20-20 fel- és leszabályozott (up- and down-regulated) génből álló listát.

A 20-20 gén, azaz összesen 40 gént mind a 6 fajtánál meghatároztuk ($6 \times 40 = 240$ gén), és Venn-diagramm segítségével ábrázoltuk, hogy mely fajták esetében jelent meg ugyanaz a gén a halmazok közös metszeteiben.

3.4. Statisztikai és adatelemzési módszerek

Több program csomag segítette az eredmények kiértékelését. Az adatok feldolgozása és elemzése a Microsoft Excel (2016) adatelemzés bővítménnyel és az R szoftver 4.2.1 verziójával történt (R Core Team 2021). Az Excelben az alapstatisztikákat és alap grafikus ábrázolásokat végeztük el; így az egy- és több- tényezős variancia analíziseket (ANOVA), leíró statisztikát, valamint az osztott oszlop diagrammokat készítettük el ezzel a programmal. Teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzéseket a GAPIT (Genome Association and Prediction Integrated Tool) csomag segítségével végeztük el (Wang és Zhang 2021). Az RStudio szoftverből számos programcsomagot alkalmaztunk. A terméskomponens paraméterek elemzésekor a *tidyverse* csomagot használtuk az általános, leíró statisztika (átlag, szórás, standard hiba) elkészítésére (Wickham et al. 2019). A *heatmaply* és a *dendextend* csomagokkal készültek hő térképek/ hierarchia klaszter analízisek a kezelések

kontroll százalék értékei alapján, hogy összehasonlítható legyen a kezelések hatása az összes fajta esetében a kontrollhoz viszonyítva (Galili 2015, Galili et al. 2017). Az UPGMA statisztikai módszert alkalmaztuk, az ágrajzok elkészítéséhez (Sokal és Michener, 1958, Olgun et al. 2015). A *qgraph* csomag segítségével a nagy adathalmazban lévő változók közötti összetett kapcsolatokat vizualizáltuk a Pearson-féle korrelációs statisztikával elkészített elemzéseinkhez (Epskamp et al. 2012). A *netgwas* marker-tulajdonság kapcsolati hálózat segítségével pedig az előzetes asszociációs és regressziós elemzéseket tudtuk szemléltetni (Behrouzi et al. 2023). A *ggplot2*, *factoextra* és *FactoMineR* csomagok segítségével készültek el az additív hatás és többszörös kölcsönhatás (AMMI) analízisek (Wickham et al. 2016, Lê et al. 2008, Kassambara et al. 2020). A *ggplot2* (Wickham et al. 2016) programcsomaggal végeztük a grafikus ábrázolásokat. Az oszlopdíagramokat, hőtérképeket, doboz ábrákat a *ggplot2* programcsomaggal készítettük.

A stressz tolerancia index és a termés stabilitási index számítások az iPASTIC weboldalon (<https://manzik.com/ipastic>) elérhető online programmal történtek (Pour-Aboughadareh et al. 2019). A hőstressz-tolerancia index (STI- Stress Tolerance Index) képletbe helyettesítéséhez a kontroll és a kezelt szemtermés értékek megadására volt szükség (Fernandez et al. 1992). A 28 fajta termés adatai alapján a program egy rangsorba rendező listát készített a termés stabilitási index (YSI – Yield Stability Index) alapján, ahol az első helyen a hőstresszel szemben legstabilabb genotípust az 1. helyre sorolta be, a legkisebb stabilitási indexszel rendelkező fajtát pedig a 28. helyre sorolta (Bousslama és Schapaugh, 1984).

4. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

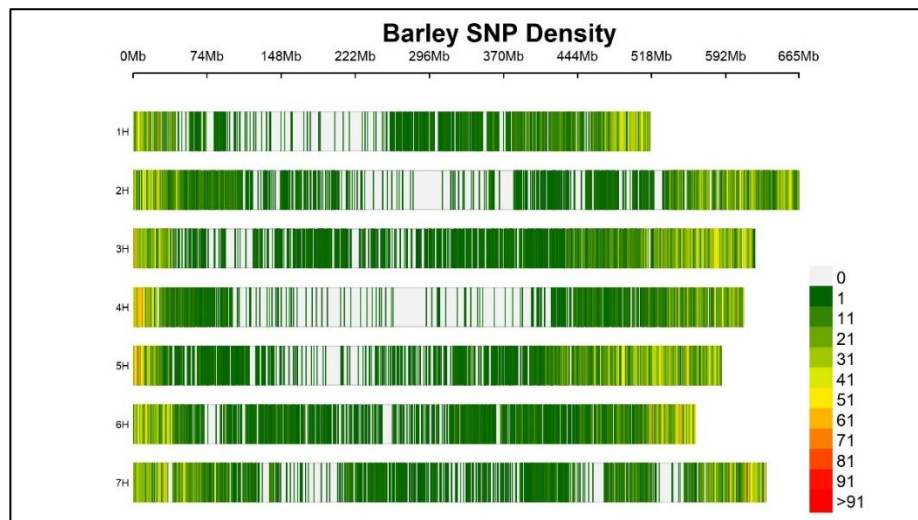
4.1 A 190 árpafajtából álló asszociációs panelen végzett kísérletek

A 16 génbankból érkezett, 190 árpa genotípust tartalmazó széles földrajzi diverzitást képviselő asszociációs panelt (BARGEN) használtuk fel a több éves szántóföldi teljesítményvizsgálatokhoz.

4.1.1 Az árpa panel genetikai diverzitása

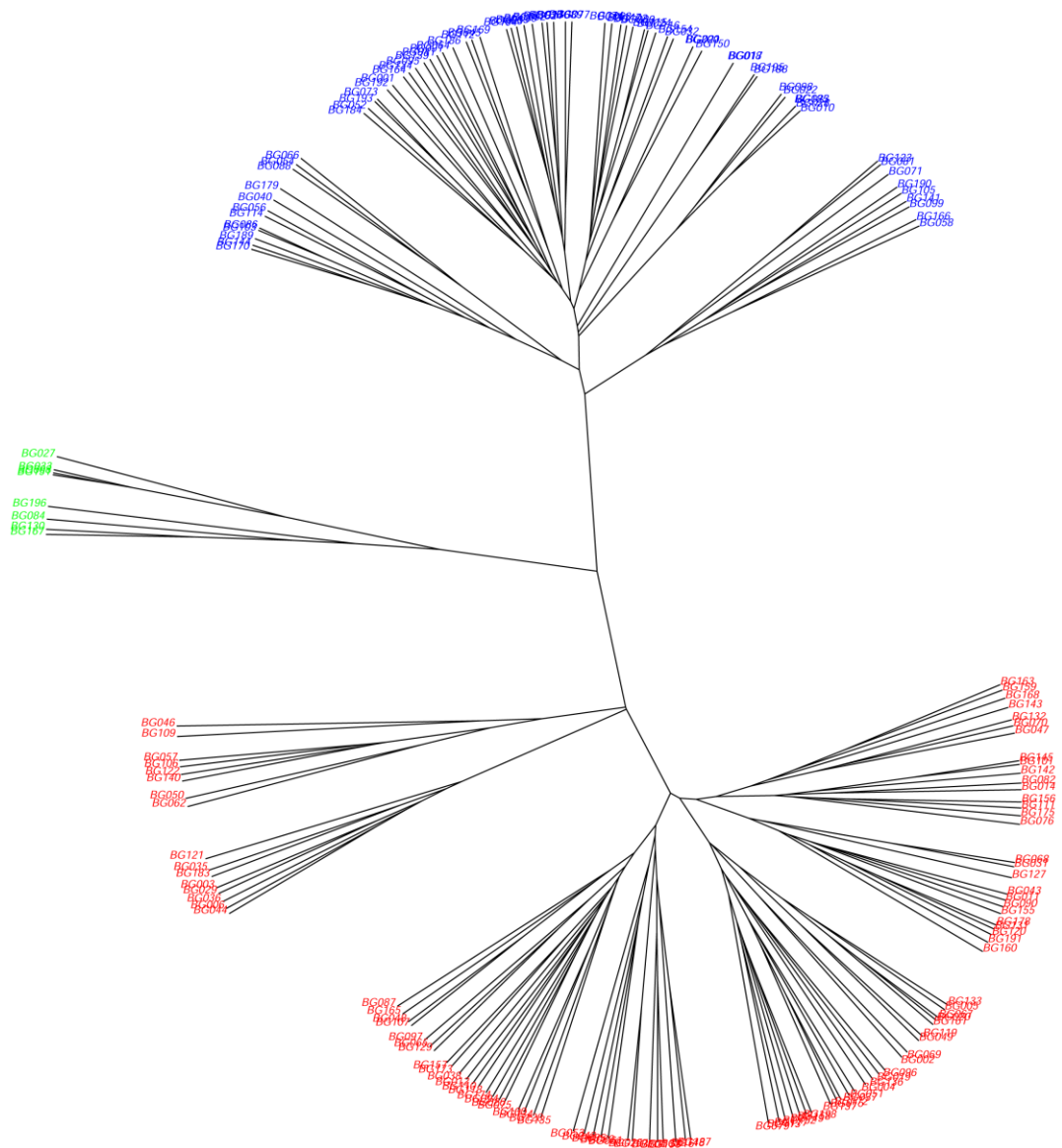
A BARGEN genotípusait a TraitGenetics 45K SNP chip felhasználásával genetikailag is jellemeztük (Bayer et al. 2017). Összesen 30006 polimorf SNP-t azonosítottunk a 190 genotípus esetében. Elvégeztük a szükséges adatbázis feldolgozást, tehát a 10%-nál több ismeretlen alléllal rendelkező fajtákat kihagytuk a további elemzésekből és csak azokat az SNP-eket használtuk, amelyek MAF (Minor Allele Frequency) értéke az 5%-os határon belül volt. A 190 genotípust tartalmazó panelből 182 fajtára lehetett az SNP chip alapján genetikai elemzéseket végezni, mivel a chip leolvasási hiba, DNS degradáció és a DNS mintavétel során feltehetőleg heterozigóta mintákból nem tudtunk információt kinyerni. Ennek következtében 8 fajtát ki kellett zárunk a genotípusos vizsgálatokból, mivel ezekről nem rendelkezünk kellő SNP adattal.

Meghatároztuk az SNP markerek pontos helyzetét és az egyes kromoszómák lefedettségét, amit egy marker sűrűség térképen ábrázoltunk (5. ábra). A színskála jelöli a kromoszómák egyes részeinek lefedettségét. A sárga és piros régiókban található meg a legtöbb SNP marker. Összesen 30006 SNP-t azonosítottunk a 182 árpa genotípusban (1H: 3422, 2H: 4394, 3H: 5074, 4H: 3470, 5H: 4982, 6H: 4162, 7H: 4502). A legtöbb marker a 3H és az 5H kromoszómákon helyezkedik el, az 5. ábra jól mutatja, hogy az összes kromoszóma jól telített volt markerekkel.



5. ábra. A BARGEN árpa panel marker sűrűségi térképe az SNP-k fizikai pozíciói alapján. A színskála a SNP markereket jelöli darabszámban kifejezve.

A BARGEN árpa populáció genetikai diverzitását egy szomszédösszevonó filogenetikai elemzéssel készült fa segítségével szemléltettük (6. ábra). Az ágrajz rálátást ad a rokonsági szintekre és csoportosításokra. A sokfajtás panel genetikai diverzitásának alapját a kalásztípus adta, ami alapján két nagyobb részre vált szét a populáció. Ezen a két csoporton belül a diverzitás mértéke különböző volt, a kétsoros fajták (piros színnel jelölt) sokkal nagyobb diverzitást mutattak, mint a hatsoros fajták (kék szín). Ugyanakkor a hatsoros kalásztípussal rendelkező kék csoporttól elkülönül egy 8 genotípusból álló hatsoros kalásztípussal rendelkező csoport. A zöld színnel jelölt kládot alkotó fajták nagyobb genetikai távolságra találhatóak a többi hatsoros fajtától. Ezt az elkülönülést magyarázza, hogy az ebbe a kládba tartozó fajták főként ázsiai eredetűek, így távol esnek az európai fajtáktól.



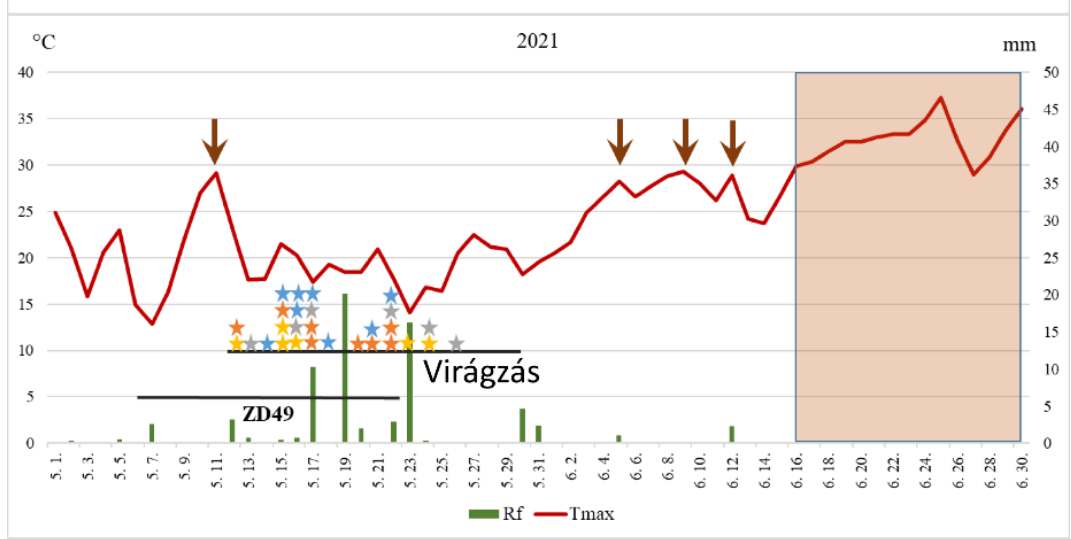
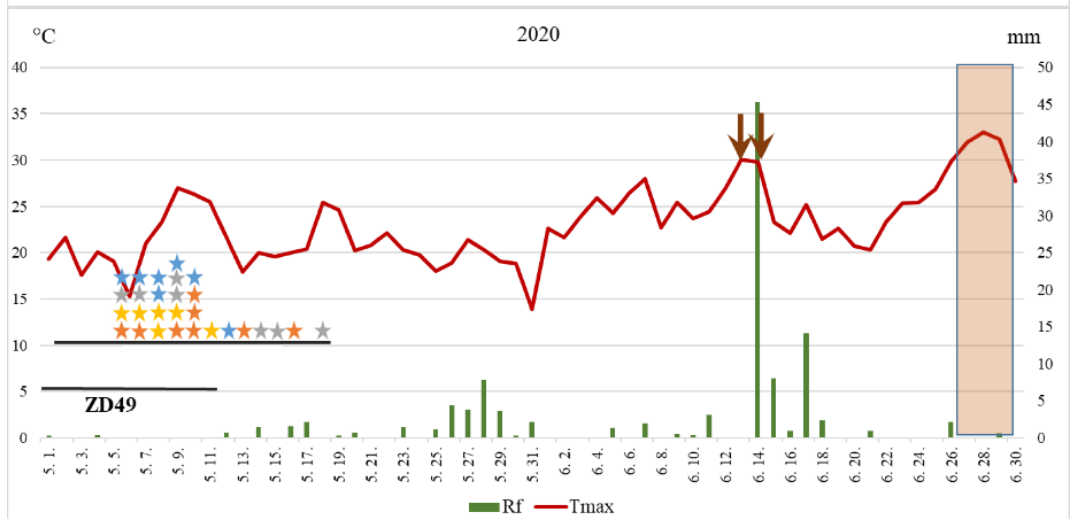
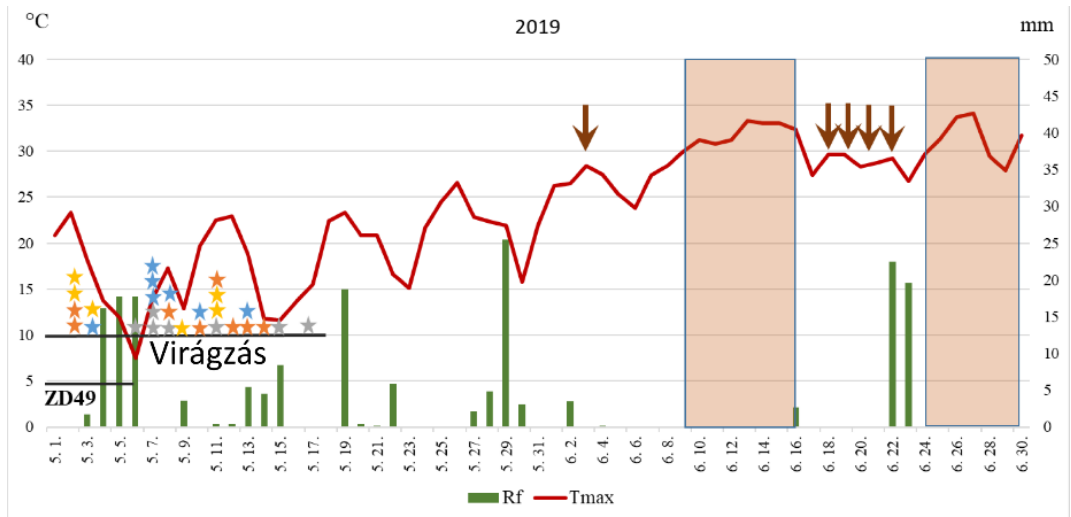
6. ábra. A BARGEN árpa panel rokonsági viszonyai 30006 SNP markerre épülő szomszédösszevonó filogenetikai elemzéssel készült ágrajz alapján. A piros színnel jelölt fajták kétsoros kalásztípussal rendelkeznek, a kékkel és zölddel jelöltek pedig hatsorosak.

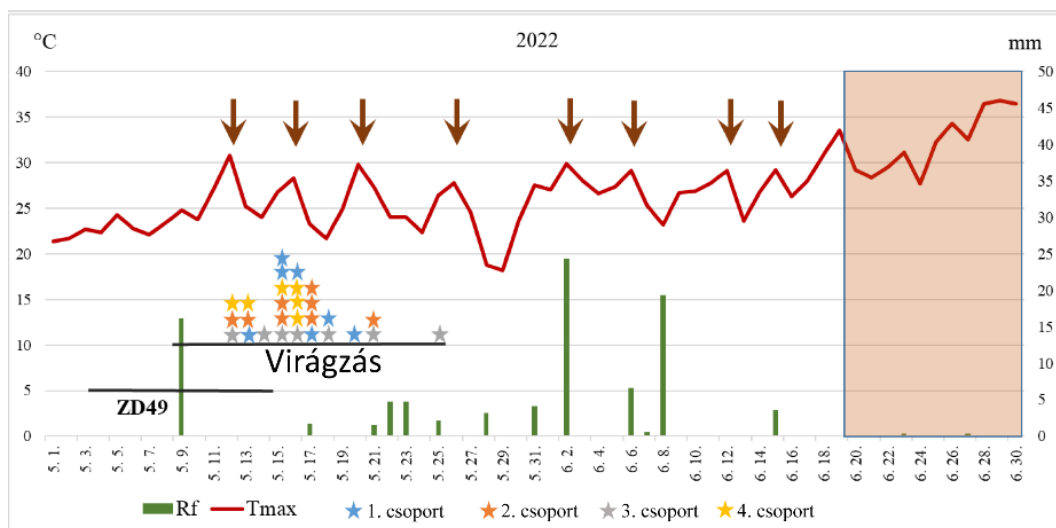
4.1.2. Több évjáratban kivitelezett szántóföldi teljesítménykísérlet

4.1.2.1. Az évjáratok hatása árpa genotípusok egyedfejlődésére

A szántóföldi kísérlet négy éve teljesen eltérő meteorológiai viszonyokkal jellemezhető (M8.). Ennek eredményeképp az évek között nem csak a fellépő abiotikus stressz jellegében és erősségében volt különbség, hanem az árpafajták egyedfejlődésében is (7. ábra). A fajták a kalász hasban fejlődési stádiumot (ZD49)

és a virágzást is különböző időpontokban érték el annak ellenére, hogy a vetésidő minden évben közel azonos volt (október 10-e körül). Az árpa virágzása 2019-ben korán kezdődött és hosszan elnyúlt (kezdet: április 24-én), 2020-ban átlagos (május 1-jén), míg 2021-re és 2022-re a késői virágzáskezdet volt a jellemző (május 8-12 között). A virágzási időben jelentkező évenkénti különbség azt is eredményezte, hogy a növények jelentősen eltérő egyedfejlődési fázisban voltak, amikor az adott évben jelentkező abiotikus stressz érte őket. A 2019-es adatok alapján elmondható, hogy a kritikus időszakban, tehát a kalász hasban állapotban és a virágzaskor a növények nem kaptak magas hőmérsékleti stresszt és a csapadékmennyiség is optimális volt ebben az időszakban. Stresszhatás már csak a teljes kikalászolást követően szemtelítődés és teljes érés fázisban érte a növényeket. Először június 10-től június 16-ig egy közel 7 napig tartó 30-34 °C közötti, tartósan magas hőmérséklet tette próbára a növényeket. Ezt követően június 24-től június 30-ig erős stresszhatás érte a genotípusokat, a napi maximum hőmérséklet majdnem elérte a 35 °C-ot, de ez az időszak már csak június végén jelentkezett, amikor a növények már nem voltak érzékenyek a magas hőmérsékletre. A 2020-as évben a csapadékos időszak május végére és júniusra tolódott el. A napi hőmérsékleti maximum a 2020-as évben a kritikus fejlődési szintek időszakában sem befolyásolta negatív irányba a termés alakulását. Csak június közepén lépte át a 30 °C-os határt a hőmérséklet, illetve június legvégén emelkedett a hőmérséklet huzamosabb ideig 30 °C fölé. A 2021-es évben egy csapadékosabb május jellemezte a sok szempontból érzékenynek mondható kalászolási időszakot. A virágzási időszak kezdetén a hőmérséklet már a szupraoptimális tartományba lépett. Ez a napi hőmérsékleti csúcspont csak rövid hőstresszként hatott a növényekre, tehát azoknál az árpafajtáknál, amelyek virágzása erre a napra esett nagyobb eséllyel eredményezhetett sterilitást. Az érést egy 10 napos 30 °C feletti tartósan magas hőmérséklet gyorsította fel ebben az évben. A 2022-es évet rendkívül ingadozó csapadékelátás és erős szárazság jellemezte. A hőmérséklet is igen szélsőséges volt, ugyanis a virágzás intervallumában négy, közel 30 °C-os, tehát optimális hőmérsékleti tartomány feletti napi hőmérsékleti maximumot észleltünk. Ez a tendencia a virágzást követően még fokozódott, sőt június végére egy több napos időintervallummal rendelkező, 35 °C feletti hőhullám is bekövetkezett, ami a betakarításig (július eleje) negatív hatást gyakorolhatott a termésre.





7. ábra. A BARGEN árpa panel szántóföldi teljesítménykísérlet négy évjáratának (2019, 2020, 2021, 2022) összehasonlítása a május eleje és június vége közti időszakban.

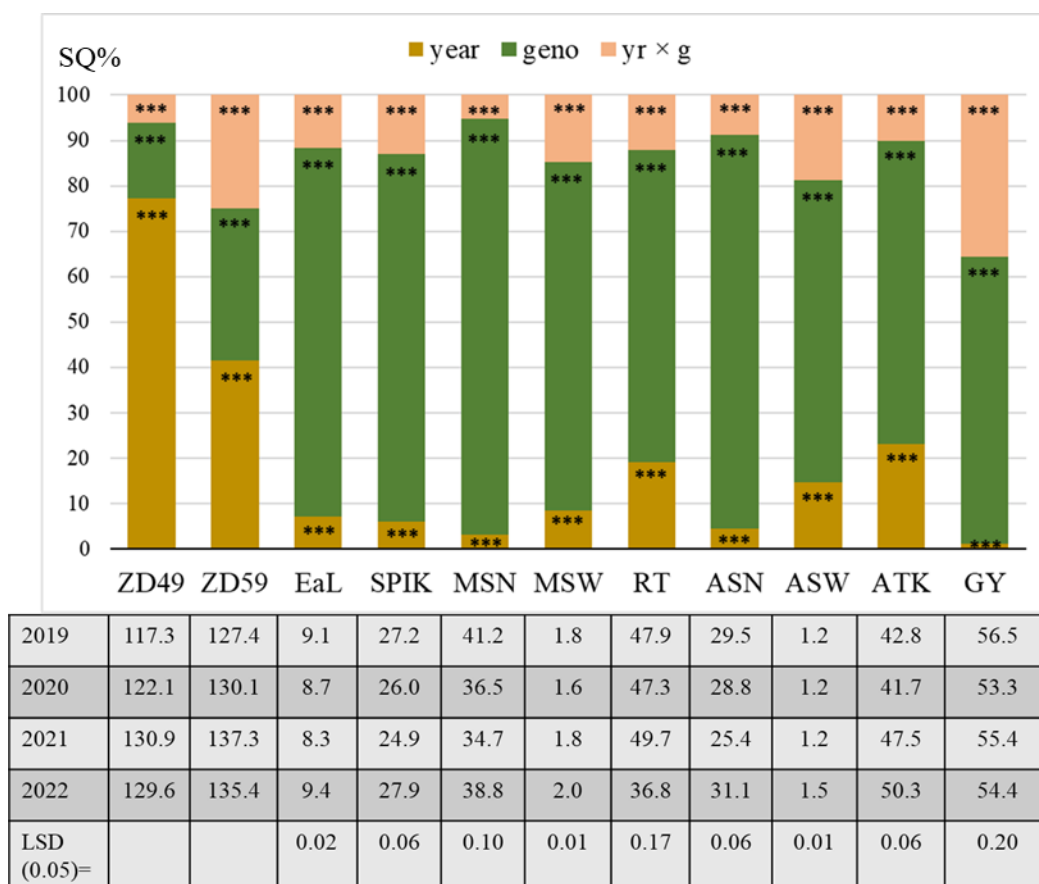
Jelmagyarázat: R_f – napi csapadék mm-ben; T_{max} – napi maximum hőmérséklet °C-ban; ZD49 – kalász hasban stádium; vízszintes fekete vonal – adott fejlődési fázis bekövetkezének intervalluma a 190 árpafajta körében; színes csillagok – a kontrollált hőstressz kísérlet céljaira kiválasztott 28 árpafajta virágzási idejei; barna lefelé nyilak – egyedi napok 30C közeli vagy azt meghaladó maximum hőmérséklettel; a grafikon egy részét lefedő rózsaszín négyszög – kettőnél több napon keresztül tartó hőhullám). A különböző színű csillagok az egyszeri kezelésben használt csoport szín jelöléseket alkalmazzuk – a csillagok a genotípusokat jelölik.

Megjegyzés: A kék csillagot jelölő első csoportot alkotó fajták: Parasol, Mascara, Spinner, Maja, Calcutta, Sobrero és Finesse. A narancssárga csillagot jelölő második csoportot alkotó fajták: Robur, Sprite, Full Pint, Ketos, Canberra, Carola, Lonni, Cinnamon. A szürke csillagot jelölő harmadik csoportot alkotó fajták: Gerlach, Bereke 54, Faraday, Mavlonó, Dolphin, Surtees, Lorena. A citromsárga csillagot jelölő negyedik csoportot alkotó fajták: Balda, Dahlia, Elan, Coriolis, Lambada és Aldebaran.

4.1.2.2. Árpafajták terméselemei az évjáratok függvényében

Az adatok elemzése során a genotípus, az év, valamint az ezek közötti kölcsönhatások kimutatása volt a fő célunk (8. ábra). Elemzésekhez ismétlés nélküli ANOVA-t alkalmaztunk, a 190 genotípus adatsora alapján.

A szórásnégyzeten (SQ%) alapuló variaciaanalízist alkalmaztuk, mert a szántóföldi adatok esetében jelentős eltérés volt a két tényező mintaszámában (190 fajta szemben a 4 évjárat), ami erősen torzíthatja a varianciakomponens (σ^2) eredményeket a statisztikai elemzés során.



8. ábra. Évjárat és genotípus hatás a morfológiai tulajdonságokra és a szemtermés paraméterekre a BARGEN árpa panel négy évjáratban kivitelezett szántóföldi teljesítményvizsgálatában (Martonvásár, 2019 – 2022)

Megjegyzés: a varianciakomponenseket SQ%-ban fejeztük ki, szignifikancia szintjeiket az oszlopok fölött csillagok jelölik, ahol *** $p=0,001$. A ZD49 a kalász hasban fejlődési állapotot jelöli, ZD59: teljes kikalászolás fázisa, EaL: kalászhosszúság, SPIK: kalázonkénti kalázkaszám, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szemtömege, RT: reprodukív oldalhajtásszám, ASN: átlagos szemszám, ASW: átlagos szemtömeg, ATK: átlagos ezerszemtömeg, GY: szemtermés.

A fejlődési fázisok kivételével, a genotípus hatása volt a legerősebb a hozamra vonatkozó tulajdonságoknál, valamint a terméskomponensekkel kapcsolatos paramétereknél is, elsősorban a két- és hatsoros kalásztípusú csoportok közötti alapvető fenotípusos különbségek miatt. A genotípusos értékek 63,3%-os szemtermés (GY) és 91,5% főkalász szemszám (MSN) között mozogtak, szórás százalékban (SQ%) kifejezve. A genotípus \times év kölcsönhatás a szemtermés esetében volt a legnagyobb (36,1%), amely előre jelezte a genotípusok érzékenységének sokféleségét a négy év alatt fellépő különböző abiotikus stresszkombinációkra. Az átlagos szemtermés (GY) jól tükrözte a meteorológiai körülményeket a négy év során. A 2019-es év az optimálisnak mondható év volt a legnagyobb hozammal (56,5 g/25cm), amit a terminális fenofázisban stresszelt 2021-es év (55,4 g/25cm) majd a hőstresszes 2022-es év (54,4 g/25cm), és végül a szárazságstresszes 2020-as év követett (53,3 g/25cm) a legkisebb terméssel (LSD_{0,05} = 0,2). A terméshozam (GY)

a legerősebb pozitív korrelációt mutatta az átlagos szemszámmal (ASN) és a kalászonkénti szemtömeeggel (ASW) mind a négy év során, amit a főkalász szemszámával (MSN) és szemtömegével (MSW) mutatott korrelációja követett (3. táblázat). Ennek a négy paraméternek meghatározó szerepe volt a 2021-es és 2022-es években. A reprodukzív hajtások száma (RT) jelentősen hozzájárult a szemtermés (GY) mennyiségéhez három évben is (2019, 2020, 2022), de a korreláció szintje többnyire gyenge volt (0,26** és 0,38*** között). A többi fejlődési, morfológiai és hozamhoz kapcsolódó tulajdonságok korrelációi a legtöbb évben nem voltak szignifikánsak (3. táblázat).

3. táblázat. A BARGEN panel négy éves szántóföldi kísérletei során számolt korrelációs együtthatók a különböző agronómiai tulajdonságok és a szemtermés között.

Tulajdonságok	Terméshozam korrelációs együttható / 25 cm			
	2019	2020	2021	2022
ZD49	-0,05	-0,12	-0,22*	-0,23*
ZD59	-0,04	-0,10	-0,23*	-0,17
PH	-0,00	-0,07	0,34***	-0,10
EaL	0,11	0,07	-0,01	0,18
SPIK	-0,02	0,02	0,17	0,11
DENS	-0,24*	-0,12	-0,29**	-0,14
SPS	0,17	-0,08	0,42***	0,24*
MSN	0,20*	-0,10	0,50***	0,35***
MSW	0,38***	-0,38***	0,60***	0,50***
MTKW	0,10	0,24*	-0,14	0,01
RT	0,26**	0,38***	-0,01	0,36***
ASN	0,37***	0,25**	0,63***	0,44***
ASW	0,53***	0,52***	0,71***	0,61***
ATKW	0,10	0,29**	-0,08	0,05

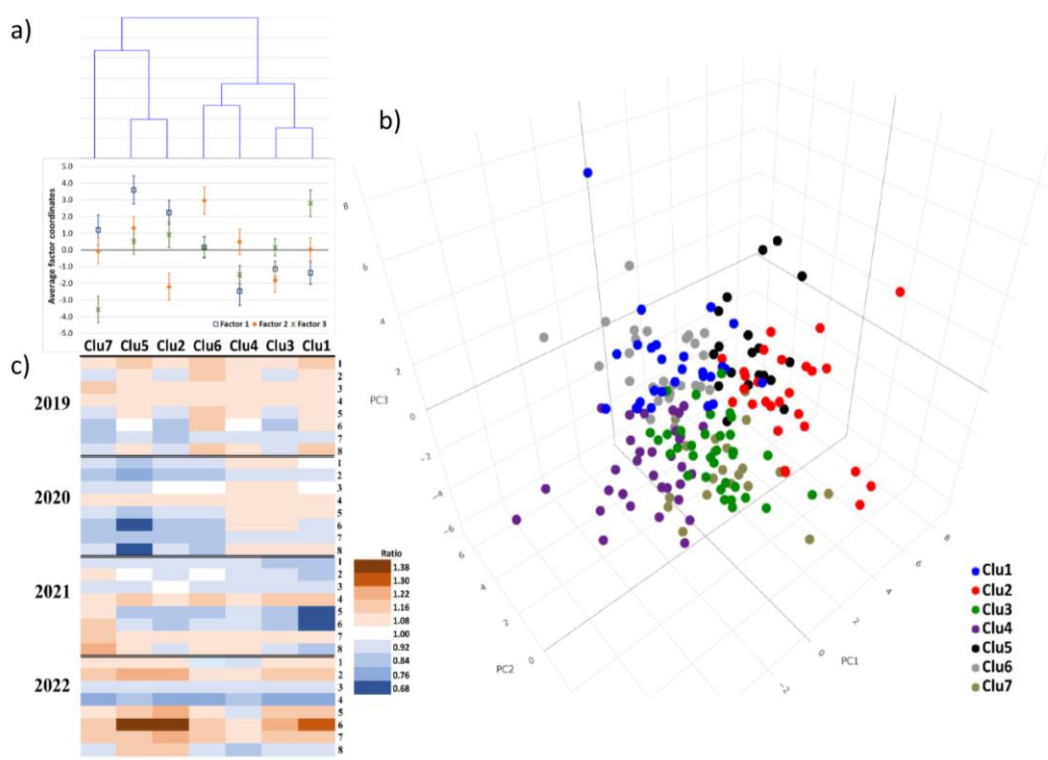
Annak érdekében, hogy kizárjuk a kalásztípus hatást, és jobban koncentrálhassunk a genotípus \times év interakcióra, az összes eredeti adatot átalakítottuk a 4 éves átlagokra vonatkoztatott arányokká. A K-közép klaszterezést alkalmaztuk a nyolc tulajdonság egységesített adatmátrixára (4 év \times 190 árpa genotípus), ahol a genotípusok hét csoportba tartozásának valószínűsége volt a legnagyobb (Cluster 1-től 7-ig). A csoportba tartozó genotípusok száma 19 (Clu5) és 36 (Clu3) között változott. A K-közép klaszterezés megfelelőségét a kanonikus diszkriminanciaanalízissel ellenőriztük, amely bizonyította, hogy a genotípusok 100,0%-át helyesen csoportosítottuk ($p < 0,0000$). A főkomponens-analízisben tíz olyan tényezőt azonosítottunk, amelyeknek sajátértékei meghaladták az 1-et, és ezek a teljes változatosság 87,9%-át magyarázzák. Ezek közül az első három tényező volt a

legmeghatározóbb, a sajátértékek meghaladták vagy közel álltak az 5-höz (4. táblázat).

4. táblázat. A főkomponens analízis során kapott három legjelentősebb tényező (faktor) és a változók közötti korrelációs értékek, amelyet a nyolc agronómiai tulajdonság × 190 árpagenotípus × 4 év adatmátrixán végeztünk el a szántóföldi kísérletben (Martonvásár, 2019–2022). Az összes tulajdonság megtalálható az adatmátrixban, úgy arányosítva hogy az adott tulajdonság négy éves átlagához viszonyítva fejeztük ki az egyes évek eredményeit. Minden egyes tulajdonság-rövidítése után következő R betű ezt jelöli.

Tulajdonságok	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
Sajátérték	5,70	5,00	4,80
Teljes variancia %	17,80	15,80	15,00
MSN19R	ns	0,66 ****	ns
MSN20R	-0,66 ****	-0,31***	ns
MSN21R	ns	ns	-0,61 ****
MSN22R	0,47***	-0,34***	0,28***
MSW19R	ns	0,79 ****	0,31***
MSW20R	-0,76 ****	-0,42***	ns
MSW21R	ns	ns	-0,73 ****
MSW22R	0,60****	-0,44***	0,32***
SPS19R	ns	0,50***	ns
SPS20R	-0,35***	ns	ns
SPS21R	ns	ns	ns
SPS22R	ns	-0,28***	ns
RT19R	ns	ns	ns
RT20R	ns	ns	ns
RT21R	ns	ns	ns
RT22R	ns	0,27***	ns
ASN19R	ns	0,80 ****	0,35***
ASN20R	-0,78****	-0,28***	ns
ASN21R	0,28***	ns	-0,83 ****
ASN22R	0,57***	-0,34***	0,55
ASW19R	ns	0,80 ****	0,32***
ASW20R	-0,84****	-0,34***	ns
ASW21R	ns	ns	-0,89 ****
ASW22R	0,65****	-0,41	0,53***
ATKW19R	ns	0,54	ns
ATKW20R	-0,51***	-0,32	ns
ATKW21R	ns	ns	-0,39***
ATKW22R	0,50 ***	-0,33***	ns
GY19R	ns	0,63 ****	0,37***
GY20R	-0,68 ****	-0,50***	ns
GY21R	0,30 ***	ns	-0,75 ****
GY22R	0,58 ***	ns	0,37***

Az első három faktor egyenként legalább 15% -ot magyarázott a teljes varianciából, együttesen pedig 48,5%-ot. A 4-10.ig a főkomponens változók a teljes varianciára történő hatása jelentősen lecsökkent a 4. faktortól kezdve, és a faktor – tulajdonság korrelációk már egyik esetben sem érték el a szignifikáns szintet. Megállapítható, hogy egyértelműen szétválasztották egymástól a hét genotípus csoportot (9. ábra). Mindegyik faktornak elsődleges hatása volt a termésre és a különböző terméshozamhoz kapcsolódó tulajdonságokra az adott évben. Az 1. faktor a legszorosabb negatív korrelációt mutatta a 2020-as szárazságstresszes év hozamával (-0,68***). A 2. faktor pozitív korrelációban állt az optimális 2019-es év termésével (+0,63***), míg a 3. faktor negatívan korrelált a terminális hő- és szárazságstressznek kitett 2021-es év termésével (-0,75***). Érdekes megjegyezni, hogy a 2022-es hőstresszes év termését a legalacsonyabb értékű faktorok magyarázták, de pozitív korrelációban állt az 1. faktoral (0,58***) és kisebb mértékben a 3. faktoral (0,37**) is.



9. ábra. Genotípus x környezet kölcsönhatás szerepe a 190 árpafajta csoportosításában és a csoportok évjáratspecifikus reakcióiban a négy-éves szántóföldi teljesítményvizsgálat során.

(a) főkomponens-elemzés a 190 árpafajta x 8, fajta főátlaghoz arányosított éves tulajdonság x 4 évjárat adatmátrixán

(b) fajtaklaszterek rokonsági viszonyai a legnagyobb hatású, három PCoA faktor alapján

(c) a fajtaklaszterek arányított tulajdonságainak hőterképe a négy évben, ahol 1 – főkalász szemszám, 2 – főkalász szemsúly, 3 – kalászkánkénti szemszám, 4 – produktív oldalhajtások száma, 5 – átlagos szemszám, 6 – átlagos szemsúly, 7 – átlagos ezerszemtömeg, és 8 - szemtermés

A 2020-as év, amely jelentős mértékben aszály sújtott volt, mind a hét klaszterben csökkentette a főkalász tömegét és az átlagos ezerszemtömeget különböző mértékben. Ebben a helyzetben a Clu1, Clu3 és Clu4 klaszter tagjai jobban teljesítettek a termés szempontjából, mivel nőtt a fő- és oldalkalászokban fejlődött szemek száma (9. ábra). A Clu3-as és 4-es klaszterek esetében relatív magas szemtömeg értékeket is mértünk a többi klaszterhez képest. Ennek alapján a Clu3 és Clu4 klaszterek fajtáit szárazságtűrőbbnek lehet tekinteni és a nemesítés szempontjából értékes génforrásoknak. Másrészt a Clu5 klaszter volt a legérzékenyebb a szárazságra, a termés ebben a csoportban csökkent a legnagyobb mértékben, aminek az oka főként a szemtömeg jelentős csökkenése volt.

A 2021-es évben, amelyet a terminális szakaszban kapott hő- és szárazságstressz jellemez, mind a hét csoportra általánosságban jellemző volt a főkalász szemszámának csökkenése és a reproduktív oldalhajtások számának emelkedése. Feltehetőleg a virágzás előtti meteorológiai viszonyok összetettebb hatásának következménye lehetett a szemszámcsökkenéssel járó esemény. Csak a Clu7 klaszter bizonyult toleránsabbnak ebben az évben, ami a szemszám, a szemtömeg és ezeken keresztül az átlagos ezerszemtömeg fenntartásában nyilvánult meg (9. ábra). Ezzel szemben a Clu1 klaszter volt a legérzékenyebb, ahol a szemszám és tömeg csökkenése olyan erős volt, hogy sem a megnövekedett reproduktív oldalhajtásszám, sem pedig a kissé növekvő ezerszemtömeg nem tudta kompenzálni a veszteséget, így a hét csoport között a legnagyobb volt a termés csökkenése.

A 2022-es év, amelyet a hőstressz jellemez, általános tendencia volt a reproduktív oldalhajtások számának jelentős csökkenése és a termékenység (szemek száma a kalászkákban) enyhe csökkenése. Néhány csoportban ezeket a negatív hatásokat a főkalászra jutó szemek számának növekedésével kompenzálták a fajták, vagy az átlagos szemtömeg különösen erős növekedésével. Ez a tendencia a Clu5 és Clu2 klaszterek esetében volt a legerősebb, ami nagyobb terméshez vezetett a többi klaszterhez képest (9. ábra). Ebben az évben a Clu4 klaszter volt a legérzékenyebb csoport, mivel ebben a csoportban a szemek átlagos száma is csökkent, tehát a hőstressz hatására itt csökkent a legjobban a fertilitás.

4.1.3 A szántóföldi kísérleti eredmények megvitatása

A szántóföldi növények gyakran szenvednek el abiotikus stressz okozta károkat. Ezt bizonyították a 2019 és 2022 között végzett négyéves kísérletünk termés és egyéb terméskomponens paraméter adatsorai is. Alapvetően az abiotikus stressz kihatott a

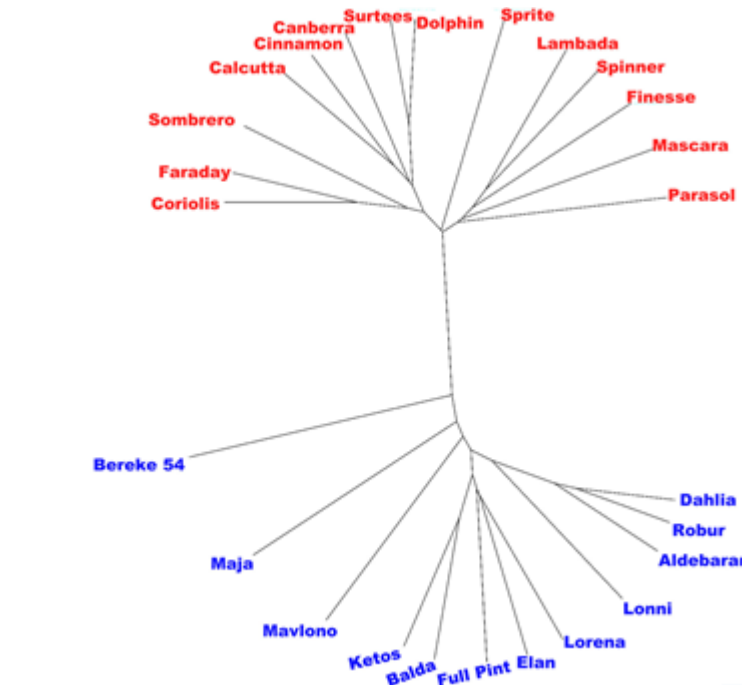
növények növekedésére, fejlődésére és a terméshozamára, de a fajták között nagy eltérések voltak az alkalmazkodóképességben (Suzuki et al. 2014). A szántóföldi növénytermesztés során a szárazság és a hőstressz lett napjainkban a két fő kihívás a változó klimatikus viszonyok következtében, és ezek előfordulási gyakorisága rohamosan növekszik (Rollins et al. 2013). Ennek oka, hogy a szárazság és a hőhullámok is egyre gyakoribbak és egyre tovább tartanak (Macková et al. 2013). Ezért kiemelkedő fontosságú nemesítési szempontból a tolerancia növelése a szemtelítődés alatti magas hőmérsékleti stresszel szemben, a termésbiztonság megőrzése érdekében.

Az eredményeink alapján elmondható, hogy ezt a klimatikus tendenciát követi az általunk vizsgált négy év időjárása is. A négy-éves szántóföldi teljesítményvizsgálat alapján a 190 genotípust hét klaszterre bontottuk szét melyek közül a 2022-es hőstresszre ellenálló klaszterek (Clu2 és Clu5) illetve az ezekben található fajták jelentős átfedést mutatnak a fitotroni 28 fajtás hőstressz kísérlet toleráns fajtáival. A 2019-es év egy viszonylag abiotikus stresszek szempontjából közömbös évnek mondható, viszont az ezt követő években jelentős hatással voltak az abiotikus stresszorok a kísérleti panelünkre. A 2020. évben rendkívül kevés csapadék hullott, és nagyon egyenlőtlenül oszlott el ez a kisebb mennyiség is. A 2021-es évben főleg a szemtelítődési időszakban érte egy dupla stresszhatás az árpa növényeket, mert ebben az évben terminális hő- és szárazságstressz is jelen volt egy időben. Majd 2022-ben hőség rekord is megdőlt, amiből következtetni lehetett arra, hogy nagymértékben hatni fog az árpa terméshozamára és különböző paramétereire. A klaszter analízis hőtérképes ábrázolása (9. ábra) alapján elmondható, hogy a legjobb termés stabilitást a 2022-es hőmérsékleti csúcsokkal tarkított évben a Clu2-es (27 genotípus) és Clu5-ös (19 genotípus) klaszterek fajtái mutatták. Ebbe a két klaszterbe tartozó fajták például a 'Gerlach', 'Sprite' és 'Elan' fajta, amelyek a fitotroni klímakamrás körülmények között is hasonlóan jó ellenállóképességet mutattak a hősokkal szemben.

4.2. Árpafajták hőstressz reakciója kontrollált klímakamrás kísérletben

A 190 árpafajtából kiválasztott 28 fajtát hőstressz kísérletbe vontunk kontrollált körülmények között annak érdekében, hogy meghatározzuk az árpa hőstressz érzékenységét, valamint a fajtareakciókban jelentkező változékonyság mértékét is. A 28 fajta kiválasztásánál figyelembe vettük a genetikai diverzitás megőrzését, valamint a kiegyenlített kalásztípus fenntartását és ennek megfelelően egyenlő

arányban 14-14 két- és hatsoros kalásztípussal rendelkező genotípust választottunk ki a sokfajtás populációból. A 28 fajta SNP markerekre alapozott genetikai diverzitását a 10. ábra szemlélteti alátámasztva, hogy ebben a szűkebb fajtakörben is nagymértékben fennmaradt a kiinduló 190-es árpa panel genetikai diverzitása.

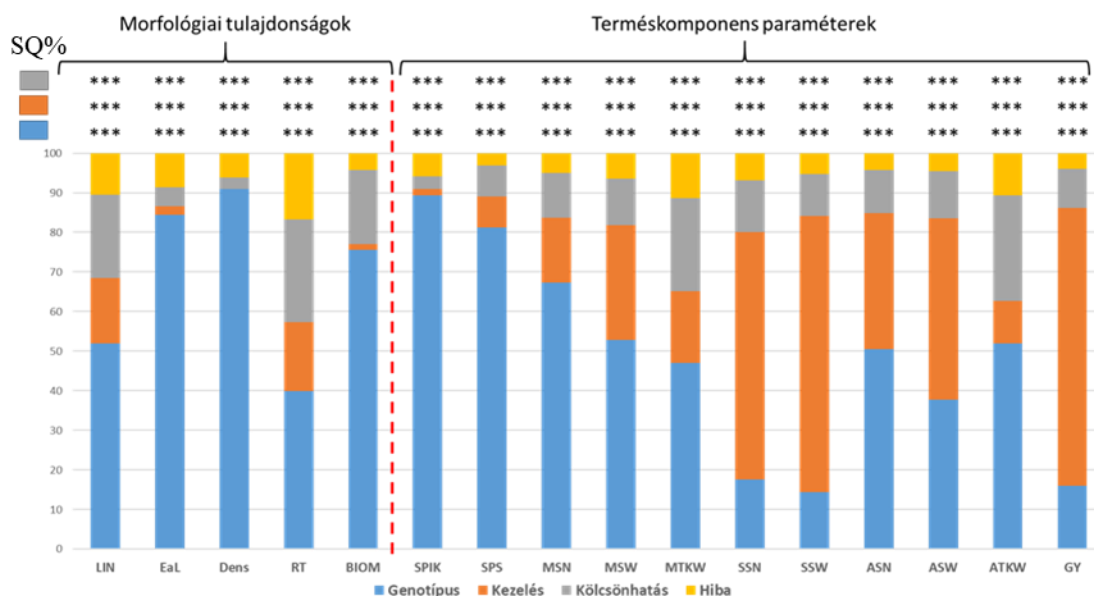


10. ábra. A kontrollált hőstressz kísérlet céljaira kiválasztott 28 árpa fajta genetikai diverzitásának jellemzése SNP markerek alapján szerkesztett, szomszédösszevonó filogenetikai elemzéssel készült fával (a hatsoros fajtákat kék, míg a kétsoros fajtákat piros színnel jelöltük).

A stresszre adott választ jelentősen befolyásolja, hogy milyen fejlődési fázisban éri a növényeket a stressz, ezért minden fajta növényeit ugyanabban a stádiumban tettük ki a stresszkezelésnek. Ez az egyszeri hőstressz esetében a kalász hasban stádium (ZD49) volt, míg az ismételt hőstressz kezelés esetében az első stresszkezelést a szárcsomó megjelenésekor (ZD31) kapták a növények, amit egy regenerálódási periódus után követett a második stresszkezelés, szintén a kalász hasban stádiumában (ZD49). Így a kontrollokkal együtt három kezelés hatását vizsgáltuk meg 28 árpafajta terméskomponenseire, különböző morfológiai és biomassza tulajdonságaira.

A genotípus \times kezelés (mint speciális környezeti tényező) kölcsönhatása meghatározó volt a varianciakomponensek szerepére a 28 fajta átlagában (11. ábra). A két- és hatsoros kalásztípussal rendelkező fajtákat együttesen vizsgáltuk az

elemzés során. Elsősorban a fajták függvényében változott a 18 tulajdonság variancia mértéke SQ%-ban kifejezve.



11. ábra. Hőstressz kezelés és a genotípus, mint varianciakomponensek szerepe az árpa morfológiai, biomassza és termés paraméterei meghatározásában kéttényezős varianciaelemzések alapján.

Megjegyzés: a varianciakomponenseket SQ%-ban fejeztük ki, szignifikancia szintjeiket az oszlopok fölött csillagok jelölik, ahol ns= nem szignifikáns, és *** p= 0,1%

(LIN: utolsó szártaghossz, EaL: Kalász hossz, Dens: Kalászsűrűség, RT: Reprodukzív oldalhajtásszám, BIOM: Biomassza, SPIK: Kalásonkénti kalázkaszám, SPS: Kalásonkénti kalázkaszám, MSN: Főkalász szemszám, MSW: Főkalász szemtömeg, MTKW: Főkalász ezerszemtömeg, SSN: mellékkalász szemszám, SSW: Mellékkalász szemtömeg, ASN: Átlagos szemszám, ASW: Átlagos szemtömeg, ATKW: Átlagos ezerszemtömeg, GY: szemtermés)

A kéttényezős varianciaelemzések mind a hőstressz, mind a genotípus erős szignifikáns hatását igazolták, szerepük azonban nagymértékben változott az egyes tulajdonságok szerint (11. ábra). A morfológiai tulajdonságokat, ezen belül is a kalász hossz (EAL), kalász sűrűséget (DENS), valamint a biomasszát (BIOM) alapvetően a genotípus határozta meg. Ugyanez volt a helyzet a kalázkaszám (SPIK) és a kalázkánkénti szemszám (SPS) esetében is. Ez utóbbi két tényezőnél a nagy genotípushatás a kétsoros és hatsoros árpafajták alapvető kalász szerkezeti különbségeinek volt betudható. A mellékkalászok szemszám és szemtömegére volt a legkisebb hatása a genotípusoknak (17,6 % és 14,3 %) és itt volt a legnagyobb hatása a hőstressz kezeléseknél (62,4 és 69,8%). Másrészt, az összes termés mennyiségnél (GY) és a mellékkalász termésalkotó tulajdonságainál (SSN, SSW) volt a legerősebb a kezelések hatása, ami a teljes variancia legnagyobb részét magyarázta (11. ábra). A főkalász paramétereknél (szemszám, szemtömeg) jelentős genotípus hatás

érvényesült, tehát a fajták döntő többségénél a főkalász termés hozama alapján meghatározható a tolerancia mértéke a hőstressz kezelésekkel szemben. A főkalász szemszám genotípus hatása 67,3%-os a szemtömeg esetében pedig 52,8%-os nagyságot ért el. Jelentős mértékű kölcsönhatást a genotípus és a kezelés között az átlagos ezerszemtömegnél, a reproduktív oldalhajtások számánál, a főkalász ezerszemtömegénél és az utolsó szártaghossznál tapasztaltunk. Viszont az ezerszemtömeg értékek a hőstressz következtében eltérő eredményeket mutathatnak, mivel a stressz hatására bizonyos esetekben több aszott szemet hoz létre a növény, ami befolyásolja az ezerszemtömeg eredményeket. A reproduktív oldalhajtások száma (RT, 26%) és az utolsó szártaghossz (LIN, 21%) paraméterek esetében szignifikáns genotípus \times kezelés kölcsönhatást figyelhettünk meg.

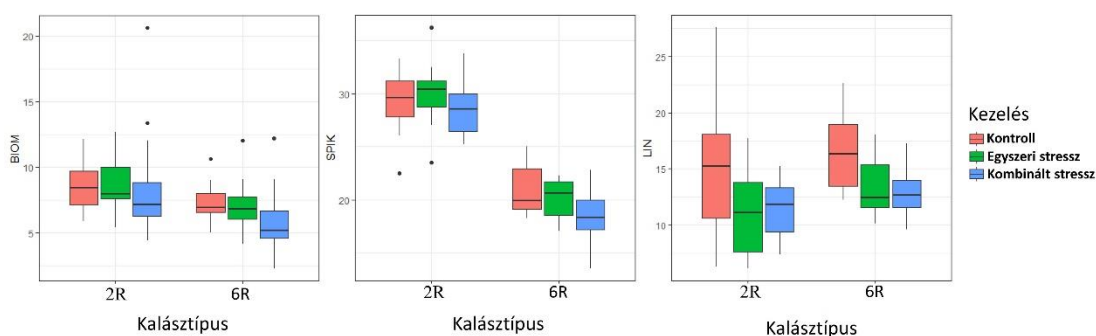
A főkalász morfológiai bélyegeit leíró tulajdonságokra a genotípus gyakorolta a legnagyobb hatást, míg a növényenként mért összes kalász és az átlagos kalász paraméterek esetében a kezeléshatás volt az erőteljesebb, különösen a növényenként mért összes szemszám és összes szemsúly tekintetében. Ezek eredőjeként a növény szemtermést is a kezeléshatás befolyásolta elsősorban, míg a genotípus szerepe, habár szignifikáns volt, de kisebb mértékű.

4.2.1. Hőstressz hatása a biomasszára, morfológiai paraméterekre és a terméskomponensekre

A magas hőmérsékleti kezelés számtalan negatív hatást váltott ki a vizsgált árpa fajtáknál, és a biomassza változásai ill. a morfológiai tulajdonságok értékeinek változása is visszatükrözte a növények állapotát. Megállapítható volt, hogy a teljes biomassza (12. ábra) a hőstressz hatására a kétsoros fajtáknál változott jelentős mértékben. A kétsoros fajtáknál a kezelés hatására a felső kvartilis és a maximum értékek felső határa növekedett a kontrollhoz viszonyítva, ami alátámasztja, hogy az ilyen kalásztípusú fajták nagyobb növénytömeget generáltak a hőstressz ellenére.

Az oldalhajtásszám mind a két kalásztípus-csoportban egyöntetűen lecsökkent. Amikor a növények a kombinált kezelés során az egyedfejlődés korai fázisában is stresszt kaptak, akkor a kalász hasban stádiumban (ZD49) megismételt intenzívebb stressz kezelés már kisebb mértékben okozott negatív hatást az oldalhajtások (12. ábra) számára. A hatsoros fajták esetében a maximum értékek és az alsó és felső kvartilisek intervalluma azt mutatja, hogy elég széles skálán mozogtak a fajták kezelést követő oldalhajtásszám értékei. Az utolsó szártaghossz a kontroll egyedek

esetében mind a két kalásztípusnál közel hasonló volt, ami a stressz hatására az átlagosan mért 15,0 cm-ről 12,5 cm alá csökkent.



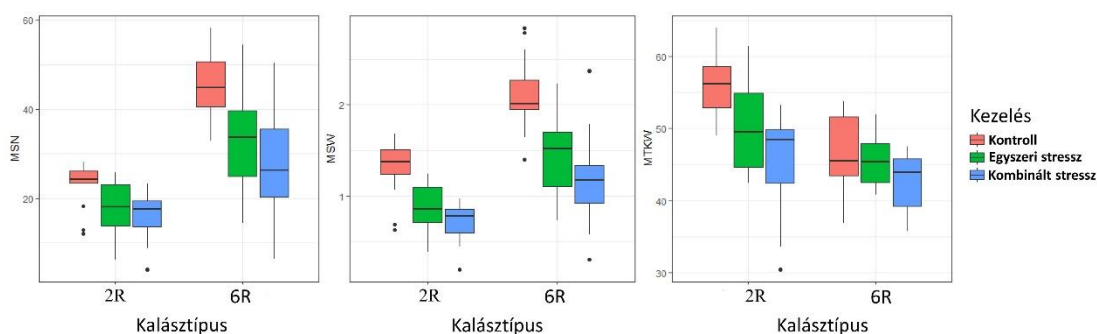
12. ábra. A biomassa (BIOM), kalásonkénti kalászkaszám (SPIK) és az utolsó szártaghossz (LIN) változása az egyszeres és kombinált hőstressz kezelések hatására a 14 kétsoros és 14 hatsoros árpafajták körében.

Jelmagyarázat: 2R: kétsoros kalásztípusú fajták, 6R: hatsoros kalásztípussal rendelkező fajták.

A hatsoros fajták kalászmorfológiai szempontból jóval robusztusabbak voltak és több szemet tartalmaztak. A hatsoros csoportban a kontroll kezelés alatt a medián szemszám 45 volt a főkalászokban, ami a kezelések hatására nagymértékben csökkent. Az egyszeri kezelést követően 32 szemre csökkent a főkalászok átlagos szemszáma, ami a kombinált kezelés során még további 5 szemmel csökkent. A hatsoros árpafajtáknál a minimum és maximum értékek széles intervallumon belül változtak jelezve, hogy ehhez a kalásztípushoz tartozó genotípusokban szélsőséges adatokat mértünk, a kezelésre adott termésreakcióik függvényében. A főkalász szemtömege is hasonlóképpen alakult a kezelések hatására mindkét kalásztípusnál. A kétsorosak főkalász szemtömege összességében 33%-kal csökkent az egyszeri kezelés hatására a kontrollhoz viszonyítva, a kombinált kezelés hatására pedig 45%-os szemtömeg visszaesést figyeltünk meg. A hatsoros genotípusoknál a szemszámhoz képest a szemtömeg paraméternél kisebb volt az ingadozás a minimum és maximum értékek között, tehát egységesebb volt a reakció a szemek tömegének változásával kapcsolatban. A hatsoros fajtáknál a szemtömeg 31%-os csökkenését váltotta ki az egyszeri stressz kezelés. A kombinált kezelésnél még további 14%-os csökkenés következett be.

A kontroll növények átlagos főkalász ezerszemtömege a kétsoros árpakénál nagyobb, mint a hatsorosokénál, mivel a hatsoros kalászokban több szem képződik, ami kisebb

ezerszemtömeggel jár együtt (13. ábra). A kétsoros fajták ezerszemtömege azonban érzékenyebben reagált a hőstressz kezelésre. Az egyszeres kezelés hatására jelentősen csökkent a főkalászok ezerszemtömege. A kétsoros árpa főkalászok ezerszemtömege az egyszeresen kezelt genotípusoknál a kontrollhoz képest 5,8 gramm-mal csökkent. A kombinált stressz alkalmazása során viszont már nagyobb volt az eltérés a kontrollhoz viszonyítva, hiszen az átlagos ezerszemtömeg 10,8 gramm-mal csökkent. A hatsoros fajtáknál érdekes módon az egyszeri kezelés hatására csak 1,3 grammos csökkentést tapasztaltunk, míg a kombinált kezelés esetében 4,1 grammot a kontroll átlaghoz képest. A kétsoros kalásztípusú fajták ebben a periódusban szignifikánsan érzékenyebbnek bizonyultak a tartósan magas hőmérséklettel szemben.

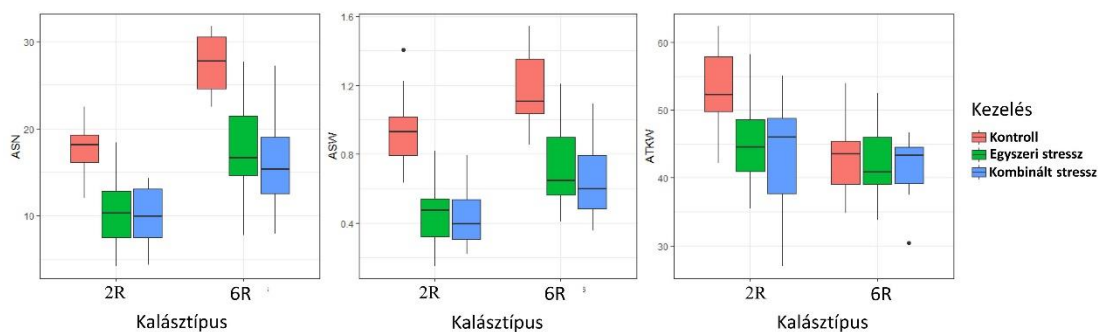


13. ábra. A főkalász szemszám (MSN), szemtömeg (MSW) és ezerszemtömeg (MTKW) változása az egyszeres és kombinált hőstressz kezelésekre a 14 kétsoros és 14 hatsoros árpafajták körében.

Jelmagyarázat: 2R: kétsoros, 6R: hatsoros kalásztípusú fajták.

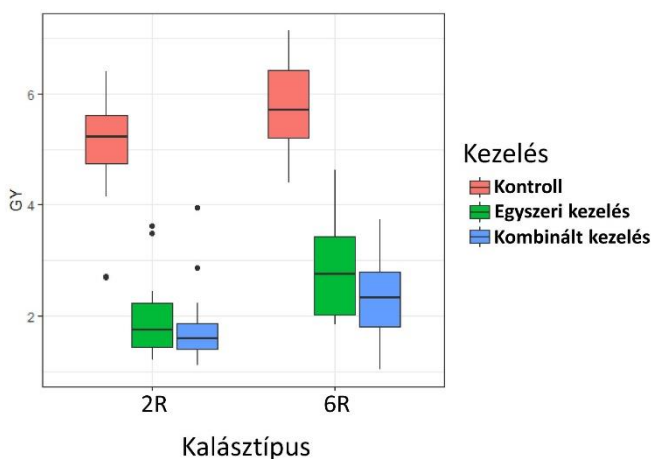
A két csoport átlagos szemszáma (14. ábra) a kontroll növényeknél is jelentős különbséget mutatott, ami főleg a kalásztípusból eredt, mivel a hatsoros fajták több szemet képeznek. A kétsoros fajták esetében a medián 17 szem volt kalásonként, ezzel szemben a hatsorosnál 27 szem. A hőstressz kezelés mind a két kalásztípusú csoportnál jelentős csökkenést eredményezett. A kétsoros fajtacsoportnál közel hasonló visszaesést okozott az egyszeres és a kombinált stressz; 10-re csökkent az átlagos szemszám a kalászokban. A hatsoros fajtáknál ezek az értékek 17 és 16 szem/kalász voltak. Az átlagos szemtömeg változása a kezelés hatására teljesen hasonlóképpen történt, mint a szemszám esetén. Az átlagos ezerszemtömegnél azonban, a kétszer kezelt növényeknél, mind a két kalásztípusú csoportnál kisebb visszaesést tapasztaltunk, ami azt jelenti, hogy a mellékalászokra nem gyakorolt

akkora hatást a kalász hasban állapotban történt stressz kezelés, ha a növények már előtte egy korábbi fejlettségi szinten találkoztak egy enyhébb hőstresszel.



14. ábra. Az átlagos szemszám (ASN), szemtömeg (ASW) és ezerszemtömeg (ATKW) változása az egyszeres és kombinált hőstressz kezelésekre a 14 kétsoros és 14 hatsoros árpafajták körében.

Jelmagyarázat: 2R: kétsoros, 6R: hatsoros kalásztípusú fajták.



15. ábra. A szemtermés (GY) változása az egyszeres és kombinált hőstressz kezelésekre a 14 kétsoros és 14 hatsoros árpafajták körében.

Jelmagyarázat: 2R: kétsoros, 6R: hatsoros kalásztípusú fajták.

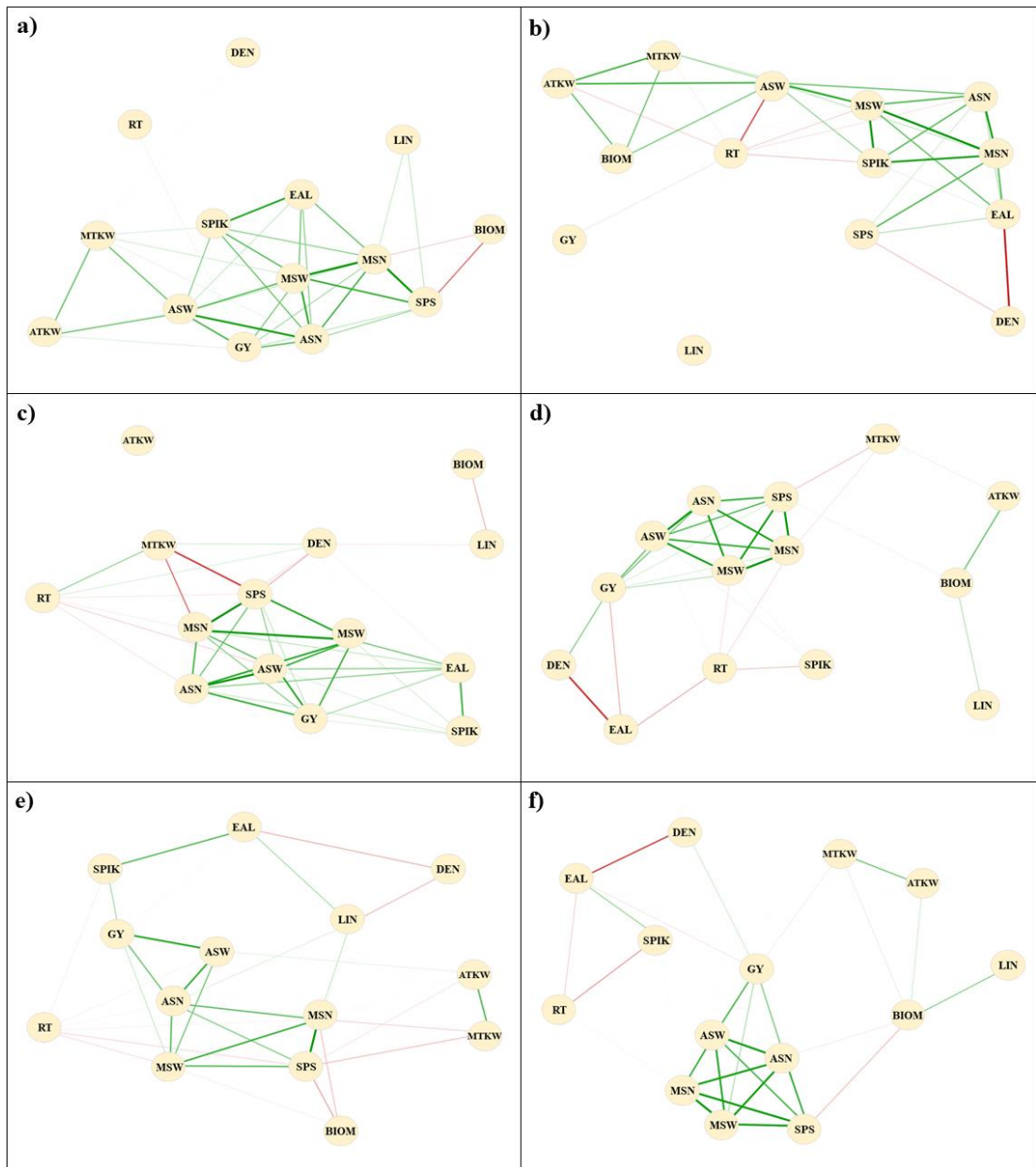
Az árpák hőstresszre adott válaszreakcióit leginkább a növényenkénti szemtermés mutatta meg (15. ábra). A két- és hatsoros kalásztípusú fajtákra egyaránt rendkívül erős negatív hatást gyakorolt a huzamosabb ideig magas hőmérsékletnek való kitétség. A kétsoros fajtáknál a kontroll kezelés szemtermése átlagosan közel 5 gramm volt, ami az egyszeres hőstressz kezelés hatására 60%-kal, 2 grammra csökkent. A kombinált kezelésben ez az érték tovább csökkent 1,8 grammra. A hatsoros kalásztípus esetében 52%-os terméscsökkenést mértünk az egyszeri kezelés hatására, míg a kombinált stressz után a növények átlagosan 60%-kal kevesebbet teremtek a kontrollhoz viszonyítva. Megállapítható volt, hogy a kezelésekre a fajták termése átlagosan 50-60%-kal csökkent.

A fajták genetikai sokféleségének köszönhetően néhány fajta az adott stresszkezelés átlaga feletti termett, ami bizonyos mértékig előre jelzi a fajták stressztűrőképességét és lehetőséget biztosít a nemesítők számára a kedvezőbb tulajdonságokkal bíró törzsek kiválasztására a nemesítési programokban.

4.2.2. A mért tulajdonságok közti összefüggések a kezelések függvényében

A tulajdonságok közti összefüggések keresése érdekében készült el a 16. ábrán látható kapcsolati korrelációs mátrix. Az ábrán kirajzolódó összefüggések segítik a vizsgált paraméterek egyedi kapcsolati hálójának meghatározását a fajtakörben. A kalásztípusok közti alapvető morfológiai és termésképzési különbségek miatt, a tulajdonságok közti összefüggések vizsgálatához külön bontottuk a fajtákat 14 kétsoros és 14 hatsoros genotípusra.

A kontroll kezelésben a tulajdonságok alapvető kapcsolati hálózatát figyelhetjük meg, ami természetesen eltér a két- és hatsoros kalásztípussal rendelkező genotípusok között (16. ábra).



16. ábra. Morfológiai, biomassza és szemtermés paraméterek közötti összefüggésrendszer a kétsoros (a, c, e) és a hatsoros (b, d, f) árpafajták csoportjaiban a különböző kezelésben, (a, b) kontroll; (c, d) egyszeres hőstressz; és (e, f) kombinált hőstressz. (Jelölések: zöld vonal pozitív korreláció, piros vonal negatív korreláció. Vonalvastagság a korreláció erőssége).

Jelmagyarázat: RT: reprodukív oldalhajtásszám, DEN: kalászsűrűség, LIN: utolsó szártaghossz, BIOM: teljes biomassza, SPS: kalászkánkénti szemszám, EAL: kalász hossz, SPIK: kalásonkénti kalászkaszám, MSN: főkalász szemszám, MSW: főkalász szemtömeg, MTKW: főkalász ezerszemtömeg, SSN: mellékkalász szemszám, SSW: mellékkalász szemtömeg, ASN: átlagos szemszám, ASW: átlagos szemtömeg, ATKW: átlagos ezerszemtömeg, GY: szemtermés.

A két kalásztípus közti eltérések legszembetűnőbb elemei a hatsoros fajták körében kimutatható negatív korreláció az átlagos szemtömeg és az oldalhajtásszám között, valamint a kalász hossz és a kalász sűrűség között. Az említett negatív korrelációk

mind a kalásztípus okozta morfológiai eltéréssel magyarázhatóak. A hatsoros kalásztípusú genotípusok összességében kevesebb, illetve rövidebb, robusztus kalászokat produkálnak, mint a kétsoros változatok. Mivel a hatsoros árpáknál kalászként három szem alakulhat ki, jellemzően nagy számszámmal rendelkeznek a zömökebb kalászokban. Ezt a hatást a produktív oldalhajlás és a terméskomponensek közti negatív korreláció kedvezőtlenül módosította a termés szempontjából. Mivel ez az összefüggés a kétsoros fajták esetében pozitív volt, így összességében a két csoport termésében nem volt jelentős különbség kontroll körülmények között. A kétsoros fajtáknál kontroll kezelés során erős negatív korrelációt állapítottunk meg a teljes biomassa (kalász, szár, levelek) és a fertilitás között, ami teljesen eltűnt az egyszeri stressz hatására (16. ábra, a, c). Ezt a korrelációs változást az magyarázza, hogy a stressz hatására a kétsoros árpák átlagos biomasszája megnőtt, ami segítette a termésbiztonság megőrzését. Általában a nagy biomassa képződés negatívan hat a termés hozamra, mivel a tápanyag a zöldtömegben összpontosul a szemtermés telítődése helyett.

Az egyszeri kezelés következtében jelentős eltéréseket tapasztaltunk a hőstresszt követően felnevelt és learatott fajtákban. Alapvetően mindkét kalásztípusnál hasonló volt a tulajdonságok közötti kapcsolati háló, ami azzal magyarázható, hogy a tartósan magas, 10 napig tartó 35 °C-os hőmérsékletre megegyező módon reagált mind a 28 genotípus (16. ábra, c, d). A két kalásztípus-csoport közti jelentősebb eltérés a szemtermés (GY) és a kalász hossz (EAL) közti korreláció változásának irányában jelentkezett, ami a kétsoros fajtáknál pozitív, míg a hatsorosoknál negatív volt. Összességében megállapítható, hogy a terméskomponensek és a termés közti pozitív korreláció szorosabbá vált a stressz hatás következtében, és ez különösen a hatsoros fajtáknál jelentkezett még kifejezettebben.

A kombinált/ismételt kezelés mind a két kalásztípus esetében hasonló eredményeket mutatott (16. ábra, e, f). Az egyszeri kezeléshez képest viszont jelentős változásokat tapasztaltunk. A terméskomponensek közti kapcsolatok meggyengültek, különösen a kétsoros fajtacsoportban. A kombinált stressz hatására mind a két kalásztípusnál pozitív szignifikáns korrelációt számítottunk a szemtermés és az átlagos szemtömeg, valamint a szemszám között, ami azzal magyarázható, hogy a termés csökkenés hasonló mértékben a fő- és mellékkalászok esetében is kimutatható volt. A szemtermés és a fertilitás között is pozitív összefüggést mutattunk ki, ami azt jelezte, hogy a hőstressz következtében csökkenő fertilitási ráta korrelált a szemtermés

csökkenésével (16. ábra, e, f). A magas hőmérséklet sterilizálta a pollenszemeket, ennek következtében a megtermékenyítés nem történhetett meg, tehát a szemkötés jelentősen csökkent. A stresszhatást követően a hatsoros fajták terméskomponensei között szoros pozitív korreláció volt megfigyelhető. Ilyenek voltak az átlagos szemtömeg, átlagos szemszám, főkalász szemtömeg, főkalász szemszám, és a fertilitási index paraméterei. Az adatok alapján a hatsoros árpánál mind az egyszeri mind a kombinált hőstressz nagyobb termésnövekedést váltott ki és csak kevés hatsoros fajta mutatott ez alól kivételt.

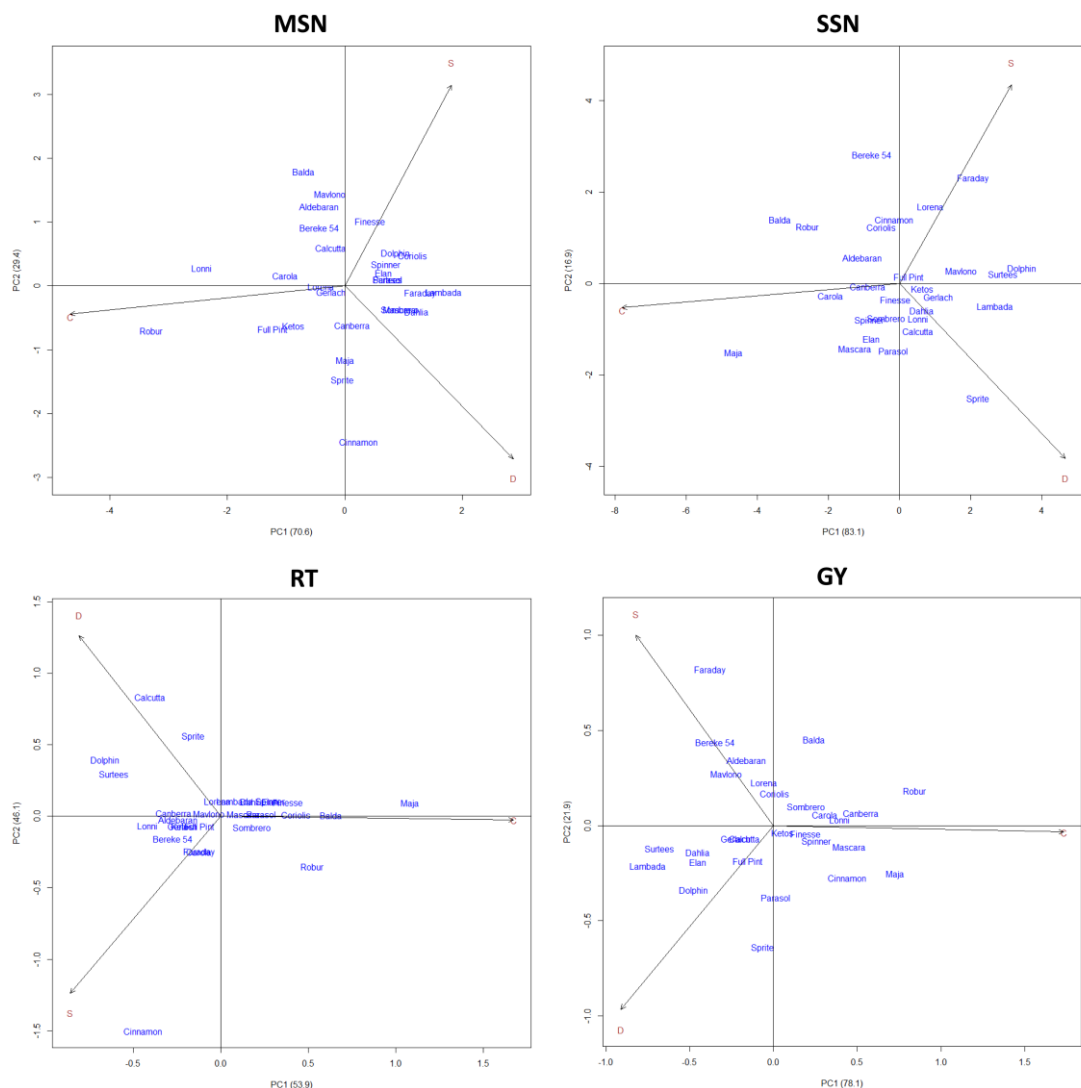
4.2.3. A genotípus és a kezelés közötti kölcsönhatások

A 28 fajta vonatkozásában készítettünk egy additív hatás és többszörös kölcsönhatás modell (AMMI) elemzést is (genotípus \times kezelés) a 16 vizsgált tulajdonság szempontjából. Az additív főhatások és multiplikatív interakció (AMMI biplot) egy olyan grafikus ábrázolás, amely a főkomponens (PC1 és PC2) pontszámokon alapul, és összetett információval szolgál. Az AMMI felfedi és következtetéseket von le a bonyolult genotípus-környezet interakcióról, amely magában foglalja a jelen esetben a többkezelésű kísérlet elemzést, és lehetővé teszi a genotípusok széles vagy szűk spektrumú alkalmazkodóképességének észlelését.

Az AMMI elemzéssel készült ábra a genotípus és a környezet kölcsönhatását (GE – Genotype \times Environment) szemlélteti (17. ábra). A vektorok iránya és hossza szemlélteti egy adott paraméterre gyakorolt stresszhatást, illetve a fajták stresszre adott válaszreakcióit. Az AMMI plot a környezet vektorát használja a megkülönböztető képesség mérésére, azaz minél hosszabb a környezeti vektor, annál nagyobb az adott környezeten belül a genotípusok közti szórás. Ezáltal a genotípusok jobban megkülönböztethetőek. A biplot középpontja (0, 0) és négy különböző szektorra van osztva. Hasonlóan a biplot origójától távol elhelyezkedő genotípusok a legjobb genotípusoknak tekinthetőek abban a környezetben (kezelés), amit az adott negyed jelenít meg. A környezeti vektorok és a genotípus távolsága jelzi a környezet és a genotípus közötti kölcsönhatás mértékét. A biplot koordináta rendszer origójánál összezsúfolt genotípusok azonos választ adnak az összes tesztelt kezelésre, ellentétben azokkal a genotípusokkal, amelyek távolabb vannak egymástól (AKTER et al. 2014). A biplot középpontjától távol elhelyezkedő genotípusok ellenállóbbak az adott kezeléssel szemben, mint a biplot origójához közeli genotípusok.

A távolságok a fajták és a vektorok között azt mutatják meg, hogy mely kezelések hatására viselkedett kiemelkedően az adott fajta, ezzel segítve az adott környezetben

a legjobban teljesítő genotípusok hatékony szelekcióját. Az AMMI biplot modell első két főkomponense (PC1, PC2), amelyek a minden esetben a 100%-át magyarázták a G+G×E (genotípus és a genotípus és a környezet kölcsönhatása) interakció változásának a főkalász szemszám (17. ábra: MSN), a mellékkalász szemszám (17. ábra: SSN), reprodukív hajások száma (17. ábra: RT) és a szemtermés (17. ábra: GY) esetében. Ennek megfelelően a kontrollra és a két kezelésre tesztelt árpa genotípusok interakcióját a genotípus és a kezelés (speciális környezeti feltétel) első két főkomponense vetíti elő. Az additív főhatások és multiplikatív interakciók (AMMI) 28 genotípusra és 3 környezetre (kontroll (C), egyszeri kezelés (S) és a kombinált kezelés (D) vonatkoznak (17. ábra).



17. ábra. Az AMMI biplot a genotípus és környezet közötti kölcsönhatásokat ábrázolja a vektorok iránya és hossza segítségével. A vektorok végeinél elhelyezkedő „C” betű jelöli a hőstressz kezeléseknél a kontroll értékeinek irányát, az „S” betű jelöli az egyszeri kezelés irányát, a „D” betű pedig a kombinált kezelést. A fajták a koordinátarendszeren helyezkednek el a kezeléseknél a hatásuknak megfelelően.
Jelmagyarázat: MSN: főkalász szemszám, SSN: mellékkalászsorszám, RT: reprodukív oldalhajászsorszám, GY: szemtermés

A koordináta-rendszerben az origóhoz közelebb eső fajták tartoznak általában a kisebb terméshez, oldalhajtásszámmal és átlagos szemtömeggel és szemszámmal rendelkező genotípusok közé. A koordináta-rendszer külső traktusában a nagyobb terméshez fajták helyezkednek el (17. ábra).

A főkalász szemszám esetében a Lonni, Carola, Lorena, Gerlach, Balda, Surtees, Faraday és Lambada genotípusok (17. ábra: MSN); a mellékkalászok szemszáma esetében a Canberra, Full Pint, Ketos és a Surtees genotípusok (17. ábra: SSN); reprodukciós hajtásszám esetében a Canberra, Mavlonó, Mascara, Parasol, Coriolis és Balda (17. ábra: RT); a szemtermés esetében a Ketos, Finesse és Lonni genotípusok (17. ábra: GY) megközelítőleg nulla értéket kaptak a PCA1 tengelyen, ami azt jelenti, hogy ezeket a genotípusokat kevésbé befolyásolta a környezet. Azonban néhány genotípus átlag alatti teljesítményt mutatott, általában a nemesítők olyan genotípusokat preferálnak, amelyek bő termést hoznak és ezt stabilan képesek teljesíteni a változó környezeti viszonyok között is. Azok a genotípusok, amelyeknek a PCA1 értékei a velük azonos irányú vektorok mentén a biplot nulla vonalától távolabb esnek jobban alkalmazkodtak egy adott környezethez, ezt MURPHY és munkatársai (2009) is alátámasztották adaptációs kísérletek során.

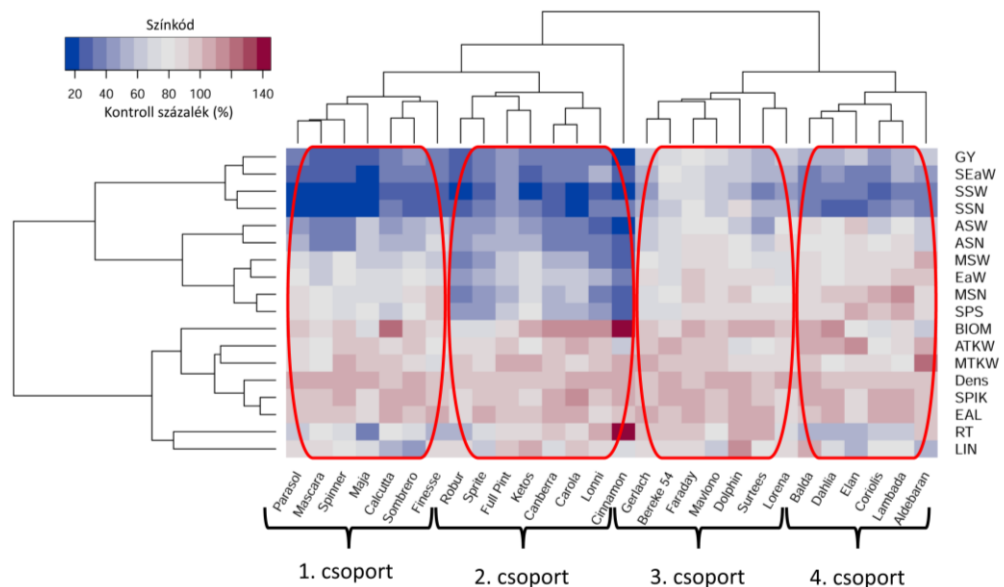
Ha a PCA1 értéke egy genotípus vagy környezet esetében közel van a nullához, akkor kis interakciós hatásról beszélhetünk. Abban az esetben, ha a genotípus és a környezet ugyanazt a szintet éri el a PCA tengelyen, pozitív interakcióról beszélhetünk, egyéb esetben negatív interakció áll fenn (Oladosu et al. 2017).

A többkezeléses kísérlet fő célja az árpa genotípusok értékelése volt különböző hőstressztűrési skálán, annak érdekében, hogy azonosítsuk a magasabb ellenállóképességgel rendelkező genotípusokat. A többváltozós (AMMI biplot) statisztikai eredmények alapján a tesztelt genotípusok három fő csoportba sorolhatóak. Az első csoport genotípusai olyanok, amelyek jelentősebb mértékben stabilak a hőstresszel szemben és magas terméspotenciállal rendelkeznek. Ehhez a csoporthoz tartoznak a Bereke 54, Aldebaran, Mavlonó és Dolphin fajták, amelyek jól alkalmazkodnak a különböző környezetekhez is. A második kategória meghatározó tulajdonsága a jó stabilitás, de ez közepes terméshez párosul. Ebbe a csoportba tartozott a Maja, Sprite, Faraday fajta. Az utolsó csoportra az volt jellemző, hogy alacsony termésrel, de magas stabilitással rendelkeztek. Ebbe a csoportba tartoznak a Lambada, Surtees fajták, amelyek ideálisak lehetnek extenzív körülmények között gazdálkodók számára.

Az első csoport fajtái nemesítési alapanyagként szolgálhatnak, mivel kiemelkedő regenerációs képességgel rendelkeznek a magas hőmérsékleti stressz után.

4.2.4. Az árpafajták egyszeri hőstresszre adott válaszreakciói

Az egyedi fajtareakciók részletesebb értékelése és a tulajdonságok mértékegység és nagyságrend eltéréseinek kiegyenlítése érdekében hőtérképet készítettünk oly módon, hogy minden fajta esetében a kontroll kezelés %-ában fejeztük ki az egyes stresszkezelésekben mért tulajdonságokat. Ez a mátrix szolgált a hőtérkép elkészítésére, aminek alapján egyidejűleg tudtuk a tulajdonságokat és a genotípusokat is csoportosítani a hőstressz reakciójuk alapján (18. és 23. ábra). A hőtérképeket a genotípusok és a tulajdonságok UPGMA-módszer alapján számolt összevont dendrogramjai szerint rendeztük.



18. ábra. Egyszeres hőstressz kezelés hőtérképe 28 árpafajta 18 tulajdonságáról dendrogram ágrajzokkal kiegészítve (A színek jelöli az értékek változását a kezelés hatására a kontroll értékekhez képest).

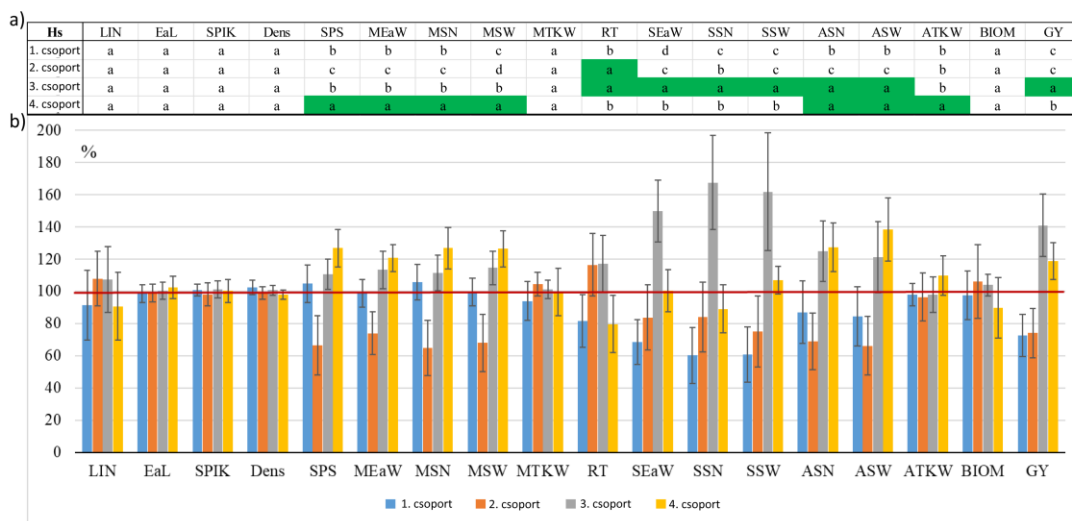
(Jelmagyarázat: GY: szemtermés, SEaW: Mellékkalászok tömege, SSW: mellékkalász szemtömeg, SSN: mellékkalász szemszám, ASW: átlagos szemtömeg, ASN: átlagos szemszám, MSW: főkalász szemtömeg, EaW: Főkalásztömeg, MSN: főkalász szemszám, SPS: Kalászonkénti kalászkaszám, BIOM: Biomassza, ATKW: Átlagos ezerszemtömeg, MTKW: Főkalász ezerszemtömeg, Dens: Kalászsűrűség, SPIK: Kalászonkénti kalászkaszám, EAL: Kalász hosszúság, RT: reprodukív oldalhajtásszám, LIN: utolsó szártaghossz)

A dendrogram segítségével egy jól átlátható csoportosítást kaptunk mind a genotípusok, mind a tulajdonságok esetén. Az egyszeri kezelés során az egyes fajtacsoportok teljesen eltérő védelmi mechanizmust alakítottak ki a tartósan magas,

10 napos stressz kezeléssel szemben (18. ábra). A piros mezők nagyrészt a biomassa, kalászsűrűség, kaláshossz, oldalhajtásszám morfológiai paraméterek esetében voltak megfigyelhetők, ami azt jelenti, hogy a kontrollhoz képest a stresszkezelt fajták ezekben a tulajdonságokban túlteljesítettek, ami az egyedi alkalmazkodási formájukra utal. Többek között, nagyobb biomassa tömeget hoztak létre, több oldalhajtást generáltak, ami következtében nőtt a párologtatási felület, ezáltal a növény könnyebben adaptálódott a hőséggel szemben, mivel a vízellátásuk optimális volt a kísérlet során. Ennek ellenére általános tendencia, hogy a fajták szemtermése kisebb – nagyobb mértékben csökkent, ami elősorban a növényenkénti összes szemszám és szemsúly jelentősebb visszaesésének a következménye. Az árpafajták a hőstressz reakcióik alapján négy csoportot alkottak (18. ábra). A fajtakör első és második csoportjában esett vissza legnagyobb mértékben a szemtermés. Ezen belül a második csoport tartalmazta a legérzékenyebb fajtákat, mivel náluk a fő- és az átlagos kalász paraméterek is jelentősen lecsökkentek. A negyedik csoport hőtűrése jobb volt az első kettőnél, míg a harmadik csoport tartalmazta a hőstresszt legnagyobb mértékben toleráló árpafajtákat. Mind a négy csoport eltérő mértékben ugyan, de tartalmazott két és hatsoros fajtákat is.

A statisztikai elemzések során megállapítottuk, hogy az egyszeri hőstressz kezelésben szignifikáns különbségek mutatkoztak a csoportok átlagai között a Tukey-teszt alapján, elsősorban az egyes terméskomponensek, és a szemtermés esetében (19. ábra a). A 3. és a 4. csoport kiemelkedett a termésátlag szempontjából a másik két csoporthoz viszonyítva (20. ábra). A terméskomponenseket részletesebben elemezve megállapítható, hogy más–más stratégiát követtek az egyszeri hőstresszel szemben. A 3. csoport megnövekedett produktív oldalhajtás számmal jellemezhető. Ennél is jelentősebb változás volt azonban az, hogy a mellékkalászokban a többi csoporthoz képest kiemelkedő terméshozamot produkáltak, ezzel kompenzálva a főkalászt ért hőstressz okozta főkalász szemszám és szemsúly visszaesést. A 4. csoportban ennek a fordítottját figyelhettük meg, mivel a stresszkezelt főkalászok kontroll közeli átlagértékeket teremttek, viszont a produktív oldalhajtásszám és a mellékkalászok szemtermése nagyobb mértékben csökkent. Összességében, a legnagyobb szemtermést a 3. csoporthoz tartozó árpafajták adták. Ezekre a fajtákra a stressz megszűnését követő, az oldalhajtásokban érvényrejutó jelentős kompenzációs képesség volt a fő jellemző. A 4. csoport adta a második legnagyobb szemtermést, mivel az ebbe a csoportba tartozó fajták voltak az igazán hőstressz toleráns genotípusok, mivel a stresszkezelés alatt képesek voltak fenntartani a stresszelt

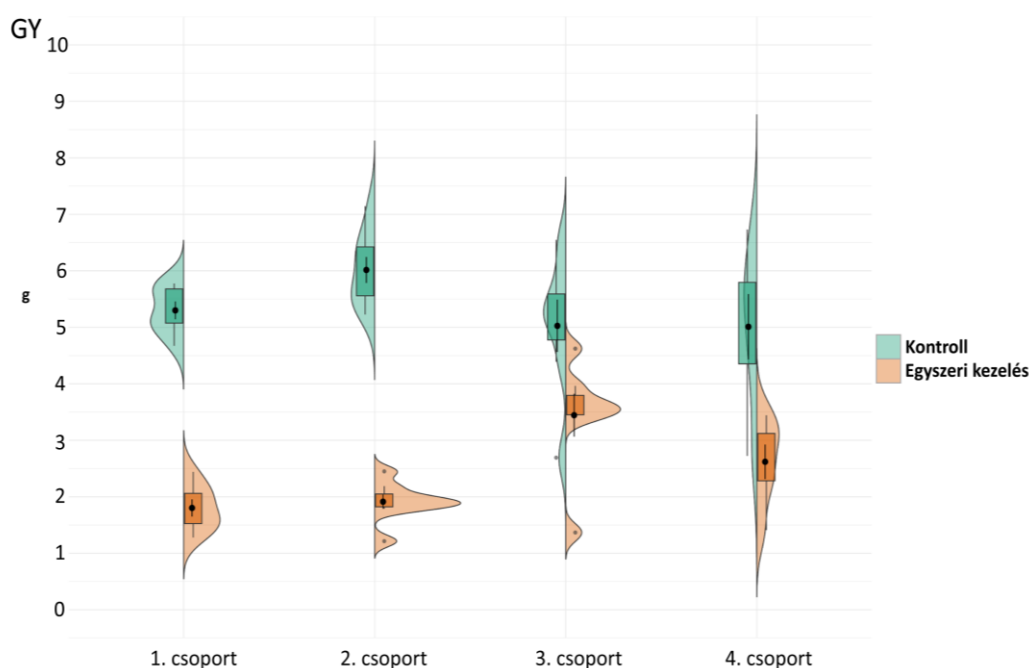
főkalászok számszámát és számsúlyát, de hiányzott belőlük a stressz megszűnte utáni kompenzációs képesség.



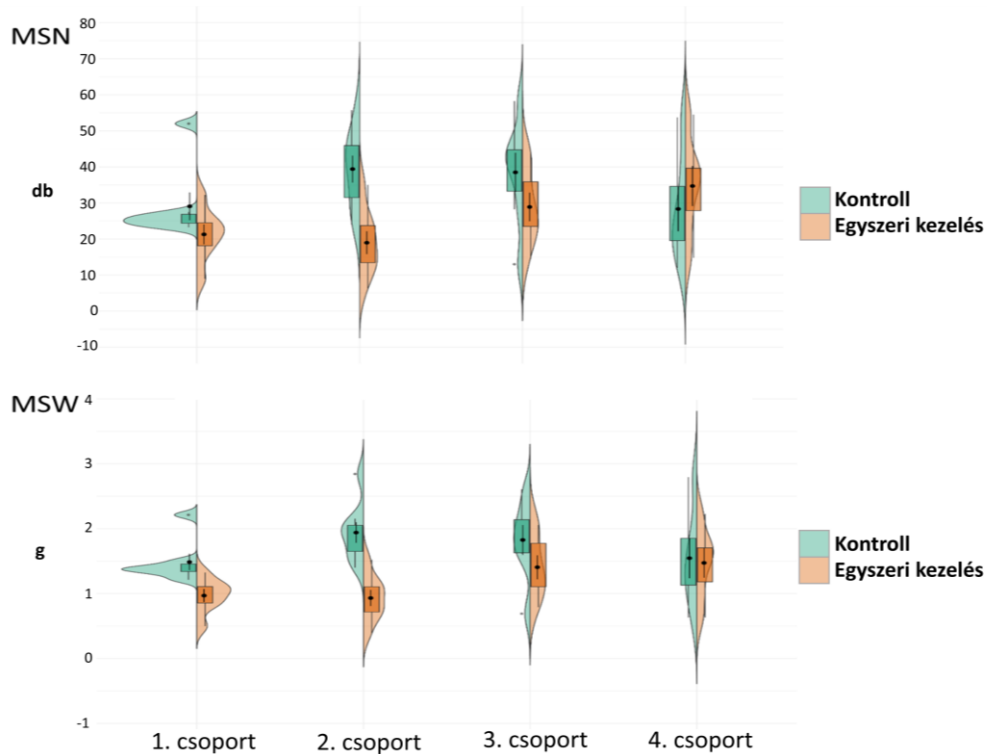
19. ábra. Az egyszeri hőstresszkezelésben azonosított négy árpafajta csoport stresszelt tulajdonságai alapján. **a)** Kezelt fajták csoportosítása alapján a kontroll fajták csoportjai között mutatott szignifikanciája Tukey-tesztel végzett statisztikai elemzése. **b)** Egyszeri stressz kezelés alapján készített csoportok között látható szignifikáns különbség Tukey-tesztel. **c)** Az egyszeri hőstresszkezelésben azonosított négy árpafajta csoport stresszelt tulajdonság átlagértékei (\pm szórás) a 28 fajta stresszkezelt főátlagának százaléklában kifejezve (100% - piros vonal).
 Jelmagyarázat: LIN: utolsó szártaghossz, EaL: kalász hossz, SPS: kalászkánkénti számszám, DENS: kalászsűrűség, SPIK: kalásonkénti kalászkaszám, EaW: Főkalásztömeg, MSN: főkalász számszám, MSW: főkalász szemtömeg, MTKW: főkalász ezerszemtömeg, RT: reprodukív oldalhajtásszám, SEaW: Mellékkalász szemtömeg, SSN: mellékkalász számszám, SSW: mellékkalász szemtömeg, ASN: átlagos számszám, ASW: átlagos szemtömeg, ATKW: átlagos ezerszemtömeg, BIOM: teljes biomassa, GY: szemtermés

A hegedű plotokon (violin-plot) látványosan kirajzolódik a négy fajtacsoport terméskomponenseinek stresszkezelésre bekövetkezett változásai (20, 21 és 22. ábra). Ez a módosult doboz ábra megfelelőképpen vizualizálja az adatok minimum és maximum kvartiliseit, illetve a medián értékeket. A színes tartományok (zöld, narancssárga) pedig rálátást adnak az értékek eloszlásán át a kontroll és az egyszeri kezelés közötti reakciótípusokra az egyszeri hőstresszkezelésben azonosított négy reakciótípust képviselő árpafajta csoportban. A 20. ábra mutatja be a szemtermés eredményeket, ami a fő- és mellékkalászok összes szemtömegét jelölik. Ezen az ábrán jól kirajzolódik és visszaigazolódik a hőtérképpel kapott csoportosítás. A 3. csoport szemtermését csökkentette legkevésbé az egyszeri hőstressz, ezt követte a 4. csoport, míg az 1. és 2. csoport termőképessége jelentősen visszaesett. A 21. ábrán a

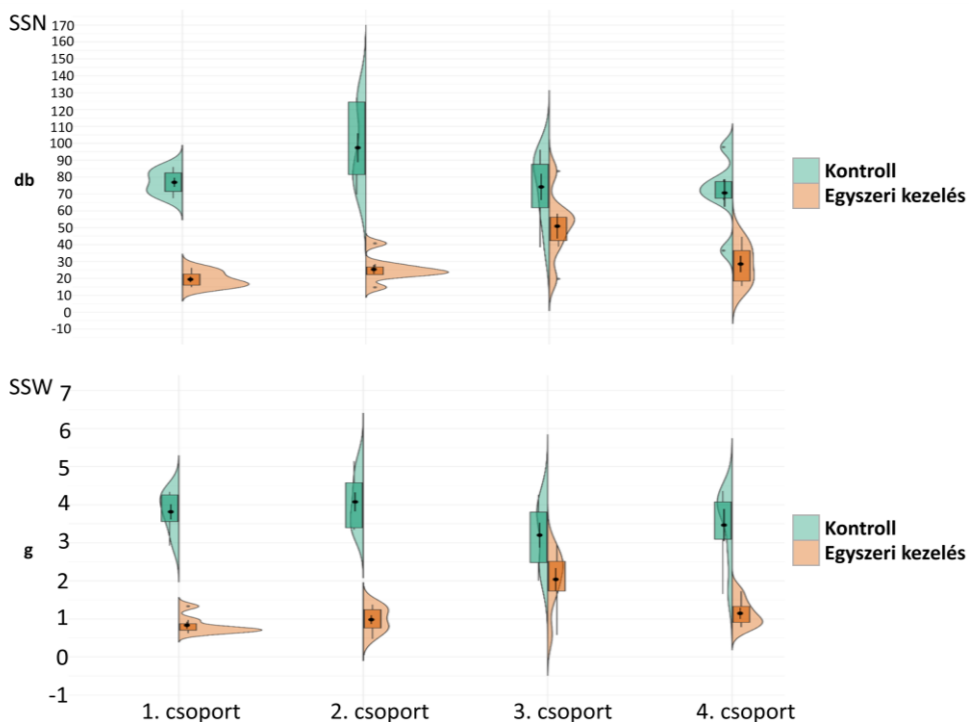
főkalász szemszám és tömeg adatok változása látható. A 2. csoportban volt a legfeltűnőbb a stressz hatására bekövetkezett csökkenés mindkét vizsgált paraméternél. Az 1. csoport fajtáira a kontroll kezelésben is az alacsonyabb értékek voltak a jellemzők. Ez a csoport rendelkezett a legkisebb főkalász szemszámmal és szemsúllyal, ami csak kismértékben csökkent a stresszkezelés hatására. A két jó stresszreakcióval rendelkező csoport közül a 3. csoport főkalász paramétereit a stressz kismértékben csökkentette, míg a 4. csoportét alig befolyásolta. A 22. ábrán a mellékkalászok teljes szemszáma és szemtömege látható, ahol a csoportok értékeinek változása szintén jelentősen különbözött a kezelés hatására. A mellékkalásznál is hasonló tendenciát figyeltünk meg, tehát az 1. és 2. csoport sokkal rosszabbul reagált a stressz kezelésre, mint a 3. és a 4. csoport.



20. ábra. Az egyszeri hőstressz során azonosított négy reakciótípusú árpafajta csoport növényenkénti szemtermés (GY) eloszlása a kontroll és a hőstressz kezelésben.



21. ábra. Az egyszeri hőstressz során azonosított négy reakció típusú árpafajta csoport főkalász szemszám (MSN) és szemtömeg (MSW) értékeinek eloszlása a kontroll és a hőstressz kezelésben.

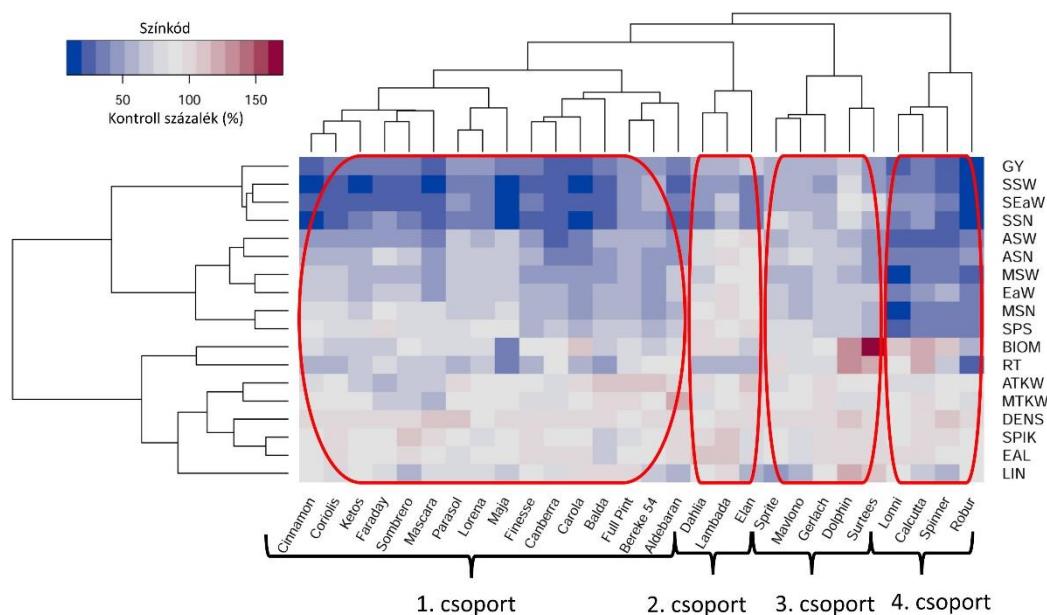


22. ábra. Az egyszeri hőstressz során azonosított négy reakció típusú árpafajta csoport mellékkalászainak szemszáma (SSN) és szemtömegének (SSW) eloszlásai a kontroll és a hőstressz kezelésben.

4.2.5. Az árpafajták kombinált hőstresszre adott válaszreakciói

Megvizsgáltuk azt is, hogy hogyan változik az árpafajták stresszre adott válaszreakciója abban az esetben, ha a stressz ismétlődően fordul elő. Ennek

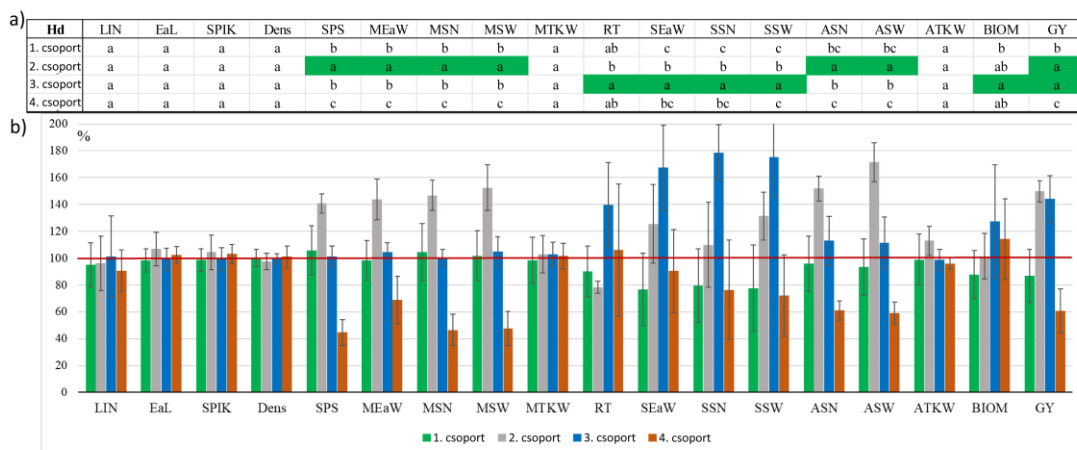
érdekében a növényeket kétszer tettük ki stresszkezelésnek. Az első stresszhatás fiatal korban bokrosodás végén, szárbaindulás elején érte őket, majd egy regenerálódási periódus után a kalász hasban stádiumban ismét hőstressz kezelést kaptak. A hőtérek alapján megállapítható, hogy az ismételt hőstressz kezelés esetében a 16 vizsgált tulajdonság kontroll százalékhoz viszonyított értékei többségében negatív irányba változtak (23. ábra). Az egyszeres kezeléshez viszonyítva a kétszeres hőstressz kezelt növényeknél erősebb negatív válaszreakciót figyeltünk meg, ami megmutatkozott a morfológiai és a terméskomponens adatokban is. A terméskomponensek esetében, az ezerszemtömeg változásai tértek el jelentősebben az egyszeres stressztől. Míg a szemszám csökkenést az egyszeres stresszben a növények gyakran ellensúlyozták az ezerszemtömeg növelésével, az ismétlődő stressz esetében ez a kompenzáló képesség jobbra elveszett. Ez részben annak tudható be, hogy az ismétlődő stressz esetében a tápanyag transzlokációt és a növény hűtését párolgató felülettel elősegítő biomassza és egyéb morfológiai tulajdonságok is jelentősen csökkentek vagy romlottak.



23. ábra. Kombinált hőstressz kezelés hőtéreképe 28 árpafajta és 18 tulajdonságáról készült ágrajzokkal kiegészítve (A színskála jelöli az értékek változását a kezelés hatására a kontroll értékekhez képest).

(Jelmagyarázat: GY: szemtermés, SSW: mellékkalász szemtömeg, SEaW: Mellékkalászok tömege, SSN: mellékkalász szemszám, ASW: átlagos szemtömeg, ASN: átlagos szemszám, MSW: főkalász szemtömeg, EaW: Főkalásztömeg, MSN: főkalász szemszám, SPS: Kalásonkénti kalászkaszám, BIOM: Biomassza, RT: reprodukzív oldalhajtásszám, ATKW: Átlagos ezerszemtömeg, MTKW: Főkalász ezerszemtömeg, DENS: Kalászsűrűség, SPIK: Kalásonkénti kalászkaszám, EAL: Kalászhosszúság, LIN: utolsó szártaghossz)

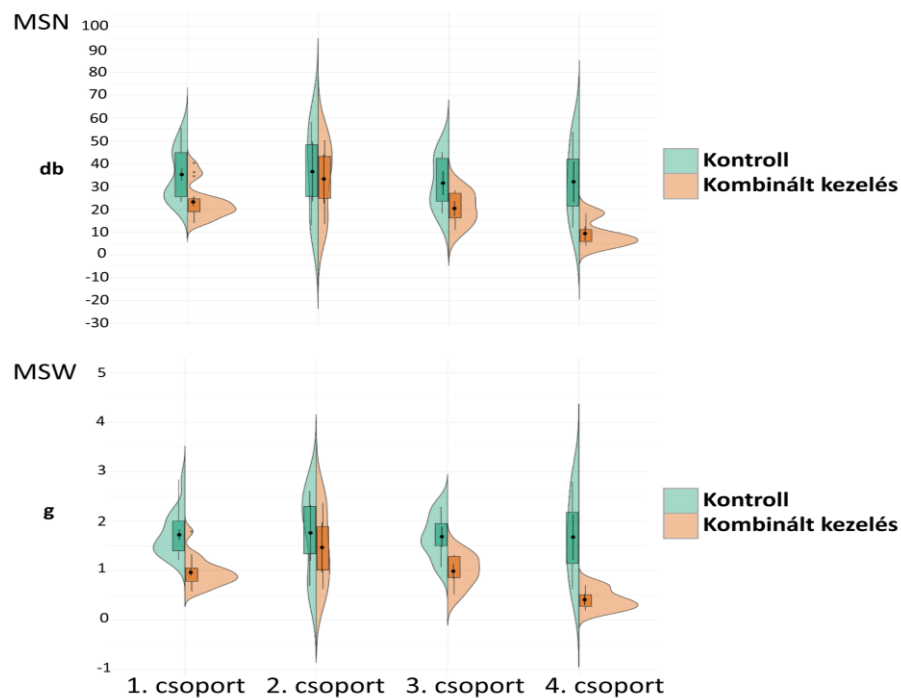
Az ismétlődő stresszkezelés esetében az árpafajták többsége hasonlóan viselkedett, amitől csak néhány fajta válaszreakciója tért el szignifikánsan. A statisztikai elemzés alapján az árpafajták a kombinált kezelésben is négy csoportra oszlottak, de jelentős eltérés volt az egyes csoportba tartozó fajták száma között is (23. ábra). Azt fontos kiemelni, hogy a csoportok pozíciója, a mutatott reakciótípusa és összetétele nem azonos az egyszeres stresszben azonosított csoportéval, amit a 24. ábra b) grafikonjának eltérő színezésével is jelöltünk. A legnagyobb létszámú az 1. csoport volt, amely 16 fajtát tartalmazott, míg a legkisebb a három fajtát magába foglaló 2. csoport. A kombinált kezelésnél a 2., 3. és a 4. csoport reakciói elkülönültek el a legtöbb fajtát magába foglaló 1. csoporttól. A 2. csoportot (3 fajta) a főkalászok és az egész növényre jellemző átlagos kalász paraméterek kedvezőbb értékei különítették el a többi csoporttól, ami azonban együjtjárt a kevesebb oldalhajtás számmal. A 3. csoport fajtáit (5 fajta) viselte meg legkisebb mértékben az ismétlődő stressz, tehát minden termést meghatározó paraméterben a legjobban teljesítettek. Ezzel szemben a 4. csoportban (4 fajta) találhatóak a legérzékenyebb árpa genotípusok, mivel nemcsak a főkalász paraméterei csökkentek le erőteljesen, de a mellékkalászokéi is. Az 1. csoport a mellékkalász adatok alapján a 4. csoporthoz hasonlított, viszont jobb fő- és átlagos kalász adatokkal rendelkezett, így ezek a fajták képviselték az átlagos termésmennyiséget.



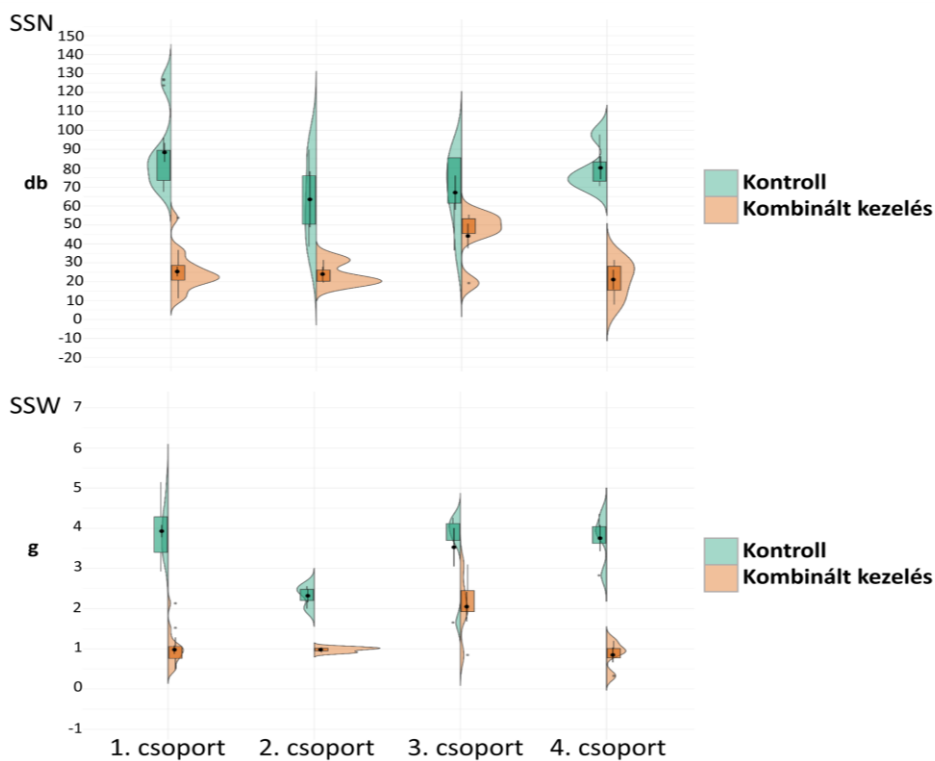
24. ábra. Az ismétlődő hőstresszkezelésben azonosított négy árpafajta csoport stresszelt tulajdonság átlagértékei (\pm szórás) a 28 fajta stresszkezelt főátlagának százaléklában kifejezve (100% - piros vonal).

Jelmagyarázat: LIN: utolsó szártaghossz, EaL: kalász hossz, SPS: kalászkánkénti szemszám, DENS: kalászsűrűség, SPIK: kalásonkénti kalászkaszám, EaW: Főkalásztömeg, MSN: főkalász szemszám, MSW: főkalász szemtömeg, MTKW: főkalász ezerszemtömeg, RT: reprodukív oldalhajtásszám, SEaW: Mellékkalász szemtömeg, SSN: mellékkalász szemszám, SSW: mellékkalász szemtömeg, ASN: átlagos szemszám, ASW: átlagos szemtömeg, ATKW: átlagos ezerszemtömeg, BIOM: teljes biomassa, GY: szemtermés

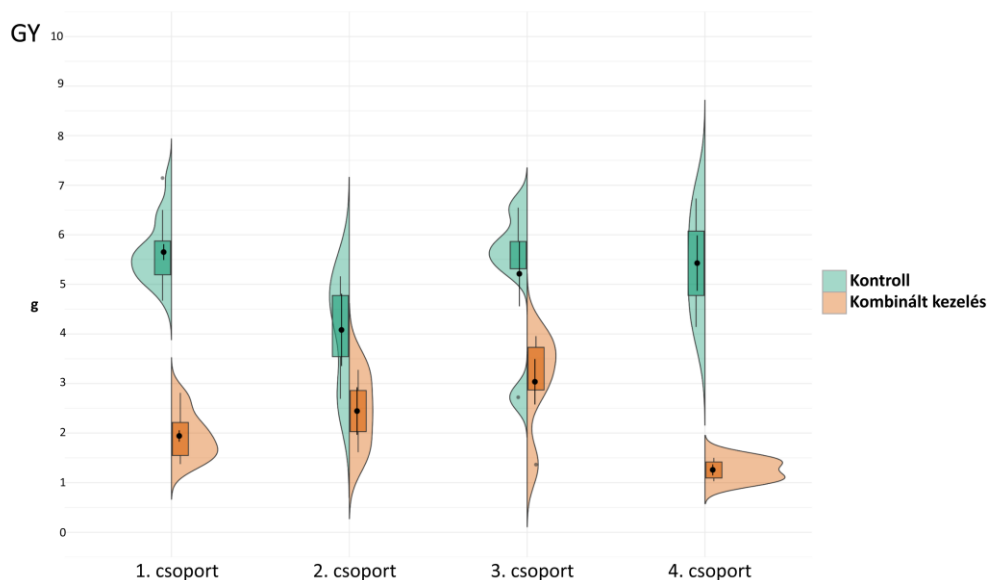
A 28 árpafajta ismétlődő hőstresszben mért tulajdonságainak főátlagaihoz viszonyított csoport átlagok ábrázolása, megerősítette a hőtérkép alapján tett megállapításainkat (24. ábra, b). Ebben a kezelésben két csoport volt képes a szemtermésben is megmutatkozó nagyobb szintű stabilitásra (2. és 3. csoport). Ez a két csoport eltérő stratégiával rendelkezett a stresszhatás kompenzálására. Mivel a második stresszkezelést a növények a kalász hasban stádiumban kapták, így a stressz a főkalász szemkötő és szemtelítődési képességeire hatott elsősorban. Az oldalhajtásokban lévő kalászok már a regenerációs fázisban, optimális körülmények között fejlődhettek. Ennek tükrében a 2. csoport, amely a stressz alatt is képes volt jobban megtartani a főkalász fertilitását, jobb stressztűrő képességű volt, mint a 3. csoport, mely utóbbit inkább a kompenzációs képesség jellemzett. A 3. csoportban ugyanis a stresszelt főkalász paraméterei átlagosak voltak, de ehhez kiemelkedően magas összes mellékkalász szemszám és szemtömeg társult. Megállapítható, hogy ebbe a csoportba tartozó fajták nem az ellenállóképességükkel értek el átlagon felüli terméshozamot, hanem a nagyfokú alkalmazkodóképességük tette lehetővé a hozam stabilitás megőrzését. Ebben a kontrollált kísérleti elrendezésben jól látható volt, hogy ez utóbbi stratégia - a stressz kompenzációs képesség - nagyobb hatékonyságúnak bizonyult a növény összes szemtermése szempontjából mind az egyszeres, mind az ismétlődő hőstressz esetében. A csoportátlagokból kiolvasható eredményeket részletesebben mutatják be a csoportokon belüli eloszlási viszonyokat is szemléltető hegedű ábrák (25. ábra, 26. ábra és a 27. ábra).



25. ábra. Az ismétlődő hőstressz során azonosított négy reakciótípusú árpafajta csoport főkalász szemszám (MSN) és szertömeg (MSW) érték eloszlásai a kontroll és a kombinált hőstressz kezelésben



26. ábra Az ismétlődő hőstressz során azonosított négy reakciótípusú árpafajta csoport mellékalászi szemszám (SSN) és szertömeg (SSW) eloszlásai a kontroll és a kombinált hőstressz kezelésben.



27. ábra. Az ismétlődő hőstressz során azonosított négy reakciótípusú árpafajta csoport növényenkénti szemtermés (GY) eloszlásai a kontroll és a kombinált hőstressz kezelésben.

4.2.6. Stressz tolerancia indexek alkalmazása a szelekcióban

A tolerancia a válaszreakciók függvényében alakult a 28 fajta többségében, amihez a kalásztípus, mint genetikai sajátosság hozzájárult, de az eredményeink alapján nem ez a tényező határozta meg a tolerancia mértékét. Az 5. táblázatban azt mutatjuk be, hogyan teljesített a termésstabilitást és a hozamot illetően a fitotroni klímakamrás körülmények között a teljes fajtakör a kezelések hatására. A táblázatban a kontroll termés-eredmények és a kezeléseket követő termés reakciók függvényében rangsoroltuk a genotípusokat. A 28 fajta adott paraméterének képletbe helyettesített változó értékei alapján az iPASTIC (növényi abiotikus stressz index kalkulátor) programmal készítettük el a besorolást. Ez a szoftver, egy úgynevezett „online toolkit” a stressz index könnyebb és gyorsabb kiszámításához, minden fajtát minden vizsgált paraméter indexe alapján kategorizál, alapvetően a tolerancia index és a termés stabilitási index szerint.

Az egyszeri stresszkezelés hatásának elemzése során a Dolphin, a Mavlonó mellett a Faraday és Bereke 54 fajták jó szintű ellenállóságot mutattak a tartósan magas hőmérsékleti viszonyokkal szemben a terméseredmények, a termés stabilitási index és a hőstressz tolerancia index értékek alapján is (5.táblázat).

A kombinált kezelés hatására a terméshozam a Dolphin, Mavlonó, Elan, Lorena és a Sprite fajtáknál maradt a legjobb. Emellett a termés stabilitás szempontjából a Dolphin, Elan, Lambada és a Mavlonó volt kiemelkedő, viszont a Lambada alapvetően a 28 fajta közül a legkisebb terméshozammal rendelkező genotípus, tehát keveset terem, de magas fokú stabilitással rendelkezik.

A statisztikai elemzések eredménye alapján a Dolphin és a Mavlonó két- és hatsoros árpafajtát hőstresszre toleránsként azonosítottuk, és ezen fajtákkal további genetikai vizsgálatokat és bioinformatikai elemzéseket végeztünk. A stressz tolerancia index számítások eredményét is figyelembe véve, a Faraday, Bereke 54 és Lorena fajták is forrásként használhatóak a magas hőmérséklettel szembeni stressztűrőképesség javítására irányuló keresztezési programban. Az említett fajták esetében a termés stabilitási index minden esetben 0,7 feletti volt. Úgy gondoljuk a szelektált fajták gén-változatait együttesen vizsgálva jelentősebb következtetéseket vonhatnánk le az abiotikus stressz tolerancia szempontjából.

5. táblázat: Az iPASTIC szoftverrel készített szemtermés alapján meghatározott besoroló rendszer, ahol az egyszeri és kombinált stresszt követően mért szemtermést, a stressz tolerancia index és a termés stabilitási index alapján kategorizáltuk 1-től 28-ig. A 1-es szám jelöli a legjobb értékekkel rendelkező genotípust, a 28-cal jelölt fajta pedig a legrosszabbnak bizonyult az adott paraméter ill. index tekintetében.

Genotípus	Kalásztípus	Kontroll Terméshozam	Egyszeri Stressz Terméshozam	Egyszeri Stressz Tolerancia Index	Egyszeri Stressz Termés Stabilitási Index	Kombinált Stressz Terméshozam	Kombinált Stressz Tolerancia Index	Kombinált Stressz Termés Stabilitási Index
Maja	Hatsoros	7,15	16	10	24	11	6	20
Gerlach	Hatsoros	5,87	7	5	8	4	3	6
Full Pint	Hatsoros	5,23	10	13	13	8	10	10
Spinner	Kétsoros	4,99	27	26	27	27	26	27
Finesse	Kétsoros	5,57	15	15	18	15	16	17
Faraday	Kétsoros	4,67	3	7	1	19	23	16
Aldebaran	Hatsoros	5,21	9	9	6	13	15	13
Lonni	Hatsoros	5,86	18	16	23	21	18	24
Ketos	Hatsoros	5,14	17	20	16	16	17	14
Dolphin	Kétsoros	5,62	5	6	4	1	2	1
Robur	Hatsoros	6,73	20	14	25	28	24	28
Parasol	Kétsoros	5,14	22	22	22	10	11	12
Balda	Hatsoros	6,50	6	3	10	12	9	19
Cinnamon	Kétsoros	5,62	28	24	28	22	19	23
Coriolis	Kétsoros	5,01	13	17	14	20	22	21
Calcutta	Kétsoros	4,14	23	25	17	24	25	15
Sprite	Kétsoros	5,32	21	21	21	5	7	7
Dahlia	Hatsoros	4,39	12	18	9	9	13	5
Elan	Hatsoros	5,16	8	8	5	3	5	2
Sombrero	Kétsoros	5,78	11	11	15	14	12	18
Surtees	Kétsoros	2,72	26	28	12	26	28	8
Lambada	Kétsoros	2,69	25	27	11	18	27	3
Bereke 54	Hatsoros	5,53	2	4	2	7	8	9
Canberra	Kétsoros	6,40	14	12	19	17	14	22
Carola	Hatsoros	5,57	19	19	20	23	21	25
Lorena	Hatsoros	6,18	3	2	7	6	4	11
Mavlonó	Hatsoros	6,55	1	1	3	2	1	4
Mascara	Kétsoros	5,74	24	23	26	25	20	26

4.2.7. A 28 árpfajta hőstressz kezelésben mért morfológiai és terméskomponens eredményeinek megvitatása

A kiválasztott árpfajták közül a 14 kétsoros és 14 hatsoros kalásztípusú rendelkező fajta az eredményeink alapján teljesen más túlélési és regenerációs stratégiát alkalmazott a tartósan magas hőmérsékleti kezelésekkal szemben (M5.). A vizsgált genotípusok a különböző elemzési és statisztikai analízisek alapján négy, jól elkülöníthető csoportot alkottak. A hierarchikus klaszter analízis algoritmus alapján négy csoportra osztható fel a fajtakör a kezelésre adott termésreakciók alapján. A négy csoportból kettő rosszabbul teljesítő volt, míg a másik két csoport kiemelkedően jól teljesítő fajtákat tartalmazott, de a jó alkalmazkodó és regenerációs képességük és a jobb hőstressz-tolerancia szintjük alapján váltak szét csoportokra. Egy alapvető különbség volt megállapítható a két jól teljesítő csoport között mind a két féle kezelés típus alapján. Az egyik csoportot nagyobb főkalász szemszám és szemtömeggel rendelkező fajták alkották, a másikat pedig főként a kiemelkedőbb mellékkalász szemszám és tömeg alapján különböztethettük meg. A jobb főkalász termésadatokkal rendelkező csoportok mindkét kezelés esetében azt támasztják alá, hogy ezek a genotípusok a hőstressz kezeléssel szemben nagyobb ellenállóságot mutattak, hiszen a kalász hasban stádiumban főként a főkalászt érte a tartósan magas stresszhatás. A másik csoportnál pedig a mellékkalász adatok arra engednek következtetni, hogy a stresszkezelést követően, úgy próbálta a termés kiesést kompenzálni a növény, hogy a mellékkalászok szemkötődésére és szemtelítődésére fordította az energiát a regenerációt követően az adott csoporthoz tartozó fajta.

A 28 árpfajta fenotípusos eredményei alapján létrehozott csoportokon keresztül kiderült, hogy a magas hőmérséklettel szembeni tűrőképesség szempontjából a kalásztípusnak a fajtakör esetében nincs hatása a tolerancia mértékére. Alapvetően más stratégiát alkalmaztak, amit már DODIG és munkatársai (2018) is leírtak, hogy a kétsoros fajtáknál inkább az ezerszemtömeg volt jellemzően nagyobb a hatsoros fajtákhoz viszonyítva. Továbbá a hatsoros fajtáknál azt tapasztalták, hogy sokkal érzékenyebbek a hő- és szárazság stresszel szemben, ugyanis az abiotikus stressz hatására az érési fázisban elszáradtak és lehullottak a levelek a növényekről.

A varianciaanalízis alapján megállapítható, hogy a különböző fejlődési stádiumokban alkalmazott magas hőmérsékleti stressz kezelés bizonyos tulajdonságok esetén jelentős hatással bírt. A kezelési beállításoknak jelentős hatása van az árpfajták terméserejére, így a stressz idejének megválasztása kulcsfontosságú tényező

(Hütsch et al. 2019). Korábbi kutatások és a szakirodalom szerint a korai, bokrosodás végi vagy a szárbainduláskori és a kalász hasban fenofázisokban, illetve antézis előtti stádiumban a legérzékenyebbek a gabonafélék a hőstresszel szemben (Castro et al. 2007, Prasad és Djanaguiraman 2014, Barber et al. 2017). A ZD33-as stádium és a teljes érés (ZD94) közötti egyedfejlődési időintervallumban a hőstressz hatására 19-41%-kal csökkenhet az összes szárrészből származó biomassa tömeg, sőt a növénymagasság is jelentősen kisebb lehet (Hütsch et al. 2019). A fitotroni kísérletben a 28 fajta átlagánál (12. ábra) teljes biomassa csökkenés volt tapasztalható mindkét kalásztípus esetén.

A kombinált magas hőmérsékleti stressz kezelés esetében azt vizsgáltuk, hogy a növények milyen mértékben tudnak alkalmazkodni, ha már egy fiatalkori, rövidebb időtartamú stresszkezelést kaptak (Fan et al. 2018). A kiválasztott árpa fajták esetén, még rosszabbul teljesítettek e kezelési protokollban részesített genotípusok, mint az egyszeres kezelés során. A hőedzés jelensége valós fogalom, azonban több irodalmi forrásban említett „priming”-hatás a 28 fajta döntő többségénél nem volt tapasztalható (Wang et al. 2017, Balla et al. 2021). A hőedzés hatás vizsgálatához a ZD31-es fenofázist választottuk ki, mivel ekkor a növények még rendkívül sérülékenyek, de kisebb időjárási anomáliákkal szemben nagyfokú adaptációs képességgel rendelkeznek, amit már több kutatócsoport is leírt (Zhang et al. 2016, Mendanha et al. 2018). Az irodalmi adatok és a saját eredményeink is azt erősítik, hogy még a mai napig sem tártuk fel a magas hőmérsékleti stresszel szemben adott válaszreakciók komplex összefüggéseit.

4.3. Hőstressz hatása az árpa génexpressziós mintázatára

A hőstressz komoly kihívást jelent a növények számára, és ez alól az árpa (*Hordeum vulgare* L.) faj sem kivétel. A genetikai kód génexpresszió révén történő kifejeződése nélkülözhetetlen a növények adaptációjában és a környezeti változásokra adott válaszreakcióiban. A hőstressz kezelt fajták RNS-ének szekvenálásával az volt a célunk, hogy feltérképezzük a kezelés hatására bekövetkező génexpresszió változásait és meghatározzuk azokat a géneket, amelyeknek a legnagyobb mértékben változott az expressziója a kezelés során. Ezek a gének kulcsfontosságúak lehetnek a hőstressz-tolerancia kialakításában.

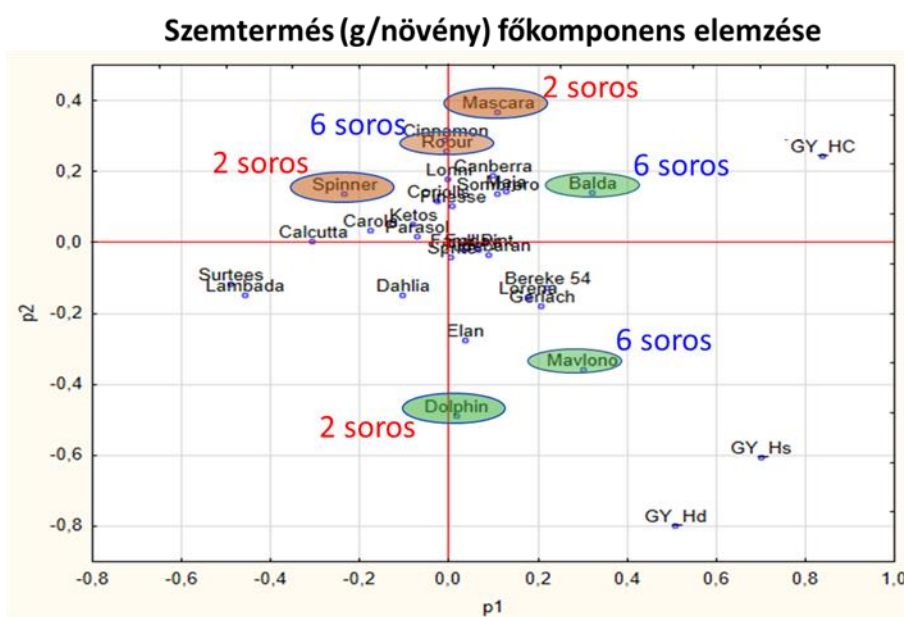
A vizsgálatok eredményei azt mutatták, hogy a hőstressz szignifikáns hatással van az árpa génexpressziós mintázatára és a mintázat változása fajtafüggő volt. A kalász hasban fejlődési állapotban begyűjtött minták alapján meghatároztuk a teljes

genomra kiterjedő génexpressziós változásokat, ami további információt nyújt erről a fenofázisról, ami az egyik legkritikusabb a növények számára.

Az RNS szekvenálási eredmények bioinformatikai kiértékelése során 63295 gént sikerült kiértékelnünk és jellemezni a gének expressziós változásait a kontroll kezeléshez képest. Ezen kísérleti eredmények lehetőséget teremtettek a hőstressz-szel szemben toleránsabb árpa genotípusokban olyan gének azonosítására, amelyek hozzájárulnak az árpa hőstressz-tűréséhez. Ezeknek a géneknek a kedvezőbb fenotípusért felelős alléljai reményeink szerint felhasználhatóak lesznek a nemesítési programokban.

4.3.1. A génexpressziós vizsgálatba vont hat árpafajta jellemzése

A barna (Spinner, Robur, Mascara) és zöld (Dolphin, Mavlonó, Balda) körrel jelölt fajták bizonyultak a legsokoldalúbb genotípusoknak a stresszre adott válaszreakciók és a 6 fajta genetikai diverzitását illetően (28. ábra).



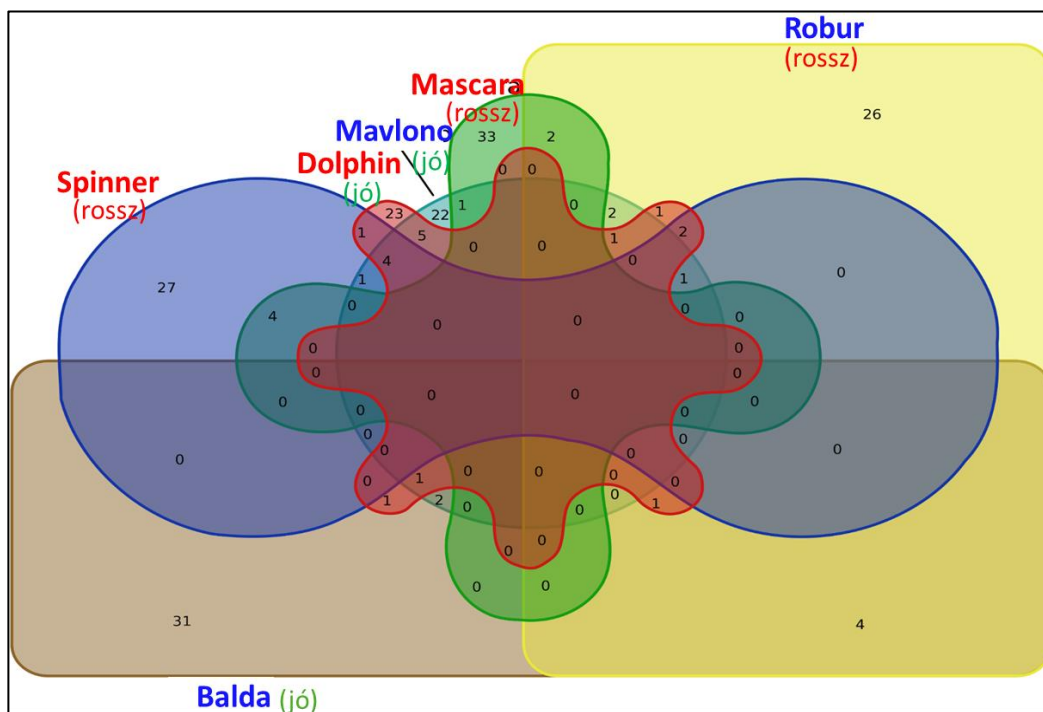
28. ábra. A 28 árpafajta szemtermés adatainak főkomponens-elemzése az egyszeres és ismételt hőstressz-kezelésekben, kiemelve a génexpressziós vizsgálatokra kiválasztott hat fajtát (GY_HC a kontroll kezelés, a GY_Hs az egyszeri hőstressz és a GY_Hd az ismételt kezelés szemtermés szintjei; a barna körben lévő fajták a stresszre érzékenyek, a zölddel jelöltek a stresszt jobban tűrő genotípusok)

Összesen három változót alkalmaztunk a főkomponens elemzés során. A három változó a kontroll, az egyszeri kezelés és a kombinált hőstressz kezelés szemtermése volt. A termés adatok változása alapján a hatsoros genotípusokra mind a két stresszkezelés egyértelműen rosszabb hatással volt. A hatsoros fajták között kiemelkedő hőstressz-toleranciával csak a Mavlonó rendelkezett, illetve az átlagostól

jobb eredményt még a Balda ért el. A kétsoros fajtnál jelentősebben eltért a 14 fajta válasz- és termésreakciója. E csoportban a korai és a későn kalászó fajta között is eltéréseket tapasztaltunk. A későn kalászó fajta közül kiemelkedő ellenállóképességgel főként a Dolphin rendelkezett. Az érzékeny fajta közül pedig próbáltuk azon genotípusokat kiválasztani, amelyek mind a két stressz-körülményre azonos termés reakciót mutattak és hasonló paraméterekkel rendelkeztek. A kalásztípus függvényében az érzékeny genotípusok közül egy hatsoros (Robur) és két kétsoros (Spinner, Mascara) fajtát választottunk ki. Az ellenállóbb fajta közül pedig két hatsoros (Mavlon, Balda) és egy kétsoros (Dolphin) fajtára esett a választásunk.

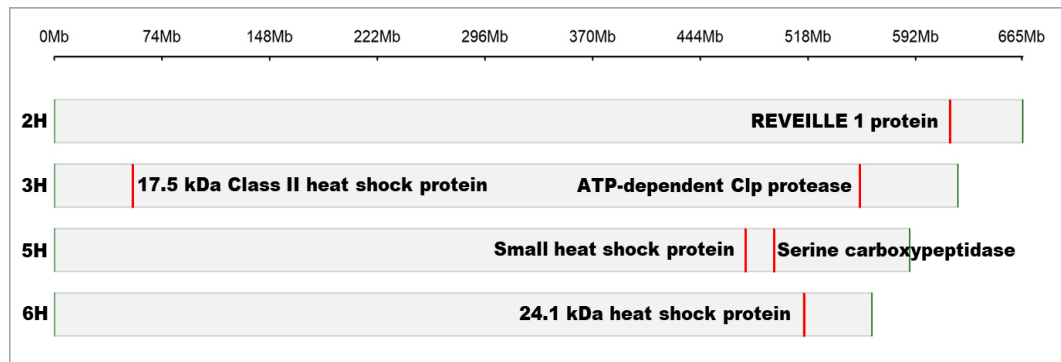
4.3.2 A hőstressz hatása az árpa génexpressziós aktivitására

A kiválasztott hat árpafajtaival megismételtük a hőstressz kísérletet, amelynek során az egyszeri hőstressznek kitett fajtákról a stresszkezelés 7. napján gyűjtöttük be a zászlólevél mintákat. Ugyanekkor a kontroll növények mintavételezése is megtörtént. Az így begyűjtött mintákból kinyert RNS mintákat szekvenáltuk és meghatároztuk a teljes genomra kiterjedő génexpressziós mintázatot. A legnagyobb génexpressziós változásokat mutató gének számát Venn-diagrammon ábráztuk (29. ábrán). A diagramm a 20 legnagyobb mértékben megnövekedett vagy lecsökkent expressziót mutató gén fajták szerinti átfedéseit határozta meg.



29. ábra. Egyszeri hőstressz hatására bekövetkezett 20 legjelentősebb génexpressziós változás Venn-diagrammja a hat árpafajtaiban. A pirossal jelölt fajtanevek a kétsoros kalásztípussal rendelkező genotípusok, a kékkel jelöltek pedig a hatsorosak. A jó és rossz szöveg a hőstresszel szemben mutatott ellenállóképességet jelzi.

Az RNS szekvenciák génekhez köthető azonosítása „Morex” referencia genom (63295 árpa gén) információi alapján történt. A magas hőmérséklettel szemben legjobb ellenállóságú kétsoros Dolphin, illetve a hatsoros Balda és Mavlonó genotípusok halmazainak metszetében található öt gént, illetve mind a három toleránsabb fajta metszetében található egy gént, azaz összességében hat gént tanulmányoztuk részletesebben, funkcionális genomikai vizsgálatokkal.



30. ábra. A hőstresszre toleráns fajták között megegyezően jelentős génexpressziós aktivitást mutató gének fizikai pozíciója az árpa kromoszómákon.

Ezeknek a géneknek meghatároztuk a fizikai pozícióját az árpa kromoszómákon (30. ábra). A REVEILLE 1 protein-like (RVE1 fehérje) génje a 2H kromoszómán helyezkedik el. A 3H kromoszómán a 17.5 kDa Class II heat shock protein-like-ot (17.5 kilodalton class II hőszokk fehérje) és az ATP-dependent Clp protease-t (ATP-függő kloroplasztisz proteáz) kódoló gének találhatóak. Az 5H kromoszómán azonosítottunk egy Small heat shock protein-t (kis hőszokkfehérje, sHSP) és egy Serine carboxypeptidase-like-ot (szerin karboxipeptidáz) kódoló gént is. A 6H kromoszóma hosszú karjának végén pedig egy 24.1 kDa heat shock protein (24.1 kilodalton hőszokkfehérje) génje helyezkedik el (30. ábra). A hőszokk fehérjéket (HSP) kódoló gének expressziója a toleráns fajtákban nőtt a legnagyobb mértékben (6. táblázat). Ezzel ellentétben csak a toleráns fajtákban csökkent nagy mértékben a REVEILLE 1 fehérjét kódoló gén expressziója a hőstressz kezelés hatására.

6. Táblázat. A génextpressziós változások log₂ fold change (LFC) értékei a 6 hőstresszkezelt fajta kontrollhoz viszonyított értékei alapján. A zölddel jelölt fajták jó stressztűrő képességűek, a pirossal jelöltek pedig a stresszre érzékenyek.

Kromoszómák												
Genotípus	2H		3H				5H				6H	
	protein REVEILLE 1-like		17.5 kDa class II heat shock protein-like		ATP-dependent Clp protease adapter		small heat shock protein		serine carboxypeptidase-like		24.1 kDa heat shock protein	
	Génextpressziós változás (Fold change érték)	p-érték	Génextpressziós változás (Fold change érték)	p-érték	Génextpressziós változás (Fold change érték)	p-érték	Génextpressziós változás (Fold change érték)	p-érték	Génextpressziós változás (Fold change érték)	p-érték	Génextpressziós változás (Fold change érték)	p-érték
DOLPHIN	-378,857	1E-07	1683,550	8E-14	1415,631	1E-05	1251,921	3E-06	196,143	7E-09	458,432	6E-15
MAVLONO	-166,800	8E-07	459,869	4E-11	765,188	3E-12	701,708	1E-12	694,652	1E-09	543,744	2E-14
BALDA	-52,502	0,0003	6,644	7E-05	3,548	0,0843	4,523	0,0112	15,985	0,0033	4,826	0,0028
SPINNER	-14,557	0,0193	806,636	0	330,382	0	601,186	0	5,815	0,0006	689,473	0
ROBUR	-26,811	0,0122	338,635	0	133,996	0	54,221	0	6,762	0,0032	130,008	2E-11
MASCARA	-18,904	0,0101	6,165	0,0005	9,554	3E-08	7,798	1E-06	5,495	0,0095	7,604	8E-10

4.3.3. A hőstressz hatására bekövetkezett génextpressziós változások megvitatása

A hőszokkfehérjék (HSP), úgynevezett chaperonok, amelyek funkcionálisan a támogató fehérjék csoportjába tartoznak, és a fehérjék feltekeredését támogatják a sejteken belül normál és stressz körülmények között (Baniwal et al. 2004, Kotak et al. 2007). A HSP-fehérjék családja rendkívül változatos, és számos tagot tartalmaz, amelyek eltérő méretűek lehetnek. A HSP-fehérjéket molekulatömegük szerint csoportosítják, de a funkciójukat sokkal inkább a szerkezetük, mint a méretük határozza meg (Jacob et al. 2016). A hasonló molekulatömegű HSP-fehérjéknek különböző funkcióik lehetnek. Az eddigi kutatások azt bizonyítják, hogy a HSP-k olyan struktúraváltozást generálhatnak más fehérjékben, amelyek ellenállóbbá teszik a növényeket a hőszokk okozta abiotikus stressz faktorról szemben. Általánosságban a hőszokkfehérjék (HSP-k) fontos szerepet játszanak a proteosztázisban (fehérjeháztartásban) és a sejtek stresszválaszának szabályozásában (Kaur et al. 2016). A stresszhatások, például a hő, oxidatív stressz, toxikus anyagok vagy más környezeti tényezők hatására a HSP-fehérjék kifejeződése nőhet, ami segíthet a sejteknek alkalmazkodni és túlélni ezeket a káros hatásokat. Az RNS szekvenálási adataink is ezt támasztották alá, a legjobban ellenálló fajtákban (Dolphin, Mavlonó) volt nagy a génextpressziós változás (LFC) mértéke (6. táblázat). Ezek a hőszokkfehérjék (Hsp10 (10 kDa), Hsp27 (27 kDa), Hsp40 (40 kDa), Hsp60 (60 kDa), Hsp70 (70 kDa), Hsp90 (90 kDa)), úgynevezett molekuláris chaperonként működnek, segítve más fehérjék helyes konformációjának kialakítását és stabilizálását a sejtekben (Chaudhary et al. 2019; Sadura et al. 2020). Ezáltal fontos szerepet töltenek be a sejt homeosztázisának fenntartásában és a stresszválasz szabályozásában.

Az árpában felfedezett és tanulmányozott hőszokkfehérjék közül a nagyobb méretű Hsp70 és Hsp90 fehérjék, amelyek a legjelentősebb és legjobban vizsgált

hősokkfehérjék a növényekben (Sadura et al. 2020). Ezek a fehérjék a stresszhelyzetekben fokozottan kifejeződnek az árpában azáltal, hogy segítenek a növényeknek alkalmazkodni és túlélni a stresszt. Vizsgálataink során csak a HSP10 és HSP27 közötti tartományba eső hősokk proteinek mutattak jelentős expressziós aktivitást a két jó alkalmazkodó képességű, hőstressz-toleráns árpafajtánál. Hasonló eredményeket közöltek már lúdfűben és burgonyában végzett hőstressz kísérletek során, ami alátámasztja a kisebb méretű hősokkfehérjék kiemelt jelentőségét a növények védekezési reakcióiban (Usman et al. 2014).

A szerin-karboxipeptidáz (SCPL) fehérjecsaládot kódoló géneket *Arabidopsis*-ban, rizsben és búzában is úgy írták le, mint amelyek meghatározó szerepet töltenek be a növények növekedési és fejlődési folyamatai mellett az abiotikus stressz hatások elleni védekezésben is (Fraser et al. 2005; Li et al. 2016; Zhu et al. 2018). Az árpa esetében még nem publikáltak a többi fajhoz hasonló eredményeket, viszont a vizsgálataink során a Mavlonó, Dolphin és a Balda fajtákban is jelentősen nőtt a hőstressz hatására a szerin-karboxipeptidáz génexpressziója, ami arra enged következtetni, hogy az árpa esetében is hasonló szerepe van az abiotikus stresszorokkal szemben.

A SCPL fehérjecsalád olyan enzimeket tartalmaz, amelyek szerin-karboxipeptidáz aktivitást mutatnak vagy hasonló szerkezeti jellemzőkkel rendelkeznek. Ezek az enzimek részt vesznek a fehérje-anyagcserében és a peptidek lebontásában (Feng et al. 2006; Mugford és Osbourn 2010). A SCPL fehérjecsalád tagjai a szekvencia és szerkezeti hasonlóságuk alapján csoportosíthatók. Ezek az enzimek tipikusan dimerek vagy oligomerek formájában jelennek meg, és egy aktív helyet tartalmaznak, ahol a karboxipeptidáz aktivitás megvalósul. A SCPL enzimek szerepet játszhatnak a növényekben a szerves savak, fenolos vegyületek és más bioaktív vegyületek anyagcseréjében (Mugford et al. 2009, Li et al. 2011). Emellett fontos szerepet játszhatnak a növényi sejtfal összetételének és szerkezetének kialakításában.

XU és munkatársai 2021-ben egy tanulmányban közölték kutatásaik eredményeit, amit már 1994-ben DAL DEGAN és kutatótársai megalapoztak, miszerint a SCPL fehérjecsalád tagjai részt vesznek a szárazság- és hőstressz válaszban és a növények hőstressztoleranciájának szabályozásában. Ezek az enzimek szerepet játszhatnak a hőstressz hatására bekövetkező proteolitikus folyamatokban, a fehérjék lebontásában és a stresszválasz jelátvitelében. A SCPL fehérjecsalád tagjai közül például a HSP81-

3 (Heat Shock Protein 81-3, a HSP90 gén család része) néven is ismert Hsp17.6C-CII enzimről kimutatták, hogy képes a hőstressz indukálta fehérjék lebontására és a növények szárazság- és hőstressz toleranciájának növelésére (Xu et al. 2021).

A RVE1 (REVEILLE1) egy olyan transzkripciós faktor, amely fontos szerepet játszik az abiotikus stresszre adott válaszreakciók kialakulásában (Jang et al. 2024). Az árpa *RVE1* génjének hőstressz hatására történő expressziós változása összefüggést mutatott a hőstresszre adott válasz génjeinek regulációjával és a toleranciával. Ráadásul a *RVE* gén funkcionális vizsgálata is alátámasztotta a szerepét a hőstressz tűrésében az árpa esetében (Markham és Greenham 2021). A *RVE1* transzkripciós faktor szerepet játszik a növények cirkadián ritmusának szabályozásában. A cirkadián ritmus a növények belső biológiai óráját jelenti, amely mintázatot ad a napi életsiklusuknak, beleértve a fejlődést, a metabolikus folyamatokat és a környezeti ingerekre adott választ (Dakhiya és Green 2023) A *RVE1* expressziója a cirkadián ritmussal periodikusan változik, azaz expressziója a növényekben a napszakhoz igazodva emelkedik és csökken. Ezáltal részt vesz a cirkadián óra szabályozási hálózatában, amely más transzkripciós faktorokat és géneket is magában foglal. A RVE1 fehérje a cirkadián óra főbb komponenseivel, például a CCA1 (CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1) és a LHY (LATE ELONGATED HYPOCOTYL) transzkripciós faktorokkal is kölcsönhatásba lép befolyásolva e gének expresszióját és aktivitását (Rawat et al. 2009). Kísérleteink során a *RVE1* transzkripciós faktor volt az egyetlen melynek expressziója a stressz hatására erősen csökkent a toleráns fajtákban, ami arra enged következtetni, hogy más gének szabályozásán keresztül vesz részt a hőstresszel szembeni tolerancia kialakításában az árpában is (6. táblázat).

Az ATP-függő kloroplasztisz proteáz (ATP-dependent Clp protease) enzimet kódoló gén expressziója jelentős mértékben megnövekedett a stressz hatására a toleráns árpafajták esetében (6. táblázat). Li és munkatársai (2021) szerint jelentős hatása van ennek a génnek a szárazságstressz elleni védekezésben, amit az expressziójának erős növekedése mutatott árpával végzett szárazságteszt kísérletekben (Li et al. 2021b). Eredményeink azt igazolják, hogy ennek az enzimnek is hatása volt a hőstresszel szemben ellenállóbb fenotípus kialakításában, mivel a Dolphin és a Mavlonó fajták esetében is nagy génexpresszió növekedést figyeltünk meg (6. táblázat).

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Összehasonlítottuk a különböző őszi árpa genotípusok hőstresszre adott válaszát, amelyet szántóföldi és ellenőrzött környezeti kísérletek során mértünk. Eredményeink hangsúlyozták, hogy mindkét környezet értékes, összehasonlítható, és még fontosabb, egymást kiegészítő információkat nyújt a hőstressz-válaszok mértékéről és típusáról, amelyeket az árpa fajtákban észlelhetünk. Habár a szántóföldi kísérletet egy helyen végeztük el, azonban négy egymást követő évét nagyon eltérő klímaviszonyok jellemezték, amelyek gyakorisága és mértéke várhatóan a közeljövőben fokozódik a klímaváltozás negatív hatásai miatt. Eredményeink így kiemelték, hogy az egy helyen végzett, többéves kísérletek kiegészíthetők a több helyszínen végzett kísérletekkel, mivel az utóbbiakban működő többváltozós tényezők bonyolultsága legalább nagymértékben redukálható az időjárási viszonyokhoz kombinálva a növényfejlődési mintázatokkal.

A 28 fajtából álló genetikailag diverz őszi árpa gyűjtemény hőstresszűrésének vizsgálata során a kiemelt morfológiai, egyedfejlődéssel összefüggő- és terméskomponenseket meghatározó tulajdonságok felvételezésével átfogóbb képet kaptunk az őszi árpafajták alkalmazkodási típusairól. Megállapítottuk, hogy a különböző kezelési beállítások jelentős különbségeket eredményeztek mindegyik genotípus esetében, de főleg a hatsoros fajtákról mondható el, hogy vagy drasztikusan csökkent a termésmennyiségük, vagy pedig az összes fajta átlagához közeli értékre esett vissza a termésük a stresszkezelések hatására. A kétsoros kalásztípussal rendelkező fajtáknál több morfológiai és egyedfejlődési tényező is befolyásolta a termésreakciókat. Elsősorban a stresszt követő regenerációs készség és a főkalászok magas hőmérséklettel szemben mutatott toleranciájának mértéke hatott a termésmennyiségre.

A hőstresszel szembeni tolerancia meghatározása során a termésadatokat komplexen kell vizsgálni, mivel az összevont adatok alapján toleránsnak tűnő genotípusok, inkább csak jó alkalmazkodóképességű fajtáknak nevezhetőek mivel ki tudják használni a mellékkalászaik jobb regenerálódási képességét és nagyobb terméspotenciálját. Tehát tévesen lehetne ezeket a fajtákat azokkal a valóban hőstressztűrőbb fajtákkal egy csoportba sorolni, amelyek főkalászaik a stresszkezelés ellenére is többet teremnek, mint az érzékeny genotípusok. A téves besorolás oka azzal magyarázható, hogy a hőstressz kezelést követően voltak olyan fajták, amelyek a jobb regenerációs képességük miatt a mellékkalászaik nagyobb számszámának

köszönhetően a toleráns fajtákhoz hasonlóan teremtek. A toleráns fajták csoportja is visszakerült a stresszt követően a regeneráló kamrába, de a mellékalászaik már csak átlagos vagy átlag alatti termést hoztak. Nemesítési szempontból azok a fajták, vagy nemesítési törzsek lehetnek a legperspektivikusabbak, amelyek ötvözni tudják a jó hőstressz és a regenerálódási képességet. Kísérleteink során ennek a kritériumnak legjobban a Dolphin és a Mavlonó fajták feleltek meg, így ezeket a fajtákat javasoljuk bevonni új keresztezési programokba. Általánosságban megállapítható, hogy a tolerancia mértéke szorosan összefügg a növények alkalmazkodóképességével is, mivel a hőstressztűrés és ezt követően a regenerációs képesség is nagyban befolyásolja a termés mennyiségét a kalászosokban.

Az árpa hőstressztűrésének növelése érdekében javasoljuk egy még szélesebb fajtakör genetikai vizsgálatát és egy még nagyobb genetikailag diverz fajtakör összeállítását, majd részletes fenotípusos vizsgálatát, annak érdekében, hogy megtaláljuk a legjobb keresztezési partnereket. Úgy gondoljuk, hogy a genetikailag távoli, de jó hőstressztűrő genotípusok keresztezésével megvalósuló új nemesítési programok lehetnek a legsikeresebbek az árpa hőstressz-szel szembeni ellenállóság javítására.

A fitotroni hőstressz kísérletek mintáin végzett RNS szekvenálási eredmények segítségével öt olyan gént is azonosítottunk, melyek expressziója kiugróan megemelkedett a toleráns fajtákban. Ezek közül négy gén kapcsolatban volt a hősokkfehérjék termelésével (17.5 kDa Class II heat shock protein, small heat shock protein, 24.1 kDa heat shock protein) illetve szabályozásával (szerin-karboxipeptidáz protein). Ezeknek a géneknek a felhasználása a nemesítésben, jelenleg csak keresztezési programokban lehetséges a hőstresszre magasabb expresszióval válaszoló fajták bevonásával. Ugyanakkor fontosnak tartanánk túltermelő és génkiütött mutánsok létrehozását és fenotípusos jellemzését a gének hatásának pontosabb jellemzésére.

Az *RVE1* (REVEILLE1) gén volt az egyetlen, melynek expressziója jelentősen csökkent hőstressz hatására az ellenállóbb fajtákban. Ennek a génnek a fontosabb funkciói már ismertek és árpában is történtek kísérletek melyek azt igazolták, hogy a génnek jelentős szerepe van a hőstresszre adott válasz kialakulásában és szabályozásában valamint szerepet játszik a növények cirkadián ritmusának szabályozásában. Mivel a cirkadián ritmus szabályozása igen bonyolult folyamat és számos gén szabályozza, ezért további kutatások szükségesek a kulcsfontosságú

mechanizmusok megértéséhez, valamint a javaslatok konkrétabb és hatékonyabb kidolgozásához. A cirkadián óra és a stressz közötti konzervált kapcsolatok feltárása lehetővé teheti a vizsgálandó célpontok azonosítását a növényekben. Azt gondoljuk, hogy a cirkadián ritmus és a hőstressz-válasz kapcsolatának megértésében segíthetne, ha a vad árpat és árpatájfajtákat is felhasználva végeznénk stresszkísérleteket, hogy azonosíthassuk azokat az evolúciós folyamatokat, illetve génváltozatokat, amelyek befolyásolták a cirkadián ritmus és a stresszválasz szabályozását a modern fajták szelekciója során.

6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Megállapítottuk, hogy őszi árpa fajták esetében a kalásztípus mint genetikai jelleg, nem befolyásolja a fajtakörön belül a hőstressz-tűrőképességet.
2. A 28 fajta magas hőmérséklettel szembeni termés stabilitásának értékelése során létrehoztunk egy rangsort a stressztolerancia és termésstabilitási indexek felhasználásával, ami azonosítható, hogy melyek a stressznek legjobban ellenálló fajták. A rangsorban elől lévő fajtákat javasoljuk bevonni új keresztezési programokba az árpa hőstressz-tűrésének javítására.
3. Különböző termés-reakciótípusokat azonosítottunk, annak függvényében, hogy a fő- és mellékkalász terméseredmények milyen arányban tolódnak el a stressz hatására. Megállapítottuk, hogy a terméselemek a stresszhatás függvényében jelentős eltérést mutattak. A jobb termotoleranciával rendelkező fajták főként a főkalász terméshozam csökkentévé. A jobb alkalmazkodóképességgel rendelkező fajták pedig a mellékkalászok termés értékeivel kompenzálták a főkalász alacsonyabb terméshozamát.
4. Megállapítható, hogy a mellékkalászok terméshozamával kompenzáló genotípusok csoportja, jobb regenerációs- és alkalmazkodóképességgel rendelkezett, mivel a stresszt követően a regenerációs kamrában helyre tudták állítani a fiziológiai és fejlődési állapotukat, így a mellékkalászok terméshozama jelentősen javult.
5. A jó termotoleranciával és megfelelő adaptációs készséggel rendelkező fajták közül háromból sikeresen azonosítottunk hőstressz toleranciával kapcsolt génexpressziós változásokat. A REVEILLE1 gén expressziója lecsökkent mindhárom toleránsnak mondható fajtánál. A 17.5 kDa hősokkfehérje (HSP17), az ATP-függő kloroplasztisz proteáz, a 24.1 kDa hősokkfehérje (HSP24), a kis hősokkfehérje (sHSP) és a szerin-karboxipeptidáz fehérjét (SCPL) kódoló gének expressziója jelentős mértékben növekedett a stressz hatására és ezeknek a géneknek erős hatása lehet a hőstressztűrés kialakításában a vizsgált fajtákban.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A tartósan magas hőmérsékleti stressz az egyik legsúlyosabb hatással bíró abiotikus stressz, ami ellen szántóföldi viszonyok között bevált agrotechnikai módszerek még nem léteznek. Sőt az aszály okozta szárazságstresszel kombinálódva gazdaságilag jelentős termés kiesést tud okozni a kalászos és egyéb gabonafélék körében. Annak érdekében, hogy a jövőben ezek a veszteségek csökkenthetők legyenek egy nagy genetikai diverzitással rendelkező sokfajtás árpa gyűjteményen vizsgáltuk a 2019 és 2022 közötti négy évben az árpa fajták reakcióit a különböző klimatikus viszonyokra, amit az évjáratok változatos időjárása tett lehetővé.

A 190 genotípusból álló fajtakörből filogenetikai vizsgálatokkal kiválogattunk 28 árpafajtát, melyeket kontrollált klímakamrás körülmények között vizsgáltunk kétféle hőstresszkezeléssel. Mindkét kezelés esetében a hierarchikus klaszteranalízissal – melynek során a részletes fenotípusos adatokat elemeztük – négy csoportra osztható a fajtakör. Mindkét kezeléstípusnál megkülönböztethettünk két jobb terméshozammal rendelkező csoportot, amelyeknél megfigyelhető volt, hogy az egyik csoport a hőstresszel szemben ellenállóbb volt, mivel jobb főkalász számszám és szemtömeg paraméterekkel rendelkezett. A másik csoportban pedig a mellékkalász termésalkotó értékei voltak kiemelkedőek, ami azzal magyarázható, hogy a főkalászokat ért stresszt követően a regenerációs fázisban a növények a mellékkalászok erőteljesebb fejlesztésével próbálták kompenzálni a főkalászok termés kiesését.

Filogenetikai elemzések alapján megállapítottuk, hogy a vizsgált 28 árpafajta két nagy csoportra bontható és ez a felosztás teljesen egybeesett a kalásztípus szerinti csoportosítással. Ez a felosztás viszont nem magyarázta sem a szántóföldi abiotikus stresszorokkal szembeni, sem a klímakamrás hőstresszel szemben mutatott különbségeket. Tehát a kétsoros és a hatsoros fajtákon belül is nagy változatosságot figyeltünk meg a terméshozam és az ellenállóképesség szempontjából is. A produkcióbiológiai tulajdonságok összesítése alapján viszont elmondható, hogy teljesen más túlélési és alkalmazkodási stratégiát alkalmaznak a két- és hatsoros kalásztípusú rendelkező genotípusok. Megállapítottuk, hogy mind a 28 fajta tekintetében jelentős hozam csökkenéssel járt mind az egyszeri és mind a kombinált stressz kezelés, a kezelt genotípusok közel 60%-kal kevesebbet teremtek a kontroll növényekhez viszonyítva.

A 28 fajtából főkomponens-analízissel a termés reakciók alapján kiválasztottunk 3 érzékeny (Spinner, Robur, Mascara) és 3 toleráns (Mavlonó, Balda, Dolphin) fajtát, melyekről ismételt klímakamrás körülmények között levélmintákat gyűjtöttünk és RNS-t izoláltunk. A kontroll és stresszelt növényekről származó mintákat szekvenáltattuk és bioinformatikai módszerekkel megvizsgáltuk a stresszhatás következtében fellépő génexpressziós változásokat. A toleránsnak tekintett fajtáknál hat olyan közös gént határoztunk meg, melyek expressziója a legnagyobb mértékben változott a hőstressz kezelés hatására.

A génexpresszió nőtt a 3H kromoszómán a 17.5 kDa Class II hősokkfehérjét (17.5 kDa Class II heat shock protein) kódoló gén esetében, illetve az ATP-függő kloroplasztisz proteáznál (ATP-dependent Clp protease). Az 5H kromoszómán egy kis hősokkfehérje (small heat shock protein – sHSP) és a szerin karboxipeptidáz (Serine carboxypeptidase protein) fehérjét kódoló gén expressziója növekedett meg jelentős mértékben, illetve a 6H kromoszómán a 24.1 kDa hősokkfehérjénél (24.1 kDa heat shock protein) is. A génexpresszió viszont csökkent a 2H kromoszómán a REVEILLE 1 fehérje (REVEILLE 1 protein) esetében. Az említett fehérjék és enzimek működése nagyban hozzájárul az abiotikus stressz-tolerancia kialakításához az árpa fajtáknál, ami a fajtáink esetében is javíthatja az ellenállóképességet.

8. SUMMARY

The persistently high temperature conditions represent one of the most severe abiotic stresses, for which effective agronomical methods in field conditions are not yet well-established. Furthermore, when combined with drought stress caused by dry spells, it can result in extensive damage to cereals and other crops. To minimize losses, we surveyed the climatic conditions affecting barley plants over four years, from 2019 to 2022, using a diverse collection of barley genotypes. Through phylogenetic analysis of the 190-genotype variety pool, we selected 28 barley varieties, which were subjected to two different heat stress treatments in controlled climate chambers.

Hierarchical cluster analysis revealed four distinct groups within the variety pool for both treatments. In both types of treatments, two groups with higher yields were identified, among which it was observed that one group exhibited greater resistance to heat stress, showing improved main spike grain number and grain weight parameters. The other group showed outstanding values in terms of side spike yield components, suggesting that, following stress on the main spikes, plants attempted to compensate for the loss in main spike yield during the regeneration phase by improving the yield of side ears.

By employing statistical methods, such as principal component analysis, based on yield reactions, we identified 3 sensitive and 3 tolerant varieties from the 28 selected ones. Subsequently, after repeated exposure to controlled climate chamber conditions and leaf sampling, RNA was isolated and later sequenced to examine changes in gene expression due to stress. Phylogenetic analyses revealed two major groups among the varieties based on spike type, yet there were no significant differences in yield or resistance to field abiotic stressors and controlled climate chamber heat stress.

However, when aggregating the production biological properties, it became evident that genotypes with two-row and six-row spike types employ completely different survival and adaptation strategies. For all 28 varieties, a significant decrease in yield was observed under both single and combined stress treatments, performing nearly 60% worse than control plants.

Using principal component analysis on the yield reactions from 28 varieties, we identified 3 sensitive (Spinner, Robur, Mascara) and 3 tolerant (Mavlonno, Balda, Dolphin) varieties. Leaf samples were collected from these varieties under repeated climatic chamber conditions, and RNA was isolated. Samples from both control and stressed plants were sequenced, and using bioinformatics methods, we examined the changes in gene expression induced by stress. Among the more tolerant varieties, we identified six common genes whose expression changed most significantly in response to heat stress treatment.

Gene expression increased on chromosome 3H in the case of the gene encoding the 17.5 kDa Class II heat shock protein, as well as for the ATP-dependent Clp protease. On chromosome 5H, there was a significant increase in the expression of a small heat shock protein (sHSP) and the serine carboxypeptidase protein gene, and also for the 24.1 kDa heat shock protein on chromosome 6H. However, gene expression decreased on chromosome 2H for the REVEILLE 1 protein. The function of these mentioned proteins and enzymes greatly contributes to the development of abiotic stress tolerance in barley varieties, which could also have contributed to better resilience in our varieties.

9. MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

- AKTER, A., HASSAN J. M., KULSUM, U.M., ISLAM, M.R., HOSSAIN, K., RAHMAN, M. (2014). AMMI biplot analysis for stability of grain yield in hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Rice Research*, 2 (2), 1–4. p.
- ALQUDAH, A. M., SCHNURBUSCH, T., BÖRNER, A. (2017). Stress-induced flowering: the third route to flowering initiated by abiotic stress. *In Advances in botanical research*, Vol. 81, 63-90. p.
- ANJUM, S. A., WANG, L. C., FAROOQ, M., KHAN, I., XUE, L. L. (2011): Methyl jasmonate-induced alteration in lipid peroxidation, antioxidative defense system and yield in soybean under drought. *Journal Agron. Crop Science*, Vol. 197, 4, 296–301. p.
- ÁRENDÁS T., BÓNIS P., MOLNÁR D., SARKADI J., (2004). Foszfor-utóhatások erdőmaradványos csernozjom talajon a karbonosság függvényében, *Agrokémia és Talajtan* 53, 1-2, 111-124. p.
- ASHRAF, M., HARRIS, P. J. C. (2013). Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*, 51(2), 163-190. p.
- AWASTHI, R., BHANDARI, K., NAYYAR, H. (2015). Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops. *Frontiers in Environmental Science* 3:11.
- BAGGERLY, K., DENG, L., MORRIS, J., ALDAZ, C. (2003). Differential expression in SAGE: accounting for normal between-library variation. *Bioinformatics*, 19(12):1477-1483. p.
- BALFAGÓN, D., ZANDALINAS, S. I., MITTLER, R., GÓMEZ-CADENAS, A. (2020). High temperatures modify plant responses to abiotic stress conditions. *Physiologia Plantarum*, 170(3), 335-344. p.
- BALLA, K., KARSAI, I., BENCZE, SZ., VEISZ, O., (2012a). Germination ability and seedling vigour in the progeny of heat-stressed wheat plants. *Acta Agronomica, A quarterly of the Hungarian Academy of Sciences: An international multidisciplinary, Journal in Agricultural Science* 60: 4 pp. 299-308., 10. p.
- BALLA, K., KARSAI, I., KISS, T., BENCZE, S., BEDŐ, Z., VEISZ, O., (2012b). Productivity of a doubled haploid winter wheat population under heat stress. *Open Life Sciences*, vol. 7, no. 6, pp. 1084-1091. p.
- BALLA, K., KARSAI, I., BÓNIS, P., KISS, T., BERKI, Z., HORVÁTH, Á., MAYER, M., BENCZE, SZ., VEISZ, O., (2019). Heat stress responses in a large set of winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) depend on the timing and duration of stress, *PLOS ONE*, 14 : 9 Paper: e0222639 , 20. p.
- BALLA. K., KARSAI, I., KISS, T., HORVÁTH, Á., BERKI, Z., CSEH, A., BÓNIS, P., ÁRENDÁS, T., VEISZ, O., (2021). Single versus repeated heat stress in

wheat: What are the consequences in different developmental phases? *PLOS ONE* 16 : 5 Paper: e0252070 , 22. p.

- BANIWAL SK, BHARTI K, CHAN KY, FAUTH M, GANGULI A, KOTAK S, MISHRA SK, NOVER L, PORT M, SCHARF KD, TRIPP J, WEBER C, ZIELINSKI D, VON KOSKULL-DÖRING P. (2004). Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors. *Journal of Bioscience*. 29, 471–487. p.
- BARBER, H. M., LUKAC, M., SIMMONDS, J., SEMENOV, M. A., AND GOODING, M. J., (2017) Temporally and Genetically Discrete Periods of Wheat Sensitivity to High Temperature. *Frontiers in Plant Science* 8:51.
- BARTHOLY, J., PONGRÁCZ, R. (2005): Néhány extrém éghajlati paraméter globális és a Kárpát-medencére számított tendenciája a XX. században. *AGRO-21 Füzetek*, 40, pp. 70-93. p.
- BARTHOLY, J., PONGRACZ, R., TORMA, C., PIECZKA, I., KARDOS, P., HUNYADY, A. (2009). Analysis of regional climate change modelling experiments for the Carpathian Basin. *International Journal of Global Warming*, 1(1/2/3), 238. p.
- BAYER, M.M., RAPAZOTE-FLORES, P., GANAL, M., HEDLEY, P.E., MACAULAY, M., PLIESKE, J., RAMSAY, L., RUSSELL, J., SHAW, P.D., THOMAS, W., WAUGH, R. (2017). Development and Evaluation of a Barley 50k iSelect SNP Array. *Frontiers Plant Science* 8:1792.
- BEDON, F., BOMAL, C., CARON, S., LEVASSEUR, C., BOYLE, B., MANSFIELD, S.D., SCHMIDT, A., GERSHENZON, J., GRIMA-PETTENATI, J., SEGUIN, A., MACKAY, J., (2010). Subgroup 4 R2R3-MYBs in conifer trees: gene family expansion and contribution to the isoprenoid- and flavonoid-oriented responses. *Journal of Experimental Botany* 61, 3847-3864. p.
- BEDŐ, Z., LÁNG, L., RAKSZEGI, M. (2007): Géntechnológia a növénynevelés eszköztárában. *Magyar Tudomány*, 4 418.
- BEDŐ, Z., LÁNG, L., VIDA, GY., RAKSZEGI, M. (2014): Molekuláris nevelési megoldások a búzafutásban. *Magyar Tudomány*, 10 1164. p.
- BEGCY, K., DRESSELHAUS, T. (2018). Epigenetic responses to abiotic stresses during reproductive development in cereals. *Plant Reproduction*, 31, 343–355.
- BEHROUZI P., ARENDS D., WIT E. C. (2023). netgwas: An R Package for Network-Based Genome Wide Association Studies, *The R Journal*, vol:14, Pages 18-37
- BERNACCHI, C. J., PORTIS, A. R., NAKANO, H., VON CAEMMERER, S., LONG, S. P. (2002): Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. *Plant Physiology* 130, 1992-1998. p.
- BLUM, A. (1996). Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation* 20:135-148. p.

- BOGARD M., PIERRE J.B., HUGUENIN-BIZOT B., HOURCADE D., PAUX E., LE BRIS X., GOUACHE D. (2015): A simple approach to predict growth stages in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) combining prediction of a crop model and marker based prediction of the deviation to a reference cultivar: A case study in France. *European Journal of Agronomy*, 68: 57-68. p.
- BOSTON, R.S., VIITANEN, P.V., VIERLING, E. (1996). Molecular chaperones and protein folding in plants. *Plant Molecular Biology*, 32(1-2):191-222. p.
- BOUSLAMA, M. , AND SCHAPAUGH W. T.. (1984). Stress tolerance in soybean. Part 1: Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance. *Crop Science* 24: 933–937. p.
- BRUCE T. J. A, MATTHES M. C., NAPIER J. A., PICKETT J. A. (2007): Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms, *Plant Science*, Volume 173, Issue 6, 603-608 p.
- CAMPOLI, C., SHTAYA, M., DAVIS, S. J., AND VON KORFF, M. (2012). Expression conservation within the circadian clock of a monocot: natural variation at barley Ppd-H1 affects circadian expression of flowering time genes, but not clock orthologs. *BMC Plant Biology* 12:97. p.
- CANTALAPIEDRA, C.P., GARCÍA-PEREIRA, M.J., GRACIA, M.P., IGARTUA, E., CASAS, A.M., CONTRERAS-MOREIRA, B., (2017). Large Differences in Gene Expression Responses to Drought and Heat Stress between Elite Barley Cultivar Scarlett and a Spanish Landrace. *Frontiers in Plant Science* 8:647.
- CAPO-CHICHI, L.J.A., ELAKHDAR, A., KUBO, T., NYACHIRO, J., JUSKIW, P., CAPETTINI, F., SLASKI, J.J., RAMIREZ, G.H., BEATTIE, A.D. (2023). Genetic diversity and population structure assessment of Western Canadian barley cooperative trials. *Frontiers in Plant Science* 13:1006719.
- CASTRO, M., PETERSON C. J., RIZZA M. D., DELLAVALLE P. D., VÁZQUEZ D., IBÁÑEZ V., ROSS A. (2007). Influence of Heat Stress on Wheat Grain Characteristics and Protein Molecular Weight Distribution. In: Buck, H.T., Nisi, J.E., Salomón, N. (eds) *Wheat Production in Stressed Environments. Developments in Plant Breeding*, vol 12. Springer, Dordrecht.
- CHAUDHARY, R., BARANWAL, V.K., KUMAR, R., SIRCAR, D., CHAUHAN, H., (2019). Genome-wide identification and expression analysis of Hsp70, Hsp90, and Hsp100 heat shock protein genes in barley under stress conditions and reproductive development. *Functional & Integrative Genomics*.19(6):1007-1022. p.
- CHAVES, M.M., PEREIRA, J.S., MAROCO, J., RODRIGUES, M.L., RICARDO, C.P., OSÓRIO, 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 Spec No(7):907-16.
- CHENG Z, LUAN Y, MENG J, SUN J, TAO J, ZHAO D., (2021). WRKY Transcription Factor Response to High-Temperature Stress. *Plants* (Basel). 10(10):2211.

- COMADRAN J, KILIAN B, RUSSELL J, RAMSAY L, STEIN N, GANAL M, SHAW P, BAYER M, THOMAS W, MARSHALL D, HEDLEY P, TONDELLI A, PECCHIONI N, FRANZIA E, KORZUN V, WALTHER A, WAUGH R. (2012). Natural variation in a homolog of *Antirrhinum CENTRORADIALIS* contributed to spring growth habit and environmental adaptation in cultivated barley. *Nature Genetics* 44, 1388–1392. p.
- CRAFTS-BRANDNER, S. J., SALVUCCI, M. E. (2000). Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(24), 13430-13435. p.
- CRISP, P.A., GANGULY D., EICHTEN, S.R., BOREVITZ, J.O., POGSON B.J. (2016). Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Science Advances*, Volume 2, Issue 2, e1501340. 1-14 p.
- DAL DEGAN, F., ROCHER, A., CAMERON-MILLS, V., VON WETTSTEIN, D., (1994). The expression of serine carboxypeptidases during maturation and germination of the barley grain. *Proceedings National Academy of Sciences USA*. 91(17):8209-13.
- DAKHIYA, Y., GREEN, R. (2023). The importance of the circadian system for adaptation to heat wave stress in wild barley (*Hordeum spontaneum*), *Environmental and Experimental Botany*, Volume 206, 105152.
- DAWSON, I.K., RUSSELL, J., POWELL, W., STEFFENSON, B., THOMAS, W.T.B., WAUGH, R. (2015), Barley: a translational model for adaptation to climate change. *New Phytologist*, 206: 913-931. p.
- DE PINTO, M.C., LOCATO, V., PARADISO, A., DE GARA, L., (2015). Role of redox homeostasis in thermo-tolerance under a climate change scenario. *Annals of Botany* 116(4):487-96. p.
- DERYNG, D., ELLIOTT, J., FOLBERTH, C., MÜLLER, C., PUGH, T.A., BOOTE, K.J., CONWAY, D., RUANE, A.C., GERTEN, D., JONES, J.W., KHABAROV, N. (2016). Regional disparities in the beneficial effects of rising CO₂ concentrations on crop water productivity. *Nature Climate Change*, 6(8), 786-788. p.
- DODIG, D., KANDIĆ, V., ZORIĆ, M., NIKOLIĆ-ĐORIĆ, E., NIKOLIĆ, A., MUTAVDŽIĆ, B., PEROVIĆ, D., ŠURLAN-MOMIROVIĆ, G. (2018). Comparative kernel growth and yield components of two- and six-row barley (*Hordeum vulgare*) under terminal drought simulated by defoliation. *Crop Pasture Science*, 69, 1215–1224. p.
- DOLFERUS, R., JI, X., RICHARDS, R. A. (2011). Abiotic stress and control of grain number in cereals. *Plant Science*, 181(4), 331-341.
- EASTERLING, D.R., MEEHL, G.A., PARMESAN, C., CHANGNON, S.A., KARL, T.R., MEARNES, L.O. (2017). Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289(5487), 2068-2074. p.

- EPSKAMP, S., CRAMER, A. O., WALDORP, L. J., SCHMITTMANN, V. D., BORSBOOM, D. (2012). qgraph: Network Visualizations of Relationships in Psychometric Data. *Journal of Statistical Software*, 48(4), 1–18. p.
- FAHAD, S., BAJWA, A.A., NAZIR, U., ANJUM, S.A., FAROOQ, A., ZOHAIB, A., SADIA, S., NASIM, W., ADKINS, S., SAUD, S., IHSAN, M.Z., ALHARBY, H., WU, C., WANG, D., HUANG, J. (2017). Crop Production under Drought and Heat Stress: Plant Responses and Management Options. *Frontiers in Plant Science* 8:1147.
- FAHAD, S., HUSSAIN, S., SAUD, S., HASSAN, S., CHAUHAN, B.S., KHAN, F., IHSAN MZ, ULLAH A, WU C, BAJWA AA, ALHARBY H, AMANULLAH, NASIM W, SHAHZAD B, TANVEER M, HUANG J. (2016). Responses of Rapid Viscoanalyzer Profile and Other Rice Grain Qualities to Exogenously Applied Plant Growth Regulators under High Day and High Night Temperatures. *PLoS ONE*, 11(7): e0159590.
- FAN, Y., MA, C., HUANG, Z., ABID, M., JIANG, S., DAI, T., ZHANG, W., MA, S., JIANG, D., HAN, X., (2018). Heat Priming During Early Reproductive Stages Enhances Thermo-Tolerance to Post-anthesis Heat Stress via Improving Photosynthesis and Plant Productivity in Winter Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Plant Science*, 9:805.
- FENG, Y., XUE, Q., (2006). The serine carboxypeptidase like gene family of rice (*Oryza sativa* L. ssp. japonica). *Functional and Integrative Genomics*. 6, 14–24. p.
- FERNANDEZ, G. C. J. (1992). Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance In Kuo C. G. [ed.], *Adaptation of food crops to temperature and water stress*, 257–270. p.
- FLEURY, D., JEFFERIES, S., KUCHEL, H., LANGRIDGE, P. (2010). Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 61(12), 3211-3222. p.
- FRACASSO, A., TRINDADE, L.M., AMADUCCI, S., (2016). Drought stress tolerance strategies revealed by RNA-Seq in two sorghum genotypes with contrasting WUE. *BMC Plant Biology*, 16, 115.
- FRASER, C.M., RIDER, L.W., CHAPPLE, C., (2005). An expression and bioinformatics analysis of the Arabidopsis serine carboxypeptidase-like gene family. *Plant Physiology* 138(2):1136-48. p.
- GALILI T. (2015). dendextend: an R package for visualizing, adjusting and comparing trees of hierarchical clustering, *Bioinformatics*, Volume 31, Issue 22, Pages 3718–3720. p.
- GALILI T., O'CALLAGHAN A., SIDI J., SIEVERT C., (2017). heatmaply: an R package for creating interactive cluster heatmaps for online publishing, *Bioinformatics*, Volume 34, Issue 9, May 2018, 1600–1602. p.
- GHOMI, K., RABIEI, B., SABOURI, H., GHOLAMALIPOUR ALAMDARI, E., (2021). Association analysis, genetic diversity and population structure of barley (*Hordeum vulgare* L.) under heat stress conditions using SSR and ISSR markers

- linked to primary and secondary metabolites. *Molecular Biology Reports* 2021;48:6673–94. p.
- GIAMBARTOLOMEI C, VUKCEVIC D, SCHADT EE, FRANKE L, HINGORANI AD, WALLACE C, PLAGNOL V. (2014). Bayesian Test for Colocalisation between Pairs of Genetic Association Studies Using Summary Statistics. *PLoS Genetics* 10(5): e1004383.
- GIBSON, L.R., PAULSEN, G.M., (1999). Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth. *Crop Science* 39(6): 1841–1846. p.
- GILL, S. S., TUTEJA, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12), 909-930. p.
- GUO, Z., CHEN, D., ALQUDAH, A. M., RÖDER, M. S., GANAL, M. W., SCHNURBUSCH, T., (2016). Genome-wide association analyses of 54 traits identified multiple loci for the determination of floret fertility in wheat. *New Phytologist*, 214(1), 257-270. p.
- GÜREL F, ÖZTÜRK ZN, UÇARLI C, ROSELLINI D., (2016). Barley Genes as Tools to Confer Abiotic Stress Tolerance in Crops. *Frontiers in Plant Science*, 7:1137.
- HAIDER, S., IQBAL, J., SHAUKAT, M., NASEER, S., MAHMOOD T. (2021). The epigenetic chromatin-based regulation of somatic heat stress memory in plants, *Plant Gene*, Volume 27, 100318, ISSN 2352-4073.
- HASANUZZAMAN, M., HOSSAIN, M.A., DA SILVA, J.A.T., FUJITA, M. (2012). Plant Response and Tolerance to Abiotic Oxidative Stress: Antioxidant Defense Is a Key Factor. *Crop Stress and Its Management: Perspectives and Strategies*, 261-315. p.
- HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; ALAM, M.M.; ROYCHOWDHURY, R.; FUJITA, M., (2013). Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. *International Journal Molecular Science* 14, 9643-9684. p.
- HASENEYER, G., STRACKE, S., PAUL, C., EINFELDT, C., BRODA, A., PIEPHO, H. P., GEIGER, H. H. (2010). Population structure and phenotypic variation of a spring barley world collection set up for association studies. *Plant Breeding*, 129(3), 271-279. p.
- HASSAN M. U, CHATTHA M. U., I. KHAN, M. B. CHATTHA, L. BARBANTI, M. AAMER, M. T. ASLAM. (2020). Heat stress incultivated plants: Nature, impact, mechanisms, and mitigation strategies—a review. *Plant Biosystems* 155 (2):211–34. p.
- HATFIELD, J.L., PRUEGER, J.H., (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, 10(Part A), 4-10. p.
- HORVÁTH, Á., KISS, T., BERKI, Z., HORVATH, D.A., BALLA, K., CSEH, A., VEISZ, O., AND KARSAI, I. (2023) Effects of the genetic components of plant

- development on yield related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under non-stressed conditions. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1070410. doi: 10.3389/fpls.2022.1070410
- HOSSAIN, M. A., BHATTACHARJEE, S., ARMIN, S. M. (2020). The alleviation of salt stress in plants by ascorbic acid: recent advances and mechanisms. *Plant Growth Regulation*, 91(1), 21-39. p.
- HOWDEN, S.M., SOUSSANA, J.F., TUBIELLO, F.N., CHHETRI, N., DUNLOP, M., MEINKE, H., (2007). Adapting agriculture to climate change. *Proceedings of the National Academy Sciences of the USA*. 104(50):19691-19696.
- HUANG, H.C., NIU, Y., QIN, L.X., (2015). Differential Expression Analysis for RNA-Seq: An Overview of Statistical Methods and Computational Software. *Cancer Informatics* 14(Suppl 1):57-67. p.
- HÜBNER, S., KOROL, A.B., SCHMID, K.J., (2015). RNA-Seq analysis identifies genes associated with differential reproductive success under drought-stress in accessions of wild barley *Hordeum spontaneum*. *BMC Plant Biology* 15, 134. p.
- HÜTSCH, B.W.; JAHN, D.; SCHUBERT, S. (2019). Grain yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under long-term heat stress is sink-limited with stronger inhibition of kernel setting than grain filling. *Journal of Agronomy Crop Science*, 205, 22–32. p.
- IPCC, (2007). *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, Pachauri, R.K. and A. Reisinger (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104. p.
- IPCC, (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151. pp.
- IPCC, (2018). *Global Warming of 1.5 °C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5 °C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)].
- IPCC, (2022). *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lössche, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp.

- JACOB, P.; HIRT, H.; BENDAHMANE, A. (2017). The Heat-Shock Protein/Chaperone Network and Multiple Stress Resistance. *Plant Biotechnology Journal*, 15, 405–414. p.
- JAGADISH, S.V.K. (2020), Heat stress during flowering in cereals – effects and adaptation strategies. *New Phytologist*, 226: 1567-1572. p.
- JANDA, T., SZALAI, G., PÁL, M. (2020). Salicylic Acid Signalling in Plants. *International Journal of Molecular Sciences* 21(7): 2655. p.
- JANECZKO, A., OKLEŠŤKOVÁ, J., POČIECHA, E., JANUSZ K., MIREK M. (2011). Physiological effects and transport of 24-epibrassinolide in heat-stressed barley. *Acta Physiologiae Plantarum* 33, 1249–1259. p.
- JANG, J., LEE, S., KIM, J.-I., LEE, S., KIM, J.A. (2024). The Roles of Circadian Clock Genes in Plant Temperature Stress Responses. *International Journal Molecular Science*, 25, 918. p.
- JUNG, C., SEO, J.S., HAN, S.W., KOO, Y.J., KIM, C.H., SONG, S.I., NAHM, B.H., CHOI, Y.D., CHEONG, J.J., (2008). Overexpression of AtMYB44 enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic Arabidopsis. *Plant Physiology* 146, 623-635. p.
- KAMBONA CM, KOUA PA, LÉON J, BALLVORA A. (2023). Stress memory and its regulation in plants experiencing recurrent drought conditions. *Theor Appl Genet.* 2023 Feb 15;136(2):26. Erratum in: *Theoretical Applied Genetics* 136(5):106. PMID: 36788199; PMCID: PMC9928933.
- KAUR, A., GUPTA, O.P., SHARMA, P., (2016). Comparative expression analysis of HSP genes in wheat and barley under heat stress. *Journal of Wheat Research* 8(1):63-64. p.
- KASSAMBARA A., MUNDT F. (2020). factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7, URL: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- KIDANE YG, GESESSE CA, HAILEMARIAM BN, DESTA EA, MENGISTU DK, FADDA C, PÈ ME, DELL'ACQUA M. (2019). A large nested association mapping population for breeding and quantitative trait locus mapping in Ethiopian durum wheat. *Plant Biotechnology Journal* 2019 Jul;17(7):1380-1393. p.
- KHAN, M.I.R., IQBAL, N., MASOOD, A., PER, T.S., KHAN, N.A., (2013). Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation. *Plant Signaling and Behaviour* 8:e26374
- KIS A, SZABÓ P, PONGRÁCZ R. (2023): Spatial and temporal analysis of drought-related climate indices for Hungary for 1971–2100, *Hungarian Geographical Bulletin*, (2009-) 72 : 3 pp. 223-238. , 16 p.
- KISS, T., BÁNYAI, J., BALLA, K., MAYER, M., BERKI, Z., HORVÁTH, Á., VEISZ, O., BEDŐ, Z. AND KARSAI, I. (2019). Comparative Study of the Developmental Traits and Yield Components of Bread Wheat under Field

- Conditions in Several Years of Multi-Sowing Time Experiments. *Crop Science*, 59: 591-604. p.
- KLINK, K., WIERSMA, J. J., CRAWFORD, C. J., STUTHMAN, D. D. (2014). Impacts of temperature and precipitation variability in the Northern plains of the united states and canada on the productivity of spring barley and oat. *International Journal of Climatology*, 34(8), 2805-2818.
- KOTAK, S., LARKINDALE, J., LEE, U., VON KOSKULL-DÖRING, P., VIERLING, E., SCHARF, K.D. (2007). Complexity of the heat stress response in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 10 (3), 310-316. p.
- KUCHEL, H., LANGRIDGE, P., MOSIONEK, L. (2006). Genetic control of flowering time in cereals. *Trends in plant science*, 11(10), 484-491.
- KUMAR, A., SHARMA, S., CHUNDURI, V., KAUR, A., KAUR, S., MALHOTRA, N., KUMAR, A., KAPOOR, P., KUMARI, A., KAUR, J. AND SONAH, H. (2020). Genome-wide Identification and Characterization of Heat Shock Protein Family Reveals Role in Development and Stress Conditions in *Triticum aestivum* L.. *Scientific Reports* 10, 7858. p.
- LANG, B.J., GUERRERO, M.E., PRINCE, T.L., OKUSHA, Y., BONORINO, C. AND CALDERWOOD, S.K. (2021). The functions and regulation of heat shock proteins; key orchestrators of proteostasis and the heat shock response. *Archives of Toxicology* 95, 1943–1970. p.
- LANGMEAD, B., NELLORE, A. (2018). Cloud computing for genomic data analysis and collaboration. *Nature Reviews. Genetics* 19, 208–219. p.
- LARCHER W. (2003). Plants under stress. In: Larcher W. (ed.) *Physiological plant ecology*, 4th edn., Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 345–450. p.
- LELLEY J. (1963). A nemesítés módszerei. In.: Lelley Y., Mándy GY. (Szerk.): A búza- *Triticum aestivum* L. Kultúrflóra sorozat 19. Budapest: *Akadémiai Kiadó*, pp: 233-240. p.
- LÊ, S., JOSSE, J., & HUSSON, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1–18. p. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- LI S, ZHOU X, CHEN L, HUANG W, YU D. (2010). Functional characterization of *Arabidopsis thaliana* WRKY39 in heat stress. *Molecular Cells*. 29(5):475-83. p.
- LI, Y., FAN, C., XING, Y., JIANG, Y., LUO, L., SUN, L., SHAO, D., XU, C., LI, X., XIAO, J., HE, Y., ZHANG, Q. (2011). Natural variation in GS5 plays an important role in regulating grain size and yield in rice. *Nature Genetics* 43(12):1266-1269. p.
- LI, Z., TANG, L., QIU, J., ZHANG, W., WANG, Y., TONG, X., WEI, X., HOU, Y., ZHANG, J. (2016). Serine carboxypeptidase 46 Regulates Grain Filling and Seed Germination in Rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS One*. 11(7):e0159737.

- LI, N., EURING, D., CHA, J.Y., LIN, Z., LU, M., HUANG, L.-J., KIM, W.Y. (2021a). Plant Hormone-Mediated Regulation of Heat Tolerance in Response to Global Climate Change. *Frontiers in Plant Science* 11:627969.
- LI, M., GUO, G., PIDON, H., MELZER, M., PRINA, A.R., BÖRNER, T. AND STEIN, N. (2021b). ATP-Dependent Clp Protease Subunit C1, HvClpC1, Is a Strong Candidate Gene for Barley Variegation Mutant luteostrians as Revealed by Genetic Mapping and Genomic Re-sequencing. *Frontiers in Plant Science* 12:664085.
- LIM, C.J., YANG, K.A., HONG, J.K., CHOI, J.S., YUN, D.J., HONG, J.C., CHUNG, W.S., LEE, S.Y., CHO, M.J. AND LIM, C.O. (2006). Gene expression profiles during heat acclimation in *Arabidopsis thaliana* suspension-culture cells. *Journal of Plant Research* 119, 373–383. p.
- LIU, X., LIU, S., WU, J., ZHANG, B., LI, X., YAN, Y., LI, L. (2013). Overexpression of *Arachis hypogaea* NAC3 in tobacco enhances dehydration and drought tolerance by increasing superoxide scavenging. *Plant Physiology Biochemistry* 2013 Sep;70:354-9. p.
- LLOYD-JONES, L.R., ZENG, J., SIDORENKO, J., YENGO, L., MOSER, G., KEMPER, K.E., WANG, H., ZHENG, Z., MAGI, R., ESKO, T. AND METSPALU, A. (2019). Improved polygenic prediction by Bayesian multiple regression on summary statistics. *Nature Communications* 10, 5086. p.
- LOBELL, D.S., BURKE, M.B., TEBALDI, C., MASTRANDREA, M.D., FALCON, W.P., NAYLOR, R.L. (2008): Prioritizing climate change adaptation Needs for food security in 2030. *Science*, 319 (5863) 607-610. p.
- MACCAFERRI, M., RICCI, A., SALVI, S., MILNER, S.G., NOLI, E., MARTELLI, P.L., CASADIO, R., AKHUNOV, E., SCALABRIN, S., VENDRAMIN, V. AND AMMAR, K. (2019). A high-density, SNP-based consensus map of tetraploid wheat as a bridge to integrate durum and bread wheat genomics and breeding. *Plant Biotechnology Journal*, 17(9), 1709-1720. p.
- MACKOVÁ, H., HRONKOVÁ, M., DOBRÁ, J., TUREČKOVÁ, V., NOVÁK, O., LUBOVSKÁ, Z., MOTYKA, V., HAISEL, D., HÁJEK, T., PRÁŠIL, I.T. AND GAUDINOVÁ, A., (2013). Enhanced drought and heat stress tolerance of tobacco plants with ectopically enhanced cytokinin oxidase/dehydrogenase gene expression. *Journal of experimental botany*, 64(10), 2805-2815. p.
- MAHALINGAM R, DUHAN N, KAUNDAL R, SMERTENKO, A., NAZAROV, T., BREGITZER, P. (2022) Heat and drought induced transcriptomic changes in barley varieties with contrasting stress response phenotypes. *Frontiers in Plant Science* 13:1066421.
- MARKHAM, K.K., GREENHAM, K., (2021). Abiotic stress through time. *New Phytologist*, 231, 40–46. p.
- MCCARTY, J.P. (2001), Ecological Consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology*, 15: 320-331. p.

- MENDANHA T, ROSENQVIST E, HYLDGAARD B, OTTOSEN C-O. (2018). Heat priming effects on anthesis heat stress in wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) with contrasting tolerance to heat stress. *Plant Physiology Biochemistry* 132: 213–221. p.
- MERAJ, T.A., FU, J., RAZA, M.A., ZHU, C., SHEN, Q., XU, D., WANG, Q. (2020). Transcriptional Factors Regulate Plant Stress Responses through Mediating Secondary Metabolism. *Genes* (Basel). 11(4):346. p.
- MIKOŁAJCZAK, K., KUCZYŃSKA, A., OGRODOWICZ, P., KIELBOWICZ-MATUK, A., ĆWIEK-KUPCZYŃSKA, H., DASZKOWSKA-GOLEC, A., SZAREJKO, I., SURMA, M. AND KRAJEWSKI, P. (2022). High-throughput sequencing data revealed genotype-specific changes evoked by heat stress in crown tissue of barley *sdw1* near-isogenic lines. *BMC Genomics* 23, 177. p.
- MITTLER, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9), 405-410. p.
- MITTLER, R. (2006). Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science*, 11(1), 15-19.
- MITTLER, R., FINKA, A., GOLOUBINOFF, P. (2012). How do plants feel the heat? *Trends in Biochemical Sciences*, 37(3), 118-125. p.
- MUGFORD, S.T., OSBOURN, A. (2010). Evolution of serine carboxypeptidase-like acyltransferases in the monocots. *Plant Signaling and Behaviour* 5(2):193-5. p.
- MUGFORD, S.T., QI, X., BAKHT, S., HILL, L., WEGEL, E., HUGHES, R.K., PAPADOPOULOU, K., MELTON, R., PHILO, M., SAINSBURY, F., LOMONOSSOFF, G.P., ROY, A.D., GOSS, R.J., OSBOURN, A. (2009). A serine carboxypeptidase-like acyltransferase is required for synthesis of antimicrobial compounds and disease resistance in oats. *Plant Cell*. 21(8):2473-84. p.
- MUÑOZ-AMATRIAÍN M., HERNANDEZ J., HERB D., BAENZIGER P. S., BOCHARD A. M., CAPETTINI F., CASAS A., CUESTA-MARCOS A., EINFELDT C., FISK S., GENTY A., HELGERSON L., HERZ M., HU G., IGARTUA E., KARSAI I., NAKAMURA T., SATO K., SMITH K., STOCKINGER E., THOMAS W., HAYES P. (2020): Perspectives on Low Temperature Tolerance and Vernalization Sensitivity in Barley: Prospects for Facultative Growth Habit, *Frontiers in Plant Science*, 11:585927
- MURPHY, S.E., LEE, E.A., WOODROW, L., SEGUIN, P., KUMAR, J., RAJCAN, I. AND ABLETT, G.R. (2009). Genotype × Environment interaction and stability for isoflavone content in soybean. *Crop Science* 49, 1313–1321. p.
- MÜLLER, A. H., GRAUSGRUBER, H. (2004). Heat tolerance of flowering in late-sown winter barley. *Field Crops Research*, 85(1), 179-189. p.
- MWADZINGENI L., SHIMELIS H., DUBE E., LAING M. D., TSILO T. J. (2016): Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies, *Journal of Integrative Agriculture*, Volume 15, Issue 5, 935-943 p.

- NADEEM, M.; LI, J.; WANG, M.; SHAH, L.; LU, S.; WANG, X.; MA, C. (2018). Unraveling Field Crops Sensitivity to Heat Stress: Mechanisms, Approaches, and Future Prospects. *Agronomy* 8, 128. p.
- NAGY, J. (2017). Klímaváltozás és a műtrágyázás hatása a kukorica termésére debreceni tartamkísérletben. *Növénytermelés* 66(3): 11–32. p.
- NAGY, J., NAGY, O. (2018). Fenntartható agrárgazdálkodás a klímaváltozás tükrében. *Magyar Tudomány* 179(9): 1327–1335. p.
- NAKAMOTO, H., HIYAMA, T. (1999): Heat-shock proteins and temperature stress. In: Pessarakli, M. (eds.) *Handbook of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker, New York, 399-416. p.
- NURUZZAMAN, M., MANIMEKALAI, R., SHARONI, A.M., SATOH, K., KONDOH, H., OOKA, H., KIKUCHI, S. (2010). Genome-wide analysis of NAC transcription factor family in rice. *Gene*. 2010 Oct 1;465(1-2):30-44. p.
- OLADOSU, Y., RAFII, M.Y., ABDULLAH, N., MAGAJI, U., MIAH, G., HUSSIN, G. AND RAMLI, A. (2017). Genotype × environment interaction and stability analyses of yield and yield components of established and mutant rice genotypes tested in multiple locations in Malaysia. *Acta Agriculturae Scandinavica B Soil Plant Science* 67(7), 590–606. p.
- OLGUN, M., BUDAK BAŞÇİFTÇİ, Z., AYTER, N. G., TURAN, M., KOYUNCU, O., ARDIÇ, M., AĞAR, G., TAKIL, E. (2015). Genetic Divergence in Some Barley (*Hordeum vulgare* L.) Genotypes by RAPD and ISSR Analyses, *Süleyman Demirel Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi* 10 (2):102-109. p
- PÁLFAI, I. (2009): Aszályos évek a Kárpát-medencében a 18-20. században. „KLÍMA21” *Füzetek*, 57 107-112. p.
- PAN R, BUITRAGO S, FENG Z, ABOU-ELWABA SF, XU L, LI C AND ZHANG W. (2022). HvZIP21, a Novel Transcription Factor From Wild Barley Confers Drought Tolerance by Modulating ROS Scavenging. *Frontiers in Plant Science* 13:878459. doi: 10.3389/fpls.2022.878459
- PECIO, Ł., DZIURKA, M., KOWALCZYK, M., STOJAŁOWSKI, S., STOJAKOWSKA, A., MAŃKOWSKI, D. R., NOWAKOWSKA, J. (2019). Transcriptome analysis of low and high phytosterol accumulation in barley grains. *BMC Plant Biology*, 19(1), 151. p.
- PÉREZ-LÓPEZ U, ROBREDO A, LACUESTA M, MENA-PETITE A, MUÑOZ-RUEDA A. Elevated CO2 reduces stomatal and metabolic limitations on photosynthesis caused by salinity in *Hordeum vulgare*. *Photosynthesis Research* 2012 Mar;111(3):269-83. p., doi: 10.1007/s1120-012-9721-1. PMID: 22286185.
- POÓR, P., NAWAZ, K., GUPTA, R., ASHFAQUE, F., KHAN, M.I.R. (2022). Ethylene involvement in the regulation of heat stress tolerance in plants. *Plant Cell Reports* 41, 675–698. p.
- PRADHAN, G. P., PRASAD, P. V. V., FRITZ, A. K., KIRKHAM, M. B., GILL, B. S. (2012). Effects of drought and high temperature stress on synthetic hexaploid wheat. *Functional Plant Biology*, 39(3), 190-198. p.

- PRASAD, P. V. V., BOOTE, K. J., ALLEN JR, L. H., THOMAS, J. M. G. (2006). Superoptimal temperatures are detrimental to peanut (*Arachis hypogaea* L.) reproductive processes and yield at both ambient and elevated carbon dioxide. *Global Change Biology*, 12(8), 1522-1534. p.
- PRASAD, P.V.V., DJANAGUIRAMAN, M. (2014). Response of floret fertility and individual grain weight of wheat to high temperature stress: Sensitive stages and thresholds for temperature and duration. *Functional Plant Biology* 2014;41: 1261–1269. p.
- PRATAP S. BIRTHAL, JAWERIAH HAZRANA, DIGVIJAY S. NEGI, GHANSHYAM PANDEY (2022): Benefits of irrigation against heat stress in agriculture: Evidence from wheat crop in India, *Agricultural Water Management*, Volume 255, 106950
- QASEEM, M.F., QURESHI, R., SHAHEEN, H. (2019). Effects of Pre-Anthesis Drought, Heat and Their Combination on the Growth, Yield and Physiology of diverse Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes Varying in Sensitivity to Heat and drought stress. *Scientific Report* 9, 6955. p.
- QIN, Q., ZHAO, Y., ZHANG, J., CHEN, L., SI, W., JIANG, H., (2022). A maize heat shock factor ZmHsf11 negatively regulates heat stress tolerance in transgenic plants. *BMC Plant Biology* 22, 406. p.
- RAHMSTORF, S., BOX, J.E., FEULNER, G., MANN, M.E., ROBINSON, A., RUTHERFORD, S., SCHAFFERNICHT, E.J. (2017). Exceptional twentieth-century slowdown in Atlantic Ocean overturning circulation. *Nature Climate Change*, 5(5), 475-480. p.
- RAJENDRAN, N.R., QURESHI, N., POURKHEIRANDISH, M. (2022). Genotyping by Sequencing Advancements in Barley. *Frontiers in Plant Science* 13:931423.
- RAKONCZAI, J. (2011): Effects and consequences of global climate change in the Carpathian Basin. *Climate change–geophysical foundations and ecological effects*, 297-322. p.
- RANDALL, P.J., MOSS, H.J. (1990). Some effects of temperature regime during grain filling on wheat quality. *Australian Journal of Agricultural Research*, Vol. 41, Issue 4, 603-617 p.
- RAPAZOTE-FLORES, P., BAYER, M., MILNE, L., MAYER, C.D., FULLER, J., GUO, W., HEDLEY, P.E., MORRIS, J., HALPIN, C., KAM, J., MCKIM, S.M. (2019). BaRTv1.0: an improved barley reference transcript dataset to determine accurate changes in the barley transcriptome using RNA-seq. *BMC Genomics* 20, 968. p.
- RAWAT, R., SCHWARTZ, J., JONES, M.A., SAIRANEN, I., CHENG, Y., ANDERSSON, C.R., ZHAO, Y., LJUNG, K., HARMER, S.L. (2009). REVEILLE1, a Myb-like transcription factor, integrates the circadian clock and auxin pathways. *Proceedings National Academy Sciences USA*. 106(39):16883-8.

- R CORE TEAM (2021): R: A Language and Environment for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- RENSINK, W.A., IOBST, S., HART, A., STEGALKINA, S., LIU, J., BUELL, C.R., (2005). Gene expression profiling of potato responses to cold, heat, and salt stress. *Functional and Integrative Genomics* 5, 201-207. p.
- RIZHSKY, L., ET AL. (2002a). When defense pathways collide. The response of Arabidopsis to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiology*, 129(2), 756-768. p.
- RIZHSKY, L., LIANG, H., MITTLER, R. (2002b). The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant Physiology*, 130(3), 1143-1151. p.
- ROLLINS, J.A., HABTE, E., TEMPLER, S.E., COLBY, T., SCHMIDT, J., VON KORFF, M., (2013). Leaf proteome alterations in the context of physiological and morphological responses to drought and heat stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Botany*, 64(11), 3201-3212. p.
- ROSENZWEIG, C., ELLIOTT, J., DERYNG, D., RUANE, A.C., MÜLLER, C., ARNETH, A., BOOTE, K.J., FOLBERTH, C., GLOTTER, M., KHABAROV, N. AND NEUMANN, K. (2014). Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 111(9), 3268-3273. p.
- THORBURN, P.J., RUANE, A.C., BOOTE, K.J., HUDSON, N.I., MARTRE, P., AGGARWAL, P.K., ASSENG, S., CAMARRANO, D., EWERT, F., ANGULO, C. (2018). Multi-wheat-model ensemble responses to interannual climate variability. *Environmental Modelling & Software*, 99, 97-115. p.
- POUR-ABOUGHADAREH, A., M. YOUSEFIAN, H. MORADKHANI, M. MOGHADDAM VAHED, P. POCZAI, H. M. SIDDIQUE. (2019). iPASTIC: An online toolkit to estimate plant abiotic stress indices. *Applications in Plant Sciences* 7(7): e11278. URL: <https://manzik.com/ipastic>
- SADURA, I., LIBIK-KONIECZNY, M., JURCZYK, B., GRUSZKA, D., JANECKO, A. (2020). HSP Transcript and Protein Accumulation in Brassinosteroid Barley Mutants Acclimated to Low and High Temperatures. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020 Mar 10;21(5):1889.
- SAKUMA, Y., MARUYAMA, K., OSAKABE, Y., QIN, F., SEKI, M., SHINOZAKI, K., YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. (2006). Functional analysis of an Arabidopsis transcription factor, DREB2A, involved in drought-responsive gene expression. *Plant Cell*. 2006 May;18(5):1292-309. p.
- SALLAM, A., AMRO, A., EL-AKHDAR, A., DAWOOD, M.F., KUMAMARU, T., STEPHEN BAENZIGER, P. (2018). Genetic diversity and genetic variation in morpho-physiological traits to improve heat tolerance in Spring barley. *Molecular Biology Reports*, 45, 2441–2453. p.

- SANGTARASH, M. H., SHOBBAR, Z. S., HAJIREZAEI, M. R., GHAFFARI, M. R. (2017). Physiological and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *Advances in Plants & Agriculture Research*, 7(4), 00262.
- SARASWAT, S., YADAV, A.K., SIROHI, P., SINGH, N.K. (2017). Role of epigenetics in crop improvement: Water and heat stress. *Journal of Plant Biology* 60, 231–240. p.
- SAVCHENKO, G. N., TALANOVA, V. V. (2017). Impact of High Temperature on Seed Germination and Early Growth of Barley Cultivars. *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*, 8(6), 1099-1103. p.
- SCHINDFESSEL, C., DROZDOWSKA, Z., DE MOOIJ, L., GEELLEN, D. (2021). Loss of obligate crossovers, defective cytokinesis and male sterility in barley caused by short-term heat stress. *Plant Reproduction*, 34, 243–253. p.
- SCHÖFFL, F., PRÄNDL, R., REINDL, A., (1998). Regulation of the Heat-Shock Response, *Plant Physiology*, Volume 117, Issue 4, 1135–1141. p.
- SCHULTE D., CLOSE, T. J., GRANER, A., LANGRIDGE, P., MATSUMOTO, T., MUEHLBAUER, G., SATO, K., SCHULMAN, A.H., WAUGH, R., WISE R. P., STEIN, N., (2009). The International Barley Sequencing Consortium—At the Threshold of Efficient Access to the Barley Genome, *Plant Physiology*, Volume 149, Issue 1, 142–147. p.
- SHANKAR, A., AGARWAL, P., YADAV, S. K. (2014). Advances in plant proteomics in response to heat stress. *Stress Physiology of Crop Plants*, 2, 101-125. p.
- SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, SEKI M. (2003). Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(5):410-7. p.
- SHIRDELMOGHANLOO, H., AHMADI, A., TORABI, B. (2016). Effects of heat stress on yield, quality and grain-filling period of diverse barley (*Hordeum vulgare* L.) accessions. *Plant Production Science*, 19(1), 19-28. p.
- SINGH A, GROVER A. (2008) Genetic engineering for heat tolerance in plants. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, Apr;14(1-2):155-66. p., doi: 10.1007/s12298-008-0014-2. Epub 2008 Jun 15. PMID: 23572882; PMCID: PMC3550655.
- SMITH, P., MARTINO, D., GWARY, D., JANZEN, H., KUMAR, P., MCCARL B., OGLE, S., O'MARA, F., RICE, C., SCHOLE, B., SIROTENKO, O., HOWDEN, M., MCALLISTER, T., PAN, G., ROMANENKOV, V., SCHNEIDER, U., TOWPRAYOON, S., WATTENBACH, M., SMITH, J. (2008). Greenhouse gas mitigation in agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 363(1492): 789-813. p.
- SOKAL R. R., MICHENOR. C. D. (1958). A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships, *University of Kansas Scientific Bulletin*, Vol. 28, 1958, 1409-1438. p.

- STENSETH, N. C., MYSTERUD, A., OTTERSEN, G., HURRELL, J. W., CHAN, K.-S., LIMA, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science* (80-). 297, 1292–1296. p.
- SUZUKI, N., KOUSSEVITZKY, S.H.A.I., MITTLER, R.O.N. AND MILLER, G.A.D. (2012). ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant, Cell & Environment*, 35(2), 259-270. p.
- SUZUKI, N., RIVERO, R.M., SHULAEV, V., BLUMWALD, E. AND MITTLER, R.,(2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203(1), 32-43. p.
- SZABADOS, L., SAVOURE, A. (2010): Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, 15, 89–97. p.
- SZIGETI, 1998: Növények és a stressz. In: Növényélettan. A növényi anyagcsere, II. kötet. Szerk: Láng Ferenc ELTE Eötvös Kiadó, 915-983. p.
- 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. p.
- THAO, N.P., THU, N.B., HOANG, X.L., VAN HA, C., TRAN, L.S. (2013). Differential expression analysis of a subset of drought-responsive GmNAC genes in two soybean cultivars differing in drought tolerance. *International Journal of Molecular Sciences* 2013 Dec 6;14(12):23828-41.
- TOTTMAN, D.R.; MAKEPEACE, R.J.; BROAD, H. (1979): An explanation of the decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. *Annals of Applied Biology*, 93, 221–234. p.
- TRAITGENETICS GMBH.: <https://www.traitgenetics.com>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: 45000 SNPs, traitgenetics. Lekérdezés időpontja: 2020.01.22.
- TUBIELLO, F.N., AMTHOR, J.S., BOOTE, K.J., DONATELLI, M., EASTERLING, W., FISCHER, G., GIFFORD, R.M., HOWDEN, M., REILLY, J., ROSENZWEIG, C. (2007). Crop response to elevated CO₂ and world food supply: A comment on "Food for Thought...". *Environmental Research Letters*, 2(1), 014002.
- TURNER, A., BEALES, J., FAURE, S., DUNFORD, R. P., LAURIE, D. A. (2005). The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaptation to photoperiod in barley. *Science* 310, 1031–1034. p.
- UFFELMANN, E., HUANG, Q.Q., MUNUNG, N.S., DE VRIES, J., OKADA, Y., MARTIN, A.R., MARTIN, H.C., LAPPALAINEN, T., POSTHUMA, D. (2021). Genome-wide association studies. *Nature Reviews Methods Primers*. 1, 59. p.
- USMAN, M.G., RAFII, M.Y., ISMAIL, M.R., MALEK, M.A., LATIF, M.A. AND OLADOSU, Y., (2014). Heat shock proteins: functions and response against heat stress in plants. *International Journal of Science and Technology Research* 3(11), 204-218. p.

- VÁRALLYAY, GY. (2010): A talaj, mint víztározó; talajszárazodás. „KLÍMA-21” *Füzetek* 59: 3-25. p.
- VEISZ, O., BENCZE, S., VIDA, G. (2007). Changes in the Abiotic Stress Tolerance of Wheat as a Result of an Increased Atmospheric CO₂ Concentration. In: Buck, H.T., Nisi, J.E., Salomón, N. (eds) *Wheat Production in Stressed Environments. Developments in Plant Breeding*, vol 12. Springer, Dordrecht.
- VON ZITZEWITZ, J., CUESTA-MARCOS, A., CONDON, F., CASTRO, A.J., CHAO, S., COREY, A., FILICHKIN, T., FISK, S.P., GUTIERREZ, L., HAGGARD, K., KARSAL, I. (2011). The genetics of winterhardiness in barley: perspectives from genome-wide association mapping. *Plant Genome* 4, 76–91. p.
- WAHID, A., GELANI, S., ASHRAF, M., FOOLAD, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199-223. p.
- WANG, W., VINOCUR, B., SHOSEYOV, O., ALTMAN, A. (2004). Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends Plant Science*, 9, 244-252. p.
- WANG, Z., GERSTEIN, M., SNYDER, M. (2009). RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. *Nature Reviews Genetics* 10, 57–63. p.
- WANG, L., LIU, H., LIU, X., WEI, C., HUANG, Y., LIU, Y., TU, J.. (2016). Both overexpression and suppression of an *Oryza sativa* NB-LRR-like gene *OsLSR* result in autoactivation of immune response and thiamine accumulation. *Scientific Reports*, 6:24079.
- WANG, X., LIU, F.-L., JIANG, D. (2017). Priming: a promising strategy for crop production in response to future climate. *Journal of Integrative Agriculture*, 16, 2709-2716. p.
- WANG J., ZHANG Z. (2021). GAPIT Version 3: Boosting Power and Accuracy for Genomic Association and Prediction, *Genomics, Proteomics & Bioinformatics*, doi: <https://doi.org/10.1016/j.gpb.2021.08.005>.
- 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 (2016), 162-176. p.
- WHEELER, S. (1996). Sustainable Urban Development: A Literature Review and Analysis. *University of California at Berkeley Press*, Berkeley.
- WICKHAM H. (2015). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016, ISBN: 978-3-319-24277-4.
- WICKHAM, H., AVERICK, M., BRYAN, J., CHANG, W., MCGOWAN, L.D.A., FRANÇOIS, R., GROLEMUND, G., HAYES, A., HENRY, L., HESTER, J., KUHN, M. (2019). Welcome to the {tidyverse}, *Journal of Open Source Software*. vol. 4, 43, 1686. p.
- WOLLENWEBER, B., PORTER, J.R. AND SCHELLBERG, J. (2003). Lack of Interaction between Extreme High-Temperature Events at Vegetative and

- Reproductive Growth Stages in Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 189: 142-150. p.
- WU X, SHIROTO Y, KISHITANI S, ITO Y, TORIYAMA K. (2009). Enhanced heat and drought tolerance in transgenic rice seedlings overexpressing OsWRKY11 under the control of HSP101 promoter. *Plant Cell Reports*, 2009 Jan; 28(1):21-30. p.
- WU, H.-C., BULGAKOV, V.P., JINN, T.-L. (2018). Pectin Methylsterases: Cell Wall Remodeling Proteins Are Required for Plant Response to Heat Stress. *Frontiers in Plant Science* 9:1612.
- XU, Q., HUANG, S., GUO, G., YANG, C., WANG, M., ZENG, X., WANG, Y. (2022). Inferring regulatory element landscapes and gene regulatory networks from integrated analysis in eight hullless barley varieties under abiotic stress. *BMC Genomics*. 2022 Dec 20;23(1):843.
- XU, X., ZHANG, L., ZHAO, W., FU, L., HAN, Y., WANG, K., YAN, L., LI, Y., ZHANG, X.H., MIN, D.H. (2021). Genome-wide analysis of the serine carboxypeptidase-like protein family in *Triticum aestivum* reveals TaSCPL184-6D is involved in abiotic stress response. *BMC Genomics* 22, 350. p.
- XUE, G. P., LOVERIDGE, C. W. (2004). HvDRF1 is involved in abscisic acid-mediated gene regulation in barley and produces two forms of AP2 transcriptional activators, interacting preferably with a CT-rich element. *Plant Journal*, 37(3), 326-339. p.
- YANG, XUYAN, SHUANG ZHAO, WENDONG GE, TENGHUI WANG, ZHENYU FAN, YUSHU WANG (2022): Genome-wide identification and expression analysis of the WRKY gene family in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 36(1), 759–772. p., doi: 10.1080/13102818.2022.2110518.
- YOSHIDA T, FUJITA Y, MARUYAMA K, MOGAMI J, TODAKA D, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. (2015). Four Arabidopsis AREB/ABF transcription factors function predominantly in gene expression downstream of SnRK2 kinases in abscisic acid signalling in response to osmotic stress. *Plant Cell & Environment*, 2015 Jan;38(1):35-49. p.
- YVES VAN DE PEER: <https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/Venn/>
Keresőprogram: Google, Kulcsszó: Venn diagram, Lekérdezés időpontja: 2023.06.01
- ZANDALINAS, S. I., MITTLER, R., BALFAGÓN, D., ARBONA, V., GÓMEZ-CADENAS, A. (2018). Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiologia Plantarum*, 162(1), 2-12. p.
- ZEKE HAUSFATHER (2023): Visualizing a summer of extremes in 7 charts, <https://www.theclimatebrink.com/p/visualizing-a-summer-of-extremes> Lekérdezés időpontja: 2023.05.10.
- ZENDA, T., WANG, N., DONG, A., ZHOU, Y., DUAN, H. (2022). Reproductive-Stage Heat Stress in Cereals: Impact, Plant Responses and Strategies for

Tolerance Improvement. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022 Jun 22;23(13):6929.

- ZHANG, L., ZHANG, J., HAN, S., WU, T., HU, Y., SONG, B., LI, W. (2020). Overexpression of the heat shock transcription factor gene CarHSFA2 from chickpea (*Cicer arietinum* L.) enhances heat tolerance in transgenic Arabidopsis. *Plant Science*, 292, 110376.
- ZHANG, X., WANG, X., ZHONG, J., ZHOU, Q., WANG, X., CAI, J., DAI, T., CAO, W. AND JIANG, D. (2016). Drought priming induces thermo-tolerance to post-anthesis high-temperature in offspring of winter wheat. *Environmental and Experimental Botany* 127: 26–36. p.
- ZHAO, C., RUNNING, S.W. (2016). Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 329(5994), 940-943. p.
- ZHAO, Y., TIAN, X., WANG, F., ZHANG, L., XIN, M., HU, Z., YAO, Y., NI, Z., SUN, Q., PENG, H. (2017). Characterization of wheat MYB genes responsive to high temperatures. *BMC Plant Biology*, 2017 Nov 21;17(1):208.
- ZHU, D., CHU, W., WANG, Y., YAN, H., CHEN, Z., XIANG, Y. (2018). Genome-wide identification, classification and expression analysis of the serine carboxypeptidase-like protein family in poplar. *Physiologia Plantarum* 2018 Mar;162(3):333-352. p.

M2. A növény nevelő és regeneráló kontroll kamra beállítási protokollja

Idő (óra, perc)	Hőmérséklet (°C)	RH (%)	Fénycső (CW, GW) (mindkét kamránál)	Fényintenzitás $Q = \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
				Fémhalogénes
1:00	18	76	0	
2:00	18	73	0	
3:00	18	70	0	
4:00	18	67	0	
5:00	18	67	0	
6:00	18	67	0	
7:00	18	64	4	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
15:00	18	64	4	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
16:00	18	64	4	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
17:00	18	64	4	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
18:00	18	64	4	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
19:00	18	64	4	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
20:00	18	64	4	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
21:00	18	64	4	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
22:00	18	64	4	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
23:00	18	70	0	
24:00	18	76	0	

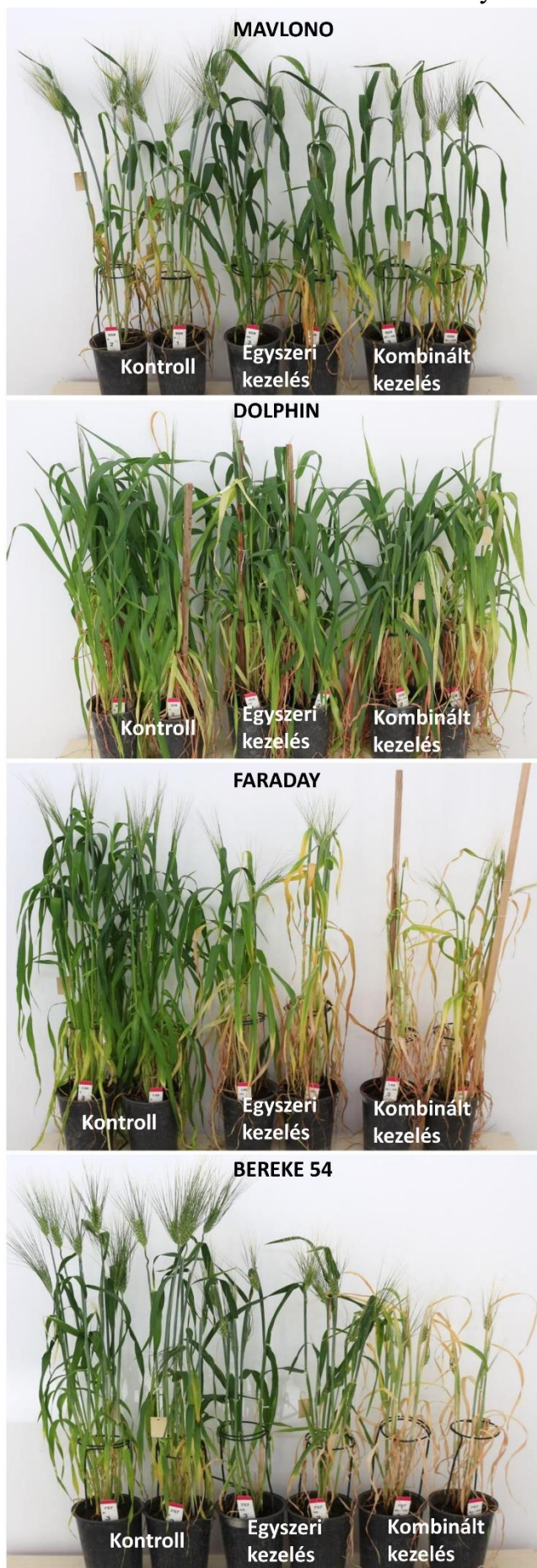
M3. A Z31-es fejlődési fázisban kapott növények kamra beállítási protokollja

Idő (óra, perc)	Hőmérséklet (C°)	RH (%)	Fénycső (CW, GW)	Fényintenzitás $Q = \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
0:00	20	70		
1:00	20	76	0	
2:00	20	70	0	
3:00	20	67	0	
4:00	20	67	0	
5:00	20	67	0	
6:00	20	67	0	
7:00	25	64	2	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
8:00	28	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
9:00	30	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
17:00	27	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
18:00	25	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
19:00	23	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
20:00	23	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
21:00	23	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
22:00	21	64	2	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
23:00	20	67	0	
24:00	20	67	0	

M4. A ZD49-es stádium kamra kezelési protokollja

Idő (óra, perc)	Hőmérséklet (C°)	RH (%)	Fénycső (CW, GW)	Fényintenzitás Q= $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
0:00	20	70	0	
1:00	20	76	0	
2:00	20	70	0	
3:00	20	67	0	
4:00	20	67	0	
5:00	20	67	0	
6:00	20	67	0	
7:00	25	64	2	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
8:00	30	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
9:00	35	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
17:00	27	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
18:00	25	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
19:00	23	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
20:00	23	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
21:00	23	64	3	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
22:00	21	64	2	240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
23:00	20	67	0	
24:00	20	70	0	

M5. A kontroll és a két hőstressz kezelésen átesett növények fotói



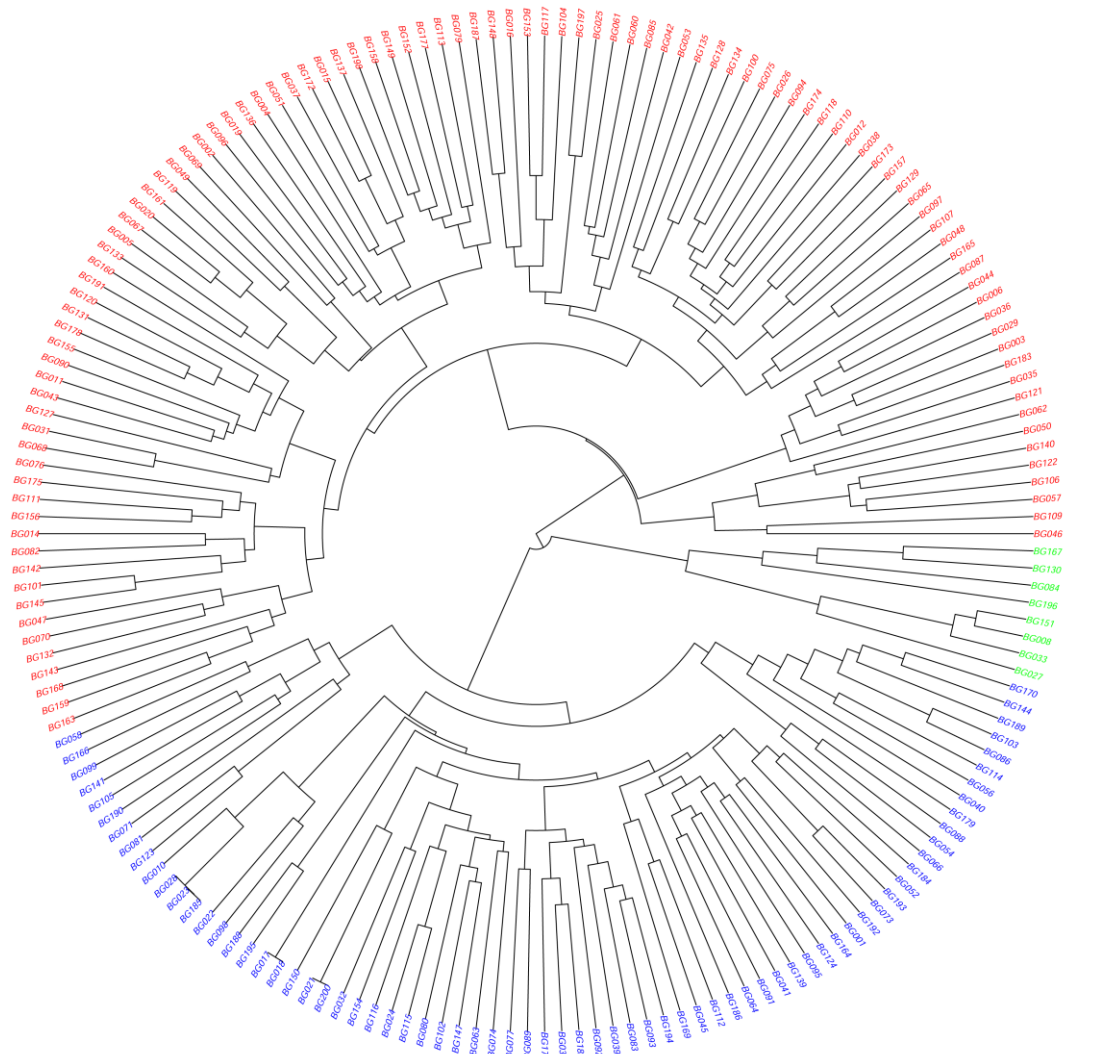
M6. 182 genotípus csoportosítása a kalásztípus szerint. A piros csoportba tartozó fajták a kétsoros kalásztípusúak, a kékkel és zölddel jelöltek pedig a hatsorosak.

Csoportok					
Kis	Pedigre	Kis	Pedigre	Kis	Pedigre
BG002	SPIRIT	BG001	KOMPOLTI-KORAI	BG008	HANBOZU
BG003	AMILLIS	BG010	SHAKKINKIRI	BG027	HAKUSANMUGI
BG004	GOLDRUSH	BG017	MAJA	BG033	HAMYANG
BG005	MARINER	BG018	GERLACH	BG084	MEDOC
BG006	TRASIMENO	BG021	FULL-PINT	BG130	YOG-43
BG011	JOSIMA	BG022	PIAF	BG151	IKEI-8
BG012	SW-ALISON	BG023	ALBA	BG167	BOGARA
BG014	CANYON	BG024	HAMU	BG196	CHINNIU-1
BG015	CARAT	BG028	MILENA		
BG016	AYANA	BG032	DIADEM		
BG019	ARDA	BG034	GILBERTA		
BG020	SAIGON	BG039	PONENTE		
BG025	BOREALE	BG040	ARMA		
BG026	SPINNER	BG041	ISSACO		
BG029	BARAKA	BG045	CANORO		
BG031	COBALT	BG052	GERBEL		
BG035	ALCE	BG054	CIERZO		
BG036	TIPPER	BG056	ALDEBARAN		
BG037	PERIDOT	BG058	QIZILQORGON		
BG038	FINESSE	BG063	FRIDERICUS		
BG042	DOLMEN	BG064	LONNI		
BG043	VIOLETTA	BG066	YURIKO		
BG044	KH-AGRIA	BG071	ONICE		
BG046	LOMBARD	BG073	ERICAS		
BG047	ANTELOPE	BG074	KH-FLORI		
BG048	BECKET	BG077	KETOS		
BG049	CAMION	BG080	SPHINX		
BG050	AIRONE	BG081	GAIANO		
BG051	FARADAY	BG083	ADLINE		
BG053	ECLAIR	BG086	ROBUR		
BG057	JALILABAD	BG088	ORRIA		
BG060	FLUTE	BG089	BALDA		
BG061	FAHRENHEIT	BG091	NATUREL		
BG062	ENDEAVOR	BG092	DJEBEL		
BG065	ORFEE	BG093	BALAKI		
BG067	OPAL	BG095	KH-TURUL		
BG068	LOUISE	BG098	MATTINA		
BG069	WEAVER	BG099	PERAGIS		
BG070	BREEZE	BG102	CRIMONT		
BG075	SPLENDID	BG103	SELVAGGIO		
BG076	ACCRUE	BG105	HUDSON		
BG079	PEDIGREE	BG112	ZOE		

Kis	Pedigre	Kis	Pedigre	Kis	Pedigre
BG082	DOLPHIN	BG114	JAIDOR		
BG085	WINNER	BG115	HASSO		
BG087	PARASOL	BG116	GRETE		
BG090	MURCIE	BG123	MARADO		
BG094	WILLOW	BG124	SALAMANDRE		
BG096	SWALLOW	BG139	SAMSON		
BG097	SONJA	BG141	PULODIY		
BG100	CHINTZ	BG144	DAHLIA		
BG101	CINNAMON	BG147	ELAN		
BG104	DUET	BG150	MANDY		
BG106	TEA	BG154	FRANKA		
BG107	SUMO	BG164	ESTEREL		
BG109	KASKADE	BG166	BEREKE-54		
BG110	BOLGALY	BG169	ASTRIX		
BG111	CATHAY	BG170	GLENAN		
BG113	ZULU	BG176	HYACINT		
BG117	LINNET	BG179	MAJESTIC		
BG118	KELIBIA	BG182	NIKEL		
BG119	SCYLLA	BG184	LORENA		
BG120	NECTARIA	BG185	KOBINKATAGI-4		
BG121	ACI	BG186	ASSO		
BG122	ALTESSE	BG188	JONAKOH		
BG127	JESSICA	BG189	PASSPORT		
BG128	KARISMA	BG190	TAMBAR-501		
BG129	RED	BG192	CRITER		
BG131	ORCHIDEA	BG193	MILORE		
BG132	VESUVIUS	BG194	EXPRESS		
BG133	DRUID	BG195	MAVLONO		
BG134	CRESCENDO	BG200	DICKTOO		
BG135	NEFTA				
BG136	MEAD				
BG137	CORIOLIS				
BG140	CLARA				
BG142	CALCUTTA				
BG143	SPRITE				
BG145	HAKA				
BG148	VERTIGE				
BG149	WIGWAM				
BG152	SOMBRERO				
BG153	PREMUDA				
BG155	WINTMALT				
BG156	ARTIST				
BG157	BATON				
BG158	SONIC				
BG159	ONDINE				

Kis	Pedigre	Kis	Pedigre	Kis	Pedigre
BG160	VERTURIA				
BG161	SURTEES				
BG163	KESTREL				
BG165	LAMBADA				
BG168	PLATINE				
BG172	VOLLEY				
BG173	SW-FARRIER				
BG174	MONTAGE				
BG175	CANBERRA				
BG177	ANVIL				
BG178	MANOLIA				
BG183	FJORD				
BG187	EMERAUDE				
BG191	LEONIE				
BG197	MASCARA				
BG198	CONNOISSEUR				

M7. A 182 genotípus filogenetikai (Neighbour-Joining) ágrajza



M8. Szántóföldi meteorológiai adatok összesítő táblázata.

A 2018-2022-es martonvásári meteorológiai paraméterek az árpa vegetációs időszakában (október-június).

Hónapok	T _{min} (°C)				T _{max} (°C)				Csapadékmennyiség (mm)			
	2018/19	2019/20	2020/21	2021/22	2018/19	2019/20	2020/21	2021/22	2018/19	2019/20	2020/21	2021/22
Október	5,8	5,4	7	3,2	19,9	20	16,1	16,4	32,8	22,7	84,6	20,3
November	3	4,8	2,4	1,4	11,2	12,2	8,4	9,7	37,5	89,4	19,8	45,4
December	-2,7	0,3	1,5	-1,1	4,1	6,7	5,5	4,4	28,4	70,9	27,7	44,8
Január	-3,7	-3,3	-1,9	-3,6	2,6	2,6	4,8	5,6	21,7	14,1	10,5	5,2
Február	-2,1	0,1	-2,1	-1,1	9,5	11	7,3	10,3	13,2	19,5	38,1	11,2
Március	1,2	0,6	-1,3	-3,8	15,1	13,1	11,9	12,5	8	33,2	2,8	16,8
Április	5,7	2	1,9	3,5	19,3	19,9	14,7	15,4	27,1	5,7	35,4	55,7
Május	9,1	8,1	7,8	10,8	18,5	20,6	19,7	24,3	138,6	32,3	67,7	34,5
Június	15,9	14,5	14,4	14,7	29,5	25,6	29,5	29	48,5	81,8	3,5	59,4

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A kutatómunkához nyújtott anyagi támogatásért köszönet illeti meg a GINOP-2.3.2-15-2016-00029 és a TKP2021-NKTA-06 pályázat anyagi támogatását. Kutatómunkámhoz és dolgozatom elkészítéséhez nyújtott segítségükért, szakmai irányításukért köszönetemet fejezem ki témavezetőimnek, Dr. Karsai Ildikónak és Dr. Cseh Andrásnak. Köszönöm a HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézet vezetőségének hogy támogatták munkámat, és Ph.D. tanulmányaim elvégzését.

Köszönöm Dr. Balla Krisztinának, hogy rengeteg szakmai tanáccsal és a hőstressz klímakamrás kísérletekben való irányítással és segítséggel támogatta tudományos munkámat.

Külön köszönöm a Molekuláris Nemesítés Osztály és a Kalászos Gabona Nemesítési Osztály dolgozóinak, akik áldozatos munkájukkal segítségemre voltak kísérleteim kivitelezésében és feldolgozásában.

Kiemelten köszönöm Krivényiné Berki Zita, Kiss Tibor, Bányai Judit, Illés Klára, Mayer Bernadett, Herkli Erika, Sándorné Pelyva Renáta, Balogh-Egeresi Eleonóra, Gál Mariann, Mayer Mariann, Horváth D. Ádám munkatársaimnak azt, hogy minden esetben számíthattam precíz és gyors munkájukra.

Köszönöm Dr. Rakszegi Mariann-nak és a lisztlabor dolgozóinak a minőségi vizsgálatokban nyújtott segítséget.

Köszönöm Dr. Pál Magdának és munkatársainak hogy lehetővé tették és segítették a Biokémiai laboratóriumban végzett munkámat.

Nagy köszönet illeti meg Soós Vilmost és kollégáit is a génexpressziós adatok elemzésében való közreműködésért.

Köszönettel tartozom a Növénynevelési és a Műszaki Csoportnak a fitotroni kísérleteknél végzett lelkiismeretes munkájukért. Köszönöm a Növénytermesztési Osztálynak, különösen Dr. Árendás Tamásnak hogy rendelkezésemre bocsátott meteorológiai adatokkal elősegítette disszertációm elkészítését.

Végül, de nem utolsó sorban, köszönet illeti családomat, szüleimet és feleségemet, hogy mindig nagy türelemmel hallgattak meg és támogattak még a legnehezebb időszakokban is.