

Doktori értekezés tézisei

Horváth Ádám

Gödöllő

2024



MAGYAR AGRÁR- ÉS ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

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

Doktori (PhD) értekezés tézisei

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

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

1. A munka előzményei, célkitűzései

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 söripar, a takarmányozás, valamint egyre növekvő mértékben a népélelmezés szempontjából. A klímaváltozás fokozódó tendenciái, amelyek globálisan emelkedő hőmérsékleteket foglalnak magukban, súlyosbítják a környezeti ingadozásokat, és ez egyre fenyegetőbb kihívást jelent a termesztett növények számára (Lobell et al. 2011). A világ rohamosan növekvő népességének ellátásához szükséges élelem mennyiség előállítása, ezen belül a gabonafélék termésbiztonságának megőrzése, a klímaváltozás körülményei között, sok kihívás és megoldandó feladat elé állítja a nemesítőket és a termesztőket (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 válaszmechanizmusának 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.

A dolgozat célkitűzései a kutatások során az alábbiak voltak:

- Évjáráthatás vizsgálata 190 árpafajtából álló asszociációs panel több éves szántóföldi kísérletében.
- Hőstressztűrő-képesség összehasonlító vizsgálata kontrollált körülmények között eltérő árpafajtákban.
- Kombinált hőstressz hatásának vizsgálata a növényekre, hőedzés: „priming” hatás
- Hőstressz hatása a különböző érzékenységgű árpafajták génexpressziós mintázatára

2. Anyag és módszer

A disszertációban a GINOP-2.3.2-15-2016-00029 pályázat árpa kísérleteinek genotípusait vizsgáltam magas hőmérséklettel szembeni ellenállóképességük szempontjából produkciobiológiai, fiziológiai és molekuláris genetikai vizsgálati módszerekkel. Vizsgálatainkba az eltérő földrajzi származású, 190 árpafajtából álló BARGEN asszociációs térképezési populációt vontuk be, aminek produkciobiológiai paramétereit, termőképességét több éves szántóföldi kísérletekben értékeltük. A szántóföldi fenotípusos eredmények alapján a BARGEN panel 190 fajtájából kiválasztottunk 28 genotípust a további, kontrollált körülmények között kivitelezett hőstressz kísérletek céljaira. A kiválasztásnál a kalásztípust is figyelembe vettük, a 28 fajta fele kétsoros, másik fele hatsoros árpa volt.

3.2. Fenotípusos vizsgálatok

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. 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. A tenyészidőszak során felvételítettük a kalászoslási időt (ZD49 stádium) és a növénymagasságot (talajszinttől a kalász aljáig). 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, kalászsza száma, szemszáma és szemsúlya voltak. A maradék többi kalászt egybecsépeltük, megszámolva és mérve a mellékkalász szemszámot és súlyt. A fő- és mellékkalások 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 fényintenzitással, rövid nappalhosszon. A növények 18 °C-on, 16 órás nappalhosszon növekedtek, folyamatos vízellátottság mellett. A stresszkamrában a nappalhossz, a fény minősége és mennyisége megegyezett a kontroll kezeléssel, 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 visszacsökkent az éjszakai 20 °C-ra. 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. 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. Minden fajtából 3 növényt 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 elérése után leharattuk 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 fajtás 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 mintavételként 9 növényről gyűjtöttünk be levélmintákat, az egy-egy biológiai ismétlést 3 növény leveleiből alakítottuk ki.

3.3. Genom szintű vizsgálatok

A BARGEN minden fajtájának leveléből QIAGEN izoláló kittel DNS-t izoláltuk (DNeasy® Plant Mini Kit, Qiagen GmbH, Hilden, Germany). A DNS-minták 45K Infinium elemzését a TraitGenetics GmbH (Gatersleben, Németország) végezte el (<https://www.traitgenetics.com>). A fajták genetikai diverzitás vizsgálatához a BARGEN LD marker adatbázisa összesen 30006 db SNP markerből állt. A teljes RNS-t a Qiagen RNeasy plant mini kittel (Qiagen GmbH, Hilden, Germany) izoláltuk. 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 fajták közötti génexpressziós mintázatok átfedéseit funkcionális genomikai módszerekkel határoztuk meg (<https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/Venn/>).

3.4. Statisztikai és adatelemzési módszerek

A különböző morfológiai és termésmennyiségi paraméterek elemzéséhez a statisztikai csomag R különböző parancsait alkalmaztuk (R Core Team 2021). 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 diagramokat készítettük el ezzel a programmal. 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 (Bouslama és Schapaugh, 1984).

3. Eredmények és azok megbeszélése

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

3.1. 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. Meghatároztuk az SNP markerek pontos helyzetét és az egyes kromoszómák lefedettségét egy marker sűrűség térkép alapján. A BARGEN árpa populáció genetikai diverzitását egy szomszédösszevonó filogenetikai elemzéssel készült fa segítségével elemeztük. 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 sokkal nagyobb diverzitást mutattak, mint a hatsoros fajták.

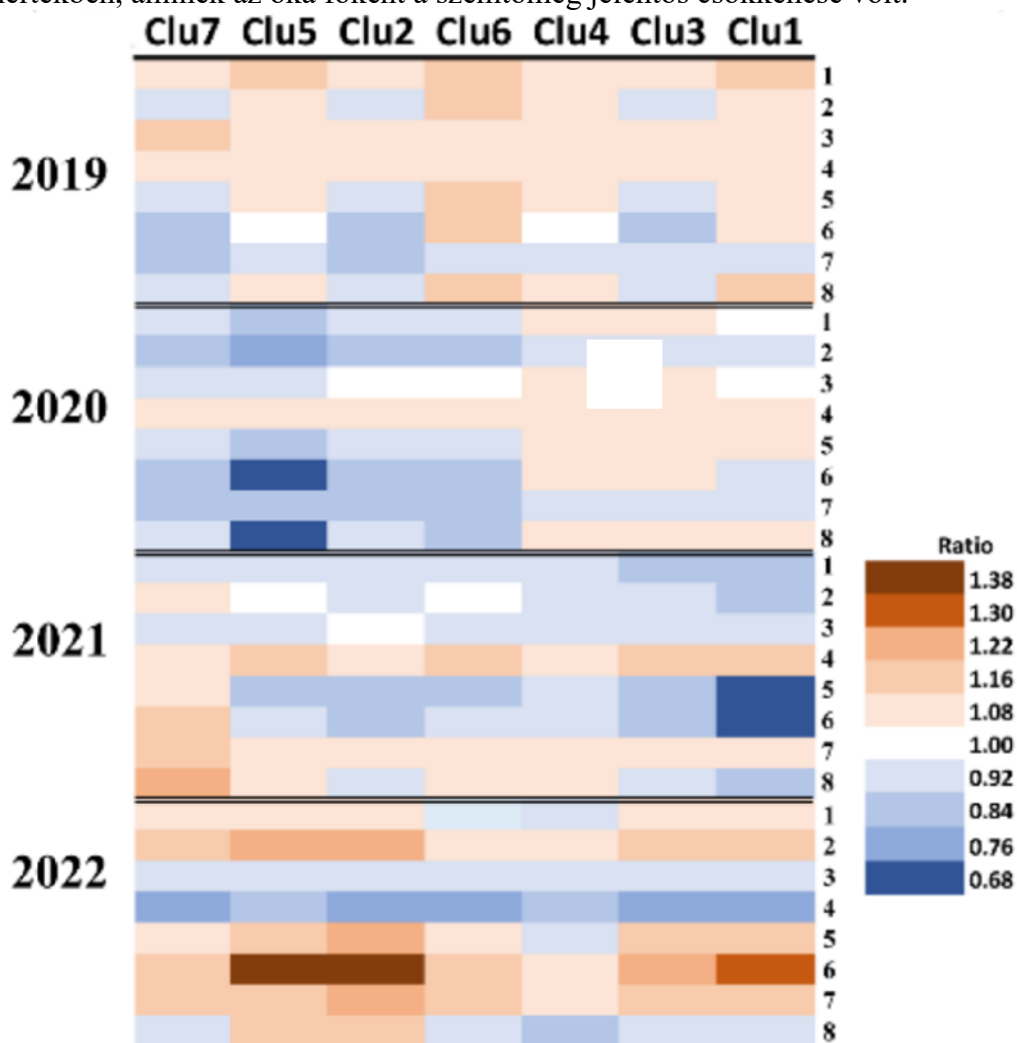
3.2. Az évjáratok hatása árpa genotípusok egyedfejlődésére

A szántóföldi kísérlet négy éve teljesen eltérő meteorológiai viszonyokkal jellemezhető. Ennek eredményeképp az évek között nem csak a fellépő abiotikus stressz jellegében és erősségében volt különbség, hanem az árpafajták egyedfejlődésében is. 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 virágzáskor 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. 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 kalászoslási időszakot. A virágzási időszak kezdetén a hőmérséklet már a szupraoptimális tartományba lépett, ami 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.

3.2.1. Árpafajták terméselemei az évjáratok függvényében

Az adatok elemzése során a genotípus, az év, valamint az ezek közötti kölcsönhatások kimutatása volt a fő célunk. 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 genotípus $\times$ év kölcsönhatás a szemtermés esetében volt a legnagyobb, amely előre jelezte a genotípusok

érzékenységének sokféleségét a négy év alatt fellépő különböző abiotikus stresszkombinációkra. A 2019-es év az optimálisnak mondható év volt a legnagyobb hozammal, amit a terminális fenofázisban stresszelt 2021-es év majd a hőstresszes 2022-es év, és végül a szárazságstresszes 2020-as év követett a legkisebb terméssel. 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. 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 oldalkalászhajtásokban fejlődött szemek száma. 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 fajtaírt 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.



1. ábra. Genotípus $\times$ környezet kölcsönhatás szerepe a 190 árpa fajta csoportosításában és a csoportok évjárat-specifikus reakcióiban a négy-éves szántóföldi teljesítményvizsgálat során.

A fajtaklaszterek arányított tulajdonságainak hőtérképe a négy évben, ahol 1 – főkalász száma, 2 – főkalász szemtömeg, 3 – kalászkénti száma, 4 – produktív oldalhajtások száma, 5 – átlagos száma, 6 – átlagos szemtömeg, 7 – átlagos ezerszemtömeg, 8 – szemtermés

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 szemszám csökkenéssel 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. 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. 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.

3.3. 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 adatai 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 szemetelődés 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 fajta hőstressz kísérlet toleráns fajtaival. 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 szemetelődési 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 hőterképes ábrázolása 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.

3.4. 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. 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.

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

Az árpák hőstresszre adott válaszreakcióit leginkább a növényenkénti szemtermés mutatta meg. A két- és hatsoros kalásztípusú fajtákra egyaránt rendkívül erős negatív hatást gyakorolt a huzamosabb ideig magas hőmérsékletnek való kitettség. A kétsoros fajtáknál a kontroll kezelés szemtermése átlagosan közel 5 gramm volt, ami az egyszeres hőstressz kezelés hatására 60%-kal csökkent. A hatsoros kalásztípus esetében 52%-os terméseszkökenést mértünk az egyszeri kezelés hatására, míg a kombinált stressz után a növények átlagosan 60%-kal kevesebbet teremtek a kontrollhoz viszonyítva. Megállapítható volt, hogy a kezelések hatására 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.

3.4.2. 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. A hőtérképeket a genotípusok és a tulajdonságok UPGMA-módszer alapján számolt összevont dendrogramjai szerint rendeztük. Az egyszeri kezelés alapján 4 csoportba oszthatók a fajták a stressz követően a terméseredmények alapján. Az első csoportba a közepesen hőtűrő fajták, a másodikban a rossz hőtűrésű fajták, illetve a harmadikba a jó hőstressz toleranciával rendelkező fajták vannak, a negyedik csoportban pedig szintén a közepes hőtűrésűek találhatók. Elmondható, hogy a kezelésekre más stratégiát alkalmaztak a növények. A magas hőmérsékletre való adaptáció, úgy nyilvánult meg, hogy a növények a hőstressz kezelés hatására, nagyobb zöldtömeget hoztak létre, amivel növelni tudták a párologtatási felületet, ezáltal kisebb termésvesztéssel tudták a kezelést túlélni egyes genotípusok. Az egyszeri hőstressz kezelésben azonban már szignifikáns különbségek mutatkoztak a csoportok átlagai között, elsősorban az egyes

terméskomponensek, és a szemtermés esetében. A 3. és a 4. csoport kiemelkedett a termésátlag szempontjából a másik két csoporthoz viszonyítva. A terméskomponenseket részletesebben elemezve megállapítható, hogy más-más stratégiát követtek az egyszeri hőstresszel szemben. A 3. csoport emelkedett produktív oldalhajtás számot mutatott. Ennél is jelentősebb változás volt azonban az, hogy a mellékkalászokban a többi csoporthoz képest kiemelkedő termés hozamot 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 oldalhajtás szám 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 érvényesülő 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 szemszámát és szemsúlyát, de hiányzott belőlük a stressz megszűnte utáni kompenzációs képesség.

3.4.3. 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 hőterkép alapján megállapítható, hogy az ismételt hőstressz kezelés esetében a 16 vizsgált tulajdonság kontroll százalékhöz viszonyított értékei többségében negatív irányba változtak. 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 párologtató felülelettel elősegítő biomassa és egyéb morfológiai tulajdonságok is jelentősen csökkentek vagy romlottak. 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. Azt fontos kiemelni, hogy a csoportok pozíciója, a mutatott reakciótípusa és összetétele nem azonos az egyszeres stresszben azonosított csoportéval. 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 együttjárt 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.

3.5. 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. A 28 fajta adott paraméterének képletbe helyettesített változó értékei alapján az iPASTIC (növényi abiotikus stressz index kalkulátor) programmal meghatároztunk es stressz tolerancia és termés stabilitási indexet. 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. A kombinált kezelés hatására a termés hozam 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 termés hozammal 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.

3.6. A 28 árpafajta hőstressz kezelésben mért morfológiai és terméskomponens eredményeinek megvitatása

A kiválasztott árpafajták közül a 14 kétsoros és 14 hatsoros kalásztípusú rendelkező fajta az eredményeink alapján teljesen más túlélési és regenerációs stratégiát alkalmazott a tartósan magas hőmérsékleti kezelésekkkel szemben. 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. 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 mellékkalások szemkötődésére és szentelítődésére fordította az energiát a regenerációt követően az adott csoporthoz tartozó fajta. A 28 árpafajta 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 árpafajták terméseredményeire, 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 fiatal kori, 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).

3.7. 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.

3.7.1. A génexpressziós vizsgálatba vont hat árpafajta jellemzése

A Spinner, Robur, Mascara, Dolphin, Mavlonó, Balda fajták bizonyultak a legsokoldalúbb genotípusoknak a stresszre adott válaszreakciók és a 6 fajta genetikai diverzitását illetően. 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 fajtáknál jelentősebben eltért a 14 fajta válasz- és termésreakciója. E csoportban a korai és a későn kalászos fajták között is eltéréseket tapasztaltunk. A későn kalászos fajták közül kiemelkedő ellenállóképességgel főként a Dolphin rendelkezett. Az érzékeny fajták 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 fajták közül pedig két hatsoros (Mavlonó, Balda) és egy kétsoros (Dolphin) fajtára esett a választásunk.

3.7.2. A hőstressz hatása az árpa génexpressziós aktivitására

A kiválasztott hat árpafajtával megismételtük a hőstressz kísérletet, amelynek során az egyszeri hőstressznek kitett fajtákról a stresszkezelés 7. napján gyűjtöttük be a zászlóslevél 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 ábrázoltuk. A diagramm a 20 legnagyobb mértékben megnövekedett vagy lecsökkent expressziót mutató gén fajták szerinti átfedéseit határozta meg. 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. Ezeknek a géneknek meghatároztuk a fizikai pozícióját az árpa kromoszómákon. 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 hősokk fehérje) és az ATP-dependent Clp protease-t (ATP-függő kloroplasztisz proteáz) kódoló gének találhatók. Az 5H kromoszómán azonosítottunk egy Small heat shock protein-t (kis hősokkfehérje, 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 hősokkfehérje) génje helyezkedik el.

3.8. A hőstressz hatására bekövetkezett génexpressziós változások megvitatása

A hősokkfehérjék (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-fehérjéket molekulatömegük szerint csoportosítják, de a funkciójukat sokkal inkább a szerkezetük, mint a méretük határozza meg (Jacob et al. 2016). A hősokkfehérjék (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 génexpressziós változás (LFC) mértéke. Ezek a hősokkfehérjék (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 hősokkfehérjék 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, hőstressztoleráns 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 közzétették kutatásaik eredményeit, amit már 1994-ben DAL DEGAN és kutatótársai megalapoztak, miszerint a SCPL fehérjecsalád tagjai részt vesznek a szárazság- és hőstressz válaszában 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-CI1 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 RVE1 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 életciklusuknak, 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). Az ATP-függő kloroplasztisz proteáz (ATP-dependent Clp protease) enzimet kódoló gén expressziója jelentős mértékben megnövekedett a stressz hatására a toleráns árpafajták esetében. 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.

4. 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 évet 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 kiegészíthetik a több helyszínen végzett kísérleteket, mivel az utóbbiakban működő többváltozós tényezők bonyolultsága legalább nagymértékben redukálható az időjárási viszonyokhoz kombinálva a növényfejlődési mintázatokkal. Az ellenőrzött körülmények között a hőstresszreakciók skálája nagyrészt felerősödött, lehetővé téve a különböző stresszválaszok pontosabb elkülönítését. A kombinált hőstressz kísérletben a hőedzés (priming) jelenség pontos meghatározása nem volt lehetséges, de az eredmények erősebb korrelációt mutattak a szántóföldi kísérlettel, amely jelzi annak közelebbi szimulációs erejét. A hőstressz egyik környezetben sem volt állandó jelen, ilyen körülmények között a stressz helyreállításának képessége hatékonyabbnak bizonyult a terméshozam megőrzése szempontjából, mint maga a stressztűrés. 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. 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 árpaikat és árpátájfajtákat 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.

4.1. Szakirodalmi források

- 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.
- 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.
- 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.
- BEDŐ, Z., LÁNG, L., RAKSZEGI, M. (2007): Géntechnológia a növénynemesítés eszköztárában. *Magyar Tudomány*, 4 418.
- BEDŐ, Z., LÁNG, L., VIDA, GY., RAKSZEGI, M. (2014): Molekuláris nemesítési megoldások a búzafutásban. *Magyar Tudomány*, 10 1164. 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.
- 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.
- 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.
- 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.

- 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.
- 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.
- 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.
- HORVÁTH, Á., KISS, T., BERKI, Z., HORVATH, A.D., 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. *Front. Plant Sci.*, 13, 1070410. doi: 10.3389/fpls.2022.1070410
- 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.
- JACOB, P.; HIRT, H.; BENDAHDANE, A. (2017). The Heat-Shock Protein/Chaperone Network and Multiple Stress Resistance. *Plant Biotechnology Journal*, 15, 405–414. 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.
- 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.
- 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.
- LOBELL, D.B., SCHLENKER, W., AND COSTA-ROBERTS, J. (2011). Climate trends and global crop production since 1980. *Science*, 333, 616–620. doi: 10.1126/science.1204531
- MACKOVÁ, H., HRONKOVÁ, M., DOBRÁ, J., TUREČKOVÁ, V., NOVÁK, O., LUBOVSKÁ, Z., MOTYKA, V., HASEL, 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.
- MARKHAM, K.K., GREENHAM, K., (2021). Abiotic stress through time. *New Phytologist*, 231, 40–46. 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.
- 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.
- 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>
- 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.
- R CORE TEAM (2021): R: A Language and Environment for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.

- 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.
- 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.
- YVES VAN DE PEER: <https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/Venn/>
Keresőprogram: Google, Kulcsszó: Venn diagram, Lekérdezés időpontja: 2023.06.01
- 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.
- 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.

5. 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 termés hozam csökkent kevéssé. A jobb alkalmazkodóképességgel rendelkező fajták pedig a mellékkalászok termés értékeivel kompenzálták a főkalász alacsonyabb termés hozamát.
4. Megállapítható, hogy a mellékkalászok termés hozamával 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 termés hozama jelentősen javult.
5. A jó termotoleranciával és megfelelő adaptációs készséggel rendelkező fajták közül hátról 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.

5. Az értekezés témaköréhez kapcsolódó tudományos publikációk

6.1. Tudományos folyóiratcikk, IF, angol:

- HORVÁTH, Á.**, KISS, T., BERKI, Z., HORVÁTH, D. Á., BALLA, K., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2023). Effects of genetic components of plant development on yield-related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under stress-free conditions, *Frontiers in Plant Science*, 13 Paper: 1070410, 22 p.
- GELL, G., KARSAI, I., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, FLORIDES, C. G., BIRINYI, Z., NAGY-RÉDER, D., VARGA, B., CSEH, A., BÉKÉS, F., VEISZ, O. (2022). Effect of additional water supply during grain filling on protein composition and epitope characteristics of winter oats, *Current Research in Food Science*, 5 pp. 2146-2161. , 16 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.
- CSEH, A., PO CZAI, P., KISS, T., BALLA, K., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, KUTI C., KARSAI, I. (2021). Exploring the legacy of Central European historical winter wheat landraces, *Scientific Reports*, 11: 1 Paper: 23915, 14 p.
- KISS T., BALLA K., CSEH A., BERKI Z., **HORVÁTH Á.**, VIDA GY., VEISZ O., KARSAI I. (2021). Assessment of the genetic diversity, population structure and allele distribution of major plant development genes in bread wheat cultivars using DArT and gene-specific markers, *CEREAL RESEARCH COMMUNICATIONS* 49: 4 pp. 549-557. , 9 p.
- BALLA, K., KARSAI, I., BÓNIS, P., KISS, T., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, MAYER, M., BENCZE, S., 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 p. e0222639
- KISS, T., BÁNYAI, J., BALLA, K., MAYER, M., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, VEISZ, O., BEDŐ, Z., 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: 2 pp. 591-604. , 14 p.

6.2. Könyv, Könyvrészlet:

- KARSAI, I., BALLA, K., CSEH, A., KISS, T., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.** (2019). Molekuláris genetika alkalmazása a klasszikus növénynevelésben, In: Veisz, Ottó (szerk.) A martonvásári agrárkutatások hetedik évtizede, Martonvásár, Magyarország: Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézet, pp. 99-115. , 17 p.

6.3. Tudományos folyóiratcikk, konferenciakiadvány (proceeding):

- BALLA, K., KARSAI, I., BÓNIS, P., KISS, T., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, MAYER, M., VEISZ, O. (2019). Eltérő ideig tartó hőstressz hatása búza különböző fejlődési stádiumában, In: Karsai, Ildikó (szerk.) Növénynevelés a 21. század elején: kihívások és válaszok: XXV. Növénynevelési Tudományos Nap 2019, Budapest, Magyarország: Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Tudományos Bizottsága, pp. 127-131., 5 p.
- BERKI, Z., KISS, T., BÁNYAI, J., **HORVÁTH, Á.**, BALLA, K., MAYER, M., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2019). Vízmegvonás hatása a terméskomponensekre árpa fajtákban, In: Karsai, Ildikó (szerk.) Növénynevelés a 21. század elején: kihívások és válaszok: XXV. Növénynevelési Tudományos

Nap 2019, Budapest, Magyarország: Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Tudományos Bizottsága, pp. 231-234., 4 p.

HORVÁTH, Á., BALLA, K., BERKI, Z., KISS, T., MAYER, M., VEISZ, O., KARSAI, I. (2019). A hőstressz hatása a terméskeletkezőkre őszi árpában, In: Karsai, Ildikó (szerk.) Növénynevelés a 21. század elején: kihívások és válaszok: XXV. Növénynevelési Tudományos Nap 2019, Budapest, Magyarország: Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Tudományos Bizottsága, pp. 330-333. , 4 p.

KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.** , MAYER, M., VIDA, G., VEISZ, O., GRIFFITHS, S., ISAAC, P. (2019). A PPD-B1 és PPD-D1 nappalhossz-érzékenységet meghatározó gének alléloszlása és hatásuk a kalászosok időre búzában (*Triticum aestivum* L.), In: Karsai, Ildikó (szerk.) Növénynevelés a 21. század elején: kihívások és válaszok: XXV. Növénynevelési Tudományos Nap 2019, Budapest, Magyarország: Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Tudományos Bizottsága, pp. 345-348. , 4 p.

6.4. Tudományos folyóiratcikkek, előadás összefoglaló, poszter:

CSEH, A., TÓTH, V., POZAI, P., MAKAI, S., **HORVÁTH, Á.**, HORVÁTH, D. Á., KARSAI, I., RAKSZEGI, M. (2023). Exploring the diversity of European spelt genebank collection: high-throughput SNP genotyping of the spelt gene pool compared with bread wheat, In: Andreas, Börner (szerk.) 7th Conference on Cereal Biotechnology and Breeding, CBB7 2023 - 18th EWAC – The European Cereals Genetics Co-operative Conference, EWAC18 2023 : book of abstracts, Budapest, Magyarország : Akadémiai Kiadó 130 p. pp. 78-78. , 1 p.

HORVÁTH, D. Á., KISS, T., CSEH, A., **HORVÁTH, Á.**, BERKI, Z., BALLA, K., KARSAI, I. (2023). Daily expression patterns of major plant developmental genes in hexaploid wheat under inductive conditions of plant growth, In: Mihály-Langó, Bernadett, Bona, Lajos, Tóth, Beáta, Börner, Andreas (szerk.) Cereal Breeding - Challenges and Opportunities for Global Improvement Book of Abstracts of the Eucarpia Cereals Section Conference, Szeged, Magyarország: Gabonakutató Nonprofit Közhasznú Kft. 134 p. pp. 110-110., 1 p.

HORVÁTH, Á., KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., BERKI, Z., BANYAI, J., KARSAI, I. (2023). Investigation of heat stress tolerance in winter barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties based on yield response types, In: Andreas, Börner (szerk.) 7th Conference on Cereal Biotechnology and Breeding, CBB7 2023 - 18th EWAC – The European Cereals Genetics Co-operative Conference, EWAC18 2023: book of abstracts, Budapest, Magyarország: Akadémiai Kiadó 130 p. pp. 85-86., 2 p.

HORVÁTH, Á., KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., BERKI, Z., BANYAI, J., HORVÁTH, D. Á., KARSAI, I. (2023). Őszi árpa (*Hordeum vulgare* L.) fajták hőstressz tolerancia vizsgálata termés reakció típusok alapján, In: Karsai, Ildikó, Pauk, János, Veisz, Ottó, Polgár, Zsolt, Bona, Lajos (szerk.) XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: MTA Agrártudományi Kutatóközpont 158 p. pp. 79-79., 1 p.

HORVÁTH, D. Á., KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, KARSAI, I. (2023). Környezeti hőmérséklet hatása a kenyérbúza korai egyedfejlődési dinamikájára, In: Karsai, Ildikó, Pauk, János, Veisz, Ottó, Polgár, Zsolt, Bona, Lajos (szerk.) XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: MTA Agrártudományi Kutatóközpont 158 p. pp. 67-67., 1 p.

- KARSAI, I., **HORVÁTH, Á.**, BERKI, Z., HORVÁTH, D. Á., BALLA, K., CSEH, A., KISS, T. (2023). Effect of PPD-D1, photoperiod sensitivity gene on yield related traits under stress-free conditions in wheat, In: Andreas, Börner (szerk.) 7th Conference on Cereal Biotechnology and Breeding, CBB7 2023 - 18th EWAC – The European Cereals Genetics Co-operative Conference, EWAC18 2023: book of abstracts, Budapest, Magyarország: Akadémiai Kiadó 130 p. pp. 46-47., 2 p.
- KISS, T., HORVÁTH, D. Á., CSEH, A., **HORVÁTH, Á.**, BERKI, Z., BALLA, K., KARSAI, I. (2023). Interactions of major flowering pathway genes in hexaploid wheat under inductive conditions of flowering, In: Mihály-Langó, Bernadett, Bona, Lajos, Tóth, Beáta, Börner, Andreas (szerk.) Cereal Breeding - Challenges and Opportunities for Global Improvement Book of Abstracts of the Eucarpia Cereals Section Conference, Szeged, Magyarország: Gabonakutató Nonprofit Közhasznú Kft., 134 p. pp. 113-113., 1 p.
- KISS, T., HORVÁTH, D. Á., BALLA, K., CSEH, A., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, KARSAI, I. (2023). A fényspektrum hatása a kenyérbúza korai egyedfejlődési dinamikájára, In: Karsai, Ildikó, Pauk, János, Veisz, Ottó, Polgár, Zsolt, Bóna, Lajos (szerk.) XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: MTA Agrártudományi Kutatóközpont (2023) 158 p. pp. 66-66., 1 p.
- MÉSZÁROS, K., CSÉPLŐ, M., **HORVÁTH, Á.**, JOSE, J., KOPCSIK, N., KUNOS, V., BÁNYAI, J., UHRIN, A., BAKONYI, J., SÁGI, L., CSEH, A., ÉVA, CS. (2023). Role of WAK1, wall-associated kinase in barley biotic stress tolerance against *Pyrenophora teres f. teres*, In: Andreas, Börner (szerk.) 7th Conference on Cereal Biotechnology and Breeding, CBB7 2023 - 18th EWAC – The European Cereals Genetics Co-operative Conference, EWAC18 2023: book of abstracts, Budapest, Magyarország: Akadémiai Kiadó 130 p. pp. 96-97., 2 p.
- PUSKÁS, K., CSÉPLŐ, M., HAMOW, K. Á., BESE, C., CSEH, A., **HORVÁTH, Á.**, MOLNÁR, O., KARSAI, I., VIDA, GY. (2023). Búza kalászfuzárium-ellenállóság térképező populáció fenotípusos jellemzése, In: Karsai, Ildikó, Pauk, János, Veisz, Ottó, Polgár, Zsolt, Bóna, Lajos (szerk.) XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: MTA Agrártudományi Kutatóközpont 158 p. pp. 72-72., 1 p.
- HORVÁTH, Á.**, KISS, T., BERKI, Z., CSEH, A., BALLA, K., HORVÁTH, D. Á., VEISZ, O., KARSAI, I. (2022). Populációstruktúra és egyedfejlődési markerek elemzése egy sokfajtás őszi búza (*Triticum aestivum* L.) gyűjteményben, In: Polgár, Zsolt, Karsai, Ildikó, Bóna, Lajos, Matuz, János, Taller, János (szerk.) XXVIII. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Keszthely, Magyarország: Magyar Növénynevelők Egyesülete, 122 p. pp. 48-48., 1 p.
- HORVÁTH, D. Á., KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, VIDA, GY., KARSAI, I. (2022). Hosszú- és rövidnappalos megvilágítás hatása a kenyérbúza egyedfejlődési dinamikájára, In: Polgár, Zsolt, Karsai, Ildikó, Bóna, Lajos, Matuz, János, Taller, János (szerk.) XXVIII. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Keszthely, Magyarország: Magyar Növénynevelők Egyesülete, 122 p. pp. 52-52., 1 p.
- KISS, T., HORVÁTH, D. Á., BALLA, K., CSEH, A., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, VIDA, GY., KARSAI, I. (2022). Kenyérbúza környezeti adaptációjának molekuláris-genetikai vizsgálata, In: Polgár, Zsolt, Karsai, Ildikó, Bóna, Lajos, Matuz, János, Taller, János (szerk.) XXVIII. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Keszthely, Magyarország: Magyar Növénynevelők Egyesülete, 122 p. pp. 88-88., 1 p.
- MÉSZÁROS, K., KUNOS, V., **HORVÁTH, Á.**, CSÉPLŐ, M., BÁNYAI, J., UHRIN, A., VIDA, GY., CSEH, A., BAKONYI, J. (2022). Az árpa hálózatos

- levélfoltosságát okozó *Pyrenophora teres F. teres* elleni rezisztencia vizsgálata, In: Polgár, Zsolt, Karsai, Ildikó, Bóna, Lajos, Matuz, János, Taller, János (szerk.) XXVIII. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Keszthely, Magyarország: Magyar Növénynevelők Egyesülete (2022) 122 p. pp. 78-78., 1 p.
- BALLA, K., KARSAI, I., KISS, T., **HORVÁTH Á.**, BERKI, Z., CSEH, A., VEISZ, O. (2021). A hőedzés hatása az őszi búzákra, In: Karsai, Ildikó, Bóna, Lajos, Veisz, Ottó, Polgár, Zsolt, Mihály, Róbert, Balla, Krisztina (szerk.) XXVII. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: ELKH Agrártudományi Kutatóközpont, Mezőgazdasági Intézet, 66 p. pp. 49-49., 1 p.
- BERKI, Z., RAKSZEGI, M., BÁNYAI, J., KISS, T., **HORVÁTH Á.**, BALLA, K., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2021). Effect of drought stress on barley grain quality (*Hordeum vulgare* L.), In: 16th ICC Cereal and Bread Congress, pp. 149-149., 1 p.
- BERKI, Z., KISS, T., **HORVÁTH Á.**, BALLA, K., CSEH, A., KARSAI I. (2021). Vetésidő hatása az őszi búza morfológiai paramétereire és terméskomponenseire (*Triticum aestivum* L.), In: Karsai, Ildikó, Bóna, Lajos, Veisz, Ottó, Polgár, Zsolt, Mihály, Róbert, Balla, Krisztina (szerk.) XXVII. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: ELKH Agrártudományi Kutatóközpont, Mezőgazdasági Intézet (2021) 66 p. pp. 51-51., 1 p.
- HORVÁTH Á.**, RAKSZEGI, M., BALLA, K., BERKI, Z., KISS, T., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2021). The effect of heat stress on the nutritional components of winter barley (*Hordeum vulgare* L.) In: 16th ICC Cereal and Bread Congress, pp. 148-148., 178 p.
- BALLA, K., KARSAI, I., KISS, T., **HORVÁTH Á.**, BERKI, Z., CSEH, A., VEISZ, O. (2020). A búza hőtűrésének vizsgálata kalászás stádiumában, In: Bóna, Lajos, Karsai, Ildikó, Matuz, János, Pauk, János, Polgár, Zsolt, Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelők Egyesülete, 113 p. pp. 34-34., 1 p.
- BERKI, Z., KISS, T., **HORVÁTH Á.**, BALLA, K., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2020). Vízmegvonás hatása a terméskomponensekre búza fajtákban, In: Bóna, Lajos, Karsai, Ildikó, Matuz, János, Pauk, János, Polgár, Zsolt, Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelők Egyesülete 113 p. pp. 33-33., 1 p.
- CSEH, A., POCZAI, P., KISS, T., BALLA, K., BERKI, Z., **HORVÁTH Á.**, KARSAI, I. (2020). Genome Diversity of Central European Wheat Landrace Collection Compared to Elite Bread Wheat Cultivars, In: Plant and Animal Genome XXVIII Conference (PAG) abstracts, San Diego (CA), Amerikai Egyesült Államok Paper: PO0901, 1 p.
- BALLA, K., KARSAI, I., BÓNIS, P., KISS, T., BERKI, Z., **HORVÁTH Á.**, MAYER, M., BENCZE, S., VEISZ, O. (2019). Investigation of different duration of heat stress period in various developmental stages in wheat, In: David, Edwards, Rodomiro, Ortiz 3rd Agriculture and Climate Change Conference Paper: O4.06
- BALLA, K., KARSAI, I., KISS, T., **HORVÁTH Á.**, BERKI, Z., CSEH, A., VEISZ, O. (2020). A búza hőtűrésének vizsgálata kalászás stádiumában, In: Bóna, Lajos, Karsai, Ildikó, Matuz, János, Pauk, János, Polgár, Zsolt, Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelők Egyesülete, pp. 34-34., 1 p.

- BERKI, Z., KISS, T., **HORVÁTH, Á.**, BALLA, K., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2020). Vízmegevonás hatása a terméskomponensekre búza fajtákban, In: Bóna, Lajos, Karsai, Ildikó, Matuz, János, Pauk, János, Polgár, Zsolt, Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelítők Egyesülete, pp. 33-33., 1 p.
- CSEH, A., KISS, T., BALLA, K., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, POCZAI, P., KARSAI, I. (2019). Exploiting the legacy of Central European wheat landraces for improving the ecological adaptation ability of wheat, In: MonoGram, Paper: P25, 1 p.
- CSEH, A., BALLA, K., KISS, T., MAYER, M., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, POCZAI, P., KARSAI, I. (2019). SNP Genotyping and Agro-Morphological Characterization of a Central-European Wheat Landrace Collection and Modern Wheat Cultivars, In: International Plant & Animal Genome XXVII. Paper: PE0966, 1 p.
- CSEH, A., POCZAI, P., KISS, T., BALLA, K., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, KARSAI, I. (2020). Genome Diversity of Central European Wheat Landrace Collection Compared to Elite Bread Wheat Cultivars, In: International Plant & Animal Genome XXVIII. Paper: PO0901, 1 p.
- HORVÁTH, Á.**, BALLA, K., BERKI, Z., KISS, T., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2020). A hőstressz hatása a terméskomponensekre búzában, In: Bóna, Lajos, Karsai, Ildikó, Matuz, János, Pauk, János, Polgár, Zsolt, Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelítők Egyesülete, pp. 35-35., 1 p.
- KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, VIDA, GY., VEISZ, O., KARSAI, I. (2020). Őszi búza (*Triticum aestivum* L.) fajtacsoport asszociációs elemzése, In: Bóna, Lajos, Karsai, Ildikó, Matuz, János, Pauk, János, Polgár, Zsolt, Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelítők Egyesülete, pp. 43-43. , 1 p.
- KISS, T., BÁNYAI, J., BALLA, K., CSEH, A., BERKI, Z., **HORVÁTH, Á.**, MAYER, M., VEISZ, O., KARSAI, I. (2019). Expression analysis of main developmental genes in two bread wheat cultivars affected by ambient temperature and photoperiod, In: Bűrsmayr, H (szerk.) Abstracts proceedings, poster presentations: 1st International Wheat Congress, pp. 239-239. Paper: 018739, 1 p.