



MAGYAR AGRÁR- ÉS ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

A SZÁRAZSÁGSTRESSZ-TŰRÉS PRODUKCIÓBIOLÓGIAI ÉS FIZIOLÓGIAI VIZSGÁLATA ÁRPAFAJTÁKBAN (*HORDEUM VULGARE* L.)

Doktori (PhD) értekezés

Krivényiné Berki Zita Johanna

Gödöllő
2025

**A doktori iskola
megnevezése:**

Növénytudományi Doktori Iskola

Tudományága:

Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok

Vezetője:

Prof. Dr. Helyes Lajos
Intézetigazgató, Egyetemi tanár, az MTA
levelező 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. Kiss Tibor
Tudományos főmunkatárs
Eszterházy Károly Katolikus Egyetem
Kutatási és Fejlesztési Központ
Élelmiszertudományi és Borászati
Tudásközpont

.....
Dr. Helyes Lajos
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
Dr. Karsai Ildikó
A témavezető jóváhagyása

.....
Dr. Kiss Tibor
A témavezető jóváhagyása

Tartalom

Jelölések, rövidítések jegyzéke	5
1. Bevezetés és célkitűzés	9
2. Irodalmi áttekintés	13
2.1. Száraz periódusok fokozott megjelenése a globális felmelegedés és a klímaváltozás hatására	13
2.2. A szárazság, mint abiotikus stresszforrás következményei és hatása a szántóföldi növénytermesztésre Európában	15
2.3. A növények vízhiányos stresszre adott válaszai	17
2.3.1. A szárazságstressz morfológiai- és terméskomponensekre gyakorolt hatása	18
2.3.2. Szárazság hatása az élettani és biokémiai folyamatokra	19
2.3.2.1. Vízfelvétel hatása a klorofilltartalomra és a fotoszintézisre	21
2.3.2.2. Poliaminok szerepe a stressztűrésben	23
2.3.3. A szárazság molekuláris szinten megmutatkozó hatásai	25
2.4. Az árpa jelentősége	26
2.5. A szárazságstressz hatásainak vizsgálata árpában	27
2.6. Szárazságtűrő fajták nemesítése	31
2.6.1. Hagyományos módszerek alkalmazása az árpanemesítésben	32
2.6.2. Modern technológiák az árpanemesítésben	34
3. Anyag és módszer	39
3.1. Növényanyag	39
3.2. Klímakamrás szárazságstressz kísérlet	40
3.2.1. Kísérleti körülmények	40
3.2.2. Produkciobiológiai mérések	42
3.2.3. Élettani vizsgálatok	42
3.3. Adatok kiértékelése, statisztikai elemzés	44
4. Eredmények	45
4.1. Kontrollált klímakamrás kísérlet eredményei	45
4.1.1. Produkciobiológiai eredmények	45
4.1.2. A morfológiai-és terméskomponensek közötti kapcsolatrendszer vizsgálata	51
4.1.3. Kontrollált klímakamrás szárazságstressz kísérletben mért morfológiai-és terméskomponens eredmények megvitatása	53
4.1.4. A fajták közötti eltérések a különböző vízmegvonásra adott válaszreakcióik alapján	54
4.1.5. A 28 árpafajta kontrollált klímakamrás szárazságstressz kísérletben tapasztalt válaszreakcióinak megvitatása	60
4.1.6. Élettani paraméterek vizsgálata	62

4.1.6.1. Fotoszintetikus aktivitás és klorofilltartalom változása vízelvonás hatására.....	62
4.1.6.2. Poliamin-tartalom változása szárazságstressz hatására.....	65
4.1.7. Kontrollált klímakamrás szárazságstressz kísérletben mért élettani komponensek eredményeinek megvitatása	67
4.1.8. A fiziológiai mérések kapcsolata a terméskomponensekkel.....	69
4.1.9. Fiziológiai paraméterek és a terméskomponensek közti kapcsolatrendszer eredményeinek megvitatása	74
5. Következtetések és javaslatok.....	75
6. Új tudományos eredmények.....	77
7. Összefoglalás	79
8. Summary	81
9. Mellékletek.....	83
M.1. Irodalomjegyzék	83
M.2. A BARGEN árpa panel genetikai diverzitása	109
M.3. A BARGEN árpa panel fenotípusos diverzitása	110
M.4. Korrelációs elemzés a kontroll esetében.	111
M.5. Korrelációs elemzés az egyszeri stressz esetében.	113
M.6. Korrelációs elemzés az ismételt stressz esetében.	115
M.7. A szárazságstressz hatása 28 árpa genotípusra a kontrollált szárazságstressz-kísérletben	117
M.8. A szárazságstressz hatása a növények megjelenésére	118
M.9. A 28 árfajta adatmátrixának főkomponens-elemzése.....	119
10. Köszönetnyilvánítás	121

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

ASN	Átlagos kalásonkénti szemszám [db]
ASW	Átlagos kalásonkénti szemtömeg [g]
ATKW	Átlagos ezerszemtömeg [g]
BIOM	A föld feletti biomassa tömege (a kalászok nélkül) [g]
Box-plot	Doboz-ábra, ami tartalmazza a medián, illetve a felső- és az alsó kvartilis értékeket, illetve a standard hibákat
CDPK	Ciklin-dependens fehérje kináz: fontos szerepet játszik a sejtciklus szabályozásában
CI	Sejtköztéri szén-dioxid koncentrációja [ppm]
Dens	Főkalász kalászkasűrűsége
DW	Száraz tömeg [g]: a relatív víztartalom (RWC%) számítás egyik komponense
EaL	Főkalász hossza [cm]
EVAP	Evaporáció, transzspiráció [$\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$]
FW	Friss tömeg [g]: a relatív víztartalom (RWC%) számítás egyik komponense
GS	Sztóma konduktancia [$\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$]
GY	Szemtermés [g]
HPLC	Nagy teljesítményű/nyomású folyadék-kromatográfia: vegyületek elválasztására, azonosítására és mennyiségi meghatározására használt kromatográfiai eljárás
LIN	Utolsó szártag hossza [cm]
LTT	Alacsony hőmérséklet tolerancia
MEaW	Főkalász tömege [g]
MSN	Főkalász szemszáma [db]
MSSN	Főkalász kalászkánkénti szemszáma [db]
MSW	Főkalász szemtömege [g]
MTKW	Főkalász ezerszemtömege [g]
UPGMA	Súlyozás nélküli párcsoport módszer számtani átlaggal, ami egy egyszerű, hierarchikus klaszterezési módszer
PA	Poliaminok: kisméretű, alifás szénhidrogén molekulák, amelyek fontos szerepet játszanak a sejtek szabályozásában
PCA	Főkomponens-elemzés

PN	Nettó fotoszintetikus ráta [$\mu\text{mol/s/m}^2$]
PPFD	Fotoszintetikus fotonáram sűrűség [$\mu\text{mol/s/m}^2$]
PUT	Putreszcin mennyisége [$\mu\text{g/g FW}$]
PUT_DW	Putreszcin mennyisége szárazanyagra vetítve [$\mu\text{g/g DW}$]
RT	Reproduktív hajtások száma [db]
RWC	Relatív víztartalom (relative water content) [%]
SEaW	Mellékkalászok tömege [g]
SNP	Egyedi nukleotid polimorfizmus
SPAD	Egyfotonos lavina dióda [SPAD egység]: a módszer lehetővé teszi a levelek klorofilltartalmának gyors és egyszerű mérését, a levelek károsítása nélkül
SPAD31_0	SPAD érték a Z31 fejlődési stádiumban a stresszkezelés előtt
SPAD31_7	SPAD érték a Z31 fejlődési stádiumban a stresszkezelés után
SPAD49_0	SPAD érték a Z49 fejlődési stádiumban a stresszkezelés előtt
SPAD49_7	SPAD érték a Z49 fejlődési stádiumban a stresszkezelés után
SPAD77	SPAD érték a Z77 fejlődési stádiumban
SPAD83	SPAD érték a Z83 fejlődési stádiumban
SPAD_max	Maximális SPAD érték
SPD	Spermidin mennyisége [$\mu\text{g/g FW}$]
SPD_DW	Spermidin mennyisége szárazanyagra vetítve [$\mu\text{g/g DW}$]
SPM	Spermin mennyisége [$\mu\text{g/g FW}$]
SPM_DW	Spermin mennyisége szárazanyagra vetítve [$\mu\text{g/g DW}$]
SPS	Főkalász kalászkaszáma [db]
SSN	Mellékkalászok száma [db]
SSW	Mellékkalászok szemtömege [g]
TW	Vízzel telített tömeg [g]: a relatív víztartalom (RWC%) számítás egyik komponense
Z31	A Zadoks-skála szerinti 31. egyedfejlődési fázis – az első szárcsomó megjelenési ideje a főhajtás alapi részénél
Z49	A Zadoks-skála szerinti 49. egyedfejlődési fázis – a főkalász hasban stádium (a főkalász a zászlóslevél hüvelyének felső részében helyezkedik el)
Z77	A Zadoks-skála szerinti 77. egyedfejlődési fázis – a késői tejesérés stádium

Z83

A Zadoks-skála szerinti 83. egyedfejlődési fázis – a korai viaszérés
stádium

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

A globális klímaváltozás következtében hazánk időjárása is folyamatosan változik. Az előrejelzések alapján nemcsak a hőmérséklet emelkedésére számíthatunk, hanem a szélsőséges meteorológiai jelenségek gyakoribb előfordulására is. Ez megmutatkozhat például az egyenetlen csapadékeloszlásban is, aminek következtében a vízhiányos időszakok hosszabbak és gyakoribbak lehetnek. Magyarországon már megfigyelhető ez a jelenség, hiszen az Agrárminisztérium 2015 óta minden évben kihirdette a tartósan vízhiányos időszakot. Az aszályos években a magyar kárenyhítő rendszerben az aszálykárra vonatkozó kárbejelentések száma is kiemelkedően magas volt (KELEMEN, 2024).

A növényre ható abiotikus stresszforrások közül a szárazság az egyik legfontosabb, mivel a növényekben végbemenő folyamatokat mind élettani és biokémiai, mind molekuláris-genetikai szinten is befolyásolhatja, ami közvetve hatással lehet a fenológiai jelenségekre, illetve a morfológiai paraméterekre is. A szántóföldi növények, ezen belül a gabonafélék egyedfejlődésére a hosszú, vízhiányos időszakok megjelenése azért is lehet kritikus hatással, mert így a genetikailag kódolt szemtermés nem realizálódhat, illetve a termésminőség is romolhat.

Mivel a szántóföldi növények termesztésében a környezeti tényezők szabályozása és befolyásolása (pl. öntözéssel) gazdasági szempontból rendkívül költséges lehet, így kiemelkedően fontos a gabonafélék abiotikus stressztűrésének vizsgálata, illetve elengedhetetlen a termesztett növények alkalmazkodóképességének javítása nemesítéssel. Az új modern technológiáknak köszönhetően egyre több információ áll rendelkezésre a vízhiány fiziológiai, biokémiai hatásáról, a szárazságstresszhez kötődő génekről, illetve e gének kifejeződésének szabályozásáról és egymás közötti kapcsolatrendszeréről is, azonban gabonafélék esetében még sok a megválaszolatlan kérdés. A stressztolerancia kutatásokat nehezítheti, hogy a klasszikus nemesítés által felhasznált fenotípusos információk nem minden esetben nyújtanak biztonságos eredményt, hiszen a stressztolerancia mértéke összetett genetikai szabályozás alatt áll, ezáltal (csupán a megjelenés alapján) nem lehet következtetni az öröklődő stressztűrésre. Fontos, hogy a nemesítők olyan fajtákat tudjanak létrehozni, amelyek az egyik leggyakrabban előforduló limitáló környezeti hatás, a szárazságstressz ellenére stabil terméshozammal bírnak. A különböző fajták tűrőképességének meghatározására a szántóföldi kísérleteken kívül, a klímakamrában

(fitotron) történő vizsgálatok még megbízhatóbb eredményeket nyújthatnak.

Világviszonylatban a gabonafélék jelentősége kiemelkedő, hiszen fontos szerepet töltenek be az emberiség élelmezésében, valamint az állatok takarmányozásában is. A gabonafélékből készült termékek az ember legnagyobb mennyiségben fogyasztott táplálékai és alapvető részei a kiegyensúlyozott táplálkozásnak. Magyarországon az árpa (*Hordeum vulgare* L.) a negyedik legjelentősebb szántóföldi kultúra, amely hazánk egész területén termesztethető. A Központi Statisztikai Hivatal adatai alapján, Magyarországon, 2023-ban közel 413 ezer hektáros termőterülettel rendelkezett, amelyről 2,2 millió tonna termést takarítottak be 5,4 t/ha termésátlaggal (KSH, 2024). Felhasználása a takarmányozásban, az iparban és az emberi táplálkozásban is lehetséges. A gabonafélék között jó szárazságtűrő fajként tartják számon, illetve viszonylag kisméretű és egyszerű genomjából fakadóan kiváló modellnövény a szántóföldi kultúrák szárazságtűrésének genetikai kutatásában is.

A disszertációban ismertetett munkában egy klímakamrás kísérletben egy széles genetikai változatosságot mutató árpafajta csoport szárazságstressz-tűrésének összehasonlító vizsgálatát végeztük el produkciobiológiai és élettani paraméterek alapján. Kutatócsoportunk ezeken az árpafajtákon végzett korábbi, hőstresszkísérletek hatásainak vizsgálatából fakadóan a főbb célkitűzések hasonlóak voltak (HORVÁTH et al., 2023, 2024), azzal a különbséggel, hogy ebben a munkában a szárazságstressz részletes hatását vizsgáltuk meg.

Ezek alapján az értekezés részletes célkitűzései az alábbiak voltak:

A tenyészidőszak során az abiotikus stresszhatások kiszámíthatatlanul jelentkezhetnek szántóföldi körülmények között, előfordulhat, hogy ismétlődnek a hatások, illetve az is, hogy egyszerre többféle stressz is érheti a növényeket. Mivel az árpafajták eltérő fejlődési ütemmel és kalászolási idővel rendelkeznek, a különböző genotípusokat eltérő fejlődési szakaszban érheti ugyanaz a stresszhatás. Ez jelentősen megnehezíti és bizonytalanná teszi a fajták stresszre adott válaszreakcióinak összehasonlítását, valamint az egyes abiotikus stresszfaktorok hatásának pontos kiértékelését. Kontrollált körülmények között lehetőség nyílik arra, hogy egységes környezeti háttér mellett egy-egy abiotikus stresszfaktor hatását izoláltan vizsgáljuk, valamint biztosítható az is, hogy – a szántóföldi körülményektől eltérően – a stresszhatás minden fajta esetében azonos fejlődési fázisban jelentkezzen a vizsgált genotípusoknál. A vizsgálat céljából a 190 fajtából álló, jelentős genetikai diverzitással rendelkező árpapopulációból 28 különböző fajtát választottunk ki, amelyeket fitotroni

körülmények között egységesen alkalmazott, azonos időtartamú vízelvonásos kezelésnek vetettük alá. Kísérletünk elsődleges célja az volt, hogy meghatározzuk, mely fejlődési szakaszokban mutatnak a vizsgált fajták fokozott érzékenységet a szárazságstresszre. Emellett arra is választ kerestünk, hogy milyen élettani és morfológiai válaszreakciók figyelhetők meg akkor, ha a vízhiány nemcsak egyetlen fejlődési stádiumban, hanem egymást követően több szakaszban, ismételt stresszhatás formájában éri a növényt. Ennek érdekében kétféle kezelésben vizsgáltuk a fajták reakcióit: Az egyszeri szárazságstressz-kezelést a növények a kalász-hasban fenológiai stádiumában (Z49) kapták (ZADOKS et al., 1974). Az ismételt szárazságstressz-kezelés esetében két időpontban alkalmaztunk vízmegvonást: először a szárba induláskor (Z31), majd ismételten a kalász-hasban stádiumban (Z49), így modellezve a természetben előforduló, hosszan tartó vagy ismétlődő szárazsághelyzeteket.

Kísérletünk célja az volt, hogy minél átfogóbb képet kapjunk arról, milyen mértékben befolyásolja a Magyarország változó éghajlati viszonyai között egyre gyakrabban előforduló, tartós vagy ismétlődő vízhiány az eltérő genetikai háttérű árpafajták termésprodukciónak. Ezen túlmenően törekedtünk a fajták által mutatott stresszreakciók típusainak karakterizálására és összehasonlító értékelésére is, különös tekintettel az eltérő szárazságtűrési stratégiákra és azok hatékonyságára. Fő célkitűzésünk az volt, hogy a kiválasztott árpafajtákon az összetett vízelvonási kísérletet elvégezve olyan információkhoz juthassunk, amelyek elősegíthetik a növénynemesítők munkáját a szárazságtűrő fajták előállításában.

Összefoglalva, az értekezés főbb célkitűzései a következők:

1. Egyszeres és ismételt szárazságstressz hatására a morfológiai és terméskomponensekben történt változások felderítése és a köztük lévő összefüggések vizsgálata kontrollált körülmények között, 28 árpafajta vonatkozásában.
2. A 28 árpafajta élettani paramétereinek vizsgálata egyszeres és kombinált szárazságstressz hatása alatt, kontrollált körülmények között:
 - A zászlóslevél klorofilltartalom-változásának meghatározása SPAD értékek alapján
 - Fotoszintetikus aktivitás vizsgálata
 - Poliamin-tartalom meghatározása

- A zászlóslevél relatív víztartalmának mérése

3. Olyan szárazságtűrő fajták azonosítása, amelyek nem megfelelő vízellátottság mellett is viszonylag stabil szemterméssel rendelkeznek, így potenciális nemesítési alapanyagként is felhasználhatóak.

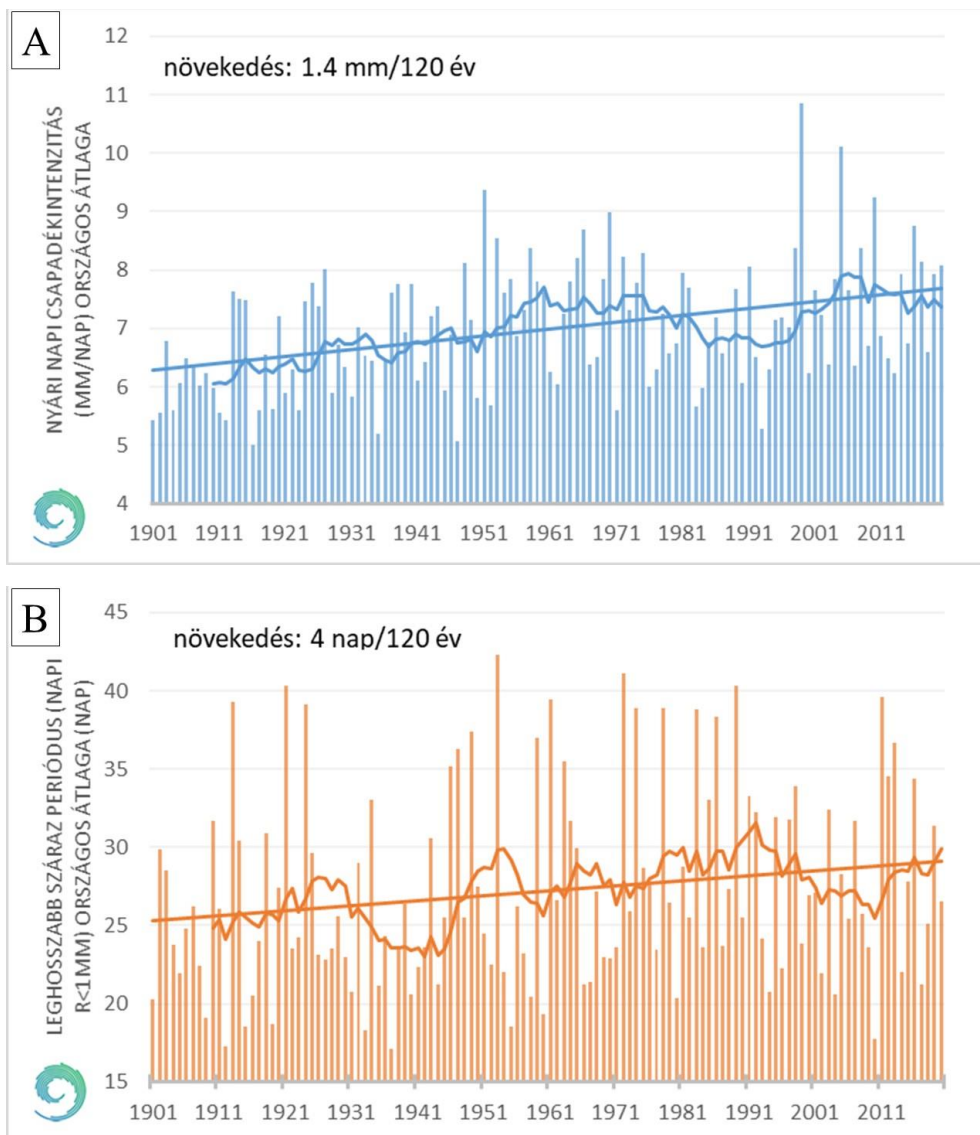
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. Száraz periódusok fokozott megjelenése a globális felmelegedés és a klímaváltozás hatására

Bolygónk éghajlata folyamatosan változik, az évmilliók során egymást követték a felmelegedési és lehülési periódusok, így nem új keletű a globális felmelegedés fogalma sem (BARTHOLY és PONGRÁCZ, 2013). Az utóbbi évszázadot nézve azonban nem hagyható figyelmen kívül az emberi tevékenység következménye sem, amellyel nagy mennyiségű üvegházhatású gáz került a légkörbe, jelentős mértékben növelve annak hőmérsékletét. Az emelkedő hőmérséklet hatására ugyan az atmoszféra több vízgőzt tud magában tartani, ami a globális csapadék mennyiségét is növeli. Ez a hatás azonban olyan környezeti változásokat is előidézhet, amelyek felgyorsíthatják a víz körforgását, ezáltal növelve a szélsőséges hidrológiai eseményeket, továbbá korlátozhatják a víz elérhetőségét és nőhet a vízkészletek sebezhetősége is (KUNDZEWICZ, 2008; CHAGAS et al., 2022). A szárazság egy komplex, gazdasági, szociális, ökológiai és mezőgazdasági következményekkel járó természeti veszély (FOLGER, 2017; SPINONI et al., 2018; ALKHALIDI et al., 2023). A szárazsággal kapcsolatos szélsőséges események gyakorisága egyre nő, azonban amíg a hőmérsékleti extrémítások hatásai könnyen észlelhetők, addig a szélsőséges csapadékos események következményei kevésbé egyértelműek (MARTÍNEZ-FERNANDEZ et al., 2015; DUBE et al., 2022; BERÉNYI et al., 2023).

A klímaváltozás következtében hazánk éghajlata is változik. Ezt jól kifejezi Péczely György által készített éghajlati körzetek határainak módosulása (PÉCZELY, 1979; BIHARI et al., 2018). A csapadék és hőmérséklet adatok együttes felhasználásával készült osztályozás alapján míg az 1961-1990-es időszakban Magyarország legnagyobb részére még a mérsékelt meleg-száraz kategória volt jellemző, addig a 1991-2020-as évekre a meleg-száraz kategória lett az uralkodó, ami a mezőgazdasági termelés sebezhetőségét is fokozhatja. A XX. század eleje óta országos átlagban kevesebb lett a csapadékos napok száma, ugyanakkor a szélsőségesen csapadékos (20 mm-t meghaladó) napok száma, illetve a száraz időszakok hossza is növekedést mutatott (1. ábra). A nyári időszakban a csapadék napi intenzitása is nőtt, ami arra enged következtetni, hogy a csapadék rövid, de intenzív zivatarok formájában hullik le (HUNGAROMET, 2025a és 2025b). Annak ellenére,

hogy Magyarország a Kárpát-medencében való elhelyezkedéséből adódóan jó vízellátottságú területként jellemezhető, a klímaváltozás hatására a szinte évszaktól függetlenül bármikor megjelenő száraz periódusok következtében a talajvíz tartaléka hamar kiürülhet, vagy fel sem töltődik kellő mértékben (SIMONFFY, 2011). A rövid időn belül, hirtelen nagy mennyiségű csapadék bár az éves átlag csapadékmennyiséget növeli, azonban az adott területről hirtelen elfolyó víz nem képes feltölteni ezeket a növények által is hasznosítható rezervoárokat. Ezért is fontos megvizsgálni a szárazságstressz hatásait a szántóföldi növénytermesztésre.



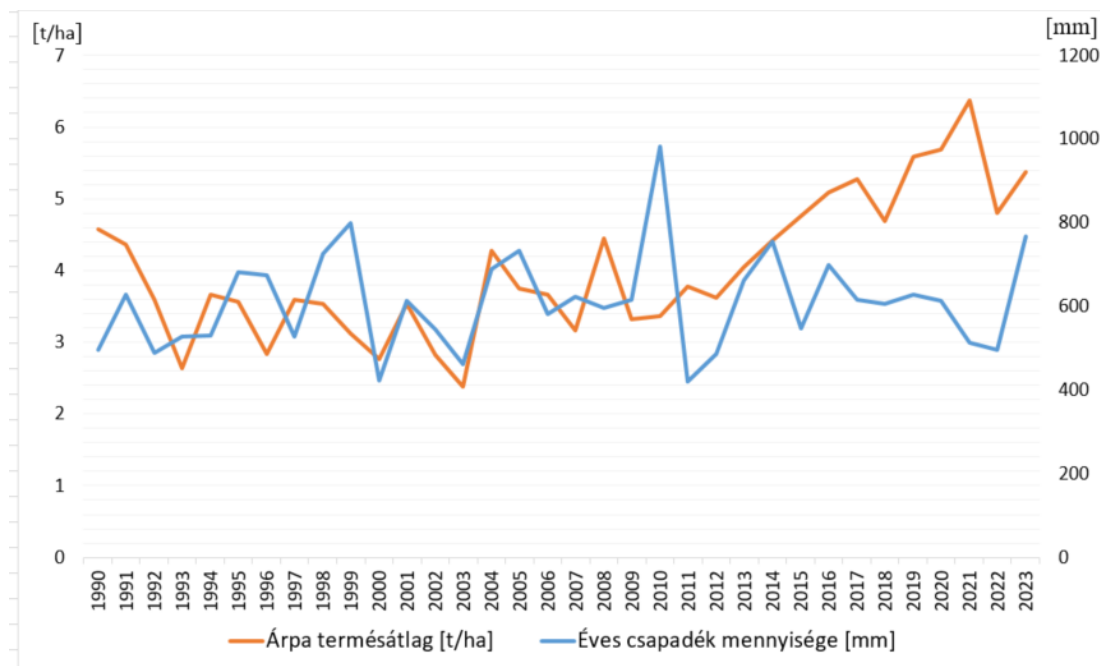
1.ábra. A: A nyári napi csapadékinintenzitás országos átlaga a tízéves mozgóátlag görbéjével és a becslült lineáris trenddel kiegészítve. B: A leghosszabb száraz periódus (napi $R < 1\text{mm}$) országos átlaga a tízéves mozgóátlag görbéjével és a becslült lineáris trenddel kiegészítve. (képek forrása: HungaroMet)

2.2. A szárazság, mint abiotikus stresszforrás következményei és hatása a szántóföldi növénytermesztésre Európában

A tartósan száraz körülmények nem teremtenek ideális feltételeket a növénytermesztéshez. Az egyes klímamodellek alapján a magasabb átlaghőmérséklet időjárási anomáliákat okozhat, hatására változik a csapadék gyakorisága és intenzitása, emelkedik a szén-dioxid koncentráció, amelyek szignifikáns hatással vannak a termésképzésre (DICKINSON et al., 1989; HORÁNYI et al., 1996). A klimatikus változások a talaj termőképességét is befolyásolják és a kialakuló talajdegradáció a mezőgazdasági termelés alapját veszélyezteti (GOSAL et al., 2009). Mezőgazdasági aszálynak nevezzük azt az időszakot, amikor a talaj elérhető víztartalma alacsonyabb annál, mint ami a növény minimum szükséglete (az adott fenológiai fázishoz viszonyítva), ezáltal a növények már visszafordíthatatlan károsodást szenvedhetnek. Ez a folyamat az elvárt terméshozam csökkenéséhez és a termésminőség jelentős romlásához vezethet (PALMER, 1965; QUIRING et al., 2003).

A hőmérséklet emelkedése mellett a meghosszabbodott száraz időszakok súlyosbíthatják a vízhiányt és a terméshozam-veszteséget (MECHLER et al., 2009). A gabonafélék egyedfejlődése szempontjából vannak olyan kritikus időpontok, amikor a nem ideális környezeti körülmények következtében visszafordíthatatlan károk keletkezhetnek. Ilyen például a szárcsomó megjelenése, a megtermékenyítés és a szemtelítődés időszaka. Ezekben a fenológiai fázisokban bekövetkezett stresszhatás következtében a genetikailag kódolt termésmennyiség nem képes realizálódni. Így a szárazság közvetlen hatása a szántóföldi növénytermesztésre a termésmennyiség csökkenésében mutatkozik meg közvetlenül (LISZEWSKA és OSUCH, 1997). Ez a jelenség jól nyomon követhető az 1990-2023-as periódusban, Magyarországon mért éves csapadékmennyiség és a termésátlag adatok összehasonlítása alapján is (2. ábra). Jól látható, hogy a terméshozam csúcsértékei többé-kevésbé lekövetik az éves csapadékmennyiség csúcsértékeinek mintázatát. Ez alól kivételt jelent a 2010-es év, amikor az extrém mennyiségű csapadék hátrányosan befolyásolta a termésátlag értéket. Ugyanakkor 2013-tól egy határozott emelkedő tendencia is megfigyelhető az árpa éves termésátlag értékeiben (2. ábra). Ez a jelenség megmagyarázható egyrészt a folyamatosan növekvő vetésterülettel (amibe a jobb termőképességű területek részarányának növekedése is beletartozik) (KSH, 2025), illetve az új genetikai fejlesztéseknek (hibrid fajták) köszönhetően az abiotikus stresszfaktoroknak is jobban ellenálló genotípusok előtérbe kerülésével is növelhető a termésátlag.

A klímaváltozás következtében felerősödhetnek a jelenlegi trendek, miszerint ÉNy-Európában nő a gabonafélék termőterülete, azonban a Mediterrán régióban csökken (OLESEN és BINDI, 2002). ÉNy-Európában az intenzív termesztési rendszer kerülhet előtérbe, szemben Dél-Európával, ahol ez extenzív irányba változhat. A különböző prediktív modellek alapján a jelenlegi meghatározó gabonafajok visszaszorulása várható, ezáltal a teljes gabonatermesztési portfólió átalakulására is számítani lehet (WANG et al., 2018).



2.ábra. Az éves csapadék mennyisége és az árpa termésátlagának alakulása Magyarországon. (adatok forrása: KSH, 2024)

A termesztési rendszer változása szükségessé teheti a fokozott növényvédelmet és a fokozott talajforgatást, ami viszont negatív környezeti mellékhatásokhoz vezethet. Délen a vízhiány fokozódása és az extrém időjárási események csökkenthetik a leartható termés mennyiségét, amellyel csökken a termésstabilitás, így hosszabb távon visszaszorulhat a hagyományos gabonafajok termesztési területe is (OLESEN és BINDI, 2002). A kedvezőtlen környezeti körülmények negatív hatásának mérséklésére rövid- és hosszútávú megoldásokat dolgoztak ki. Az egyik ilyen rövidtávú megoldás (a termelési rendszer nagyobb módosításai nélkül) a vetés időbeli eltolása, ami által módosulhat a tenyészidőszak (HARRISON et al., 2000; OLESEN et al., 2000; TUBIELLO et al., 2000). A másik a talaj nedvességtartalmának megőrzésére irányuló tevékenységek, például az elővetemény szármaradványának mulcsozása, ami megvédi a talaj felületét a szélről, így csökkentve a párolgást. Ezzel

a talaj nedvességtartalmát lehet megvédeni, illetve növelhető a csapadék felszívódása is a talajban (DEMO és BOGALE, 2024). A hosszútávú megoldások között komolyabb strukturális változások szerepelnek, úgymint a termesztési körzetek megváltoztatása, növénynemesítés, új termelési technológiák megjelenése (OLESEN és BINDI, 2002).

A klímaváltozás aktualitása kapcsán a mezőgazdasági tevékenység megváltozása hatalmas kihívást jelent a kutatók számára is. A modern molekuláris genetikai kutatásoknak köszönhetően azonban olyan új, szárazságtűrő és rövidebb tenészeitű fajták nemesítésére van lehetőség, amelyek már jobban adaptálódnak a megváltozott környezeti körülményekhez.

Hazánk termőterületének szinte minden része alkalmas szántóföldi kultúrák termesztésére. A 2023. évben több mint 4 millió hektáron folyt szántóföldi növénytermesztés, melyből 2,4 millió hektáron gabonaféléket termesztettek (KSH, 2025). A klímaváltozás Magyarországot is kedvezőtlenül érinti, ami az éghajlat szárazabbá válásában nyilvánul meg, vagyis az elsivatagodási tendenciákat erősíti fel (KERTÉSZ et al., 2001). A mezőgazdasági termelésre való alkalmasság és a környezeti érzékenység szempontjait figyelembevéve megállapítható, hogy a klímaváltozás által veszélyeztetett területek nagy része nem feltétlenül alkalmas a mezőgazdasági termelésre (JOLÁNKAI, 2005). A jövőben Magyarország földhasználati arányainak megváltozásával lehet számolni, aminek következménye a szántóterület csökkenése lehet (NAGY, 2005).

Összefoglalva tehát elmondható, hogy a vetés időpontjának helyes megválasztásával, a megfelelő talajműveléssel, illetve az abiotikus stresszfaktoroknak ellenálló fajtákkal részben kompenzálni lehetne a globális klímaváltozás negatív következményeit.

2.3. A növények vízhiányos stresszre adott válaszai

A vízhiány az egyik leggyakrabban előforduló abiotikus stressztényező. A növények növekedési, fejlődési és szaporodási folyamataikhoz megfelelő mennyiségű víz szükséges, azonban életciklusuk alatt gyakran kitéttek mind a légköri, mind a talajban megnyilvánuló vízhiányos periódusoknak. A szárazság a növényekben végbemenő élettani, biokémiai és molekuláris genetikai folyamatokat is befolyásolhatja (YORDANOV et al., 2000; AIMAR et al., 2011), amelyek hatása a növények megjelenésében (morfológia) és szaporodási képességeik megváltozásában

fejződhet ki. Az evolúció során a növények különböző adaptációs mechanizmusokat fejlesztettek ki, hogy megbirkózzanak a szárazságstressz káros hatásaival. A három fő túlélési stratégia a következő: a stressz elkerülése (felgyorsult egyedfejlődés révén), a stressz megszűnte utáni felépülés (jó regenerációs képesség) és a tolerancia. Ezeket az összetett reakciótípusokat több növényfajról (lúdfű, rizs, napraforgó, szója, durumbúza, őszi- és tavaszibúza, árpa, tritikálé, repce, bab, paradicsom) származó kutatási eredmény bemutatásával a következő fejezetekben részletesen is kifejtem.

2.3.1. A szárazságstressz morfológiai- és terméskomponensekre gyakorolt hatása

Életciklusuk során legkorábban a csírázás ideje alatt érheti szárazságstressz a növényeket, amelynek következtében csökken a csírázási arány (HARRIS et al., 2002), ezért kevesebb növény hajt ki és fejlődik tovább (KAYA et al., 2006). A növények a vízhez és ásványi anyagokhoz a talajból gyökerükön keresztül jutnak hozzá, ennél fogva a gyökérrendszer kritikus szerepet játszik a szárazságstressz-válaszban (FANG és XIONG, 2015). A vízhiány érzékelése következtében, a stressz elkerülése céljából nőhet a főgyökerek hossza, míg az oldalgyökerek mérete és a gyökérbiomassza mennyisége csökkenhet (RAUF et al., 2009). Szárazságstressz esetén gyakran nő a gyökér/szár arány (WU és COSGROVE, 2000; FULDA et al., 2011), illetve változhat a gyökérrendszer térbeli elrendeződése is (CHUN et al., 2021). Kiterjedt gyökérrendszerrel és mélyreható gyökerekkel a növények száraz körülmények között is fenn tudják tartani vízpotenciáljukat és transpirációjukat, ami növekedésük és fejlődésük szempontjából előnyös (DIXON et al., 1980; ABOBATA, 2019). Morfológiai tünetként a levelek hervadása, a növények magasságának, a levelek számának és nagyságának csökkenése észlelhető (POORTER és MAKESTEIJN, 2008; ALAEI et al., 2010). WYKA et al. (2019) a levelek méretének csökkenéséről, illetve a levélér és a sztómasűrűség növekedéséről számoltak be a szárazságstressz hatására. A levélfelület csökkenése mellett a vízhiány jellemző tünete lehet még a levelek megvastagodása és a felső levélszövetek vízvesztése is (WERNER et al., 1999). A levelek betekeredése szintén egy jellemző tünet, ami kifejezi a vízhiányos állapotot. A csökkent turgornyomás következtében csökken a levélfelület, ami által visszaesik a párologtatás mértéke is, így ez egy hatékony védekező mechanizmus lehet a kiszáradás ellen (O'TOOLE és CRUZ, 1980). A levelek idő előtti sárgulása (szeneszcencia) szintén a szárazságstresszre utaló morfológiai tünet, amely mögött egy élettani folyamat, a levelek klorofilltartalmának

csökkenése áll. A szenescencia késleltetése, az úgynevezett „stay green” effektus, egy toleranciára utaló mechanizmus, amelynek célja az, hogy fenntartsa a növény transpirációját és a fotoszintézisét. (VADEZ et al., 2011). Szárazságstressz következtében csökkenhet a növények friss- és száraz tömege is (ZHAO et al., 2006). A növények növekedése főleg a sejtsztódás, meghosszabbodás és differenciálódás következménye, viszont a vízmegvonás károsítja a mitózist és a sejtmegegyülést, amely csökkent növekedésben fejeződik ki (NONAMI, 1998; HUSSAIN et al., 2008; POTOPOVÁ et al., 2016). A csökkent turgornyomással párosulva még határozottabb lehet a sejtnövekedés károsodása (TAIZ és ZEIGER, 2006). A szárazságstressz hatására csökkenhetnek az egyes terméskomponensek értékei is, különösen a fertilis kalászek száma, kalásonkénti szemek száma és a harvest index (GIUNTA et al., 1993; BALLA et al., 2011).

2.3.2. Szárazság hatása az élettani és biokémiai folyamatokra

A vízhiány a növények élettani folyamataira közvetett és közvetlen hatással van. Az adott stresszválasz függ egyrészt a fajtól, a genotípustól (RAMPINO et al., 2006), a vízvesztés időtartamától (ARAUS et al., 2002), másrészt az életkortól, az egyedfejlődési fázistól (ZHU et al., 2005), illetve a szerv és sejtípustól is (VERDOY et al., 2004).

A szárazságstressz fiziológiai és biokémiai hatása megjelenését követően már viszonylag nagyon hamar megmutatkozhat. A gázcsereenyílások záródása az egyik legelső válaszreakció a vízhiányra, amelynek előidézője az abszcizinsav szintjének megemelkedése (DASZKOWSKA-GOLEC, 2016). Éppen ezért, az abszcizinsav egy kulcsfontosságú növényi hormon, ami részt vesz a környezeti stresszhez való alkalmazkodásban és a növény fejlődésének szabályozásában is. Szárazságstressz alatt nemcsak elősegíti a sztómák záródását a turgor csökkenése által (SHINOZAKI és YAMAGUCHI-SHINOZAKI, 2007), hanem növeli a víz hidraulikus konduktivitását, illetve elősegíti a klorofill bontását is, ami a levelek elöregedéséhez vezet (LIM et al., 2007). A szenescencia üteme különösen érzékeny a szárazság és hőstresszre, ami mögött meghúzódó genetikai variabilitást már számos tanulmányban leírták (INOUE et al., 2004; VERMA et al., 2004; FAROOQ et al., 2009a). E folyamat legfőbb tünete a levél sárgulása (BREEZE et al., 2011), amely vizuálisan (RAE et al., 2006), vagy hordozható klorofillméterrel (SPAD-Single Photon Avalanche Diode) is jól meghatározható (RODRIGUEZ és MILLER, 2000). Vannak olyan genotípusok,

amelyeknél a zászlólevél fotoszintetikus aktivitásának fenntartása szárazságstressz esetén nagyobb termésmennyiségben realizálódik a tenyészidőszak végén, amely elsősorban a szemekben elraktározható, megnövekedett szénhidrát tartalom következménye (ZHEN-WANG et al., 2022). Az eredmények azt mutatják, hogy a 'stay-green' hatékony szárazságtűrési tulajdonság lehet a virágzás utáni időszakban, így azok a genotípusok, amelyek a szentelítődés időszakában zölden tudják tartani leveleiket az elégtelen vízellátottság ellenére, potenciális jelöltek lehetnek a nemesítés számára.

A vízhiány, főleg magas fényintenzitáson vagy más stresszekkel kombinálva, gátolja a fotoszintézist (CHEN et al., 2025). A sztómazáródás következtében csökken a sejt közötti járatok szén-dioxid (CO₂) szintje, aminek eredményeképpen a fotoszintézis hatékonysága is visszaesik, majd leáll. Ez a jelenség növeli a fotorespirációt, megzavarva a sejtek normális homeosztázisát, amely megemeli a reaktív oxigénformák (ROS) képződési ütemét. Ezen oxigénformáknak kettős szerepe van az abiotikus stresszválaszban. Egyrészt toxikus stresszanyagcsere termékeként funkcionálnak, másrészt pedig fontos jelátvivő molekulák (MILLER et al., 2010). Szárazságstressz hatására az elektronok termelésének és felhasználásának egyensúlya felborul, aminek következtében reaktív oxigénformák termelődnek a kloroplasztiszokban, mitokondriumban, endoplazmatikus retikulumban, plazmamembránban és a sejt falban is (MITTLER, 2002). Stressz hatására a ROS vegyületeken túl, több olyan vegyület is termelődhet a növényben, amelyek segíthetik a kedvezőtlen hatás tolerálását, csökkentve a növények stresszérzékenységét. Ezeknek a protektív anyagoknak a vizsgálata kiemelt jelentőségű. Ilyen vegyületek a reaktív oxigénformákat közömbösítő antioxidáns enzimek (glutathion-reduktáz, kataláz, szuperoxid-dizmutáz, peroxidázok) (KOCSY et al., 2011), a szárazság hatására termelődő fehérjék (LEA fehérjék, dehidrin, aquaporin) (YANG et al., 2021) és a poliaminok (ZHOU és YU, 2010).

A növények számos szerves és szervetlen anyagot (cukrok, aminosavak, alkaloidok és szervetlen ionok) raktározhatnak megnövekedett mértékben annak érdekében, hogy csökkentsék az ozmotikus potenciáljukat és növeljék a víz visszatartását szárazságstressz esetén. Ezt a jelenséget ozmotikus hozzájárulásnak hívják (OA) (MORGAN, 1984; RHODES és SAMARAS, 1994), amelynek szerepe van a sejtszerkezet és a fotoszintézis fenntartásában alacsony vízpotenciál esetén, illetve késlelteti a szenescenciát és elősegíti a gyökérmegnövekedést is (TURNER et al., 2001).

A talajban lévő víz hiánya csökkenti a növények vízpotenciálját, aminek következtében csökken a relatív víztartalom, valamint a sejtek turgora is (PORPORATO et al., 2001). A relatív víztartalom (RWC) egy fontos paraméter, ami kifejezi a vízhiányos állapotot (GONZÁLEZ és GONZÁLEZ-VILAR, 2001). A levelek víztartalmának mértéke függ a sztóma konduktanciától (GS) és a párologtatástól (EVAP). A sztómák képesek bezáródni még azelőtt, hogy a levelek vízpotenciáljában vagy az RWC-ben változás állt volna be (FLEXAS és MEDRANO, 2002; CHAVES et al., 2003). HASANUZZAMAN et al. (2019) kontrollált körülmények között végzett kísérletükben szignifikáns korrelációt mutattak ki a szárazságtűrés és a relatív víztartalom, valamint a sztómakonduktancia között. A szárazságtűrő genotípusok esetében ugyanis alacsonyabb volt a relatív víztartalom és a sztómakonduktancia értéke is. MARTIN et al. (1989) szerint az RWC mérése 3 leveles korban ígéretes módszer lehet a fajták relatív szárazságtűrésének meghatározására.

Összegezve tehát elmondható, hogy a szárazságstressz fiziológiai és élettani komponenseinek vizsgálata során fontos, hogy több genotípust is összehasonlítsunk, mert a szárazsághoz való alkalmazkodásban résztvevő összetett mechanizmusok genotípusonként eltérőek lehetnek és jelentős hatással van rájuk a stressz intenzitása és időtartama is (DE MEZER et al., 2014). A számos élettani komponens közül, amelyek befolyásolják a növények szárazságstressz-tűrését, részletesebben csak azokra térek ki az irodalmi áttekintésben, amelyeket a kutatásainkban is tanulmányoztunk.

2.3.2.1. Vízlevonás hatása a klorofilltartalomra és a fotoszintézisre

A fotoszintetikus pigmentek elváltozása elsősorban indikátora lehet annak, hogy a stresszhatás kritikus mértékű-e a növény számára (SALLAM et al., 2019). Szárazságstressz hatására a növények levelei megsárgulnak, aminek oka a levelek klorofill tartalmának csökkenése (NILSEN és ORCUTT, 1996). A megváltozó szín következtében a beeső sugárzás visszaverődése nagyobb arányú (SCHLEMMER et al., 2005). A roncsolásmentes fényintenzitás mérése megbízható eredményt adhat a levelek relatív klorofill tartalmáról, ami szoros korrelációt mutat a növény aktuális fiziológiai állapotával (LI et al., 2006; KALAJI és GUO, 2008). Árpa genotípusok levelének klorofilltartalmára is szignifikáns hatással van a vízlevonás, és leírták, hogy a SPAD érték korrelációt mutat a terméshozammal, ami segítséget nyújthat a terméshozam becslésben is (ALAEI, 2011; ISLAM et al., 2014; MONOSTORI et al.,

2016; EL-SHAWY et al., 2017).

A fotoszintézis során a növények fényenergia segítségével szerves anyagokból szerves anyagot állítanak elő. A folyamat a kloroplasztiszban játszódik le, ez a sejtszervecske tartalmazza a klorofillt, ami megköti a fényenergiát. Ebből következik, hogy a szárazságstressz hatására csökkenő klorofilltartalom jelentősen befolyásolja a fotoszintézist (AMIRJANI és MAHDIYEE, 2013; KABIRI et al., 2014; DAWOOD et al., 2019). A fotoszintézis kiemelkedő jelentőségű a termésképzés és a növekedés szempontjából, mivel a folyamat során előállított szervesanyag jelentékeny része a termésben halmozódik fel. Ennek okán a vízelvonás hatásának megértése ennél a paraméternél kritikus jelentőségű (SALLAM et al., 2019). Korábbi tanulmányok kimutatták, hogy a szárazságstressz által előidézett fotoszintetikus aktivitás csökkenése történhet egyrészt sztóma általi gátlással (melynek előidézője az intercelluláris tér szén-dioxid szintjének csökkenése), másrészt nem sztóma általi gátlással (pl.: Rubisco enzim vagy ATP gátlása, fotoszintetikus pigmentek csökkenése), vagy akár a két típus együtt is előfordulhat (FRISO et al., 2004; HURA et al., 2007; IZANLOO et al., 2008; CARMO-SILVA et al., 2010; GÓMEZ-BELLOT et al., 2020). A vízhiány esetén a sztómák záródása az egyik legkorábbi növényi válasz, amely által fokozatosan csökken a párologtatás okozta vízvesztés és a sztómakonduktancia (GS) is (CORNIC és MASSACCI, 1996). Ennek következménye, hogy csökken a szén-dioxid áramlása a kloroplasztba, amely jelentősen csökkenti a fotoszintetikus aktivitást (HALE és ORCHUTT, 1987; PINHEIRO és CHAVES, 2011). A csökkenő nettó CO₂ asszimilációs ráta következtében pedig a növények szárazanyag felhalmozódása is leállhat (CHAVES et al., 2003). A szárazságstressz indukálta csökkent fotoszintetikus aktivitás metabolomikai háttere rendkívül komplex (CHAVES et al., 2003).

A szárazságstressz élettani hatásaival foglalkozó kutatások során érdemes figyelmet fordítani a fotoszintetikus paraméterek vizsgálatára is. Virágzás utáni szárazságstressz következtében lecsökkent fotoszintézis a terméshozam csökkenését okozta, továbbá a transpirációs és a sztómakonduktancia szintje is csökkent (ISTANBULI et al., 2020; BELLO et al., 2022). LI et al. (2006) beszámoltak arról, hogy a szárazság toleráns és érzékeny fajtáknál eltérő volt a klorofilltartalom és a fotoszintézis hatékonyságának csökkenése. A toleráns fajtáknál kisebb volt a csökkenés mértéke, mint az érzékenyeknél.

Összegezve tehát elmondható, hogy a nemesítőknek érdemes olyan nemesítési alapanyagokat választani, a terméshozam csökkenés minimalizálása érdekében,

amelyek képesek a fotoszintetikus apparátusukat és hatékonyságukat fenntartani a száraz periódus során is (SALLAM et al., 2019).

2.3.2.2. Poliaminok szerepe a stressztűrésben

A poliaminok (PAs) kisméretű, alifás szénhidrogén molekulák, amelyek pozitív töltésűek és az élethez nélkülözhetetlenek mind a pro- mind az eukarióta sejtek számára (FUELL et al., 2010; TAKAHASHI és KAKEHI, 2010). Képesek negatív töltésű molekulákkal (nukleinsavak, savas foszfolipidek és számos fehérjetípus) kapcsolatba lépni, így azokat kedvezőtlen körülmények között megvédeni (HUSSAIN et al., 2011). A növényekben legnagyobb mennyiségben előforduló poliaminok a putreszcin, a spermidin és a spermin, amelyek mennyisége függ a növényfajtól, fajtától és az egyedfejlődési stádiumtól is (NAKA et al., 2010; TIBURCIO et al., 2014). A poliaminok fontos feladatot látnak el a sejtek szabályozásában. Szerepük van a megfelelő pH-szint és ozmotikus egyensúly fenntartásában, makromolekulák strukturális stabilizálásában és számos sejtszintű folyamatban szabályozó molekulaként vesznek részt (IGARASHI és KASHIWAGI, 2000). Növényekben érintettek számos élettani folyamatban, többek között a sejtosztódásban, differenciálódásban, génexpresszióban, embriogenezisben, virágképződésben, levél szenescenciában, termésfejlődésben, illetve biotikus és abiotikus stressz reakciókban is (SEILER és RAUL, 2005; ALCÁZAR et al., 2006). Egyes tanulmányok szerint a poliaminok közvetítő szerepet játszhatnak az abiotikus stressz hormonális szabályozásában (IGARASHI és KASHIWAGI, 2000; CHILDS et al. 2003; SEILER és RAUL, 2005; KUSANO et al., 2008). A poliaminokra legtöbbször védővegyületként hivatkoznak, abból kifolyólag, hogy a megemelkedett poliamintartalom és a stressztűrés összefüggést mutat (CALZADILLA et al., 2014).

Egyes növényfajok azonban eltérő válaszreakciót mutathatnak a poliamin szint tekintetében, ezért a közvetlen összefüggések kimutatása a poliaminok és a stressztűrés között sokszor nehéz feladat (LIU et al., 2004; YANG et al, 2007; TOUMI et al., 2010). Helyesebb úgy tekinteni a poliaminokra, mint egy komplex jelátvivő rendszerben szerepet játszó vegyületekre, amiknek kulcsfontosságú szerepe van a stressztolerancia szabályozásában (PÁL et al., 2015). A PA-ok jelátviteli folyamata számos más metabolikus útvonallal és hormonális folyamatokkal áll kapcsolatban (CALZADILLA et al., 2014). Az irodalmi adatok alapján a megemelkedett poliamintartalom lehet a stressz által előidézett védelmi reakció következménye (BASU et al.,

2010). Ugyanakkor növényekben megvan a lehetőség arra, hogy poliamin szintjüket dinamikusan, több szinten, finomhangoltan szabályozzák, ami segít megbirkózni a stresszkörülményekkel (PÁL et al., 2021). Megfigyelték, hogy a stressztűrő növényekben szárazságot követően megnövekedett a poliaminok mennyisége (BITRIÁN et al., 2012). Sejtszótódástól a virágzásig számos növekedés- és fejlődésélettani folyamathoz szükséges poliaminoknak nemcsak antioxidáns szerepét bizonyították, hanem mint az antioxidáns enzimek szabályozásáért felelős gének expressziójának regulátoraként is (KUZNETSOV és SHEVYAKOVA, 2007). TURNER és STEWART (1986) kimutatta a poliamin metabolizmus és a levélturgor közti szoros összefüggést szárazságstressz során. Amikor a levelek turgora közel állt a kontroll növények turgorához putreszcin és spermin halmozódott fel. FLORES és GLASTON (1984) kísérlete alapján a szárazságstressz esetén a turgor fenntartása feltétele a poliaminok termelődésének. A turgornyomás csökkenéssel párhuzamosan azonban a két poliamin koncentrációjának csökkenése is megfigyelhető volt. Ugyanakkor, LIU et al. (2000) leírták, hogy a kálium csatornák szabályozása által a poliaminok indukálják a sztóma záródást. A szárazságstressz időbeli lefolyása is hatással van a poliaminok koncentrációjára (ZHOU és YU, 2010; HURA et al., 2015). Míg a stressz korai szakaszában a putreszcin és a spermin fokozott termelődést mutatott, addig a stressz fokozódásával a spermidin szint jelentős mértékben csökkent.

Az abiotikus stresszreakciókban a putreszcin szerepe még vitatott. Több eredmény is hangsúlyozza a spermidin és spermin szárazságstressz során betöltött védőszerpét az alapján, hogy stressz esetén mind a szabad, mind a kötött putreszcin szintje csökkent, szemben a sperminnel és spermidinnel, amelyeké pedig növekedett (YAMAGUCHI et al., 2007; ZHOU és YU, 2010). Ez utóbbi jelenség nem meglepő, mivel a poliamin „anyagcsere-csatornázás”, azaz a putreszcinből a magasabb rendű poliaminok (spermidin és spermin) szintézisének aktiválódását a kiszáradástűrő *Craterostigma plantagineum* növényben is kimutatták (ALCÁZAR et al., 2011). CAPELL et al. (2004) kísérlete alapján stresszkörülmények között a putreszcin szintjének meg kell haladnia egy bizonyos küszöbértéket ahhoz, hogy a spermidin és a spermin szintézise is fokozódjon, ami szükséges a stresszhatásból való felépüléshez.

A modellnövényekben megismert poliamin-tartalom módosításával kapcsolatos kutatási eredmények természetű növényfajokban való széleskörű alkalmazása új lehetőségeket teremthet a nemesítőknek a stressztolerancia javítása céljából (ALCÁZAR et al., 2010). Annak megértése, hogy a környezeti stresszhatások sejtszinten hogyan fejeződnek ki, beindítva a kontrollált metabolikus válaszreakciókat,

illetve ezen folyamatokat a poliaminok milyen mértékben befolyásolják transzkripció és post-transzlációs szinten, hozzájárulhat ahhoz, hogy megtaláljuk a növényi stressztolerancia és termőképesség fokozásának egyik lényeges kulcsát (GUPTA et al., 2013).

2.3.3. A szárazság molekuláris szinten megmutató hatásai

A szárazságstressz érzékeléséért és a jelátvitelért a sejtmembránokban található különböző szenzorok a felelősek. Ezek a szenzorok továbbítják a jeleket másodlagos hírvivőkkel (pl.: kalcium ionok, ciklikus nukleotidok (cAMP, cGMP), cukrok) különböző metabolit útvonalak mentén, amelynek eredménye a szárazságra adott válaszreakcióhoz kapcsolódó gének kifejeződése, a megfelelő fehérjemolekulák transzlációja, majd az alkalmazkodás kiváltása (BHARGAVA és SAWANT, 2013; PÉREZ-CLEMENTE et al., 2013; LIU et al., 2016; KAUR és ASTHIR, 2017). A stresszel szembeni ellenállósághoz szükséges molekuláris válaszreakciók három szinten történhetnek; a jelátviteli gének, a transzkripció faktorok és a stresszre reagáló gének indukciója során. Ezek a szabályozási szintek párhuzamos folyamatok és kölcsönhatásban vannak egymással, ami által egy integrált génhálózatot alkotnak (HAGHPANAH et al., 2024). A szabályozás nagy része transzkripció, post-transzkripció és post-transzlációs szinten zajlik (LUO et al., 2012). A fehérjekinázok a jelátvivő rendszer fehérjéinek foszforilációjáért és defoszforilációjáért felelősek. A MAPK-ok és CDPK-ok két olyan fehérjekináz csoport, amelyeknek létfontosságú szerepe van a szárazságstressz közvetítette jelátvivőrendszer szabályozásában (HUANG et al., 2012; MANNA et al., 2021). A szárazságstressz-válaszban résztvevő gének lehetnek funkcionális gének vagy szabályozó gének. A funkcionális gének termékei a védővegyületek (pl.: aquaporin, LEA fehérjék, prolin), míg a szabályozó gének termékei (pl.: fehérje kináz, fehérje foszfatáz) a jelátvivő rendszerben és a génexpressziót szabályozó rendszerben érintettek, ezáltal a közvetetten felelősek a stresszválaszért (YANG et al., 2021). Számos transzkripció faktor génje indukálható, ami arra enged következtetni, hogy a különböző transzkripció szabályozó mechanizmusoknak az a funkciója, hogy az abiotikus stressz előidézte jelátvivő folyamatokat szabályozza. Ezek a transzkripció faktorok irányíthatják a stressz-indukálta gének expresszióját, ahol vagy együttműködve, vagy függetlenül, vagy génhálózatokat alkotva történik a szabályozás (SHINOZAKI és YAMAGUCHI-SHINOZAKI, 2007).

Számos szárazságstressz következtében kifejeződő gént azonosítottak már (JOSHI et al., 2016). Ilyenek például a *CKX1/WRKY6* gének, amelyek a megemelkedett abszcizinsav katabolizmusért és a sztómakonduktancia szabályozásáért felelősek (MACKOVA et al., 2013), vagy a *SNAC1* gének, amelyek a fotoszintézisben és a transzspirációs ráta szabályozásában vesznek részt (LIU et al., 2014).

Bizonyos növényi hormonok is funkcionálhatnak jelátvivő molekulaként a szárazságstressz során az élettani és molekuláris válaszreakciók koordinálása által. Az abszcizinsav fontos jelátvivőként is ismert, miszerint szabályozza a stresszre reagáló gének expresszióját és részt vesz a növények stresszadaptív válaszában. Az abszcizinsav bioszintézisének útvonalában számos enzim vesz részt, amelyek meghatározóak a növények abiotikus stressztoleranciája szempontjából (WANI és KUMAR, 2015).

A szárazságnak, mint abiotikus stresszhatásnak komoly hatása van a növények metabolizmusára. Különböző vegyületek, mint például cukrok, prolin, fruktánok, glicin-betain és poliaminok felhalmozódása fokozott szárazság-toleranciával hozható összefüggésbe (KRASENSKY és JONAK, 2012).

2.4. Az árpa jelentősége

Az árpa (*Hordeum vulgare* L.) a pászitfűfélék (*Poaceae*) családjába tartozó egygyári növény. Eredete Nyugat-Ázsiába tehető és az egyik legrégebben (kb. 7000 éve) termesztett növényfaj (DAI et al., 2012; HAAS et al., 2019). Eredeti termőterülete feltételezhetően a Termékeny Félhold területén, a jelenlegi Izraeltól egészen Nyugat-Iránig nyúlt (KUMAR et al., 2020). Jelenleg a világon a negyedik legjelentősebb gabonafaj, a búza, a kukorica és a rizs után (www.fao.org). Ázsia, Afrika és Dél-Amerika félszáraz régióiban elsődleges élelmiszer és takarmánynövény. Termesztése Európa mediterrán régiójában is jellemző (RYAN et al., 2008). Magyarországon szintén a negyedik legjelentősebb szántóföldi kultúra.

Az őszi árpa ideális vetésideje szeptember második fele és október eleje között van, aratására pedig június végén kerül sor (RADICS, 1994). Összetett kalászvirágzatára jellemző, hogy a kalászorsó egy-egy tagján három különálló kalászka helyezkedik el, mindegyik csak egy virágot tartalmaz. Attól függően, hogy e három kalászkából mennyi termékenyül meg, kalásztípusa lehet kettő, vagy hatsoros (BONETT, 1966; KIRBY és APPLEYARD, 1984; KOPPOLU és SCHNURBUSCH,

2019). Az előbbi esetében az oldalsó virágok sterilek maradnak, míg az utóbbinál mind a három virág egyenértékű és megtermékenyülhet. E folyamat szabályozásában legalább 11 lokusz vesz részt (LUNDQUIST és LUNDQUIST, 2008). A durumbúzánál nagyobb a tűrőképessége a kedvezőtlen környezeti tényezőkkel szemben, és általában kevésbé érzékeny a szárazságra, ezáltal kiváló genetikai modellnövény a gabonafélék jellemzésére (RYAN et al., 2008). Emellett az árpa viszonylag egyszerű diploid genomja és a *Poaceae* (fűfélék) családjába tartozó más gabonafélékkel (pl. *Triticeae*) való szoros rokonsága megkönnyítheti az itt szerzett ismeretek felhasználását a búza és a rozs szárazságstressz-tűrés vizsgálatában is. A terméshozamát két fő komponens határozza meg a szemszám és az átlagos szemtömeg, bár ez a két mérőszám más-más fejlődési fázisokban determinálódik és sok egyéb tényező befolyásolja kialakulásukat a tenyészidőszak során (MIRALLES és SLAFER, 1999). Az árpa, felhasználását tekintve lehet takarmánycélú az állattenyésztésben és akvakultúrában, illetve fontos élelmiszeripari (sör és malátagyártás) alapanyag is (NEWTON et al., 2011; ELAKHDAR et al., 2022). Kiváló beltartalmi értékei és egészségügyi előnyei miatt egyre nagyobb figyelmet kap az emberi ételmezésben is. A többi vezető gabonafajjal szemben az árpa élelmi rostokban (β -glükán), illetve B- és E-vitaminokban is gazdag, melyek segítenek a magas vérnyomás, a szív- és érrendszeri betegségek, valamint a cukorbetegség megelőzésében, továbbá koleszterinszint csökkentő hatással is rendelkezik (SULLIVAN et al., 2013; GENG et al., 2022; KAUR et al., 2024).

Az árpa a korai érésű gabonafajok közül jó szárazságtűrőnek számít (FORSTER et al., 2004) és a jelentős genetikai variabilitása miatt jól alkalmazkodik a különböző környezeti körülményekhez (BENGTSSON, 1992; BAIK és ULLRICH, 2008). Elmondható, hogy modellnövényként, e faj elmúlt évtizedekbeli részletes molekuláris genetikai vizsgálataiból származó információi jó alapot biztosítanak a nagyobb ploidfokú gabonafélék szárazság-tolerancia mechanizmusának megértésében is (KOORNNEEF et al., 1997; TEULAT et al., 1998; FORSTER et al., 2004; SREENIVASULU et al., 2008).

2.5. A szárazságstressz hatásainak vizsgálata árpában

Annak ellenére, hogy az árpa a gabonafélék között jó aszálytűréssel rendelkezik, a vízelvonásnak komoly hatása lehet még a toleráns genotípusokban is (GHOTBI-RAVANDI, 2014; WIEGMANN et al., 2019). SZIRA et al. (2008) árpán

végzett kísérletükben kimutatták, hogy a szárazság-tolerancia egy úgynevezett állapot-specifikus tulajdonság, amely a növény életciklusa során változik. Ezt a megállapítást PECIO és WACH (2015) eredményei is megerősítették, miszerint különböző egyedfejlődési stádiumban eltérő lehet a genotípusok szárazságtűrése. Összesen 206 tavaszi árpa genotípust hasonlítottak össze szárazságtűrésük alapján és megállapították, hogy a korai stresszhatást (az intenzív szárnövekedés időszakában) jobban viselték, mint a késeit (zászlóslevél megjelenése idején). A különböző egyedfejlődési stádiumban bekövetkezett szárazságstressz az árpa morfológiai tulajdonságaira is hatással van. Árpafajtákon végzett kísérletben kimutatták, hogy a stresszt követően az új levelek átlagos hossza és szélessége csökkent, azonban a levelek és a szómák sűrűsége nőtt, amely eredmény az árpa enyhe fakultatív xeromorfizmusára utalhat (WYKA et al., 2019). SORKHI (2017) részletesen vizsgálta különböző árpafajták leveleit és megállapította, hogy szárazságstressz hatására a sejtek átmérője és kiterjedése is megváltozott, amely jelenséget a genotípus, mint meghatározó tényező szignifikáns szinten befolyásolt. YAZDI et al. (2023) egy szárazságra toleráns és egy mérsékelten toleráns árpafajtán végzett összehasonlító kísérletében kimutatta, hogy a toleráns fajtán több hajtás és levél volt megfigyelhető, azonban a szómák száma és az összlevélfelület így is kisebb volt, szemben a mérsékelten toleráns fajtával. Ezt a megállapítást más szerzők is igazolták (ANJUM et al., 2003; HARB és SAMARAH, 2015; MAZLOUMI OSKOUIEE et al., 2025). A levélfelület csökkenése mellett megfigyelhető volt a szárhossz csökkenése is a vízelvonás következtében. MEJRI et al. (2016) vad és termesztett árpafajokat hasonlított össze szárazságstressz kísérletben. Kimutatták, hogy a stressz hatására a teljes növényi szinten szignifikánsan csökkent a friss- és száraz tömeg, amely jelenség a termesztett fajtákban még határozottabb volt.

A terméshozam nagyban függ az elérhető vízkészlettől. Ha a szárazság virágzáskor, illetve beporzáskor lép fel, annak komolyabb hatása lehet a termésre, mint vegetatív vagy szemtelítődési időszakban (SHAKHATREH et al., 2001; CECCARELLI et al., 2004; CECCARELLI et al., 2007). Korábbi kutatások alapján a vegetatív fázisban történt szárazságstressz a gyökérnövekedést erősítette, amely később a terméshozamra nem volt lényeges hatással, míg a reprodukív fázisban történt vízmegvonás hatására jelentősen csökkent a termés mennyisége (LAUER, 2007; PECIO és WACH, 2015). A különböző egyedfejlődési stádiumokban végzett kísérletek kimutatták, hogy árpa esetében az egyik legérzékenyebb fenológiai fázis a virágzás időszaka (BARNABÁS et al., 2008; AL-AJLOUNI et al., 2016), illetve a

szemtelítődés kezdeti szakasza (VAN OOSTEROM et al., 1993; SAVIN és NICOLAS, 1999; SANCHEZ et al., 2002; SAMARAH, 2005; SAMARAH et al., 2009; ALGHABARI és IHSAN, 2018). Ezekben a fejlődési stádiumokban a szárazságstressz számos morfológiai tulajdonságra és terméskomponensre van hatással, úgymint a növénymagasságra, a kalászkaszámra, a fertilis virágok négyzetméterenkénti számára, a reproduktív oldalhajtások számára, a fotoszintetikus rátára és a harvest indexre (ASPINALL et al., 1964; ASPINALL, 1965; WELLS és DUBETZ, 1966; DENČIĆ et al., 2000; SLAFER és WHITECHURCH, 2001; SAMARAH et al., 2009).

A szárazság negatív hatása a kalászfejlődésre abban nyilvánul meg, hogy kevesebb reproduktív oldalhajtás képződik, csökken a kalászkaszám és kevesebb lesz a fertilis virágok száma is (PORTER et al., 2005; CRAUFURD és WHEELER, 2009; SAMARAH et al., 2009; RAJALA et al., 2011; KHOKHAR és DA SILVA, 2012; KADAM et al., 2014; CAI et al., 2020; GOL et al., 2021). Kimutatták, hogy a korai szemtelítődési időszak alatti szárazságstressz károsabb hatással van a szemtömegre és a terméshozamra, mint a késői szemtelítődési időszak alatti vízelvonás (JAMIESON, 1995; VAN OOSTEROM et al., 1993; SAVIN és NICOLAS, 1999; GARCIA DEL MORAL et al., 2003). Megfigyelték azt is, hogy a szárazság miatt az árpa szemtelítődési időszaka lerövidült (ASPINALL et al., 1964, WELLS és DUBETZ, 1966; SANCHEZ et al., 2002). SAMARAH (2005) kísérletében azonban ennek nem volt hatása a szemtelítődési rátára. Ezzel szemben HASSAN et al. (2019) kétsoros árpa hibrideken végzett kísérletében a szemtelítődési időszak és az ezerszemtömeg is szignifikáns szinten csökkent a szárazságstressz hatására, ezek szoros korrelációját is bizonyították. AZHAND et al. (2015) árpafajtákon végzett kísérletében szárazságstressz hatására 20,7 %-kal csökkent a terméshozam, köszönhetően az ezerszemtömeg és a kalásonkénti szemszám 9,8-15,3 %-os csökkenésének. AFSHARI-BEHBAHANIZADEH et al. (2016) ugyancsak árpafajtákon végzett kísérletükben kimutatták, hogy a szárazságstressz szignifikáns hatással van az árpaszemek méretére, tömegére és a minőségére is. Ezzel együtt a terméshozam, az ezerszemtömeg és a kalásonkénti szemszám is szignifikánsan csökkent a vízmegvonás hatására. Kimutatták, hogy ideális körülmények között alacsonyabb terméspotenciállal rendelkező fajták kisebb hozamvesztést produkáltak szárazságstressz hatására, tehát a stresszmentes környezetben magasabb terméshozam kisebb stabilitással párosulhat. Bár a terméskomponensek az egész tenyészidőszak alatt folyamatosan változhatnak, a termésképzés egyes fejlődési fázisokban rendkívül

érzékeny a változó környezeti körülményekre. Pre-antézis idején, a sikeres virágzás-megtermékenyülés-beporzás kapcsolatrendszer határozza meg a szemszámot (GONZALEZ et al., 2003). A szemtömeget pedig a post-antézis időszaka, a szemtelítődés körülményei alakítják (UGARTE et al., 2007). Így a terméskomponensek szempontjából a stressz időpontja kiemelkedő jelentőséggel bír.

Csírázás során végzett szárazságstressz kezelés hatására kimutatták, hogy a vízelvonás szignifikánsan csökkenti a csírázás arányát és százalékát, az elsődleges gyökerek számát és hosszát, valamint a fiatal növények magasságát is (BARATI et al., 2015). TYAGI et al. (2011) korai egyedfejlődési fázisban, vad árpan végzett szárazságstressz kísérletében kimutatta a gyökér-hajtás arány növekedését ozmotikus stressz hatására. A vízmegvonás következménye nemcsak a hozamvesztésben mutatkozik meg, hanem a szemtermés minőségében is (DE RUITER, 1999; BARNABÁS et al., 2008; HONG és ZHANG, 2020). Gyakori jelenség, hogy a szemtelítődési időszak szárazság miatti rövidülése miatt a szemek kisebbek és könnyebbek lesznek, amely jelenség nagyobb mértékben az alapi és csúcsi kalászkákban nyivánul meg (LAWLOR et al., 1981; JAMIESON, 1995; KHODAEIAMINJAN és BERGOUGNOUX, 2021).

Eddigi kutatások alapján a vízelvonás mértéke kisebb jelentőséggel bír. ISTANBULI et al. (2020) tanulmánya szerint a közepes és súlyos szárazságstressz szempontjából nem volt szignifikáns szintű különbség a terméskomponensek és a fotoszintézis mértéke között. A harvest index szempontjából BELLO et al. (2022) sem találtak szignifikáns különbséget a közepes és súlyos szárazságstressz hatása között. SAMARAH (2005) esetében is a közepes és súlyos vízmegvonás csökkentette ugyan az egyedenkénti oldalhajtások számát, fertilis kalászkák számát és a szemszámot, viszont a stressz súlyosságát tekintve nem volt szignifikáns különbség a kezelések között. ZHAO et al. (2020) leírták, hogy a közepes és súlyos szárazságstressz csökkentette a vizsgált terméskomponenseket, a növénymagasságot és a biomassza tömegét, viszont az ezerszemtömeg szempontjából nem volt köztük szignifikáns különbség.

A szárazságstressz hatására történő termés kiesés mögött élettani folyamatok sorozata áll, ezért kiemelten fontos feladat a szárazságstressz élettani folyamatokra gyakorolt hatásainak vizsgálata árpanban is. Egyik legmeghatározóbb tényező a fotoszintézis, amely a növényekben, ennél fogva az árpanban is, a szárazanyag asszimilációért felelős. Ha a folyamat bármely paramétere gátlódik, a fotoszintézis határfoka csökken, illetve akár le is állhat (FLEXAS et al., 2004; REDDY et al., 2004),

ezt a megállapítást GHOTBI-RAVANDI et al. (2014), DE MEZER et al. (2014), MEJRI et al. (2016) és HASANUZZAMAN et al. (2018) árpán végzett kísérletükben megerősítették. A relatív víztartalom árpafajtákban szárazságstressz hatására csökkenést mutatott (GHOTBI-RAVANDI, 2014; DE MEZER et al., 2014; HEBBACHE et al., 2021; MAZLOUMI OSKOUIEE et al., 2025). LI et al. (2006), GHOTBI-RAVANDI et al. (2014) és MAZLOUMI OSKOUIEE et al. (2025) árpafajtákon végzett kísérletükben kimutatták, hogy szárazságstressz hatására csökken a növények klorofilltartalma. SHELLAKKUTTI et al. (2022) azt vizsgálták termesztett és vad árpa fajokon, hogy szárazságstressz hatására a viasz és kutin mennyiségének változása a leveleken hogyan befolyásolja a fotoszintetikus aktivitást. Eredményeik alapján a sztómakonduktancia gyorsan és szignifikáns mértékben csökkent. Ezzel ellentétben a kutikuláris konduktancia változatlan maradt mind a vad, mind a termesztett árpa genotípusokban. Megállapították, hogy a vízvesztés megelőzése szempontjából a sztómareguláció sokkal fontosabb, mint a kutikuláris transpiráció szabályozása.

A poliaminok szerepe a stresszre adott válaszreakciókban jelentős. TURNER és STEWART (1986) árpán végzett szárazságstressz kísérletében négy fajta esetében csökkent a spermidin mennyisége, azonban a négy genotípus közül háromnál a putreszcin és a spermin mennyisége nőtt, míg a további egy fajtában ezzel szemben csökkent. TABUR et al. (2024) szerint a putreszcin exogén használata nagyban csökkenti a szárazságstressz negatív hatásait. Megállapították, hogy az endogén poliaminszint változások, amelyek szárazságstressz hatására következnek be, segítik a növényt a környezeti körülményekhez való alkalmazkodásban is. Leírták, hogy árpában a putreszcin szintje szignifikánsan megemelkedett szárazságstressz hatására (ZHAO et al., 2021). ÖZMEN et al. (2022) és ONEY et al. (2024) pedig az exogén spermidin hatását vizsgálták árpa fajtákon. Megfigyelték, hogy normál körülmények között a spermidinnek enyhe szárazságstressz stimulációs hatása volt. Amikor azonban valóban szárazságstressz alatt álló növényeken alkalmazták, enyhítette a stressz káros hatásait. Továbbá kimutatták, hogy az exogén spermidin kezelés árpában növeli az endogén össz poliamin-tartalmat is.

2.6. Szárazságtűrő fajták nemesítése

Fiziológiai értelemben egy növény szárazságtűrőnek mondható, ha egy huzamosabb ideig tartó vízhiányos időszakot is jól tűr és a termés mennyiségének

lényeges csökkenése nélkül átvészeli. Ez az evolúció során kialakult alkalmazkodóképesség, amely öröklődő, komplex, mennyiségi tulajdonság (IVÁNY és HOFFMANN, 2004; KARIMIZADEH et al., 2011; NOURI et al., 2011). Kialakulásában számos gén vesz részt és a jelleg megnyilvánulását a környezet is nagyban befolyásolja (CECCARELLI, 1987). A szárazságtűrő fajták közös jellemzője, hogy próbálnak minél kevesebbet veszíteni a víztartalmukból, a membrán stabilitás és a fotoszintetikus aktivitás fenntartása révén. Megfigyelték, hogy a toleráns fajtákban nagyobb volt az oldható cukor-, prolin-, szabad aminosav-, és klorofilltartalom, illetve az enzimatis és a nem enzimatis antioxidáns aktivitás is emelkedett volt (ABID et al., 2016). Számos kutatás foglalkozik a szárazságtűrés témakörével gabonafélékben, azonban ilyen jellegű fajták nemesítése nem egyszerű, több szempontból is kihívásokkal teli munka. A szárazságstressz összetett változásokat okozhat a növények fiziológiai paramétereiben, amiknek együttes mérése és ezen paraméterek egymás közötti összefüggéseinek megértése szükséges a nemesítéshez. Ezzel párhuzamosan a genotípus és a környezet kölcsönhatása erőteljesen befolyásolja a szelekciót (SALLAM et al., 2019).

Mivel a szárazságtűrő fajták nemesítése globális cél, a klasszikus nemesítési módszerek mellett a molekuláris genetikai technikák is egyre nagyobb teret nyernek. Ennélfogva a növényi genomról és génműködésről összegyűjtött információk nagyban hozzásegíthetik a nemesítőket a mesterséges szelekció hatékonyságának növeléséhez. Fontos feladat az is, hogy a nemesítők ismerjék a nemesítési alapanyagaik genetikai diverzitásának mértékét, mivel a legtöbb nemesítési programra jellemző irányított szelekció következtében lecsökkenhet a ritka, de annál értékesebb allélok száma. Ennek következtében számos olyan allél tűnhet el, amely felhasználható lenne a szárazságstresszhez jobban alkalmazkodó genotípusok nemesítésében. Mindamellet, hogy a nemesítéshez fontos megismerni a stressztolerancia genetikai hátterét, nem elég, hogy a fajta szárazságtűrő legyen, fontos, hogy viszonylag stabil terméshozammal is rendelkezzen, hiszen a gabonaféléket alapvetően szemtermésükért termesztik. A cél a valós és a genetikailag lehetséges termésmennyiség közti különbség minimalizálása a terméshozam stabilitásának növelésével. Ez nemzetgazdasági és népelelmezési szempontból is elengedhetetlen (CATTIVELLI et al., 2008).

2.6.1. Hagyományos módszerek alkalmazása az árpanemesítésben

Hagyományosan a nemesítés alapvető célja a terméshozam növelése volt, de

csakhamar fontos szempont lett a biotikus és abiotikus stressztolerancia növelése is. Az abiotikus stresszhatásokkal szembeni rezisztencianemesítést megnehezíti, hogy szántóföldi körülmények között csak nehezen lehet szabályozni a környezeti tényezőket, amelyek változatos kombinációkban jelentkezhettek évről-évre. Ez kiszámíthatatlanná és bizonytalaná teszi az ilyen irányú kísérletek kivitelezését, valamint az ismételtetés határfoka és mértéke is jelentősen romolhat.

Mivel az árpa egy önbeporzó gabonafaj, nemesítése során az önbeporzó fajokra vonatkozó nemesítési eljárások alkalmazhatóak. A klasszikus nemesítés az egyes növények szaporodási ciklusán átívelő megfigyeléseken alapszik (SCHMID és THORWARTH, 2014). Az általános módszer a szülők szelekciója majd keresztezése és a hasadó generációk nyomkövetése (KUMAR et al., 2020). A szelekción alapuló nemesítés első lépése, egy olyan kiindulási alapanyag kiválasztása, amely genotípusos szinten eltérést mutat a szárazságtűrésben (BAENZIGER, 2016). Fontos tisztában lenni a tulajdonságok örökölhetőségével, amit a szelekció során figyelembe kell venni, továbbá nem hagyható figyelmen kívül a genotípus \times környezet interakció sem. A szárazságtűrés komplex háttere miatt a hagyományos nemesítési technikákkal történő fokozása korlátozott (GOSAL et al., 2009), azonban nem lehetetlen (BLUM, 2011).

Sok kutatásnak célja, hogy olyan morfológiai tulajdonságokat, különböző indexeket, vagy egyszerűen mérhető élettani folyamatokat írjanak le, amelyek alkalmasak lehetnek a szárazságtűrő fajták egyértelmű azonosítására, annak érdekében, hogy megkönnyítsék az ezirányú szelekciót a nemesítők számára. A terméshozam és a terméskomponensek közti kapcsolat feltárása segíthet a nemesítőknek abban, hogy megtalálják azokat a kulcsfontosságú paramétereket, amelyek érintettek a terméshozam alakulásában szárazságstresszes körülmények között is. Erre a különböző genotípusok vizsgálata és a genetikai variációk feltárása az egyik lehetőség (HADDADIN, 2015). Három javasolt megközelítés létezik a terméshozam növelésére szárazságstressz során (ARSHADI et al., 2018):

1. Minél nagyobb hozamra történő nemesítés nem stresszkörülmények között, feltételezve azt, hogy ez stresszkörülmények között előnyt nyújthat. Ez az indirekt szelekció a legkevésbé megbízható módszer a szárazságstressz-tolerancia nemesítésben (ABDOLSHAHI et al., 2013).
2. Maximális hozamra történő nemesítés szárazságra hajlamos körülmények között. Ide sorolhatók a tapasztalati alapon történő szelekciós eljárások (klasszikus nemesítési módszerek) (SAXENA és O'TOOLE, 2002). E módszer hatékonysága az évjárathatás miatt, az erős genotípus \times környezet interakció, illetve a terméshozam kvantitatív

jellege és alacsony örökölhetősége miatt alacsony (BABU et al., 2003).

3. Olyan másodlagos jellegek alkalmazásával történő nemesítés melyek szoros, szignifikáns kapcsolatban állnak a terméshozammal (pl.: relatív víztartalom, SPAD érték, kalász hossz, szemtelítődési időszak hossza, kalásztömeg). Ezek olyan információkkal szolgálhatnak a nemesítőknek, amelyek segíthetik a hatékony szelekciót (FISCHER, 2003), illetve ezen jellegeknek magasabb az örökölhetősége is (ARSHADI et al., 2018). A szárazságtűrő fajták nemesítésében a vízhasznosítás hatékonyságának növelése is megoldást nyújthat (CONDON et al., 2004).

2.6.2. Modern technológiák az árpanemesítésben

A genetikai variabilitás növeléséhez számos modern technikát alkalmazhatunk. Ezek között szerepel a különböző mesterséges mutációk indukálása (fizikai és kémiai mutagének), dihaploidok (DH) előállítása, illetve a különböző genomszerkesztési technika is. A dihaploid árpa növények előállítása portoktenyészetből egy egyszerű és hasznos *in vitro* technika, amelyet nemesítési és kutatási programokban széleskörűen használnak (OHNOUTKOVA et al., 2019). Előnye, hogy a hagyományos nemesítési eljárásokkal szemben rövid idő alatt lehet homozigóta növényeket előállítani. Emellett a DH növények megkönnyítik a növényi molekuláris genetikai kutatásokat azáltal, hogy egy lépésben homozigóta növényeket nyerünk, így a recesszív génhatások, mutációk és rekombinációk könnyebben és rövidebb idő alatt megtalálhatóak bennük (KAHRIZI et al., 2011). A kétszülős keresztezésből előállított dihaploid térképező populációk gyakran a mennyiségi tulajdonságok térképezésére szolgálnak (DORUK et al., 2020). Becslések alapján az Európában regisztrált árpafajták körülbelül fele ezzel a technológiával lett előállítva (FORSTER et al., 2007). A modern genomszerkesztő eljárások segítik a hagyományos nemesítési módszereket azáltal, hogy transzgének alkalmazása nélkül az indukált mutációs technikák hátrányait kiküszöbölve (random mutáció, ami nem mindig hasznos) irányított mutációra alkalmasak (RIAZ et al., 2021). Számos genom szerkesztésen alapuló tanulmány jelent meg árpával kapcsolatban, amely a CRISPR/Cas9 genomszerkesztő eljárásról alapul (GASPARIS et al., 2019; LAWRENSON és HARWOOD, 2019; HOLME et al., 2020; ZENG et al., 2020). Mivel a szárazság-tolerancia egy komplex, mennyiségi tulajdonság, amit számos gén által kódolt különböző mechanizmusok szabályoznak, ennél fogva az egyik legnehezebben tanulmányozható tulajdonság (BECK et al., 2007; ANJUM et al., 2011; MAAZOU et al., 2016). A molekuláris genetikai módszerek

fejlődése révén már több száz szárazsággal kapcsolatos mennyiségi tulajdonságot (QTL) azonosítottak, viszont sokaknak még nem ismert a pontos funkciója (CHAVES, 2003; AJAYI et al., 2023).

Számos nemesítési programban a molekuláris nemesítés kiegészíti a hagyományos módszereket, mivel ezek az új módszerek lehetőséget adnak a nemesítőknek arra, hogy a szelekciós folyamat során markeralapú szelekcióval (MAS) azonosítsák és kövessék a kívánt allélokat (KUMAR et al., 2020). A molekuláris markerek olyan DNS szakaszok, melyek alkalmasak a különböző genotípusok megkülönböztetésére, illetve azonosítására, mivel olyan genomi régiókhoz kapcsolódnak, amelyek szignifikáns kapcsolatot mutatnak a vizsgált tulajdonsággal (BAIDYUSSEN et al., 2024). A molekuláris markerek és QTL-ek segítségével lehetőség adódik a célzott tulajdonságokkal rendelkező genotípusok szelektálására és az előnytelen változatok eliminálására (PATERSON et al., 1988; MOHAN et al., 1997; PILLEN et al., 2003; TEULAT et al., 2003; CHOPRA 2014; SCHMID és THORWARTH, 2014; SALLAM et al., 2015; COBB et al., 2019; KUMAR et al., 2020). A QTL térképezés egy olyan technika, amely a fenotípusos variabilitást összekapcsolja a genom egyes régióival, és így azonosítani lehet az adott tulajdonság kialakításában jelentős szerepet játszó géneket, illetve genomi régiókat (ABIOLA et al., 2003). Számos árpa térképező populációból készültek már szárazsággal kapcsolatos QTL elemzések (TONDELLI et al., 2006; ZHANG et al., 2006; WÓJCIK-JAGLA et al., 2018; MAKHTOUM et al., 2022; AJAYI et al., 2023). E kutatások fő célja az volt, hogy megtalálják azokat a genomi régiókat, géneket, amelyek kapcsolódnak az abiotikus stresszre adott morfológiai és fiziológiai válaszreakciókkal. Bár a kétszülős populációkban az elemzés során már nagyszámú QTL-t azonosítottak, azonban a teljes gének (amelyek kontrollálják a stresszre adott válaszreakciókat) pontos helyének és funkciójának leírása rendkívül nehéz feladat (ELAKHDAR et al., 2022).

Feltételezhető, hogy a növények egy átmeneti stressznek való kitettsége segíthet a későbbi, súlyos stresszek tolerálásában, a priming hatáson keresztül, ami megalapozza a stresszmemóriát fenotípusos, molekuláris és metabolikus szabályozás útján. Ezen változások által a növények akár képesek lehetnek egy erősebb és gyorsabb stresszválaszra is (WANG et al., 2014; MENEZES-SILVA et al., 2017; ABID et al., 2018; KAMBONA et al., 2023). Annak felfedezése, hogy a növények képesek „emlékezni” a stresszeseményekre és továbbadni ezt az információt az utódjaik számára, egy új lehetőséget teremthet arra, hogy a növények epigenetikus szerkezetét megismerjük és megtudjuk, hogy melyik gének kifejeződése szükséges ahhoz, hogy a

növény alkalmazkodjon a környezeti körülményekhez (KAMBONA et al., 2023). A legújabb irodalmi adatok alapján a priming hatás lehet akár transzgenerációs is, mint azt a búza (THABET et al., 2024) és az árpa (NOSALEWICZ et al., 2016) szárazságtolerancia kutatásában kimutatták. A szomatikus stressz memória, függhet a kitettség időtartamától, a priming inger jellegétől és intenzitásától, valamint az azt követő stresszektől is (HILKER et al., 2016). Időtartama eltérő lehet a különböző típusú stresszek és genotípusok esetében, amely a hőstressznél feltűnően rövidebb, mint a szárazságnál (THABET et al., 2024). Az élettani és genetikai folyamatok e jelenség mögött még nem tisztázottak és az ezzel kapcsolatos kutatások eredményei sokszor ellentmondásosak, egyes kísérletek pozitív eredményről számolnak be (WANG et al., 2014; FAN et al., 2018; THABET et al., 2024), míg mások semleges vagy akár negatív hatásokat mutatnak ki (WOLLENWEBER et al., 2003; MENDANHA et al., 2018). Az is lehetséges, hogy a priming hatás inkább stressz specifikus és más stresszek, mint például a szárazság, erősebb hatást idéznek elő a különböző genotípusokban (ABID et al., 2018; THABET et al., 2024). Ez a jelenség új lehetőséget adhat a nemesítők számára, mivel ezek a génhálózatok, amelyeket a módosítás megcéloz, a genotípustól függetlenül azonosíthatók (KAMBONA et al., 2023).

Összefoglalva, a növények helyhez kötött (szesszilis) szervezetek, amelyek növekedési időszakuk alatt különböző környezeti stresszhatásoknak vannak kitéve. Ezek közül az aszály az egyik legfontosabb környezeti stresszparaméter. A növény vízhiányra adott válasza összetett jelenség (számos gén által szabályozott), ezért a termésstabilitás fenntartásához a szárazságra hajlamos területeken mélyreható és átfogó ismeretek gyűjtésére van szükség, hogy a változó környezeti feltételekhez jobban alkalmazkodó újabb fajtákat lehessen létrehozni. Az előrejelzések alapján a globális felmelegedés okozta változások a száraz időszakok időtartama és súlyossága a különböző növényi fejlődési szakaszok (intenzív szárnövekedés, kalászolás és szemtelítődés) bármelyikében egyre gyakrabban és szinte minden évben kiszámíthatatlanul jelentkezhetnek. Ezért is fontos feltárni a változó éghajlatnak a különböző gabonafajokra gyakorolt következményeit is. Az árpa esetében általánosan megfigyelhető egy nagyfokú genetikai variabilitás az abiotikus stressztoleranciára adott válaszreakciók tekintetében (széles földrajzi elterjedéséből adódóan), amely így kiváló modellnövényé teszi ezen komplex folyamat genetikai szabályozásának tanulmányozásában. Emellett az árpa viszonylag egyszerű diploid genomja, illetve más gabonafélékkel való szoros rokonsága (például a búza és a rozs) is megkönnyítheti

az itt szerzett ismeretek felhasználását a szárazságstressz-tolerancia vizsgálatában. Az árpa esetében a vízmegvonással kapcsolatos produkcióbiológiai, élettani, biokémiai, illetve molekuláris genetikai vizsgálatok azonban még nem szolgáltatnak kellő mennyiségű és minőségű információt a folyamatok összetett jellegéből fakadóan, amelyek sokszor ellentmondásban is állnak egymással. Emellett az aszályal kapcsolatos legtöbb információ csupán egyetlen egyedfejlődési fázisban végzett kísérletből származik (többnyire a késői egyedfejlődési fázisokban), és csak kevés ismeret áll rendelkezésre az összetett vízhiány következményeiről, azaz a korai és a késői egyedfejlődési szakaszok kombinációjában fellépő ismétlődő stresszhatásokról.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

Dolgozatomban a TKP2021-NKTA-06 pályázatban szereplő árpa genotípusok szárazság tűrését vizsgáltam produkcióbiológiai és fiziológiai vizsgálati módszerekkel.

3.1. Növényanyag

A HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézetében (HUN-REN ATK MGI, Martonvásár) egy többéves szántóföldi kísérlet eredményei alapján kialakítottunk egy 190 árpafajtát magába foglaló asszociációs térképezési populációt (BARGEN) annak érdekében, hogy részletesen megvizsgáljuk az abiotikus stressztolerancia, ökológiai alkalmazkodóképesség és termésképzés variabilitását és összefüggésrendszerét árpában. A 190 fajtát egy nemzetközi együttműködésben összeállított és szántóföldi télállóságra tanulmányozott 1000, széles genetikai bázisú, eltérő földrajzi környezetekből származó árpa genotípust tartalmazó LTT (low temperature tolerance- alacsony hőmérséklet tolerancia) panelből szelektáltuk. Bővebb információ az árpa fajtákról MUÑOZ-AMATRIAÍN et al. (2020), illetve HORVÁTH et al. (2024) közlésében található. A GINOP pályázat keretében végzett kutatások során a BARGEN kollekción a TraitGenetics 45K Infinium SNP chip-jével genotipizálták (2. melléklet /M2/) és a 2018-as szántóföldi kísérlet keretében pedig fenotipizálták (3. melléklet /M3/). A kontrollált körülmények között beállított vizsgálatokra a BARGEN panelből 28 árpafajtát választottunk ki. A szelekció során törekedtünk arra, hogy a kiválasztott fajtákkal megfelelően reprezentálva legyen a BARGEN panel geno- és fenotípusos diverzitása, illetve figyelembe vettük a kalásztípust is, ezáltal 14 két- és 14 hatsoros árpafajtát választottunk ki (1. táblázat).

1. táblázat A klímakamrás szárazságstressz kísérletben vizsgált 28 árpafajta.

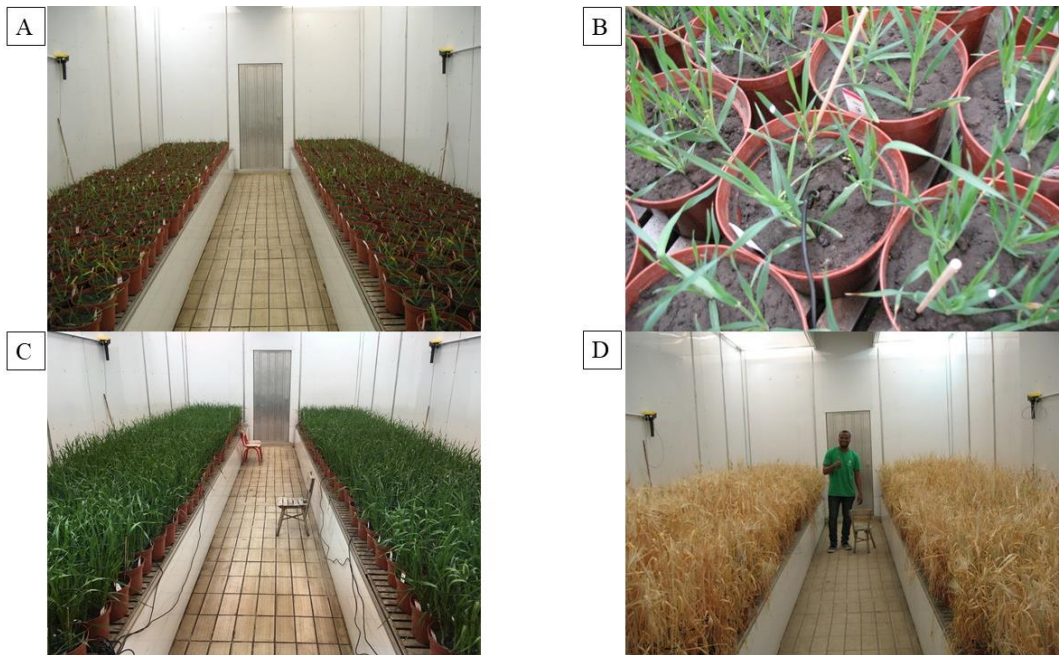
Kétsoros árpa fajták		Hatsoros árpa fajták	
Calcutta	Cinnamon	Aldebaran	Balda
Canberra	Coriolis	Bereke 54	Carola
Dolphin	Finesse	Dahlia	Full Pint
Faraday	Parasol	Elan	Gerlach
Lambada	Spinner	Ketos	Lonni
Mascara	Sprite	Lorena	Maja
Sombbrero	Surtees	Robur	Mavlonno

3.2. Klímakamrás szárazságstressz kísérlet

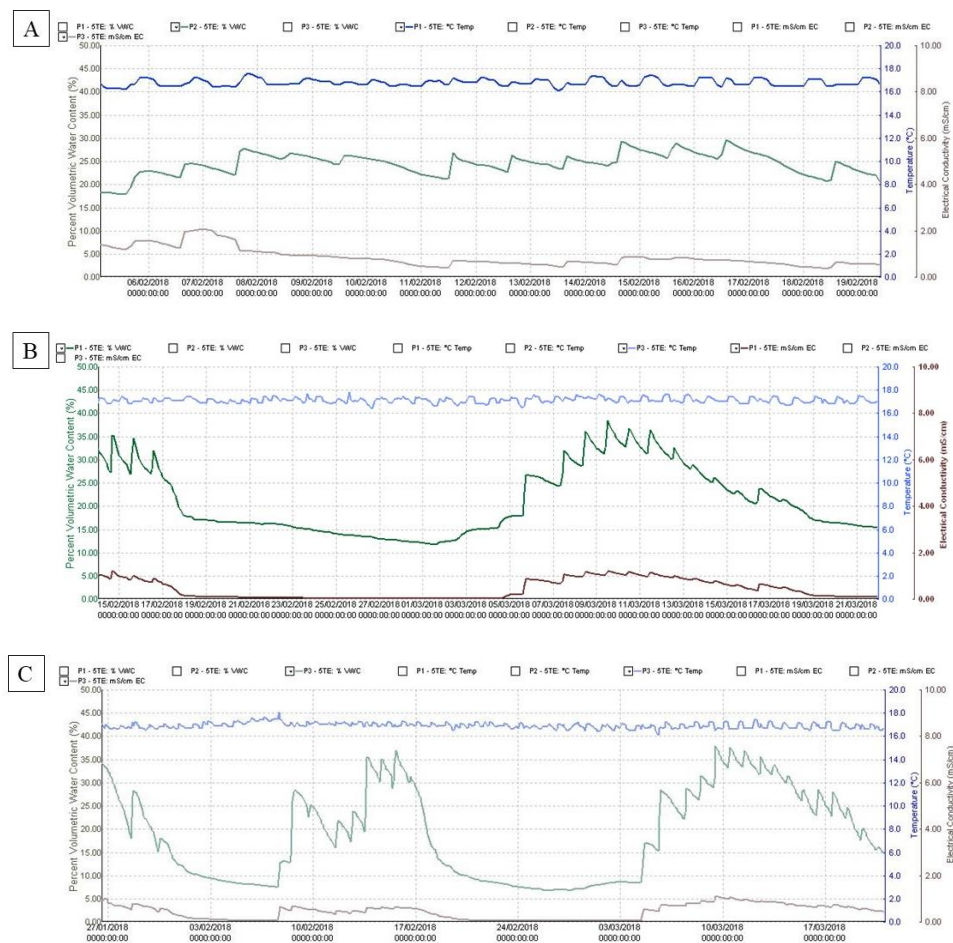
3.2.1. Kísérleti körülmények

A kontrollált klímakamrás kísérletet a HUN-REN ATK fitotronjában végeztük el 2018-ban, egy CONVIRON PGB-96 típusú növénynevelő kamrában (Convicon, Winnipeg, MB, Kanada). A szárazságstresszt két kezelésben vizsgáltuk: (1) egyszeri, teljes vízmegvonás kalász hasban (Z49) stádium idején (továbbiakban egyszeri kezelés, Ds), valamint (2) kombináltan, két fenológiai fázisban: első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részén (Z31) és kalász hasban (Z49) stádiumban történő teljes vízmegvonás alkalmazásával (továbbiakban ismételt kezelés, Dd). A fejlődési stádiumok meghatározása ZADOKS et al. (1974) alapján történt. A vízmegvonás hét napon keresztül, 15 tf%-os talajnedvesség fenntartásával történt. Ezek mellett kezeletlen kontroll (továbbiakban: C) növényeket is neveltünk azonos körülmények között, 27 tf%-os talajnedvesség fenntartásával. A stresszkezeléseket követően a növényeket visszaöntözéssel regeneráltuk. A kontroll és a két stresszkezeléshez használt növényeket 60 napig tartó vernalizáció után (4 °C-on, alacsony fényintenzitáson – 20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PPF (fémhalogén), rövid nappalos (9 óra) körülmények között), egy-két leveles állapotban, 2,5 kg termőtalajt (kerti talaj, komposzt és homok 3:2:1 arányú keveréke) tartalmazó műanyag cserepekbe (16 cm \times 16 cm \times 16 cm) ültettük ki (3. ábra).

Minden kezelés esetében fajtánként 24-24 ismétlést alkalmaztunk. Egy cserépbe négy, közel azonos fejlettségű növény került (3. ábra). A növények állandó 18 °C-os hőmérsékleten, hosszúnappalos (16 órás) megvilágítás mellett növekedtek, 240 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ PPF (fémhalogén) fényintenzitást és 70 %-os páratartalmat alkalmazva. A stresszkezelések minden genotípus esetében az adott egyedfejlődési stádium elérésekor kezdődtek. Kezelésként három cserépbe talajszenzorokat (5TE-Decagon Devices, USA) helyeztünk ki (3.B.ábra). Az érzékelőfejek a kiültetéstől a teljesérésig, két óránként rögzítették a talaj nedvességtartalmát (tf%), hőmérsékletét (°C) és elektromos vezetőképességét (mS/cm) (4. ábra). A kísérlet során rendszeresen (5 naponta) felvételeztük a növények magasságát, a levelek és az oldalhajtások számát, amelyhez négy egyforma fejlettségű növényt választottunk ki. Rögzítettük a három egyedfejlődési stádium, a szárcsomó megjelenéséhez, hasban kalászosláshoz és a teljes kikalászosláshoz szükséges idő (Z31, Z49 és Z59) napokban kifejezett értékeit, TOTTMAN és MAKEPEACE (1979) alapján.



3. ábra. (A): A szárazságstressz kísérlet a fitotroni kamrában, közvetlenül a kiültetést követően. (B): Telepített talajszenzor a kísérletben. (C): A szárazságstressz kísérlet a fitotroni kamrában talajszenzorokkal, fejlettebb állapotban. (D): A szárazságstressz kísérlet a fitotroni kamrában, közvetlenül aratás előtt.



4. ábra. A talajnedvesség, a talajhőmérséklet és a fajlagos elektromos vezetőképesség alakulása az (A): kontroll, (B): egyszeri stressz, (C): ismételt stresszkezelésekben.

3.2.2. Produkcióbiológiai mérések

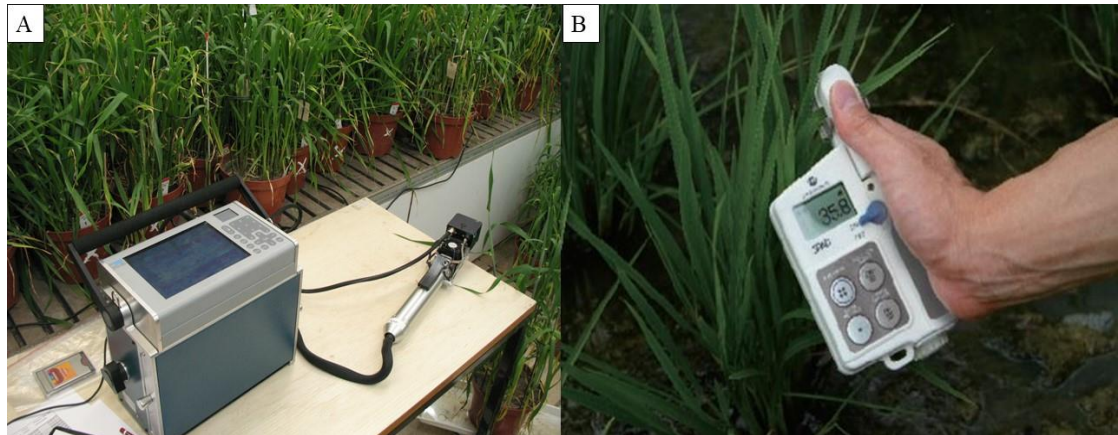
A fitotroni szárazságstressz kísérlet végeztével, az összes növényt learattuk, és rögzítettük a főbb morfológiai paramétereket, illetve számos termésmennyiséget meghatározó paramétert. Ezek a következők voltak: az utolsó szártag hossza (LIN), a főkalász hossza (EaL), kalászkaszáma (SPS) és kalászkasűrűsége (Dens), a reproduktív hajtások száma (RT), a föld feletti biomassza tömege (BIOM), a főkalász tömege (MEaW), szemszáma (MSN) és szemtömege (MSW), a főkalász kalászkánkénti szemszáma (MSSN), a mellékkalászok tömege (SEaW), szemszáma (SSN) és szemtömege (SSW), valamint a termés hozam (GY). A mért paraméterekből számoltuk a főkalász ezerszemtömegét (MTKW), az átlagos kalásonkénti szemszámot (ASN), az átlagos kalásonkénti szemtömeget (ASW) és az átlagos ezerszemtömeget (ATKW).

3.2.3. Élettani vizsgálatok

A fitotroni vízmegvonásos kísérlet során négy fenológiai fázisban (első nódusz megjelenése a főhajtás alapi részén (Z31), kalász hasban (Z49), késői tejesérés (Z77), korai viaszérés (Z83) mértük a növények levelének klorofilltartalmát Konica-Minolta SPAD (Single Photon Avalanche Diode) -502 típusú, hordozható klorofillmérrel (Minolta Camera Co., Ltd, Tokió, Japán) (5.B. ábra). A mérés a legfelső, teljesen kifejlett levél (később pedig a zászlóslevél) középső régióján történt. A méréssorozat a két egyedfejlődési stádiumban (Z31 és Z49) a stresszkezelés alkalmazása előtt (Z31_0 és Z49_0) kezdődött, és a szárazságstressz utolsó napjáig (Z31_7 és Z49_7) tartott. Ennek során 12 közel azonos növény zászlóslevelét vizsgáltuk meg genotípusonként, mind a három kezelésben (kontroll, egyszeri és ismételt vízmegvonás). A készülék a relatív klorofilltartalmat (SPAD indexet) adja meg a levélen áthaladó vörös és infravörös sugárzás aránya alapján. A SPAD index értéke lineáris kapcsolatban áll a levél klorofilltartalmával.

Fotoszintetikus aktivitás mérése során a következő paramétereket vizsgáltuk: intercelluláris tér szén-dioxid koncentrációja (CI), nettó fotoszintetikus ráta (PN), evaporáció/transzspiráció (EVAP) és sztómakonduktancia (GS). Ezen paraméterek tulajdonságainak mérése a Cyras 2-Portable Photosynthesis System (Tutorial version 2.03; Amesbury, MA 01913 USA) típusú készülékkel (5.A. ábra) történt a Z49-es stádiumban alkalmazott vízmegvonásos kezelés felénél (4. napján). A mérést a

vizsgált növény zászlóslevelének felületén végeztünk el, amelykből a készülék küvettája 1,7 cm²-es területet fedett le. A külső levegőből származó szén-dioxid keverve lett a készülék tartályában lévő tiszta szén-dioxiddal annak érdekében, hogy a 390 μmol/m²/s referencia érték fenntartható legyen. A küvetta belső hőmérséklete 18 °C volt.



5. ábra. (A): A fotoszintézis mérő eszköz: Cyras 2-Portable Photosynthesis System (Tutorial version 2.03; Amesbury, MA 01913 USA). (B): A klorofill mérő eszköz (SPAD) (KONICA Minolta SPAD-502 PLUS). (kép forrása: Internet)

A poliamin- és relatív víztartalom (RWC) vizsgálatokra a növénymintákat mind a kontroll, mind az egyszeri és ismételt vízmegvonásos kezelés Z49-es egyedfejlődési stádiumának utolsó napján gyűjtöttük. A poliamin mérésekhez 0,5 g zászlóslevél (főhajtás) mintát gyűjtöttünk be. A minta előkészítés és HPLC analízis PÁL et al. (2013) protokollja alapján történt. Az analízis során a szabad-, valamint a konjugált (kis molekulásúlyú molekulákkal kapcsolt) formában lévő poliamin-tartalmat (putreszcin, spermidin és spermin) vizsgáltuk.

Zászlóslevél relatív víztartalmának (RWC%) meghatározásához kezelésként három növény főhajtásának zászlósleveléről gyűjtöttünk mintát, hasban kalászolás állapotában (Z49), a stresszkezelés utolsó (hetedik) napján. Minden mintából 2 cm² nagyságú, betegségektől mentes darabot vágunk ki, majd lemértük a friss tömegüket (FW, g), majd 24 órára desztillált vízzel fedve 4 °C-on hűtőszekrényben sötét körülmények között tároltuk. Ezt követően megmértük a vízzel telített levelek tömegét (TW, g). A száraz tömeg eléréséhez a mintákat 24 órán át szárítószekrényben, 70 °C -on szárítottuk, majd száraz tömegüket visszamértük (DW, g). Ezekből a paraméterekből a relatív víztartalmat (RWC) az alábbi képlettel számoltuk ki:

$$RWC=(FW-DW)/(TW-DW)$$

3.3. Adatok kiértékelése, statisztikai elemzés

Az eredmények rendezésére és feldolgozására, illetve a maximális SPAD érték ábrázolásához használt vonal grafikon elkészítéséhez, valamint a poliamin adatok oszlop grafikonon való ábrázolására és a produkcióbiológiai paraméterek variancia komponenseinek elemzéséhez, illetve vizualizálásához a Microsoft Excel (2016) programot használtuk.

Az általános statisztikai elemzéshez az R 4.1.1 verzióját (R Core Team, 2021) és a GeneStat (VSN International Ltd. 18th ed.) szoftvert alkalmaztuk. Az R szoftverből több programcsomagot is felhasználtunk. Az egyes terméskomponens paraméterek elemzésekor a *tidyverse* csomagot használtuk az általános, leíró statisztika (szórás és standard hiba) elkészítéséhez (WICKHAM et al., 2019). A hőtérképek és a hierarchikus klaszter elemzés a *heatmaply* és *dendextend* csomagokkal készültek, a kontrollhoz viszonyított százalékos értékek alapján, annak érdekében, hogy a kezelések hatása az összes fajta esetében összehasonlítható legyen a kontrollal (GALILI et al., 2017). A UPGMA statisztikai módszer alapján készült a dendrogram (GALILI, 2015). A *ggcorrplot* csomaggal vizualizáltuk a Pearson-féle korreláció komplex kapcsolatrendszerét a változók között (KASSAMBARA, 2022). Boxplots segítségével ábrázoltuk az eredmények eloszlását a kezelések hatására (R package *ggplot2*, WICKHAM, 2016). A három különböző kezelés (kontroll, egyszeri és ismételt szárazságstressz) esetében a kapcsolatot a vizsgált morfológiai tulajdonságok és a terméskomponensek között az R *qgraph* 1.9.2. (EPSKAMP et al., 2012) csomag segítségével ábrázoltuk. A főkomponens-elemzés (Principal Component Analysis, PCA) és annak ábrázolása biplot ábrákon az R *Factoextra* (WICKHAM, 2009; KASSAMBARA és MUNDT, 2020) és *FactoMineR* (LÊ et al., 2008) programcsomagjaival készült. A vizsgált paraméterek kéttényezős varianciaanalízis elemzését az IBM SPSS Statistics (Version 27.0) programmal végeztük el, majd a kezelések eredményeit Tukey HSD post-hoc teszt alkalmazásával hasonlítottuk össze. Minden statisztikai tesztet $p \leq 0,05$ szignifikancia szinten végeztünk el.

4. EREDMÉNYEK

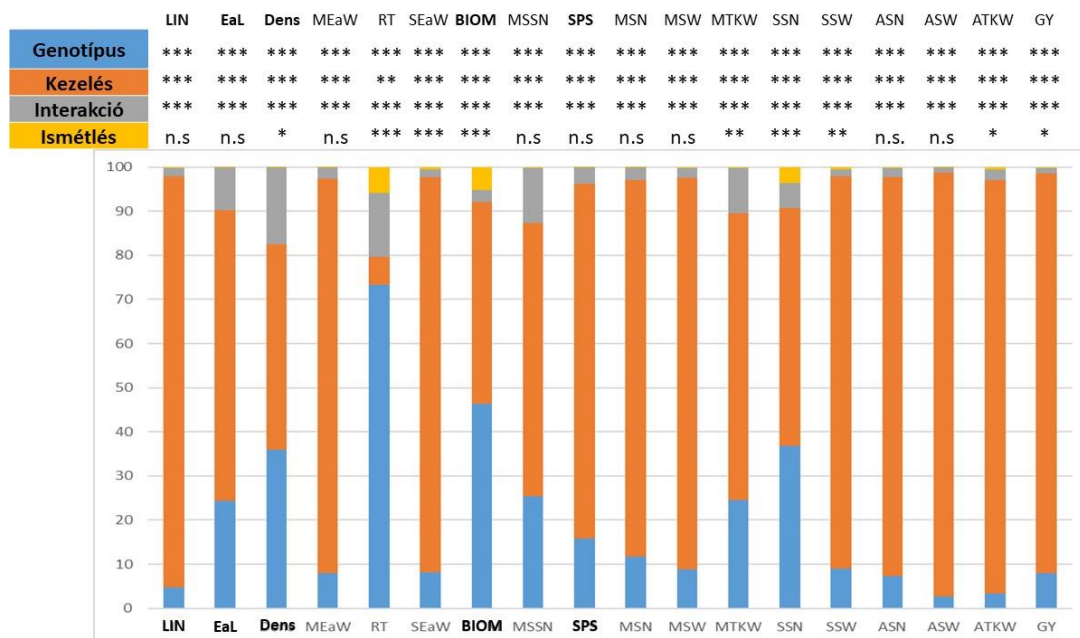
4.1. Kontrollált klímakamrás kísérlet eredményei

A fitotronban végzett kontrollált klímakamrás kísérlet során részletes felmérést végeztünk a fajták produkcióbiológiai és élettani tulajdonságait tekintve, hogy ezáltal felmérjük a kiválasztott 28 árpafajta szárazságstressz-tolerancia szintjét. A vízelvonást összes genotípus esetében ugyanabban a fejlődési stádiumban alkalmaztuk. Az egyszeri stresszkezelés (Ds) estében hasban kalászos (Z49) állapotában, az ismételt stresszkezelés (Dd) esetében pedig az első szárcsomó megjelenésekor (Z31) és hasban kalászos állapotában (Z49). Mivel a kalásztípus szántóföldi körülmények között nagyban meghatározza a terméseredményeket, a korábbi tapasztalatok alapján, a vizsgálatunk produkcióbiológiai elemzése során a különböző kalásztípusú fajták (két- és hatsoros) eredményeit külön-külön elemeztük, annak érdekében, hogy kizárjuk a kalásztípus okozta különbségeket.

4.1.1. Produkcióbiológiai eredmények

A kéttényezős varianciaanalízis (ANOVA) alapján elmondható, hogy a szárazságstressz erős, szignifikáns ($p \leq 0,001$) hatást gyakorolt mind a két stresszkezelés esetében. A 14 kétsoros árpafajtan mérte paraméterek (morfológiai- és terméskomponensek) értékeit a kezelés típusa (kontroll, egyszeri-, illetve ismételt stressz) befolyásolta a legnagyobb mértékben (a fenotípusos variancia 46,6–96,1 %-át magyarázva) (6. ábra). A genotípusnak, mint főhatározónak is erős szignifikáns ($p \leq 0,001$) hatása volt (2,6–36,7 %), ugyanakkor ennek a szerepe nagyban függött a vizsgált tulajdonságtól. A genotípus és a kezelés interakciója szintén szignifikáns ($p \leq 0,001$) mértékben befolyásolta a vizsgált paramétereket, de kisebb arányban (1,2–17,3 %). Ugyanakkor a reprodukív oldalhajtások száma (RT), a kalászkák sűrűsége a főkaláson (Dens), a föld feletti biomassa (BIOM), a főkalász kalászkánkénti szemszáma (MSSN) és a főkalász szemszáma (SSN) esetében a genotípus nagyobb arányban volt meghatározó (40–73 %) (6. ábra). Az RT-t legnagyobb mértékben a genotípus befolyásolta (73 %) a genotípus és a kezelés interakciója 15 %, míg a kezelés csupán 6 % volt. A BIOM esetében a genotípus 46,3 %, a kezelés 45,8 % és a kettő interakciója 2,7 %-os hatással volt az eredményekre. Az ismétlésszám csupán a kalászkák sűrűségére (Dens), a reprodukív oldalhajtás számra (RT), a mellékalászkák

tömegére (SEaW), a biomasszára (BIOM), a mellékkalászok ezerszemtömegére (MTKW), a mellékkalászok szemszámára (SSN), a mellékkalászok szemtömegére (SSW), az átlagos ezerszemtömegre (ATKW) és a szemtermésre (GY) volt szignifikáns hatással, az átlagos fenotípusos hatás 0,07 % és 5,8 % között volt (6. ábra).

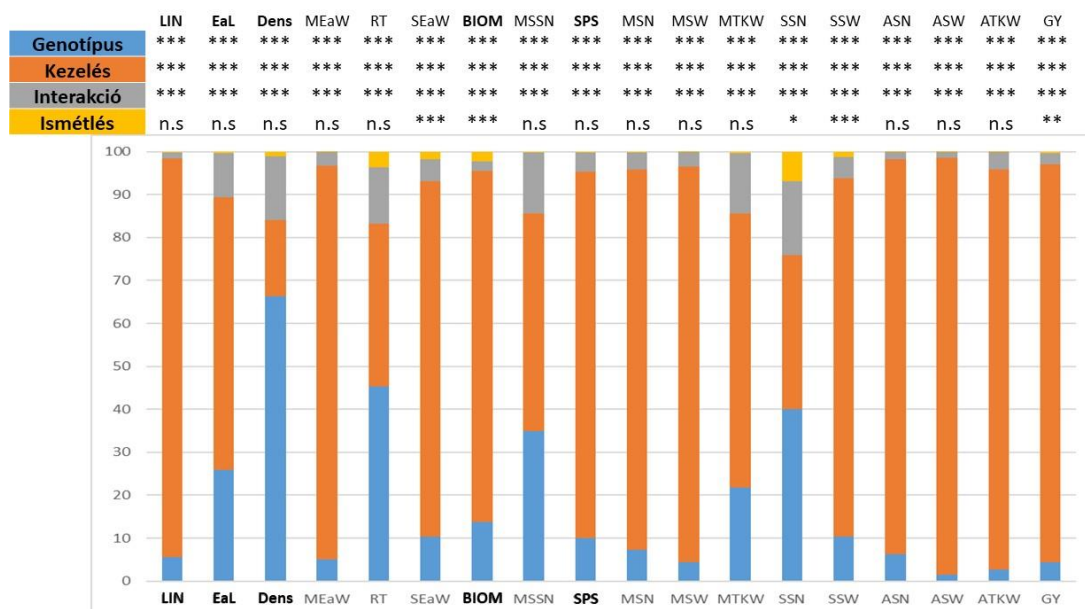


6. ábra. A szárazságstressz kezelés (egyszeri és ismételt), a genotípus, valamint a két tényező kölcsönhatása, mint varianciakomponensek szerepe a vizsgált morfológiai (félkövérrel kiemelve)-és terméskomponensek meghatározásában kéttényezős varianciaelemzések alapján, a 14 kétsoros árpafajta vonatkozásában. A szignifikancia szintjét az oszlopok felett jelöljük, ahol n.s.= nem szignifikáns és $*p \leq 0,05$, $**p \leq 0,01$, $*** p \leq 0,001$

(**LIN** – utolsó szártag hossza, **EaL** – főkalász hossza, **Dens** – főkalász kalászsűrűsége, **MEaW** – főkalász tömege, **RT** – reprodukív hajtások száma, **SEaW** – mellékkalászok tömege, **BIOM** – föld feletti biomassza tömege, **MSSN** – főkalász kalászkánkénti szemszáma, **SPS** – főkalász kalászkaszáma, **MSN** – főkalász szemszáma, **MSW** – főkalász szemtömege, **MTKW** – főkalász ezerszemtömege, **SSN** – mellékkalász szemszáma, **SSW** – mellékkalászok szemtömege, **ASN** – átlagos kalászonkénti szemszám, **ASW** – átlagos kalászonkénti szemtömeg, **ATKW** – átlagos ezerszemtömeg, **GY** – szemtermés)

Hasonló eredmény volt megfigyelhető a 14 hatsoros fajta átlagértékeit tekintve is. Általánosságban elmondható, hogy a kezelés volt a legnagyobb hatással az terméskomponensekre (50,7–97,1 %), azonban a főkalász kalászkasűrűségét (Dens), a reprodukív oldalhajtásszámot (RT) és a mellékkalászok szemszámát (SSN) tekintve a genotípusnak volt a legnagyobb fenotípusos varianciája (66 %, 45 % és 40 %) (7. ábra). Ennél a három tulajdonságnál a genotípus mellett a kezelés, mint főtenyező volt szignifikáns hatással, a többi terméskomponens esetében pedig a genotípus. A

genotípus és a kezelés interakciója kisebb, de szintén szignifikáns hatással bírt (1,4–17,2 %). Az ismétlésszám a mellékkalászok tömegére (SEaW) (1,7 %), a biomasszára (BIOM) (2,3 %), a mellékkalászok szemszámára (SSN) (7,0 %), a mellékkalászok szemtömegére (SSW) (1,3 %) és a termés hozamra (GY) (0,4 %) volt szignifikáns hatással (7. ábra).



7. ábra. A szárazságstressz kezelés (egyszeri és ismételt), a genotípus, valamint a két tényező kölcsönhatása, mint varianciakomponensek szerepe a vizsgált morfológiai (félkövérrel kiemelve)-és terméskomponensek meghatározásában kéttényezős varianciaelemzések alapján, a 14 hatsoros árpafajta vonatkozásában. A szignifikancia szintjét az oszlopok felett jelöljük, ahol n.s.= nem szignifikáns és $*p \leq 0,05$, $**p \leq 0,01$, $***p \leq 0,001$

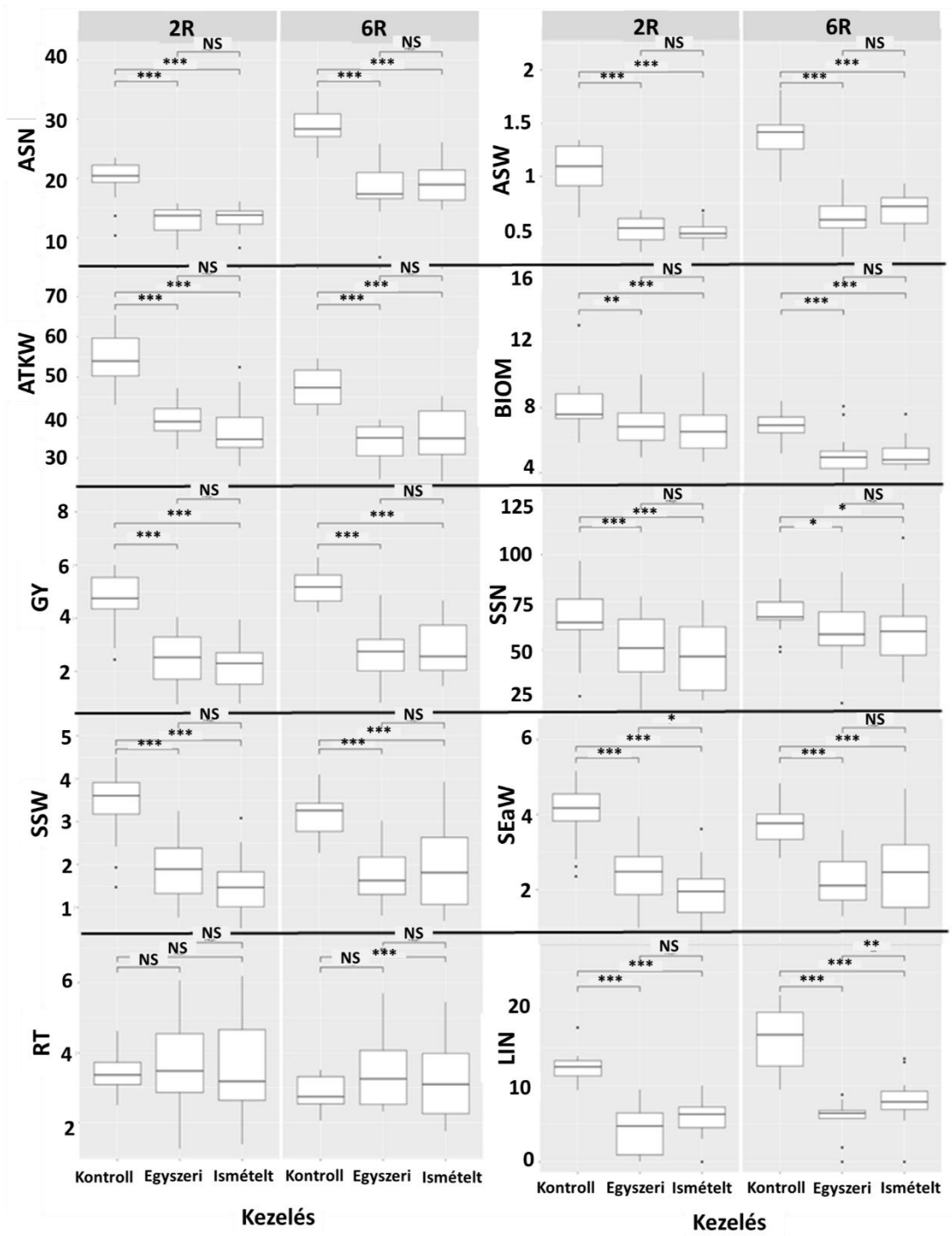
(**LIN** – utolsó szártag hossza, **EaL** – főkalász hossza, **Dens** – főkalász kalászsűrűsége, MEaW – főkalász tömege, RT – reproductív hajtások száma, SEaW – mellékkalászok tömege, **BIOM** – föld feletti biomassza tömege, MSSN – főkalász kalászkánkénti szemszáma, **SPS** – főkalász kalászkaszáma, MSN – főkalász szemszáma, MSW – főkalász szemtömege, MTKW – főkalász ezerszemtömege, SSN – mellékkalász szemszáma, SSW – mellékkalászok szemtömege, ASN – átlagos kalászonkénti szemszám, ASW – átlagos kalászonkénti szemtömeg, ATKW – átlagos ezerszemtömeg, GY – szemtermés)

A kísérletbe vont fajtákon a szárazságstressz számos negatív hatást váltott ki, amelynek mértéke a vizsgált tulajdonságoknál eltérő volt. Összehasonlítva az egyszeri és ismételt vízmegvonást, a legtöbb paraméternél a két stresszkezelés hasonló eredményt mutatott, és közöttük nem, vagy csak nagyon alacsony szintű szignifikáns különbség volt tapasztalható.

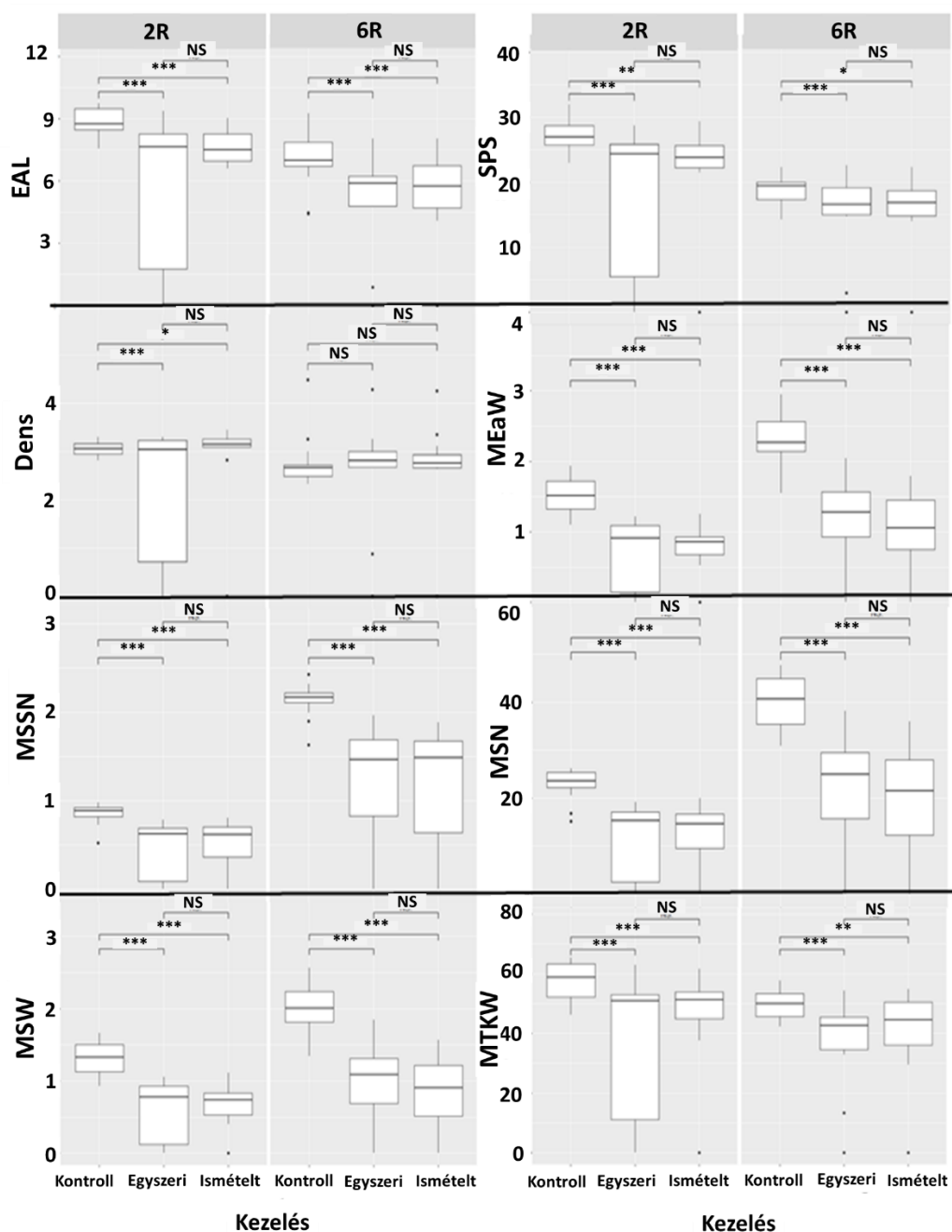
A kétsoros fajtákat vizsgálva a kontroll esetében a főkalász szemszám (MSN) értékeinek mediánja 24 szem volt (8. ábra). Az egyszeri és ismételt szárazságstressz

kezelés után azonban ez az érték 16 és 14 szemre csökkent (30 % és 36 %). Ezek az értékek a hatsoros fajták esetében 40 szem, illetve 25 szem és 21 szem volt (38 % és 48 %) (8. ábra). Ezen fajtáknál a minimum és maximum értékek széles skálát fedtek le, a genotípusok közti nagyobb variabilitást mutatva, főleg a stresszhatások után. A kalásztípustól függetlenül szintén szignifikáns negatív hatással volt az egyszeri és ismételt kezelés az MSW-re (főkalász szemtömege), átlagosan 53,12 %-os és 54,42 %-os csökkenést mutatott a stresszhatások után a kontrollhoz képest. MTKW (főkalász ezerszemtömege) esetében ez az arány átlagosan 32,08 % és 20,62 % volt (7. ábra). A szemtermés (GY) mind a kétsoros, mind a hatsoros fajtáknál rendkívül érzékenyen változott a vízmegvonás hatására. A kétsoros fajtáknál ezen paraméter átlagértéke a kontroll esetében 4,7 g volt, ami 48 %-kal csökkent stressz hatására (2,45 g, illetve 2,2 g volt egyszeri- és ismételt stressz esetén) (8. ábra). A hatsoros fajtáknál hasonló hozamcsökkenési tendencia volt megfigyelhető, amely 47,52 %-kal az egyszeri, míg az ismételt kezelést követően 44,24 %-kal volt kevesebb a kontrollhoz viszonyítva (8. ábra). Hasonló tendencia mutatkozott az átlagos szemszám (ASN), az átlagos szemtömeg (ASW) és az átlagos ezerszemtömeg (ATKW) esetén is. Az ASN értéke több, mint harmadával csökkent a kontrollhoz képest vízelvonás után mind a két kalásztípusnál. Ez a számbeli csökkenés kevesebb mint a felére csökkentette az átlagos szemtömeget, bár az ATKW esetében ez csak 24,9–32,7 %-os csökkenést jelentett (8. ábra). Hasonló mértékű csökkenés írható le a mellékkalások terméseredményeire is. A reprodukció oldalhajtások számának (RT) tekintetében nem volt szignifikáns csökkenés a kontrollhoz képest, egyedül a hatsoros fajták ismételt stresszkezelése esetében volt ilyen irányú tendencia (8. ábra).

A morfológiai paraméterek szempontjából is hasonló tendenciákat mutattunk ki. A föld feletti biomassa (BIOM) mennyisége negyedével, az utolsó szártag hossza (LIN) felére csökkent a vízelvonás hatására (8. ábra). A főkalász hosszában kevésbé drasztikus, viszont szignifikáns volt a csökkenés (7,5–18,4 %), csakúgy, mint a főkalász kalászkaszáma (SPS) esetében (4,4–10,4 %). A hatsoros árpafajták esetében a főkalász kalászkasűrűség (Dens) adatai alapján megfigyelhető volt, hogy a vízelvonás ezt a paramétert csak kismértékben befolyásolta, az eredmények között nem volt kimutatható szignifikáns különbség (8. ábra).



(folyt.)



8. ábra. A vizsgált terméskomponensek és morfológiai (*félkövérrel kiemelve*) paraméterek változása egyszeri és ismételt szárazságstressz-kezelések hatására a 14 kétsoros (2R) és a 14 hatsoros (6R) árpafajta esetében. A szignifikáns kapcsolatokat a * $p \leq 0,05$, a ** $p \leq 0,01$ és a *** $p \leq 0,001$ valószínűségi szintek jelölik; NS=nem szignifikáns.

(ASN: átlagos kalászonkénti szemszám, ASW: átlagos kalászonkénti szentömeg, ATKW: átlagos ezerszentömeg, **BIOM**: föld feletti biomassa tömege, GY: szemtermés, SSN: mellékkalász szemszáma, SSW: mellékkalászok szentömege, SEaW: mellékkalászok tömege, RT: reprodukív hajtások száma, **LIN**: utolsó szártag hossza, **EaL**: főkalász hossza, **SPS**: főkalász kalászkaszáma, **Dens**: főkalász kalászsűrűsége, MEaW: főkalász tömege, MSSN: főkalász kalászkánkénti szemszáma, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szentömege, MTKW: főkalász ezerszentömege).

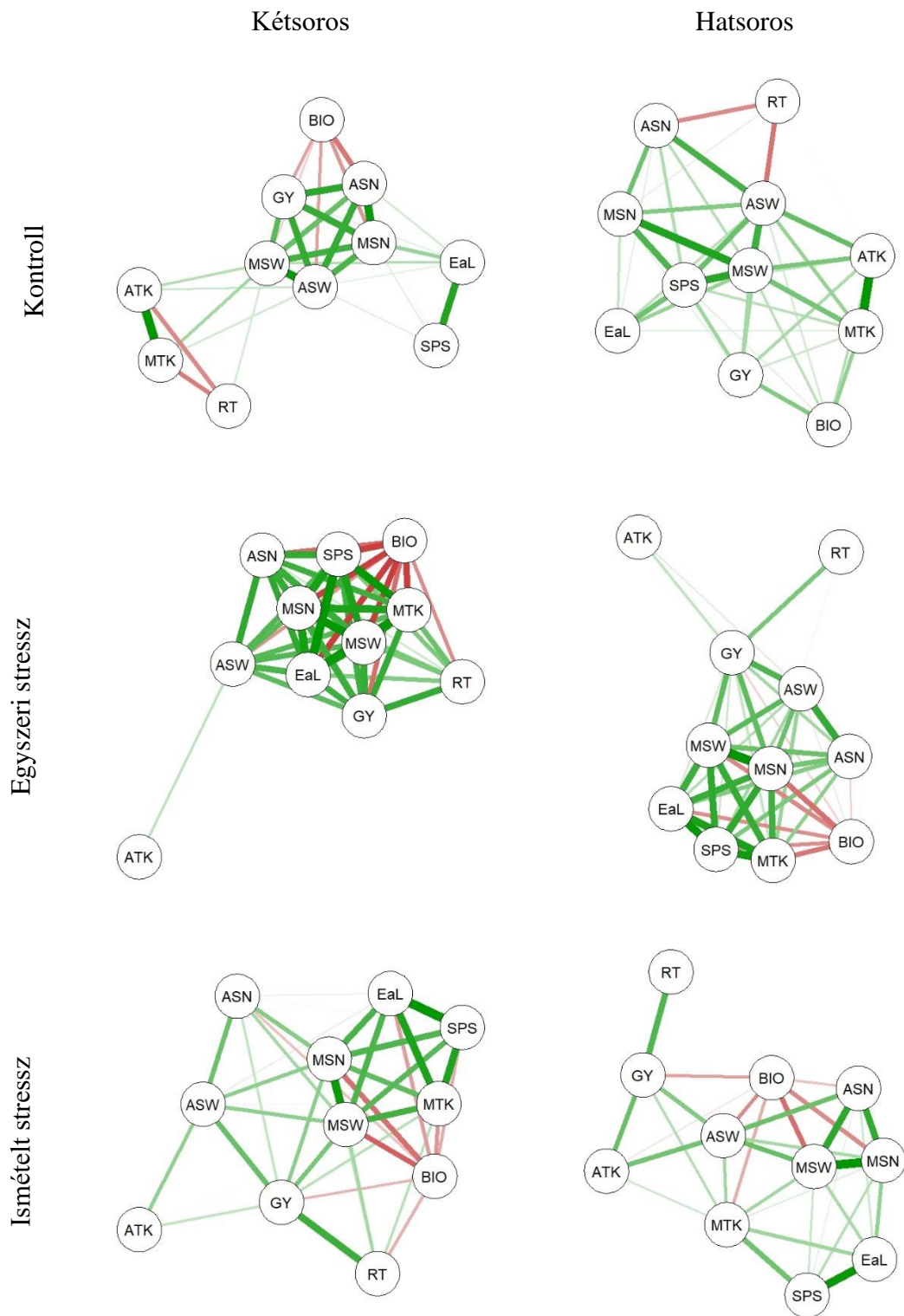
4.1.2. A morfológiai-és terméskomponensek közötti kapcsolatrendszer vizsgálata

A különböző kalásztípusok esetében a vizsgált morfológiai tulajdonságok és terméskomponensek kapcsolatrendszere jelentős mértékben változott a szárazságstressz kezelések hatására (9. ábra). Általánosan elmondható, hogy az ismételt vízelvonás hatására csökkent a vizsgált paraméterek közötti kapcsolatok száma, amely jelenség mindkét kalásztípusú csoportra jellemző volt. Kontroll esetében, a kétsoros árpafajtánál a reprodukzív oldalhajítások száma (RT) közepes erősségű negatív korrelációt mutatott az ezerszemtömeg értékekkel (ATKW és MTKW), míg a hatsoros fajtánál az RT az átlagos kalásonkénti szemszámmal (ASN) és szemtömeggel (ASW) mutatott hasonló eredményt. Állandó, erős pozitív korreláció állt fenn a szemszámok (MSN, ASN), továbbá aszemtömegek (MSW, ASW) között mind a két kalásztípus esetében, amely paraméterek szignifikáns, negatív korrelációt mutattak a biomasszával (BIOM) (4. melléklet /M4/). Ez alól kivételt képzett a hatsoros kalásztípusú csoport kontrollja, ahol ezen paraméterek között pozitív kapcsolat volt megfigyelhető (9. ábra).

Kétsoros fajták esetében szoros pozitív korreláció állt fenn a főkalász szemtermés adatai (MSN, MSW) és a GY között. A főkalász hossza (EaL) és kalászkaszáma (SPS), illetve az MSN pozitív korrelációban állt egymással (9. ábra) (4. melléklet /M4/).

A két stresszkezelés hatására a főkalász összes paramétere között szoros korreláció volt megfigyelhető (9. ábra) (5-6. melléklet /M5-6/). Az egyszeri stresszkezelés eredményeképpen a főkalász paraméterei pozitív korrelációt mutatnak az RT-vel, az ASN-nel és az ASW-vel. Ezzel ellentétben ezek a kapcsolatok nem voltak jellemzőek az ismételt stresszkezeléskor. Kivételt képeztek ez alól a szemtömegek és szemszámok kapcsolatai (9. ábra) (5. melléklet /M5/).

A hatsoros árpafajták esetében a kontrollnál nagyobb számú kapcsolat volt kimutatható a vizsgált paraméterek között, mint a kétsoros kalásztípusú csoportnál. A főkalász hossza (EaL) és a kalászkaszáma (SPS), illetve a főkalász szemtömege (MSW) közötti pozitív előjelű összefüggés mind a három kezelés során kimutatható volt. Az átlagos szemtömeg (ASW) pozitív összefüggésben állt a növényenkénti szemtermés értékekkel (GY), függetlenül a kezeléstől és a kalásztípustól (9. ábra) (4-6. melléklet /M4-6/).



9. ábra. A két- és hatsoros árpafajták produkcióbiológiai és morfológiai (félkövérrel kiemelve) paramétereinek összefüggésrendszere a kontroll, valamint egyszeri és ismételt szárazságstressz-kezelésekben. Zöld vonal: pozitív korreláció, piros vonal: negatív korreláció. A vonalvastagság a korreláció erősségét jelöli.

(ASN: átlagos kalászonkénti szemszám, ASW: átlagos kalászonkénti szentőmeg, ATKW: átlagos ezerszentőmeg, **BIOM**: föld feletti biomassa tömege, GY: szemtermés, RT: reprodukív hajtások száma, **EaL**: főkalász hossza, **SPS**: főkalász kalászkaszáma, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szentőmege, MTKW: főkalász ezerszentőmege).

4.1.3. Kontrollált klímakamrás szárazságstressz kísérletben mért morfológiai-és terméskomponens eredmények megvitatása

A kontrollált klímakamrás kísérletünk alátámasztotta, hogy függetlenül a kalásztípustól a szárazság egyértelmű negatív hatással bír az árpa terméshozamára. Elmondható, hogy a vizsgált tulajdonságokat a kezelés határozta meg a legnagyobb mértékben, ahol a 28 fajta átlagának a varianciája 46,6 % és 97,1 % között volt, mind a két kalásztípus esetében. EL-SHAWY et al. (2017) és POUR ABOUGHADAREH et al. (2013) szintén kimutatták a kezelés, a genotípus és a kettő interakciójának szignifikáns hatását az általuk vizsgált tulajdonságok varianciájára. EL-HASHASH et al. (2019) is erre az eredményre jutott és a szárazságstressz kísérletükben szintén a kezelés hatása volt a legmeghatározóbb komponens, amelyet a genotípus, illetve a kettő interakciója követett. Az egyszeri és az ismételt vízmegvonásos kezelés is szignifikáns szinten csökkentette az átlagos kalásonkénti szemszámot (ASN) és az átlagos kalásonkénti szemtömeget (ASW) (35,91 %, illetve 32,8 % volt), amely a kontrollhoz képest 54,34 %-os, illetve 51,89 %-os csökkenést jelentett. Megfigyeléseinket alátámasztják korábbi kutatások eredményei is (MORGAN és RIGGS, 1981; JAMIESON et al., 1995; SAMARAH, 2005; AJALLI és SALEHI, 2012; EL-SHAWY et al., 2017). Az eredményeink megerősítik azt a megállapítást is, hogy szárazságstressz hatására nincs szignifikáns különbség a hozamvesztés kapcsán az árpa és a rokonfajok (pl. búza) között (SAVIN et al., 2015; MEHRABAN et al., 2019; YASHAVANTHAKUMAR et al., 2021; JAVED et al., 2022).

A vízhiány változást okozott a vizsgált tulajdonságok közötti kapcsolatrendszerben is, ugyanakkor az erős szignifikáns pozitív korreláció volt megfigyelhető a főkalász termésparamétere (MSN és MSW), továbbá az átlagos szemszám (ASN) és szemtömeg (ASW) között, függetlenül a kezeléstől és a kalásztípustól. Emellett mindkét szárazságstressz kezelés, illetve mindkét kalásztípus biomasszája (BIOM) erős negatív korrelációt mutatott a főkalász szemszám (MSN) és szemtömeg (MSW) értékeivel.

A vízmegvonás szignifikáns hatása a főkalász paramétereire megmagyarázható azzal, hogy a termésképzés szempontjából kritikus időszakban érte a növényeket a stressz. Az, hogy a két kezelés között nem jelent meg szignifikáns különbség ezeknél a tulajdonságoknál, azt mutatja, hogy előzetes stressz hatására nem alakult ki olyan alkalmazkodó képesség a növényekben, amellyel a második vízmegvonás hatását csökkenteni tudták volna. NOSALEWICZ et al. (2016) szárazság hatására kialakult

úgynevezett priming hatást (stresszhez való edződés), csak a következő generáció növényein észleltek, generáción belüli, szomatikus hatás nem alakult ki az általuk elvégzett kísérletben sem.

ARSHADI et al. (2018) többek között a kalásztömeget, a szemtelítődés időszakának a hosszát, a főkalász szemtömegét, a toklász hosszát, mint másodlagos tulajdonságok figyelembe vételét javasolják a szárazságstressz javítására irányuló nemesítés során a szelekció hatékonyságának növelésére. Ezek a paraméterek viszonylag egyszerűen és olcsón határozhatók meg, illetve genetikai variabilitásukból kifolyólag is alkalmasak a szárazság-toleráns genotípusok szelektálására.

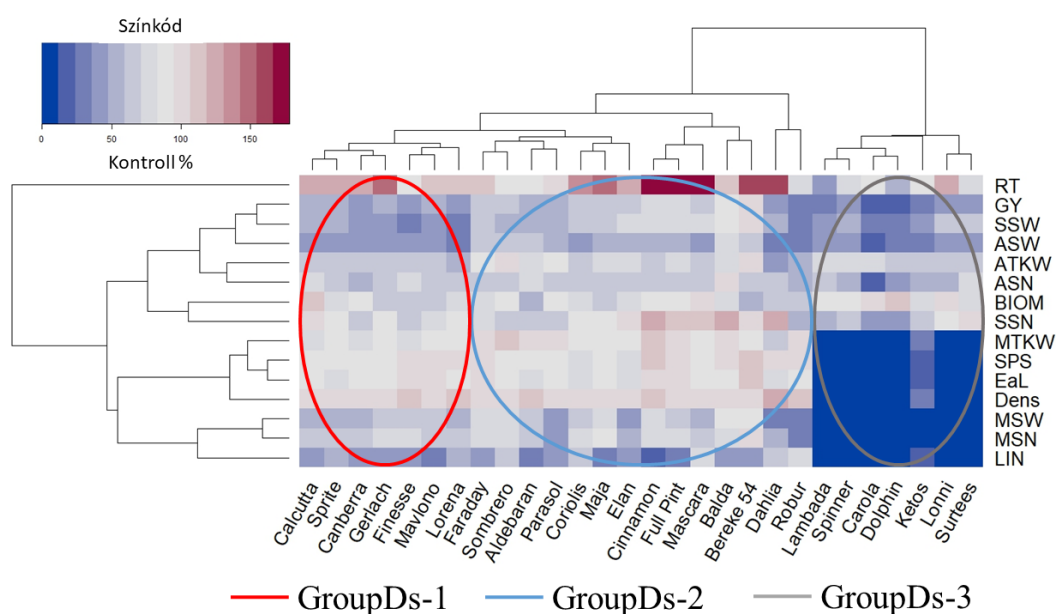
4.1.4. A fajták közötti eltérések a különböző vízmegvonásra adott válaszreakcióik alapján

Az egyes árpa genotípusok szárazságstressz reakcióinak részletesebb elemzése, valamint a vizsgált tulajdonságok nagyságrendjében mutatkozó eltérések kiegyenlítettége érdekében hőtétképet készítettünk oly módon, hogy minden egyes fajta esetében a mért tulajdonságok értékeit a kontrollkezeléshez viszonyítva %-ban fejeztük ki. Ezt az adatmátrixot használtuk fel a hőtétkép elkészítéséhez, amely alapján lehetővé vált a tulajdonságok és genotípusok egyidejű csoportosítása (UPGMA klaszteranalízis alkalmazásával) a szárazságstresszre adott reakcióik alapján (10. és 12. ábra).

A tulajdonságok csoportosításánál megfigyelhető volt egy teljesen különálló alcsoport, amely csak a reprodukív oldalhajtásszámot (RT) tartalmazta (10. ábra). Egy másik alcsoportban a szemtermés (GY) a mellékkalászok összes szemtömegével (SSW) és az átlagos kalásonkénti szemtömeggel (ASW) korrelált a legnagyobb mértékben. Az átlagos kalásonkénti szemszám (ASN) és a mellékkalászok szemszáma (SSN), a föld feletti biomassza tömegével (BIOM), illetve az átlagos ezerszemtömeggel (ATKW) alkotott egy újabb alcsoportot. A negyedik alcsoporttal együtt, amely a főkalász paramétereit (MSN, MSW és MTKW) és a morfológiai tulajdonságokat (EaL, SPS, DENS és LIN) tartalmazta, a szemtermést (GY) is tartalmazó alcsoporttól határozott elkülönülést mutattak. Az árpa genotípusok csoportosítását elemezve nyilvánvalóvá vált, hogy a különböző szemtulajdonságok genotípusonként különböző mértékben csökkentek a kontroll értékekhez képest. A morfológiai és a terméskomponensek pozitív és negatív értékeinek szélesebb tartománya alapján a 28 árpa genotípus három különböző csoportját tudtuk

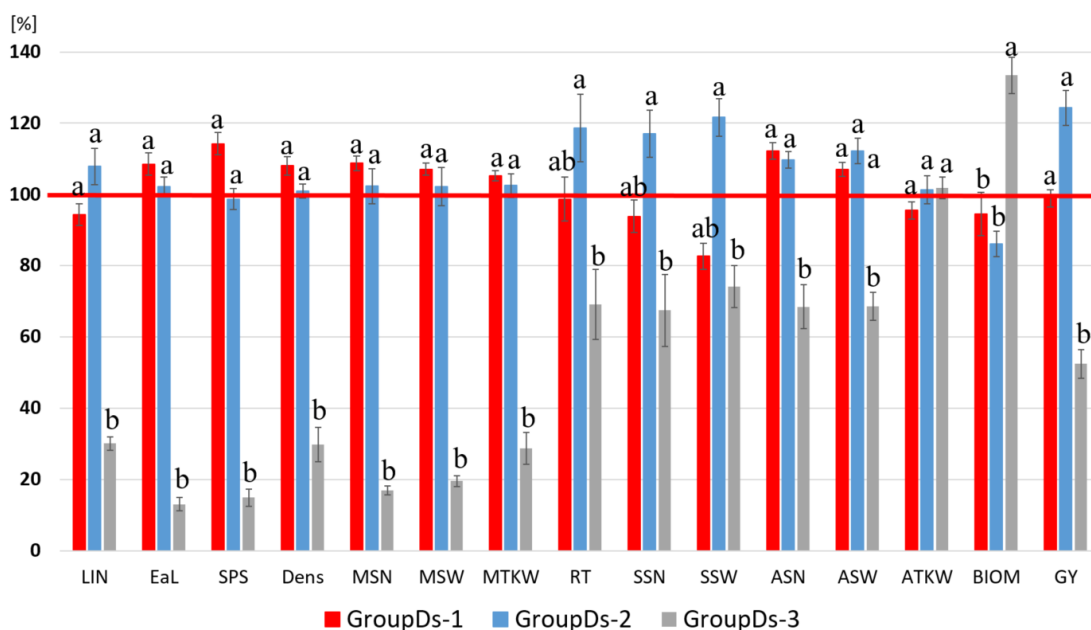
elkülöníteni mindkét vízmegvonásos kezelésben (10. és 12. ábra). Mindhárom csoportba egyaránt tartozik két-, és hatsoros kalásztípusú fajta. A hőtérképről leolvasható, hogy a harmadik csoportba (Group 3) tartoztak a szárazságra legérzékenyebb fajták, míg a második csoport (Group 2) genotípusai nagyobb mértékű toleranciát mutattak a vízmegvonással szemben. A csoportok könnyebb elkülöníthetősége érdekében a következőkben GroupDs-ként hivatkozunk az egyszeri és GroupDd-ként az ismételt szárazságstressz csoportjaira. Annak érdekében továbbá, hogy jobban el tudjuk különíteni a három genotípuscsoport stresszre adott válaszait, a három csoport átlagértékeit is összehasonlítottuk (11. és 13. ábra). Az egyszeri szárazságstressz kezelés adataiból készített hőtérkép alapján az első csoportba (GroupDs-1) hét fajta tartozott ('Calcutta', 'Sprite', 'Canberra', 'Gerlach', 'Finesse', 'Mavlon' és 'Lorena') (10. ábra). Ezek a fajták a kontroll értékekhez képest jelentős csökkenést mutattak a szemtermés (GY) és a szemtömeg (SSW, ASW) adatok szempontjából, illetve az utolsó szártaghossz (LIN) esetében is. Ezzel szemben a produktív oldalhajtásoknál (RT) pozitív eltérés mutatkozott. A többi paraméternél kontrollhoz közeli eredmény figyelhető meg. A második csoportot (GroupDs-2) tizennégy fajta alkotta ('Faraday', 'Sombrero', 'Aldebaran', 'Parasol', 'Coriolis', 'Maja', 'Elan', 'Cinnamon', 'Full Pint', 'Mascara', 'Balda', 'Bereke 54', 'Dhalia' és 'Robur'). E csoport morfológiai és terméskomponens eredményei megközelítették a kontroll növények értékeit (11. ábra). A produktív oldalhajtások (RT) tekintetében erőteljes növekedés volt megfigyelhető, ami azzal magyarázható, hogy bár a főkalász szemtömeg (MSW) és az átlagos szemtömeg (ASW) értékek is csökkenést mutattak, azonban ezen fajtáknál a több oldalhajtás kompenzálni tudta a visszaesést, így a szemszám (SSN) szempontjából kontrollhoz közeli eredményt mutattak. Ez azt jelzi, hogy ezek a fajták az egyszeri stresszel szemben nagyobb mértékű toleranciát mutatnak és viszonylag stabilan képesek a kontroll eredményeit produkálni. A harmadik csoportba (GroupDs-3) hét fajta tartozott ('Lambada', 'Spinner', 'Carola', 'Dolphin', 'Ketos', 'Lonni' és 'Surtees'). Ebbe a csoportba tartozó fajták közös jellemzője az, hogy a főkalász produkciobiológiai paramétereinek értékei jelentős visszaesést mutattak a kontrollhoz viszonyítva (10. ábra). A kontrollkezelés során a csoportok átlagai az ATKW és a BIOM kivételével nem különböztek jelentősen egymástól. Egyszeri szárazságstressz alatt azonban nagyobb különbség volt a három csoport között. A három alcsoport (GroupDs-1, -2 és -3) szemtermése (GY) jóval a 28 árpfajta kontroll%-a alatt maradt (51,7 %, 64,99 % és 27,42 %). A második (GroupDs-2) és kisebb mértékben az első (GroupDs-1) alcsoportban észlelt jobb

stressztűrés mechanizmusa jelentősen különbözött a harmadik (GroupDs-3) csoporttól. A GroupDs-1 és a GroupDs-2 csoportba tartozó genotípusok jobban megtartták tartani a szemek számát és tömegét a főkalászban (MSN, MSW és MTKW) a szárazságstressz időszaka alatt. A közel hasonló számú reproduktív oldalhajtások mellett ebbe a két csoportba tartozó genotípusok nagyobb mellékkalász szemszámot (SSN) és szemsúlyt (SSW) tudtak produkálni a regenerációs időszakban. Így ezek a szárazságstresszre adott válaszok hasonló stratégiát képviseltek. A föld feletti biomassa (BIOM) szempontjából a harmadik (GroupDs-3) csoport jelentős mértékben meghaladta (108,99 %) a 28 árpafajta kontroll%-át, míg a GroupDs-1 és GroupDs-2 csoportok BIOM-ja jóval ez alatt maradt (77,16 %, illetve 70,26 %).



10. ábra. 28 árpagenotípus (oszlopok) és 15 tulajdonság (sorok) dendrogramokkal kombinált hőképe, egyszeri szárazságstresszt (Z49 idején) alkalmazva, a kontroll értékek százalékos változásában kifejezve. (A színkód a kontrolltól való eltérés mértékét jelöli a kezelés hatására). (HORVÁTH et al., 2024 módszere alapján).

RT: reproduktív hajtások száma, GY: szemtermés, SSW: mellékkalások szentömege, ASW: átlagos kalásonkénti szemtömeg, ATKW: átlagos ezerszemtömeg, ASN: átlagos kalásonkénti szemszám, BIOM*: a kalászok nélküli föld feletti biomassa tömege, SSN: mellékkalások szemszáma, MTKW: főkalász ezerszemtömege, SPS*: főkalász kaláskaszáma, EaL*: főkalász hossza, DENS*: főkalász kaláskasúsága, MSW: főkalász szemtömege, MSN: főkalász szemszáma, LIN*: utolsó szártag hossza, GroupDs-1: 1. alcsoport, GroupDs-2: 2. alcsoport és GroupDs-3: 3. alcsoport; *: morfológiai tulajdonság

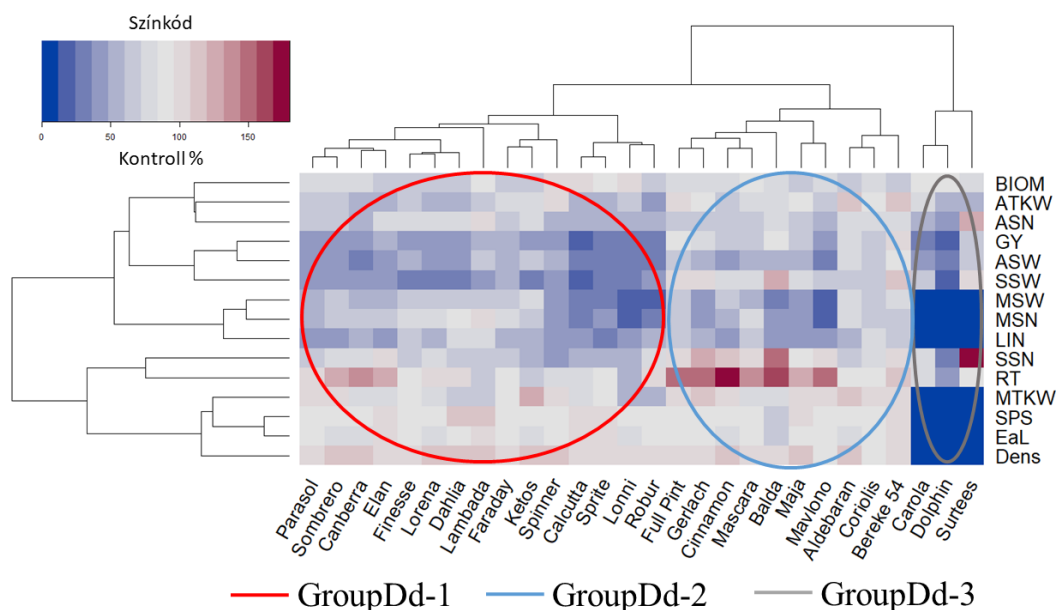


11. ábra. A hőterképen azonosított három GroupDs árpacsoport egyszeri szárazságstressz-kezelés (Z49 idején) adott válaszáinak értékelése. (A csoportátlagok kiszámítása az egyes genotípusok értékeinek a 28 genotípus kontroll%-ához viszonyított arányában történt. A csoportok közti szignifikáns különbségeket Tukey-tesztel határoztuk meg. Az oszlopok feletti sáv az adott csoporttagok szórását jelölik az egyes paraméterek esetében. Azonos betűk jelölik a $p \leq 0,05$ szinten nem szignifikáns különbségeket; HORVÁTH et al., 2024 módszere alapján).

LIN*: utolsó szártag hossza, EaL*: főkalász hossza, SPS*: főkalász kalászkaszáma, DENS*: főkalász kalászkasűrűsége, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szemtömege, MTKW: főkalász ezerszemtömege, RT: reprodukív hajtások száma, SSN: mellékkalászok szemszáma, SSW: mellékkalászok szemtömege, ASN: átlagos kaláskonkénti szemszám, ASW: átlagos kaláskonkénti szemtömeg, ATKW: átlagos ezerszemtömeg, BIOM*: a kalászok nélküli föld feletti biomassa tömege, GY: szemtermés, GroupDs-1: 1. alcsoport, GroupDs-2: 2. alcsoport és GroupDs-3: 3. alcsoport

*: morfológiai tulajdonság

Míg az egyszeri szárazságstressz kezelés során a reprodukív hajtások száma (RT) teljesen elkülönült az összes többi tulajdonságtól, az ismételt vízmegvonáskor a mellékkalászok szemszámához (SSN) került a legközelebb (12. ábra). Az ismételt szárazságstressz kevesebb genotípus esetén váltott ki erős hatást. Ismételt stressz hatására szintén három csoportot (GroupDd-1, GroupDd-2 és GroupDd-3) alkottak a fajták, de eltérő elrendezésben. Az első csoportot tizenöt fajta alkotta ('Parasol', 'Sombrero', 'Canberra', 'Elan', 'Finesse', 'Lorena', 'Dahlia', 'Lambada', 'Faraday', 'Ketos', 'Spinner', 'Calcutta', 'Sprite', 'Lonni' és 'Robur'). A másodikba tíz fajta tartozott ('Full Pint', 'Gerlach', 'Cinnamon', 'Mascara', 'Balda', 'Maja', 'Mavlonó', 'Aldebaran', 'Coriolis' és 'Bereke 54'). A harmadik csoport pedig három fajtából állt ('Carola', 'Dolphin' és 'Surtees').

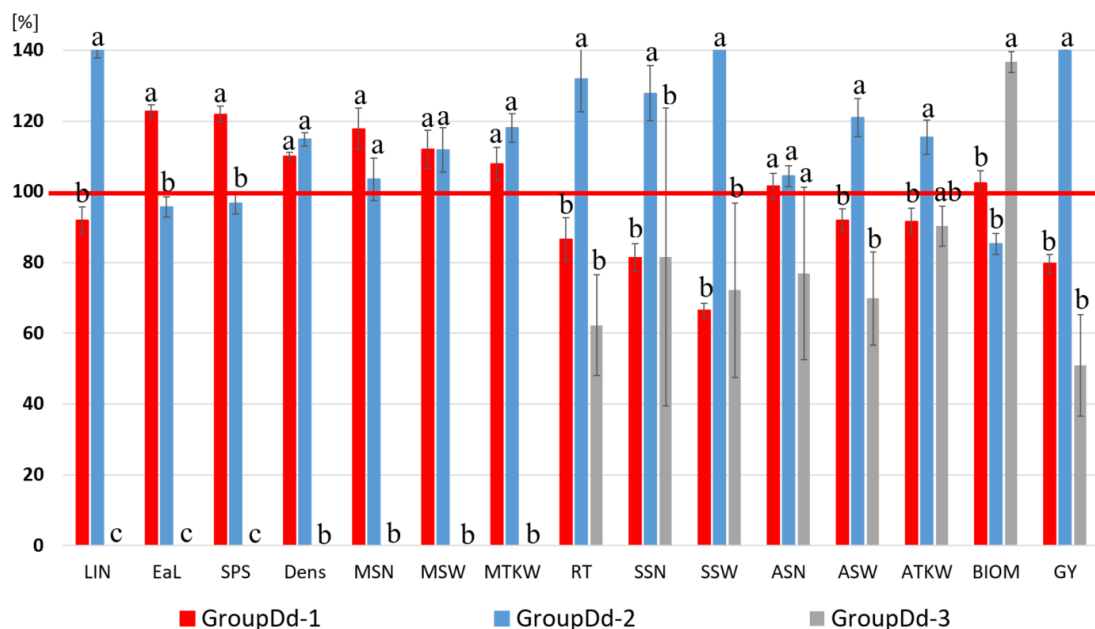


12. ábra. 28 árpagenotípus (oszlopok) és 15 tulajdonság (sorok) dendrogramokkal kombinált hőterképe, ismételt szárazságstressz-kezelésekkor (Z31 és Z49 idején), amely a kontroll értékek %-os változásában kifejezve. (A színkód jelöli a kontrolltól való eltérés mértékét a kezelés hatására HORVÁTH et al., 2024 módszere alapján).

BIOM*: a kalászkok nélküli föld feletti biomassza tömege, ATKW: átlagos ezerszemtömeg, ASN: átlagos kalásonkénti szemszám, GY: szemtermés, ASW: átlagos kalásonkénti szemtömeg, SSW: mellékkalászkok szemtömege, MSW: főkalász szemtömege, MSN: főkalász szemszáma, LIN*: utolsó szártag hossza, SSN: mellékkalászkok szemszáma, RT: reprodukív hajtások száma, MTKW: főkalász ezerszemtömege, SPS*: főkalász kalászkaszáma, EaL*: főkalász hossza, DENS*: főkalász kalászkasűrűsége, GroupDs-1: 1. alcsoport, GroupDs-2: 2. alcsoport és GroupDs-3: 3. alcsoport
*: morfológiai tulajdonság

A morfológiai és a legtöbb terméskomponenshez kapcsolódó tulajdonságban bekövetkezett pozitív változások aránya, amely a GroupDs-1 és GroupDs-2 csoportot jellemezte az egyszeri aszály alatt, hasonló volt (13. ábra). A GroupDd-1 és a GroupDd-2 csoportba tartozó genotípusok voltak a leghatékonyabbak a főkalász szemszám (MSN) és a főkalász szemtömeg (MSW) értékek megtartásában a stressz alatt. A reprodukív hajtásszám (RT), a mellékkalászkok szemszáma és szemtömege (SSN és SSW) megőrzésében is jobbak voltak (13. ábra). A GroupDd-3 csoport genotípusai hasonló mintázatot mutattak, mint az egyszeri szárazságstressz esetén. Ezen csoport fajtái a kalászkok nélküli föld feletti biomassza tömeg (BIOM) paraméterét figyelemre méltó szinten meghaladta (107,83 %) a 28 árpagenotípus kontroll%-os értékéhez viszonyítva, míg a GroupDd-1 és GroupDd-2 csoport BIOM-ja jóval ezen szint alatt maradt (80,23 %, illetve 67,24 %). A főkalász paraméterei közel nulla értéket mutattak, a teljes szemtermésben mutatkozó kiesést a mellékkalászkok paraméterei nem tudták kompenzálni (13. ábra). Összefoglalva, a GroupDd-1 és különösen a GroupDd-2 csoportba tartozó fajták a szárazságstressz-tűrőbb

genotípusok közé tartoztak, amelyek a stressz megszűnése után jobb regenerálódási és kompenzációs képességgel rendelkeztek. Ez a stratégia a szemtermés (GY) jobb megőrzése szempontjából is hatékonynak bizonyult kombinált stressz esetén.



13. ábra. A hőtérképen azonosított három GroupDd árpacsoport ismételt szárazságstressz-kezelésekre (Z31 és Z49 idején) adott válaszáinak értékelése. (A csoportátlagok az egyes genotípusok értékeinek a 28 genotípus kontroll%-ához viszonyított arányában lettek kifejezve. A csoportok közti szignifikáns különbségek Tukey-tesztel végzett elemzés eredményei. Az oszlopok feletti sáv az adott csoporttagok szórását jelölik az egyes paraméterek esetében. Azonos betűk jelölik a $p \leq 0,05$ szinten nem szignifikáns különbségeket; HORVÁTH et al., 2024 módszere alapján).

LIN*: utolsó szártag hossza, EaL*: főkalász hossza, SPS*: főkalász kalászkaszáma, DENS*: főkalász kalászkasűrűsége, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szemtömege, MTKW: főkalász ezerszemtömege, RT: reprodukív hajtások száma, SSN: mellékkalászok szemszáma, SSW: mellékkalászok szemtömege, ASN: átlagos kaláskonkénti szemszám, ASW: átlagos kaláskonkénti szemtömeg, ATKW: átlagos ezerszemtömeg, BIOM*: a kalászok nélküli föld feletti biomassa tömege, GY: szemtermés, GroupDs-1: 1. alcsoport, GroupDs-2: 2. alcsoport és GroupDs-3: 3. alcsoport
*: morfológiai tulajdonság

A két stresszkezelésben azonosított hasonló reakciótípusú csoportok (Group1 és Group2) között jelentős genotípusos átfedés volt tapasztalható. Az egyszeri szárazságstresszből származó stressztűrő GroupDs-2 csoport hat fajtája alkotta az ismételt vízmegvonás mérsékelten stressztűrő GroupDd-1 csoportját. Ez a hat fajta a ‘Dahlia’, ‘Elan’, ‘Faraday’, ‘Parasol’, ‘Robur’ és ‘Sombrero’ volt (7. melléklet /M7/). Ezenkívül az egyszeri szárazságstressz-kezelésben azonosított 14 árpafajta közül nyolc, amelyek jobb kompenzációs képességet mutattak (GroupDs-2), kombinált

szárazságstressz körülmények között is meg tudták tartani ezt a képességet (GroupDd-2); ezek az ‘Aldebaran’, a ‘Balda’, a ‘Bereke 54’, a ‘Cinnamon’, a ‘Coriolis’, a ‘Full Pint’, a ‘Maja’ és a ‘Mascara’ voltak (8. melléklet /M8/). A legkevésbé szárazságtűrő csoportokba (GroupDs-3 és GroupDd-3) mindkét esetben bekerültek a ‘Carola’, ‘Dolphin’ és ‘Surtees’ fajták (8. melléklet /M8/). A ‘Lambada’, ‘Spinner’, ‘Ketos’ és ‘Lonni’ (a GroupDs-3 tagjai) viszont a szárazságnak való ismételt kitettség miatt visszanyerték a mérsékelt alkalmazkodó képességet, és a mérsékelt toleráns csoport (GroupDd-1) tagjai lettek.

Ellenőrzésképpen a hőtésképek mellett főkomponens-elemzést is végeztünk a 28 árpafajta átlagértékei felhasználásával, a kezelések és a kontroll függvényében (9. melléklet /M9/). Az analízis eredménye egybevág a hőtésképen bemutatott eredményekkel. A kontroll esetében a fajták kalásztípus szerint csoportosultak, míg a stresszkezelések esetében jól láthatóan elkülönültek a fogékony fajták a toleráns- és a mérsékelt toleráns fajtáktól.

4.1.5. A 28 árpafajta kontrollált klímakamrás szárazságstressz kísérletben tapasztalt válaszreakcióinak megvitatása

Emlékeztetőül, mindkét szárazságstressz kezelés (egyszeri és ismételt), illetve mindkét kalásztípusú árpafajta csoport biomasszája erős negatív korrelációt mutatott a szemszám és szemtömeg adatokkal. Ez a jelenség jól megfigyelhető volt a Group-3 esetében. Mind az egyszeri, mind az ismételt vízmegvonás következtében a biomassza (BIOM) átlagértéke jelentősen meghaladta a 28 fajta átlagát, míg a Group-1 és Group-2 csoportoknál ez az érték jóval alatta maradt. Ezzel szemben a Group-1 és 2 csoport fajtái a kontrollhoz viszonyítva jobban megtartották a szemszám (MSN) és szemtömeg (MSW és MTKW) értékeket a stresszidőszakok alatt, mind a két kezelés esetében. A közel azonos reproduktív oldalhajtásszám ellenére a Group-2 genotípusai képesek voltak magasabb szemszámot és szemtömeget produkálni mindkét stresszkezelésben. Ezzel szemben a Group-3 fajtáinál a vegetatív biomassza tömeg esetében volt megfigyelhető jelentős növekedés, amelyek így a rendelkezésre álló tápanyagforrásokat nem a fő-és mellékkalászokba transzportálták.

A szárazságstresszre adott válaszok alapján, a növények három csoportba sorolhatók a túlélési stratégiájuk alapján: elkerülés, tolerancia és felépülés (SELEIMAN et al., 2021). Az elkerülési stratégia esetében a növény felgyorsított egyedfejlődéssel, gyors virágzással és magkötéssel reagál a szárazságra. Kutatásunk

során ez a fajta szárazságstressz mechanizmus nem volt megtalálható, mivel a vízmegvonást a kontrollált környezeti feltételek miatt egyedfejlődési fázishoz kapcsolt módon alkalmaztuk, ennélfogva az elkerülés, mint stratégia teljesen ki volt zárva. A stressztolerancia mechanizmusának megjelenése bizonyos árpa genotípusoknál eltérő mértékben volt megfigyelhető mindkét kezelésben. A stressztolerancia az a képesség, amikor a növény képes a normálhoz közeli állapotot fenntartani a stresszhatás alatt a hatékony strukturális, fiziológiai és genetikai szabályozás következtében. A stressztoleráns növényegyedek a vízpotenciáljukat magasán tudják tartani azáltal, hogy mérséklék a párologtatásból származó veszteséget a sztómákon keresztül (DOBRA et al., 2010; BOULARD et al., 2017; SELEIMAN et al., 2021). További jellemzőjük a csökkent produktivitás és növényméret a vegetatív és reprodukzív részekben (WASAYA et al., 2018; SELEIMAN et al., 2021). Ez indirekt módon megjelenik a változás mértékétől függően a terméshozammal kapcsolatos paraméterekben is (ARAUS et al., 2023). Árpában folytatott kísérleteinkben vízhiányos körülmények között két stressztolerancia típust azonosítottunk. Az első csoport tagjai a mellékalászok szemszámát és szemtömegét próbálták megőrizni (mérsékelt toleráns). A másodikba olyan genotípusok tartoztak, amelyek képesek megőrizni a főkalász szemszámát és szemtömegét párhuzamosan azzal, hogy fenntartották a reprodukzív oldalhajtások számát is (toleránsabb). Mindkét típus megjelent mindkét környezetben, de eltérő intenzitással (7. melléklet /M7/). A főkalász szemszámának és szemtömegének megőrzése egyértelműbb és könnyebben detektálható kontrollált körülmények (fitotron) közötti kísérletekben, ahol a stresszesemények adott fejlődési fázishoz köthetőek és a felépülési (regenerálódási) periódus optimális körülmények között zajlik (HORVÁTH et al., 2024).

Az egyszeri szárazságstressz mellett az ismételt stressz alkalmazása azt a célt is szolgálta, hogy megvizsgáljuk az úgynevezett priming (edződés) hatás előfordulását is. A legtöbb vizsgált tulajdonság esetében az ismételt stressznél az átlagértékek hasonlóak vagy alacsonyabbak voltak, mint az egyszeri stressznél, a főkalász kalászkasűrűsége (Dens) és a reprodukzív hajtások száma (RT) kivételével. A kalásztípustól függetlenül a 28 fajta átlagát tekintve, a szemtermés (GY), az ismételt stresszkezelés után 98,5 %-a (43,3 % és 190,1 % közötti intervallummal) volt az egyszeri stressz után mért értéknek (7. melléklet /M7/). A fajták fele ismételt stressz után többet termelt, bár így sem érték el a kontroll szintjét, amely független volt a kalásztípustól. A szárazságstressz esetében a priming hatás úgy tűnik, hogy erősen genotípus függő, de az is elképzelhető, hogy ez a jelenség inkább stressz-specifikus

(ABID et al., 2018; BALLA et al., 2021; THABET et al., 2024). A szomatikus memória időtartama is eltérő lehet a különböző stresszeknél és genotípusoknál (THABET et al., 2024). Ugyanakkor ezen folyamatok mögött álló élettani folyamatok és genetikai szabályozómechanizmusok szerepe még nem kellően feltárt.

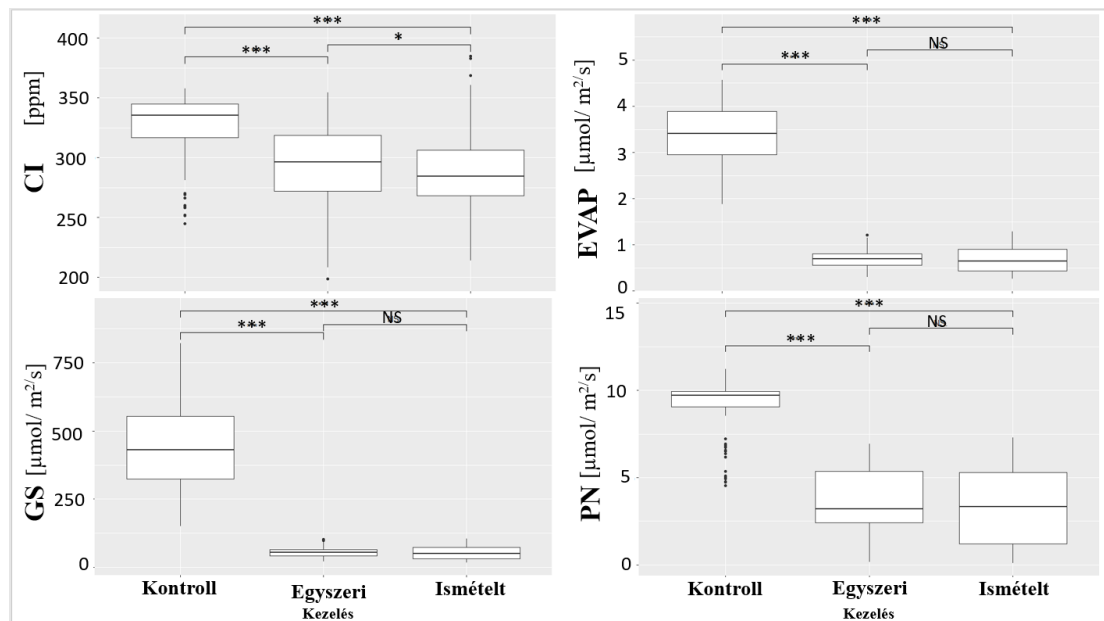
4.1.6. Élettani paraméterek vizsgálata

A kontrollált körülmények között (klímakamra) végzett kísérlet során élettani vizsgálatokat is folytattunk. A vizsgálatokhoz szükséges növényanyag begyűjtése minden kezelésben (beleértve a kontrollt is) azonos időpontban történt (a Z49-es egyedfejlődési stádium utolsó napján gyűjtöttük). A kísérlet során alkalmazott vízelvonásos kezelések hatására szembetűnő volt a növények lankadása, amely a csökkenő turgornyomásra vezethető vissza. A mérések alapján a növények relatív víztartalma megváltozott, amely egyszeri szárazságstressz hatására átlagosan 38 %-kal, míg ismételt stresszhatásra 33 %-kal csökkent. A fiziológiai vizsgálatok kiterjedtek a növények fotoszintetikus teljesítményének vizsgálatára, a főkalász zászlóslevél klorofilltartalmának meghatározására, illetve a poliamin szint mérésére is.

4.1.6.1. Fotoszintetikus aktivitás és klorofilltartalom változása vízelvonás hatására

A fotoszintetikus aktivitás mérése során a növények zászlóslevelét vizsgáltuk. A stressz hatására jelentősen (szignifikáns szinten, $p \leq 0,001$) visszaesett a növények fotoszintetikus teljesítménye. Ez annak a következménye, hogy a növények bezárták a gázcserenyílásaikat, így csökkent a párologtatás, illetve csökkent a fotoszintézishez szükséges szén-dioxid megkötése is. A kontrollhoz képest mind a négy vizsgált paraméternél (CI, EVAP, GS és PN) mindkét kezelés esetében szignifikáns ($p \leq 0,001$) különbséget tapasztaltunk. Az intercelluláris szén-dioxid koncentrációnál (CI) az egyszeri-, illetve az ismételt vízmegvonás hatására 10–12 %-os csökkenést mértünk (14. ábra). Az evaporáció (EVAP) esetében ez a csökkenés már 79–80 %-os volt. A sztómakonduktanciánál (GS) szintén jelentős mértékű (szignifikáns, $p \leq 0,001$) csökkenést mutattunk ki, amelynek mértéke a két kezelésben 87 %, illetve 88 % volt. A nettó fotoszintetikus ráta (PN) eredményei átlagosan 61 és 64 %-kal csökkentek a kezelések hatására (14. ábra). Bár a szárazságstressz jelentős hatással volt a növényekre, a két stresszkezelés között nem (EVAP, GS és PN), vagy csak $p \leq 0,05$

szinten szignifikáns különbség (CI) mutatkozott a vizsgált paraméterek vonatkozásában (14. ábra). Az elemzések során pozitív korrelációs viszonyt mutattunk ki a fotoszintetikus paraméterek és a relatív víztartalom között a kontroll és mind a két stresszkezelés esetében. Azonban az intercelluláris szén-dioxid koncentráció a stresszkezelések hatására nem, vagy csak nagyon gyenge negatív korrelációt mutatott a relatív víztartalommal (2. táblázat) .



14. ábra. A 28 árpfajta fotoszintetikus paramétereinek változásai a kontroll és a stresszkezelésekben (egyszeri és ismételt vízmegvonás). NS: nem szignifikáns, *: $p \leq 0,05$ és ***: $p \leq 0,001$

CI: intercelluláris szén-dioxid koncentráció, EVAP: evaporáció, GS: sztómakonduktancia, PN: nettó fotoszintetikus ráta

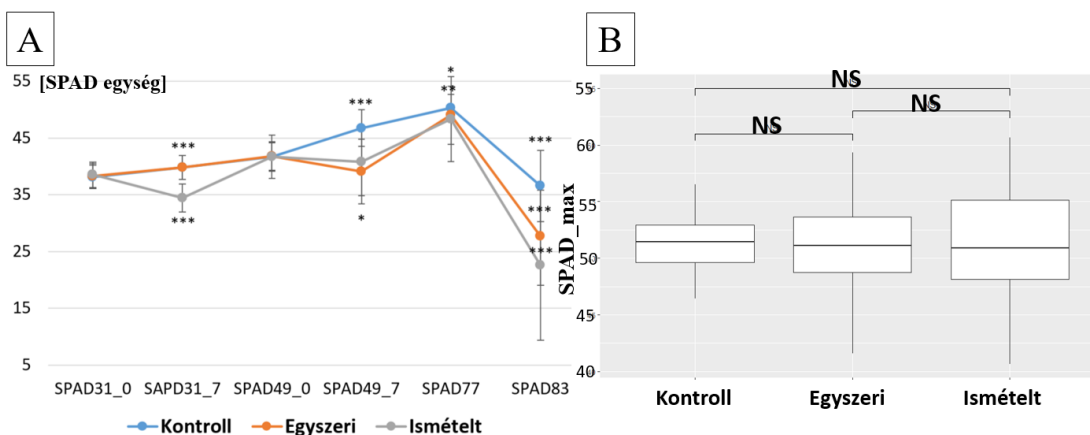
2.táblázat. Az árpfajták fotoszintetikus paramétereinek és relatív víztartalmának korrelációs együtthatói és p -értékei.

	RWC					
	Kontroll		Egyszeri stressz		Ismételt stressz	
	r	p	r	p	r	p
CI	0,437***	1,42e-06	-0,138 n.s.	1,46e-01	-0,217*	2,13e-02
EVAP	0,539***	9,08e-10	0,407***	8,34e-06	0,546***	4,84e-10
GS	0,520***	4,28e-09	0,475***	1,21e-07	0,556***	1,99e-10
PN	0,590***	7,73e-12	0,275**	3,36e-03	0,568***	6,57e-11

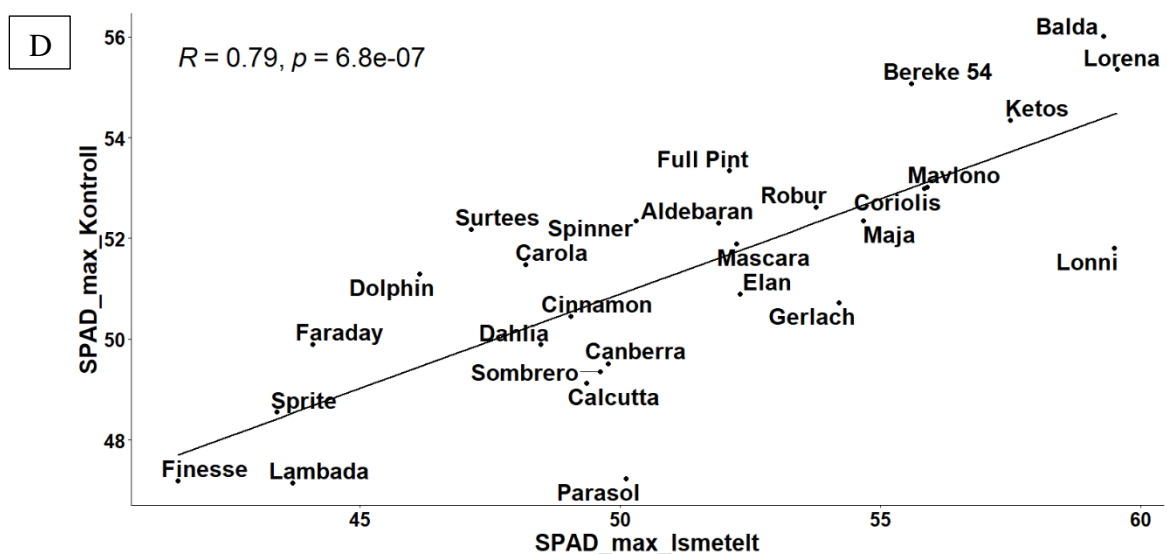
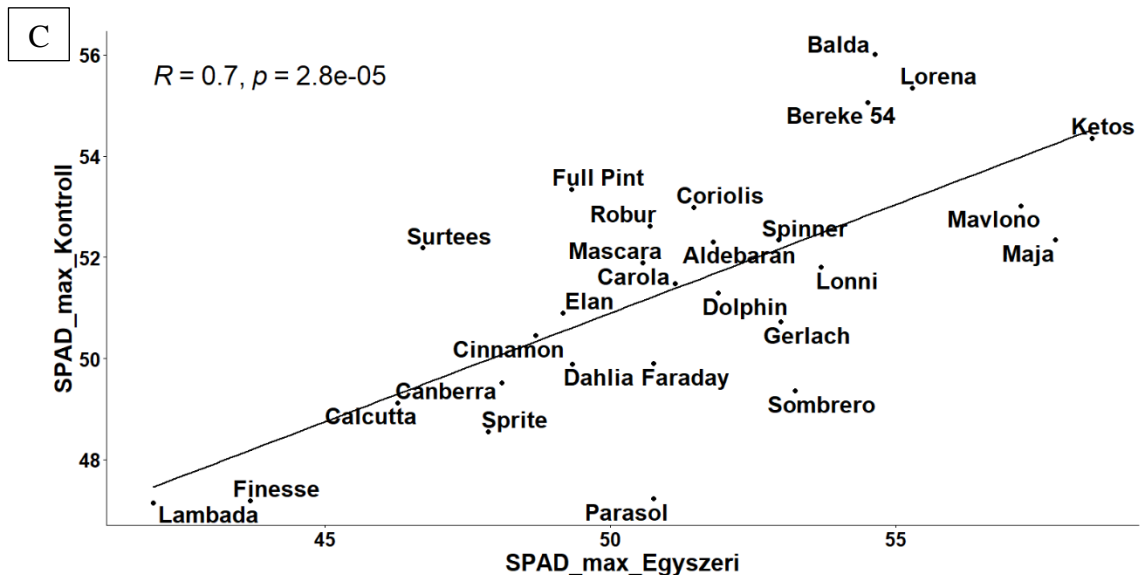
NS: nem szignifikáns, *: $p \leq 0,05$ és ***: $p \leq 0,001$

CI: intercelluláris szén-dioxid koncentráció, EVAP: evaporáció, GS: sztómakonduktancia, PN: nettó fotoszintetikus ráta, RWC: relatív víztartalom

A fotoszintetikus tevékenység mellett a kísérletben részt vevő növények zászlóslevelének klorofill tartalmát (SPAD) is mértük, négy különböző egyedfejlődési stádiumban (Z31, Z49, Z77 és Z83). A Z31 és Z49-es egyedfejlődési stádium esetében a stresszkezelés előtt (Z31_0, Z49_0), illetve végén (Z31_7, Z49_7) is mértük ezt a paramétert. A vízelvonás előtt mért klorofilltartalom eredményei nem mutattak jelentős különbséget a kontrollhoz képest, sem a Z31-es, sem pedig a Z49-es stádiumban (15. A. ábra). Az ismételt vízmegvonás esetében mindkét egyedfejlődési stádiumban jelentős SPAD értékbeli csökkenés volt megfigyelhető, amelynek mértéke a Z31-es fejlődési stádiumban még kifejezőbb volt (15. A. ábra). Ugyancsak jelentős klorofilltartalom csökkenés volt tapasztalható az egyszeri szárazságstressz esetében a Z49-es fejlődési stádiumban mért értékek között is. A visszaöntözést (regeneráció) követően a Z77 (tejesérés) stádiumra a klorofilltartalom csaknem visszaállt a kontrollal megegyező szintre, majd a Z83 (viaszérés) stádiumban erőteljes csökkenés volt tapasztalható (a lebontó folyamatok túlsúlyba kerülése folytán) mind a kontroll, mind az egyszeri és ismételt vízmegvonás során. A maximális SPAD értékben nem volt kimutatható szignifikáns eltérés sem a kezelések között, sem pedig a kontrollhoz viszonyítva, tehát elmondható, hogy a stresszkezelések utáni regenerációs folyamatok során a klorofilltartalom csaknem visszaállt a kontroll növényekben mért szintre (15. B. ábra). A kontroll és a kezelések között végzett Pearson-féle korrelációanalízissel kimutatható volt a kezelések közti pozitív lineáris összefüggés a maximális SPAD értékek vonatkozásában (15. C-D. ábra). Általánosságban elmondható, hogy a nagyobb maximális SPAD értékekkel rendelkező árpafajták (pl. ‘Balda’, ‘Bereke 54’, ‘Mavlonó’, ‘Lorena’, ‘Ketos’, ‘Maja’) nagyobb szemterméssel (GY) rendelkeztek (M.7. melléklet) mind a két kezelés esetében ($r = 0,32, p = 0,001$; $r = 0,45, p = 1,31e-06$).



(folyt.)

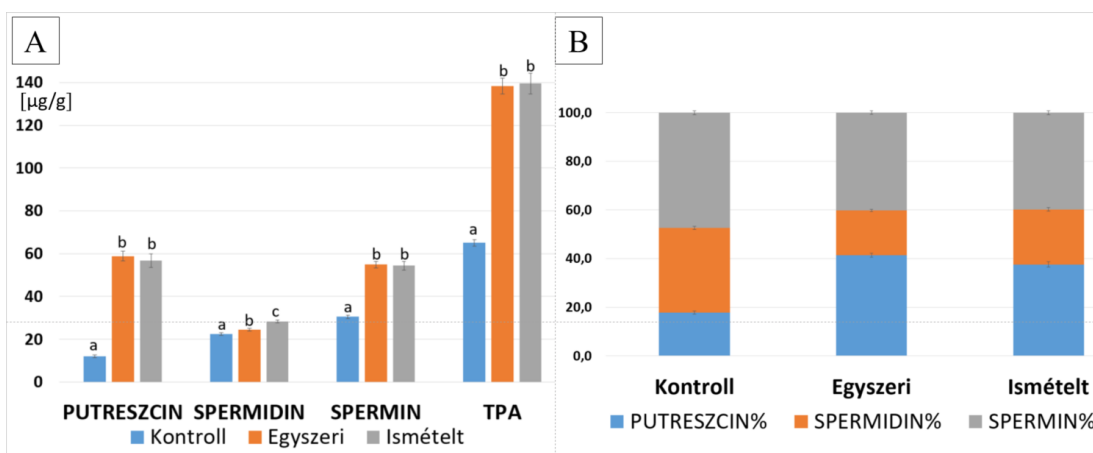


15. ábra. (A) A zászlós levelek klorofilltartalmának változása a növény fejlődése és a stresszkezelések (egyszeri és ismételt vízmegvonás) során; (B) az átlagos maximális SPAD-érték a 2 szárazság-kezelésben és a kontrollban, illetve a vizsgált árpafajták eloszlása a (C) egyszeri és a (D) ismételt stresszkezelés maximális SPAD értékei alapján, a kontroll függvényében. A szignifikáns kapcsolatokat a $*p \leq 0,05$, a $**p \leq 0,01$ és a $***p \leq 0,001$ valószínűségi szintek jelölik; NS =nem szignifikáns.

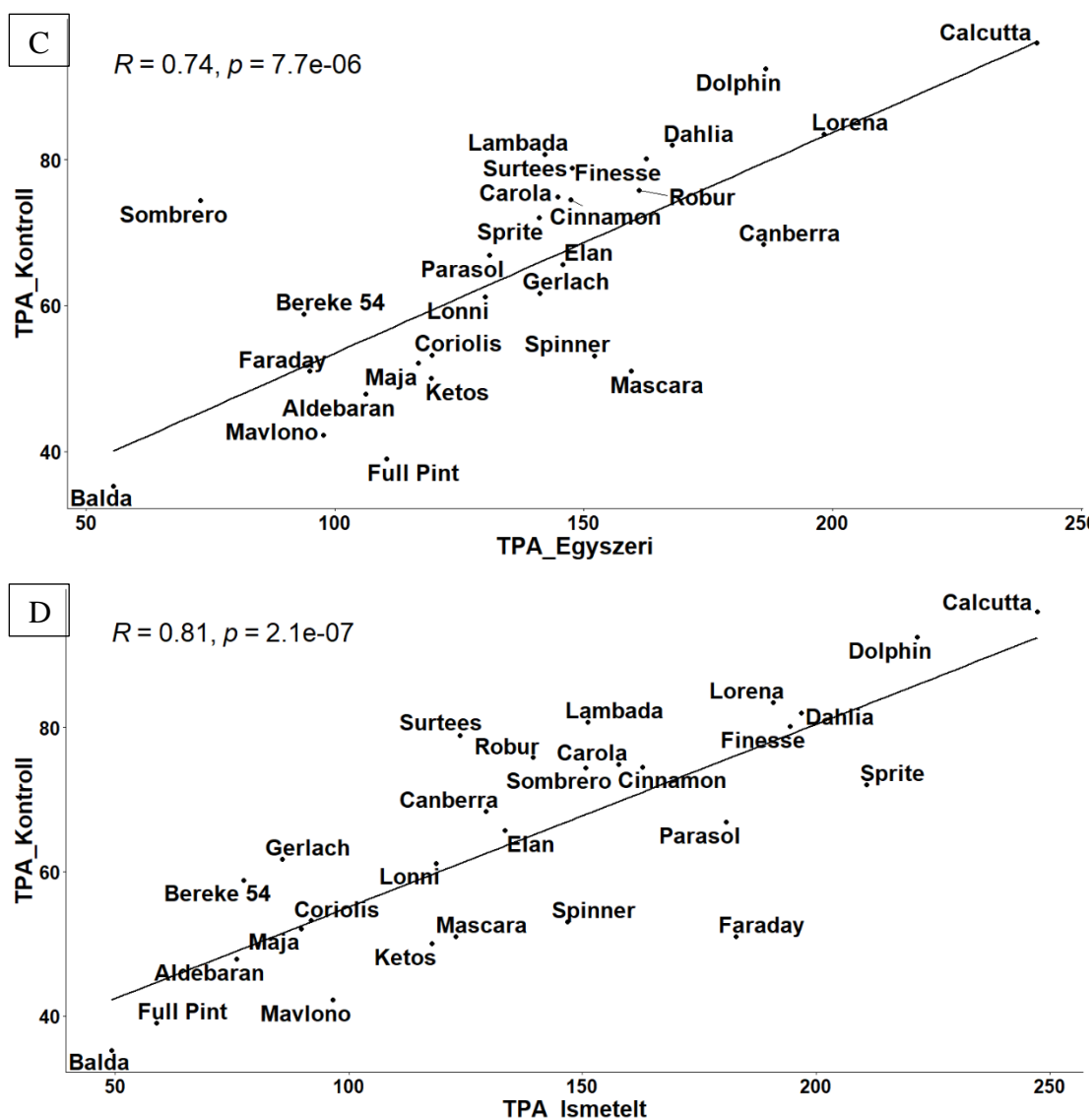
4.1.6.2. Poliamin-tartalom változása szárazságstressz hatására

A stresszkezelések hatására mind a három vizsgált poliamin (putreszcín – PUT, spermidin – SPD és spermin – SPM) szintje megnőtt. Az átlagos putreszcín-tartalom az egyszeri és ismételt vízelvonás hatására 386 %-kal és 369 %-kal (4,9, illetve 4,7-szeresére) nőtt a kontrollhoz képest, ami szignifikáns szintű ($p \leq 0,001$) növekedést jelent (16. A. ábra). A spermidin mennyisége az egyszeri stressz hatására 9 %-kal, míg az ismételt stressz esetében 26 %-kal nőtt a kontrollhoz viszonyítva, ami szintén szignifikáns szintű ($p \leq 0,001$) eltérést jelent. Az átlagos spermin-tartalom pedig 80 %

és 78 %-kal nőtt a stresszkezelések hatására (ugyancsak magas fokú szignifikáns eltérés). A két stresszhatást vizsgálva a poliamin-tartalmak között nem volt kimutatható különbség (16. A. ábra). Ez alól kivételt jelentett a spermidin, amelynek szintje az ismételt stresszhatáskor volt a legmagasabb és szignifikáns szinten eltért az egyszeri kezelésétől és a kontrollétól is. A teljes poliamin-tartalom (TPA, a három vizsgált poliamin értékének az összege) több, mint a duplájára emelkedett a vízelvonások hatására. A kontroll növények esetében a spermin mennyisége volt legmeghatározóbb (47,4 %), csakúgy, mint az egyszeri (40,2 %) és az ismételt kezelés (39,7 %) esetében (16. B. ábra). A kontroll növényeknél magas spermidin-tartalom is kimutatható volt (34,8 %), ugyanakkor a putreszcín-tartalom csupán 17,9 % volt. Ezzel szemben az egyszeri és ismételt vízmegvonásos kezelés hatására a putreszcín mennyisége jelentős mértékben emelkedett (41,4 % és 37,6 %), míg a spermidin szintje alig változott (18,4 % és 22,7 %), rávilágítva a poliamin arányok változásának fontosságára. Korrelációanalízissel bizonyítottuk a kontroll és a kezelések közötti pozitív lineáris összefüggést (16. C-D. ábra). Következésképpen a fajták a kontroll kezelés során mért teljes poliamin-tartalmából következtetni lehet a vízelvonás utáni összes poliamin-tartalom mennyiségére. Megfigyelhető, hogy a zászlós levélben legnagyobb teljes poliamin-tartalommal rendelkező árpafajták ('Calcutta', 'Dolphin', 'Lorena', 'Dahlia', 'Lambada', 'Surtees') kisebb szemterméssel (GY) rendelkeztek (7. melléklet /M7/), mind a két kezelés esetében ($r = -0,53$, $p = 1,69e-09$; $r = 0,72$, $p = 6,68e-19$). A korreláció analízis eredménye alapján a kontroll putreszcín tartalom korrelációban állt a stresszkezelésen átesett növények putreszcín tartalmával ($r = 0,58$, $p = 0,0011$; $r = 0,77$, $p = 4,9e-07$), illetve a kezelések során mért putreszcín tartalom negatív korrelációban állt a terméshozammal ($r = -0,424$, $p = 3,13e-06$; $r = -0,6485$, $p = 1,06e-14$).



(folyt.)



16. ábra. (A) A poliamin-tartalom alakulása a stresszkezelések (egyszeri és ismételt vízmegvonás) hatására, (B) a teljes poliamin-tartalom összetétele a kontrollban és a stresszkezelések során, illetve a vizsgált árpafajták eloszlása az (C) egyszeri és az (D) ismételt stresszkezelések teljes poliamin-tartalma (TPA) alapján, a kontroll függvényében. A szignifikáns kapcsolatot a $***p \leq 0,001$ valószínűségi szint jelöli.

4.1.7. Kontrollált klímakamrás szárazságstressz kísérletben mért élettani komponensek eredményeinek megvitatása

Kontrollált klímakamrás kísérletünk eredményei megerősítették, hogy az egyszeri és az ismételt szárazságstressz hatására jelentős változások történtek az árpa élettani folyamataiban. A fotoszintetikus rendszer működésével kapcsolatos paraméterek mérése során a vizsgálatok szignifikáns csökkenést mutattak a kontrollhoz képest. Ennek alapján a vizsgált fajtákban meghatározó volt a fotoszintézis

sztómák általi gátlása, amely az egyik jele a szárazságstressz okozta korlátozó folyamatoknak (IZANLOO et al., 2008). A sztómakonduktancia (GS) és az evaporáció (EVAP) mellett a zászlóslevelek relatív víztartalma is határozott visszaesést mutatott, ami arra utal, hogy a növények nem tudták megakadályozni a víz elpárolgását a levelekből. Ezt a jelenséget korábbi kutatások eredményei is alátámasztják (ROBREDO et al., 2007, 2010; BELLO et al., 2022; FERIOUN et al., 2022). Az elemzések során pozitív korrelációs viszonyt mutattunk ki a relatív víztartalom és a fotoszintetikus paraméterek között is. Az egyszeri és ismételt stresszhatás között nem volt szignifikáns különbség a fotoszintézis vizsgált paramétereit tekintve.

A zászlóslevelek klorofilltartalma a vízelvonás hatására jelentős mértékben csökkent, amely jól korrelált a fotoszintézis paramétereinek változásával. A szárazságstressz utolsó napján mért SPAD értékek szignifikánsan alacsonyabbak voltak a kontrollhoz képest. POUR ABOUGHADAREH et al. (2013), illetve FERIOUN et al. (2022) szintén határozott csökkenést mértek a SPAD értékekben szárazságstressz hatására. ALGHABARI és IHSAN (2018) kísérletében a virágzás alatt történt vízelvonás következtében 29 és 41 %-kal csökkent a levelek klorofilltartalma. Az általunk alkalmazott vízelvonást (egyszeri és ismételt) követően a klorofilltartalom visszaállt a kontrollal csaknem megegyező szintre, és a maximális SPAD értékekben sem volt különbség a kontroll és a kezelt növények között. Korábbi kutatások már leírták, hogy a SPAD érték alkalmas lehet arra, hogy jellemezzük a stresszhatás mértékét (LI et al., 2006; KALAJI és GUO, 2008; ALAEI, 2011; ISLAM et al., 2014; MONOSTORI et al., 2016; EL-SHAWY et al., 2017). Eredményeink is megerősítik ezt a megállapítást.

A poliaminok, mint védővegyületek szintje stresszhatásra megemelkedik (GROPPA és BENAVIDES, 2008; FAROOQ et al., 2009b; ZHOU és YU, 2010). A fitotroni kísérletünkben vizsgált három poliamin, a putreszcin, spermidin és spermin, szintje szintén növekedést mutatott a vízmegvonások hatására. Az átlagos putreszcin-tartalom az egyszeri és ismételt vízelvonás hatására csaknem 400 %-kal, az átlagos spermidin mennyisége az ismételt stressz esetében 26 %-kal, míg az átlagos spermin-tartalom pedig közel 80 %-kal nőtt a kontrollhoz képest. Megfigyeltük, hogy a spermidin szintje az ismételt stresszhatáskor volt a legnagyobb, míg a spermin mennyisége mindkét kezelésben meghatározó volt. Továbbá kimutattuk, hogy a kontroll növényeknél a relatíve nagyobb spermidin-tartalom mellett (34,8 %) a putreszcin mennyisége csupán 17,9 % volt. Ezzel szemben az egyszeri és ismételt vízmegvonásos kezelés hatására a putreszcin-tartalom jelentős mértékben emelkedett

(41,4 % és 37,6 %), ami által a vizsgált poliaminok arányai a teljes poliamin-tartalomban megváltoztak. Ez megerősítheti azt a feltevést, miszerint a spermidin és spermin szintézisének fokozódásához a putreszcin mennyiségének megemelkedése szükséges (CAPELL et al., 2004). Az eredményeink alapján elmondható, hogy a legnagyobb teljes poliamin-tartalommal rendelkező árpafajták ('Calcutta', 'Dolphin', 'Lorena', 'Dahlia', 'Lambada', 'Surtees') kisebb szemterméssel (GY) rendelkeztek, mind a két kezelés esetében. Szakirodalmi adatok alapján árpában csak kevés információ áll rendelkezésre a szárazságstressz hatására bekövetkező poliaminszint változásokkal kapcsolatban. Búza esetében megfigyelték, hogy a spermidin és a spermin jelentősen megnöveli a zeatin, a zeatin-ribozid és az abszcizinsav koncentrációját, illetve ezzel párhuzamosan csökken az endogén etilén szintézise is a szemekben, ami elősegíti ezek telítődését a szárazság alatt. A putreszcin megnöveli az etilénszintézis ütemét, ami túlzott abszcizinsav felhalmozódáshoz vezet a szemekben, amely később gátolja a szemtelítődés folyamatát a stressz alatt (YANG et al., 2016). Kísérletünkben a stresszkezelések hatására a putreszcin vált meghatározó vegyületté a teljes poliamin-tartalom szempontjából és a korreláció analízis alátámasztotta azt, hogy a növények zászlóslevelének putreszcin-tartalma és a terméshozam negatív korrelációban állnak egymással. Kísérletünkben a szárazságra érzékeny 'Dolphin' fajtában, az egyszeri és ismételt szárazságstressz után, a putreszcin mennyisége nagyobb volt, mint a toleráns csoportot alkotó fajtákban ('Aldebaran', 'Coriolis', 'Maja', 'Cinnamon', 'Full Pint', 'Mascara', 'Balda' és 'Beeke 54'). A szárazságra érzékeny csoport másik két tagjának ('Carola' és 'Surtees') mindkét stresszkezelés esetében magasabbra emelkedett a putreszcin-tartalma vízelvonás után, mint a toleráns 'Coriolis'-nak és 'Balda'-nak.

4.1.8. A fiziológiai mérések kapcsolata a termés-komponensekkel

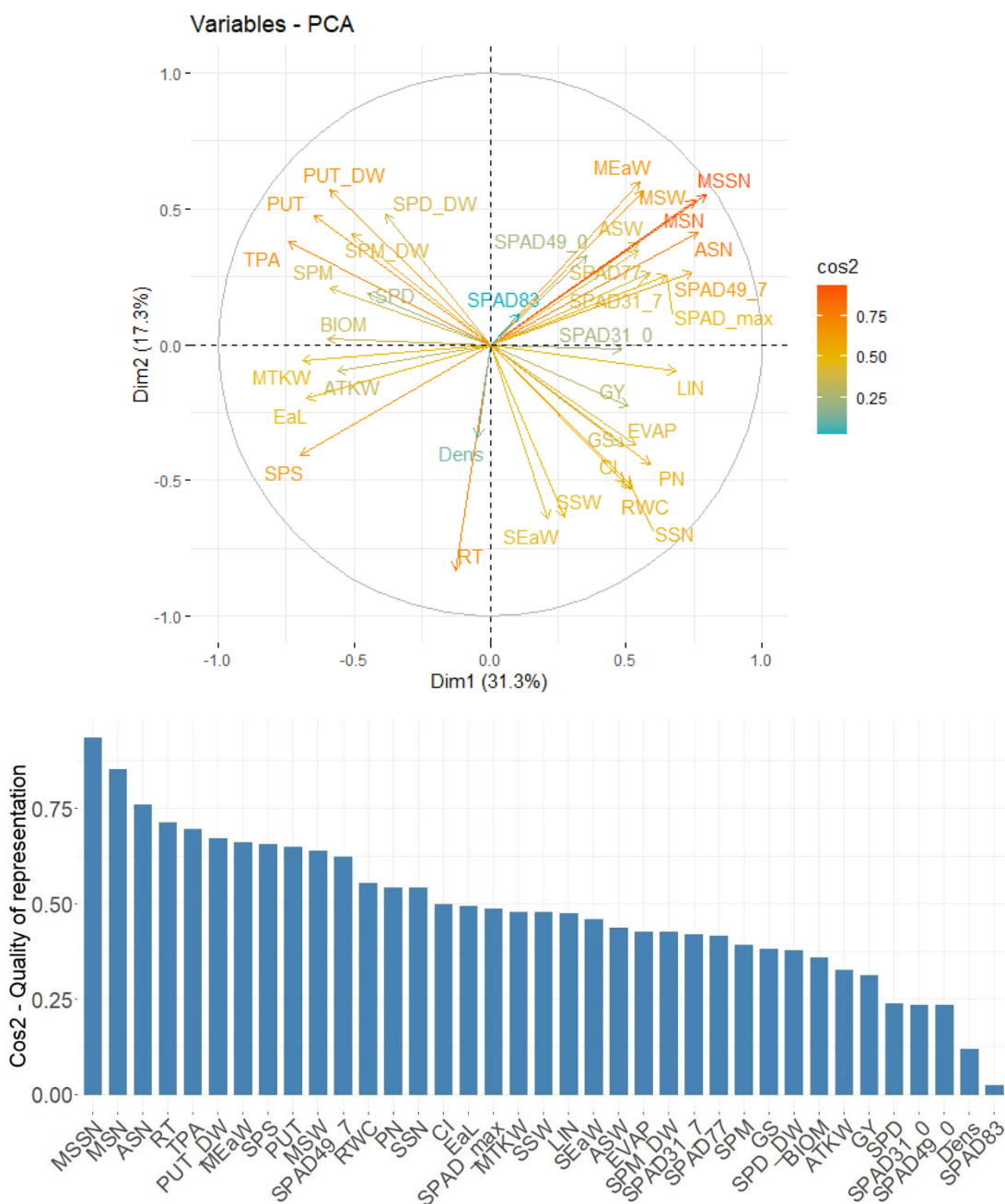
A vizsgált tulajdonságok közti kapcsolatrendszer főkomponens-elemzés (PCA) segítségével mutatjuk be, kezelésenként külön-külön (17-19. ábra). A biplot ábra kifejezi a vizsgált tulajdonságok közötti korrelációs viszonyt. Az ábrán közel elhelyezkedő tulajdonságok között pozitív, míg az átellenben lévők között negatív korreláció áll fenn. Az origótól való távolság kifejezi, hogy az adott paramétert az első két főkomponens milyen mértékben határozza meg. Minél távolabb helyezkedik el a kezdőponttól, annál pontosabban írható le a két komponens által.

A főkomponens-elemzés eredményei alapján, a kontroll kezelés adatainak vizsgálata során kilenc faktor sajátértéke volt egynél nagyobb, ezek együttesen a teljes variancia 90,9 %-t magyarázták. Az első főkomponens a variancia 31,3 %-át, míg a második faktor a 17,3 %-át magyarázta (17. ábra). Az első két komponens az összes kumulatív varianciának 48,6 %-t fedte le. A paraméterek \cos^2 értéke alapján a főkalász kalászkánkénti számszámát (MSSN) az első két komponens szinte teljes mértékben magyarázta ($\cos^2 = 0,93$). Továbbá a főkalász számszámát (MSN) és az átlagos számszámot (ASN) is jelentős mértékben meghatározta az első két komponens (MSN: $\cos^2 = 0,79$, ASN: $\cos^2 = 0,76$). A putreszcinnel, spermidinnel és sperminnel negatív korrelációban állt a fotoszintetikus aktivitással kapcsolatos paraméterek csoportja (EVAP, PN, GS és CI), a levelek relatív víztartalma (RWC), a mellékkalászok számszámát (SSW) és számszáma (SSN), a mellékkalászok tömege (SEaW), valamint a szemtermés (GY) (17. ábra).

Az egyszeri vízelvonással kezelt növények esetében nyolc főkomponensnek volt egy feletti a sajátértéke, amelyek összesen a teljes variancia 89,2 %-t magyarázták. A főkomponens-elemzés során az első komponens 41,6 %-át magyarázta a teljes varianciának, míg a második főkomponens 14 %-át, így összesen az első két főkomponens 55,6 %-át magyarázta a kumulatív varianciának (18. ábra). A \cos^2 értékek alapján a Dens (0,91), az MTKW (0,91), az MSW (0,90), az MEaW (0,88), az EaL (0,88), a GY (0,86), az SPS (0,85), az MSN (0,84) és a LIN (0,83) eredményeit az első két komponens nagymértékben meghatározta. A poliamin-tartalommal kapcsolatos paraméterek (PUT, SPD, SPM, TPA) egy csoportot alkottak, amely negatív korrelációban állt a mellékkalászok számszámával (SSW), mellékkalászok tömegével (SEaW), mellékkalászok számszámával (SSN), a reprodukív hajtások számával (RT) és a fotoszintézis paramétereivel GS, EVAP, PN, SPAD_max (18. ábra).

Az ismételt vízmegvonásos kezelés esetében hét főkomponens sajátértéke volt 1 felett, amelyek összesen a teljes variancia 87 %-át magyarázták. Az első főkomponens 40,6 %-át alkotta a teljes kumulatív varianciának, míg a második főkomponens 16,6 %-ban határozta meg ezt a paramétert (19. ábra). Összesen az első két főkomponens 57,2 %-ot képviselt. A \cos^2 értékek alapján az összes poliamin-tartalmat – TPA (0,86), a szemtermést – GY (0,85), mellékkalászok tömegét – SEaW (0,83), a főkalász tömegét – MEaW (0,82), a mellékkalászok számszámát – SSW (0,81) az első két komponens csaknem teljes mértékben meghatározta. Ezek közül a

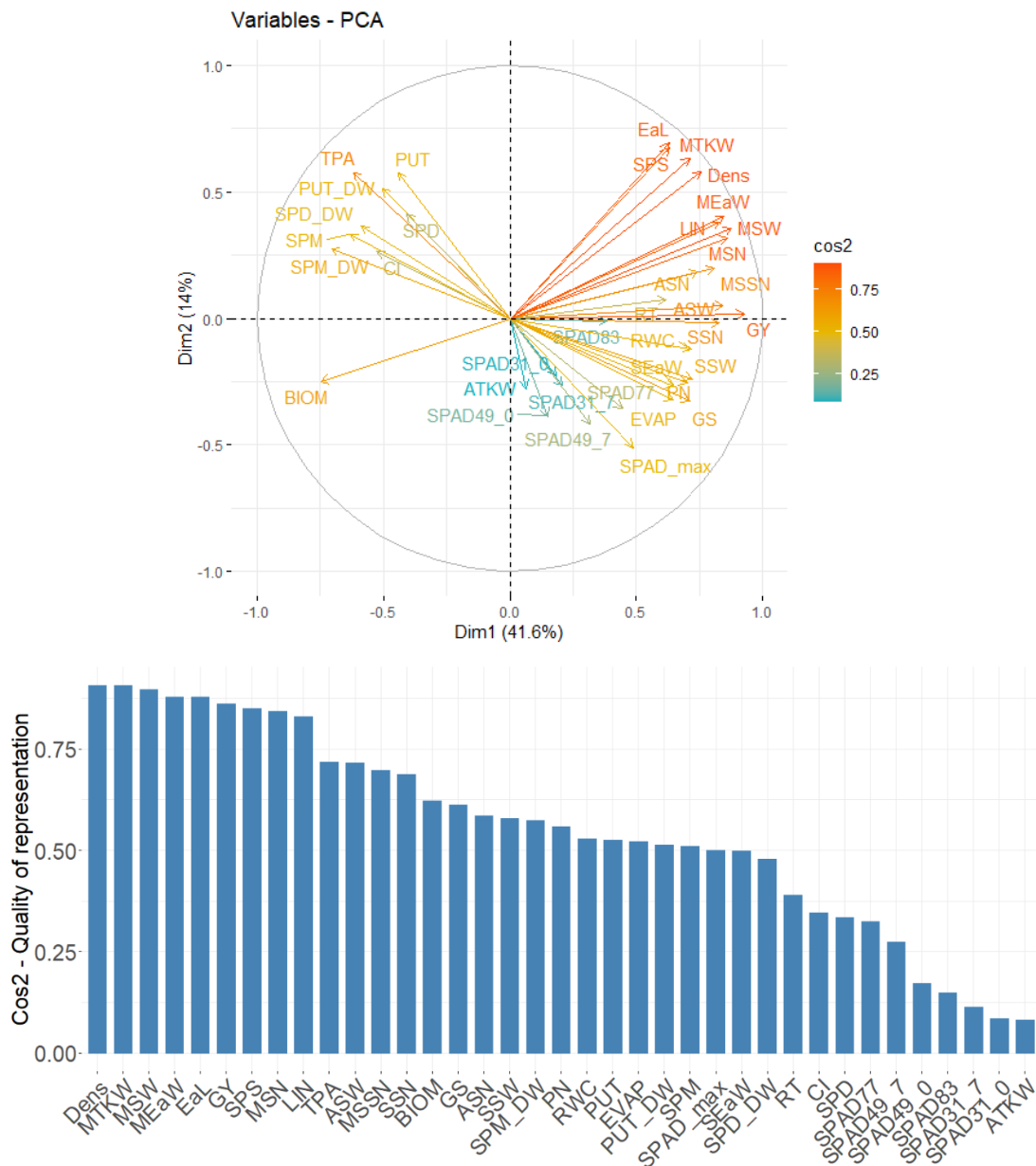
paraméterek közül a TPA, valamint a SEaW és az SSW negatív korrelációban álltak egymással (19. ábra).



17. ábra. A kontroll főkomponens-elemzése (PCA) a fiziológiai és terméskomponensek függvényében, illetve a vizsgált tulajdonságok első két főkomponens általi meghatározottsága (\cos^2 értékek).

(ASN: átlagos kalászonkénti szemszám, ASW: átlagos kalászonkénti szemtömeg, ATKW: átlagos ezerszemtömeg, BIOM: föld feletti biomassza tömege, CI: sejtközötti tér szén-dioxid koncentrációja, Dens: főkalász kalászsűrűsége, EaL: főkalász hossza, EVAP: evaporáció, GS: sztóma konduktancia, GY: szemtermés, LIN: utolsó szártag hossza, MeaW: főkalász tömege, MSSN: főkalász kalászkánkénti szemszáma, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szemtömege, MTKW: főkalász ezerszemtömege, PN: nettó fotoszintetikus ráta, PUT: putreszcín mennyisége, PUT_DW: putreszcín mennyisége szárazanyagra vetítve, RT: reproduktív hajtások száma, RWC: relatív víztartalom, SeaW: mellékalászkok tömege, (folyt.)

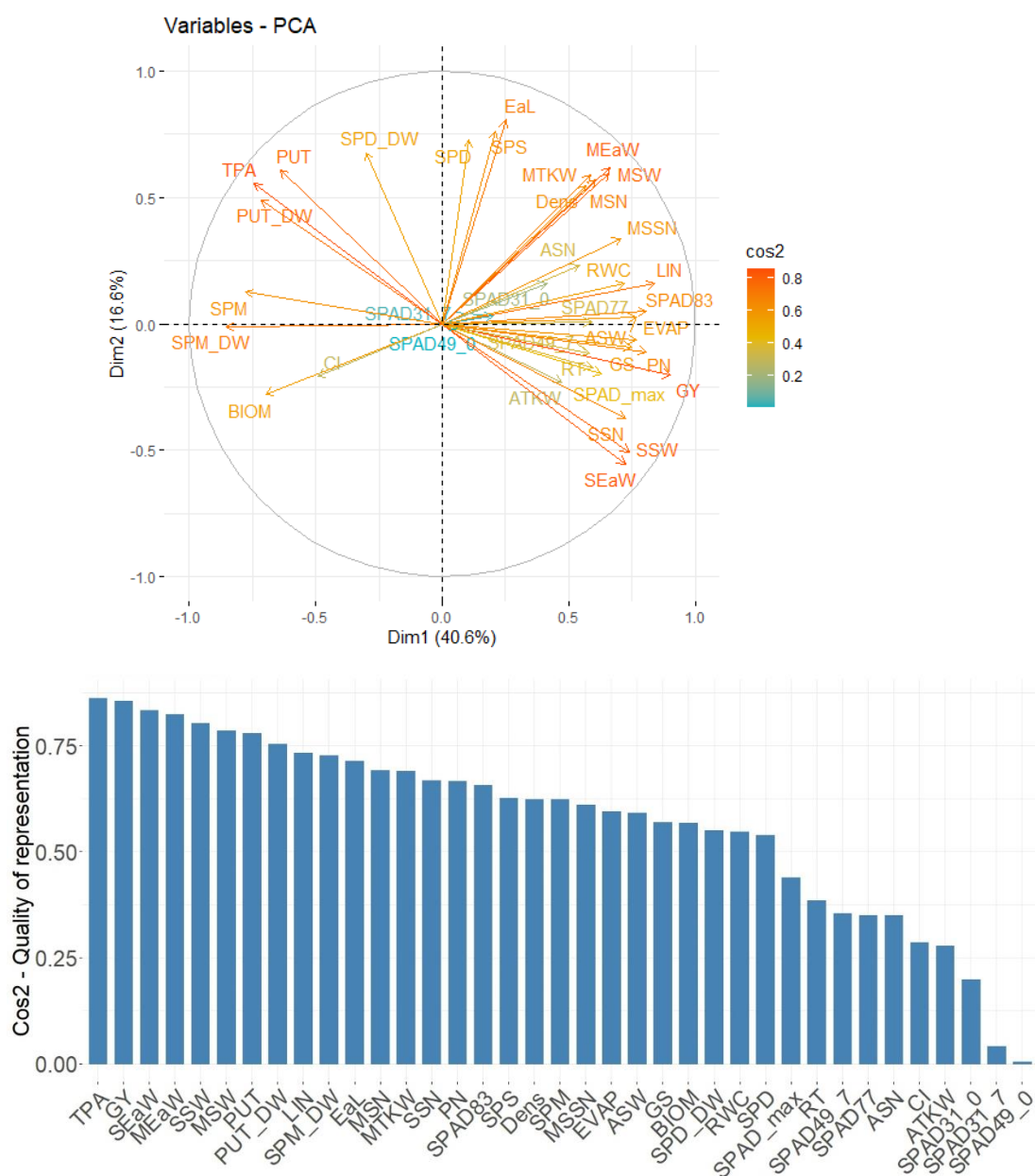
SPAD31_0: SPAD érték Z31 fejlődési stádiumban, SPAD31_7: SPAD érték Z31 fejlődési stádiumban stressz után, SPAD49_0: SPAD érték Z49 fejlődési stádiumban, SPAD49_7: SPAD érték Z49 fejlődési stádiumban stressz után, SPAD77: SPAD érték Z77 fejlődési stádiumban, SPAD83: SPAD érték Z83 fejlődési stádiumban, SPAD_max: maximális SPAD érték, SPD: spermidin mennyisége, SPD_DW: spermidin mennyiség szárazanyagra vetítve, SPM: spermin mennyisége, SPM_DW: spermin mennyisége szárazanyagra vetítve, SPS: főkalász kalászkaszáma, SSN: mellékalász szemszáma, SSW: mellékalászok szemtömege, TPA: összes poliamin-tartalom).



18. ábra. Az egyszeri stresszkezelés főkomponens-elemzése (PCA) a fiziológiai és termékkomponensek függvényében, illetve a vizsgált tulajdonságok első két főkomponens általi meghatározottsága (\cos^2 értékek).

(ASN: átlagos kalásonkénti szemszám, ASW: átlagos kalásonkénti szemtömeg, ATKW: átlagos ezerszemtömeg, BIOM: föld feletti biomassa tömege, CI: sejtközötti tér szén-dioxid koncentrációja, Dens: főkalász kalászsűrűsége, EaL: főkalász hossza, EVAP: evaporáció, GS: sztóma konduktancia, GY: szemtermés, LIN: utolsó szártag hossza, MeaW: főkalász tömege, MSSN: főkalász kalászkánkénti szemszáma, (folyt.)

MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szentömege, MTKW: főkalász ezerszentömege, PN: nettó fotoszintetikus ráta, PUT: putreszcín mennyisége, PUT_DW: putreszcín mennyisége szárazanyagra vetítve, RT: reprodukív hajtások száma, RWC: relatív víztartalom, SeaW: mellékkalászok tömege, SPAD31_0: SPAD érték Z31 fejlődési stádiumban, SPAD31_7: SPAD érték Z31 fejlődési stádiumban stressz után, SPAD49_0: SPAD érték Z49 fejlődési stádiumban, SPAD49_7: SPAD érték Z49 fejlődési stádiumban stressz után, SPAD77: SPAD érték Z77 fejlődési stádiumban, SPAD83: SPAD érték Z83 fejlődési stádiumban, SPAD_max: maximális SPAD érték, SPD: spermidin mennyisége, SPD_DW: spermidin mennyiség szárazanyagra vetítve, SPM: spermin mennyisége, SPM_DW: spermin mennyisége szárazanyagra vetítve, SPS: főkalász kalászkaszáma, SSN: mellékkalász szemszáma, SSW: mellékkalászok szentömege, TPA: összes poliamin-tartalom).



19. ábra. Az ismételt stresszkezelés főkomponens-elemzése (PCA) a fiziológiai és terméskomponensek függvényében, illetve a vizsgált tulajdonságok első két főkomponens általi meghatározottsága (\cos^2 értékek). (folyt.)

(ASN: átlagos kalászonkénti szemszám, ASW: átlagos kalászonkénti szentömeg, ATKW: átlagos ezerszentömeg, BIOM: föld feletti biomassza tömege, CI: sejtközötti tér szén-dioxid koncentrációja, Dens: főkalász kalászsűrűsége, EaL: főkalász hossza, EVAP: evaporáció, GS: sztóma konduktancia, GY: szemtermés, LIN: utolsó szártag hossza, MeaW: főkalász tömege, MSSN: főkalász kalászkánkénti szemszáma, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szentömege, MTKW: főkalász ezerszentömege, PN: nettó fotoszintetikus ráta, PUT: putreszcin mennyisége, PUT_DW: putreszcin mennyisége szárazanyagra vetítve, RT: reproduktív hajtások száma, RWC: relatív víztartalom, SeaW: mellékkalászok tömege, SPAD31_0: SPAD érték Z31 fejlődési stádiumban, SPAD31_7: SPAD érték Z31 fejlődési stádiumban stressz után, SPAD49_0: SPAD érték Z49 fejlődési stádiumban, SPAD49_7: SPAD érték Z49 fejlődési stádiumban stressz után, SPAD77: SPAD érték Z77 fejlődési stádiumban, SPAD83: SPAD érték Z83 fejlődési stádiumban, SPAD_max: maximális SPAD érték, SPD: spermidin mennyisége, SPD_DW: spermidin mennyiség szárazanyagra vetítve, SPM: spermin mennyisége, SPM_DW: spermin mennyisége szárazanyagra vetítve, SPS: főkalász kalászkaszáma, SSN: mellékkalász szemszáma, SSW: mellékkalászok szentömege, TPA: összes poliamin-tartalom).

4.1.9. Fiziológiai paraméterek és a terméskomponensek közti kapcsolatrendszer eredményeinek megvitatása

Az élettani- és terméskomponensek közötti kapcsolatrendszerrel kapcsolatban az alábbi megállapításokat tehetjük. A poliamin-tartalommal kapcsolatos paraméterek (PUT, SPM, SPD, TPA) egy csoportot alkottak, amely negatív korrelációban állt a fotoszintetikus aktivitással kapcsolatos paraméterek csoportjával (EVAP, PN, GS, CI, SPAD_max), a levelek relatív víztartalmával (RWC), a mellékkalászok szentömegével és -szemszámával (SSW és SSN), a mellékkalászok tömegével (SEaW), valamint a szemterméssel (GY). Ezzel szemben FAROOQ et al. (2009b) azt állapította meg, hogy a poliaminok (putreszcin, spermidin, spermin) exogén alkalmazása, rizs növényeken, növeli a levelek víztartalmát és a fotoszintézis mértékét, ezáltal javítja a szárazságtoleranciát. YANG et al. (2008) szintén rizsen végzett kísérletében a vízelvonás következtében megemelkedett poliamin-tartalom (spermidin és spermin) szignifikáns pozitív korrelációban állt a szentömeggel. Megfigyelhető volt, hogy míg a sejtközötti tér szén-dioxid koncentrációja (CI) a kontroll esetében a mellékkalász szemszám és szentömeg paramétereivel (SSN és SSW) mutatott szoros kapcsolatot, addig az egyszeri vízmegvonásos kísérletben a poliaminokkal, az ismételt kezelésben pedig a biomasszával (BIOM) alkotott egy csoportot.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A szárazságstressz, mint abiotikus stresszfaktor különböző árpafajtákra gyakorolt hatását vizsgáltuk kontrollált körülmények között. A klímaváltozás következtében az aszály már napjainkban is az egyik leggyakrabban előforduló stressztényezővé vált a növénytermesztésben és az előrejelzések szerint a szerepe még inkább előtérbe kerülhet a jövőbeli környezeti körülmények között. Ennélfogva fontos feladat a szárazságstressz szántóföldi növényekre gyakorolt élettani, biokémiai és molekuláris genetikai hatásainak vizsgálata. Eredményeink megerősítik, hogy a kontrollált klímakamrás kísérlet adatai hozzájárulhatnak ahhoz, hogy átfogóbb képet kapjunk a vízmegvonás komplex hatásairól.

A 28 genetikailag diverz őszi árpa fajtából álló populáción végzett kísérletünk eredményeképpen, a kiemelt morfológiai-és terméskomponenseket meghatározó tulajdonságok felvételezésével közelebb kerültünk ahhoz, hogy megértsük az őszi árpafajták különböző túlélési stratégiáit.

A terméskomponensek és morfológiai tulajdonságok vizsgálata során elkülönítve kezeltük a két-illetve hatsoros árpa genotípusok eredményeit, azonban a válaszreakciók között nem találtunk eltérést, amelyből arra következtethetünk, hogy a szárazságstressz okozta termésmennyiség változásban nincs meghatározó szerepe a kalásztípusnak. Az élettani vizsgálatok eredményeiből kiderült, hogy a fotoszintetikus aktivitást jellemző és befolyásoló paraméterek szignifikáns szintű csökkenést mutattak, ami alapján megállapítható, hogy az árpára gyakorolt stresszhatás következményeként a sztóma általi fotoszintézis gátlás meghatározó volt. Kimutattuk, hogy míg a kontroll növényeknél a magas spermidin- és spermin-tartalom mellett a putreszcin mennyisége jelentősen alacsonyabb volt, azonban az egyszeri és ismételt vízmegvonásos kezelés hatására a putreszcin-tartalom jelentős mértékben megnőtt. A megemelkedett putreszcin szint a szemtelítődés folyamatára negatív hatást fejt ki a szárazságstressz alatt, szemben a spermidinnel és a sperminnel, amelyek serkentik ezt a folyamatot. Következésképp a szárazság alatti szemtelítődés fiziológiai szabályozásában a hormonok egymás közötti kölcsönhatása fontos szerepet játszik, aminek tanulmányozása kiemelt feladat lehet. Összességében elmondható, hogy a vizsgált tulajdonságok esetében a két különböző stresszkezelés eredményei között nem, vagy csak minimális volt a különbség. Ebből arra következtethetünk, hogy nem alakult ki a fajtákban priming (edződés) hatás, illetve, hogy elég egy komoly stresszhatás ahhoz, hogy a genetikailag kódolt termésmennyiség szignifikáns szinten

csökkenjen. További vízelvonás hatására már nem tapasztalható újabb, jelentős terméshozambeli veszteség. A szárazságstressz vonatkozásában a priming hatásról csak kevés információ áll rendelkezésre az árpában, ezért ezt érdemes lenne a jövőben mélyrehatóbban is vizsgálni. További kutatásra adhat okot a priming hatás transzgenerációs vizsgálata is, illetve a különböző molekuláris genetikai vizsgálatok szintén meghatározó eredményeket hozhatnak.

Növénytermesztési szempontból azok a fajták lesznek leginkább hasznosíthatók a változó körülmények között, amelyek képesek lesznek szárazságtűrő és regenerálódó képességüket összehangolni. Vizsgálataink során ennek a kritériumnak leginkább az ‘Aldebaran’, a ‘Balda’, a ‘Bereke 54’, a ‘Cinnamon’, a ‘Coriolis’, a ‘Full Pint’, a ‘Maja’ és a ‘Mascara’ fajták feleltek meg, így ezeket javasoljuk szülőpartnerként a szárazságtoleráns árpaajták nemesítéséhez. A toleranciához olyan másodlagos tulajdonságok (pl. poliamin-tartalom) is hozzájárulnak, amelyek fontos szerepet játszanak a termésképzésben is, ezáltal összefüggésben állnak az alkalmazkodóképességgel.

Az árpa szárazságstressz-tűrésének növelése érdekében javasoljuk egy még szélesebb fajtakörön végzett részletes fenotípusos vizsgálatot, annak érdekében, hogy megtaláljuk a legjobb keresztezési partnereket. Fontosnak tartanánk megvizsgálni az általunk leírt szárazságstressz-toleráns fajták poliamin szintézisért felelős génjeinek expressziós mintázatát is, illetve ezek kapcsolatrendszerének tanulmányozását egy komplex szárazságstressz tesztelő kísérletben. Úgy gondoljuk, hogy a genetikailag távoli, de jó aszálytűrő genotípusok keresztezésével megvalósuló új nemesítési programok lehetnek a legsikeresebbek az árpa vízmegvonással szembeni ellenállóság javítására.

6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Megállapítottuk, hogy a két- és hatsoros kalásztípusú őszi árpafajták szárazságstressz-tűrőképessége a vizsgált fajtakörön belül statisztikailag azonos.
2. Az egyszeri és az ismételt stressz a termésképzéssel kapcsolt paramétereket szignifikancia határon belül, azonos mértékben befolyásolta. Ennélfogva ismételt szárazságstressz esetében nem alakult ki szomatikus priming hatás az általunk vizsgált fajtákban.
3. Megállapítottuk, hogy vízhiányos állapotban a túlzott földfeletti biomassa termelés negatív kölcsönhatásban áll a szemtermés képzésével, ami a terméskomponensek szignifikáns csökkenésében mutatkozik meg, kontrollált körülmények között.
4. A szárazságstresszre adott válaszreakció alapján az általunk vizsgált 28 árpafajta három csoportot alkotott, amelyek közül egy csoport erős mértékű stressz érzékenységet mutatott a jelentős terméseszkökenés által, míg két csoportnál viszonylagos stressztoleranciát állapítottunk meg.
5. A vizsgált árpafajták eltérő stratégiával rendelkeztek a szárazságstressz hatásának mérséklése szempontjából. Az első csoport tagjai a mellékkalászok szemszámát és szemtömegét próbálták megőrizni (mérsékelt toleráns). A második csoportba olyan genotípusok tartoztak, amelyek képesek voltak megőrizni a főkalász szemszámát és -szemtömegét párhuzamosan azzal, hogy fenntartották a reprodukív oldalhajtások számát is (toleránsabb). Mind a két típus megjelent mindkét kezelésben (egyszeri és ismételt vízmegvonás), de eltérő intenzitással.
6. A vizsgált 28 árpafajta poliamin-tartalmának vizsgálata során kimutattuk, hogy más gabonafajokhoz (pl. búza) hasonlóan a stressz hatására megemelkedett putreszcín szint negatív hatást fejtett ki a szemtelítődés folyamatára. A putreszcín szint markerként használható a szárazságtűrésre, mert azok a fajták, amelyeknek kontroll körülmények között magasabb volt a putreszcín tartalma, kevésbé voltak ellenállóak a szárazságstresszel szemben.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A globális klímaváltozás következtében a szélsőséges időjárási jelenségek (ilyen például a magas hőmérséklet és az aszály) Magyarországon is egyre gyakoribbak lehetnek. Ezek közül a szárazság az egyik legsúlyosabb hatású abiotikus stresszfaktor. Mivel jelentős negatív hatást gyakorolhat a növénytermesztésre is – gondoljunk csak a terméshezam veszteségre –, tanulmányozása egyre nagyobb hangsúlyt kap. Mivel a szárazságstressz-tolerancia egy komplex tulajdonság, ezért vizsgálata komoly kihívás elé állítja a kutatókat. Egyrészt kizárólag a terméshezamon alapuló toleránsabb fajták kiválasztása sokszor nehéz feladat, mivel a genotípus és a környezet közötti kölcsönhatások nagyfokú varianciája és a genotípus stresszkörülmények között adott válaszreakcióinak alacsony változékonysága miatt általában ez a paraméter alacsony örökölhetőséggel (heritabilitás) rendelkezik. Emellett pedig komplex fiziológiai, biokémiai és molekuláris genetikai folyamatok együttes szabályozása alatt áll.

Annak érdekében, hogy a jövőben a hozamvesztések csökkenthetőek legyenek, egy nagy genetikai diverzitással rendelkező, 190 genotípusból álló fajtakörből filogenetikai vizsgálatokkal kiválogattunk 28 árpafajtát, amelyeket kontrollált klímakamrás körülmények között vizsgáltunk kétféle szárazságstressz-kezeléssel. A fő célunk az volt, hogy összehasonlítsuk a különböző árpafajták morfológiai tulajdonságaiban, terméskomponenseiben, illetve élettani folyamataiban a szárazságstressz hatására bekövetkező változásokat, egyszeri és ismételt vízmegvonást alkalmazva.

A vizsgált morfológiai- és terméskomponensek eredményei alapján megállapítottuk, hogy bár a vízmegvonás komoly hatással volt az árpa ezen komponenseire, azonban a két különböző (egyszeri és ismételt) stresszkezelés eredményei között nem tudtunk kimutatni szignifikáns eltérést, így a stresszhatás ismétlése nem okozott újabb, jelentős mértékű termésnövekedést.

Az élettani paraméterek vizsgálata során kimutattuk, hogy a zászlóslevelek relatív víztartalma és klorofilltartalma is szignifikánsan csökkent a vízelvonás hatására. Leírtuk, hogy a szárazságstressz-hatás következményeként a sztóma általi fotoszintézis gátlás árpában meghatározó volt. Megerősítettük, hogy a SPAD érték alkalmas lehet a stresszhatás mértékének jellemzésére. Kimutattuk, hogy a kontroll növényeknél a magas spermidin- és spermin-tartalom mellett a putreszcin mennyisége jelentősen kisebb volt. Ezzel szemben az egyszeri és ismételt vízmegvonásos kezelés

hatására a putreszcin-tartalom szignifikáns mértékben megnőtt. A putreszcin a szemtelítődés folyamatára negatív hatást fejt ki a szárazságstressz alatt, szemben a spermidinnel és a sperminnel, amelyek serkentik ezt a folyamatot.

Mindkét kezelés esetében a hierachikus klaszteranalízissel – melynek során a részletes fenotípusos adatokat elemeztük – három csoportra osztható a fajtakör. Az árpafajták egy része a főkalász szemszámának és szemtömegének megőrzésére fordította a megtermelt asszimilátumokat párhuzamosan a reproduktív oldalhajtások fenntartásával (toleránsabb), míg egy másik csoport az oldalkalászok szemszámára és szemtömegére összpontosított (mérsékelten toleráns). A fajták fennmaradó része pedig érzékenyen, jelentős termésnövekedéssel reagált a vízelvonásra.

8. SUMMARY

As a consequence of global climate change, extreme weather events – such as unusually high temperatures and droughts – are becoming increasingly frequent in Hungary as well. Among these, drought is one of the most severe abiotic stress factor, since it can have a significant negative impact on crop production – consider, for instance, yield losses – its study is receiving growing increased attention. Because drought stress tolerance is a complex trait, investigating it presents quite a considerable challenge for researchers. On the one hand, selecting more tolerant varieties based on yield is often difficult due to the high variance of genotype \times environment interactions and the generally low variability of genotypic responses under stress conditions, which usually results in low heritability of this trait. On the other hand, it is regulated by a combination of complex physiological, biochemical, and molecular genetic processes.

In order to reduce yield losses in the future, we selected 28 barley varieties from a genetically diverse pool of 190 genotypes using phylogenetic analysis. These varieties were examined under controlled climate chamber conditions using two types of drought stress treatments. Our main goal was to compare how different barley varieties respond to drought stress in terms of morphological traits, yield components, and physiological processes, applying both single and repeated water withdrawal.

Based on the results of the examined morphological traits and yield components, we found that although water withdrawal had a significant impact on these components in barley, no significant differences could be detected between the two different stress treatments (single and repeated). Therefore, repeating the stress did not cause any further substantial yield reduction.

During the analysis of physiological parameters, we found that both the relative water content and chlorophyll content of the flag leaves decreased significantly due to water withdrawal. We described that the inhibition of photosynthesis through stomatal closure was a key consequence of drought stress in barley. We also confirmed that the SPAD value can be a useful indicator for characterizing the extent of drought stress effects. Furthermore, we demonstrated that in control plants, high levels of spermidine and spermine were accompanied by significantly lower amounts of putrescine. In contrast, as a result of both single and repeated water withdrawal treatments, the putrescine content increased significantly. Putrescine was found to have a negative effect on the grain-filling process under drought stress, in contrast to spermidine and spermine, which stimulate this process.

In both treatments, hierarchical cluster analysis based on detailed phenotypic data revealed that the variety set could be divided into three groups. One group of varieties allocated assimilates to maintaining the number and weight of grains on the main ear while also sustaining reproductive tillers, indicating higher drought tolerance. A second group focused more on preserving the grain number and weight of side ears, showing moderate tolerance. The remaining varieties responded sensitively to water withdrawal, resulting in significant yield losses.

9. MELLÉKLETEK

M.1. Irodalomjegyzék

ABDOLSHAHI, R., SAFARIAN, A., NAZARI, M., POURSEYEDI, S., MOHAMADI-NEJAD, G. (2013): Screening drought-tolerant genotypes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using different multivariate methods. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 59 (5) 685-704. p.

ABID, M., TIAN, Z., ATA-UL-KARIM, S. T., CUI, Y., LIU, Y., ZAHOOR, R., JIANG, D., DAI, T. (2016): Nitrogen nutrition improves the potential of wheat (*Triticum aestivum* L.) to alleviate the effects of drought stress during vegetative growth periods. *Frontiers in Plant Science*, 7, 981.

ABID, M., TIAN, Z., ZAHOOR, R., ATA-UL-KARIM, S. T., DARYL, C., SNIDER, J. L., DAI, T. (2018): Pre-drought priming: A key drought tolerance engine in support of grain development in wheat. *Advances in Agronomy*, 152, 51-85. p.

ABIOLA, O., ANGEL, J. M., AVNER, P., BACHMANOV, A. A., BELKNAP, J. K., BENNETT, B., BLANKENHORN, E. P., BLIZARD, D.A., BOLIVAR, V., BROCKMANN, G. A., BUCK, K. J., BUREAU, J-F., CASLEY, W. L., CHESLER, E. J., CHEVERUD, J. M., CHURCHILL, G. A., COOK, M., CRABBE, J. C., CRUSIO, W. E., DARVASI, A., HAAN, G., DERMANT, P., DOERGE, R. W., ELLIOT, R. W., FARBER, C. R., FLAHERTY, L., FLINT, J., GERSHENFELD, H., GIBSON, J. P., GU, J., GU, W., HIMMLEBAUER, H., HITZEMANN, R., HSU, H-C., HUNTER, K., IRAQI, F. F., JANSEN, R. C., JOHNSON, T. E., JONES, B. C., KEMPERMANN, G., LAMMERT, F., LU, L., MANLY, K. F., MATTHEWS, D. B., MEDRANO, J. F., MEHRABIAN, M., MITTELMANN, G., MOCK, B. A., MOGIL, J. S., MONTAGUTELLI, X., MORAHAN, G., MOUNTZ, J. D., NAGASE, H., NOWAKOWSKI, R. S., O'HARA, B. F., OSADCHUK, A. V., PAIGEN, B., PALMER, A. A., PEIRCE, J. L., POMP, D., ROSEMANN, M., ROSEN, G. D., SCHALKWYK, L. C., SELTZER, Z., SETTLE, S., SHIMOMURA, K., SHOU, S., SIKELA, J. M., SIEACUSA, L. D., SPEAROW, J. L., TEUSCHER, C., THREADGILL, D. W., TOTH, L. A., TOYE, A. A., VADASZ, C., ZANT, G. V., WAKELAND, E., WILLIAMS, R. W., ZHANG, H-G., ZOU, F., COMPLEX TRAIT CONSORTIUM. (2003): The nature and identification of quantitative trait loci: a community's view. *Nature Review Genetics*, 4 911-916.p.

ABOBATTA, W. F. (2019): Drought adaptive mechanisms of plants – a review. *Advances in Agriculture and Environmental Science*, 2 (1) 62-65. p.

AFSHARI-BEHBAHANIZADEH, S., AKBARI, G. A., SHAHBAZI, M., ALAHDADI, I., FARAHANI, L., TABATABAEE, S. A., GANJI, M. (2016): Qualitative and physical properties of barley grains under terminal drought stress conditions. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 18 (5) 1303-1317. p.

AIMAR, D., CALAFAT, M., ANDRADE, A. M., CARASSAY, L., ABDALA, G. I., MOLAS, M. L. (2011): Drought tolerance and stress hormones: from model organisms to forage crops. *Plants and Environment, InTech*, 137-164. p.

- AJALLI J., SALEHI, M. (2012): Evaluation of drought stress indices in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Annals of Biological Research*, 3 (12) 5515-5520. p.
- AJAYI, O. O., BREGITZER, P., KLOS, K., HU, G., WALLING, J. G., MAHALINGAM, R. (2023): QTL mapping of shoot and seed traits impacted by drought in barley using a recombinant inbred line Population. *BMC Plant Biology*, 23 283.
- ALAEI, M., FARBOODI, M., KHORSHIDI, M. B., ZAEIFIZADEH, M. (2010): Durum wheat land race screening for drought tolerance. *Middle-East Journal of Scientific Research*, 6 (3) 289-292. p.
- ALAEI, Y. (2011): The Effect of amino acids on leaf chlorophyll content in bread wheat genotypes under drought stress conditions. *Middle-East Journal of Scientific Research*, 10. 99-101. p.
- AL-AJLOUNI, Z. I., AL-ABDALLAT, A. M., AL-GHZAWI, A. L. A., AYAD, J. Y., ABU ELENEIN, J. M., AL-QURAAAN, N. A., P. BAENZIGER, P. S. (2016): Impact of pre-anthesis water deficit on yield and yield components in barley (*Hordeum vulgare* L.) plants grown under controlled conditions. *Agronomy*, 6 33. p
- ALCÁZAR, R., ALTABELLA, T., MARCO, F., BORTOLOTTI, C., REYMOND, M., KONCZ, C., CARRASCO, P., TIBURCIO, A. F. (2010): Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance. *Planta*, 231 1237-1249. p.
- ALCÁZAR, R., BITRIÁN, M., BARTELS, D., KONCZ, C., ALTABELLA, T., TIBURCIO, A.F. (2011): Polyamine metabolic canalization in response to drought stress in *Arabidopsis* and the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Plant Signaling & Behavior*, 6 (2) 243-250. p.
- ALCÁZAR, R., MARCO, F., CUEVAS, J. C., PATRÓN, M., FERRANDO, A., CARRASCO, P., TIBURCIO, A. F., ALTABELLA, T. (2006): Involvement of polyamines in plant response to abiotic stress. *Biotechnology Letters*, 28 1867-1876. p.
- ALGHABARI, F., IHSAN, M. Z. (2018): Effects of drought stress on growth, grain filling duration, yield and quality attributes of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Bangladesh Journal of Botany*, 47 (3) 421-428. p.
- ALKHALIDI, A., ASSAF, M. N., ALKAYLANI, H., HALAWEH, G., SALCEDO, F. P. (2023): Integrated innovative technique to assess and priorities risks associated with drought: impacts, measures/strategies, and actions, global study. *International Journal of Disaster Risk Reduction*, 94 103800
- AMIRJANI, M. R., MAHDIYEH, M. (2013): Antioxidative and biochemical responses of wheat. *Journal of Agricultural and Biological Science*, 8 291-301. p.
- ANJUM, F., YASEEN, M., RASOOL, E., WAHID, A., ANJUM, S. (2003): Water stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Effect on morphological characters. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 40.

- ANJUM, S. A., XIE, X-Y., WANG, L.-C., SALEEM, M. F., MAN, C., LEI, W. (2011): Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress, *African Journal of Agricultural Research*, 6 (9) 2026-2032. p.
- ARAUS, J. L., REZZOUK, F. Z., SANCHEZ-BRAGADO, R., APARICIO, N., SERRET, M.D. (2023): Phenotyping genotypic performance under multistress conditions: Mediterranean wheat as a case study. *Field Crops Research*, 303 109122.
- ARAUS, J. L., SLAFER, G. A., REYNOLDS, M. P. ÉS ROYO, C. (2002): Plant breeding and drought in C3 cereals: what should we breed for? *Annals of Botany*, 89 925-940. p.
- ARSHADI, A., KARAMI, E., SARTIP, A., ZARE, M. (2018): Application of secondary traits in barley for identification of drought tolerant genotypes in multi-environment trials. *Australian Journal of Crop Science*, 12.
- ASPINALL, D. (1965): The effects of soil moisture stress on the growth of barley: II. Grain Growth. *Australian Journal of Agricultural Research*, 16 265-275. p.
- ASPINALL, D., NICHOLLS P. B., MAY L. H. (1964): The effects of soil moisture stress on the growth of barley: I. Vegetative development and grain yield. *Australian Journal of Agricultural Research*, 15 729-745. p.
- AZHAND, M., SAEIDI, M., ABDOLI, M., KHAS-AMIRI, M. (2015): The impact of source limitations on yield formation, storage capacity and contribution of stem reserves to the growing grains of modern barley cultivars under post-anthesis water deficiency. *Plant Knowledge Journal*, 4 13-24. p.
- BABU, R.C., NGUYEN, B.D., CHAMARERK, V., SHANMUGASUNDARAM, P., CHEZHIAN, P., JEYAPRAKASH, P., GANESH, S., PALCHAMY, A., SADASIVAM, S., SARKARUNG, S. (2003): Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers. *Crop Science*, 43 (4) 1457-1469. p.
- BAIDYUSSEN, A., KHASSANOVA, G., UTEBAYEV, M., JATAYEV, S., KUSHANOVA, R., KHALBAYEVA, S., AMANGELDIYEVA, A., YERZHEBAYEVA, R., BULATOVA, K., SCHRAMM, C., ANDERSON, P., JENKINS, C.L.D., SOOLE, K.L., SHAVRUKOV, Y. (2024): Assessment of molecular markers and marker-assisted selection for drought tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Integrative Agriculture*, 23 (1) 20-38. p.
- BAENZIGER, P. S. (2016): Wheat Breeding and Genetics. *Reference Modul of Food Science*. online: https://www.researchgate.net/profile/P-Baenziger/publication/301263023_Wheat_Breeding_and_Genetics/links/5c0324c145851523d1569efa/Wheat-Breeding-and-Genetics.pdf. Lekérdezés időpontja: 2025.06.10.
- BAIK, B. K., ULLRICH, S. E. (2008): Barley for food characteristics, improvement and renewed interest. *Journal of Cereal Science* 48 (2) 233-242. 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) e0252070

- BALLA, K., RAKSZEGI, M., LI, Z., BÉKÉS, F., BENCZE, SZ., VEISZ, O. (2011): Quality of winter wheat in relation to heat and drought shock after anthesis. *Czech Journal of Food Sciences*, 29 (2) 117-128. p.
- BARATI, M., MAJIDI, M. M., MIRLOHI, A., PIRNAJMODINI, F., SHARIF-MOGHADDAM, N. (2015): Response of cultivated and wild barley germplasm to drought stress at different developmental stages. *Crop Science*, 55 2668-2681. p.
- BARNABÁS, B., JÄGER, K., FEHÉR, A. (2008): The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment*, 31 11-38. p.
- BARTHOLY J., PONGRÁCZ R. (Szerk.) (2013): Klímaváltozás. Budapest, Magyarország: ELTE Természettudományi Kar, 186 p.
- BASU, S., ROYCHOUDHURY, A., SAHA, P. P., SENGUPTA, D. N. (2010): Comparative analysis of some biochemical responses ,of three indica rice varieties during polyethylene glycol-mediated water stress exhibits distinct varietal differences. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32 551-563. p.
- BECK, E. H., FETTIG, S., KNAKE, C., HARTIG, K., BHATTARAI, T. (2007): Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *Journal of Biosciences*, 32 (3) 501-10. p.
- BELLO, Z. A., VAN RENSBURG, L. D., DLAMINI, P., TFWALA, C. M., TESFUHUNEY, W. (2022): Characterisation and effects of different levels of water stress at different growth stages in malt barley under water-limited conditions. *Plants*, 11 578. p.
- BENGTSSON, B.O. (1992): Barley genetics—not only here for the beer. *Trends in Genetics*, c8 (1) 3–5. p.
- BERÉNYI, A., BARTHOLY, J., PONGRÁCZ, R. (2023): Analysis of precipitation-related climatic conditions in European plain regions. *Weather and Climate Extremes*, 42. 100610.
- BHARGAVA, S., SAWANT, K. (2013): Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding*, 132 (1) 21-32. p.
- BIHARI Z. BABOLCSAI G. BARTHOLY J. FERENCZI Z. †GERHÁTNÉ KERÉNYI J. HASZPRA L. HOMOKINÉ UJVÁRY K. KOVÁCS T. LAKATOS M. NÉMETH Á. ET AL. KOCSIS K. (főszerk.) HORVÁTH G. KERESZTESI Z. NEMERKÉNYI ZS. (szerk.) (2018): Magyarország nemzeti atlasza [Budapest, Magyarország: MTA CSFK Földrajztudományi Intézet] (Éghajlat) (2. kötet) 187 p. 58-69. p.
- BITRIÁN, M., ZARZA, X., ALTABELLA, T., TIBURCIO, A. F., ALCÁZAR, R. (2012): Polyamines under abiotic stress: Metabolic crossroads and hormonal crosstalks in plants. *Metabolites*, 2 516-528. p.
- BLUM, A. (2011): Drought resistance—is it really a complex trait?. *Functional Plant Biology*, 38 753-757. p.

- BONNETT, O. T. (1966): Inflorescences of maize, wheat, rye, barley, and oats: their initiation and development. Urbana, IL: University of Illinois (Urbana-Champaign campus) Agricultural Experiment Station.
- BOULARD, T., ROY, J. C., POUILLARD, J. B., FATNASSI, H., GRISEY, A. (2017): Modelling of micrometeorology, canopy transpiration and photosynthesis in a closed greenhouse using computational fluid dynamics. *Biosystems Engineering*, 158 110-133. p.
- BREEZE, E., HARRISON, E., MCHATTIE, S., HUGHES, L., HICKMAN, R., HILL, C., KIDDLE, S., KIM, Y., PENFOLD, C. A., JENKINS, D., ZHANG, C., MORRIS, K., JENNER, C., JACKSON, S., THOMAS, B., TABRETT, A., LEGAIE, R., MOORE, J. D., WILD, D. L., OTT, S., RAND, D., BEYNON, J., DENBY, K., MEAD, A., BUCHANAN-WOLLASTON, V. (2011): High-resolution temporal profiling of transcripts during Arabidopsis leaf senescence reveals a distinct chronology of processes and regulation. *The Plant Cell*, 23 (3) 873-94. p.
- CAI, K., CHEN, X., HAN, Z., WU, X., ZHANG, S., LI, Q., NAZIR, M. M., ZHANG, G., ZENG, F. (2020): Screening of worldwide barley collection for drought tolerance: The assessment of various physiological measures as the selection criteria. *Frontiers in Plant Sciences*, 11 1159. p.
- CALZADILLA, P. I., GÁZQUEZ, A., MAIALE, S., RUIZ, O., MENÉNDEZ, A. (2014): Polyamines as indicators and modulators in the abiotic stress in plants. *Plant Adaptation to Environmental Change*, CABI International, 109-128. p.
- CAPELL, T., BASSIE, L., CHRISTOU, P. (2004): Modulation of the polyamine biosynthetic pathway in transgenic rice confers tolerance to drought stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U S A.* 101 9909-9914. p.
- CARMO-SILVA, A.E., KEYS, A.J., ANDRALOJC, P.J., POWERS, S.J., ARRABACA, M.C., PARRY, M.A. (2010): Rubisco activities, properties, and regulation in three different C4 grasses under drought. *Journal of Experimental Botany*, 61 2355-2366. p.
- CATTIVELLI, L., RIZZA, F., BADECK, F.W., MAZZUCOTELLI, E., MASTRANGELO, A.M., FRANCIÀ, E., MARÈ, C., TONDELLI, A., STANCA, A. M. (2008): Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*, 105 1-14. p.
- CECCARELLI, S. (1987): Yield potential and drought tolerance of segregating populations of barley in contrasting environments. *Euphytica*, 36 265-273. p.
- CECCARELLI, S., GRANDO, S., BAUM, M. (2007): Participatory plant breeding in water-limited environments. *Experimental Agriculture*, 43 (4) 411-435. p.
- CECCARELLI, S., GRANDO, S., BAUM, M., UDUPA, S. M. (2004): Breeding for drought resistance in a changing climate. (eds S.C. Rao and J. Ryan). In *Challenges and Strategies of Dryland Agriculture*
- CHAGAS, V. B., CHAFFE, P. L., BLÖSCHL, G. (2022): Climate and Land Management Accelerate the Brazilian Water Cycle. *Nature Communications*, 13 5136. p.

- CHAVES, M. M., MAROCO, J. P., PEREIRA, J. S. (2003): Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30 (3) 239-264. p.
- CHEN, F., ZHANG, K., YAN, S. ET AL. (2025): Response of photosynthesis to light and CO₂ concentration in spring wheat under progressive drought stress. *BMC Plant Biology*, 25 324.
- CHILDS, A. C., MEHTA, D. J., GERNER, E. W. (2003): Polyamine-dependent gene expression. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 60 1394-1406. p.
- CHOPRA, S. (2014): Techniques and tools of modern plant breeding: Field crops. In: Ricroch A, Chopra S, Fleischer S J, eds., *Plant Biotechnology: Experience and Future Prospects*. Springer, Cham. 25-33. p.
- CHUN, H. C., SANGHUN, L., CHOI, Y. D., GONG, D. H., JUNG, K. Y. (2021): Effects of drought stress on root morphology and spatial distribution of soybean and adzuki bean. *Journal of Integrative Agriculture*, 20 2639-2651. p.
- COBB, J. N., BISWAS, P. S., PLATTEN, J. D. (2019): Back to the future: Revisiting MAS as a tool for modern plant breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 132, 647-667. p.
- CONDON, A. G., RICHARDS, R. A., REBETZKE, G. J., FARQUHAR, G. D. (2004): Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55 (407) 2447-2460. p.
- CORNIC, G., MASSACCI, A. (1996): Leaf photosynthesis under drought stress. In: Baker, N.R. (eds) *Photosynthesis and the Environment. Advances in Photosynthesis and Respiration*, Springer, Dordrecht.
- CRAUFURD, P. Q., WHEELER, T. R. (2009): Climate change and the flowering time of annual crops. *Journal of Experimental Botany*, 60 2529-2539. p.
- DAI, F., NEVO, E., WU, D., COMADRAN, J., ZHOU, M., QIU, L., CHEN, Z., BEILES, A., CHEN, G., ZHANG, G. (2012): Tibet is one of the centers of domestication of cultivated barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 109 (42) 16969-16973. p.
- DASZKOWSKA-GOLEC, A. (2016): The role of abscisic acid in drought stress: How ABA helps Pplants to cope with drought stress. In: Hossain, M., Wani, S., Bhattacharjee, S., Burritt, D., Tran, LS. (eds) *Drought Stress Tolerance in Plants*, (Vol. 2.) Springer, Cham.
- DAWOOD, M. F. A., ABEED, A. H. A., ALDABY, E. E. S. (2019): Titanium dioxide nanoparticles model growth kinetic traits of some wheat cultivars under different water regimes. *Plant Physiology Reports*, 24 129-140. p.
- DE MEZER, M., TURSKA-TARASKA, A., KACZMAREK, Z., GLOWACKA, K., SWARCEWICZ, B., RORAT, T. (2014): Differential physiological and molecular response of barley genotypes to water deficit. *Plant Physiology and Biochemistry*, 80 234-48. p.

- DEMO, A. H., ASEFA BOGALE, G. (2024): Enhancing crop yield and conserving soil moisture through mulching practices in dryland agriculture. *Frontiers in Agronomy*, 6 1361697.
- DENČIĆ, S., KASTORI, R., KOBILJSKI, B., DUGGAN, B. (2000): Evaluation of grain yield and its components in wheat cultivars and landraces under near optimal and drought conditions. *Euphytica*, 113 43-52. p.
- DE RUITER J. M. (1999): Yield and quality of malting barley (*Hordeum vulgare* L. Valetta) in response to irrigation and nitrogen fertilisation. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 27 307-317. p.
- DICKINSON, R., ERRICO, R., GIORGI, F., BATES, G. (1989): A regional climate model for the western United States. *Climate Change*, 15 383-422. p.
- DIXON, R., WRIGHT, G., BEHRNS, G., TESKEY, R., HINCKLEY, T. (1980): Water deficits and root growth of ectomycorrhizal white oak seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 10 545-548. p.
- DOBRA, J., MOTYKA, V., DOBREV, P., MALBECK, J., PRASIL, I.T., HAISEL, D., GAUDINOVA, A., HAVLOVA, M., GUBIS, J., VANKOVA, R. (2010): Comparison of hormonal responses to heat, drought and combined stress in tobacco plants with elevated proline content. *Journal of Plant Physiology*, 167 1360-1370. p.
- DORUK, N., KANDEMIR, N., GÖKMEN, S. (2020): Doubled haploid production in cereals using microspore culture. *Selcuk Journal of Agriculture and Food Sciences*, 34 (2) 169–176. p.
- DUBE, K., NHAMO, G., CHIKODZI, D. (2022): Climate change-induced droughts and tourism: Impacts and responses of western cape rovince. South Africa. *Journal of Outdoor Recreation and Toursim*, 39 100319.
- ELAKHDAR, A., SOLANKI, S., KUBO, T., ABED, A., ELAKHDAR, I., KHEDR, R., HAMWIEH, A., CAPO-CHICHI, L. J. A., ABDELSATTAR, M., FRANCKOWIAK, J. D., QUALSET, C. O. (2022). Barley with improved drought tolerance: challenges and perspectives. *Environmental and Experimental Botany*, 201 104965.
- EL-HASHASH, E. HASSAN, A., AGWA, A. (2019): Genotype by environment interaction effects and evaluation of drought tolerance indices under normal and severe stress conditions in barley. *International Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 5 (2) 300-316. p.
- EL-SHAWY, E. E., EL-SABAGH, A., MANSOUR, M., BARUTCULAR, C. (2017): A comparative study for drought tolerance and yield stability in different genotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences*, 5 (2) 151-162. p.
- EPSKAMP, S., CRAMER, A. O. J., WALDORP, L. J., SCHMITTMANN, V. D., BORSBOOM, D. (2012): Qgraph: network visualizations of relationships in psychometric data. *J. Stat. Softw.* 48 1-18. 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 Sciences*, 9 805.
- FANG, Y., XIONG, L. (2015): General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cellular and Molecular Life Science*, 72 (4) 673-689. p.
- FAROOQ, M., WAHID, A., KOBAYASHI, N., FUJITA, D., BASRA, S. M. A. (2009a): Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29 (1) 185-212. p.
- FAROOQ, M., WAHID, A., LEE, D. J. (2009b): Exogenously applied polyamines increase drought tolerance of rice by improving leaf water status, photosynthesis and membrane properties. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31 (5) 937-945. p.
- FERIOUN, M., SRHIOUAR, N., BOUHRAOUA, S., GHACHTOULI, N. E., LOUAHLIA, S. (2022): Physiological and biochemical changes in Moroccan barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties submitted to drought stress. 18 April 2022, PREPRINT (Version 1) available at Research Square
- FICHER, K.S., LAFITTE, R., FUKAI, S., ATLIN, G., HARDY, B. (ed). (2003): Breeding rice for drought –prone environments. Los Banos (Philippines): International Rice Research Institute, 98. p.
- FLEXAS, J., BOTA, J., LORETO, F., CORNIC, G., SHARKEY, T. D. (2004): Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology*, 6 269-279. p.
- FLEXAS, J., MEDRANO, H. (2002): Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89 183-189. p.
- FLORES, H. E., GALSTON, A. W. (1984): Osmotic-stress induced accumulation in cereal leaves. I. physiological parameters of the response. *Plant Physiology*, 75 102-109. p.
- FOLGER, P. (2017): Drought in the united states: Causes and current understanding. In: <https://fas.org/sgp/crs/misc/R43407.pdf>
- FORSTER, B. P., ELLIS, R. P., MOIR, J., TALAME, V., SANGUINETI, M. C., TUBEROSA, R., THIS, D., TEULAT, B., AHMED, I. A., MARIY, S.A.E.E., BAHRI, H., OUAHABI, M. E. (2004): Genotype and phenotype associations with drought tolerance in barley tested in North Africa. *Annals of Applied Biology* 144 (2) 157-168. p.
- FORSTER, B. P., HEBERLE-BORS, E., KASHA, K. J., TOURAEV, A. (2007): The resurgence of haploids in higher plants. *Trends in Plant Science*, 12 (8) 368-375. p.
- FRISO, G., GIACOMELLI, L., YTTERBERG, A.J., PELTIER, J.B., RUDELLA, A., SUN, Q., WIJK, K.J. (2004): In-depth analysis of the thylakoid membrane proteome

- of *Arabidopsis thaliana* chloroplasts: New proteins, new functions, and a plastid proteome database. *Plant Cell*, 16 (2) 478-499. p.
- FUELL, C., ELLIOTT, K.A., HANFREY, C.C., FRANCESCHETTI, M., MICHAEL, A.J. (2010): Polyamine biosynthetic diversity in plants and algae. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48 513-520. p.
- FULDA, S., MIKKAT, S., STEGMANN, H., HORN, R. (2011): Physiology and proteomics of drought stress acclimation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Biology*, 13 632-642. p.
- GALILI, T., O'CALLAGHAN, A., SIDI, J., SIEVERT, C. (2017): heatmaply: an R package for creating interactive cluster heatmaps for online publishing. *Bioinformatics*, 34 (9) 1600-1602. p.
- GALILI, T. (2015): dendextend: an R package for visualizing, adjusting, and comparing trees of hierarchical clustering. *Bioinformatics*, 31 3718-3720. p.
- GARCIA DEL MORAL, L. F., RHARRABTI, Y., VILLEGAS, D., ROYA, C. (2003): Evaluation of grain yield and its components in durum wheat under Mediterranean condition. *Agronomy Journal*, 95 266-274. p.
- GASPARIS, S., PRZYBOROWSKI, M., KAŁA, M., NADOLSKA-ORCZYK, A. (2019): Knockout of the HvCKX1 or HvCKX3 gene in barley (*Hordeum vulgare* L.) by RNA-Guided Cas9 Nuclease affects the regulation of cytokinin metabolism and root morphology. *Cells*, 8 782.
- GENG, L., LI, M., ZHANG, G., YE, L. (2022): Barley: a potential cereal for producing healthy and functional foods. *Food Quality and Safety*, 6.
- GHOTBI-RAVANDI, A. A., SHAHBAZI, M., SHARIATI, M., MULO, P. (2014): Effects of mild and severe drought stress on photosynthetic efficiency in tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200 403-415. p.
- GIUNTA, F., MOTZO, R., DEIDDA, M. (1993): Effect of drought on yield and yield components of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. *Field Crops Research*, 33 (4) 399-409. p.
- GOL, L., HARALDSSON, E. B., VON KORFF, M. (2021): Ppd-H1 integrates drought stress signals to control spike development and flowering time in barley. *Journal of Experimental Botany*, 72 122-136. p.
- GÓMEZ-BELLOT, M.J., LORENTE, B., SÁNCHEZ-BLANCO, M.J., ORTUÑO, M.F., NORTES, P.A., ALARCÓN, J.J. (2020): Influence of mixed substrate and arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic efficiency, nutrient and water status and yield in tomato plants irrigated with saline reclaimed waters. *Water*, 12 438.
- GONZÁLEZ, L., GONZÁLEZ-VILAR, M. (2001): Determination of relative water content. In: Reigosa Roger, M.J. (eds) *Handbook of Plant Ecophysiology Techniques*. Springer, Dordrecht.

- GONZALEZ, F. G., SLAFER, G. A., MIRALLES, D. J. (2003): Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Research*, 81 17-27. p.
- GOSAL, S. S., WANI, S. H., KANG, M. S. (2009): Biotechnology and drought-tolerance. *Journal of Crop Improvement*, 23 (1) 19-54. p.
- GROPPIA, M. D., BENAVIDES, M. P. (2008): Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino Acids*, 34 35-45. p.
- GUPTA, K., DEY, A., GUPTA, B. (2013): Plant polyamines in abiotic stress responses. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35 2015-2036. p.
- HAAS, M., SCHREIBER, M., MASCHER, M. (2019): Domestication and crop evolution of wheat and barley: Genes, genomics, and future directions. *Journal of Integrated Plant Biology*, 61 204-225. p.
- HADDADIN M. F. (2015): Assessment of drought tolerant barley varieties under water stress. *International Journal of Agriculture and Forestry*, 5 (2) 131-137. p.
- HAGHPANAH, M., HASHEMIPETROUDI, S., ARZANI, A., ARANITI, F. (2024): Drought Tolerance in Plants: Physiological and Molecular Responses. *Plants*, 13 (21) 2962.
- HALE, M. G., ORCUTT, D. M. (1987): *The physiology of plants to stress*; John Wiley: New York, NY, USA, 1987.
- HARB, A. M., SAMARAH, N. H. (2015): Physiological and molecular responses to controlled severe drought in two barley (*Hordeum Vulgare* L.) genotypes. *Journal of Crop Improvement*, 29 (1) 82-94. p.
- HARRIS, D., TRIPATHI, R. S., JOSHI, A. (2002): On-farm seed priming to improve crop establishment and yield in dry direct-seeded rice. in: Pandey S., Mortimer M., Wade L., Tuong T.P., Lopes K., Hardy B. (Eds.), *Direct seeding: Research Strategies and Opportunities*, International Research Institute, Manila, Philippines, pp. 231- 240
- HARRISON, P. A., PORTER, J. R., DOWNING, T. E. (2000): Scaling up the AFRC-WHEAT2 model to assess phenological development for wheat in Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 101 167-186. p.
- HASANUZZAMAN, M. D., SHABALA, L., BRODRIBB, T. J. ZHOU, M., SHABALA, S. (2019): Understanding physiological and morphological traits contributing to drought tolerance in barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 205 (2) 129-140. p.
- HASSAN, H. N., MOHAMMED, M. S., MAHMOOD, Y. A. (2019): Association between some grain related traits of barley under drought and irrigated conditions. *Journal of Garmian University*, 6 (SCAPAS Conference), 76-83. p.
- HEBBACHE, H., BENKHERBACHE, N., MEFTI, M., BOUCHAKOUR, M. (2021): Effect of water deficit stress on physiological traits of some Algerian barley genotypes. *Journal of Central European Agriculture*, 22 (2) 295-304. p.

- HILKER, M., SCHWACHTJE, J., BAIER, M., BALAZADEH, S., BÄURLE, I., GEISELHARDT, S., HINCHA, D.K., KUNZE, R., MUELLER-ROEBER, B., RILLIG, M.C., ROLFF, J., ROMEIS, T., SCHMÜLLING, T., STEPPUHN, A., VAN DONGEN, J., WHITCOMB, S.J., WURST, S., ZUTHER, E. AND KOPKA, J. (2016): Priming and memory of stress responses in organisms lacking a nervous system. *Biological Reviews*, 91 1118-1133. p.
- HOLME, I. B., MADSEN, C. K., WENDT, T., BRINCH-PEDERSEN, H. (2020): Horizontal stacking of PAPHy_a cisgenes in barley is a potent strategy for increasing mature grain phytase activity. *Frontiers in Plant Sciences*, 11 592139.
- HONG, Y., ZHANG, G. (2020): The influence of drought stress on malt quality traits of the wild and cultivated barleys. *Journal of Integrative Agriculture*, 19 (8) 2009-2015. p.
- HORÁNYI, A., IHÁSZ I., RADNÓTI, G. (1996): ARPEGE/ALADIN: A numerical weather prediction model for Central-Europe with the participation of the Hungarian Meteorological Service. *Időjárás*, 100 277-300. p.
- HORVÁTH, Á., KISS, T., BERKI, Z., HORVÁTH, Á.D., 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 Sciences*, 13 1070410.
- HORVÁTH, Á., BERKI, Z., BALLA, K., BÁNYAI, J., MAYER, M., CSEH, A., KISS, T., KARSAI, I. (2024): Field versus controlled environmental experiments to evaluate the heat stress response of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 228 106038.
- HUANG, G. T., MA, S. L., BAI, L. P., ZHANG, L., MA, H., JIA, P., LIU, J., ZHONG, M., GUO, Z. F. (2012): Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants. *Molecular Biology Reports*, 39 (2) 969-987. p.
- HUNGAROMET (2025a): Elemzések, szöveges előrejelzések. <https://www.met.hu/idojaras/agrometeorologia/elemzes/index.php?page=2>. Lekérdezés időpontja: 2025.06.10.
- HUNGAROMET (2025b): Magyarország éghajlata. online: https://www.met.hu/eghajlat/eghajlatvaltozas/megfigyelt_hazai_valtozasok/homerseklet_es_csapadektrendek/csapadek_szelsosegek/index.php. Lekérdezés időpontja: 2025.06.10.
- HURA, T., DZIURKA, M., HURA, K., OSTROWSKA, A., DZIURKA, K. (2015): Free and Cell Wall-Bound Polyamines under Long-Term Water Stress Applied at Different Growth Stages of ×Triticosecale Wittm. *PLoS One*, 6 10 (8) e0135002.
- HURA, T., HURA, K., GRZESIAK, M., RZEPKA, A. (2007): Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C3 and C4 plants. *Acta Physiologiae. Plantarum*, 29 103-113. p.
- HUSSAIN, M., MALIK, M. A., FAROOQ, M., ASHRAF, M. Y., AND CHEEMA, M. A. (2008): Improving Drought tolerance by exogenous application of

- glycinebetaine and salicylic acid in sunflower. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 194 193-199. p.
- HUSSAIN, S. S., ALI, M., AHMAD, M., SIDDIQUE, K. H. M. (2011): Polyamines: natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Biotechnology Advances*, 29 300-311. p.
- IBM CORP. (2020): IBM SPSS Statistics for Windows (Version 27.0) [Computer software]. IBM Corp.
- IGARASHI, K., KASHIWAGI, K. (2000): Polyamines: mysterious modulators of cellular functions. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 271 559-564. p.
- INOUE, T., INANAGA, S., SUGIMOTO, Y., AN, P., ENEJI, A. (2004): Effect of drought on ear and flag leaf photosynthesis of two wheat cultivars differing in drought resistance. *Photosynthetica*, 42 (2) 559-65. p.
- ISLAM, M. R., HAQUE, S., AKTER, N., KARIM, M. A. (2014): Leaf chlorophyll dynamics in wheat based on SPAD meter reading and its relationship with grain yield. *Journal of Scientia Agriculture*, 8 (1) 13-18. p.
- ISTANBULI, T., M. BAUM, H. TOUCHAN, A. HAMWIEH. (2020): Evaluation of morpho-physiological traits under drought stress conditions in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Photosynthetica*, 58 (4) 1059-1067. p.
- IVÁNY, K. HOFFMANN, B. (2004): Növénynevelési alapfogalmak, Kiegészítő anyag, Keszthely
- IZANLOO, A., CONDON, A.G., LANGRIDGE, P., TESTER, M., SCHNURBUSCH, T. (2008): Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. *Journal of Experimental Botany*, 59 3327-3346. p.
- JAMIESON, P. (1995): Drought effects on biomass production and radiation use efficiency in barley. *Field Crops Research*, 43 77-89. p.
- JAMIESON, P., FRANCIES, G., WILSON, D. MARTIN, R. (1995): Effects of water deficits on evapotranspiration from barley. *Agriculture and Forest Meteorology*, 76 41-58. p.
- JAVED, A., AHMAD, N., AHMED, J., HAMEED, A., ASHRAF, M. A., ZAFAR, S. A., MAQBOOL, A., AL-AMRAH, H., ALATAWI, H. A., AL-HARBI, M. S., ALI, E. F. (2022): Grain yield, chlorophyll and protein contents of elite wheat genotypes under drought stress. *Journal of King Saud University - Science*, 34 7 102279.
- JOLÁNKAI, M. (2005): A klímaváltozás hatása a növénytermesztésre. „Agro-21” *Füzetek Klímaváltozás-Hatások-Válaszok*, 41. 47-59. p.
- JOSHI, R., WANI, S. H., SINGH, B., BOHRA, A., DAR, Z. A., LONE, A. A., PAREEK, A., SINGLA-PAREEK, S. L. (2016): Transcription factors and plants response to drought stress: current understanding and future directions. *Frontiers in Plant Sciences*, 7 1029.

- KABIRI, R., NASIBI, F., FARAHBAKHSI, H. (2014): Effect of exogenous salicylic acid on some physiological parameters and alleviation of drought stress in *Nigella sativa* plant under hydroponic culture. *Plant Protection*, 50 43-51. p.
- KADAM, N. N., XIAO, G., MELGAR, R. J., BAHUGUNA, R. N., QUINONES, C., TAMILSELVAN, A., PARASAD, P. V. V., JAGADISH, K. S. V. (2014): "Chapter Three - Agronomic and physiological responses to high temperature, drought, and elevated CO₂ interactions in cereals," in *Advances in Agronomy*. Ed. Sparks, D. (Salt Lake City: Academic Press), 111-156. p.
- KAHRIZI, D., MAHMOODI, S., KHANIKI, G. B., MIRZAEI, M. (2011): Effect of genotype on androgenesis in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Biharean Biologist*, 5 132-134. p.
- KALAJI, H. M., GUO, P. (2008): Chlorophyll fluorescence: A useful tool in barley plant breeding programs. - In: Sanchez A., Gutierrez S.J. (ed.): *Photochemistry Research Progress*. Nova Science Publishers, New York, 439-463 p.
- KAMBONA, C. M., KOUA, P. A., LÉON, J., BALLVORA, A. (2023): Stress memory and its regulation in plants experiencing recurrent drought conditions. *Theoretical and Applied Genetics*, 136 26.
- KARIMIZADEH, R., MOHAMMADI, M., GHAFARIPOUR, S., KARIMPOUR, F., SHEFAZADEH, K. M. (2011): Evaluation of physiological screening techniques for drought-resistant breeding of durum wheat genotypes in Iran. *African Journal of Biotechnology*, 10 (56) 12107-12117. p.
- KASSAMBARA, A. (2022): ggcorrplot: Visualization of a Correlation Matrix using ggplot2. <http://www.sthda.com/english/wiki/ggcorrplot-visualization-of-a-correlation-matrix-using-ggplot2>
- KASSAMBARA, A., MUNDT, F. (2020): Factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. R Package Version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- KAUR, G., ASTHIR, B. (2017): Molecular responses to drought stress in plants. *Biologia Plantarum*, 61 201-209. p.
- KAUR, A., PUREWAL, S.S., PHIMOLSIRIPOL, Y., PUNIA BANGAR, S. (2024): Unraveling the hidden potential of barley (*Hordeum vulgare*): An important review. *Plants*, 13 2421. p.
- KAYA, M.D., OKÇUB, G., ATAKA, M., ÇIKILIC, Y., KOLSARICIA, Ö. (2006): Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *European Journal of Agronomy*, 24 291-295. p.
- KELEMEN Z. (2024): Aszály: napról napra nő a károsodott terület. Világgazdaság, 2024.08.28. online: <https://www.vg.hu/vilaggazdasag-magyar-gazdasag/2024/08/aszaly-karenyhites-kukorica>
- KERTÉSZ, Á., PAPP, S., SÁNTHA, A. (2001): Az aridifikáció folyamatai a Duna-Tisza közén. *Földrajzi Értesítő*, 50 1-4.füzet 115-126. p.

KHODAEIAMINJAN, M., BERGOUGNOUX, V. (2021): Barley grain development during drought stress: current status and perspectives. In: Goyal, AK. (Ed.), *Cereal Grains*, 1-17. p.

KHOKHAR, M. I., DA SILVA, J. A. T. (2012): Evaluation of drought tolerance and yield capacity of barley genotypes under irrigated and water-stressed conditions. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 49 307-313. p.

KIRBY, E. M., APPLEYARD, M. (1984): *Cereal development guide*, 2nd edn. Kennilworth, UK: Arable Unit, National Agricultural Centre.

KOCSY, G., PÁL, M., SOLTÉSZ, A., SZALAI, G., BOLDIZSÁR, Á., KOVÁCS, V., JANDA, T. (2011): Low temperature and oxidative stress in cereals. *Acta Agronomica Hungarica*, 59 153-173. p.

KOORNNEEF, M., ALONSO-BLANCO, C., PEETERS, A. J. M. (1997): Genetic approaches in plant physiology. *New Phytologist*, 137 (1) 1-8. p.

KOPPOLU, R., SCHNURBUSCH, T. (2019): Developmental pathways for shaping spike inflorescence architecture in barley and wheat. *Journal of Integrative Plant Biology*, 61 278-295. p.

KRASENSKY, J., JONAK, C. (2012): Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*, 63 1593-1608. p.

KSH (KÖZPONTI STATISZTIKAI HIVATAL): Fontosabb számtóföldi növények termésátlaga [kg/ha], 1990–2024. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: Árpa termésátlaga. Lekérdezés időpontja: 2024.12.28.

KSH (KÖZPONTI STATISZTIKAI HIVATAL): Az árpa termelése vármegye és régió szerint, 1990–2024. https://www.ksh.hu/stadat_files/mez/hu/mez0073.html Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: Árpa termésadatai. Lekérdezés időpontja: 2025.07.31.

KUMAR, S., PATIAL, M., SHARMA, R. (2020): Efficient barley breeding. In: Gosal S S, Wani S H, eds., *Accelerated Plant Breeding. Cereal Crops*. vol. 1. Springer Nature, Switzerland. 309-364. p.

KUNDZEWICZ, Z. W. (2008): Climate change impacts on the hydrological cycle. *Ecology and Hydrobiology*, 8 195-203. p.

KUSANO, T., BERBERICH, T., TATEDA, C., TAKAHASHI, Y. (2008): Polyamines: essential factors for growth and survival. *Planta*, 228 367-381. p.

KUZNETSOV, V. V., SHEVYAKOVA, N. I. (2007): Polyamines and stress tolerance of plants. *Plant Stress*, 1 (1) 50-71. p.

LAUER, J. (2007): How do you manage a corn crop after stress? *Field Crops Research*, 28 28-46. p.

LAWLOR, D. W., DAY, W., JOHNSTON, A. E., LEGG, B. J., PARKINSON, K. J. (1981): Growth of spring barley under drought: crop development, photosynthesis, dry-matter accumulation and nutrient content. *Journal of Agricultural Science*, 96, 16.

- LAWRENSEN, T., HARWOOD, W. A. (2019): Creating targeted gene knockouts in barley using CRISPR/Cas9. In *Barley*; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 217-232. p.
- LÊ, S., JOSSE, J., HUSSON, F. (2008): "FactoMineR: A Package for Multivariate Analysis." *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18.
- LI, R., GUO, P., BAUM, M., GRANDO, S., CECCARELLI, S. (2006): Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agricultural Sciences in China*, 5 (10) 751-757. p.
- LIM, P. O., KIM, H. J., NAM, H. G., (2007): Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology*, 58 115-36. p.
- LISZEWSKA, M., OSUCH, M. (1997): Assessment of impact of global climate change simulated by the ECHAM/LSG general circulation model onto hydrological regime of three Polish catchments. *Acta Geophysica Polonica*, 45 (4) 363-386. p.
- LIU, H. P., DONG, B. H., ZHANG, Y. Y., LIU, Z. P., LIU, Y. L. (2004): Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings. *Plant Science*, 166 1261-1267. p.
- LIU, K., FU, H., BEI, Q., LUAN, S. (2000): Inward potassium channel in guard cells as a target for polyamine regulation of stomatal movements. *Plant Physiology*, 124 (3) 1315-26. p.
- LIU, G., LI, X., JIN, S., LIU, X., ZHU, L., NIE, Y., ZHANG, X. (2014): Overexpression of Rice NAC gene SNAC1 improves drought and salt tolerance by enhancing root development and reducing transpiration rate in transgenic cotton. *PLoS One*, 9 (1) e86895.
- LIU, J. H., PENG, T., DAI, W. (2016): Critical cis-acting elements and interacting transcription factors: key players associated with abiotic stress responses in plants. *Plant Molecular Biology Reporter*, 32 (2) 303-317. p.
- LUNDQVIST, U., LUNDQVIST, A. (2008): Induced intermedium mutants in barley: origin, morphology and inheritance. *Hereditas* 108 13-26. p.
- LUO, M., LIU, X., SINGH, P., CUI, Y., ZIMMERLI, L., WU, K. (2012): Chromatin modifications and remodeling in plant abiotic stress responses. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1819 129-136. p.
- MAAZOU, A. R. S., TU, J., LIU, Z. (2016): Breeding for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *American Journal of Plant Sciences*, 7 1858-1870. p.
- MACKOVA, H., HRONKOVA, M., DOBRA, J., TURECKOVÁ, V., NOVÁK, O., LUBOVSKÁ, Z., MOTYKA, V., HAISEL, D., HÁJEK, T., PRÁŠIL, T. I., GAUDINOVÁ, A., STORCHOVÁ, H., GE, E., WERNER, T., SCHMÜLLING, T., VANKOVÁ, R. (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.
- MAKHTOUM, S., SABOURI, H., GHOLIZADEH, A., AHANGAR, L., KATOUZI, M., MASTINU, A. (2022): Mapping of QTLs controlling barley agronomic traits

(*Hordeum vulgare* L.) under normal conditions and drought and salinity stress at reproductive stage. *Plant Gene*, 31.

MANNA, M., THAKUR, T., CHIROM, O., MANDLIK, R., DESHMUKH, R., SALVI, P. (2021): Transcription factors as key molecular target to strengthen the drought stress tolerance in plants. *Physiologia Plantarum*, 172 (2) 847-868. p.

MARTÍNEZ-FERNÁNDEZ, J., GONZÁLEZ-ZAMORA, A., SÁNCHEZ, N., GUMUZZIO, A. (2015): A soil water based index as a suitable agricultural drought indicator. *Journal of Hydrology*, 522 265-273. p.

MATIN, M. A., BROWN, J. H., FERGUSON, H. (1989): Leaf water potential, relative water content, and diffusive resistance as screening techniques for drought resistance in barley. *Agronomy Journal*, 81 100-105. p.

MAZLOUMI OSKOUIEE, R., KHOSRAVI, S., SAVARI, S., HEJAZI, M. A., PANAHI, B. (2025): Evaluation of physio-morphological characteristics associated with drought tolerance in drought tolerant and sensitive barley cultivars. *Genetic Resources and Crop Evolution*, <https://doi.org/10.1007/s10722-025-02352-9>.

MECHLER, R., HOCHRAINER, S., AAHEIM, A., KUNDZEWICZ, Z., LUGERI, N., MORIONDO, M., SALEN, H., BINDI, M., BANASZAK, I., CHORYNSKI, A., GENOVESE, E., KALIRAI, H., LINNEROOTH-BAYER, J., LAVALLE, C., MCEVOY, D., MATCZAK, P., RADZIEJEWSKI, M., RÜBBELKE, D., SCHELHAAS, M.-J., SZWED, M., WREFORD, A. (2009): A risk management approach for assessing adaptation to changing flood and drought risks in Europe. In: Neufeldt, M.H. (Ed.), *Making Climate Change Work for us: European Perspectives on Adaptation and Mitigation Strategies*. Cambridge University Press, Cambridge.

MEHRABAN, A., TOBE, A., GHOLIPOURI, A., AMIRI, E., GHAFARI, A., ROSTAI, M. (2019): The effects of drought stress on yield, yield components, and yield stability at different growth stages in bread wheat cultivar (*Triticum aestivum* L.). *Polish Journal of Environmental Studies*, 28 (2) 739-746. p.

MEJRI, M., SIDDIQUE, K. H. M., SAIF, T., ABDELLY, C. AND HESSINI, K. (2016): Comparative effect of drought duration on growth, photosynthesis, water relations, and solute accumulation in wild and cultivated barley species. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 179 327-335. 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 and Biochemistry*, 132 213-221. p.

MENEZES-SILVA, P. E., SANGLARD, L. M. V. P., ÁVILA, R. T., MORAIS, L. E., MARTINS, S. C. V., NOBRES, P., PATREZE, C. M., FERREIRA, M. A., ARAÚJO, W. A., FERNIE, A. R., DAMATTA, F. M. (2017): Photosynthetic and metabolic acclimation to repeated drought events play key roles in drought tolerance in coffee. *Journal of Experimental Botany*, 68 (15) 4309-4322. p.

MILLER, G., SUZUKI, N., CIFTCI-YILMAZ, S., MITTLER, R. (2010): Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant Cell & Environment*, 33 453-467. p.

- MIRALLES, D. J., SLAFER, G. A. (1999): Wheat development. In: E.H. Satorre, G.A. Slafer (eds.) *Wheat: Ecology and physiology of yield determination*. Food Product Press, New York, 13-43. p.
- MITTLER, R. (2002): Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7 405-410. p.
- MOHAN, M., NAIR, S., BHAGWAT, A., KRISHNA, T. G., YANO, M., BHATIA, C. R., SASAKI, T. (1997): Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. *Molecular Breeding*, 3 87-103. p.
- MONOSTORI, I., ÁRENDÁS, T., HOFFMAN, B., GALIBA, G., GIERCZIK, K., SZIRA, F., VÁGÚJFALVI, A. (2016): Relationship between SPAD value and grain yield can be affected by cultivar, environment and soil nitrogen content in wheat. *Euphytica*, 211 103-112. p.
- MORGAN, A. G., RIGGS, T. J. (1981): Effects of drought on yield and on grain and malt characters in spring barley. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 32 (4) 339-346. p.
- MORGAN, J. M. (1984): Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35 299-319. 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., KARSAL, 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.
- NAGY, J. (2005): A mezőgazdasági földhasználat, a szántóföldi növénytermelés és a vízgazdálkodás. „Agro-21” Füzetek Klímaváltozás-Hatások-Válaszok, 41 38-47. p.
- NAKA, Y., WATANABE, K., SAGOR, G. H. M., NIITSU, M., PILLAI, A., KUSANO, T., TAKAHASHI, Y. (2010): Quantitative analysis of plant polyamines including thermospermine during growth and salinity stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48 527-533. p.
- NEWTON, A. C., FLAVELL, A. J., GEORGE, T. S., LEAT, P., MULLHOLLAND, B., RAMSAY, L., REVOREDO-GIHA, C., RUSSELL, J., STEFFENSON, B., SWANSTON, J. S., THOMAS, W., WAUGH, R., WHITE, P. J., BINGHAM, I. (2011): Crops that feed the world 4. Barley: a resilient crop? Strengths and weaknesses in the context of food security. *Food Security*, 3 141-178. p.
- NILSEN, E. T., ORCUTT, D. M. (1996): *Physiology of plants under stress, Abiotic Factors*. 2nd Edn., John Wiley and Sons Inc., New York, ISBN: 0471170089, pp: 689
- NONAMI, H. (1998): Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials. *Journal of Plant Research*, 111 373-382. p.
- NOSALEWICZ, A., SIECINSKA, J., SMIECH, M., NOSALEWICZ, M., WIACEK, D., PECIO, A., WACH, D. (2016): Transgenerational effects of temporal drought

- stress on spring barley morphology and functioning. *Environmental and Experimental Botany*, 131 120-127. p.
- NOURI, A., ETMINAN, A., SILVA, J. A., MOHAMMADI, R. (2011): Assessment of yield, yield-related traits and drought tolerance of durum wheat genotypes (*Triticum turjidum* var. *Durum* Desf.). *Australian Journal of Crop Science*, 5 (1) 8-16. p.
- OHNOUTKOVA, L., VLCKO, T., AYALEW, M. (2019): Barley Anther Culture. In: Harwood, W. (eds) *Barley. Methods in Molecular Biology*, vol 1900. Humana Press, New York, NY.
- OLESEN, J. E., JENSEN, T., PETERSEN, J. (2000): Sensitivity of field-scale winter wheat production in Denmark to climate variability and climate change. *Climatic Research*, 15 221-238. p.
- OLESEN, J. E., BINDI, M. (2002): Consequences of climate change for European agricultural productivity, land use and policy. *European Journal of Agronomy*, 16 (4) 239-262. p.
- ONEY, S., TABUR, S., ÖZMEN, S. (2024): Exogenous spermidine alleviates negative effects of drought stress on antioxidant enzyme activity, cell cycle regulation, endogenous polyamines and total protein amount in *Hordeum vulgare* L. *Pakistan Journal of Botany*, 56 1697-1706. p.
- O'TOOLE, J. C., CRUZ, R. T. (1980): Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. *Plant Physiology*, 65 (3) 428-432. p.
- ÖZMEN, S., TABUR, S., ONEY, S., ÖZMEN, S. (2022): The effect of exogenous spermine application on some biochemical and molecular properties in *Hordeum vulgare* L. under both normal and drought stress. *Biologia*, 77.
- PÁL, M., KOVÁCS, V., VIDA, GY., SZALAI, G., JANDA, T. (2013): Changes induced by powdery mildew in the salicylic acid and polyamine contents and the antioxidant enzyme activities of wheat lines. *European Journal of Plant Pathology*, 135 35-47. p.
- PÁL, M., SZALAI, G., JANDA, T. (2015): Speculation: Polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Science*, 237 16-23. p.
- PÁL, M., SZALAI, G., GONDOR, O.K., JANDA, T. (2021): Unfinished story of polyamines: Role of conjugation, transport and light-related regulation in the polyamine metabolism in plants. *Plant Science*, 308 110923. p.
- PALMER, W.C. (1965): *Meteorological Drought*; US Department of Commerce, Weather Bureau: Washington, DC, USA, Volume 30.
- PATERSON, A. H., LANDER, E. S., HEWITT, J. D., PETERSON, S., LINCOLN, S. E. ET AL. (1988): Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*, 335 6192 721-726. p.
- PECIO, A., WACH, D. (2015): Grain yield and yield components of spring barley genotypes as the indicators of their tolerance to temporal drought stress. *Polish Journal of Agronomy*, 21 19-27. p.

- PÉCZELY GY. (1979) Éghajlattan. Tankönyvkiadó, Budapest. 336 p.
- PÉREZ-CLEMENTE, R. M., VIVES, V., ZANDALINAS, S. I., LÓPEZ-CLIMENT, M. F., MUNOZ, V., GÓMEZ-CADENAS, A. (2013): Biotechnological approaches to study plant responses to stress. *Biomed Research International*, 654120.
- PILLEN, K., ZACHARIAS, A., LEON, J. (2003): Advanced back cross QTL analysis in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 107 (2) 340-352. p.
- PINHEIRO, C., CHAVES, M. M. (2011): Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*, 62 869-882. p.
- POORTER, L., MARKESTEIJN, L. (2008): Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40 321-331. p.
- PORPORATO, A., LAIO, F., RIDOLFI, L., RODRIGUEZ-ITURBE, I. (2001): Plants in water-controlled ecosystems: Active role in hydrologic processes and response to water stress—III. Vegetation water stress. *Advances in Water Resources*, 24 725-744. p.
- PORTER, J. R., SEMENOV, M. A. (2005): Crop Responses to Climatic Variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360 2021-2035. p.
- POTOPOVÁ, V., BORONEANT, C., BOINCEAN, B., SOUKUP, J. (2016): Impact of agricultural drought on main crop yields in the Republic of Moldova. *International Journal of Climatology*, 36 2063-2082. p.
- POUR ABOUGHADAREH, A., NAGHAVI, M. R., KHALILI, M. (2013): Water deficit stress tolerance in some of barley genotypes and landraces under field conditions. *Notulae Scientia Biologicae*, 5 (2) 249-255. p.
- QUIRING, S. M., PAPAKRYIAKOU, T. N. (2003): An evaluation of agricultural drought indices for the Canadian prairies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 118 49-62. p.
- RADICS, L. (1994): Szántóföldi növénytermesztés. Budapest, 78 p.
- RAE, A., FERRIS, R., TALLIS, M., TAYLOR, G. (2006): Elucidating genomic regions determining enhanced leaf growth and delayed senescence in elevated CO₂. *Plant, Cell Environment*, 29 (9) 1730-1741. p.
- RAJALA, A., HAKALA, K., MÄKELÄ, P., PELTONEN-SAINIO, P. (2011): Drought effect on grain number and grain weight at spike and spikelet level in six-row spring barley. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 197 103-112. p.
- RAMPINO, P., PATALEO, S., GERERDI, C., MITA G., PERROTTA, C. (2006): Drought response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes. *Plant, Cell & Environment*, 29 2143-2152. p.

- RAUF, S., SADAQAT, H. A., AHMED, R., KHAN, I. A. (2009): Genetics of root characteristics in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under contrasting water regimes. *Indian Journal of Plant Physiology*, 14 319-327. p.
- R CORE TEAM (2021): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- REDDY, A. R., CHAITANYA, K. V., VIVEKANANDAN, M. (2004): Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 161 1189-1202. p.
- RHODES, D., SAMARAS, Y. (1994): Genetic control of osmoregulation in plants. *Cellular and Molecular Physiology of Cell Volume Regulation*, 347-361. p.
- RIAZ, A., KANWAL, F., BÖRNER, A., PILLEN, K., DAI, F., ALQUDAH, A. M. (2021): Advances in genomics-based breeding of barley: molecular tools and genomic databases. *Agronomy*, 11 894.
- ROBREDO, A., PÉREZ-LÓPEZ, U., SAINZ DE LA MAZA, H., GONZÁLEZ-MORO, B., LACUESTA, M., MENA-PETITE, A., MUÑOZ-RUEDA, A. (2007): Elevated CO₂ alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany*, 59 (3) 252-263. p.
- ROBREDO, A., PÉREZ-LÓPEZ, U., LACUESTA, M., MENA-PETITE, A., MUÑOZ-RUEDA, A. (2010): Influence of water stress on photosynthetic characteristics in barley plants under ambient and elevated CO₂ concentrations. *Plant Biology*, 54 285-292. p.
- RODRIGUEZ, I., MILLER, G. (2000): Using a chlorophyll meter to determine the chlorophyll concentration, nitrogen concentration, and visual quality of St. Augustinegrass. *Horticultural Science*, 35 (4) 751-754. p.
- RSTUDIO TEAM. (2020): RStudio: Integrated development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>
- RYAN, J., SINGH, M., PALA, M. (2008): Long-term cereal-based rotation trials in the Mediterranean region: implications for cropping sustainability. *Advances in Agronomy*, 97 273-319. p.
- SALLAM, A., ALQUDAH, A. M., DAWOOD, M. F. A., BAENZIGER, P. S., BÖRNER, A. (2019): Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research. *International Journal of Molecular Sciences*, 20 3137. p.
- SALLAM, A. H., ENDELMAN, J. B., JANNINK, J. L., SMITH, K. P. (2015): Assessing genomic selection prediction accuracy in a dynamic barley breeding population. *Plant Genome*, 8 (1) doi: 10.3835/plantgenome2014.05.0020
- SAMARAH, N.H. (2005): Effects of drought stress on growth and yield of barley. *Agronomy for Sustainable Development*, 25 145-149. p.

- SAMARAH, N. H., ALQUDAH, A. M., AMAYREH, J. A., MCANDREWS, G. M. (2009): The effect of late-terminal drought stress on yield components of four barley cultivars. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 195 427-441. p.
- SANCHEZ, D., GARCIA, J., ANTOLIN, M. (2002): Effects of soil drought and atmospheric humidity on yield, gas exchange, and stable carbon isotope composition of barley. *Photosynthetica*, 40 415-421. p.
- SAVIN, R., NICOLAS, A. (1999): Effects of timing of heat stress and drought on growth and quality of barley grains. *Australian Journal of Agricultural Research*, 50 357-364. p.
- SAVIN, R., SLAFER, G. A., COSSANI, C. M., ABELEDO, L. G., SADRAS, V. O. (2015): Chapter 7 - Cereal yield in Mediterranean-type environments: challenging the paradigms on terminal drought, the adaptability of barley vs wheat and the role of nitrogen fertilization, Editor(s): Victor O. Sadras, Daniel F. Calderini. *Crop Physiology (Second Edition)*, Academic Press, 141-158. p.
- SAXENA, N., O'TOOLE, J. (2002): Field screening for drought tolerance in crop plants with emphasis on rice proceedings of an international workshop on field screening for drought tolerance in rice 11-14 Dec 2000. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics.
- SCHLEMMER, M. R., FRANCIS, D. D., SHANAHAN, J. F., SCHEPERS, J.S. (2005): Remotely measuring chlorophyll content in corn leaves with differing nitrogen levels and relative water content. *Agronomy Journal*, 97 106-112. p.
- SCHMID, K. J., THORWARTH, P. (2014): Genomic selection in barley breeding. In: Kumlehn J, Stein N, eds., *Biotechnological Approaches to Barley Improvement. Biotechnology in Agriculture and Forestry*. vol. 69. Springer-Verlag, BerlinHeidelberg. 367-378. p.
- SEILER, N., RAUL, F. (2005): Polyamines and apoptosis. *Journal of Cellular and Molecular Medicine*, 9 623-642. p.
- SELEIMAN, M. F., AL-SUHAIBANI, N., ALI, N., AKMAL, M., ALOTAIBI, M., REFAY, Y., DINDAROGLU, T., ABDUL-WAJID, H. H., BATTAGLIA, M. L. (2021): Drought Stress Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects. *Plants*, 10, 259.
- SHAKHATREH, Y., KAFAWIN, O., CECCARELLI, S., SAOUB, H. (2001): Selection of barley lines for drought tolerance on low-rainfall areas. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 186 119-127. p.
- SHELLAKKUTTI, N., THANGAMANI, P. D., SURESH, K., BAALES, J., ZEISLER-DIEHL, V., KLAUS, A., HOCHHOLDINGER, F., SCHREIBER, L., KRESZIES, T. (2022): Cuticular transpiration is not affected by enhanced wax and cutin amounts in response to osmotic stress in barley. *Physiologia Plantarum*, 174 (4)
- SHINOZAKI, K., YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. (2007): Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58 (2) 221-227. p.

- SIMONFFY, Z. (2011): Vízkészletek és igények. In *Magyarország vízgazdálkodása: helyzetkép és stratégiai feladatok*, szerk. Somlyódy L. Köztestületi Stratégiai Programok sorozat. MTA, Budapest.
- SLAFER, G. A., WHITECHURCH, E. M. (2001): Manipulating wheat development to improve adaptation and to search for alternative opportunities to increase yield potential. In: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (Eds.), *Application of Physiology on Plant Breeding*. CYMMIT, México, DF, 160-170. p.
- SORKHI, F. (2017): Effects of Drought Stress on Some Anatomical Characteristics of Barley Leaves. *Journal of Plant Physiology and Breeding*, 7 (2) 11-21. p.
- SPINONI, J., VOGT, J. V., NAUMANN, G., BARBOSA, P., DOSIO, A. (2018): Will drought events become more frequent and severe in Europe? *International Journal of Climatology*, 38 1718-1736. p.
- SREENIVASULU, N., GRANER, A., WOBUS, U. (2008): Barley genomics. A novel view. *International journal of plant genomics*, 486258 13 p.
- SULLIVAN, P., ARENDT, E., GALLAGHER, E. (2013): The increasing use of barley and barley by-products in the production of healthier baked goods. *Trends in Food Science & Technology*, 29 (2) 124-134. p.
- SZIRA, F., BÁLINT, A. F., BÖRNER, A., GALIBA, G. (2008). Evaluation of drought-related traits and screening methods at different developmental stages in spring barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 194 (5) 334-342. p.
- TABUR, S., OZMEN, S., ONEY-BIROL, S. (2024): Promoter role of putrescine for molecular and biochemical processes under drought stress in barley. *Scientific Reports*, 14, 19202.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. (2006). *Plant Physiology*, 4th Edn. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc Publishers, 700 p.
- TAKAHASHI, T., KAKEHI, J. I. (2010): Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. *Annals of Botany*, 105 1-6. p.
- TEULAT, B., THIS, D., KHAIRALLAH, M., BORRIES, C., RAGOT, C., SOURDILLE, P., LEROY, P., MONNEVEUX, P., CHARRIER, A. (1998): Several QTLs involved in osmotic-adjustment trait variation in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and applied genetics*, 96 (5) 688-698. p.
- TEULAT, B., ZOUMAROU-WALLIS, N., ROTTER, B., BEN SALEM, M., BAHRI, H., THIS, D. (2003): QTL for relative water content in field-grown barley and their stability across Mediterranean environments. *Theoretical and Applied Genetics*. 108 (1) 181-188. p.
- THABET, S. G., JABBOUR, A. A., BÖRNER, A., ALKHATEEB, M. A., ALMAROAI, Y. A., ABD EL MONEIM, D., ALQUDAH, A. M. (2024): Genetic mining of desirable alleles for transgenerational stress memory through enhancing drought adaptation in wheat. *Environmental and Experimental Botany*, 218, 105578.

- TIBURCIO, A.F., ALTABELLA, T., BITRIÁN, M., ALCÁZAR, R. (2014): The roles of polyamines during the lifespan of plants: from development to stress. *Planta* 240 1-18. p.
- TONDELLI, A., FRANZIA, E., BARABASCHI, D. ET AL. (2006): Mapping regulatory genes as candidates for cold and drought stress tolerance in barley. *Theoretical and Applied Genetics*, 112 445-454. p.
- TOTTMAN, D. R., MAKEPEACE, R. J. (1979): An explanation of the decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. *Annals of Applied Biology*, 93 221-234. p.
- TOUMI, I., MOSCHOU, P. N., PASCHALIDIS, K. A., BOUAMAMA, B., SALEM-FNAYOU, A. B., GHORBEL, A. W., MLIKI, A., ROUBELAKIS-ANGELAKIS, K. A. (2010): Abscisic acid signals reorientation of polyamine metabolism to orchestrate stress response via the polyamine exodus pathway in grapevine. *Journal of Plant Physiology*, 167 519-525. p.
- TUBIELLO, F. N., M. DONATELLI, C. ROSENZWEIG, AND C. O. STOCKLE. (2000): Effects of climate change and elevated CO₂ on cropping systems: Model predictions at two Italian locations. *European Journal of Agronomy*, 12, 179-189. p.
- TURNER, L. B., STEWART, G. R. (1986): The Effect of Water Stress upon Polyamine Levels in Barley (*Hordeum vulgare* L.) Leaves. *Journal of Experimental Botany*, 37 (2) 170-177. p.
- TURNER, N. C., WRIGHT, G. C., SIDDIQUE, K. (2001): Adaptation of grain legumes (pulses) to water-limited environments. *Advances in Agronomy*, 71 194-233. p.
- TYAGI, K., PARK, M. R., LEE, H. J., LEE, C. A., REHMAN, S., STEFFENSON, B., YUN, S.J. (2011): Fertile Crescent region as source of drought tolerance at early stage of plant growth of wild barley (*Hordeum vulgare* L. ssp. *spontaneum*). *Pakistan Journal of Botany*, 43 475-486. p.
- UGARTE, C., CALDERINI, D.F., SLAFER, G. A. (2007): Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Research*, 100 240-8. p.
- VADEZ, V., DESHPANDE, S. P., KHOLOVA, J., HAMMER, G. L., BORRELL, A. K., TALWAR, H. S., HASH, C. T. (2011): Stay-green quantitative trait loci's effects on water extraction, transpiration efficiency and seed yield depend on recipient parent background. *Functional Plant Biology*, 38 553-566. p.
- VAN OOSTEROM, E., KLEIJN, D., CECCARELLI, S. NACHIT, M. (1993): Genotype-by-environment interactions of barley in the Mediterranean region. *Crop Science*, 33 669-674. p.
- VERDOY, D., LUCAS, M. M., MANRIQUE, E., COVARRUBIAS, A. A., DE FELIPE, R. AND PUEYO, J. J. (2004): Differential organ-specific response to salt stress and water deficit in nodulated bean (*Phaseolus vulgaris*). *Plant, Cell & Environment*, 27 757-767. p.

- VERMA, V., FOULKES, M.J., WORLAND, A. J., SYLVESTER-BRADLEY, R., CALIGARI, P. D. S., SNAPE, J. W. (2004): Mapping quantitative trait loci for flag leaf senescence as a yield determinant in winter wheat under optimal and drought-stressed environments. *Euphytica*, 135 255-63. p.
- WANG, X., VIGNJEVIC, M., JIANG, D., JACOBSEN, S., WOLLENWEBER, B. (2014): Improved tolerance to drought stress after anthesis due to priming before anthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) var. Vinjett. *Journal of Experimental Botany*, 65 (22) 6441-6456. p.
- WANG, J., VANGA, S. K., SAXENA, R., ORSAT, V., RAGHAVAN, V. (2018): Effect of Climate Change on the Yield of Cereal Crops: A Review. *Climate*, 6 41.
- WANI, S., KUMAR, V. (2015): Plant Stress Tolerance: Engineering ABA: A Potent Phytohormone. *Transcriptomics*, 3 (2) 113. p.
- WASAYA, A., ZHANG, X., FANG, Q., YAN, Z. (2018): Root phenotyping for drought tolerance: A review. *Agronomy*, 8 241. p.
- WELLS, S. A., DUBETZ, S. (1966): Reaction of barley varieties to soil water stress, *Canadian Journal of Plant Science*, 46 507-512. p.
- WERNER, C., CORREIA, O., BEYSCHLAG, W. (1999): Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica*, 20 15-23. p.
- WICKHAM, H. (2009): Getting started with qplot. In: ggplot2. Use R. Springer, New York, NY
- WICKHAM, H. (2016): ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4).
- WICKHAM, H., AVERICK, M., BRYAN, J., CHANG, W., MCGOWAN, L. D., FRANÇOIS, R., GROLEMUND, G., HAYES, A., HENRY, L., HESTER, J., KUHN, M., PEDERSEN, T. L., MILLER, E., BACHE, S. M., MÜLLER, K., OOMS, J., ROBINSON, D., SEIDEL, D. P., SPINU, V., TAKAHASHI, K., VAUGHAN, D., WILKE, C., WOO, K., YUTANI, H. (2019): Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4 (43) 1686.
- WIEGMANN, M., MAURER, A., PHAM, A. ET AL. (2019): Barley yield formation under abiotic stress depends on the interplay between flowering time genes and environmental cues. *Scientific Reports*, 9 6397.
- WÓJCIK-JAGŁA, M., FIUST, A., KOŚCIELNIAK, J. ET AL. (2018): Association mapping of drought tolerance-related traits in barley to complement a traditional biparental QTL mapping study. *Theoretical and Applied Genetics*, 131 167-181. p.
- WOLLENWEBER, B., PORTER, J.R., 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, Y., COSGROVE, D. J. (2000): Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany*, 51 1543-1553. p.

- WYKA, T. P., BAGNIEWSKA-ZADWORNA, A., KUCZYNSKA, A., MIKOŁAJCZAK, K., OGRODOWICZ, P., ZYTKOWIAK, M., SURMA, M., ADAMSKI, T. (2019): Drought-induced anatomical modifications of barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves: an allometric perspective. *Environmental and Experimental Botany*, 166 103798.
- YAMAGUCHI, K., TAKAHASHI, Y., BERBERICH, T., IMAI, A., TAKAHASHI, T., MICHAEL, A. J., KUSANO, T. (2007): A protective role for the polyamine spermine against drought stress in Arabidopsis. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 352 486-490. p.
- YANG, X., LU, M., WANG, Y., WANG, Y., LIU, Z., CHEN, S. (2021): Response Mechanism of Plants to Drought Stress. *Horticulturae*, 7 50.
- YANG, J., ZHANG, J., LIU, K., WANG, Z. AND LIU, L. (2007): Involvement of polyamines in the drought resistance of rice. *Journal of Experimental Botany*, 58 1545-1555. p.
- YANG, J., YUNYING, C., ZHANG, H., LIU, L., ZHANG, J. (2008): Involvement of polyamines in the post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice. *Planta*, 228 (1) 137-149. p.
- YANG, L., HAIYAN, L., XIAOKANG, L., DIDI, L., XIAOXIA, W., YUNCHENG, L. (2016): Effect of polyamines on the grain filling of wheat under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 100 113-129. p.
- YASHAVANTHAKUMAR, K. J., BAVISKAR, V. S., NAVATHE, S., PATIL, R., BAGWAN, J., BANKAR, D., GITE, V. D., KRISHNAPPA, G., MISHRA, C. N., MAMRUTHA, H. M., SINGH, S. K. DESAI, S. A., SINGH, G. P. (2021): Impact of heat and drought stress on phenological development and yield in bread wheat. *Plant Physiology Reports*, 26 357-367. p.
- YAZDI, M., BAGHERI, A., MOSHTAGHI, N., SHARIFI, A. (2023): Investigation of morphophysiological changes of barley (*Hordeum vulgare* L.) under drought stress in greenhouse conditions. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 16 (4) 1071-1087. p.
- YORDANOV, I., VELIKOVA, V., TSONEV, V. (2000): Plant response to drought, acclimation and stress tolerance. *Photosynthetica*, 30 171-186. p.
- ZADOKS J. C., CHANG T. T., KONZAK C. F. (1974): A decimal code for the growth stage of cereals. *Weed Research*, 14 415-421. p.
- ZENG, Z., HAN, N., LIU, C., BUERTE, B., ZHOU, C., CHEN, J., WANG, M., ZHANG, Y., TANG, Y., ZHU, M. (2020): Functional dissection of HGGT and HPT in barley vitamin E biosynthesis via CRISPR/Cas9-enabled genome editing. *Annals of Botany*, 126 929-942. p.
- ZHANG, X., SHABALA, S., KOUTOULIS, A. ET AL. (2006): Meta-analysis of major QTL for abiotic stress tolerance in barley and implications for barley breeding. *Planta*, 245 283-295.

ZHAO, W., LIU, L., SHEN, Q., YANG, J., HAN, X., TIAN, F., WU, J. (2020): Effects of water stress on photosynthesis, yield, and water use efficiency in winter wheat. *Water*, 12 2127.

ZHAO, H., NI, S., CAI, S., ZHANG, G. (2021): Comprehensive dissection of primary metabolites in response to diverse abiotic stress in barley at seedling stage. *Plant Physiology and Biochemistry*, 161, 54-64. p.

ZHAO, T. J., SUN, S., LIU, Y., LIU, J. M., LIU, Q., YAN, Y. B., ZHOU, H. M. (2006): Regulating the drought-responsive element (DRE)-mediated signaling pathway by synergic functions of trans-active and trans-inactive DRE binding factors in *Brassica napus*. *Journal of Biological Chemistry*, 281 10752-10759. p.

ZHEN-WANG, Z., JIN-ZHI, W., MING, H., YOU-JUN, L., KAI-NAN, Z., YUAN-QUAN, H., ZHI-MING, Z., ZHONG-SHUAI, Y. (2022): Effects of drought stress on the photosynthetic characteristics in flag leaf in the afternoon during the grain filling stage and grain yield of winter wheat with different drought resistance. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 67-77. p.

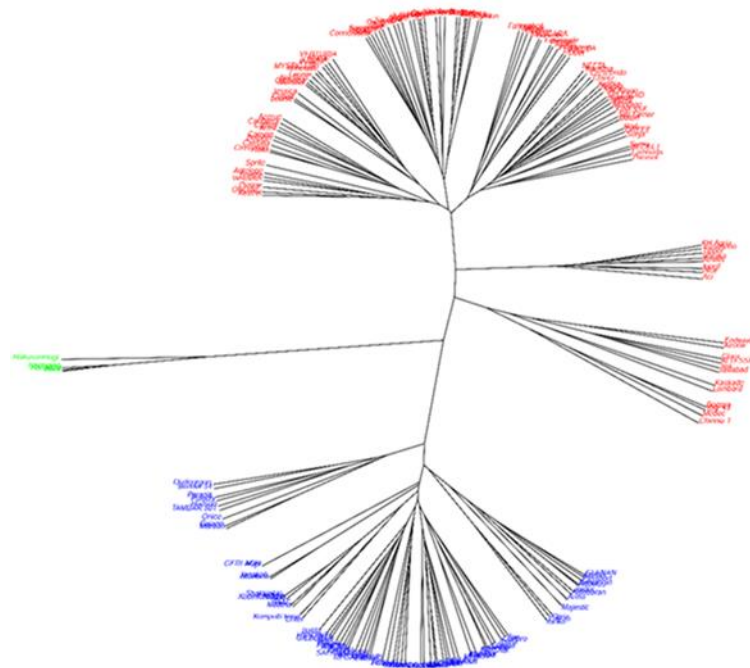
ZHOU, Q., YU, B. (2010): Changes in content of free, conjugated and bound polyamines and osmotic adjustment in adaptation of vetiver grass to water deficit. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48 (6) 417-425. p.

ZHU ,X., GONG, H., CHEN, G., WANG, S. AND ZHANG, C. (2005): Different solute levels in two spring wheat cultivars induced by progressive field water stress at different developmental stages. *Journal of Arid Environments*, 62 1-14. p.

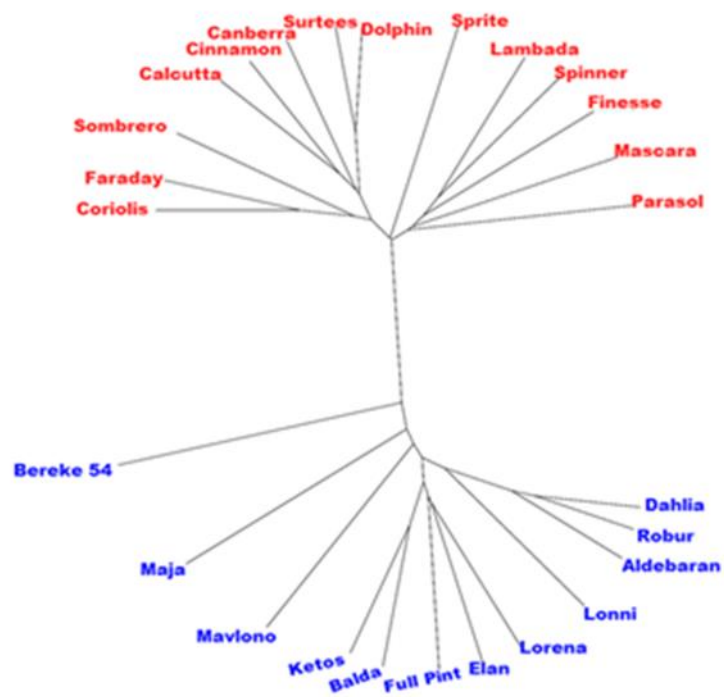
M.2. A BARGEN árpa panel genetikai diverzitása 45K Illumina SNP-chip felhasználásával a különböző földrajzi eredetű 188 genotíusból álló teljes populációban (A) és a 28 árpa genotíusból álló kontrollált szárazságstressz kísérletbe vont csoportban (B).

(A hatsoros árpák kék színnel, a kétsorosak piros színnel, míg zöld színnel ritka hatsoros japán származású árpa genotípusok vannak jelölve.)

(A)

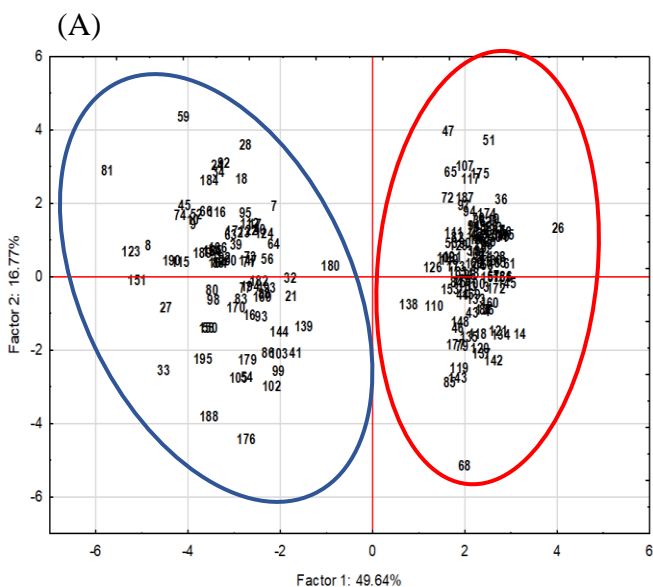


(B)

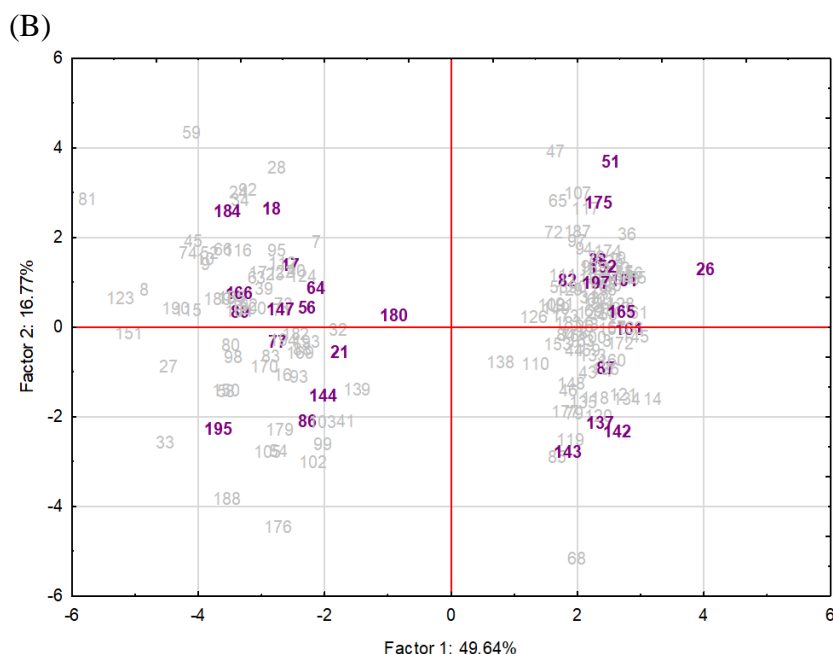


M.3. A BARGEN árpa panel fenotípusos diverzitása a 2018-as egyéves szabadföldi vetésű kísérlet fenotípusos adatmátrixán elvégzett főkomponens-elemzés (PCA) alapján (A) a 190 különböző földrajzi eredetű árpa genotípusból álló teljes populációban (a hatsoros árpa kék, míg a kétsoros árpa piros színű ellipszissel jelölve), és (B) a 28 árpa genotípusból álló csoportban, amelyet lila színű jelöltünk.

(A PCA-ban szereplő tulajdonságok a jobb oldali táblázatban a paraméter - faktor korrelációk felirat alatt szerepelnek. A szignifikáns kapcsolatokat a * $p \leq 0,05$ és a *** $p \leq 0,001$ valószínűségi szintek jelölik)



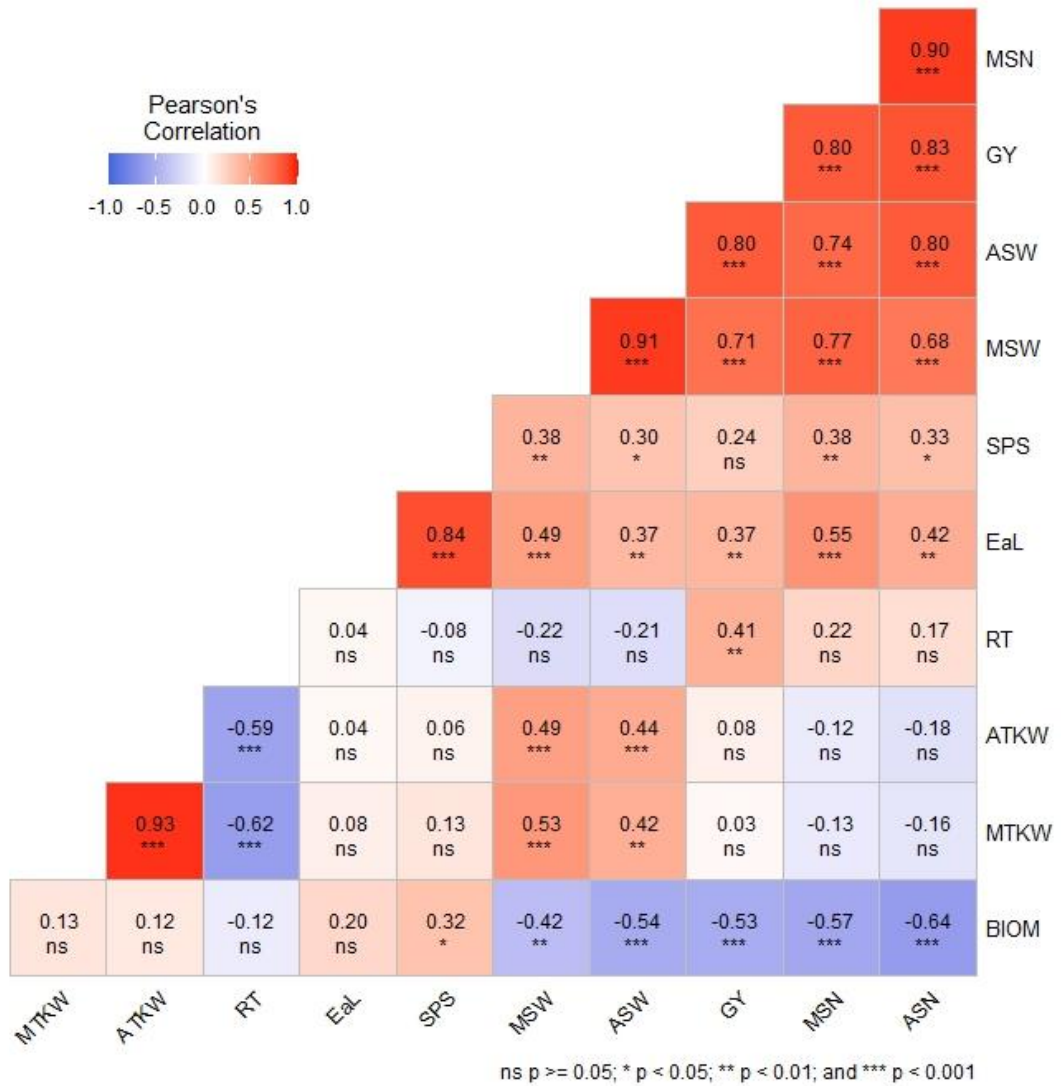
Paraméter – faktor korreláció	Factor 1	Factor 2
Kalász típus	-0.95***	-0.05
Z49	-0.02	-0.35
Növénymagasság	-0.33	0.47*
Kalászhozsz	0.72***	0.30
Kalászk/kalász	0.82***	0.14
Szemszám/főkalász	-0.97***	-0.00
Szemtömeg/főkalász	-0.88***	0.22
Kalászsűrűség	-0.16	-0.25
Szemszám/kalászka	-0.98***	-0.04
TKW/ főkalász	0.68***	0.45*
Produktív hajtás / 25 cm	0.50*	0.45*
Átlagos szemszám	-0.92***	0.26
Átlagos szemtömeg	-0.75***	0.57**
ÁtlagosTKW	0.49*	0.71***
Terméshozam/ 25 cm	-0.41	0.80***



M.4. A két- (A) és hatsoros (B) árpafajták produkcióbíológiai és morfológiai (félkövérrel kiemelve) paramétereinek korrelációs együtthatói (a fajták átlagértékei alapján) a kontroll esetében.

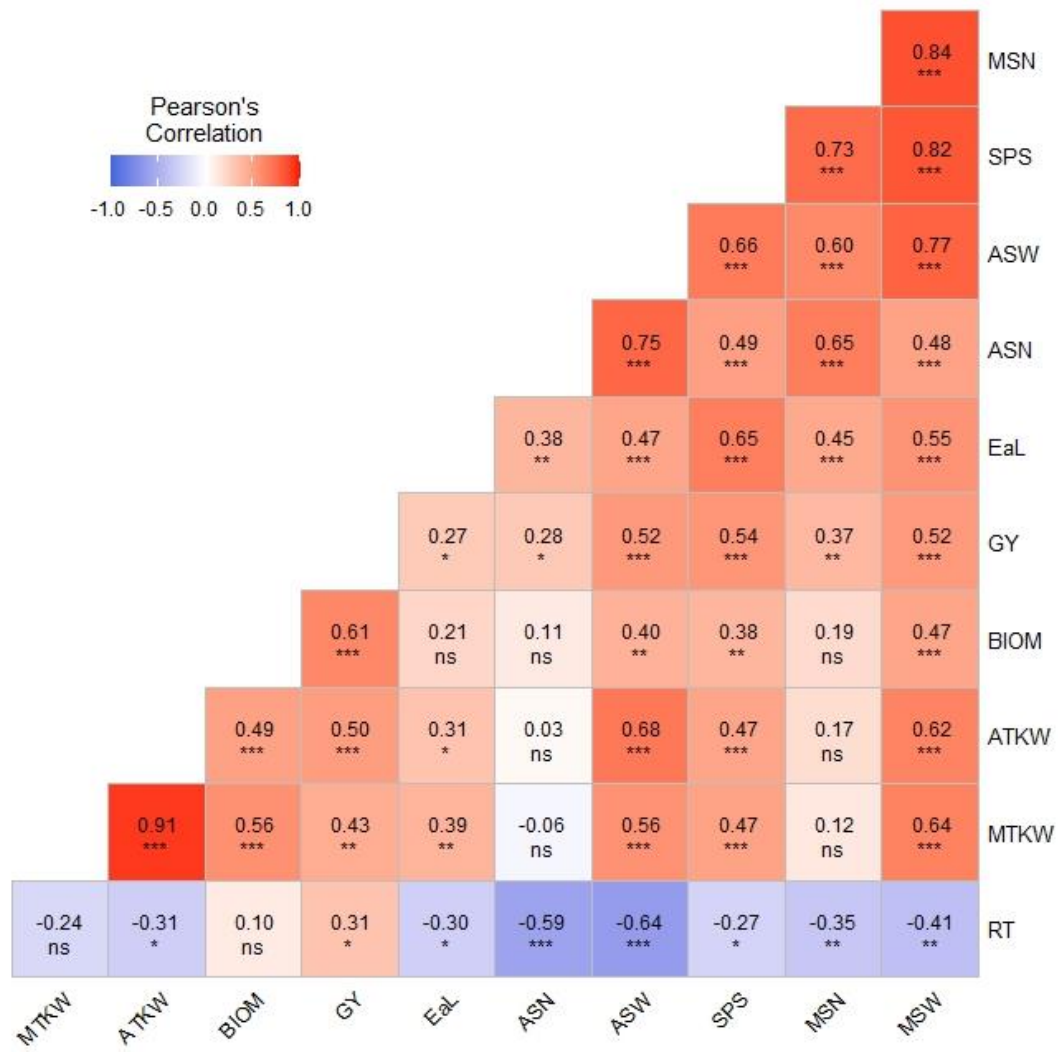
(ASN: átlagos kalászonkénti szemszám, ASW: átlagos kalászonkénti szentömeg, ATKW: átlagos ezerszentömeg, **BIOM**: föld feletti biomassza tömege, GY: szemtermés, RT: reprodukív hajtások száma, **EaL**: főkalász hossza, **SPS**: főkalász kalászkaszáma, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szentömege, MTKW: főkalász ezerszentömege)

(A)



(folyt.)

(B)

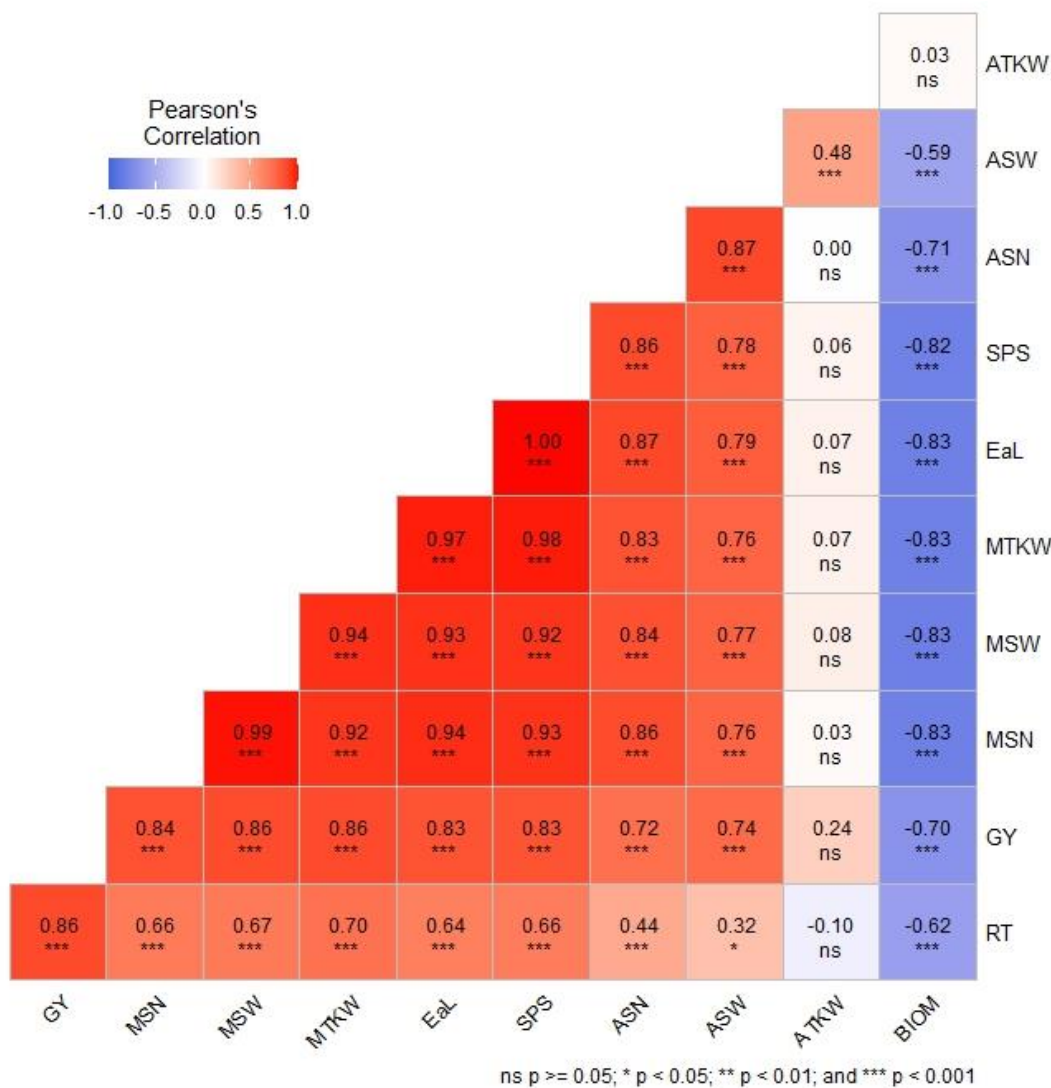


ns $p \geq 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; and *** $p < 0.001$

M.5. A két- (A) és hatsoros (B) árpafajták produkcióbiológiai és morfológiai (félkövérrel kiemelve) paramétereinek korrelációs együtthatói (a fajták átlagértékei alapján) az egyszeri stresszkezelésben.

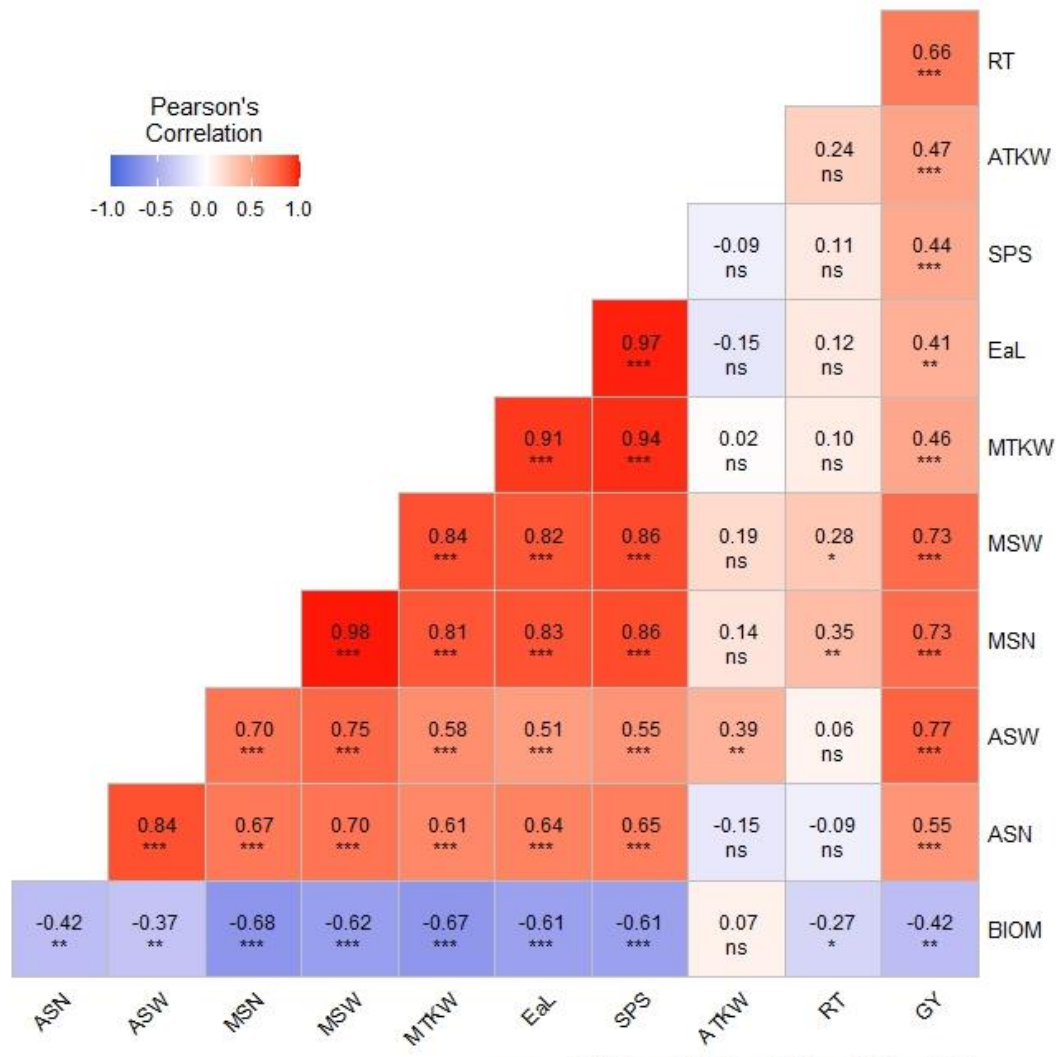
(ASN: átlagos kalászonkénti szemszám, ASW: átlagos kalászonkénti szenttömeg, ATKW: átlagos ezerszenttömeg, **BIOM**: föld feletti biomassa tömege, GY: szemtermés, RT: reprodukív hajtások száma, **EaL**: főkalász hossza, **SPS**: főkalász kalászkaszáma, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szenttömege, MTKW: főkalász ezerszenttömege)

(A)



(folyt.)

(B)

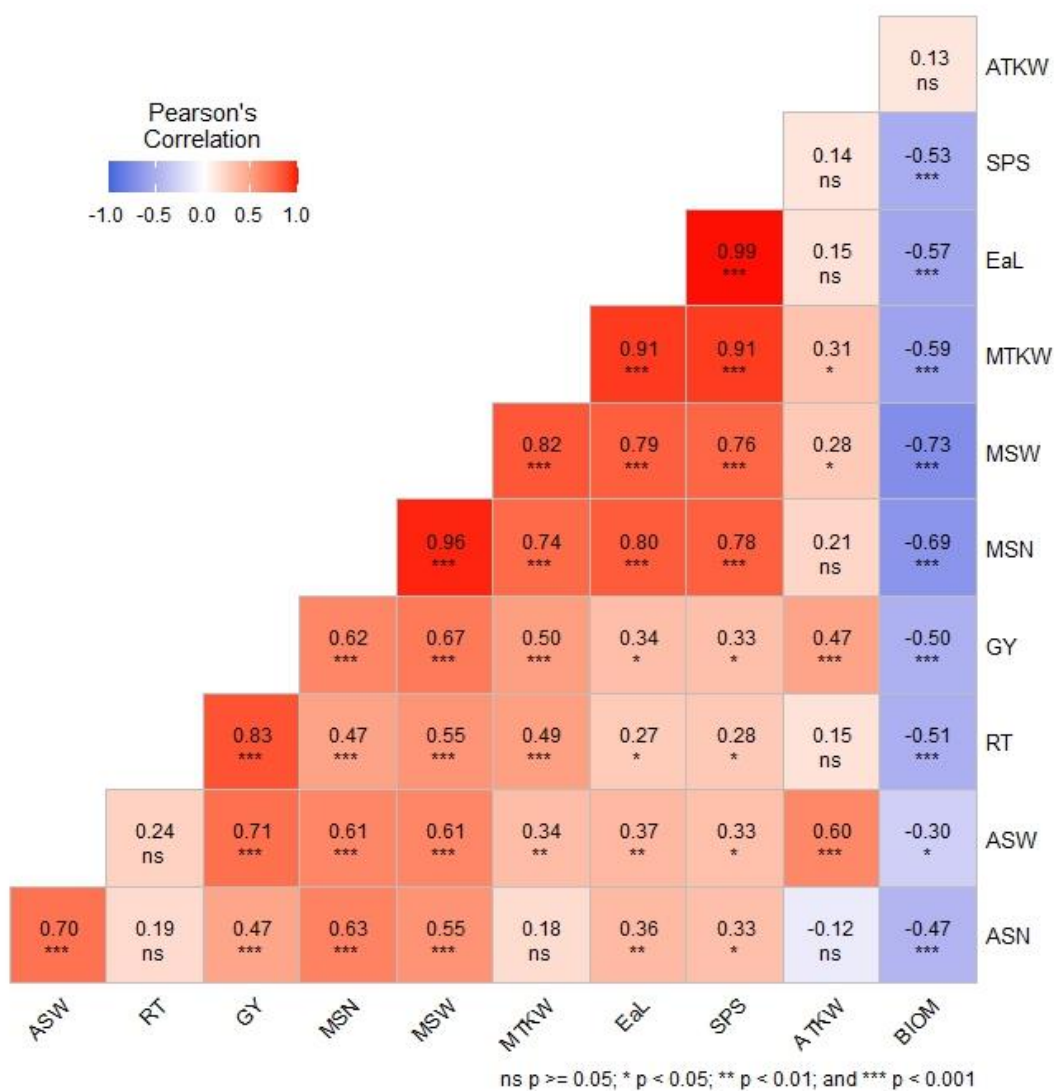


ns $p \geq 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; and *** $p < 0.001$

M.6. A két- (A) és hatsoros (B) árpafajták produkcióbíológiai és morfológiai (*félkövérrel kiemelve*) paramétereinek korrelációs együtthatói (a fajták átlagértékei alapján) az ismételt stresszkezelésben.

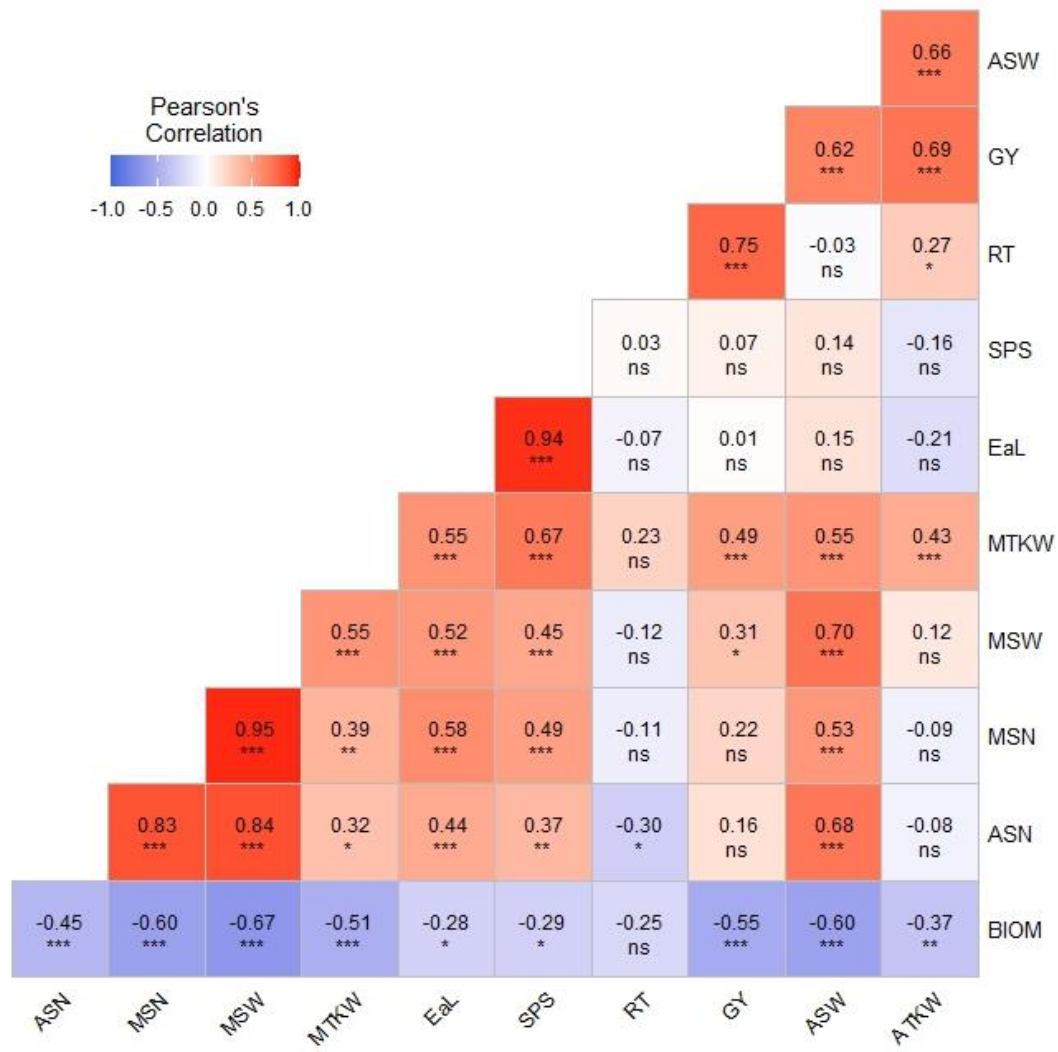
(ASN: átlagos kalászonkénti szemszám, ASW: átlagos kalászonkénti szenttömeg, ATKW: átlagos ezerszenttömeg, **BIOM**: föld feletti biomassza tömege, GY: szemtermés, RT: reprodukív hajtások száma, **EaL**: főkalász hossza, **SPS**: főkalász kalászkaszáma, MSN: főkalász szemszáma, MSW: főkalász szenttömege, MTKW: főkalász ezerszenttömege)

(A)



(folyt.)

(B)



ns $p \geq 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; and *** $p < 0.001$

M.7. A szárazságstressz hatása 28 árpa genotípusra a kontrollált szárazságstressz-kísérletben, valamint a csoportpozíciójuk, illetve szemtermésük (GY) az egyszeri (Ds) és az ismételt (Dd) szárazságstressz kezelésben. Az eredmények megjelenítése megegyezik a kutatócsoportunk által korábban használt módszerével (HORVÁTH et al., 2024).

Genotípus	Kalásztípus	Egyszeri vízmegvonás során kimutatott csoportszám	Ismételt vízmegvonás során kimutatott csoportszám	Kontroll szemtermés (g)	Egyszeri vízmegvonás szemtermése (g)	Ismételt vízmegvonás szemtermése (g)	Szárazságstresszhez való edződés (priming) hatása a szemtermésre (Dd/Ds%)
Calcutta	2R	1	1	3,86	2,09	0,91	43,34
Canberra	2R	1	1	6,01	2,61	2,73	104,40
Finesse	2R	1	1	5,57	2,38	2,43	102,39
Gerlach	6R	1	2	5,12	2,65	4,14	156,35
Lorena	6R	1	1	5,93	2,25	2,60	115,49
Mavlonó	6R	1	2	5,72	2,89	2,52	87,20
Sprite	2R	1	1	5,46	2,98	1,51	50,54
Aldebaran	6R	2	2	4,99	2,72	3,63	133,65
Balda	6R	2	2	5,37	4,86	4,67	95,99
Bereke 54	6R	2	2	4,23	4,13	4,31	104,36
Cinnamon	2R	2	2	4,65	3,52	3,33	94,61
Coriolis	2R	2	2	4,67	2,87	3,14	109,75
Dahlia	6R	2	1	4,64	1,93	1,96	101,62
Elan	6R	2	1	4,53	2,86	2,24	78,40
Faraday	2R	2	1	4,79	3,41	2,59	75,92
Full Pint	6R	2	2	4,30	3,31	3,77	113,83
Maja	6R	2	2	5,26	3,50	3,36	96,10
Mascara	2R	2	2	5,69	4,03	3,95	98,03
Parasol	2R	2	1	4,71	2,43	2,18	89,61
Robur	6R	2	1	6,27	1,67	1,60	95,78
Sombbrero	2R	2	1	5,69	3,62	2,62	72,36
Carola	6R	3	3	4,68	0,81	1,54	190,15
Dolphin	2R	3	3	5,21	1,03	0,77	75,12
Ketos	6R	3	1	5,20	1,56	2,47	157,77
Lambda	2R	3	1	2,86	0,76	1,38	182,15
Lonni	6R	3	1	5,96	2,74	1,45	52,71
Spinner	2R	3	1	4,24	1,56	1,71	109,28
Surtees	2R	3	3	2,44	0,99	1,56	157,23

2R: kétsoros kalásztípus, 6R: hatsoros kalásztípus

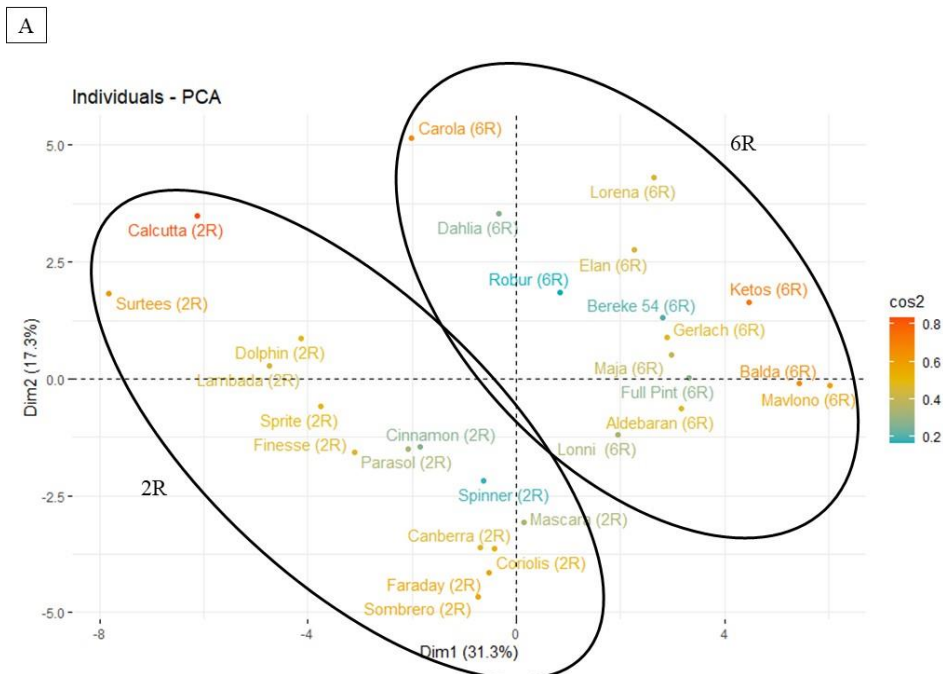
M.8. A szárazságstressz hatása a növények megjelenésére (A): A kontroll (Control) növények valamint az egyszeri (Z49) és ismételt (Z31+49) szárazságstressz hatása a 'Lorena' fajtára, amely mind a két stresszkezelés esetében az elemzés során a GroupD-1 csoportba került. (B): A kontroll (Control) növények valamint az egyszeri (Z49) és ismételt (Z31+49) szárazságstressz hatása a 'Maja' fajtára, amely mind a két stresszkezelés esetében az elemzés során a GroupD-2 csoportba került (C): A kontroll (Control) növények valamint az egyszeri (Z49) és ismételt (Z31+49) szárazságstressz hatása a 'Dolphin' fajtára, amely mind a két stresszkezelés esetében az elemzés során a GroupD-3 csoportba került.



(folyt.)



M.9. A 28 árpafajta adatmátrixának főkomponens-elemzése a kontroll (A), az egyszeri (B) és az ismételt (C) kezelések vonatkozásában. A kontroll esetében a két- és hatsoros fajták elkülönülnek a kísérletben vizsgált tulajdonságok főkomponens-elemzése alapján. Az ábrán látható karikák színekódja követi a hőtérkép alapján megállapított csoportok színekódját (piros-GroupDs1/GroupDd1, kék- GroupDs2/GroupDd2, szürke- GroupDs3/GroupDd3).



(folyt.)

10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Hálás köszönetemet szeretném kifejezni témavezetőimnek, Dr. Karsai Ildikónak és Dr. Kiss Tibornak kutatómunkámban és dolgozatom elkészítésében nyújtott segítségükért, szakmai irányításukért, és bizalmukért. Köszönöm a HUN-REN Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézet vezetőségének hogy lehetővé tették a PhD tanulmányaim elvégzését.

Köszönöm a Molekuláris Nemesítés Osztály és a Kalászos Gabona Nemesítési Osztály valamennyi dolgozójának, hogy segítségemre voltak a kísérleteim kivitelezésében.

Külön köszönet illeti Dr. Horváth Ádám, Dr. Bányai Judit, Illés Klára, Majláthné Dr. Balla Krisztina, Dr. Cseh András, Mayer Bernadett, Herkli Erika, Sándorné Pelyva Renáta, Baloghné Egeresi Eleonóra, Gál Mariann, Mayer Marianna, Horváth D. Ádám munkatársaimat, akikre minden esetben számíhattam, megbízható munkájuk mellett a jó hangulatot is biztosították.

Köszönöm Dr. Pál Magdának és a Növényélettani labor munkatársainak hogy lehetővé tették és segítették a poliaminokkal kapcsolatos vizsgálatokat.

Köszönettel tartozom a Növénynevelési és a Műszaki Csoportnak a fitotroni kísérleteknél végzett lelkiismeretes munkájukért.

Kiemelten köszönöm és rendkívül hálás vagyok családomnak a minden téren nyújtott segítségükért. Köszönöm, hogy türelmükkel, anyagi támogatásukkal és a munkához szükséges nyugodt körülmények megteremtésével elősegítették a disszertáció elkészültét.