

Doktori értekezés tézisei

Krivényiné Berki Zita Johanna

Martonvásár

2025



MAGYAR AGRÁR- ÉS ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

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

Doktori (PhD) értekezés tézisei

Krivényiné Berki Zita Johanna

Martonvásár
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

1. A munka előzményei, célkitűzések

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 csapadéeloszlásban 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 aszálykárba vonható 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. 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 termelhető. 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 fajokként 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 viszonylag széles genetikai változatosságot mutató árpafajta csoport szárazságstressztűrésének összehasonlító vizsgálatát végeztük el produkciobiológiai és élettani paraméterek alapján.

Az értekezés részletes célkitűzései az alábbiak voltak:

A tenyészidőszak során az abiotikus stresszhatások kiszámíthatatlanul jelentkezhetnek szántóföldi körülmények között, előfordulhat, hogy ismétlődnek a hatások és az is, hogy egyszerre többféle stressz is éri a növényeket. 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 egyedfejlődési 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 is éri a növényt.

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 hátterű 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 növény-nemesítők 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 ismételt 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. Anyag és módszer

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

2.1. Klímakamrás szárazságstressz kísérlet körülményei

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. Bővebb információ az árpa fajtákról MUÑOZ-AMATRIAÍN et al. (2020), illetve HORVÁTH et al. (2024) közlésében található. 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

A kontrollált klímakamrás kísérletet a HUN-REN ATK fitotronjában végeztük el 2018-ban, egy CONVIRON PGB-96 típusú növénynevelő kamrában (Conviron, Winnipeg, MB, Kanada). A szárazságstresszt két kezelésben vizsgáltuk: (1) egyszeri, teljes vízmegvonás kalász hasban (Z49) stádium idején, valamint (2) kombináltan, két fenológiai fázisban: első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részén (Z31) és kalász hasban (Z49) stádiumban történő teljes vízmegvonás alkalmazásával. 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 növényeket is neveltünk azonos körülmények között, 27 tf%-os talajnedvesség fenntartásával. A stresszkezeléseket követően a növényeket visszaöntözéssel regeneráltuk.

Minden kezelés esetében fajtánként 24-24 ismétlést alkalmaztunk. A növények állandó 18 °C-os hőmérsékleten, hosszúnappalos (16 órás) megvilágítás mellett és 70%-os páratartalmat alkalmazva növekedtek. A stresszkezelések minden genotípus esetében az adott egyedfejlődési stádium elérésekor kezdődtek.

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 reprodukív hajtások száma (RT), a föld feletti biomassa 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 terméshozam (GY). A mért paraméterekből számoltuk a főkalász ezerszemtömegét (MTKW), az átlagos kalásonkénti szemszámot (ASN), az átlagos kalásonkénti szemtömeget (ASW) és az átlagos ezerszemtömeget (ATKW).

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, Tokyo, Japan). 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 történt a Z49-es stádiumban alkalmazott vízmegvonásos kezelés felénél.

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 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.

Zászlólevel relatív víztartalmának (RWC%) meghatározásához kezelésként három növény főhajtásának zászlóleveléről gyűjtöttünk mintát, hasban kalászolás állapotában (Z49), a stresszkezelés utolsó (hetedik) napján.

Az eredmények rendezésére, feldolgozására és elemzésére 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 Rstudio szoftverből több programcsomagot is felhasználtunk.

3. Eredmények és megvitatásuk

3.1. Kontrollált klímakamrás szárazságstressz kísérlet produkcióbiológiai eredményei

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 árpafajtán mért paraméterek (morfológiai- és terméskomponensek) értékeit a kezelés típusa (kontroll, egyszeri-, illetve ismételt stressz) befolyásolta a legnagyobb mértékben. Hasonló eredmény volt megfigyelhető a 14 hatsoros fajta átlagértékeit tekintve is. Általánosságban elmondható, hogy a kezelés volt a legnagyobb hatással az terméskomponensekre, azonban a főkalász kalászkasűrűségét (Dens), a reprodukív oldalhajtásszámot (RT) és a mellékkalász szemszámát (SSN) tekintve a genotípusnak volt a legnagyobb fenotípusos varianciája.

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 szemtermés (GY) mind a kétsoros, mind a hatsoros fajtáknál rendkívül érzékenyen változott a vízmegvonás hatására. 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 a 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. Hasonló mértékű csökkenés írható le a mellékkalások terméseredményeire is. 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.

A különböző kalásztípusok esetében a vizsgált morfológiai tulajdonságok és terméskomponensek kapcsolatrendszerje jelentős mértékben változott a szárazságstressz kezelésekre hatására. Általánosan elmondható, hogy az ismételt vízelvonás hatására csökkent a vizsgált paraméterek közötti kapcsolatok száma, amely jelenség mindkét kalásztípusú csoportra jellemző volt. Kétsoros fajták esetében szoros pozitív korreláció állt fenn a főkalász szemtermés adatai (MSN és MSW) és a GY között. A főkalász hossza (EaL) és kalászkaszáma (SPS), illetve az MSN pozitív korrelációban állt egymással. A két stresszkezelés hatására a főkalász összes paramétere között szoros korreláció volt megfigyelhető. Az egyszeri stresszkezelés eredményeképpen a főkalász paraméterei pozitív korrelációt mutattak 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. 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.

3.2. 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 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 a ismételt vízmegevonásos kezelés is szignifikáns szinten csökkentette az átlagos kalásonkénti szemszámot (ASN) és az átlagos kalásonkénti szemtömeget (ASW). 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 termésparaméterei (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 szentelítődés 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.

3.3. 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 minden egyes fajta esetében a mért tulajdonságok értékeit a kontrollkezeléshez viszonyítva %-ban fejeztük ki. Ezt az adatmátrixot használtuk fel a hőtéskép elkészítéséhez, amely alapján lehetővé vált a tulajdonságok és genotípusok egyidejű csoportosítása (UPGMA klaszteranalízis alkalmazásával) a szárazságstresszre adott reakcióik alapján.

A morfológiai és a terméskomponensek pozitív és negatív értékeinek szélesebb tartománya alapján a 28 árpa genotípus három különböző csoportját tudtuk elkülöníteni mindkét vízmegvonásos kezelésben. Mindhárom csoportba egyaránt tartozik két-, és hatsoros kalásztípusú fajta. A hőtésképről 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 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', az 'Elan', a 'Faraday', a 'Parasol', a 'Robur' és a 'Sombrero' volt. 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. A legkevésbé szárazságtűrő csoportokba (GroupDs-3 és GroupDd-3) mindkét esetben bekerültek a 'Carola', a 'Dolphin' és a 'Surtees' fajták. A 'Lambada', a 'Spinner', a 'Ketos' és a 'Lonni' (a GroupDs-3 tagjai) viszont a szárazságnak való ismételt kitettség miatt visszanyerték a mérsékelt alkalmazkodó képességet, és a mérsékelten toleráns csoport (GroupDd-1) tagjai lettek.

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

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 oldalhajtszám 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, ennél fogva 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 magasan 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 reproduktív 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. Míg az első csoport tagjai a mellékkalászok szemszámát és szentömegét próbálták megőrizni (mérsékelt toleráns), addig a másodikba olyan genotípusok tartoztak, amelyek képesek voltak megőrizni a főkalász szemszámát és szentömegét párhuzamosan azzal, hogy fenntartották a reproduktív oldalhajtások számát is (toleránsabb). Mindkét típus megjelent mindkét környezetben, de eltérő intenzitással. A főkalász szemszámának és szentömegének 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 reproduktív hajtások száma (RT) kivételével. 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.

3.5. Élettani paraméterek vizsgálata

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 fotoszintetikus aktivitás mérése során a növények zászlóslevelét vizsgáltuk. A stressz hatására jelentősen (szignifikáns szinten) visszaesett a növények fotoszintetikus teljesítménye. Ez annak a következménye, hogy a növények bezárták a gázcsere nyílásaikat, 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 különbséget tapasztaltunk. (EVAP, GS és PN), vagy csak $p \leq 0,05$ szinten szignifikáns különbség (CI) mutatkozott a vizsgált paraméterek vonatkozásában.

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 vízelvonás előtt mért klorofilltartalom eredményei nem mutattak jelentős különbséget a kontrollhoz képest, sem a Z31-es, sem pedig a Z49-es stádiumban. Az ismételt vízmegvonás esetében mindkét egyedfejlődési stádiumban jelentős SPAD értékbeli csökkenés volt megfigyelhető, amelynek mértéke a Z31-es fejlődési stádiumban még kifejezőbb volt. Ugyancsak jelentős klorofilltartalom csökkenés volt tapasztalható az egyszeri szárazságstressz esetében a Z49-es fejlődési stádiumban mért értékei között is. A visszaöntözést (regeneráció) követően a Z77 (tejesérés) stádiumra a klorofilltartalom csaknem

visszaállt a kontrollal megegyező szintre. 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. Általánosságban elmondható, hogy a nagyobb maximális SPAD értékekkel rendelkező árpafajták (pl. 'Balda', 'Bereke 54', 'Mavlonó', 'Lorena', 'Ketos', 'Maja') nagyobb szemterméssel (GY) rendelkeztek mind a két kezelés esetében.

A stresszkezelések hatására mind a három vizsgált poliamin (putreszcin – PUT, spermidin – SPD és spermin – SPM) szintje megnőtt. A két stresszhatást vizsgálva a poliamin-tartalmak között nem volt kimutatható különbség. Ez alól kivételt jelentett a spermidin, amelynek szintje az ismételt stresszhatáskor volt a legmagasabb és szignifikáns szinten eltért az egyszeri kezeléstől és a kontrollétól is. A teljes poliamin-tartalom (TPA, a három vizsgált poliamin értékének az összege) több, mint a duplájára emelkedett a vízelvonások hatására. Megfigyelhető, hogy a zászlós levélben legnagyobb teljes poliamin-tartalommal rendelkező árpafajták ('Calcutta', 'Dolphin', 'Lorena', 'Dahlia', 'Lambada' és 'Surtees') kisebb szemterméssel (GY) rendelkeztek, mind a két kezelés esetében.

3.6. 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

mege erősítik ezt a megállapítást.

A poliaminok, mint védővegyületek szintje stresszhatásra megemelkedik (GROPPA és BENAVIDES, 2008; FAROOQ et al., 2009; ZHOU és YU, 2010). A fitotroni kísérletünkben vizsgált három poliamin, különösen a putreszcin, spermidin és spermin szintje szintén növekedést mutatott a vízmegvonások hatására. 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 a putreszcin mennyisége kisebb volt. Ezzel szemben az egyszeri és ismételt vízmegvonásos kezelés hatására a putreszcin-tartalom jelentős mértékben emelkedett. 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). A szűk irdodalmi háttér alapján árpában erre a megállapításra még nem találtunk megerősítést. Kísérletünkben a szárazságra érzékeny 'Dolphin' fajtában, az egyszeri és ismételt szárazságstressz után, a putreszcin mennyisége nagyobb volt, mint a toleráns csoportot alkotó fajtáké ('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.

3.7. Fiziológiai paraméterek és a terméskomponensek közti kapcsolatrendszer eredményei és megvitátásuk

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 szemtömegével 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 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 szemtömeggel. Megfigyelhető volt, hogy míg a sejtközötti tér szén-dioxid koncentrációja (CI) a kontroll esetében a mellékkalász szemszám és szemtömeg paramétereivel (SSN és SSW) mutatott szoros kapcsolatot, addig az

egyszeri vízmegvonásos kísérletben a poliaminokkal, az ismételt kezelésben pedig a biomasszával (BIOM) alkotott egy csoportot.

4. 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 szerepe a kalásztípusnak. Az élettani vizsgálatok eredményeiből kiderült, hogy a fotoszintetikus aktivitást jellemző és befolyásoló paraméterek szignifikáns 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 árpafajták 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 szintéziséért 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.

5. 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, 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, míg két csoportnál viszonylagos stressztoleranciát állapítottunk meg.
5. A vizsgált árpafajták eltérő stratégiával rendelkeztek a szárazságstressz hatásának mérséklése szempontjából. Az első csoport tagjai a mellékkalások 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 reproduktív 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 putreszcin szint negatív hatást fejtett ki a szemtelítődés folyamatára.

6. A szerzőnek az értekezés témaköréhez kapcsolódó publikációi

Tudományos folyóiratcikk, IF-es angol

BERKI, Z., KISS, T., BÁNYAI, J., CSEH, A., BALLA, K., KARSAI, I. (2025): Effect of drought stress during critical developmental stages on morphological and grain yield-related traits in winter barley (*Hordeum vulgare* L.). *PLoS One*, 20 (7) e0329391.

KISS, T., HORVÁTH, Á. D., CSEH, A., **BERKI, Z.**, BALLA, K., MAYER, M., TÓTH, V., KARSAI, I. (2025): Ambient temperature influenced co-expression network of major developmental, circadian, and photoreceptor genes in bread wheat. *Scientific Reports* 15, 27751.

KISS, T., HORVÁTH, D. Á., CSEH, A., **BERKI, Z.**, BALLA, K., KARSAI, I. (2025): The Molecular Genetic Regulation of Vegetative-Generative Transition in Wheat from Environmental Perspective. *Annals of Botany*, 135 (4) 605–628. doi:10.1093/aob/mcae174.

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. doi:10.1016/j.envexpbot.2024.106038. (*Osztott első szerzős publikáció)

HORVÁTH, Á., KISS, T., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, D. Á., BALLA, K., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2023): Effects of Genetic Components of Plant Development on Yield-Related Traits in Wheat (*Triticum Aestivum* L.) under Stress-Free Conditions. *Frontiers in Plant Sciences*, 13. doi:10.3389/fpls.2022.1070410.

GELL, GY., KARSAI, I., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., FLORIDES, C. G., BIRINYI, ZS., NAGY-RÉDER, D., ET AL. (2022): Effect of Additional Water Supply during Grain Filling on Protein Composition and Epitope Characteristics of Winter Oats. *Current Research in Food Science*, 5 2146–2161. p. doi:10.1016/j.crfs.2022.10.032.

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). doi:10.1371/journal.pone.0252070

CSEH, A., PO CZAI, P., KISS, T., BALLA, K., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., KUTI, CS., KARSAI, I. (2021): Exploring the Legacy of Central European Historical Winter Wheat Landraces. *Scientific Reports*, 11 (1). doi:10.1038/s41598-021-03261-4.

KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., VIDA, GY., VEISZ, O., KARSAI, I. (2021): Assessment of the Genetic Diversity, Population Structure and Allele Distribution of Major Plant Development Genes in Bread Wheat Cultivars

Using DArT and Gene-Specific Markers. *Cereal Research Communications*, 49 (4) 549–557. p. doi:10.1007/s42976-021-00136-2.

BALLA, K., KARSAI, I., BÓNIS, P., KISS, T., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., MAYER, M., BENCZE, SZ., VEISZ, O. (2019): Heat stress responses in a large set of winter wheat cultivars (*Triticum aestivum L.*) depend on the timing and duration of stress. *Plos One*, 14 9 p. e0222639

KISS, T., BÁNYAI, J., BALLA, K., MAYER, M., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., VEISZ, O., BEDŐ, Z., KARSAI, I. (2019): Comparative Study of the Developmental Traits and Yield Components of Bread Wheat under Field Conditions in Several Years of Multi-Sowing Time Experiments. *Crop Science*, 59 2 591-604. p. 14 p.

Ismeretterjesztő mű (folyóiratcikk):

BERKI, Z., KISS, T., KARSAI, I., VEISZ, O. (2020): Jön Az Aszály És Nem Lesz, Mit Kaszálj. *Agrofórum- A Növénytermesztők és Növényvédők Havilapja*, 31 (7) 122–125. p.

Magyar nyelvű konferencia kiadvány (proceeding):

BERKI, Z., KISS, T., BÁNYAI, J., HORVÁTH, Á., BALLA, K., MAYER, M., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2019): Vízmegvonás hatása a terméskomponensekre árpa fajtákban In: Karsai, Ildikó (szerk.) Növénynevelés a 21. század elején: kihívások és válaszok: XXV. Növénynevelési Tudományos Nap 2019 Budapest, Magyarország: Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Tudományos Bizottsága, pp. 231-234. , 4 p.

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

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

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

Angol nyelvű előadás összefoglalás, poszter:

HORVÁTH, D. Á., KISS, T., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., KALAPOSI, B., BALLA, K., CSEH, A., KARSAI, I. (2024): Molecular Genetic Examination of a Main Circadian Clock Gene (CCA1) in Hexaploid Wheat.” In IWC 2024 Poster Presentations Abstract Book, 101–102.

KARSAI, I., HORVÁTH, Á., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, D. Á., BALLA, K., CSEH, A., KISS, T. (2023): Effect of PPD-D1, Photoperiod Sensitivity Gene on Yield Related Traits under Stress-Free Conditions in Wheat. In 7th Conference on Cereal Biotechnology and Breeding, CBB7 2023 - 18th EWAC – The European Cereals Genetics Co-Operative Conference, EWAC18 2023, 47–48.

HORVÁTH, Á., KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., **BERKI, Z.**, BANYAI, J., KARSAI, I. (2023): Investigation of Heat Stress Tolerance in Winter Barley (*Hordeum vulgare* L.) Varieties Based on Yield Response Types.” In 7th Conference on Cereal Biotechnology and Breeding, CBB7 2023 - 18th EWAC – The European Cereals Genetics Co-Operative Conference, EWAC18 2023, 89–90.

BERKI, Z., RAKSZEGI, M., BÁNYAI, J., KISS, T., HORVÁTH, Á., BALLA, K., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2021): Effect of Drought Stress on Barley Grain Quality (*Hordeum vulgare* L.).” In 16th ICC Cereal and Bread Congress, 149–149.

HORVÁTH, Á., RAKSZEGI, M., BALLA, K., **BERKI, Z.**, KISS, T., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2021): The Effect of Heat Stress on the Nutritional Components of Winter Barley (*Hordeum vulgare* L.).” In 16th ICC Cereal and Bread Congress, 148–148.

CSEH, A., POCZAI, P., KISS, T., BALLA, K., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., KARSAI, I. (2020): Genome diversity of Central European wheat landrace collection compared to elite bread wheat cultivars In: International Plant & Animal Genome XXVIII Paper: PO0901 , 1 p.

BALLA, K., KARSAI, I., BÓNIS, P., KISS, T., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, A., MAYER, M., BENCZE, S., VEISZ, O. (2019): Investigation of different duration of heat stress period in various developmental stages in wheat In: David, Edwards; Rodomiro, Ortiz 3rd Agriculture and Climate Change Conference Paper: O4.06

CSEH, A., KISS, T., BALLA, K., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., POCZAI, P., KARSAI, I. (2019): Exploiting the legacy of Central European wheat landraces for improving the ecological adaptation ability of wheat In: MonoGram Paper: P25 , 1 p.

CSEH, A., BALLA, K., KISS, T., MAYER, M., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., POCZAI, P., KARSAI, I. (2019): SNP Genotyping and Agro-Morphological Characterization of a Central-European Wheat Landrace Collection and Modern Wheat Cultivars In: International Plant & Animal Genome XXVII Paper: PE0966 , 1 p.

KISS, T., BÁNYAI, J., BALLA, K., CSEH, A., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, A., MAYER, M., VEISZ, O., KARSAI, I. (2019): Expression analysis of main developmental genes in two bread wheat cultivars affected by ambient temperature and photoperiod In: Bűrsmayr, H (szerk.) Abstracts proceedings, poster presentations : 1st International Wheat Congress pp. 239-239. Paper: 018739, 1 p.

Magyar nyelvű előadás összefoglalás, poszter:

HORVÁTH, Á., KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., **BERKI, Z.**, BÁNYAI, J., HORVÁTH, D. Á., ILDIKÓ KARSAI, I. (2023): Őszi Árpa (*Hordeum vulgare* L.) Fajták Hőstressz Tolerancia Vizsgálata Termés Reakció Típusok Alapján. In XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok, 79–79.

HORVÁTH, D. Á., KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., KARSAI, I. (2023): Környezeti Hőmérséklet Hatása a Kenyérbúza Korai Egyedfejlődési Dinamikájára. In XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok, 67–67.

KISS, T., HORVÁTH, D. Á., BALLA, K., CSEH, A., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., KARSAI, I. (2023): A Fényspektrum Hatása a Kenyérbúza Korai Egyedfejlődési Dinamikájára. In XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok, 66–66.

HORVÁTH, Á., KISS, T., **BERKI, Z.**, CSEH, A., BALLA, K., HORVÁTH, D. Á., VEISZ, O., KARSAI, I. (2022): Populációstruktúra És Egyedfejlődési Markerek Elemzése Egy Sokfajtás Őszi Búza (*Triticum aestivum* L.) Gyűjteményben. In XXVIII. Növénynevelési Tudományos Napok, 48–48.

HORVÁTH, D. Á., KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., VIDA, GY., KARSAI, I. (2022): Hosszú- És Rövidnappalos Megvilágítás Hatása a Kenyérbúza Egyedfejlődési Dinamikájára. In XXVIII. Növénynevelési Tudományos Napok, 52–52.

KISS, T., HORVÁTH, D. Á., BALLA, K., CSEH, A., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., VIDA, GY., KARSAI, I. (2022): Kenyérbúza Környezeti Adaptációjának Molekuláris-Genetikai Vizsgálata. In XXVIII. Növénynevelési Tudományos Napok, 87–87.

BALLA, K., KARSAI, I., KISS, T., HORVÁTH, Á., **BERKI, Z.**, ANDRÁS CSEH, A., VEISZ, O. (2021): A Hőedzés Hatása Az Őszi Búzákra. In XXVII. Növénynevelési Tudományos Napok, 49–49.

BERKI, Z., KISS, T., HORVÁTH, Á., KRISZTINA BALLA, K., ANDRÁS CSEH, A., KARSAI, I. (2021): Vetésidő Hatása Az Őszi Búza Morfológiai Paramétereire És Terméskomponenseire (*Triticum aestivum* L.). In XXVII. Növénynevelési Tudományos Napok, 51–51.

BERKI, Z., KISS, T., HORVÁTH, Á., BALLA, K., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2020): Vízmegvonás hatása a terméskomponensekre búza fajtákban In: Bóna, Lajos; Karsai, Ildikó; Matuz, János; Pauk, János; Polgár, Zsolt; Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelők Egyesülete, pp. 33-33. , 1 p.

BALLA, K., KARSAI, I., KISS, T., HORVÁTH, Á., **BERKI, Z.**, CSEH, A., VEISZ, O. (2020): A búzák hőtűrésének vizsgálata kalászás stádiumában In: Bóna, Lajos; Karsai, Ildikó; Matuz, János; Pauk, János; Polgár, Zsolt; Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelők Egyesülete, pp. 34-34. , 1 p.

HORVÁTH, Á., BALLA, K., **BERKI, Z.**, KISS, T., CSEH, A., VEISZ, O., KARSAI, I. (2020): A hőstressz hatása a terméskomponensekre búzában In: Bóna, Lajos; Karsai, Ildikó; Matuz, János; Pauk, János; Polgár, Zsolt; Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelők Egyesülete, pp. 35-35. , 1 p.

KISS, T., BALLA, K., CSEH, A., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., VIDA, GY., VEISZ, O., KARSAI, I. (2020): Őszi búza (*Triticum aestivum* L.) fajtacsoport asszociációs elemzése In: Bóna, Lajos; Karsai, Ildikó; Matuz, János; Pauk, János; Polgár, Zsolt; Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelők Egyesülete, pp. 43-43. , 1 p.

BÁNYAI, J., KISS, T., MAYER, M., **BERKI, Z.**, HORVÁTH, Á., MÉSZÁROS, K., CSEH, A., BALLA, K., BENCZE, SZ., VEISZ, O. ET AL. (2018): Szárazságstressz hatásának vizsgálata őszi árpában In: Karsai, Ildikó; Polgár, Zsolt (szerk.) XXIV. Növénynevelési Tudományos Nap : Összefoglalók Budapest, Magyarország: Magyar Tudományos Akadémia, pp. 64-64. , 1 p.

Magyar nyelvű könyvrészlet:

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

7. Irodalomjegyzék

ABID, M., TIAN, Z., ZAHOR, 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.

AJALLI J., SALEHI, M. (2012): Evaluation of drought stress indices in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Annals of Biological Research*, 3 (12) 5515-5520. 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.

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.

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.

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.

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

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.

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.

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.

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.

FAROOQ, M., WAHID, A., LEE, D. J. (2009): 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

GROPPA, M. D., BENAVIDES, M. P. (2008): Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino Acids*, 34 35-45. p.

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.

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.

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., FRANCIES, G., WILSON, D. MARTIN, R. (1995): Effects of water deficits on evapotranspiration form 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.

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.

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>

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.

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.

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.

MUÑOZ-AMATRIAIN, 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.

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.

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.

R CORE TEAM (2021): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

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.

SAMARAH, N.H. (2005): Effects of drought stress on growth and yield of barley. *Agronomy for Sustainable Development*, 25 145-149. 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.

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.

WASAYA, A., ZHANG, X., FANG, Q., YAN, Z. (2018): Root phenotyping for drought tolerance: A review. *Agronomy*, 8 241.

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

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.

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.