



**STRESSZ- ÉS ÖKOFIZIOLÓGIAI VIZSGÁLATOK BÚZÁVAL
KÖZELROKON FAJOKON ÉS GENETIKAI VONALAKON**

SZOPKÓ DÓRA

GÖDÖLLŐ

2018

A doktori iskola

megnevezése: Biológia Tudományi Doktori Iskola
tudományága: Biológia
vezetője: Dr. Nagy Zoltán
egyetemi tanár, DSc
Szent István Egyetem,
Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar

témavezető: Dr. Dulai Sándor
főiskolai tanár
Eszterházy Károly Egyetem,
Növénytani és Növényélettani Tanszék

.....

Az iskolavezető jóváhagyása

.....

A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

RÖVIDÍTÉSJEGYZÉK	6
1. BEVEZETÉS	8
1.1. A téma jelentősége, aktualitása	8
1.2. Célkitűzések	9
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	10
2.1. A vízhiány növényekre gyakorolt hatásai	10
2.1.1. A vízhiány fiziológia hatásai.....	10
2.1.2. A vízhiány és a regeneráció hatása a fotoszintézis folyamatára	11
2.2. A NaCl-indukált sóstressz növényekre gyakorolt hatásai	12
2.2.1. A sóstressz fiziológiai hatásai	12
2.2.2. A sóstressz és a regeneráció hatása a fotoszintézis folyamatára.....	14
2.3. A gátolt szénasszimiláció hatása a fényenergiát hasznosító folyamatokban.....	15
2.4. A magas hőmérséklet hatása a fotoszintetikus folyamatokra.....	18
2.4.1. A vízhiány és a sóelőkezelés hatása a PSII termotabilitására	21
2.5. A búza stressztolerancia növelésére alkalmazható génforrások.....	23
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	26
3.1. Kísérleti növények.....	26
3.2. Növénynevelés, alkalmazott kezelések	27
3.3. Növekedési és csírázási tesztek.....	28
3.4. Vízhatszósítási paraméterek	28
3.4.1. Relatív víztartalom meghatározása.....	28
3.4.2. Ozmotikus potenciál meghatározása	28
3.5. A prolin tartalom meghatározása.....	29
3.6. Nátrium és kálium tartalom meghatározása	29
3.7. CO ₂ gázcsere mérések infravörös gázanalízissel	29
3.8. Klorofill fluoreszcencia és P700 mérések	30

3.8.1. A kritikus hőmérsékleti érték meghatározása.....	31
3.9. Statisztikai értékelés	32
4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKEKELÉSÜK.....	33
4.1. A 4H és a 7H addíciós vonalak sótoleranciájának vizsgálata	33
4.1.1. A sókezelések hatása az addíciós vonalak és a szülői fajták biomassza produkcijára és csírázási képességére.....	33
4.1.2. A sókezelések és a regeneráció hatása az addíciós vonalak és a szülői fajták relatív víztartalmára és gázcsere paramétereire	34
4.1.3. A sókezelések és a regeneráció hatása az addíciós vonalak és a szülői fajták fluoreszcencia indukciós és P700 paraméterére.....	40
4.1.4. A 200 mM NaCl kezelés hatása a 7H addíciós vonal és a szülői fajták nátrium és kálium tartalmára.....	42
4.1.5. A 200 mM NaCl kezelés hatása a 7H addíciós vonal és szülői fajták prolin tartalmára.....	45
4.1.6. A 4H és a 7H addíciós vonalakhoz kapcsolódó eredmények összegzése	46
4.2. A búza és az <i>Aegilops</i> vonalak só- és szárazságtoleranciájának vizsgálata	47
4.2.1. A só- és szárazságstressz hatása a búza és <i>Aegilops</i> vonalak biomassza produkciójára	47
4.2.2. A vízhiány és a regeneráció hatása a búza és <i>Aegilops</i> vonalak vízállapotára, prolin tartalmára és gázcsere paramétereire.....	48
4.2.3. A vízhiány és a regeneráció hatása a búza és <i>Aegilops</i> vonalak fluoreszcencia indukciós és P700 paramétereire.....	54
4.2.4. A vízhiány és a regeneráció hatása a búza és <i>Aegilops</i> vonalak kálium tartalmára.....	57
4.2.5. A sókezelések és a regeneráció hatása a búza és <i>Aegilops</i> vonalak vízállapotára, prolin tartalmára és gázcsere paramétereire.....	59
4.2.6. A sókezelések és a regeneráció hatása a búza és <i>Aegilops</i> vonalak fluoreszcencia indukciós és P700 paramétereire.....	63
4.2.7. A sókezelések és a regeneráció hatása a búza és <i>Aegilops</i> vonalak kálium tartalmára.....	65
4.3. PSII termostabilitás vizsgálata a búza és <i>Aegilops</i> vonalakban	67
4.3.1. PSII termostabilitás vizsgálata a szárazságkezelt és rehidratált búza és <i>Aegilops</i> vonalakban	67

4.3.2. PSII termostabilitás vizsgálata a sókezelt és rehidratált búza és <i>Aegilops</i> vonalakban	75
4.3.3. A vízhiány és a sóstressz termostabilitásra gyakorolt hatásainak összehasonlítása a búza és az <i>Aegilops</i> vonalakban.....	83
4.4. Új tudományos eredmények	85
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	86
6. ÖSSZEFOGLALÁS	93
7. SUMMARY.....	94
8. MELLÉKLET	95
M1. IRODALOMJEGYZÉK	95
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	119

RÖVIDÍTÉSJEGYZÉK

AE740/03	<i>Aegilops umbellulata</i> vonal génbanki jelölése
C_a	atmoszferikus CO ₂ koncentráció
CCII	a kettes fotokémiai rendszer core komplexe
CEF	az egyes fotokémiai rendszer körüli ciklikus elektron transzport
C_i	intercelluláris járatok CO ₂ koncentrációja
F_0	sötétadaptált minta minimális fluoreszcencia szintje
F_m	sötétadaptált minta maximális fluoreszcencia szintje
F_m'	fényadaptált minta maximális fluoreszcencia szintje
F_s	adott fényintenzitás hatására kiváltott fluoreszcencia egyensúlyi szintje
F_v	sötétadaptált minta változó fluoreszcencia szintje
F_v/F_m	a kettes fotokémiai rendszer fotokémiájának maximális kvantumhatásfoka
g_m	mezofill konduktancia
g_s	sztómakonduktancia
H/GY	a hajtás és a gyökér biomassa aránya
LEF	lineáris elektron transzport
LHCII	a kettes fotokémiai rendszer fénygyűjtő klorofill-protein komplexe
L_{ns}	nem-sztomatikus limitáció
L_s	sztomatikus limitáció
MvGB420	<i>Aegilops umbellulata</i> vonal génbanki jelölése
NPQ	nem-fotokémiai kioltási parameter
NPQ ₂₀₀	200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson meghatározott nem-fotokémiai kioltási paraméter
NPQ ₁₀₀₀	1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson meghatározott nem-fotokémiai kioltási paraméter
OEC	oxigénfejlesztő complex
OP	ozmotikus potenciál
P700	az első fotokémiai rendszer elsődleges elektrondonora
PAR	fotoszintetikusan aktív radiáció
P_N	nettó asszimilációs ráta
P_{Nmax}	maximális asszimilációs ráta
PPFD	fotoszintetikus foton áram sűrűség
PSI	az egyes fotokémiai rendszer

PSII	a kettes fotokémiai rendszer
Q _A	elsődleges kinon akceptor
Q _B	másodlagos kinon akceptor
RUBISCO	ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz
RuBP	ribulóz 1,5-biszfoszfát
RWC	relatív víztartalom
TA2760	<i>Aegilops comosa</i> vonal génbanki jelölése
T _c	kritikus hőmérsékleti pont
T _{Csötét}	sötétben meghatározott kritikus hőmérsékleti pont
T _{C200}	200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson meghatározott kritikus hőmérsékleti pont
T _{C1000}	1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson meghatározott kritikus hőmérsékleti pont
T _{C1} -T _{C0}	fenotípusos plaszticitás
$\Delta p\text{H}$	transztilakoidális protongrádiens
ε	karboxilációs hatékonyság
ϕCEF	az egyes fotokémiai rendszer körüli ciklikus elektronáramlás effektív kvantumhatásfoka
ϕPSI	az egyes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfoka
ϕPSII	a kettes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfoka
ϕPSII_{200}	a kettes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfoka 200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson
ϕPSII_{1000}	a kettes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfoka 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson
ϕNA	az egyes fotokémiai rendszer akceptor oldali gátlásának kvantumhatásfoka
ϕND	az egyes fotokémiai rendszer donor oldali gátlásának kvantumhatásfoka
ϕNO	nem-szabályozott energia disszipáció kvantumhatásfoka
ϕNPQ	nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás effektív kvantumhatásfoka
4H add	Manasz árpafajta 4H kromoszómáját hordozó búza×árpa addíciós vonal
7H add	Manasz árpafajta 7H kromoszómáját hordozó búza×árpa addíciós vonal

1. BEVEZETÉS

1.1. A téma jelentősége, aktualitása

A haszonnövényeink közül kiemelkedő jelentőséggel bíró kenyérbúza (*Triticum aestivum* ssp. *aestivum* L.) termésbiztonságának fenntartása a közeljövőben komoly kihívást jelenthet a gabonanemesítők számára, hiszen a mezőgazdasági termelésnek egyre nagyobb elvárásoknak kell megfelelnie. A növekvő követelmények a művelésbe vonható földterületek csökkenéséből, a Föld népességének jelentős növekedéséből, valamint az egyre szélsőségesebb csapadékeloszlásból és az átlaghőmérséklet emelkedéséből erednek (TRENBERTH *et al.* 2007, BATTISTI és NAYLOR 2009). A búza éves termésátlaga és minősége Magyarországon is számottevően visszaesett az 1980-as évektől jelentkező csapadékhányból adódóan. Az Országos Vízügyi Főigazgatóság adatai szerint 2011 és 2012 a közelmúlt legszárazabb évei voltak a 407 mm-es és a 470 mm-es országos csapadékösszegük alapján. Ezekben az években a búzából egy millió tonnával kevesebbet takarítottak be, mint a csapadékosabb 2013-as évben. A vegetációs periódust érintő hosszabb aszályos időszakok mellett, a nyári hónapokban a hőmérsékleti maximumok növekedésére, valamint helyenként elsivatagosodásra, illetve a másodlagos szikesedési folyamatok megjelenésére is számíthatunk (GÁLOS *et al.* 2007, KERTÉSZ 2008). A probléma alapvető forrása, hogy a szárazság és a sóstressz általában nem egyedüli stressztényezőként veszélyezteti a búza termésprodukciónak, hanem az egyidejűleg fellépő magas fényintenzitással és magas hőmérséklettel kombinálódva korlátozzák a megfelelő fejlődés szempontjából nélkülözhetetlen szénanyagcsere folyamatait (DULAI *et al.* 2005). Ennek megfelelően élelmiszerbiztonsági szempontból központi jelentőségűvé válhat azoknak az új genotípusú gabonaféléknek a szelekciója, melyek vízhiányos periódusban és/vagy magas sótartalmú talajokban is elfogadható terméshozamot produkálnak (TARDIEU 2012) fény- és hőstressz kíséretében is.

A termesztett búza genetikai diverzitásának növelése hozzájárulhat az abiotikus stressztűrő képesség kialakításához vagy növeléséhez. Faj- és nemzetségkeresztezésekkel a búza potenciális génforrásainak agronómiailag értékes tulajdonságai kerülhetnek át és fejeződhetnek ki a termesztett búza genomjában. A génforrások között említhetők a búzával szoros rokonsági kapcsolatban álló *Aegilops* (kecskebúza) fajok, melyek elterjedési területükből adódóan a meglehetősen szélsőséges klimatikus viszonyokat is sikeresen tolerálhatják (MUJEEB-KAZI *et al.* 1996, KILIAN *et al.* 2011). A kecskebúzák mellett a termesztett árpa (*Hordeum vulgare* L.) is alkalmas géndonorként szolgálhat a búza stressztoleranciájának növelését célzó idegenfajú génátviteli keresztezésekhez (HANDLEY *et al.* 1994, CATTIVELLI *et al.* 2002, MOLNÁR *et al.* 2007).

1.2. Célkritikázások

A doktori dolgozat témája a Manasz árpafajta 4H és 7H kromoszómáit hordozó búza×árpa addíciós vonalak és a búzával „közeloakon” *Aegilops* vonalak stresszélettani folyamatainak vizsgálata különböző kísérleti beállítással. Ennek megfelelően munkánk során az alábbi célokat tűztük ki, illetve az alábbi kérdésekre kerestük a választ:

- A búza genetikai hátterében az árpa 4H és 7H kromoszómája miként befolyásolja a szülői búzafajta sótoleranciáját és regenerációs képességét a fotoszintetikus, vízháztartási és növekedési paraméterek változása alapján?
- Az árpa 4H és 7H kromoszómáját hordozó addíciós vonalak alkalmas genetikai anyagként szolgálhatnak-e a búza sótoleranciájának növelését célzó nemesítési programokban?
- A 4H és 7H addíciós vonalakban milyen védekezési/szabályozó mechanizmusok járulhatnak hozzá a búzához jobb sótűrő-képesség kialakulásához és ezek milyen mértékben tulajdoníthatók az árpa kromoszóma jelenlétének?
- A búza só- és/vagy szárazságtoleranciájának fokozására alkalmazható génforrások további bővítése különböző termőhelyről származó *Aegilops* vonalak tesztelésével. A szelekció alapját a só- és szárazságstresszre mutatott fotoszintetikus, vízháztartási, ozmoregulációs és növekedési paraméterek képezik.
- A jó vízellátottságú, valamint só- és szárazságkezelt *Aegilops* vonalak fotoszintetikus apparátusának magas hőmérséklettel szembeni toleranciájának összehasonlító vizsgálata a kritikus hőmérsékleti pontok és a kettes fotokémiai rendszer hőindukált változásai alapján.
- A só- és szárazság előkezelések befolyásolják-e a vizsgált vonalak fotoszintetikus apparátusának hőstabilitását sötétben, valamint megvilágított helyzetben?
- A vízhiányos és sóstresszelt növényekben változhat-e, és milyen mértékben a magas hőmérséklettel szembeni gyors alkalmazkodási képesség a fenotípusos plaszticitásuk alapján?
- A vizsgált növényekben a magas hőmérséklettel, a szárazsággal és/vagy a sóstresszel szembeni védelmi folyamatok részben közös alapokra helyezhetők-e?

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A vízhiány növényekre gyakorolt hatásai

2.1.1. A vízhiány fiziológiai hatásai

A szárazság világszerte az egyik legjelentősebb abiotikus stressztényező (ARAUS *et al.* 2002), melynek termésátlagra gyakorolt kedvezőtlen hatásai a klímakutatók prognózisa alapján kiemelkedő problémaként jelentkezhettek (BATTISTI és NAYLOR 2009). Szárazságstressz akkor érheti a növényeket, ha a talajvíz nem megfelelő termodinamikai állapotú, így a gyökérzet vízfelvétele korlátozottá válik, és nem fedezi a párologtatás során leadott mennyiséget. A növény vízhiánya számos fiziológiai változáshoz vezet (az egyensúly fenntartása, ill. helyreállítása érdekében), melyek közül elsőként a megnyúlásos növekedést gátló csökkent turgornyomás detektálható az alacsony vízpotenciál következményeként. A dehidratált növény vízállapotának egyik fontos jelzője a levelek relatív víztartalma (RWC). Mivel az RWC csökkenése negatívan befolyásolhatja a fotoszintézis egyes részfolyamatait (CHAVES 1991, CORNIC 1994, BAJJI *et al.* 2000), ezért megőrzése kiemelkedő jelentőségű a megfelelő szénasszimilációs képesség és a növekedési paraméterek fenntartásához (AKRAM 2011). Ennek megfelelően a sikeresen fenntartott RWC a szárazságtolerancia indikátoraként is használható (BAYOUMI *et al.* 2008).

Az ozmotikus homeosztázis helyreállítása a belső ozmotikus potenciált (OP) csökkentő ozmolitokon keresztül is megvalósítható, így a növény elkerülheti a dehidratáció káros hatásait. A vízvesztést toleráló növények az ozmoreguláción keresztül képesek a száraz periódust túlélni, sőt a vízhiány megszűnésével ismét növekedésnek indulhatnak (ZHANG *et al.* 1999). Az ozmotikus stresszt követő regeneráció is sikeresebben megvalósítható a magas ozmoregulációs képességű növényeknél. Az ozmotikus adaptáció a turgornyomás megőrzésével (TURNER 1986) mérsékeltebb abszcizinsav képződést indukál és ezen keresztül a fotoszintézist gátló erőteljes sztómazárás is elkerülhető (ALI *et al.* 1999). Izanloo és munkatársai (2008) által végzett kísérlet szerint a vízhiányt követő gyors helyreállást, a szárazságra ozmotikus adaptációval és magas sztómakonduktanciával (g_s) reagáló búza vonal mutatta. A kompatibilis ozmotikumok mellett, hogy az ozmoreguláció folyamatában részt vesznek, fontos szerephez jutnak a sejt redoxegyensúlyának fenntartásában (HARE *et al.* 1998), illetve a sejt struktúrájának kiszáradás alatti stabilizálásában is, a reaktív oxigénformák elleni védelmen keresztül (SZABADOS *et al.* 2011). Az ozmoprotektánsok, mint pl. a prolin (KISHOR *et al.* 1995) vagy a glicin-betain (CHEN és MURATA 2008) fokozhatják az ozmotikus stresszel szembeni ellenállóképességet szárazság és sóstressz esetén is. A szabadgyökökkel szemben részleges védelmet biztosító prolin stabilizálja a sejten belüli struktúrákat, ezért hiánya kedvezőtlen hatással is lehet a szárazságtoleranciára (NANJO *et al.* 1999). A magas ozmotikus kapacitás a

terméshozam szempontjából ugyan nem feltétlen előnyös stratégia (GRUMET *et al.* 1987), viszont a biomassa produkciót pozitívan is befolyásolhatja, melyet szárazságkezelt búza és árpa esetében már igazoltak (GONZÁLEZ *et al.* 1999).

A vízvesztés szabályozása meglehetősen fontos a növekedés szempontjából, mely a g_s csökkentésén keresztül gyorsan megvalósítható. Ennek megfelelően a sztómazárás az egyik legfontosabb korai válaszreakció a vízhiányos állapot elkerüléséhez (HARB *et al.* 2010). Mivel a szárazság kezdeti szakaszában a g_s csökkenése erősebben gátolja a transzspirációt, mint a CO_2 kloroplasztisza irányuló diffúzióját, a növény vízhasznosítási paraméterei akár javulhatnak is (CHAVES *et al.* 2009). A zárt gázcsere nyílásokon kívül a dehidratáció megelőzéséhez a gyökérzet és a hajtás aszimmetrikus növekedése is hozzájárulhat (SPOLLEN *et al.* 1993). Ennek során a gyökérnövekedés fenntartásával párhuzamosan az új hajtások kialakulása korlátozottabbá válik, mely az ozmotikus stressz túlélését segítő adaptációs mechanizmusként ismert (SHARP és DAVIES 1989). A vízhiány során kialakuló magasabb gyökér/hajtás (H/GY) arányt produkáló növények sikeresebben tarthatják fent RWC értéküket (MORGAN 1984), ami javíthatja a szárazsággal szembeni toleranciájukat is (HOFFMANN és BURUCS 2005).

2.1.2. A vízhiány és a regeneráció hatása a fotoszintézis folyamatára

A vízdeficit közvetlenül vagy közvetve csökkentett nettó CO_2 asszimilációs rátát (P_N) eredményez a vízhiány mértékének függvényében. Egyes szerzők véleménye szerint mérsékelt stressznél a csökkent g_s tekinthető a szénasszimiláció elsősorú gátló tényezőjének (CHAVES és OLIVIERA 2004, FLEXAS *et al.* 2004). Ekkor a szárazság közvetlenül a sztómazárásból adódóan, az ún. sztomatikus limitáción (L_s) keresztül gátolja a fotoszintézist (CHAVES 1991, ZIVCAK *et al.* 2013). Ebben az esetben a vízgőz távozása mellett a levelekbe irányuló CO_2 diffúziója is korlátozott, amely az intercelluláris CO_2 koncentráció (C_i) csökkenésében is megnyilvánul (CORNIC 2000). A szárazságstressz erősödésekor a P_N nem-sztomatikus (L_{ns}) úton is korlátozódhat, melynek számos kiváltó oka lehet. Az L_{ns} növekedéséhez részben hozzájárulhat a ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz (RUBISCO) aktivitásának, a ribulóz 1,5-biszfoszfát (RuBP) regenerációjának zavara (MEDRANO *et al.* 1997, MAROCO *et al.* 2002, CHAVES *et al.* 2003), a fotokémiai folyamatok hatásfokának csökkenése, vagy a másodlagosan fellépő oxidatív károsodás (FLEXAS *et al.* 2006). A Calvin-ciklus erős gátlása ugyanis a PSII fotokémiájának maximális kvantumhatásfokát mutató, F_v/F_m paraméter visszaesésében is megnyilvánulhat, hiszen a redukált elsődleges kinon akceptor (Q_A) oxidációjának késleltetése az elektrontranszportlánc komponenseinek károsodásához is vezethet (GALLÉ *et al.* 2007). Ennek megfelelően a csökkent CO_2 asszimiláció beindítja azokat a védelmi mechanizmusokat, amelyek a felesleges gerjesztési energiát hő formájában elvezetve, mérsékelhetik a fotooksidáció hatásait

(RUBAN és HORTON 1995, HORTON *et al.* 2005). Az egyik lehetséges fotoprotektív folyamat a gyorsan aktiválódó nem-fotokémiai kioltás (NPQ), mely kvantumhatásfokának fokozódása mellett a xantofill ciklus termékeinek (antheraxantin és zeaxantin) növekedése is kimutatható ozmotikus stressz esetén (HORTON *et al.* 2005). A vízmegvonásra érzékenyebb növényekben a PSII reakciócentrum sérülése figyelhető meg (MURATA *et al.* 2007), mely a nem-szabályozott energia disszipáció kvantumhatásfokának (Φ_{NO}) növekedésével jár.

A fotoszintézis működése szempontjából a levelek minimum 30%-os vízvesztése válhat kritikussá (CHAVES 1991), mely az elsődleges fotokémiai folyamatok gátlásával az L_{ns} arányának növekedését vonja maga után (CHAVES *et al.* 2002, CORNIC és FRESNEAU 2002). Mivel az F_v/F_m csak erősebb vízvesztésre érzékeny, a hiány kritikus szintje és az F_v/F_m csökkenése között megfigyelhető szoros összefüggés alapján, a paraméter változása kitűnően jelzi azt a stressz-szakaszt, amelyet elérve a növény regenerációs képessége is korlátozódik. A korai eseményként detektálható sztómazárás bizonyos esetekben teljes mértékben gátolja a szénasszimilációt még azelőtt, hogy a metabolikus gátló faktorok megjelennének. A növény tolerancia képességétől függően, az L_s és L_{ns} együttesen is korlátozó tényezővé válhat (MARTIN és RUIS-TORRES 1992), arányuk pedig a regenerációs képességet is meghatározhatja, főleg abban az esetben, ha az utóbbi dominál. Az erős szárazságstresszt követően a fotoszintézis folyamata még abban az esetben sem mindig képes teljes mértékben helyreállni, amennyiben azt a visszaöntözés után csak sztomatikus faktorok korlátozzák. A szárazság során ugyanis a gyökerek K^+ felvétele is korlátozódhat, mely a hajtás elégtelen K^+ ellátottsága miatt (WANG *et al.* 2013), a sztómazárás kiváltásával is korlátozhatja a fotoszintézist (JIN *et al.* 2011). Ennek megfelelően a sztómaműködés gyors szabályozása kiemelt jelentőséggel bírhat a fotoszintézis vízmegvonást követő regenerációjában is (HU *et al.* 2010). Emellett a K^+ szervesetlen ozmotikumként és sejtmembrán stabilizálóként is ismert (GORHAM *et al.* 1985), valamint a gyökernövekedés folyamatában is szerephez jut (ROMHELD és KIRKBY 2010), ezért a stressz alatti alkalmazkodási és növekedési folyamatok fenntartásában is fontossá válhat a citoszolikus K^+ koncentráció eredményes megőrzése (WANG *et al.* 2013).

2.2. A NaCl-indukált sóstressz növényekre gyakorolt hatásai

2.2.1. A sóstressz fiziológiai hatásai

A mezőgazdasági területek már közel 30%-án okoz nehézségeket a talaj hidrológiai egyensúlyának felborulásán alapuló „sószenyezettség” (MUNNS 2005). A növényekre kifejtett negatív hatások mértékét a só (NaCl) koncentrációja mellett a stresszhatás időtartama, valamint a növény fejlettségi állapota és genotípusa is meghatározza (ZHU 2001). Ebből adódóan a szénasszimiláció hatásfokát jellemző legtöbb paraméter változása is összefüggést mutat a

sókezelés erősségével és a növény genetikai adottságaival (KALAJI *et al.* 2011). Az optimálisnál magasabb sókoncentráció a stressz megjelenésének kezdeti szakaszán a vízfelvétel korlátozásával turgorcsökkenést és ezen keresztül gátolt hajtás- és gyökérmegnyúlást okoz (FRICKE *et al.* 2006, MUNNS *et al.* 2006). Ennek megfelelően a sókezelés első fázisában a gátolt növekedés nagyrészt a dehidratáció következményeként értelmezhető, míg a Na^+ és Cl^- citoplazmatikus felhalmozódásához kapcsolódó iontoxicitás a stressz későbbi fázisában fejt ki az osztódási és megnyúlási folyamatokra gyakorolt negatív hatását (MUNNS 2002).

A növényi szövetek víztartalmának fenntartásához transzspirációs áramlás szükséges, ugyanakkor az áramlás hozzájárul a Na^+ és Cl^- hajtásba juttatásához (FLOWERS és YEO 1995), ezért a sztómazáráson keresztüli transzspirációs ráta leszabályozásával a szöveteket érő iontoxicitás mérsékelhető (HASEGAWA *et al.* 2000). A mezofill sejteket érintő ionhomeosztázis felborulása egyéb detoxifikációs mechanizmussal is elkerülhető, melyek a Na^+ vakulómba irányuló kompartmentalizációján vagy a Na^+ sejtől kifelé történő szállításán alapulnak (DEINLEIN *et al.* 2014). A sóstressz ionikus hatásai a hajtás felé irányuló Na^+ transzport megelőzésével (TESTER és DAVENPORT 2003), vagy a Na^+ gyökér felé irányuló visszaszállításával (LOHAUS *et al.* 2000) is kivédhető. A Na^+ kizárásával és a citoplazmatikus K^+ koncentráció megőrzésével optimális intracelluláris K^+/Na^+ arány tartható fent, mely magasabb sótolerancia kialakulásához vezethet (GORHAM *et al.* 1990). A Na^+ jelenléte nem csupán a kálium ionnal versengve korlátozza a K^+ felvételét, hanem a gyökerekből a hajtás felé irányuló transzlokációjában is zavart okoz (BOTELLA *et al.* 1997). Ebből adódóan a búza sóstresszel szembeni ellenállóképességének növeléséhez nagymértékben hozzájárulhat a K^+ szelektív felvételét biztosító transzportfolyamatok indukálódása (GORHAM *et al.* 1987, ASHRAF és KHANUM 1997), illetve a Na^+ kizárást elősegítő mechanizmusok beindulása (JAMES *et al.* 2006). Ezzel ellentétben az árpa sóstressz hatására mutatott stratégiája gyakran a Na^+ hajtás felé irányuló transzlokációjához és akkumulációjához kapcsolódik. A sóstressz nem csupán a víztartalom csökkentésével redukálja a sejtek OP értékét, hanem szerves ozmotikumok szintézisén keresztül és/vagy a Na^+ vakuólumban történő felhalmozódásával (ZHU 2003). A gyökérsejtek és a környezetük közti ozmotikus grádiens kialakulása megteremti a vízfelvétel lehetőségét még ozmotikus stressz esetén is (GREENWAY és MUNNS 1980). A vakuólumban a Na^+ , míg a citoplazmában főként a K^+ akkumulációja tölt be jelentősebb szerepet a növényi sejtek ozmotikus adaptációjában szerves ozmotikumok formájában (GORHAM *et al.* 1985). A szerves ozmotikumok közül a prolin akár drasztikus növekedést is mutathat viszonylag alacsony koncentrációjú (200 mM) NaCl hatására, mely a levelekben kifejezettebben jelentkezhet, mint a gyökerekben (DARKÓ *et al.* 2015). Ugyanakkor a sóindukált prolin akkumuláció nem feltétlen mutat összefüggést a sótolerancia mértékével, illetve az ozmotikus adaptáció kialakításában is

kisebb jelentőséggel rendelkezhet. Az előbbi megállapítást Poustini és munkatársai (2007) búzákon végzett eredményei támaszthatják alá, hiszen a sóérzékeny vonalakat a magas Na^+ tartalom mellett a prolin akkumulálódása is jellemezte, mely viszont az ozmotikus adaptációhoz nem járult hozzá. Ugyanakkor más kutatások erős pozitív korrelációt találtak a sóindukált OP és a hajtás prolin tartalmának változása között (VODICKOVA és ZAMECNIKOVA 2011), valamint a prolin akkumulációjának tulajdonítják a sóstressz során mutatott eredményes víztartalom fenntartását is (STAVRIDOU *et al.* 2016). A dehidratáció elkerülésén keresztül a prolin a növekedési folyamatokra is pozitív hatással lehet, melyet Kishor és munkatársainak (1995) kísérlete is alátámaszthat. A vizsgálatokat egy prolint nagy mennyiségben akkumuláló transzgenikus dohány vonallal végezték, mely az ozmotikus stressz jelenlétében is fokozott gyökérnövekedést mutatott, sőt a virágzatának fejlődésére is kedvezően hatott a prolin megnövekedett jelenléte.

2.2.2. A sóstressz és a regeneráció hatása a fotoszintézis folyamatára

Az erősebb sóstressz a biokémiai folyamatok közül elsődlegesen a fotoszintézisre fejt ki kedvezőtlen hatását (MUNNS *et al.* 2006). A jelentősebb sztómaellenállás és az ebből következő fotoszintetikus aktivitás csökkenés a NaCl ozmotikus hatására vezethető vissza (MAHAJAN és TUTEJA 2005), mely a megfigyelések alapján a sókezelés kezdeti szakaszán járul hozzá a szénasszimiláció gyengüléséhez (MUNNS és TESTER 2008), mint sztomatikus gátló, míg a fotoszintetikus elektrontranszport sérülése a stressz e szakaszában még nem tölt be jelentős szerepet. Amennyiben a sóstressz tartóssá válik és/vagy fokozódik, az már az iontoxicitáson keresztül, nem-sztomatikus gátlóként, a fotokémiai folyamatokat is negatívan érintheti (MURANAKA *et al.* 2002, KALAJI *et al.* 2011). Sőt az L_{ns} faktorok akár kizárólagossá is válhatnak a fotoszintézis korlátozásában, mely elsősorban a sóérzékeny növényeket érintheti (BRUGNOLI és LAUTERI 1991, QIN *et al.* 2010). A mezofill sejtekben a sóakkumuláció eredményeként gátolt fotoszintézist a magas C_i érték is jelezheti (YANG *et al.* 2006), mely hozzájárulhat a sztómaellenállás növekedéséhez is (MANSFIELD *et al.* 1990). Ennek megfelelően az erősebb sóstressznél tapasztalható további g_s csökkenés, már nem csupán a sókezelés kezdeti szakaszához kapcsolódó ozmotikus stressznek tulajdonítható, sokkal inkább a szénasszimiláció nem-sztomatikus gátlására és a növény fokozott sóérzékenységre utalhat. A sóstressz indukált L_{ns} kapcsolatba hozható a csökkent RUBISCO aktivitással (DELFINE *et al.* 1999, HU *et al.* 2013), az oxidatív stressz indukált degradációs folyamatokkal (ASADA 2006) és/vagy a fotokémiai rendszerek sóérzékenységgel (PARIDA *et al.* 2003). A PSI a legtöbb stressztényezővel szemben rezisztensebb, mint a PSII (APOSTOLOVA *et al.* 2006), mely a sóstressz kapcsán a fotoinhibíciós eseményeknek (lásd 2.3. fejezet) és ehhez kapcsolódóan a PSII

donor oldalának kiemelkedőbb érzékenységeinek tulajdonítható (MEHTA *et al.* 2010). Több tanulmány kiemeli, hogy egy adott szintig a sóstressznek sem az ozmotikus, sem az ionikus hatása nem gátolja a primer fotokémiai folyamatokat, így a PSII károsodása sem következik be (MOLNÁR *et al.* 2004, STILLER *et al.* 2008, DULAI *et al.* 2014, SZOPKÓ *et al.* 2017). Ugyanakkor a tilakoid membránok oxidatív sérülése (PARIDA *et al.* 2003) is nagymértékben hozzájárulhat a fotoszintetikus elektrontranszport elégtelen működéséhez.

A stressz során indukált fotoprotektív folyamatok - melyek részletesebb leírását a 2.3. fejezet tartalmazza - akár a stressz megszűnését követően is fennállhatnak, ezen keresztül pedig a CO₂ asszimiláció helyreállása is hiányt szenved (CHAVES *et al.* 2009). Emellett az erős és/vagy hosszantartó sóterhelés során bekövetkező klorofill- és membrán-degradáció, valamint a reaktív oxigén formák felhalmozódása (MAHAJAN és TUTEJA 2005, GALLÉ *et al.* 2007) szintén kedvezőtlenül érinti a növények regenerációját. Mivel a reaktív oxigén formák keletkezése részben az iontoxicitásból adódik (MUNNS és TESTER 2008), ezért az iontranszport megfelelő szabályozása pozitívan befolyásolhatja a helyreállási képességet. A teljes mértékű regenerációt a koraiság és a vele párhuzamosan megjelenő szenescencia is gátolhatja. Mindemellett az életciklus felgyorsulása – az átlaghőmérséklet várható emelkedését figyelembe véve – előnyössé válhat a kedvezőtlen periódus elkerülése és mezőgazdasági szempontból is. A korai kalászolást mutató növényeket fejlett ozmotikus adaptációs képesség, valamint a stressz hatására kiváltott mérséklet sztomázárási reakció jellemzi (GONZÁLEZ *et al.* 1999).

2.3. A gátolt szénasszimiláció hatása a fényenergiát hasznosító folyamatokban

Az L_{ns} részeként fellépő oxidatív stressz a fotoszintetikus apparátus irreverzibilis károsodásához is vezethet, amennyiben a gátolt Calvin-ciklust magas fényintenzitás kíséri (CHAVES és OLIVEIRA 2004, FOYER és NOCTOR 2009). Az elnyelt fény energiája nélkülözhetetlen a fotoszintézis kiváltásához, ugyanakkor az optimális alkalmazkodási tartomány maximumát túllépő fényenergia már korlátozó faktorként jelentkezhet. Vízhányos környezetben a növények általában több fényt abszorbeálnak, különösen zárt sztomák esetén, mint amennyit fotoszintézisük igényel, ekkor az elnyelt többlet fényenergia általában a PSII fotoinhibíciójához vezet (BJÖRKMAN és POWLES 1984). A szükségest meghaladó fényenergia elnyelése gerjesztett állapotú triplet klorofill-a molekulákat eredményez, melyek a molekuláris oxigénnel reakcióba lépve makromolekulákat károsító szingulett oxigént generálnak (FOYER és NOCTOR 2009). A fény-indukált károsodás elsődleges célpontja a PSII, mely kapcsán donor és akceptor oldali gátlást különítünk el. Donor oldali gátlás esetén az optimális szintet meghaladó lumensavanyodás Ca²⁺ leválást indukál az oxigénfejlesztő komplexről (OEC). A víz korlátozott oxidációja nem képes elegendő számú elektront biztosítani a P680⁺ kation számára, ezért megnő

a Tyr-Z⁺ és a P680⁺ gyökök életideje (KRIEGER és WEIS 1993). A kialakult gyökök rekombinációjakor triplet gerjesztett állapotú P680 molekula képződik, mely a molekuláris oxigénnel reagálva szingulett oxigén keletkezését okozza, így végsősoron a PSII reakciócentrum D1 fehérjeje károsodik (CHOW és ARO 2005). Az akceptor oldali gátlás a PSII akceptor oldalának túlredukálódásán alapuló jelenség (VASS *et al.* 1992), mely során a Q_A molekula két elektron fogadását követően protonálódik és levál a kötőhelyéről. A P680⁺/feofitin⁻ töltéspár életideje a Q_A leválása után megnő és a molekulák közötti töltésrekombináció, a donor oldali gátláshoz hasonlóan, triplet állapotú klorofill kialakulásához vezet. A gerjesztett triplet forma és az O₂ közötti energiatranszfer eredményezi a toxikus szingulett oxigén megjelenését (HIDEG *et al.* 1998).

A fénygátlás elkerüléséhez számos mechanizmus kialakult a növényekben. Alacsony CO₂ koncentráció esetén a fotoszintetikus elektrontranszport lassulását mutatták ki (HARBINSON 1994), hiszen a korlátozott CO₂ fixáció kevesebb redukálóerőt igényel, mely képződése egy lassabb elektrontranszporton keresztül is megvalósulhat, így az oxidatív károsodás is visszaszorítható. Egy másik szabályozási lehetőség a vízbontásból származó elektronok alternatív útra terelése, mely szárazságkezelt búza vonalakban fontos védelmi funkciót tölthet be (ZIVCAK *et al.* 2013). A CO₂ fixáció C₃-as útját követő növényekben az elektrontranszportlánc túlredukált állapotának elkerülésére és ezen keresztül a fénygátlásból adódó problémák minimalizálására a fotorespiráció (WINGLER *et al.* 2000) és a Mehler-reakció (BIEHLER és FOCK 1996) mellett, a szabályozott termális disszipáció (DEMMIG-ADAMS és ADAMS 2006) is megoldást kínálhat. A fotokémiai munkavégzésre nem hasznosuló többlet fényenergia disszipációjának lehetősége védelmet nyújthat a fotoinhibícióval szemben. A PSII reakciócentrumban a szingulett oxigén deaktivációjáról a β-karotin gondoskodik, míg a xantofill formáknak a fénybegyűjtő antennákban végbemenő gerjesztési energia nem-fotokémiai úton történő kioltásában van szerepük (LI *et al.* 2009). A xantofill formák a violaxantin cikluson (JAHNS *et al.* 2009) vagy a lutein epoxid cikluson (GARCIA-PLAZAOLA *et al.* 2007) keresztül töltik be funkciójukat. A két folyamat csak magas fényintenzitás esetén indukálódhat, amikor a PSII fénybegyűjtő formáját felváltja az ún. energia disszipáló állapot. A termális energiaelvezetés fényregulált formája a klorofill fluoreszcencia nem-fotokémiai kioltása (NPQ) (MÜLLER *et al.* 2001). Az NPQ folyamatát a fény hatására kialakuló transztilakoidális protongrádiens (ΔpH) fokozza, mely a fénybegyűjtő antenna komplexek (LHCII) protonálódását és a deepoxidált xantofill formák kialakulását eredményezi (LAVAUD és KROTH 2006). A növekvő fényintenzitással párhuzamosan az NPQ energiafüggő kioltási komponense fokozódik, mely szabályozásában a lumensavanyodásnak és az ezen keresztül megvalósuló protonálódási és konformációváltozással járó eseményeknek, valamint a zeaxantinnak van szerepe (MÜLLER *et*

al. 2001, HORTON *et al.* 2005). Az antenna proteinek érintő konformációváltozás egy olyan kioltási komplexet eredményez, melyben a klorofilok közti energiaátadás helyett a klorofill-zeaxantin heterodimérben végbemenő rekombinációs események dominálnak (LI *et al.* 2002). A zeaxantin közvetlenül a gerjesztett állapotú klorofill molekulától veszi át a gerjesztési energiát, mely így hő formájában távozik anélkül, hogy töltésszétválási eseményt indukálna a reakciócentrumban. A zeaxantin közvetett kioltóként is betölti szerepét. A magasabb zeaxantin tartalom (JOHNSON *et al.* 2011) és bizonyos LHC proteinek protonációja együttesen megváltoztatják a membrán fizikai jellemzőit (GORAL *et al.* 2012). A membránfázis átmenet elősegíti bizonyos LHCII protein PSII core komplexről (CCII) történő leválását és aggregálódását (KISS *et al.* 2008), ami a gerjesztési energia nonradiatív disszipációját eredményezi (HORTON *et al.* 1991). Tartós stressz esetén a PSII hosszú távú leszabályozása szükséges a károsodások elkerüléséhez, melyben az NPQ lassan relaxálódó fotoinhibíciós komponense is részt vesz. Ezt a komponenst hagyományosan a PSII irreverzibilis károsodásához kapcsolták (SOMERSALO és KRAUSE 1988) de mivel kialakulásában egyes tanulmányok nagyobb jelentőséget tulajdonítanak a zeaxantinnek, mint a fotoinhibíciós eseményeknek, ezért zeaxantin-függő lassú NPQ komponensként is említik (DALL'OSTO *et al.* 2005). Annak ellenére, hogy a zeaxantin képződése a fény irányított lumen savanyodáshoz köthető, zeaxantin felhalmozódást sötétben is detektáltak dehidratált levelekben (FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.* 2009). Fény hiányában a violaxantin-deepoxidáz működéséhez szükséges alacsonyabb pH kialakulását az ATP-szintáz fordított működésének és/vagy a zeaxantin-epoxidáz aktivitásának leszabályozásának tulajdonítják (GILMORE és YAMAMOTO 1992, FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.* 2011). A fotokémiai rendszerek szuperkomplexek formájában vannak jelen, melyek átrendeződése lehetőséget biztosít a fotoszintetikus apparátus akklimatizációjához. A gerjesztési energia a két fotokémiai rendszer közötti optimális megoszlását szolgáló mechanizmus az ún. state átmenethez kapcsolt nem-fotokémiai kioltási folyamat, mely az LHC proteinek reverzibilis foszforilációján (HALDRUP *et al.* 2001) ezen keresztül, pedig a PSII-LHCII szuperkomplex átrendeződésén alapszik. A state1 és state2 közötti átmenet szabályozásának központjába a plasztokinon pool redox állapota kerül, míg a pH változás jelentősége háttérbe szorul (BENNETT 1991). Ennek megfelelően kialakulása már alacsony/közepes fényintenzitáson is megfigyelhető akkor, amikor a fényintenzitás nem korlátozza a fotoszintézist, így jelentős fotoprotektív szerepe nincs (HORTON és HAGUE 1988).

A gátolt szénasszimilációban is megnyilvánuló stressz során a fényenergia abszorpciójának aránya a két fotokémiai rendszer között módosulhat, vagyis míg a PSII abszorpciós hatásfoka csökken, addig a PSI esetén fokozódás tapasztalható (ZIVCAK *et al.* 2013), mely kedvezhet a PSI körüli ciklikus elektrontranszport áramlás (CEF) folyamatának.

Golding és Johnson (2003) szárazság és alacsony C_i esetén a CEF folyamatában résztvevő ún. aktív PSI centrum részarányának növekedését írták le. A CEF hatásai kifejezetten előnyösek lehetnek szárazság vagy sóstressz során, amikor a CO_2 megkötése korlátozott, viszont az ATP igény magasabbra tolódik (RUMEAU *et al.* 2007). Ilyen helyzetben a CEF a proton mozgató erő növelésén keresztül serkenti az ATP szintézist anélkül, hogy NADPH képződne (SHIKANAI 2007) és ezen keresztül fedezheti például a sótoleranciához vezető Na^+ vakuólumba irányuló transzportjának energiaigényét is (HE *et al.* 2015). Az elektronok PSI körüli áramlása az ATP homeosztázis fenntartása mellett a lumensavanyodásból eredő energiafüggő NPQ növelésén keresztül a PSII, míg az elektronok elvezetésével a PSI akceptor oldalának védelmét is szolgálja (RUMEAU *et al.* 2007).

2.4. A magas hőmérséklet hatása a fotoszintetikus folyamatokra

Az antropogén tevékenységek nem csupán a légkör összetételét módosítják, hanem ezzel összefüggésben globális felmelegedést is okoznak (TRENBERTH *et al.* 2007). Az átlaghőmérséklet emelkedésével sajnos hazánkban is számolnunk kell (BARTHOLY *et al.* 2007). Az optimális tartományt meghaladó hőmérséklet a sejt homeosztázisának zavarát keltve fejt ki növekedésre, fejlődésre és reprodukciós képességre irányuló inhibitor hatását, mely további abiotikus stressztényezőkkel, mint pl. a szárazság vagy a magas fényintenzitás, együttesen fellépve világszerte negatívan befolyásolja a mezőgazdasági termelés sikerességét (MITTLER *et al.* 2012).

Az optimális tartományt meghaladó hőmérséklet felett a növények fotoszintetikus aktivitása jelentősen gyengül, ami megnyilvánulhat mind a CO_2 asszimiláció, mind a fotoszintetikus elektrontranszport és a fotofoszforiláció csökkenésében (BERRY és BJÖRKMAN 1980). Mivel a CO_2 fixációban résztvevő enzimek hőmérsékleti optima és termotabilitása a legtöbb esetben meghaladja azt a hőmérsékleti tartományt, ahol a fotoszintézis már jelentősen csökken, ezért a fotoszintetikus folyamatok gátlódása elsősorban a tilakoid membrán elektrontranszport folyamatainak hőindukált változásaihoz kapcsolódhat. A membránok vizes fázisában lévő fehérjék poláris csoportjai között a hidrofil és az elektrosztatikus kölcsönhatások erőssége gyengül az emelkedő hőmérséklet hatására, ezáltal módosul a membránok szerkezete és permeabilitása (MCDANIEL 1982). Björkman és munkatársai (1978) megfigyelték, hogy hőstressz hatására a lineáris elektrontranszport és a fotofoszforiláció érzékenysége hasonló kinetikát mutatott. A fotofoszforiláció gyengülése mögött részben a tilakoid membránok permeabilitás növekedése áll, mely a tilakoid két oldala közötti protongradiens csökkentésével gátat képez a fotofoszforiláció kiváltásához. A növekvő hőmérséklet csökkenti a hidrofil kölcsönhatások erősségét, melyek az LHCII-t a CCII-höz

kapcsolják, ennek eredményeként az LHCII komplex leválhat, a gránumok széteshetnek és a PSII α centrumok PSII β centrumokká alakulhatnak (GOUNARIS *et al.* 1984). A hőindukált lipidfluiditás növekedés tehát a tilakoidok laterális átszerveződését eredményezi, mely során a PSII β centrumok vagy az LHCII a nem kapcsolt membránrégiókba kerülhetnek (SUNDBY *et al.* 1986). Ennek megfelelően a tilakoid membrán zsírsav összetétele jelentősen meghatározza a PSII termostabilitását. A telített zsírsavláncú lipidek magasabb aránya a membránt rigidizálva mérsékli a PSII hőérzékenységet (KUNST *et al.* 1989), mely részét képezi a növények hosszú távú akklimatizációjának a hőmérséklet emelkedése során.

A hosszú távú alkalmazkodás mellett, a gyors akklimatizációt elősegítő rövid távú mechanizmusok is szerepet kapnak a hőrezisztencia kialakulásában. Számos tanulmány bizonyította már a PSII hőmérsékleti tűrőképességének flexibilitását (HAVAUX és TARDY 1995), mely 25°C-on nevelt növényekben akár néhány tíz percen belüli hőstabilitás növekedésben nyilvánul meg. A rövid távú alkalmazkodás egyik lehetséges magyarázata a xantofill hipotézis lehet (HAVAUX és TARDY 1995, 1996). Természetes körülmények között a hőstressz fény jelenlétében éri a növényeket és mivel a hőstabilitás és a fényintenzitás közötti összefüggés bizonyított (MOLNÁR *et al.* 1998), ezért a fény jelenlétében energizált tilakoidoknak kiemelkedő szerep juthat a fotoszintetikus apparátus termostabilitásában. Emelkedő hőmérséklet már gyenge fényintenzitás mellett is fokozza a xantofill ciklust (MOLNÁR *et al.* 1998) a ΔpH -t növelve. A hőindukált ΔpH fokozódásának egyik oka a PSI körüli CEF élénkülése (BUKHOV *et al.* 1999), mely eredményeként a tilakoidok stabilitását fenntartó zeaxantin képződik, valamint a fénygyűjtő antenna komplexek protonálódnak (HAVAUX *et al.* 1996, LAVAUD és KROTH 2006). A zeaxantin a tilakoid membrán stabilitását fokozva védelmi funkciót tölthet be magas hőmérséklet esetén (TARDY és HAVAUX 1997), valamint a protonálódási folyamatokkal együtt az NPQ indukciójához is szükséges (KISS *et al.* 2008). Az NPQ energiafüggő komponensének kialakulásához a PSII antenna fehérjék olyan konformációváltozása szükséges, mely részben a zeaxantin jelenlétét igényli (JAHNS és HOLZWARTH 2012) és az LHCII aggregálódásában nyilvánul meg (HORTON *et al.* 1991). A hőindukált LHCII aggregátumok kialakulása és az NPQ között lineáris összefüggés mutatható ki (TANG *et al.* 2007). Tehát a magas fényintenzitás és a magas hőmérséklet együttes fellépésével szemben a PSII konformációváltozásai fokozhatják a növény termostabilitását a gerjesztési energiafelesleg hődisszipációján keresztül. A zeaxantin nem csupán az NPQ kiváltásának egyik meghatározó tényezője, hiszen antioxidáns aktivitásának köszönhetően a lipidperoxidációt mérsékelve is hozzájárul a fototoxidatív károsodás elkerüléséhez (JOHNSON *et al.* 2007).

A PSI kevésbé érzékeny a magas hőmérsékletre, mint a PSII, hiszen a PSI gátlódása nem észlelhető azon a hőmérsékleten, amely már a PSII teljes inaktiválódását kiváltja (HAVAUX 1996). A PSII érzékenysége mögött egyrészt az OEC alacsony termotabilitása áll (WANG *et al.* 2010), mely részben a funkcionális mangánionok leválásának következménye (NASH *et al.* 1985). A donor oldali változások mellett a PSII akceptor oldalán a Q_A és Q_B közötti elektronátadás zavara is felléphet, mely redukált Q_A felhalmozódást okoz (KOURIL *et al.* 2004). A sötétben hőkezelt mintákban kimutatható az elektronok sztrómából történő visszaáramlása a PSII reakciócentruma felé, mely a D1 protein degradációján keresztül a PSII optimális kvantumhatékonyságát csökkenti. Ugyanakkor fény jelenlétében a foszforilált LHCII a state1 $\rightarrow$ state2 állapotátmenethez kapcsolt nem-fotokémiai kioltási folyamaton keresztül a PSI fénygyűjtő antennájaként funkcionálva, a gerjesztési energiát a PSII helyett a PSI felé közvetíti. A folyamat fokozza a CEF folyamatát, mely egyrészt gátolja a PSII akceptor oldalának túlredukálódását, valamint magasabb ΔpH -t kiváltva a PSII le szabályozásához vezető NPQ mechanizmusának is kedvez, így elkerülhető a PSII fénykárosodása (TAKAHASHI *et al.* 2009). Emellett az intenzívebb CEF az ATP homeosztázis fenntartásával is hozzájárulhat az irreverzibilis károsodások megelőzéséhez (SHARKEY és ZHANG 2010). Ugyanakkor 45°C felett a tilakoid áteresztőképessége olyan mértékben fokozódhat, melynek negatív hatásait már a CEF folyamata sem képes kompenzálni (BUKHOV *et al.* 1999).

A PSII termotoleranciája jól jellemezhető a PSII fluoreszcencia intenzitásának hőmérséklet függésével. A fluoreszcencia kvantumhatásfoka egy adott hőmérsékletet elérve, melyet kritikus hőmérsékleti pontnak (T_c) nevezünk, emelkedni kezd, majd a maximális intenzitást elérve ismét csökken (SCHREIBER és BERRY 1977). A T_c értéket a tilakoid membránok zeaxantin koncentráció által meghatározott fluiditása is befolyásolja (HAVAUX és GRUSZECKI 1993), ezért a tilakoid membránok integritásával összefüggésben a hőtoleranciájukat jellemző indikátorként is használható (HILL *et al.* 2009). Emellett a T_c azt a kritikus hőmérsékletet is jelezheti, ahol a CO_2 fixáció kvantumhatásfoka károsodik (SCHREIBER és BILGER 1987). A hőindukált fluoreszcencia növekedés egyrészt a sötétben is lezajló Q_A plasztokinon általi redukálódásához kapcsolt PSII akceptor oldali blokkolásának (KOURIL *et al.* 2004), másrészt az LHCII CCII-ről történő leválásának a következménye (YAMANE *et al.* 1997). Az LHCII leválása általában 40°C felett tapasztalható strukturális változashoz vezet, hiszen a disszociációt a gránumból a sztróma tilakoid régióba irányuló diffúziós események követnek (SUNDBY *et al.* 1986, YAMANE *et al.* 1997). A T_c pontot meghaladó hőmérsékleten a tilakoid membránok részben reverzibilis, vagy akár már irreverzibilis degradációja zajlik (HILL *et al.* 2009), melyet a membrán permeabilitás

növekedése, valamint a ΔpH megszűnése és az ezzel összefüggésben fellépő csökkent NPQ követ.

2.4.1. A vízhiány és a sóelőkezelés hatása a PSII termotabilitására

Osmond és munkatársai (1986) szerint a környezeti stressz faktorok egymás hatását elfedhetik, serkenthetik vagy ellensúlyozhatják, így gyakran eltérő válaszreakciót eredményeznek, mint az egyedüli faktor hatásainak kitéve. Természetes körülmények között nem ritka, hogy a növényeknek egyidejűleg több stressztényező hatását kell tolerálniuk (SUZUKI *et al.* 2014), ezért túlélésüket meghatározhatja, hogy milyen mértékben képesek az adott tényezőkkel szemben védelmet biztosító mechanizmusok összehangolására. Az irodalmi adatok alapján egyes stresszfaktorok mérsékelhetik egy másik, egyidejűleg megjelenő stresszor negatív hatásait (HAVAUX 1992), ezért a fotoszintetikus apparátus termotoleranciáját a hőstresszt megelőző vízhiány és magas sókoncentráció is befolyásolhatja (LU és ZHANG 1999, YAN *et al.* 2012).

A szárazság által stresszelt növényeknek gyakran a magas hőmérséklettel szemben is indukálniuk kell védelmet biztosító mechanizmusait (AHUJA *et al.* 2010). Ennek megfelelően elfogadhatjuk azokat a megfigyeléseket, melyek a forró és száraz nyári periódusban a növények magasabb termotoleranciáját írták le, mint az év többi szakaszában (BERRY és BJÖRKMAN 1980, SEEMANN *et al.* 1986). A levél hőmérséklet növekedéséhez a szárazság alatti transzspiráció szignifikáns csökkenése, ezen keresztül a lassabb hőleadási mechanizmus is hozzájárul (TESKEY *et al.* 2014), ugyanakkor a vízhiánynak termotolerancia fokozó hatásai is ismertek. A PSII körüli elektrontranszport már 45°C felett erőteljes gyengülést mutat (RIBEIRO *et al.* 2008), viszont a hőmérsékleti stresszt megelőző szárazság növelheti a PSII termotoleranciáját, mely többek között a Φ_{PSII} kisebb hőérzékenységében is tükröződhet (DULAI *et al.* 2006, RIBEIRO *et al.* 2008). Az ozmotikus stressz hőtoleranciát növelő következményei mögött számos jelenség húzódhat. Peng és munkatársai (2012) a 12 napig szárazságkezelte *Poa pratensis* növények termotoleranciájának fokozódását a hősokk proteinek jelenlétének és a magasabb antioxidáns aktivitásnak tulajdonították. A vízhiányos növényekben detektált e változásokon keresztül a hőstresszhez kapcsolódó fehérjéket és membránokat érintő negatív változások mérsékelhetők. A szárazság során fellépő ozmotikus adaptációban résztvevő ozmotikumok úgy, mint a glicin-betain vagy a prolin, a tilakoid membránt védő funkciójuknál fogva hőstressz esetén is előnyössé válhatnak (RHODES és HANSON 1993). Seemann és munkatársai (1986) sivatagi elterjedésű növényeken tett megfigyelései alapján egy közös szignál tehető felelőssé a magasabb hőstabilitás és az ozmotikus adaptáció együttes kialakulásában. A magas ozmotikus potenciál megjelenésével Kaiser (1984) szerint is részben megelőzhető a fotoszintézis supraoptimális hőmérsékleten megfigyelhető aktivitáscsökkenése. A PSII magas

hőmérsékleten bekövetkező denaturációja a tilakoid membrán lipid mátrixát érintő fizikai változásokhoz is kapcsolódik, mely során a membrán fehérjék és a lipidek közti kölcsönhatás módosulásával a tilakoid proteinek konformációja is megváltozik (GOUNARIS *et al.* 1984, HAVAUX 1992). Ennek megfelelően a vízhiány hatására módosult lipid összetétel segíthet megerősíteni a PSII fehérjék és a környező lipidek között fennálló interakciót (HAVAUX 1992). A szárazság egyik lehetséges tilakoid membrán rigiditását fokozó hatása a többszörösen telítetlen zsírsavláncú lipidek mennyiségi csökkentése (FERRARI-ILIOU *et al.* 1984) vagy a zeaxantin tartalom növelése (DEMMIG *et al.* 1988, TARDY és HAVAUX 1997). A zeaxantin amellett, hogy csökkenti a tilakoid membrán fluiditását, a lipidperoxidáció mérséklésével antioxidánsként is funkcionál (JOHNSON *et al.* 2007). A tilakoid membrán integritásának megőrzése az NPQ kialakulását kísérő konformációváltozásokhoz is szükséges (DAU 1994), melyek alapját a protonálódási folyamatok képezik (RUBAN *et al.* 2012), így a ΔpH fenntartása is elengedhetetlen. A konformációváltozások eredményeként aggregált LHC trimerek figyelhetők meg, melyek kialakulásában a zeaxantinnak is meghatározó szerep juthat (HORTON *et al.* 1991, JAHNS és HOLZWARTH 2012). Ugyanakkor a zeaxantin mennyisége nem minden esetben mutat összefüggést az NPQ kapacitással (JOHNSON *et al.* 2007).

Sóstressz hatására a CO_2 asszimiláció nagyobb érzékenységet mutathat a PSII körüli elektrontranszport működésénél (DARKÓ *et al.* 2015), mely a fotoszintézis túlredukálódásán keresztül oxidatív károsodásokat von maga után (ASADA 2006). A sóadaptált növények ezen állapotukban fokozhatják a fotoinhibíciót mérséklő/elkerülő NPQ folyamatát (QIU *et al.* 2003), mely magas hőmérséklet és erős fény esetén is hatékony védelmet biztosíthat. Tang és munkatársai (2007) lineáris összefüggést írtak le az aggregált LHCII és NPQ között hőstresszelt növényeket vizsgálva. Mivel az aggregáció alacsonyabb hőmérsékleten történt, mint az F_v/F_m csökkenése, ezért a sóstressz mellett, hőstressz esetén is kitüntetett védelmi szerepet láthat el. A sóelőkezelések hatására több tanulmányban megfigyelték a termoszenzitív OEC és a PSII reakciócentrum hőstabilitásának javulását sóadaptált növényekben (CHEN *et al.* 2004, WEN *et al.* 2005, YAN *et al.* 2012). Mivel a csökkent vízbontási aktivitás a hőindukált Cl^- leválásához is kapcsolódik (KRISHNAN és MOHANTY 1984, NASH *et al.* 1985), ezért elképzelhető, hogy a sóstressz alatti magasabb Cl^- tartalom az OEC stabilitását növelve termorezisztensebb PSII kialakulását eredményezi. Ugyanakkor a kloroplasztiszt érintő Na^+ többlet a D1 proteinre és a vízbontókomplekre kifejtett negatív hatásain keresztül a PSII aktivitáscsökkenéséhez is hozzájárulhat (SUDHIR és MURTHY 2004). A NaCl közvetetten is segítheti a magasabb hőrezisztencia kialakulását, az általa indukált kompatibilis ozmotikumok szintézisének keresztül. A sóstressz hatására akkumulálódó prolin membránstabilizálóként fokozhatja a PSII reakciócentrumának, valamint a donor és akceptor oldalának hőrezisztenciáját (YAN *et al.* 2012).

A prolin mellett a só-indukált betainnak és glicin-betainnak is kitüntetett szerep juthat a tilakoid membrán komponensek védelmében, az OEC stabilizálásában (CHEN és MURATA 2008, TIAN *et al.* 2017), valamint a PSII külső proteinek leválásának megelőzésében is (MURATA *et al.* 1992). A sóadaptációs folyamatok részét képezheti a tilakoidmembrán lipid összetételének módosulása is, mely a NaCl ionikus hatásaként megfigyelt sótoleranciát növelő jelenség (MÜLLER és SANTARIUS 1978). A tilakoid membrán lipidek zsírsav telítettsége meghatározó lehet a sóstressz elkerülése szempontjából. Shu és munkatársai (2015) a tilakoid telített zsírsav mennyiségének növekedését írták le a kloroplasztisban iontoxicitást eredményező sókezelés során. A telített/telítetlen zsírsav arány növekedése magas hőmérséklet esetén is előnyössé válhat a membránt rigidizáló hatásának köszönhetően (RAISON *et al.* 1982).

2.5. A búza stressztolerancia növelésére alkalmazható génforrások

A kedvezőtlen éghajlati előrejelzések alapján (TRENBERTH *et al.* 2007, BATTISTI és NAYLOR 2009) a kenyérbúza termésbiztonságára egyre nagyobb figyelmet kell fordítanunk. A búza genetikai variabilitásának növeléséhez a búzával rokon vagy „közelrokon” és egyben jó adaptációs képességű, termesztett vagy vad fajok potenciális génforrásként szolgálhatnak. Friebe és munkatársai (1996) a hexaploid termesztett búza (*Triticum aestivum ssp. aestivum* L., AABBDD) génforrásait elsődleges, másodlagos és harmadlagos csoportokba sorolva különítették el. A búzával homológ kromoszómákat hordozó elsődleges génforrások közé tartozik, többek között, a diploid *Aegilops tauschii* Coss. (DD, $2n=2x=14$) is. A *Triticum* és más *Aegilops* fajokat a búzával nagymértékű homológiát mutató genomjuk miatt másodlagos génforrásként tartjuk számon, míg a *Hordeum* fajok a homológ genom hiánya miatt a harmadlagos génforrások csoportjába kerültek.

Az *Aegilops* fajok szerepet játszottak a termesztett búza evolúciójában, ezért a búzával „közelrokon” génforrásként a hasznos agronómiai tulajdonságaik hatékonyabban építhetők be a búza genomjába. Az *Aegilops* nemzetség képviselői Közép- és Dél-Európában, a Földközi-tenger medencéjében, Észak-Afrikában, valamint a Nyugat- és Közép-Ázsia félsivatagos területein terjedtek el (DULAI *et al.* 2006, KILIAN *et al.* 2011). Ezekben a régiókban a forró és száraz vegetációs időszak és magas fényintenzitás vált uralkodó környezeti tényezővé (DULAI *et al.* 2006). Ennek tükrében az *Aegilops* fajok adaptációs és akklimatizációs folyamataikkal alkalmazkodtak a kedvezőtlen környezeti körülmények elviseléséhez és nagymértékben ellenállnak számos abiotikus stresszel szemben, mint például a szárazság, hőstressz és/vagy a talaj magas sótartalma (HOLUBEC *et al.* 1992, ZAHARIEVA *et al.* 2001, MOLNÁR *et al.* 2004). Ugyanakkor egyes *Aegilops* fajokon belül, a különböző genotípusok között akár eltérő stratégiák is megfigyelhetők stresszkörülmények hatására. Az M vagy U genommal rendelkező

fajok, mint az *Ae. umbellulata* vagy az *Ae. comosa*, hatékony Na^+ kizárási mechanizmussal rendelkeznek. A vizsgálatok során viszont megfigyeltek olyan *Ae. umbellulata* vonalakat is, melyek kevésbé képesek elkerülni a hajtás Na^+ tartalmának növekedését sóterhelés során (GORHAM 1990). A D genomú *Aegilops* fajok sótoleranciája a hatékony K^+/Na^+ diszkriminációs képességükhöz kapcsolódik (GORHAM 1990).

Az árpa (*Hordeum vulgare* L.) a búza termesztett rokona, ezért az ivaros úton is megvalósítható keresztezhetőségük révén az árpa számos előnyös tulajdonsága (koraiság, sótolerancia, télállóság) hagyományos úton is átvihető a búza genomjába. Az árpa kromoszómák közül elsősorban a 4H, 5H, 6H és 7H hordozza azokat a genomikus régiókat, melyek alkalmassá tehetik a termesztett búza különböző stressztényezőkkel szembeni ellenállóképességének fokozására (FORSTER *et al.* 1990; HANDLEY *et al.* 1994, CATTIVELLI *et al.* 2002, MOLNÁR *et al.* 2007). Az árpa magas sótoleranciával rendelkező fajokhoz sorolható, míg a búza mérsékelt sótűrő (MAAS és HOFFMAN 1977). A két fajban gyakran eltérő mechanizmusok aktiválódnak sóstressz esetén és ez az eltérés általában az árpáknál sikeresebb ellenállóképességet eredményez (MUNNS *et al.* 2006, 2011). Az árpát elsősorban sófelhalmozóként, míg a búzát egy tipikus sókizáró fajként tartjuk számon, mely a mezofill sejtek Na^+ toxicitásának megelőzése érdekében mérsékli a hajtás felé irányuló Na^+ transzportot (MAAS és HOFFMAN 1977, JAMES *et al.* 2006). A Na^+ -indukált toxicitás elkerülése mellett a K^+ megfelelő szintjének megőrzése is hozzájárulhat a NaCl fotoszintetikus folyamatokra kifejtett negatív hatásainak mérsékléséhez (DEGL'INNOCENTI *et al.* 2009), többek között a sejtmembrán stabilitásának fenntartásával vagy szervesen ozmotikumként betöltött szerepével (WANG *et al.* 2013). Az árpa genetikai térképezésével a 4H és 6H kromoszómán azonosítottak sótoleranciát szabályozó quantitative trait locus (QTL) régiókat köztük a magas RWC fenntartását biztosítókat (FARSHADFAR *et al.* 2008), valamint az ionhomeosztázist is szabályozó lokuszokat (LONG *et al.* 2013). A Na^+ koncentráció szabályozása több gén közreműködésén keresztül valósulhat meg. A 4H kromoszómán lokalizált QTL-ek a gyökérsejtek plazmamembránján található Na^+ -szelektív transzportert kódoló génekkel együttesen minimalizálhatják a Na^+ hajtás felé irányuló transzportját (MUNNS *et al.* 2012). Farshadfar és munkatársai (2008) 4H árpa kromoszómát hordozó búza×árpa addíciós vonallal végzett vizsgálataik is megerősítik, hogy a 4H kromoszóma jelenléte a búza genomban kedvezőbb K^+/Na^+ arányt eredményezhet sókezelések során, míg a 7H addíciós vonalat a mérsékeltén sótűrők csoportjába sorolták. Ugyanakkor más kutatók szerint az árpa 7H kromoszómán detektált régiók segíthetik a Na^+ okozta toxicitás elkerülését, hiszen a hajtásban a Na^+ kizárásának mechanizmusát szabályozzák (SHAVRUKOV *et al.* 2010). Búza×árpa addíciós vonalakkal végzett kísérletek alapján az árpa 7H kromoszómáját hordozó búzában a szülői búza

vonalakhoz képest mérséklődött a hajtásban mérhető Na^+ koncentráció, míg a vízháztartás szabályozásában is résztvevő esszenciális K^+ magasabb értéket mutatott (GORHAM *et al.* 1990). Az eredmények nem egyértelműen jelzik a 7H kromoszóma Na^+/K^+ arány szabályozásában betöltött szerepét, mivel magasabb Na^+ koncentrációt regisztráltak a szülői árpa vonalak hajtásaiban, mint a búza vonalaknál. Az addíciós vonalakban valószínűleg olyan géninterakciók mentek végbe az idegen kromoszóma és a búza genomja között, mely eredményeként fokozódott a hibrdek Na^+ kiválasztási képessége (GORHAM *et al.* 1990). A pozitív interakció következménye is igazolja a tolerancia poligénes jellegét, komplexitását (TESTER és DAVENPORT 2003). A sótolerancia kialakításához a stresszre adott korai válaszreakciók is hozzájárulhatnak. Kalaji és munkatársai (2011) a vizsgált árpa vonalak sótoleranciáját a kezelés első fázisában detektált alacsony sztómakonduktanciának tulajdonították, vagyis a fotoszintézis gátlódása elsősorban a sztómák zárásából adódott. Darkó és munkatársai (2015, 2017) által vizsgált búza×árpa addíciós vonalak közül az ozmotikus adaptációval reagálók mutattak jobb sótűrőképesseget.

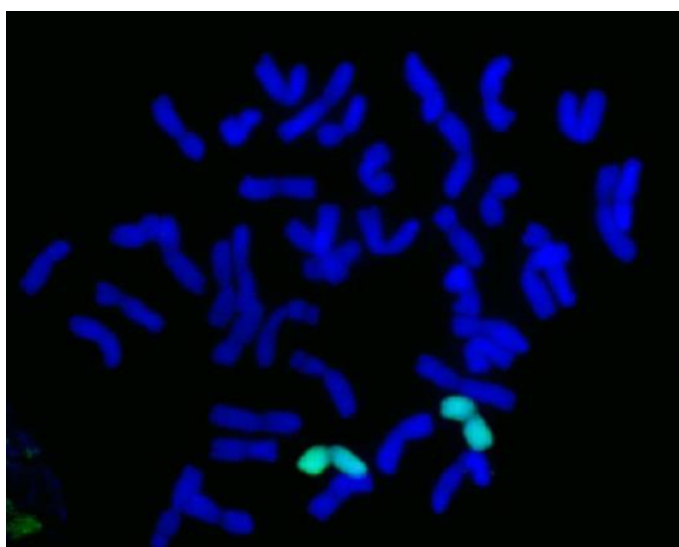
3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Kísérleti növények

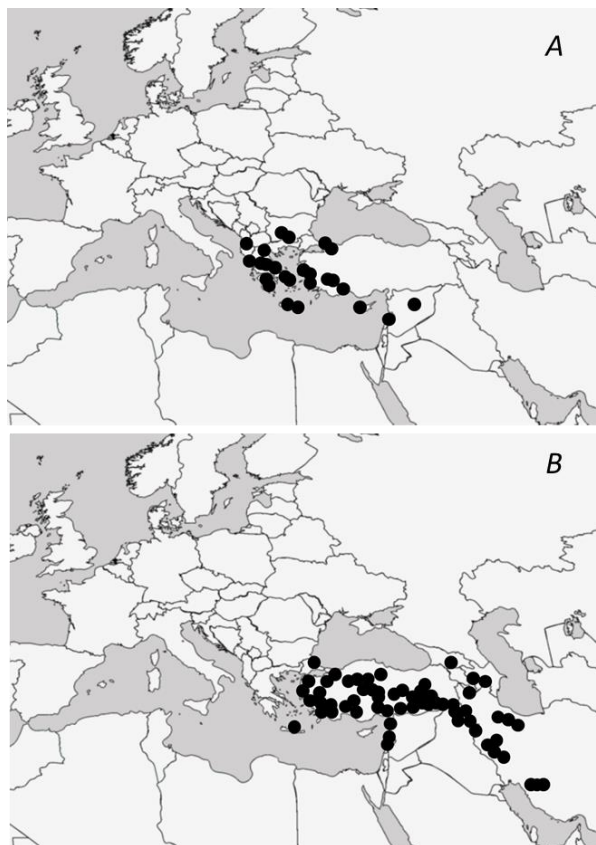
A vizsgálatokhoz használt genotípusok az MTA Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézetének génbankjából (Mártonvásár) származnak. A kísérleteinkhez az 1. táblázatba foglalt búza×árpa introgressziós vonalakat és szülőpartnereit, továbbá *Aegilops comosa* ($2n=2x=14$, MM) és *Aegilops umbellulata* ($2n=2x=14$, UU) fajokat használtunk. Az *Ae.* vonalakat a génbanki számukkal jelöltük. Az árpa kromoszómák jelenlétének igazolása genomi *in situ* hibridizációs eljárással történt az MTA Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézetében (1. kép).

1. táblázat. A kísérletekben használt fajok és vonalak

FAJ	FAJTA/VONAL
Búza (<i>Triticum aestivum</i> L.)	• Martonvásári 9 kr1 (őszi búzafajta) (MOLNÁR-LÁNG <i>et al.</i> 1996) • Asakaze komugi (AK) (japán fakultatív búzafajta)
Árpa (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	• Manasz (6 soros ukrán árpafajta)
Búza×árpa introgressziós vonal	• 4H addíció (AK × Manasz) • 7H addíció (AK × Manasz) (MOLNÁR-LÁNG <i>et al.</i> 2000, 2012)
Kecskebúza (<i>Aegilops comosa</i>)	• TA 2760
Kecskebúza (<i>Aegilops umbellulata</i>)	• MvGB 420 • AE 740/03



1. kép. Az árpa 7H kromoszómák kimutatása genomi *in situ* hibridizációval az Asakaze × Manasz (búza×árpa) addíciós vonalban eltérő színű hibridizációs jel alapján (Kruppa Klaudia mikrofotója)



2. kép. Az *Aegilops comosa* (A) és az *Aegilops umbellulata* (B) elterjedési területe (KILIAN *et al.* 2011 nyomán)

3.2. Növénynevelés, alkalmazott kezelések

A sóstressznek és szárazságkezelésnek alávetett növények szemei 24 órás áztatás után Petri csészékbe csíráztak két napig, majd $\frac{1}{2}$ Hoagland tápoldatot tartalmazó 1500 ml térfogatú tenyészedényekbe helyeztük át. A földes rendszerben nevelt növények szemeit az áztatást követően elültettük (5 szem/edény). A nevelési körülmények minden genotípusnál azonosak voltak ($200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fotoszintetikusan aktív radiációjú (PAR), 25/20°C-os hőmérsékletű, 14/10 órás fény/sötét periódusú klímakamra).

A stresszkezeléseket a növények 5 hetes korában indítottuk. A sóstresszt a tápoldat NaCl tartalmának (Sigma, St. Louis, USA) növelésével idéztük elő 150 és 300 mM-os, illetve a búza×árpa addíciós vonalak és a szülőpartnerek esetében 100, 200 és 300 mM-os koncentrációban. A kezelések minden sókoncentráció esetén egy-egy hétig tartottak. A 100 mM NaCl -0,45, a 150 mM -0,67, a 200 mM -0,906 és a 300 mM -1,35 MPa-ra csökkentette a tápoldat ozmotikus potenciálját. A legmagasabb koncentráció elérése után sómentes tápoldatba helyeztük a növényeket és egyhetes regenerációs periódust alkalmaztunk. A méréseket a kezelések előtti 5 hetes kontroll növényeken, a kezelések 7. napján, valamint a regenerációs

periódus 2. és 7. napján végeztük el. Minden méréshez a növények teljesen kifejlett leveleit, vagy levélszegmenseit használtuk.

A földes rendszerben nevelt *Aegilops* vonalak öntözését 5 hetes kor után megszüntettük. A fokozatosan növekedő szárazságstressznek alávetett növényeken a 4., 7., majd a 10. napon végeztük el a méréseket. A regenerációs képességet a 10. napot követő visszaöntözéssel vizsgáltuk, a föld folyamatos és teljes átnedvesítésével.

3.3. Növekedési és csírázási tesztek

A növények biomassa produkcióját (g/növény) a teljes kísérletsorozat végén mértük a hajtás és gyökér 105 °C-os szárítását követő tömeg meghatározásával, kezelésként 10 növényt felhasználva. A búza×árpa addíciós vonalak esetében a szemek csírázási képességét is vizsgáltuk 100, 200 és 300 mM NaCl közegben. Kezelésként minden genotípusból 30 szemet teszteltünk, 3 párhuzamos méréssel. A gabonaszemek felületét 10%-os nátrium-hipoklorit oldatban 15 percig fertőtlenítettük, majd desztillált vízzel átmostuk. Ezt követően a különböző koncentrációjú sóoldatokkal átnedvesített szűrőpapírral bélelt és alufóliával becsomagolt Petri csészébe kerültek. A csírázási százalékot 3 nap elteltével vizsgáltuk.

3.4. Vízháztartási paraméterek

3.4.1. Relatív víztartalom meghatározása

A frissen levágott levelek aktuális tömegét lemértük (friss tömeg), majd 24 órán keresztül desztillált vízbe tartottuk és ismételten lemértük a tömegüket (víztelített tömeg). A leveleket végül 105 °C-on szárítottuk négy órán át, így kaptuk meg a minták száraztömegét. A kontroll és a kezelt növények leveleinek víztartalmát, mint relatív víztartalmat határoztuk meg a következő képlet felhasználásával: $(FW - DW) / (SW - DW) \times 100$, ahol FW a levelek friss tömege, DW a levelek száraztömege és SW a víztelített szegment tömege.

3.4.2. Ozmotikus potenciál meghatározása

A levágott levelekből 0,1 gramm friss tömeget mértünk ki és a mintákat dörzsmozsárban 2 ml desztillált vízzel homogenizáltuk a mérésekhez szükséges megfelelő térfogatú minta elérése céljából. A homogenizátumot 10 percig 10000 RPM-en centrifugáltuk (Sigma1-15PK, 12124 PP 224/H rotor), majd a felülúszóból 50 µl-t használtunk az egyes OP értékek meghatározáshoz, melyet OSMOMAT 010 ozmométerrel (Gonotec, Berlin, Németország) végeztünk el. A sejtnedv OP-ját a következő egyenlet alapján számoltuk: $OP \text{ (MPa)} = -c \text{ (mosmol kg}^{-1}) \times 2,58 \times 10^{-3}$ (BAJJI *et al.* 2001).

3.5. A prolin tartalom meghatározása

A szabad prolin tartalom meghatározásához 0,1 g friss növényi anyagot homogenizáltunk 10 ml 3 %-os vizes szulfoszalicilsavban. A leszűrt homogenátumból 2 ml-t reagáltattuk 2 ml savas ninhidrinnel és ecetsavval 100°C-on 1 óráig. A reakció leállítását követően (hideg vízfürdő) 4 ml toluollal extraháltuk a reakcióelegyet és 10-15 s-ig vortexeltük, majd a néhány másodperc után létrejött fázisszeparációt követően, a képződött felülúszót lepipetáztuk. Az abszorbanciát 520 nm-en vettük fel, toluolt használva referencia oldatként. A minták prolin tartalmát ($\mu\text{g g}^{-1}$ friss tömeg) 3%-os szulfoszalicilsavban oldott prolinnal készített standard görbe alapján határoztuk meg (BATES *et al.* 1973, RINGEL *et al.* 2003).

3.6. Nátrium és kálium tartalom meghatározása

A növények gyökereinek és leveleinek nátrium és kálium tartalmát lángatomizálási módszerrel határoztuk meg 0,5 g szárított növényi anyag felhasználásával. A szárított mintát cc.HNO₃ és HCl elegyével kezeltük és egy MARS240/50 típusú mikrohullámú roncsolóval (CEM Corporation, Matthews, USA) készítettük elő a vizsgálatokra (ANTON *et al.* 2012). A kálium tartalom meghatározásakor 766,5 nm-es, míg a nátrium tartalom mérése esetén 589 nm-es hullámhosszon mértük a minta fényemisszióját egy plazma atomemissziós spektrométer (ICP-AES, Jobin-Yvon Ultima 2) segítségével.

3.7. CO₂ gázcsere mérések infravörös gázanalízissel

A nettó CO₂ asszimilációt (P_N), a sztómakonduktanciát (g_s) és az intercelluláris CO₂ koncentrációt (C_i) teljesen kifejlett intakt leveleken mértük infravörös gázanalizátor segítségével (GFS-3000 FL, Walz, Effeltrich, Németország) von Caemmerer és Farquhar (1981) egyenleteit felhasználva. A mérést 25°C-on 200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson 360 ppm CO₂ koncentráción kezdtük, majd 10 percet követően 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ értékre növeltük a fényintenzitást (telítési fényintenzitás) és további 10 percig légköri CO₂ koncentráción tartottuk a mintát. A továbbiakban telítési fényintenzitáson emeltük 1200 ppm értékre a levélkamra CO₂ tartalmát a maximális asszimilációs ráta ($P_{N\text{max}}$) meghatározásához. A CO₂ koncentrációt ezt követően több lépésben csökkentettük (1200, 600, 360, 120 ppm) nulla ppm értékre 10 perces időintervallumokban, mely elegendő volt a CO₂ asszimiláció egyensúlyi értékének eléréséhez. A P_N és g_s értékeit a 360 ppm CO₂ szintnél kalkuláltuk. A P_N változását a C_i függvényében (P_N/C_i görbe) az 1200-0 ppm CO₂ koncentrációnál leolvasott adatok alapján vizsgáltuk. A P_N/C_i görbe segítségével határoztuk meg a sztomatikus (L_s) és a nem-sztomatikus (L_{ns}) limitációt Lawlor (2002) módszerével, valamint a görbe kezdet meredeksége alapján a karboxilációs hatékonyságot (ϵ , $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Pfanz és munkatársai (2007) leírása szerint.

3.8. Klorofill fluoreszcencia és P700 mérések

A PSI és PSII fotoszintetikus aktivitását egy pulzus amplitúdó moduláció (PAM) elvén működő fluorométer (DUAL-PAM-100, Walz, Effeltrich, Németország) készülék segítségével regisztráltuk, mely a klorofill-a fluoreszcencia mellett a 820 nm-es abszorbancia jelek detektálására is alkalmas. A P700 paramétereit a P700 redoxállapotának változásával határoztuk meg, a P700 abszorpciójára specifikus differenciajel segítségével ($\Delta I_{875-830}$), 30 μ s időfelbontással (KLUGHAMMER és SCHREIBER 1994, 2008a). A quenching analízisek első lépéseként a 15 percig sötétadaptált levelek kezdeti fluoreszcencia szintjének (F_0) meghatározását végeztük el egy, a fluoreszcencia gerjesztésére szolgáló 460 nm emissziós maximumú gyenge ($>1 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) mérőfényvel. Majd egy 0,8 s-os telítési fényintenzitású ($15000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) flash-sel meghatároztuk a maximális fluoreszcenciát (F_m). A P700 teljesen oxidált állapotához tartozó jelet (P_m) távoli vörös fény és egy telítési fényimpulzus együttes bekapcsolásával mértük. A P700 teljesen redukált állapotához tartozó jelet (P_0) a távoli vörös fény (730 nm) kikapcsolásával értük el. Az F_m és P_m meghatározását követően 10 percig $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PAR) kék fényt, majd szintén 10 percig $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PAR) távoli vörös fényt használtunk. A különböző megvilágításokon percenként telítési fényimpulzussal detektáltuk a fényadaptált mintához tartozó maximális fluoreszcencia jelet (F_m'). A fotoszintézis gerjesztéséhez a távoli vörös fényt egy 650 nm-es emissziós maximumú, $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -os fotonáram-sűrűségű aktinikus megvilágításra váltottuk, majd 10 perc elteltével a távoli vörös fényt is bekapcsoltuk. A következő lépés során távoli vörös fény jelenlétében növeltük az aktinikus fény intenzitását ($1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 10 perc elteltével a távoli vörös fényt kikapcsolva regisztráltuk a paramétereit. Az aktinikus fény jelenlétében adott telítési fényimpulzus hatására a nyitott PSI reakciócentrumokban a P700 oxidálódik, így kaptuk meg a P_m' jelet (KLUGHAMMER és SCHREIBER 2008 a,b).

A quenching analízisek során mért klorofill fluoreszcencia értékekből az alábbi paramétereit határoztuk meg van Kooten és Snel (1990) nomenklaturáját követve:

- optimális (maximális) kvantumhatásfok, $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, ami a reakciócentrumok által elnyelt fényenergia fotokémiai munkára fordítható részét adja meg (BILGER és SCHREIBER 1986);
- $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$, ami a teljes abszorbeált fényenergiának a nyitott PSII reakciócentrumokban fotokémiai munkára felhasznált része, vagyis a PSII effektív kvantumhatásfoka (GENTY *et al.* 1989);
- $\Phi_{\text{NPQ}} = (F_s/F_m') - (F_s/F_m)$, a regulált termális energia disszipáció hatásfoka (KRAMER *et al.* 2004);

- $\Phi_{\text{NO}} = F_s/F_m$, a nem-regulált (konstitutív) energia disszipáció hatásfoka (KRAMER *et al.* 2004).

A PSI és PSII fotoszintetikus aktivitását DUAL-PAM-100 készülék segítségével regisztráltuk, mely a klorofill-a fluoreszcencia mellett a 820 nm-es abszorbancia jelek detektálására is alkalmas. A P700 paramétereit a P700 redoxállapotának változásával határoztuk meg, a P700 abszorpciójára specifikus differenciajel segítségével ($\Delta I_{875-830}$), 30 μs időfelbontással (KLUGHAMMER és SCHREIBER 1994, 2008a). A P700 teljesen oxidált állapotához tartozó jelet (P_m) távoli vörös fény és egy telítési fényimpulzus együttes bekapcsolásával határoztuk meg. A P700 teljesen redukált állapotához tartozó jelet (P_0) a távoli vörös fény kikapcsolásával mértük. A P_m meghatározását követően aktinikus megvilágítást alkalmaztunk, mely hatására a P700 egy bizonyos része oxidálódik (P). Az aktinikus fény jelenlétében egy telítési fényimpulzust adtunk, ennek hatására a nyitott PSI reakciócentrumokban a P700 oxidálódik, így kapjuk meg a P_m' jelet (KLUGHAMMER és SCHREIBER 2008a).

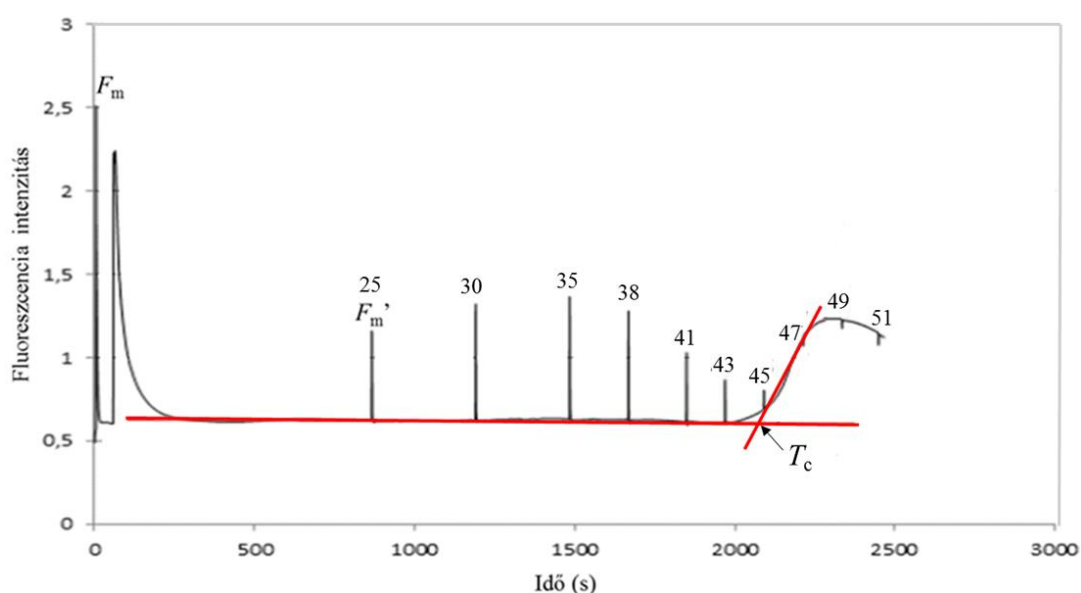
A mérések során kapott értékek felhasználásával a következő paramétereit számoltuk:

- $\Phi_{\text{PSI}} = (P_m' - P)/P_m$, ami a teljes abszorbeált fényenergiának a nyitott PSI reakciócentrumokban fotokémiai munkára felhasznált része, vagyis a PSI effektív kvantumhasznosítása (nyitott PSI reakciócentrum);
- $\Phi_{\text{ND}} = P/P_m$, ami a donor oldali limitáció által indukált nem-fotokémia energia disszipáció kvantumhasznosítása (zárt PSI reakciócentrum);
- $\Phi_{\text{NA}} = (P_m - P_m')/P_m$, ami az akceptor oldali limitáció által indukált nem-fotokémia energia disszipáció kvantumhasznosítása (zárt PSI reakciócentrum);
- $\Phi_{\text{CEF}} = \Phi_{\text{PSI}} - \Phi_{\text{PSII}}$, ami a PSI körüli ciklikus elektrontranszport kvantumhasznosítása (HUANG *et al.* 2010).

3.8.1. A kritikus hőmérsékleti érték meghatározása

A quenching paraméterek hőmérséklet függésének felvételéhez egy amplitúdó és frekvencia-modulált klorofill fluorométert (PAM 101-103, Heinz Walz Effeltrich, Németország), valamint a fűtési sebesség biztosítására egy Peltier-elemes hőmérséklet szabályozó berendezést alkalmaztunk. A kezdeti (F_0) és steady-state (F_s) fluoreszcenciaszint hőmérsékletfüggésének felvétele 25°C-on 10 percig sötétadaptált leveleken történt 650 nm-es gyenge 1,6 kHz frekvencián modulált mérőfényt, aktinikus fényt, illetve telítési fényimpulzust (0,8 s-os, 15000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) alkalmazva. Az F_0 - T görbék regisztrálásához a minta hőmérsékletét az akklimációs hőmérséklettől (25°C) 1 °C min^{-1} fűtési sebességgel folyamatosan emeltük a minta állapotától függően 49-55 °C-ig. Az F_s - T görbék felvételéhez az egyenletes fűtés megkezdése előtt a

mintákat 200 és 1000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ intenzitású aktív fénnel világítottuk meg. A minta fűtését az alkalmazott fényintenzitáson mutatott egyensúlyi fluoreszcencia elérésekor indítottuk. A telítési fényimpulzust 25, 30, 35, 38, 41, 43, majd minden további 2°C-os hőmérsékletemelkedésnél alkalmaztuk az F_m és F_m' értékek regisztrálásához, valamint ezen keresztül a következő klorofill fluoreszcencia paraméterek hőmérsékletfüggésének meghatározásához: F_v/F_m ; ΦPSII ; Stern-Volmer nem-fotokémiai kioltási paraméter (NPQ). A NPQ értékét az alábbi egyenlettel számoltuk: $(F_m - F_m')/F_m'$ (BILGER és BJÖRKMAN 1990). Az F_0 - és F_s -T görbék regisztrálása után meghatároztuk azok T_c pontjait Schreiber és Berry (1977) módszerével az F_0 valamint az F_s értékekre illesztett regressziós egyenesek segítségével (1. ábra). A fenotípusos plaszticitást (T_{c1} – T_{c0}) a szárazság- valamint sókezelt minta T_c pontjának (T_{c1}) és a kontroll minta T_c pontjának (T_{c0}) különbségével határoztuk meg.



1. ábra. A kritikus hőmérsékleti pont (T_c) meghatározásához regisztrált F_s -T görbe az adott hőmérséklethez tartozó F_m' értékekkel

3.9. Statisztikai értékelés

Minden esetben három független biológiai ismétlést végeztünk, és egy kísérlet során minimum 5 párhuzamos mintával dolgoztunk, melyek átlag $\pm$ szórásértékeit (S.D.) mutatják a grafikonok és táblázatok adatai. A kezeléseket és a mintákat az SPSS 16.0 statisztikai program segítségével a Tukey-tesztel hasonlítottuk össze. A kontrolltól való különbséget $P \leq 0,05$ szinten minősítettük szignifikánsnak. A kritikus hőmérsékleti pontok meghatározását és a P_N/C_i görbék felvételét a Microsoft Excel v. 14.0 programcsomagok segítségével végeztük el.

4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

4.1. A 4H és a 7H addíciós vonalak sótoleranciájának vizsgálata

4.1.1. A sókezelések hatása az addíciós vonalak és a szülői fajták biomassza produkciójára és csírázási képességére

A háromhetes NaCl kezelést követően a hét napig visszaöntözött növények szárazanyag produkciója alapján vizsgáltuk a sóstressz növekedésre, valamint a hajtás/gyökér (H/GY) arányra gyakorolt hatását. Továbbá meghatároztuk a szemek csírázási képességét is különböző NaCl koncentráció hatására (2. táblázat). A 200 mM NaCl a búzafajta és a 4H addíciós vonal csírázását már jelentősen gátolta a 100 mM-os kezeléshez képest, míg az árpa szülő és a 7H addíciós vonal csírázását csak a legerősebb sókezelés redukálta, de még így is 80% körüli csírázási százalékot detektáltunk. Sőt az árpa a 300 mM sókoncentráció hatására 8%-kal felülmúlta a búzaszemek csírázását, mely szignifikánsan magasabb csírázási százalék formájában mutatkozott meg. Az árpa sikeres csírázási képessége a 7H addíciós vonalban nyilvánult meg a vizsgált hibridszármazékok közül.

2.táblázat. A sókezelt búza (Asakaze), árpa (Manasz), a 4H addíciós vonal (4H add) és a 7H addíciós vonal (7H add) biomassza produkciója stresszmentes állapotban (kontroll) és a 300 mM NaCl kezelést követő 7 napos regeneráció (300 mM NaCl) után, valamint csírázási képessége. Zárójelben a sókezelésben kapott érték a kontroll százalékában kifejezve olvasható. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti 10 ismétlés átlagait mutatják a standard hibával.

*: $P \leq 0,05$ szinten szignifikáns a kontrolltól, ns: nem szignifikáns

BIOMASSZA CSÍRÁZÁSI SZÁZALÉK		NÖVÉNYI ANYAG			
		Asakaze (búza)	Manasz (árpa)	4H add (búza×árpa)	7H add (búza×árpa)
GYÖKÉR TÖMEG (g/növény)	Kontroll	0,899±0,11	0,823±0,17	0,72±0,29	0,844±0,12
	300 mM NaCl	0,281±0,046* (31,2%)	0,479±0,04* (58,2%)	0,29±0,15* (40,28%)	0,37±0,13* (43,8%)
HAJTÁS TÖMEG (g/növény)	Kontroll	1,897±0,09	1,881±0,26	2,32±0,23	2,191±0,34
	300 mM NaCl	1,085±0,17* (57,2%)	1,263±0,27* (67,1%)	1,344±0,29* (58,19%)	1,413±0,43* (64,5%)
HAJTÁS/GYÖKÉR ARÁNY	Kontroll	2,11±0,84	2,28±0,33	3,2±0,62	2,6±0,56
	300 mM NaCl	3,86±0,78*	2,64±0,45 ^{ns}	4,65±0,46*	3,82±0,84 ^{ns}
CSÍRÁZÁSI %	100 mM NaCl	100±0 ^{ns}	100±0 ^{ns}	96±4,1 ^{ns}	95±4,7 ^{ns}
	200 mM NaCl	88±4,5*	96±4,2 ^{ns}	85±4,7*	92±4,0 ^{ns}
	300 mM NaCl	77±2,1*	85±4,5*	73±6,7*	80±1,5*

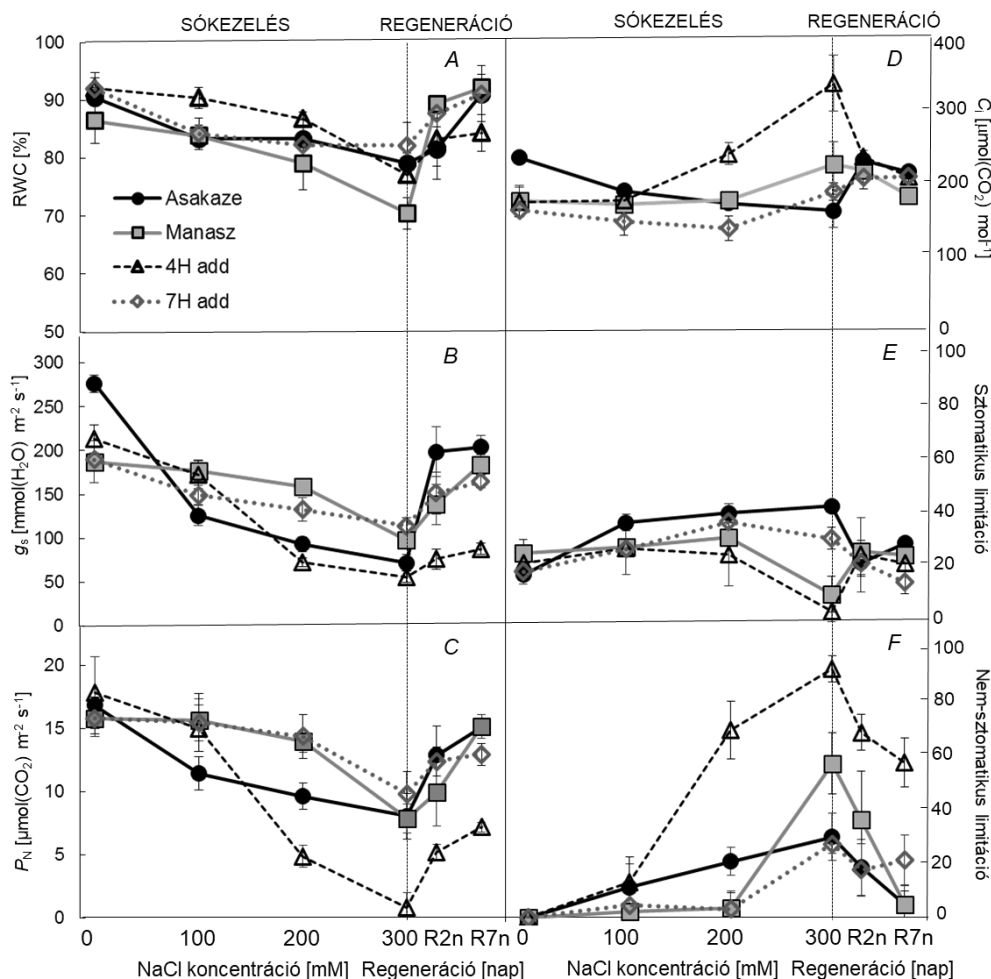
Kontroll kezelésben a 4H addíciós vonal hajtásnövekedése jelentősen meghaladta a búza értékeit, ugyanakkor a sóstressz a búzával hasonló mértékben csökkentette hajtásainak tömegét. Ezzel ellentétben a sókezelt 7H addíciós vonal hajtásprodukciója az árpa szülővel mutatott közel

azonos visszaesést, hiszen kontroll értékükhöz viszonyítva 33-35%-os csökkenést tapasztaltunk. A sóstressz gyökérnövekedést gátló hatása (MUNNS *et al.* 2006) a vonalak közül leginkább a búzában mutatkozott meg, mely a H/GY arány növekedésében is megnyilvánult a 4H addíciós vonalhoz hasonlóan. A kontroll százalékaiban kifejezett értékek alapján, a vizsgált növények közül az árpa gyökérprodukciónak tapasztaltuk a legkisebb csökkenést, mely az árpák sikeresebb sótoleranciájával párosuló jelenséggé ismert (MUNNS *et al.* 2000). Ezzel is összefüggésben a Manaszban a növekvő NaCl koncentráció jelentősen nem változtatta meg a H/GY arányt. A 7H addíciós vonal szintén nem mutatott szignifikáns H/GY arány-növekedést, ennek megfelelően biomassa produkciója a sókezelések hatására elsősorban az árpa szülőhöz reagált hasonlóan. Az árpa 7H kromoszóma hosszú karját hordozó Asakaze×Manasz diteloszómás addíciós vonal tanulmányozása során, Türkösi és munkatársai (2014) is hasonló megállapításra jutottak. Eredményeik szerint a szülői búzafajtához képest a diteloszómás vonal csírázását és korai fejlődését a sókezelés kisebb mértékben gátolta. Ismert, hogy mind a búza, mind az árpa glikofita növények. Eredményeink azonban összeeszenek azokkal a véleményekkel, miszerint az árpa sótoleranciája kifejezettebb (DARKÓ *et al.* 2015), így alkalmas genetikai anyagként szolgálhat a termesztett búza sótűrőképességének fokozására. Ezzel kapcsolatban mind a növekedés, mind a szárazanyag-produkció jól korrelál a fotoautotróf energiaátalakítás hatásfokával (JAMES *et al.* 2002), valamint a védekező és szabályozó folyamatok kapacitásával (CHAVES *et al.* 2009), amelyek ugyan áttételesen (FLOOD *et al.* 2011), de összefüggésbe hozhatók a 2. táblázatban közölt eredményekkel. Ugyanis mint azt Szopkó és munkatársai (2017) megállapították mind a Manasz mind a 7H addíciós vonal kedvezőbb fotoszintetikus aktivitást mutatott sókezelés hatására (lásd 4.1.2. fejezet). Mindemellett a gyökérnövekedés sikeres fenntartása sóstressz esetén hatékonyabb vízfelvételt is eredményezhet.

4.1.2. A sókezelések és a regeneráció hatása az addíciós vonalak és a szülői fajták relatív víztartalmára és gázcsere paramétereire

A levelek relatív víztartalma az Asakaze (búza) és a 7H addíciós vonalban az enyhe sókezelés (100 mM NaCl) során ugyan szignifikánsan csökkent, de a sókoncentrációt növelve már csak nagyon enyhe további vízvesztést tapasztaltunk (2. A ábra). Ezzel szemben a Manasz és a 4H addíciós vonal az enyhe sóstressz esetén hatékonyan őrizte a víztartalmát, viszont a 300 mM-os kezelés már erőteljesebb redukciót okozott. A 4H árpa kromoszóma jelenlétével az Asakaze búza vonal (4H add) sikeresebben őrizte meg hajtásának víztartalmát a 100 mM-os NaCl kezelés során, mely megerősíti a 4H kromoszóma RWC fenntartásában leírt szerepét (FARSHADFAR *et al.* 2008). Ugyanakkor a regeneráció 7. napjára csak a 4H addíciós vonalban

tapasztaltuk az RWC sikertelen helyreállítását. Irodalmi adatok alapján ismert, hogy a toxikus ionok felhalmozódása mellett, mind a mérsékelt, mind az erős sóstressz során számolnunk kell ozmotikus hatással is, mely jelentős mértékben befolyásolja a növények vízegyensúlyát, ill. az azt jellemző paramétereket (MUNNS 2002, MUNNS és TESTER 2008, DULAI *et al.* 2014).



2.ábra. A növekvő sókoncentráció és a 2 napos (R2n) és 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Asakaze), az árpa (Manasz), a 4H addíciós vonal (4H add) és a 7H addíciós vonal (7H add) relatív víztartalmára (RWC) (A), sztómakonduktanciájára (g_s) (B), nettó asszimilációs rátájára (P_N) (C), az intercelluláris CO₂ koncentrációra (C_i) (D) és a sztomatikus (E) és nem-sztomatikus limitációra (F) 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson, normál CO₂ koncentráció esetén. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

A búza kezdeti g_s értéke a többi vonalhoz képest jelentősen magasabban alakult, mely viszont már az enyhe sóstressz hatására közel a felére redukálódott (2. B ábra). A búzával ellentétben mérsékelt g_s csökkenés jellemezte a 7H addíciós vonalat és az árpát egészen a 200 mM NaCl koncentrációig, viszont a 4H addíciós vonal a 200 mM sókezelés miatti erőteljesebb sztómazárásával a búzához hasonló alacsony g_s értéket vett fel. A stresszt fokozva a minták közti különbség megmaradt, vagyis a 7H addíciós vonal és az árpa a g_s eredményesebb fenntartásával reagált, míg a 4H addíciós vonalban a búzához hasonlóan intenzívebb sztómazárás indukálódott, mely az addíciós vonalban a 7 napos regeneráció hatására sem állt helyre, ugyanakkor a búzában

növekedést tapasztaltunk. Ezek az eredmények világosan mutatják, hogy míg a Manasz és a 7H addíciós vonal a sóstresszre mérsékelt vízvesztést mutatott, az Asakaze búzafajta és a 4H addíciós vonal a g_s erőteljes csökkenésével reagálva őrizte meg RWC értékét. Habár a sztómazárás a vízvesztés megelőzésének egyik leghatékonyabb módja, és bizonyos esetekben a vízhasznosítási hatékonyságot is növelheti (CHAVES *et al.* 2009), ez nem mindig jelent feltétlenül előnyös alkalmazkodást. A Manasz árpafajta és a 7H addíciós vonal ugyanis a sztómák mérsékelt zárása esetén is képes elkerülni a drasztikus RWC csökkenést. Mindez azt is megerősíti, hogy az utóbbi két genotípus valószínűleg egy hatékony ozmoregulációs mechanizmussal rendelkezik (DARKÓ *et al.* 2015), melyen keresztül sikeres vízfelvételre képesek az általunk alkalmazott sókoncentráció-tartományban. A fejlett ozmotikus adaptációs képesség a sótolerancia indikátora is lehet, hiszen Szegletes és munkatársai (2000) által vizsgálat sótoleráns búzafajtát is magas prolin és glicin-betain tartalom jellemezte. Eredményeinket megerősítik azok a korábbi megfigyelések is, amelyek szerint a 7H árpa kromoszóma szerepet játszhat az ozmotikus alkalmazkodás fenntartásában (TEULAT *et al.* 1998).

Mivel a sztómazárás nemcsak a transzspirációs vízvesztést, hanem a CO_2 intercelluláris járatokba történő diffúzióját is gátolja (CHAVES *et al.* 2009), a mezofill konduktancia (g_m) befolyásolásán keresztül a nettó CO_2 fixálást is csökkenti (CENTRITTO *et al.* 2003, JANDA *et al.* 2016). Ennek megfelelően a P_N fenntartása viszonylag magas sztómakonduktanciát igényel (DULAI *et al.* 2014). A g_s paraméterhez hasonló eltéréseket tapasztaltunk a minták P_N értékeinek összehasonlításakor (2. C ábra). A búza – párhuzamosan a g_s csökkenésével – már a gyenge sókezelés során 32%-kal kisebb szénasszimilációval rendelkezett a kontroll értékéhez képest. A búzával ellentétben a 7H addíciós vonalban és a Manasz árpafajtában csupán az erős sóstressz hatására jelentkezett a P_N számottevő gátlása, mely következtében a két vonal értékei a búzától már szignifikánsan nem tértek el. A 4H addíciós vonal szénasszimilációja a 200 és 300 mM NaCl kezelésre a többi mintától jelentősen érzékenyebbnek mutatkozott. Ennek megfelelően az egyhetes regeneráció során a 4H addíciós vonal kontrolljának csak 40%-át tudta produkálni, míg a többi vonal esetében ez az érték meghaladta a 80%-ot. Ezek az eredmények világosan mutatják, hogy a Manasz és a 7H addíciós vonal mérsékelt sztómazárás során is képesek voltak fenntartani a fotoszintetikus kapacitásukat még 200 mM NaCl koncentráció esetén is amellet, hogy a víztartalmuk csak mérsékeltten csökkent. Ennek megfelelően valószínű, hogy a mérsékelt és közepes erősségű sóstresszre, a kielégítő ozmotikus adaptáció melletti mérsékelt sztómazárás hatékony stratégiát jelent a növény fotoszintetikus aktivitásának fenntartására, és hasznos eszköz a sótolerancia jellemzésére.

Több szerző véleménye is megerősíti, hogy sóstressz során a fotoszintézist a sztomatikus faktorok mellett nem-sztomatikus faktorok is befolyásolják (CENTRITTO *et al.* 2003, HU *et al.*

2013). A víztelített C_3 növényekben a P_N normál, környezeti C_a ill. ennek megfelelő C_i esetén, telítési fényintenzitáson általában nem éri el azt a maximális szintet, amit telítési CO_2 koncentráció hatására mutat (P_{Nmax} , LAWLOR és CORNIC 2002). Mérsékelt sóstressz esetén általában a sztómazárás tehető felelőssé a nettó fotoszintézis korlátozásáért. Ebben az esetben a P_{Nmax} helyreállítható a környezeti CO_2 koncentráció növelésével, és a C_i általában csökken a sókezelés idején. A Manasz és a 7H addíciós vonalban az P_{Nmax} még 200 mM-os NaCl kezelés esetén sem csökkent szignifikánsan (a P_{Nmax} adatok a dolgozatban nem kerülnek bemutatásra), amit főként az okozott, hogy az L_{ns} gyakorlatilag a kontroll szinten maradt, ami a változatlan C_i értékekben is megnyilvánult (2. D, F ábra). Habár az L_{ns} az Asakaze búzafajtában enyhén emelkedett, jelezve a mezofillum és a metabolikus folyamatok gátló szerepének erősödését, a nagymértékű sztómazárás és a csökkenő C_i arra engednek következtetni, hogy a búzában a sókezelés során a P_N jelentős csökkenését az L_s dominálja, amit a C_i vs. P_N görbék alapján meghatározott (LAWLOR 2002) L_{ns} emelkedése is alátámaszt. A fent említettekből következően a fotoszintetikus CO_2 fixálás folyamatai a búzában érzékenyebbek a mérsékelt sóstresszre, mint a Manasz és a 7H addíciós vonal esetében, ahol a fixálást kizárólag a sztómarezisztencia befolyásolta. A 4H addíciós vonalban a nagymértékű g_s csökkenés ellenére már a mérsékelt sókoncentráció (200 mM) jelentős C_i növekedést váltott ki, mely a stressz fokozódásával tovább emelkedett és a regeneráció végére sem csökkent a kontroll szintjére (2. D ábra). A kezeletlen mintához képest magasabb C_i jelezheti, hogy a sztómák zárása mellett elsősorban az L_{ns} faktorok állnak a P_N csökkenésének hátterében (QIN *et al.* 2010). A 4H addíciós vonalban már a 200 mM NaCl indukált sztómazárás ellenére is az L_{ns} játszott döntő szerepet a P_N csökkenésében. Ezzel ellentétben, a búzában a sókezelések hatására az L_s dominanciáját figyeltük meg, ugyanakkor az L_{ns} folyamatos erősödését is regisztráltuk, mely a rehidráció végére megszűnt. Ez utóbbi mérsékelt L_{ns} emelkedés hátterében nem csak metabolikus, hanem diffúziós folyamatok is állhatnak (LAWLOR és CORNIC 2002, FLEXAS *et al.* 2004, DULAI *et al.* 2014). Az Asakaze búzafajtában ugyanis már a kezdeti gyenge sókezelés is erős sztómazárást okozott, ami a CO_2 karboxilációs folyamatokhoz való hozzáférhetőségének a csökkenését is eredményezheti. Ebből következőleg valószínű, hogy a sókezeléssel kiváltott kezdeti ozmotikus sokk közvetve hozzájárult az L_{ns} fokozódásához a sztómarezisztencia-növekedésen keresztül. Mindezt megerősítik a 3. táblázat adatai is, hiszen a búzában a karboxilációs hatásfok (ϵ) már a 200 mM-os sókezelés hatására is szignifikánsan csökkent a kontrollhoz képest csakúgy, mint a 4H addíciós vonalban. Ezzel szemben a kezelés e szakaszában a Manasz és a 7H addíciós vonal a g_s , a C_i és az ϵ értékeit is közel változatlanul tartotta (2. B, D ábra, 3. táblázat).

3. táblázat. A növekvő sókoncentráció, valamint a 2 napos (R2n) és 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Asakaze), az árpa (Manasz), a 4H addíciós vonal (4H add) és a 7H addíciós vonal (7H add) P_N vs. C_i görbék kezdeti meredeksége alapján számított (PFANZ *et al.* 2007) karboxilációs hatékonyságára (ε , mol CO₂ m⁻²s⁻¹). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismételtes átlagait mutatják a standard hibával. *: $P \leq 0,05$ szinten szignifikáns a kontrolltól, ns: nem szignifikáns

Növényi anyag	Kontroll	NaCl koncentráció [mM]			Regeneráció [nap]	
		100	200	300	2	7
Asakaze	0,0912 ± 0,0063	0,0791 ± 0,0075 ^{ns}	0,0687 ± 0,0035*	0,0622 ± 0,0036*	0,0725 ± 0,0082*	0,0876 ± 0,0040 ^{ns}
Manasz	0,0909 ± 0,0104	0,0923 ± 0,0079 ^{ns}	0,0888 ± 0,0025 ^{ns}	0,0453 ± 0,0052*	0,0566 ± 0,0065*	0,0853 ± 0,0047 ^{ns}
4H add	0,0892 ± 0,0083	0,0712 ± 0,0062*	0,039 ± 0,0037*	0,018 ± 0,004*	0,0367 ± 0,0084*	0,0349 ± 0,0031*
7H add	0,0845 ± 0,0078	0,0975 ± 0,0088 ^{ns}	0,0978 ± 0,0156 ^{ns}	0,0599 ± 0,0075*	0,0702 ± 0,0058*	0,0681 ± 0,0041*

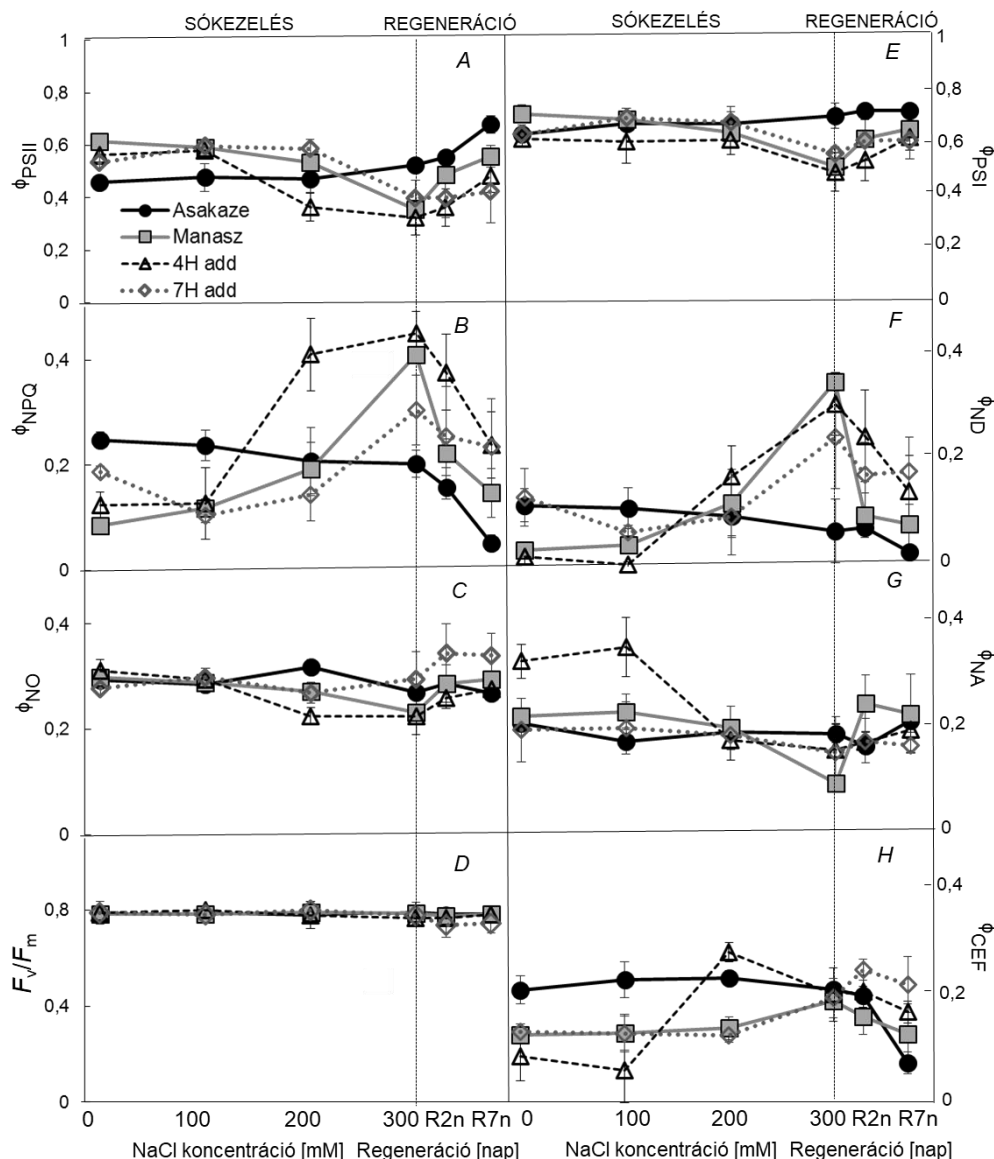
Mint azt Downton és munkatársai 1988-ban megállapították, a C_i változásaiból levonható következtetések bizonytalanok lehetnek részben a heterogén sztómazárás (BUCKLEY *et al.* 1997), részben a kutikuláris transzspiráció (BOYER *et al.* 1997) miatt. Ugyanakkor kísérleteink során fokozatosan növekvő sóterhelést alkalmaztunk, ami a heterogén sztómazárás – mely egyébként sem általános jelenség (MOLNÁR *et al.* 2004, DULAI *et al.* 2014) – valószínűségét csökkentette. Mivel a C_i csökkenés az Asakaze búzafajtában nem volt arányos a gyors és erőteljes g_s eséssel (2. B, D ábra), lehetséges, hogy egy diffúziós gát vagy egy alternatív elektron elvezetés megjelenése befolyásolta a C_i szintjét. Ezzel kapcsolatban több szerző már normál fényintenzitáson is felveti az alternatív folyamatok, mint pl. a fotorespiráció védő szerepének lehetőségét (KOZAKI és TAKEBA 1996, CHAVES *et al.* 2009) abban az esetben, amikor a gyors és erőteljes sztómazárás gátolja a CO₂ levelekbe történő diffúzióját. Az erős sóterhelés a CO₂ asszimilációját általában erősen korlátozza és megnöveli a nem-sztomatikus faktorok jelentőségét, ami akár kizárólagossá is válhat, főleg az érzékeny növényekben (BRUGNOLI és LAUTERI 1991, QIN *et al.* 2010). Esetünkben a 300 mM NaCl által kiváltott P_N csökkenés a 7H addíciós vonalban az L_s és L_{ns} közel azonos mértékű megjelenésének tulajdonítható, míg a Manasz árpafajtában az L_{ns} a búzánál kétszer magasabb értékeket vett fel, mialatt az L_s paraméterében mérséklődést tapasztaltunk (2. E ábra). Ugyanakkor a 4H addíciós vonal fotoszintézisének szinte teljes gátlása a nem-sztomatikus faktoroknak volt tulajdonítható. Mindez megnyilvánult a 4H addíciós vonal drasztikus C_i emelkedésében is, mely a gátlás mértékének megfelelően a Manasz esetében is kifejezettebb volt, mint a 7H addíciós vonalban. Itt szeretném megjegyezni, hogy a 7H addíciós vonalban az L_{ns} sóindukált változása mérsékelt stressz hatására a Manasz értékeihez hasonlított, míg erős stressz esetén az Asakaze értékeit követte. Következésképp a 7H addíciós vonal fotoszintetikus kapacitása az adott stresszhelyzetben

előnyösebb paraméterekkel rendelkező szülő tulajdonságaihoz hasonlított, míg a 4H addíciós vonal minden lényeges paramétere elégtelennek bizonyult.

A sóstressz, bár különböző mértékben, minden vizsgált fajta, ill. vonal esetében le szabályozta, vagy károsította a fotoszintetikus folyamatokat. Mint az újabban világossá vált, a stressz utáni helyreállítás lehetőségét és gyorsaságát a stressz erőssége mellett, az általa okozott károsodás mértéke, valamint a növény érzékenysége is megszabja (CHAVES *et al.* 2009). Amikor a fotoszintézist nagyrészt sztomatikus faktorok gátolják, az eredeti folyamatok aktivitása viszonylag gyorsan helyreállítható a faktor eliminálása után a g_s újbóli emelkedésén keresztül. Mint azt az Asakaze esetében megfigyelhettük, a P_N már a regeneráció második napjára elérte a kontroll értékének 76%-át (2. C ábra). Ezzel ellentétben, amikor az L_{ns} dominanciája következtében a fotoszintézis kulcsfolyamatai is károsodnak, a regenerációs folyamat is lelassul vagy részlegessé válik (DULAI *et al.* 2014). Mindez megfigyelhető a 4H addíciós vonalban, ahol a visszaöntözés utáni hetedik napra is csak a harmadára állt vissza az eredeti fotoszintetikus kapacitás. Abban az esetben, ha a kezelés során a nem-sztomatikus faktorok jelenléte vitathatatlan volt, de nem kizárólagosan korlátozták a fotoszintetikus folyamatokat, a vonalak regenerációs kapacitása megmaradt, de az lassabban ment végbe, ahogy az a Manasz árpafajta is jellemző. Mindez összhangban áll azokkal a korábbi eredményekkel, melyek az erős stresszt követő helyreállást két szakaszra bontják (KIRSCHBAUM 1988). A 7H addíciós vonal regenerációs képességét valószínűleg már egyéb folyamatok is befolyásolták. Habár fotoszintézise a periódus második napjára a búzához hasonló mértékű intenzitást vett fel, a helyreállítás lelassult és részleges maradt. Ennek hátterében a koraiság jelensége és az ezzel párhuzamosan megjelenő szenescencia állhat. A korai kalászképzést mutató növényekre, a 7H addíciós vonalhoz hasonlóan, a stressz során mutatott mérsékelt sztómazárás és fejlett ozmotikus adaptációs képesség is jellemző (GONZÁLEZ *et al.* 1999), ami a későbbiekben kerül részletezésre. A mérsékelt sztómazárás előnye abból a szempontból is elvitathatatlan, hogy a növény adott hosszúságú száraz vagy magas sókoncentrációval jellemezhető periódust a megfelelő szárazanyag-produkció fenntartása mellett átvészélhet úgy, hogy a transzspirációs hűtés még a magas hőmérséklettel szemben is részleges védelmet biztosíthat. Az Igri árpafajta 7H kromoszómája is koraisághoz vezetett az Mv9kr1 búzafajta genetikai állományában, ahogy azt Aranyi és munkatársai (2014), valamint Farkas és munkatársai (2014) szabadföldi kísérleteik során megfigyelték. Türkösi és munkatársai (2016) pedig a Manasz korai virágzását tapasztalták. Ennek megfelelően a Manasz 7H kromoszómája jelentősen hozzájárulhatott ahhoz, hogy a 7H addíciós vonalban a szülői búzafajtaéhoz képest korábbi szárbaindulást figyelhettünk meg.

4.1.3. A sókezelések és a regeneráció hatása az addíciós vonalak és a szülői fajták fluoreszcencia indukciós és P700 paraméterére

A sóstressz erősségétől, időtartamától és a növény érzékenységétől erősen függve, a fotokémiai és az elektrontranszport folyamatok a búzában és az árpában egyaránt befolyásolhatják a fotoszintetikus kapacitást (KALAJI *et al.* 2011). A kontroll és a 100 mM sóval stresszelt búza ϕ_{PSII} paramétere szignifikánsan magasabb, mialatt ϕ_{NPQ} paramétere alacsonyabb értéket vett fel a többi vonalhoz képest (3. A, B ábra).



3. ábra. A növekvő sókoncentráció, valamint a 2 napos (R2n) és 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Asakaze), az árpa (Manasz), a 4H addíciós vonal (4H add) és a 7H addíciós vonal (7H add) kettes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{PSII}) (A), a nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{NPQ}) (B), a nem-szabályozott energia disszipáció kvantumhatásfokára (ϕ_{NO}) (C), a PSII fotokémiájának maximális kvantumhatásfokára (F_v/F_m) (D), az egyes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{PSI}) (E), az egyes fotokémiai rendszer donor oldali gátlásának kvantumhatásfokára (ϕ_{ND}) (F), az egyes fotokémiai rendszer akceptor oldali gátlásának kvantumhatásfokára (ϕ_{NA}) (G), a PSI körüli ciklikus elektronáramlás effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{CEF}) (H) nevelési ($220 \mu E m^{-2} s^{-1}$) fényintenzitáson. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

A sókezelések során számottevő változást nem detektáltunk az Asakaze fluoreszcencia indukciós paramétereiben, viszont a regeneráció 7. napjára a Φ_{NPQ} értékében jelentős csökkenés következett be. Ezzel ellentétben a 4H addíciós vonal Φ_{PSII} paramétere már a 200 mM NaCl hatására érzékenyen reagált, mely következtében az árpa és a 7H addíciós vonal értékeinél szignifikánsan alacsonyabb volt ($P \leq 0,05$). Mindez világosan mutatja, hogy 200 mM NaCl koncentrációig a búzában, a Manasz árpafajtában, valamint a 7H addíciós vonalban az elektrontranszport-folyamatokat a sóstressz nem befolyásolta. Ebből következőleg nem valószínű, hogy a PSII sóérzékenysége vagy a fotoszintetikus elektrontranszport leszabályozása szerepet játszana a fotoszintetikus kapacitás csökkenésében, még az Asakaze fajtában sem, ahol a P_N szignifikánsan csökkent (2. C ábra). Ezt a következtetést az is alátámaszthatja, hogy az Asakaze effektív kvantumhatásfoka a stressz fokozódásával párhuzamosan sem csökkent. Mindazonáltal a Φ_{PSII} ebben a fajtában már a kontroll növényben is alacsonyabb volt a többi vizsgált vonalhoz képest, ezért valószínű, hogy a PSII körüli fotoszintetikus elektrontranszport leszabályozása már a kezeletlen növény esetében is erőteljesebben fennállt, ami nem lehet a sókezelés eredménye. Ezzel szemben a Φ_{PSII} változása a 4H addíciós vonalban világosan jelzi a PSII által hajtott elektrontranszport sóérzékenységet amivel párhuzamosan, ha nem is azonos mértékben a P_N is drasztikusan csökken (2. C ábra). Ezt erősíti meg az a tény is, hogy a 200 mM sókezelés hatására a Φ_{PSII} csökkenésével párhuzamosan a Φ_{NPQ} erőteljes növekedését regisztráltuk a 4H addíciós vonal esetében, mely az árpafajta és a 7H addíciós vonalban az erősebb sóstressz következményeként jelentkezett (3. A, B ábra). Mivel a Φ_{PSII} a 7H addíciós vonalban és az árpában a legmagasabb sókoncentráció hatására redukálódott, viszont a 4H addíciós vonal esetében további visszaesés nem történt, ezért a három minta értékei között már nem volt jelentős eltérés, viszont a búza értékeitől szignifikánsan elmaradtak ($P \leq 0,05$). Mindez világosan mutatja, hogy a fotoszintetikus elektrontranszport folyamatok leszabályozása erős sóstressz során az említett vonalakban jelentős mértékű. Ezzel párhuzamosan, a stressz e szakaszában (300 mM NaCl) a fényvédelem hátterében álló folyamatok már nagymértékű szerephez jutottak, amit az is megerősít, hogy az addíciós vonalak és az árpa Φ_{NPQ} és Φ_{ND} értékei nagymértékben felülmúlták a búzában detektáltakat (3. B, F ábra). Mivel a fotoinhibíció elkerülését segítő mechanizmusok a fotokémiai folyamatokkal „versengve” az elnyelt fényenergia egy részét is elvezetik, a fotokémiai események valószínűségét is csökkentik, amit a Φ_{PSII} változásai is alátámasztanak (GENTY *et al.* 1989). Ezzel párhuzamosan pedig a fénygyűjtő komplexekben (LHCII) fokozódik a gerjesztési energia non-radiatív disszipációja (HORTON és RUBAN 2005, CHAVES *et al.* 2009). Figyelembe véve, hogy ezekben a vonalakban a PSI akceptor oldali gátlásából eredő nem-fotokémiai kioltás (Φ_{NA}) nem növekedett (3. G ábra),

ugyanakkor a P_N csökkenését az L_{ns} korlátozta (2. *F* ábra), a PSII által hajtott elektrontranszport leszabályozása részét képezhette a fotoszintetikus kapacitás csökkenésének.

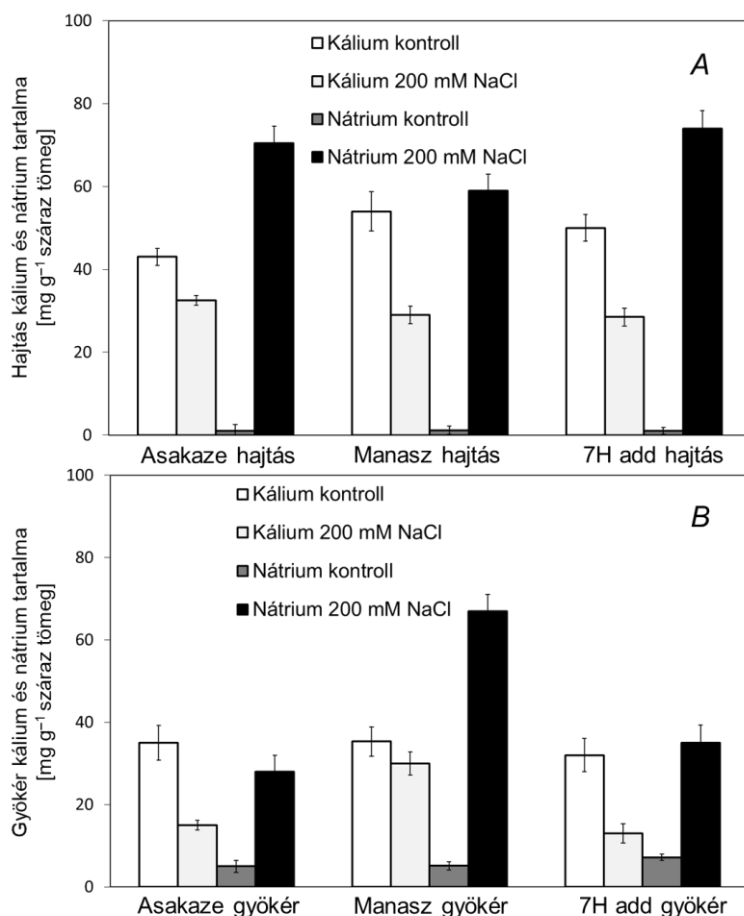
Amennyiben sóstressz hatására csak a lineáris elektrontranszport működne, ez gátolt CO_2 fixálás esetén a PSI akceptor oldalának túlredukálódását okozná. Ugyanakkor a Φ_{NA} paraméter egyik vonalban sem emelkedett meg azzal párhuzamosan, hogy a magas Φ_{NPQ} az Asakaze kivételével minden vonalra jellemző volt (3. *B, G* ábra). Ebből következőleg olyan, nem-lineáris elektronvezető utak indukálódhattak, melyek részben megelőzik a PSI akceptor oldalának túlredukálódását, ezzel párhuzamosan pedig fenntartják az ATP képzéshez és az NPQ kialakulásához is szükséges ΔpH -t. Amellett, hogy jelentősége stressz-mentes körülmények közt is elvitathatatlan (MUNEKAGE *et al.* 2004), a PSI körüli ciklikus elektrontranszport (CEF) folyamatáról ismert, hogy indukálódása kifejezetten előnyös lehet ozmotikus- vagy sóstressz során, amikor a CO_2 megkötése gátolt, viszont magasabb ATP igény alakul ki (GOLDING és JOHNSON 2003, RUMEAU *et al.* 2007, DULAI *et al.* 2014). Emellett a CEF a lumensavanyodás, ill. az NPQ fenntartásán keresztül részt vesz a fénybegyűjtés szabályozásában is, ami a PSII károsodásának lehetőségét is csökkenti. Ez különösen jelentős lehet a 4H addíciós vonal esetében, ahol a Φ_{NPQ} és a Φ_{CEF} már a 200 mM-os sókezelésre is drasztikusan emelkedett párhuzamosan a Φ_{NA} csökkenésével (3. *B, G, H* ábra). Ugyanakkor erős stressz esetén szerepe a Manasz árapajtában és a 7H addíciós vonalban sem kétséges, ahol a Φ_{NA} az erősödő sókezelés ellenére szintén nem emelkedett. Ezzel kapcsolatban mindenképp érdekes megjegyezni, hogy az Asakaze búzafajtában a Φ_{NPQ} értéke és a CEF aktivitása már stressz-mentes környezetben is meghaladta a többi vonalét, aminek pontos magyarázata még további vizsgálatokat igényel.

Vízhiány vagy sóstressz során a fotokémiai és az elektrontranszport folyamatok változása részét képezheti a nem-sztomatikus gátlásnak (KECK és BOYER 1974, GIARDI *et al.* 1996, KALAJI *et al.* 2011, DULAI *et al.* 2014). Mivel azonban a PSII optimális kvantumhatásfokát (F_v/F_m) még a legerősebb sókezelés sem befolyásolta (3. *D* ábra), valamint a szabályozatlan formában történő energiadiSSIPáció (Φ_{NO}) még a legérzékenyebb 4H addíciós vonalban is mérsékelten csökkent (3. *C* ábra), a primer fotokémiai folyamatokat a sóstressz nem befolyásolhatta (HANACHI *et al.* 2014). Mindez megerősíti azt, hogy a fentebb részletezett védekező/szabályozó folyamatok hatékony védelmet nyújtottak a sóstressz hatásaival szemben, aminek következtében a PSII irreverzibilis károsodása sem következhetett be.

4.1.4. A 200 mM NaCl kezelés hatása a 7H addíciós vonal és a szülői fajták nátrium és kálium tartalmára

A gázcsere és a fluoreszcencia indukciós paraméterek alapján a mérsékelt sóstressz (200 mM) hatására a 7H addíciós vonal bizonyult sótoleránsabbnak a búzafajtánál, ennek megfelelően

az analitikai vizsgálatokat a 7H addíciós vonalon és a szülői fajtákon végeztük el. Mivel a 200 mM NaCl alkalmazása során tapasztaltunk szignifikáns különbséget a 7H addíciós vonal és a búza között, ezért a sóstressznek ebben a fázisában vizsgáltuk a vonalak közti további lehetséges különbséget a levelek és a gyökérzet kálium és nátrium tartalmának változásán keresztül.



4. ábra. A 200 mM NaCl kezelés hatása a búza (Asakaze), az árpa (Manasz) és a 7H addíciós vonal (7H add) hajtásának kálium és nátrium tartalmára (A), valamint a gyökerek kálium és nátrium tartalmára (B). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

A vártaknak megfelelően, a kontroll minták nátrium tartalma között jelentős különbségek nem mutatkoztak meg (4. ábra). Ugyanakkor a 200 mM-os sókezelés hatására a növények hajtásában és gyökerében is nagymértékű nátrium felhalmozódást tapasztaltunk. A sókezelt búza és a 7H addíciós vonal hajtásában a nátrium tartalom 70-74 mg közötti értékeket mutatott. Ezzel ellentétben az árpában a hajtás felé irányuló nátrium szállítása erőteljesebb gátlás alatt állt, hiszen jelentősen alacsonyabb (59 mg g⁻¹ száraz tömeg) nátriumot határoztunk meg. A hajtás iontoxicitását mérséklő mechanizmusoknak az árpák sótoleranciájának kialakulásában kiemelkedő szerep juthat, ahogy azt Kook és munkatársai (2009) eredményei is megerősítik. A Manasz levelének alacsonyabb nátrium felhalmozódásával párhuzamosan, gyökereinek nátrium tartalma a búza és a 7H addíciós vonal értékeinek kétszeresét mutatta. Az eredmények alapján megállapíthatjuk, hogy az árpára jellemző sóakkumuláló tulajdonságot a gyökerek esetében a 7H

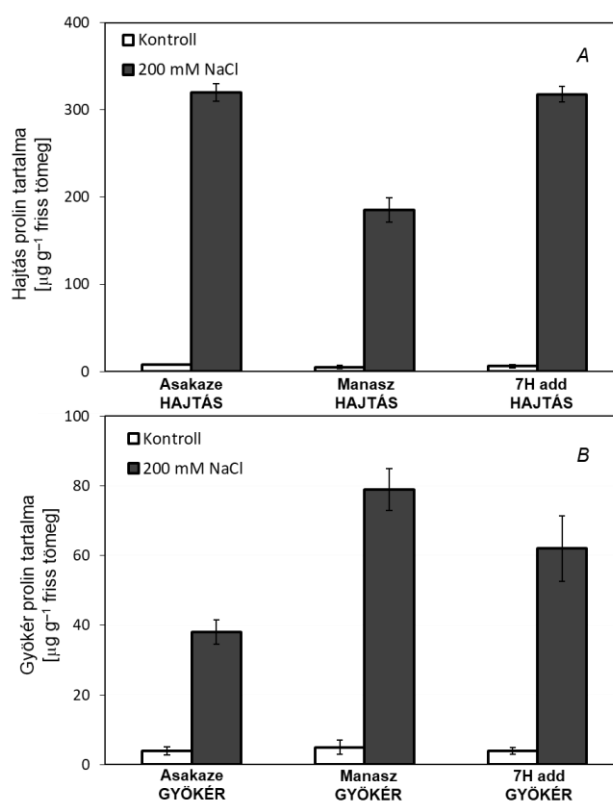
árpa kromoszóma jelenléte nem befolyásolta. A hajtásból történő Na^+ kizárása mellett, a vakuólumba irányuló kompartmentalizációja is részét képezi a sóstressz alatti alkalmazkodási folyamatoknak, melyekkel a citoplazmatikus Na^+ sejtkárosító hatásai elkerülhetők (WIDODO *et al.* 2009), illetve az ozmotikus adaptációs képesség is növelhető (GORHAM *et al.* 1985). A 7H addíciós vonal hajtásába szállított Na^+ jelentős része valószínűleg a vakuólumba halmozódott fel, hiszen a 200 mM NaCl kezelés hatására is kielégítő szinten tartotta szénasszimilációját és PSII aktivitását (2. C és 3. A ábra). Ezzel ellentétben a búzák általában a jobb sótolerancia eléréséhez a Na^+ hajtásba irányuló szállítását mérséklék (GORHAM 1990), mely az Asakaze fajtában a 200 mM NaCl kezelés esetén nem valósult meg és ez feltehetőleg a gyengébb fotoszintetikus kapacitásához is hozzájárult. Az árpában viszont a felvett Na^+ jelentősebb része a gyökérben akkumulálódott és mivel a sóstressz a vonalak közül a legkevésbé az árpa gyökér produkcióját gátolta, ezért a 7H addíciós vonalhoz hasonlóan feltételezhetően a Na^+ a vakuólumba transzportálódott, mely szervetlen ozmotikumként a hatékony vízmegőrzést is segíthette (2. A ábra). Mivel a 7H addíciós vonal a Na^+ felvételében, valamint a hajtás és gyökér közti megosztásban is a búzához hasonlóan reagált, ezért a 7H árpa kromoszómának a nátrium tartalom szabályozásában betöltött szerepe nem meghatározó. Darkó és munkatársai (2017) eredményei szintén megerősítik, hogy a 7H addíciós vonal esetében a kiemelkedő sótolerancia közvetlenül nem kapcsolódik a Na^+ szállítás szabályozásához, hiszen a sókezelésre érzékenyebb Asakaze búzafajta és a toleránsabb 7H addíciós vonal gyökerében és hajtásában hasonló mértékű Na^+ felhalmozódást tapasztaltak.

A kontroll minták gyökerében mérhető kálium tartalom között nem tapasztaltunk jelentős eltérést, viszont a búza hajtásában 7, illetve 11 mg g^{-1} értékkel alacsonyabb kálium tartalmat mértünk, mint az árpa és a 7H addíciós vonal leveleiben (4. ábra). A K^+ -nak több szempontból is kitüntetett szerepe van az abiotikus stressztolerancia kialakításában, ezért a stressz során fenntartott optimális mennyisége magasabb toleranciát biztosíthat (WANG *et al.* 2013). A hajtás K^+ koncentrációjának megőrzése a sztómaműködés szabályozásához elengedhetetlen (CHOW *et al.* 1990), sőt a K^+ hiány következtében az ozmotikus stressz indukált sztómazárás is gátlódhat (BENLLOCH-GONZALEZ *et al.* 2010). A sókezelés eredményeként a búza a saját kontrolljához képest ugyan jelentősen, de az addíciós vonalhoz és az árpához viszonyítva kisebb mértékben veszített hajtásának kálium tartalmából. Ebből adódóan a búza sókezelések hatására megfigyelt erőteljesebb sztómazáródását a kálium hiány valószínűleg nem korlátozta, míg az árpában és a 7H addíciós vonalban, más befolyásoló folyamatok mellett, a jelentősebb K^+ veszteségnek is meghatározó szerep juthatott a sóstressz alatti relatíve magas g_s fenntartásában (2. B ábra). A gyökérben tapasztalt kálium tartalom-változásokat tekintve, a 7H addíciós vonal a búzával mutatott hasonlóságot, mely a kálium tartalom jelentős visszaesésében figyelhető meg.

Mivel a K^+ a gyökérnövekedés folyamatában is nélkülözhetetlen (ROMHELD és KIRKBY 2010), ezért az árpa sóstressz során mutatott sikeresebb gyökérprodukciónak (2. táblázat) a gyökér sejtjeinek K^+ ellátottságának eredményesebb megőrzése is jelentősen hozzájárulhatott.

4.1.5. A 200 mM NaCl kezelés hatása a 7H addíciós vonal és a szülői fajták prolin tartalmára

A 7H addíciós vonal és a szülői fajták 200 mM NaCl hatására mutatott ozmoregulációs képességét a hajtás és a gyökér prolin tartalmának változása alapján vizsgáltuk (5. ábra). A prolin a kezeltetlen növényekben, különösen a hajtás tekintetében (7. A ábra), nagyon alacsony tartalomban volt jelen.



5. ábra. A 200 mM NaCl kezelés hatása a búza (Asakaze), az árpa (Manasz) és a 7H addíciós vonal (7H add) hajtásának (A) és gyökerének (B) prolin tartalmára. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

A sókezeléssel (200 mM NaCl) erőteljes prolin szint emelkedést váltottunk ki a tesztelt genotípusok hajtásában és gyökerében is, viszont a levelekben akkumulált mennyiség jelentősen meghaladta a gyökérzetben mért értéket ($P \leq 0,05$). A gyökerek esetében az árpa prolin tartalma $74 \mu\text{g}$ -mal növekedett a kontroll értékhez képest, míg a búzában $34 \mu\text{g}$ -os emelkedést tapasztaltunk a sókezelés hatására (7. B ábra), ugyanakkor a hajtás vizsgálatok az előbbiekkal ellentétes változásokat figyeltünk meg. A 7H kromoszóma ozmotikus adaptációban leírt (TEULAT *et al.* 1998, DARKÓ *et al.* 2017) szerepére utalhat, hogy az addíciós vonal

gyökerének prolin tartalma, – az árpa szintjét ugyan nem elérve – de olyan mértékben fokozódott, mely már jelentősen hozzájárulhatott a magas g_s értékkel párhuzamosan mutatott hatékony vízmegőrzéshez mérsékelt (200 mM) sóstressz kezelésben. A hajtás esetében viszont a 7H addíciós vonal az árpa prolinszintjét felülmúlva, a szülői búzával mutatott közel azonos mértékű prolin felhalmozódást, mely általában magasabb sótoleranciával párosuló jelenséggént ismert (SZEGLÉTES *et al.* 2000, ASHRAF és FOOLAD 2007). Emellett a sóérzékeny búzáknál megfigyelhető a prolin és a nátrium tartalom közötti pozitív korreláció is (POUSTINI *et al.* 2007). Az Asakaze búzafajta és a 7H addíciós vonal hajtásában a prolin és nátrium tartalom tekintetében hasonló változásokat detektáltunk, viszont a búza esetében a relatíve magas prolin tartalom kevésbé kompenzálta a hajtásban akkumulálódott Na^+ negatív hatását.

4.1.6. A 4H és a 7H addíciós vonalakhoz kapcsolódó eredmények összegzése

A vizsgált genotípusokat összehasonlítva megállapíthatjuk, hogy mind a CO_2 asszimiláció, mind a fotoszintetikus elektrontranszport folyamatok hasonló tendenciákat mutattak az árpában és a 7H addíciós vonalban, melyek mérsékelt sóstressz hatására eltértek a búza és a 4H addíciós vonal ugyanazon folyamataitól. A Manasz és a 7H addíciós vonal esetében a fotoszintetikus kapacitás gyenge sztómazárás mellett csak enyhén csökkent, főleg sztomatikus faktorok gátolták, és a nem-fotokémiai kioltás háttérében álló folyamatok jelentősége sem volt kifejezett a stressz e szakaszában. Azonban a 4H addíciós vonal fotoszintetikus paraméterei erősen romlottak. Annak ellenére, hogy az Asakaze búzafajta CO_2 megkötése már mérsékelt stressz esetében is erősen csökkent, a nem-sztomatikus gátlás pedig mérsékeltten emelkedett, a fluoreszcencia indukciós paraméterei gyakorlatilag nem változtak.

Mivel a 7H addíciós vonal a Na^+ felvételében, valamint a hajtás és gyökér közti megosztásban is a búzához hasonlóan reagált, ezért a 7H kromoszómának a Na^+ tartalom szabályozásában betöltött szerepe nem lehet meghatározó (DARKÓ *et al.* 2017). Habár a 7H addíciós vonal hajtása az árpához hasonlóan jelentős kálium tartalom csökkenéssel reagált, ez részben felelőssé tehető a sóstressz hatására mutatott relatíve magas sztómakonduktancia fenntartásáért, mely a fotoszintetikus kapacitást is pozitívan befolyásolta. A 7H addíciós vonal gyökérzetében a prolin mennyisége az árpához hasonlóan megemelkedett, mely következtében a búzánál hatékonyabb ozmotikus adaptációra volt képes (DARKÓ *et al.* 2017). A fent említett jelenségek összefüggésbe hozhatók a biomassa produkcióban kimutatott különbségekkel is. Habár a fotoszintetikus kapacitás és a szárazanyag-produkció közötti összefüggés gyakran csak indirekt (FLOOD *et al.* 2011), az a Manasz és a 7H addíciós vonal mérsékelt sóstresszel szembeni ígéretesebb toleranciájával hozható kapcsolatba. Eredményeink szerint tehát a 7H addíciós vonal mérsékelt stressz esetén is képes fenntartani fotoszintetikus aktivitását, arra enyhe

sztómazárással reagál, mely egy hatékony ozmotikus adaptációval és koraisággal ötvözve előnyös védekezési stratégia lehet a kedvezőtlen periódusok elkerülésére/átvészelésére. A fenti megállapítások alapján alkalmas jelölt lehet a búza sótoleranciájának fokozására.

4.2. A búza és az *Aegilops* vonalak só- és szárazságtoleranciájának vizsgálata

4.2.1. A só- és szárazságstressz hatása a búza és *Aegilops* vonalak biomassza produkciójára

A növények életfolyamatai a sóstresszre és a vízhiányra, bár különböző mértékben, de erősen érzékenyek, aminek következtében mind a biomassza-produkció, mind a termőképesség jelentősen csökkenhet (DE SOUZA *et al.* 2003). A stresszfaktorok növekedésre, valamint a hajtás/gyökér arányra kifejtett hatásait a szárazanyag produkción keresztül vizsgáltuk, a 300 mM NaCl-dal kezelt, valamint a 10 napig szárazságstresszelt növények 7 napos újraöntözését követően (4. táblázat).

4. táblázat. A 300 mM NaCl és a 10 napos vízhiány hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) biomassza produkciójára. A gyökér és hajtás tömeg meghatározása a kísérlet végén, a 7 napos regeneráció után történt. Zárójelben a kezelésekben kapott érték a kontroll százalékában kifejezve olvasható. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti 10 ismétlés átlagait mutatják a standard hibával. *: $P \leq 0,05$ szinten szignifikáns a kontrolltól, ns: nem szignifikáns

BIOMASSZA HAJTÁS/GYÖKÉR ARÁNY		NÖVÉNYI ANYAG			
		Mv9kr1 (búza)	MvGB 420 (<i>Aegilops</i>)	AE 740/03 (<i>Aegilops</i>)	TA 2760 (<i>Aegilops</i>)
GYÖKÉR TÖMEG (g/növény)	Kontroll (NaCl)	0,474±0,09	0,277±0,044	0,443±0,06	0,223±0,02
	Kezelt (NaCl)	0,258±0,101* (54,43%)	0,184±0,035* (66,43%)	0,282±0,064* (63,66%)	0,095±0,016* (42,6%)
	Kontroll (10n)	0,069±0,04	0,023±0,016	0,053±0,008	0,019±0,0018
	Kezelt (10n)	0,061±0,03 ^{ns} (88,4%)	0,029±0,017 ^{ns} (126,09%)	0,046±0,009 ^{ns} (86,79%)	0,014±0,0021* (73,68%)
	Kontroll (NaCl)	1,76±0,15	1,58±0,23	1,841±0,22	0,742±0,042
	Kezelt (NaCl)	0,703±0,10* (39,94%)	1,09±0,19* (68,98%)	0,913±0,199* (48,59%)	0,355±0,016* (47,84%)
HAJTÁS TÖMEG (g/növény)	Kontroll (10n)	0,294±0,022	0,132±0,009	0,152±0,023	0,144±0,014
	Kezelt (10n)	0,258±0,0019 ^{ns} (87,75%)	0,109±0,011* (82,57%)	0,099±0,024* (65,13%)	0,101±0,022* (70,14%)
HAJTÁS/GYÖKÉR ARÁNY	Kontroll (NaCl)	3,71±0,56	5,70±1,09	4,15±0,46	3,33±0,30
	Kezelt (NaCl)	2,72±0,30*	5,92±0,82 ^{ns}	3,24±0,21*	3,74±0,43 ^{ns}
	Kontroll (10n)	4,26±1,28	5,74±1,08	2,87±0,38	7,58±1,02
	Kezelt (10n)	4,23±0,73 ^{ns}	3,76±0,72*	2,15±0,30*	7,21±1,81 ^{ns}

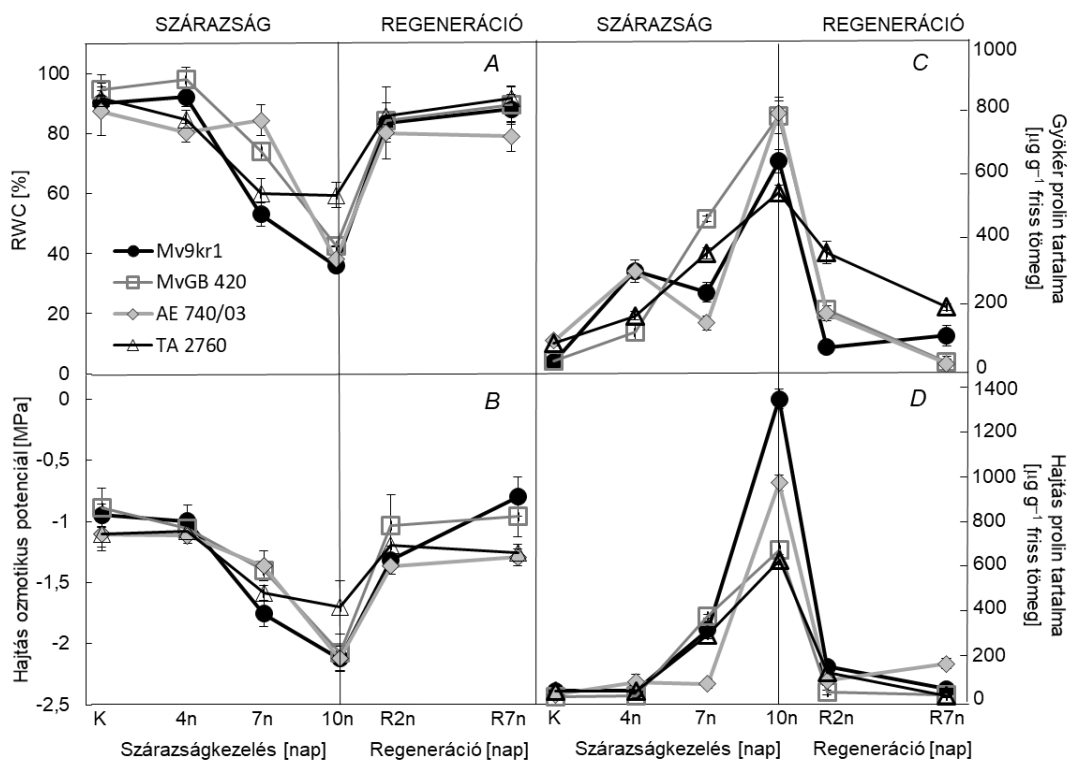
A sókezelt növények esetében alkalmazott vízkultúras rendszer kedvezőbb feltételeket teremtett a biomassa produkció szempontjából, mint a szárazságstressz vizsgálatánál használt földes rendszer. Ugyanakkor a kontroll értékekhez képest a szárazságstressz kisebb mértékű gátlást fejtett ki a hajtás és gyökérzet növekedésére, mint a NaCl jelenléte. A szárazság közel azonos mértékű csökkenést okozott a búza és a TA2760 vonal hajtásában és gyökérzetében, ezért H/GY arányuk jelentősen nem változott. Az MvGB420 vizsgálatokor a gyökértömeg 26%-os növekedését tapasztaltuk a 10 napos vízhiány hatásaként, így a H/GY arány szignifikánsan csökkent, mely az AE740/03 vonal esetében is megmutatkozott. A gyökérnövekedés fenntartása a tűrőképesség szempontjából mindenképp előnyös tulajdonságként értékelhető, hiszen a vízfelvétel lehetőségét a mély és kiterjedt gyökérrendszer vízhiány esetén is részben biztosíthatja (MARCUM *et al.* 1995), valamint a szárazságtoleranciát is jelezheti (HOFFMANN és BURUCS 2005). Habár az MvGB420 hajtásnövekedését is relatívan sikeresen fenntartotta a szárazságstressz ellenére, viszont a vízhiány legkisebb mértékben a búza hajtás produkcióját korlátozta. A hajtásnövekedés sikeres megőrzése az Mv9kr1 búzafajta vízhiánnyal szembeni kisebb érzékenységre is utalhat, ahogy azt Majer és munkatársai (2008) is megfigyelték különböző szárazságtoleranciával jellemezhető búzafajták vizsgálata során.

A sóstresszelt mintákat összehasonlítva azt tapasztaltuk, hogy kontroll kezelésben még nem volt jelentős eltérés a búza és az MvGB420 hajtás produkciójában, ugyanakkor az MvGB420 hajtásának növekedését 29%-kal kisebb mértékben gátolta a 300 mM koncentrációjú NaCl, mint a búza vonalét. Sőt az MvGB420 sóérzékenysége – a kontrollhoz viszonyított biomassa csökkenés mértéke alapján – a többi *Aegilops* vonalhoz képest is kevésbé volt kifejezett. Ugyanakkor a sókezelt MvGB420 gyökér növekedését kevésbé tudta sikeresen megőrizni a vízhiánynál tapasztaltakhoz képest, így a TA2760 vonalhoz hasonlóan nem változtatta H/GY arányát. Ezzel szemben a búza és az AE740/03 jelentősen kisebb H/GY aránnyal reagált a sókezelésre, melyet nem a sikeresen fenntartott gyökérnövekedés, hanem a hajtástömeg drasztikus csökkenése okozott.

4.2.2. A vízhiány és a regeneráció hatása a búza és *Aegilops* vonalak vízállapotára, prolin tartalmára és gázcsere paramétereire

Vízhiány hatására változás áll be a növények vízegyensúlyában, ami általában megnyilvánul mind az RWC, mind a vízpotenciál csökkenésében (BAJJI *et al.* 2001). A szárazságkezelések során a vízgazdálkodást jellemző RWC 22-42% közötti csökkenést mutatott a vízhiány 7. napjára a kontroll értékekhez képest (6. A ábra). Ezt a jelentős csökkenést az AE740/03 vonal esetében csupán a 10 napos vízhiány hatására tapasztaltuk, mely következtében RWC értéke a búzához és az MvGB420-as vonalhoz hasonlóan alakult. Míg a TA2760 az erős

vízhiányra a 7 napos RWC értékhez képest nem reagált további csökkenéssel és a regeneráció 7. napjára sikeres helyreállást mutatott, mely a többi vonalban is megfigyelhető. Amennyiben szárazság hatására a növények hatékonyan megőrzik vízkészletüket, vagy ilyen körülmények között is képesek vízfelvételre, az jó lehetőséget biztosít számukra a száraz periódus átvészelésére (MOLNÁR *et al.* 2004). Mindez azonban nem feltétlenül jelenti azt, hogy fotoszintetikus folyamataik ne lennének érzékenyek a vízhiányra (DULAI *et al.* 2006, 2014). Egyes megfigyelések alapján a szárazságra alacsonyabb H/GY aránnyal reagáló növények sikeresebben tarthatják fent RWC értéküket (MORGAN 1984). Ennek megfelelően az MvGB420 vonal a kezelés 7. napjáig hatékonyan őrizte víztartalmát, annak ellenére, hogy g_s paramétere az egyéb vizsgált vonalakhoz hasonló mértékben csökkent. Ezt erősítik meg Dulai és munkatársai (2014) megfigyelései is, ahol búza-kecskebúza amfiploidokban a hatékony gyökérnövekedés javította a növények vízállapotát, mely jobb ozmotikus stressz-toleranciával párosult. Az eredményesen fenntartott gyökérnövekedés a kezelés 10. napján a víztartalmat tekintve már nem járt előnnyel, hiszen a vonalak közel azonos RWC értékeket vettek fel.



6. ábra. A 4 napos (4n), 7 napos (7n) és 10 napos (10n) vízhiány, valamint a 2 napos (R2n) és a 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) relatív víztartalmára (RWC) (A), a hajtás ozmotikus potenciáljára (B), a gyökér prolin tartalmára (C) és a hajtás prolin tartalmára (D). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

Egyes tanulmányok rávilágítottak a szárazságtolerancia és az ozmotikus adaptációs képesség közötti pozitív összefüggésre (KEREPESI és GALIBA 2000). A hajtás OP értékében

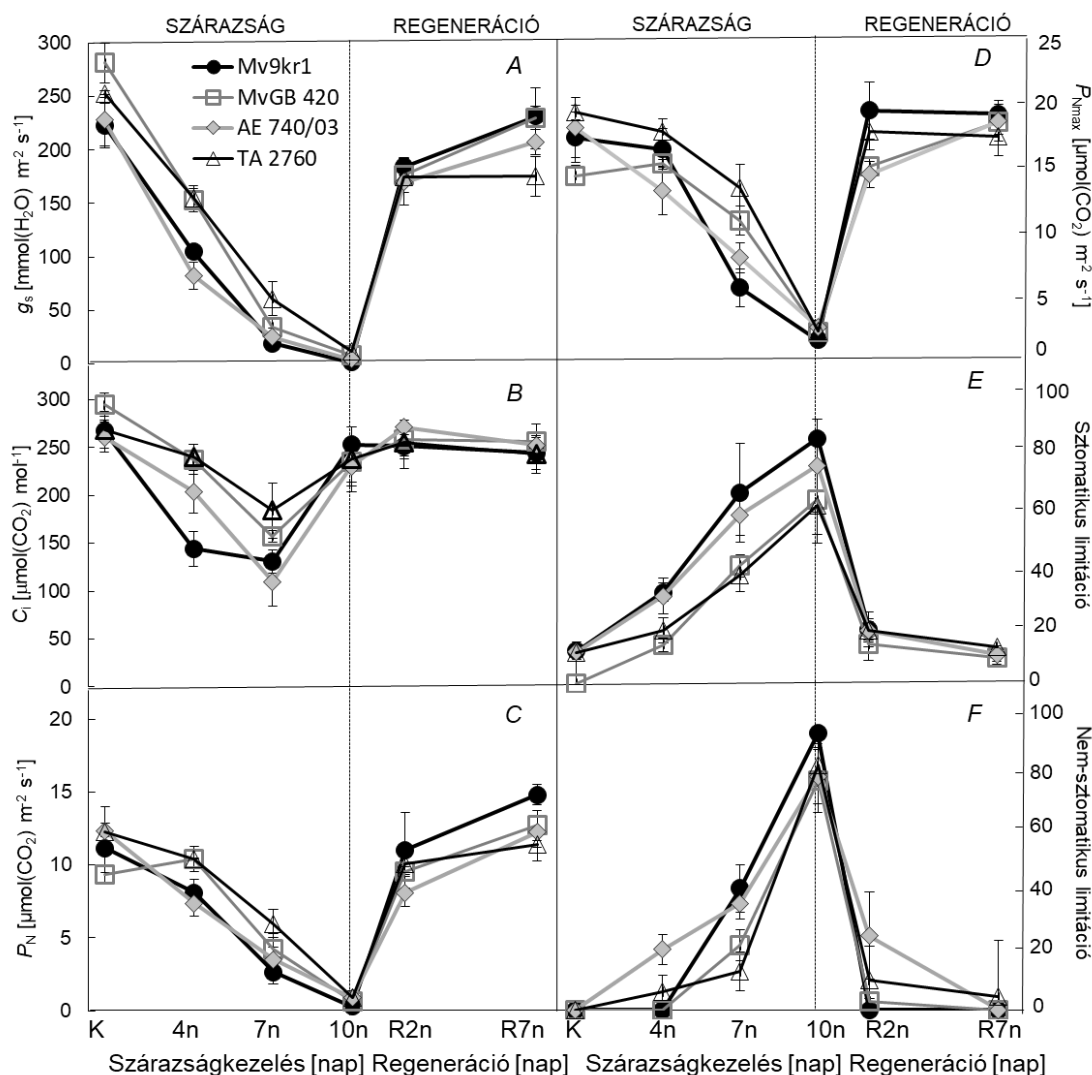
az RWC adataihoz hasonlóan a 4 napos vízhiányra még nem tapasztaltunk változást, viszont a 7 napos szárazságra, az AE740/03 vonaltól eltekintve, a kontrollhoz képest minden növényben már szignifikáns csökkenést mérhettünk (6. B ábra). Az RWC változásaihoz hasonlóan a TA2760 vonal 7 és 10 napos OP értékei között nem volt különbség, és a többi vonalhoz képest a vízhiány 10. napján regisztrált értéke jelentősen magasabban is alakult. Ezek alapján a TA2760 számára a 10 napos öntözés nélküli periódus mérsékeltebb stresszként lépett fel a többi vonalhoz képest, ugyanakkor a regeneráció 7. napjára az OP minden mintában a kontroll szintre állt vissza. Az OP értékekben tapasztalt csökkenés ozmotikusan aktív anyagok akkumulálódásából is adódhat (MORGAN 1984), melyek az ozmotikus adaptáción keresztül a búza termésmennyiségére is pozitív hatást gyakorolhatnak (MORGAN 1983). Más szerzők is megerősítik, hogy azokban a növényekben, melyekben hatékony ozmoregulációs mechanizmus működik, eredményesebb lehet a gyökérnövekedés és a vízfelvétel fenntartása, mely sikeres stratégia lehet a sejtek víztartalmának megőrzésére (CLIFFORD *et al.* 1998, DULAI *et al.* 2014).

Az ozmotikus adaptációban résztvevő prolin a gyökerekben már a gyenge vízhiány hatására is minden vonalban növekedést mutatott, mely a búza esetében a kontroll állapotában meghatározott érték több, mint hétszeres emelkedésében tükröződött (6. C ábra). Ez a növekedés segíthette az RWC sikeres megtartását a 4 napos kezelés során. A gyökerekből a hajtás felé irányuló prolin transzport vagy a hajtásban indukált prolin szintézis a stressz e szakaszán nem volt jelentős a vizsgált növényekben. A 7 napos vízhiány a TA2760 és az MvGB420 vonalak gyökereiben a prolin tartalom további fokozódását indukálta, míg a búza és az AE740/03 esetében csupán az erősebb vízdeficitnél detektálhattunk jelentősebb növekedést az enyhe szárazságkezeléshez képest. Ezzel párhuzamosan az egyhetes vízhiány, az AE740/03 kivételével a hajtás prolin tartalmát fokozva az OP jelentősebb csökkenéséhez is hozzájárulhatott, viszont a TA2760 vonalban a hajtás prolin szintjének további emelkedése nem csökkentette a 10 napos kezelésnél mért OP értékét (6. B, D ábra). A szárazságstressz 10. napján az MvGB420 és az AE740/03 gyökérzetében mért prolin tartalom szignifikánsan felülmúlta a búza és a TA2760 értékeit, de a hajtás esetében a búza mutatta a legmagasabb prolin szintet, míg a TA2760 vonalban közel azonos értékeket detektáltunk. A búza leveleinek prolin tartalma több mint dupláját érte el az MvGB420 vonalnak és az AE740/03 értékeit is jelentősen meghaladta. Ugyanakkor az OP és RWC paraméterük közel azonos értékeket mutatott az erős vízdeficit hatására, melyből arra következtethetünk, hogy a két *Ae. umbellulata* vonalban a prolin mellett esetleg más ozmotikumok szintézise is indukálódhatott a kezelések során. Ezt erősítik meg azok az eredmények is, melyek a betain, vagy glicin-betain felhalmozódásnak is jelentős szerepet tulajdonítanak az ozmoprotekcióban (MURATA *et al.* 1992, CHEN és MURATA 2008). A hajtásban a nagymértékű növekedés ellenére már az öntözés 2. napjára a kontroll szint közelébe

esett vissza a növények prolin szintje, mely az AE740/03 kivételével további csökkenéssel reagált a relaxációs periódus 7. napjára. A prolin tartalom csökkenésével az OP értékek is helyreállást mutattak. A gyökerek esetében a TA2760 reagált a legkisebb prolin tartalom-növekedéssel és regenerációja is lassabban következett be, sőt az egyhetes öntözés hatására a 4 napos szárazságnál megfigyelt értékekhez hasonlókat mérhettünk. Összességében elmondható, hogy a vízhiánnyal párhuzamosan az RWC és az OP minden vonalban csökkent, a gyökér és a hajtás prolin tartalma emelkedett. Az egyes vonalak között kimutatható különbségek értékelésére a későbbi fejezetekben olvasható paraméterekkel összefüggésben kerül sor.

A talaj vízellátottságának csökkenésével párhuzamosan a növények folyamatos sztómazárással reagáltak, mely a leghatékonyabb mód a vízvesztés csökkentésére (CORNIC 2000, MOLNÁR *et al.* 2004, DULAI *et al.* 2014). Míg a 4 napos szárazság következtében a kontroll g_s érték 36-60%-át, addig a 7 napos kezelés során már csupán 8-24%-át érték el a vizsgált vonalak (7. A ábra). A TA2760 vonal a 4 és 7 napos dehidratáció során is a búzánál szignifikánsan magasabb g_s -t mutatott, viszont a minták közti különbség a 10. napon regisztrált teljes sztómazárással megszűnt. A regeneráció 2. napjára gyors és jelentős g_s növekedést tapasztaltunk valamennyi mintában, viszont a további 5 napos öntözés a TA2760 és az MvGB420 esetében nem eredményezett teljes g_s helyreállást. A gázcsereenyíltások zárása nemcsak a transzspirációs vízvesztés mérséklését segíti elő, hanem abban az esetben, amikor egyéb tényezők nem befolyásolják a karboxilációs folyamatot, a g_s csökkenése gátolja a CO_2 diffúzióját a levél környezetéből a mezofillum intercelluláris tereibe. Ez természetesen a C_i csökkenését eredményezheti (FLEXAS és MEDRANO 2002). A búza C_i értékei a 4 napos szárazság hatására mutattak csökkenést, majd a teljes sztómazárás ellenére a 10. napra a kontroll mintára jellemző értékre emelkedett vissza, mely a TA2760 és az MvGB420 vonaltól szignifikánsan az erős szárazságkezelés és a regeneráció során sem tért már el (7. B ábra). Habár a C_i változásai alapján levont következtetések némileg bizonytalanok is lehetnek (DOWNTON *et al.* 1988), az összes vizsgált vonalban kimutatható alacsony sztómakonduktancia mellett emelkedő C_i , már azt is jelezheti, hogy a fotoszintézist a sztómazáráson kívül egyéb faktorok is korlátozzák (MOLNÁR *et al.* 2004, DULAI *et al.* 2014).

A 4 napig tartó vízmegvonás a búza és az AE740/03 vonalban a nettó szénasszimiláció 28%-os, illetve 40%-os csökkenését okozta, míg a TA2760 esetében csupán 15%-os csökkenést tapasztaltunk (7. C ábra). Ezzel ellentétben az MvGB420 vonal szénasszimilációját a 4 napos szárazság még nem befolyásolta. A stressz 7 napos fennállása viszont már valamennyi mintában több, mint a felére mérsékelte a kezelések alkalmazása előtt meghatározott P_N értékeket. A stressz e szakaszán a búza csupán kontrolljának 23%-át érte el, míg a TA2760 vonalban a CO_2 fixálás ettől kisebb mértékben korlátozódott, mely minden bizonnyal a magasabb g_s értéknek tulajdonítható.



7. ábra. A 4 napos (4n), 7 napos (7n) és 10 napos (10n) vízhiány, valamint a 2 napos (R2n) és a 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) sztómakonduktanciájára (g_s) (A), az intercelluláris CO_2 koncentrációjára (C_i) (B), a nettó asszimilációs rátájára (C), a telítési CO_2 koncentráción meghatározott maximális asszimilációs rátájára ($P_{N_{\max}}$) (D), a sztomatikus (E) és nem-sztomatikus limitációra (F). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

Molnár és munkatársai (2002) is megfigyelték, hogy a szénasszimiláció jobb kapacitással működik azokban a száraz termőhelyről származó *Aegilops* vonalakban, melyek a szárazság hatására mérsékelt sztómazárással reagálnak. Ezzel párhuzamosan a $P_{N_{\max}}$ a TA2760-as vonalban mutatta a legmagasabb értéket, és az L_{ns} sem emelkedett meg jelentős mértékben (7. D, F ábra). Mindez világosan mutatja, hogy a 7 napos kezelés esetében a P_N csaknem teljesen sztomatikus gátlás alatt állt (7. E ábra). A stressz e szakaszán (7n) az L_{ns} és a $P_{N_{\max}}$ paraméterek hasonlóan alakultak az MvGB420-as vonalban is, mely a gyökerében akkumulált magasabb prolin tartalommal összefüggésben a búzánál hatékonyabb vízmegőrzést mutatott. Mindez előrevetíti azt, hogy a P_N -t a búzafajtában már nem ugyanazok a faktorok korlátozzák, mint a TA2760 és az MvGB420 vonalakban.

Adott fényintenzitáson a szárazság hatására bekövetkező P_N csökkenését a Calvin-Benson ciklus, ill. a RUBISCO CO_2 ellátása befolyásolja. A RUBISCO aktív helyénél lévő CO_2 szintet (C_c) pedig az atmoszferikus levegő CO_2 koncentrációja (C_a) és az aktív hely közötti CO_2 -diffúzió szabja meg. Ez utóbbit pedig a C_i befolyásolásán keresztül részben meghatározza a g_s ill. a folyadékfázisban történő diffúzió (g_m ; DELFINE *et al.* 1999, LORETO *et al.* 2003). A víztelített C_3 növényekben a P_N normál, környezeti C_a ill. ennek megfelelő C_i esetén, telítési fényintenzitáson általában nem éri el azt a maximális szintet, amit telítési CO_2 koncentráció mellett mutat (P_{Nmax} , LAWLOR és CORNIC 2002, DULAI *et al.* 2014).

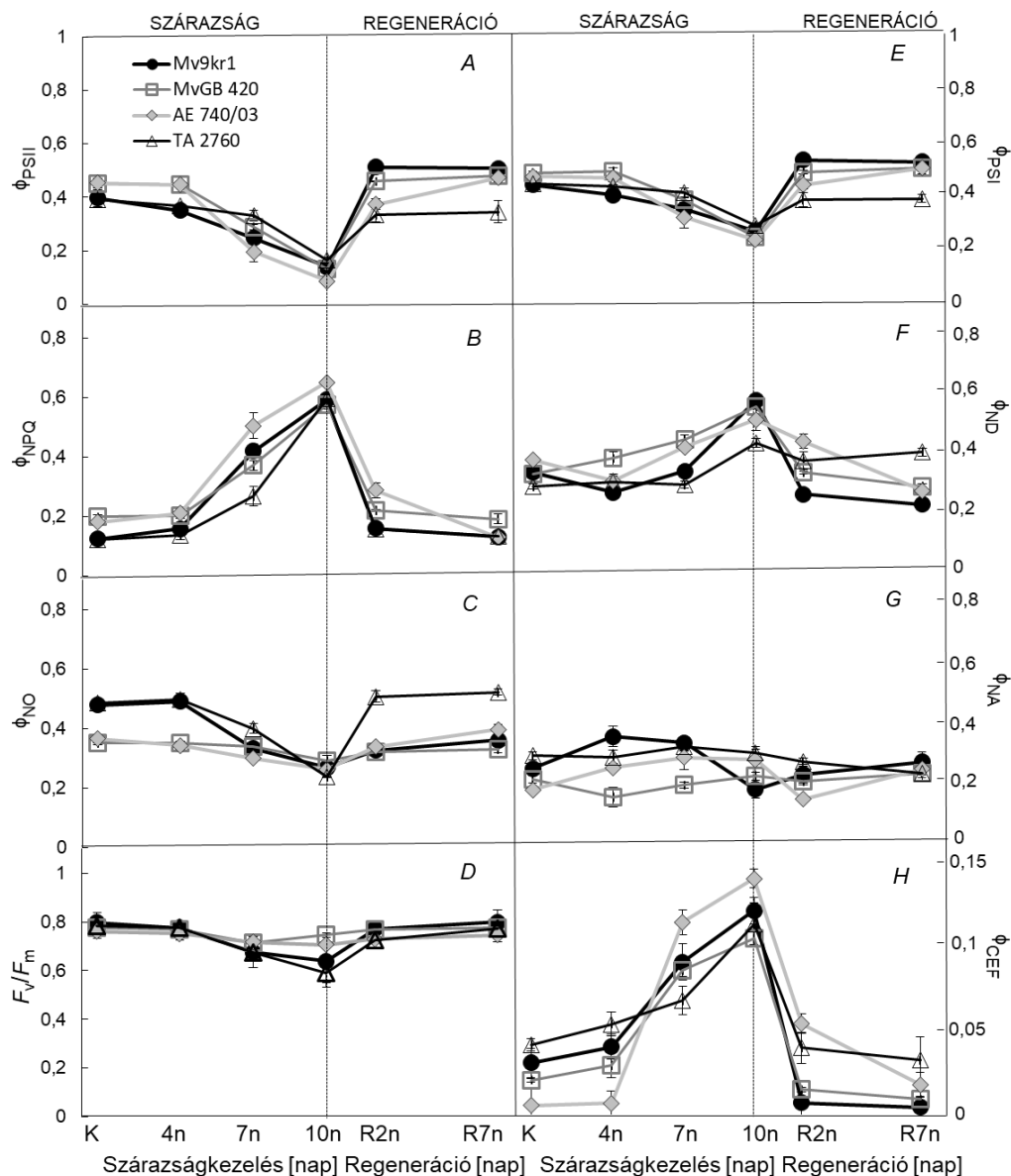
Mérsékelt vízhiány esetén – mint azt az előbbieken megállapítottuk – általában a sztómazárás tehető felelőssé a nettó fotoszintézis korlátozásáért. Ebben az esetben az P_{Nmax} helyreállítható a C_a növelésével (CORNIC 2000, CORNIC és FRESNEAU 2002). Más tanulmányok szerint azonban a vízhiány fokozódásával párhuzamosan az emelt CO_2 szint hatástalanná válik. Ekkor a P_N visszaesése eredhet akár a g_m csökkenéséből (DELFINE *et al.* 1999, LORETO *et al.* 2003), akár fontos metabolikus faktorok gátlásából is (LAWLOR és CORNIC 2002, CENTRITTO *et al.* 2003, CHAVES *et al.* 2003). A 10. napra viszont a vonalak P_N , C_i és P_{Nmax} értékei közti különbség eliminálódott, ami az L_{ns} drasztikus emelkedésével járt együtt. Ezek a változások világosan mutatják, hogy a vonalak fotoszintézisét – a gyakorlatilag zárt sztómák ellenére – erős stressz esetében az L_{ns} háttérben álló diffúziós korlátozó tényezők, vagy a fotoszintézis kulcsfolyamatainak részleges károsodása befolyásolják, természetesen egy folyamatosan jelen lévő sztomatikus limitáció mellett.

A vizsgált genotípusok esetében szükséges ismerni, hogy a P_N csökkenése sztomatikus, vagy nem-sztomatikus szabályozás alatt áll-e. Sztomatikus limitáció esetén ugyanis a növény a vízellátás normalizálódása után a g_s növelésével képes gyorsan visszaállítani a jó vízellátottsági szintre jellemző szénasszimilációt. Ez a gyors regeneráció természetesen előnyös lehet a megfelelő szárazanyag-produkció fenntartásában is. Az L_{ns} faktorok dominanciája viszont lassítja a regenerációt. A g_s viszonylagos fenntartása is kedvező lehet a regeneráció szempontjából, valamint a szárazság-indukált ozmotikus adaptációnak is kiemelkedő szerep juthat (IZANLOO *et al.* 2008). A fent írtak és a 10. napon mért magas L_{ns} ellenére, a regeneráció minden vonalban gyorsan és a relaxáció 7. napjára teljesen megvalósult. A kísérlet e szakaszán a búzafajta a $14,8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ nettó szénasszimilációs rátájával a saját kontrollját, és a többi vonal asszimilációs képességét is meghaladóan reagált. A búza sikeres helyreállása a következő fejezetben (4.2.3. fejezet) részletezésre kerülő PSII effektív kvantumhatásfokának változásaihoz is kapcsolódhat.

4.2.3. A vízhiány és a regeneráció hatása a búza és *Aegilops* vonalak fluoreszcencia indukciós és P700 paramétereire

Az előző alfejezetben világossá vált, hogy az egyes vonalak fotoszintézisének vízhiány alatti korlátozásában a nem-sztomatikus faktorok is jelentős szerepet játszanak. Annak elemzése, hogy ennek háttérében milyen konkrét részfolyamatok állhatnak adataink tükrében ez ugyan korlátozott mértékben, de lehetséges. Egyes szerzők szerint a szárazság főleg a mezofill konduktanciát befolyásolja (DELFINE *et al.* 1999, LORETO *et al.* 2003), és ezeknek a diffúziós ellenállásoknak a növekedése indirekt módon okozza a fotoszintézis metabolizmusában bekövetkező változásokat (FLEXAS *et al.* 2004). Más szerzők ugyanakkor a primer fotokémiai és az elektrontranszport folyamatokat (KECK és BOYER 1974, GIARDI *et al.* 1996) teszik felelőssé, vagy az olyan kulcsfolyamatokat okolják, mint pl. a RUBISCO aktivitás csökkenése, a RuBP regenerációjának gátlása, a magasabb fotorespiráció, vagy az elégtelen ATP szintézis (MEDRANO *et al.* 1997, MAROCO *et al.* 2002, CENTRITTO *et al.* 2003, CHAVES *et al.* 2003). Amennyiben mérsékelt, vagy erős stressz esetében a primer fotokémiai folyamatok szerepet játszanának az L_{ns} kialakulásában akkor az a maximális (optimális) kvantumhatásfok (F_v/F_m) kifejezett csökkenésében is megnyilvánulna. Eredményeink szerint azonban, hasonlóan más növényeken végzett vizsgálatokhoz (STILLER *et al.* 2008, DULAI *et al.* 2014), sem az F_v/F_m , sem a ϕ_{NO} nem változott nagyobb mértékben mérsékelt stressz hatására (8. C, D ábra). Ez egészen a kezelés hetedik napjáig kimutatható, amikor még az RWC értékek is 50% felett alakulnak. Mindez rávilágít arra, hogy a vízhiány eddig a pontig gyakorlatilag nem befolyásolta az elsődleges töltésszétválasztás kapacitását, következésképp a PSII károsodása sem valószínűsíthető (DULAI *et al.* 2006, STILLER *et al.* 2008). Sőt, ennek tükrében azt is megállapíthatjuk, hogy szárazságstressz során az abszorbeált fényenergia sem vált túlzott mértékűvé, így oxidatív károsodást sem okozhatott, mivel a kompenzáló mechanizmusok valószínűleg megfelelően működtek. Ugyanakkor a 10. napra kimutatható erős vízhiány a búza és a TA2760 F_v/F_m értékét, ha nem is jelentős mértékben, de statisztikailag szignifikánsan csökkentette. Ekkor az RWC a minták többségében már 40% alatt alakult, kivéve a TA2760 vonalat, ahol 50% felett maradt. Ennek tükrében megállapítható, hogy a TA2760 vonal érzékenyebben reagált a víztartalom csökkenésére, míg az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB420 és AE740/03) primer fotokémiai folyamatai változatlan aktivitást mutattak. Dulai és munkatársai (2006) is kimutatták, hogy a szárazságtoleranciájáról is ismert *Ae. tauschii* és *Ae. speltoides* vonalak F_v/F_m paraméterére a vízhiánynak csekély hatása volt a közel 40%-os RWC értékük ellenére. Az F_v/F_m visszaesése a Calvin-ciklus érzékenységevel is összefügghet, mely a redukált Q_A oxidációjának késleltetésén keresztül a PSII leszabályozásához, vagy az

elektrontranszportlánc komponenseinek károsodásához vezethet (GALLÉ *et al.* 2007). Mivel a TA2760 és a búza F_v/F_m értéke és CO_2 fixációs rátája már a 2 napos öntözésre is jelentős növekedéssel reagált, ezért feltételezhetően a Calvin-ciklus gyengüléséből adódó PSII leszabályozási és kevésbé a fotokárosodási folyamatok járultak hozzá a ϕ_{PSII} csökkenéséhez, melyet a ϕ_{NO} redukciója is alátámaszt (8. C ábra).



8. ábra. A 4 napos (4n), 7 napos (7n) és 10 napos (10n) vízhiány, valamint a 2 napos (R2n) és 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1) az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) kettes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{PSII}) (A), a nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{NPQ}) (B), a nem-szabályozott energia disszipáció kvantumhatásfokára (ϕ_{NO}) (C), a PSII fotokémiájának maximális kvantumhatásfokára (F_v/F_m) (D), az egyes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{PSI}) (E), az egyes fotokémiai rendszer donor oldali gátlásának kvantumhatásfokára (ϕ_{ND}) (F), az egyes fotokémiai rendszer akceptor oldali gátlásának kvantumhatásfokára (ϕ_{NA}) (G), a PSI körüli ciklikus elektronáramlás effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{CEF}) (H) telítési ($1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) fényintenzitáson. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

A PSII körüli elektrontranszport működését jellemző paraméterek kvantumhatásfokában a 4 napos szárazság során jelentős változást nem tapasztaltunk a vizsgált növényekben. Ennek megfelelően az AE740/03 vonalban a 4 napig tartó vízhiánynál megfigyelt L_{ns} indukciója mögött nem az elektrontranszport leszabályozása állhat. Ugyanakkor a további 3 napos vízmegvonás, a TA2760 kivételével, minden vonal Φ_{PSII} paraméterét megközelítőleg a felére csökkentette (8. A ábra). A TA2760 esetében a Φ_{PSII} mérsékeltebb csökkenése a Φ_{NPQ} jelentős növekedésével párhuzamosan fellépő, nem-regulált energia disszipáció (Φ_{NO}) visszaesésének tulajdonítható (8. B, C ábra). Ugyanakkor az egyhetes szárazság során a többi vizsgált vonalban a Φ_{NPQ} a TA2760 értékeit jelentősen meghaladva fokozódott, különösen az AE740/03 esetében, melynek szénasszimilációja is érzékenyebben reagált a TA2760 vonalnál. A 7 napos szárazságnál az AE740/03 és a TA2760 között tapasztalt nagymértékű különbség a 10 napos dehidratáció során minimálisra csökkent, így közel azonos Φ_{NPQ} értékeket detektáltunk valamennyi mintában, mely a Φ_{PSII} és a Φ_{NO} esetében is elmondható. A TA2760 és a búza vonalban a szárazság erősödésével a Φ_{NO} helyét az NPQ vette át, mely gátolt CO₂ fixáció esetén a PSII károsodását okozó túlzott energiát termális formában elvezetve a kloroplasztisz védelmét szolgálja (RUBAN és HORTON 1995, HORTON *et al.* 2005). Ehhez hasonló mértékű változás az MvGB420 és az AE740/03 esetében nem következett be a vízhiány során, sem a Φ_{NO} és sem pedig a PSII károsodását indikáló F_v/F_m értékekben. Tehát míg az MvGB420 és az AE740/03 vonalakban a szárazságindukált Φ_{PSII} csökkenéséhez a védelmi szerepet betöltő NPQ kvantumhatásfokának növekedése járult hozzá, addig a búza és a TA2760 esetében az elsődleges töltésszétválasztási folyamatokra is hatással volt a 7 és 10 napos vízhiány. A magasabb NPQ kialakulásában fontos szerepet tölthetett be az LHCII-t érintő aggregálódási folyamat, ahogy azt Gáspár és munkatársai (2002) ozmotikusan stresszelt *Aegilops* vonalakkal végzett kísérletei is megerősítik. Molnár és munkatársainak (2002) eredményei szerint a fotoszintetikus folyamatok kevésbé reagálnak érzékenyen a vízhiányra azokban az *Aegilops* vonalakban, melyekben az NPQ növekedése figyelhető meg. A visszaöntözésre mutatott gyors helyreállási reakció viszont minden vonalban kimutatható, hiszen a vízhiányt követő 2. napra közel a kontroll szintre esett vissza a Φ_{NPQ} és vele párhuzamosan a Φ_{PSII} is helyreállással reagált (8. A, B ábra).

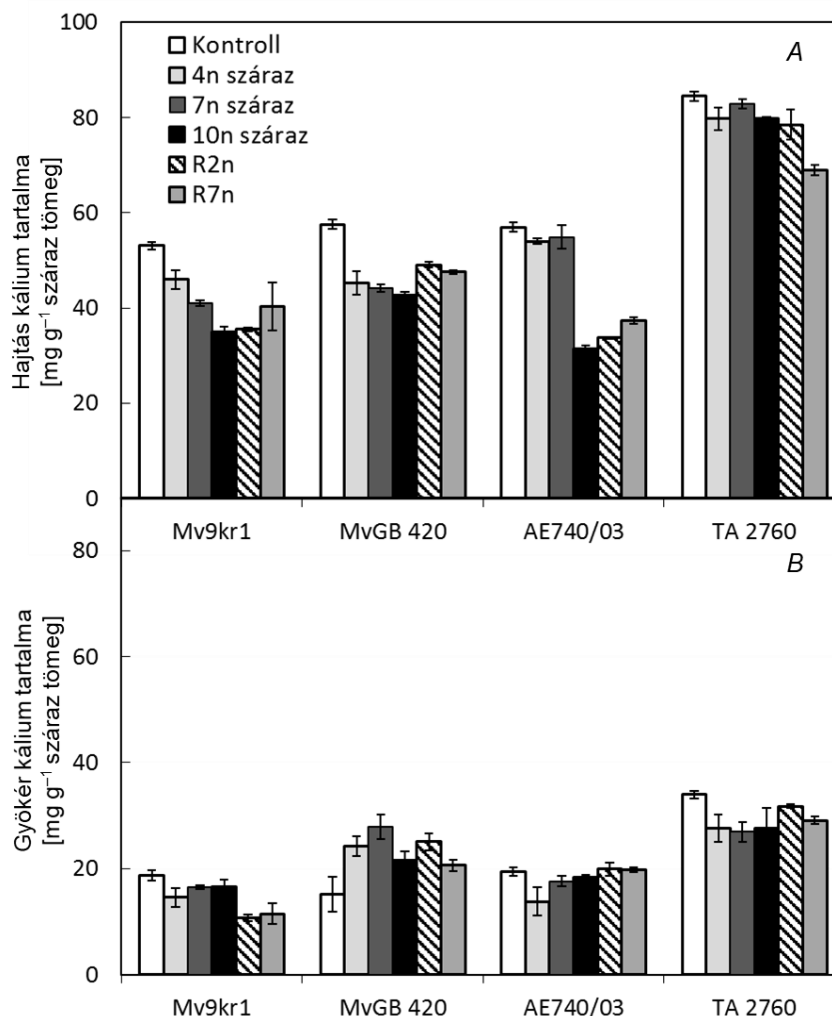
A Φ_{PSII} paraméterhez hasonlóan a vízhiány során a Φ_{PSI} is veszített értékéből, mely ugyan eltérő mértékben és részlegesen, de a vonalak donor oldali limitációjának tulajdonítható (8. E, F ábra). Ugyanakkor az enyhébb vízhiányra a búzában az akceptor oldali gátlás is emelkedett, de a 10 napos kezelésre ez már nem volt jellemző (8. G ábra). Mint azt már a 4.1.3. fejezetben hangsúlyoztuk, a CEF a ΔpH fokozódásán keresztül megteremtheti a PSII védelmét szolgáló NPQ folyamatának egyik jelentős előfeltételét szárazság- illetve sóstressz során is (GOLDING és JOHNSON 2003, DULAI *et al.* 2014, SZOPKÓ *et al.* 2017). Ez megnyilvánult abban is, hogy

a Φ_{CEF} a kezelés 10. napjára, ha nem is azonos mértékben, de minden vonalban emelkedett (8. *H* ábra). A gátolt szénasszimilációhoz vezető stressz során a PSII abszorpció hatásfoka csökkenhet, mialatt a PSI-é fokozódhat (ZIVCAK *et al.* 2013), mely a CEF folyamatának kedvezhet. A fotoszintetikus folyamatok hatásfokának vízhiány alatti optimalizálására a növények különböző szabályozó mechanizmusokat „fejlesztettek ki”, melyekhez az ún. „state átmenetek” is hozzátartoznak (BENNETT 1991). Amennyiben a vízhiány bizonyos mértékig kiválthatta a state1→state2 átmenetet – amikor is a foszforilált mobilis LHCII a sztróma lamella felé migrál és a PSI-hez kapcsolódva annak reakciócentrumba felé közvetíti a gerjesztési energiát (SAMSON és BRUCE 1995) – ez magyarázhatja a Φ_{ND} emelkedését, hiszen a reakciócentrum elektron ellátása a donor oldal felől ekkor részben korlátozottá válhat. A „state” átmeneteknek ugyanakkor a két fotokémiai rendszer közti energiamegosztás mellett a ciklikus foszforilációban is szerepet tulajdonítanak (WOLLMAN 2001). A fent írtakat az is megerősíti, hogy a Φ_{NA} , mely összefüggésbe hozható a PSI akceptor oldalának túlredukáltságával, a CO₂ fixálás erős gátlásának ellenére sem emelkedett meg a kezelés 10. napjára. Amennyiben a PSI komplementer kvantumhatásfokainak regeneráció alatti helyreállítását vizsgáljuk, akkor megállapíthatjuk, hogy az a 7. napra minden vonal esetében megvalósult.

4.2.4. A vízhiány és a regeneráció hatása a búza és *Aegilops* vonalak kálium tartalmára

Szárazság hatására a gyökerek K⁺ felvétele korlátozódhat, mely a hajtás K⁺ ellátottságát is negatívan érintheti (WANG *et al.* 2013). A hajtás K⁺ hiánya akár a fotoszintézist is befolyásolhatja, hiszen egyes kutatók véleménye szerint a hiány következtében gátlódhat a sztómák ozmotikus stressz alatti záródása (BENLLOCH-GONZALEZ *et al.* 2010).

Kontroll körülmények hatására a TA2760 hajtásában 84 mg-os és gyökerében 34 mg-os kálium tartalmat mutatott, így a vonalak közül a legmagasabb értékekkel rendelkezett (9. *A, B* ábra). A hajtás tekintetében már a 4 napos vízhiány jelentős kálium veszteséget okozott a vizsgált növényekben különösen az MvGB420 vonalban, melyben a kontrolljához képest 22%-os csökkenést detektáltunk. Ugyanakkor a 10 napos szárazság hatására az MvGB420 42,6 mg, míg a búza jelentősen alacsonyabb, 34,9 mg kálium tartalmat mutatott leveleiben. Az AE740/03 esetében nagyobb mértékű kálium hiány csupán a 10 napos vízhiány során következett be hajtásaiban, melyet a többi vonalhoz hasonlóan, még a 7 napos rehidráció sem állított teljes mértékben helyre. A hajtás kálium tartalmát a legsikeresebben a TA2760 vonal őrizte meg, mely ozmotikumként a 10 napos vízhiánynál mutatott magasabb RWC fenntartásához is hozzájárulhatott (6. *A* ábra). A vonalak kálium tartalmában megmutatkozott eltérések a szárazság indukált sztómazárás tekintetében nem eredményeztek hasonló mértékű különbséget.

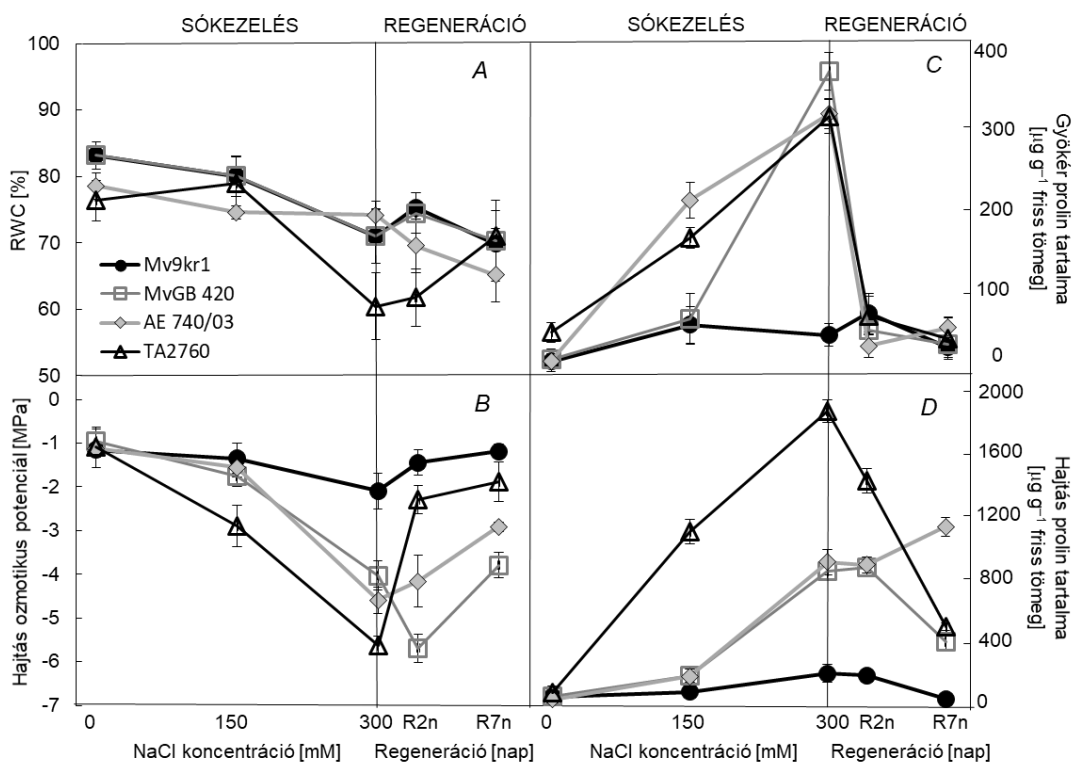


9. ábra. A 4 napos (4n), 7 napos (7n) és 10 napos (10n) vízhiány, valamint a 2 napos (R2n) és a 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) hajtásának (A) és gyökerének (B) kálium tartalmára. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

A gyökerek kálium tartalmát vizsgálva, az MvGB420 kivételével, a 4 napos szárazságkezelés hatására jelentős csökkenést tapasztaltunk, viszont a stressz fokozódásával további visszaesést már nem regisztráltunk, sőt az AE740/03 vonalban már a regeneráció 2. napjára teljes helyreállítás következett be (9. B ábra). A búza és az AE740/03 hajtásában a 10 napos vízhiánynál megfigyelt nagymértékű kálium tartalom csökkenést a hajtás felé irányuló kisebb mértékű transzportjához kapcsolódhat és kevésbé a gyökerek K⁺ felvételének korlátozásához. A TA2760 gyökereinek kálium tartalom csökkenése a gyökér biomassza produkcióját is negatívan befolyásolhatta. Ezzel szemben az MvGB420 vonal gyökerénél tapasztalt kálium tartalom növekedés nagymértékben segíthette a kontrolljára jellemző gyökérprodukciónak eredményes fenntartását a 10 napos vízhiány kezelés során (4. táblázat).

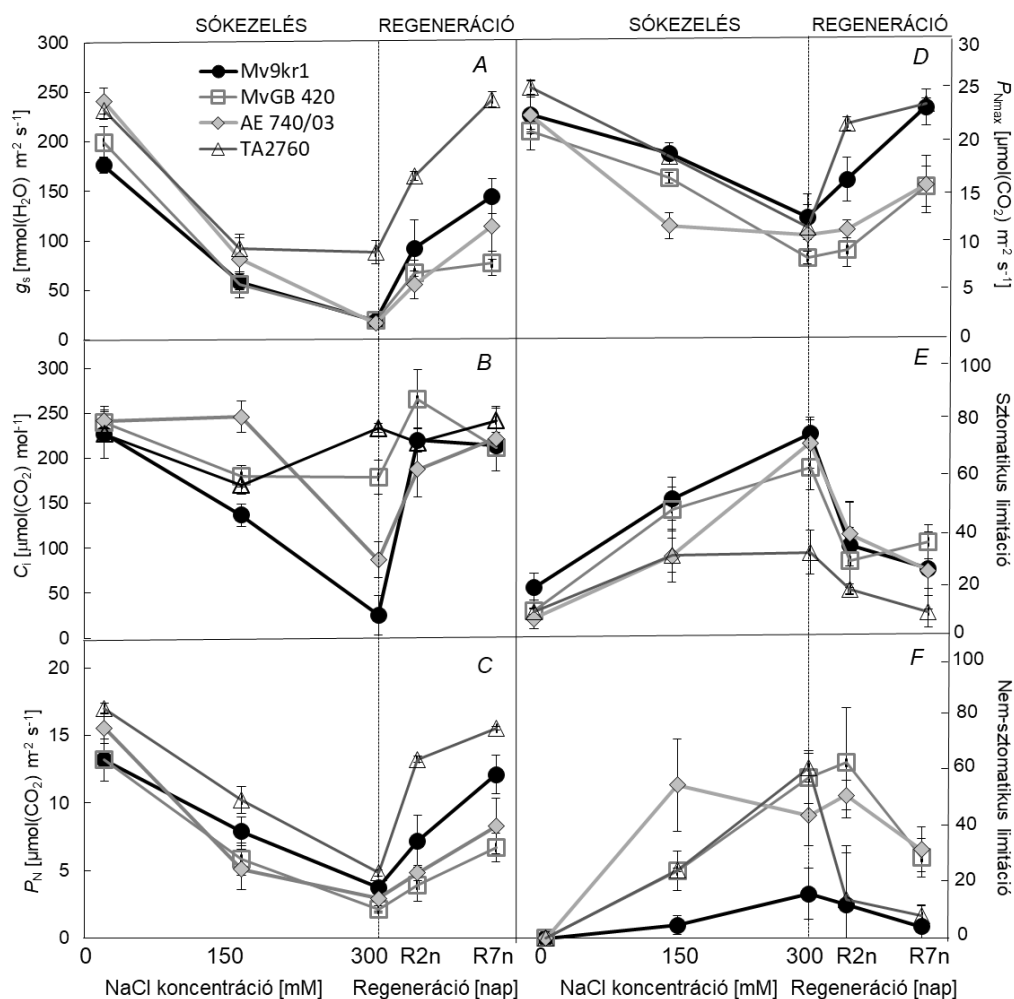
4.2.5. A sókezelések és a regeneráció hatása a búza és *Aegilops* vonalak vízállapotára, prolin tartalmára és gázcsere paramétereire

A só-indukált ozmotikus stressz egyik megnyilvánulási formája a levelek relatív víztartalmának csökkenése, mely a felvett só apoplastikus akkumulációjából is adódóan a sejtek korlátozott vízfelvételét okozza (MUNNS *et al.* 2000). Ennek megfelelően a sóstressz során tapasztalható csökkent RWC a Na^+ és Cl^- akkumulációjára is utalhat (MGUIS *et al.* 2013). Az RWC értéke az AE740/03 vonal kivételével jelentősen a 300 mM NaCl-dal kezelt növényekben redukálódott (10. A ábra). A búza és az MvGB420 esetében közel azonos értékeket mérhettünk, hiszen az RWC kontrolljának 85%-át képesek voltak fenntartani a legmagasabb sókoncentráció ellenére. A legnagyobb mértékű csökkenést a TA2760 vonal esetében mértük, ugyanakkor a visszaöntözés 7. napjára a kontroll 93%-át és ezzel a legeredményesebb regenerációt mutatta. Ezzel szemben a sókezelések során hatékony vízmegőrzéssel reagáló AE740/03 a relaxációs periódusban mutatott RWC csökkenést, ezáltal szignifikánsan már nem tért el a többi vonalnál mértéktől. A NaCl a sejtek ozmotikus potenciálját a víztartalom csökkentésével, ozmotikusan aktív anyagok szintézisének kiváltásával és/vagy a Na^+ és Cl^- felvételével módosíthatja (ZHANG *et al.* 2010, JANDA *et al.* 2016). Az erősödő sóstressz hatására a sejtek egyre negatívabbá váló ozmotikus potenciálja növeli a víz abszorpciójának lehetőségét (QADOS 2011), így a sóindukált dehidratációra érzékeny növények stressztoleranciája is fokozódhat.



10. ábra. A növekvő sókoncentráció, a 2 napos (R2n) és a 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) hajtásának relatív víztartalmára (RWC) (A), a hajtás ozmotikus potenciáljára (B) a gyökér prolin tartalmára (C) és a hajtás prolin tartalmára (D). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismételts átlagait mutatják a standard hibával

A TA2760 volt az egyetlen vonal, mely a 150 mM só hatására OP értékében jelentős csökkenést mutatott a hatékony vízmegőrzése mellett (10. A, B ábra). A sóstressz fokozódásával a TA2760 esetében a többi mintához képest jelentősebben csökkent víztartalmával párhuzamosan a legnegatívabb OP értéket (-5,7 MPa) mértük, viszont már a rehidratáció 2. napjára gyors emelkedést mutatott. Az erősebb sóstressz során az MvGB420 és az RWC értékét magasan tartó AE740/03 OP adatai a kezeletlen mintáknál regisztráltak négyszeresére fokozódtak. A helyreállítás során az AE740/03 a TA2760 vonallal ellentétben nagymértékű növekedést nem ért el OP értékében, sőt az MvGB420 a visszaöntözés 7. napján is a 300 mM NaCl kezelésnél tapasztalt OP-t tartott fent. Ezzel szemben a búza mutatta a legkisebb mértékű OP változást, mely az erős sókezelés ellenére is minimális prolin tartalom növekedéshez és/vagy a mérsékelt Na⁺ felvételéhez kapcsolódhat. Az ozmotikus adaptációban résztvevő prolin szintézisben a gyökérsejteknek kiemelkedő szerep jut, viszont a képződött prolin jelentős része a hajtásba exportálódik (ARMENGAUD *et al.* 2004). Ehhez kapcsolódóan a hajtás prolin tartalma a kontroll, a stresszelt és a visszaöntözött mintákban is, az AE740/03 150mM sókezelésétől eltekintve, jelentősen meghaladta a gyökérben megfigyelt értékeket (10. C, D ábra). A sóindukált OP és a hajtás prolin tartalmának változása között erős pozitív korrelációt figyelhettünk meg úgy, mint Vodickova és Zamecnikova (2011) tavaszi árpával végzett kísérletei során. Ennek megfelelően a hajtás prolin tartalma a TA2760 vonalnál már a gyengébb sókezelés esetén is jelentősen felülmúlta a többi vonal értékeit és ezt a különbséget a magasabb sókoncentráció hatására is fenntartotta. A gyökerek esetében a TA2760 a sókoncentráció emelésével párhuzamosan növelte prolin szintjét, de a vonalak közül a 150 mM NaCl hatására az AE740/03, valamint az erősebb sóstressz során az MvGB420 is magasabb prolin tartalmat produkált. Ennek megfelelően a TA2760 gyökeréből jelentős mennyiségű prolin transzportálódhatott a hajtásba, valamint a leveleinek fokozott prolin szintézise, illetve a korlátozott prolin degradációja is segíthette a nagymértékű akkumuláció elérésében. Ezzel ellentétben a búza leveleinek prolin szintje csak az erős sóstressz alkalmazásakor mutatott jelentős növekedést a kontrolljához képest. Ugyanakkor a többi vonalhoz viszonyítva a búza hajtásának prolin felhalmozódása már kevésbé volt nagymértékű, mely a gyökerekben mért alacsony tartalomhoz is kapcsolódhat. A 2 napos regeneráció a magasabb prolin értékekkel reagáló *Aegilops* vonalak gyökereiben jelentős csökkenést váltott ki, míg a hajtásban csak a TA2760 esetében okozott számottevő redukción, mely így is meghaladta a 150 mM NaCl kezelésnél mért adatokat. A további 5 napos öntözés során az *Aegilops* vonalak leveleinek prolin szintje a gyökerek alacsony tartalma ellenére is jelentősen meghaladta a kontroll értékeket, sőt az AE740/03 esetében növekedést is tapasztaltunk, mely viszont a hajtás RWC értékének nem kedvezett (10. A ábra).



11. ábra. A növekvő sókoncentráció, a 2 napos (R2n) és a 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) sztómakonduktanciájára (g_s) (A), az intercelluláris CO_2 koncentrációjára (C_i) (B), a nettó asszimilációs rátájára (C), a telítési CO_2 koncentráción meghatározott maximális asszimilációs rátájára (P_{Nmax}) (D), a sztomatikus (E) és nem-sztomatikus limitációra (F). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismételtes átlagait mutatják a standard hibával

A sóstressz hatására kiváltott jelentősebb sztomaellenállás és az ebből következő fotoszintetikus aktivitás csökkenés részben a NaCl ozmotikus hatására vezethető vissza (MAHAJAN és TUTEJA 2005, SZOPKÓ *et al.* 2017), mely a megfigyelések alapján a sókezelés kezdeti szakaszán járul hozzá a szénasszimiláció gyengüléséhez (MUNNS és TESTER 2008), mint sztomatikus gátló. A 150 mM só-indukált ozmotikus stressz minden növényben a g_s kontroll értékének 60-72%-os csökkenését váltott ki, ugyanakkor a TA2760 a búzánál szignifikánsan magasabb értéket mutatott az enyhébb és az erős sókezelés hatására is (11. A ábra). A sókoncentrációt növelve a növények közül egyedülként a TA2760 vonalnál tapasztaltuk a g_s további jelentős csökkenésének hiányát, valamint a rehidratáció indukált gyors és teljes g_s regenerációt. Ezzel szemben a búza a kontroll 82%-át, az AE740/03 48%-át és az MvGB420 39%-át volt képes helyreállítani az egyhetes sómegvonás ellenére. A fent említett jelentős mértékű g_s csökkenés mindenképp magyarázhatja, hogy ebben a szakaszban az RWC szinte

változatlan maradt a vizsgált vonalakban, hiszen a vízvesztés elkerülésének az egyik leghatékonyabb módja a sztómák gyors zárása (CHAVES *et al.* 2009).

A g_s csökkenéssel párhuzamosan, az AE740/03 vonaltól eltekintve, a minták C_i értékei redukálódtak a 150 mM NaCl kezelésre (11. B ábra). A sókoncentráció emelésére a búza C_i paramétere vette fel a legalacsonyabb értéket, míg a TA2760 esetében a kontroll szintre emelkedett, az MvGB420 vonalban pedig nem változott az enyhébb sóstresszhez képest. A sókezelés hatására csökkenő g_s és C_i jelzi, hogy a vonalak egy részében a fotoszintézist ebben a szakaszban főként sztomatikus faktorok gátolják (SZOPKÓ *et al.* 2017), amit az L_s és L_{ns} értékei is alátámasztanak (11. E, F ábra). Ugyanakkor az AE740/03 vonalban az erősen redukált g_s nem eredményezett C_i visszaesést, és ezzel párhuzamosan az L_{ns} relatív kiterjedése is megnövekedett. Mindez világosan mutatja, hogy a P_N gátlásáért a sztómazárás mellett már egyéb folyamatok is felelőssé tehetők (CENTRITTO *et al.* 2003, HU *et al.* 2013). Az L_{ns} faktorok további szerepét ebben a vonalban azonban csökkenti, hogy a stressz fokozódásával párhuzamosan a C_i is visszaesett és hasonlóan a búzához, már a relaxáció 2. napjára csaknem helyreállt. A búzára jellemző alacsony C_i ellenére a 150 mM sókezelés hatására az AE740/03 vonalnál magasabb szénasszimilációt produkált. A gyengébb sókezelésre a TA2760 vonal P_N paramétere a búzához hasonló arányban csökkent (11. C ábra), de annál szignifikánsan magasabb értéket vett fel, de a C_i , valamint a relatív limitációk értékeinek megfelelően a fotoszintézist már nem csak sztomatikus faktorok befolyásolták. A 300 mM NaCl hatására már nem jelentkezett nagyobb eltérés a növények között, viszont a regeneráció 7. napjára a P_N teljes helyreállása jellemezte a búzát és a TA2760-as vonalat, ezzel szemben az AE740/03 és az MvGB420 a kontrolljának csupán 50%-át érte el (11. C ábra). Itt jegyezzük meg, hogy a búzában az L_{ns} értéke még erős stressz esetében is alig emelkedett, míg a TA2760 alacsony sztomatikus gátlása azzal hozható összefüggésbe, hogy a g_s értéke a 300 mM NaCl kezelés során többszörösen meghaladta a többi vizsgált vonalét. Mindezt a vonal ozmotikus potenciálja és a hajtás prolin tartalma is indokolhatja (10. B, D ábra).

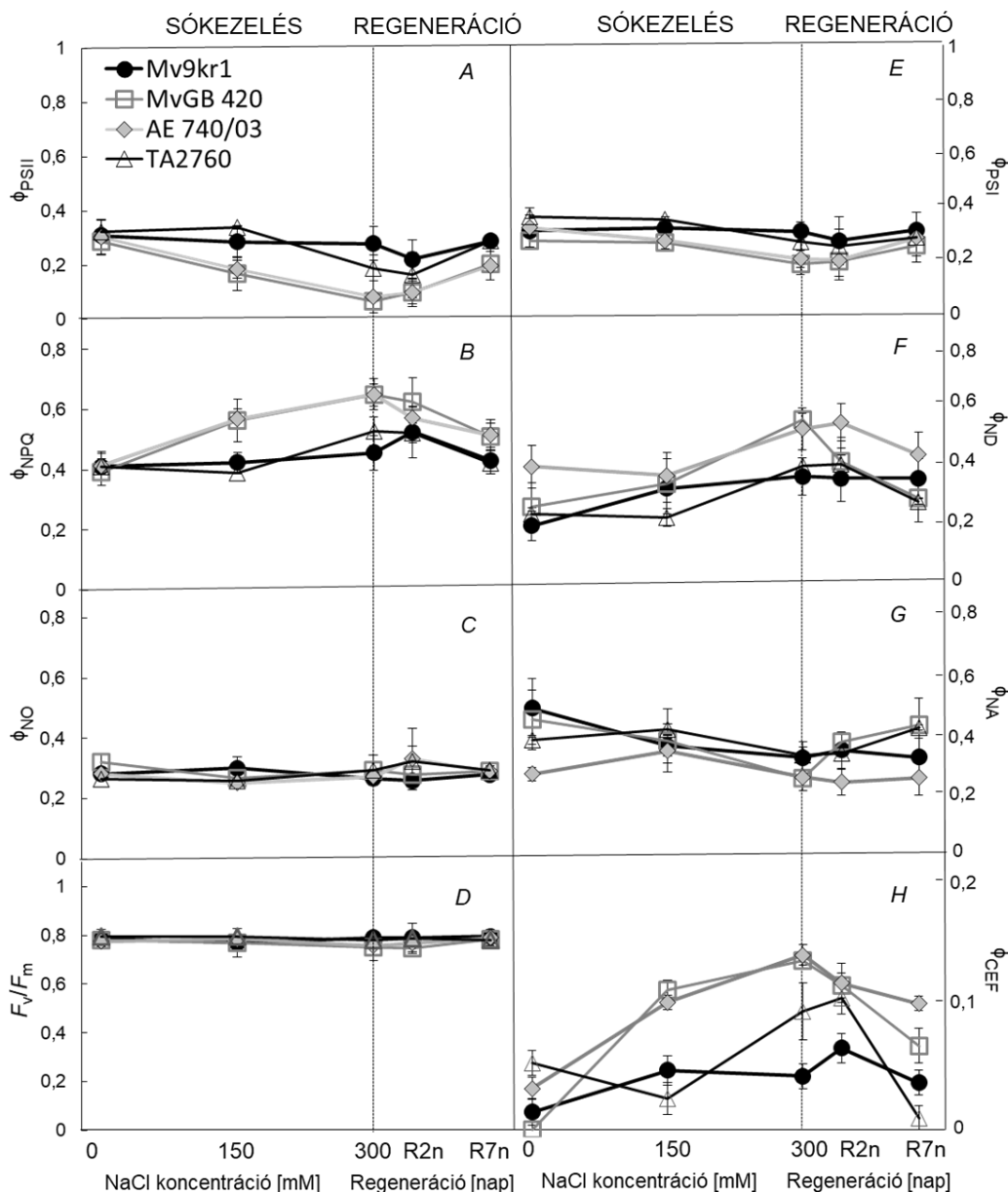
Telítési CO_2 koncentrációt alkalmazva minden vonalban jelentős mértékű P_{Nmax} csökkenés következett be már az enyhébb sókoncentráció hatására is, viszont a búzában a kontrollhoz képest csupán 17%-os csökkenést, így a legkisebb mértékű gátlást tapasztaltuk (11. D ábra). Ezzel ellentétben az AE740/03 a saját kontrolljához és a többi vonalhoz képest is nagymértékű, csaknem 50%-os visszaesést mutatott a 150 mM koncentrációjú NaCl jelenlétében, ugyanakkor további változást nem regisztráltunk a sóstressz fokozódása során. Az ezzel párhuzamosan megjelenő sóstressz indukált L_{ns} valószínűleg kapcsolatba hozható a csökkent RUBISCO aktivitással (DELFINE *et al.* 1999, HU *et al.* 2013) is, ami általában szoros korrelációt mutat a maximális asszimilációs rátával. A P_{Nmax} teljes mértékű regenerációját

csupán a TA2760 és a búza mintákban tapasztaltuk. A só-indukált P_N csökkenés a búzában mindkét kezelés során elsősorban a sztomatikus limitációnak tulajdonítható, ami lehetőséget ad a stresszfaktor eliminálása utáni gyors regenerációra. A TA2760 esetében pedig az erős stressz esetén fenntartott, majd gyorsan helyreálló sztómakonduktancia is elősegíthette a P_N regenerálódását a mezofill konduktancia emelésén keresztül (CENTRITTO *et al.* 2003). A többi növényt vizsgálva azt tapasztaltuk, hogy már a gyengébb sóstressz is jelentősebb L_{ns} megjelenést okozott a búzához képest (11. *F* ábra). Az AE740/03 vonal P_N csökkenését a 150 mM NaCl kezelés során elsősorban az L_{ns} faktorok határozták meg, míg a sóstressz fokozódásával az L_s dominált. Ezzel ellentétes eredményt kaptunk a TA2760 esetében, ahol az erősebb sóstressz során jelentősen csökkent az L_s/L_{ns} arány, amit azonban a relatíve kisebb sztómazárás okozhatott, és a stressz megszüntetésével az L_{ns} intenzíven mérséklődött, majd a búzához hasonlóan teljesen helyreállt. Az MvGB420 és az AE740/03 vonalakban a P_N elégtelen regenerálódása részben a kevésbé intenzív sztómanyitásból, részben pedig az L_{ns} faktorok további fennállásából adódott.

4.2.6. A sókezelések és a regeneráció hatása a búza és *Aegilops* vonalak fluoreszcencia indukciós és P700 paramétereire

Kontroll állapotban a vonalak második fotokémiai rendszerre vonatkozó komplementer kvantumhatásfokai között gyakorlatilag nem találtunk különbséget. A 150 mM NaCl alkalmazása során az Mv9kr1 és a TA2760 vonal Φ_{PSII} értéke szintén változatlan maradt, míg az MvGB20 és AE740/03 *Ae. umbellulata* vonalakban szignifikánsan csökkent (12. *A* ábra). Ez a csökkenés a Φ_{NPQ} paraméter emelkedésének volt a következménye, hiszen a Φ_{NO} és az F_v/F_m a kezelések során alig változtak (12. *B*, *C*, *D* ábra). Habár ez ellentmond néhány korai megfigyelésnek (KECK és BOYER 1974), világosan mutatja, hogy az alkalmazott tartományban sem az ozmotikus sem az ionikus hatás nem gátolta a vonalak primer fotokémiai folyamatait, ennek megfelelően a PSII károsodásáról sem beszélhetünk (MOLNÁR *et al.* 2004, STILLER *et al.* 2008, DULAI *et al.* 2014). Ugyanakkor a Φ_{PSII} csökkenése jelezte, hogy az elektrontranszport folyamatok már részlegesen leszabályozódtak az *Ae. umbellulata* vonalakban, míg a búzában és az *Ae. comosa* esetében ez nem volt jellemző. Ennek megfelelően az *Ae. umbellulata* vonalakban kimutatható Φ_{NPQ} és L_{ns} emelkedés megerősíti azt a korábbi megállapítást (GIARDI *et al.* 1996), miszerint az elektrontranszport lelassulása és az alternatív folyamatok valószínűségének növekedése szerepet játszhat a CO₂ fixálás gátlásában folyamatos sztómalimitáció mellett is. Mindez nem lehet igaz a TA2760 vonalra, melynek Φ_{PSII} értékére nem volt befolyással a 150 mM-os sókezelés, viszont az L_{ns} megemelkedett. Ennek megfelelően elképzelhető, hogy ez utóbbi jelenség bizonyos CO₂-diffúziós folyamatok (BONGI és LORETO 1989, CENTRITTO *et al.* 2003) sóindukált részleges zavarának tulajdonítható, amit a gázcsere-paraméterek gyors és

teljes regenerációja is alátámaszt. A sóstressz további növelése valamennyi *Aegilops* vonal esetében jelentősen redukálta a ϕ_{PSII} és növelte a ϕ_{NPQ} értékeit, viszont a 7 napos öntözés hatására a TA2760 esetében teljes, a két *Ae. umbellulata* vonalnál pedig részleges regenerációt mértünk. A fent írtaknak megfelelően ez a búzánál jelentős mértékben magasabb L_{ns} értékekben is megnyilvánult. Ezzel ellentétben a búza fluoreszcencia indukciós paraméterei a kontrollhoz képest szignifikáns eltérést nem mutattak sem a sókezelések és sem pedig a rehidráció során.



12. ábra. A növekvő sókoncentráció, a 2 napos (R2n) és 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) kettes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{PSII}) (A), a nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{NPQ}) (B), a nem-szabályozott energia disszipáció kvantumhatásfokára (ϕ_{NO}) (C), a PSII fotokémiájának maximális kvantumhatásfokára (F_v/F_m) (D), az egyes fotokémiai rendszer effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{PSI}) (E), az egyes fotokémiai rendszer donor oldali gátlásának kvantumhatásfokára (ϕ_{ND}) (F), az egyes fotokémiai rendszer akceptor oldali gátlásának kvantumhatásfokára (ϕ_{NA}) (G), a PSI körüli ciklikus elektronáramlás effektív kvantumhatásfokára (ϕ_{CEF}) (H) telítési ($1000 \mu E m^{-2}s^{-1}$) fényintenzitáson. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

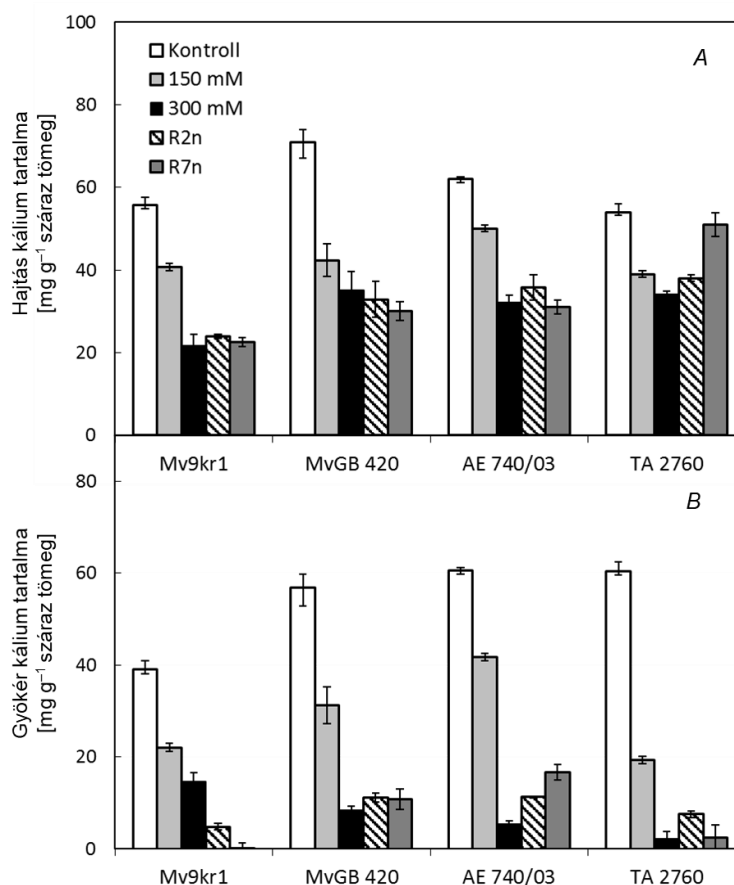
A sókezelések a növények Φ_{PSI} paramétereit a Φ_{PSII} értékeihez viszonyítva enyhébb mértékben befolyásolták (12. E ábra), hiszen a PSI stresszérzékenysége általában elmarad a kettes fotokémiai rendszerétől (APOSTOLOVA *et al.* 2006). Különösen igaz ez a búza esetében, ahol még a legerősebb sókezelés sem okozott csökkenést, a Φ_{ND} és a Φ_{NA} mérsékelt változásai ellenére (12. F, G ábra). Ugyanakkor az *Aegilops* vonalakban, különös tekintettel az MvGB420 és a TA2760 vonalra, a Φ_{ND} kontroll értéke közel a készérésére emelkedett a 300 mM NaCl hatására, amit részben a Φ_{PSI} , részben a Φ_{NA} csökkenése okozott. Ez világosan jelzi, hogy a P700 elektrondonációja az interszisztémális láncon keresztül korlátozottabbá vált. Mindez a Φ_{NPQ} emelkedésével járt együtt, ami megerősíti azt a feltételezést, hogy a védekező/szabályozó folyamatok szerepe mind az ozmotikus, mind a sóstressz erősödésével párhuzamosan egyre jelentősebbé válik (HORTON és RUBAN 2005, CHAVES *et al.* 2009, DULAI *et al.* 2014). Összefüggésben azzal, hogy a Φ_{NA} nem mutat jelentős emelkedést az elektrontranszport leszabályozása és az ezzel párhuzamosan megjelenő protektív folyamatok részben a nem-sztomatikus limitáció hátterében is állhatnak.

Ami a Φ_{CEF} változásának sókoncentráció-függését illeti, az Mv9kr1 – hasonlóan a 4.1.3. fejezetben leírt Asakaze búzafajtához – az akceptor oldali gátlás elkerülését nem a CEF erősödése által idézte elő (12. G, H ábra). Ebből adódóan a búza vonalakban egyéb hatékony elektronelnyelő folyamatok indukálódhattak a sókezelések során, hiszen a CEF hiánya mellett a csökkent CO_2 fixáció is a PSI akceptor oldalának nagyobb mértékű gátlódását okozhatta volna. Ugyanakkor a CEF szerepe – melynek hátterét már részletesen elemeztük a 4.1.3. fejezetben – jelentős mértékben fokozódott az *Aegilops* vonalakban, mind a mérsékelt, mind pedig az erős sókezelésre. A paraméter tekintetében az *Ae. umbellulata* vonalakban csak részleges helyreállást tapasztaltunk, amivel párhuzamosan a részben fenntartott L_{ns} következtében, a P_N sem állt helyre teljes mértékben (11. C, F ábra).

4.2.7. A sókezelések és a regeneráció hatása a búza és *Aegilops* vonalak kálium tartalmára

Néhány faj sótoleranciáját a Na^+ -nal szemben megvalósuló K^+ szelektív felvétele teszi lehetővé, melyen keresztül az ionhomeosztázist érintő negatív változások elkerülhetők vagy mérsékelhetők (GORHAM *et al.* 1987, ASHRAF és KHANUM 1997). Mivel a növényi szervek K^+ fenntartó képessége akár szorosabb összefüggést is mutathat a sótoleranciával, mint a Na^+ kizárásával (CUIN *et al.* 2008), ennek megfelelően a vonalak kálium tartalom változását követtük nyomon a sókezelések során. A tesztelt növények hajtásában és gyökerében is a sókoncentráció növekedésével párhuzamosan a kálium tartalom csökkenését figyelhettük meg, ugyanakkor a redukció a gyökereket erőteljesebben érintette (13. ábra). A 150 mM NaCl hatására az AE740/03 vonal tartotta fent legsikeresebben hajtásának és gyökerének K^+

ellátottságát, így e vonal kálium hiánya a búza hajtásában megfigyelt csökkenéshez képest 8%-kal, míg a gyökérzet esetében 13%-kal kisebb mértékben jelentkezett. A stressz e szakaszán a kontrollhoz viszonyítva a TA2760 vonal kálium tartalmának csökkenése volt a legkiemelkedőbb a gyökérzet tekintetében, míg a hajtás esetében az MvGB420 emelhető ki, hiszen kontroll értékének csupán 60%-át érte el. Ennek ellenére a stressz fokozódásával az MvGB420 hajtása csupán további 10%-os csökkenést mutatott, így a többi *Aegilops* vonalhoz hasonlóan, a kálium tartalom tekintetében felmerülő hiány a búzához képest kisebb mértékben jelentkezett.



13. ábra. A növekvő sókoncentráció, a 2 napos (R2n) és a 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) hajtásának (A) és gyökérének (B) kálium tartalmára. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

A sótoleranciát a stressz megszűnését követő helyreállási képesség is meghatározhatja. A regeneráció eredményei alapján a TA2760 vonal emelhető ki, mely hajtásának kálium tartalma a kontroll érték 94%-át érte el az egyhetes helyreállási periódus során. Ezzel ellentétben a búza, az MvGB420 és az AE740/03 leveleinek kálium tartalmában a rehidráció hatására csupán mérsékelt változás következett be. A helyreállítás sikeressége esetünkben nem hozható összefüggésbe a hajtás biomassa produkciójával, hiszen a TA2760 vonalban az eredményes káliumszint helyreállítás ellenére az AE740/03 vonalhoz hasonló redukción figyelhattunk meg a hajtás szárazanyag produkciójában. A gyökér kálium tartalmának tekintetében viszont a TA2760

reagált a legérzékenyebben a 300 mM NaCl alkalmazására és a 7 napos visszaöntözés során is a kontroll érték csupán 4%-át érte el, mely az 57%-kal kisebb gyökérprodukcijához is hozzájárulhatott (4. táblázat). Ezzel ellentétben az MvGB420 és az AE740/03 vonal gyökérnövekedésében a sóstressz 34, illetve 36%-os csökkenést okozott, mely összefüggésben állhat azzal, hogy a sókezeléseket megelőző kálium tartalomnak 19, valamint 28%-át mutatták a regenerációs periódusban. A két *Ae. umbellulata* (MvGB420, AE740/03) kálium tartalomban tapasztalt változásai, egymáshoz viszonyítva nagyobb hasonlóságot mutatnak, mint az *Ae. comosa* vonallal összehasonlítva, különösen az erősebb sókezelésnél és a regeneráció során. Ugyanakkor a 150 mM NaCl jelentlétében az AE740/03 K^+ -ra vonatkozó ionhomeosztázisát sikeresebben tartotta fent az MvGB420 és a búza vonalhoz képest, mely a teljes növény szintjén magasabb sótoleranciával is társulhat (CUIN *et al.* 2008).

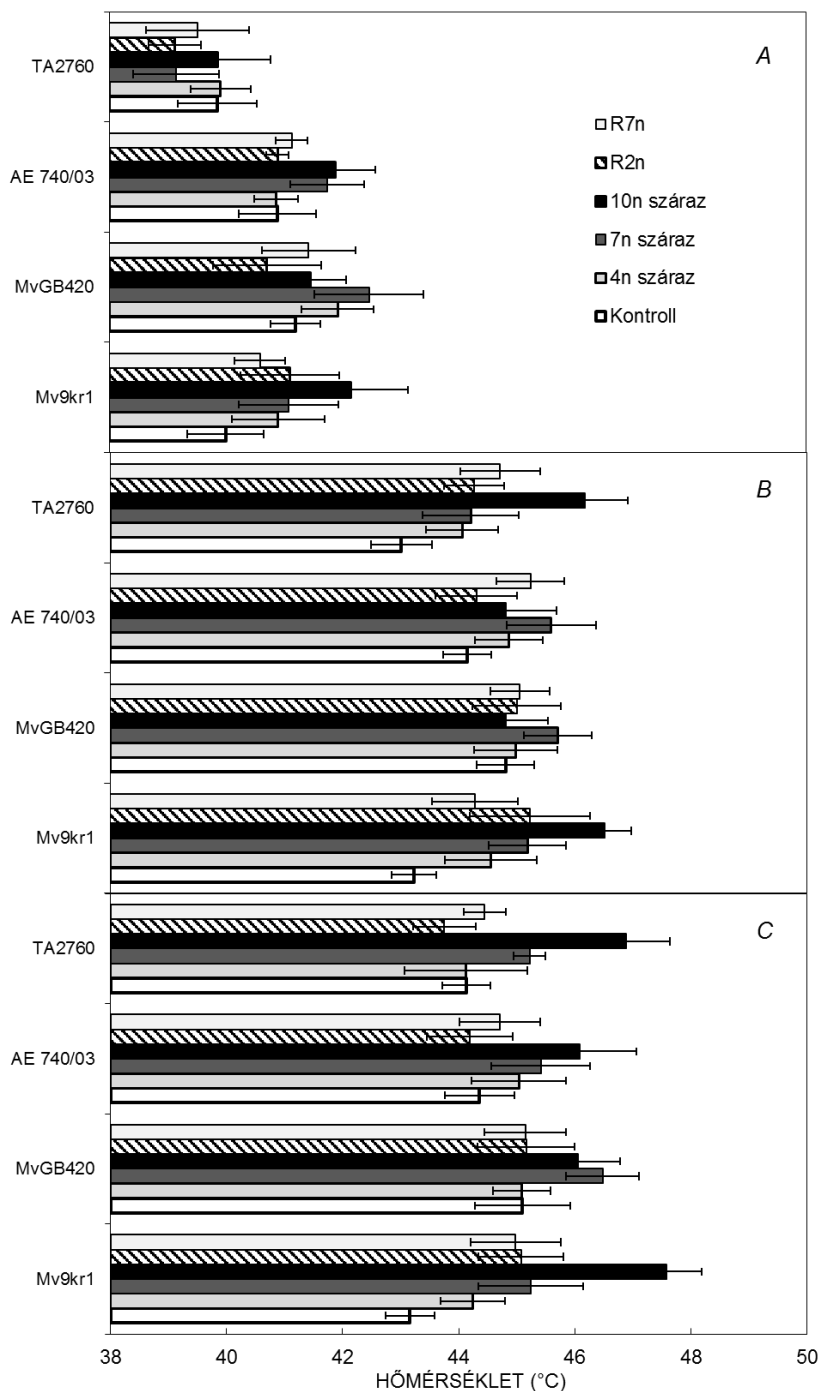
4.3. PSII termostabilitás vizsgálata a búza és *Aegilops* vonalakban

A magas hőmérséklet a fotoszintézis valamennyi részfolyamatát negatívan befolyásolja. Számos tanulmány szerint a tilakoid membránhoz kapcsolt fotoszintetikus rendszer, s ezen belül is a PSII hőérzékenysége a legkiemelkedőbb (BERRY és BJÖRKMAN 1980, DULAI *et al.* 1998). Hőstressz hatására a tilakoid membránt érintő szerkezeti változások a minimális fluoreszcencia szint (F_0) hőmérsékletfüggésében is megnyilvánulnak (SCHREIBER és BERRY 1977, SCHREIBER és BILGER 1987). Az emelkedő hőmérséklettel párhuzamosan az F_0 növekedését figyelhetjük meg, mely részben az LHCII CCII-ről történő leválásának (YAMANE *et al.* 1997) és/vagy a D1 protein sérülésének, illetve a redukált Q_A akkumulációjának a következménye (GILMORE *et al.* 1996, KOURIL *et al.* 2004). Mivel az LHCII fontos szerepet tölt be a PSII stabilitásában és az OEC megfelelő működésében (HAVAUX és TARDY 1997), ezért leválásával a PSII aktivitáscsökkenése következhet be, mely a vele komplementer fluoreszcencia kvantumhatásfokát növeli.

4.3.1. PSII termostabilitás vizsgálata a szárazságkezelt és rehidratált búza és *Aegilops* vonalakban

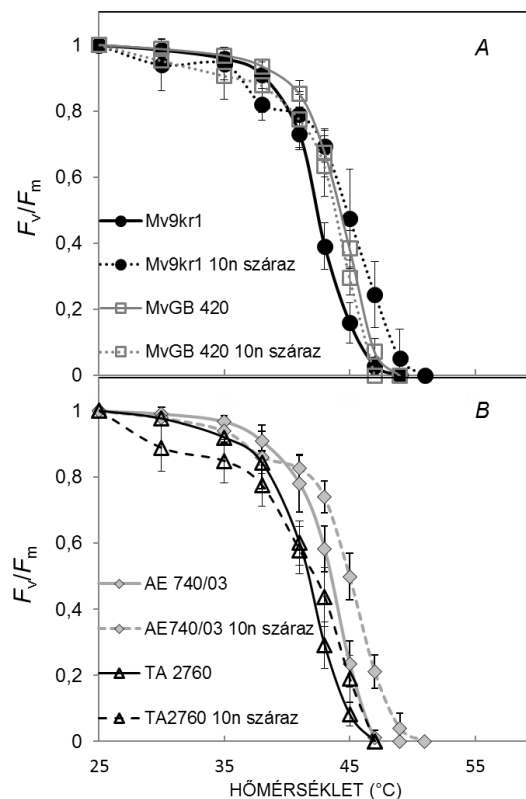
Az F_0 -T és F_s -T görbék felvételekor megfigyelhető, hogy a fluoreszcencia egy adott hőmérsékleti értéket (kritikus hőmérsékleti pont, T_c) elérve meredek emelkedéssel reagál (1. ábra). A T_c értékek a PSII aktivitása szempontjából válhatnak kritikussá, illetve a tilakoid membránok hőindukált szerkezeti átszerveződésével is kapcsolatba hozhatók (HILL *et al.* 2009). Ennek megfelelően általánosan használhatók a magasabbrendű és a legtöbb kriptogam növény hőtoleranciájának jellemzésére (SMILLIE és NOTT 1979, BILGER *et al.* 1984).

A 14. A ábra alapján, az azonos hőmérsékleten nevelt kontroll növények fotoszintézisének sötétben mérhető hőmérsékleti stabilitása között nagymértékű eltérést nem figyeltünk meg, hiszen a $T_{Csötét}$ értékeik 39,8 és 41,2°C között mozogtak.



14. ábra. A 4 napos (4n), 7 napos (7n) és 10 napos (10n) vízhiány, valamint a 2 napos (R2n) és 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) kritikus hőmérsékleti pontjára (T_c) sötétben (A), 200 $\mu E m^{-2} s^{-1}$ (B) és 1000 $\mu E m^{-2} s^{-1}$ fényintenzitáson (C) az F_o-T és F_s-T görbék alapján. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

Az előbbi megfigyelést erősíti meg a sötétadaptált helyzetben mért optimális kvantumhatásfok (F_v/F_m) hőmérsékletfüggése is, mely regisztrálása során kontroll körülmények alatt a görbék hasonló lefutását tapasztaltuk (15. ábra).

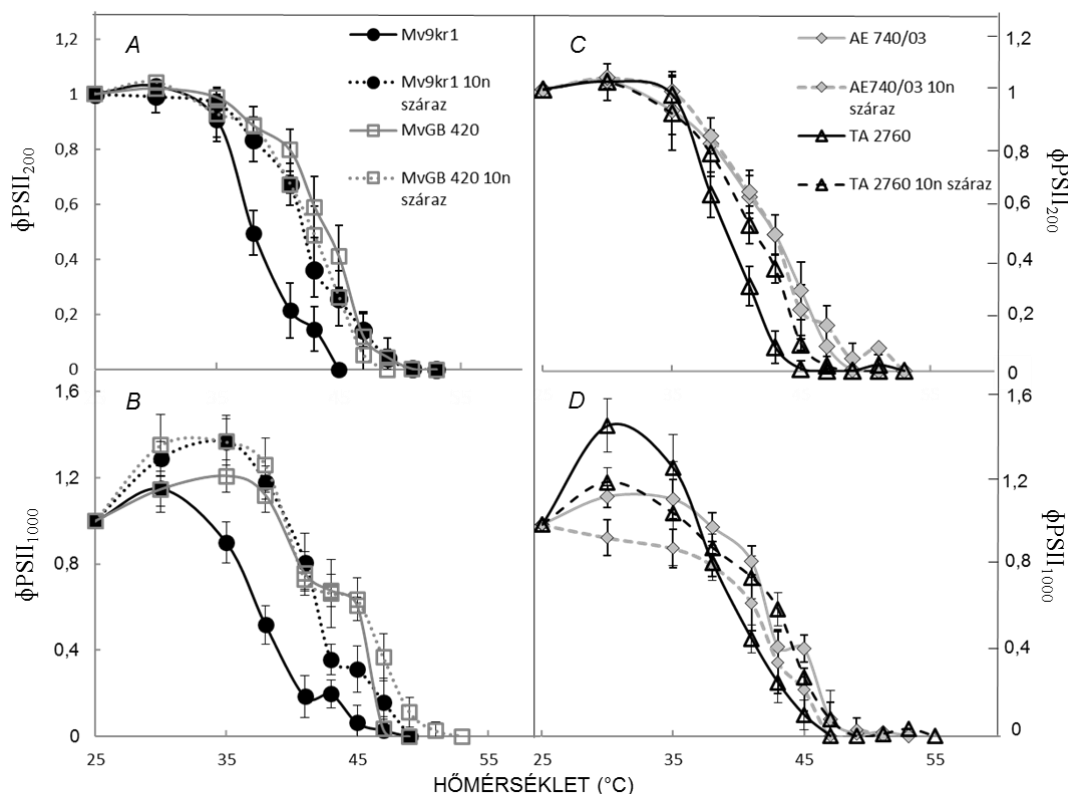


15. ábra. A PSII maximális kvantumhatásfokának (F_v/F_m) egyre normalizált értékeinek hőmérsékletfüggése a kontroll (folytonos vonal) és a 10 napig szárazságkezelte (szaggatott vonal) búza (Mv9kr1) és *Ae. umbellulata* (MvGB 420) (A), valamint az *Ae. umbellulata* (AE740/03) és *Ae. comosa* (TA 2760) (B) vonalakban. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismételtes átlagait mutatják a standard hibával

A hasonló hőmérsékleti válaszgörbékkel adódóan (15. ábra), a reakciócentrumokban végbemenő elsődleges töltésszétválás hatásfoka a minták esetében valószínűleg hasonló hőmérsékleti sávban és mértékben romlik, ahogyan a hőindukált tilakoid átszerveződéséhez kapcsolt részjelenségek is (SCHREIBER és BERRY 1977, ARMOND és STAEHELIN 1979) minden bizonnyal hasonló hőmérsékleti intervallumban figyelhetők meg. Ez a sötétben kimutatható hőmérsékleti stabilitás azonban kevésbé lehet elégséges az eredeti élőhelyek hőmérsékleti viszonyainak kivédéséhez (DULAI *et al.* 2006), hiszen a nyári évszak egy nappali szakaszában a talajmenti és a levélhőmérséklet is meghaladja a 40°C-ot. Különösen igaz ez abban az esetben, ha az aktív felszín szerepét a növényzet tölti be.

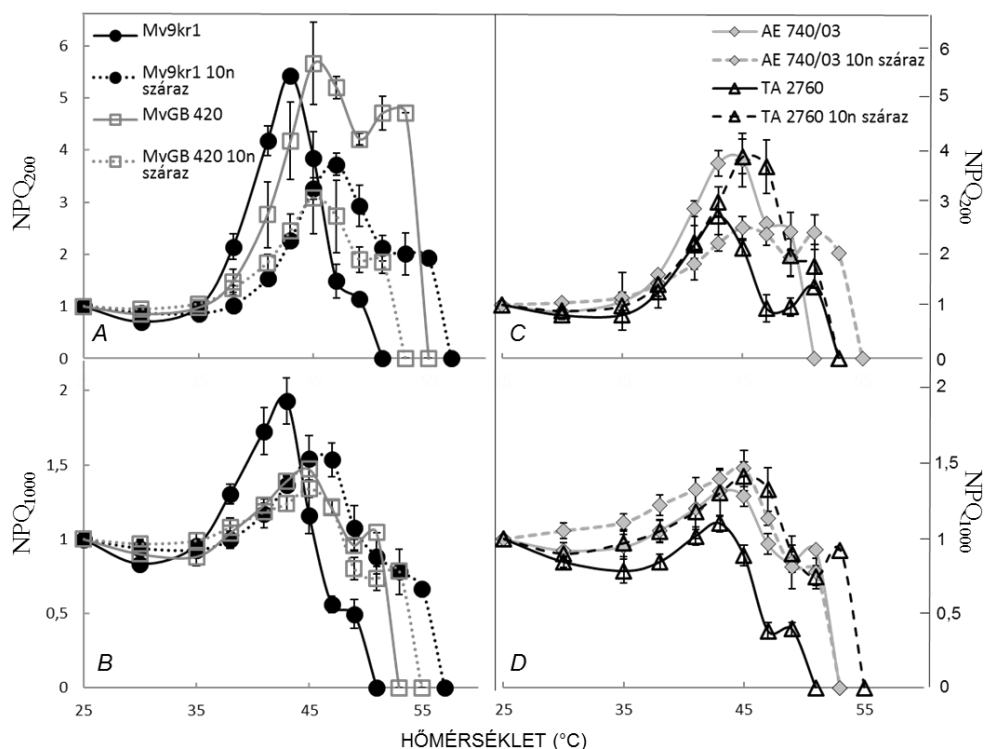
Szárazságstresszt indukálva a $T_{Csötét}$ pontok jelentősebb eltolódását nem tapasztaltuk (14. A ábra). Habár az F_v/F_m hőmérsékletfüggése (15. ábra) a 10 napos szárazságra enyhe javulást mutatott a búza esetében, de a sókezelésnél tapasztaltakhoz viszonyítva (21. ábra), jelentős eltolódásról nem beszélhetünk. Ennek megfelelően a vízhiány sötétben csak kisebb mértékben,

vagy egyáltalán nem befolyásolta a vizsgált vonalak fotoszintézisének magas hőmérsékleti toleranciáját. A $T_{Csötét}$ pontok a stresszt követő öntözésre sem reagáltak számottevő változással, hiszen a kontrollhoz közeli értékeket detektáltunk. A fent írtakkal szemben, már a nevelési megvilágítással azonos fényintenzitás (AL) hatására is ($200 \mu E m^{-2} s^{-1}$) mind a kontroll, mind a kezelt minták $3-4^{\circ}C$ -kal magasabb T_{C200} értékeket mutattak a $T_{Csötét}$ pontokhoz viszonyítva (14. A, B ábra). A fény jelenléte már a jó vízellátottságú növények esetében is hőstabilabb fotoszintetikus apparátust eredményezett (MOLNÁR *et al.* 1998, DULAI *et al.* 2006), amely már lehetővé teszi a kecskebúzák termőhelyére jellemző hőmérsékleti viszonyok tolerálását is. Az MvGB420 vonalban a T_{C200} értékek a szárazságkezelés és a relaxáció során a kontroll T_{C200} értékekhez képest jelentősen nem változtak szemben a búza és a TA2760 vonalakkal. Ugyanakkor az összes vizsgált vonal hasonló, $45-46^{\circ}C$ -os T_{C200} értékeket vett fel. Figyelembe véve, hogy a T_c azt a küszöbértéket jelzi, amelytől még reverzibilis aktivitáscsökkenés és membrán-hiperfluidizáció/destrukció következik be (DULAI *et al.* 1998), a vonalak hőstabilitása nagyon ígéretesnek tekinthető. Míg a TA2760 vonalban csak az erős vízhiány, addig a búzában már a 7 napos kezelés is jelentős T_{C200} növekedést eredményezett annak ellenére, hogy a stressz e szakaszában (7n) közel azonos RWC, OP és prolin értékeket mutattak.



16. ábra. A PSII effektív kvantumhatásfokának (Φ_{PSII}) egyre normalizált értékeinek hőmérsékletfüggése a kontroll (folytonos vonal) és a 10 napig szárazságkezelte (szaggatott vonal) búza (Mv9kr1) és *Ae. umbellulata* (MvGB 420) vonalakban $200 \mu E m^{-2} s^{-1}$ (A) és $1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ fényintenzitáson (B), valamint az *Ae. umbellulata* (AE740/03) és *Ae. comosa* (TA 2760) vonalakban $200 \mu E m^{-2} s^{-1}$ (C) és $1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ fényintenzitáson (D). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

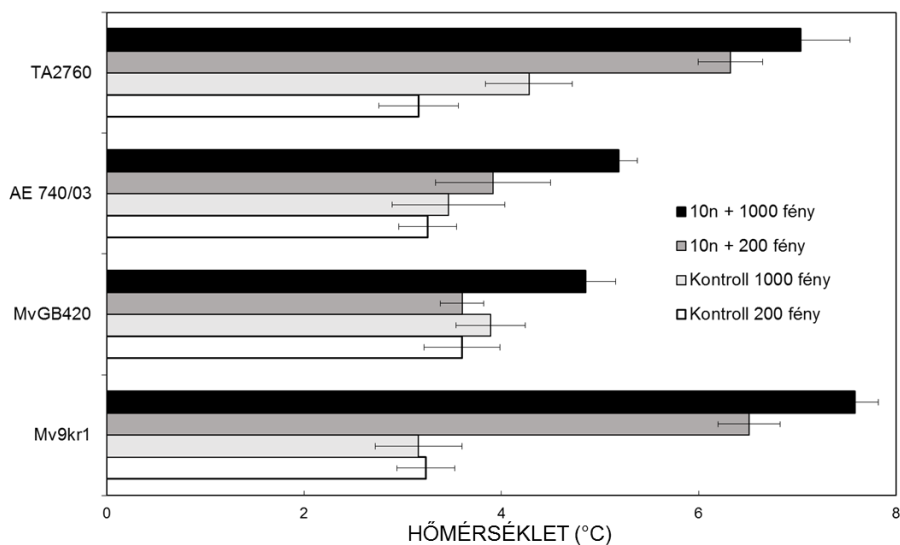
A minták közti különbséget támasztja alá a PSII effektív kvantumhatásfokának $200 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson (ΦPSII_{200}) megfigyelt hőmérsékletfüggése is (16. A, C ábra). A kontroll búza és a *Ae. comosa* (TA2760) ΦPSII_{200} görbái nagyobb hőmérséklet-érzékenységet mutattak, mint az *Ae. umbellulata* vonalak görbái (MvGB420 és AE740/03). Ugyanakkor a 10 napos vízhiány a búza és a TA2760 hőtoleranciáját jelentős mértékben tovább növelte, míg az MvGB420 és AE740/03 esetében ez kevésbé volt jellemző. A búza és a TA2760 hőrezisztenciájának javulása a vízhiány következményeként értelmezhető, hiszen a vízellátottság helyreállításával a termotolerancia növekedésének lecsengését tapasztaltuk. Telítési fényen viszont elsősorban a vízhiányos búza ΦPSII_{1000} paraméter hőmérsékletfüggésének javulása emelhető ki (16. B, D ábra). A vízhiány a búzában az *Ae. umbellulata* vonalakkal azonos mértékben jelentkezett a 10 napos periódus során, hiszen 40% körüli RWC értékeket mutattak (6. A ábra). Ugyanakkor a TA2760 esetében a kisebb mértékű dehidratáció is elegendőnek bizonyult azon folyamatok indukciójához, melyek a búzához hasonló termotolerancia növekedéshez vezettek.



17. ábra. A nem-fotokémiai kioltási paraméter (NPQ) egyre normalizált értékeinek hőmérsékletfüggése a kontroll (folytonos vonal) és a 10 napig szárazságkezelt (szaggatott vonal) búza (Mv9kr1) és *Ae. umbellulata* (MvGB 420) vonalakban $200 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (A) és $1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson (B), valamint az *Ae. umbellulata* (AE740/03) és *Ae. comosa* (TA 2760) vonalakban $200 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (C) és $1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson (D). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

A fent említett fény hatására megfigyelhető hőstabilitás növekedés az energizált tilakoid membránok hőrezisztenciát növelő hatásával (MOLNÁR *et al.* 1998), valamint a PSII pigment-

protein komplexeinek gyors, hőindukált konformációváltozásával hozható kapcsolatba (HAVAUX 1994). Ez utóbbi jelenség kedvez az NPQ kialakulásának, mely a kontroll és a kezelt növényekben is egy bizonyos hőmérsékleti tartományban növekvő tendenciát mutatott a 25°C-on meghatározott NPQ értékhez képest nevelési fényen (17. A, C ábra). Ebből adódóan a hőstresszel szembeni rövid távú akklimációs folyamatok részét képezheti az NPQ háttérében álló folyamatok indukálódása, melyek közül a lumensavanyodáshoz kapcsolt energiafüggő kioltásnak tulajdonítható kiemelkedő szerep (DAU 1994). Az a hőmérsékleti tartomány, melyben az NPQ fokozódása tapasztalható, valószínűleg a PSII leszabályozásán keresztül megelőzheti az ezen a hőmérsékleten már túlzott mértékű gerjesztési energiából eredő fénykárosodás kialakulását. Az előbbi elképzelést támasztja alá, hogy az NPQ maximumait a kontroll és a kezelt mintákban is a T_{C200} és T_{C1000} értékek közelében mutatta, vagyis a PSII működése szempontjából a legkritikusabbnak számító hőmérsékleten. Ennek megfelelően a búza és a TA2760 vonalban az NPQ₂₀₀ és NPQ₁₀₀₀ görbék maximális értékei is a 10 napig tartó ozmotikus stressz hatására magasabb hőmérsékleten jelentkeztek a kontroll görbékhez viszonyítva (17. ábra), vagyis a PSII leszabályozása magasabb hőmérsékleten vált szükségessé.



18. ábra. A búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) abszolút fenotípusos plaszticitásának változása. A jó vízellátottságú növények 200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (kontroll 200 fény) és 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson (kontroll 1000 fény), valamint a 10 napig szárazságkezelt növények 200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (10n + 200 fény) és 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson (10n + 1000 fény) mutatott plaszticitása az abszolút kontrollhoz (jó vízellátottságú, sötét) képest. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

A T_c pontot meghaladó hőmérsékleten a tilakoid membrán olyan strukturális változásokon megy keresztül, mely során az NPQ fenntartásának feltételei már megszűnnek. A búza és az *Ae. comosa* NPQ₂₀₀ és NPQ₁₀₀₀ görbéinek vízhiány indukált eltolódása alapján feltételezhető, hogy a szárazság mellékhatásaként a hőindukált változásokkal szemben rezisztensebb tilakoid membrán alakulhat ki fény jelenlétében. A fentebb írtak mellett ez

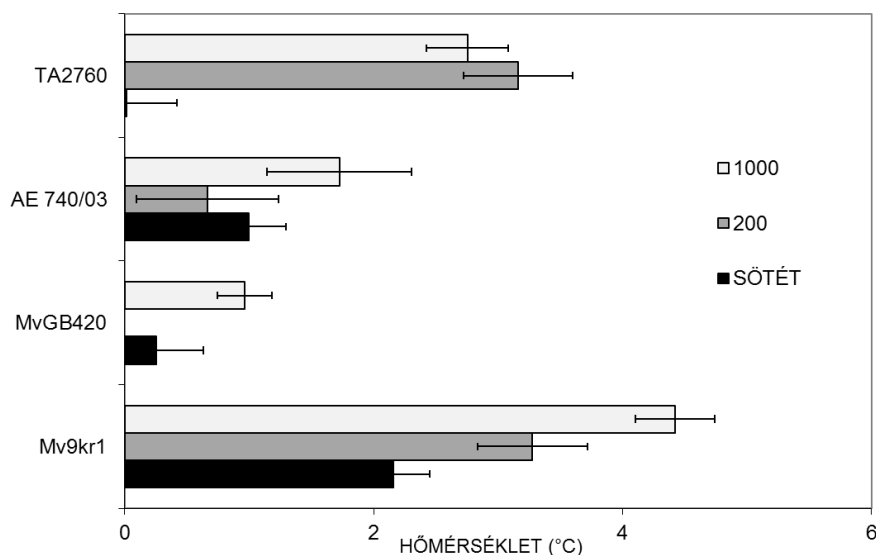
mindenképp azt erősíti meg, hogy energizált tilakoidokon a fénnel párhuzamosan, a vízhiány is serkenti a PSII hőmérsékleti stabilitását. Ezt támasztja alá a 18. ábra is, mely a sötét, jó vízellátottságú kontrollhoz képest az abszolút fenotípusos plaszticitás változását mutatja. Az abszolút fenotípusos plaszticitás mértéke az egyes vonalakban 5 és 8°C között alakult, ami mindenképp egy jelentős termostabilitás-növekedést jelent. Mindez kitüntetett ökológiai jelentőségre tehet szert a változó környezethez történő alkalmazkodási képesség tekintetében. A jelenség a vízhiányos növényekben gyakran detektált zeaxantin akkumulációjára is utalhat (DEMMIG *et al.* 1988), mely hőstressz során a membránfluiditás csökkentésével fokozhatja a tilakoid membrán stabilitását (HAVAUX és TARDY 1996, TARDY és HAVAUX 1997), valamint antioxidánsként a lipidek oxidatív károsodását is mérsékelheti (JOHNSON *et al.* 2007). A membrán integritásának megőrzése nélkülözhetetlen a fluoreszcencia kioltó centrumok kialakulását meghatározó konformációváltozásokhoz (DAU 1994), melyek alapját a protonálódási folyamatok (RUBAN *et al.* 2012) és ennek megfelelően a ΔpH fenntartása képezi. Az LHC trimerek aggregációját eredményező konformációváltozásokat a magasabb zeaxantin is fokozhatja (HORTON *et al.* 1991, JAHNS és HOLZWARTH 2012), viszont a zeaxantin mennyisége nem minden esetben korrelál az NPQ kapacitással (JOHNSON *et al.* 2007). A szárazság és hőstressz során a membrán lipidek összetételében hasonló változások detektálhatók (BERRY és BJÖRKMANN 1980, YORDANOV 1992), ezért a vízhiány indukált magasabb PSII termotolerancia is kapcsolódhat a tilakoid membrán felépítésbeli változásához. Ugyanakkor a termotolerancia gyors lecsengése alapján valószínűbbnek tűnik, hogy a szárazságra indukált konformációváltozással járó rövid távú akklimációs folyamatok eredményezték a búzában és a TA2760 vonalban a PSII termostabilitás növekedését.

A nevelési és a telítési fényen meghatározott (T_{C200} és T_{C1000}) adatokat összehasonlítva azt tapasztaltuk, hogy a magasabb gerjesztési energia hatására a kontroll T_{C1000} értékek a TA2760 kivételével nem fokozódtak tovább (14. B, C ábra). A TA2760 vonalban az egyhetes ozmotikus stressz után is jelentősen nőtt a T_{C1000} de a legnagyobb eltérést, a T_{C200} értékekhez hasonlóan, a kezeletlen és a legerősebb vízhiány adatai között mértük csakúgy, mint a búzában. Az eltolódás a $\Phi PSII_{1000}$ hőmérsékletfüggésében is megnyilvánult (16. B, D ábra), ahol a TA2760 és különösen a búza esetében a PSII effektív kvantumhatásfokának csökkenése magasabb hőmérsékleti tartományban következett be a 10 napig kezelt mintákban. Az *Ae. umbellulata* vonalak mérésekor viszont nem tapasztaltunk számottevő termostabilitás növekedést, ahogy azt a $\Phi PSII_{1000}$ görbék és a T_{C1000} adatok is mutatják.

A vízellátottság helyreállításával az *Ae. comosa* T_{C1000} értéke meglehetősen gyorsan, a levelek víztartalmához hasonlóan, a kontroll szintre állt vissza. Telítési fényen az NPQ (NPQ_{1000}) a kezeletlen búzában fokozódott a legintenzívebben a 25°C-on mért NPQ adathoz képest, ezzel

ellentétben a kontroll *Aegilops* vonalakban az NPQ₁₀₀₀ a levelek fűtésére nem vagy csak mérsékelt növekedést mutatott (17. B, D ábra). Ebből adódóan a kecskebúzák PSII aktivitása jó vízellátottság mellett, telítési fényintenzitáson a búzánál jelentősen magasabb termostabilitást mutatott a mérsékeltbb leszabályozás következményeként, ahogy azt a kontroll Tc₁₀₀₀ adatok is alátámasztják (14. C ábra).

Szárazságkezelések során a Tc₁-Tc₀ értékeket a 10 napos vízhiány (Tc₁) és a kontroll növények (Tc₀) Tc értékeinek különbsége alapján a 19. ábra mutatja különböző fényviszonyok hatására. A 10 napos stressz már sötétben is 2,16°C-os eltolódást eredményezett a búzában, míg az *Aegilops* vonalakban csupán 0,02-1°C közötti plaszticitás változást tapasztaltunk. Sőt az *Ae. umbellulata* vonalak Tc₁-Tc₀ értékére a nevelési fény jelenléte sem volt számottevő hatással, míg a TA2760 vonal és a búza esetében 3°C-ot meghaladó értékeket figyelhettünk meg. A fényintenzitás növelése további 1,14°C-os javulást váltott ki a búza hőstabilitásában. Habár az MvGB420 vonalban is emelkedést tapasztaltunk a sötétben mért adataihoz képest, de a búzával összehasonlítva a növekedés csak kisebb mértékűnek mondható.



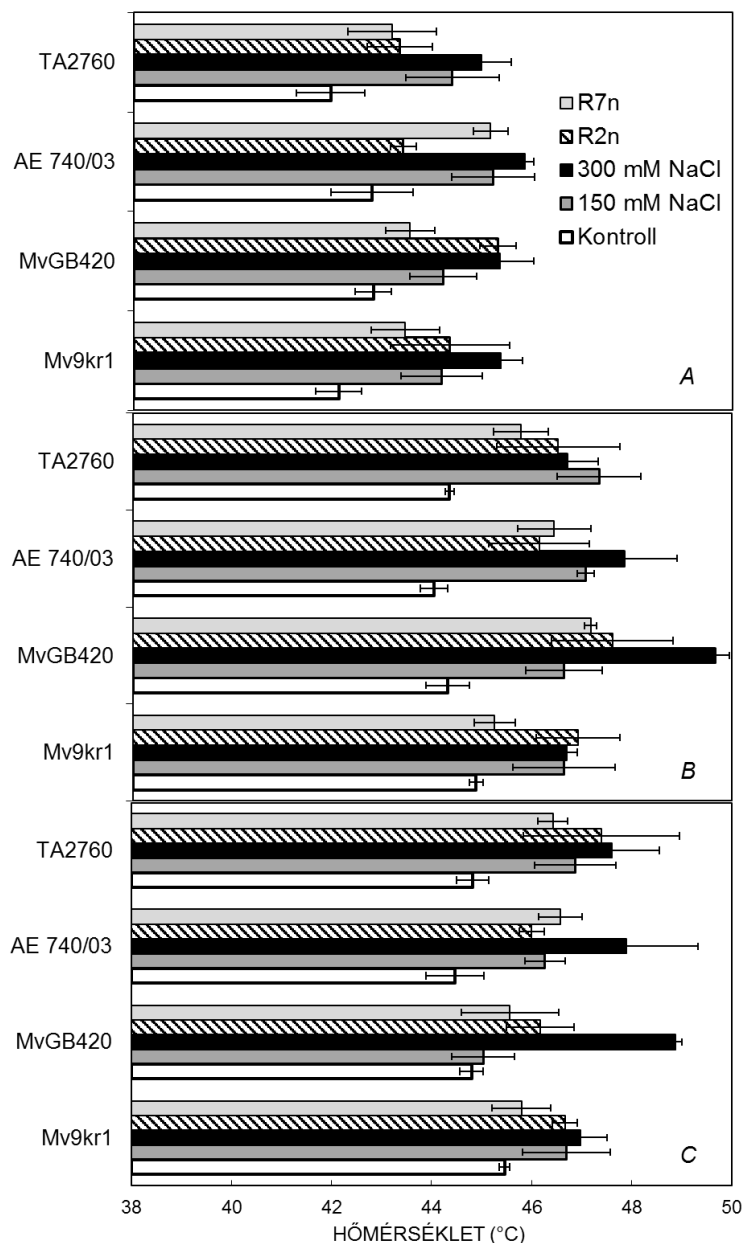
19. ábra. A 10 napos vízhiány hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) fenotípusos plaszticitására (Tc₁-Tc₀) sötétben, 200 μE m⁻²s⁻¹ (200) és 1000 μE m⁻²s⁻¹ (1000) fényintenzitáson a kontroll és a 10 napos szárazságkezelésnél regisztrált Tc pontok alapján. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

Az eredményeket részlegesen összegezve megállapítható, hogy a fotoszintetizáló apparátus fény jelenlétében hőstabilabb, mint sötétben (MOLNÁR *et al.* 1998), amit a vízhiány tovább fokoz (DULAI *et al.* 2006, BUCHNER *et al.* 2017). Eredményeink és a rendelkezésre álló irodalmi adatok (DULAI *et al.* 2005, 2006, BUCHNER *et al.* 2017) alapján a jelenség általános érvényűnek tűnik. Ugyanakkor a kapacitás mértéke erősen fajfüggő, és valószínűleg

összefüggésbe hozható az eredeti élőhely ökológiai viszonyaival is, melyek az adaptációs/akklímációs stratégiákon keresztül szintén befolyásolhatják azt.

4.3.2. PSII termostabilitás vizsgálata a sókezelt és rehidratált búza és *Aegilops* vonalakban

Mint azt már az irodalmi áttekintésben is megállapítottuk, a sóstressz mind ozmotikus, mind ionikus hatással rendelkezik, így elvileg a vízhiány előidézésén keresztül befolyásolhatja a PSII hőmérsékleti stabilitását is (DULAI *et al.* 2005, 2006, BUCHNER *et al.* 2017).



20. ábra. A növekvő sókoncentráció, a 2 napos (R2n) és a 7 napos regeneráció (R7n) hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) kritikus hőmérsékleti pontjára (T_c) sötétben (A), 200 μE m⁻²s⁻¹ fényintenzitáson (B) és 1000 μE m⁻²s⁻¹ fényintenzitáson (C) az F_o-T és F_s-T görbék alapján. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismételts átlagait mutatják a standard hibával

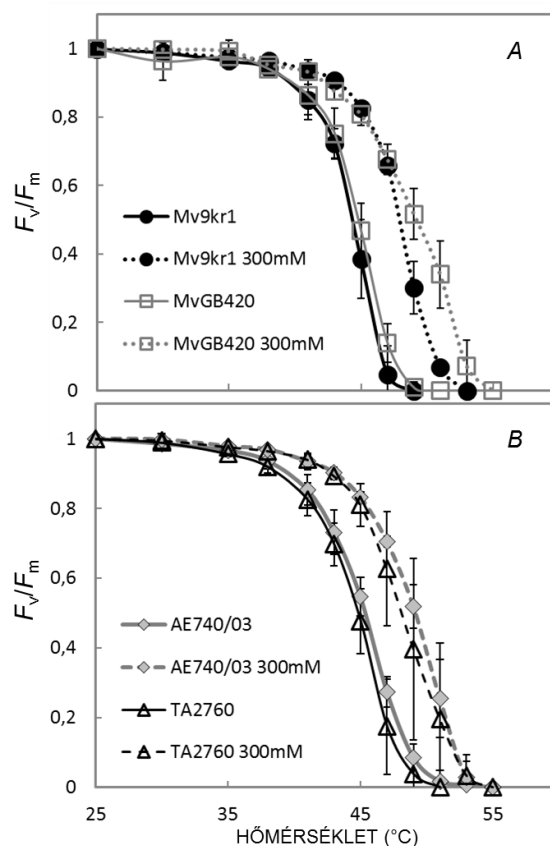
Hasonlóan a szárazságkezelésnél alkalmazott kísérleti beállításhoz, a jó vízellátottságú növények fény hiányában mérhető termostabilitása között nem tapasztaltunk jelentős eltérést, mivel a $T_{Csötét}$ értékek 41,94°C és 42,8°C között alakultak (20. A ábra). Ugyanakkor az F_0-T görbék alapján a kontroll értékekhez képest már a kisebb koncentrációjú (150 mM) NaCl kezelés valamennyi vonal hőtoleranciáját fokozta, átlagosan 2°C-kal. A sókoncentrációt emelve további növekedés történt a $T_{Csötét}$ pontokban, viszont ez jelentősen nem tért el az enyhébb sókezelésre kapott értékektől. A 300 mM NaCl a legnagyobb termostabilitás növekedést (3,25°C) a búzában váltotta ki, viszont ez szignifikánsan nem múlta felül az *Aegilops* vonalaknál tapasztaltakat (20. A ábra).

Az azonos sókoncentrációval kezelt minták $T_{Csötét}$ pontjai az egyes vonalak között nem mutattak jelentős eltérést. A rehidráció 7. napján az erős sókezeléshez képest szinte minden vonal hőmérséklet érzékenysége fokozódott, tehát a sókezelés hőstabilitást növelő hatása a relaxációs periódusban bizonyos mértékig lecsengett. Míg az MvGB420 és a TA2760 esetében a kontroll szint közelébe csökkent a termostabilitás mértéke, addig a búzát és az AE740/03 kecskebúzát vizsgálva azt tapasztaltuk, hogy a NaCl sötétben megfigyelt hőstabilitást növelő hatása az egyhetes visszaöntözést követően is nagyrészt megmaradt (20. A ábra). Habár a prolin membránstabilizálóként fokozhatja a PSII reakciócentrumának, valamint a donor és akceptor oldalának hőrezisztenciáját (YAN *et al.* 2012), a vizsgálataink során nem tapasztaltunk összefüggést a sóindukált prolin tartalom változása (10. D ábra) és a $T_{Csötét}$ értékek között. Mint az ismert, a PSII termolabilitását részben az OEC inaktiválódása okozza, amit az is igazol, hogy hőinaktivált kloroplasztiszokban a PSII által hajtott elektrontranszport mesterséges elektrondonor vegyületekkel (pl. difenil-karbaziddal) részlegesen helyreállítható (YAMASHITA és BUTLER 1968). Ezzel kapcsolatban több szerző is megfigyelte, hogy a só előkezelések hatására a hőérzékeny OEC és a PSII reakciócentrum hőstabilitása javul sóadaptált növényekben (CHEN *et al.* 2004, WEN *et al.* 2005, YAN *et al.* 2012). Mivel a csökkent vízbontási aktivitás a hőindukált Cl^- leválásához is kapcsolódik (KRISHNAN és MOHANTY 1984, NASH *et al.* 1985), ezért elképzelhető, hogy a sóstressz alatti magasabb Cl^- tartalom az OEC stabilitását növelve termorezisztensebb PSII kialakulását eredményezi. Ezenkívül a sóaklimatizációs folyamatokban szerepet játszhat egyes antioxidánsok megnövekedett aktivitása (JANDA *et al.* 2016), valamint a tilakoidmembrán lipid összetételének módosulása is, mely a NaCl ionikus hatásaként megfigyelt sótoleranciát növelő jelenség (MÜLLER és SANTARIUS 1978). A tilakoid membrán lipidek zsírsav telítettsége meghatározó lehet a sóstressz elkerülése szempontjából. Shu és munkatársai (2015) a tilakoid membrán telített zsírsav mennyiségének növekedését írták le a kloroplasztiszban iontoxicitást eredményező sókezelés hatására. A telített/telítetlen zsírsav arány növekedése a membrán rigiditást fokozva előnyös lehet magas

hőmérséklet esetén is (RAISON *et al.* 1982). A fentebb részletezett folyamatok akár sötétadaptált helyzetben is kiválthatják a magasabb hőrezisztencia kialakulását.

A vízhiány hőstabilitást fokozó hatása ismert (BUCHNER *et al.* 2017), de irodalmi adatok (DULAI *et al.* 2005, 2006) és a mérési eredményeink szerint ez sötétben csak nagyon korlátozott mértékben megy végbe. Ennek következtében a NaCl indukált, sötétben megfigyelhető hőmérsékletérzékenység-csökkenés valószínűleg csak kisebb mértékben lehet a sóstressz ozmotikus hatásának következménye. Ez még akkor is igaz lehet, ha figyelembe vesszük azt a tényt, hogy a hőstabilitás növekedés már 150 mM NaCl kezelésre, viszonylag gyorsan, már abban a szakaszban megjelenik, ahol főleg a só ozmotikus hatásával számolhatunk (MUNNS 2002). Ezzel kapcsolatban a 8. és a 12. ábrában bemutatott Φ_{PSII} adatok is világosan mutatják, hogy a fotoszintézis fényszakaszát a vízhiány és a sókezelés nagyrészt hasonló mértékben vette igénybe. Ugyanakkor az általunk alkalmazott sókezelések csak -0,67 és -1,35 MPa ozmotikus potenciál értéket eredményeztek a tápoldatban. Amennyiben tehát a sötét hőmérsékletérzékenység csökkenését kizárólag az ozmotikus hatás váltaná ki, akkor annak mind a mérséklet, mind az erős vízhiány esetén is végbe kellett volna mennie. Mindez világossá teszi, hogy a sóindukált hőstabilitás-növekedés – legalábbis a vizsgált vonalakban – nagyrészt a kezelés ionikus hatásaként értelmezhető. Kérdés azonban, hogy a T_c értékek sötét eltolódása ténylegesen jelentheti-e a vonalak sóindukált hőstabilitás-növekedését. Ezt csak úgy bizonyíthatjuk, ha a fotoszintetizáló apparátus működését jellemző egyéb paraméter(ek) hőmérsékletfüggését is megvizsgáljuk.

Sötétben a fényenergia kémiai energiává alakításának hatásfokát a PSII optimális kvantumhatásfoka (F_v/F_m) adja meg (VAN KOOTEN és SNEL 1990). Mint azt a 21. ábra mutatja, az F_0-T görbék T_c pontjainak magasabbra tolódásával párhuzamosan a 300 mM sóval stresszelt növények F_v/F_m értékeinek jelentősebb mértékű csökkenése is magasabb hőmérsékleten detektálható. Ez az eltolódás megközelítőleg megfelel a T_c értékekben regisztrált eltolódásnak. Ennek megfelelően a 300 mM NaCl a fény indukált folyamatok nélkül is pozitívan hat az elsődleges töltésszétválasztás hőstabilitására. Ugyanezt az ozmotikus kezelések során nem tapasztaltuk, tehát ez a megfigyelés is azt erősíti meg, hogy a hőstabilitás-növekedés valószínűleg nem a sóstressz ozmotikus hatásának a következménye. Míg a T_c értékig jelentősen nincs különbség a sókezelt vonalak F_v/F_m hőmérsékletfüggésében, addig a T_c pontot meghaladva látható, hogy az *Ae. umbellulata* vonalak 49°C és 53°C között a búzához képest jelentősen termotabilabbak.



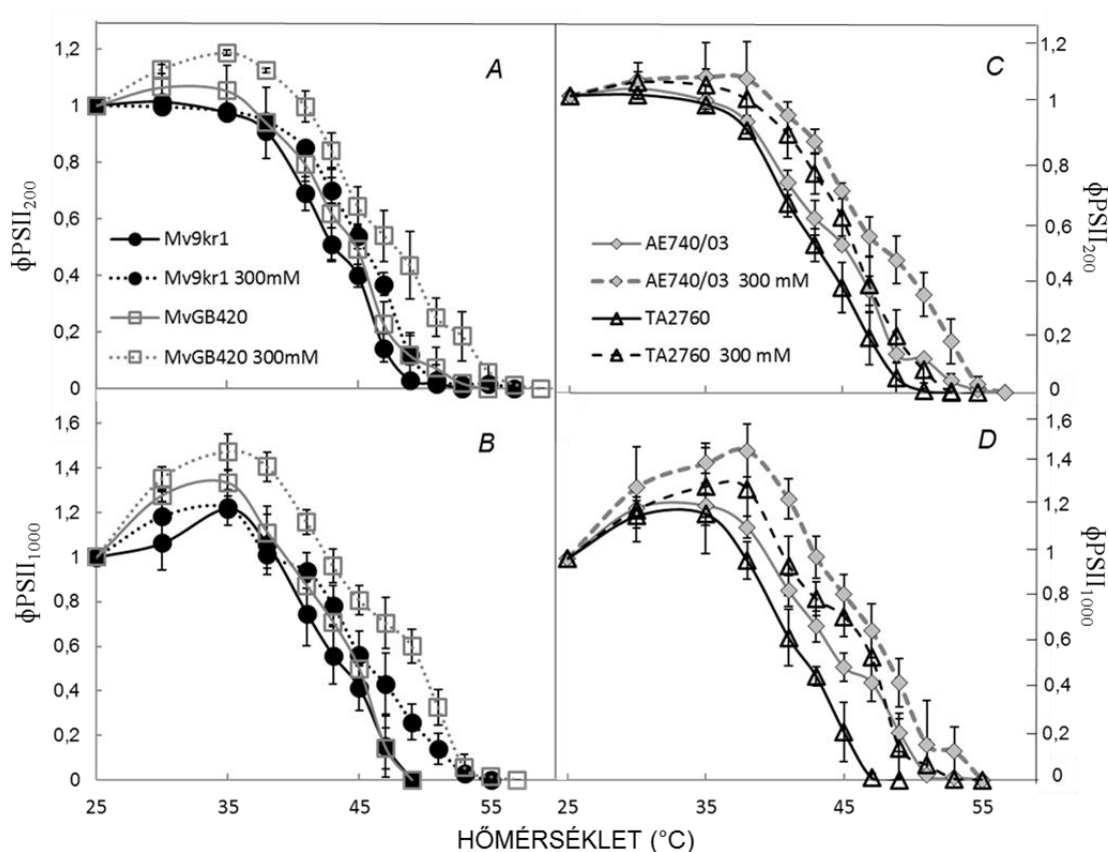
21. ábra. A PSII maximális kvantumhatásfokának (F_v/F_m) egyre normalizált értékeinek hőmérsékletfüggése a kontroll (folytonos vonal) és a 300 mM NaCl kezelt (szaggatott vonal) búza (Mv9kr1) és *Ae. umbellulata* (MvGB420) (A), valamint az *Ae. umbellulata* (AE740/03) és *Ae. comosa* (TA 2760) (B) vonalakban. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismételtes átlagait mutatják a standard hibával

A fotoszintetikus folyamatok fény hiányában mért hőmérsékleti stabilitása egy alap toleranciát jelent, melyet egyéb környezeti tényezők is befolyásolhatnak. Természetes körülmények között a magas hőmérséklet és fény egyszerre éri a növényeket (DULAI *et al.* 2006), ezért a nevelési fényintenzitáson ($200 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) és a szabadföldi körülményeknek megfelelő ($1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) fényintenzitáson is vizsgáltuk a NaCl és a rehidráció termotoleranciára gyakorolt hatásait.

Megvilágított helyzetben a fotoszintetikus apparátus már a kezeletlen növények esetében is hőstabilabbá vált, mint sötétben. Sőt a nevelési fényintenzitással megegyező AL valamennyi kezelés során hőstabilabb fotoszintetikus apparátust eredményezett a $T_{C_{\text{sötét}}}$ értékekhez képest. Ez összhangban áll azokkal, a már fentebb megvitatott (4.3. fejezet) eredményekkel, melyek azt támasztják alá, hogy a fotoszintetizáló apparátus hőmérséklet érzékenységét a fény közvetve, a lumensavanyodás másodlagos hatásain keresztül csökkenti (MOLNÁR *et al.* 1998, DULAI *et al.* 2002, 2005, 2006). Ugyanakkor az MvGB420 és az AE740/03 vonalakban a sötétben mérthez viszonyítva a telítési fény a 150 mM NaCl-dal kezelve még nem, csupán az erősebb sóstressz hatására növelte jelentősen a $T_{C_{1000}}$ értékeit (20. ábra). A $200 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ intenzitású fénnel

történő megvilágítás a gyengébb sóstressz során a 4 vonal T_{C200} értékeinek átlaga alapján 2,52°C-os, a telítési fény 1,33°C-os, míg a 300 mM NaCl nevelési fényen 3,34°C-os és telítési fény hatására 2,59°C-os javulást okozott a kontroll értékekkel szemben. Az *Aegilops* vonalak nevelési fényen, a regenerációs periódus 7. napjára sem veszítették el a NaCl jelenlétében szerzett jobb termotoleranciájukat. Mindez arra utal, hogy a sóstressz fényadaptált helyzetben – a sötét termotolerancia növelésén felül – további hőérzékenység csökkenést vált ki mind a nevelési, mind a telítési fényintenzitáson.

Fényadaptált helyzetben a PSII működését a quenching paraméterek közül az effektív kvantumhatásfok ($\Delta F/F_m'$, Φ_{PSII}) jellemzi. A Φ_{PSII} termotabilitása a sókezelt mintákban a fény intenzitásától függetlenül javult (22. ábra), de ahogy azt a fenotípusos plaszticitás (lásd később) is tükrözte, a hőmérsékleti stabilitás kevésbé növekedett a búzában fény jelenlétében, mint sötétben.

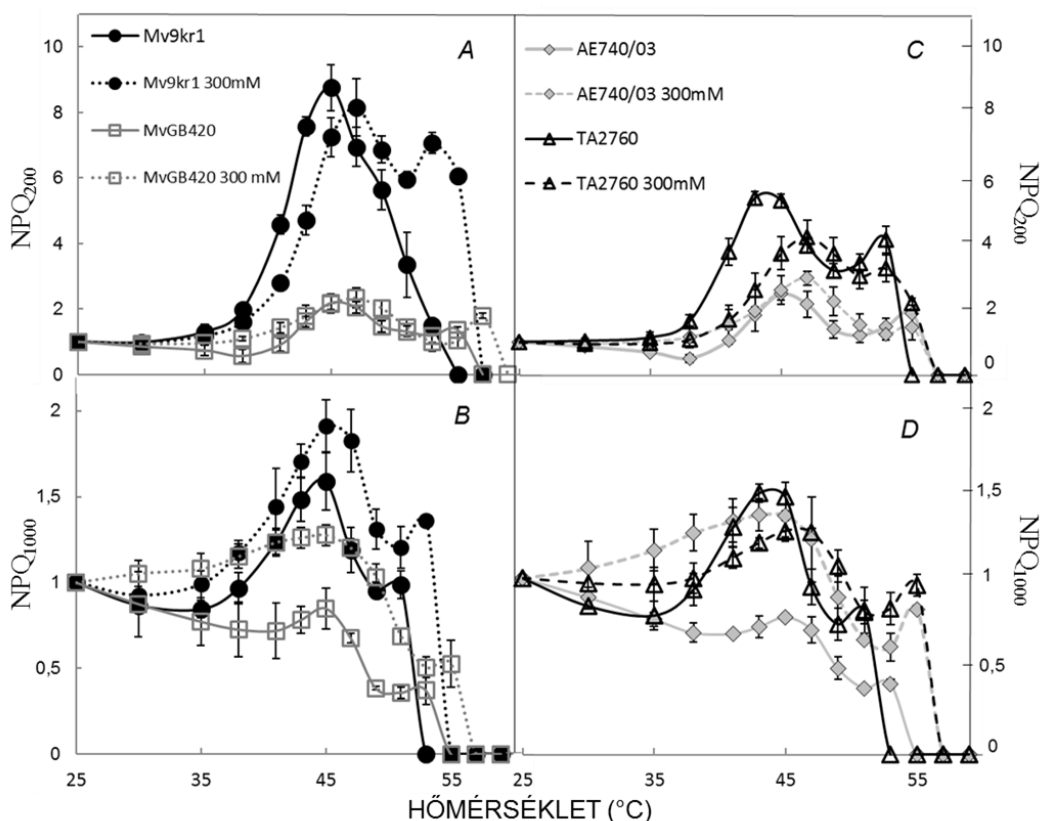


22. ábra. A PSII effektív kvantumhatásfokának (Φ_{PSII}) egyre normalizált értékeinek hőmérsékletfüggése a kontroll (folytonos vonal) és a 300 mM NaCl kezelt (szaggatott vonal) búza (Mv9kr1) és *Ae. umbellulata* (MvGB 420) vonalakban 200 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$ (A) és 1000 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$ fényintenzitáson (B), valamint az *Ae. umbellulata* (AE740/03) és *Ae. comosa* (TA 2760) vonalakban 200 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$ (C) és 1000 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$ fényintenzitáson (D). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismétlés átlagait mutatják a standard hibával

200 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$ intenzitású aktív fényen 47°C és 53°C között a PSII által hajtott elektrontranszport hatásfoka kevésbé hőérzékeny a kezelt MvGB420 és AE740/03 vonalban a

búzával összevetve. Ezt az is alátámasztja, hogy az 53°C-os hőmérséklet a PSII teljes gátlásához vezetett a kezelt búzában, viszont az MvGB420 és az AE740/03 vonalakban a 300 mM NaCl hatására még 53°C-on is fotokémiai munkában hasznosulhatott az elnyelt fényenergia egy része. 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson ugyan az MvGB420 kontroll helyzetben nem hőtolerásabb a búzánál, ugyanakkor a sókezelés hatására már jelentősen termostabilabbá vált, egészen 51°C-ig a ΦPSII_{1000} görbe alapján (22. B ábra). Ezzel szemben a kontroll és a kezelt TA2760 PSII aktivitásának hőindukált csökkenése 200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ és 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson is a búzához hasonló lefutást mutatott. Mindez megerősíti, hogy fényadaptált helyzetben a sókezelés adott mértékben minden vonalban tovább fokozza a PSII termostabilitását, és ez a növekedés az *Ae. umbellulata* vonalakban a legkifejezettebb.

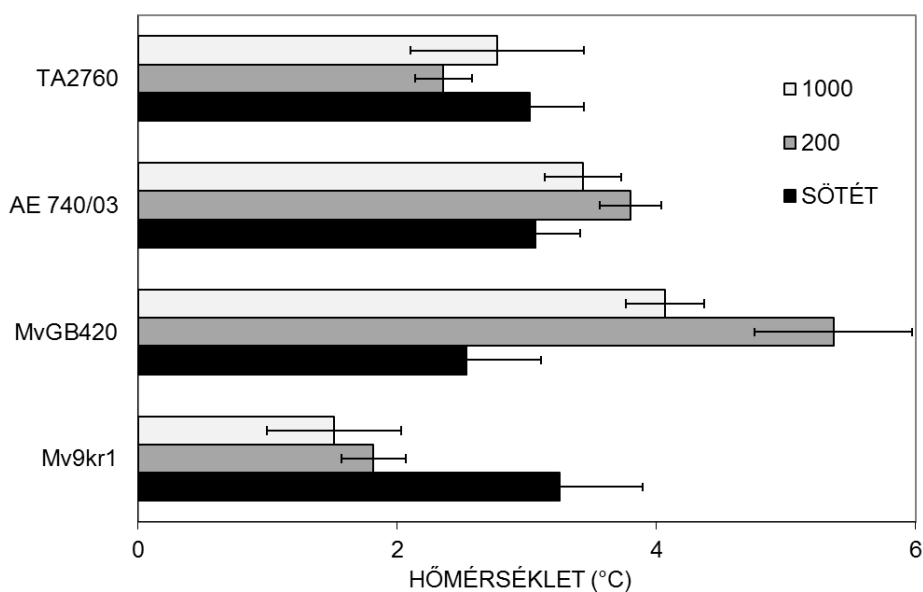
Az 23. ábrán jól látható, hogy az emelkedő hőmérséklet nevelési fényen minden vonalban és kezelés esetén az NPQ emelkedését váltotta ki. A 25°C hőmérsékleten mért NPQ értékeikhez képest a búza és a TA2760 jelentősen nagyobb emelkedéssel reagált a levelek melegítésére. Az NPQ maximum értékeit az adott kezelés T_c pontja körül érte el és ennek megfelelően a 300 mM NaCl a maximumok magasabb hőmérsékleti tartományba tolódását váltotta ki a sókezelt MvGB420 kivételével. Mindez megerősíti, hogy az NPQ háttérében álló, már korábban részletezett folyamatok (MÜLLER *et al.* 2001, HORTON *et al.* 2005), fényadaptált helyzetben, az egymással kölcsönhatásban megjelenő só és magas hőmérsékleti stresszel szemben is védenek. Az MvGB420 és az AE740/03 vonal 25°C-on mért NPQ értékei a kezelés hatására jelentősen a kontroll fölé emelkedtek, de ezt a grafikon az egyre normálás miatt nem mutatja megfelelően. Az MvGB420 és az AE740/03 kontroll helyzetben 25°C-on mutatta a legnagyobb NPQ₁₀₀₀ értéket, mely a fűtés során 45°C-nál mért átmeneti és enyhe emelkedéstől eltekintve, nem fokozódott. Ugyanakkor a minták sóadaptált állapotukban a hőmérséklet növelésével már jelentősebb NPQ₁₀₀₀ emelkedést mutattak (23. B, D ábra), viszont maximumukat több mint 3°C-kal alacsonyabb hőmérsékleten regisztráltuk, mint T_{c1000} értéküket (20. C ábra). A sókezelés hatására a PSII pigment-protein komplexek olyan konformációváltozása indukálódhatott, mely kedvezett az NPQ folyamatának az *Aegilops umbellulata* vonalakban telítési fényintenzitáson. A konformációváltozás a fénybegyűjtő komplexet is érintheti, mely aggregálódva hőstresszelt növényekben az NPQ fokozódását váltotta ki (TANG *et al.* 2007). Ezzel szemben a búza és a TA2760 41°C-nál már jól öntözött állapotukban, illetve 300 mM koncentrációjú sókezelés hatására 38°C-tól növekvő NPQ₁₀₀₀ értékeket mutattak, melyek a T_c pontok körül vették fel maximumaikat. Az NPQ₁₀₀₀ csökkenése viszont minden vonalban magasabb hőmérsékleti pontra helyeződött a 300 mM sókezelés hatására.



23. ábra. A nem-fotokémiai kioltási paraméter (NPQ) normalizált értékeinek hőmérsékletfüggése a kontroll (folytonos vonal) és a 300 mM NaCl kezelt (szaggatott vonal) búza (Mv9kr1) és *Ae. umbellulata* (MvGB 420) vonalakban $200 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (A) és $1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson (B), valamint az *Ae. umbellulata* (AE740/03) és *Ae. comosa* (TA 2760) vonalakban $200 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (C) és $1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson (D). A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismételtes átlagait mutatják a standard hibával

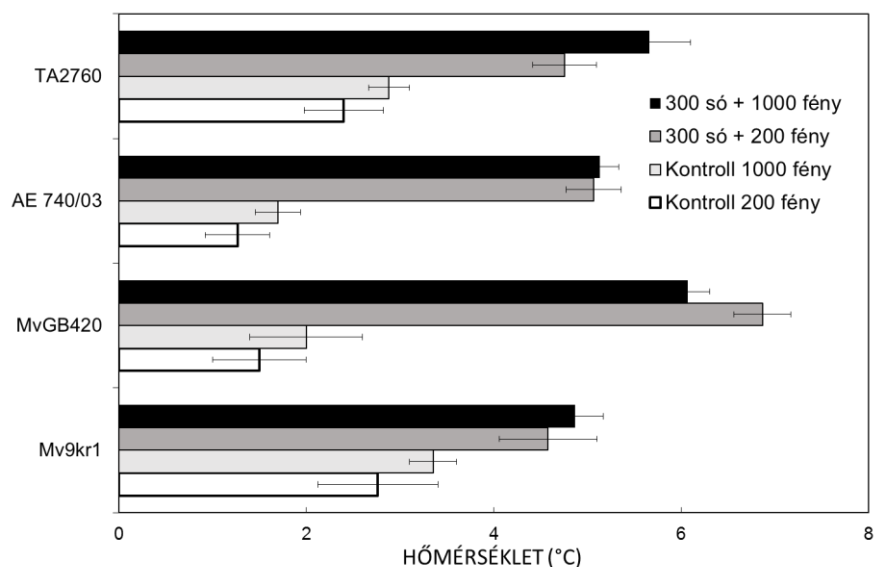
A fenotípusos plaszticitás mértéke a változó környezetben meghatározó lehet az alkalmazkodást és a túlélést illetően (LARCHER 1995) és jelentősen befolyásolja a globális klímaváltozás hatásainak kivédését (GRATANI 2014). Osmond és munkatársai (1986) szerint a környezeti faktorok egymás hatását elfedhetik, serkenthetik vagy ellensúlyozhatják, így gyakran eltérő válaszreakciót eredményeznek, mint egyedüli faktor hatásainak kitéve. Természetes körülmények között nem ritka, hogy a növényeknek egyidejűleg több stressztényező hatását kell tolerálniuk (SUZUKI *et al.* 2014), ezért túlélésüket meghatározhatja, hogy milyen mértékben képesek az adott tényezőkkel szemben védelmet biztosító mechanizmusok összehangolására. A védekező/szabályozó mechanizmusok szinkronizálása nagyrészt megszabja, hogy adott időben és térben fellépő kombinált faktorok hatását milyen rugalmasan képesek tolerálni. A 300 mM NaCl-indukált fenotípusos plaszticitás változását ($T_{C1}-T_{C0}$) mutatja a 24. ábra, mely a 300 mM NaCl-dal kezelt minta T_c (T_{C1}) és a kontroll növények T_c (T_{C0}) értékeinek különbségei alapján szemlélteti az egyes vonalak termotabilitásának rugalmasságát eltérő fényviszonyok esetén. A kísérleti növényekben a 300 mM NaCl kezelés a fényintenzitástól függetlenül növelte a $T_{C1}-T_{C0}$

hőmérsékleti értékeket, ugyanakkor az AE740/03 és különösen az MvGB420 vonalakban a fény megjelenése további emelkedéshez vezetett. Az MvGB420 vonalban a nevelési fény 2,53°C-ról 5,37°C-ra növelte a $T_{C1}-T_{C0}$ értéket, sőt 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson a többi vonalnál eredményesebb plaszticitás változást mutatott. Telítési fényintenzitáson a 300 mM NaCl hatására a búzában csupán 1,5°C-os hőstabilitás növekedést tapasztaltunk a kontroll értékhez képest, míg az *Aegilops* vonalakban az emelkedés 2,78-4,07°C között alakult. Az *Aegilops* fajoknak elterjedési területükből adódóan (2. kép) egy időben több faktor hatásait is tolerálniuk kell, mely a védelmet szolgáló mechanizmusok összehangolásán alapulhat (DULAI *et al.* 2002, 2005).



24. ábra. A 300 mM NaCl hatása a búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) fenotípusos plaszticitására ($T_{C1}-T_{C0}$) sötétben, 200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (200) és 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (1000) fényintenzitáson a kontroll és a 300 mM NaCl kezelésnél regisztrált T_c pontok alapján. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismételtes átlagait mutatják a standard hibával

A 25. ábra eredményei alapján – amely a jó vízellátottságú sötét kontrollhoz képest kimutatható abszolút fenotípusos plaszticitás változásának mértékét mutatja – a sóstressz, a fény és a magas hőmérséklet együttes kivédésével szemben az *Aegilops* vonalakban indukálódó folyamatok a búzánál hatékonyabban működnek. A legnagyobb mértékű plaszticitás az *Ae. umbellulata* vonalakban figyelhető meg. Ugyanakkor a két *Ae. umbellulata* vonal (MvGB420, AE740/03) közötti is tapasztalható eltérés. Ezt a különbséget azonban a hajtás só-indukált prolin tartalom változásai nem indokolják, hiszen a két vonal e tekintetben alig mutatott különbséget (10. D ábra).



25. ábra. A búza (Mv9kr1), az *Aegilops umbellulata* vonalak (MvGB 420, AE 740/03) és az *Aegilops comosa* vonal (TA 2760) abszolút fenotípusos plaszticitásának változása. A jó vízellátottságú növények 200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (kontroll 200 fény) és 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson (kontroll 1000 fény), valamint a 300 mM sóval (NaCl) kezelt növények 200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (300 só + 200 fény) és 1000 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitáson (300 só + 1000 fény) mutatott plaszticitása az abszolút kontrollhoz (jó vízellátottságú, sötét) képest. A feltüntetett értékek a kezelésenkénti öt ismételtes átlagait mutatják a standard hibával

4.3.3. A vízhiány és a sóstressz termostabilitásra gyakorolt hatásainak összehasonlítása a búza és az *Aegilops* vonalakban

A vízhiány és a növekvő sókoncentráció RWC értékre (6. és 10. A ábra) kifejtett hatásai, valamint a levelek turgornyomás csökkenését jelző hervadási különbségek alapján elmondható, hogy a kontroll adatokhoz képest a 10 napos szárazság (3. A kép) erőteljesebb ozmotikus stresszként hatott a vizsgált vonalakra, mint a 300 mM NaCl kezelés (3. B kép). Továbbá a levelek sárgulása a NaCl ionikus hatásainak megjelenésére is utalhat (3. B kép).



3. kép. 10 napos vízhiánynak kitett (A) és egy hétig 300 mM koncentrációjú NaCl-dal kezelt (B) *Aegilops umbellulata* vonal (MvGB420)

A sóstressz hatásaként már sötétben is fokozódott a PSII termotabilitása, szemben a vízhiányos kísérletekkel, ahol jelentősebb javulást nem tapasztaltunk. A $T_{C_{sötét}}$ értékek vizsgálatakor a kontroll és a 150 mM NaCl kezelés értékei között figyeltük meg a legkiemelkedőbb eltolódást, de mivel a vizsgálat e szakaszán dehidratáció nem lépett fel a hajtásban, ezért valószínűleg a NaCl ionikus komponenseinek tulajdonítható a hőtolerancia javulás. Ezt a következtetést az előző fejezetben részletezett jelenségek is megerősítik, mint a stabilabb OEC vagy a rigidebb tilakoid membrán, melyek a NaCl ionikus hatásaiként ismertek. A sötétben megfigyelt fenotípusos plaszticitás a vízhiányos *Aegilops* vonalakban a sókezeltekhez képest jelentősen kisebb mértékűnek mondható, szemben a búzában tapasztaltakkal (19. és 24. ábra). Ennek háttérében a hajtás OP értékében detektált eltérések is állhatnak (6. és 10. B ábra). A búza esetében az erős szárazság és sókezelés hasonló OP értéket (-2 MPa) váltott ki, míg az *Aegilops* vonalakban a 300 mM NaCl kezelés jelentősen alacsonyabb OP- t eredményezett, mint a 10 napos szárazság. Chen és munkatársai (2004) is megfigyelték, hogy a sóstresszel kiváltott PSII-t érintő termotabilitás növekedés részben a levelek alacsony ozmotikus potenciáljával hozható összefüggésbe. A xantofill hipotézisnek (HAVAUX és TARDY 1995, 1996) megfelelően a jó vízellátottságú növényekben a fény fokozta a termotabilitást, ugyanakkor a vízhiány a kezelésnek alávetett *Ae. umbellulata* (MvGB420, AE740/03) vonalakban csupán mérsékelten járult hozzá a további termotolerancia növeléshez (14. ábra). Ugyanakkor az együttes fény- és sókezelésre az MvGB420 fenotípusos plaszticitása meglehetősen rugalmasan változott, a vonal hőtabilitása jelentős mértékben fokozódott az abszolút kontrollhoz (sötét, jó vízellátottság) képest (25. ábra). Ellenkező megállapításra jutottunk az Mv9kr1 búzafajta esetében, hiszen e vonal hőtoleranciájának növelésében a vízhiány hatásainak kiemelkedőbb szerep jutott, mint a sókezeléseknek (19. ábra). Ami tehát a hőmérséklet érzékenység változásait illeti, azt fényadaptált helyzetben mind a sókezelés, mind a vízhiány általában fokozza, de az egyes vonalakban eltérő mértékben. Ezzel kapcsolatban irodalmi adatok is alátámasztják azt a feltételezést, hogy a vízhiány/ozmotikus stressz és a sőtolerancia nem feltétlenül kapcsolt, és nem minden esetben azonos utakon keresztül hat (NAGY és GALIBA 1995). Ennek következtében az egyes vonalak hőtoleranciája is eltérő mértékben befolyásolható. A legnagyobb különbséget az MvGB420-as jelölésű *Ae. umbellulata* vonalban mértük, melynek vízhiányos állapotában a fénynek nem volt kitüntetett szerepe a plaszticitását tekintve, viszont sóadaptáltan a fényindukált mechanizmusok már erősen megnövelték a hőtoleranciáját.

4.4. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

Munkánk során a következő új tudományos eredményeket értük el:

1. Az Asakaze búzafajta genetikai hátterében a 7H árpa kromoszóma jelenléte pozitívan módosította a búza 100 és 200 mM NaCl-kezelésre mutatott szénasszimilációs és ozmotikus adaptációs képességét, valamint hozzájárult a korai kalászképzés kiváltásához.
2. A sóstressz alatti mérsékelt sztómazárás, az ozmotikus adaptációs képesség és a nem-sztomatikus gátlás megelőzése nagymértékben hozzájárult ahhoz, hogy a 7H addíciós vonal a 200 mM NaCl hatására a búzánál eredményesebb szénasszimilációs kapacitást tartson fent.
3. A hajtás Na^+ transzportjának sóstressz alatti szabályozása a 7H árpa kromoszóma jelenlétével nem módosítható a vizsgált búzafajtában, mely a Na^+ felvétel szabályozásának több kromoszómát is érintő jellemére utal.
4. Az árpa 4H kromoszómája a gyenge (100 mM NaCl) sóstressz esetén sikeresen alkalmazható az Asakaze búzafajta sótűrő-képességének fokozására, mely elsősorban a hatékonyabb vízmegőrzési tulajdonságához kapcsolódik.
5. A 150 mM NaCl előkezelések hatásaként a vizsgált vonalakban már sötétben is fokozódott a PSII termotabilitása, szemben a vízhiányos kísérletekkel, ahol jelentősebb javulást nem tapasztaltunk.
6. A só-indukált hőstabilitás növekedés részben a fénytől független folyamatok eredményezik, melyek hátterében elsősorban a sóstressz ionikus hatásai állnak. A sókezelt *Aegilops* vonalak sötétben megfigyelt hőstabilitás javulásához, közvetve a 300 mM NaCl-indukált erőteljes ozmotikus potenciál csökkenés is hozzájárulhatott.
7. A hőmérséklet növelésével a nem-fotokémiai kioltási paraméter a maximális értékeit az adott kezelésnél meghatározott kritikus hőmérsékleti pontok körül éri el. Ennek megfelelően fényadaptált helyzetben, az egymással kölcsönhatásban megjelenő só és hőmérsékleti stresszel szemben is védelmet biztosíthatnak a nem-fotokémiai kioltás hátterében álló folyamatok.
8. A búza stressz-toleranciájának javításához az MvGB420-as génbanki jelölésű *Aegilops umbellulata* vonal járulhat hozzá, mely – eredeti élőhelyének megfelelően – a sóstressz, a magas hőmérséklet és fény együttes kivédését biztosító folyamatokat a búzánál hatékonyabban képes összehangolni.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A klímakutatások prognózisa szerint a nyári hónapokban magasabb hőmérsékleti maximumokra és hosszabb aszályos időszakokra számíthatunk (GÁLOS *et al.* 2007, TRENBERTH *et al.* 2007, KERTÉSZ 2008). Az Éghajlatváltozási Kormányközi Testület (IPCC) 2007-es jelentése szerint 2100-ra a Föld átlaghőmérséklete 6,4°C-kal magasabb lehet az 1980-1999 közötti időszakban mérthez képest. Az éghajlatváltozás negatív hatásaival összefüggésben a gabonanövények terméshozama is veszélybe kerülhet (SINGH és CHAUDHARY 2006). A magasabb genetikai variabilitású búza vonalak létrehozásával, lehetőség nyílna a jelenleg termesztésbe vont fajtákhoz képest jobb stressztoleranciával rendelkezők szelektálására. A genetikai változatosság növelése a búzával rokon vagy „közelrokon” és egyben jó alkalmazkodási képességű, termesztett vagy vadon előforduló fajokkal (FAROOQ *et al.* 1995, FAROOQ 2002, COLMER *et al.* 2006), hagyományos nemesítési eljárásokon keresztül is megvalósítható.

Mivel több tanulmány is kiemeli, hogy a termesztett árpa 4H és 7H kromoszómáin olyan genomikus régiók találhatók, melyek elősegíthetik a termesztett búza sótűrőképességének fokozását (FORSTER *et al.* 1990, GORHAM 1990, SHAVRUKOV *et al.* 2010, MUNNS *et al.* 2012, LONG *et al.* 2013), ezért a kísérleteink során a Manasz árpafajta 4H és 7H kromoszómáját hordozó Asakaze búza vonalakat (4H addíciós és 7H addíciós vonal) vizsgáltuk. A 4H kromoszómának kiemelkedő szerep tulajdonítható az ozmotikus stressz során fellépő jelentős vízvesztés elkerülésében (TEULAT *et al.* 2003, FARSHADFAR *et al.* 2008). Eredményeink alapján az árpa 4H kromoszómájának jelenléte már elegendőnek bizonyult ahhoz, hogy az Asakaze búzafajtában magasabb RWC értékeket eredményezzen enyhe sókezelés során (100 mM NaCl). Mivel az RWC csökkenése negatívan befolyásolhatja a fotoszintézis egyes részfolyamatait (CHAVES 1991, CORNIC 1994, BAJJI *et al.* 2000), ezért megőrzése kiemelkedő jelentőségű a megfelelő szénasszimilációs képesség fenntartásához, ahogy azt a 4H addíciós vonal esetében is tapasztaltuk. Emellett a 4H addíciós vonal optimális kvantumhatásfoka (F_v/F_m) még az erős sókezelés hatására sem csökkent, vagyis a 300 mM NaCl kezelés a primer fotokémiai folyamatokat nem befolyásolta (HANACHI *et al.* 2014) még a szénasszimiláció megszűnése mellett sem. Az ilyen állapotban felmerülő fotokárosodás elkerülését, a szülői árpára is jellemző, fotoprotektív mechanizmusok segíthették a 4H addíciós vonal esetében, míg a búzában a fotokémiai folyamatokra nem hatott a sókezelés.

A 4H addíciós vonaltól eltérően, a 7H addíciós vonal nettó szénasszimilációs rátája jelentősen meghaladta a búza értékeit a 200 mM koncentrációjú NaCl kezelés során. A 7H

addíciós vonalban a szülői búza és az árpa kedvező tulajdonságainak kombinációját figyeltük meg. A fotoszintézis gátlásában az L_{ns} faktorok nagymértékű hozzájárulása a sóérzékenység egyik indikátora lehet (BRUGNOLI és LAUTERI 1991, QIN *et al.* 2010). A 7H addíciós vonalban, az árpával megegyezően, még a 200 mM-os sókezelés esetén sem gátlódott a szénasszimiláció, ennek megfelelően az L_{ns} faktorok sem jelentkeztek. Az erősebb stressz (300 mM NaCl) hatására, mialatt az árpában az L_{ns} jelentős fellépését tapasztaltuk, addig e paraméter a 7H addíciós vonalban – a szülői búzához hasonlóan – lényegesen kisebb mértékű növekedést mutatott. A sóstressz erősségétől, időtartamától és a növény érzékenységétől függően, a fotokémiai és az elektrontranszport folyamatok a búzában és az árpában egyaránt befolyásolhatják a fotoszintetikus kapacitást (KALAJI *et al.* 2011). Ugyanakkor a sókezelések során számottevő változást nem detektáltunk az Asakaze búzafajta fluoreszcencia indukciós paramétereiben, a P_N jelentős csökkenése mellett sem. Mivel a búzában az F_v/F_m paraméterének só-indukált csökkenése, valamint a PSI akceptor oldali gátlása sem jelentkezett, ezért a fotoszintetikus elektrontranszport során feltételezhetően az elektronok a CO_2 redukció mellett alternatív utakra is terelődtek, így gátolva a fotokárosodás megjelenését (BIEHLER és FOCK 1996, WINGLER *et al.* 2000). A 200 mM NaCl kezelés a Manasz árpafajtában és a 7H addíciós vonalban az elektrontranszport folyamatokat sem befolyásolta, viszont az erős sóstressz során a gátolt szénasszimiláció a fotokémiai folyamatok leszabályozásában már megnyilvánult. A PSII effektív kvantumhatásfokának csökkenése mögött az NPQ kvantumhatásfokának emelkedése állt, mely korlátozott szénasszimiláció mellett fellépő többlet gerjesztési energia elvezetésével biztosította a PSII fotoinhibíciójának megelőzését (BJÖRKMAN és POWLES 1984, QIU *et al.* 2003, FOYER és NOCTOR 2009). A PSII körüli elektrontranszport leszabályozásával párhuzamosan a PSI körüli CEF növekedését tapasztaltuk a 300 mM NaCl kezelésnek kitett 7H addíciós vonal és az árpa esetében is. A magasabb CEF amellett, hogy segíti az ATP homeosztázis fenntartását, a lumensavanyodásból eredő energiafüggő NPQ növeléséhez is hozzájárulhatott, így a PSI akceptor oldalának védelmét és a PSII fotokárosodásának elkerülését is szolgálhatta (RUMEAU *et al.* 2007). Az árpa 7H kromoszóma beépülésének következményeként az Asakaze búzafajta a sóstressz mellett fellépő erős fényintenzitással szemben is hatékonyabban védekezhet, hiszen az árpához hasonlóan a fotoprotektív folyamatok kialakulása eredményesebben valósulhat meg.

A 7H addíciós vonal a sóstressz során mutatott sztómaszabályozás tekintetében is az árpához hasonlóan reagált, melyben a hajtás jelentős kálium tartalom csökkenésének is meghatározó szerepe lehetett (BENLLOCH-GONZALEZ *et al.* 2010). A 7H addíciós vonal és

az árpa a gázcserenyílásait a kezelések során is csak mérsékelten zárta, így nem csupán a CO₂ levelekbe irányuló felvétele valósulhatott meg, hanem az asszimilációs felületet hűtő vízgőz leadása is. Ennek megfelelően a magasabb g_s hozzájárulhat ahhoz, hogy a 7H addíciós vonal egy adott időtartamú magas sókoncentrációval jellemezhető periódust a megfelelő szárazanyag-termelés fenntartása mellett úgyis átvészelve, hogy a transzspirációs hűtéssel még a hőstresszel szemben is részlegesen védett. A magasan tartott g_s ellenére a 7H addíciós vonal és az árpa jelentősebb víztartalomvesztést nem szenvedett el a mérsékelt sóstressz (200 mM NaCl) során az erőteljesebb sztómazárással reagáló búzához képest. Mindez azt jelenti, hogy a 7H addíciós vonalban és az árpában olyan hatékony ozmoregulációs folyamatok indukálódtak a 200 mM NaCl hatására (DARKÓ *et al.* 2015), melyeken keresztül az ozmotikus potenciált optimalizálva hatékony vízfelvétel valósulhatott meg. Az ozmotikus adaptációhoz járulhatott hozzá a 7H addíciós vonal és az árpa gyökérzetében megfigyelt, a búzától jelentősen magasabb prolin-akkumuláció is. Ezt a megfigyelést alátámasztják azok a korábbi vizsgálatok eredményei is, melyek szerint a 7H árpa kromoszóma szerepet játszhat az ozmotikus alkalmazkodás kialakításában (TEULAT *et al.* 1998). Eredményeink alapján valószínű, hogy a mérsékelt és közepes erősségű sóstresszre, a kielégítő ozmotikus adaptáció melletti magasabb g_s hatékony stratégiát jelent a növény fotoszintetikus aktivitásának fenntartására, és hasznos eszköz a sótolerancia jellemzésére. A búzához képest a 7H addíciós vonal korábbi kalászképzést mutatott, mely szintén előnyössé válhat, amennyiben a szemfeltöltés folyamatát a hőmérséklet növekedése kíséri, így a kedvezőtlen periódus elkerülhető. Az árpa 7H kromoszómáján található genomikus régiók jelentősen hozzájárulhattak a 7H addíciós vonal korai kalászképzéséhez (YAN *et al.* 2006, FAURE *et al.* 2007, ARANYI *et al.* 2014, FARKAS *et al.* 2014).

A koraiság mellett a 7H kromoszómán detektált régiók a magas citoplazmatikus Na⁺ koncentrációhoz kapcsolódó iontoxicitás elkerülését is segíthetik, hiszen a hajtásban a Na⁺ kizárásának mechanizmusát szabályozzák (SHAVRUKOV *et al.* 2010). Kook és munkatársai (2009) is megfigyelték, hogy az árpák sikeres sótoleranciája összefüggésbe hozható azokkal a mechanizmusokkal, melyek segítik a toxikus ionok hajtásból történő kizárását. Ezt a megállapítást eredményeink is alátámasztják, hiszen a Manasz árpafajta hajtása alacsonyabb és gyökere magasabb nátrium tartalmat mutatott a 200 mM NaCl kezelésre, mint a búza és a 7H addíciós vonal. Ennek megfelelően az árpára jellemző sóakkumuláló tulajdonságot a gyökerek esetében, valamint a hajtásból történő eredményesebb Na⁺ kizárási képességet a 7H kromoszóma jelenléte nem befolyásolta a búza vonalban, mely a Na⁺ felvétel szabályozásának több kromoszómát is érintő és összetettebb jellemére utal. Ugyanakkor a Na⁺ kizárása mellett a

vakuólumba irányuló kompartmentalizáció is szerves részét képezi a sóstressz során megfigyelhető alkalmazkodási folyamatoknak (WIDODO *et al.* 2009). A 7H addíciós vonal hajtásába szállított Na^+ jelentős része valószínűleg a vakuólumba halmozódott fel, hiszen a 200 mM-os NaCl hatására is kielégítő szinten tartotta szénasszimilációját és PSII aktivitását. Az árpában viszont a felvett Na^+ jelentősebb része a gyökérben akkumulálódott és mivel a sóstressz a vonalak közül a legkevésbé az árpa gyökér produkcióját gátolta, ezért a 7H addíciós vonalhoz hasonlóan feltételezhetően a Na^+ a vakuólumba transzportálódott, mely szervesen ozmotikumként a hatékony vízmegőrzést is segíthette (GORHAM *et al.* 1985). A 7H addíciós vonal további előnyeként említhető, hogy a sóstressz gyökérnövekedést gátló hatását (MUNNS *et al.* 2006) a búzánál sikerebben elkerülte, mely a vízfelvétel eredményességét is fokozhatja (MARCUM *et al.* 1995). A Manasz árpafajtában a növekvő NaCl koncentráció jelentősen nem módosította a H/GY arányt és a 7H addíciós vonal sem mutatott szignifikáns növekedést, ennek megfelelően a 7H addíciós vonal biomassa produkciója a sókezelések hatására elsősorban az árpa szülővel reagált hasonlóan. Az eredményeket összegezve elmondható, hogy a 7H addíciós vonalban a szülői genotípusok kedvező tulajdonságainak egyesülését figyeltük meg, így a további, például a termés mennyiségére és minőségére irányuló vizsgálatokhoz meglehetősen alkalmas növényi anyagként szolgálhat.

A termesztett búza szárazság- vagy só- toleranciájának növelésére alkalmas génforrások felderítésére, a termesztett árpa mellett, a búzával szoros rokonsági kapcsolatban álló diploid *Aegilops* fajokat (*Ae. comosa* és *Ae. umbellulata*) is vizsgálat alá vontunk. Az *Aegilops* fajok a nemesítési folyamat hiányában természetes variabilitásukat megőrizve, az elterjedési területüket jellemző szélsőséges klimatikus viszonyokat is sikerebben tolerálhatják, mint egyes búzafajták (FAROOQ *et al.* 1995, MUJEEB-KAZI *et al.* 1996, FAROOQ 2002). Az *Aegilops* fajok előfordulását figyelembe véve (KILIAN *et al.* 2011), adott időben akár több stresszfaktor (pl. magas hőmérséklet, sóstressz, erős fényintenzitás) hatásait is tolerálniuk kell, mely a stressztényezők által indukált védelmi mechanizmusok összehangolásán alapulhat (DULAI *et al.* 2002, 2005).

A fotoszintetikus kapacitás és a gabonanövények termésprodukciója, valamint növekedési rátája között szoros pozitív összefüggés húzódhat (MURATA 1981). Az előbbi megállapítást figyelembe véve, a szelekciós vizsgálataink alapját a vonalak fotoszintetikus paramétereinek szárazság- és sóstressz hatásaként bekövetkező változásai, valamint a fotoszintézis egyes részfolyamatait befolyásoló vízháztartási és a hozzá kapcsolódó paraméterek képezték (CHAVES 1991, CORNIC 1994, BAJJI *et al.* 2000). A növekvő vízhiány és sóstressz

közel azonos mértékben érintette az Mv9kr1 búzafajta és az *Aegilops* vonalak nettó szénasszimilációs képességét, viszont a csökkenés mögött részben különböző jelenségek húzódnak, melyek az eltérő mértékű ozmotikus stresszhez is kapcsolódhatnak. A vízhiány és a növekvő sókoncentráció RWC értékre kifejtett hatásai alapján elmondható, hogy a 10 napig tartó szárazság erőteljesebb ozmotikus stresszként hatott a vizsgált vonalakra, mint a 300 mM NaCl kezelés. Ezt figyelembe véve, a sókezelésnek az ozmotikus hatása mellett az ionikus komponenseinek is meghatározó szerep jutott a szénasszimiláció gátlásában (MUNNS 2002), illetve az alkalmazkodási folyamatok kiváltásában. A NaCl a sejtek ozmotikus potenciálját a víztartalom csökkentésével, ozmotikusan aktív anyagok szintézisének kiváltásával és/vagy a Na^+ és Cl^- felvételével módosíthatja (ZHANG *et al.* 2010). A búza hajtásában az erős szárazság és sókezelés hasonló OP értéket eredményezett, míg az *Aegilops* vonalakban a 300 mM NaCl kezelés jelentősen alacsonyabb OP-t váltott ki, mint a 10 napos szárazság. Ennek megfelelően a sókezelt *Aegilops* vonalakban az ozmotikus stressz mellett megjelenő ionikus stressznek is nagymértékű hatása lehetett az ozmotikusan aktív anyagok akkumulációjának kiváltásában (CHAUDHARY *et al.* 1997) és/vagy a felhalmozódó Na^+ és Cl^- funkcionált szervesen ozmotikumként (GORHAM *et al.* 1985). A 300 mM-os sókoncentrációnál tapasztalt jelentős prolin tartalom növekedés mellett – a meglehetősen lecsökkent OP értékeket figyelembe véve – az *Aegilops* vonalakban egyéb ozmoprotektáns anyag is felhalmozódhatott úgy, mint a betain vagy a glicin-betain (CHEN és MURATA 2008, TIAN *et al.* 2017), illetve a Na^+ és Cl^- megnövekedett jelenlétéhez is kapcsolódhat (ZHANG *et al.* 2010). Az *Aegilops* vonalakban kialakult ionikus stresszt erősítheti meg, hogy a sóstressz hatásaként megfigyelt csökkent szénasszimilációjukban a nem-sztomatikus faktorok nagyobb szerephez jutottak, mint a búzában. Az iontoxicitás pedig nem-sztomatikus gátlóként, a fotokémiai folyamatokat is negatívan érintheti (MURANAKA *et al.* 2002, KALAJI *et al.* 2011). A kecskebúzáknak az erős sókezelés során, a fotoinhibíció megelőzéséhez a PSII leszabályozására volt szükség, a Φ_{NPQ} és a Φ_{CEF} fokozásán keresztül. Viszont a legkisebb mértékű OP változást – és ezzel valószínűleg alacsony Na^+ és/vagy Cl^- felhalmozódást – mutató Mv9kr1 búzafajtában a sókezelés jelentős változást nem indukált a fotokémiai folyamatokban, hasonlóan az Asakaze búzafajtához, vagyis az alternatív elektronelnyelő útvonalak hatékonyan működhettek (BIEHLER és FOCK 1996, WINGLER *et al.* 2000), hiszen fotokárosodás nem lépett fel. A vízhiány és a növekvő sókoncentráció hatását összehasonlítva megállapítható, hogy a 10 napos szárazság erőteljesebb ozmotikus stresszként hatott a vizsgált vonalakra, mint a 300 mM NaCl kezelés, de a fotoszintetikus CO_2 fixálás mértékét a szárazság és a sókezelés hasonló mértékben befolyásolta.

A hőmérséklet hatását tehát a fotoszintetizáló apparátus hasonló stressz-igénybevételével jellemezhető növényeken tanulmányoztuk, mind a vízhiány, mind a sóelőkezeléseket illetően.

Sötétben már a mérsékelt sóstressz is fokozta a PSII hőmérsékleti stabilitását, szemben a vízhiányos kísérletekkel, ahol jelentősebb javulást nem tapasztaltunk. Mivel ezzel párhuzamosan dehidratáció nem lépett fel a hajtásban, ezért a hőérzékenységszökkenés valószínűleg a NaCl ionikus komponenseinek tulajdonítható. Ez a megállapítás különösen igaz lehet az *Aegilops* vonalakra, hiszen az ozmotikus stressz által kiváltott változások nem vagy csak alig okoztak hőstabilitás növekedést, míg a sóstressz során jelentősebb javulás ment végbe, ahogy azt a fenotípusos plaszticitásuk és az F_v/F_m hőmérsékletfüggése is mutatja. Ezzel kapcsolatban ismert, hogy a PSII termolabilitását részben az OEC inaktiválódása okozza (NASH *et al.* 1985, WANG *et al.* 2010) illetve, hogy a sóelőkezelés több úton is javíthatja az OEC és a PSII hőstabilitását (KRISHNAN és MOHANTY 1984, CHEN *et al.* 2004, WEN *et al.* 2005, YAN *et al.* 2012), valamint a membrán-rigiditást is fokozza (MÜLLER és SANTARIUS 1978). Ezek a változások akár sötétadaptált helyzetben is kiválthatják a magasabb hőstabilitás kialakulását. Ennek megfelelően a sóstressz hatására bekövetkező membrán felépítését érintő változásoknak, valamint a vonalak Cl^- tartalmának, illetve az OEC aktivitásának vizsgálata segítséget jelenthet a magasabb termostabilitás mögött álló folyamatok felderítésében.

A xantofill hipotézisnek (HAVAUX és TARDY 1995, 1996) megfelelően a jó vízellátottságú növényekben a fény megnövelte a PSII termostabilitását, amit a vízhiány és a sókezelés – bár az egyes vonalakban eltérő mértékben – tovább fokozott. Az NPQ hőmérsékletfüggése alapján kimutatható, hogy az alacsony lumen pH másodlagos hatásai (MÜLLER *et al.* 2001, HORTON *et al.* 2005) mind a hőmérsékleti stressz mind a vízvesztés és a sóstressz hatásai elleni védelemben is szerepet játszhatnak. Ezek alapján valószínű, hogy a magas fényintenzitás, a magas hőmérséklet és a vízdeficit/sóstressz hatásainak korai szakaszban történő kivédése részben közös alapokra helyezhető. A védekező/szabályozó mechanizmusok ilyen összehangolása abból a szempontból is rendkívül előnyös lehet, hogy ezek a környezeti faktorok szabadföldi körülmények között egymással kölcsönhatásban korlátoznak (DULAI *et al.* 2006). Az NPQ gátlásán keresztül megfigyelt termostabilitás változásból akár következtetni is lehet arra, hogy az egyes vonalakban van-e, illetve milyen mértékű az NPQ egyes komponenseinek szerepe az említett stressztényezők közös kivédésében.

Fényadaptált helyzetben a vízhiány okozta hőstabilitás-növekedés mérsékeltebben ment végbe az *Ae. umbellulata* vonalakban, ugyanakkor az együttes fény és sókezelésre e növények fenotípusos plaszticitása meglehetősen rugalmasan változott, a vonalak hőstabilitása jelentős

mértékben fokozódott az abszolút kontrollhoz (sötét, jó vízellátottság) képest. Ellenkező megállapításra jutottunk az Mv9kr1 búzafajta vizsgálata során, hiszen e vonal hőtoleranciájának növelésében a vízhiány hatásainak kiemelkedőbb szerep jutott, mint a sókezeléseknek. Ami tehát a hőmérséklet érzékenység változásait illeti, azt fényadaptált helyzetben mind a sókezelés, mind a vízhiány általában fokozza, de az egyes vonalakban eltérő mértékben. Ezzel kapcsolatban irodalmi adatok is alátámasztják azt a feltételezést, hogy a vízhiány/ozmotikus stressz és a sótolerancia nem feltétlenül kapcsolt, és nem minden esetben azonos utakon keresztül hat (NAGY és GALIBA 1995). Ennek következtében az egyes vonalak hőtoleranciája is eltérő mértékben befolyásolható. A legnagyobb különbséget az MvGB420-as jelölésű *Ae. umbellulata* vonalban mértük, melynek vízhiányos állapotában a fénynek nem volt kitüntetett szerepe a plaszticitását tekintve, viszont sóadaptáltan a fényindukált mechanizmusok már erősen megnövelték a hőtoleranciáját. Figyelembe véve, hogy az MvGB420-as vonalban nevelési fényintenzitáson a 7 napos visszaöntözés során sem csengett le a só-indukált magasabb hőstabilitás, és ezzel párhuzamosan az L_{ns} paramétere sem regenerálódott, ezért valószínűleg elsősorban a só ionikus hatásainak köszönheti magasabb termorezisztenciáját.

Az abszolút fenotípusos plaszticitás alapján a sóstressz, a fény és a magas hőmérséklet együttes kivédésével szemben az *Aegilops* vonalakban indukálódó folyamatok a búzánál hatékonyabban működnek, mely valószínűleg összefüggésbe hozható az eredeti élőhely ökológiai viszonyaival is. A legnagyobb mértékű tolerancia fokozódást az *Ae. umbellulata* vonalakban (MvGB420 és AE740/03) tapasztaltuk, ugyanakkor e két vonal között is kimutatható eltérés. Ennek megfelelően az *Ae. umbellulata* vonalak a só-indukált, míg a búzafajta a szárazság-indukált magasabb termotolerancia kialakulása mögött álló mechanizmusok felderítésében szerepelhetnek alkalmas növényi anyagként. Habár a vizsgált *Aegilops* vonalak mind a vízhiányra, mind a sóstresszre hasonló fotoszintetikus viselkedést mutatnak, ha azonban a sókezeléseket magas hőmérséklettel kombináljuk, akkor az MvGB420-as jelzésű vonal tűnik alkalmas jelöltnek a termesztett búza só- és hőtoleranciájának fokozására.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A klímaváltozás következményeit figyelembe véve, egyre sürgetőbbé válik a termesztett búza stressztoleranciájának javítása, olyan génforrások bevonásával, melyek hagyományos nemesítési eljárásokon keresztül is növelhetik a búza genetikai diverzitását. A termesztett árpa (*Hordeum vulgare* L.) mellett, egyes *Aegilops* fajok is potenciális génforrásként szolgálhatnak a szárazsággal, a sóstresszel és/vagy a hőstresszel szemben is ellenállóbb búzafajták előállításához.

A Manasz termesztett árpafajta 7H kromoszómáinak beépítésével az Asakaze búzafajta sótoleranciájának növelését tapasztaltuk mérsékelt sóstressz kezelésben. A búza×árpa keresztezésből származó 7H addíciós vonal eredményesebb szénasszimilációs képességéhez az árpa 7H kromoszómája nagymértékben hozzájárulhatott, hiszen az árpához hasonlóan mérsékelt sztómazárással, hatékony ozmotikus adaptációval és intenzív fotoprotektív mechanizmusokkal reagált a sóterhelés során. A 7H addíciós vonal fotoszintetikus paraméterei alapján, az iontranszport folyamatok szabályozásával a mezofill sejteket érintő Na^+ toxicitást is képes hatékonyan elkerülni. A szülői genotípusok kedvező tulajdonságainak kombinálódását és a korai kalászképződést figyelembe véve, a 7H addíciós vonal alkalmas génforrást jelenthet az Asakaze búzafajta sótoleranciájának növelésére, valamint a termésprodukcióna irányuló további vizsgálatok elvégzéséhez. Eredményeink alapján az árpa 4H kromoszómája a búza szárazságtoleranciájának javítását célzó programokban nyújthat segítséget a nemesítők számára.

A szelekciós vizsgálatnak alávetett *Aegilops* vonalak szénasszimilációs képessége mind a szárazságra, mind a sóstresszre hasonló érzékenységet mutatott, mint az Mv9kr1 búzafajtában. Ugyanakkor a vonalak hőtoleranciája részben eltérő mértékben befolyásolható vízhiányos, ill. sóstresszelt állapotokban. A kecskebúza vonalakban, fény hiányában a sóstressz ozmotikus és főleg ionikus hatásai is hozzájárulhatnak a PSII hőmérsékleti stabilitásának növeléséhez, melyet az erősebb ozmotikus stresszként ható vízhiányos kísérleteknél nem tapasztaltunk. Fényadaptált helyzetben az egyes vonalak hőmérséklet érzékenységre eltérő mértékben hatottak a vízhiányra és sóstresszre indukálódó mechanizmusok. A búzában a vízhiány hőtoleranciát serkentő hatását emelhetjük ki, melynek hátterében a szárazság-indukált rövid távú akklimációs folyamatok húzódnak. Ezzel ellentétben az *Ae. umbellulata* vonalak a sóstressz, a magas fény és magas hőmérséklet együttes kivédésével szemben indukálódó folyamatokat a búzánál hatékonyabban tudták összehangolni. A sókezelt kecskebúzák közül az MvGB420 vonal fenotípusos plaszticitása volt a legkiemelkedőbb, mely összefüggésbe hozható az eredeti élőhely ökológiai viszonyaival is. Eredményeink alapján az MvGB420 jelölésű *Ae. umbellulata* vonal alkalmas lehet a termesztett búza só és magas hőmérsékleti toleranciájának fokozására, valamint megfelelő növényi anyagként szolgálhat a termotolerancia változása mögött álló mechanizmusok részletesebb megismerésében.

7. SUMMARY

Considering the consequences of climate change, it becomes more and more important to improve the stress tolerance of cultivated wheat by expanding its genetic diversity. Both barley (*Hordeum vulgare* L.) and wild wheat (*Aegilops*) species can serve as potential gene sources for the selection of varieties that are more resistant to drought, salt stress and/or heat stress.

Under moderate salt stress the presence of the 7H chromosome of the barley cv. Manas increased the salt tolerance of the wheat cv. Asakaze. Our results proved that the 7H addition line could maintain its photosynthetic rate under moderate salt stress in parallel with effective photoprotective mechanisms. This line seems to respond to moderate salt stress with low stomatal closure, which may result in an efficient strategy for sustaining photosynthetic activity based on osmotic adjustment, and it can also avoid the toxic effects of Na⁺ by the regulation its transport processes. As its earliness and better tolerance of photosynthesis to moderate salt stress exhibited by the barley parent cv. Manas appears to be manifested in the 7H addition line, it is suggested as a good candidate for further detailed examinations to improve the salt tolerance of bread wheat. Based on our results, we also recommend the use of the 4H wheat-barley addition line to improve the drought tolerance of wheat.

The sensitivity of carbon assimilation processes of the *Aegilops* lines was similar to that in the Mv9kr1 wheat genotype both under drought and salinity. At the same time, the thermal tolerance of the lines was differently influenced by water deficiency and salt stress. In the absence of light (in dark adapted state), the osmotic and mainly ionic effects of salt stress may also contribute to increasing the thermal stability of the PSII in the *Aegilops* lines. At the same time, it was not detected under drought stress with stronger osmotic effect compared to salt treatment. In light-adapted state, the heat sensitivity of the lines was influenced differently by the mechanisms induced by water deficit and salt stress. In the case of wheat, the heat-tolerance was enhanced by water scarcity, by the drought-induced "short-term" acclimatization processes in the background. In contrast, salt stressed *Ae. umbellulata* lines have been able to effectively synchronize the regulating/protecting mechanisms against simultaneous effects of heat and light. Our results suggest that *Ae. umbellulata* MvGB420 seems a suitable genetic material to study the background processes leading to better thermal tolerance of PSII and it will also be a good candidate for improving the salt and heat tolerance of bread wheat

8. MELLÉKLET

M1. IRODALOMJEGYZÉK

- AHUJA, I., DE VOS, R.C.H., BONES, A.M., HALL, R.D. (2010): Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science*, 15, 664-674.
- AKRAM, M. (2011): Growth and yield components of wheat under water stress of different growth stages. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 36(3), 455-468.
- ALI, M., JENSEN, C.R., MOGENSEN, V.O., ANDERSEN, M.N., HENSON, I.E. (1999): Root signalling and osmotic adjustment during intermittent soil drying sustain grain yield of field grown wheat. *Field Crops Research*, 62, 35-52.
- ANTON, A., RÉKÁSI, M., UZINGER, N., SZÉPLÁBI, G., MAKÓ, A. (2012): Modelling the potential effects of the Hungarian red mud disaster on soil properties. *Water, Air and Soil Pollution*, 223, 5175-5188.
- APOSTOLOVA, E.L., DOBRIKOVA, A.G., IVANOVA, P.I., PETKANICHIN, I.B., TANEVA, S.G. (2006): Relationship between the organization of the PSII supercomplex and the functions of the photosynthetic apparatus. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 83, 114-122.
- ARANYI, N.R., MOLNÁR-LÁNG, M., HOFFMANN, S., HOFFMANN, B. (2014): Phenotypic characterization of wheat–barley ‘Mv9 kr1’/‘Igri’ introgression lines in the field. *Plant Breeding*, 133, 718-721.
- ARAUS, J.L., SLAFER, G.A., REYNOLDS, M.P., ROYO, C. (2002): Plant breeding and water relations in C3 cereals: what should we breed for? *Annals of Botany*, 89, 925-940.
- ARMENGAUD, P., THIERY, L., BUHOT, N., MARCH, G.G., SAVOURE, A. (2004): Transcriptional regulation of proline biosynthesis in *Medicago truncatula* reveals developmental and environmental specific features. *Physiologia Plantarum*, 120, 442-450.
- ARMOND, P.A. & STAEHELIN, L.A. (1979): Lateral and vertical displacement of integral membrane proteins during lipid phase transition in *Anacystis nidulans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, 1901-1905.
- ASADA, K. (2006): Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology*, 141, 391-396.
- ASHRAF, M. & KHANUM, A. (1997): Relationship between ion accumulation and growth in two spring wheat lines differing in salt tolerance at different growth stages. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 178, 39-51.
- ASHRAF, M. & FOOLAD, M. (2007): Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59, 206-216.

- BAJJI, M., LUTTS, S., KINET, J.M. (2000): Physiological changes after exposure to and recovery from polyethylene glycol-induced water deficit in callus cultures issued from durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars differing in drought resistance. *Journal of Plant Physiology*, 156, 75-83.
- BAJJI, M., LUTTS, S., KINET, J.M. (2001): Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Science*, 160, 669-681.
- BARTHOLY, J., PONGRÁCZ, R., GELYBÓ, GY. (2007): Regional climate change expected in Hungary for 2071-2100. *Applied Ecology and Environmental Research*, 5, 1-17.
- BATES, L.S., WALDREN, R.P., TEARE, L.D. (1973): Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- BATTISTI, D.S. & NAYLOR, R.L. (2009): Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat. *Science*, 323, 240-244.
- BAYOUMI, T.Y., EID, M.H., METWALI, E.M. (2008): Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes. *African Journal of Biotechnology*, 7(14), 2341-2352.
- BENLLOCH-GONZALEZ, M., ROMERA, J., CRISTESCU, S., HARREN, F., FOURNIER, J.M., BENLLOCH, M. (2010): K⁺ starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure via ethylene synthesis in sunflower plants. *Journal of Experimental Botany*, 61, 1139-1145.
- BENNETT, J. (1991): Protein phosphorylation in green plant chloroplast. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42, 281-311.
- BERRY, J.A. & BJÖRKMAN, O. (1980): Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 491-543.
- BIEHLER, K. & FOCK, H. (1996): Evidence for the contribution of the Mehler-peroxidase reaction in dissipation excess electrons in drought-stressed wheat. *Plant Physiology*, 112, 265-272.
- BILGER, W. & SCHREIBER, U. (1986): Energy-dependent quenching of dark-level chlorophyll fluorescence in intact leaves. *Photosynthesis Research*, 10, 303-308.
- BILGER, W. & BJÖRKMAN, O. (1990): Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 25, 173-186.
- BILGER, W., SCHREIBER, U., LANGE, O.L. (1984): Determination of leaf heat resistance: comparative investigation of chlorophyll fluorescence changes and tissue necrosis methods. *Oecologia*, 63, 256-262.

- BJÖRKMAN, O. & POWLES, S.B. (1984): Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta*, 161, 490-504.
- BJÖRKMAN, O., BADGER, M., ARMOND, P.A. (1978): Thermal Acclimation of photosynthesis: effect of growth temperature on photosynthetic characteristics and components of photosynthetic apparatus in *Nerium oleander*. *Carnegie Institut Washington Yearbook*, 77, 262-282.
- BONGI, G. & LORETO, F. (1989): Gas-exchange properties of salt-stressed olive (*Olea europea* L.) leaves. *Plant Physiology*, 90, 1408-1416.
- BOTELLA, M.A., MARTINEZ, V., PARDINES, J., CERDA, A. (1997): Salinity induced potassium deficiency in maize plants. *Journal of Plant Physiology*, 150, 200-205.
- BOYER, J.S., WONG, S.C., FARQUHAR, D.F. (1997): CO₂ and water vapor exchange across leaf cuticle (epidermis) at various water potentials. *Plant Physiology* 114, 185-191.
- BRUGNOLI, E. & LAUTERI, M. (1991): Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt-tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C₃ nonhalophytes. *Plant Physiology*, 95, 628-635.
- BUCHNER, O., ROACH, T., GERTZEN, J., SCHENK, S., KARADAR, M., STÖGGL, W., MILLER, R., BERTEL, C., NEUNER, G., KRANNER, I. (2017): Drought affects the heat-hardening capacity of alpine plants as indicated by changes in xanthophyll cycle pigments, singlet oxygen scavenging, α -tocopherol and plant hormones. *Environmental and Experimental Botany*, 133, 159-175.
- BUCKLEY, T.N., FARQUHAR, G.D., MOTT, K.A. (1997): Qualitative effects of patchy stomatal conductance distribution features on gas-exchange calculations. *Plant, Cell and Environment*, 20, 867-880.
- BUKHOV, N.G., WIESE, C., NEIMANIS, S., HEBER, U. (1999): Heat sensitivity of chloroplasts and leaves: leakage of protons from thylakoids and reversible activation of cyclic electron transport. *Photosynthesis Research*, 59, 81-93.
- CATTIVELLI, L., BALDI, P., CROSATTI, C., DI FONZO, N., FACCIOLI, P., GROSSI, M., MASTRANGELO, A.M., PECCHIONI, N., STANCA, A.M. (2002): Chromosome regions and stress-related sequences involved in resistance to abiotic stress in *Triticeae*. *Plant Molecular Biology*, 48, 649-665.
- CENTRITTO, M., LORETO, F., CHARTZOULAKIS, K. (2003): The use of low [CO₂] to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt stressed olive saplings. *Plant Cell and Environment*, 26, 585-594.

- CHAUDHARY, M.T., MERRETT, M.J., WAINWRIGHT, S.J. (1997): Growth, ion content and proline accumulation in NaCl-selected and non-selected cell lines of lucerne cultured on sodium and potassium salts. *Plant Science*, 127, 71-79.
- CHAVES, M.M. (1991): Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42, 1-16.
- CHAVES, M.M. & OLIVEIRA, M.M. (2004): Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2365-2384.
- CHAVES, M.M., PEREIRA, J.S., MAROCO, J., RODRIGUES, M.L., RICARDO, C.P.P., OSORIO, M.L., CARVALHO, I., FARIA, T., PINHEIRO, C. (2002): How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89, 907-916.
- CHAVES, M.M., MAROCO, J.P., PEREIRA, J.S. (2003): Understanding plant responses to drought – from genes to whole plant. *Functional Plant Biology*, 30, 239-264.
- CHAVES, M.M., FLEXAS, J., PINHEIRO, C. (2009): Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103, 551-560.
- CHEN, H.X., LI, W.J., AN, S.Z., GAO, H.Y. (2004): Characterization of PSII photochemistry and thermostability in salt-treated *Rumex* leaves. *Journal of Plant Physiology*, 161, 257-264.
- CHEN, T.H.H. & MURATA, N. (2008): Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants. *Trends in Plant Science*, 13, 499-505.
- CHOW, W.S. & ARO, E.M. (2005): Photoinactivation and mechanisms of recovery. In: WYDRZYNSKI, T. & SATOH, K. (szerk.): *Photosystem II: The Light-Driven Water/Plastoquinone Oxidoreductase. Advances in Photosynthesis and Respiration*. Berlin: Springer. 627-648. p.
- CHOW, W.S., MARYLIN, C.B., ANDERSON, J.M. (1990): Growth and photosynthetic responses of spinach to salinity: Implications of K⁺ nutrition for salt tolerance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 17, 563-578.
- CLIFFORD, S.C., ARNDT, S., CORLETT, J.E., JOSHI, S., SANKHLA, N., POPP, M., JONES, H.G. (1998): The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.). *Journal of Experimental Botany* 49, 967-977.
- COLMER, T.D., FLOWERS, T.J., MUNNS, R. (2006): Use of wild relatives to improve salt tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1059-1078.
- CORNIC, G. (1994): Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: BAKER, N.R. & BOWYER, J.R. (szerk.): *Photoinhibition of Photosynthesis. From Molecular Mechanisms to the Field*. Oxford: Bios Scientific Publishers Ltd. 297-313. p.

- CORNIC, G. (2000): Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science*, 5, 187-188.
- CORNIC, G. & FRESNEAU, C. (2002): Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for Photosystem II activity during a mild drought. *Annals of Botany*, 89, 887-894.
- CUIN, T.A., BETTS, S.A., CHALMANDRIER, R., SHABALA, S. (2008): A root's ability to retain K⁺ correlates with salt tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 59, 2697-2706.
- DALL'OSTO, L., CAFFARRI, S., BASSI, R. (2005): A mechanism of nonphotochemical energy dissipation, independent from PsbS, revealed by a conformational change in the antenna protein CP26. *Plant Cell*, 17, 1217-1232.
- DARKÓ, É., JANDA, T., MAJLÁTH, I., SZOPKÓ, D., DULAI, S., MOLNÁR, I., TÜRKÖSI, E., MOLNÁR-LÁNG, M. (2015): Salt stress response of wheat-barley addition lines carrying chromosomes from the winter barley "Manas". *Euphytica*, 203, 491-504.
- DARKÓ, É., GIERCZIK, K., HUDÁK, O., FORGÓ, P., PÁL, M., TÜRKÖSI, E., KOVÁCS, V., DULAI, S., MAJLÁTH, I., MOLNÁR, I., JANDA, T., MOLNÁR-LÁNG, M. (2017): Differing metabolic responses to salt stress in wheat-barley addition lines containing different 7H chromosomal fragments. *PLoS ONE*, 12(3): e0174170.
- DAU, H. (1994): Short-term adaptation of plants to changing light intensities and its relation to photosystem II photochemistry and fluorescence emission. *Journal Photochemistry and Photobiology*, 26, 3-27.
- DEGL'INNOCENTI, E., HAFSI, C., GUIDI, L., NAVARI-IZZO, F. (2009): The effect of salinity on photosynthetic activity in potassium-deficient barley species. *Journal of Plant Physiology*, 166, 1968-1981.
- DEINLEIN, U., STEPHAN, A.B., HORIE, T., LUO, W., XU, G., SCHROEDER, J.I. (2014): Plant salt-tolerance mechanisms. *Trends in Plant Science*, 19, 371-379.
- DELFINE, S., ALVINO, A., VILLANI, M.C., LORETO, F. (1999): Restrictions to carbon dioxide conductance and photosynthesis in spinach leaves recovering from salt stress. *Plant Physiology*, 119, 1101-1106.
- DEMMIG, B., WINTER, K., KRÜGER, A., CZYGAN, F.C. (1988): Zeaxanthin and the heat dissipation of excess light energy in *Nerium oleander* exposed to a combination of high light and water stress. *Plant Physiology*, 87, 17-24.
- DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS, W.W. (2006): Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist*, 172, 11-21.

- DE SOUZA, C.R., MAROCO, J.P., DOS SANTOS, T.P., RODRIGUES, M.L., LOPEZ, C.M., PEREIRE, J.S., CHAVES, M.M. (2003): Partial rootzone drying: regulation of stomatal aperture and carbon assimilation in field-grown grapevines (*Vitis vinifera* cv. Moscatel). *Functional Plant Biology*, 30, 653-662.
- DIAB, A.A., TEULAT-MERAH, B., THIS, D., OZTURK, N., BENSCHER, D., SORRELLS, M.E. (2004): Identification of drought-inducible genes and differentially expressed sequence tags in barley. *Theoretical and Applied Genetics*, 109, 1417-1425.
- DOWNTON, W.J.S., LOVEYS, B.R., GRANT, W.J.R. (1988): Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid. *New Phytologist*, 108, 263-266.
- DULAI, S., MOLNÁR, I., LEHOCZKI, E. (1998): Effects of growth temperature of 5 and 25 °C on long-term responses of photosystem II to heat stress in atrazine-resistant and susceptible biotypes of *Erigeron canadensis* (L.). *Australian Journal of Plant Physiology*, 25, 154-143.
- DULAI, S., HORVÁTH, F., ORBÁN, S., DARKÓ, É., CSIZI, K., MOLNÁR, I. (2002): Water deficit under continuous light enhances the thermal stability of photosystem II in *Homalothecium lutescens* moss. *Acta Biologica Szegediensis*, 46, 159-160.
- DULAI, S., MOLNÁR, I., PRÓNAY, J., MARSCHALL, M., CSERNÁK, Á., TARNAI, R., MOLNÁR-LÁNG, M. (2005). Effects of drought on thermal stability of photosynthetic apparatus in bred wheat and *Aegilops* species originating from various habitats. *Acta Biologica Szegediensis* 215-217.
- DULAI, S., MOLNÁR, I., PRÓNAY, J., CSERNÁK, Á., TARNAI, R., MOLNÁR-LÁNG, M. (2006): Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in *Aegilops* species originating from dry habitats. *Acta Biologica Szegediensis*, 50, 11-17.
- DULAI, S., MOLNÁR, I., SZOPKÓ, D., DARKÓ, É., VOJTKÓ, A., SASS-GYARMATI, A., MOLNÁR-LÁNG, M. (2014): Wheat-*Aegilops biuncialis* amphiploids have efficient photosynthesis and biomass production during osmotic stress. *Journal of Plant Physiology*, 171, 509-517.
- FARKAS, A., MOLNÁR, I., KISS, T., KARSAI, I., MOLNÁR-LÁNG, M. (2014): Effect of added barley chromosomes on the flowering time of new wheat/winter barley addition lines in various environments. *Euphytica*, 195, 45-55.
- FAROOQ, S. (2002): *Aegilops ovata*: a potential gene source for improvement of salt tolerance of wheat. In: AHMAD, R. & MALIK, K.A. (szerk.): *Prospects for saline agriculture*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 123-130. p.
- FAROOQ, S., ASGHAR, M., IQBAL, N., ASKARI, E., ARIF, M., SHAH, T.M. (1995): Production of salt-tolerant wheat germplasm through crossing cultivated wheat with

- Aegilops cylindrica*. II. Field evaluation of salt-tolerant germplasm. *Cereal Research Communications*, 23, 275-282.
- FARSHADFAR, E., AGHAIE, M., SHARIFI, M., YAGHOTIPOOR, A. (2008): Assessment of salt tolerance inheritance in barley via generation mean analysis. *Journal of Biological Sciences*, 8, 461-465.
- FAURE, S., HIGGINS, J., TURNER, A., LAURIE, D.A. (2007): The *FLOWERING LOCUS T*-like gene family in barley (*Hordeum vulgare*). *Genetics*, 176, 599-609.
- FERNÁNDEZ-MARÍN, B., BALAGUER, L., ESTEBAN, R., BECERRIL, J.M., GARCÍA-PLAZAOLA, J.I. (2009): Dark induction of the photoprotective xanthophyll cycle in response to dehydration. *Journal of Plant Physiology*, 166, 1734-1744.
- FERNÁNDEZ-MARÍN, B., MÍGUEZ, F., BECERRIL, J.M., GARCÍA-PLAZAOLA, J.I. (2011): Dehydration-mediated activation of the xanthophyll cycle in darkness: Is it related to desiccation tolerance? *Planta*, 234, 579-588.
- FERRARI-ILIOU, R., PHAM-THI, A.T., VIEIRA, D.A., SILVA, J. (1984): Effects of water stress on the lipid and fatty acid composition of cotton (*Gossypium hirsutum*) chloroplasts. *Physiologia Plantarum*, 62, 219-224.
- FLEXAS, J. & MEDRANO, H. (2002): Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non- stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89, 183-189.
- 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, 1-11.
- FLEXAS, J., BOTA, J., GALMES, J., MEDRANO, H., RIBAS-CARBÓ, M. (2006): Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, 127, 343-352.
- FLOOD, P.J., HARBINSON, J., AARTS, M.G.M. (2011): Natural genetic variation in plant photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 16, 327-335.
- FLOWERS, T.J. & YEO, A.R. (1995): Breeding for salinity resistance in crop plants-where next? *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 875-884.
- FORSTER, B.P., PHILLIPS, M.S., MILLER, T.E., BAIRD, E., POWELL, W. (1990): Chromosome location of genes controlling tolerance of salt (NaCl) and vigour in *Hordeum vulgare* and *Hordeum chilense*. *Heredity*, 65, 99-107.
- FOYER, C.H. & NOCTOR, G. (2009): Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications. *Antioxidants and Redox Signaling*, 11, 861-905.
- FRICKE, W., AKHIYAROVA, G., WEI, W.X., ALEXANDERSSON, E., MILLER, A., KJELLBON, P.O., RICHARDSON, A., WOJCIECHOWSKI, T., SCHEIBER, L.,

- VESELOV, D., KUDROYAROVA, G., VOLKOV, V. (2006): The short-term growth response to salt of the developing barley leaf. *Journal of Experimental Botany*, 57(5), 1079-1095.
- FRIEBE, B., JIANG, J., RAUPP, W.J., MCINTOSH, R.A., GILL, B.S. (1996): Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica*, 91, 59-87.
- GALLÉ, A., HALDIMANN, P., FELLER, U. (2007): Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytologist*, 174, 799-810.
- GARCIA-PLAZAOLA, J.I., MATSUBARA, S., OSMOND, C.B. (2007): Review: The lutein epoxide cycle in higher plants: its relationships to other xanthophyll cycles and possible functions. *Functional Plant Biology*, 34, 759-773.
- GÁLOS, B., LORENZ, P., JACOB, D. (2007): Will dry events occur more often in Hungary in the future? *Environmental Research Letters*, 2: 034006.
- GÁSPÁR, L., SÁRVÁRI, É., MOLNÁR, I., STÉHLI, L., MOLNÁR-LÁNG, M., GALIBA, G. (2002): Structural changes of the photosynthetic apparatus under osmotic stress in different *Triticum aestivum* and *Aegilops biuncialis* genotypes. *Acta Biologica Szegediensis*, 46, 91-93.
- GENTY, B., BRIANTAIS, J.M., BAKER, N.R. (1989): The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *BBA General Subjects*, 990, 87-92.
- GIARDI, M.T., CONA, A., GIEKEN, B., KUCERA, T., MASOJÍDEK, J., MATTOO, A.K. (1996): Long-term drought stress induces structural and functional reorganisation of photosystem II. *Planta*, 199, 118-125.
- GILMORE, A.M. & YAMAMOTO, H.Y. (1992): Dark induction of zeaxanthin-dependent nonphotochemical quenching mediated by ATP. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89, 1899-1903.
- GILMORE, A.M., HAZLETT, T.L., DEBRUNNER, P.G., GOVINDJEE (1996): Comparative time-resolved photosystem II chlorophyll a fluorescence analyses reveal distinctive differences between photoinhibitory reaction center damage and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. *Photochemistry and Photobiology*, 64, 552-563.
- GOLDING, A.J. & JOHNSON, G.N. (2003): Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. *Planta*, 218, 107-114.

- GONZÁLEZ, A., MARTÍN, I., AYERBE, L. (1999): Barley yield in water-stress conditions. The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crops Research*, 62, 23-34.
- GORAL, T.K., JOHNSON, M.P., DUFFY, C.D., BRAIN, A.P., RUBAN, A.V., MULLINEAUX, C.W. (2012): Light-harvesting antenna composition controls the macrostructure and dynamics of thylakoid membranes in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 69, 289-301.
- GORHAM, J. (1990): Salt tolerance in the Triticeae: K/Na discrimination in *Aegilops* species. *Journal of Experimental Botany*, 41, 615-621.
- GORHAM, J., MCDONNELL, E., BUDREWICZ, E., WYN JONES, R.G. (1985): Salt tolerance in the Triticeae: Growth and solute accumulation in leaves of *Thinopyrum bessarabicum*. *Journal of Experimental Botany*, 35, 1021-1031.
- GORHAM, J., HARDY, C., WYN JONES, R.G., JOPPA, L.R., LAW, C.N. (1987): Chromosomal location of a K/Na discrimination character in the D genome of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 74, 584-588.
- GORHAM, J., WYN JONES, R.G., BRISTOL, A. (1990): Partial characterization of the trait for enhanced K^+ - Na^+ discrimination in the D genome of wheat. *Planta*, 180, 590-597.
- GOUNARIS, K., BRAIN, A.P.R., QUINN, P.J., WILLIAMS, W.P. (1984): Structural reorganization of chloroplast thylakoid membranes in response to heat-stress. *Biochimica et Biophysica Acta*, 766, 198-208.
- GRATANI, L. (2014): Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, Article ID: 208747, doi:10.1155/2014/208747.
- GREENWAY, H. & MUNNS, R. (1980): Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 149-190.
- GRUMET, R., ALBRECHSTEN, R.S., HANSON, A.D. (1987): Growth and yield of barley isopopulations differing in solute potential. *Crop Science*, 27, 991-995.
- HANACHI, S., VAN LABEKE, M.C., MEHOUACHI, T. (2014): Application of chlorophyll fluorescence to screen eggplant (*Solanum melongena* L.) cultivars for salt tolerance. *Photosynthetica*, 52, 57-62.
- HANDLEY, L.L., NEVO, E., RAVEN, J.A., MARTINEZ-CARRASCO, R., SCRIMGEOUR, C.M., PANIYAT, H., FORSTER, B.P. (1994): Chromosome 4 controls potential water use efficiency (d13C) in barley. *Journal of Experimental Botany*, 45, 1661-1663.
- HALDRUP, A., JENSEN, P.E., LUNDE, C., SCHELLER, H.V. (2001): Balance of power: a view of the mechanism of photosynthetic state transitions. *Trends in Plant Science*, 6, 301-305.

- HARB, A., KRISHNAN, A., AMBAVARAM, M.M.R., PEREIRA, A. (2010): Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology*, 154, 1254-1271.
- HARBINSON, J. (1994): The responses of thylakoid electron transport and light utilization efficiency to sink limitation of photosynthesis. In: BAKER, N.R. & BOWYER, J.R. (szerk.): *Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field. Environmental Plant Biology*. Oxford: Bios Scientific Publishers Ltd. 273-295. p.
- HARE, P.D., CRESS, W.A., VAN STADEN, J. (1998): Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment*, 21, 535-553.
- HASEGAWA, P.M., BRESSAN, R.A., ZHU, J.K., BOHNERT, H.J. (2000): Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51, 463-499.
- HAVAUX, M. (1992): Stress tolerance of photosystem II *in vivo*. Antagonistic effects of water, heat, and photoinhibition stresses. *Plant Physiology*, 100, 424-432.
- HAVAUX, M. (1994): Temperature-dependent modulation of the Photoinhibition-sensitivity of photosystem II in *Solanum tuberosum* leaves. *Plant and Cell Physiology*, 35, 756-776.
- HAVAUX, M. (1996): Short-term responses of photosystem I to heat stress. *Photosynthesis Research*, 47, 85-97.
- HAVAUX, M. & GRUSZECKI, W.I. (1993): Heat- and light-induced chlorophyll a fluorescence changes in potato leaves containing high or low levels of the carotenoid zeaxanthin: indication of regulatory effect of zeaxanthin on thylakoid membrane fluidity. *Photochemistry and Photobiology*, 58, 607-614.
- HAVAUX, M. & TARDY, F. (1995): Short-term adaptive responses of photosynthesis to elevated temperatures and strong light. In: MATHIS, P. (szerk.): *Photosynthesis: from Light to Biosphere*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 777-782. p.
- HAVAUX, M. & TARDY, F. (1996): Temperature-dependent adjustment of the thermal stability of photosystem II *in vivo*: possible involvement of xanthophyll-cycle pigments. *Planta*, 198, 324-333.
- HAVAUX, M. & TARDY, F. (1997): Thermostability and photostability of photosystem II in leaves of the chlorina-f2 barley mutant deficient in light-harvesting chlorophyll a/b protein complexes. *Plant Physiology*, 113, 913-923.
- HAVAUX, M., TARDY, F., RAVENEL, J., CHANU, D., PAROT, P. (1996): Thylakoid membrane stability to heat stress studied by flash spectroscopic measurements of the electrochromic shift in intact potato leaves: influence of the xanthophyll content. *Plant, Cell and Environment*, 19, 13859-1368.

- HE, Y., FU, J., YU, C., WANG, X., JIANG, Q., HONG, J., LU, K., XUE, G., YAN, C., JAMES, A., XU, L., CHEN, J., JIANG, D. (2015): Increasing cyclic electron flow is related to Na⁺ sequestration into vacuoles for salt tolerance in soybean. *Journal of Experimental Botany*, 66, 6877-6889.
- HIDEG, É., KALAI, T., HIDEG, K., VASS, I. (1998): Photoinhibition of photosynthesis *in vivo* results in singlet oxygen production detection via nitroxide-induced fluorescence quenching in broad bean leaves. *Biochemistry*, 237, 11405-11411.
- HILL, R., ULSTRUP, K.E., RALPH, P.J. (2009): Temperature induced changes in thylakoid membrane thermostability of cultured, freshly isolated, and expelled zooxanthellae from Scleractinian corals. *Bulletin of Marine Science*, 85, 223-244.
- HOFFMANN, B. & BURUCS, Z. (2005): Adaptation of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes and related species to water deficiency. *Cereal Research Communication*, 33, 681-687.
- HOLUBEC, V., HANUŠOVA, R., KOSTKANOVA, E. (1992): The *Aegilops* collection in the Praha-Ruzyne (Czechoslovakia) Gene Bank: collecting, evaluation and documentation. *Hereditas*, 116, 271-276.
- HORTON, P. & HAGUE, A. (1988): Studies on the induction of chlorophyll fluorescence in isolated barley protoplasts. IV Resolution of non-photochemical quenching. *Biochimica et Biophysica Acta*, 932, 107-115.
- HORTON, P. & RUBAN, A.V. (2005): Regulation of photosynthesis under stress: molecular design of the photosystem II light-harvesting antenna: photosynthesis and photoprotection. *Journal of Experimental Botany*, 56, 365-373.
- HORTON, P., RUBAN, A.V., REES, D., PASCAL, A.A., NOCTOR, G., YOUNG, A.J. (1991): Control of the light/harvesting function of chloroplast membranes by aggregation of the LHCII chlorophyll protein complex. *FEBS Letters*, 292, 1-4.
- HORTON, P., WENTWORTH, M., RUBAN, A. (2005): Control of the light harvesting function of chloroplast membranes: the LHCII-aggregation model for non-photochemical quenching. *FEBS Letters*, 579, 4201-4206.
- HU, L., WANG, Z., HUANG, B. (2010): Diffusion limitations and metabolic factors associated with inhibition and recovery of photosynthesis from drought stress in a C perennial grass species. *Physiologia Plantarum*, 139(1), 93-106.
- HU, T., YI, H., HU, L., FU, J. (2013): Stomatal and metabolic limitations to photosynthesis resulting from NaCl stress in perennial ryegrass genotypes differing in salt tolerance. *Journal of American Society Horticultural Science*, 138, 350-357.

- HUANG, W., ZHANG, S.B., CAO, K.F. (2010): Stimulation of cyclic electron flow during recovery after chilling-induced photoinhibition of PSII. *Plant and Cell Physiology*, 1, 1922-1928.
- IPCC (2007): Summary for Policymakers In: SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K.B., TIGNOR, H.L., MILLER, G. (szerk.): *Climate change (2007). The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press. Available online: www.ipcc.ch
- 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.
- JAHNS, P. & HOLZWARTH, A.R. (2012): The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1817, 182-193.
- JAHNS, P., LATOWSKI, D., STRZALKA, K. (2009): Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: the role of antenna proteins and membrane lipids. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1787, 3-14.
- JAMES, R.A., RIVELLI, A.R., MUNNS, R., VON CAEMMERER, S. (2002): Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Functional Plant Biology*, 29, 1393-1403.
- JAMES, R.A., MUNNS, R., VON CAEMMERER, S., TREJO, C., MILLER, C., CODON, T. (2006): Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na⁺, K⁺, and Cl⁻ in salt affected barley and durum wheat. *Plant, Cell and Environment*, 29, 2185-2197.
- JANDA, T., DARKÓ, É., SHEHATA, S., KOVÁCS, V., PÁL, M., SZALAI, G. (2016): Salt acclimation processes in wheat. *Plant Physiology and Biochemistry*, 101, 68-75.
- JIN, S.H., HUANG, J.Q., LI, X.Q., ZHENG, B.S., WU, J.S., WANG, Z.J., LIU, G.H., CHEN, M. (2011): Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*. *Tree Physiology*, 31, 1142-1151.
- JOHNSON, M.P., HAVAUX, M., TRIANTAPHYLIDÈS, C., KSAS, B., PASCAL, A.A., ROBERT, B., DAVISON, P.A., RUBAN, A.V., HORTON, P. (2007): Elevated zeaxanthin bound to oligomeric LHCII enhances the resistance of *Arabidopsis* to photo-oxidative stress by a lipid-protective, antioxidant mechanism. *The Journal of Biological Chemistry*, 282, 22605-22618.
- JOHNSON, M.P., GORAL, T.K., DUFFY, C.D., BRAIN, A.P., MULLINEAUX, C.W., RUBAN, A.V. (2011): Photoprotective energy dissipation involves the reorganization of

- photosystem II light-harvesting complexes in the grana membranes of spinach chloroplasts. *Plant Cell*, 23, 1468-1479.
- KAISER, W.M. (1984): Response of photosynthesis and dark CO₂ fixation to light, CO₂ and temperature in leaf slices under osmotic stress. *Journal of Experimental Botany*, 35, 1145-1155.
- KALAJI, H.M., GOVINDJEE, BOSA, K., KOSCIELNIAK, J., ZUK-GOLASZEWSKA, K. (2011): Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany*, 73, 64-72.
- KECK, R. & BOYER, J.S. (1974): Chloroplast response to low leaf water potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation. *Plant Physiology*, 53, 474-479.
- KEREPEI, I., GALIBA, G. (2000): Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop Science*, 40, 482-487.
- KERTÉSZ, Á. (2008): Tájdegradáció és elsivatagosodás. *Magyar tudomány*, 6, 715-723.
- KILIAN, B., MAMMEN, K., MILLET, E., SHARMA, R., GRANER, A., SALAMINI, F., HAMMER, K., ÖZKAN, H. (2011): *Aegilops*. In: KOLE, C. (szerk.): *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1-76.
- KIRSCHBAUM, M.U.F. (1988): Recovery of photosynthesis from water stress in *Eucalyptus pauciflora* – a process in two stages. *Plant, Cell and Environment*, 11, 685-694.
- KISHOR, P.B.K., HONG, Z., MIAO, G.H., HU, C.A.A., VERMA, D.P.S. (1995): Overexpression of 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiology*, 108, 1387-1394.
- KISS, A.Z., RUBAN, A.V., HORTON, P. (2008): The PsbS protein controls the organization of the photosystem II antenna in higher plant thylakoid membranes. *The Journal of Biological Chemistry*, 283, 3972-3978.
- KLUGHAMMER, C. & SCHREIBER, U. (1994): An improved method, using saturating light pulses for the determination of photosystem I quantum yield via P700⁺ absorbance changes at 830 nm. *Planta*, 192, 261-268.
- KLUGHAMMER, C. & SCHREIBER, U. (2008a): Saturation pulse method for assessment of energy conversion in PSI. *PAM Application Notes* 1, 11-14.
- KLUGHAMMER, C. & SCHREIBER, U. (2008b): Complementary PSII quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the saturation pulse method. *PAM Application Notes*, 1, 27-35.

- KOOK, H.S., PARK, T., KHATOON, A., REHMAN, S., YUN, S.J. (2009): Avoidance of sodium accumulation in the shoot confers tolerance to salt stress in cultivated barley. *Pakistan Journal of Botany*, 41, 1751-1758.
- KOURIL, R., LAZÁR, D., ILÍK, P., SKOTNICA, J., KRCHNÁK, P., NAUS, J. (2004): High temperature-induced chlorophyll fluorescence rise in plants at 40-50°C: experimental and theoretical approach. *Photosynthesis Research*, 81, 49-66.
- KOZAKI, A. & TAKEBA, G. (1996): Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. *Nature*, 384, 557-560.
- KRAMER, D.M., JOHNSON, G., KIIRATS, O., EDWARDS, G.E. (2004): New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 79, 209-218.
- KRIEGER, A. & WEIS, E. (1993): The role of calcium in the pH-dependent control of Photosystem II. *Photosynthesis. Research*, 37, 117- 130.
- KRISHNAN, M. & MOHANTY, P. (1984): Reactivation by chloride of Hill activity in heat- and Tris-treated thylakoid membranes from *Beta vulgaris*. *Photosynthesis Research*, 5, 185-198.
- KUNST, L., BROWSE, J., SOMERVILLE, C. (1989): Enhanced thermal tolerance in a mutant of *Arabidopsis* deficient in palmitic acid unsaturation. *Plant Physiology*, 91, 401-408.
- LARCHER, W. (1995): Physiological plant ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag. 506 p.
- LAVAUD, J. & KROTH, P. (2006): In diatoms, the transthylakoid proton gradient regulates the photoprotective non-photochemical fluorescence quenching beyond its control on the xanthophyll cycle. *Plant and Cell Physiology*, 47, 1010-1016.
- LAWLOR, D.W. (2002): Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*, 89, 871-885.
- LAWLOR, D.W. & CORNIC, G. (2002): Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficit in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25, 275-294.
- LI, X.P., MÜLLER-MOULÉ, P., GILMORE, A.M., NIYOGI, K.K. (2002): PsbS-dependent enhancement of feedback de-excitation protects photosystem II from photoinhibition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 15222-15227.
- LI, Z., WAKAO, S., FISCHER, B.B., NIYOGI, K.K. (2009): Sensing and responding to excess light. *Annual Review of Plant Biology*, 60, 239-260.
- LOHAUS, G., HUSSMANN, M., PENNEWISS, K., SCHNEIDER, H., ZHU, J.J., SATTELMACHER, B. (2000): Solute balance of a maize (*Zea mays* L.) source leaf as

- affected by salt treatment with special emphasis on phloem retranslocation and ion leaching. *Journal of Experimental Botany*, 51: 1721-1732.
- LONG, N.V., DOLSTRA, O., MALOSETTI, M., KILIAN, B., GRANER, A., VISSER, R.G.F., VAN DER LINDEN, C.G. (2013): Association mapping of salt tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 126, 2335-2351.
- LORETO, F., CENTRITTO, M., CHARTZOULAKIS, K. (2003): Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress. *Plant, Cell and Environment*, 26, 595-601.
- LU, C. & ZHANG, J. (1999): Effects of water stress on PSII photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*, 50, 1199-1206.
- MAAS, E.V. & HOFFMAN, G.J. (1977): Crop salt tolerance: current assessment. *Journal of the Irrigation and Drainage Division of the American Society of Civil Engineering*, 103, 115-134.
- MAHAJAN, S. & TUTEJA, N. (2005): Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444, 139-158.
- MAJER, M., SASS, L., LELLEY, T., CSEUZ, L., VASS, I., DUDITS, D., PAUK, J. (2008): Testing drought tolerance of a complex stress diagnostic system installed in greenhouse. *Acta Biologica Szegediensis*, 52, 97-100.
- MANSFIELD, T.A., HETHERINGTON, A.M., ATKINSON, C.J. (1990): Some current aspects of stomatal physiology. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41, 55-77.
- MARCUM, K.B., ENGELKE, M.C., MORTON, S.J., WHITE, R.H. (1995): Rooting characteristics and associated drought resistance of zoysiagrass. *Agronomy Journal*, 87, 534-538.
- MAROCO, J.P., RODRIGUES, M.L., LOPES, C., CHAVES, M.M. (2002): Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought - metabolic and modelling approaches. *Functional Plant Biology*, 29, 451-459.
- MARTIN, B. & RUIZ-TORRES, N.A. (1992): Effects of water-deficit stress on photosynthesis, its components and component limitations, and on water use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology*, 100, 733-739.
- MCDANIEL, R.G. (1982): The physiology of temperature effects on plants. In: CHRISTIANSEN, M.N. & LEWIS, C.F. (szerk.): *Breeding Plants for Less Favourable Environments*. New York: Wiley, 13-45. p.
- MEDRANO, H., PARRY, M.A.J., SOCIAS, X., LAWLOR, D.W. (1997): Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. *Annals of Applied Biology*, 131, 491-501.

- MEHTA, P., JAJOO, A., MATHUR, S., BHARTI, S. (2010): Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on photosystem II in wheat leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48, 16-20.
- MGUIS, K., ALBOUCHI, A., ABASSI, M., KHADHRI, A., YKOUBI-TEJ, M., MAHJOUB, A., BRAHIM, N., OUERGHI, Z. (2013): Responses of leaf growth and gas exchanges to salt stress during reproductive stage in wild wheat relative *Aegilops geniculata* Roth. and wheat (*Triticum durum* Desf.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(5), 1453-1464.
- MITTLER, R., FINKA, A., GOLOUBINOFF, P. (2012): How do plants feel the heat? *Trends in Biochemical Sciences*, 37, 118-125.
- MOLNÁR, I., CSIZI, K., DULAI, S., DARKÓ, É., LEHOCZKI, E. (1998): Light dependence of thermostability of photosynthetic apparatus. In: GARAB, G. (Szerk.): *Photosynthesis: Mechanisms and Effects*. Dordrecht/Boston/London: Kluwer Academic Publishers. 2241-2244. p.
- MOLNÁR, I., GÁSPÁR, L., STÉHLI, L., DULAI, S., SÁRVÁRI, É., KIRÁLY, I., GALIBA, G., MOLNÁR-LÁNG, M. (2002): The effects of drought stress on the photosynthetic processes of wheat and of *Aegilops biuncialis* genotypes originating from various habitats. *Acta Biologica Szegediensis*, 46, 115-116.
- MOLNÁR, I., GÁSPÁR, L., SÁRVÁRI, É., DULAI, S., HOFFMANN, B., MOLNÁR-LÁNG, M., GALIBA, G. (2004): Physiological and morphological responses to water stress in *Aegilops biuncialis* and *Triticum aestivum* genotypes with differing tolerance to drought. *Functional Plant Biology*, 31, 1149-1159.
- MOLNÁR, I., LINC, G., DULAI, S., NAGY, E.D., MOLNÁR-LÁNG, M. (2007): Ability of chromosome 4H to compensate for 4D in response to drought stress in a newly developed and identified wheat–barley 4H(4D) disomic substitution. *Plant Breeding*, 126, 369-374.
- MOLNÁR-LÁNG, M., LINC, G., SUTKA, J. (1996): Transfer of the recessive crossability allele *kr1* from Chinese Spring into the winter wheat variety Martonvásári 9. *Euphytica*, 90, 301-305.
- MOLNÁR-LÁNG, M., LINC, G., LOGOJAN, A., SUTKA, J. (2000): Production and meiotic pairing behaviour of new hybrids of winter wheat (*Triticum aestivum*) × winter barley (*Hordeum vulgare*). *Genome*, 43, 1045-1054.
- MOLNÁR-LÁNG, M., KRUPPA, K., CSEH, A., BUCSI, J., LINC, G. (2012): Identification and phenotypic description of new wheat–six-rowed winter barley disomic additions. *Genome*, 5, 302-311.
- MORGAN, J.M. (1983): Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 34, 607-614.

- MORGAN, J.M. (1984): Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35, 299-319.
- MUJEEB-KAZI, A., ROSAS, V., ROLDAN, S. (1996): Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa* auct. non L.) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s.lat. x. *T. tauschii*; 2n=6x=42, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 43, 129-134.
- MUNEKAGE, Y., HASHIMOTO, M., MIYAKE, C., TOMIZAWA, K.I., ENDO, T., TASAKA, M., SHIKANAI, T. (2004): Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis. *Nature*, 429, 579-582.
- MUNNS, R. (2002): Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25, 239-250.
- MUNNS, R. (2005): Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist*, 167, 645-663.
- MUNNS, R. & TESTER, M. (2008): Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651-681.
- MUNNS, R., HARE, R.A., JAMES, R.A., REBETZKE, G.J. (2000): Genetic variation for improving the salt tolerance of durum wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 51, 69-74.
- MUNNS, R., JAMES, R.A., LAUCHLI, A. (2006): Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1025-1043.
- MUNNS, R., JAMES, R.A., ISLAM, S., COLMER, T.D. (2011): *Hordeum marinum*-wheat amphiploids maintain higher leaf K^+ : Na^+ and suffer less leaf injury than wheat parents in saline conditions. *Plant and Soil*, 348, 365-377.
- MUNNS, R., JAMES, R.A., XU, B., ATHMAN, A., CONN, S.J., JORDANS, C., BYRT, C.S., HARE, R.A., TYERMAN, S.D., TESTER, M., PLETT, D., GILLIHAM, M. (2012): Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na^+ transporter gene. *Nature Biotechnology*, 30, 360-364.
- MURANAKA, S., SHIMIZU, K., KATO, M. (2002): Ionic and osmotic effects of salinity on single-leaf photosynthesis in two wheat cultivars with different drought tolerance. *Photosynthetica*, 40(2), 201-207.
- MURATA, Y. (1981): Dependence of the potential productivity and efficiency in solar energy utilization on leaf photosynthetic capacity in crop species. *Japanese Journal of Crop Science*, 50, 223-232.

- MURATA, N., MOHANTY, P.S., HAYASHI, H., PAPAGEORGIOU, G.C. (1992): Glycinebetaine stabilizes the association of extrinsic proteins with the photosynthetic oxygen-evolving complex. *FEBS Letters*, 296, 187-189.
- MURATA, N., TAKAHASHI, S., NISHIYAMA, Y., ALLAKHVERDIEV, S.I. (2007): Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1767, 414-421.
- MÜLLER, M. & SANTARIUS, K.A. (1978): Changes in chloroplast membrane lipids during adaptation of barley to extreme salinity. *Plant Physiology*, 62, 326-329.
- MÜLLER, P., XIAO-PING, L., NIYOGI, K.K. (2001): Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 125, 1558-1566.
- NAGY, Z. & GALIBA, G. (1995): Drought and salt tolerance are not necessarily linked: a study on wheat varieties differing in drought resistance under consecutive water and salinity stresses. *Journal of Plant Physiology*, 145, 168-174.
- NANJO, T., KOBAYASHI, M., YOSHIBA, Y., WADA, K., TSUKAYA, H., KAKAUBARI, Y., YAMAGUCHISHINOZAKI, K., SHINOZAKI, K. (1999): Biological functions of proline in morphogenesis and osmotolerance revealed in antisense transgenic *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 18, 185-193.
- NASH, D., MIYAO, M., MURATA, N. (1985): Heat inactivation of oxygen evolution in photosystem II particles and its acceleration by chloride depletion and exogenous manganese. *Biochimica et Biophysica Acta*, 80, 127-133.
- ORSZÁGOS VÍZÜGYI FŐIGAZGATÓSÁG. Internetes forrás: <https://www.vizugy.hu/index.php?programelemid=108&module=archivum> (2018. 01. 18.)
- OSMOND, C.B., AUSTIN, M.P., BERRY, J.A., BILLINGS, W.D., BOYER, J.S., DACEY, W.J.H., NOBEL, P.S., SMITH, S.D., WINTER, E. (1986): Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience*, 37, 38-48.
- PARIDA, A.K., DAS, A.B., MITTRA, B. (2003): Effects of NaCl stress on the structure, pigment complex composition, and photosynthetic activity of mangrove *Bruguiera parviflora* chloroplasts. *Photosynthetica*, 41, 191-200.
- PENG, Y., XU, C., XU, L., HUANG, B. (2012): Improved heat tolerance through drought preconditioning associated with changes in lipid composition, antioxidant enzymes, and protein expression in kentucky bluegrass. *Crop Science*, 52, 807-817.
- PFANZ, H., VODNIK, D., WITTMANN, C., ASCHAN, G., BATIC, F., TURK, B., MACEK, I. (2007): Photosynthetic performance (CO₂-compensation point, carboxylation efficiency, and net photosynthesis) of timothy grass (*Phleum pratense* L.) is affected by elevated

- carbon dioxide in postvolcanic mofette areas. *Environmental and Experimental Botany*, 61, 41-48.
- POUSTINI, K., SIOSEMARDEH, A., RANJBAR, M. (2007): Proline accumulation as a response to salt stress in 30 wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54, 925-934.
- QADOS, A.M.A. (2011): Effect of salt stress on plant growth and metabolism of bean plant *Vicia faba* (L.). *Journal of Saudi Society of Agricultural Sciences*, 10(1), 7-15.
- QIN, J., DONG, W.Y., HE, K.N., YU, Y., TAN, G.D., HAN, L., DONG, M., ZHANG, Y.Y., ZHANG, D., LI, A.Z., WANG, Z.L. (2010): NaCl salinity-induced changes in water status, ion contents and photosynthetic properties of *Shepherdia argentea* (Pursh) Nutt. Seedlings. *Plant, Soil and Environment*, 56, 325-332.
- QIU, N., LU, Q., LU, C. (2003): Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophyll cycle in the salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica*. *New Phytologist*, 159, 479-486.
- RAISON, J.K., ROBERTS, J.K.M., BERRY, J.A. (1982): Correlation between the thermal stability of chloroplast (thylakoid) membranes and the composition and fluidity of their polar lipids upon acclimation of the higher plant, *Nerium oleander*, to growth temperature. *Biochimica et Biophysica Acta*, 688, 218-228.
- RHODES, D. & HANSON, A.D. (1993): Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44, 357-384.
- RIBEIRO, R.V., SANTOS, M.G., MACHADO, E.C., OLIVEIRA, R.F. (2008): Photochemical heat-shock response in common bean leaves as affected by previous water deficit. *Russian Journal of Plant Physiology: a Comprehensive Russian Journal on Modern Phytophysiology*, 55, 350-358.
- RINGEL, C., SIEBERT, S., WIENHAUS, O. (2003): Photometric determination of proline in quartz microplates: remarks on specificity. *Analytical Biochemistry*, 313, 167-169.
- ROMHELD, V. & KIRKBY, E.A. (2010): Research on potassium in agriculture: Needs and prospects. *Plant and Soil*, 335, 155-180.
- RUBAN, A.V. & HORTON, P. (1995): Regulation of nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 221-230.
- RUBAN, A.V., JOHNSON, M.P., DUFFY, C.D. (2012): The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1817, 167-181.
- RUMEAU, D., PELTIER, G., COURNAC, L. (2007): Chlororespiration and cyclic electron flow around PSI during photosynthesis and plant stress response. *Plant, Cell and Environment*, 30, 1041-1051.

- SAMSON, G. & BRUCE, D. (1995): Complementary changes in absorption cross-sections of photosystems I and II due to phosphorylation and Mg^{2+} -depletion in spinach thylakoids. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1232, 21-26.
- SCHREIBER, U. & BERRY, J.A. (1977): Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta*, 136, 233-238.
- SCHREIBER, U. & BILGER, W. (1987): Rapid assessment of stress effects on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements. In: TENHUNEN, J.D., CARARINO, F.M., LANGE, O.L., OECHEL, W.D. (szerk.): *Plant response to stress*. New York: Springer-Verlag. 27-53. p.
- SEEMANN, J.R., DOWNTON, W.J.S., BERRY, J.A. (1986): Temperature and leaf osmotic potential as factors in the acclimation of photosynthesis to high-temperature in desert plants. *Plant Physiology*, 80, 926-930.
- SHARKEY, T.D. & ZHANG, R. (2010): High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52, 712-722.
- SHARP, R.E. & DAVIES, W.J. (1989): Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. In: JONES, H.G., FLOWERS, T.L., JONES, M.B. (szerk.): *Plants Under Stress*. Cambridge: Cambridge University Press. 71-93. p.
- SHAVRUKOV, Y., GUPTA, N.K., MIYAZAKI, J., BAHU, M.N., CHALMERS, K.J., TESTER, M., LANGRIDGE, P., COLLINS, N.C. (2010): HvNax3—a locus controlling shoot sodium exclusion derived from wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*). *Functional & Integrative Genomics*, 10, 277-291.
- SHIKANAI, T. (2007): Cyclic electron transport around photosystem I: genetic approaches. *Annual Review of Plant Biology*, 58, 199-217.
- SHU, S., YUAN, Y., CHEN, J., SUN, J., ZHANG, W., TANG, Y., ZHONG, M., GUO, S. (2015): The role of putrescine in the regulation of proteins and fatty acids of thylakoid membranes under salt stress. *Scientific Reports*, 5:14390.
- SINGH, G. & CHAUDHARY, H. (2006): Selection parameters and yield enhancement of wheat (*Triticum aestivum* L.) under different moisture stress condition. *Asian Journal of Plant Sciences*, 5, 894-898.
- SMILLIE, R.M. & NOTT, R. (1979): Heat injury of leaves of alpine, temperate and tropical plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 6, 135-141.
- SOMERSALO, S. & KRAUSE, G.H. (1988): Changes in chlorophyll fluorescence related to photoinhibition of photosynthesis and cold acclimation of green plants. In: LICHTENTHALER, H.K. (szerk.): *Applications of chlorophyll fluorescence*. Dordrecht: Kluwer. 157-164. p.

- SPOLEN, W.G., SHARP, R.E., SAAB, I.N., WU, Y. (1993): Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials. In: SMITH, J.A.C. & GRIFFITHS, H. (szerk.): *Water Deficits. Plant Responses from Cell to Community*. Oxford: BIOS Scientific Publishers. 37-52. p.
- STAVRIDOU, E., HASTINGS, A., WEBSTER, R.J., ROBSON, P.R.H. (2016): The impact of soil salinity on the yield, composition and physiology of the bioenergy grass *Miscanthus × giganteus*. *Global Change Biology: Bioenergy*, 9, 92-104.
- STILLER, I., DULAI, S., KONDRÁK, M., TARNAI, R., SZABÓ, L., TOLDI, O., BÁNFALVI, Z. (2008): Effects of drought on water content and photosynthetic parameters in potato plants expressing the trehalose-6-phosphate synthase gene of *Saccharomyces cerevisiae*. *Planta*, 227, 299-308.
- SUDHIR, P. & MURTHY, S.D.S. (2004): Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. *Photosynthetica*, 42, 481-486.
- SUNDBY, C., MELIS, A., MAENPAA, P., ANDERSSON, B. (1986): Temperature-dependent changes in the antenna size of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta*, 851, 471-483.
- SUZUKI, N., RIVERO, R.M., SHULAEV, V., BLUMWALD, E., MITTLER, R. (2014): Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203, 32-43.
- SZABADOS, L., KOVÁCS, H., ZILBERSTEIN, A., BOUCHEREAU, A. (2011): Plants in extreme environments: importance of protective compounds in stress tolerance. *Advance in Botanical Research*, 57, 105-150.
- SZEGLETES, ZS., ERDEI, L., TARI, I., CSEUZ, L. (2000): Accumulation of osmoprotectants in wheat cultivars of different drought tolerance. *Cereal Research Communications*, 28, 403-410.
- SZOPKÓ, D., DARKÓ, É., MOLNÁR, I., KRUPPA, K., HÁLÓ, B., VOJTKÓ, A., MOLNÁR-LÁNG, M., DULAI, S. (2017): Photosynthetic responses of a wheat (Asakaze)-barley (Manas) 7H addition line to salt stress. *Photosynthetica*, 55, 317-328.
- TAKAHASHI, S., MILWARD, S.E., FAN, D.Y., CHOW, W.S., BADGER, M.R. (2009): How does cyclic electron flow alleviate photoinhibition in *Arabidopsis*? *Plant Physiology*, 149(3), 1560-1567.
- TANG, Y., WEN, X., LU, Q., YANG, Z., CHENG, Z., LU, C. (2007): Heat stress induces an aggregation of the light-harvesting complex of photosystem II in spinach plants. *Plant Physiology*, 143, 629-638.
- TARDIEU, F. (2012): Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *Journal of Experimental Botany*, 63, 25-31.

- TARDY, F. & HAVAUX, M. (1997): Thylakoid membrane fluidity and thermostability during the operation of the xanthophyll cycle in higher-plant chloroplasts. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1330, 179-193.
- TESKEY, R., WERTIN, T., BAUWERAERTS, I., AMEYE, M., MCGUIRE, M.A., STEPPE, K. (2014): Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. *Plant, Cell and Environment*, 38, 1699-1712.
- TESTER, M. & DAVENPORT, R.J. (2003): Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 91, 503-527.
- 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, 688-698.
- 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, 181-188.
- TIAN, F., WANG, W., LIANG, C., WANG, X., WANG, G., WANG, W. (2017): Overaccumulation of glycine betaine makes the function of the thylakoid membrane better in wheat under salt stress. *The Crop Journal*, 5, 73-82.
- TRENBERTH, K.E., JONES, P.D., AMBENJE, P., BOJARIU, R., EASTERLING, D., KLEIN TANK, A., PARKER, D., RAHIMZADEH, F., RENWICK, J.A., RUSTICUCCI, M., SODEN, B., ZHAI, P. (2007): In: SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K.B., TIGNOR, M., MILLER, H.L. (szerk.): *Observations: Surface and Atmospheric Climate Change. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge and New York: Cambridge University Press. 241-279. p.
- TURNER, N.C. (1986): Crop water deficits: a decade of progress. *Advances in Agronomy*, 39, 1-51.
- TÜRKÖSI, E., FARKAS, A., ARANYI, N.R., HOFFMANN, B., TÓTH, V., MOLNÁR-LÁNG, M. (2014): Improvement of the agronomic traits of a wheat–barley centric fusion by introgressing the 3HS.3BL translocation into a modern wheat cultivar. *Genome* 57, 601-607.
- TÜRKÖSI, E., CSEH, A., DARKÓ, É., MOLNÁR-LÁNG, M. (2016): Addition of Manas barley chromosome arms to the hexaploid wheat genome. *BioMed Central Genetics* 17:87.

- VAN KOOTEN, O. & SNELL, J.F.H. (1990): The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25, 147-150.
- VASS, I., STYRING, S., HUNDAL, T., KOIVUNEMI, A., ARO, E.M., ANDERSSON, B. (1992): Reversible and irreversible intermediate during photoinhibition of photosystem II: stable reduced QA species promote chlorophyll triplet formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89, 1408-1412.
- VODICKOVA, H. & ZAMECNIKOVA, B. (2011): Differences in proline content and osmotic potential in spring barley varieties grown under saline conditions. *Scientia Agriculturae Bohemica*, 42(2), 55-60.
- VON CAEMMERER, S. & FARQUHAR, G.D. (1981): Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153, 376-387.
- WANG, G.P., LI, F., ZHANG, J., ZHAO, M.R., HUI, Z., WANG, W. (2010): Overaccumulation of glycine betaine enhances tolerance of the photosynthetic apparatus to drought and heat stress in wheat. *Photosynthetica*, 48(1), 30-41.
- WANG, M. ZHENG, Q., SHEN, Q., GUO, S. (2013): The critical role of potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences*, 14, 7370-7390.
- WEN, X.G., QIU, N.W., LU, Q.T., LU, C.M. (2005): Enhanced thermotolerance of photosystem II in salt-adapted plants of the halophyte *Artemisia anethifolia*. *Planta*, 220, 486-497.
- WIDODO, H., PATTERSON, J.H., NEWBIGIN, E., TESTER, M., BACIC, A., ROESSNER, U. (2009): Metabolic responses to salt stress of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars, Sahara and Clipper, which differ in salinity tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 60, 4089-4103.
- WINGLER, A., LEA, P.J., QUICK, W.P., LEEGOOD, R.C. (2000): Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, 355, 1517-1529.
- WOLLMAN, F.A. (2001): State transitions reveal the dynamics and flexibility of the photosynthetic apparatus. *EMBO Journal*, 20, 3623-3630.
- YAMANE, Y., KASHINO, Y., KOIKE, H., SATOH, K. (1997): Increases in the fluorescence F_0 level and reversible inhibition of Photosystem II reaction center by high-temperature treatments in higher plants. *Photosynthesis Research*, 52, 57-64.
- YAMASHITA, T. & BUTLER, W.L. (1968): Inhibition of chloroplasts by UV-irradiation and heat-treatment. *Plant Physiology*, 43, 2037-2040.
- YAN, K., CHEN, P., SHAO, H., ZHAO, S., ZHANG, L., ZHANG, L., XU, G., SUN, J. (2012): Responses of photosynthesis and photosystem II to higher temperature and salt stress in Sorghum. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 198, 218-226.

- YAN, L., FU, D., LI, C., BLECHL, A., TRANQUILLI, G., BONAFEDE, M., SANCHEZ, A., VALARIK, M., YASUDA, S., DUBCOVSKY, J. (2006): The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 19581-19586.
- YANG, Y., JIANG, D.A., XU, H.X., YAN, C.Q., HAO, S.R. (2006): Cyclic electron flow around photosystem 1 is required for adaptation to salt stress in wild soybean species *Glycine cyrtoloba* ACC547. *Biologia Plantarum*, 50, 586-590.
- YORDANOV, I. (1992): Response of photosynthetic apparatus to temperature stress and molecular mechanisms of its adaptations. *Photosynthetica*, 26, 517-531.
- ZAHARIEVA, M., GAULIN, E., HAVAUX, M., ACEVEDO, E., MONNEVEUX, P. (2001): Drought and heat responses in the wild wheat relative *Aegilops geniculata* Roth: Potential interest for wheat improvement. *Crop Science*, 41, 1321-1329.
- ZHANG, J., NGUYEN, H.T., BLUM, A. (1999): Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany*, 50, 291-302.
- ZHANG, J.L., FLOWERS, T.J., WANG, S.M. (2010): Mechanisms of sodium uptake by roots of higher plants. *Plant and Soil*, 326, 45-60.
- ZHU, J.K. (2001): Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 6, 66-71.
- ZHU, J.K. (2003): Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 441-445.
- ZIVCAK, M., BRESTIC, M., BALATOVA, Z., DREVENAKOVA, P., OLSOVSKA, K., KALAJI, H.M., YANG, X., ALLAKHVERDIEV, S.I. (2013): Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. *Photosynthesis Research*, 117, 529-546.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A dolgozatom elkészítéséhez nyújtott segítségéért szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Dulai Sándornak, aki jelentős szakmai támogatást nyújtott tudományos tevékenységem elvégzéséhez.

Köszönöm a segítséget a martonvásári Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézetében dolgozó valamennyi munkatársának, akik a kutatásokhoz használt növényi anyagokat rendelkezésemre bocsátották.

Külön köszönettel tartozom Dr. Darkó Évának és Dr. Molnár Istvánnak a dolgozatban bemutatott kísérletek megvalósításához nyújtott segítségükért és szakmai tanácsaikért.

Végül szeretném kiemelni közvetlen munkatársaim, Prónay Judit és Tarnai Réka önzetlen segítségét, akik a kísérletekhez nyújtott szakmai útmutatásukon keresztül nagymértékben hozzájárultak a vizsgálatok sikeres elvégzéséhez.