Eltérő vízellátottságú termőhelyek hatása a Kékfrankos szőlőfajta (*Vitis vinifera* L.) vízháztartására, produkciójára és fotoszintetikus hőstabilitására

Doktori (PhD) értekezés

Zsófi Zsolt

Gödöllő
2009

A DOKTORI ISKOLA

MEGNEVEZÉSE: Szent István Egyetem Biológia Tudományi Doktori Iskola

TUDOMÁNYÁGA: Növényélettan, szőlészet

VEZETŐJE: PROF. DR. TUBA ZOLTÁN
Intézetvezető egyetemi tanár, az MTA doktora
Szent István Egyetem Mezőgazdaság és Környezettudományi Kar Növénytani és Ökofiziológiai Intézet

TÉMAVEZETŐ: DR. NAGY ZOLTÁN
Egyetemi docens, a mezőgazdasági tudomány kandidátusa
Szent István Egyetem Növénytani és Növényélettani Tanszék

TÁRSTÉMAVEZETŐ: DR. BÁLO BORBÁLA
Tudományos főmunkatárs, PhD
Károly Róbert Főiskola Szőlészeti és Borászati Kutatóintézete, Eger

……...	…….	……..
AZ ISKOLAVEZETŐ JÓVÁHAGYÁSA	A TÉMAVEZETŐ JÓVÁHAGYÁSA	A TÁRSTÉMAVEZETŐ JÓVÁHAGYÁSA

TARTALOMJEGYZÉK

JELÖLÉSEK ÉS RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE **7**

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK **9**

1.1 A TÉMA AKTUALITÁSA ÉS JELENTŐSÉGE 9
1.2. A KUTATÁS CÉLKITŰZÉSEI 11

2. A KUTATÁS IRODALMI HÁTTERE, MEGALAPOZÁSA **13**

2.1. KLÍMAVÁLTOZÁS ÉS FENNTARTHATÓ SZŐLŐTERMESZTÉS 13
2.2 A VÍZHIÁNY, A HAJTÁSNÖVEKEDÉS, A TERMÉSMENNYISÉG ÉS A MINŐSÉG KÖZÖTTI ÖSSZEFÜGGÉSEK 15
2.3. A VÍZHIÁNY, A SZTÓMAKONDUKTANCIA, A XILÉM-VEZETŐKÉPESSÉG ÉS A VÍZPOTENCIÁL KÖZÖTTI ÖSSZEFÜGGÉSEK 18
2.4. A VÍZHIÁNY HATÁSA A SEJT ÉS SZÖVET SZINTŰ SZABÁLYOZÁSRA: ELASZTIKUS ÉS OZMOREGULÁCIÓ 23
2.5. FOTOSZINTÉZIS ÉS HŐSTRESSZ 25

3. ANYAG ÉS MÓDSZER 29

3.1. A KÍSÉRLET ALÁ VONT TERÜLETEK LEÍRÁSA ÉS A KÍSÉRLET BEÁLLÍTÁSÁNAK KÖRÜLMÉNYEI 29
3.2. METEOROLÓGIAI ADATOK 32
3.3. ÉLETTANI MÉRÉSEK 32
3.3.1. Vízpotenciál, nyomás–térfogat görbék, gázcsere *32*
3.3.2. Klorofill a fluoreszcencia és hőstabilitás *34*
3.3.3. A pigmenttartalom meghatározása 36
3.4. A LOMBOZAT SZERKEZETÉNEK ÉS LEVÉLFELÜLETÉNEK MÉRÉSE, FENOLÓGIAI MEGFIGYELÉSEK 37
3.5. A TERMÉS MENNYISÉGI ÉS MINŐSÉGI ANALÍZISE 38
3.6. STATISZTIKAI ANALÍZIS 39

4. ÉVJÁRAT- ÉS TERMŐHELYHATÁSOK A SZŐLŐ (*VITIS VINIFERA* L. CV. KÉKFRANKOS) VÍZÁLLAPOTÁRA, GÁZCSERÉJÉRE, FENOLÓGIAI JELLEMZŐIRE, LOMBSZERKEZETI SAJÁTOSSÁGAIRAÉS A TERMÉS MENNYISÉGI, MINŐSÉGI PARAMÉTEREIRE **41**

4.1. EREDMÉNYEK 41

4.1.1. A kijelölt két terület klimatológiai jellemzése és a talajnedvesség változása 2003 és 2005 között *41*
4.1.2. A Kékfrankos szőlőfajta vízháztartási paramétereinek szezonális változása a három vizsgált évjáratban *45*
4.1.3. Gázcseremérések eredményei a vizsgált évjáratokban *48*
4.1.4. Fenológiai fázisok kezdete és tartama a két termőhelyen a vizsgált három évjáratban *50*
4.1.5. Lombszerkezeti felvételezések, termésmennyiség és borminőség *51*

4.2. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA 54

5. A TERMŐHELY, A HAJTÁSNÖVEKEDÉS, A LEVÉLFELÜLET, A GÁZCSERE ÉS A TERMÉS CUKORFOKÁNAK ÖSSZEFÜGGÉSEI **61**

5.1. EREDMÉNYEK 61

5.1.1. A termőhelyek és az évjárat klimatikus jellemzése, a termőhelyek vízellátottsága és a növények gázcseréjének intenzitása *61*

5.1.2. Az eltérő mértékű vízellátottság hatása a hajtásnövekedésre, a levélfelületre, a fürtön belül a bogyók nagyságának százalékos eloszlására, a fürtátlagtömegre és a bogyók cukortartalmára *61*

5.2. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA 69

6. A TERMŐHELY ÉS AZ ÉVJÁRAT HATÁSA A KÉKFRANKOS SZŐLŐFAJTA LEVELEINEK FOTOSZINTETIKUS HŐSTABILITÁSÁRA **73**

6.1. EREDMÉNYEK 73

6.1.1. A két termőhely klimatikus jellemzése a 2005-ben és 2007-ben *73*

6.1.2. A növények vízállapotának (napközi és hajnali vízpotenciáljának) és gázcsereparamétereinek szezonális változása *76*

6.1.3. Klorofill a fluoreszcencia 25 ^{o}C-on és változása a fokozatosan emelkedő hőmérséklet során *79*

6.1.4. Klorofill tartalom és a xantofill-ciklus pigmentjeinek „pool" mérete *82*

6.1.5. Sötétben (F_0) és telítési fényintenzitáson mért "steady-state" (F_s) fluoreszcencia hőmérséklet függése és kritikus hőmérséklet pontjai (T_c) *83*

6.2. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA 84

7.ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK **89**

8. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK **91**

9. ÖSSZEFOGLALÁS **93**

10. SUMMARY **95**

11. MELLÉKLETEK **97**

IRODALOMJEGYZÉK 97

KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS 119

JELÖLÉSEK ÉS RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

P_n nettó fotoszintézis

E transzspirációs ráta

g_s sztómakonduktancia, sztómavezető képesség

WUE_i vízhasznosítási együttható

PAR Photosynthetically Active Radiation = fotoszintetikusan aktív sugárzás

Ψ_m napközi vízpotenciál

Ψ_s hajtás (stem) vízpotenciál

Ψ_p hajnali vízpotenciál

PV Pressure-volume = nyomás-térfogat

TLP Turgor Loss Point = turgor vesztési pont

ε elasztikus modulus

π_{100} ozmotikus potenciál teljes turgornál

π_0 ozmotikus potenciál turgorvesztésnél

WSD Water Saturation Deficit = víztelítési hiány

RWC Relative Water Content = relatív víztartalom

TW Turgor Weight = telítési súly

DW Dry Weight = száraz súly

PRD Partial Rootzone Drying = részleges gyökérzóna szárítás

RDI Regulated Deficit Irrigation = programozott deficit öntözés

LLN Leaf Layer Number = levélrétegszám

PIL Percent of Interior Leaves = belső levelek százaléka

PIC Percent of Interior Clusters = belső fürtök százaléka

PSI egyes fotokémiai rendszer

PSII kettes fotokémiai rendszer

F_sT_c a steady-state fluoreszcencia kritikus hőmérsékleti pontja (fényadaptált levelek)

F_0T_c a kezdeti fluoreszcencia kritikus hőmérsékleti pontja (sötétadaptált levelek)

F_0 a sötétadaptált fotoszintetikus rendszerre jellemző kezdeti fluoreszcencia

F_m a sötétadaptált fotoszintetikus rendszerre jellemző maximális fluoreszcencia

F_m' a fényadaptált fotoszintetikus rendszerre jellemző maximális fluoreszcencia

F_s az adott fényintenzitás hatására kiváltott fluoreszcencia egyensúlyi szintje

F_v a sötét adaptálás után meghatározott változó fluoreszcencia ($F_v=F_m-F_0$)

F_v/F_m maximális v.optimális kvantumhatásfok

$\Delta F/F_m$' effektív kvantumhatásfok (Genty *et al*. 1989)

NPQ nem-fotokémiai kioltás ($F_m/F_{m'}-1$)

VAZ violaxanthin -antheraxanthin-zeaxanthin

Chl_{a+b} klorofill a+b

$Chl_{a/b}$ klorofill a/b

SE Standard Error = standard hiba

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK

1.1. A TÉMA AKTUALITÁSA ÉS JELENTŐSÉGE

A világ bortermelésében az úgynevezett „újvilági" területek (Ausztrália, Chile, Dél-afrika, Kalifornia stb.) egyre nagyobb mértékben részesednek. Fokozatos térnyerésük nem meglepő, hiszen a jó minőségű és nem utolsó sorban olcsó boraikkal, széles fogyasztói réteg számára ideális kínálatot nyújtanak. A versenyképes árak - elsősorban a kedvező éghajlati adottságok miatt - az olcsó előállítási költségeknek és a kiváló minőségnek köszönhetők. Nem elhanyagolható az a tény sem, hogy az újvilági szőlészetek hatalmas területeken gazdálkodnak, az ültetvények kialakítása és a szőlőfajták kiválasztása előre tervezetten, a kor technológiai feltételeinek és a piaci elvárásoknak megfelelően történik. Az is tény, hogy a szőlőtermesztés és bortermelés mögött hatalmas, „ipari" méretű kutatóbázis húzódik meg (Ausztrália: Csiro Plant Industry; Kalifornia: Robert Mondavi Institute), és a termelőkkel való intenzív kapcsolattartás nagyon hatékonnyá teszi a tudástranszfert.

Nyilvánvaló az is, hogy az újvilági borok fokozatos térnyerése más borok piaci pozícióját rontja. Európában, és elsősorban a szőlőtermesztés északi határához közel, a klimatikus adottságok miatt drágább a szőlőtermesztés. A klimatikus hatás elsősorban a kedvezőtlen évjárathatásokban nyilvánul meg, ami azt eredményezi, hogy nem lehet évről évre, megbízhatóan a mennyiségi és a minőségi kívánalmaknak megfelelni. Magyarországon ehhez hozzájárulnak még a kedvezőtlen birtokviszonyok, az elavult ültetvényszerkezet és az alacsony fokú gépesítettség, amelyek erősen rontják a hazai borok versenyképességét. Ez utóbbiak átalakítása, illetve pótlása idő és pénz kérdése, azonban a klimatikus viszonyokat nem lehet befolyásolni. A globális felmelegedéssel – bizonyos határokon belül - optimálisabbá válhatnak a feltételek a szőlőtermesztés számára a hűvös klímájú szőlőtermesztési területeken, de az is tény, hogy a klímaváltozás nagyon szélsőséges, nem kívánatos évjárathatásokat is eredményezhet.

Fölvetődik tehát a kérdés, hogy melyek azok az eszközök, amelyekkel növelni lehet a magyar borok hozzáadott értékét és ezáltal a versenyképességüket. A nagy tradíciókkal és történelmi hagyományokkal rendelkező európai bortermelő országokban számos olyan borvidék van (Bordeaux, Loire-völgy, Bourgogne, Rioja stb.), amelyek hallatán akaratlanul is a „jó bor" jut az ember eszébe. Ezeken a területeken több évszádos hagyományai vannak a bortermelésnek, ami egy jó marketing fogás is lehet a kereskedés során. Nyilvánvaló azonban az is, hogy a név hamar leértékelődik, ha nincs mögötte tartalom. Ezt a tartalmat a bor esetében a szőlő jelenti, aminek a minőségét az adott termőhely kényszerfeltételei alapvetően meghatározzák.

A termőhely (eredeti elnevezéssel élve „terroir”) koncepció Franciaországból származik, ami egy komplex megközelítése a szőlő- és bortermelésnek. Seguin (1988) megfogalmazása szerint a termőhely „…egy interaktív ökoszisztéma, egy adott helyen, magába foglalva a klímát, a talajt és a szőlőt.” Bár a termőhely-koncepcióval foglalkozó szakemberek, tudósok máig sem jutottak konszenzusra a termőhely pontos definícióját illetően, az bizonyos, hogy a klimatikus (elsősorban mezoklímatikus) viszonyok és a talajadottságok jelentős súllyal bírnak ebben a rendszerben. Jelen álláspont szerint az adott éghajlati körülmények a bor minőségét, a talajtípus, pedig a bor tipikus jellegét határozzák meg. A termőhely garancia lehet magas minőségű, egyedi borok előállítására különböző évjáratokban is. Ebből a szempontból kulcsfontosságú az optimális termőhely – fajta kombináció kialakítása. Ehhez azonban tudni kell, hogy a fajta hogyan viselkedik ökofiziológiai és érésdinamikai szempontból eltérő környezeti feltételek alatt, illetve, hogy az adott termőhely kényszerfeltételei milyen szezonális dinamikát mutatnak. A dolgozat a termőhely koncepció e szegmensével foglalkozik. A termőhely fajtára gyakorolt hatásának vizsgálata azért is indokolt, mert a globális felmelegedéssel szélsőségesen száraz évjáratok is előfordulhatnak. Ezért a fajta fiziológiai válaszreakcióinak ismerete segítséget nyújthat akár egy költségtakarékos öntözési terv kialakításához is.

A téma aktualitását az is erősíti, hogy a vizsgálatok egy olyan fajtán történtek (*Vitis vinifera* L. cv. Kékfrankos, convarietas orientalis változatcsoport), amelyik az Egri borvidék zászlósborának, az Egri Bikavérnek legfontosabb alkotóelemét képezi. Mivel ezt a szőlőfajtát csak a közép-európai térségben termesztik üzemi méretekben, ízvilága (a termőhelyhatás mellett) jó alapot nyújthat az egyedi, magas minőségű borok előállításához.

1.2. A KUTATÁS CÉLKITŰZÉSEI

A kutatómunka során, az Egri borvidéken két (Eger-Kőlyuktető – síkvidéki; Eger-Nagyeged hegy – meredek hegyoldal), egymástól eltérő vízellátottságú és egymáshoz közel eső termőhelyen lévő Kékfrankos (*Vitis vinifera* L. cv. Kékfrankos) ültetvény összehasonlítása kapcsán az alábbi kérdésekre kerestük a választ:

1. A termőhely és évjárat viszonylatában:
   ***a*)** A két termőhely klimatikus jellemzői között van-e különbség, és ha van, több, egymáshoz viszonyított különböző évjáratban is megőrzik-e ezeket a különbségeket?
   ***b*)** Megőrzi-e a jellegzetességét a két termőhely a különböző évjáratokban az ott lévő Kékfrankos fajta élettani folyamatainak, vegetatív növekedésének, a termés mennyiségének és minőségének szempontjából? Hogyan viszonyul egymáshoz az évjárat és a termőhely az említett paraméterek kapcsán?
2. A Kékfrankos fajta vízhiányra adott élettani válaszai kapcsán:
   a) A Kékfrankos szőlőfajta milyen termőhelyi és szezonális válaszreakciókat ad a gázcsere-paraméterek és vízháztartás szempontjából? A Kékfrankos szőlőfajta hogyan reagál az eltérő vízellátottságra?
   b) Melyek azok a fiziológiai és klimatikus paraméterek, amelyekkel termőhelyeket jól lehet jellemezni?
3. Milyen hatással van a termőhely és az évjárat a fenofázisok megjelenésének idejére és hosszára?
4. Van-e a termőhelynek szerepe a lombszerkezet kialakításában és ez befolyásolja-e a termés cukorfokát?
5. A Kékfrankos fajta fotoszinézisének hőstabilitása kapcsán:
   a) Hogyan befolyásolja a termőhely és az évjárat a Kékfrankos szőlőfajta fotoszintézisének (a PSII reakciócentrumának) hőmérsékleti stabilitását? A környezeti faktorok közül melyek azok, amelyek konkrétan, kimutatható hatással vannak a hőstabilitásra?
   b) Kimutatható-e szezonális változás a hőstabilitás mértékét jelző paraméterek kapcsán?

2. A KUTATÁS IRODALMI HÁTTERE, MEGALAPOZÁSA

2.1. KLÍMAVÁLTOZÁS ÉS FENNTARTHATÓ SZŐLŐTERMESZTÉS

A szőlő termésének minőségi paramétereit és mennyiségét számos tényező befolyásolja. Ezen tényezők maga a szőlőfajta, a környezeti feltételek és a termesztési technológia. A környezeti feltételeket az uralkodó klíma, a talajadottságok és a domborzati jellemzők alkotják (Köniğer *et al.* 2003; van Leeuwen és Seguin 2006). Egy adott termesztési területen a talajtípus, a domborzati jellemzők és a szőlészeti technológia nem változik évről évre, ezért a minőséget befolyásoló legfontosabb tényező az uralkodó klíma (Tonietto és Carbonneau 2004; Downey *et al.* 2006). A nagyüzemi szőlőtermesztés hőmérsékleti határait a 9-21 ^{o}C izotermák képviselik. E fölött és alatt a környezeti feltételek (hőmérséklet és csapadék) nem teszik lehetővé a szőlő gazdaságos termesztését. Magyarország a szőlőtermesztés északi határához közel, a 45.5-48.5 szélességi fokok között helyezkedik el. Az átlagos csapadékmennyiség 500-600 mm/év, és a jellemző éves középhőmérséklet 9-11 ^{o}C között ingadozik, ami alapján a mérséklet övön belül a hűvös klímájú szőlőtermesztési területekhez tartozik (Kozma 1991). Ezek a körülmények a szőlőnövény számára megfelelő hőmérsékleti feltételeket és vízellátottságot biztosítanak. Az éghajlati paraméterek azonban a most már tényként kezelt globális klímaváltozás következtében eltolódhatnak az arid típusú területek jellemzői felé, vagy szélsőségek között mozoghatnak (IPCC 2001; Schultz 2000, 2007), ami az élővilágra ható ökológiai kényszerfeltételek megváltozásával jár. A légköri CO_2 koncentrációjának emelkedése egyre erősebb üvegházhatást okoz, aminek következtében egy adott térség hőmérsékleti és csapadékviszonyai erősen megváltozhatnak. A légköri szén-dioxid szint kétszeresére történő emelkedése következtében a talaj nedvességtartalma a mediterrán területeken közel 70 %-kal, a hűvösebb szőlőtermesztési területeken 20-50 %-kal lenne kevesebb (Stigliani és Salomons 1992). A klímaváltozás egy adott térségben uralkodó makroklimatikus viszonyok megváltozását vonja maga után. Ez a mediterrán típusú és más száraz területeken a megszokottnál kevesebb csapadékmennyiséget, magasabb hőösszeget és erősebb légköri aszályt eredményezhet (Schär *et al*. 2004**;** Chartzoulakis és Psarras 2005). A hűvösebb szőlőtermesztési területeken szintén jelentkezik a klímaváltozás hatása. Ez elsősorban a megszokott éghajlati jellemzőkhöz képest szélsőséges időjárási elemek gyakoribb megnyilvánulásában fog érvényre jutni, ami különösen erős lesz a közép-európai régióban (Schultz 2000, 2007). A magasabb átlaghőmérséklet és a csapadékhiány számos gazdasági és szőlőtermesztési problémát von maga után. Növekedhetnek a termelés költségei és bizonyos borvidékek elveszíthetik a rájuk jellemző „tipikusságot". Ez egyrészt a klimatikus feltételek megváltozásának, másrészt az ennek hatására bekövetkezett fajtaszerkezet váltásnak köszönhető (Schultz 2007). A kedvezőtlen környezeti feltételek ellensúlyozására számos

termesztési technológiát alkalmaznak. A lecsökkent csapadékmennyiségnek, a talaj alacsonyabb nedvességtartalmának, valamint a talaj gyors kiszáradásának pótlására, illetve megelőzésére a takarónövények telepítése (Monteiro és Lopes 2006), megfelelő fajta és fajta /alany kombinációjának a választása (Soar *et al.* 2006a) és a különböző öntözési technikák használata lehet a megoldás. Az öntözési technikáknak alkalmazásánál és a rendszer kiépítésénél alapvető cél a kijuttatott víz magas hasznosulása és a minőségi, mennyiségi elvárások figyelembe vétele. Ezek alapján az elmúlt évek kutatási eredményeiből a részleges gyökérzóna szárítás (Partial Rootzone Drying, PRD) és a szabályozott deficitöntözés (Regulated Deficit Irrigation, RDI) emelhetők ki (Dry *et al*. 2000, 2001; Cifre *et al*. 2005; de Sousa *et al*. 2005; dos Santos *et al*. 2007; Soar és Loveys 2007). Az elsőként említett öntözési módszer alkalmazása során a növény gyökérrendszerének csak egyik oldalát öntözik. A maradék rész a vízhiány hatására abszcizinsavat (ABA) termel, ami a xilémen keresztül a levelekbe jutva a sztómák záródását okozza, és növeli a vízfelhasználás hatékonyságát, így annak számszerűsített értékét a vízhasznosítási együtthatót is (Water Use Efficiency = WUE). A második technika esetében a szőlőnövény fenofázisaiban fellépő eltérő vízigényt veszik figyelembe. Ennek segítségével szabályozni lehet a vegetatív növekedést, valamint a termés mennyiségét és minőségét. Az öntözési programok kialakításában és kivitelezésében hasznos segítséget nyújthatnak a szőlő egyes fiziológiai paramétereinek monitorozása (Cifre *et al.* 2005; Patakas *et al.* 2005), vízhasznosítási modellek használata (Pellegrino *et al.* 2006) és az adott terület földrajzi információs rendszere (Geographic Information System = GIS) (Riquelme és Ramos 2005).

A szőlőtermesztés hűvösebb területein a csapadék mennyisége több és a hőmérséklet alacsonyabb értékeket mutat, mint a szárazabb területeken. A melegebb éghajlati területekkel ellentétben itt nem állandósul egész évben az erős vízhiány. Inkább jellemző az, hogy a területek egy része jó, másik része pedig - topoklimatikus és edafikus okok miatt - kevésbé jó vízellátottságú. Az egyik legnagyobb problémát itt az évjárathatás jelenti, ami veszélyezteti a termés biztonságát, növelheti a termelési költségeket, és így a borok versenyképességét ronthatja. Mivel az enyhe és közepes erősségű vízhiány a bor minőségi és érzékszervi paramétereire jó hatással van, valamint az eltérő talajtípusok eltérő karakterű borokat eredményeznek, a hűvösebb szőlőtermesztési területeken a termőhely („terroir") szelekció egyik fontos alapja a minőségi borkategóriának (van Leeuwen és Seguin 2006; Zsófi *et al.* 2009a). A klímaváltozás hatása itt is elkerülhetetlen hatással lesz a csapadék mennyiségére és eloszlására, ami szélsőségesen száraz éveket is eredményezhet (Schultz 2000). Ez a tény méginkább indokolja a termőhelyek és az adott fajta kölcsönhatásának vizsgálatát. A termőhelyszelekciós stratégia mellett lehetséges további módszerek a minőség javítására és a kedvezőtlen környezeti hatások csökkentésére a megfelelő művelésmód alkalmazása (Cavallo *et al.*

2001; González-Neves *et al*. 2004), a megfelelő szüreti időpont megválasztása (Downey *et al*. 2006), a helyi fajták használata (Gál 2006), a táplálóöntözés (Bravdo és Hepner 1987a) és a precíziós zöldmunka (Smart és Robinson 1991).

2.2 A VÍZHIÁNY, A HAJTÁSNÖVEKEDÉS, A TERMÉSMENNYISÉG ÉS A MINŐSÉG KÖZÖTTI ÖSSZEFÜGGÉSEK

A vízhiánynak a szőlő vegetatív részeinek növekedésére, a termés mennyiségére és minőségére gyakorolt hatását számos kutató tanulmányozta (Smart és Coombe 1983; Bravdo és Hepner 1987a, b). A kísérletek eredményei egyöntetűen azt mutatják, hogy a jó vízellátottság kedvező hatást gyakorol a növény vízállapotára (Grimes és Williams 1990; Bálo *et al.* 1998; Araujo *et al*. 1998; Pire és Ojeda 1998), ami lehetővé teszi a produktivitás biztonságát. Az öntözésnek a szőlő vegetatív részein bekövetkező legjellemzőbb hatása az erőteljesebb hajtásnövekedés és a levélfelület növekedése (Bálo *et al.* 1998, 2000). Azonban, az enyhe vízhiány is már gátló hatást gyakorol a vegetatív növekedésre, ami csökkent levélfelületet, rövidebb internódiumokat és egyben ritkább lombozatot eredményez (Hsiao 1973; Ginestar 1998; Pellegrino *et al.* 2005; Zsófi *et al.* 2009a). Ez a növényi kórokozók (gombás fertőzések) elleni védekezésben és a lombozat fényhasznosításának hatásfokában fontos szerepet játszhat. A kedvező vízellátottság hatására a szőlő kétszeres termést is hozhat (Smart *et al.* 1974), ugyanakkor a nem megfelelő vízellátottság csökkent termésmennyiséget és minőséget eredményez (Alexander 1965; Buttrose 1974; Hardie és Considine 1976). Ausztráliában rizling fajtákon végzett kísérletek során igazolták, hogy öntözés hatására a vegetatív részek erőteljesebben növekedtek, és a termés mennyisége is nagyobb lett (McCarthy és Coombe 1985). A vízhiánynak a rügyek termékenységére gyakorolt hatására vonatkozóan ellentmondásos eredmények születtek. Erős vízhiány hatására csökkenhet a rügyek termékenysége (Buttrose 1974). Smart *et al.* (1974) szerint viszont, a mérséklet vízdeficit növelheti is a rügyek termékenységét. Ez a vízhiány miatt kialakult ritkább lombozattal van kapcsolatban, ugyanis a ritkább lombozat miatt megváltoznak a lombozaton belüli fényviszonyok (növekszik a fényáteresztő képesség), ami növeli a rügytermékenységet (May 1965). Matthews *et al.* (1987) kimutatták, hogy a vegetációs időszak korai szakaszában a kisebb vízellátottság jobban csökkenti a termés mennyiségét, mint a kései szakaszban fellépő vízhiány. Ugyanakkor Rühl és Alleweldt (1985) megállapították, hogy a bogyó fejlődésének kezdeti és kései szakaszában az öntözött és a kontroll növények között nem, vagy csak kis mértékű különbség volt észrevehető.

Az eltérő vízellátottság hatására kialakult termésbeli különbségeket elsősorban a bogyónagyságban és - ennek következtében - a fürt átlagtömegben fellépő eltérések idézik elő. A vízhiány bogyónagyságra gyakorolt hatása nyilvánvaló: a bogyófejlődés bármelyik szakaszában

fellépő vízhiány csökkenti a szüreti időpontban mérhető bogyónagyságot. A vízhiány elsősorban a bogyónövekedés kezdeti szakaszában érezteti hatását, tehát ebben az időszakban fellépő vízdeficit nagyobb befolyást gyakorol a végleges bogyóméretre, mint a kései (érési) időszakban jelentkező vízhiány (Matthews *et al*. 1987). A szőlő a fenofázisától függően különböző mértékben igényli a vizet. Tapasztalatok szerint a virágzás és a kötődés időszaka alatt az optimális víztartalommal rendelkező talaj elősegíti a bogyó jó kötődését és sejtszerveződését (van Zyl 1984). A szüret előtt néhány héttel kialakult enyhe vagy közepesen erős vízhiány viszont jótékony hatással van a gyümölcs érésére és ezáltal a bor minőségére is (Hepner *et al*.1985). Ez a hatás valószínüleg a vegetatív raktárok csökkenésének tulajdonítható, aminek következtében nő a gyümölcs raktározó kapacitása.

A mennyiségi mutatók mellett nyilvánvalóan a termés megfelelő minősége is alapvető követelmény. A minőségi paraméterek, mint a cukortartalom, a savtartalom, és - a vörös borok esetében - a fenolos komponensek (katechin, tannin, összes polifenol, antocianin) mennyisége szoros összefüggést mutat a növény és a talaj vízállapotával. Az erős szárazság a kisebb fotoszintetikus aktivitás miatt csökkenti a gyümölcs cukortartalmát (Santesteban és Royo 2005). A vízellátottság növekedésével emelkedik a CO_2 fixáció intenzitása és ezáltal a gyümölcs cukortartalma is (Matthews és Anderson 1988). Ugyanakkor van Leeuwen és Seguin (1994) eredményei azt igazolják, hogy a bogyó nagysága alapvetően befolyásolja a cukorkoncentrációt a fürtökben. Kimutatták, hogy a nagyobb bogyókban azonos fürtön belül kisebb a cukortartalom, mint a kisebb bogyókban, valószínűleg a nagyobb hígulási arány miatt. A vízhiány a fotoszintézis szabályozása mellett indirekt módon is befolyásolhatja a termés cukortartalmát. A csökkent vízellátottság megváltoztatja a vegetatív és generatív növényi részek mennyiségét és arányát, csökkent levélfelületet eredményezhet, és így megnöveli a lombozaton belüli fényhasznosulást (Candolfi–Vascellanos és Coblet 1990; Dokoozlian és Kliewer 1996). Ezzel párhuzamosan a hajtásnövekedés nem lép fel potenciális „versenytársként" a fürttel szemben, tehát a levelek által megtermelt asszimilláták nem a hajtásnövekedést szolgálják, hanem a gyümölcsbe vándorolnak. A csökkent vegetatív növekedés és levélfelület mellett a terhelés (termésmennyiség) is csökken a kisebb bogyónagyságnak köszönhetően. Ennek hatására a lombozatnak egy kisebb „térfogatot" kell kiszolgálnia, ami egy magasabb cukorkoncentrációt eredményezhet (Edson *et al.* 1993; Dokoozlian és Hirschfelt 1995). A vízhiány következtében kialakult magasabb cukorfok nem csupán a lombozat szerkezeti változásaiban és a „sink-source" arányok megváltozásában kereshető. Lehetséges, hogy szárazságstressz hatására az asszimilláták növényen belüli eloszlása megváltozik (Yakushiji *et al*. 1998), aminek eredménye a termés nagyobb cukorfoka.

Vörös borok esetében a megfelelő cukorfok mellett a fenolos komponensek koncentrációja és jellege („fenolos érettség") is fontos szerepet játszik a minőség alakításában. Kémiai szempontból ezeket a vegyületeket három csoportra oszthatjuk (Eperjesi *et al.* 1998; Gawel 1998):

(1) *nem flavonoid-fenolok,* amelyek elsősorban a borok illat, aroma összetevőiért (fenolsavak, pl. fahéjsav), valamint a növények immunválaszaiért (stilbének, pl. rezveratrol) felelősek;

(2) *flavonoid-fenolok*, amelyek a borok színanyagait (antocianinok, pl. malvidin, peonidin), strukturáját, fanyarságát (3-flavanolok, pl. katechinek, proanthocianin oligo- és polimerek) és kesernyésségét (flavonok, pl. quercetin, myricetin) befolyásolják;

(3) *tannin fenolok,* amelyek a borok fanyarságára, harmóniájára vannak hatással (procianidinek, pl. katechin di-, tri-, oligo- és polimerek).

Ezeknek a vegyületeknek megfelelő kompozíciója, koncentrációja és polimerizációs foka előnyösen befolyásolják a borok élvezeti értékét. A fenolos komponensek a szőlőbogyóban döntően a héjban és a magvakban helyezkednek el. Koncentrációjuk számos környezeti faktortól (hőmérséklet, vízellátottság, napfénytartam, páratartalom, UV sugárzás) és az alkalmazott termesztési technológiától is függ (Gonzales-Neves *et al*. 2004; Downey *et al.* 2006). A fenolos komponensek esetében is elfogadott az a hipotézis, miszerint a kisebb bogyónagyság (hasonlóan a cukorkoncentrációhoz) nagyobb koncentrációját eredményezi ezeknek a kémiai alkotóelemeknek (Singleton 1972). Ez annak köszönhető, hogy csökken a bogyóhús héjhoz viszonyított aránya. A vízhiány így a bogyóméretre gyakorolt hatásával indirekt módon befolyásolhatja, azaz emelheti a fenolos komponensek koncentrációját (Matthews és Anderson 1988; Kennedy *et al*. 2002; Ojeda *et al*. 2002). Az elmúlt időszak kutatásai azonban kimutatták, hogy bár a bogyóméret és a fenolos komponensek koncentrációja között van összefüggés, a vízhiányos és a nem vízhiányos növények ugyanolyan nagyságú bogyóinak héj/bogyóhús aránya is különbözik egymástól. Nevezetesen, a vízhiányos bogyók nagyobb relatív héjtartalommal rendelkeznek, mint az öntözött szőlő ugyanazon nagyságú bogyói, ami egyben magasabb antocianin és tannin koncentrációt eredményez (Roby *et al*. 2004; Roby és Matthews 2004). Castellarin *et al.* (2007) is alátámasztották, hogy nem csupán a bogyónagyság indirekt hatása befolyásolja a fenolos komponensek koncentrációját. Eredményeik azt mutatják, hogy az antocianinok szintéziséért felelős gének a szárazságstresszelt szőlő bogyóhéjában nagyobb mértékben expresszálódnak, tehát a vízhiány direkt módon befolyásolja ezen molekulák koncentrációját. A szárzságstressz azonban nem csupán pozitív hatással lehet a fenolos komponensek koncentrációjára. A vízhiány túlzott erőssége, hossza és nem megfelelő fenológiai időpontja negatív módon is befolyásolhatja a bogyóhéj fenolos anyagainak kompozícióját, koncentrációját és polimerizációs fokát. A bogyók színeződése (zsendülése) előtt fellépő erős vízhiány szignifikánsan csökkentette a proantocianinok és antocianinok bioszintézisét a

zsendülés utáni időszakban fellépő erős vízhiányhoz képest. Ugyanakkor a 3-flavanol és a proantocianin molekulák polimerizációs foka magasabb volt bármilyen mértékű és időpontban fellépő vízhiányos állapot esetében (Ojeda *et al*. 2002). A bogyó nem optimális „fenolos érettsége" nagymértékben ronthatja borok élvezeti értékét.

A szőlő vegetatív növekedése, terméshozama és a termés minősége szoros összefüggésben van a növény vízellátottságával. Az eltérő produktivitás és minőségi jellemzők mögött meghúzódó biokémiai folyamatok intenzitása és jellege nagymértékben függhet a fajtától és természetesen az aktuális vízállapottól.

2.3. A VÍZHIÁNY, A SZTÓMAKONDUKTANCIA, A XILÉM-VEZETŐKÉPESSÉG ÉS A VÍZPOTENCIÁL KÖZÖTTI ÖSSZEFÜGGÉSEK

A szőlő vízállapota és produktivitása egymástól elválaszthatatlan jellemzők. A megfelelő mennyiségű víz jelenléte vagy hiánya alapvetően befolyásolja az élettani folyamatokat, így a fotoszintézis intenzitását is (Loveys 1984). Downton *et al.* (1987) eredményei alapján a vízhiány csökkenti a levél fotoszintetikus aktivitását. A vízhiány növényre gyakorolt hatása kapcsán, a szárazanyag tartalom minőségi elemzésekor különbségek mutatkoztak a sejtstruktúra felépítésében szerepet játszó oldható szénhidrátok mennyiségi változásában is. Az oldható szénhidrátok koncentrációja közel 30 %-al csökkent a vízhiány következtében, a szárazanyagé viszont növekedett az egységnyi levélfelületre vonatkoztatva. Ez a jelenség a sejtfalba beépülő strukturszénhidrátok mennyiségének emelkedésével magyarázható (Williams és Grimes 1987).

A fokozatosan emelkedő vízhiány számos metabolikus folyamat megváltozását vonja maga után, amelyek a vízhiány erősségétől függően következnek be. Enyhe vízhiány hatására bekövetkező válasz a sejt-expanzió mérséklődése, a fehérjeszintézis csökkenése, a sztóma ellenállás növekedésével párhuzamosan a szénasszimiláció csökkenése (Taiz és Zeiger 1991). Erős szárazságstressz hatására a CO_2 fixálás mezofillumban lezajló biokémiai folyamatai is részlegesen vagy teljesen gátlódhatnak (Flexas *et al*. 2008), és a citoplazmában megnő az ozmoaktív molekulák vagy/és az anorganikus ionok koncentrációja a vízvisszatartás érdekében (Düring 1984; Patakas *et al.* 2002).

A fellépő vízhiány ellen a növény védekezni tud élettani folyamatainak megváltoztatásával. Az alkalmazkodási mechanizmusok során különböző stratégiák érvényesülhetnek. A mechanizmusok részfolyamatait tekintve a válaszreakcióknak széles skálája és variációja fordulhat elő, ami nagymértékben függ a szőlőfajtától és a stressz mértékétől (Düring és Scienza 1980; Carbonneau 1980; van Zyl 1987). Az alapján, hogy a szőlő milyen mértékben és hogyan próbálja a vízveszteséget korlátozni, alapvetően két stratégiát lehet megkülönböztetni (Smart és Coombe

1983; Schultz 1996; 2003; Chaves *et al.* 2002). Egyes szőlőfajták válaszreakcióik segítségével aktívan próbálják a vízveszteséget mérsékelni, ezzel szemben mások az alkalmazkodó képesség csaknem teljes hiányát mutatják. Ennek következtében vízháztartás és produkció szempontjából a két típus eltérő módon értékelhető. Az első esetben a növény a vízveszteséget korlátozó szabályozó mechanizmusoknak köszönhetően alacsony produkciós mutatókkal rendelkezik, ami egyben a talajban elérhető víz tartalékolásával jár együtt. A másik stratégia során a növény egy kisebb ellenállást jelent a víznek a talajból a légtérbe való juttatása során, ami a talaj hasznosítható vízkészleteinek a gyors kimerülésével járhat. Az ilyen növények intenzív és magas produkciót mutatnak, de ennek a következménye esetleg a növény pusztulása is lehet. A két típusba tartozó növényeknek nagymértékben különbözik a vízfelhasználás hatékonysága, aminek kialakulásában kulcsszerepet játszik az eltérő mértékű sztómaérzékenység. A sztómák központi szerepet töltenek be a növények gázcseréjében, így egyaránt befolyásolják a produkciót és a vízháztartást. A légcserenyílások átmérőjének változása szárazságstressz hatására a legkorábban fellépő rövidtávú (short-term) kontrollfolyamat (Jones 1998; Flexas *et al.* 1998; Flexas és Medrano 2002; Cifre *et al.* 2005). A sztómák nyitottsági állapotát számos tényező befolyásolhatja. Szabadföldön - ahol a szőlő esetében többnyire lassan alakul ki szárazságstressz - a talajban fokozatosan fellépő vízhiány következtében a gyökerek szignál molekulákat (abszcizinsav = ABA) kezdenek termelni. Ezek a molekulák a vízáramlással a levelekbe jutva sztómazáródást idéznek elő (Düring 1979; Chaves 2002), és a levelek vízállapota állandó marad (Gowing *et al.* 1990; Davies és Zang 1991; Socias *et al.* 1997; Pou *et al.* 2008). A fotoszintézis aktivitásának ritmusa napi viszonylatban maximum és minimum pontokat mutat, ami részben szoros összefüggésben van a sztómák nyitottsági állapotával. A szőlő esetében a CO_2-fixáció napi menetében mutatkozó délutáni csökkenés oka - más fás szárúakhoz hasonlóan (pl. *Quercus suber* L.) - még nem teljesen tisztázott. Még vita tárgya, hogy ezt teljes egészében a több fény, a magasabb hőmérséklet vagy a levél és a levegő között kialakult vízgőznyomás különbség eredményezi-e (Correia *et al.* 1995). Az a tény, hogy a délutáni depresszió az előbb említett tényezők optimális jelenléte ellenére is bekövetkezik, az abszcizinsav koncentráció növekedésének az elméletét támasztja alá (Gowing *et al.* 1993). Correia *et al.* (1995) nem mutattak ki azonban abszcizinsav koncentráció növekedést a xilémnedvben a kritikus időszakban, ami arra enged következtetni, hogy a sztómakonduktancia napi ritmusa a nap során megváltozott ABA-érzékenységnek köszönhető. Az érzékenység megváltozásának oka lehet a levegő páratartalmának és a levél vízállapotának a változása (Tardieu *et al.* 1993; Franks *et al.*1997), a xilémnedv lúgosságának (Wilkinson *et al.* 1998; Davies és Zhang 1991) vagy a kalcium koncentrációjának növekedése (Schurr *et al.*1992).

Az abszcizinsav közvetlen sztómazáródást indukáló hatása mellett a xilém vezetőképességének kavitációk okozta megváltozása is sztómazáródást okozhat (Salleo *et al.* 2000). A kavitációk kialakulása alapvetően két okra vezethető vissza. Kisebb mértékben szöveti sérülések okozhatják, megszakítva ezzel a xilémben lévő vízoszlop folytonosságát. Az esetek többségében azonban kialakulásukért a szállítónyalábokban fellépő és növekvő „negatív turgornyomás" felelős, ami a légkör növényre gyakorolt szívóhatása miatt alakul ki (Oertli 1989). A gyökerek által felvett víz levelek felé történő mozgása a felső végmozgató mellett nagymértékben függ a víztranszportot végző komponensek konduktivitásától. A zárvatermők vízszállító rendszerében a vízmozgás elsődleges hajtóereje a levelek transzspirációja. A kohéziós teória alapján (Böhm 1893) a xilémben a víz negatív nyomás alatt (tenzió) van. Ez a negatív turgornyomás szárazságstressz hatására nagyobb mértékű lesz nemcsak a xilémben, hanem a levél sejtjeiben is, ami embolizmusok kialakulását teszi lehetővé (Oertli 1989). A kavitációk kialakulása egyrészt befolyásolja a vízpotenciál értékét, másrészt csökkenti a xilém elemek konduktivitását, miközben sztómazáródást indukál, hogy visszafogja a transzspiráció mértékét további embolizmusok megelőzése érdekében (Sperry 1986; Schultz és Matthews 1988; Oertli 1993; Grace 1993; Lovisolo és Schubert 1998; Pou *et al.* 2008). A konduktivitást a kavitációs jelenség mellett a szállítóelemek átmérőjének változása is befolyásolja. Szőlőnövényen végzett vizsgálatok azt mutatták, hogy vízhiány hatására a xilém-elemek átmérője kisebb lett, ami a víztranszport mérséklését eredményezte. A xilém redukciója már kisebb mértékű, viszonylag hosszan tartó szárazságstressz esetén bekövetkezik, az embolizmusok ezzel szemben erősebb vízhiány hatására jelennek meg (Lovisolo és Schubert 1998). A két védekezési mechanizmus egymással összefügg. A kisebb átmérőjű edénynyalábok kevésbé érzékenyek kavitációra, így a xilém redukciója egyfajta védekezés a kavitáció kialakulása ellen, ami erősebb mértékben befolyásolhatja a fatest és egyben az egész növény működőképességét (Salleo *et al.* 1985). Egy a közelmúltban megjelent, szőlőnövénnyel (*Vitis vinifera* L.) kapcsolatos tanulmány szerint az embolizmusok megszűnésére irányuló „repair" mechanizmusokban kulcsfontosságú szerepet kap a talaj vízhiányának hatására termelődött abszcizinsav. Azt figyelték meg, hogy egy erős vízhiánynak kitett növénynek a vízpotenciálja az újraöntözés után már 5 órán belül visszaállt a stresszmentes állapotot jelző értékre. A transzspirációs ráta azonban az újraöntözés után csak 48 óra elteltével mutatta ugyanazokat az értékeket, amelyek a vízelvonás előtti állapotot jellemezték. Ez nagy valószínűséggel annak köszönhető, hogy a gyökerekből az újraöntözés után is folyamatosan a levelek felé áramlik a gyökerekben felhalmozódott reziduális ABA. Így a sztómákon keresztül egy folyamatos kontroll alatt tartva a transzspirációt az ABA elősegíti az embolizmusok fokozatos megszűnését (Lovisolo *et al*. 2008).

A levegő víztelítettsége, vízgőznyomása is befolyásolja a sztómák nyitottsági állapotát, bár az eltérő vízellátottságú növények és a különböző fajták sztómaérzékenysége a páratartalomra eltérő lehet (Düring 1976). Az erős vízhiánynak kitett szőlőnövények érzékenyebben reagáltak a levegő víztelítési hiányának változására, mint a nem vízhiányos növények (Düring 1976; Patakas *et al.* 2005). Ugyanakkor Pou *et al.* (2008) egy *Vitis* hibriden (Richter-110, *V. berlandieri* x *V. rupestris*) végzett vizsgálatai azt eredményezték, hogy a levegő páratartalmával szembeni nagyobb érzékenység csak az újraöntözés fázisa alatt jelentkezett az erősen vízhiányos növények leveleiben. Soar *et al.* (2006b) kimutatták, hogy a talaj magas vízellátottsága és a levegő alacsony vízgőznyomása mellett a Grenache szőlőfajta sztómaérzékenysége nagyobb, mint a Shiraz szőlőfajtáé. Az eltérő mértékű sztómareguláció szoros összefüggést mutatott a levélminták ABA koncentrációjával. Nevezetesen, a Grenache fajta levélmintáiban nagyobb ABA koncentrációt lehetett kimutatni, mint a Shiraz leveleiben. Ebben az esetben azonban az ABA molekulák nem a gyökérben szintetizálódtak, hanem zeaxanthin és violaxanthin intermediereken keresztül a levelekben.

Nyilvánvalónak tűnik az is, hogy a szárazságstressz során a levelek vízállapota (vízpotenciálja és relatív víztartalma) szoros összefüggést kell, hogy mutasson a talaj nedvességtartalmával (Hsiao 1973) és így a sztómakonduktanciával. A két paraméter közötti összefüggés azonban nagymértékben függ a genotípustól, a szárazságstressz mértékétől és kialakulásától, a tenyészterület nagyságától és a vízhiány alatt ható egyéb környezeti faktoroktól (Schulze és Hall 1982; Tardieu és Simonneau 1998; Tyree 1999).

A szőlőélettani kutatásokban a különböző vízellátottságot alapvetően három féle vízpotenciál értékkel szokták jellemezni (Choné *et al.* 2001). A *napközi vízpotenciál* (Ψ_m) méréseket a déli, kora délutáni órákban végzik el (Scholander 1965). Értékét természetesen befolyásolja a vízhiány, de a genotípus alapvetően meghatározza Ψ_m értékeit. A már korábban említett, a vízhiány kivédésére irányuló két stratégia szoros összefüggésben van a napközi vízpotenciál értékeinek értelmezésével. Azoknak a szőlőfajtáknak a Ψ_m értékei, amelyek passzívan tűrik a szárazságot, jó korrelációt mutatnak a talaj emelkedő vízhiányával. Ilyen fajták pl. a Cabernet sauvignon (Matthews és Anderson 1988) és a Shiraz (Schultz 2003; Soar *et al.* 2006b), amelyek -1.2 MPa nyomásnál kisebb (pozitívabb) értéknél stresszmentes, -1.2 és -1.5 MPa között közepes, -1.5 MPa értékeknél negatívabb tartományban erősen stresszelt állapotban vannak (Roby *et al.* 2004). Ezekkel ellentétben azok a szőlőfajták/fajok (pl. Grenache), amelyek valamilyen hatékony élettani mechanizmust (pl. sztómareguláció, ozmoreguláció) indítanak el az intenzív transzspiráció ellensúlyozására, úgynevezett „közel" izohidrikus tulajdonságot mutatnak (Socias *et al.* 1997;

Choné *et al.* 2001; Pou *et al.* 2008). Ezek a fajták/fajok képesek fotoszintetikus aktivitásukat limitálni anélkül, hogy napközi vízpotenciál értékeik szignifikánsan csökkennének (Tardieu és Simonneau 1998; Shultz 2003; Pou *et al*. 2008). Izohidrikus tulajdonságukat a talajban fellépő vízhiány miatt bekövetkezett sztómaregulációnak (Cifre *et al.* 2005; Pou *et al*. 2008; Zsófi *et al.* 2009a), a levegő alacsony páratartalma miatt a levélnyelekben és a hajtásokban kialakuló embolizmusoknak (Schultz 2003), valamint szintén a levegő magas víztelítési hiánya miatt a levelekben szintetizálódó ABA (Soar *et al.* 2006b) közvetlen hatásának köszönhetően fejthetik ki. Ezeknek a fajtáknak/fajoknak egyúttal magas a vízhasznosítási együtthatójuk is (Medrano *et al.* 2003, 2007; Pou *et al.* 2008).

Az úgynevezett *„stem" napközi vízpotenciált* (Ψ_s) nem transzspiráló leveleken mérik (Begg és Turner 1970**)**, és a teljes növény transzspirációjára, valamint a talaj és a talaj-gyökér vízvezető képességére enged következtetni (Choné *et al.* 2001). A mérés elkezdése előtt minimum egy órával a vizsgálni kívánt növény egyik levelét óvatosan egy teljesen ép műanyag zacskóba csomagoljuk, a levélnyélnél lezárjuk és megkötjük. Végezetül a levelet alufóliába csomagoljuk, hogy a fénytől is teljesen elzárjuk. Különböző szőlőfajtákon végzett kísérletek alapján azt lehet megállapítani, hogy a Ψ_s értékek nagyon erős korrelációt mutatnak a növények vízellátottságával, és egyúttal – ellentétben az Ψ_m értékekkel - a sztómakonduktancia és a transzspiráció nagyságával (Choné *et al.* 2001; Patakas *et al.* 2005).

A *hajnali vízpotenciál* (pre-dawn, Ψ_p) mérések eredményei gyakorlatilag közvetlenül mutatják a talaj nedvességtartalmát/vízpotenciálját. Az éjszaka folyamán a fényhiány következtében a légcserenyílások bezáródnak, és az intenzív transzspiráció minimálisra csökken. A növény fokozatosan „feltöltődik" vízzel, olyan szintig, hogy a növény és a talaj vízpotenciálja kiegyenlítődjön. Ojeda *et al*. (2002) eredményei alapján az enyhe és közepesen erős vízhiány -0.6 MPa értékig, az erős vízhiány pedig az ettől negatívabb tartományban jelentkezik. Eredményeik azt mutatják, hogy az enyhe vagy közepes vízhiány előnyös, az erős vízhiány pedig hátrányos hatást gyakorol a szőlő optimális fenolos érettségére.

Az irodalmi adatok tehát azt mutatják, hogy a szárazságstressz mértékének egyik legmegbízhatóbb mutatója a sztómakonduktancia (Medrano *et al*. 2002; Cifre *et al*. 2005; Pou *et al.* 2008) és a hajnali vízpotenciál értéke (Ojeda *et al.* 2002). A két paraméter érzékenységét tekintve megállapítható, hogy a sztómakonduktancia már kisebb talajnedvesség tartalom változásokra is reagál, ellentétben a hajnali vízpotenciál értékekkel (Pellegrino *et al*. 2005). A telítési fényintenzitáson mért sztómavezető képesség értékei erősebb összefüggést mutatnak a szárazság által indukált különböző fotoszintetikus folyamatok gátlásával, mint a napközi levél vízpotenciál

vagy a relatív víztartalom értékek. A szárazságstressz korai szakaszában a még viszonylag magas g_s értékeknél (<150 mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$) a ribulóz 1-5- biszfoszfát és az ATP tartalom már csökken, mutatva azt, hogy ezeknek a molekuláknak a regenerációja gátolt, de ez a jelenség tipikusan 100 és 50 mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$ g_s értékek között mutatkozik. Hasonló a helyzet a sztóma alatti CO_2 koncentrációjának (C_i) változásában is azzal a különbséggel, hogy a g_s csökkenés következtében kialakult alacsony C_i valószínűleg a metabolikus folyamatok részleges gátlódása miatt újra emelkedik (Flexas és Medrano 2002; Mouthinho-Pereira *et al.* 2004; Cifre *et al.* 2005). A szőlő esetében általánosságban elmondhatjuk, hogy a vízhiány következtében bekövetkezett sztómakonduktancia változás szoros korrelációt mutat a fotoszintézis legfontosabb részfolyamataival (aktuális nettó CO_2 fixálás, telítési fényintenzitáson mért maximális nettó CO_2 fixálás, fotoszintetikus elektrontranszport, Rubisco aktivitás). Ennek következtében a sztómavezető képesség egy általánosan használható indikátor paraméter, ami megbízhatóan jelzi a vízhiány mértékét. Ezek alapján a 150 mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$ feletti értékek enyhe vagy stresszmentes, a 150 – 50 mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$ közötti értékek közepesen erős, az 50 mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$ alatti értékek pedig súlyosan vízhiányos állapotot tükröznek (Flexas és Medrano 2002).

2.4. A VÍZHIÁNY HATÁSA A SEJT ÉS SZÖVET SZINTŰ SZABÁLYOZÁSRA: ELASZTIKUS ÉS OZMOREGULÁCIÓ

A sztómaregulációs folyamatok mellett a magasabb rendű növények más módon is próbálják a szárazság során fellépő vízvesztést korlátozni. A növekedés alapfeltétele a turgor állapot fenntartása. A szárazságstresszre a sejtnövekedés különösen érzékeny (Schulze 1986), ezért a sejtszinten történő alkalmazkodási mechanizmusok elsődleges célja ezen állapot fenntartása és így a szöveti struktúra megőrzése. Alapvetően két ilyen mechanizmust különböztetünk meg. Az egyik az ozmoaktív szabályozás, ami az ozmoaktív molekulák (bizonyos cukrok, aminosavak) és ionok vízmegtartó képességén alapszik. A másik a sejtfalszintű szabályozás, amely során a sejt a sejtfal rugalmasságával próbálja késleltetni a turgorállapot elvesztését (Turner 1979; Turner és Jones 1980; Düring 1984; Düring és Dry 1995; Patakas és Noitsakis 1999; Patakas *et al.* 2002). Azt, hogy a két mechanizmus közül melyik lép föl és milyen formában, nagymértékben befolyásolja a genotípus, az ökológiai feltételek, a stressz kialakulása és annak mértéke (Turner és Jones 1980). Düring (1984) üvegházas kísérletei során két szőlőfajtát vizsgált, és fokozatosan emelkedő vízhiány hatására a fajták eltérően reagáltak. A Rajnai rizling tenyészedényes, progresszív vízhiány hatására nem mutatott ozmoregulációt, szabadföldi körülmények között azonban ez kialakult a talaj fokozatos vízvesztésének következtében. Az ozmotikus potenciál csökkentése a sejtben passzív és aktív módon is lejátszódhat. A passzív csökkenés egyszerűen a vízvesztésnek köszönhető, és már gyenge

stresszhatásra is bekövetkezhet. A szárazságstressz növekedésével azonban aktív szabályozás indul be. Ennek során különböző ozmoaktív molekulák szintetizálódnak, illetve jutnak be a sejtbe. A vízhiányhoz történő alkalmazkodáskor a szárazság növekedésével egyes szőlőfajták leveleiben (pl. Rizlingszilváni) a keményítőtartalom fokozatosan csökkent, miközben a fruktóz és glükóz tartalom növekedett. Más fajták vizsgálata során (pl. Rajnai rizling, Savatiano) a keményítőtartalom csökkenése ellenére nem történt meg a monoszacharid molekulák koncentrációjának emelkedése (Düring 1984; Patakas *et al.* 2002). Bizonyos esetekben azonban kétszeres szervetlen ionkoncentráció növekedést mutattak ki (Patakas *et al.* 2002). Az ozmotikus szabályozás során ezeknek a szőlőfajtáknak energetikai szempontból „jobban megéri" a talajból akkumulálni az anorganikus ionokat, mint a nagyobb energiát igénylő szerves molekulákat szintetizálni a sejtben (Patakas *et al.* 2002).

A vízhiányos állapot hatására változik a szimplaszt és az apoplaszt térfogat egymáshoz viszonyított aránya. A sejtfalakban és a xilémben elhelyezkedő víz a szárazságstressz hatására a szimplaszt felé mozog, hogy a sejteken belüli metabolikus folyamatok integritását megőrizze (Schultz 1996). Ennek következtében a vízhiány egy apoplasztikus víztérfogat csökkenést eredményez, aminek mozgató rugója az apoplaszt és a szimplaszt közötti ozmotikus viszonyok megváltozása lehet (Tyree és Jarvis 1982).

A sejtfal rugalmassága egyaránt változhat a vízhiány erősségének és a növény életkorának változásával. A sejtfal elaszticitását az elasztikus modulus értéke jellemzi. Hosszú és viszonylag erős vízhiánynak kitett növények elasztikus modulus értékei (a szőlő esetében is) magasak, ami a sejtfal rugalmatlanságát mutatja (Düring 1984; Schultz 1996; Patakas és Noitsakis 1997; Patakas 2000). A sejtfal nagyobb rigiditása csökkenti a vízhiányhoz történő alkalmazkodás hatásfokát, mivel a turgorvesztés kisebb relatív víztartalom csökkenésnél következik be. A sejtfal rugalmatlansága, az apoplaszt térfogattal együtt, a levelek öregedésével növekszik, ami a sejtfalak vastagodásának köszönhető. A fiatalabb levelekben a még növekedésben lévő sejtek szárazságstressz elleni védekezésében nagy szerepet kap az elasztikus szabályozás, szemben az öregebb levelekkel, ahol az alacsonyabb szimplaszt térfogat miatt már kisebb mennyiségű vízvesztés (turgornyomás csökkenés) esetén is gyors ozmotikus potenciál csökkenés következik be (Patakas és Noitsakis 1997). A hosszantartó vízhiány hatására megváltoznak a sejtek méretei is. A sejtek fokozatosan kisebb térfogatúak lesznek, miközben a sejtfalak vastagsága növekszik. A sejtek méretbeli csökkenése - az elasztikus és ozmotikus szabályozás mellett - szintén egy akklimatizációs stratégia része. A sejtméret redukciójából fakadó kisebb sejttérfogat vízhiány hatására bekövetkező további csökkenése a szimplasztban erőteljesebb és gyorsabb ozmotikus változásokat idézhet elő,

ami a metabolikusan „sokba kerülő” aktív ozmotikus szabályozás elkerülését szolgálja (Cutler *et al*. 1977; Jones 1994).

2.5. FOTOSZINTÉZIS ÉS HŐSTRESSZ

A növényi fejlődés és növekedés egyik meghatározó környezeti faktora a hőmérséklet. Definíciója szerint a hőtűrés a növénynek az a képessége, aminek segítségével fönn tudja tartani növekedését és gazdasági szempontból a terméshozam is megfelelő (Wahid *et al.* 2007). A magas hőmérséklet okozta stressz egyaránt érezteti hatását trópusi és mérsékeltövi területeken. A hőstressz a növényekben előidézhet anatómiai, fenológiai, ökofiziológiai, molekuláris és hormonális változásokat. Guiliony *et al.* (2003) a tavaszi búza esetében kimutatták, hogy a magas hőmérséklet csökkenti a termés mennyiségét, ami megmutatkozik a termés redukciójában és a szemtermés növekedési ütemében is. Megváltoznak a búzaszemek beltartalmi értékei is, nevezetesen csökken a keményítő-, a fehérje- és az olajtartalom (Wilhelm *et al*. 1999). A magas hőmérséklet a termés mennyiségi és minőségi jellemzői mellett negatív hatást gyakorol a szaporodó képletek fejlődésére, és így a szaporodásra is (Foolad 2005). Hasonlóan a vízhiány által okozott változásokhoz, extrém hőmérsékleti hatások következtében a növényi sejtekben alacsony molekulatömegű ozmoaktív molekulák halmozódnak fel (Sakamoto és Murata 2002; Wahid és Ghazanfar 2006). A környezet hőmérsékletének emelkedése hatással van a transzportfolyamatokra (Taiz és Zeiger 1991), növeli a másodlagos anyagcseretermékek képződésének intenzitását, fokozhatja egyes stresszhormonok (pl. ABA, etilén) bioszintézisét, stabilitását és koncentrációját, oxidatív stressz állapotot idéz elő, stresszproteinek (pl. HSP = Heat Shock Proteins) termelődését indukálja (Wahid *et al.* 2007).

Az optimálistól eltérő hőmérséklet a fotoszintézis intenzitására is hatást gyakorol. A magas hőmérséklet hatására a fotoszintézis és a légzés között fennálló optimális arány eltolódik. A magasabb hőmérsékleti tartományban a biokémiai reakciók gátlódása és az enzimfehérjék irreverzibilis kicsapódása fokozottabb, ugyanakkor a sötét és fénylégzés által kibocsátott CO_2 mennyiség fokozatosan nő. Ezeknek a hatásoknak köszönhetően a nettó fotoszintézis drasztikusan csökken. Ez részben a tilakoid membrán és a második fotokémiai rendszer károsodásának köszönhető. A kettes fotoszisztéma (PSII) a fotoszintetikus apparátus leghőérzékenyebb komplexe (Berry és Björkman 1980; Havaux *et al.* 1996), ugyanakkor az egyes fotokémiai rendszer (PSI) sokkal hőstabilabb, mint a PSII (Hüve *et al.* 2006). A hőstressz a PSII fotokémiai rendszerben több ponton érezteti hatását. A perifériikus antenna komplexében szerkezeti változások következnek be, és leválik a központi részről (Armond *et al.* 1980; Srivastrava és Strasser 1996). Magasabb hőmérsékleti tartományban a fotoszintetikus apparátus vízbontó komplexe (Havaux 1993; De Ronde *et al.* 2004), valamint az elektron transzport (Q_A-ról Q_B-re) akceptor oldalon gátlódhat

(Bukhov *et al.* 1990). Megváltoznak a pigment molekulák koncentrációjának egymáshoz viszonyított arányai. Kimutatták, hogy a hőmérséklet emelkedésének hatására emelkedik a klorofill a:b arány, és csökken a klorofill:karotinoid molekulák aránya (Camejo 2005). Mérsékelten erős hőmérsékleti stressz hatására a Rubisco aktivitása csökken, ami szignifikánsan csökkenti a fotoszintetikus produkciót. Ugyanakkor a PSII reakciócentrum csak erős hőmérsékleti stressz hatására károsodik (Sharkey 2005). Természetes környezetben a fotoszintetikus apparátus hőstabilitása mégsem konkrétan a PSII hőstabilitásától függ, hanem a fotoszintetikus rendszer dinamikus akklimációs képességétől. Ez teszi lehetővé azt, hogy a növény alkalmazkodni tudjon a gyorsan változó környezeti körülményekhez (Havaux 1993a). Változó környezeti feltételek mellett a fotoszintézis hőstabilitása nagymértékben függ a nevelési hőmérséklettől (Berry és Björkmann 1980). A magasabb nevelési hőmérséklet csökkenti a fotoszintetikus apparátus hosszú távú/szezonális érzékenységét a hővel szemben.

Nyilvánvaló az, hogy természetes körülmények között a magas hőmérsékleti stressz más abiotikus stressz faktorokkal együtt is jelentkezhet. Ez különösen igaz a szőlőnövény esetében, hiszen a minőségi szőlőtermesztés egyik fontos kritériuma a megfelelő mennyiségű hőösszeg és napfény, illetve az érési időszakban enyhe vagy közepesen erős vízhiány kialakulása. Ezek a hatások a mediterrán típusú területeken, illetve a hűvös szőlőtermesztési zónában a termőhelyi hatások miatt erőteljesebben jelentkezhetnek. Havaux (1994) kísérletei alátámasztották, hogy a magas hőmérséklettel együtt jelentkező erős fényintenzitás szintén károsítja a kettes fotokémiai rendszert. Ugyanakkor a növények számos olyan védekező funkcióval rendelkeznek, amelyek segítségével a fotoszintetikus apparátus bizonyos határig ki tudja védeni a magas hőmérséklet és az erős fényintenzitás károsító hatásait. Az egyik legfontosabb mechanizmus a magas hőmérsékleti stresszel szemben (természetesen a fénystressz mellett) a xantofill-ciklus. Telítési fényintenzitáson gyors violaxanthin-antheraxanthin-zeaxanthin átalakulás megy végbe (Young 1991), ami megvédi a fotoszintetikus rendszert a feleslegesen abszorbeált fényenergia károsító hatásaitól. Ugyanakkor alacsony fényintenzitáson erőteljes violaxanthin-zeaxanthin átalakulás megy végbe megemelt hőmérséklet hatására is (Havaux és Tardy 1996). A magas fény indukálta violaxanthin de-epoxidáció a PSII fénygyűjtő antenna komplexében konformációs változásokat idéz elő, ami a kettes fotokémiai rendszer hőleadó képességét erősíti (Horton *et al.* 1994). Az antennarendszer konformáció változása mellett a zeaxanthin szintézis (Gruszecki és Strzalka 1991) és hosszabb távon a telített zsírsavak megjelenése (Pearcy 1978; Raison *et al.*. 1982; Süss és Yordanov 1986) csökkenti a tilakoid membrán fluiditását is, ami növeli a PSII magas hőmérséklettel szembeni ellenálló képességét (Berry és Björkman 1980; Raison *et al*. 1982).

A xanthofill-ciklus és a tilakoid membrán zsírsav összetétele mellett az izoprén is fontos szerepet tölt be a fotoszintézis hőstabilitásának fokozásában (Sharkey és Singsaas 1995). Velikova és Loreto (2005) kimutatták, hogy a nád (*Phragmites australis*) esetében 38 ^{o}C –on a fotoszintézis nagyobb mértékben csökkent abban az esetben, ha az izoprénszintézist fosmydomycinnel gátolták. A hőstresszel szembeni védekezési mechanizmus gyorsaságát tekintve kimutatták, hogy az izoprén indukálta termotolerancia kialakulása sokkal hamarabb megtörténik, mint a xantofill-ciklus vagy a tilakoid membránban történő zsirsavkompozició változások (Sharkey 2005).

Hüve *et al.* (2006) rezgő nyár (*Populus tremula* L.) esetében kimutatták, hogy az oldható cukorkomponensek nagyobb koncentrációja szignifikánsan növeli a fotoszintetikus elektrontranszport termostabilitását, és ez egy hozzáadott, gyors adaptációs mechanizmusként szolgál a fotoszintetikus apparátus hőstabilitásának kialakításában. Mivel az ozmotikus koncentráció napi menete erős változásokat mutat, a cukrok ezen funkciója komoly szerepet tölthet be az erős nappali felmelegedés okozta hőstressz kiküszöbölésében.

Hőstressz a magas fényintenzitás mellett a talajban kialakuló mérsékelt vagy erős vízhiánnyal együtt is felléphet. Első megközelítésre a növényekben a vízhiány növeli a hőmérséklet által előidézhető károk nagyságát, hiszen a sztómazáródás következtében csökken a transzspirácó intenzitása, és így a levelek hűtése is. Ha a szómák bezáródnak a nem mozgó levegő esetében a levélhőmérséklet akár 20 ^{o}C-kal is meghaladhatja a környező levegő hőmérsékletét (Loveys *et al*. 2004), ami megemeli az oxidatív stressz kockázatát (Liu és Huang 2000), károsodást idézhet elő a PSII reakciócentrumban (Berry és Björkmann 1980), hősokk fehérjék termelődését indukálhatja (Morrell *et al*. 1997; Feder és Hoffman 1999; Momcilovic és Ristic 2007), valamint anatómiai változásokat idézhet elő a mezofillumban, csökkentve ezzel a fotoszintézis hatékonyságát (Zhang *et al*. 2005).

Lu és Zhang (1999) a búza esetében (*Tritium aestivum* L. cv. Shannong 229) azt vizsgálták, hogy egy 10 napig tartó progresszív vízelvonás után az emelkedő hőmérséklet milyen hatással van a klorofill fluoreszcencia paramétereire. A gázcsere és vízpotenciál mérések alapján három kezelést állítottak be (kontroll, közepes erősségű és erős vízhiány). Szobahőmérsékleten a stresszelt növények levelei szignifikánsan kisebb elektrontranszportot, és nagyobb mértékű nem-fotokémiai kioltást (NPQ) mutattak. Ezzel ellentétben a kezelések között nem mutatkozott különbség az optimális kvantumhatásfokot (F_v/F_m) tekintve. A hőmérséklet emelésének hatására a stresszelt növények optimális kvantumhatásfoka magasabb hőmérsékleti tartományban is szignifikánsan magasabb értékeket produkált, mint a jó vízellátottságú növényeké. Ezek alapján elmondhatjuk, hogy az erős és a közepes erősségű vízhiány növeli a PSII termostabilitását. Hasonló eredményeket kapott Valladares és Pearcy (1997) egy szklerofil faj, a *Hetromles arbutifolia* esetében. Kimutatták,

hogy a hőmérséklet által indukált fluoreszcencia emelkedés kritikus pontja (F_0T_c) szárazságstressz hatására eltolódik magasabb hőmérsékleti tartományba. Ezt a tulajdonságukat a növények megőrizték az újraöntözés után 1 hónappal is. Kimutatták továbbá azt is, hogy a hasonló mértékű vízhiánynak kitett növények esetében a fényakklimált növények levelei nagyobb fokú termotoleranciát produkáltak, mint azok, amelyek árnyékadaptáltak voltak. Ezeket az eredményeket támasztották alá Havaux (1992) *Lycopersicum esculatum* és *Solanum* fajtákon végzett kísérletei is.

A vízhiány okozta magasabb termostabilitás háttere még nem teljesen tisztázott. Az a tény, hogy vízhiány egyik fontos válaszreakciója az ozmoaktív molekulák koncentrációjának növekedése, arra enged következtetni, hogy összefüggés lehet a fotoszintetikus apparátus hőérzékenysége és a sejt ozmotikus potenciálja között (Lu és Zhang 1999). Ezt az összefüggést támasztják alá Hüve *et al.* (2006) eredményei is, miszerint a nagyobb cukorkoncentráció emeli a fotoszintetikus apparátus hőtoleranciáját. Ugyanakkor a magas hőmérsékleti stresszel szemben a xantofill-ciklus nagyobb „pool" mérete is fontos védelmet nyújthat (Havaux 1993b; Havaux és Tardy 1996).

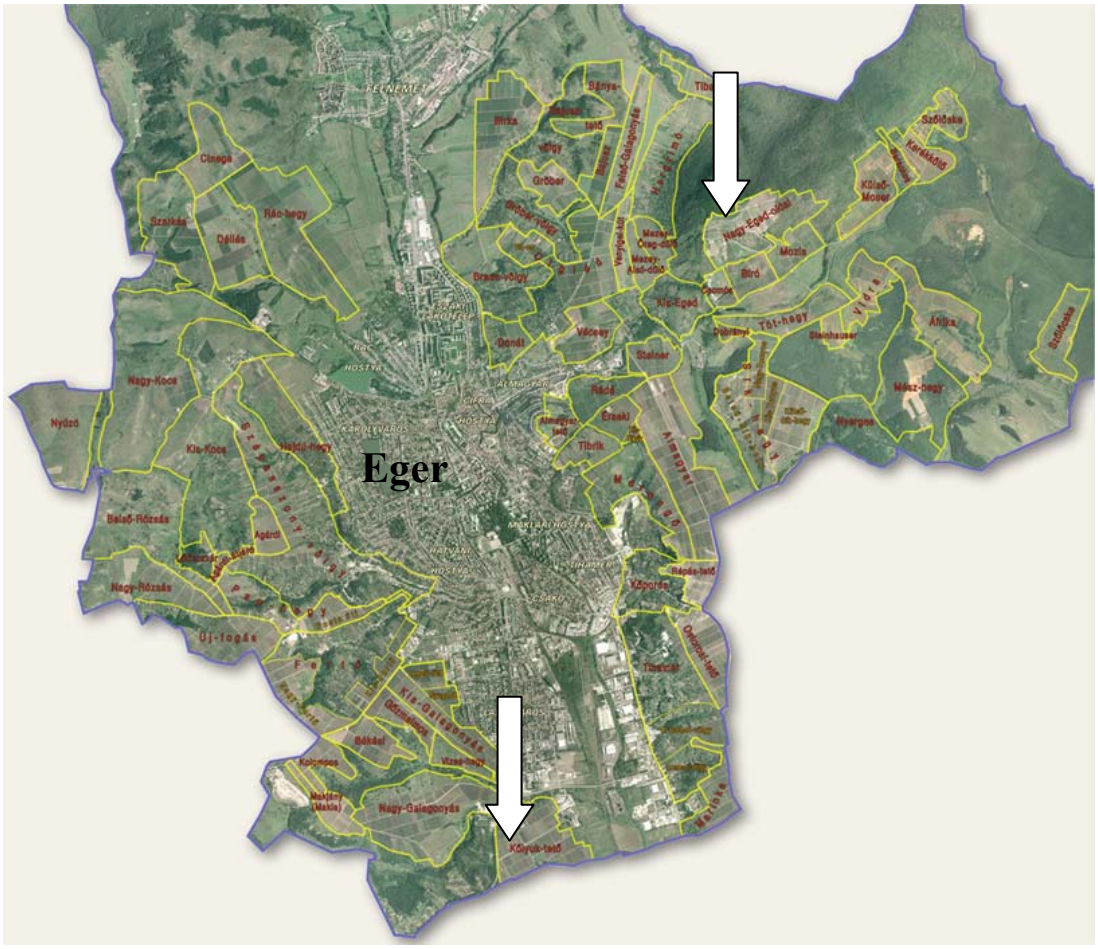
A szőlő (*Vitis vinifera* L.) esetében a növény, illetve a fotoszintézis hőérzékenységével kapcsolatban kevés információ áll rendelkezésre. Morrell *et al.* (1997) kimutatták, hogy Cabernet sauvignon fajta esetében magas hőmérséklet hatására hősokkproteinek termelődnek. Kadir (2006) két szőlőfaj fajtáinak (*Vitis aestivalis* Michx. – Cynthiana; *Vitis vinifera* L. – Semillon, Pinot noir, Chardonnay, Cabernet sauvignon) gázcsere és fluoreszcencia indukciós paraméterinek változását vizsgálta különböző hőkezelések függvényében. Eredményei azt mutatták, hogy a Cynthiana fajta optimális kvantumhatásfokának 10 ^{o}C–kal alacsonyabb hőmérsékleti optimuma van, mint a Pinot noir fajtának. Szintén a Cynthiana fajta és egy francia-amerikai hibrid szőlő (Vignoles) vizsgálata során kiderült, hogy a Vignoles hibrid F_v/F_m értékei sokkal termostabilabbak a hőkezelés alatt, illetve a stresszhatás elmúltával gyorsabban regenerálódnak (Kadir *et al.* 2007).

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. A KÍSÉRLET ALÁ VONT TERÜLETEK LEÍRÁSA ÉS A KÍSÉRLET BEÁLLÍTÁSÁNAK KÖRÜLMÉNYEI

Eger-Kőlyuktető: Síkvidéki, 26 éves üzemi szőlőültetvény, riolittufa alapkőzettel és barna erdőtalajjal. A talaj agyagtartalma 39-42 % között mozog. A talaj vízmegtartó képessége 36-38 %. A homokfrakció 23-38 %, ami az alsóbb rétegek felé fokozatosan növekszik. A mintavételi hely tengerszint feletti magassága 170 m, lejtőszöge 5% (1. és 2. kép).

Eger-Nagyeged hegy: Déli kitettségű, 29 éves lejtős üzemi ültetvény. A barna erdőtalaj eocén mészkő alapkőzeten alakult ki. Az agyagtartalom 21-24 % közötti értékeket mutat. A talaj vízmegtartó képessége 25-27 %. A mintavételi hely tengerszint feletti magassága 230 m, lejtőszöge 25% (1. és 3. kép).



1. kép: *Az Egri borvidék dűlői. A nyilakkal jelzett területek a mintavételi helyeket jelzik (fönn: Eger-Nagyeged hegy, lenn: Eger-Kőlyuktető. Forrás: FÖMI).*

2. kép: *Az Eger-Kőlyuktető mintavételi hely.*

3. kép: *Az Eger-Nagyeged hegy mintavételi hely. A nyíl a mintavételek helyét jelöli.*

A két termőhely közötti légvonalbeli távolság 6.97 km. Mindkét területen ernyő művelésmódú, É-D sorirányú, 3.6 m^2-es tenyészterületű (3 m sor és 1.2 m tőtávolság) Kékfrankos szőlőfajtán (*Vitis vinifera* L. cv. Kékfrankos), azonos alanyon (Teleki 5C: Berlandieri x Riparia) és azonos terheléssel (6 rügy/m^2) történtek a vizsgálatok. A mintavételek és a mérések 0.5 hektáros területen, termőhelyenként három randomizált blokkon belül, véletlenszerűen kiválasztott növényeken történtek, több ismétlésben (részleteiben lásd a konkrét méréseket bemutató részben).

3.2. METEOROLÓGIAI ADATOK

A hőmérsékletre és a csapadékmennyiségre vonatkozó adatokat automata meteorológiai állomás gyűjtötte (Boreas Kft., Magyarország). Az állomások telepítése mindkét termőhelyre 2003 április második felében történt. A talaj mátrix potenciálját az állomásokhoz csatlakoztatott szemcsés mátrix szenzorral (Watermark Soil Moisture Sensors, Spectrum Technologies, INC, USA) mértük a gyökérzónában, 80 cm mélységben.

3.3. ÉLETTANI MÉRÉSEK

3.3.1. Vízpotenciál, nyomás–térfogat görbék, gázcsere

Minden *in situ* mérés és mintavétel egy órán belül történt, hogy a két termőhely összehasonlítása során a mért paraméterek összehasonlíthatóságát a fiziológiai folyamatok napi menete ne befolyásolja. A helyi klimatikus adottságoknak és az É-D soriránynak köszönhetően a mintavételek kivitelezésére a kora délután (12 és 13 óra között) volt a legalkalmasabb időpont. A mérések a bogyónövekedés és az érési időszak (június-október) fenológiai fázisaiban történtek (érési időszakok: 2003 - július végétől október 10.-ig; 2004 - augusztus közepétől november 3.-ig; 2005 - augusztus közepétől október 26.-ig). A mérési időpontok megválasztása egyrészt fenofázishoz kötődött (bogyófejlődés és érési időszak), másrészt attól az időponttól kezdődtek, amikor a vízhiány kialakult az adott térségben.

A hajnali és a napközi vízpotenciál értékek Scholander-féle nyomáskamrával (PMS, Albany, OR, USA) kerültek meghatározásra (Scholander *et al*. 1965). A mintavételek teljesen kifejlett (7.-9. levél a hajtás alapjától számítva), sértetlen, egészséges fényleveleken kerültek kivitelezésre. A hajnali vízpotenciál mérések (Ψ_p) napkelte előtt, még teljesen fénymentes időszakban történtek, termőhelyenként 9-12 ismétlésben. A napközi vízpotenciál (Ψ_m) értékek meghatározása a kora délutáni órákban történt (12-13 óra között) 6-9 ismétléssel. A levelek a lombozatról történő leválasztása után közvetlenül egy sérülésmentes műanyag zacskóba kerültek, hogy a vízpotenciál értékének meghatározásáig is csökkentsük a levél párologtatásának intenzitását.

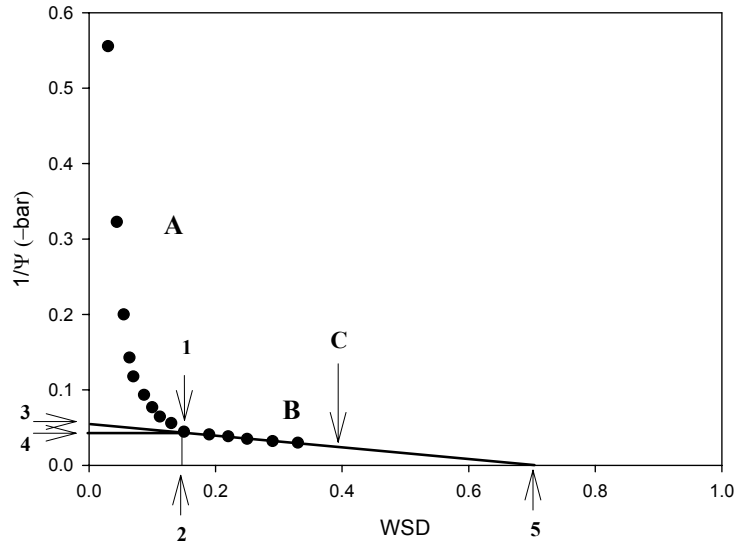
A nyomás-térfogat görbék felvételezéséhez a minták begyűjtése szintén a kora délutáni órákban történt, termőhelyenként 4 ismétlésben. A minták levélnyelét víz alatt, a hosszanti kiterjedésre merőlegesen, sima felülettel elmetszettük, majd a leveleket egyenként egy 2 literes, desztillált vízzel teli edénybe helyeztük, ahol alámerülten, egy éjszakán keresztül, fénytől teljesen elzárva, vízzel telítődtek. A teljes turgor állapotának elérése után a (levélminták felületéről a vizet szűrőpapírral gyorsan eltávolítva) leveleket megmértük és így megkaptuk a turgor súly értékét (TW). Ezután a 100 %-osan telített levél vízpotenciál értékét (Ψ) nyomáskamrával megmértük. A

levelek adott ideig a laborasztalon párologtattak, veszítve ezzel a súlyukból. Mindegyik száradási időszak után súlymérések - megkapva ezzel az aktuális friss tömeget (FW) - és vízpotenciál mérések történtek. A szárítási folyamat addig tartott, amíg a minták -3.0 és -3.5 MPa közötti vízpotenciál értéket nem mutattak. A mérési folyamat befejezésével a leveleket 80 ^{o}C fokon súlyállandóságig szárítottuk, megkapva ezzel a száraz tömeget (DW).

Az egyes mérési időpontokhoz tartozó relatív víztartalom értékét (RWC) az alábbi képlet alapján számoltuk ki: RWC = (FW-DW/TW-DW) x 100

A víztelítési hiány kiszámítása az alábbiak alapján történt: WSD = 1-RWC

A nyomás-térfogat görbék a változó RWC és Ψ értékek közötti összefüggést mutatják (1/Ψ *vs.* WSD) (1. ábra). Az apoplaszt térfogat (A) és az ozmotikus potenciál teljes turgornál (π_{100}), a nyomás-térfogat görbék magasabb nyomásfrakcióinál kapott 1/Ψ értékekre illesztett lineáris regresszióval kerültek meghatározásra. Az illesztett egyenes az x tengelyen az apoplaszt térfogat nagyságát, az y tengelyen pedig az ozmotikus potenciál értékét teljes turgornál metszi ki. Az ozmotikus potenciál értékét turgor vesztésnél (π_0) az y tengely turgorvesztési pont (Turgor Loss Point = TLP) magasságában szereplő értéke adja. A sejtfal rugalmasságát mutató elasztikus modulus (ε) értékei Wilson és Ludlow (1983) eredményei alapján kerültek kiszámításra: $\varepsilon = (\pi_{100} \times RWC_{TLP})/(1-RWC_{TLP})$



***1. ábra**. Egy szőlőlevélen mért tipikus nyomás-térfogat görbe vázlata. Jelölések: **A** – a nyomás-térfogat görbe lefelé szálló ága; **B** – a nyomás-térfogat görbe közel vízszintes ága; **C** – a B szakasz pontjaira illesztett regressziós egyenes; **1** – turgorvesztési pont; **2** – víztelítési hiány turgorvesztésnél; **3** – ozmotikus potenciál teljes turgornál; **4** – ozmotikus potenciál turgorvesztésnél; **5** – apoplaszt és szimplaszt térfogat mennyiségi határa a relatív víztartalomra vonatkoztatva; 1/Ψ - a vízpotenciál értékek reciproka; WSD - víztelítési hiány.*

In situ gázcseremérések Ciras 1 és LCA 4 hordozható, nyílt rendszerű infravörös gázanalizátorral történtek (PP System, Hitchin, UK; ADC Bio Scientific Ltd, Herts UK), 5-15 ismétlésben termőhelyenként. A mérések különböző növényeken történtek, teljesen kifejlett, vizuálisan egészséges és napnak kitett leveleken. A gázcseremérések során a két termőhely között nem volt különbség a fényerősség intenzitásában (PAR), a levegő vízgőztelítettségében (VPD) és a levegő hőmérsékletében (T). Szezonális fluktuációk azonban nyilvánvalóan jelen voltak mindegyik vizsgált évjáratban (PAR intervallum = 1500-2000 μmol $m^{-2}s^{-1}$; VPD intervallum = 0.47-4.6 kPa; T intervallum = 22-39 ^{o}C). A levélfelület hőmérsékletét az infravörös gázanalizátor levélkamrájának kontakthőmérőjével állapítottuk meg.

3.3.2. Klorofill a fluoreszcencia és hőstabilitás

A mérések 2005-ben két alkalommal (július elején és szeptember közepén), 2007-ben egy alkalommal (szeptember közepén) történtek, mérési időpontonként és termőhelyenként 9-10 ismétlésben. Minden méréshez intakt, vizuálisan egészséges, ép fényleveleket használtunk. A 12-15 leveles hajtásokat a két termőhelyről reggel hat és hét óra között gyűjtöttük be. A mintavétel során a hajtások víz alatt kétszer visszavágásra kerültek, annak érdekében, hogy a vízszállító elemekben a folyadékoszlop folytonossága megmaradjon. A hajtásokat a mérésig 25 ^{o}C-on, 200 μmol m^{-2} s^{-1} PAR fényintenzitáson klímakamrában tároltuk. Azzal, hogy a növényekről leválasztott hajtások azonos körülmények közé kerültek, az F_0 *vs.* T görbék T_c pontjainak (F_0T_c) pontatlan meghatározását kívántuk elkerülni, mivel az F_0T_c pontok értékei szabadföldi körülmények között erős napszakos függést mutatnak a hőmérséklet napi változásának köszönhetően (Havaux 1993). A fotoszintézis hosszú távú (long-term), hőmérséklethez történő akklimációja azonban a tilakoid membrán fizikai állapotával kapcsolatos változásokhoz köthető (Berry és Björkmann 1980; Quinn és Williams 1985; Yordanov *et al.* 1986). Bár a PSII hőtoleranciája gyorsan képes emelkedni (Havaux és Tardy 1996), az ellentétes irányú folyamtok sebessége sokkal lassúbb, vagy akár több napig is állandó maradhat (Havaux 1993). Ennek következtében az a rövid időszak, amit a hajtások „mesterséges", laborkörülmények között töltöttek, nem okozhatott változásokat az eredeti hőtoleranciában.

A sötétadaptált levelekben (30 perc sötétadaptáció) az *in vivo* klorofill *a* fluoreszcencia mérések PAM 101-103 és PAM 2000 amplitudó- és frekvencia-modulált fluorométerrel történtek (Walz, Effeltrich, Germany). Az eredmények regisztrálása potenciometriás regisztráló berendezéssel (NE-244, EMG, Budapest, Hungary) és egy Dulai *et al.* (1998) által is már alkalmazott számítógépes rendszerrel történt. A klorofill fluoreszcencia kezdeti szintjét (F_0) egy gyenge, 650 nm-es hullámhosszú és 1.6 kHz –en modulált fénnyel gerjesztettük (0.01 μmol m^{-2} s^{-1}).

A fluoreszcencia detektálása egy PIN S1723 fotodiódával történt. A fluoreszcencia maximális szintjét (F_m) egy Schott KL-1500 típusú fényforrás segítségével, 0.8 másodpercig tartó telítési fénnyel (7000 μmol m^{-2} s^{-1}) idéztük elő. A maximális fluoreszcencia F_0 szintre történő lecsengése után a levélmintákat egy 1200 μmol m^{-2} s^{-1}-os fotonáram-sűrűségű aktinikus fénnyel (AL) 15 percig megvilágítottuk. Az egyensúlyi fluoreszcencaszint (F_s) elérése után, az $F_{m'}$ meghatározásához használt telítési intenzitású flashekkel meghatároztuk a kioltási paramétereket.

A quenching analízisek során van Kooten és Snel (1990) nomenklatúráját követve a következő paramétereket mértük, illetve számítottuk:

Mért paraméterek:

F_0 a sötétadaptált fotoszintetikus rendszerre jellemző alap v. kezdeti fluoreszcencia;

F_m a sötétadaptált fotoszintetikus rendszerre jellemző maximális fluoreszcencia;

F_m' a fényadaptált fotoszintetikus rendszerre jellemző maximális fluoreszcencia;

F_s az adott fényintenzitás hatására kiváltott fluoreszcencia egyensúlyi szintje.

Számított paraméterek:

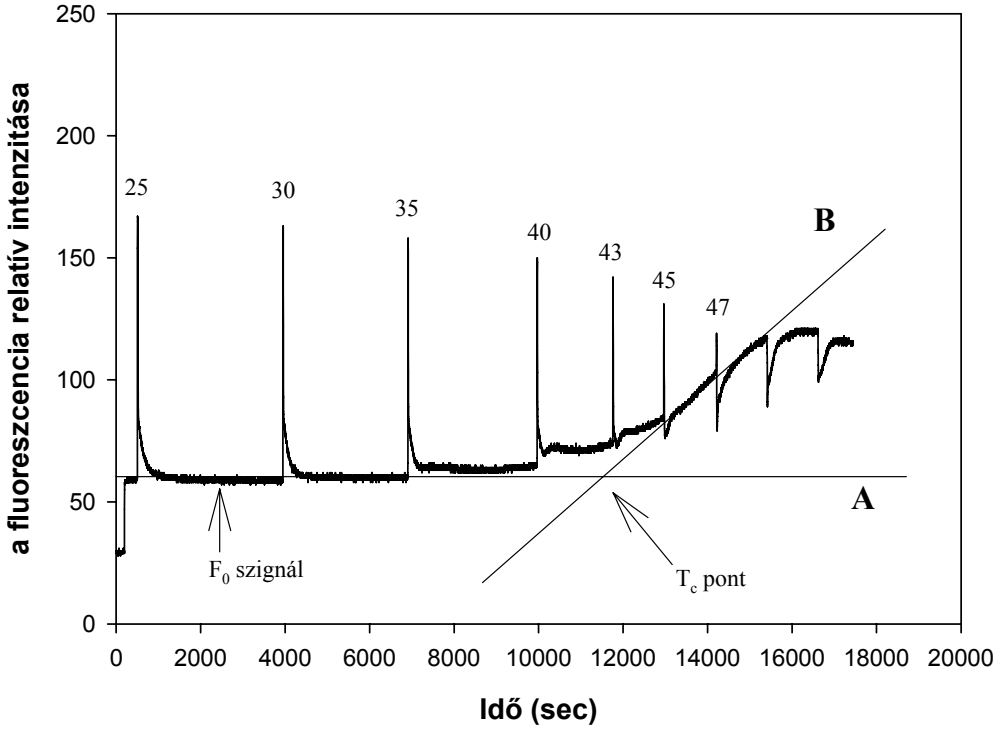
F_v a sötétadaptálás után meghatározott változó fluoreszcencia ($F_v=F_m-F_0$);

F_v/F_m maximális v. optimális kvantumhatásfok;

$\Delta F/F_m$' effektív kvantumhatásfok (Genty *et al*. 1989);

NPQ nem-fotokémiai kioltás ($F_m/F_{m'}$-1).

Az F_0 vs. T görbék kritikus pontjait (T_c) a Schreiber és Berry (1977) által leírt módszer segítségével határoztuk meg, 30 perces sötétadaptálást követő egyenletes fűtéssel. A 25 ^oC– ról 60 ^oC–ra történő melegítés során (1 ^oC min^{-1}) a hőmérséklet változásának nyomonkövetése kontakthőmérővel történt. Az F_s *vs*. *T* görbék felvételezése során a fokozatos melegítés a fotoszintézis „steady-state" szintjének elérése után kezdődött 1200 μmol m^{-2} s^{-1} PAR aktív fényintenzitás alatt. A T_c pont meghatározását egy, a méréseink során kapott jellegzetes *F_0 vs. T* görbén mutatja be a 2. ábra.



2. ábra: *A T_c pont meghatározása egy tipikus lefutású F_0 vs T görbén. Jelölések:* ***A*** *– kezdeti F_0 szint;* ***B*** *– a hőmérséklet hatására egyenletesen növekvő F_0 szignál emelkedő szakaszára illesztett egyenes. Az* ***A*** *és* ***B*** *egyenesek metszéspontjánál található hőmérsékleti érték a T_c pont. A számok hőmérsékleti értékeket jeleznek (a csúcsok az adott hőmérsékleten mért maximális fluoreszcenciát mutatják).*

3.3.3. A pigmenttartalom meghatározása

A xantofill pigmenttartalom meghatározása kromatográfiás módszerrel történt (HPLC, Váradi *et al.* 1992), ugyanazokról a levelekről begyüjtött mintákból, mint amelyken a fluoreszcencia vizsgálatokat elvégeztük. A levélkorong minták folyékony nitrogénben, Eppendorf csövekben kerültek eldörzsölésre majd, egy éjszakán keresztül aceton és víz elegyében (85:15) extrahálódtak -18 ^{o}C-on. A centrifugálás után (9000xg) a felülúszó fázisból 20 µl-t közvetlenül egy C18 RP HPLC oszlopba (Hypersil ODS 5 µm, 4.2x250 mm) injektáltunk. A minták előkészítése nagyon alacsony fényintenzitású körülmények között történt.

A zeaxanthin luteintől történő hatékony elválasztása érdekében a következő gradiens programot alkalmaztuk:

A - eluens: acetonitril-víz (9:1, v/v) + 0,1% trietil-amin;

B - eluens: etil-acetát;

a program: lineáris gradiens 0%-tól 32%-ig (v/v) az első 18 percben, majd 32%-tól 100%-ig 6 perc alatt, a következő 6 percig 100% B-eluensen tartva, majd végezetül egy hirtelen csökkentéssel 0%-ra visszaállítva.
Az oszlop újra kiegyenlítése az A-eluenssel történt további 10 percen keresztül (1 ml min^{-1}) a következő injektálást megelőzően.

Az alkalmazott kromatográf típusa: Perkin Elmer Series 200 HPLC System (Quaternary pump, UV/VIS detector, Autosampler at 4^{o}C, Turbochrom Workstation software). A xantofill csúcsokat 450 nm-en határoztuk meg, standard anyagként TLC-vel tisztított violaxanthint és antheraxanthint, valamint Roche (Svájc) gyártmányú zeaxanthint használva. A xantofill-ciklus komponenseinek interkonverziós állapotát a de-epoxidációs index (DEI) mutatja, amit az [A+Z]/[V+A+Z] képlet alapján számoltunk ki (Gilmore *et al*. 1998). A klorofill és az összes karotinoid mennyiségét megfelelő hígítás és 80% acetontartalom beállítása mellett spektrofotometriásan, Lichtenthaler (1987) szerint határoztuk meg.

3.4. A LOMBOZAT SZERKEZETÉNEK ÉS LEVÉLFELÜLETÉNEK MÉRÉSE, FENOLÓGIAI MEGFIGYELÉSEK

A két területen a lombozat kialakítását azonos irányelvek alapján végeztük el. A termőhelyeken ernyő művelésmód került kialakításra. Tavasszal hajtásválogatás történt (a tőkén a hajtások megritkitása: a meghagyott hajtások egymástól kb. 10 cm-re helyezkedtek el), majd az intenzív növekedés szakasza után csonkázás következett. A hónaljhajtások és hónajlevelek nem lettek eltávolítva.

A lombozat szerkezetének felméréséhez négyzethálós „point-quadrat" módszert használtunk (Smart és Robinson, 1991) mindegyik kísérleti évben, az érési időszakban, 5-7 ismétlésben. A vizsgálatok a fürtzónában történtek és a levélrétegszám (LLN - Leaf Layer Number = a lombozat keresztmetszetében elhelyezkedő levélrétegek száma), a belső levelek százaléka (PIL – Percent of Interior Leaves = a két szélső levélréteg között elhelyezkedő levélrétegek százaléka) és a belső fürtök százaléka (PIC – Percent of Interior Clusters = a két szélső fürt között elhelyezkedő fürtök százaléka) került kiértékelésre.

A reprezentatív hajtások leveleinek felületét CI – 202 Area Meter (CID INC. USA) levélfelületmérővel határoztuk meg. Közvetlenül szüret előtt mindkét termőhelyről, a kijelölt blokkokból 3-3 hajtásminta került begyűjtésre (termőhelyenként 9), majd a laboratóriumban az egyes hajtások ízközeinek hosszát és a hajtások különböző levélszintjein az individuális főlevelek és a melléklevelek összfelületét is meghatároztuk. A fénymméréseket Sunfleck ceptométerrel

(Decagon Inc. Pullman, WA, USA) végeztük termőhelyenként 6-9 ismétlésben. A metszési súly megállapítása a mélynyugalmi szakasz után, 2008 februárjában történt. Ennek során a kiválasztott tőkékről az ernyő művelésmód kialakításának megfelelően a fölösleges vesszők eltávolításra kerültek, majd tömegüket megmértük.

A fenológiai fázisok kezdete és hossza mindkét termőhelyen három randomizált blokkban, 5 méteres sorszakaszon került megfigyelésre, Lorenz *et al*. (1994) metodikai útmutatója alapján. Megfigyelt fenológiai fázisok:1. *rügypattanástól a kétleveles hajtás kifejlődéséig*; 2. *virágzás és kötődés*; 3. *fürtfejlődés fürtzáródásig (a bogyók egymást érik)*; 4. *bogyók érése szüretig*.

3.5. A TERMÉS MENNYISÉGI ÉS MINŐSÉGI ANALÍZISE

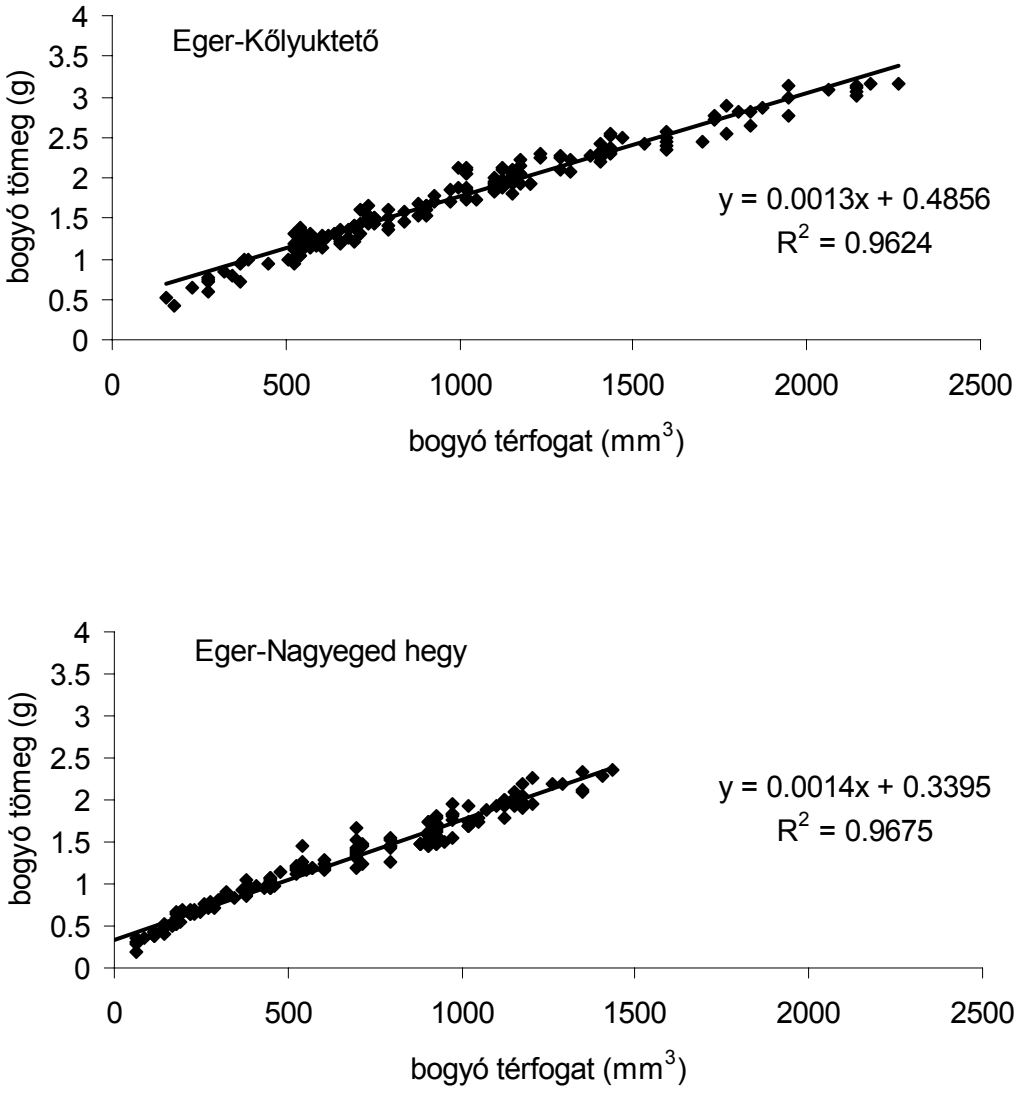
A termés mennyiségét a véletlenszerűen kiválasztott tőkék (9-12 tőke/termőhely) hozama alapján határoztuk meg, az egy tőkére eső tenyészterület figyelembevételével. A fürtátlagtömeg meghatározása szintén véletlenszerűen kiválasztott tőkékről történt 30-45 fürt/termőhely/év felhasználásával. A mustminták cukorfokának megállapítására Rebelein (1971) útmutatóját használtuk fel. A kísérleti borok elkészítése során alkalmazott technológiában nem volt különbség. A borok összes polifenol tartalma Ribéreau-Gayon (1970), antocianin tartalma Ribéreau-Gayon és Stonestreet (1965) módszere alapján került meghatározásra. Az összes tannin és katechin kimutatásához a magyar szabvány előírásai voltak az útmutatók (MSZ 1979; MSZ 1980).

A 2007. évjáratban a termésvizsgálatok során a termőhelyenként 16-30 fürtről leszedett bogyókat tömegük szerint osztályoztuk. Ezek alapján az alábbi bogyókategóriákat állítottuk fel:

I: <1g **II:** 1.01-1.25 g **III:** 1.26-1.5 g **IV:** 1.51-1.75 g **V:** 1.76-2 g **VI:** 2g <

A bogyók kiválogatása során mindegyik kategóriából 20, tehát összesen 120 bogyó térfogata és tömege közötti összefüggést is meghatároztuk termőhelyenként. A bogyók térfogatát a megmért bogyóátmérőből számított sugár érték segítségével kalkuláltuk ki. A korreláció mértékének meghatározására azért volt szükség, mert a nagy mennyiségű bogyóminta átmérő alapján történő szétválogatása jóval körülményesebb és hosszabb ideig tart, mint az egyszerű tömegmérés. Mivel a szőlőbogyó nem tökéletesen gömb alakú, egységesen a bogyóhoz csatlakozó kocsány hossztengelyére merőleges síkban, a bogyó középvonalában történtek a mérések. A bogyó térfogata és tömege a 3. ábrán látható korrelációt eredményezte az egyes termőhelyeken. Mindkét termőhely esetében az R^2 értéke több mint 0.96 volt, ami meglehetősen magas szintű összefüggést bizonyít a két paraméter között. A bogyó tömege és térfogata közötti szoros összefüggést a nemzetközi szakirodalomban fellelhető eredmények is alátámasztják (Roby és Matthews 2004). A bogyókat

szétválogatásuk során (mindkét termőhely esetében tömegük alapján) három részre osztottuk, majd kézi préseléssel mustot nyertünk belőle. Az így kinyert mustminták cukorkoncentrációját a már korábban említett módszerrel határoztuk meg.



3. ábra: *A két termőhelyen szedett bogyóminták tömege és átmérője közötti korreláció erőssége (120 minta/termőhely).*

3.6. STATISZTIKAI ANALÍZIS

A statisztikai analízis Sigma Stat 8.0 statisztikai programmal történt (Systat Software Inc., San Jose, CA, USA). A két termőhely közötti szignifikáns különbség meglétének vagy hiányának kimutatására varianciaanalízis után a Duncan-féle tesztet (fiziológiai mérések, fenofázisok, LLN, PIL, PIC, bogyómérettel, ízközökkel és levélfelülettel kapcsolatos vizsgálatok) és a Fischer-féle LSD tesztet (termésadatok, boranalízis) alkalmaztuk.

4. ÉVJÁRAT- ÉS TERMŐHELYHATÁSOK A SZŐLŐ (*VITIS VINIFERA* L. CV. KÉKFRANKOS) VÍZÁLLAPOTÁRA, GÁZCSERÉJÉRE, FENOLÓGIAI JELLEMZŐIRE, LOMBSZERKEZETI SAJÁTOSSÁGAIRA ÉS A TERMÉS MENNYISÉGI, MINŐSÉGI PARAMÉTEREIRE

4.1. EREDMÉNYEK

4.1.1. A kijelölt két terület klimatológiai jellemzése és a talajnedvesség változása 2003 és 2005 között

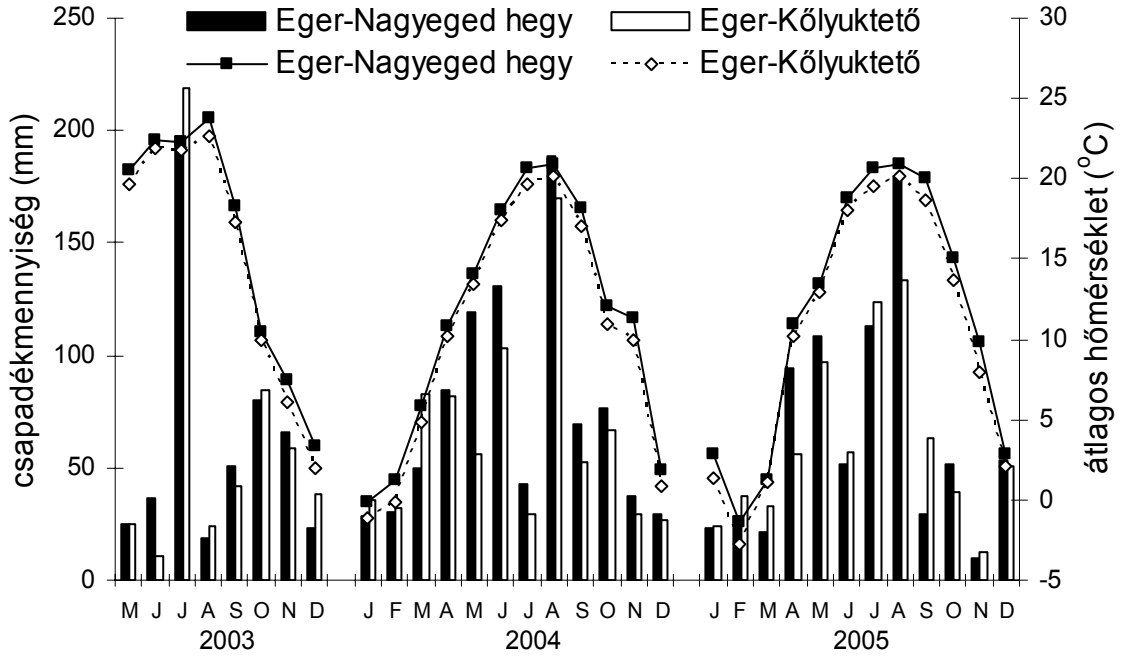
A két területen az éves csapadékmennyiség időbeli eloszlása nagyon hasonló és a terület makroklimatikus besorolásának megfelelő volt a vizsgált években. 2003-ban a májustól augusztusig terjedő időszakban (júliust kivéve) kevesebb csapadék esett, mint az azt követő két évben. A nyár közepére jellemző heves esőzések 2003-ban egy hónappal korábban jelentkeztek, mint 2004-ben és 2005-ben. 2003 július végén három napos, szélsőségesen heves esős időszak volt. Az Eger-Nagyeged hegy területén mindhárom vizsgált évjáratban több csapadék esett, mint Eger-Kőlyuktetőn (Eger-Kőlyuktető: 2003 [május–december] - 526 mm; 2004 - 679 mm; 2005 - 718 mm. Eger-Nagyeged hegy: 2003 [május-december] - 552 mm; 2004 - 909 mm; 2005 - 797 mm).

Elmondható, hogy a vegetációs időszakban az átlagos havi középhőmérséklet 0.6 - 1.5 ^{o}C–kal magasabb volt az Eger-Nagyeged hegy területén, mint Eger-Kőlyuktetőn. A maximális nappali hőmérséklet mindkét termőhelyen nagyon hasonlóan alakult mindhárom év folyamán, de az éjszakai minimum hőmérsékleti értékek magasabbak voltak (esetenként 4-6 ^{o}C-kal) a déli kitettségű, lejtős ültetvényben (4. és 5. ábrák). Ennek köszönhetően a hőmérséklet napi menetében különbségek adódtak a két termőhely között azt eredményezve, hogy az Eger-Nagyeged hegy területén kisebb volt a hőmérséklet napi ingadozása és enyhén magasabb a napi középhőmérséklet. A május és augusztus közé eső periódusban a 2003-as évjárat havi átlagos középhőmérséklete 2-6 ^{o}C –kal magasabb volt, mint 2004-ben és 2005-ben.

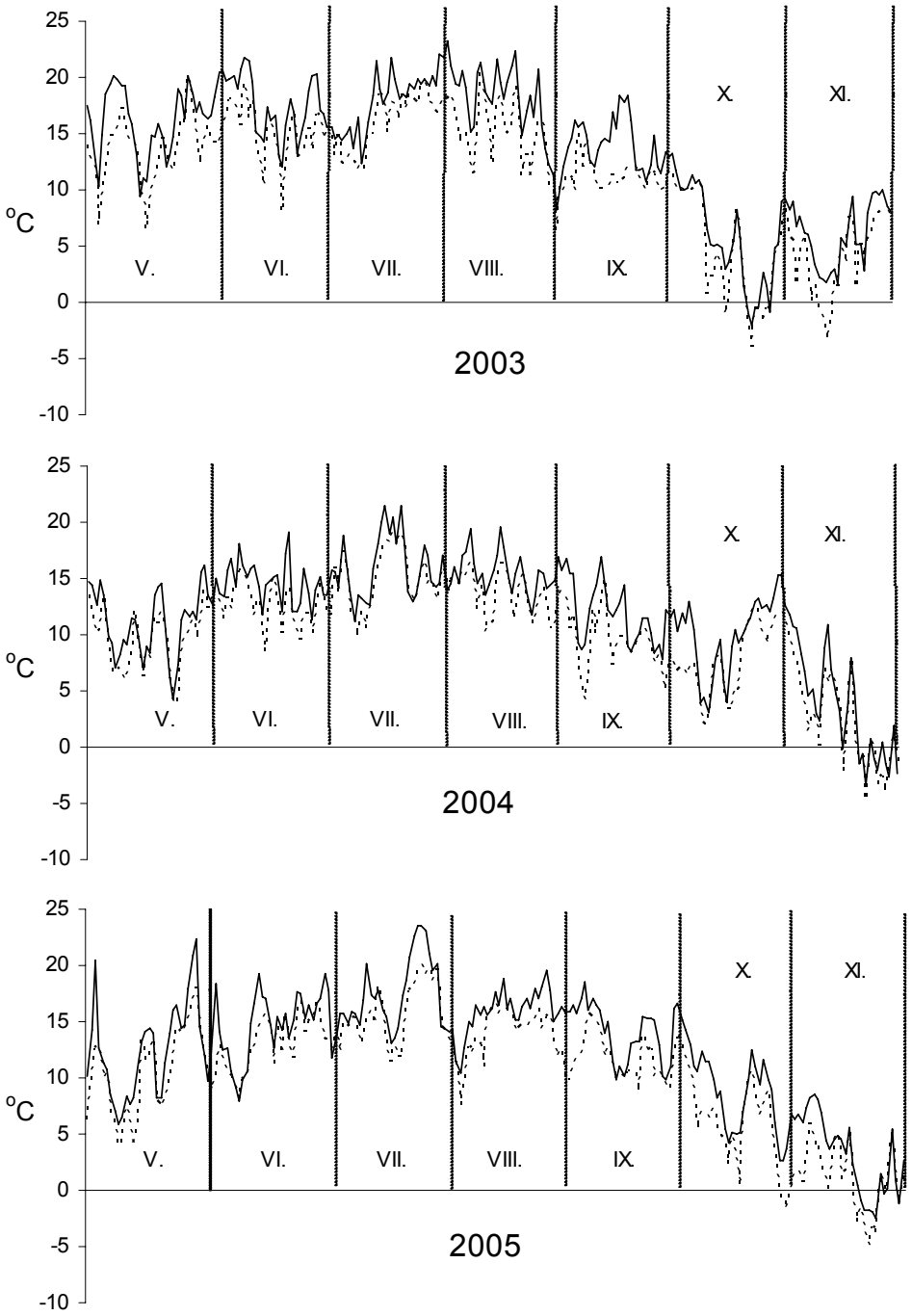
Az Eger-Nagyeged hegy területén a talaj mátrix potenciálja a gyökérzónában nagyságrendekkel negatívabb értékeket mutatott, mint a síkvidéki, mély talajrétegű Kőlyuktető termőhelyen. Ugyanakkor az évjáratok között is nagy különbségek mutatkoztak. 2003-ban kevesebb volt a csapadékmennyiség és a magasabb hőmérséklet erősebb evapotranszspirációt eredményezett, ami egy erőteljesebb talajnedvesség tartalom csökkenéshez vezetett. Ennek következtében 2003-ban intenzívebb és hosszabb száraz periódusok alakultak ki, mint a következő két évjáratban (a szenzor érzékelésének határa -3000 hPa). Nyilvánvalóan a csapadékos periódusok miatt a mátrix potenciál értékek szezonális dinamikájuk során erőteljes fluktuációt mutattak. Eger-Kőlyuktetőn az eltérő talajtípusnak és kitettségnek köszönhetően a talaj nedvességtartalma nem változott drasztikusan a

vizsgált három év alatt. A talaj mátrix potenciál adatok alapján azt mondhatjuk, hogy ezen a területen gyakorlatilag nulla, vagy csak nagyon enyhe vízhiány lépett fel (6. ábra).

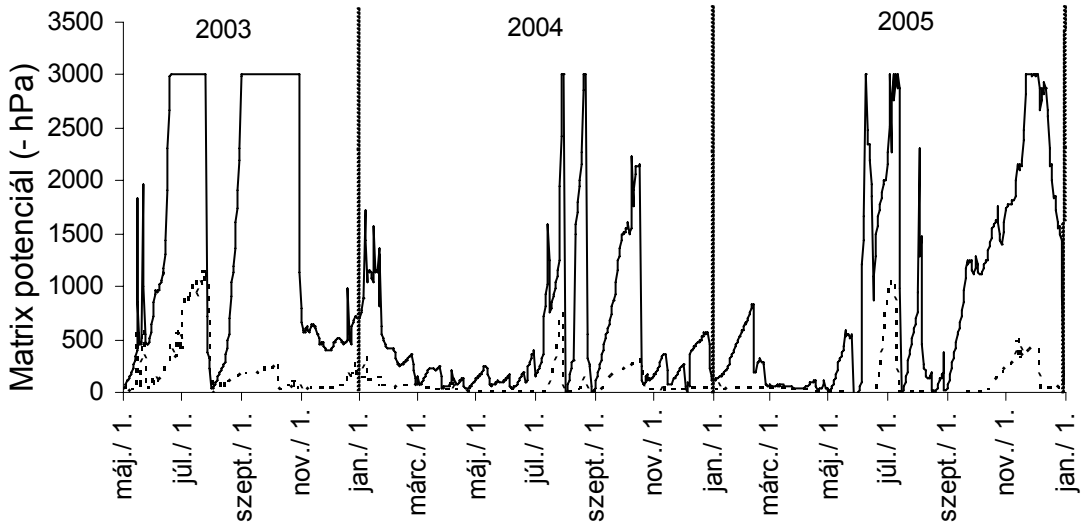
A klimatikus eredményeket összefoglalva elmondhatjuk, hogy a 2003–as évjárat melegebb és szárazabb volt, mint az azt követő két év. Az Eger-Nagyeged hegyen orografikus okok miatt mindhárom évben több csapadék esett, és a magasabb minimum hőmérsékletek miatt enyhén magasabb volt a napi és havi középhőmérséklet, mint Eger-Kőlyuktetőn.



4. ábra: *A vizsgált három év csapadék (oszlopok - havi összegek) és hőmérsékleti diagramja (vonal - havi átlaghőmérsékletek). Az adatok automata meteorológiai állomások méréseit tartalmazzák 2003 május 1-től 2005 december 31-ig. (A meteorológiai állomások 2003 április végén kerültek telepítésre.)*



5. ábra: *A két termőhely napi minimum hőmérsékleteinek éves menete a vizsgált időszakban (Eger-Kőlyuktető – pontozott vonal; Eger-Nagyeged hegy – folyamatos vonal). A római számok a hónapokat jelzik.*



6. ábra: *A két termőhely talaj mátrix potenciáljának szezonális változása 80 cm mélyen a vizsgált három időszakban (Eger-Kőlyuktető – pontozott vonal; Eger-Nagyeged hegy – folyamatos vonal).*

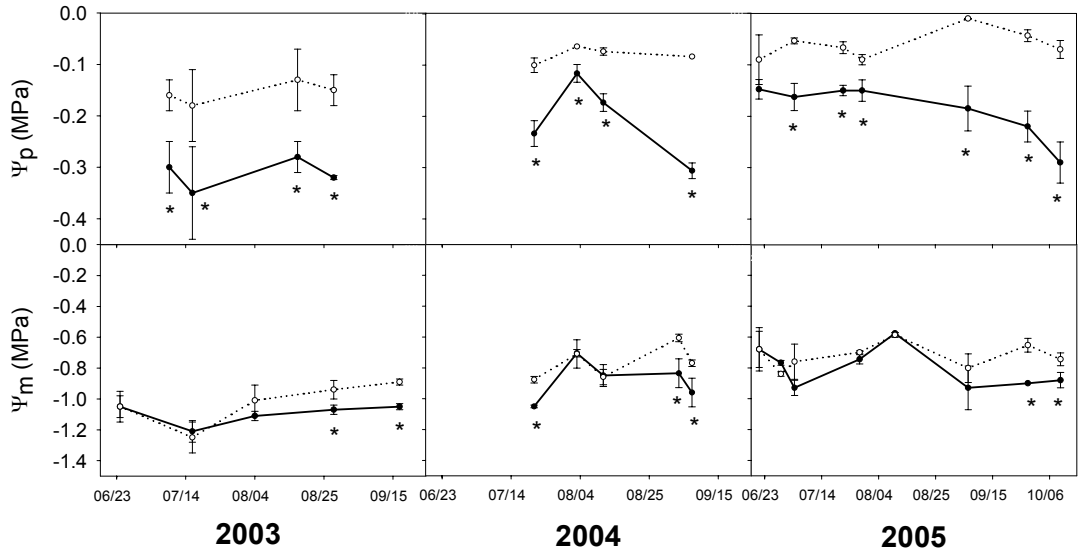
4.1.2. A Kékfrankos szőlőfajta vízháztartási paramétereinek szezonális változása a három vizsgált évjáratban

2003–ban a kora hajnali vízpotenciál értékek (Ψ_p) mindegyik mérési időpontban nagyobb vízhiányt mutattak (-0.3 és - 0.35 MPa) az Eger-Nagyeged hegy területén, mint Eger-Kőlyuktetőn (-0.1 és -015 MPa). Az érési időszakban (július végétől október 10-ig) mindkét termőhelyen egy enyhe csökkenés következett be az értékekben, de a különbség konzekvens maradt a két termőhely között. A következő két évben a hajnali vízpotenciál mérések enyhén pozitívabb értékeket mutattak mindkét ültetvényben a 2003-as évhez viszonyítva. A csapadékos periódusoknak köszönhetően a hajnali vízpotenciál értékek szezonális dinamikájában nyilvánvaló fluktuációt lehetett felfedezni. Amellett, hogy a két termőhely közötti szignifikáns különbség kisebb volt e paraméter tekintetében, a déli kitettségű, meredek lejtőn lévő ültetvény az érési időszakban 2004-ben és 2005-ben egyaránt -0.3 MPa–hoz közeli értékeket mutatott.

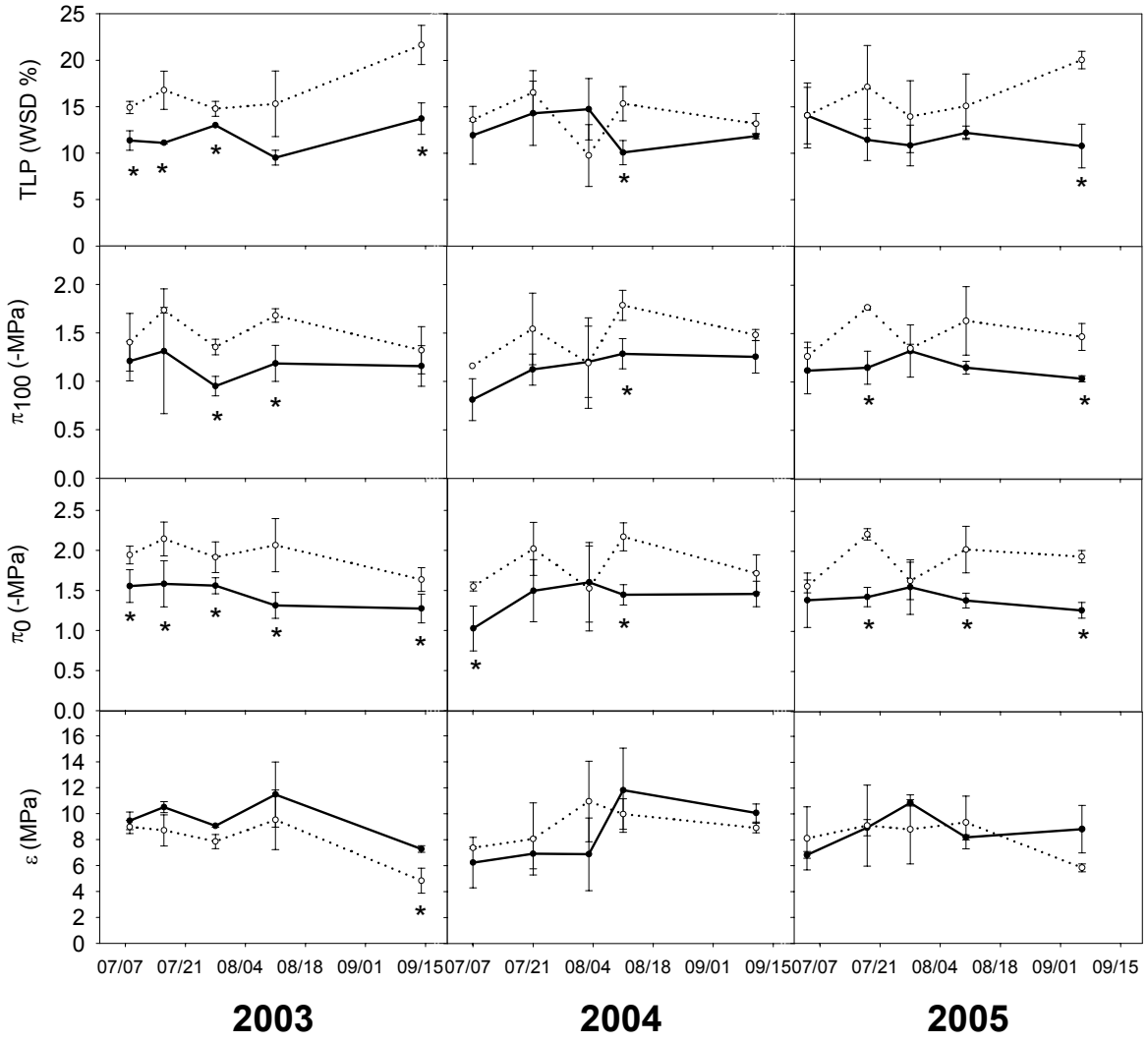
A legtöbb mérési időpontban a napközi vízpotenciál értékek (Ψ_m) nem mutattak szignifikáns különbséget a két termőhely között. A mért eredmények tartománya -1.2 és -0.6 MPa között mozgott. A legalacsonyabb Ψ_m a 2003-as évjáratra volt jellemző -1.2 és -0.95 MPa közötti értékekkel. 2004 és 2005 pozitívabb eredményeket hozott mindkét termőhely tekintetében. Annak ellenére, hogy az érési időszakokban szignifikáns különbségeket lehetett felfedezni a két termőhely között (negatívabb értékekkel az Eger-Nagyeged hegyen), egyik érték sem mutatott stresszállapotot a két ültetvényben (7. ábra).

A Kékfrankos szőlőfajtán mindkét termőhelyről, mindhárom évjáratban levélminták kerültek begyűjtésre nyomás-térfogat analízis céljából. Az ozmotikus potenciál értéke teljes turgornál (π_{100}) és a turgorvesztési pontnál (π_0) a mérési időpontok döntő többségében negatívabb volt Eger-Kőlyuktetőn, mint az Eger-Nagyeged hegy területén, bár a különbségek nem voltak minden esetben szignifikánsak. A szezonális változások tekintetében az Eger-Nagyeged hegy területén nem volt statisztikailag kimutatható különbség egyik évben sem az egyes mérési időpontok ozmotikus viszonyai között. A turgorvesztési pontokban (TLP = Turgor Loss Point) mutatkozó különbségek hasonlóan alakultak az ozmotikus viszonyok változásaihoz. Az Eger-Nagyeged hegy termőhelyen kisebb, már 10-16 %-os víztelítési hiánynál (WSD = Water Saturation Deficit) bekövetkezett a turgorvesztés, ellentétben a másik termőhellyel, ahol ez a jelenség 14-22 %-os WSD értéknél következett be. A sejtfal rigiditására utaló paraméter, az elasztikus modulus (ε) értékeiben kevés alkalommal volt szignifikáns különbség a két ültetvény között. Elmondhatjuk, hogy ezekben az esetekben a vízhiányos termőhelyről származó levélminták kissé magasabb sejtfal rigiditással rendelkeztek, mint a kedvezőbb vízellátottságú területről szedett levélminták. A

nyomás-térfogat görbékből származtatott paraméterek közül a TLP, π_0 értékei a 2003-as évjáratban gyakrabban mutattak statisztikailag is alátámasztott különbséget a két termőhely között, mint az azt követő két évben (8. ábra). A mérések többségében az apoplaszt térfogat nagyobb volt a vízhiányos termőhelyen, de ez elsősorban csak 2003-ban volt statisztikailag alátámasztható (adatok részleteiben nincsenek bemutatva).



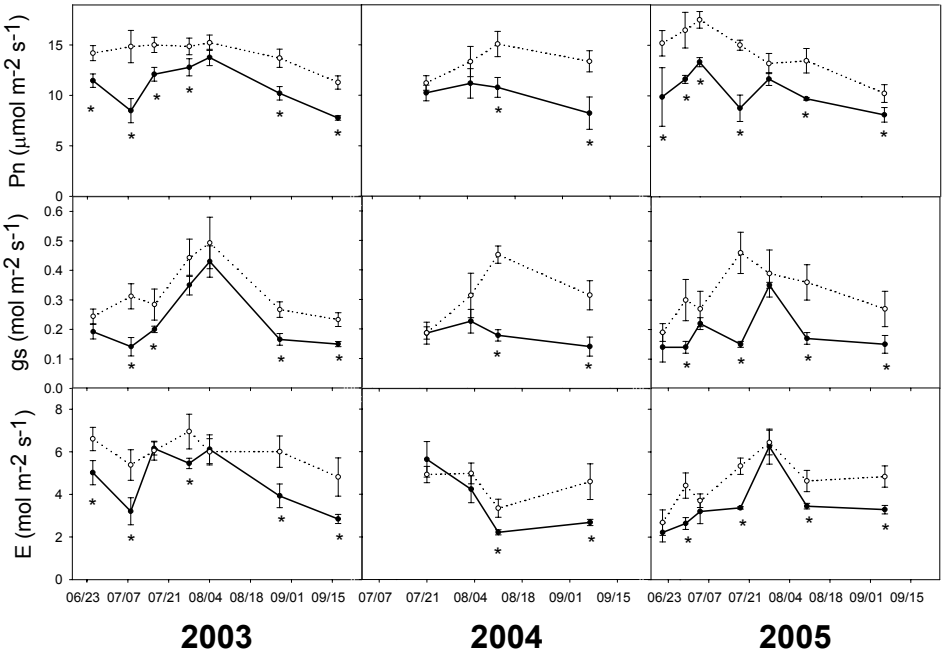
7. ábra. *A hajnali (Ψ_p) és a napközi (Ψ_m) vízpotenciál értékek változása a két termőhelyen (Eger-Nagyeged hegy – folyamatos vonal; Eger-Kőlyuktető – szaggatott vonal) a három vizsgált évjáratban. A jelölések átlagértékek (Ψ_p: n= 9-12; Ψ_m: n=6), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillag jelölések az adott mérési időpontban a két termőhely közötti statisztikailag is alátámasztott különbséget mutatják ($p < 0.05$).*



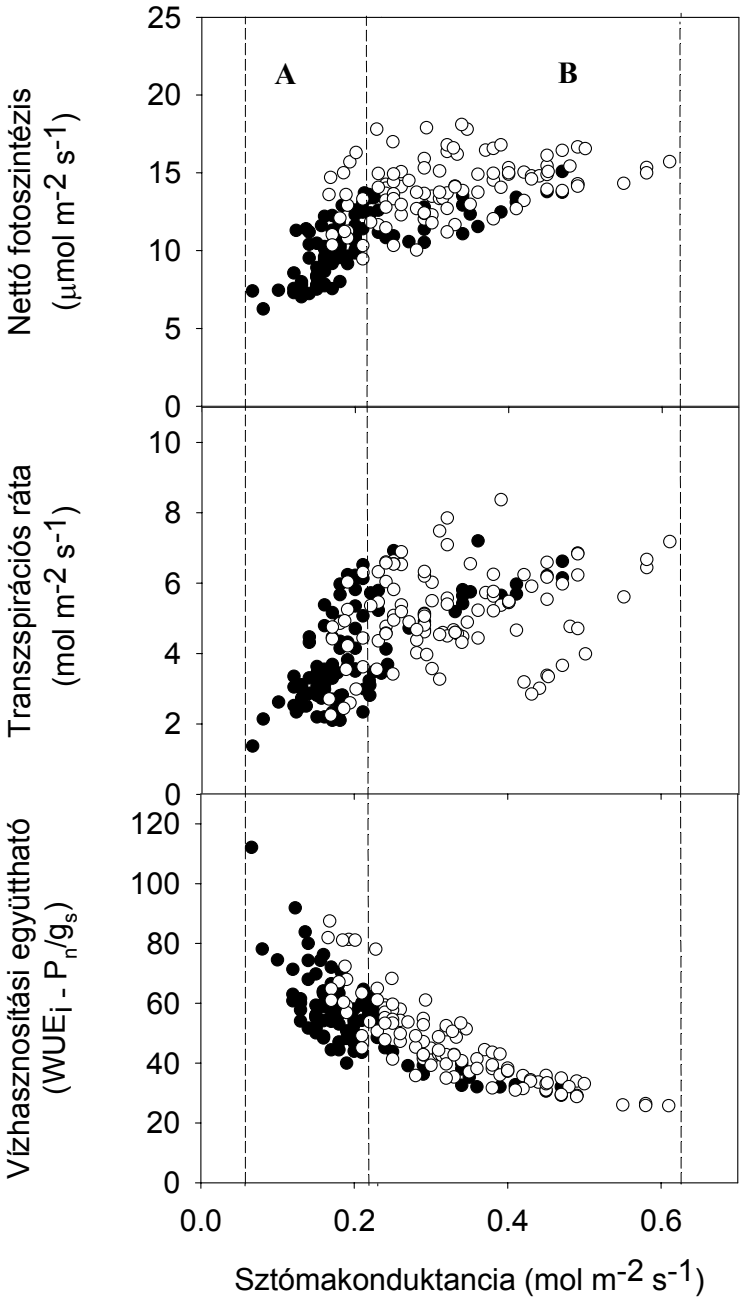
8. ábra: *A turgorvesztési pont (TLP), az ozmotikus potenciál teljes turgornál (π_{100}) és turgorvesztésnél (π_0) valamint az elasztikus modulus (ε) értékeinek szezonális változása a két termőhelyen. (Eger-Nagyeged hegy – folyamatos vonal; Eger-Kőlyuktető – szaggatott vonal). A jelölések átlagértékek (n=4), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillag jelölések az adott mérési időpontban a két termőhely közötti statisztikailag is alátámasztott különbséget mutatják ($p < 0.05$).*

4.1.3. Gázcseremérések eredményei a vizsgált évjáratokban

A sztómakonduktancia (g_s), a transzspirációs ráta (E) és a nettó fotoszintézis (P_n) méréseket mindhárom évben a bogyónövekedési és a bogyó érési időszakban végeztük el. Mindhárom paraméter esetében (hasonlóan a már korábban elemzett élettani mutatókhoz) a termőhelyek között többször szignifikáns különbség volt kimutatható, elsősorban az érési időszakban. Az Eger-Kőlyuktető területén az infravörös gázanalízis magasabb g_s, E és P_n értékeket mutatott ki, mint az Eger-Nagyeged hegyen, de természetesen egymáshoz közel eső értékek is előfordultak az időközönkénti, intenzív helyi csapadéknak köszönhetően (2003-ban július végén, augusztus elején; 2005-ben július végén). Eger-Nagyeged hegyen a sztómakonduktancia általában alacsonyabb értékeket mutatott, mint a másik termőhelyen. A sztomatikus gátlásnak köszönhetően a vízhiányos területen alacsonyabb asszimilációs és transzspirációs ráta volt a jellemző. A sztómavezetőképesség értékei a déli kitettségű, meredek hegyoldalon 0.06 és 0.22 mol m^{-2} sec^{-1} között mozogtak a legtöbb esetben, közepes, illetve enyhe erősségű vízhiányt jeleztek. A stresszállapottól nagyobb sztómakonduktanciát csak erősen csapadékos periódus után sikerült mérni ezen a területen (9. és 10. ábra).



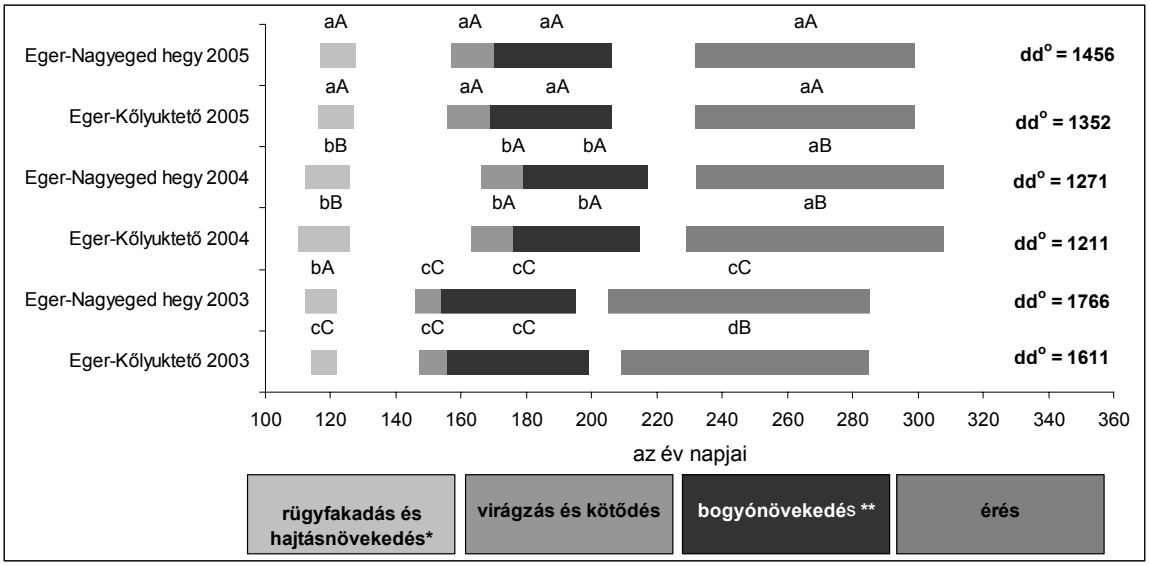
9. ábra: *A gázcseremérések eredményei a bogyó növekedésének és érésének szakaszában, mindhárom vizsgált évben (Eger-Nagyeged hegy – folyamatos vonal; Eger-Kőlyuktető – szaggatott vonal, P_n – nettó fotoszintézis, g_s – sztómakonduktancia, E – transzspirációs ráta). A jelölések átlagértékek (n=5-10), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillag jelölések az adott mérési időpontban a két termőhely közötti statisztikailag is alátámasztott különbséget mutatják ($p < 0.05$)*



10. ábra: *A nettó fotoszintézis (P_n), a transzspirációs ráta (E) és a vízhasznosítási együttható (WUE_i) változása a sztómakonduktancia (g_s) függvényében. A három év összevont mérési eredményei az Eger-Nagyeged hegy (kitöltött jelölés, A) és az Eger-Kőlyuktető (üres jelölés, B) területekről. A nyomtatott nagybetűk a termőhelyekre jellemző g_s sávot mutatják, amelyeknek határvonala a vízhiányos terület azon legmagasabb sztómakonduktancia értékeit jelzi, ahol még az átlagokban a két terület között szignifikáns különbség volt kimutatható.*

4.1.4. Fenológiai fázisok kezdete és tartama a két termőhelyen a vizsgált három évjáratban

A fenológiai fázisok mindkét termőhelyen felvételezésre kerültek. A felvételezések eredményeit a 11. ábra mutatja.



11. ábra. *A fontosabb fenológiai fázisok (rügyfakadás és hajtásnövekedés a második levél megjelenéséig*, virágzás és kötődés, bogyónövekedés fürtzáródásig**, érés) kezdeti időpontja és tartama a két termőhelyen, a három vizsgált évjáratban. A különböző kisbetűk a statisztikailag alátámasztott különbséget jelzik az adott fenofázisok megjelenési időpontjában, a különböző nagybetűk pedig az adott fenofázis időtartamában (p <0.05). Az effektív hőösszegek a szüreti időpontok után szintén fel vannak tüntetve (dd° = foknap). A hőösszeget mutató adatok az adott év május elsejétől szüreti időpontig terjedő időszakát ölelik fel (szüreti időpontok: 2003: október 10, 2004: november 3, 2005: október 26).*

Annak ellenére, hogy egyes fenofázisok megjelenésében és időtartamában 1-2 napos eltolódás előfordult, a 2003-as évjáratot kivéve ebben a tekintetben nem volt szignifikáns különbség a termőhelyek között. Néhány napos különbség jelentkezett a rügypattanás időpontjában az évek között. Minden megfigyelt fenológiai fázis hamarabb kezdődött 2003-ban (kivéve a rügyfakadást), mint az azt követő két évben. A szüret (aminek időpontját a próbaszüretek során kapott cukor- és savtartalom alapján határozták meg) 2004-ben 23 nappal, 2005-ben pedig 14 nappal volt később, mint 2003-ban. A bogyó növekedési periódusa (amíg a bogyók egymást nem érintik = fürtzáródás) hosszabb, a hajtásnövekedés (a második levél kifejlődéséig) és a virágzás pedig rövidebb volt 2003-ban, mint 2004-ben és 2005-ben. A leghosszabb érési időszak 2003-ban volt az Eger-Nagyeged hegyen, a legrövidebb pedig 2005-ben mindkét termőhelyen. 2005-ben az érési időszak viszonylag későn kezdődött a bogyónövekedéshez képest, ami az augusztus második felében fellépő szokatlanul hideg időjárás miatt tolódott ki. 2004-ben a virágzás és a bogyónövekedés később

kezdődött, mint 2005-ben, de a termőhelyek között a szóban forgó fenológiai fázisok időtartalmát tekintve nem volt szignifikáns különbség. Az érési időszak nagyon hasonló időpontban indult meg mindkét évben, de 2004-ben szignifikánsan hosszabb volt, mint 2005-ben. Ez valószínüleg a szüret előtti hűvösebb periódusnak köszönhető. A szüreti időpontok jó összhangot mutatnak az egyes évekre jellemző effektív hőösszeggel (dd^{o}). Ezek alapján a legnagyobb hőösszeg a legkorábbi, a legkisebb hőösszeg pedig a legkésőbbi szüreti időponttal mutatott egybeesést (11. ábra).

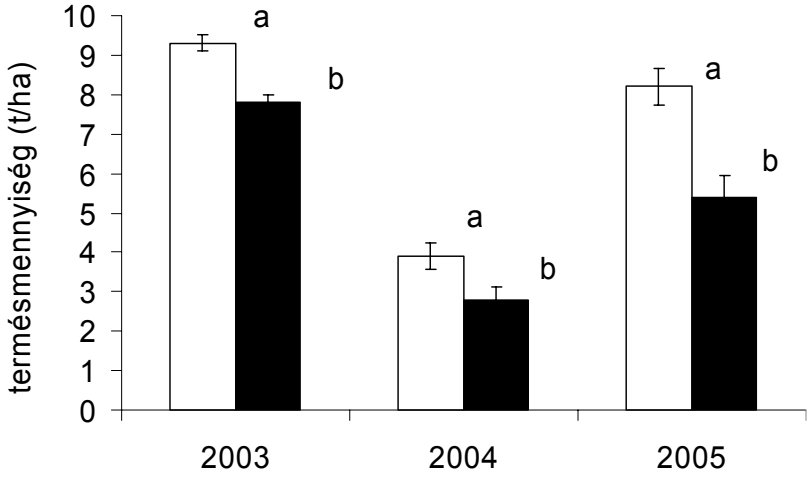
4.1.5. Lombszerkezeti felvételezések, termésmennyiség és borminőség

A levélrétegszám (LLN = Leaf Layer Number) 2004-ben és 2005-ben szignifikánsan magasabb volt Eger-Kőlyuktetőn, mint az Eger-Nagyeged hegyen. 2003-ban ebben a tekintetben nem volt szignifikáns különbség a területek között. A belső levelek (PIL = Percent of Interior Leaves) és a belső fürtök (PIC = Percent of Interior Clusters) százaléka szintén magasabb volt a síkvidéki termőhelyen, mint a rendszeresen vízhiánynak kitett lejtős ültetvényben (1. táblázat).

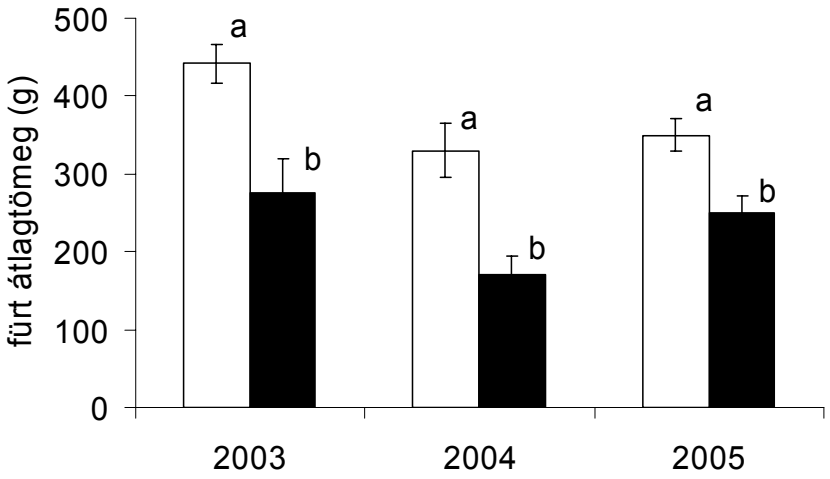
1. táblázat: *A levélrétegszám (LLN), a belső levelek százaléka (PIL) és a belső fürtök százaléka (PIC) az érési időszakban a három különböző évjáratban. A számok átlagértékek (n=5-7), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. Az adott évben a különböző kisbetűk a termőhelyek között lévő statisztikai különbséget jelzik az adott paraméter esetében (p <0.05).*

Termőhely	Év	Levélrétegszám (LLN)	Belső levelek százaléka (PIL)	Belső fürtök százaléka (PIC)
Eger-Nagyeged hegy	**2003**	2.3±0.5^{a}	25.9±8.51^{a}	37.7±10.6^{a}
	2004	2.3±0.4^{a}	32.02±2.39^{a}	53.4±7.6^{a}
	2005	1.8±0.35^{a}	24.2±4.25^{a}	34.43±5.87^{a}
Eger-Kőlyuktető	**2003**	2.6±0.43^{a}	42.01±5.46^{b}	61.9±4.8^{b}
	2004	3.3±0.2^{b}	44.3±4.4^{b}	75.2±10.79^{b}
	2005	3.4±0.3^{b}	42.3±6.3^{b}	76.3±12.7^{b}

Az egy hektárra eső termésmennyiség és az átlagos fürtnagyság szintén alacsonyabb volt az Eger-Nagyeged hegy területén mindhárom vizsgált évjáratban (12. és 13. ábra). A tőkénkénti fürtszámban nem volt különbség a két termőhely között.



12. ábra: *A termés mennyisége a három évjáratban. Az oszlopok 9-12 tőke terméséből számított átlagértékeket jelölnek az átlagtól való eltéréssel (SE). A különböző betűk a termőhelyek között kimutatott statisztikailag szignifikáns különbséget jelzik (p <0.05).*



13. ábra: *A fürtátlagtömeg változása a három évjáratban. Az oszlopok 30-45 fürt átlagértékét jelölik az átlagtól való eltéréssel (SE). A különböző betűk a termőhelyek között kimutatott statisztikailag szignifikáns különbséget jelzik (p <0.05).*

A must cukortartalma magasabb volt a vízhiányos termőhelyen 2003-ban és 2004-ben (2003: Eger-Nagyeged hegy - 236g/l, Eger-Kőlyuktető - 223 g/l; 2004: Eger-Nagyeged hegy - 210 g/l, Eger-Kőlyuktető - 186 g/l). Növényegészségügyi okok miatt nem volt különbség a termőhelyek között 2005-ben. A titrálható savtartalom szintén magasabb volt az Eger-Nagyeged hegy területén, bár a különbség nem volt szignifikáns (az adatok részleteiben nincsenek bemutatva).

A vízhiánynak kitett termőhely boraiban (Eger-Nagyeged hegy) szignifikánsan magasabb összes polifenol, összes tannin, antocianin és katechin koncentráció volt, mint a jó vízellátottságú terület (Eger-Kőlyuktető) terméséből készített borokban. Az antocianin és az összes tannin egységnyi térfogatra eső koncentrációja közel kétszeres volt az Eger-Nagyeged hegyen, mint az Eger- Kőlyuktetőn, különösen 2003-ban és 2004-ben (2. táblázat).

2. táblázat: *A termőhelyekről származó borok kémiai analízisének eredményei. A számok átlagértékek (n=3), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. Az adott évben a különböző kisbetűk a termőhelyek között lévő statisztikailag szignifikáns különbséget jelzik az adott paraméter esetében (p <0.05).*

Termőhely	Év	Katechin (mg/l)	Összes polifenol (mg/l)	Antocianin (mg/l)	Összes tannin (g/l)
Eger-Nagyeged hegy	**2003**	491.3±7.7[a]	828.6±22.9[a]	208.4±9.6[a]	1.64±0.06[a]
	2004	768.5±12.5[a]	1478.5±20.5[a]	213.4±15.5[a]	2.23±0.12[a]
	2005	565.4±11.8[a]	857.2±19.6[a]	212.2±16.5[a]	1.6±0.05[a]
Eger-Kőlyuktető	**2003**	428.2±4.6[b]	802.1±36.6[a]	121.9±17.5[b]	0.96±0.07[b]
	2004	379.3±11.8[b]	871.3±13.72[b]	138.4±11.3[b]	0.82±0.07[b]
	2005	415.2±13.2[b]	656.5±34.42[b]	122.7±14.8[b]	1.37±0.13[b]

4.2. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

Annak ellenére, hogy az éves csapadékmennyiség értéke mindhárom évben magasabb volt a lejtős, déli kitettségű termőhelyen, az Eger-Nagyeged hegyen a talaj víztartalma mindhárom évben alacsonyabb volt, mint Eger-Kőlyuktetőn. Ez egyrészt a lejtős terület miatt kialakult csapadék-elfolyásnak, valamint a két termőhely talajának eltérő vízmegtartó képességének köszönhető. A hajnalban mért vízpotenciál értékek jobban mutatták a termőhelyek közötti különbséget vízellátottság szempontjából, mint a napközi vízpotenciál eredmények. A hajnali vízpotenciál értékek alapján mindhárom évben enyhe erősségű vízhiány (Ojeda *et al*. 2002) alakult ki az Eger-Nagyeged hegy területén. Ha viszont Medrano *et al.* (2002), valamint Cifre *et al.* (2005) munkái alapján a sztómakonduktancia értékeket vesszük figyelembe a vízhiány erősségének meghatározásához, azt mondhatjuk, hogy a lejtős, déli kitettségű területen közepesen erős vízhiány alakult ki a vizsgált időszakokban. Ezt az ellentmondást látszanak erősíteni Pou *et al.* (2008) eredményei is, miszerint a viszonylag alacsony g_s értékekhez (0.05 mol $m^{-2}s^{-1}$) nem társult alacsony hajnali vízpotenciál. A Ψ_p és a g_s paraméterek egyaránt jól mutatják a talaj vízellátottságát (Jones 2004, 2007). Kimutatták azonban azt is, hogy a szőlő esetében a sztómakonduktancia a talaj vízhiányának érzékenyebb mutatója, mint a hajnali vízpotenciál értékek (Pellegrino *et al*. 2005). A Ψ_p értékek nyilvánvalóan a talaj aktuális vízellátottságát mutatják. A változó szabadföldi körülmények (szárazabb-csapadékosabb periódusok egymást követése) a talaj víztartalmának periodikus változását eredményezhetik, ami biokémiai változásokat idézhet elő a növényben. Ilyen például a gyökerekben a vízhiány hatására felhalmozódó reziduális abszcizinsav, ami nem „használódik el" rögtön az időjárás csapadékosabbra fordultával, hanem több napig hatást gyakorolhat a sztómakonduktanciára és így a transzspirációs ráta intenzitására is (Lovisiolo *et al.* 2008). Így előfordulhat, hogy az *in situ* növényi reakciók (pl. g_s) nem mutatnak azonnali összhangot a környezet, pl. a talaj vízállapotának változásával.

A két termőhely Ψ_m értékei közötti különbségek nem voltak szignifikánsak a mérési időpontok nagyobb részében, bár az érési időszakban, amikor a hőmérséklet és a levegő vízgőztelítési hiánya alacsonyabb volt, kismértékű, de statisztikailag kimutatható eltérés alakult ki közöttük. A Ψ_m értékek - 0.6 és -1.2 MPa között mozogtak, ami gyakorlatilag nem jelez vízhiányt az adott területeken (Hsiao 1973) annak ellenére, hogy egyéb paraméterek (alacsony hajnali vízpotenciál, alacsony sztómakonduktancia és negatívabb talaj mátrix potenciál) nyilvánvaló vízdeficitet jeleztek az Eger-Nagyeged hegy területén. Ezek az eredmények azt támasztják alá, hogy a Kékfrankos szőlőfajta „közel izohidrikus" tulajdonságot mutat az adott környezeti feltételek mellett, hasonlóan a Grenache fajtához (Schultz, 2003). Ez a stratégia részben a sztómaregulációnak

köszönhető. A sztómák záródása bekövetkezhet abszcizinsav hatására, ami a talajban a növekvő vízhiány következtében termelődik a gyökerekben (Loveys 1984; Davies és Zhang 1991; Correia *et al*. 1995), és a xilémen keresztül a folyadékáram segítségével jut el a levelekbe. Az ABA szignálmolekulák közvetlenül a levelekben is termelődhetnek alacsony relatív páratartalom hatására (Soar *et al*. 2006b). Szintén a levegő alacsony vízgőznyomásának köszönhetően az intenzív párologtatás hatására a szállítónyalábokban embolizmusok alakulhatnak ki, amelyek közvetlenül sztómazáródást okozhatnak (Schultz 2003).

A nyomás–térfogat görbék analízise magasabb ozmotikus koncentrációt mutatott ki teljes turgornál és turgorvesztésnél az Eger-Kőlyuktető területéről származó levélmintákban, mint a stresszelt nagyegedi termőhely leveleiben. Ez a tény már önmagában is arra enged következtetni, hogy a korábban leírt környezeti feltételek mellett a fajta nem mutat ozmoregulációt. A stresszelt termőhelyen az ozmotikus potenciál értékek egyik évjáratban sem mutattak szignifikáns eltéréseket a mérési időpontokat illetően, bár a vízellátottságban nyilvánvaló szezonális tendenciák mutatkoztak. A vízhiányos állapotnak egyik fontos következménye a sejtméret redukciója. Mivel kisebb térfogatban kisebb energia befektetéssel is lehet az ozmotikus viszonyokat optimális tartományban tartani, valószínűleg az adott körülmények között a fajta nem reagált aktív ozmotikus szabályozással, ami metabolikusan energiaigényesebb folyamat (Cutler *et al*. 1977; Jones 1994). Ezek a mérési eredmények tehát alátámasztják, hogy a Kékfrankos a korábban már vázolt környezeti hatásokra nem reagál aktív ozmoregulációval, hasonlóan a Rajnai rizling (Düring 1984) és Chardonnay szőlőfajtákhoz (Alsina *et al*. 2007). Más szőlőfajtákban azonban találtak aktív ozmoregulációra mutató jeleket. A keményítőtartalom csökkenése és ezzel párhuzamosan bizonyos monoszacharidok (glükóz, fruktóz) (Düring 1984), valamint az anorganikus ionok koncentrációjának növekedése a citoplazmában (Patakas *et al.* 2002) az aktív ozmoreguláció meglétét támasztja alá a szőlőben.

A sejtfal rugalmasságára utaló elasztikus modulus (ε) értékei nem mutattak jelentős különbségeket a termőhelyek között egyik évben sem. A magasabb ε értékek a stresszelt termőhelyen csak 2003-ban voltak szignifikánsan magasabbak, de ekkor is csak egy időpontban. Ez az eredmény azt támasztja alá, hogy a turgorvesztés késleltetésében a sejtfal rugalmassága is szerepet játszhat. A viszonylag állandó sejtfalrigiditás ellenére a turgorvesztési pont többször szignifikánsan magasabb víztelítési hiánynál következett be az Eger-Kőlyuktető területén, ami arra utal, hogy az aktuális ozmotikus állapot is szerepet játszhat a turgorvesztés késleltetésében.

A kisebb sztómakonduktancia visszafogott szén-dioxid asszimilációt és vízvesztést eredményezett az Eger-Nagyeged hegy területén. Az enyhe vagy közepesen erős vízhiány hatására a stresszelt termőhelyen a vízhasznosítási együttható (WUE_i – P_n/g_s) enyhén magasabb

tartományban mozgott, mint a síkvidéki termőhelyen (10. ábra). Ez a jelenség az irodalmi adatokkal megegyező képet mutat, miszerint az enyhe vagy közepes erősségű szárazságstressz növeli a WUE_i-t (Medrano *et al*. 2007; Pou *et al*. 2008), bár ez erősen faj/fajta függő (Bota *et al.* 2001). A két termőhely közötti különbség ebben az esetben elsősorban az érési időszakban mutatkozott meg. Elmondhatjuk, hogy a kísérleti időszakokban (mindhárom évet beleértve) a sztómavezető képesség két fő tartományban mozgott. Ebben a két tartományban szereplő g_s értékek jól mutatják a vízhiány erősségét a két területen (Medrano *et al*. 2002; Cifre *et al*. 2005). Az első tartományba tartozók 0.06-0.22 mol m^{-2} s^{-1} között mozogtak, amelyek a mérések nagy többségében közepesen erős vízhiányt jeleztek. A második tartományba a 0.22-0.62 mol m^{-2} s^{-1} értékek tartoztak, és nem mutattak vízhiányt az Eger-Kőlyuktető területén. A 0.22 mol m^{-2} s^{-1} értéknél meghúzott választó vonal az Eger-Nagyeged hegy azon legmagasabb értékeit jelzi, ahol a két termőhely között szignifikáns különbség volt kimutatható.

Az ökofiziológiai eredményeket összefoglalva tehát elmondhatjuk, hogy a gázcsere paraméterek és a hajnali vízpotenciál értékek mutattak elsősorban szignifikáns különbségeket a termőhelyek között. A közepes/enyhe erősségű szárazságstressz kedvező hatással van a termés minőségi mutatóira (Hepner *et al.* 1985). Mivel a hajnali vízpotenciál és a sztómakonduktancia értékek megbízhatóan mutatják a vízhiány erősségét, e paraméterek szezonális változásának nyomon követése alkalmas módszer a termőhely vízállapot szempontjából történő karakterizálására. A nyomás-térfogat görbék paramétereiben mutatkozó termőhely-indukálta eltérések egy hosszan tartó, „long-term" akklimatizáció eredményei, ellentétben a sztómaregulációval, ami egy gyors és viszonylag kisebb mértékű talajnedvesség vesztés hatására is bekövetkezik (Jones 2004). A turgorvesztési pont és az ozmotikus potenciál értékek szignifikáns különbséget jeleztek a területek között 2003-ban, azonban ez a különbség nem volt megfigyelhető enyhébb vízhiány hatására. Úgy tűnik, hogy az adott körülmények között nem ozmoreguláló Kékfrankos fajta esetében az ozmotikus viszonyokat elsősorban a széndioxid fixáció intenzitása határozza meg.

A fenofázisok kezdetét és időtartamát csak nagyon kis mértékben befolyásolta a termőhelyek kitettsége és vízellátottsága. Csupán 1-2 napos eltolódás volt jellemző egy adott évben a két ültetvény között. A vizsgált évek között azonban jelentős különbségeket lehetett megfigyelni a rügyfakadásban (kivétel: Eger-Nagyeged hegy), a hajtásnövekedésben, a virágzásban, a bogyónövekedésben és az érési időszakban. 2003-ban a hajtásnövekedés és virágzás rövidebb volt, valamint minden fenológiai stádium hamarabb kezdődött, mint 2004-ben és 2005-ben (kivéve a rügyfakadást). Ennek következtében a szüret is 2-3 héttel hamarabb volt 2003-ban. Ezek a különbségek nem a vízhiányban mutatkozó szezonális változásoknak köszönhetőek. Ezt a megállapítást Matthews *et al.* (1987), valamint Downey *et al.* (2006) eredményei is alátámasztják.

Az évjáratok közötti különbségeket a fenofázisok megjelenése és időtartama szempontjából elsősorban a hőmérsékleti viszonyok határozták meg. A havi átlagos hőmérséklet 2-6 ^{o}C–kal volt magasabb a vegetációs időszakban 2003-ban, mint az azt követő két évben. Ráadásul a májustól szeptemberig tartó időszak átlaghőmérséklete 0.1 – 2.7 ^{o}C–kal meghaladta a sokéves átlagot 2003-ban, míg 2004 és 2005 években 0.2 – 2.5 ^{o}C-kal alatta volt. A magasabb hőmérsékleti jellemzők magasabb effektív hőösszeget is eredményeztek 2003-ban. Az, hogy a déli kitettségű területen magasabb volt az effektív hőösszeg, nem okozott számottevő különbséget a termőhelyek között a fenofázisok időtartamában és megjelenési időpontjában egy adott évjáratban (11. ábra). A hajtás és a levél fejlődésének üteme a vízhiány egyik legérzékenyebb indikátorai közé tartozik (Hsiao, 1973), bár a lombozat különböző összetevői a főhajtás és mellékhajtás típusok tekintetében eltérő mértékben mutatnak érzékenységet (Pellegrino *et al.* 2005). Az Eger-Nagyeged hegyen fellépő vízhiány hatására szignifikáns csökkenés jelentkezett a lombozat sűrűségében, amit a lombfelvételezések eredményei alátámasztottak (1. táblázat). A déli kitettségű termőhelyen mindhárom évben alacsonyabb volt a termésmennyiség, mint az Eger-Kőlyuktető területén, ami részben a kisebb bogyónagyságnak, másrészt az alacsonyabb fürtátlagtömegnek köszönhető. Ezek a redukciók a vízhiánynak általános és számos esetben már publikált megnyilvánulási formái (McCarthy 2000; Downey *et al.* 2006). A zsendülés (bogyószineződés) előtt fellépő vízhiány nagyobb hatással van a bogyó méretére, mint a zsendülés után jelentkező vízdeficit (Hardie és Considine 1976; Matthews *et al*. 1987; Sivilotti *et al*. 2005).

A mérsékelt vízhiány kedvező hatást gyakorol a gyümölcs minőségi paramétereire, ami részben magasabb cukorkoncentrációt (Matthews *et al.* 1990), részben a fenolos komponensek magasabb koncentrációját jelenti (Ojeda *et al.* 2002; Kennedy *et al.* 2002; Sivilotti *et al.* 2005). A gyümölcs nagyobb fenolos komponens tartalmát számos tanulmány a kisebb bogyóméretnek és az így megnövekedett bogyóhéj/bogyóhús aránynak tulajdonítja. Roby és Matthews (2004) azonban kimutatták, hogy az azonos méretű bogyók esetében csak a vízhiánynak kitett bogyókban volt magasabb a bogyóhéj/bogyóhús aránya. Ugyanakkor Castellarin *et al*. (2007) eredményei alapján azt mondhatjuk, hogy az antocianin koncentráció nem csupán a bogyóhéj/bogyóhús magasabb aránya miatt bekövetkező indirekt hatásnak köszönhető, hanem a vízhiány direkt módon is elősegíti ezen molekulák szintéziséért felelős gének expresszióját. A vízhiánynak ugyanakkor van egy másik indirekt hatása: a hajtások csökkent növekedése egy szellősebb és lazább lombszerkezethez vezetett, ami megváltoztatta a fürtzónában a mikroklímát, nevezetesen magasabb hőmérsékletet és erősebb fényviszonyokat eredményezett. Ezek a feltételek szintén kedveznek a szőlő fenolos érettségének (Coombe 1987; Downey *et al.* 2006). Mindezek alapján elmondhatjuk, hogy az alacsonyabb vízellátottságú termőhelyre a kisebb sztómavezető képesség, alacsonyabb

termésmennyiség (kisebb fürtátlagtömeg) és magasabb fenolos koncentráció (a borok összes tannin, összes polifenol, katechin és antocianin tartalma magasabb) a jellemző.

A vízhiány nagysága és tartama az egyik legfontosabb eleme az un. „termőhely hatásnak" („terroir effect") (Seguin 1983; Koundouras *et al.* 1999; Hunter és Bonnardot 2002; Hunter és Deloire 2006; Zsófi *et al.* 2009a). Ráadásul a talajban fellépő vízhiány egyéb mezoklimatikus viszonyokra is utalhat, mivel a nagyobb besugárzás mennyiség és hőmérsékleti viszonyok megemelik az evapotranszspirációt, és így elősegítik a talaj gyorsabb vízvesztését.

A szőlő ökofiziológiai válaszreakciói és a klimatikus jellemzők alapján prioritások állíthatók fel a gyakorlati szőlészetben (a termőhely karakterizálást és szelekciót is beleértve) a borminőség javítása és fenntartása érdekében. Alapvetően a sztómakonduktancia értékét, mint a vízhiány erősségét mutató paramétert lehet a szárazságstressz erősségére (Medrano *et al.* 2002; Cifre *et al.* 2005) és így egy adott terület jellemzésére használni. A vízhiány mellett a nappali hőmérsékleti viszonyok is fontos szerepet töltenek be a bogyó érésdinamikájában és így a végtermék minőségében (Kliewer és Torres 1972). Tonietto és Carbonennau (2004) kimutatták, hogy az éjszakai hőmérsékleti viszonyok a borok aroma- és színanyagaira jelentős hatást gyakorolnak. Az érési időszakban a 14.2 ^{o}C küszöbérték feletti hőmérsékleti értékek a szín- és aromaanyagokra kedvezőtlen hatást gyakorolnak. Ezeket az eredményeket megfontolva az alábbi prioritásokat lehet figyelembe venni a minőségi szőlőtermesztés és bortermelés szempontjából:

- Azon az ültetvények esetében, amelyek rendszeresen ki vannak téve közepesen erős vagy súlyos vízhiánynak, valamint magas Heliotermikus Index-szel (Huglin, 1978) és alacsony Hideg Éjszakai Indexel (Cool Night Index, Tonietto, 1999) rendelkeznek, az elsődleges szempont a vízhasznosítási együttható (WUE) növelése. Ezek az ültetvények általában a száraz, mediterrán típusú régiókban helyezkednek el. Itt azonban meg kell jegyezni, hogy az úgynevezett hűvös klímájú szőlőtermesztési régiókban a meleg és száraz periódusok gyakorisága és erőssége a klímaváltozás következtében növekedhet (Schultz 2000; Domonkos 2003). A vízhiánynak erőteljesen kitett régiók számára az irodalmi áttekintésben már említett PRD (Partial Rootzone Drying = Részleges Gyökérzóna Szárítás) és az RDI (Regulated Deficit Irrigation = Szabályozott Deficit Öntözés) öntözési módszerek megfelelő technológiák a vízhasznosítási együttható növelésére (Dry *et al*. 2000, 2001; Cifre *et al.* 2005; de Souza *et al.* 2005; dos Santos *et al.* 2007; Soar és Loveys, 2007). Az öntözési technológiák mellett a takaró növények használata (Monteiro és Lopes 2006), valamint a megfelelő alany-nemes fajtakombináció (Soar *et al.* 2006a) is segíthetnek fönntartani az optimális fiziológiai állapotot és növekedést, ugyanakkor a víztakarékos, gazdaságos minőségi szőlőtermesztést. Az öntözési program gyakorlati alkalmazásához, az optimális öntözési időpontok meghatározásához ökofiziológiai módszerek is megbízhatóan alkalmazhatók, mint pl.

„sap-flow", steady-state klorofill *a* fluoreszcencia (Cifre *et al.* 2005), és a hajtás vízpotenciál (Patakas *et al.* 2002) mérési eredmények. A talaj és a szőlőnövény vízháztartásáról felállított, vízhiánnyal kapcsolatos modellek (Pellegrino *et al.* 2006) szintén fontos szerepet tölthetnek be az adott fajta öntözési programjában, vagy a megfelelő termőhely kiválasztásában.

- A második prioritás elsősorban a mérsékelt öv hűvös éghajlatú szőlőtermesztési területeivel kapcsolatos. Ezeken a területeken a csapadék éves mennyisége és eloszlása meglehetősen különbözik a korábban tárgyalt földrajzi területekétől (száraz, mediterrán típus). Általában a talaj a vegetációs időszak elején vízzel teljesen feltöltődik a hóolvadásnak és a csapadékos kora nyári időszaknak köszönhetően. A szőlő az ősz folyamán egy hosszabb érési folyamatnak van kitéve (természetesen ez függ a fajtától) alacsonyabb nappali és éjszakai hőmérsékleti viszonyok és magasabb növényegészségügyi rizikó mellett. Ezekben a régiókban a vízhiány (ami enyhétől az erős fokozatig terjedhet) két ok miatt alakulhat ki. Az egyik a rendszertelen és/vagy kisebb mennyiségű nyári csapadékmennyiség, ami részben a klímaváltozás következménye lehet (Schultz 2000). A másik ok az adott ültetvény meredek, déli kitettsége. A hűvös termesztési területeken a termőhely szelekció és az optimális termőhely-fajta kombináció kialakítása a legfontosabb prioritás, ami a borminőség javítása és a kedvezőtlen évjárathatások ellensúlyozását szolgálja. A fiziológiai paraméterek közül a sztómakonduktancia és a hajnali vízpotenciál értékei, valamint szezonális változásuk jellege megbízható alapot nyújthat a termőhely szelekcióhoz, klasszifikációhoz. Az adott fajta fiziológiai válaszreakcióit és érésdinamikáját ismerve a g_s és a Ψ_p szintén segítséget nyújthatnak a megfelelő termőhely és a fajta kombinációjának kialakításához. A vízhiány rendszeres kialakulása mellett a lejtő kitettsége és talajtextúrája (pl. a felszinen vagy a felszín közelében lévő kövek mennyisége) befolyásolja az éjszakai hőmérsékleti minimumokat is, ami szintén hatással van a szőlő fenolos érettségére (Tonietto 1999). Ennek következtében a jellemző éjszakai minimum hőmérséklet szintén használható adatul szolgálhat a termőhely szelekció szempontjából. Föl kell azonban készülni arra, hogy a klímaváltozás szélsőségesen száraz periódusokat is okozhat a hűvös szőlőtermesztési területeken. Ebben az esetben azonban a meredek hegyoldalakon lévő és alacsonyabb vízmegtartó képességgel rendelkező talajú ültevények fokozottabb veszélynek lesznek kitéve. Ezért indokolt a veszélyeztetett termőhelyeken a vízpótló és/vagy vízmegőrző technológiák alkalmazása (Schultz 2007).

Természetesen e prioritásokon túl a megfelelő művelésmód alkalmazása (Cavallo *et al.* 2001; González-Neves *et al.* 2004), az optimális szüreti időpont megválasztása (Downey *et al.* 2006), a fürtrikítás (Guidoni *et al.* 2002), helyi fajták bevezetése a termesztésbe (Gál 2006), a táplálóöntözés (Bravdo and Hepner 1987a) és a precíziós zöldmunka (Smart és Robinson 1991)

szintén alapvetőek a minőségi paraméterek javítása/fenntartása érdekében, különösen azokon a területeken, ahol az un. „ökológiai potenciál” alacsony.

Összefoglalásul elmondhatjuk, hogy a termőhelyek eltérő környezetei feltételei szignifikáns különbségeket eredményeztek a Kékfrankos szőlőfajta fiziológiai válaszreakcióiban, termésmennyiségében és bor minőségét befolyásoló elsődleges és másodlagos anyagcseretermékek koncentrációjában. Ezek a különbségek elsősorban az enyhe vagy közepesen erős vízhiánynak köszönhetőek, ami központi szerepet tölt be az un. termőhely hatásban. A vízhiány közvetlenül befolyásolta a termés mennyiségét, a fürtök és a lombozat kedvezőbb fényellátottságát, és így a fenolos komponensek magasabb koncentrációját eredményezte. A dolgozatban bemutatott vízhiány kialakulása a lejtős kitettség és a talaj alacsonyabb vízmegtartó képesség kombinált hatásának volt köszönhető az Eger-Nagyeged hegy területén. A vízhiány hatása mellett azt is figyelembe kell venni, hogy a topológiai és talajadottságok a hőmérsékleti viszonyokat is megváltoztatják, ami alapvető különbségeket okozhat a borok élvezeti értékét befolyásoló borösszetevőkben. A termőhelyszelekció megbízható módszer a kedvezőtlen évjárathatások bizonyos mértékű ellensúlyozására, a borminőség fenntartására és növelésére. Az *in situ* elvégzett g_s és Ψ_p mérések, valamint a meteorológiai adatok (éjszakai hőmérséklet) használható eredményeket szolgáltathatnak a termőhelyszelekcióhoz. Bár a hajnali vízpotenciál értékek a legtöbb esetben enyhén vízhiányos (néha stresszmentes) állapotot mutattak (Ojeda *et al.* 2002) az Eger-Nagyeged hegy területén, ez a minimális vízhiány mégis szignifikáns hatást gyakorolt a végtermék minőségi és mennyiségi paramétereire. Ebből arra következtethetünk, hogy a g_s értékek nagyobb érzékenységgel mutatják a termőhelyek közötti különbséget.

5. A TERMŐHELY, A HAJTÁSNÖVEKEDÉS, A LEVÉLFELÜLET, A GÁZCSERE ÉS A TERMÉS CUKORFOKÁNAK ÖSSZEFÜGGÉSEI

5.1. EREDMÉNYEK

5.1.1. A termőhelyek és az évjárat klimatikus jellemzése, a termőhelyek vízellátottsága és a növények gázcseréjének intenzitása

A 2007-es évjárat a korábbiakhoz képest erősen meleg és száraz volt. A meredek hegyoldal havi átlagos középhőmérséklete enyhén magasabb volt, mint a síkvidéké. Mivel a maximális napi hőmérsékletek, valamint a hőmérséklet napi változása szerint nem mutatkozott különbség a két ültetvény között, az eltérés a vízhiányos terület magasabb éjszakai hőmérsékletének köszönhető. Hasonlóan a korábbi évekhez, az Eger-Nagyeged hegy és az Eger-Kőlyuktető területe között ugyanaz a trend alakult ki a vízellátottság szempontjából, mint a 2003-2005 években. Az eredményeket a hajnali vízpotenciál mérések jól mutatják. A meredek hegyoldalon lévő ültetvény Ψ_p értékei az összes mérési időpontban szignifikánsan alacsonyabb értékeket mutattak, mint az Eger-Kőlyuktető területén mért értékek. A napközi vízpotenciál értékek viszont ebben az évben sem mutattak jelentős különbséget a termőhelyek között (14. ábra). Hasonlóan a Ψ_p paraméterhez, a gázcsere eredmények is a két termőhely közötti különbségek meglétét támasztották alá. A vízhiányos ültetvényben a sztómák nyitottsági állapota mérsékeltebb volt, ami a transzspirációs rátára (E) és a nettó fotoszintézis (P_n) intenzitására is korlátozó hatást gyakorolt (15. ábra).

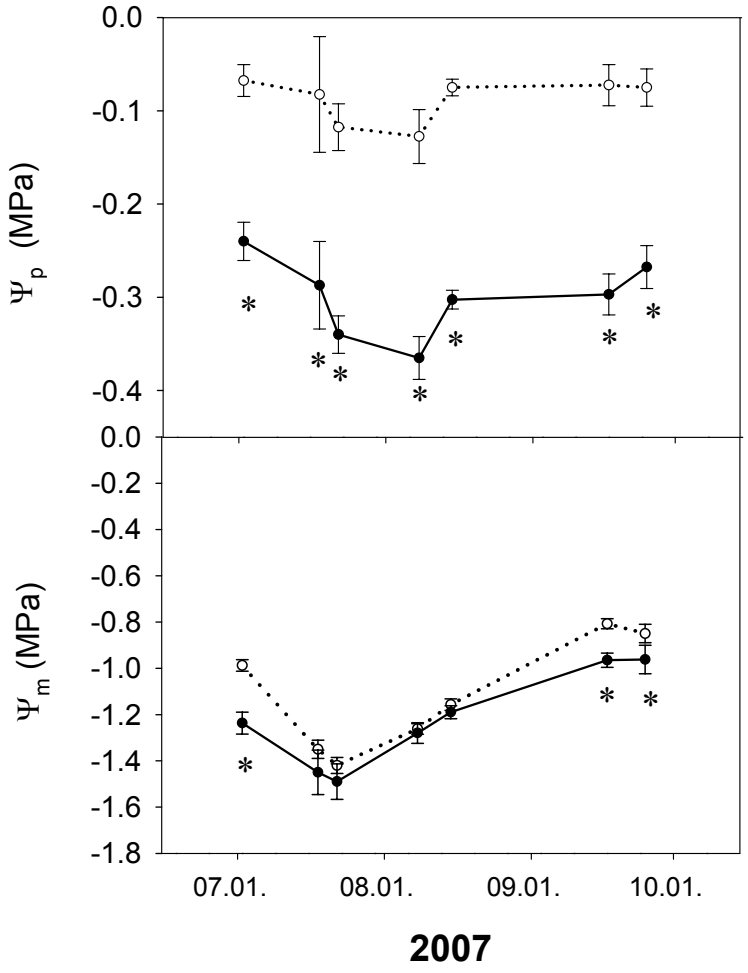
5.1.2. Az eltérő mértékű vízellátottság hatása a hajtásnövekedésre, a levélfelületre, a fürtön belül a bogyók nagyságának százalékos eloszlására, a fürtátlagtömegre és a bogyók cukortartalmára

Az eltérő mértékű vízellátottság jelentős hatást gyakorolt a hajtás hosszának növekedésére. Ennek bemutatására az ízközök hosszának a különbségét szemlélteti a 16. ábra. Az Eger-Nagyeged hegy területén megmért ízközök hossza a legtöbb esetben rövidebb volt, mint a síkvidéki termőhelyen. Az egy hajtáson lévő főlevelek szintenkénti, egyéni felületének a mérése is megtörtént. Ennek adatai azt mutatták, hogy bár az alaplevelektől számítva, a 4. szintig a levelek felületnagysága szignifikánsan nem volt különböző a két termőhelyen, az e fölötti levelek felülete fokozatosan csökkent a vízhiányos terület esetében (17. ábra). Hasonlóan az individuális felülethez, az egy hajtáson lévő összlevélfelület is jelentős eltéréseket mutatott. Az Eger-Nagyeged hegy esetében az egy hajtásra jutó levélfelület számottevően kisebb volt, mint a másik termőhelyen. Összehasonlítva a hónalj levelek, valamint a hónaljhajtások leveleinek a felületnagyságát azt láthatjuk, hogy a főlevelekhez képest ebben a paraméterben a két termőhely nagyobb mértékben

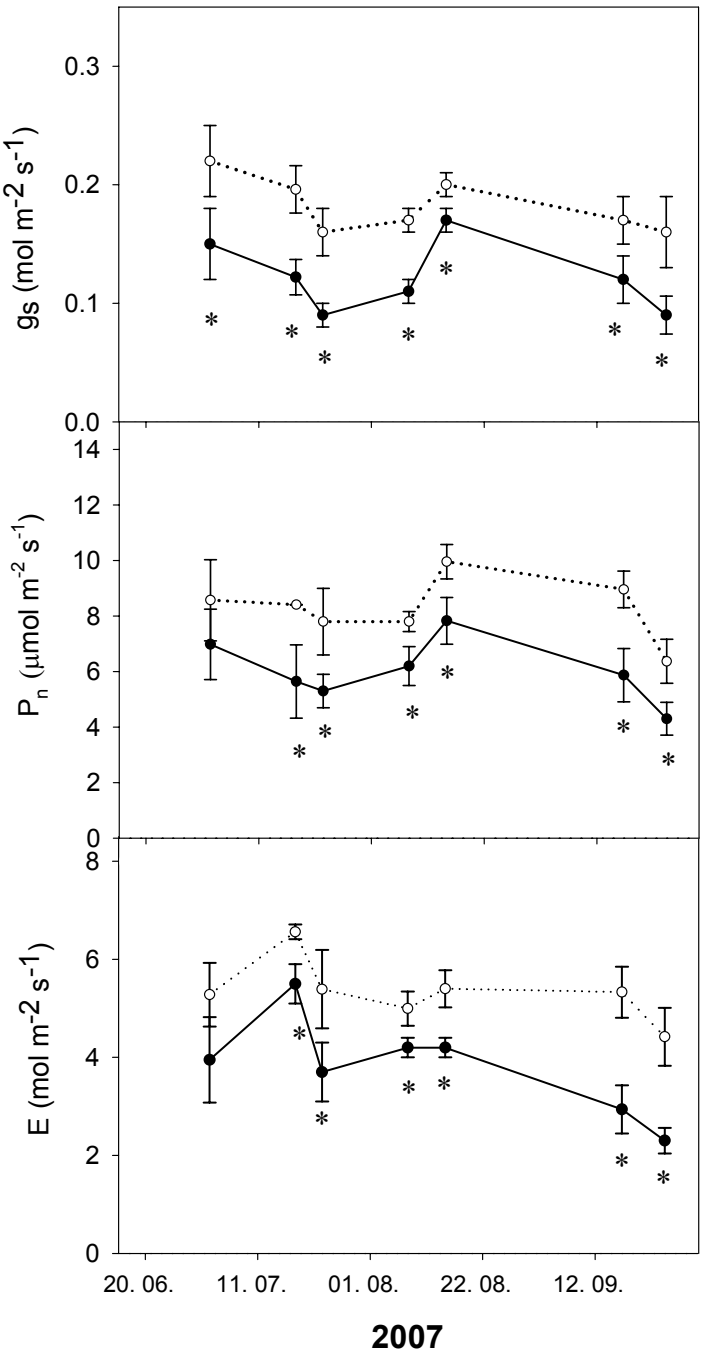
különbözött egymástól. Kőlyuktetőn a másodlagos levelek összfelülete közel ötszöröse a Nagyegeden mért értéknek (18. ábra).

A termőhelyekre jellemző átlagos fürttömeg statisztikailag alátámasztott különbséget mutatott. Az Eger-Nagyeged hegy ültevényben ez az érték alacsonyabb volt, mint a síkvidéki esetében, hasonlóan a korábban vizsgált évekhez (Zsófi *et al*. 2009a). Eger-Kőlyuktetőn az átlagos fürttömeg 2007-ben közel 40 %-kal haladta meg az Eger-Nagyeged hegy átlagos fürttömegét, ugyanakkor nem volt különbség a tőkénkénti fürtszámban a két terület között (az adatok részleteiben nincsenek bemutatva). A fürtökön belül az egyes bogyókategóriák össztömegének egymáshoz viszonyított aránya eltérő volt a két termőhelyen (19. ábra). Az I-IV. kategóriáknak relatív részesedése nagyobb volt az Eger-Nagyeged hegy területén, mint az Eger-Kőlyuktetőn. Az V-VI. kategóriákban azonban ez megfordult: a vízhiányos terülten a szóban forgó bogyók össztömegének a részesedése kisebb volt, mint a vízzel jól ellátott termőhelyen. Megjegyzendő, hogy utóbbi két bogyókategória az Eger-Kőlyuktető területén az összbogyótömeg mennyiség 60 %-át tette ki, ellentétben az Eger-Nagyeged heggyel, ahol ez az arány csak 26 % volt.

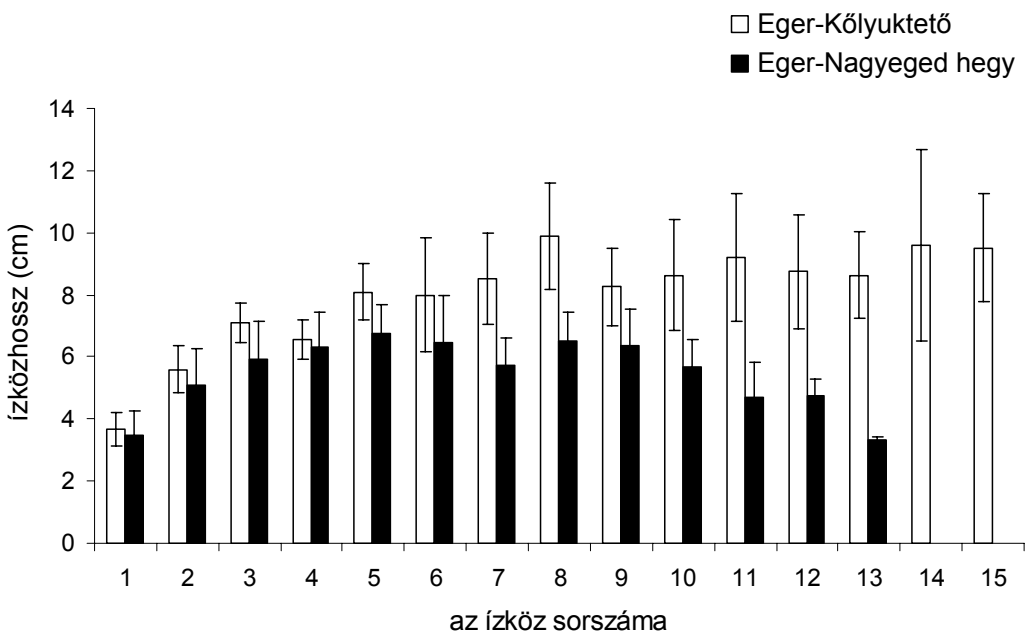
Hasonlóan a korábbi évekhez, a két terültéről szedett fürtminták mustanalízise alapján az Eger-Nagyeged hegy (216.7 g/l) szignifikánsan magasabb cukorkoncentrációt produkált, mint Eger-Kőlyuktető (199.5 g/l). Az egyes bogyókategóriák cukorkoncentrációját a 20. ábra mutatja. Megállapítható, hogy a meredek hegyoldalról származó mintákban minden bogyókategóriát tekintve magasabb volt a cukorkoncentráció. Ez a III. csoport esetében statisztikailag nem volt igazolható. Mindkét termőhely kapcsán azonban megfigyelhető volt, hogy a bogyóméret csökkenésével nő a cukorkoncentráció, bár ez csak az egymástól távolabb eső kategóriákban volt statisztikailag alátámasztható.



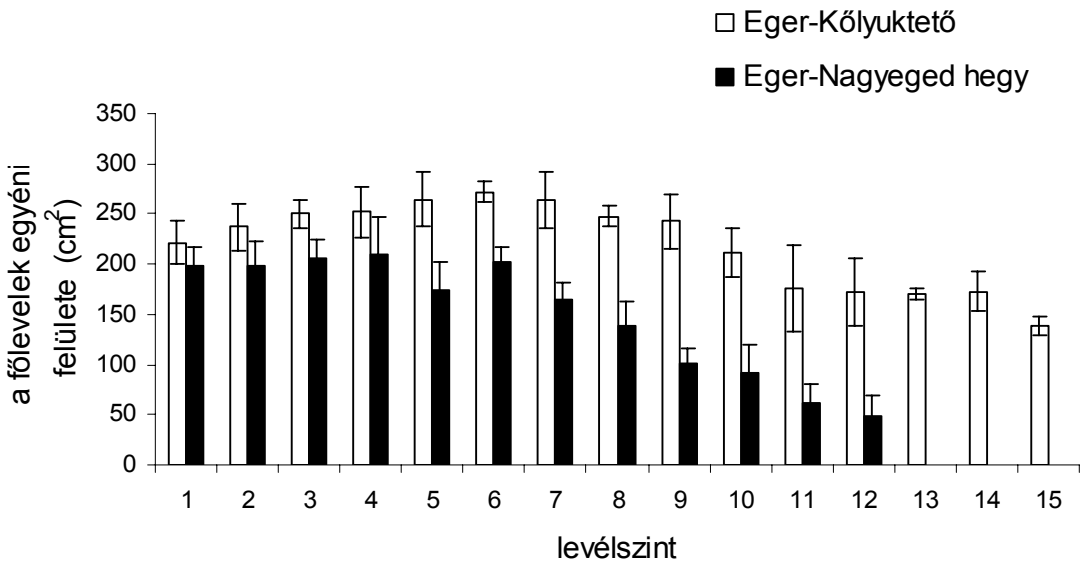
14. ábra: *A hajnali (Ψ_p) és a napközi (Ψ_m) vízpotenciál értékek változása a két termőhelyen (Eger-Nagyeged hegy – folyamatos vonal; Eger-Kőlyuktető – szaggatott vonal). A jelölések átlagértékek (Ψ_p: n= 9-12; Ψ_m: n=6-9), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillag jelölések az adott mérési időpontban a két termőhely közötti, statisztikailag is alátámasztott különbséget mutatják ($p < 0.05$).*



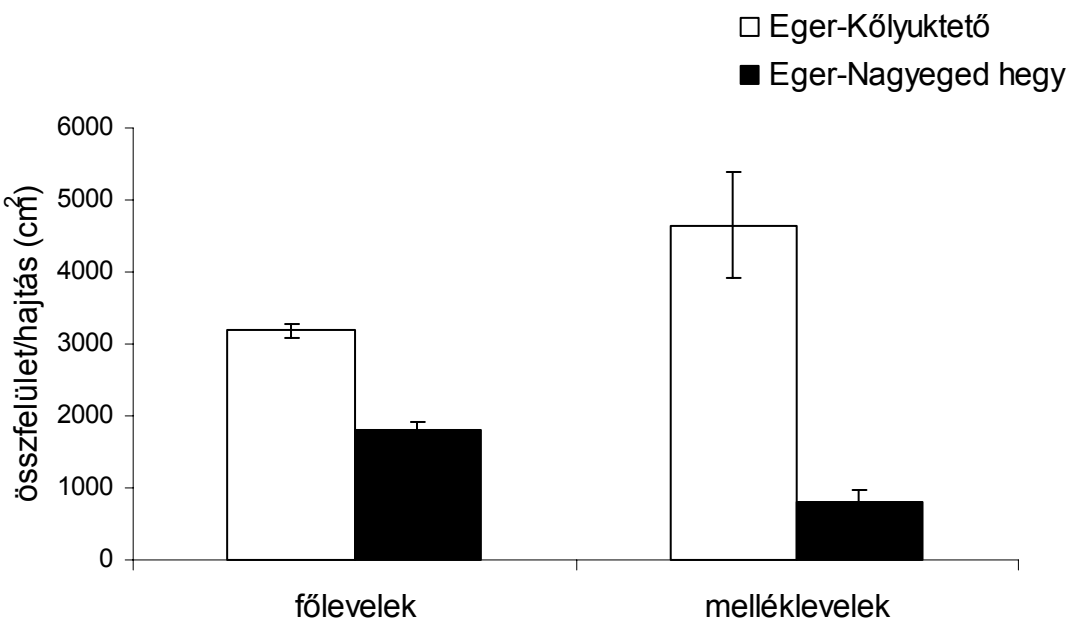
15. ábra: *A gázcseremérések eredményei a bogyó növekedésének és érésének szakaszában (P_n – nettó fotoszintézis; g_s – sztómakonduktancia; E – transzspirációs ráta; Eger-Nagyeged hegy – folyamatos vonal; Eger-Kőlyuktető – szaggatott vonal). A jelölések átlagértékek (n=9-15), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillag jelölések az adott mérési időpontban a két termőhely közötti, statisztikailag is alátámasztott különbséget mutatják (p <0.05).*



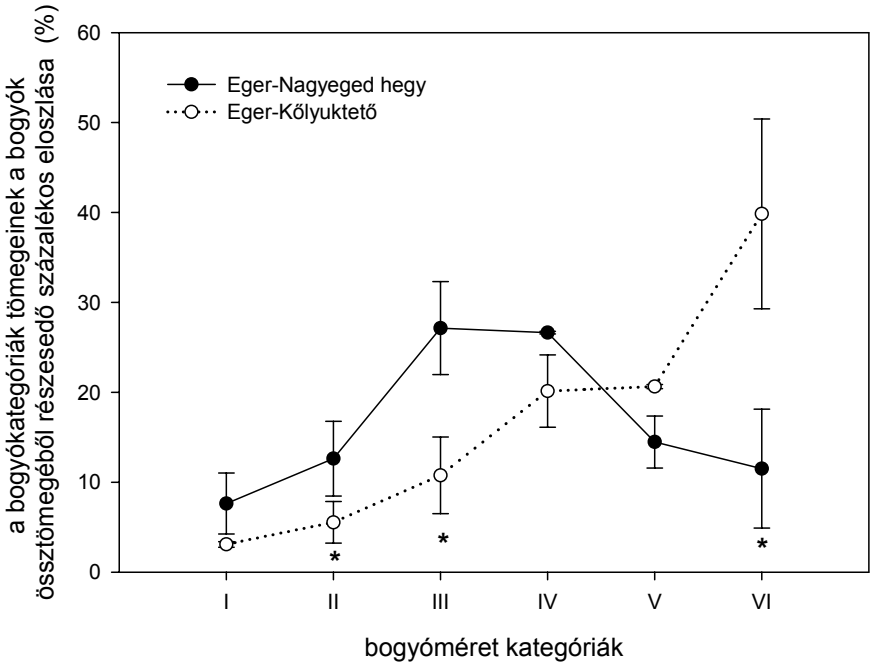
16. ábra: *Az egyes hajtások ízköz hosszának változása a két termőhelyen a hajtás alapjától a hajtás csúcsáig. Az oszlopok 9 hajtás átlagértékét jelölik az átlagtól való eltéréssel (SE). Statisztikailag kimutatható különbséget a 8. és13. közötti ízközök mutattak (a 9. és 10. kivétel) ($p < 0.05$).*



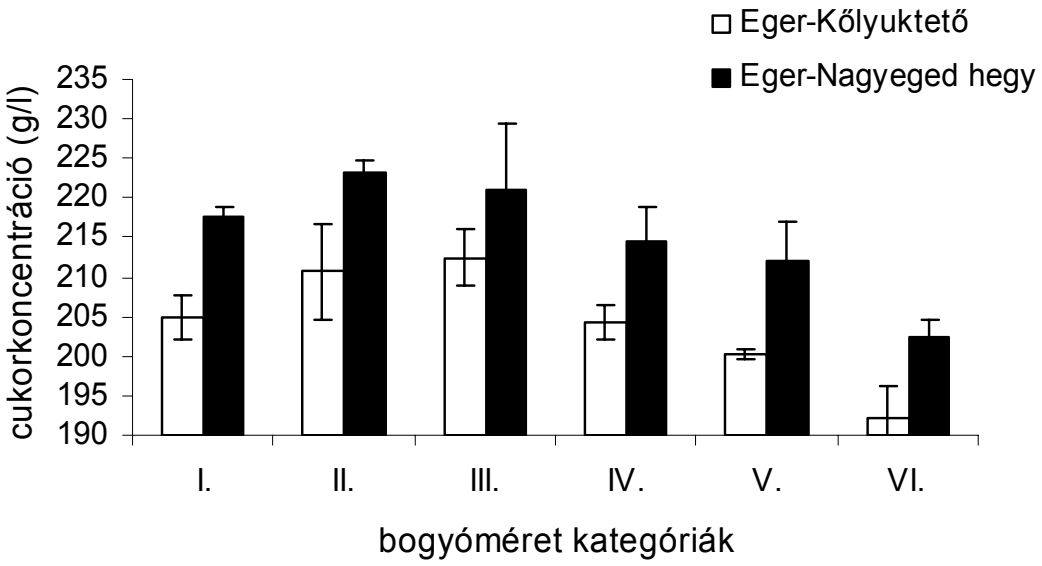
17. ábra: *Az egy hajtáson lévő különböző levélszinteken elhelyezkedő fölevelek felülete a két termőhelyen. Az oszlopok 9 hajtás átlagértékét jelölik az átlagtól való eltéréssel (SE). Statisztikailag alátámasztott különbség az 5. nódusztól volt kimutatható ($p < 0.05$).*



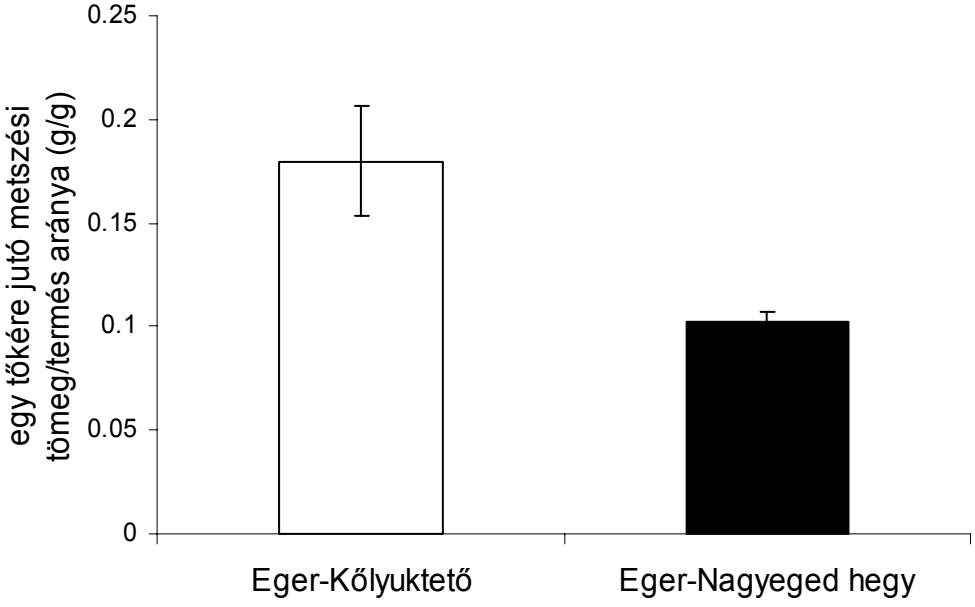
18. ábra: *A főlevelek és a melléklevelek hajtásonkénti összfelületének változása a két termőhelyen. Az oszlopok 9 hajtás átlagértékét jelölik az átlagtól való eltéréssel (SE). A két termőhely között mindkét esetben statisztikailag is alátámasztott különbség volt kimutatható (p <0.05).*



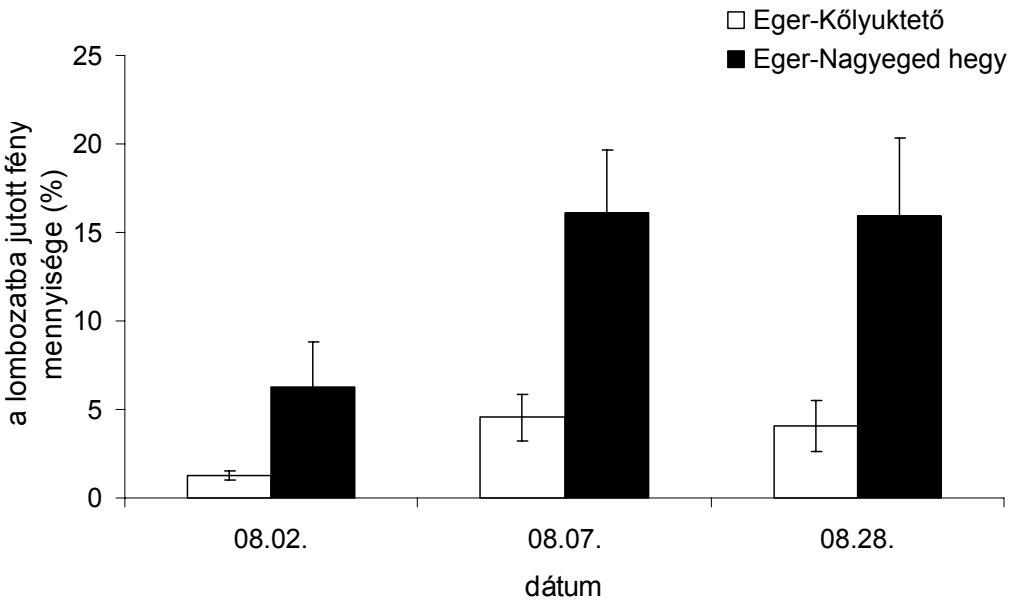
19. ábra: *A fürtökön belül az egyes bogyóméretkategóriák össztömegének százalékos eloszlása a két termőhely függvényében. A jelölések átlagértékek (n=9), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillag jelölések a két termőhely közötti statisztikailag alátámasztott különbséget mutatják (p <0.05).*



20. ábra: *A bogyóméretekre és a termőhelyekre jellemző cukorkoncentráció. Az oszlopok három minta átlagértékét jelölik az átlagtól való eltéréssel (SE). A III. kategória kivételével az összes bogyókategóriában statisztikailag alátámasztott különbség volt kimutatható ($p < 0.05$).*



21. ábra: *A tőkénkénti metszési tömeg (a metszés során, az ernyő művelésmód kialakítása után megmért, a tőkéről eltávolított vesszőtömeg) és a termés aránya a két termőhelyen. Az oszlopok 9 tőke átlagértékét jelölik az átlagtól való eltéréssel (SE). A két termőhely között statisztikailag alátámasztott különbség mutatkozott ($p < 0.05$).*



22. ábra: *A lombozaton kívül mért, aktuális fotoszintetikusan aktív sugárzásnak a lombozat belső részébe bejutó, százalékban kifejezett mennyisége. Az oszlopok 6-9 mintavétel átlagértékét jelölik az átlagtól való eltéréssel (SE). Mindhárom időpontban a termőhelyek között statisztikailag kimutatható különbség volt ($p < 0.05$).*

5.2. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

A két termőhely között 2007-ben is jelentős különbség alakult ki a vízellátottság szempontjából. Az eltérő mértékű vízhiány szignifikáns hatást gyakorolt a hajnali vízpotenciál értékekre, ami igazolja a két ültetvény területén fellépő eltérő vízállapotot. Az Eger-Nagyeged hegy területén a talaj enyhe, közepesen erős vízhiánya jelentős hatást gyakorolt a sztómák nyitottságának mértékére is. Ez csökkentette az egységnyi felületre eső nettó szénasszimiláció és párologtatás intenzitását. Hasonló hatást gyakorolt a vízhiány a hajtásnövekedésre is. Mind az egyes levélszintek felülete, mind pedig az egy hajtásra eső összlevélfelület nagysága jóval magasabb volt a vízzel jól ellátott termőhelyen, mint a meredek hegyoldal ültetvényében. Hasonlóan a levélfelület eredményeihez, a hajtások ízközeinek hossza is eltéréseket mutatott (a szálvessző csúcs felé eső részében). A terméseredmények megegyező képet mutattak, mint a korábbi években: a vízhiányos termőhelyen kevesebb szőlő termett, mint Eger-Kőlyuktetőn (Zsófi *et al*. 2009a). A kevesebb termésmennyiség részben a kisebb fürtátlagtömegnek, részben a kisebb bogyók nagyobb részarányának köszönhető.

Nyilvánvaló ellentmondás az, hogy miközben a jó vízellátottság következtében Eger-Kőlyuktetőn magasabb az egységnyi levélfelületre jutó szénasszimiláció intenzitása, addig a must cukorkoncentrációja alacsonyabb. Ez az eredmény megegyező képet mutat a korábbi évek tapasztalataival: a vízhiányos ültetvény termését konzekvensen magasabb cukorfokkal szedtük le, mint a jó vízellátottságú területét a vizsgált két termőhely viszonylatában. Továbbá, a korábbi vizsgálatok azt is kimutatták (Smart-féle „point-quadrat" lombfelvételezések), hogy a termőhelyek között nyilvánvaló különbségek vannak a lombozat denzitásában. Ennek tükrében indokoltnak láttuk, hogy a két termőhelyen - lehetőségeink szerint - megvizsgáljuk azokat az okokat, amelyek a cukorfokban az ültetvények között eltéréseket eredményezhettek. Az öntözéses kísérletek irodalmi adatai azt mutatják, hogy hogy a fotoszintézis és a termés cukorfoka között pozitív összefüggés is lehet. Ezt az összefüggést azonban csak a stresszmentes és az erősen stresszelt növények viszonylatában sikerült kimutatni (Matthews és Anderson 1988; Santesteban és Royo 2005). Ennek értelmében az erősen stresszelt növények termésében a csökkent fotoszintézis szignifikánsan alacsonyabb cukorkoncentrációt eredményezett. Érdekes módon a közepesen erős vagy enyhe vízhiány pozitív hatást gyakorol a gyümölcs cukortartalmára és a bogyóhély fenolos komponenseinek koncentrációjára is (Roby *et al.* 2005; Santesteban és Royo, 2005). Ez utóbbi nem meglepő, hiszen a vízhiány elősegíti a héjban azoknak a géneknek az expresszióját, amelyek a fenolos komponensek, ill. az antocianinok szintézisére pozitív hatást gyakorolnak (Castellarin *et al.* 2007). Ez a hatás konkrétan a vizsgálat tárgyát képező két termőhely boraiban is megmutatkozott

(Zsófi *et al.* 2009a). Az enyhe/közepesen erős vízhiány okozta csökkent szénasszimiláció és a termés magasabb cukorfoka közötti ellenmondás feloldására több tudományos magyarázat, hipotézis született. A következőkben ezek a feltételezett és lehetséges okok kerülnek megvitatásra, saját eredményekkel kiegészítve.

1. Az első kézenfekvő magyarázat az lehet, hogy a csökkent bogyóméret - ami a termés esetében a vízhiányos állapot egyik legközönségesebb megnyilvánulási formája – okozhatja a magasabb cukorkoncentrációt. A nagyobb bogyókban azonos fürtön belül nagyobb a hígulási arány, ami csökkenti a cukorkoncentrációt (van Leeuwen és Seguin 1994). Esetünkben ráadásul a kisebb bogyók nagyobb százalékban fordultak elő a stresszelt termőhelyen, mint a vízzel jól ellátott területen. A különböző méretű bogyók cukorfokának vizsgálata alátámasztotta ezt a megfigyelést, bár a szakirodalomban fellelhető olyan példa is, ami azt bizonyítja, hogy nem minden esetben jellemző (Walker *et al.* 2005), hogy a vizsgált paraméter függ a bogyó nagyságától. A két ültetvény mintáinak összehasonlítása kapcsán kiderült, hogy az enyhén/közepesen vízhiányos ültetvény minden bogyókategóriájában gyakorlatilag magasabb volt a mért cukormennyiség. Ebből az következik, hogy bár a bogyóméret hatással van ugyan mindkét termőhelynél a cukorkoncentráció kialakítására, ez jelen esetben nem lehetett oka a megfigyelt különbségeknek.

2. Fölvetődik az a lehetőség is, hogy a két termőhelynél eltérő lehet az egységnyi termésmennyiségre jutó lombfelület. Logikus az a következtetés, hogy ha valamilyen oknál fogva (pl. kisebb tőketerhelés, vízhiány) csökken az egy tőkére jutó termés mennyisége, a relatíve nagyobb lombozat (levélfelület) összességében több szénhidrátot tud előállítani. Ennek a feltételezésnek az ellenőrzésére érdemes megvizsgálni a két ültevény egy-egy tőkéjére eső metszési tömeg/termés arányt (21. ábra). Azt láthatjuk, hogy ez az arányszám az Eger-Nagyeged hegy esetében kisebb, mint az Eger-Kőlyuktetőn. Ez azt jelenti, hogy egy kilogramm termésre nagyobb metszési tömeg, tehát feltehetően nagyobb levélfelület is jutott a vízzel jól ellátott termőhelyen, mint a vízhiányos ültetvényben. Ezt látszik alátámasztani az a tény is, hogy az egy hajtásra jutó összlevélfelület jóval magasabb volt az Eger-Kőlyuktetőn (17. és 18. ábra), valamint az is, hogy a termés mennyiségére a vízhiány kisebb mértékű hatást gyakorolt, mint a levélfelület nagyságára (a termés mennyisége kb. 60%-a, az egy hajtásra eső levélfelület viszont közel harmada volt az Eger-Nagyeged hegyen az Eger-Kőlyuktetőn mért értékeknek). A következtetést itt is levonhatjuk, miszerint a vízhiányos termőhelyen nem állt rendelkezésre nagyobb levélfelület egységnyi termésmennyiségre vonatkoztatva, mint a síkvidéki ültetvényben. Tehát ez sem lehet oka a megfigyelt termőhelyek közötti különbségeknek.

3. Az előbbi pontban leírt megfigyelések felvetik azt a gondolatot, hogy a lombozat szerkezetében kell keresni az eltérések okát. Az erre irányuló figyelmet az is erősíti, hogy a

szőlőnek nagyon sok művelésmódja (metszéstípus, támrendszer stb.) létezik, ami elsősorban a környezeti feltételek optimális kihasználhatóságát szolgálja (Carbonneau és Cargnello 2003). Természetesen az alkalmazott művelésmód nagymértékben függ a fajtától is (Carbonneau és Cargnello 2003). Ha figyelembe vesszük azt a tényt, hogy a jobb vízellátottság hatására jóval nagyobb lombfelület alakult ki Eger-Kőlyuktetőn, mint az Eger-Nagyeged hegyen, felvetődik az a kérdés, hogy a termőhelyhatás eredményezhetett-e olyan változásokat a lombozat struktúrájában, ami a növény szintjén hatékonyabbá tehette a szénasszimilációt, valamint a cukroknak a gyümölcsbe történő nagyobb mértékű raktározását. Ennek a résznek a tárgyalásakor mindenképpen ki kell emelni, hogy a két termőhelyen a zöldmunka azonos irányelvek alapján történt (lásd Anyag és Módszer), tehát a bemutatott különbségek egyedül a termőhelyek hatásainak köszönhetők. A síkvidéki ültetvény hajtásain mért individuális főlevelek nagyobb felülete, valamint a melléklevelek összfelületének nagy aránya arra enged következtetni, hogy a fény hasznosulása is eltérő a két hely esetében. A lombozat belsejében elvégzett fénymérések is ezt a feltételezést igazolják. A kisebb levélfelületű lombozatba a külső fénymennyiséghez viszonyítva több mint háromszor annyi fény jutott be, mint a sűrű lombozat esetében (22. ábra). Ezekből az eredményekből két dolog következik. Az egyik az, hogy a ritkább lombozatban a melléklevelek aktívabb fotoszintetikus tevékenységet folytatnak, mint a sűrű lombozatban, következésképpen növelik az aktív fotoszintetikus felszínt. A második az, hogy a fénytől jobban elzárt melléklevelek (Eger-Kőlyuktető) kevesebb fénnyel gazdálkodnak, és mégis jóval nagyobb fenntartandó szervesanyag mennyiséggel rendelkeznek. Ez azt eredményezheti, hogy a melléklevelek önmaguk fenntartására használják fel az általuk megtermelt szerves anyagot, sőt a kisebb fényhasznosulás miatt a főlevelek által megtermeltek egy részét is (Candolfi–Vascellanos és Coblet 1990; Dokoozlian és Kliewer 1996). Ebben az esetben a lombozat önfenntartása versenytársként léphet fel a gyümölccsel szemben a szénhidrátért történő versengés során. Ezt erősíti az a tény is, hogy a kifejlett levelek csak bizonyos hányadából történik cukor transzport a növény permanens részei (törzs, gyökér) és a gyümölcs felé, ugyanakkor a fejlődő levelek és a fénytől elzárt hónaljhajtások felé is történik szállítás annak ellenére, hogy azok fotoszintetizálnak (Mullins *et al.* 1992).

4. Yakushiji *et al.* (1998) kimutatták, hogy a vízhiány hatására megváltozik a fotoszintézis során keletkezett asszimiláták növényen belüli eloszlása, aminek során nő a gyümölcs cukortartalma. A vizsgálatokat mandarin (*Citrus reticulata* L.) növényen végezték és a szőlő esetében is megfigyelhető ez a jelenség. Mindenképpen meg kell azonban azt jegyezni, hogy a két növény lombozatstruktúrájában és a gyümölcs elhelyezkedésében alapvető különbségeket lehet felfedezni.

5. Az Eger-Nagyeged hegy területén rendszeresen fellépő vízhiány mellett a kitettségből és a talaj szerkezetéből fakadóan eltérőek a hőmérsékleti viszonyok is. Bár a napi maximum hőmérsékleti értékek nem különböztek egymástól a két termőhelyen, az éjszakai minimum hőmérsékletek 4-6 ^{o}C-kal magasabbak voltak az Eger-Nagyeged hegyen, mint az Eger-Kőlyuktető területén. A bogyókban a magasabb hőmérséklet hatására intenzívebb glükoneogenezis játszódhat le, ami az almasavat cukorrá alakítja át (Mullins *et al.* 1992). Ennek a folyamatnak a cukor hozadéka azonban elenyésző, becslések szerint (Ruffner és Hawker 1977) a szőlőbogyókban történő cukor felhalmozódás kevesebb, mint 5% -a történik malát-cukor átalakulás eredményeként.

Összefoglalásul elmondhatjuk, hogy a termés eltérő cukortartalma komplex hatások eredményeként alakul ki. A magasabb cukorkoncentrácó öntözéses kísérletek kapcsán is megfigyelhető volt a nem öntözött kezelések esetében (Roby *et al.* 2004). Az a tény, hogy ez a jelenség a zsendülés utáni időszakban történő vízelvonás hatására is jelentkezett, amikor a hajtásnövekedés meglehetősen visszafogott, arra enged következtetni, hogy a vízhiány hatására a növényen belüli megváltozott cukoreloszlás a szőlő esetében is szerepet játszhat. Emellett nyilvánvaló jelentőséggel bír a megfelelő termőegyensúly (vegetatív részek és a termés egyensúlya), valamint a lombozaton belüli „sink – source" viszonyok optimalizálása is. Ennek kapcsán a termőhely-függő zöldmunka alapvető fontosságú a minőségi szőlőtermesztés szempontjából. A vizsgálatok további hozadéka metodikai jellegű. A fürtön belüli bogyónagyság heterogenitása (mindkét termőhely esetében) miatt az alacsony mintaszám (pl. 5db Roby *et al*. 2004) értékei nem biztos, hogy reprezentálják az adott terület/kezelés hatását. Ezért a fürtátlagtömeg, a tőkénkénti termésmennyiség, valamint az azonos kezelésből több területről származó átlagtermés adatok informatívabbak lehetnek egy bizonyos kezelés/terület jellemzésére. A bogyó méreteken alapuló jellemzésnél törekedni kell az egy fürtön belüli összes bogyó feldolgozására. Mivel a bogyónagyság is valamilyen mértékben meghatározza a cukorfokot, ebből kifolyólag a minőségi paraméterek meghatározása is több, különböző tőkékről származó fürt alapján javasolt.

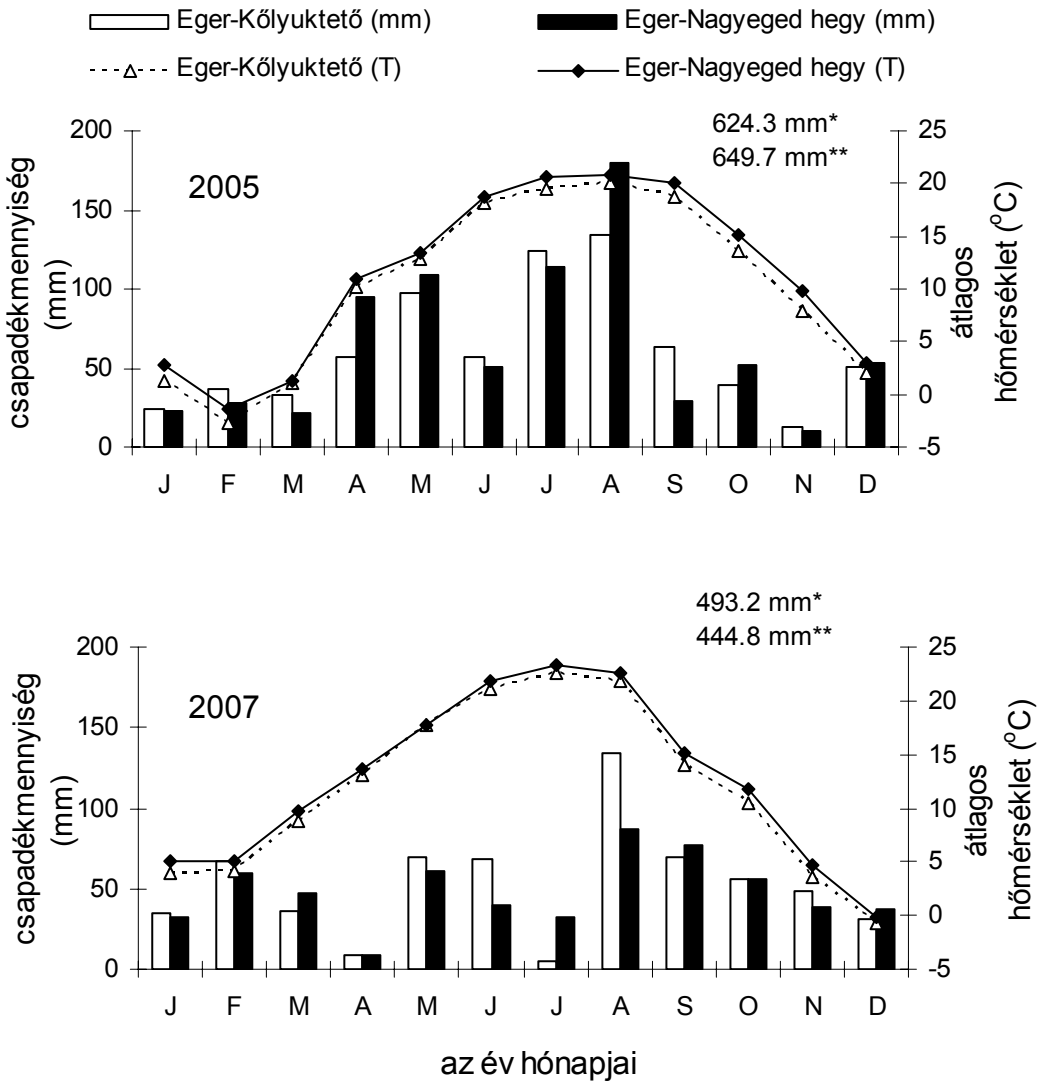
6. A TERMŐHELY ÉS AZ ÉVJÁRAT HATÁSA A KÉKFRANKOS SZŐLŐFAJTA LEVELEINEK FOTOSZINTETIKUS HŐSTABILITÁSÁRA

6.1. EREDMÉNYEK

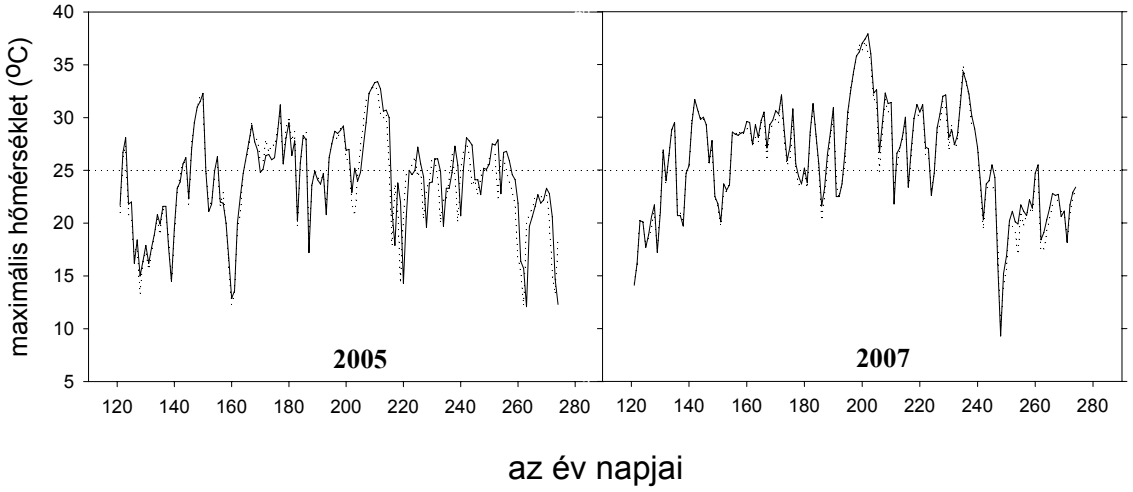
6.1.1. A két termőhely klimatikus jellemzése a 2005-ben és 2007-ben

A két év klimatikus viszonyai alapvetően különböztek egymástól (23. ábra). 2005-ben az éves csapadék mennyisége és eloszlása nagyon hasonló volt mindkét termőhelyen. Orografikus hatások miatt a csapadék mennyisége az év elejétől szeptemberig magasabb volt a lejtős termőhelyen (649.7 mm), mint a Kőlyuktetőn (624.3 mm). 2007-ben a szeptemberig leesett csapadék mennyisége 20-30 %-al kevesebb volt mindkét termőhelyen, mint 2005-ben. Ugyanakkor megállapítható, hogy 2007-ben – valószínűleg makroklimatikus hatások miatt – 48.4 mm-rel kevesebb csapadék esett az Eger-Nagyeged hegyen, mint Eger-Kőlyuktetőn.

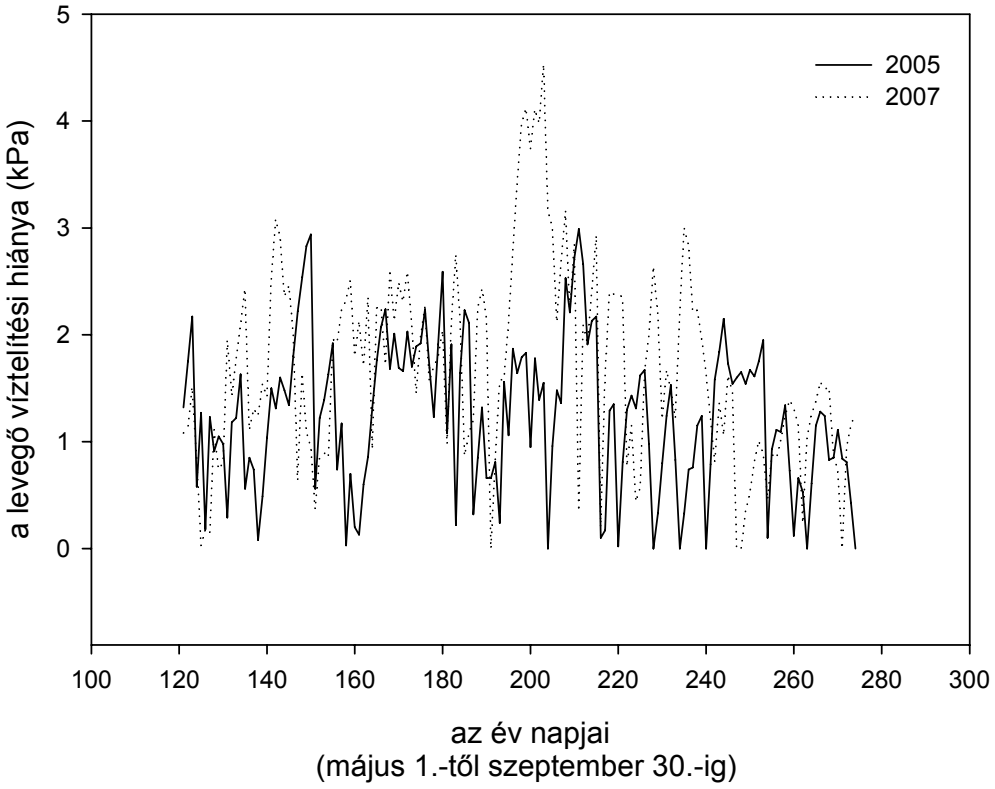
A vegetációs időszakban a havi átlagos hőmérséklet mindkét megfigyelt évben 0.6-1.5 ^{o}C–kal magasabb volt az Eger-Nagyeged hegyen, mint a Kőlyuktetőn (23. ábra). A maximális napi hőmérsékleti értékek nem mutattak különbséget a termőhelyek között (24. ábra). Ezzel ellentétben a minimum hőmérsékletek 4-6 ^{o}C–kal magasabbak voltak a lejtős ültetvényben, mint a síkvidéki kísérleti területen. 2007-ben januártól augusztusig a havi középhőmérséklet tavasszal 3.5-8.5 ^{o}C–kal, nyáron pedig 1.5-3.5 ^{o}C-kal magasabb volt, mint 2005-ben. Ennek eredményeként 2007-ben hosszabbak voltak a nagyobb víztelítési hiányt (VPD = Vapour Pressure Deficit) mutató periódusok (25. ábra), illetve ez az év nagyobb effektív hőösszeggel rendelkezett, mint 2005 (26. ábra). Az effektív hőösszeg mindkét évben magasabb volt az Eger- Nagyeged hegy területén a magasabb éjszakai minimumok miatt (lásd 4. fejezet).



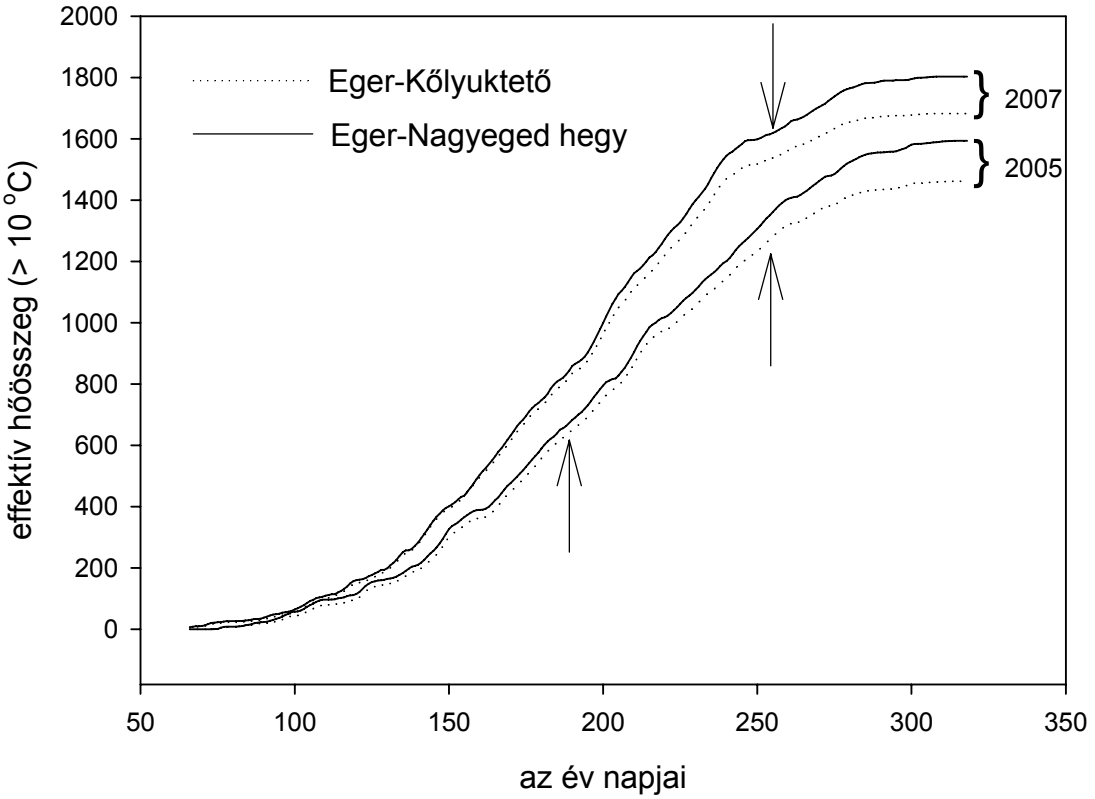
23. ábra: *A havi átlagos középhőmérsékletek és a havi összes csapadékmennyiség változása a két termőhelyen 2005-ben és 2007-ben. A szeptemberi mintavételekig lehullott csapadék mennyisége mindkét évben számmal van feltüntetve (*Eger-Kőlyuktető és **Eger-Nagyeged hegy, automata meteorológiai állomások adatai).*



24. ábra: *A maximális napi hőmérséklet szezonális változása a két termőhelyen a kísérleti években (május 1. és szeptember 30. között, automata meteorológiai állomások adatai; Eger- Nagyeged hegy – folyamatos vonal, Eger – Kőlyuktető – szaggatott vonal).*



25. ábra: *A levegő víztelítési hiányának szezonális változása 2005-ben és 2007-ben. A két termőhely között egyik évben sem volt különbség ebben a tekintetben (az adatok május 1. és szeptember 30. közötti időszak eredményeit mutatják az Eger-Kőlyuktetőn elhelyezett automata meteorológiai állomás mérései alapján).*



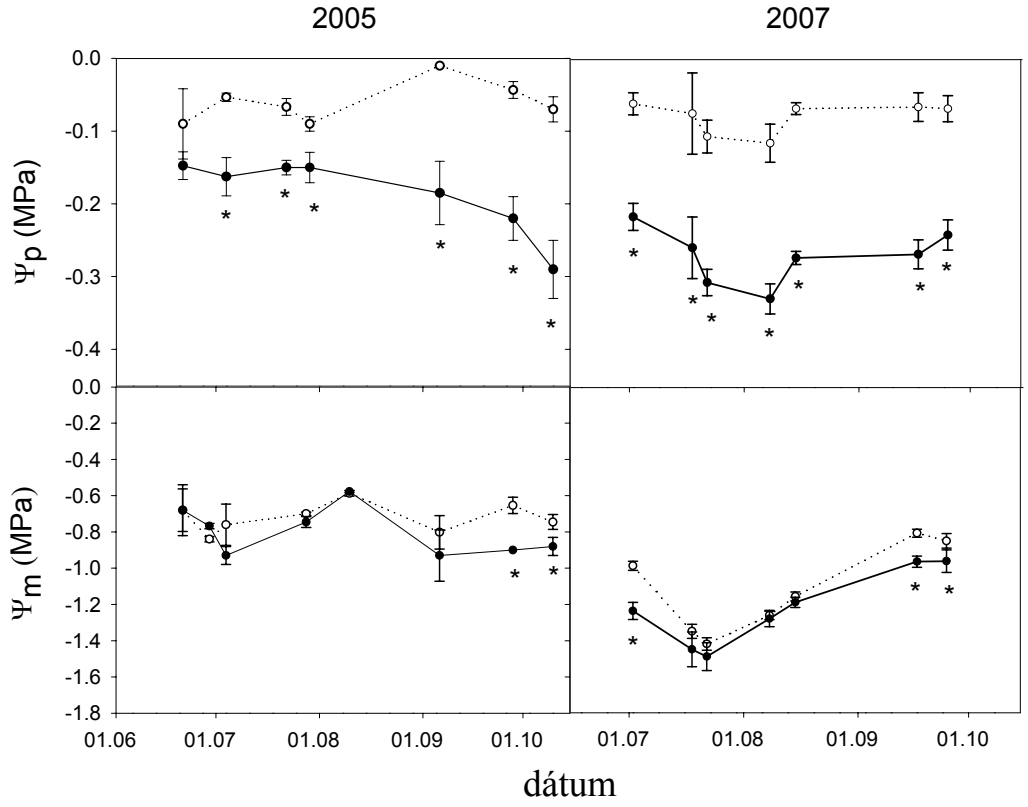
26. ábra: *Az effektív hőösszeg (> 10 °C) változása a két termőhelyen a két kísérleti évben. A nyilak a mintavételek időpontjait jelölik.*

6.1.2. A növények vízállapotának (napközi és hajnali vízpotenciáljának) és gázcsere paramétereinek szezonális változása

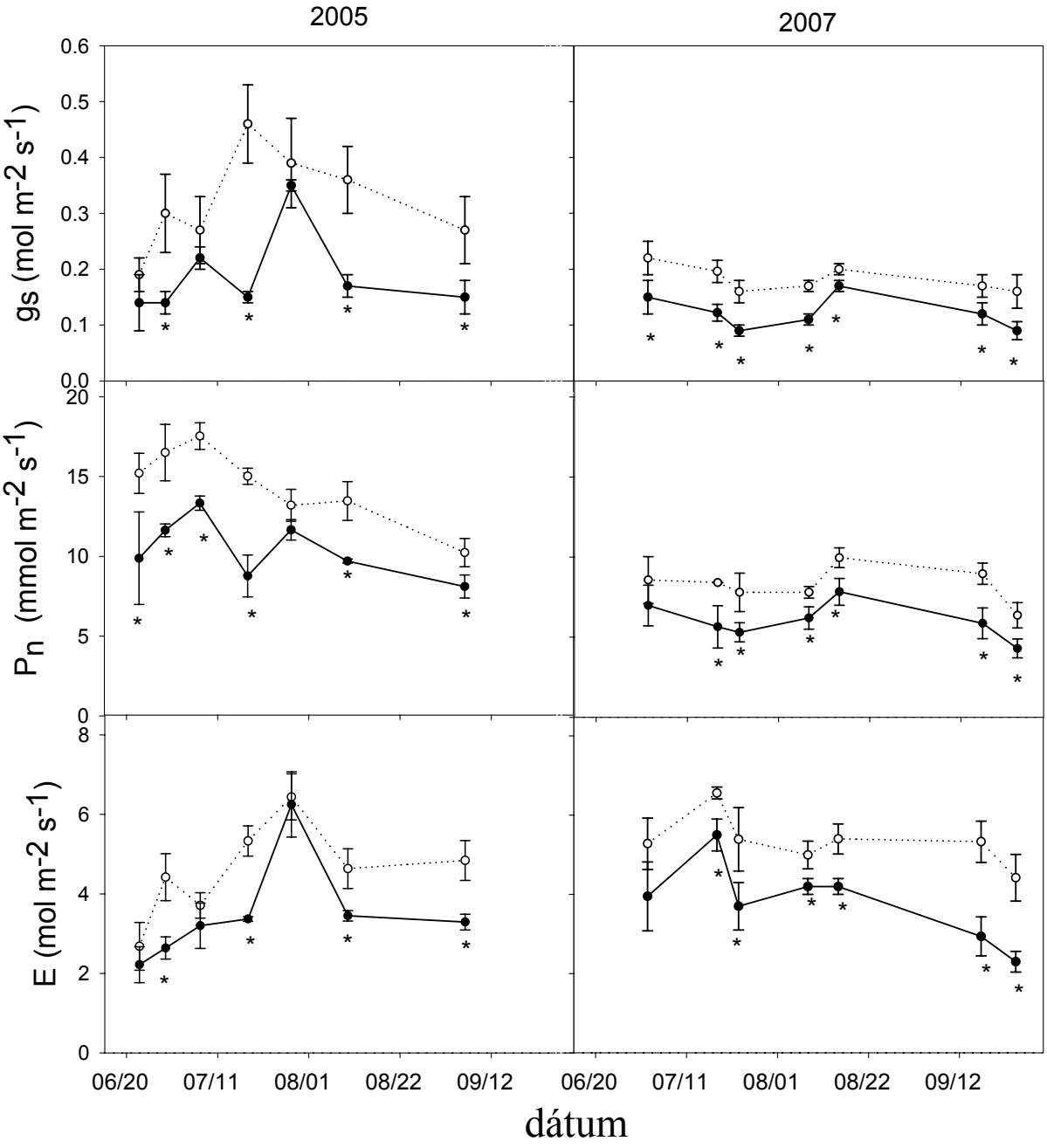
A hajnali vízpotenciál értékek mindkét évben alacsonyabb vízellátottságot mutattak az Eger-Nagyeged hegy területén, mint a Kőlyuktetőn. A két évet összehasonlítva azonban azt állapíthatjuk meg, hogy a 2007-es évjárat jóval vízhiányosabb volt, mint a 2005-ös. Hasonlóan a korábbi évekhez a napközi vízpotenciál értékei a legtöbb esetben nem mutattak szignifikáns eltérést a termőhelyek között. 2007-ben mindkét ültetvényben negatívabb Ψ_m értékek voltak, ami valószínűleg a magasabb VPD-nek köszönhető (27. ábra).

A 28. ábra a gázcsere mérések eredményeit mutatja. A sztómakonduktancia (g_s), nettó fotoszintézis (P_n) és transzspirációs ráta (E) a legtöbb mérési időpontban alacsonyabb volt a lejtős termőhelyen, mint a Kőlyuktetőn 2005-ben és 2007-ben egyaránt. A két évet összehasonlítva azonban elmondható, hogy az erősebb vízhiánynak és VPD-nek köszönhetően a g_s és P_n értékek mindkét termőhelyen alacsonyabbak voltak 2007-ben, mint 2005-ben. Ugyanakkor az erős légköri aszály miatt a zártabb sztómák ellenére a növények intenzívebben párologtattak.

A gázcseremérések során statisztikailag alátámasztott különbségek nem jelentkeztek a két termőhely szőlőleveleinek felületi hőmérsékletében, ugyanakkor az évek között jelentős eltérés volt megfigyelhető. 2005-ben a levelek felületi hőmérséklete (az infravörös gázanalizátor levélkamrája által mért adatok alapján) június végétől július végéig 30 ^{o}C-ról 35 ^{o}C-ra emelkedett, augusztusban és szeptemberben pedig 28.3 és 32.6 ^{o}C között ingadozott. 2007 júliusában 34.8-40.3 ^{o}C, augusztusban 36.3-34.3 ^{o}C, szeptemberben pedig 31.7-30.7 ^{o}C közötti értékeket mértünk.



27. ábra: *A hajnali (Ψ_p) és a napközi vízpotenciál (Ψ_m) változása a mérési időszakokban a két termőhelyen (Eger-Kőlyuktető - üres jelölés, szaggatott vonal; Eger-Nagyeged hegy - kitöltött jelölés, folyamatos vonal). A jelölések átlagértékek (Ψ_p: n= 9-12; Ψ_m: n=6-9), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillaggal jelölt értékek statisztikailag kimutatott különbséget jeleznek a két termőhely között ($p < 0.05$).*



28. ábra: *A sztómakonduktancia (g_s), nettó fotoszintézis (P_n), és transzspirációs ráta (E) szezonális változása az Eger-Kőlyuktető (üres jelölések, szaggatott vonal) és Eger-Nagyeged hegy (kitöltött jelölések, folyamatos vonal) termőhelyeken. A jelölések átlagértékek (n=9-15), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillaggal jelölt értékek statisztikailag kimutatott különbséget jeleznek a két termőhely között ($p < 0.05$).*

6.1.3. Klorofill a fluoreszcencia 25 °C-on és változása a fokozatosan emelkedő hőmérséklet során

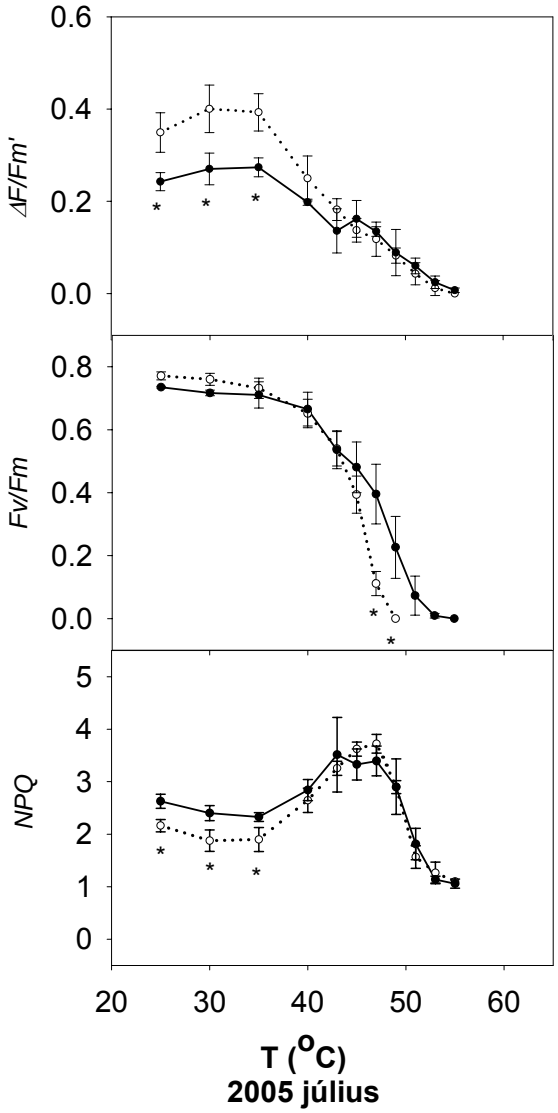
2005-ben a két mintavételi időpontban (júliusban és szeptemberben) különbségek jelentkeztek 25 °C-on a klorofill *a* fluoreszcencia indukciós paraméterekben. Júliusban a PSII optimális kvantumhatásfoka (F_v/F_m) mindkét termőhelyen nagyon hasonló volt. Magasabb effektív kvantumhatásfok ($\Delta F/F_m$'), ugyanakkor kisebb mértékű nem fotokémiai kioltás (*NPQ*) volt mérhető mindkét időpontban a jó vízellátottságú termőhelyen. 2005 szeptemberében ugyanez a trend volt megfigyelhető a termőhelyek esetében, azzal a különséggel, hogy az optimális kvantumhatásfok jóval alacsonyabb volt a vízhiányos termőhelyen, mint a Kőlyuktetőn. 2007 szeptemberében hasonló különbségek jelentkeztek a termőhelyek között mindhárom paraméter esetében, bár az F_v/F_m és az *NPQ* értékek mindkét ültetvény mintáiban enyhén alacsonyabbak voltak, mint 2005-ben (29. és 30. ábra).

2005 júliusában a 25-45 °C–os hőmérsékleti intervallumban az F_v/F_m értékek nem mutattak különbséget a két vizsgált terület között, bár szignifikánsan csökkentek a hőmérséklet emelése következtében. A 45 °C fokos hőmérsékleti pontnál a vízhiányos termőhely mintái magasabb F_v/F_m értékeket mutattak, mint a vízzel jól ellátott ültetvény mintái. Az Eger-Kőlyuktető termőhely esetében ettől a hőmérsékleti ponttól az F_v/F_m értékek hirtelen csökkenést mutattak, aminek következtében a nulla szintet 49 °C foknál érték el. Ezzel ellentétben a vízhiányos termőhelyen az optimális kvantumhatásfok 53 °C–nál csökkent nullára. Mindkét év szeptemberében ezek az értékek magasabbak voltak az Eger-Kőlyuktető területéről vett mintákban, és nem mutatattak különbséget a két évjárat között.

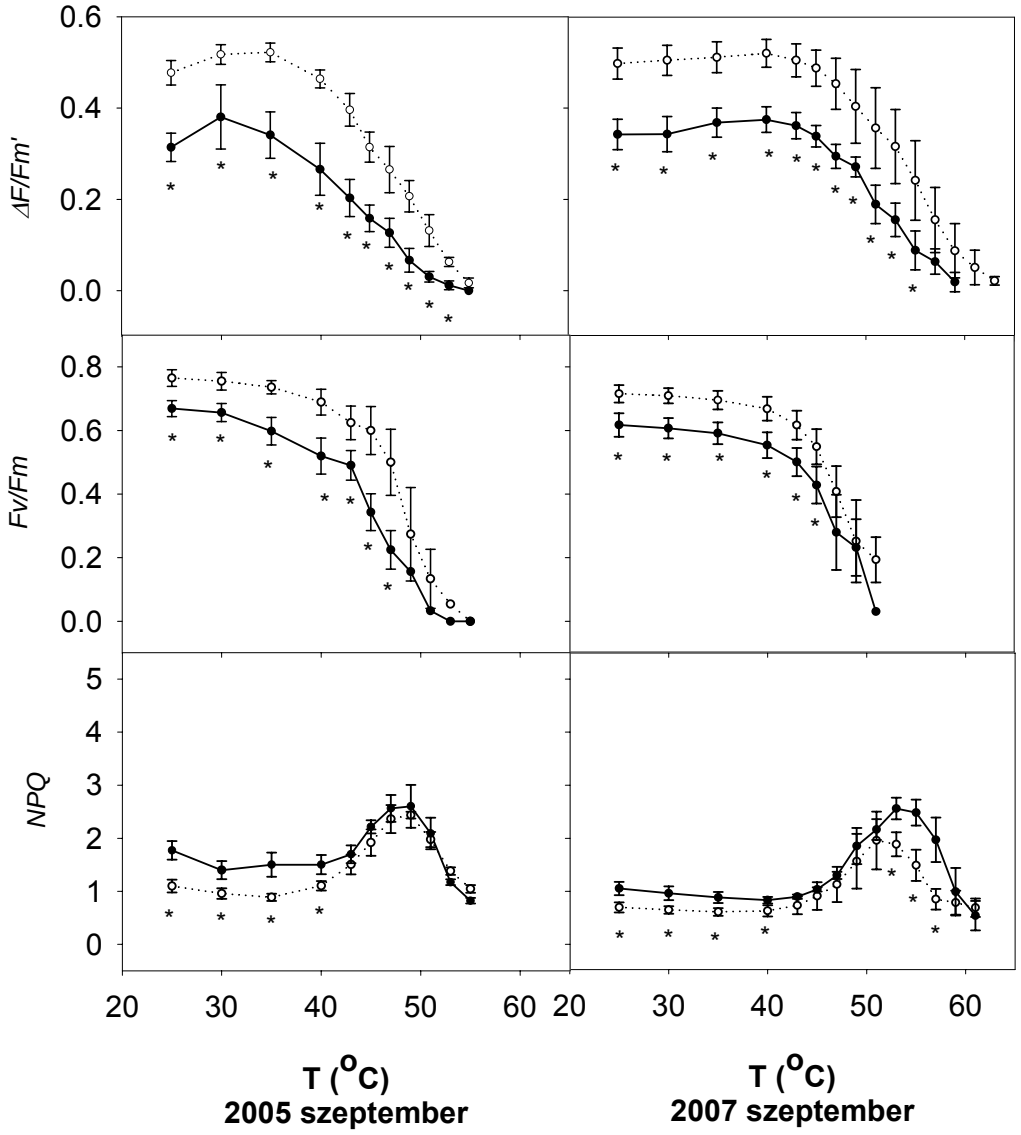
2005 júliusában az effektív kvantumhatásfok magasabb volt a 25-35 °C-os tartományban a nem vízhiányos termőhelyen szedett minták esetében. Az ezt követő tartományban a hőmérséklet emelkedésével a $\Delta F/F_m$' fokozatosan csökkent úgy, hogy a két ültetvény között nem volt kimutatható különbség. Szeptemberre az Eger- Kőlyuktető területét magasabb $\Delta F/F_m$' értékek jellemezték mindegyik hőmérsékleti tartományban, összehasonlítva a másik termőhellyel. A 2007-es év mintái azonban a 40 °C–tól jóval erősebb termostabilitást mutattak ezt a paramétert tekintve, mindkét termőhely esetében.

A nem fotokémiai kioltás (*NPQ*) hőmérsékletfüggését tekintve a 2005-ös év júliusi mintáiban az Eger-Nagyeged hegyen nagyobb *NPQ* értékek jelentkeztek 35 °C–ig, mint a másik termőhely mintáiban. 35 °C és 47 °C között egy meredek emelkedés volt kimutatható mindkét ültetvény esetében, majd az értékek újra csökkenni kezdtek anélkül, hogy szignifikáns különbség lett volna közöttük. Szeptemberben az *NPQ* értékek alacsonyabbak voltak és a termőhelyek között jól megfigyelhető különbségek jelentkeztek. Az *NPQ* hőmérséklet függésének jellege nagyon

hasonló volt a júliusihoz. 2007-ben (hasonlóan 2005-höz) a 25-40 ^{o}C intervallumban a déli kitettségű ültetvény levélmintái magasabb *NPQ* értékeket mutattak, mint a síkvidéki termőhelyé. A különbség a két évjárat között az volt, hogy az *NPQ* csúcsok 4 ^{o}C-kal (Eger-Kőlyuktető), illetve 6 ^{o}C-kal (Eger-Nagyeged hegy) magasabb hőmérsékleti tartományba tolódtak. (29. és 30. ábra).



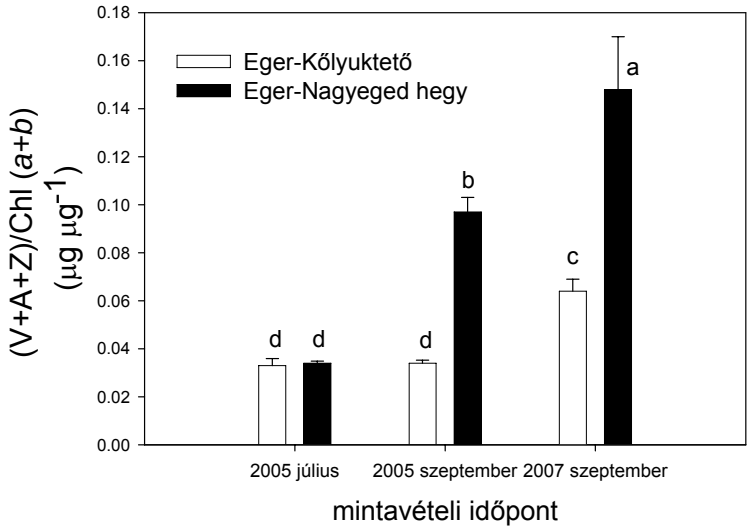
29. ábra: *A PSII aktuális ($\Delta F/F_{m'}$) és optimális kvantumhatásfokának (F_v/F_m), valamint a nem fotokémiai kioltásnak (NPQ) a változása a levelekben a hőmérsékletemelés hatására az Eger-Kőlyuktetőn (üres jelölések, szaggatott vonal) és az Eger-Nagyeged hegyen (kitöltött jelölések, folyamatos vonal), 2005 júliusában. A jelölések átlagértékek (n=9-10), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillaggal jelölt értékek a statisztikailag kimutatott különbséget jelezik a két termőhely között ($p < 0.05$).*



30. ábra: *A PSII aktuális ($\Delta F/F_{m'}$) és optimális kvantumhatásfokának (F_v/F_m), valamint a nem fotokémiai kioltásnak (NPQ) a változása a levelekben a hőmérsékletemelés hatására az Eger-Kőlyuktetőn (üres jelölések, szaggatott vonal) és az Eger-Nagyeged hegyen (kitöltött jelölések, folyamatos vonal) 2005 és 2007 szeptemberében. A jelölések átlagértékek (n=9-10), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A csillaggal jelölt értékek a statisztikailag kimutatott különbséget jelezik a két termőhely között ($p < 0.05$).*

6.1.4. Klorofill tartalom és a xantofill-ciklus pigmentjeinek „pool" mérete

2005-ben, júliusban, nem volt statisztikailag alátámasztott különbség a két termőhely között a klorofill tartalom (Chl_{a+b}) vonatkozásában (Eger-Kőlyuktető: 17.1±1.5 μg/cm^2; Eger-Nagyeged hegy: 14.8 ±1.5 μg/cm^2). Szeptemberben azonban alacsonyabb értékeket mutattunk ki a vízhiányos termőhelyen (Eger-Kőlyuktető: 19.9±2.4 μg/cm^2; Eger-Nagyeged hegy: 9.1±1.15 μg/cm^2). Hasonló eredmények születtek a 2007. év szeptemberében is (Eger-Kőlyuktető: 17.5±1.9 μg/cm^2; Eger-Nagyeged hegy: 8.9±1.2 μg/cm^2). A klorofill *a/b* aránya nem változott egyik mérési időpontban sem. 2005-ben a V+A+Z koncentráció júliusban közel azonos volt (Eger-Kőlyuktető: 0.55± 0.1 μg/cm^2; Eger-Nagyeged hegy: 0.51±0.09 μg/cm^2), a szeptemberi időpontra azonban magasabb lett mindkét termőhelyen, bár ez nem volt szignifikáns a jó vízellátottságú ültetvényben (Eger-Kőlyuktető: 0.68± 0.075 μg/cm^2; Eger-Nagyeged hegy: 0.88± 0.1 μg/cm^2). 2007-ben mindkét termőhelyen magasabb V+A+Z koncentráció volt kimutatható, mint 2005-en (Eger-Kőlyuktető: 1.1±0.04 μg/cm^2 Eger-Nagyeged hegy: 1.4±0.2 μg/cm^2). A termőhelyek közötti különbségek megmaradtak, miszerint az nagyegedi mintákban szignifikánsan magasabb xantofill-ciklus pigmentkoncentráció volt, mint Kőlyuktetőn. A termőhelyeket összehasonlítva, a Chl_{a+b}-re vonatkoztatott V+A+Z mennyisége nem különbözött egymástól 2005 első mérési időpontjában, ugyanakkor szeptemberben nagyobb „pool" méret volt kimutatható a szárazabb termőhelyen. 2007-ben mindkét termőhelyen magasabb Chl_{a+b}/V+A+Z arány volt megfigyelhető (31. ábra). A de-epoxidációs index tekintetében nem találtunk különbséget a termőhelyek között.



31. ábra: *A xantofill-ciklus pigmentjeinek „pool" mérete (V+A+Z) a klorofill molekulák mennyiségéhez (Chl_{a+b}) viszonyítva. Minden oszlop 9-10 ismétlés átlagértékét jelöli az átlagtól való eltéréssel (SE). Az oszlopokon elhelyezkedő különböző betűk a statisztikailag kimutatott különbséget jelzik a termőhelyek, illetve az évek között ($p < 0.05$).*

6.1.5. Sötétben (F_0) és telítési fényintenzitáson mért "steady-state" fluoreszcencia (F_s) hőmérséklet függése és kritikus hőmérséklet pontjai (T_c)

Az 3. táblázat a két termőhelyről származó levélminták F_s *vs. T* és F_0 *vs. T* görbéinek T_c pontjait mutatja 2005 és 2007 években. 2005 júliusában az Eger-Nagyeged hegy levélmintáiban szignifikánsan magasabb F_0T_c pontokat mértünk (43.75 ^oC), mint az Eger-Kőlyuktetőn (41.5 ^oC). Szeptemberre ez a trend megfordult: alacsonyabb F_0T_c pontok jellemezték a vízhiányos termőhely mintáit (41 ^oC), és magasabbak a jó vízellátottságú ültetvényt (44.48 ^oC). Az F_sT_c pontok esetében nem volt szignifikáns különbség a két termőhely között 2005-ben, egyik mintavételi időpontban sem.

2007 szeptemberében az F_0T_c pontok értéke magasabb volt a síkvidéki (45.36 ^oC), mint a lejtős területen (43.95 ^oC), az F_sT_c pontok azonban közel 3.5 ^oC–kal magasabbak voltak az Eger-Nagyeged hegyen (56.61 ^oC), mint a kőlyuktetői területen (53.18 ^oC).

A két év szeptemberi eredményeit összehasonlítva elmondható, hogy Eger-Kőlyuktetőn az F_0T_c pontok értékei nagyon közel álltak egymáshoz mindkét évben, a vízhiányos ültetvényben azonban a 2007-es 2.95 ^oC–kal felülmúlta a 2005-ös évet. Az F_sT_c pontok tekintetében 2007-ben mindkét termőhelyet 3.45-6.38 ^oC-kal magasabb értékek jellemezték, mint 2005-ben. Az Eger-Nagyeged hegy mintáiban ez az érték 3.43 ^oC–kal magasabb volt, mint a síkvidéki területről származó mintákban.

3. táblázat: *Az F_0 vs. T és F_s vs. T görbék kritikus hőmérsékleti pontjai (T_c) a vízhiányos (Eger-Nagyeged hegy) és a jó vízellátottságú (Eger-Kőlyuktető) termőhelyekről származó mintákban (2005 július és szeptember; 2007 szeptember). A számok átlagértékek (n=9-10), amelyek az átlagtól való eltéréssel (SE) vannak feltüntetve. A különböző betűk az adott mérési időpontban a termőhelyek között felmerült, statisztikailag kimutatott különbségeket jelzik ($p < 0.05$).*

	2005 július		**2005 szeptember**		**2007 szeptember**	
Termőhely	**F_0T_c**	**F_sT_c**	**F_0T_c**	**F_sT_c**	**F_0T_c**	**F_sT_c**
Eger-Kőlyuktető	41.50 ± 0.73^b	48.95 ± 0.65^a	44.48 ± 0.78^a	49.73 ± 0.42^a	45.36 ± 0.32^a	53.18 ± 0.95^b
Eger-Nagyeged hegy	43.75 ± 0.64^a	49.30 ± 0.70^a	41.00 ± 0.40^b	50.23 ± 0.82^a	43.95 ± 0.7^b	56.61 ± 0.66^a

6.2. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

Az Eger-Nagyeged hegy termőhelyen, hasonlóan a korábbi évkehez, mindkét vizsgált évjáratban vízhiány alakult ki, ami elsősorban a talajadottságoknak és a lejtős kitettségnek volt köszönhető. 2007-ben erősebben és hosszabban jelentkeztek a szárazabb periódusok a kevesebb csapadék és a magasabb hőmérséklet következtében. Mivel a maximális napi hőmérsékletben nem volt különbség a termőhelyek között, a vízhiányos terület magasabb effektív hőösszege a magasabb éjszakai hőmérsékleteknek köszönhető. A melegebb és szárazabb évjárat a levegő relatív páratartalmának csökkenését is eredményezte, ami mindkét termőhelyen azonos mértékű volt.

A hajnali vízpotenciál eredmények mindkét évben enyhe vízhiányt jeleztek az Eger-Nagyeged hegy terültén, ami 2007-ben intenzívebb volt, és így júliusban és augusztus első felében megközelítette a közepes erősségű vízhiányt. A napközi vízpotenciál értékei nem mutattak a legtöbb mérési időpontban a termőhelyek között különbséget. Ez alátámasztja a már korábban felállított hipotézist, miszerint a Kékfrankos fajta izohidrikus tulajdonsággal rendelkezik (lásd 4. fejezet). Érdekes módon az erősebb légköri aszály hatására mindkét termőhely hasonló erősséggel reagált: negatívabb tartományba kerültek a vízpotenciál értékek anélkül, hogy az eltérő termőhelyekről származó minták szignifikáns különbségeket mutattak volna. Ez a tény azt támasztja alá, hogy az alacsony relatív páratartalomra a szőlőfajta Ψ_m értékei érzékenyen reagálnak.

A nagyobb vízgőztelítési hiány mindkét termőhelyen sztómaregulációt váltott ki, ami csökkent nettó fotoszintézist és transzspirációs rátát eredményezett. Ennek ellenére, feltehetően az erősebb légköri aszály miatt, 2007-ben mégis enyhén magasabb transzspiráció volt megfigyelhető, mint 2005-ben mindkét termőhelyen (28. ábra). A vízhiányos termőhelyen a sztómareguláció mellett az alacsonyabb effektív kvantumhatásfok is negatívan befolyásolta a fotoszintetikus aktivitást. Annak ellenére, hogy 2005-ben a vízhiány mértéke viszonylag enyhe volt, a termés mennyiségi és minőségi paramétereire szignifikáns hatást gyakorolt (Zsófi *et al.* 2009a), csakúgy, mint a levelek pigment koncentrációjára (31. ábra).

A vízhiány 2005-ben és a szárazabb 2007-es évben is alacsonyabb Chl_{a+b} tartalmat eredményezett az Eger-Nagyeged hegy területén, amit néhány mediterrán fa faj esetében is kimutattak (Chaves *et al.* 2002). Érdekes módon a $Chl_{a/b}$ arány egyik évben és egyik termőhelyen sem változott. Feltehetően az állandó és hosszan tartó vízhiány hatására a Chl_{a+b} tartalom közel 50%-al csökkent szeptemberre a déli kitettségű meredek lejtős ültetvény szőlőleveleiben, ugyanakkor ez a jelenség nem volt megfigyelhető a síkvidéki termőhelyen. Ezek a különbségek nem magyarázhatók a két termőhely közti esetlegesen eltérő fényviszonyokkal, ugyanis nem volt különbség közöttük ebben a tekintetben. Ugyanakkor a xantofill-ciklus „pool" mérete mindkét

évben nagyobb volt az Eger-Nagyeged hegy területén. Az effektív kvantumhatásfok júliusban és szeptemberben egyaránt mérsékelten csökkent az Eger-Nagyeged hegy területén. Következésképpen a hő formájában leadott gerjesztési energia mennyisége megnövekedett, amit jól tükröznek a nem fotokémiai kioltás értékei is. Ezek a mechanizmusok fontos szerepet játszhatnak a fotokémiai rendszerek védelmében (Lawlor 2002; Medrano *et al.* 2002; Molnár *et al*. 2004).

Az F_v/F_m értékei a szeptemberi időszakra szignifikánsan alacsonyabb értékeket mutattak mindkét évben az Eger-Nagyeged hegy területén, mint Eger-Kőlyuktetőn. Ugyanakkor 2005-ben az effektív kvantumhatásfok szeptemberben magasabb volt, mint júliusban, ami azt mutatja, hogy a csökkent mértékű elsődleges töltésszétválasztás nem befolyásolja az effektív kvantumhatásfokban jelentkező különbségeket. Az Eger-Kőlyuktető területén nem mutatkozott szezonális csökkenés az F_v/F_m értékekben, valószínűleg a kiegyenlítettebb, jó vízellátottság miatt.

A vízhiány mellett a magas hőmérséklet is korlátozhatja a szőlőben lezajló élettani folyamatokat, amelyek közül a magas hőmérsékletre a fotoszintézis az egyik legérzékenyebben reagáló folyamat. A fotoszintetikus apparátus hőtoleranciája szorosan összefügg a második fotokémiai rendszer (PSII) hőstabilitásával. A PSII hőmérsélet érzékenysége jól jellemezhető a sötét adaptált levelek kezdeti fluoreszcencia szintjének (F_0) hőmérséklet függésével, azaz annak kritikus hőmérsékleti pontjával (T_c) (Schreiber és Berry 1977; Smillie és Nott 1979; Bilger *et al*. 1984; Dulai *et al.* 1998).

A kritikus hőmérsékleti tartományt - ahol a kettes fotokémiai rendszer károsodik - a nevelési hőmérséklet által befolyásolt PSII lipidkörnyezete és a fotoszintetizáló membránok fluiditása alapvetően meghatározza (Berry és Björkman 1980; Raison *et al*. 1982). Ennek következtében a növényeknek a magas hőmérséklethez történő szezonális akklimációja a telített zsírsavakkal rendelkező membránlipidek megjelenésével (Pearcy 1978; Raison *et al*. 1982; Süss és Yordanov 1986) és a membrán fluiditás csökkenésével hozható összefüggésbe. Ezen folyamatokkal párhuzamban a PSII hőtoleranciája növekszik (Downton *et al*. 1984; Süss és Yordanov 1986). Ennek megfelelően az F_0 *vs.* T görbék lefutását a membrán fluiditás és a lipid-fehérje kölcsönhatások alapvetően befolyásolják, és a görbék kritikus hőmérsékleti pontjai (T_c) megbízhatóan mutatják a fotoszintetikus apparátus hőtoleranciáját (Bilger *et al.* 1984). A 2005 júliusában meghatározott T_c pontok értékei azt jelzik, hogy a vízhiányos Eger-Nagyeged hegyen, mérsékleten ugyan, de nagyobb mértékű (statisztikailag alátámasztott) hőmérsékleti stabilitást eredményeztek a termőhely környezeti feltételei. Ez a nagyobb hőtolerancia a magasabb F_v/F_m értékekben is megmutatkozott, amelyet más magasabbrendű növényeken végzett vizsgálatok is alátámasztottak (Lu és Zhang 1999). Az Eger-Nagyeged hegyen a hőmérsékleti jellemzők (éjszaki hőmérséklet, hőösszeg) ebben az időszakban mérsékleten magasabbak voltak. Bár a T_c pontokban

megmutatkozó eltérések nagyobb mértékű hőmérsékleti (nevelési) különbségek esetében szoktak megjelenni, jelen esetben a déli kitettségű, lejtős termőhelyen ezek a tényezők állandóan és hosszú ideig fennálltak (május-július). Ezt a hatást nagy valószínűséggel felerősítette a mintavételek előtt már kialakult mérsékelt vízhiány is, ami kedvező hatást gyakorolt a PSII hőtoleranciájára. (Havaux 1992; Lu és Zhang 1999; Chaves *et al*. 2002). Érdekes módon a szeptemberi mérések mindkét évben ezzel ellentétes eredményeket mutattak. Ezekben az időszakokban a fotoszintetikus apparátus hőérzékenysége kifejezettebb volt a Nagyegeden, amelyet nyilvánvalóan nem lehet a nevelési hőmérsékletben megmutatkozó különbségekkel magyarázni. Szeptemberben a rendszeres vízhiánynak köszönhetően levélöregedés jelei mutatkoztak a nagyegedi ültetvényben. Logikus az a következtetés, hogy a rendszeres vízhiány oxidatív stresszhelyzetet teremtett, ami egy gyorsabb levélöregedést idézett elő. Az egedi termőhelyen a korai levélöregedésének a tényét a klorofill a+b szeptemberre történő erős lecsökkenése és a xantofill pigmentek koncentrációjának növekedése is alátámasztotta a szemmel is jól látható különbségek mellett. A hosszan tartó vízhiány tehát a szeptemberi időszakra csökkentette a fotoszintetikus elektrontranszportot, elősegítette a fotoszintetikus membránok degradációját és hőmérsékletre érzékenyebb F_0 „szignált" eredményezett (Bilger *et al.* 1984; Terzaghi *et al.* 1989; Bertamini és Nedunchezhian 2002).

A szőlőültetvényekben a levél felületének hőmérséklete akár 40 ^{o}C fölé is emelkedhet, ami együtt jelentkezhet a talaj vízhiányával és a magas besugárzással. A 3. táblázat adatai azt mutatják, hogy az F_0T_c értékek épphogy meghaladják ezt a szintet. Ha csupán ezekre az értékekre hagyatkoznánk, azt mondhatnánk, hogy az erős hőmérsékleti stresszel szembeni tolerancia-határ nagyon közel van a kritikus ponthoz. Számos tanulmány leírta, hogy a vízhiány, a hő-, illetve a fénykezelés hatására az F_0 *vs. T* görbék kritikus hőmérsékleti pontjai szignifikánsan a magasabb hőmérsékleti tartományba tolódnak, alacsonyabb hőérzékenységet eredményezve (Havaux 1992, 1993a; Havaux és Tardy 1996; Dulai *et al*. 1999). Bár az F_0 *vs. T* görbék T_c pontjait erősen befolyásolják a környezeti tényezők, a szőlőnövények erősen fény- és hőigényesek, ezért lehetőleg az ennek megfelelő klimatikus jellemzőkkel bíró területekre telepítik őket. Ahhoz, hogy a természetes fénykörülmények alatt megmutatkozó hőtoleranciáról is legyenek információk, F_s *vs. T* görbék is felvételezésre kerültek. Hasonlóan az F_0 *vs. T* görbékhez, a F_s *vs. T* görbék is bifázikusak, és a töréspontok (T_c) megbízhatóan mutatják az adott fényintenzitás alatt a minták PSII hőstabilitását (Molnár *et al*. 1998; Dulai *et al*. 2006). Ezt a módszert követve az F_s *vs. T* görbék T_c pontjai szignifikánsan magasabb PSII hőstabilitást jeleztek mindkét termőhely esetében. Ez szintén megmutatkozott az effektív kvantumhatásfok hőmérséklet-függésében. Ennek kapcsán számos tanulmány bemutatta, hogy fény-előkezelés vagy magas fényintenzitás alatt a PSII hőstabilitása nő, ami valószínűleg az alacsony lumen pH másodlagos hatásaival hozható összefüggésbe. Ezt az is

alátámaszthatja, hogy a jelen vizsgálatok esetében az *NPQ vs. T* görbék maximális értékei nagyon közel estek az F_sT_c pontokhoz.

2005 júliusában nem volt szignifikáns különbség a termőhelyek F_s *vs. T* görbék T_c pontjai között. Szeptemberben azonban, a két termőhely eltérést mutatott termostabilitás tekintetében magas fényintenzitás alatt, összehasonlítva a sötét adaptált minták eredményeivel. A sötétben és a fényben mért kritikus hőmérsékleti pontok közötti különbség nagyobb volt az Eger-Nagyeged hegy területén (9.23 ^oC), mint Eger-Kőlyuktetőn (5.2 ^oC). Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a fény által indukált termostabilitás - az F_0T_c pontok által mutatott termostabilitáshoz képest - kifejezettebb volt a vízhiányos termőhelyen. Ezt alátámasztja az is, hogy az Eger-Nagyeged hegy területéről származó levélmintákból a xantofill-ciklus pigmentjeinek nagyobb „pool" méretét mutattuk ki, aminek jól ismert a termostabilitásra gyakorolt pozitív hatása (Havaux és Gruseczky 1993; Havaux *et al.* 1996; Havaux és Tardy 1996; Molnár *et al.* 1998; Zsófi *et al.* 2009b).

2007 szeptemberében magas fényintenzitás alatt a PSII hőstabilitása - az F_sT_c pontok alapján - erősen megnövekedett mindkét termőhelyen, a 2005-ös kísérleti évhez képest. Ezek a változások jól tükröződnek az effektív kvantumhatásfok értékeiben: ennek a paraméternek a hőérzékenysége kifejezetten alacsonyabb volt 2007-ben, mint 2005-ben (30. ábra). Ezek a változások a korábbi évhez viszonyítva valószínűleg a 2007-ben mért magasabb hőmérsékletnek, légköri aszálynak és a Nagyegeden kimutatott mérsékleten ugyan, de erősebb vízhiánynak köszönhetőek. Hasonlóan a talajban fellépő vízhiányhoz, a levegő alacsony relatív páratartalma is okozhat változásokat a levélben zajló élettani folyamatokban. Ilyen jellegűek pl. a levélben képződő ABA és részben az ennek hatására bekövetkező sztómazáródás (Soar, 2006b). Ráadásul az Eger-Nagyeged hegy területén vízdeficit is jelentkezett, amit a hajnali vízpotenciál mérések jól mutattak, és jól ismert, hogy ez növeli a PSII termostabilitását (Havaux 1992; Lu and Zhang 1999; Chaves *et al*. 2002). Ez azonban ellentétben az irodalmi adatokkal és az általunk mért júliusi eredményekkel sem az F_v/F_m sem az F_0T_c értékekben nem mutatkozott meg a szeptemberi időpontokban, sőt, alacsonyabb értékek jelentkeztek a vízhiányos termőhely mintáiban. Ennek ellenére az erős fényintenzitáson és sötét körülmények alatti T_c pontok különbségei szignifikánsan magasabbak voltak az Eger-Nagyeged hegy területén (12.66 ^oC), mint Eger-Kőlyuktetőn (7.82 ^oC). Következésképpen, a fényindukálta hőstabilitás nagyobb volt a stresszelt területről származó levélmintáknál, mint a vízzel jól ellátott területről begyüjtötteknél. Ebben az esetben azonban már nem csak az F_0T_c pontok által mutatott határértékhez képest növekedett a termostabilitás, hanem abszolút értékben is. Az Eger-Nagyeged hegy területéről származó levélmintákban 3.43 ^oC–kal magasabb F_sT_c pontokat lehetett mérni, mint az Eger-Kőlyuktetőn (3. táblázat). Az F_v/F_m és F_0T_c értékek csak 2005 júliusában mutattak magasabb hőstabilitást vízhiány hatására, amely jelenséget Lu és Zhang (1999)

is igazolták. Azonban ez a munka egy rövid távú ("short-term"), progresszív vízhiány hatását mutatta ki a PSII hőstabilitására. Az egyik lehetséges magyarázat arra, hogy szeptemberben az F_v/F_m és az F_0T_c (Chaves *et al.* 2002) pontok nem mutatták a szakirodalom alapján várható eredményeket az, hogy erre az időszakra a levelek már öregedésnek indultak a vízhiányos termőhelyen mindkét évben. Ezt igazolják Bilger *et al.* (1984) eredményei is, amely szerint a korai levélöregedés termolabilis F_0 „szignált" eredményez.

Összefoglalásul elmondhatjuk, hogy a PSII hőstabilitását a termőhely és az évjárat is erősen befolyásolja. A vízhiány, a magas hőmérséklet és a levegő alacsony relatív páratartalma növeli a levelek hőtoleranciáját. Azonban a hosszan tartó, enyhe/közepesen erős vízhiány következtében jelentkező korai levélöregedés az F_0T_c pontok félrevezető értelmezését eredményezheti a PSII hőstabilitására vonatkozóan. A vízhiányos termőhelyen, magas fényintenzitás alatt, a megemelkedett xantofill pigment „pool"méret kisebb hőérzékenységet eredményezett a levelekben. 2007-ben a korábbi évhez viszonyítva, az Eger-Kőlyuktetőn kimutatott nagyobb „pool" méret azt támasztja alá, hogy a levegő magasabb hőmérséklete és víztelítési hiánya befolyásolja a (V+A+Z)/(Chl_{a+b}) arányt és így - magas fényintenzitás mellett - a PSII termostabilitását.

7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. A termőhely és évjárat viszonylatában:

   a) Az Eger-Nagyeged hegy területén az éjszakai minimum hőmérsékletek magasabbak és orografikus okok miatt az éves csapadék mennyisége is több. Utóbbit azonban az évjárathatások fölülírhatják. A kitettség és talajadottságok miatt minden vizsgált évben mérsékelt, közepes erősségű vízhiány alakult ki a lejtős termőhelyen.

   b) A talajban rendszeresen kialakuló vízhiány hatására a Kékfrankos szőlőfajta mindhárom évben hasonló módon reagált. Mivel az enyhe, közepes erősségű szárazság pozitív hatással volt a termés minőségi paramétereire a megfelelő termőhely kiválasztásával csökkenthetők az évjárat negatív hatásai. Ennek az összefüggésnek a kísérletes igazolása újdonságnak számít a „talaj – szőlőélettan – lombszerkezet – termésmennyiség – termésminőség" összetett rendszerének jellemzésével.

2. A Kékfrankos fajta vízhiányra adott élettani válaszai kapcsán:

   ***a*)** A vízhiány miatt sztómareguláció lépett fel az Eger-Nagyeged hegy területén. A Kékfrankos szőlőfajta az Eger-Nagyeged hegyre jellemző környezeti feltételek hatására nem reagált aktív ozmoregulációval. A két termőhelyen mért eltérő ozmotikus viszonyok az eltérő nagyságú asszimilációs rátának köszönhetők. A fajta sejtfalának rigiditása csak nagyon enyhe mértékben növekedett vízhiány hatására. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a fajta elsősorban a sztómaregulációval és az eleve magas (negatív) ozmotikus viszonyaival próbálja a vízvesztését korlátozni. A fajta izohidrikus jellegét támasztja alá az a tény, hogy a napközi vízpotenciál értékek egyszer sem mutattak - a talajban nyilvánvalóan meglévő vízhiány hatására - stresszelt állapotot. A fajta érzékenyen reagál ebből a szempontból a levegő alacsony víztelítési hiányára. Az alacsony relatív páratartalom hatására a napközi vízpotenciál értékek a negatívabb tartomány felé csúsztak el attól függetlenül, hogy a talajban mekkora volt a vízhiány.

   b) A megfelelő termőhely kiválasztását az adott terület vízellátottsága is befolyásolja. Ezeknek a termőhelyeknek a karakterizálásához, jellemzéséhez jól használhatók a sztómakonduktancia, a hajnali vízpotenciál és az éjszakai hőmérséklet adatok.

3. A mérsékelt vízhiány és az éjszakai hőmérséklet nem, vagy csak nagyon kis mértékben befolyásolta a fenofázisok megjelenési idejét és hosszát. A fenológiai stádiumok megjelenését inkább az évjárat hőmérsékleti viszonyai határozzák meg.

4. A lombozat szerkezetének és a fürtjellemzők viszonylatában:

***a*)** A termőhely komplex hatást gyakorol az élettani folyamatokra, a vegetatív növekedésre és a termés mennyiségi minőségi paramétereire. A mérsékelt vízhiány optimalizálja a termőegyensúlyt, megváltoztatja a lombozat szerkezetét és így a fényhasznosulást. Megnöveli a kisebb bogyók relatív arányát a fürtön belül. Ezek hatására - bár az egységnyi levélfelület által asszimilált szén kisebb mennyiségű, mint jó vízellátottság esetében - növekszik a termés cukortartalma. Ezért a termőhely-függő zöldmunkával elősegíthetjük az optimálisabb érettségi állapotot.

b) Ha a bogyóméret/tömeg alapján szeretnénk egy kezelést jellemezni, a fürtön belüli összes bogyó tömegének/méretének százalékos aránya ismerete nélkül nem kaphatunk megbízható információt a vízhiány hatásáról, mivel a fürtökön belül a bogyók nagyságára az nem hat uniform módon. Ezért a fürtátlagtömeg, a tőkénkénti termésmennyiség, valamint az azonos kezelésből több területről származó átlagtermés adatok megbízható információval szolgálhatnak egy bizonyos kezelés/terület jellemzésére. Mivel a bogyónagyság is meghatározza a cukorfokot, ezért a minőségi paraméterek meghatározása is több, különböző tőkékről származó fürt alapján javasolt.

5. A Kékfrankos fajta fotoszinézisének hőstabilitása kapcsán:

a) Az eltérő vízellátottságú termőhelyek és a különböző hőmérsékleti adottságokkal rendelkező évjáratok alapvetően befolyásolják a Kékfrankos leveleiben a PSII reakciócentrum hőmérséklettel szembeni érzékenységét. A levegő magas hőmérséklete, a nagy fényintenzitás és a talaj vízhiánya mellett a levegő magas víztelítési hiánya is növeli a klorofill molekulákhoz viszonyított xantofill pigment molekulák mennyiségét, és így a PSII hőtoleranciáját.

b) Az F_0 *vs.*T görbék kritikus hőmérsékleti pontjai vízhiány hatására eltolódnak a magasabb tartomány felé egészséges, nem szeneszcens levelek esetében. Szezonális szempontból ellentétes irányú folyamat játszódik le a vízhiány következtében elindult korai levélöregedés miatt. Ezekben az esetekben az F_0T_c pontok nem adnak reális képet a PSII természetes körülmények között mutatott hőtűrésével kapcsolatban. A fény által indukált biokémiai változások nagyobb fotoszintetikus hőstabilitást eredményeztek mindkét termőhelyen. Ez relatív mértékben (a kezdeti fluoreszcencia kritikus hőmérsékleti pontjaihoz képest) a szeneszcens levelekben is növeli a termostabilitást a vízhiányos terőhelyen. Az F_0T_c pontokkal ellentétben az F_sT_c pontok korai levélöregedés esetén is a magasabb tartományba kerültek a vízhiányos termőhelyen, ami a xantofill-ciklus nagyobb „pool" méretének köszönhető.

8. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A dolgozatban bemutatott mérési eredmények alapján elmondhatjuk, hogy a termőhelyek eltérő környezetei feltételei szignifikáns különbségeket eredményeztek a Kékfrankos szőlőfajta fiziológiai válaszreakcióiban, termésmennyiségében és a bor minőségét befolyásoló elsődleges és másodlagos anyagcseretermékek koncentrációjában. Ezek a különbségek elsősorban az enyhe vagy közepesen erős vízhiánynak köszönhetőek (jelen esteben a vízhiány a lejtős kitettség és a talaj alacsonyabb vízmegtartó képességének kombinált hatása miatt alakult ki az Eger-Nagyeged hegy területén), ami központi szerepet tölt be az un. „termőhely hatásban". A vízhiány közvetlenül csökkentette a termés mennyiségét, valamint növelte a cukor és a fenolos komponensek koncentrációját. A kisebb termésmennyiség és a fenolos komponensek magasabb koncentrációja nem meglepő, hiszen ezek közvetlen következményei a terület alacsonyabb vízellátottságának. A vízhiány a növekedés és a produkció korlátozásával alacsonyabb termésmennyiséget eredményezett, ugyanakkor a másodlagos anyagcseretermékek intenzívebb képződésére gyakorolt hatásával emelte ezeknek e komponenseknek a koncentrációját és így a borok minőségét is. A termés nagyobb cukor koncentrációját komplex hatások befolyásolták. A vízhiány következtében csökkent az individuális főlevelek felülete és a másodlagos hajtások összfelülete. Ugyanakkor kisebb lombozattömeg és lazább lombszerkezet alakult ki, ami egyrészt a fény jobb hasznosulását, valamint optimalisabb termőegyensúlyt eredményezett. Ezért a preciziós, termőhely függő zölmunka alkalmazása elősegítheti az optimális érettségi állapotot. Mivel a cukor koncentrációját a bogyó nagysága is meghatározza ezért a szüreti időpont meghatározásánál, több, különböző tőkéről szedett fürt kell, hogy képezze a mintavétel alapját.

A két termőhely közötti különbségek gyakorlatilag az összes vizsgált évjáratban megegyező módon jelentkeztek, függetlenül attól, hogy az adott év milyen klimatikus jellemzőkkel bírt. Eredményeink alapján elmondhatjuk, hogy a megfelelő termőhely kiválasztásával csökkenthetők a kedvezőtlen évjárathatások. Ezért a mérsékelt öv hűvös szőlőtermesztési területein az egyik legfontosabb prioritás a termőhely szelekció és az optimális termőhely-fajta kombináció kialakítása. A fiziológiai paraméterek közül a sztómakonduktancia és a hajnali vízpotenciál értékei, valamint szezonális változásuk jellege megbízható alapot nyújthat a termőhely szelekcióhoz, klasszifikációhoz. Hasonlóan az élettani paraméterekhez, az éjszakai minimum hőmérsékletek is használható adatul szolgálhatnak, hiszen befolyásolhatják a bogyók beltartalmi értékeit. Az adott fajta fiziológiai válaszreakcióit és érésdinamikáját ismerve az adatok szintén segítséget nyújthatnak a megfelelő termőhely-fajta kombinációjának kialakításához és szükség esetén egy költségtakarékos öntözési terv elkészítéséhez. Meg kell azonban jegyezni azt, hogy a globális klímaváltozás

következtében szélsőségesen száraz évjáratok is lehetnek a hűvös klímájú szőlőtermesztési területeken. Ezért a veszélyeztetett termőhelyeken (meredek hegyoldal és/vagy alacsony vízmegtartó képesség) a vízpótló és vízmegőrző technológiák kiépítése javasolt.

A dolgozat másik fontos támaköréül szolgáló rész, a Kékfrankos fotoszintézisének hőmérséklet függését mutatja be a termőhely és az évjárat viszonylatában. Megállapítható, hogy a magasabb hőmérséklet (effektív hőösszeg), a magas fényintenzitás és a vízhiány erőteljes hatást gyakorolt a PSII hőstabilitására. Mindhárom paraméter pozitív módon, azaz a hőstabilitást növelően fejtette ki hatását. A sötétadaptált minták esetében azonban az F_0T_c és F_v/F_m paraméterek csak a nem szeneszcens levelek kapcsán mutattak ki megemelkedett termostabilitást. A korai öregedést mutató levelek esetében a görbék kritikus hőmérsékleti pontjai és az F_v/F_m értékek azonban alacsonyabb hőmérsékleti tartományba kerültek, mint az év egész során jó vízellátottsággal rendelkező kőlyuktetői levélminták értékei. A telítési fényintenzítőáson mért kritikus hőmérsékleti pontok (F_sT_c) a fotoszintézis nagyobb termostabilitását mutatták mindkét termőhelyen mérési időponttól függetlenül. A F_0T_c pontokhoz viszonyítva a fényadaptált levelek magasabb T_c pontjai (F_sT_c-F_0T_c) a szeneszcens levelek esetében is (Eger-Nagyeged hegy) nagyobb hőtoleranciát igazoltak. A fény által indukált nagyobb termostabilitás mögött valószínüleg a xatofill-ciklus húzódik meg, azaz a keletkező zeaxantin csökkenti a tilakoid membránok hőérzékenységét. Mivel a xantofill pigmentek „pool" méretét erősen befolyásolja (növeli) a vízhiány, valamint a magasabb hőmérséklet zeaxantin akkumulációt eredményez, logikus az a következtetés, hogy a termőhelyek vízellátottsága és az évjárat hőmérsékleti viszonyai meghatározzák a levél fotoszintetikus hőstabilitását. Eger-Kőlyuktető területén mindkét évben azonos vízellátottság volt, ugyanakkor nagy különbségek mutatkoztak a levegő víztelítettségében. A nagyobb légköri aszály szintén növelte a xantofill pigmentek „pool" méretét és így a PSII termostabilitását is. Eredményeink alapján azt mondhatjuk el, hogy az F_0T_c pontok az öregedő levelek esetében nem adnak reális képet a PSII természetes körülmények között mutatott hőtűrésével kapcsolatban. Az *Fs vs.T* görbék T_c pontjait szintén befolyásolják a hőmérséklet és a vízellátottság, de ezeknek a paramétereknek a változására nem reagálnak olyan érzékenységgel, mint az F_0T_c pontok. Ezek tükrében érdemes a fotoszintezis hőstabilitását komplexen, a rendszer akklimációs képességét felméreve jellemezni.

9. ÖSSZEFOGLALÁS

A szőlő, és ez által a bor minősége egy sokténye zős rendszer eredményeként alakul ki, aminek a fő komponensei a szőlőfajta, a környezeti kényszerfeltételek és az alkalmazott technológia. A szőlőművelés során, egy adott területen a fajta, az alkalmazott művelésmód általában hosszú ideig nem változik, ezért a minőségért leginkább felelős tényező az uralkodó klíma. A szőlőtermesztés északi határához közeli területeken - ahová Magyarország is tartozik - az éghajlati viszonyok miatt a szőlőtermesztés költségesebb, mint a meleg szőlőtermesztési övben. Ez részben az erős évjárathatásoknak köszönhető. A dolgozat két eltérő vízellátottságú termőhely (Eger-Kőlyuktető – jó vízellátottságú ültetvény; Eger – Nagyeged hegy – vízhiányos ültetvény) a Kékfrankos szőlőfajta termésének minőségi és mennyiségi paramétereire, vegetatív növekedésére, valamint a levelek vízháztartására és fotoszintézisére gyakorolt hatását vázolja. Az eredmények azt mutatják, hogy a termőhely minden vizsgált évben meghatározta a bor minőségét. A termőhelyhatás egyik legfontosabb komponense a vízhiány. Az Eger-Nagyeged hegy területén a kísérleti években rendszeres, enyhe/mérsékleten erős vízdeficit alakult ki, ami kedvező hatást gyakorolt a termés minőségi paramétereire. A kedvező minőségi jellemzők mellett azonban a vízhiány negatívan befolyásolta mennyiséget.

Az eltérő vízellátottságú termőhely jellemzésére jól használhatók bizonyos élettani (sztómakonduktancia, hajnali vízpotenciál) és klimatikus paraméterek (éjszakai hőmérséklet). Ugyanakkor fontos tudni azt is, hogy milyen ezeknek a paramétereknek a termőhelyfüggő szezonális változása és azt, hogy az ott lévő fajta erre hogyan reagál. Az adott termőhelyen lévő fajta - jelen esetben a Kékfrankos - az említett élettani válaszreakciói mindegyik vizsgált évjáratban jól mutatták a vízhiány jeleit az Eger-Nagyeged hegyen. A leírt környezeti feltételek alatt a fajta nem mutatott aktív ozmotikus szabályozást. Sőt, a legtöbb mintavételi időpontban a jó vízellátottságú termőhelyen (Eger-Kőlyuktető) az ozmotikus potenciál értéke negatívabb volt, ami elsősorban az intenzívebb szénasszimilációnak köszönhető. A napközi vízpotenciál értékek a legtöbb mérési időpontban nem mutattak különbséget a termőhelyek között, illetve ha voltak az értékek nem jeleztek stresszelt állapotot az irodalmi adatok alapján. Ez alapján azt mondhatjuk, hogy a vizsgált körülmények között a Kékfrankos szőlőfajta többnyire izohidrikus módon viselkedik, tehát viszonylag stabilan tartja a levelek vízállapotát a talaj változó vízellátottsága során. Ugyanakkor megjegyzendő, hogy a fajta sokkal érzékenyebb ebből a szempontból a levegő alacsonyabb páratartalmára. Mindkét termőhelyen negatívabb napközi vízpotenciál értékek voltak kimutathatók (a két termőhely közötti szignifikáns különbség nélkül) a levegő magas víztelítési hiányának köszönhetően. A termés minőségi paramétereit a termőhelyek direkt és indirekt módon

is befolyásolták. A vízhiány közvetlenül szerepet játszott a borok fenolos komponenseinek és antocianin koncentrációjának emelésében. Ugyanakkor a magasabb cukorfok részben a kedvezőbb lombszerkezetnek és részben a kisebb bogyók fürtön belüli magasabb arányának volt köszönhető.

Mivel a szabadföldön az abiotikus stresszhatások általában egyszerre jelentkeznek, a vizsgálatok arra is kiterjedtek, hogy a Kékfrankos levelek fotoszintézisének hőstabilitása hogyan változik eltérő hőmérsékleti jellemzőkkel bíró évjáratokban, a két termőhely függvényében. A két évben (2005 és 2007) elvégzett munka során a klorofill fluoreszcencia hőmérséklet függését vizsgáltuk a két termőhelyről begyűjtött mintákon. 2007 jóval melegebb és vízhiányosabb évjárat volt, mint 2005. A hajnali vízpotenciál értékek enyhe vízhiányt mutattak ki az Eger-Nagyeged hegy területén mindkét évben, bár 2007-ben ez erősebb volt. 2005 júliusában az enyhe vízhiány növelte a szőlőlevelek termostabilitását, amelyet a klorofill fluoreszcencia kezdeti szintjének (F_0) kritikus pontjai (T_c), valamint az optimális kvantumhatásfok (F_v/F_m) értékei jól tükröztek. Szeptemberre alacsonyabb F_v/F_m és effektív kvantumhatásfok ($\Delta F/F_m'$) volt a jellemző a vízhiányos területen. Ekkor az F_0T_c pontok szintén alacsonyabbak voltak a korai levélöregedésnek köszönhetően. 2007 szeptemberében az optimális kvantumhatásfok hőérzékenysége nagyon hasonló volt a 2005 szeptemberében mért F_v/F_m hőérzékenységéhez. Ugyanakkor a $\Delta F/F_m'$ értékek nagyobb hőstabilitást jeleztek mindkét termőhelyen, úgy hogy a két ültetvény közötti konzekvens különbség megmaradt. 2007-ben a magas fényintenzitáson mért fluoreszcencia kritikus hőmérsékleti pontjai (F_sT_c) 3-6 ^oC-kal magasabbak voltak mindkét termőhelyen, mint 2005-ben. Bár szeptemberben termolabilisabb F_0T_c pontokat mértünk a vízhiányos termőhelyen, a hőstabilitás nem csökkent magas fényintenzitás alatt. Ez valószínűleg a xantofill-ciklus nagyobb „pool" méretének köszönhető. 2007-ben az Eger-Kőlyuktetőn kimutatott nagyobb „pool" méret az igazolja, hogy a levegő alacsony páratartalma is növeli a (V+A+Z)/(Chl_{a+b}) arányt és ennek köszönhetően magas fényintenzitás alatt a PSII hőstabilitását is.

A kapott eredményeknek metodikai vonzatai is vannak. Az F_0T_c pontok öregedő levelek esetében nem adnak reális képet a PSII természetes körülmények között mutatott hőtűrésével kapcsolatban. Az F_s *vs.*T görbék T_c pontjait szintén befolyásolják a hőmérséklet és a vízellátottság, de ezeknek a paramétereknek a változására nem reagálnak olyan érzékenységgel, mint az F_0T_c pontok.

10. SUMMARY

Grape and wine quality are determined by many factors including variety, environmental conditions of the area where the grapevine is grown and the impact of human activities. Natural factors depend on the prevailing climatic system, the types of soil of the given region and geographical characteristics. All of the elements of a given vineyard have a combined effect on yield and quality. Generally, in a given area the soil type and viticultural practices do not change significantly from year to year and therefore the most dominant factor in determining grape quality is climate.

Close to the northern limits of the vine growing zone, the costs of vine growing are higher than in the warmer viticultural zone due to the climatic conditions. The main vulnerability of these vine growing regions is that the seasonal dynamics of the combined climatic factors may be different year to year, resulting in the so-called "vintage effects". This study presents the effect of two growing sites ('terroirs', Eger-Kőlyuktető, a flat vineyard with good water supply and Eger-Nagyeged hill, a steep slope plantation with water deficit) with very similar climatology on yield and its quality, vegetative growth, water relations and photosynthesis of *Vitis vinifera* L. cv. Kékfrankos within the Eger wine region of Hungary in climatically different years. Our results show that one of the main components of the 'terroir-effect' is water deficit, and it has a fundamental effect on yield and wine quality in each year. Water stress at Eger-Nagyeged hill increased the quality of the grape; however, there was also a significant decrease in yield.

In situ physiological measurements (stomatal conductance and pre-dawn water potential) and meteorological data (night minima) may be useful methods for terroir selection and classification. Hovewer, it is very important to know the seasonal dynamics of the environmental conditions in a given site and the responses of the given variety against them. Physiological responses of the Kékfrankos cultivar showed mild to moderate water deficit at Eger-Nagyeged hill. This level of water stress did not cause active osmotic adjustment in the leaves of this variety. In addition, higher osmotic concentration was measured at turgor loss and full turgor in the leaves of vines in the unstressed vineyard (Eger-Kőlyuktető) presumably due to higher photosynthetic activity. The range of midday water potential values were between -0.6 and -1.2 MPa which indicates nil stress in spite of the apparent water deficit on Eger-Nagyeged hill. This result suggests that Kékfrankos has a close to isohydric behaviour under the described climatic conditions. On the other hand, it seems that the leaf water potential of this cultivar is much more sensitive to high vapour pressure deficit of the air. Water deficit influenced wine phenolic composition and fruit sugar concentration. Higher sugar concentration at the water stressed site was due to the reduced

vegetative growths, higher light interceptions of the canopy, changes in 'sink-source' relations and the higher ratio of smaller berries inside the cluster.

Under field-grown conditions multiple abiotic stress factors co-occur frequently. Therefore, we aimed to test how the seasonal changes (July, September) and mesoclimatic/topoclimatic characteristics influence the thermal stability of grapevine leaf photosynthesis (basic chlorophyll fluorescence parameters) and how the climatic characteristics of the given year (2005 and 2007) may modify these basic parameters in each vineyard. Heat sensitivity of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Kékfrankos) photosynthesis was studied in two vineyards (Eger-Kőlyuktető, flat and Eger-Nagyeged hill, steep slope) with different mesoclimates and water supply conditions in two climatically different years. 2007 was drier and warmer with higher vapour pressure deficit (VPD) than 2005. Pre-dawn water potential measurements indicated mild water deficit at the steep-sloped vineyard. In July 2005 mild water deficit enhanced the thermostability of grapevine photosynthesis, as reflected in the temperature dependence of optimal quantum yield (F_v/F_m) and in the critical temperature of initial fluorescence (F_0T_c). Decreased F_v/F_m and actual quantum yield ($\Delta F/F_m$') were recorded at most temperatures in September at the water-stressed site. This time F_0T_cs were also lower due to early leaf senescence. In September 2007 heat sensitivity of F_v/F_m was similar to 2005, and $\Delta F/F_m$' indicated higher thermostability at both sites, while keeping the consistent difference between the two vineyards. The critical points of steady-state fluorescence (F_sT_c) were higher by 3-6^oC at both vineyards in 2007 than in 2005. Although in September thermolabile F_0 signals were measured at the stressed vineyard, the heat sensitivity was not decreased in light adapted state, assumingly as a result of enhanced xanthophyll cycle pigment pool size. The higher xanthophyll pigment pool size (V+A+Z) in 2007 at the unstressed vineyard suggests that high temperature and VPD play a role in changing (V+A+Z)/(Chl_{a+b}), and thus results in higher thermostability under high light conditions.

The methodical aspect of the heat experiment is that F_0T_c breakpoints are not reliable indicators for heat sensitivity because they highly depend on leaf age. F_sT_c points are also influenced by water supply and growing temperature, but they are not sensitive to a very mild water stress.

11. MELLÉKLETEK

IRODALOMJEGYZÉK

1. Alexander D. (1965): The effect of high temperature regimes for short periods of water stress on development of small fruiting 'Sultana'vines. *Australian Journal of Agricultural Research* 16, 817-823.

2. Alsina M.M., de Herralde F., Aranda X., Save R., Biel C. (2007): Water relations and vulnerability to embolism are not related: experiments with eight grapevine cultivars. *Vitis* 46, 1–6.

3. Araujo F., Urdaneta T., Marin M. and Williams L.E. (1998): Effect of irrigation regime on photosynthesis and leaf water potential of *Vitis Vinifera* L. (cv. Alphonze Lavallé) in Venezuela. *Acta Horticulturae* 493, 219.

4. Armond P.A., Björkmann O. and Staehelin A. (1980): Dissociation of supramolecular complex in chloroplast membranes. A manifestation of heat damage to the photosynthetic apparatus. *Biochimica Biophysica Acta* 601, 433-442.

5. Bálo B., Bravdo B., Misik S., Váradi Gy., Shosejov O., Kaptás T., Miklósy E., Miklós E., Balogh I. (1998): First experience with grapevine (*Vitis vinifera* L.) fertigation in Hungary. *Acta Horticulturae* 493, 241-251.

6. Bálo B., Zsófi Zs., Váradi Gy., Misik S., Miklós É., Kaptás T., Shosejov O., Bravdo A. (2000): The effect of fertigation on Chardonnay vines' frost hardiness. Előadás. Prospects for Viticulture and Enology. International Conference Zagreb, November 22-24.

7. Begg J.E. and Turner N.C. (1970): Water potential gradients in field tobacco. *Plant Physiology* 46, 343-346.

8. Berry J., Björkman O. (1980): Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31, 491-543.

9. Bertamini M. and Nedunchezhian N. (2002): Leaf age effects on chlorophyll, Rubisco, photosynthetic electron transport activities and thylakoid membrane protein in field grown grapevine leaves. *Journal of Plant Physiology* 159, 799-803.

10. Bilger H.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.

11. Bota J., Flexas J., Medrano H. (2001): Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars. *Annals of Applied Biology* 138, 353-361.

12. Böhm J. (1893): Capillaritat und Saftsteigen. *Berichte Deutsche Botanische Gesellschaft* 11, 203-212.

13. Bravdo B. and Hepner Y. (1987a): Irrigation managment and fertigation to optimize grape composition and vine performance. In: Symposium on Grapevine Canopy and Vigor Management (Ed.: M. Kliewer), *Acta Horticulturae* 206, 49-67.

14. Bravdo B. and Hepner Y. (1987b): Water management and effect on fruit quality in grapevines. Proceedings of the Sixth Australian Wine Industrial Technological Conference pp. 150-158.

15. Bukhov N.G., Sabat S.C. and Mohanty P. (1990): Analysis of chlorophyll a fluorescence changes in weak light in heat treated Amaranthus chloroplasts. *Photosynthesis Research* 23, 81-87.

16. Buttrose M.S. (1974): Fruitfulness in grapevines: Effects of water stress. *Vitis* 12, 299-305.

17. Camejo D., Jiménez A., Dell'amico J.M., Torrecillas A., Alarcón J.J. (2005): High temperature effects on photosynthetic activity of tomato cultivars with different heat susceptibility. *Journal of Plant Physiology* 162, 281-289.

18. Candolfi-Vasconcellos M.C. and Koblet W. (1990): Yield, fruit quality, bud ferility and starch reserves as a function of leaf removal in *Vitis vinifera* – evidence of compensation and stress recovering. *Vitis* 29, 199-221

19. Carbonneau A. (1980): Drought resistance of some Vitis species and cultivars. In: Proc. Third Int. Symp. on Grapevine Breeding, Davis pp. 147-157.

20. Carbonneau A. and Cargnello G. (2003): Architetctures de la vigne et systéms de conduite. Ed. La vigne. Dunod, Paris.

21. Castellarin S.D., Matthews M.A., Di Gaspero., Gambetta G.A. (2007): Water deficit accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries. *Planta* 227, 101-112.

22. Cavallo P., Poni S. and Rotundo A. (2001): Ecophysiology and vine performance of cv. Aglianico under various training systems. *Scientia Horticulturae* 87, 21-32.

23. Chartzoulakis K. and Psarras G. (2005): Global change effects on crop photosynthesis and production in Mediterranean: the case of Crete, Greece. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106, 147-157.

24. Chaves M.M., Pereira J.S., Maroco J., Rodrigues M.L., Ricardo C.P., Osório M.L., Carvalho I., Faria T. and Pinheiro C. (2002): How plant cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89, 907-916.

25. Cifre J., Bota J., Escalona M.J., Medrano H. and Flexas J. (2005): Physiological tools for irrigation scheduling in grapevine (*Vitis vinifera* L.). An open gate to improve water-use efficiency? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106, 159-170.

26. Cohné X., van Leeuuwen C., Dubourdieu D., Gaudillere J.P. (2001): Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. *Annals of Botany* 87 (4), 477-483.

27. Coombe B.G. (1987): Influence of temperature on composition and quality of grapes. In: Proceedings of the Symposium on Grapevine Canopy and Vigour Management. *Acta Horticulturae* 206, 23-35.

28. Correia M.J., Pereira J.S., Chaves M.M., Rodrigues M.L., Pacheco C.A. (1995): ABA xylem concentracion determines maximum daily leaf conductance of field grown *Vitis vinifera* L. plants. *Plant, Cell and Environment* 18, 511-521.

29. Cutler J.M., Rains D.W. and Loomis R.S. (1977): The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiologia Plantarum* 40, 255-260.

30. Davies W.J.and Zhang J. (1991): Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual rewiew of Plant Physiology* 42, 55-76.

31. De Ronde J.A.D., Cress W.A., Kruger G.H.J., Strasser R.J., Staden J.V. (2004): Photosynthetic response of transgenic soybean plants containing an Arabidopsis P5CR gene, during heat and drought stress. *Journal of Plant Physiology* 61, 1211-1244.

32. de Souza C.R., Maroco J.P., dos Santos T.P., Rodrigues M.L., Lopes C., Pereira J.S and Chaves M.M. (2005): Control of stomatal aperture and carbon uptake by deficit irrigation in two grapevine cultivars. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106, 261-274.

33. Dokoozlian N.K. and Kliewer W.M. (1996): Influence of light on grape berry growth and composition varies during fruit development. *Journal of the American Society of Horticulture Science* 121, 869-874.

34. Dokoozlian N.K. and Hirschfelt D.J. (1995): The influence of cluster thinning at various stages of fruit development on flame seedless table grapes. *American Journal of Enology and Viticulture* 46, 429-436.

35. Domonkos P. (2003): Recent precipitation trends in Hungary in the context of larger scale climatic changes. *Natural Hazards* 26, 255-271.

36. dos Santos T.P., Lopes C.M., Rodrigues M.L., de Souza C.R., Ricardo-da-Silva M.J., Maroco P.J., Pereira.J.S. and Chaves M.M. (2007): Effects of deficit irrigation strategies on cluster microclimate for improving fruit composition of Moscatel field-grown grapevines. *Scientia Horticulturae* 112, 321-330.

37. Downey M.O., Dokoozlian N.K. and Krstic M.P. (2006): Cultural practice and environmental impacts on the flavonoid composition of grapes and wine: a review of recent research. *American Journal of Enology and Viticulture* 57, 257-267.

38. Downton W.J.S., Grant W.J.R., Loveys B.R. (1987): Diurnal changes in the photosynthesis of field-grown grape vines. *New Phytologist* 105,71-80.

39. Downton W.J.S., Berry J.A, Seemann J.R. (1984): Tolerance of photosynthesis to high temperature in desert plants. *Plant Physiology* 74, 786-790.

40. Dry P.R., Loveys B.R. and Düring H. (2000): Partial drying of the root-zone of grape. I. Transient changes in shoot growth and gas exchange. *Vitis* 39, 3-7.

41. Dry P.R., Loveys B.R., McCarthy M.G. and Stoll M. (2001): Strategic irrigation management in Australian vineyards. *Journal international des sciences de la vigne et du vin* 35, 129-139.

42. Dulai S., Molnár I., Lehoczki E. (1998): Effects of growth temperatures of 5 and 25^{o}C on long- term responses of photosystem II to heat stress in atrazin-resistant and susceptible biotypes of *Erigeron canadiensis*. *Australian Journal of Plant Physiology* 25, 145-453.

43. Dulai S., Molnár I., Prónay J., Csernák Á., Tarnai R. and Molnár-Láng M. (2006): Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PS II in wheat and in Aegilops species originating from dry habitats. *Acta Biologica Szegediensis* 50, 11-17.

44. Dulai S., Molnár I., Péli E. and Lehoczki E. (1999): Short-term responses of PS II to heat-stress in cold-acclimated atrazine resistant and susceptible biotypes of Erigeron canadensis (L.). Z. *Naturforschung* 54c, 665-670.

45. Düring H. and Scienza A. (1980): Drought resistance of some *Vitis* species and cultivars. In: Proc. Third Int. Symp. on Grapevine Breeding, Davis pp.179-190.

46. Düring H. and Dry P.R. (1995): Osmoregulation in water stressed roots: Responses of leaf conductance and photosynthesis. *Vitis* 34 (1), 15-17.

47. Düring H. (1976): Studies on the environmentally controlled stomatal transpiration in grape vines I. Effects of light intensity and air humidity. *Vitis* 15, 82-87.

48. Düring H. (1979): Effects of air and soil humidity on vegetative growth and water relationships of grapevines. *Vitis* 18, 211-220.

49. Düring H. (1984): Evidence for osmotic adjusment to drought in grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Vitis* 23, 1-10.

50. Edson C.E., Howell G.S. and Flore J.A. (1993): Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partitioning of Seyval grapevines I. Single leaf and whole vine response pre- and post-harvest. *American Journal of Enology and Viticulture* 44, (2) 139-147.

51. Eperjesi I., Kállay M., Magyar I. (1998): Borászat. Mezőgazda Kiadó. Budapest. ISBN 9639121460.

52. Feder M.E. and Hoffman G.E. (1999): Heat shock proteins, molecular chaperones, and stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Plant Physiology* 61, 243-282.

53. Flexas J. and Medrano H. (2002): Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany* 89, 183-189.

54. Flexas J., Escalona J.M., Medrano H. (1998): Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 25, 893-900.

55. Flexas J., Ribas-Carbó M., Dias-Espejo A., Galmes J. and Medrano H. (2008): Mesophyll conductance to CO_2: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment* 31, 602-621.

56. Foolad M.R. (2005): Breeding for abiotic stress tolerances in tomato. In: Ashraf M, Harris PJC (Eds.) Abiotic stresses: Plant Resistance Through Breeding and Molecular Approaches. The Haworth Press Inc. New York, USA, pp. 613-684.

57. Franks P.J., Cowan I.R., Farquhar G.D. (1997): The apperent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit: information revealed by different experimental procedures with two rainforests trees. *Plant, Cell and Environment* 20, 142-145.

58. Gál L. (2006): Az Egri Bikavér minőségfejlesztésének lehetőségei.Doktori értekezés Corvinus Egyetem, Budapest.

59. Gawel R. (1998): Red wine astrigency: A review. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 4, 74-95

60. Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. (1989): The relationship between the quantum yield of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and rate of photosystem 2 photochemistry in leaves. *Biochimica et Biophysica Acta* 990, 87-92.

61. Gilmore A.M., Shinkarev V.P., Hazlett T.L., Govindjee (1998): Quantitative analysis of the effects of intrathylakoid pH and xanthophyll cycle pigments on chlorophyll *a* fluorescence lifetime distributions and intensity in thylakoids. *Biochemistry* 37, 13582-13593.

62. Ginestar C., Eastham J., Gray S. and Iland P. (1998): Use of sap-flow sensors to schedule vineyard irrigation. I. Effects of post-veraison water deficits on water relations, vine growth and yield of Shiraz grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture* 49, 413-420.

63. González-Neves G., Barreiro L., Gil G., Franco J., Ferrer M., Moutounet M., Carbonneau A. (2004): Anthocyanic composition of Tannat grapes from the south region of Uruguay. *Analytica Chimica Acta* 513, 197-202.

64. Gowing D.J.G., Davies, W.J., Jones H.G. (1990): A positive root-source signal as an indicator of soil drying in apple (Malus domestica). *Journal of Experimental Botany* 41, 1535-1540.

65. Gowing D.J.G., Jones H.G., Davies W.J. (1993): Xylem-transported abscisic acid: the relative importance of its mass and its concentracion in the control of stomatal aperture. *Plant, Cell and Environment* 16, 453-459.

66. Grace J. (1993): Consequence of xylem cavitation for plant water deficits. In: Water Deficits (eds. Smith JAC and Griffiths H) BIOS Scientific Publishers Limited. pp. 109-125.

67. Grimes D.W. and Williams L.E. (1990): Irrigation effects on plant water relations and productivity of Thompson Seedless grapevines. *Crop Science* 30, 255-260.

68. Gruszecki W.I. and Strzalka K. (1991): Does the xanthophyll cycle take part in the regulation of fluidity of the thylakoid membrane? *Biochimica Biophisyca Acta* 1060, 310-314.

69. Guidoni S., Allara P. and Schubert A. (2002): Effect of cluster thinning on berry skin anthocyanin composition of *Vitis vinifera* cv. Nebbiolo. *American Journal of Enology and Viticulture* 53, 224-226.

70. Guiliony L., Wéry J. and Lecíoeur J. (2003): High temperature and water deficit may reduce seed number in field pea purely by decreasing plant growth rate. *Functional Plant Biology.* 30, 1151-1164.

71. Hardie W.J. and Considine J.A. (1976): Response of grapes to water-deficit stress in particular stages of development. *American Journal of Enology and Viticulture* 27, 55-61.

72. Havaux M. and Gruszecki W.I. (1993): Heat- and light-induced chlorophyll a fluorescence changes in potato leaves containing high or low levels of the carotenoid zeaxanthin: indications of a regulatory effect of zeaxanthin on thylakoid membrane fluidity. *Photochemistry and Photobiology* 58, 607-614.

73. Havaux M. (1993a): Rapid photosynthetic adaptation to heat stress triggered in potato leaves by moderately elevated temperatures. *Plant, Cell and Environment* 16, 461-467.

74. Havaux M. (1993b): Characterization of thermal demage to the photosynthetic electron transport system in potato leaves. *Plant Science* 94, 19-33.

75. Havaux M. and 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.

76. 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.

77. Havaux M. (1992): Stress tolerance of Photosystem II in vivo. Antagonostics effects of water, heat and photoinhibition stresses. *Plant Physiology* 100, 424-432.

78. Havaux M. (1994): Temperature dependent modulation of the photoinhibiton-sensitivity of photosystem II in Solanum tuberosum leaves. *Plant and Cell Physiology* 35, 757-766.

79. Hepner Y., Bravdo B., Loinger C., Cohen S. and Tabacman H. (1985): Effect of drip irrigation schedules on growth, yield, must composition and wine quality of Cabernet Sauvignon. *American Journal of Enology and Viticulture* 36, 77-85.

80. Horton P., Ruban A.V. and Walters R.G. (1994): Regulating of light harvesting in green plants. *Plant Physiology* 106, 415-420.

81. Hsiao T. (1973): Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* 24, 519-570.

82. Huglin P. (1978) : Nouveau mode d'évaluation des possibilities heliothermiques d'un milieu viticole. In : Proceedings of Symposium International sur l'ecologie de la Vigne. Ministére de l'Agriculture et de l'Industrie Alimentaire, Constanca.pp. 89-98.

83. Hunter J.J. and Bonnardot V. (2002): Climatic requirements for optimal physiological processes: A factor in viticultural zoning. In: Proceedings of the 4th International Symposium on Viticultural Zoning. pp. 553-565.

84. Hunter J.J. and Deloire A. (2006): Terroir and vine water relation effects on grape ripening and wine quality of Syrah/R99. In: Proceedings of the 4th International Terroir Congress. pp.110-116.

85. Hüve K., Bichele I., Tobias M. and Niinemets (2006): Heat sensitivity of photosynthetic electrontransport varies during the day due to changes in sugars and osmotic potential. *Plant, Cell and Environment* 29, 212-228.

86. IPCC (2001): Climate Change 2001: Impacts, Adaptations and Vulnerability. Cambridge University Press. New York, USA.

87. Jones H.G. (2004): Irrigation scheduling: advantages and pitfalls of plant-based methods. *Journal of Experimental Botany* 55, 2427-2436.

88. Jones H.G. (2007): Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. *Journal of Experimental Botany* 58 (2), 119-130.

89. Jones H.G. (1994): Plants and microclimate. Cambridge University Press, Melbourne Australia.

90. Jones H.G. (1998): Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 49, (Special Issue) 387-398.

91. Kadir S. (2006): Thermostability of photosynthesis of *Vitis aestivalis* and *Vitis vinifera*. *Journal of the American Sociaty for Horticultural Science* 131 (4), 476-483.

92. Kadir S., Von Weihe M. and Al-Khatib K. (2007): Photochemical efficiency and recovery of photosystem II in grapes after exposure to sudden and gradual heat stress. *Journal of the American Sociaty for Horticultural Science* 132 (6), 764 -769.

93. Kennedy J.A., Matthews M.A., Waterhouse A.L. (2002): Effect of maturity and vine water status on grape skin and wine flavonoids. *American Journal of Enology and Viticulture* 53, 268–274.

94. Kliewer W.M. and Torres R.E. (1972): Effect of controlled day and night temperatures on grape coloration. *American Journal of Enology and Viticulture* 23, 71-77.

95. Koundouras S., van Leeuwen C., Seguin G. and Glories Y. (1999): Influence de l'alimentation en eau sur la croissance de la vigne, la maturation des raisins et les caractéristiques des vins en zone méditerranéenne (exemple de Némée, Gréce, cépage Saint – Georges, 1997). *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 33, 143-160.

96. Kozma P. (1991): A szőlő és termesztése I. Akadémiai Kiadó, Budapest.

97. Königer S., Schwab A. and Michel S. (2003): L'utilisation d'un sig pour evaluer des terroirs viticoles dans un climat tempre. Colloque International Abbaye Royale de Fouterrand 2-4 juillet pp. 228-230.

98. 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.

99. Lichtenthaler H.K. (1987): Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. In: Packer L, Douce R (eds) Methods in Enzymology Vol.148, Academic Press, New York, pp. 350-382.

100. Liu X. and Huang B. (2000): Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bent grass. *Crop Science* 40, 503-510.

101. Lorenz D., Eichorn D., Bleiholder H., Klose R., Meier U. and Weber E. (1994): Phänologische Entwicklungsstadien der Weinrebe (Vitis vinifera L. ssp. vinifera). *Viticultural and Enological Sciences* 49, 66-70.

102. Loveys B.R. (1984): Diurnal changes in water relations and abscisic acid in field-grown *Vitis vinifera* cultivars. III. The influence of xylem-derived abscisic acid on leaf gas exchange. *New Phytologist* 98, 563-573.

103. Loveys B.R., Stoll M., Davies W.J. (2004): Physiological approaches to enhance water use efficiency in agriculture: exploiting plant signalling in novel irrigation practice. In: Bacon, M (ed) Water Use Efficiency in Plant biology. Blackwell Publishing. CRC Press, pp. 113-138.

104. Lovisolo C. and Schubert A. (1998): Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany* 321, 693-700.

105. Lovisolo C., Peronne I., Hartung W. and Schubert A. (2008): An abscisic acid-related reduced transpiration promotes gradual embolism repair when grapevines are rehydrated after drought. *New Phytologist* 180 (3), 642-651.

106. Lu C. and Zhang J. (1999): Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany* 336, 119-1206.

107. Magyar Szabvány (1979): Borok. Az antociainin és leukoantocianin meghatározása. 14881.

108. Magyar Szabvány (1980): Borok. A polifenol tartalom meghatározása. 9474.

109. Matthews M., Ishii R., Anderson M. and O'Mahony M. (1990): Dependence of wine sensory attributes on vine water status. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 51, 321-335.

110. Matthews M.A. and Anderson M.M. (1988): Fruit ripening in *Vitis vinifera* L.: responses to seasonal water deficit. *American Journal of Viticulture and Enology* 39, 313-320.

111. Matthews M.A., Anderson M.M. and Schultz H.R. (1987): Phenologic and growth responses to early and late season water deficits in Cabernet franc. *Vitis* 26, 147-160.

112. May P. (1965): Reducing inflorescence formation by shading individual sultana buds. *Australian Journal of Biological Sciences* 18, 463-73.

113. McCarthy M.G. and Coombe B.G. (1985): Water status and winegrape quality. In: Water Relations in Fruit Crops. *Acta Horticulturae* 171, 447-456.

114. McCarthy M.G. (2000): Developmental variation in sensitivity of *Vitis vinifera* L. (Shiraz) berries to soil water deficit. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 6, 139-140.

115. Medrano H., Escalona J.M., Cifre J., Bota J,, Flexas J. (2003): A ten year study on physiology of two Spanish grapevine cultivars under field conditions: effects of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality. *Functional Plant Biology* 30, 607-619.

116. Medrano H., Galmés J., Ribas-Carbó M., Bota J., Pou A., Moreno M., Cifre J., Flexas J. and Gulias J. (2007): Optimization of water use: a requirement for the grapevine crop under conditions of climatic change. Cost Action 858 Workshop: Vineyard under environmental constraints: Adaptations to climate change. Abiotic Stress Ecophysiology and Grape Functional Genomics. Lodz, Poland, October 18-20, 2007.

117. Medrano H., Escalona J.M., Bota J., Gulias J. and Flexas J. (2002): Regulation of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* 89, 895-905.

118. Molnár I., Csízi K., Dulai S., Darkó É., Lehoczki E. (1998): Light dependence of thermostability of photosynthetic apparatus. In: Garab, G (Ed) Photosynthesis: Mechanisms and Effects Vol. III. pp. 2241-2244 (Kluwer: Dordrecht)

119. Molnár I., Gáspár L., Sárvári É., Dulai S., Hoffmann B., Molnár-Láng M., Galiba G. (2004): Physiological and morphological responses to water stress is *Aegilops biuncialis* and *Triticum aestivum* genotypes with differing tolerance to drought. *Functional Plant Biology* 31,1149-1159.

120. Momcilovic I., Ristic Z. (2007): Expression of chloroplast protein synthesis elongation factor, EF-Tu in two lines of maize with contrasting tolerance heat stress during early stages of plant development. *Journal of Plant Physiology* 164, 90-99.

121. Monteiro A. and Lopes C.M. (2006) Influence of cover crop on water use and performance of vineyard in Mediterranean Portugal. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 121: 336-34.

122. Morrell A.M., Wample R.L., Mink G.I., Ku M.S.B. (1997): Heat shock protein expression in leaves of Cabernet sauvignon. *American Journal of Enology and Viticulture* 48, 459-464.

123. Mouthinho-Pereira J.M., Correia C.M., Goncalves B.M., Bacelar E.A. and Torres-Pereira J.M. (2004): Leaf gas exchange and water relations of grapevines grown in three different conditions. *Photosynthetica* 42, 81-86.

124. Mullins M.G., Bouquet A. and Williams L.E. (1992): Biology of the grapevine. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

125. Oertli J.J. (1989): The plant cell's resistance to consequences of negative turgor pressure. In: Structural and functional responses to environmental stresses (ed. K.H. Kreeb, H. Richter & T.M. Hinckley), 73-88, SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.

126. Oertli J.J. (1993): Effect of cavitation on the status of water in plants. In: Water transport in Plants under Climatic stress (eds. M. Borghetti, J. Grace and A. Raschi). Cambridge University Press, Cambridge pp. 27-40.

127. Ojeda H., Andary C., Kraeva E., Carbonneau A. and Deloire A. (2002): Influence of pre- and postveraison water deficit on synthesis and concentration of skin phenolic compounds during berry growth of *Vitis vinifera* cv. Shiraz. *American Journal of Enology and Viticulture* 53, 261-267.

128. Patakas A., Nikolaou N., ZioZiou E., Radoglou K., Noitsakis B. (2002): The role of organic and ion accumulation in osmotic adjusment in drought-stressed grapevines. *Plant Science* 163, 361-367.

129. Patakas A., Noitsakis B., Chouzouri A. (2005): Optimization of irrigation water use in grapevines using the relationship between transpiration and plant water status. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106, 253-259.

130. Patakas A. (2000): Changes in the solutes contributing to osmotic potential during leaf ontogeny in grapevine leaves. *American Journal of Enology and Viticulture* 51(3), 223-226.

131. Patakas A. and Noitsakis B. (1997): Cell wall elasticity as a mechanism to maintain favorable water relations during leaf ontogeny in grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture* 48(3), 353-356.

132. Patakas A. and Noitsakis B. (1999): Osmotic adjustment and partitioning of turgor responses to drought in grapevines leaves. *American Journal of Enology and Viticulture* 50(1), 76-80.

133. Pearcy R.W. (1978): Effect of growth temperature on the fatty acid composition of the leaf lipids in *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. *Plant Physiology* 61, 484-486.

134. Pellegrino A., Gozé E., Lebon E. and Wery J. (2006): A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. *European Journal of Agronomy* 25, 49-59.

135. Pellegrino A., Lebon E., Simonneau T. and Wery J. (2005): Towards a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities of vegetative growth components. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 11, 306-315.

136. Pire R. and Ojeda M. (1998): Effects of the irrigation regime on water relations of a table grape and two wine grape cultivars in a semiarid region of Venezuela. *Acta Horticulturae* 493, 97.

137. Pou A., Flexas J., Alsina M., Bota J., Carambula C., Herralde F., Galmés J., Lovisolo C., Jiménez M., Ribas-Carbó M., Rusjan D., Secchi F., Tomas M., Zsófi Zs., Medrano H. (2008): Adjustments of water use efficiency by stomatal regulation during drought and recovery in the drought-adapted Vitis hybrid Richter-110 (V. berlandieri × V. rupestris). *Physiologia Plantarum* 134, 313-323.

138. Quinn P.J. and Williams W.P. (1985): Evironmentally induced changes in chloroplast membranes and their effects on photosynthetic functions. In 'Topics in Photosynthesis' (Eds J. Barber and N. R. Baker) Vol. 6, pp. 1-48. (Elsevier: Amsterdam.).

139. Raison J.K., Roberts J.K., Berry J.A. (1982): Correlations between the thermal stability of chloroplasts (thylakoid) membranes and the composition and fluidity of their polar lipids upon acclimation of higher plant *Nerium oleander* to growth temperature. *Biochimica et Biophysica Acta* 688, 218-228.

140. Rebelein H. (1971): "5-Minuten –Methoden" zur kolorimetrischen Bestimmung des Alkohol-, Zuker-, und Gesamt $-SO_2$ Gehaltes. Allgemeine Deutsche Weinfachzeitung pp. 590-594.

141. Ribéreau-Gayon P. (1970): Les dosage des composes phénoliques totaux dans les vins rouges. *Chimie Analitica* 52, 627-631.

142. Ribéreau-Gayon P. and Stonestreet E. (1965): Les dosage des anthocyanes dans le vins rouges. Bulletin de la Societe Chimique de France 9, 2649-2652.

143. Riquelme F.J. and Ramos A.B. (2005): Land water use management in vine growing by using geographic information system in Castilla-La Mancha, Spain. *Agricultural Water Management* 77, 82-95.

144. Roby G., Harbertson J.F., Adams D.A. and Matthews M.A. (2004): Berry size and vine water deficits as factors in winegrape composition: Anthocyanins and tannins. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 10, 100-107.

145. Roby G. and Matthews M.A. (2004): Relative proportions of seed, skin and flesh, in ripe berries from Cabernet Sauvignon grapevines grown in a vineyard either well irrigated or under water deficit. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 10, 74-82.

146. Ruffner H.P. and Hawker J.S. (1977): Control of glycolysis in ripening berries of Vitis vinifera. *Phytochemistry* 16, 1171-1175.

147. Rühl E. and Alleweldt G. (1985): The influence of timing on berry yield and must quality. Wein-Wissenschaft, Wiesbaden 40, 359-366.

148. Sakamoto A. and Murata N. (2002): The role of glycin betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. *Plant, Cell and Environment* 25, 163-171.

149. Salleo S., Nardini A., Pitt F. and Lo Gullo M.(2000): Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in Laurel (*Laurus nobilis* L.) *Plant, Cell and Environment* 23 (1), 71-79.

150. Salleo S., Gullo L., Oloveri F. (1985): Hydraulic parameters measured in 1-year-old twigs of some mediterranean species with diffuse-porous wood: changes in hydraulic conducivity and their possible functional significance. *Journal of Experimental Botany* 36, 1-11.

151. Santesteban L.G. and Royo B. (2005): Water status, leaf area and fruit load influence on berry weight and sugar accumulation of cv. 'Tempranillo' under semiarid conditions. *Scientia Horticulturae* 109, 60-65.

152. Schär C., Vidale P.L., Lüthi D., Frei C., Häberli C., Liniger M.A. and Appenzeller C. (2004): The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427, 332-336.

153. Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A. (1965): Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346.

154. Schreiber U. and Berry J. (1977): Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta* 136, 233-238.

155. Schultz H.R. (2007): Climate change and world viticulture. Cost Action 858 Workshop: Vineyard under environmental constraints: Adaptations to climate change. Abiotic Stress Ecophysiology and Grape Functional Genomics. Lodz, Poland, October 18-20.

156. Schultz H.R. (2000): Climate change and viticulture: A European perspective on climatology, carbon dioxide and UV-B effects. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 1, 1-12.

157. Schultz H.R. (2003): Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell and Environment* 26, 1393-1405.

158. Schultz H.R. (1996):Water relations and photosynthetic responses of two grapevine cultivars of different geografical origin during water stress. In: Proc. Workshop Strategies to Optimize Wine Grape Quality. *Acta Horticulturae* 427.

159. Schultz H.R. and Matthews MA (1988): Resistance to water transport in shoots of Vitis vinifera L. *Plant Physiology* 88, 718-724.

160. Schultze E.D. (1986): Carbon-dioxid and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiology* 37, 247-274.

161. Schultze E.D. and Hall A.E. (1982): Stomatal responses, water loss and CO_2 assimilation rates of plant in contrasting environments. In: Lange OL. Nobel PS. Osmond CB, eds. Encyclopedia of plant physiology Vol. 12 B. Physiological Plant Ecology II. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag.

162. Schurr U., Gollan T., Schulze E.D. (1992): Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. II. Stomatal sensitivity to abscisic acid imported from the xilem sap. *Plant, Cell and Environment* 15, 561-567.

163. Seguin G. (1983) : Influence des terroirs viticoles sur la constitution de la qualité des vendanges. *Bulletin de l'Office International de la Vigne et du Vin* 56, 3-18.

164. Seguin G. (1988): Ecosystems of the great red wines produced in in the maritime climate of Bordeaux. In: L, Fuller- Perinne (ed.) Proceedings of the Symposium on Maritime Climate Winegrowing. Geneva, NY: Department of Horticultural Sciences, Cornell University.

165. Sharkey T.D. and Singsaas (1995): Why plants emit isoprene? *Nature* 374, 769.

166. Sharkey T.D. (2005): Effects of moderate stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. *Plant, Cell and Environment* 28, 269-277.

167. Sivilotti P., Bonetto C., Paladin M. and Peterlunger E. (2005): Effect of soil moisture availability on Merlot: from leaf water potential to grape composition. *American Journal of Enology and Viticulture* 56, 9-18

168. Singleton V.L. (1972): Effects on red wine quality of removing juice before fermentation to stimulate variation in berry size. *American Jouirnal of Enology and Viticulture* 23, 106-113.

169. Smart R.E., Turkington C.R. and Evans C.J. (1974): Grapevine responses to furrow and trickle irrigation. *Amerian Journal of Enology and Viticulture* 25, 62-66.

170. Smart R.E. and Coombe B.G. (1983): Water relations of grapevines. In: Water Defcits and Plant Growth, Vol. VII. Academic Press, New York. pp.137-196.

171. Smart R.E. and Robinson M. (1991): Sunlight into Wine. Winetitles, Adelaide, Australia.

172. Smillie R.M. and Nott R. (1979): Heat injury in leaves of alpine, temperate and tropical plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 6, 135-141.

173. Soar C.J. and Loveys B.R. (2007): The effect of changing patterns in soil-moisture availability on grapevine root distribution, and viticultural implications for converting full-cover irrigation into a point-source irrigation system. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 13, 1-13.

174. Soar C.J., Dry P.R. and Loveys B.R. (2006a): Scion photosynthesis and leaf gas exchange in *Vitis vinifera* L. cv. Shiraz: Mediation of rootstock effects via xylem sap ABA. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 12, 82-96.

175. Soar C.J., Speirs J., Maffei S.M., Penrose A.B., McCarthy M.G. and Loveys B.R. (2006b): Grape vine varieties Shiraz and Grenache differ in their stomatal response to VPD: apparent links with ABA physiology and gene expression in leaf tissue. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 12, 2-12.

176. Socias F.X., Correia M.J., Chaves M.M., Medrano H. (1997): The role of abscisic acid and water relations in drought responses of subterranean clover. *Journal of Experimental Botany* 48, 1281-1288.

177. Sperry J.S. (1986): Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm Rhapis excelsa. *Plant Physilogy* 80, 110-116.

178. Srivastrava A. and Strasser R.J. (1996): Stress and stress management of land plants during a regular day. *Journal of Plant Physiology* 148, 445-455.

179. Stigliani B. and Salomons W. (1992): Pollutants and some not impossible environmental problems caused by climate change. (IIASA, Laxenburg, Austria) pp. 1-15.

180. Süss K.H. and Yordanov I.T. (1986): Biosynthetic cause of *in vivo* acquired thermotolerance of photosynthetic light reactions and metabolic responses of chloroplasts to heat stress. *Plant Physiology* 81, 192-199.

181. Taiz L. and Zeiger E. (1991): Plant physiology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Redwood City, California 94065.

182. Tardieu F., Zhang J., Gowing D.J.G. (1993): Stomatal control by both (ABA) in the xylem sap and leaf water status: a test model droughted or ABA-fed field grown maize. *Plant, Cell and Environment* 16, 413-420.

183. Tardieu F. and Simonneau T. (1998): Variability among species of stomatal controll under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviors. *Journal of Experimental Botany* 49, 419-432.

184. Terzaghi W.B., Fork D.C., Berry J.A., Field C.B. (1989): Low and high temperature limits to PSII. *Plant Physiology* 91, 1494-1500.

185. Tonietto J. and Carbonneau A. (2004): A multicriteria climatic classification system for grape-growing regions worldwide. *Agricultural and Forest Meteorology* 124, 81-97.

186. Tonietto J. (1999): Les macroclimats viticoles mondiaux et l'influence du mésoclimat sur la typicité de la Syrah et du Muscat de Hambourg dans le sud de la France: méthodologie de caractérisation. Thése Doctorat. Ecole Nationale Superieure Agronomique, Montpellier. 233.

187. Turner N.C. (1979): Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In: Stress physiology in crop plants (eds. Mussel, H. and Staples , R.C.). Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto. pp. 343-372.

188. Turner N.C. and Jones M.M. (1980): Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: Adaptation of plants to water and high temperature stress (eds. Turner NC and Kramer PJ) Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto. pp. 87-103.

189. Tyree M.T. and Jarvis P.G. (1982): Water in tissues and cells. In "Physiological plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation". Eds. O. Lange O,. Nobel PS, Osmond CB and Ziegler H) Encyclopedia Plant Physiology New series, Vol. 12 B, pp. 36-77. Springer-Verlage, Berlin.

190. Tyree M.T. (1999): Water relations and hydraulic architecture. In:. Handbook of functional plant ecology (eds. Pugnaire FI, Valladeres F). New York: Marcel Dekker Inc.

191. Valladares F. and Pearcy R.W. (1997): Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll Heteromeles arbutifolia. *Plant, Cell and Environment* 20, 25-36.

192. van Kooten O. and Snel J.F.H. (1990) The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 25**,** 147-150.

193. van Leeuwen C. and Seguin G. (1994): Incidences de I'alimentation en eau de la vigne, appreciée par l'etat hydrique du feuillage, sur le dévelopment de l'appareil végétatif et la maturation du raisin (*Vitis vinifera* var. 'Cabernet franc'). *Journal international des sciences de la vigne et du vin* 28, 81-110.

194. van Leeuwen C. and Seguin G. (2006): The concept of Terroir in Viticulture. *Journal of Wine Research* 17(1), 1-10.

195. van Zyl J.L. (1984): Response of Colombard grapevines to irrigation as regards quality aspects and growth. *South African Journal of Enology and Viticulture* 5, 19-28.

196. van Zyl J.L. (1987): Diurnal variation in grapevine water stress as a function of changing soil water status and meteorological conditions. *South African Journal of Enology and Viticulture* 8, 45-52.

197. Váradi Gy., Botos-Bálo B., Pölös E. (1992): Xanthophyll cycle in grapevine leaves – diurnal and seasonal patterns. Proceedings of IV th International Symposium on Grapevine Physiology, San Michele all'Adige – Torino, 11-15 May, pp. 521-526.

198. Velikova V. and Loreto F. (2005): On the relationships between isoprene emission and thermotolearnce in *Phragmites australis* leaves exposed to high temperatures and during the recovery from heat stress. *Plant, Cell and Environment* 28(3), 318-327.

199. Wahid A., Ghazanfar A. (2006): Possible involvement of some secondary metabolites in salt tolerance of sugarcane. *Journal of Plant Physiology* 163, 729-730.

200. Wahid A., Gelani S., Ashraf M., Foolad M.R. (2007): Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany* 61, 199-223.

201. Walker R.R., Blackmore D.H., Clingeleffer P.R., Kerridge G.H., Rühl E.H. and Nicholas P.R. (2005): Shiraz berry size in relation to seed number and implication for juice and wine composition. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 11, 2-8.

202. Wilhelm E.P., Mullen R.E., Keeling P.L., Singletary G.W. (1999): Heat stress during grain filling in maize: effects of kemel growth and metabolism. *Crop Science* 39, 1733-1741.

203. Wilkinson S., Corlett J.E., Oger L., Davies W.J. (1998): Effects of xylem pH on transpiration from wild-type and flacca tomato leaves. A vital role for abscisic acid in preventing excessive water loss even from well watered plants. *Plant Physiology* 117, 703-709.

204. Williams L.E. and Grimes D.W. (1987): Modelling vine growth-development of a data set for a water balance subroutine. In: Proceedings of the 6th Australian Wine Industrial and Technical Conference, Adelide, Australia, 14-17 July 1986, (ed. Lee T), pp. 1019-55.

205. Wilson J.R. and Ludlow M.M. (1983): Time trends for change in osmotic adjustment and water relations of leaves of *Cenchrus ciliaris* during and after water stress. Australian Journal of *Plant Physiology* 10(1), 15-24.

206. Yakushiji H., Morinaga K. and Nonami H. (1998): Sugar accumulation and partitioning in Satsuma mandarin tree tissues and fruit in response to drought stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 123, 719-726.

207. Yordanov I., Dilova S., Petkova R., Pangelova T., Goltsev V., Süss H.K. (1986): Mechanisms of the temperature damage and acclimation of the photosynthetic apparatus. *Photobiochem. Photobiophys* 12, 147-155.

208. Young A.J. (1991): The photoprotective role of carotenoids in higher plants. *Physiologia Plantarum* 83, 702-708.

209. Zhang J.H., Huang W.D., Liu Y.P., Pan Q.H. (2005): Effects of temperature acclimation pre-treatment on the ultrastructure of mesophyll cells in young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. Jingxiu) under cross temperature stresses. *Journal of Integrative Plant Biology* 47, 959-970.

210. Zsófi Zs., Gál L., Szilágyi Z., Szűcs E., Marschall M., Nagy Z., Bálo B. (2009a): Use of stomatal conductance and pre-dawn water potential to classify terroir for the grape variety Kékfrankos. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 15, 36-47.

211. Zsófi Zs., Váradi Gy., Bálo B., Marschall M., Nagy Z., Dulai S. (2009b): Heat acclimation of grapevine leaf photosynthesis: macro- and mesoclimatic aspects. *Functional Plant Biology* 36, 310-322.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom témavezetőimnek, Dr. Bálo Borbálának és Dr. Nagy Zoltánnak a szakmai támogatásért.

Köszönöm Dr. Misik Sándornak, Dr. Gál Lajosnak és Dr. Barócsi Zoltánnak a KRF Szőlészeti és Borászati Kutatóintézete, Eger egykori és jelenlegi igazgatójának, hogy munkámat támogatták.

Köszönöm Dr. Dulai Sándornak, Dr. Váradi Gyulának és Dr. Marschall Mariannak, hogy a hőstresszel kapcsolatos kísérletekhez szakmai tudásukkal és műszereikkel hozzájárultak.

Köszönöm továbbá volt, és jelenlegi közvetlen munkatársaimnak, Biró Péternek, Király Ildikónak és Tóth Erikának, hogy a kísérletek kivitelezésében segédkeztek.

Hálás köszönettel tartozom családomnak és barátaimnak, akik a nehéz időkben mellettem álltak és támogattak.

A munka anyagi támogatását az NKFP 4/0022/2002 és az NKFP 4/0017/2005 projektek biztosították.