



**Doktori értekezés tézisei**

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

**SZOPKÓ DÓRA**

**GÖDÖLLŐ**

**2018**

A doktori iskola

megnevezése: Biológia Tudományi Doktori Iskola

tudományága: Biológia

vezetője: Dr. Nagy Zoltán  
egyetemi tanár, DSc  
Szent István Egyetem,  
Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar

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

.....  
Az iskolavezető jóváhagyása

.....  
A témavezető jóváhagyása

# 1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI ÉS CÉLKITŰZÉSEK

## 1.1. A munka előzményei

A globális klímaváltozás hatásai nagymértékben elősegíthetik a kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.) termőképességét is veszélyeztető abiotikus stressztényezők kialakulását. A legnagyobb problémát a szélsőséges csapadékeloszlás és a magasabb átlaghőmérséklet jelenti (TRENBERTH *et al.* 2007), melyek szárazság-, só- és/vagy hőstressz formájában jelentős mezőgazdasági károkat okozhatnak. A szárazság világszerte az egyik legjelentősebb abiotikus stressztényező (ARAUS *et al.* 2002), ugyanakkor a mezőgazdasági területek már közel 30%-án a sóstressz is nehézségeket okoz (MUNNS 2005). A talaj NaCl koncentrációja és a stresszhatás időtartama mellett, a genotípus is jelentősen meghatározza a növényekre kifejtett negatív hatások mértékét (ZHU 2001). A búza rokonsági körébe tartozó, termesztett vagy vadon előforduló fajok alkalmas géndonort jelenthetnek olyan új genotípusú búza vonalak előállításához, melyek sikeres alkalmazkodási képességgel rendelkeznek (FAROOQ *et al.* 1995, FAROOQ 2002, COLMER *et al.* 2006). A termesztett árpa (*Hordeum vulgare* L.) egyes fajtái számos hasznos agronómiai tulajdonsággal rendelkeznek (pl. koraiság, télállóság), ezért a búzanemesítők számára kiemelkedő génforrást jelentenek. Irodalmi adatok alapján a búza sótűrő-képességének növeléséhez az árpa 4H és 7H kromoszómáin található genomikus régiók jelentősen hozzájárulhatnak (GORHAM 1990, SHAVRUKOV *et al.* 2010, LONG *et al.* 2013).

A termésprodukciónak szempontjából a fotoszintézis folyamata meghatározó jelentőséggel rendelkezik. Ennek megfelelően az árpa kromoszómák közül azoknak lehet kiemelkedő szerepe, melyek a stressz alatti fotoszintetikus kapacitás fenntartását segítő tulajdonságokat a búza genetikai háttere mellett is biztosítják. A hajtás relatív víztartalmának (RWC) csökkenése negatívan befolyásolhatja a fotoszintézis egyes részfolyamatait (CHAVES 1991, BAJJI *et al.* 2000), ezért a vízháztartás szabályozásáért felelős 4H árpa kromoszóma (FARSHADFAR *et al.* 2008) előnyössé válhat az ozmotikus stresszt is kiváltó sókezelés során. A só-indukált vízhiány az ozmotikusan aktív anyagok felhalmozódásán keresztül is megelőzhető, mely összességében sikeresebb sótoleranciát eredményezhet (ASHRAF és FOOLAD 2007). Az árpa 7H kromoszómájának az ozmotikus adaptáció kialakulásában is jelentős szerepet tulajdonítanak (TEULAT *et al.* 1998), mely a biomassza produkció szempontjából is előnyössé válhat (GONZÁLEZ *et al.* 1999). Emellett a 7H kromoszóma a korai kalászképzés kiváltásával a kedvezőtlen periódus elkerüléséhez is hozzájárulhat (ARANYI *et al.* 2014).

A szárazság és a sóstressz általában nem egyedüli stressztényezőként veszélyezteti a búza termésprodukciónak, hanem a szimultán fellépő erős fényintenzitással és magas hőmérséklettel kombinálódva gátolják a szénanyagcsere folyamatait (DULAI *et al.* 2005). Az éghajlatváltozás során

egyre gyakoribbá válhat, hogy a termesztett búzában az említett stressztényezők együttes hatását is tolerálnia kell (SUZUKI *et al.* 2014). A búza túlélését meghatározhatja, hogy milyen mértékben képes az adott tényezőkkel szemben védelmet biztosító mechanizmusok összehangolására. A védekező/szabályozó folyamatok szinkronizálása nagyrészt megszabja, hogy a növények adott időben és térben fellépő kombinált faktorok hatását milyen rugalmasan képesek tolerálni. Ennek megfelelően a fenotípusos plaszticitás mértéke a változó környezetben meghatározó lehet a túlélést illetően (LARCHER 1995) és jelentősen befolyásolhatja a globális klímaváltozás hatásainak kivédését (GRATANI 2014). A környezeti faktorok egymás hatását elfedhetik, serkenthetik vagy ellensúlyozhatják, így együttes hatásuk eltérő válaszreakciót eredményezhet (OSMOND *et al.* 1986). Habár az optimális tartományt meghaladó hőmérséklet felett a növények fotoszintetikus aktivitása jelentősen gyengül (BERRY és BJÖRKMAN 1980), viszont a fotoszintetikus apparátus termotoleranciáját a hőstresszt megelőző vízhiány és sóstressz javíthatja is (LU és ZHANG 1999, DULAI *et al.* 2006, YAN *et al.* 2012).

Az *Aegilops* nemzetség egyes képviselői meglehetősen forró és száraz vegetációs időszakú területeken is elterjedtek (DULAI *et al.* 2006). Ennek tükrében az *Aegilops* (kecskebúza) fajok adaptációs és akklimatizációs folyamataikkal alkalmazkodtak a kedvezőtlen környezeti körülmények elviseléséhez, így számos abiotikus stresszel szemben is kiemelkedő toleranciával rendelkeznek (HOLUBEC *et al.* 1992, ZAHARIEVA *et al.* 2001, MOLNÁR *et al.* 2004). A kecskebúzák túlélésének alapját a védelmi folyamatok hatékony összehangolása biztosíthatja, így potenciális génforrást jelenthetnek a búza stressztoleranciájának fokozásában.

## 1.2. A kitűzött célok

A doktori dolgozat első részében két búza×árpa addíciós vonal sótoleranciájának vizsgálatát tűztük ki célul, mely során a növekedési, vízháztartási és fotoszintetikus paramétereik változását követtük nyomon. A kísérletek során arra kerestük a választ, hogy az árpa 4H és 7H kromoszómájának jelenléte pozitívan befolyásolja-e az Asakaze búzafajta sótoleranciáját vagyis, hogy alkalmas genetikai anyagként szolgálhatnak-e a termesztett búza sötűrésének fokozásához. A szelekció során meg szeretnénk állapítani, hogy az addíciós vonalakban mely védekezési/szabályozó mechanizmusok vehetnek részt a jobb sötűrő-képesség kialakulásában és ezek milyen mértékben tulajdoníthatók az árpa kromoszómáknak.

A dolgozat második részében olyan *Aegilops* vonalak vizsgálatát tűztük ki célul, melyek a búza só- és/vagy szárazságtoleranciájának növeléséhez alkalmazható génforrásként is funkcionálhatnak. A szelekció alapját a só- és szárazságstressz alatti növekedési, vízháztartási, ozmoregulációs és fotoszintetikus paraméterek képezték. A továbbiakban arra is választ kerestünk, hogy a só- és szárazság előkezelések befolyásolhatják-e és milyen mértékben a

búza és az *Aegilops* vonalak fotoszintetikus apparátusának magas hőmérsékleti toleranciáját a fényintenzitástól függően. Célunk volt továbbá a vízhiányos és sóstresszelt minták összehasonlító vizsgálata, mely alapját részben a fenotípusos plaszticitás mértéke képezte. A kísérletekkel meg szeretnénk vizsgálni, hogy van-e olyan *Aegilops* vonal, mely a vízhiány/sóstressz, a magas fény és magas hőmérséklet együttes kivédésével szemben indukálódó folyamatokat a búzánál hatékonyabban tudja összehangolni.

## 2. ANYAG ÉS MÓDSZER

### 2.1. Kísérleti növények

A dolgozat első részében az árpa 4H és 7H kromoszómáját hordozó búza×árpa introgressziós vonalakat és azok szülőpartnereit (Asakaze búzafajta és Manasz árpafajta) használtuk. Az *Aegilops* vonalakkal végzett vizsgálatokhoz, egy *Aegilops comosa* (TA2760) és két *Aegilops umbellulata* (MvGB420 és AE740/03) vonalat vontunk be, melyek paramétereit az Mv9kr1 őszi búzafajtaéhoz hasonlítva értékeltük.

### 2.2. Növénynevelés, alkalmazott kezelések

A sóstressznek és szárazságkezelésnek alávetett növények szemei 24 órás áztatás után Petri csészékbe csíráztak két napig, majd ½ Hoagland tápoldatba kerültek áthelyezésre 1500 ml térfogatú tenyészedényekbe. A földes rendszerben nevelt növények szemeit az áztatást követően elültettük (5 szem/edény). A nevelési körülmények minden genotípusnál azonosak voltak ( $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fotoszintetikusan aktív radiációjú (PAR), 25/20°C-os hőmérsékletű, 14/10 órás fény/sötét periódusú klímakamra).

A stresszkezeléseket a növények 5 hetes korában indítottuk. A sóstresszt a tápoldat NaCl tartalmának (Sigma, St. Louis, USA) növelésével idéztük elő 150 és 300 mM-os, illetve a búza×árpa addíciós vonalak és a szülőpartnerek esetében 100, 200 és 300 mM-os koncentrációban. A kezelések minden sókoncentráció esetén egy-egy hétig tartottak. A legmagasabb koncentráció elérése után sómentes tápoldatba helyeztük a növényeket és egyhetes regenerációs periódust alkalmaztunk. A méréseket a kezelések előtti 5 hetes kontroll növényeken, a kezelések 7. napján, valamint a regenerációs periódus 2. és 7. napján végeztük el. A földes rendszerben nevelt *Aegilops* vonalak locsolását 5 hetes kor után megszüntettük. A fokozatosan növekedő szárazságstressznek alávetett növényeken a 4., 7., majd a 10. napon végeztük el a méréseket. A regenerációs képességet a 10. napot követő visszaöntözéssel vizsgáltuk, a föld teljes átnedvesítésével.

### 2.3. Növekedési és csírázási tesztek

A növények biomassa produkcióját (g/növény) a teljes kísérletsorozat végén detektáltuk a hajtás és gyökér 105°C-os szárítását követő tömeg meghatározásával, kezelésként 10 növényt felhasználva. A búza×árpa

addíciós vonalak esetében a szemek csírázási képességét is vizsgáltuk 100, 200 és 300 mM NaCl hatására. Kezelésenként minden genotípusból 3 szemet teszteltünk, 3 párhuzamos méréssel. A gabonaszemek felületét 10%-os nátriumhipoklorit oldatban 15 percig fertőtlenítettük, majd desztillált vízzel átmostuk. Ezt követően a különböző koncentrációjú sóoldatokkal átnedvesített szűrőpapírral bélelt és alufóliával becsomagolt Petri csészébe kerültek. A csírázási százalékot 3 nap elteltével vizsgáltuk.

#### **2.4. Relatív víztartalom és az ozmotikus potenciál meghatározása**

A frissen levágott levelek aktuális tömegét lemértük (friss tömeg), majd 24 órán keresztül desztillált vízbe tartottuk és ismételten lemértük tömegüket (víztelített tömeg). A leveleket végül 105 °C-on szárítottuk további négy órán át, így kaptuk meg a minták száraztömegét. A kontroll és a kezelt növények leveleinek víztartalmát, mint relatív víztartalmat határoztuk meg a következő képlet felhasználásával:  $(FW - DW) / (SW - DW) \times 100$ , ahol FW a levelek friss tömege, DW a levelek száraztömege és SW a víztelített szegment tömege. A levágott levelekből 0,1 gramm friss tömeget mértünk ki és a mintákat dörzsmozsárban 2 ml desztillált vízzel homogenizáltuk a mérésekhez szükséges megfelelő térfogatú minta elérése céljából. 10 perces 10000 RPM-en (Sigma1-15PK, 12124 PP 224/H rotor) centrifugáltuk a homogenizátumot, majd a felülúszóból 50  $\mu$ l-t használtunk az egyes ozmotikus potenciál értékek (OP) meghatározáshoz, melyet OSMOMAT 010 ozmométerrel (Gonotec, Berlin, Németország) végeztünk. A sejtnedv OP-ját a következő egyenlet alapján számoltuk:  $OP \text{ (MPa)} = -c \text{ (mosmol kg}^{-1}) \times 2,58 \times 10^{-3}$  (BAJJI *et al.* 2001).

#### **2.5. A prolin tartalom meghatározása**

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

#### **2.6. Nátrium és kálium tartalom meghatározása**

A növények gyökereinek és leveleinek nátrium és kálium tartalmát lángatomizálási módszerrel határoztuk meg 0,5 g szárított növényi anyag felhasználásával. A szárított mintát cc.HNO<sub>3</sub> és HCl elegyével kezeltük és egy MARS240/50 típusú mikrohullámú roncsolóval (CEM Corporation, Matthews, USA) készítettük elő a vizsgálatokra (ANTON *et al.* 2012). A kálium tartalom

meghatározásakor 766,5 nm-es, míg a nátrium tartalom mérése esetén 589 nm-es hullámhosszon mértük a minta fényemisszióját egy plazma atomemissziós spektrométer (ICP-AES, Jobin-Yvon Ultima 2) segítségével.

## 2.7. CO<sub>2</sub> gázcseré mérések infravörös gázanalízissel

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

## 2.8. Klorofill fluoreszcencia és P700 mérések

A PSI és PSII fotoszintetikus aktivitását egy pulzus amplitúdó moduláció (PAM) elvén működő fluorométer (DUAL-PAM-100, Walz, Effeltrich, Németország) készülék segítségével regisztráltuk. A quenching analízisek első lépéseként a 15 percig sötétadaptált levelek kezdeti fluoreszcencia szintjének ( $F_0$ ) meghatározását végeztük el egy, a fluoreszcencia gerjesztésére szolgáló 460 nm emissziós maximumú gyenge ( $>1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PAR) mérőfényvel. Majd egy 0,8 s-os telítési fényintenzitású (15000  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PAR) flash-sel meghatároztuk a maximális fluoreszcenciát ( $F_m$ ). Az  $F_m$  meghatározását követően 10 percig 200  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (PAR) kék fényt, majd szintén 10 percig 200  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (PAR) távoli vörös fényt használtunk. A különböző megvilágításokon percenkénti telítési fényimpulzussal detektáltuk a fényadaptált mintához tartozó maximális fluoreszcencia jelet ( $F_m'$ ). A fotoszintézis gerjesztéséhez a távoli vörös fényt egy 650 nm-es emissziós maximumú, 200  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -os fotonáram-sűrűségű aktinikus megvilágításra váltottuk, majd 10 perc elteltével a távoli vörös fényt is bekapcsoltuk. A következő lépés során távoli vörös fény jelenlétében növeltük az aktinikus fény intenzitását (1000  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), 10 perc elteltével a távoli vörös fényt kikapcsolva regisztráltuk a paramétereket. A quenching analízisek során

mért klorofill fluoreszcencia értékekből a következő paramétereket határoztuk meg van Kooten és Snel (1990) nomenklaturáját követve: optimális kvantumhatásfok,  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ; effektív kvantumhatásfok,  $\phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$ ; a regulált termális energia disszipáció kvantumhatásfoka,  $\phi_{NPQ} = (F_s/F_m') - (F_s/F_m)$ ; a nem-regulált (konstitutív) energia disszipáció kvantumhatásfoka,  $\phi_{NO} = F_s/F_m$  (BILGER és SCHREIBER 1986, GENTY *et al.* 1989, KRAMER *et al.* 2004, KLUGHAMMER és SCHREIBER 2008a).

A P700 paramétereket a P700 redoxállapotának változásával határoztuk meg, a P700 abszorpciójára specifikus differenciajel segítségével ( $\Delta I_{875-830}$ ), 30  $\mu$ s időfelbontással (KLUGHAMMER és SCHREIBER 1994, 2008b). A P700 teljesen oxidált állapotához tartozó jelet ( $P_m$ ) távoli vörös fény (730 nm) és egy telítési fényimpulzus együttes bekapcsolásával határoztuk meg. A P700 teljesen redukált állapotához tartozó jelet ( $P_0$ ) a távoli vörös fény kikapcsolásával mértük. A  $P_m$  meghatározását követően aktinikus megvilágítást alkalmaztunk, mely hatására a P700 egy bizonyos része oxidálódik ( $P$ ). Az aktinikus fény jelenlétében egy telítési fényimpulzust adtunk, ennek hatására a nyitott PSI reakciócentrumokban a P700 oxidálódik, így kapjuk meg a  $P_m'$  jelet (KLUGHAMMER és SCHREIBER 2008b). A mérések során kapott értékek felhasználásával a következő paramétereket számoltuk: a PSI effektív kvantumhasznosítása,  $\phi_{PSI} = (P_m' - P)/P_m$ ; a donor oldali limitáció által indukált nem-fotokémia energia disszipáció kvantumhasznosítása,  $\phi_{ND} = P/P_m$ ; az akceptor oldali limitáció által indukált nem-fotokémia energia disszipáció kvantumhasznosítása,  $\phi_{NA} = (P_m - P_m')/P_m$ ; a PSI körüli ciklikus elektrontranszport kvantumhatásfoka,  $\phi_{CEF} = \phi_{PSI} - \phi_{PSII}$ , ami (HUANG *et al.* 2010).

## 2.9. A kritikus hőmérsékleti érték meghatározása

A quenching paraméterek hőmérséklet függésének felvételéhez egy amplitúdó és frekvencia-modulált klorofill fluorométert (PAM 101-103, Heinz Walz Effeltrich, Németország), valamint a fűtési sebesség biztosítására egy Peltier-elemes hőmérséklet szabályozó berendezést alkalmaztunk. A kezdeti ( $F_0$ ) és steady-state ( $F_s$ ) fluoreszcenciaszint hőmérsékletfüggésének felvétele 25°C-on 10 percig sötétadaptált leveleken történt 650 nm-es gyenge 1,6 kHz frekvencián modulált mérőfényt, aktinikus fényt, illetve telítési fényimpulzust (0,8 s-os, 15000  $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) alkalmazva. Az  $F_0$ -T görbék regisztrálásához a minta hőmérsékletét az akklimációs hőmérséklettől (25°C) 1 °C min<sup>-1</sup> fűtési sebességgel folyamatosan emeltük a minta állapotától függően 49-55 °C-ig. Az  $F_s$ -T görbék felvételéhez az egyenletes fűtés megkezdése előtt a mintákat 200 és 1000  $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> intenzitású aktív fényvel világítottuk meg. A minta fűtését az alkalmazott fényintenzitáson mutatott egyensúlyi fluoreszcencia elérésekor indítottuk. A telítési fényimpulzust 25, 30, 35, 38, 41, 43, majd minden további 2°C-os hőmérsékletemelkedésnél alkalmaztuk az  $F_m$  és  $F_m'$  értékek regisztrálásához, valamint ezen keresztül a következő klorofill fluoreszcencia



paraméterek hőmérsékletfüggésének meghatározásához:  $F_v/F_m$ ;  $\Phi_{PSII}$ ; Stern-Volmer nem-fotokémiai kioltási paraméter (NPQ). A NPQ értékét az alábbi egyenlettel számoltuk:  $(F_m - F_m')/F_m'$  (BILGER és BJÖRKMAN 1990). Az  $F_0$ - és  $F_s-T$  görbék regisztrálása után meghatároztuk azok  $T_c$  pontjait Schreiber és Berry (1977) módszerével az  $F_0$  valamint az  $F_s$  értékekre illesztett regressziós egyenesek segítségével. A fenotípusos plaszticitást ( $T_{c1}-T_{c0}$ ) a szárazság- valamint sókezelt minta  $T_c$  pontjának ( $T_{c1}$ ) és a kontroll minta  $T_c$  pontjának ( $T_{c0}$ ) különbségével határoztuk meg.

## 2.10. Statisztikai értékelés

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

## 3. EREDMÉNYEK

### 3.1. A 4H és a 7H addíciós vonalak sótoleranciájának vizsgálata

A Manasz árpa fajta sóstressz alatti sikeresebb csírázási képessége és eredményesebb gyökérnövekedése a 7H addíciós vonalban nyilvánult meg, míg a 4H kromoszóma jelenlétével az Asakaze búzafajta növekedési paraméterei jelentős javulást nem mutattak. A 4H addíciós vonal őrizte meg legsikeresebben hajtásának víztartalmát (RWC) 100 mM NaCl kezelésig, mely megerősíti a 4H kromoszóma RWC fenntartásában leírt szerepét (FARSHADFAR *et al.* 2008). A sóstressz erősödésével a 4H addíciós vonal az Asakaze búzafajtához hasonlóan, a gázcsere nyílások erőteljes csökkenésével reagálva tudta megőrizni RWC értékét, míg a 7H addíciós vonal és az árpa a sztómák mérsékelt zárása mellett is képes volt elkerülni a drasztikus RWC csökkenést. A mérsékelt sóstressz (200 mM NaCl) hatására a 7H addíciós vonal és a Manasz hajtásában a kálium tartalom a kontrollhoz képest 43-46%-os csökkenést mutatott, míg a búzában jelentősen kisebb mértékű visszaesést tapasztaltunk. A 200 mM NaCl kezelés során a 7H addíciós vonal és a búza gyökérzetében a kálium tartalom a felére csökkent és a nátrium tartalom közel az ötszörösére nőtt. Ezzel ellentétben a Manasz gyökerében a nátrium tartalom 5,1 mg-ról 67,2 mg  $g^{-1}$  száraz tömeg értékre emelkedett, illetve kálium tartalmából csupán 5,3 mg-ot veszített a jó vízellátottságú állapotához képest. A gyökerek esetében az árpa prolin tartalma a mérsékelt sóstresszt követően szignifikánsan felülmúlta a búza értékeit, ugyanakkor a hajtás vizsgálatakor az előbbiekkal ellentétes változásokat figyeltünk meg. A 7H kromoszóma ozmotikus adaptációban leírt (TEULAT *et al.* 1998) szerepére utal, hogy az addíciós vonal gyökerének prolin tartalma,

ugyan az árpa szintjét nem elérve, de a búzánál jelentősebb mértékben fokozódott. A hajtás esetében viszont a 7H addíciós vonal az árpa prolinszintjét felülmúlva, a szülői búzafajtaival mutatott közel azonos mértékű prolin felhalmozódást.

A Manasz és a 7H addíciós vonal esetében a 200 mM-os sókezelés jelentősen nem limitálta a szénasszimilációt, míg a 4H addíciós vonalban és a búzában már a nem-sztomatikus faktorok ( $L_{ns}$ ) is hozzájárultak a fotoszintézis gátlásához. Az erősebb sóterhelés (300 mM NaCl) során, mialatt az árpában az  $L_{ns}$  jelentős fellépését tapasztaltuk, addig a 7H addíciós vonal a szülői búzához hasonlóan lényegesen kisebb mértékű növekedést mutatott. A 200 mM NaCl kezelés a Manasz és a 7H addíciós vonalban az elektrontranszport-folyamatokat sem befolyásolta, viszont az erős sóstressz során a gátolt szénasszimiláció a fotokémiai folyamatok leszabályozásában már megnyilvánult. A PSII effektív kvantumhatásfokának csökkenése mögött az NPQ kvantumhatásfokának emelkedése állt, mely biztosíthatta az optimális kvantumhatásfok ( $F_v/F_m$ ) értékének megőrzését (BJÖRKMAN és POWLES 1984). Ez a jelenség a 200 mM NaCl-dal kezelt 4H addíciós vonal esetében a többi vonalnál erőteljesebben jelentkezett, így  $F_v/F_m$  paraméterét még a 300 mM-os sókezelés sem csökkentette, vagyis a primer fotokémiai folyamatokat a sóstressz nem befolyásolta (HANACHI *et al.* 2014). A PSII körüli elektrontranszport leszabályozásával párhuzamosan a PSI körüli ciklikus elektrontranszport (CEF) növekedését tapasztaltuk a 300 mM NaCl kezelésnek kitett 7H addíciós vonal és az árpa esetében is, míg a 4H addíciós vonalban már a 200 mM NaCl hatására is jelentős fokozódást detektáltunk. Ezzel ellentétben az Asakaze búzafajta fluoreszcencia indukciós paraméterei gyakorlatilag nem változtak a sókezelések során. A 7H addíciós vonal esetében a fotoszintézis elégtelen helyreállítását és az öregedési folyamatok felgyorsulását figyeltük meg, mely szorosan kapcsolódhat a vonalnál megfigyelt koraiságához is.

### **3.2. Az Mv9kr1 búzafajta és az *Aegilops* vonalak só- és szárazságtoleranciájának vizsgálata**

A 10 napos szárazság indukált biomassza csökkenés a búza és a TA2760 esetében közel azonosan érintette a hajtást és a gyökérzetet, ezért hajtás/gyökér (H/GY) arányuk jelentősen nem változott. Az MvGB420 vizsgálatokor a gyökértömeg 26%-os növekedését tapasztaltuk a 10 napos vízhiány hatásaként, így a H/GY aránya szignifikánsan csökkent, mely a másik *Ae. umbellulata* vonalban (AE740/03) is megmutatkozott. A 300 mM NaCl-dal kezelt mintákat összehasonlítva azt tapasztaltuk, hogy az MvGB420 hajtás növekedése meghaladta a búza vonalét ( $P \leq 0,05$ ), sőt a kontroll százaléka alapján a többi vonalhoz képest kevésbé volt kifejezett a sóérzékenysége. Az MvGB420 és a TA2760 vonalban nem változott a H/GY arány, míg a búza és az AE740/03 jelentősen kisebb H/GY aránnyal reagált a sókezelésre, melyet a hajtástömeg drasztikus csökkenése okozott. Kísérleteinkben a 10 napos szárazság szinte

valamennyi vonalban 40%-ra csökkentette a hajtás víztartalmát, míg a legerősebb sókezelés 10-25%-os redukciónak okozott. A búza hajtásában az erős szárazság (10 napos) és sókezelés (300 mM NaCl) hasonló ozmotikus potenciál értéket (-2 MPa) eredményezett, míg az *Aegilops* vonalakban a 300 mM NaCl hatására jelentősen alacsonyabb ozmotikus potenciált tapasztaltunk, mint a 10 napos szárazság során. A 10 napig öntözés nélkül tartott búza hajtásában a prolin tartalom jelentősen meghaladta a kecskebúzák értékeit, addig a sókezelések során az *Aegilops* vonalakban volt nagyobb mértékű prolinakkumuláció a hajtás és a gyökér tekintetében is. A TA2760 vonal még az erős vízhiány során is eredményesen őrizte meg hajtásának kálium tartalmát, ugyanakkor a 300 mM NaCl jelenlétében már a többi *Aegilops* vonalhoz hasonló értékeket mutatott a jelentős csökkenés következtében. A többi vizsgált vonal levelében és főként gyökerében is a sókezelés hatására nagyobb mértékű kálium tartalom csökkenést tapasztaltunk, mint a szárazságkezelte mintákban.

A növekvő sóstressz a vízhiányhoz hasonlóan a legtöbb vonalban a sztómakonduktancia fokozatos csökkenéséhez vezetett. Ugyanakkor a sztómák közel teljes mértékű záródását csak a 10 napos vízhiány során tapasztaltuk, mellyel párhuzamosan a CO<sub>2</sub> asszimiláció gyakorlatilag megszűnt. A 300 mM-os NaCl kezelés hatására a vonalak szénasszimilációja még aktivitást mutatott, viszont arányaiban hasonló gátlást tapasztaltunk, mint a vízhiányos növényekben. A fotoszintézis gátlásához a sztómák záródásán kívül az  $L_{ns}$  faktorok is hozzájárultak. Míg a 10 napig öntözés nélkül tartott növényekben az  $L_{ns}$  közel azonos mértékben fokozódott, addig a sókezelte minták között jelentősebb eltéréseket tapasztaltunk. Az *Aegilops* vonalakban már a gyengébb sóstressz esetén is megjelentek az  $L_{ns}$  faktorok, addig a búzában még az erősebb sókezelés sem váltott ki olyan nagymértékű növekedést, mint a kecskebúzákban. Sőt az  $L_{ns}$  a két *Ae. umbellulata* vonalban még a visszaöntözés 7. napjára sem szűnt meg teljesen. A 10 napos szárazság minden vonalban és közel azonos mértékben indukálta a fényvédelmet biztosító NPQ folyamatát, viszont a sókezelések hatására csak a kecskebúzákban mértük a paraméter növekedését. Ehhez kapcsolódóan valamennyi szárazságkezelte mintában a CEF élénkülését tapasztaltuk, viszont a sóstresszelt növények közül csak a kecskebúzákban volt jelentősebb a CEF működése. Az NPQ mind a két alkalmazott kezelés során eredményes volt a PSII fotokárosodásának elkerüléséhez, mivel a nem-szabályzott energiadisszipáció kvantumhatásfokában nem detektáltunk növekedést.

### **3.3. A szárazságkezelés és a sóstressz hatása az Mv9kr1 búzafajta és az *Aegilops* vonalak fotoszintetikus apparátusának termotoleranciájára**

Az  $F_0/T$  görbék  $T_c$  pontjai alapján a vízhiányos növényekben fényhiányában a PSII termotabilitása nem fokozódott, hiszen a  $T_c$  pontokban sem tapasztaltunk jelentős eltolódást. Ezzel szemben már a 150 mM NaCl minden vonalban javította a hőstabilitást. Az  $F_v/F_m$  értékek hőmérsékletfüggését

vizsgálva is azt tapasztaltuk, hogy a sóelőkezelések a növények hőstabilitás növekedését váltották ki. Habár a 10 napig szárazságkezelt búzában enyhe javulást mutattunk ki, ugyanakkor ez az eltolódás az erős sókezelés hatására minden vonalban, de különösen az *Aegilops* vonalakban jelentősebb mértékben indukálódott. A sötéthez képest a nevelési fény jelenlétében ( $200 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) már a kontroll növények esetében termostabilitás növekedés következett be. Amennyiben a fény mellett vízhiányt vagy sóstresszt is alkalmaztunk, úgy az egyes vonalakban még tovább fokozódott a hőrezisztencia a sötéthez képest. A PSII effektív kvantumhatásfokának hőmérsékletfüggése alapján a nevelési és telítési fényintenzitáson ( $1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) is a 10 napos szárazságkezelés a búza vonal hőtoleranciáját jelentősebben fokozta, mint a kecskebúzában. Viszont a sókezelésre a búzához képest az *Aegilops* vonalak mutattak nagyobb mértékű hőstabilitás javulást. Az *Aegilops* vonalakban még a sóstresszt követő 7 napos visszaöntözés során sem csökkentek a kontroll szintre a nevelési fényen megfigyelt  $T_c$  értékek, szemben a búzánál tapasztaltakkal. Ehhez hasonlóan a 10 napig szárazságkezelt búzában és a szintén jelentős eltolódást mutató TA2760 vonalban a vízhiányt megszüntetve szintén helyreállt a kontroll  $T_c$  érték. A PSII pigment-protein komplexek gyors, hőindukált konformációváltozása kedvez az NPQ kialakulásának (HAVAUX 1994), mely a kontroll és a szárazságkezelt növényekben is egy bizonyos hőmérsékleti tartományban növekvő tendenciát mutatott a  $25^\circ\text{C}$ -on meghatározott NPQ értékhez képest nevelési fényen. Az NPQ maximumait a kontroll és a kezelt minták esetében is a  $T_c$  értékek közelében mutatta nevelési és telítési fényintenzitáson is. Ennek megfelelően a búza és a TA2760 vonalban az NPQ görbék maximális értékei a 10 napig tartó vízhiány hatására magasabb hőmérsékleten jelentkeztek a kontroll görbékhez viszonyítva. Az MvGB420 kivételével, a 300 mM NaCl kezelés is az NPQ maximumok magasabb hőmérsékleti tartományba tolódását váltotta ki.

A jó vízellátottságú növények sötétben mért  $T_c$  értékeikhez képest már kizárólag a fény jelenlétével erőteljes eltolódást tapasztaltunk minden vonalban az abszolút fenotípusos plaszticitás alapján. Ugyanakkor a fény mellett alkalmazott kezelések már jelentősebb különbségeket eredményeztek az egyes vonalak között, illetve egy vonalon belül is a kezeléstől függően. A vízhiányos búza fenotípusos plaszticitását egyik *Aegilops* vonal sem múlta felül. Viszont fényadaptáltan a 300 mM NaCl-dal kezelt MvGB420-as vonal plaszticitása a búzához képest rugalmasabban változott, hiszen az abszolút kontrolljához képest 6, illetve  $7^\circ\text{C}$ -kal tudta növelni fotoszintetikus apparátusának hőrezisztenciáját.

### 3.4. Új tudományos eredmények

1. Az Asakaze búzafajta genetikai hátterében a 7H árpa kromoszóma jelenléte pozitívan módosította a búza 100 és 200 mM NaCl-kezelésre mutatott szénasszimilációs és ozmotikus adaptációs képességét, valamint hozzájárult a korai kalászképzés kiváltásához.

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

#### 4. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A termesztett búza genetikai variabilitásának növelésével, lehetőség nyílt a jelenleg termesztésbe vont búzafajtákhoz képest jobb stressztoleranciával rendelkezők felderítésére. A búza genetikai változatosságának növelésére egyes árpafajták, illetve *Aegilops* vonalak alkalmas géndonort jelenthetnek.

Több tanulmány is kiemeli, hogy a termesztett árpa 4H és 7H kromozómáin olyan genomikus régiók is találhatóak, melyek elősegíthetik a termesztett búza sótűrőképességének fokozását (FORSTER *et al.* 1990, GORHAM 1990, SHAVRUKOV *et al.* 2010, MUNNS *et al.* 2012, LONG *et al.* 2013), ezért a kísérleteink során a Manasz árpafajta 4H és 7H kromozómáját hordozó Asakaze búza vonalakat (4H addíciós és 7H addíciós vonal) vizsgáltuk. A 4H kromozómának kiemelkedő szerep tulajdonítható az ozmotikus stressz alatti jelentős vízvesztés elkerülésében (TEULAT *et al.* 2003,

FARSHADFAR *et al.* 2008). Előbbi megállapítást eredményeink is alátámaszthatják, hiszen az árpa 4H kromoszómájának jelenléte már elegendőnek bizonyult, hogy az Asakaze búzafajta genomja mellett magasabb RWC értékeket eredményezzen enyhe sókezelés (100 mM NaCl) esetén, mely a megfelelő szénasszimilációs képesség fenntartásához is hozzásegíthette (CHAVES 1991, BAJJI *et al.* 2000). Habár a 100 mM NaCl koncentráció felett az árpa 4H kromoszómája kifejezetten negatívan hatott az „Asakaze” szénasszimilációs képességre, viszont - a gyenge sókezelés hatására mutatott gázcsere-paraméterei és vízmegőrző képessége alapján - sikeresen alkalmazható génforrást jelenthet, amennyiben a búza ozmotikus stressz toleranciájának fokozása a cél. Ennek megfelelően a 4H addíciós vonal azokban a szelekciós vizsgálatokban válhat előnyössé, melyek a búza vízhasznosítási kapacitásának növelésére irányulnak (MOLNÁR *et al.* 2007), ezért a 4H addíciós vonal szárazságtűrő képességének részletesebb tanulmányozását javasoljuk.

A 7H addíciós vonal CO<sub>2</sub> fixációja a 200 mM koncentrációjú NaCl kezelés során jelentősen meghaladta a búza értékeit, hiszen az árpával megegyezően a stressz e szakaszán a szénasszimilációs képessége jelentősen nem sérült. Sőt az erősebb stressz során, mialatt az árpában az  $L_{ns}$  jelentős fellépését tapasztaltuk, addig a 7H addíciós vonal a szülői búzához hasonlóan lényegesen kisebb mértékű növekedést mutatott, vagyis a 7H addíciós vonal esetében a szülői fajták kedvező tulajdonságainak egyesülését figyeltük meg. A sóstressz erősségétől, hosszától és a növény érzékenységétől függően, a fotokémiai és elektrontranszport folyamatok a búzában és az árpában egyaránt befolyásolhatják a fotoszintetikus kapacitást (KALAJI *et al.* 2011). Ugyanakkor a sókezelések során számottevő változást nem detektáltunk az Asakaze búzafajta fluoreszcencia indukciós paramétereiben, a  $P_N$  számottevő csökkenése mellett sem. Mivel a búzában az  $F_v/F_m$  paraméterének só-indukált csökkenése, valamint a PSI akceptor oldali gátlása sem jelentkezett, ezért a fotoszintetikus elektrontranszport során feltételezhetően az elektronok a CO<sub>2</sub> redukció mellett alternatív utakra is terelődtek, így gátolva a fotokárosodás megjelenését (BIEHLER és FOCK 1996, WINGLER *et al.* 2000). A 200 mM NaCl kezelés a Manasz árpafajtában és a 7H addíciós vonalban az elektrontranszport-folyamatokat sem befolyásolta, viszont az erős sóstressz során a gátolt szénasszimiláció a fotokémiai folyamatok leszabályozásában már megnyilvánult. A PSII effektív kvantumhatásfokának csökkenése mögött az NPQ kvantumhatásfokának emelkedése állt, mely limitált szénasszimiláció mellett fellépő többlet gerjesztési energia elvezetésével biztosította a PSII fotoinhibíciójának megelőzését (BJÖRKMAN és POWLES 1984, QIU *et al.* 2003). A PSII körüli elektrontranszport leszabályozásával párhuzamosan a CEF növekedését tapasztaltuk a 300 mM NaCl kezelésnek kitett 7H addíciós vonal és az árpa esetében is. A magasabb CEF a lumensavanyodásból eredő energiafüggő NPQ növeléséhez is hozzájárulhatott, így a PSI akceptor oldalának védelmét és a PSII fotokárosodásának megelőzését is szolgálhatta (RUMEAU *et al.* 2007). Az árpa 7H kromoszómájának következményeként az Asakaze búzafajta a

sóstressz mellett fellépő erős fényintenzitással szemben is hatékonyabban védekezhet, a fotoprotektív folyamatok intenzívebb fellépéséből adódóan.

A 7H addíciós vonal a sóstressz alatti sztómaszabályozás tekintetében is az árpához hasonlóan reagált, melyben a hajtás jelentős kálium tartalom csökkenésének is meghatározó szerepe lehetett (BENLLOCH-GONZALEZ *et al.* 2010). A 7H addíciós vonal és az árpa a gázcsereenyílásait a sókezelések hatására is csak mérsékelten zárta, így nem csupán a CO<sub>2</sub> levelekbe irányuló felvétele valósulhatott meg, hanem az asszimilációs felületet hűtő vízgőz leadása is. Ennek megfelelően a magasabb sztómakonduktancia hozzájárulhat ahhoz, hogy a 7H addíciós vonal egy adott hosszúságú magas sókoncentrációval jellemezhető periódust a megfelelő szárazanyag-produkció fenntartása mellett úgyis átvészeld, hogy a transzspirációs hűtéssel még a hőstresszel szemben is részlegesen védett. A magasan tartott  $g_s$  ellenére a 7H addíciós vonal és az árpa az erőteljesebb sztómazárással reagáló búzához képest jelentősebb víztartalomvesztést nem szenvedett el a mérsékelt sóstressz (200 mM NaCl) során. Mindez azt jelenti, hogy a 7H addíciós vonalban és az árpában olyan hatékony ozmoregulációs folyamatok indukálódtak a 200 mM NaCl hatására (DARKÓ *et al.* 2015), melyeken keresztül az ozmotikus potenciált optimalizálva hatékony vízfelvétel valósulhatott meg. Az ozmotikus adaptációhoz járulhatott hozzá a 7H addíciós vonal és az árpa gyökérzetében megfigyelt, a búzától jelentősen magasabb prolin-akkumuláció is. Ezt támasztják alá azok a korábbi megfigyelések is, amelyek szerint a 7H árpa kromoszóma szerepet játszhat az ozmotikus alkalmazkodás kialakításában (TEULAT *et al.* 1998). Ennek megfelelően valószínű, hogy a mérsékelt és közepes erősségű sóstresszre, a kielégítő ozmotikus adaptáció melletti magasabb  $g_s$  hatékony stratégiát jelent a növény fotoszintetikus aktivitásának fenntartására, és hasznos eszköz a sótolerancia jellemzésére (SZOPKÓ *et al.* 2017). A stressz alatti mérsékelt sztómazárás mellett, a vízfelvételt biztosító ozmotikus adaptáció is jellemző a koraiságot mutató növényekre (GONZÁLEZ *et al.* 1999). A korai kalászképzést a 7H addíciós vonalnál is megfigyeltük, mely szintén előnyössé válhat, amennyiben a szemfeltöltés folyamatát a hőmérséklet növekedése kíséri, így a kedvezőtlen periódus elkerülhető. A 7H addíciós vonal koraisága valószínűleg az árpa 7H kromoszómáján található genomikus régióknak tulajdonítható (YAN *et al.* 2006, FAURE *et al.* 2007), melyek az Asakaze genomja mellett is sikeresen kifejeződtek.

A koraiság mellett az árpa 7H kromoszómán detektált régiók a Na<sup>+</sup> okozta toxicitás elkerülését is segíthetik, hiszen a hajtásban a Na<sup>+</sup> kizárásának mechanizmusát szabályozzák (SHAVRUKOV *et al.* 2010). Esetünkben a Manasz árpafajta hajtása alacsonyabb és gyökere magasabb nátrium tartalmat mutatott a 200 mM NaCl kezelésre, mint a búza és a 7H addíciós vonal. Ennek megfelelően az árpára jellemző sóakkumuláló tulajdonságot a gyökerek esetében, valamint a hajtásból történő eredményesebb Na<sup>+</sup> kizárási képességet a 7H kromoszóma jelenléte nem befolyásolta a búzafajtában. Ugyanakkor a Na<sup>+</sup> kizárása mellett a vakuólumba irányuló kompartmentalizáció is szerves részét

képezi a sóstressz alatti alkalmazkodási folyamatoknak (WIDODO *et al.* 2009). A 7H addíciós vonal hajtásába szállított  $\text{Na}^+$  jelentős része valószínűleg a vakuólumba halmozódott fel, hiszen a 200 mM NaCl kezelés hatására is kielégítő szinten tartotta szénasszimilációját és PSII aktivitását. Az árpában viszont a felvett  $\text{Na}^+$  jelentősebb része a gyökérben akkumulálódott és mivel a sóstressz a vonalak közül a legkevésbé az árpa gyökér produkcióját gátolta, ezért a 7H addíciós vonalhoz hasonlóan feltételezhetően a  $\text{Na}^+$  a vakuólumba transzportálódott, mely szervesen ozmotikumként a hatékony vízmegőrzést is segíthette (GORHAM *et al.* 1985). A 7H addíciós vonal további előnye, hogy a sóstressz gyökérművekedést gátló hatását (MUNNS *et al.* 2006), a búzánál sikeresebben elkerülte, mely hatékonyabb vízfelvételben is megnyilvánulhat (HAYS *et al.* 1991, MARCUM *et al.* 1995). A Manaszban a növekvő NaCl koncentráció jelentősen nem változtatta meg a H/GY arányt és a 7H addíciós vonal sem mutatott szignifikáns növekedést, ennek megfelelően a 7H addíciós vonal biomassa produkciója a sókezelések hatására elsősorban az árpa szülővel reagált hasonlóan. Az eredményeket összegezve elmondható, hogy a 7H addíciós vonalban a szülői genotípusok kedvező tulajdonságainak egyesülését figyeltük meg, így a további, például a termés mennyiségére és minőségére irányuló vizsgálatokhoz meglehetősen alkalmas növényi anyagként szolgálhat. Ennek megfelelően indokoltnak tarjuk a vonal részletesebb stresszélettani tanulmányozását, kiegészítve a különböző faktorok hőstabilitásra gyakorolt hatásának vizsgálatával, továbbá javasoljuk az előnemesítési programokban történő felhasználását.

Az *Aegilops* fajok a nemesítési folyamat hiányában természetes variabilitásukat megőrizve, az elterjedési területüket jellemző szélsőséges klimatikus viszonyokat is sikeresebben tolerálhatják, mint egyes búzafajták (FAROOQ *et al.* 1995, MUJEEB-KAZI *et al.* 1996, FAROOQ 2002). A vizsgált *Aegilops* fajok előfordulását figyelembe véve (KILIAN *et al.* 2011), adott időben akár több stresszfaktor (pl. magas hőmérséklet, sóstressz, erős fényintenzitás) hatásait is tolerálniuk kell, mely a stressztényezők által indukált védelmi mechanizmusok összehangolásán alapulhat (DULAI *et al.* 2005).

Az *Aegilops* vonalakkal végzett szelekciós vizsgálataink alapját a szárazság és sóstressz alatti fotoszintetikus paraméterek változásai, valamint a fotoszintézis egyes részfolyamatait befolyásoló vízháztartási és a hozzá kapcsolódó paraméterek adták (CHAVES 1991, BAJJI *et al.* 2000). Habár a növekvő vízhiány és sóstressz közel azonos mértékben érintette az Mv9kr1 búzafajta és az *Aegilops* vonalak nettó szénasszimilációs képességét, viszont a csökkenés mögött részben különböző jelenségek húzódnak, melyek az eltérő mértékű ozmotikus stresszhez is kapcsolódhatnak. A vízhiány és a növekvő sókoncentráció RWC értékre kifejtett hatásai alapján elmondható, hogy a 10 napig tartó szárazság erőteljesebb ozmotikus stresszként hatott a vizsgált vonalakra, mint a 300 mM NaCl kezelés. Ezt figyelembe véve a sókezelésnek az ozmotikus hatása mellett az ionikus komponenseinek is meghatározó szerep jutott a szénasszimiláció gátlásában (MUNNS 2002), illetve az alkalmazkodási



folyamatok kiváltásában. A búza hajtásában az erős szárazság és sókezelés hasonló ozmotikus potenciál (OP) értéket eredményezett, míg az *Aegilops* vonalakban a 300 mM NaCl kezelés jelentősen alacsonyabb OP-t váltott ki, mint a 10 napos szárazság. Ennek megfelelően a sókezelt *Aegilops* vonalakban az ozmotikus stressz mellett megjelenő ionikus stressznek is nagymértékű hatása lehetett az ozmotikusan aktív anyagok akkumulációjának kiváltásában (CHAUDHARY *et al.* 1997) és/vagy a felhalmozódó  $\text{Na}^+/\text{Cl}^-$  funkcionált szeretlen ozmotikumként (GORHAM *et al.* 1985). A 300 mM-os sókoncentrációnál tapasztalt jelentős prolintartalom-növekedés mellett – a meglehetősen lecsökkent OP értékeket figyelembe véve – az *Aegilops* vonalakban egyéb ozmoprotektáns anyag is felhalmozódhatott úgy, mint a betain vagy a glicin-betain (CHEN és MURATA 2008), illetve a  $\text{Na}^+$  és  $\text{Cl}^-$  megnövekedett jelenlétéhez is kapcsolódhat (ZHANG *et al.* 2010). Az *Aegilops* vonalakban kialakult ionikus stresszt erősítheti meg, hogy a sóstressz alatti csökkent szénasszimilációjukban a nem-sztomatikus faktork nagyobb szerephez jutottak, mint a búzában. Az iontoxicitás pedig nem-sztomatikus gátlóként, a fotokémiai folyamatokat is negatívan érintheti (MURANAKA *et al.* 2002, KALAJI *et al.* 2011). Az *Aegilops* vonalaknak az erős sókezelés során, a fotoinhibíció megelőzéséhez a PSII leszabályozására volt szükség, a  $\Phi_{\text{NPQ}}$  és a  $\Phi_{\text{CEF}}$  fokozásán keresztül. Viszont a legkisebb mértékű OP változást – és ezzel valószínűleg alacsony  $\text{Na}^+$  és/vagy  $\text{Cl}^-$  felhalmozódást – mutató Mv9kr1 búzafajtában a sókezelés jelentős változást nem indukált a fotokémiai folyamatokban, hasonlóan az Asakaze búzafajtához, vagyis az alternatív elektronnyelő útvonalak hatékonyan működtek (BIEHLER és FOCK 1996, WINGLER *et al.* 2000), hiszen fotokárosodás nem lépett fel. A vízhiány és a növekvő sókoncentráció hatását összehasonlítva megállapítható, hogy a 10 napos szárazság erőteljesebb ozmotikus stresszként hatott a vizsgált vonalakra, mint a 300 mM NaCl kezelés, de a fotoszintetikus  $\text{CO}_2$  fixálás mértékét a szárazság és a sókezelés hasonló mértékben befolyásolta. A hőmérséklet hatását tehát a fotoszintetizáló apparátus hasonló stressz-igénybevételével jellemezhető növényeken tanulmányoztuk, mind a vízhiány, mind a só előkezeléseket illetően.

Sötétben már a mérsékelt sóstressz is fokozta a PSII hőmérsékleti stabilitását, szemben a vízhiányos kísérletekkel, ahol jelentősebb javulást nem tapasztaltunk. Mivel ezzel párhuzamosan dehidratáció nem lépett fel a hajtásban, ezért a hőérzékenység-csökkenés valószínűleg a NaCl ionikus komponenseinek tulajdonítható. Ez a megállapítás különösen igaz lehet az *Aegilops* vonalakra, hiszen az ozmotikus stressz-indukált változások nem, vagy csak alig okoztak hőstabilitás növekedést, míg a sóstressz hatására jelentősebb javulás ment végbe, ahogy azt a fenotípusos plaszticitásuk és az  $F_v/F_m$  hőmérsékletfüggése is mutatja. Ezzel kapcsolatban ismert, hogy a PSII termolabilitását részben az OEC inaktiválódása okozza (NASH *et al.* 1985, WANG *et al.* 2010) illetve, hogy a sóelőkezelés több úton is javíthatja az OEC és a PSII hőstabilitását (KRISHNAN és MOHANTY 1984, CHEN *et al.* 2004, WEN *et al.* 2005, YAN *et al.* 2012.), valamint a membrán-rigiditást is fokozza (MÜLLER és

SANTARIUS 1978). Ezek a változások akár sötétadaptált helyzetben is kiválthatják a magasabb hőstabilitás kialakulását. Ennek megfelelően a sóstressz hatására bekövetkező membrán felépítését érintő változásoknak, valamint a vonalak Cl<sup>-</sup> tartalmának, illetve az OEC aktivitásának vizsgálata segítséget jelenthet a termostabilitás növekedés mögött álló folyamatok felderítésében.

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

Fényadaptált helyzetben a vízhiány okozta hőstabilitás-növekedés mérsékeltebben ment végbe az *Ae. umbellulata* fajokban, ugyanakkor az együttes fény és sókezelésre e növények fenotípusos plaszticitása meglehetősen rugalmasan változott, a vonalak hőstabilitása jelentős mértékben fokozódott az abszolút kontrollhoz (sötét, jó vízellátottság) képest. Fordított a helyzet az Mv9kr1 búzafajta esetében, ahol a sókezeléshez képest a vízhiány hőtoleranciát serkentő hatását emelhetjük ki. Ami tehát a hőmérséklet érzékenység változásait illeti, azt fényadaptált helyzetben mind a sókezelés, mind a vízhiány általában fokozza, de az egyes vonalakban eltérő mértékben. Ezzel kapcsolatban irodalmi adatok is alátámasztják azt a feltételezést, hogy a vízhiány/ozmotikus stressz és a sőtolerancia nem feltétlenül kapcsolt, és nem minden esetben azonos utakon keresztül hat (NAGY és GALIBA 1995). Ennek következtében az egyes vonalak hőtoleranciája is eltérő mértékben befolyásolható. A legnagyobb különbséget tehát az MvGB420-as jelölésű *Ae. umbellulata* vonalban mértük, melynek vízhiányos állapotában a fénynek nem volt kitüntetett szerepe a plaszticitását tekintve, viszont sóadaptáltan a fényindukált mechanizmusok már erősen megnövelték a hőtoleranciáját. Figyelembe véve, hogy az MvGB420-as vonalban nevelési fényintenzitáson a 7 napos visszaöntözés során sem csengett le a só-indukált hőstabilitás növekedés, és ezzel párhuzamosan az  $L_{ns}$  paramétere sem regenerálódott, ezért valószínűleg elsősorban a só ionikus hatásainak köszönheti magasabb termorezisztenciáját.

Az abszolút fenotípusos plaszticitás alapján a sóstressz, a fény és a magas hőmérséklet együttes kivédésével szemben az *Aegilops* vonalakban indukálódó folyamatok a búzánál hatékonyabban működnek, mely valószínűleg

összefüggésbe hozható az eredeti élőhely ökológiai viszonyaival is. A legnagyobb mértékű toleranciafokozódást az *Ae. umbellulata* vonalakban (MvGB420 és AE740/03) tapasztaltuk, ugyanakkor e két vonal között is kimutatható eltérés. Ennek megfelelően az *Ae. umbellulata* vonalak a só-indukált, míg a búzafajta a szárazság-indukált magasabb termotolerancia kialakulása mögött álló mechanizmusok felderítésében funkcionálhatnak alkalmas növényi anyagként. Habár a vizsgált *Aegilops* vonalak mind a vízhiányra, mind a sóstresszre hasonló fotoszintetikus viselkedést mutatnak, viszont amennyiben a sókezeléseket magas hőmérséklettel kombináljuk, úgy már az MvGB420-as jelzésű vonal alkalmas jelöltnek tűnik a termesztett búza só- és hőtoleranciájának fokozására.

### FELHASZNÁLT IRODALMAK JEGYZÉKE

- ANTON, A., RÉKÁSI, M., UZINGER, N., SZÉPLÁBI, G., MAKÓ, A. (2012): Modelling the potential effects of the Hungarian red mud disaster on soil properties. *Water, Air and Soil Pollution*, 223, 5175-5188.
- ARANYI, N.R., MOLNÁR-LÁNG, M, HOFFMANN, S., HOFFMANN, B. (2014): Phenotypic characterization of wheat–barley ‘Mv9 kr1’/‘Igr1’ introgression lines in the field. *Plant Breeding*, 133, 718-721.
- ARAUS, J.L., SLAFER, G.A., REYNOLDS, M.P., ROYO, C. (2002): Plant breeding and water relations in C3 cereals: what should we breed for? *Annals of Botany*, 89, 925-940.
- ASHRAF, M. & FOOLAD, M. (2007): Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59, 206-216.
- BAJJI, M., LUTTS, S., KINET, J.M. (2000): Physiological changes after exposure to and recovery from polyethylene glycol-induced water deficit in callus cultures issued from durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars differing in drought resistance. *Journal of Plant Physiology*, 156, 75-83.
- BAJJI, M., LUTTS, S., KINET, J.M. (2001): Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Science*, 160, 669-681.
- BATES, L.S., WALDREN, R.P., TEARE, L.D. (1973): Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- BENLLOCH-GONZALEZ, M., ROMERA, J., CRISTESCU, S., HARREN, F., FOURNIER, J.M., BENLLOCH, M. (2010): K<sup>+</sup> starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure via ethylene synthesis in sunflower plants. *Journal of Experimental Botany*, 61, 1139-1145.
- BERRY, J.A. & BJÖRKMAN, O. (1980): Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 491-543.

- BIEHLER, K. & FOCK, H. (1996): Evidence for the contribution of the Mehler-peroxidase reaction in dissipation excess electrons in drought-stressed wheat. *Plant Physiology*, 112, 265-272.
- BILGER, W. & SCHREIBER, U. (1986): Energy-dependent quenching of dark-level chlorophyll fluorescence in intact leaves. *Photosynthesis Research*, 10, 303-308.
- BILGER, W. & BJÖRKMAN, O. (1990): Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 25, 173-186.
- BJÖRKMAN, O. & POWLES, S.B. (1984): Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta*, 161, 490-504.
- CHAUDHARY, M.T., MERRETT, M.J., WAINWRIGHT, S.J. (1997): Growth, ion content and proline accumulation in NaCl-selected and non-selected cell lines of lucerne cultured on sodium and potassium salts. *Plant Science*, 127, 71-79.
- CHAVES, M.M. (1991): Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42, 1-16.
- CHEN, H.X., LI, W.J., AN, S.Z., GAO, H.Y. (2004): Characterization of PSII photochemistry and thermostability in salt-treated *Rumex* leaves. *Journal of Plant Physiology*, 161, 257-264.
- CHEN, T.H.H. & MURATA, N. (2008): Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants. *Trends in Plant Science*, 13, 499-505.
- COLMER, T.D., FLOWERS, T.J., MUNNS, R. (2006): Use of wild relatives to improve salt tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1059-1078.
- DARKÓ, É., JANDA, T., MAJLÁTH, I., SZOPKÓ, D., DULAI, S., MOLNÁR, I., TÜRKÖSI, E., MOLNÁR-LÁNG, M. (2015): Salt stress response of wheat-barley addition lines carrying chromosomes from the winter barley "Manas". *Euphytica*, 203, 491-504.
- DULAI, S., MOLNÁR, I., PRÓNAY, J., MARSCHALL, M., CSERNÁK, Á., TARNAI, R. and MOLNÁR-LÁNG, M. (2005). Effects of drought on thermal stability of photosynthetic apparatus in bred wheat and *Aegilops* species originating from various habitats. *Acta Biologica Szegedensis* 215-217.
- DULAI, S., MOLNÁR, I., PRÓNAY, J., CSERNÁK, Á., TARNAI, R., MOLNÁR-LÁNG, M. (2006): Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in *Aegilops* species originating from dry habitats. *Acta Biologica Szegediensis*, 50, 11-17.
- FAROOQ, S. (2002): *Aegilops ovata*: a potential gene source for improvement of salt tolerance of wheat. In: AHMAD, R. & MALIK, K.A. (szerk.): *Prospects for saline agriculture*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 123-130. p.

- FAROOQ, S., ASGHAR, M., IQBAL, N., ASKARI, E., ARIF, M., SHAH, T.M. (1995): Production of salt-tolerant wheat germplasm through crossing cultivated wheat with *Aegilops cylindrica*. II. Field evaluation of salt-tolerant germplasm. *Cereal Research Communications*, 23, 275-282.
- FARSHADFAR, E., AGHAIE, M., SHARIFI, M., YAGHOTIPOOR, A. (2008): Assessment of salt tolerance inheritance in barley via generation mean analysis. *Journal of Biological Sciences*, 8, 461-465.
- FAURE, S., HIGGINS, J., TURNER, A., LAURIE, D.A. (2007): The *FLOWERING LOCUS T*-like gene family in barley (*Hordeum vulgare*). *Genetics*, 176, 599-609.
- FORSTER, B.P., PHILLIPS, M.S., MILLER, T.E., BAIRD, E., POWELL, W. (1990): Chromosome location of genes controlling tolerance of salt (NaCl) and vigour in *Hordeum vulgare* and *Hordeum chilense*. *Heredity*, 65, 99-107.
- GENTY, B., BRIANTAIS, J.M., BAKER, N.R. (1989): The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *BBA General Subjects*, 990, 87-92.
- GONZÁLEZ, A., MARTÍN, I. AYERBE, L. (1999): Barley yield in water-stress conditions. The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crops Research*, 62, 23-34.
- GORHAM, J. (1990): Salt tolerance in the Triticeae: K/Na discrimination in *Aegilops* species. *Journal of Experimental Botany*, 41, 615-621.
- GORHAM, J., MCDONNELL, E., BUDREWICZ, E., WYN JONES, R.G. (1985): Salt tolerance in the Triticeae: Growth and solute accumulation in leaves of *Thinopyrum bessarabicum*. *Journal of Experimental Botany*, 35, 1021-1031.
- GRATANI, L. (2014): Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, Article ID: 208747, doi:10.1155/2014/208747.
- HANACHI, S., VAN LABEKE, M.C., MEHOUACHI, T. (2014): Application of chlorophyll fluorescence to screen eggplant (*Solanum melongena* L.) cultivars for salt tolerance. *Photosynthetica*, 52, 57-62.
- HAVAUX, M. (1994): Temperature-dependent modulation of the Photoinhibition-sensitivity of photosystem II in *Solanum tuberosum* leaves. *Plant and Cell Physiology*, 35, 756-776.
- HAVAUX, M. & 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.
- HAYS, K.L., BARBER, J.F., KENNA, M.P., MCCOLLUM, T.G. (1991): Drought avoidance mechanisms of selected bermudagrass genotypes. *HortScience*, 26, 180-182.
- HOLUBEC, V., HANUŠOVA, R., KOSTKANNOVA, E. (1992): The *Aegilops* collection in the Praha-Ruzyne (Czechoslovakia) Gene Bank: collecting, evaluation and documentation. *Hereditas*, 116, 271-276.

- HUANG, W., ZHANG, S.B., CAO, K.F. (2010): Stimulation of cyclic electron flow during recovery after chilling-induced photoinhibition of PSII. *Plant and Cell Physiology*, 1, 1922-1928.
- KALAJI, H.M., GOVINDJEE, BOSHA, K., KOSCIELNIAK, J., ZUK-GOLASZEWSKA, K. (2011): Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO<sub>2</sub> assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany*, 73, 64-72.
- KILIAN, B., MAMMEN, K., MILLET, E., SHARMA, R., GRANER, A., SALAMINI, F., HAMMER, K., ÖZKAN, H. (2011): *Aegilops*. In: KOLE, C. (szerk.): *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1-76.
- KLUGHAMMER, C. & SCHREIBER, U. (1994): An improved method, using saturating light pulses for the determination of photosystem I quantum yield via P700<sup>+</sup> absorbance changes at 830 nm. *Planta*, 192, 261-268.
- KLUGHAMMER, C. & SCHREIBER, U. (2008a): Complementary PSII quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the saturation pulse method. *PAM Application Notes*, 1, 27-35.
- KLUGHAMMER, C. & SCHREIBER, U. (2008b): Saturation pulse method for assessment of energy conversion in PSI. *PAM Application Notes* 1, 11-14.
- KRAMER, D.M., JOHNSON, G., KIIRATS, O., EDWARDS, G.E. (2004): New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 79, 209-218.
- KRISHNAN, M. & MOHANTY, P. (1984): Reactivation by chloride of Hill activity in heat- and Tris-treated thylakoid membranes from *Beta vulgaris*. *Photosynthesis Research*, 5, 185-198.
- LARCHER, W. (1995): Physiological plant ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag. 506 p.
- 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.
- LONG, N.V., DOLSTRA, O., MALOSETTI, M., KILIAN, B., GRANER, A., VISSER, R.G.F., VAN DER LINDEN, C.G. (2013): Association mapping of salt tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 126, 2335-2351.
- LU, C. & ZHANG, J. (1999): Effects of water stress on PSII photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*, 50, 1199-1206.
- MARCUM, K.B., ENGELKE, M.C., MORTON, S.J., WHITE, R.H. (1995): Rooting characteristics and associated drought resistance of zoysiagrass. *Agronomy Journal*, 87, 534-538.
- 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.
- MOLNÁR, I., LINC, G., DULAI, S., NAGY, E.D., MOLNÁR-LÁNG, M. (2007): Ability of chromosome 4H to compensate for 4D in response to drought stress in a newly developed and identified wheat–barley 4H(4D) disomic substitution. *Plant Breeding*, 126, 369-374.
- MUJEEB-KAZI, A., ROSAS, V., ROLDAN, S. (1996): Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa* auct. non L.) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s.lat. x. *T. tauschii*; 2n=6x=42, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 43, 129-134.
- MUNNS, R. (2002): Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25, 239-250.
- MUNNS, R. (2005): Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist*, 167, 645-663.
- MUNNS, R., JAMES, R.A., LAUCHLI, A. (2006): Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1025-1043.
- MUNNS, R., JAMES, R.A., XU, B., ATHMAN, A., CONN, S.J., JORDANS, C., BYRT, C.S., HARE, R.A., TYERMAN, S.D., TESTER, M., PLETT, D., GILLIHAM, M. (2012): Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na<sup>+</sup> transporter gene. *Nature Biotechnology*, 30, 360-364.
- MURANAKA, S., SHIMIZU, K., KATO, M. (2002): Ionic and osmotic effects of salinity on single-leaf photosynthesis in two wheat cultivars with different drought tolerance. *Photosynthetica*, 40(2), 201-207.
- MÜLLER, M. & SANTARIUS, K.A. (1978): Changes in chloroplast membrane lipids during adaptation of barley to extreme salinity. *Plant Physiology*, 62, 326-329.
- MÜLLER, P., XIAO-PING, L., NIYOGI, K.K. (2001): Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 125, 1558-1566.
- NAGY, Z. & GALIBA, G. (1995): Drought and salt tolerance are not necessarily linked: a study on wheat varieties differing in drought resistance under consecutive water and salinity stresses. *Journal of Plant Physiology*, 145, 168-174.
- NASH, D., MIYAO, M., MURATA, N. (1985): Heat inactivation of oxygen evolution in photosystem II particles and its acceleration by chloride depletion and exogenous manganese. *Biochimica et Biophysica Acta*, 80, 127-133.
- OSMOND, C.B., AUSTIN, M.P., BERRY, J.A., BILLINGS, W.D., BOYER, J.S., DACEY, W.J.H., NOBEL, P.S., SMITH, S.D., WINTER, E. (1986): Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience*, 37, 38-48.

- PFANZ, H., VODNIK, D., WITTMANN, C., ASCHAN, G., BATIC, F., TURK, B., MACEK, I. (2007): Photosynthetic performance (CO<sub>2</sub>-compensation point, carboxylation efficiency, and net photosynthesis) of timothy grass (*Phleum pratense* L.) is affected by elevated carbon dioxide in postvolcanic mofette areas. *Environmental and Experimental Botany*, 61, 41-48.
- QIU, N., LU, Q., LU, C. (2003): Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophyll cycle in the salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica*. *New Phytologist*, 159, 479-486.
- RINGEL, C., SIEBERT, S., WIENHAUS, O. (2003): Photometric determination of proline in quartz microplates: remarks on specificity. *Analytical Biochemistry*, 313, 167-169.
- RUMEAU, D., PELTIER, G., COURNAC, L. (2007): Chlororespiration and cyclic electron flow around PSI during photosynthesis and plant stress response. *Plant, Cell and Environment*, 30, 1041-1051.
- SCHREIBER, U. & BERRY, J.A. (1977): Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta*, 136, 233-238.
- SHAVRUKOV, Y., GUPTA, N.K., MIYAZAKI, J., BAHU, M.N., CHALMERS, K.J., TESTER, M., LANGRIDGE, P., COLLINS, N.C. (2010): HvNax3—a locus controlling shoot sodium exclusion derived from wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*). *Functional & Integrative Genomics*, 10, 277-291.
- SUZUKI, N., RIVERO, R.M., SHULAEV, V., BLUMWALD, E., MITTLER, R. (2014): Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203, 32-43.
- SZOPKÓ, D., DARKÓ, É., MOLNÁR, I., KRUPPA, K., HÁLÓ, B., VOJTKÓ, A., MOLNÁR-LÁNG, M., DULAI, S. (2017): Photosynthetic responses of a wheat (Asakaze)-barley (Manas) 7H addition line to salt stress. *Photosynthetica*, 55, 317-328.
- TEULAT, B., THIS, D., KHAIRALLAH, M., BORRIES, C., RAGOT, C., SOURDILLE, P., LEROY, P., MONNEVEUX, P., CHARRIER, A. (1998): Several QTLs involved in osmotic-adjustment trait variation in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 96, 688-698.
- TEULAT, B., ZOUMAROU-WALLIS, N., ROTTER, B., BEN SALEM, M., BAHRI, H., THIS, D. (2003): QTL for relative water content in field-grown barley and their stability across Mediterranean environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 108, 181-188.
- TRENBERTH, K.E., JONES, P.D., AMBENJE, P., BOJARIU, R., EASTERLING, D., KLEIN TANK, A., PARKER, D., RAHIMZADEH, F., RENWICK, J.A., RUSTICUCCI, M., SODEN, B., ZHAI, P. (2007): In: SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K.B., TIGNOR, M., MILLER, H.L. (szerk.): *Observations:*



- Surface and Atmospheric Climate Change. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge and New York: Cambridge University Press. 241-279. p.
- VAN KOOTEN, O. & SNELL, J.F.H. (1990): The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25, 147-150.
- VON CAEMMERER, S. & FARQUHAR, G.D. (1981): Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153, 376-387.
- WANG, G.P., LI, F., ZHANG, J., ZHAO, M.R., HUI, Z., WANG, W. (2010): Overaccumulation of glycine betaine enhances tolerance of the photosynthetic apparatus to drought and heat stress in wheat. *Photosynthetica*, 48(1), 30-41.
- WEN, X.G., QIU, N.W., LU, Q.T., LU, C.M. (2005): Enhanced thermotolerance of photosystem II in salt-adapted plants of the halophyte *Artemisia anethifolia*. *Planta*, 220, 486-497.
- WIDODO, H., PATTERSON, J.H., NEWBIGIN, E., TESTER, M., BACIC, A., ROESSNER, U. (2009): Metabolic responses to salt stress of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars, Sahara and Clipper, which differ in salinity tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 60, 4089-4103.
- WINGLER, A., LEA, P.J., QUICK, W.P., LEEGOOD, R.C. (2000): Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, 355, 1517-1529.
- YAN, K., CHEN, P., SHAO, H., ZHAO, S., ZHANG, L., ZHANG, L., XU, G., SUN, J. (2012): Responses of photosynthesis and photosystem II to higher temperature and salt stress in Sorghum. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 198, 218-226.
- YAN, L., FU, D., LI, C., BLECHL, A., TRANQUILLI, G., BONAFEDE, M., SANCHEZ, A., VALARIK, M., YASUDA, S., DUBCOVSKY, J. (2006): The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 19581-19586.
- ZAHARIEVA, M., GAULIN, E., HAVAUX, M., ACEVEDO, E., MONNEVEUX, P. (2001): Drought and heat responses in the wild wheat relative *Aegilops geniculata* Roth: Potential interest for wheat improvement. *Crop Science*, 41, 1321-1329.
- ZHANG, J.L., FLOWERS, T.J., WANG, S.M. (2010): Mechanisms of sodium uptake by roots of higher plants. *Plant and Soil*. 326, 45-60.
- ZHU, J.K. (2001): Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 6, 66-71.

## 5. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓK

*Impakt faktoros folyóiratcikkek:*

**SZOPKÓ, D.,** DARKÓ, É., MOLNÁR, I., KRUPPA, K., HÁLÓ, B., VOJTKÓ, A., MOLNÁR-LÁNG, M., DULAI, S. (2017): Photosynthetic responses of a wheat (Asakaze)-barley (Manas) 7H addition line to salt stress. *Photosynthetica*, 55, 317-328. (IF: 1,507, ISSN: 1573-9058).

DARKÓ, É., JANDA, T., MAJLÁTH, I., **SZOPKÓ, D.,** DULAI, S., MOLNÁR, I., TÜRKÖSI, E., MOLNÁR-LÁNG, M. (2015): Salt stress response of wheat-barley addition lines carrying chromosomes from the winter barley "Manas". *Euphytica*, 203, 491-504. (IF: 1,39, ISSN: 0014-2336)

DULAI, S., MOLNÁR, I., **SZOPKÓ, D.,** DARKÓ, É., VOJTKÓ, A., SASS-GYARMATI, A., MOLNÁR-LÁNG, M. (2014): Wheat-*Aegilops biuncialis* amphiploids have efficient photosynthesis and biomass production during osmotic stress. *Journal of Plant Physiology*, 171, 509-517. (IF: 2,77, ISSN: 0176-1617)

*Impakt faktorral nem rendelkező folyóiratcikk:*

**SZOPKÓ, D.,** MOLNÁR, I., DARKÓ, É., MOLNÁR-LÁNG, M., DULAI, S. (2017): PEG-mediated osmotic stress responses of wheat-barley addition lines. *Acta Biologica Plantarum Agriensis*, 5(2), 3-22.

*Nemzetközi konferencia összefoglalók:*

**SZOPKÓ, D.,** MOLNÁR-LÁNG, M., MOLNÁR, I., DARKÓ, É., VOJTKÓ, A., SASS-GYARMATI, A., DULAI, S. (2012): Stress physiological screening of salt tolerance of photosynthetic parameters in wheat/barley introgression lines. Plant Biology Congress, 29 July-3 August 2012, Freiburg, Germany.

DULAI, S., MOLNÁR, I., **SZOPKÓ, D.,** DARKÓ, É., VOJTKÓ, A., SASS-GYARMATI, A., MOLNÁR-LÁNG, M. (2012): Photosynthesis in wheat-*Aegilops* amphiploids during water deficit. Plant Biology Congress 29 July-3 August 2012, Freiburg, Germany.

**SZOPKÓ, D.,** MOLNÁR-LÁNG, M., MOLNÁR, I., DARKÓ, É., VOJTKÓ, A., SASS-GYARMATI, A., DULAI, S. (2013): Effects of NaCl on the photosynthetic parameters of wheat-barley genotypes. 16th International Congress on Photosynthesis Research, 11-16 August 2013, St. Louis, USA.

DULAI, S., MOLNÁR, I., **SZOPKÓ, D.**, VOJTKÓ, A., SASS-GYARMATI, A., MOLNÁR-LÁNG, M. (2013): Photosynthesis and biomass production in wheat-*Aegilops* amphiploids during osmotic stress. 16th International Congress on Photosynthesis Research, 11-16 August 2013, St. Louis, USA.

*Magyar nyelvű konferencia összefoglalók:*

**SZOPKÓ, D.**, MOLNÁR, I., LÁNGNÉ MOLNÁR, M., VOJTKÓ, A., SASS-GYARMATI, A., DULAI, S. (2012): A fotoszintetikus folyamatok vízhiány és só toleranciája búza-árpa introgressziós vonalakban. IX. Magyar Ökológus Kongresszus, 2012. szeptember 5-7., Keszthely, Magyarország.

DULAI, S., MOLNÁR, I., **SZOPKÓ, D.**, VOJTKÓ, A., SASS-GYARMATI, A., LÁNGNÉ MOLNÁR, M. (2012): Száraz termőhelyekről származó kecskebúza fajok és búza-kecskebúza amfiploidok fotoszintézise vízhiány alatt. IX. Magyar Ökológus Kongresszus, 2012. szeptember 5-7., Keszthely, Magyarország.

**SZOPKÓ, D.**, MOLNÁR-LÁNG, M., MOLNÁR, I., DARKÓ, É., DULAI, S. (2015) Ozmotikus és ionikus stresszt követő regenerációs képesség vizsgálata árpa kromoszómát hordozó búza vonalakban. X. Magyar Ökológus Kongresszus, 2015. augusztus 12-14. Veszprém, Magyarország.

SALAMON, D., MOLNÁR, I., LÁNGNÉ MOLNÁR, M., **SZOPKÓ, D.**, PÁLFI, X., TARNAI, R., PRÓNAY, J., DULAI, S. (2015): A vízhiány hatása a fotoszintetizáló apparátus hőmérsékleti stabilitására különböző termőhelyekről származó vadbúza (*Aegilops*) és búza vonalakban. X. Magyar Ökológus Kongresszus, 2015. augusztus 12-14., Veszprém, Magyarország.

DULAI, S., **SZOPKÓ, D.**, MOLNÁR, I., DARKÓ, É., LAUFER, ZS., TARNAI, R., SALAMON, D., MOLNÁR-LÁNG, M. (2017): A magas szalinitás és vízhiány hatása a fotoszintetizáló apparátus hőmérsékleti stabilitására termesztett búzában és vadbúza vonalakban. A Magyar Növénybiológiai Társaság XII. Kongresszusa, 2017. augusztus 30 - szeptember 1., Szeged, Magyarország.

SALAMON, D., **SZOPKÓ, D.**, MOLNÁR, I., DARKÓ, É., TARNAI, R., MOLNÁR-LÁNG, M., DULAI, S. (2017): A vízhiány hatása a fotoszintetizáló apparátus hőmérsékletérzékenységére különböző termőhelyekről származó vadbúza (*Aegilops*) vonalakban. A Magyar Növénybiológiai Társaság XII. Kongresszusa, 2017. augusztus 30 - szeptember 1., Szeged, Magyarország.