

Szárazságstressz hatása 22 árpafajta csíranövényének fotoszintetikus paramétereire

SKRIBANEK Anna¹, SCHMIDTHOFFER Ildikó^{1*} és CSONTOS Péter²

¹ Nyugat-magyarországi Egyetem, Természettudományi és Műszaki Kar, Biológia Intézet, 9700 Szombathely, Károlyi Gáspár tér 4.; skribanek.anna@nyme.hu

² MTA Agrártudományi Kutatóközpont, Talajtani és Agrokémiai Intézet, 1525 Budapest, Pf. 102.; cspeter@rissac.hu

Elfogadva: 2016. szeptember 15.

Kulcsszavak: árpa, fotoszintézis, klorofill-a fluoreszcencia, leképező PAM, szárazságstressz.

Összefoglalás: A növények életműködéseiben jellemző változások figyelhetők meg szárazságstressz esetén: a sztómák záródása következtében csökken a vízleadásuk, csökken a gyökér, később a hajtásnövekedés, a fotoszintetikus folyamatok is gátlódnak egyéb fiziológiai változások mellett. A szárazságstressz következtében bekövetkező változások megismerésére 22 árpafajta és vonal csíranövényeit vizsgáltuk. A stresszhatást PEG (polietilén-glikol) 6000 20%-os oldatával, valamint kiszáritással értük el. A csíranövények fényhasznosításának 3 paraméterét, a fényhasznosítást (Fv/Fm), a hozamot (Y) és a nem-fotokémiai kioltást (NPQ) klorofill-a fluoreszcencia imaging-PAM készülék segítségével mértük. Kiszáritás hatására szignifikánsan csökkent mindhárom paraméter értéke, a fényhasznosítás átlagosan 16%-kal, a hozam 8%-kal, a nem-fotokémiai kioltás 94%-kal. Eredményeink alapján a vizsgált paraméterek alkalmasak lehetnek a fajták szárazsággal szembeni ellenállóságának megállapítására, akár már a fejlődésük korai szakaszában.

Bevezetés

Évről évre nagy kihívást jelent a magyar gazdáknak a szárazság, hiszen hazánk kontinentális klímáján gyakori jelenség a tartós vagy átmeneti vízhiány (PÁLFAI 2011). Ha az abiotikus tényezők közül a víz korlátozott mennyiségben van jelen a talajban szárazságstresszről beszélünk, ami fokozatosan és a tünetek erősödésével jelentkezik. Közvetlenül befolyásolja a növényi életfolyamatokat, köztük a növekedést, a sejtek ultrastruktúráját, a fotoszintézist, a légzést, az anyagcserét, a nitrogén anyagcserét stb. Erősebb vagy hosszabb ideig tartó szárazság esetén a stressz a fotoszintetikus folyamatokra is hatást gyakorol (CHAVES et al. 2009). A vízhiány követ-

* levelező szerző: schmidthoffer.ildiko@nyme.hu

keztében kialakuló turgorcsökkenés hatására abszcizinsav termelődik, a sztómák záródnak, ezáltal csökken a párolgás okozta vízvesztés mértéke (HENSON et al. 1989). A gázcsere gátlása és a vízhiánnyal együtt járó magas hőmérséklet és fényintenzitás a fotoszintetikus folyamatok gátlását, fotoinhibíciót váltanak ki (ARO et al. 1993, 2005). Az abiotikus tényezők tehát jelentősen megváltoztatják a növények fotoszintetikus aktivitását, fluoreszcenciáját (BAKER és ROSENQVIST 2004, BAKER 2008). Általánosan használják a fotoszintetikus elektrontranszport jellemző paramétereit (Fo, Fm, Fv, Fp) és ezek arányait a fotoszintetikus apparátus állapotának jellemzésére, az egyes rendellenességek (kártévők által okozott károk, különböző stresszek, korai öregedés) megállapítására (BAKER és ROSENQVIST 2004, BAKER 2008, BAÇZEK-KWINTA et al. 2011). Fontos paraméter az Fv/Fm arány, mely a PSII fotorendszer maximális kvantum hatásfokát adja meg, ennek állapotáról következtetni tudunk a növény fotoszintetikus kapacitására (JAMIL et al. 2007, TANG et al. 2007, BALOUCHI 2010). A legtöbb növényfaj esetében a sérülésmentes, egészséges levelek Fv/Fm értéke 0,8 körüli, ennél alacsonyabb érték a PSII reakcióközpont sérülésére utal. A jelenség hátterében a növényeknél stressz következtében gyakran megfigyelt fotoinhibíció áll (BAKER és ROSENQVIST 2004, ZLATEV 2009, VAZ és SHARMA 2011). Az Fv/Fm érték csökkenését tapasztalta KHAMSSI (2012) és MAMNOUIE et al. (2006) is stresszhatásnak kitett búza genotípusoknál, azaz a magasabb fotokémiai hatékonyság szerepet játszik a búzafajták szárazságtűrő képességében. SOLTI et al. (2008) a kadmiumstressz hatásának vizsgálatai során tapasztalta a fotoszintetikus aktivitás csökkenését nyárfánál. A különböző genotípusok, azaz a takarmány és sörárpa fajták között is megfigyelhető fotoszintetikus aktivitásbeli eltérés (RAPACZ et al. 2010), kevésbé érzékenyek a szárazsággal szemben a sörárpák, mint a takarmányként termesztettek (sörárpa humid környezetben Fv/Fm = 0,66, arid környezetben Fv/Fm = 0,61 ns, takarmányárpa humid környezetben Fv/Fm = 0,65, arid környezetben Fv/Fm = 0,57**).

Az elnyelt fény energiája egyrészt hasznosulhat a fotoszintetikus folyamatokban, másrészt a nem hasznosuló fény energia disszipációs folyamatok során nyelődik el. A nem-fotokémiai kioltás (NPQ) változása utal a növények stressz állapotára, valamint arányos a környezeti stressz pl. vízelvonás mértékével (CALATAYUD et al. 2006, HASSAN 2006). Jellemző napi ingadozást mutat, a délutáni magas hőmérsékleteknél, illetve a nyári vízszegény hónapokban is jelentős mértékben, akár 60–70%-kal is változik a nem-fotokémiai kioltás (FARIA et al. 1998). Nitrogénadagolással mérsekkelhető a nem-fotokémiai kioltás, azaz a szárazsághatás (SHANGGUAN et al. 2000).

Egyes vizsgálatok szerint az NPQ mellett a Fv/Fm paraméter is alkalmas bélyeg lehet a növények szárazságtűrő képességének megállapítására (MAMNOUIE et al. 2006). Felmerül a kérdés, hogy köztermesztésben lévő árpafajták vizsgálatánál mennyire mutathatók ki ezek az eltérések, és jellemzőek-e a fajták szárazsággal szembeni viselkedésére?

Ezért köztermesztésben lévő árpafajták és nemesítési vonalak (*Hordeum vulgare L.*) fotoszintetikus paramétereit vizsgáltuk szárazságstressz hatására. Kérdésünk tehát, hogy a különböző vízelvonási módszerek (PEG kezelés, kiszáritás), hogyan hatnak a fotoszintetikus aktivitásra, az elektrontranszportlánc működésére? Melyik vízelvonó kezelés alkalmas a szárazsághatás mérésére? A mért paraméterek jól jellemzik-e a szárazsághatást, illetve, hogy alkalmas-e a fajták szárazságtűrésének mérésére az impulzusmodulált fluoreszcencia indukció mérése?

Anyag és módszer

A kísérletekhez felhasznált 18 árpafajtát és 4 vonalat a Gabonakutató Nonprofit Kft. Táplánszentkereszti Növénynemesítő Kutatóállomása biztosította. A növényeket természetes fény jelenlétében, szobahőmérsékleten vízkultúrában neveltük. Nedves szűrőpapíron, szobahőmérsékleten történő előcsíráztatást követően a 2. napon csíráztató hálóra helyeztük és 1/4-es Hoogland tápoldatban neveltük a vízelvonó kezelés megkezdéséig. A szárazságstressz hatást egyrészt a 2 napig tartó polietilén-glikol 6000 (PEG) 20%-os oldatával, valamint 16 órás kiszáritással értük el, a kontroll növényeket pedig továbbra is vízkultúrában tartottuk. A kezeléseket 5 ismétlésben végeztük. A vízelvonás mértékét a levelek aktuális telítettségi vízhiányával (WSD% – water saturation deficit) jellemeztük. STOCKER (1929) alapján a következő képlettel számítottuk (SLAVÍK 1974) $WSD = \{(ms - mf) / (ms - md)\} * 100$ (%) (ms – telítési tömeg, mf – friss tömeg, md – száraz tömeg). Az aktuális telítettségi hiány meghatározását a kísérletben alkalmazott 3 köztermesztésben széles körben elterjedt standard fajtákon végeztük (Mandolina, Scarlett, Pasadena). A vízelvonás mértékét a kísérletbe vont 22 vizsgált fajta és vonal esetében pedig a sztómák nyitottságával arányos sztómakonduktanciával jellemeztük, melyet LI-6400 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) készülékkel mértünk fajtánként 3-3 ismétlésben.

Kilenc napos csíranövényeken a fotoszintetikus aktivitás változását pulzáló amplitúdó modulációs (PAM) hordozható MINI-PAM klorofill-a fluoriméterrel határoztuk meg (Heinz Walz GmbH, Germany). Az elektrontranszportlánc üres állapotát minden esetben húsz percig tartó sötétadaptálással értük el. Növekvő fényintenzitással 0–725 $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR (Photosynthetically Active Radition) tizenhárom cikluson keresztül húsz másodpercenként végeztünk méréseket, melyhez IMAG-MIN/B kék fényt kibocsátó mérőfejet használtunk. Fajtánként öt ismétlésben három-három növényen mértük a sötétadaptált minta fluoreszcenciáját (Fo), a maximális fluoreszcencia hozamot (Fm) fényadaptált állapotban a maximális fluoreszcenciát (F'm), valamint a megvilágított minta aktuális fluoreszcencia hozamát (F). A mért paraméterekből (Fo, Fm, F'm) ki számítottuk növények fényhasznosítását ($Fv/Fm = (Fm - Fo)/Fm$), a PSII effektív

fluoreszcencia hozamát ($Y = (F'm - F) / F'm$) és a nem-fotokémiai kioltást ($NPQ = (Fm - F'm) / F'm$), amivel a sérült vagy csökkent működésű fotoszintetikus apparátus energia disszipációs mechanizmusát mérhetjük.

Az eredmények kiértékeléséhez SPSS Statistics 20 programcsomagot használtunk. Számoltuk a minták átlagértékét és szórását, valamint az egyes minták közötti különbségek kimutatásához páronkénti t-tesztet végeztünk, a kölcsönhatások vizsgálatára varianciaanalízist (ANOVA), valamint Bonferoni post Hoc tesztet használtunk.

Eredmények

A csíranövények 16 órás kiszárítása, mely gyors és drasztikus vízelvonás, átlagosan 70%-os vízállapot csökkenést eredményezett, a polietilén-glikol oldat alkalmazása a levelek aktuális telítettségi hiányát 50%-ra csökkentette, a fajták és vonalak között nem volt lényeges különbség. A kiszárítás hatására szignifikánsan csökkent a növények fotoszintetikus aktivitása. A fényhasznosítás (Fv/Fm) átlagosan 20%-kal, a fluoreszcencia hozam (Y) 11%-kal, a nem-fotokémiai kioltás (NPQ) 68%-kal csökkent. Ugyanakkor a PEG-es kezelés hatására csak a nem-fotokémiai kioltás (NPQ) csökkent szignifikánsan, 28%-kal (1. táblázat).

A fluoreszcencia hozam (Y) és a fényhasznosítás (Fv/Fm) nem változott szignifikánsan a kontrollhoz képest a PEG-es kezelés hatására, ezért feltéte-

1. táblázat. A különböző vízelvonó kezelések hatása árpa csíranövények fotoszintetikus paramétereire. PEG = polietilén-glikol; Sz = szárított; K = kontroll.

Table 1. Effects of different dehydrating treatments on the photosynthetic parameters of barley seedlings. (1) Photochemical efficiency (Fv/Fm); (2) Fluorescence yield (Y); (3) Control (K); (4) Water stressed (Sz); (5) polyethylene-glycol (PEG) treatment; (6) Non-photosynthetic quenching (NPQ); (7) stomatal conductance; (8) Average; (9) Standard deviation; (10) Significance (p value).

	Fényhasznosítás (Fv/Fm) (1)			Fluoreszcencia hozam (Y) (2)		
	Kontroll (3)	Szárított (4)	PEG (5)	Kontroll (3)	Szárított (4)	PEG (5)
átlag (n = 88) (8)	0,752	0,596	0,749	0,735	0,649	0,742
szórás (9)	0,023	0,04	0,026	0,032	0,07	0,027
Sz/K; PEG/K	0,792		0,996		0,883	1,01
Szign. (P érték) (10)	<0,0001		0,65 ^{n.sz}	<0,0001		0,65 ^{n.sz}
	Nem-fotokémiai kioltás (NPQ) (6)			Sztómakonduktancia ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (7)		
	Kontroll (3)	Szárított (4)	PEG (5)	Kontroll (3)	Szárított (4)	PEG (5)
átlag (n = 88) (8)	2,866	0,898	2,056	0,0169	0,0037	0,0092
szórás (9)	0,361	0,208	0,465	0,0046	0,0009	0,0011
Sz/K; PEG/K	0,313	0,717		0,3167		0,7873
Szign. (P érték) (10)	<0,0001		<0,0001	<0,0001		<0,0001

lezzük, hogy nem károsította lényegesen a fotokémiai rendszerek működését. A nem-fotokémiai kioltás mérésekor az ismétlődő megvilágítások hatására az elektronszállító rendszerek telítődése következtében kialakuló energia disszipációs védő mechanizmusokban létrejövő kis különbségek már mérhetőek voltak, így mindkét vízelvonó kezelés esetén szignifikáns csökkenést mutattak.

A PEG-el történt kezelés gyengébb stresszt jelent a növény számára (a sztómakonduktancia értéke átlagosan 45%-os csökkenést mutatott, 2. táblázat), de már ez a stressz is zavart okozott a fotoszintetikus apparátus javító mechanizmusainak működésében. A kiszáritás hatására – ahol a sztómakonduktancia átlagosan közel 80%-kal csökkent – a hatás még drasztikusabban jelentkezett.

2. táblázat. Sztómakonduktancia az egyes árpfajták esetében.

Table 2. Stomatal conductance values for the barley genotypes studied. (1) Stomatal conductance; (2) Cultivar; (3) Control; (4) Water stressed; (5) polyethylen-glycol (PEG) treatment; (6) Average; (7) Standard deviation.

Fajta (2)	Sztómakonduktancia ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (1)					
	Kontroll (3)		Szárított (4)		PEG (5)	
	Átlag (6)	Szórás (7)	Átlag (6)	Szórás (7)	Átlag (6)	Szórás (7)
1. Mandolina	0,0221	0,0035	0,0039	0,0000	0,0103	0,0001
2. Scarlett	0,0157	0,0037	0,0038	0,0001	0,0099	0,0004
3. Pasadena	0,0306	0,0029	0,0031	0,0002	0,0109	0,0008
4. GK Habzó	0,0127	0,0040	0,0027	0,0002	0,0106	0,0007
5. GKS 9413	0,0089	0,0009	0,0031	0,0002	0,0091	0,0003
6. Xanadu	0,0179	0,0040	0,0022	0,0003	0,0093	0,0003
7. Marthe	0,0252	0,0059	0,002	0,0002	0,0084	0,0004
8. Tatum	0,0192	0,0038	0,0035	0,0002	0,0101	0,0006
9. Bojos	0,0129	0,0036	0,0028	0,0001	0,0084	0,0003
10. Quench	0,0235	0,0050	0,0027	0,0002	0,0091	0,0009
11. Grace	0,0092	0,0016	0,0029	0,0002	0,0081	0,0001
12. Explorer	0,0319	0,0101	0,0047	0,0002	0,0092	0,0006
13. Chill	0,0086	0,0030	0,0037	0,0001	0,0077	0,0002
14. Mauritia	0,0099	0,0024	0,0049	0,0001	0,0092	0,0004
15. Tocada	0,0234	0,0090	0,0074	0,0002	0,0093	0,0011
16. KH Lédi	0,009	0,0020	0,0049	0,0001	0,0090	0,0007
17. KH Lilla	0,016	0,0080	0,0044	0,0002	0,0105	0,0007
18. KH Szinva	0,0162	0,0057	0,0047	0,0001	0,0082	0,0005
19. KH Andrea	0,015	0,0043	0,0031	0,0002	0,0079	0,0004
20. GKS 901	0,0181	0,0060	0,0038	0,0001	0,0084	0,0006
21. GKS 902	0,0164	0,0088	0,0044	0,0001	0,0093	0,0003
22. GKS 903	0,0099	0,0024	0,0027	0,0001	0,0087	0,0012
Átlag (6)	0,01692	0,0046	0,0037	0,0002	0,0092	0,0005

A fényhasznosítás tekintetében a 22 vizsgált fajtánál PEG kezelés után, annak ellenére, hogy átlagosan nem volt kimutatható a szignifikáns változás (1. táblázat), mégis jelentős különbségek mutatkoztak az egyes fajtáknál. Az egyes fajták összehasonlító elemzése alapján (3. táblázat) szignifikáns különbségek mutatkoztak a PEG kezelés és a kiszáritása hatására is. A Mandolina fajta fényhasznosítása kiszáritásra szignifikánsan eltért a Marthe és Tatum fajtáktól, illetve az Explorer és KH Lédi fajták PEG kezelésre adtak eltérő választ.

A fotoszintézisben nem hasznosuló fényenergia a nem-fotokémiai kioltás a 22 vizsgált mintánál már kontroll körülmények között is jelentős különbséget mutatott. A stressz mértékével arányosan csökkent a nem-fotokémiai kioltás, a javító mechanizmusok már kisebb mértékű vízelvonás hatására is károsodtak (1. ábra). A PEG-kezelés hatására kisebb, míg a kiszáritás hatására nagyobb arányú csökkenés következett be az stresszérzékeny fajtáknál (2. ábra). A nem-fotokémiai kioltás tekintetében a fajták jól elkülönültek, pl. a KH Lilla (17) fajta eltérő mintázatot mutatott, mint a standard fajták (1. Mandolina, 2. Scarlett).

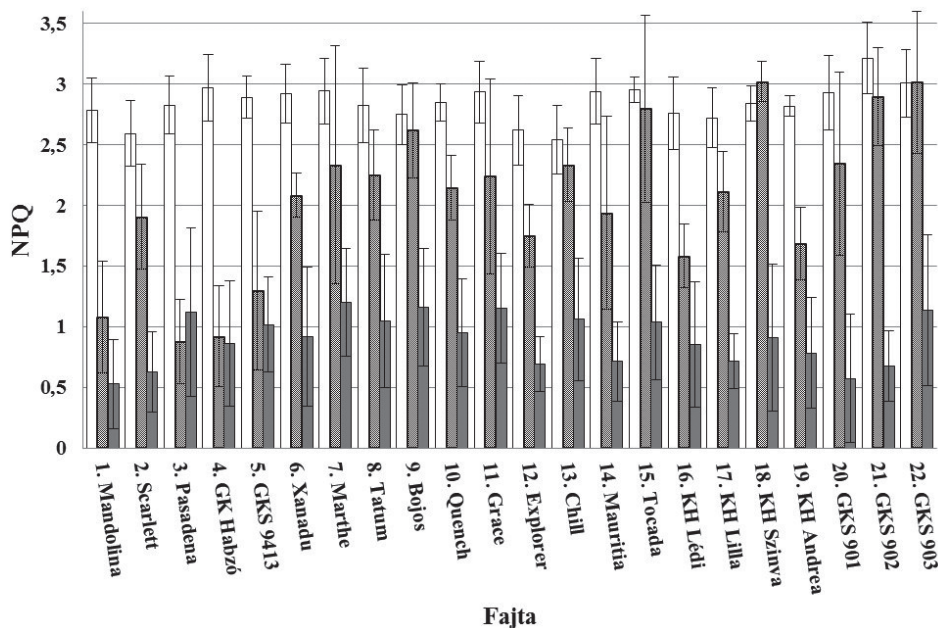
Megvitatás

A szárazságtűrés vizsgálata szántóföldi körülmények között rendkívül körülményes, nehéz a környezethatások kiküszöbölése ezért bonyolult és költségigényes modellkísérletekkel valósítható meg (JAMIESON et al. 1994). Számos kutatásban a szárazságtűrés folyamatának hatékonyabb megismerésére laboratóriumi kísérleteket állítanak be. Vizsgálják a növények morfológiai (BÁLINT et al. 2009, JÄGER et al. 2014, SKRIBANEK és TOMCSÁNYI, 2008), élettani paramétereit (KEREPESI és GALIBA 2000, SINHA 2006), illetve genetikai adottságait. Például olyan, a mennyiségi jellegek kialakításában szerepet játszó géneket (Quantitative Trait Locus, QTL) keresnek, melyek összefüggésbe hozhatók a szárazságtűréssel (SZIRA 2008). A stressz kiváltására korábban főként a PEG vízelvonó képességét alkalmazták, azonban jelenleg elsősorban az ozmotikus stressz vizsgálatára alkalmazzák. A kiszáritással történő vízelvonó kezelés elterjedtebbé vált a szárazságtűrés vizsgálatára, melyet jellemzően a tenyészközeg (talaj, homok stb.) öntözésének megvonásával valósítanak meg (BĄCZEK-KWINTA 2011, MAMNOUIE et al. 2006, ZLATEV 2009).

Eredményeink alapján a fotoszintetikus elektrontranszportlánc hatékonyságának változása a vízelvonó kezelések következtében a vízelvonás mértékétől függően változott, hasonlóan ABDESHAHIAN (2010) munkájához. Az alkalmazott PEG-es kezelés, mely kisebb mértékű szárazsághatást eredményezett (WSD% = 50%) önmagában a fotoszintetikus aktivitásban (Fv/Fm) nem okozott gátlást, ellentétben a búzánál leírt eredményekkel (KHAMSI és NAJAPHI 2012, MAMNOUIE et al. 2006). A nagyobb fényintenzitások következtében működésbe lépő javító mechanizmusok hatékonysága azonban (NPQ) átlagosan 28%-kal csökkent.

3. táblázat. A fényhasznosítás (Fv/Fm) mértéke az egyes árpafajták esetében.
Table 3. Photochemical efficiency (Fv/Fm) of barley genotypes. (1) Photochemical efficiency; (2) Cultivar; (3) Control; (4) Water stressed; (5) PEG treatment; (6) Sample size (N); (7) Average; (8) Standard error; (9) Response variables (cultivar); (10) Difference between averages; (11) Significance (p value); (12) Water stressed Fv/Fm; (13) PEG treatment Fv/Fm.

Fajta (2)	Fényhasznosítás (Fv/Fm) (1)								
	Kontroll (3)			Szárított (4)			PEG (5)		
	N (6)	Átlag (7)	St. hiba (8)	N (6)	Átlag (7)	St. hiba (8)	N (6)	Átlag (7)	St. hiba (8)
1. Mandolina	42	0,756	0,0100	42	0,712	0,0872	17	0,764	0,0329
2. Scarlett	45	0,754	0,0143	45	0,731	0,0387	8	0,726	0,0167
3. Pasadena	45	0,759	0,0141	45	0,748	0,0134	17	0,766	0,0197
4. GK Habzó	45	0,747	0,0207	45	0,741	0,0183	17	0,753	0,0335
6. Xanadu	44	0,752	0,0206	44	0,746	0,0221	15	0,763	0,0289
7. Marthe	45	0,757	0,0170	45	0,744	0,0157	15	0,760	0,0198
8. Tatum	45	0,758	0,0144	45	0,743	0,0227	18	0,765	0,0207
9. Bojos	45	0,752	0,0176	45	0,722	0,0323	16	0,767	0,0158
10. Quench	43	0,737	0,0273	43	0,736	0,0191	16	0,750	0,0395
11. Grace	45	0,760	0,0161	45	0,742	0,0359	16	0,773	0,0186
12. Explorer	43	0,748	0,0236	43	0,732	0,0293	16	0,765	0,0231
13. Chill	42	0,743	0,0261	42	0,722	0,0372	14	0,756	0,0273
14. Mauritia	45	0,756	0,0183	45	0,738	0,0395	16	0,754	0,0316
15. Tocada	44	0,744	0,0212	44	0,726	0,0369	14	0,722	0,0176
16. KH Lédi	45	0,745	0,0209	45	0,734	0,0197	18	0,750	0,0355
17. KH Lilla	45	0,752	0,0122	45	0,737	0,0229	16	0,757	0,0240
18. KH Szinva	43	0,754	0,0115	43	0,731	0,0367	15	0,748	0,0218
19. KH Andrea	45	0,752	0,0195	45	0,734	0,0357	15	0,755	0,0281
Függő változók (fajta) (9)	Átl. eltérés (I-J) (10)	St. hiba (8)	Szig. (11)	Függő változók (fajta) (9)	Átl. eltérés (I-J) (10)	St. hiba (8)	Szig. (11)		
szárított Fv/Fm (12)	1 3	-0,0351	0,0074	0,000	PEG Fv/Fm (13)	12 2	0,0466	0,0112	0,007
	4	-0,0288	0,0074	0,015		6	0,0340	0,0089	0,026
	7	-0,0341	0,0076	0,001		16	0,0511	0,0095	0,000
	8	-0,0316	0,0074	0,003		16 1	-0,0422	0,0094	0,002
	9	-0,0305	0,0074	0,006		3	-0,0441	0,0094	0,001
	12	-0,0300	0,0074	0,008		7	-0,0412	0,0096	0,004
						8	-0,0380	0,0096	0,016
						9	-0,0429	0,0093	0,001
						10	-0,0451	0,0095	0,001
						12	-0,0511	0,0095	0,000
				13	-0,0431	0,0095	0,001		
				18	-0,0351	0,0095	0,040		



Függő változók (fajta) (1)	Átl. eltérés (I-J) (2)	St. hiba (3)	Szig. (4)	Függő változók (fajta) (1)	Átl. eltérés (I-J) (2)	St. hiba (3)	Szig. (4)				
Szárított	17	1	-0,6836	0,1733	0,013	PEG	15	2	1,4286	0,3188	0,002
NPQ	3	-0,7228	0,1608	0,001	NPQ	3	1,3356	0,3188	0,006		
(5)	4	-0,8348	0,1608	0,000	(6)	14	1,2991	0,3325	0,018		
	15	-0,6628	0,1608	0,006		16	1,5908	0,3382	0,001		
						19	1,7053	0,3325	0,000		
						18	1,3368	0,3163	0,005		
						16	1,3477	0,3274	0,008		
						19	1,4623*	0,3215	0,001		

1. ábra. A nem-fotokémiai kioltás (NPQ) mértéke az egyes árpaajták esetében. (fehér oszlop = kontroll; mintás oszlop = PEG-gel kezelt; szürke oszlop = szárított, szórásrácika: standard hiba.

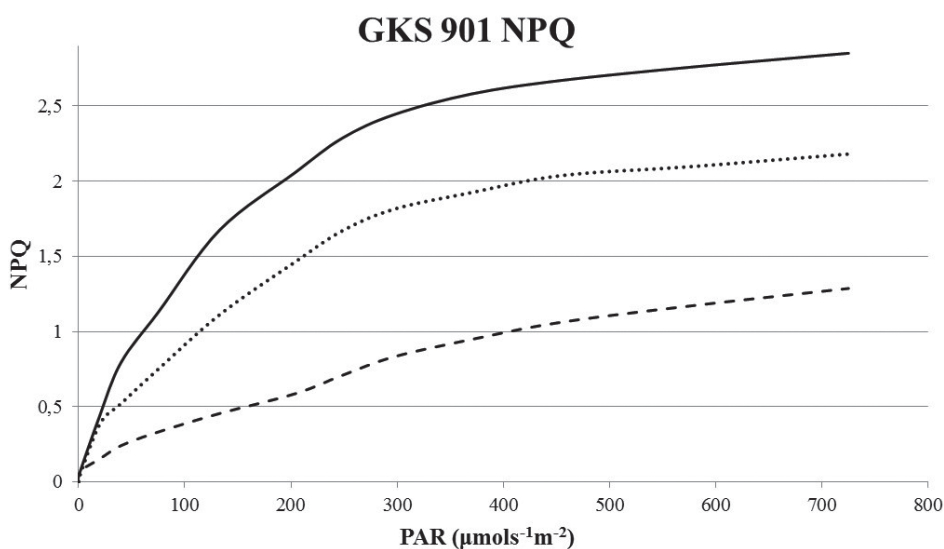
Táblázat: mintaátlagok többszörös összehasonlítása, Bonferonni $p = 0,05$)

Fig. 1. Non-photochemical quenching (NPQ) of barley genotypes. (White column = control; column with pattern = PEG treatment; gray column = water stress; error bars indicate \pm standard error. Table: Multiple comparison of means, Bonferonni, $p = 0.05$). (1) Response variables (cultivar); (2) Difference between averages; (3) Standard error; (4) Significance (p value); (5) Water stressed; (6) PEG treatment.

A vízelvonás mértékének növelésével (16 órás kiszáritás, WSD = 70%) a szemmel látható hervadási tünetek mellett a fotoszintetikus apparátus működése is jelentősen károsodott (1. táblázat). A vizsgált fajtáknál különböző mértékben

csökkent a fényhasznosítás (F_v/F_m) és a nem-fotokémiai kioltás (NPQ) (3. táblázat, 1. ábra). A nem-fotokémiai kioltás változása kiszáritás hatására jellemző fajtakülönbségeket mutatott, a termesztési tapasztalatok alapján vízigényesnek mondható KH Lilla (17) fajta szignifikánsan különbözött a Mandolina (1) és a GK Habzó (4) szárazságtűrésre nemesített fajtáktól (1. ábra). Ugyanakkor a PEG kezelés következtében a vízigényesebb fajták mutattak hasonlóságot Mauritia (14), KH Lédi (16), KH Andrea (19). Mivel a mért paraméterek változása egyes esetekben egybeesett a gyakorlati tapasztalatokkal, így feltételezhetjük, hogy eredményeink hasznosíthatók a fajták szárazságtűrésének jellemzésére is. A kiszáritásos kezelés a szárazságtűrő képességre, míg a PEG kezelés a vízigényes fajták korai elkülönítésére lehet alkalmas.

Jelen kísérletben a csíranövények erőteljes vízhiánynak voltak kitéve, különösen a 16 órás kiszáritás esetében, ahol a levelek aktuális relatív víztartalma mindössze átlagosan 30%-os volt. Ennek folytán a növények lehetősége a védekező mechanizmusaik kialakítására korlátozott volt, ezért a fotokémiai mutatók is markánsabb változást mutattak. Egy lassabban kifejlődő, kevésbé erőteljes vízhiány esetén kisebb mértékű változások figyelhetők meg (ld. PEG stressz), így azonban a csekély mértékű fajtakülönbségekre kevésbé következtethetünk.



2. ábra. Nem-fotokémiai kioltás (NPQ) a GKS 901 árpafajtánál kontroll, PEG és száritott körülmények között. (folytonos vonal = kontroll; pontozott vonal = PEG; szaggatott vonal = száritott). PAR = Fotoszintetikusan aktív besugárzás.

Fig. 2. Non-photochemical quenching (NPQ) of GKS 901 barley genotype for control, PEG and water stress treatments. (solid line = control; dotted line = PEG; dashed line = water stressed). PAR = Photosynthetically Active Radiation.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozunk a kézirat lektorainak jobbító észrevételeikért.

Irodalomjegyzék

- ABDESHAHIAN M., NABIPOUR M., MESKARBASHEE M. 2010: Chlorophyll fluorescence as criterion for the diagnosis of salt stress in wheat (*Triticum aestivum*) plants. *World Academy of Science, Engineering and Technology* 71: 569–571.
- ARO E-M., VIRGIN I., ANDERSSON B. 1993: Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta* 1143: 113–134.
[http://dx.doi.org/10.1016/0005-2728\(93\)90134-2](http://dx.doi.org/10.1016/0005-2728(93)90134-2)
- ARO E-M., SUORSA M., ROKKA A., ALLAHVERDIYEVA Y., PAAKKARINEN V., SALEEM A., BATTCHIKOVA N., RINTAMÄKI E. 2005: Dynamics of photosystem II: a proteomic approach to thylakoid protein complexes. *Journal of Experimental Botany* 56(411): 347–356.
<http://dx.doi.org/10.1093/jxb/eri041>
- BĄCZEK-KWINTA R., KOZIEŁ A., SEIDLER-ŁOŻYKOWSKA K. 2011: Are the fluorescence parameters of German chamomile leaves the first indicators of the anthodia yield in drought conditions? *Photosynthetica* 49(1): 87–97. <http://dx.doi.org/10.1007/s11099-011-0013-3>
- BAKER N. R. 2008: Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology* 59: 89–113. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- BAKER N. R., ROSENQVIST E. 2004: Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany* 55(403): 1607–1621. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erh196>
- BÁLINT A. F., SZIRA F., GALIBA G., JÄGER K., FÁBIÁN A., BARNABÁS B. 2009: Szárazságtűrési vizsgálatok gabonaféléken. In: VEISZ O. (szerk.) *A martonvásári agrárkutatók hatodik év-tizede – Martonvásár 1949–2009*. pp. 43–48.
- BALOUCHI H. R. 2010: Screening wheat parents of mapping population for heat and drought tolerance, detection of wheat genetic variation. *International Journal of Biology and Life Sciences* 4(6): 56–66.
- CALATAYUD A., ROCA D., MARTÍNEZ P. F. 2006: Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry* 44(10): 564–573. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2006.09.015>
- CHAVES M. M., FLEXAS J., PINHEIRO C. 2009: Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103(4): 551–560.
<http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- FARIA T., SILVÉRIO D., BREIA E., CABRAL R., ABADÍA A., ABADÍA J., PEREIRA J. S., CHAVES M. M. 1998: Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiologia Plantarum* 102: 419–428. <http://dx.doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1020310.x>
- HASSAN I. A., 2006: Effects of water stress and high temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Triticum aestivum* L. *Photosynthetica* 44(22): 312–315.
<http://dx.doi.org/10.1007/s11099-006-0024-7>
- HENSON I. E., JENSEN C. R., TURNER N. C. 1989: Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. III. Abscisic acid and drought-induced stomatal closure. *Functional Plant Biology* 16(5): 429–442. <http://dx.doi.org/10.1071/pp9890429>

- JÁGER K., FÁBIÁN A., EITEL G., SZABÓ L., DEÁK Cs., BARNABÁS B., PAPP I. 2014: A morpho-physiological approach differentiates bread wheat cultivars of contrasting tolerance under cyclic water stress. *Journal of Plant Physiology* 171: 1256–1266.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2014.04.013>
- JAMIESON P. D., FRANCIS G. S., WILSON D. R., MARTIN R. J. 1995: Effects of water deficits on evapotranspiration from barley. *Agricultural and Forest Meteorology* 76: 41–58.
[http://dx.doi.org/10.1016/0168-1923\(94\)02214-5](http://dx.doi.org/10.1016/0168-1923(94)02214-5)
- JAMIL M., REHMAN S. U., LEE K. J., KIM J. M., KIM H. S., RHA E. S. 2007: Salinity reduced growth PS2 photochemistry and chlorophyll content in radish. *Scientia Agricola* 64(2): 111–118.
<http://dx.doi.org/10.1590/s0103-90162007000200002>
- KEREPESI I., GALIBA G. 2000: Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop Science* 40(2): 482–487.
<http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2000.402482x>
- KHAMSSI N. N., NAJAPHY A. 2012: Comparison of photosynthetic components of wheat genotypes under rain-fed and irrigated conditions. *Photochemistry and Photobiology* 88(1): 76–80. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1751-1097.2011.01008.x>
- MAMNOUIE E., FOTOUHI GHAZVINI R., ESFAHANY M., NAKHODA B. 2006: The effects of water deficit on crop yield and the physiological characteristics of barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties. *Journal of Agricultural Science and Technology* 8: 211–219.
- PÁLFAI I. 2011: Aszályos évek az Alföldön 1931–2010 között, pp: 87–96. In: RAKONCZAI J. (szerk.) *Környezeti változások és az Alföld*. Nagyalföld Alapítvány Kötetei 7. Nagyalföld Alapítvány, Békéscsaba, 396 pp.
- RAPACZ M., KOCIEINIÁK J., JURCZYK B. 2010: Different patterns of physiological and molecular response to drought in seedlings of malt- and feed-type barleys (*Hordeum vulgare*). *Journal of Agronomy and Crop Science* 196(1): 9–19.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-037x.2009.00389.x>
- SHANGGUAN Z. P., SHAO M. G., DYCKMANS J. 2000: Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *Journal of Plant Physiology* 156(1): 46–51. [http://dx.doi.org/10.1016/s0176-1617\(00\)80271-0](http://dx.doi.org/10.1016/s0176-1617(00)80271-0)
- SINHA N. C., PATIL B. D. 2006: Screening of barley varieties for drought resistance. *Plant Breeding* 97(1): 13–19. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0523.1986.tb01296.x>
- SKRIBANEK A., TOMCSÁNYI A. 2008: Sörárpafajták szárazságstressz reakciói. A Nyugat-magyarországi Egyetem Savaria Egyetemi Központ Tudományos Közleményei XVI. *Természettudományok* 11: 137–145.
- SLAVÍK, B. 1974: *Methods of studying plant water relations*. Springer-Verlag, Berlin.
- SOLTI Á., GÁSPÁR L., MÉSZÁROS I., SZIGETI Z., LÉVAI L., SÁRVÁRI É. 2008: Impact of iron supply on the kinetics of recovery of photosynthesis in Cd-stressed poplar (*Populus glauca*). *Annals of Botany* 102: 771–782. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcn160>
- STOCKER O. 1929: Vizsgálatok különböző termőhelyen nőtt növények vízhiányának nagyságáról. *Erdészeti Kísérletek* 31: 63–76.
- SZIRA F., BÁLINT A. F., BÖRNER A., GALIBA G. 2008: Evaluation of drought-related traits and screening methods at different developmental stages in spring barley. *Journal of Agronomy and Crop Science* 194(5): 334–342. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-037x.2008.00330.x>
- TANG Y., WEN X., LU Q., YANG Z., CHENG Z., LU C. 2007: Heat stress induces an aggregation of the light-harvesting complex of photosystem II in spinach plants. *Plant Physiology* 143: 629–638. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.106.090712>

- VÁZ J., SHARMA P. K. 2011: Relationship between xanthophyll cycle and non-photochemical quenching in rice (*Oryza sativa* L.) plants in response to light stress. *Indian Journal of Experimental Biology* 49: 60–67.
- ZLATEV Z. 2009: Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence of young wheat plants. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 23(1): 437–441.
<http://dx.doi.org/10.1080/13102818.2009.10818458>

Drought-induced changes in photosynthetic parameters of seedlings of 22 barley cultivars

A. SKRIBANEK¹, I. SCHMIDTHOFFER^{1*} and P. CSONTOS²

¹ University of West Hungary, Faculty of Science and Technology, Biology Institute, Szombathely, Károlyi Gáspár tér 4; H-9700, Hungary; skribanek.anna@nyme.hu

² Hungarian Academy of Sciences, Centre for Agricultural Research, Institute for Soil Science and Agricultural Chemistry, P. O. Box 102, Budapest, H-1525; Hungary; cspeter@rissac.hu

Accepted: 15 september 2016

Key words: barley, chlorophyll, drought stress, fluorescence, photosynthesis.

Characteristic changes can be observed in the physiology of plants during drought stress: water-loss is reduced due to the closure of stomata, root growth and later shoot growth are reduced, photosynthetic processes are inhibited – among other physiological changes. 22 barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties were tested in order to investigate the physiological effects of drought stress. Measurements were performed on nine-day old seedlings using PAM chlorophyll fluorescence imaging in four replicates. Drought stress was induced by 20% PEG (polyethylene glycol) 6000 solution and 16 hours of drying. The maximum quantum yield (Fv/Fm), the yield (Y) and the non-photochemical quenching (NPQ) were measured after the drought stress. All three parameters were significantly reduced in response to drought conditions: the maximum quantum yield decreased by 16%, the yield decreased by 8% and the non-photochemical quenching decreased by 94%. Based on these results the investigated parameters could be good indicators of drought tolerance of barley genotypes, even in the early stages of their development.

* corresponding author: schmidthoffer.ildiko@nyme.hu