

Zárójelentés (OTKA T043120)

Pályázatunkban az alábbi hármast célkitűzést fogalmaztuk meg: (i) új génforrások szelekciója a termesztett búza abiotikus stressz tűrő képességének fokozása érdekében; (ii) e génforrásoknak a vízhiányra, a magas hőmérsékletre és a magas fényintenzításra adott fiziológiai válaszreakcióinak részletesebb elemzése; (iii) a búzához képest legjobb stressz tűrő képességgel rendelkező és így legperspektivikusabb vonalokból nemzetségkeresztezéssel F_1 hibrideket előállítás. Ennek megfelelően a legfontosabb eredményeket az alábbiakban összegezzük.

- Részletes információkkal rendelkezünk a különböző genommal rendelkező *Aegilops* fajok abiotikus stresszekkel szembeni toleranciájáról.
- Eredményeink részben kiegészítik eddigi ismereteinket a vizsgált stressz tényezők hatásáról, valamint az ezekkel szemben kialakult védekező/szabályozó mechanizmusokról. Vizsgálataink eredményeként információk állnak rendelkezésre az eredeti élőhely viszonyai által meghatározott védekezési stratégiákról, amelyek az egyes fajok és vonalak között eltérést mutatnak, és a szárazságtűrést elősegítik.
- Mivel a stresszélettani kísérleteket - néhány egyszerű modellrendszeren kívül - a termesztett búzával szoros genetikai/filogenetikai rokonságban álló *Aegilops* nemzetség vonalain végeztük, a stressztűrő képességért felelős génkomplexumok búzába könnyen átvihetők. Ennek megfelelően az általunk létrehozott F_1 hibridek kiindulópontjai lehetnek olyan idegenfajú transzlokációk előállításának, amelyek felhasználhatóak a búzanemesítésben. E genotípusok alkalmazása során úgy növelhető a búza genetikai variabilitása, hogy az nem vet fel olyan etikai kérdéseket, amelyek a géntranszformáció során felmerülnek.

1. Új génforrások szelekciója a termesztett búza abiotikus stressz tűrő képességének fokozása érdekében

1.1. A kísérletekbe bevont *Aegilops* vonalak

A kísérletekbe bevont *Aegilops* vonalakat az 1. táblázatban összegezzük. A szemek felszaporítása az MTA. Mezőgazdasági Kutatóintézetében (Martonvásár) történt vonalanként 250 szemszámmal.

1. táblázat A kísérletekbe bevont *Aegilops* fajok

	Genom típus	Csapadék/év	Élőhely tszf. magasság
<i>Ae. biuncialis</i> (7 vonal) Elterjedés: Mediterrán-Ny-Ázsiai elem	UUM ^b M ^b	225-1250	0-1750m
<i>Ae. speltoides</i> (3 vonal) Elterjedés: Mediterrán-Ny-Ázsiai elem,	SS	450-1450 mm	0-2000m
<i>Ae. tauschii</i> (5 vonal) Elterjedés: Ny- és Közép Ázsia, Kína.	DD	150-350 mm	0-2700m
<i>Ae. bicornis</i> (4 vonal)	S ^b S ^b	75-275 mm	0-900m

1.2. Az abiotikus stressztényezőkkel szembeni szelekció

A különböző vonalakat 3 abiotikus stressztényezővel szemben szelektáltuk. Szárazságtűrést csírázási (1. ábra) és kiszáritás utáni túlélési tesztekkel vizsgáltuk. Kísérleteinkben a csíráztatáshoz vizet és 15%-os polietilén-glikol oldatot alkalmaztunk. A csírázási teszteknel mind a promptness (1), mind a csírázási stressz index (GSI) számítása és kiértékelése megtörtént összesen mintegy 132 önálló teszt alapján.

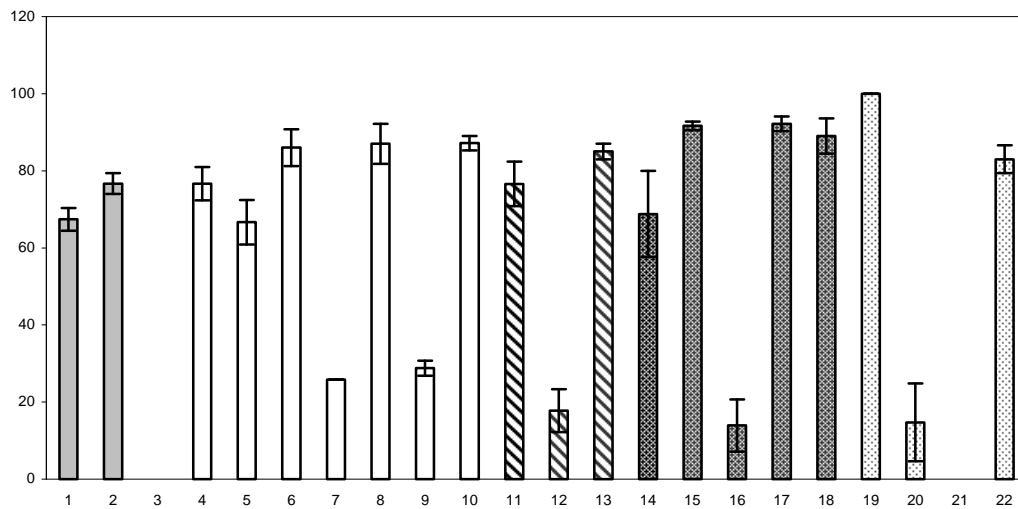
A magas hőmérséklettel szembeni toleranciát azon megfontolás alapján, hogy a növényi sejt egyik leghőérzékenyebb komponense a II. fotokémiai rendszer (2, 3) a kezdeti és a steady-state klorofil-a fluoreszcencia hőmérsékletfüggése alapján (F_0 - és F_s-T – görbék; 4-10) határoztuk meg különböző fényintenzitásokon mintegy 264 mérés szám mellett.

A fényintenzitás szabadföldi körülmények között gyakran meghaladja a fotoszintetizáló apparátus számára még optimális szintet, ami pedig reakciócentrum-protein degradációján keresztül károsíthatja annak működését (11, 12). Ennek megfelelően az érzékenységet a II. fotokémiai rendszer (PS II) adott gerjesztőfényintenzitás mellett mért fluoreszcencia hatásfok változásai alapján, az un. quenching analízissel (13, 14) határoztuk meg. Az említett módszerek kombinált alkalmazása nagyszámú vonal esetén is hatékony eljárásnak bizonyult az abiotikus stresszekre toleráns vonalak felderítésére.

A paramétereket összehasonlítva a martonvásári Mv9 kr1, valamint a Plainsmann őszibúza fajtákkal, a legperspektivikusabb vonalakat kiválasztottuk.

Habár már az első év után valószínűvé vált, hogy csak néhány vonal az, amely a búza szárazságtűrésének növelése szempontjából megfelelőnek tűnik, 13 az előzetes szelekciós módszerekkel kiválasztott vonalon több fiziológiai paraméter alapján vizsgáltuk a szárazság alatti abiotikus stressztolerancia változásokat. Ezt részben a

célkitűzés 2. része indokolta, másrészt a vonalak végleges kiválasztásánál szükséges volt annak megismerésére, hogy a szárazság átvészelése milyen stratégia alapján történik (2. táblázat). Ezeken a későbbiekben produkcióbiológiai és enzimaktivitás vizsgálatokat is végeztünk.



1. ábra A csírázási stresszindex (GSI (%)) = $100 \times (\text{a csírázott magvak száma stressz alatt} / \text{a csírázott magvak száma stressz mentes állapotban})$ alakulása a vizsgált vonalakon

Az ábrán megjelenített értékek 3-3 független teszt eredményének matematikai középértékei. Minden egyes teszt 30-30 szem felhasználásával történt.

Jelmagyarázat: 1. Öszibúza (Mv9 kr1), 2. Öszibúza (Plainsmann), 3. Öszibúza (Cappelle Desprez, nem csírázott), 4. *Ae. biuncialis* 642, 5. *Ae. biuncialis* 1094, 6. *Ae. biuncialis* 382, 7. *Ae. biuncialis* 379, 8. *Ae. biuncialis* 1112, 9. *Ae. biuncialis* 470, 10. *Ae. biuncialis* 377, 11. *Ae. speltoides* 621, 12. *Ae. speltoides* 362, 13. *Ae. speltoides* 1042, 14. *Ae. tauschii* 426, 15. *Ae. tauschii* 589, 16. *Ae. tauschii* 363, 17. *Ae. tauschii* 590, 18. *Ae. tauschii* 605, 19. *Ae. bicornis* 604, 20. *Ae. bicornis* 586, 21. *Ae. bicornis* 603 (nem csírázott), 22. *Ae. bicornis* 585.

2. táblázat Az összes mért paraméter alapján kiválasztott vonalak, néhány fontosabb paraméterrel

Faj, vonal	Stratégia típus” (A alapján)	T_{c0} (1000 μ E)	T_{c1} (1000 μ E)	Φ PS II (1000 μ E)
<i>Ae. biuncialis</i> MvGB 382	jó vízmegtartó RWC csökkenésre érzékeny	44,5 \pm 0,00	49,0 \pm 0,00	0,243 \pm 0,034
<i>Ae. bicornis</i> MvGB 585	jó vízmegtartó RWC csökkenésre érzékeny	45,8 \pm 0,28	48,0 \pm 0,00	0,210 \pm 0,029
<i>Ae. speltoides</i> MvGB 1042	vízvesztő RWC csökkenésre toleráns	46,5 \pm 0,70	49,0 \pm 0,00	0,205 \pm 0,033
<i>Ae. tauschii</i> MvGB 605	abszolút szárazságtűrő	45,0 \pm 0,00	51,0 \pm 0,50	0,208 \pm 0,066
<i>Ae. tauschii</i> MvGB 589	szárazságtűrő	44,5 \pm 0,50	49,6 \pm 0,57	0,317 \pm 0,035

2. Az abiotikus stressztényezőkre adott fiziológiai válaszreakciók részletesebb elemzése

Ennek keretében az *Aegilops* vonalak stressz-életteni jellemzőit, a szárazság túlélésében megállapítható stratégiákat, valamint az egyes protektív folyamatokban fellelhető közös vonásokat ill. az azok között feltételezhető kapcsolatokat részletes vizsgálatnak vetettük alá. Néhány mondatban szükséges arra utalni, hogy a különböző *Aegilops* fajok és vonalak adott stressz-tényezőkkel szembeni válaszreakcióinak részletes vizsgálatát megelőzte azok bizonyos kryptogam és magasabbrendű C₃-as modellnövényeken történő tanulmányozása. Ezekben a kísérletekben részben kiküszöbölhetők voltak azok a zavaró tényezők, amelyek a magasabbrendűek bonyolultabb felépítéséből adódnak, és amelyek az *Aegilops* vonalakon csak közvetve mérhetők, vagy már meglévő ismeretek álltak rendelkezésre e folyamatokkal kapcsolatban. E vizsgálatok eredményeit részben szintén publikáltuk, de a jelentésben terjedelmi okok miatt nem ismertetjük.

2.1. A kísérleti beállítások rövid jellemzése

Üvegházi nevelés, 1,5 kg föld, természetes megvilágítás, 20-25 °C. Klímakamrában vízkultúras nevelés, 25 °C.

Vízhiány előidézése 6 hét után vízmegvonással, vagy adott koncentrációjú polietilén-glikol (PEG) oldatok alkalmazásával történt. A kezelések függvényében minden vonal esetében meghatároztuk a relatív víztartalmat: $RWC = (FW - DW) \times 100 / (SW - DW)$, ahol FW a nyers tömeg; SW a víztelített szegment tömege; DW a száraztömeg.

Az IR gázanalízis (ADC LCA-2) és a fluoreszcencia kioltás analízis (PAM 101-103) ugyanazon leveleken egy időben történtek. Az IR gázanalízis paraméterei félig zárt rendszerben, telítési fényintenzitáson ($1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 3-1000 ppm CO₂ koncentráció között határoztuk meg. A sztómakonduktanciát (g_s), a nettó asszimilációs rátát (A) és az intercelluláris CO₂ koncentrációt (C_i) von Caemmerer and Farquhar (15) egyenletei alapján határoztuk meg. A relatív sztóma (L_s) és mezofill limitáció (L_m) meghatározása az A/C_i görbék alapján Lawlor D.W. (16) módszerével történt. A CO₂-ra vonatkoztatott mezofill konduktanciát (g_m) a kioltás analízisek során mért elektrontranszport-ráta és az IR gázanalízissel meghatározott paraméterek (A , C_i) alapján határoztuk meg. A hőtolerancia-változásokat a PS II fluoreszcencia hatásfok hőmérsékletfüggése alapján mértük sötétben és fényben (F_0 - és F_s-T – görbék, 17).

2.2. A vízhiány hatása a relatív víztartalom változásaira, a gázcsere és a fluoreszcencia indukciós paraméterekre

A vízhiány hatására (mivel a kiszáradás alatt vízfelvétel korlátozott) a növény vízegyensúlyában változás következik be, amivel párhuzamosan a relatív víztartalom (RWC) csökken és a legtöbb esetben sztómazáródás következik be (10, 28). Ezzel párhuzamosan - bár nem azonos mértékben és azonos RWC értékek mellett - általában változás mutatható ki a fotoszintézis egyes részfolyamataiban (18-23), a szárazanyag termelésében, a növekedési rátában és a termésben is (24-27). Az adott genotípusok mind a talaj, mind a vízkultúras vizsgálatok eredményei alapján egymáshoz képest hasonló stressz válaszokat mutattak egy vonalon belül. A relatív víztartalom a kiszáritási idő, vagy a PEG koncentrációjának függvényében a két búza vonalnál hasonlóan változott (2. ábra). A búzáktól (folyamatosan magas g_s mellett) jelentősen erőteljesebben veszítette a vizet az *Ae. biuncialis* MvGB 642, *Ae. speltoides* MvGB 1042, 624, *Ae. tauschii* MvGB 426. A legjobb vízmegtartó képességet mindkét kísérleti rendszerben az *Ae. bicornis* MvGB 585 mutatta, a gyors és nagyfokú sztómazárás mellett, de szintén ide sorolható az *Ae. biuncialis* MvGB 377, 382. Hasonlóan lassan veszítette a vizet az *Ae. tauschii* MvGB 605, de folyamatosan magas g_s mellett és A -val párhuzamosan.

A fentiekkel párhuzamosan légköri CO₂-koncentráció mellett a nettó CO₂-fixálás (A) RWC csökkenésre mutatott gátlása kifejezett az Mv9 kr1 és az *Ae. bicornis* MvGB 585 esetében (habár az utóbbi esetben az RWC lassan csökken). A vízvesztésre kevésbé érzékeny a Plainsmann, valamint az *Ae. tauschii* MvGB 605 és az *Ae. speltoides* MvGB 1042 esetében az A még 70-75 %-os RWC esetében is megtartja a jó vízellátottságra jellemző értéket (3. ábra).

A vizsgált *Aegilops* vonalaknál az RWC, g_s és az A szárazság alatti változásai alapján több olyan „stratégia” feltételezhető, amely szerepet játszik a száraz periódus átvészelésében.

Abszolút szárazságtűrők: hatékonyan őrzik a vizet, ennek ellenére az A és a g_s toleráns az RWC csökkenésére, az A alacsonyabb víztartalomnál is nagyrészt sztomatikus kontroll alatt áll (*Ae. tauschii* MvGB 605, 589).

Vízmegtartók: a kiszáradás alatt lassan csökkenő víztartalomra az A és a g_s erősen érzékeny, de az alacsony g_s mellett a főleg mezofill folyamatok által befolyásolt CO₂-fixálást viszonylag hosszú ideig kielégítő szinten tartják (*Ae. biuncialis* MvGB 377, 382, *Ae. bicornis* MvGB 585).

Vízvesztők: víztartalmuk a kezelési idő függvényében gyorsan csökken, de A és a g_s erősen toleráns a víztartalom csökkenésére, sztomatikus kontroll (*Ae. speltoides* MvGB 1042).

Abszolút szárazságra érzékenyek: az RWC és a fixálás gyorsan esik, az A függetlenül az egyéb paraméterektől a vízvesztésre nagyon érzékeny (*Ae. biuncialis* MvGB 1094).

A mérésekbe bevont vonalak egy része a különböző „stratégiák” között átmeneti jelleget mutat (pl. *Ae. biuncialis* MvGB 1112, 470).

Az *A* csökkenése eredhet a kisebb sztómakonduktanciából, vagy különböző a mezofillumban lejátszódó folyamatok miatt következhet be (16, 28, 30-37). A vizsgált genotípusoknál, praktikus okoknál fogva is szükséges ismerni, hogy az *A* csökkenése sztomatikus, vagy mezofill kontroll alatt áll-e. Az első esetben ui. a növény a vízellátás normalizálódása után a g_s növelésével képes gyorsan visszaállítani a jó vízellátottsági szintre jellemző szénasszimilációt. Jó vízellátottság mellett minden vonal esetében a sztómalimitáció L_s meghatározó, a mezofill limitáció (L_m) jelentéktelen. A vízvesztéssel párhuzamosan a búzák és az *Ae. bicornis* MvGB 585 esetében az L_s gyorsan csökkent, az L_m pedig hirtelen emelkedett. Az *Ae. tauschii* MvGB 605 és az *Ae. speltooides* MvGB 1042-ben fordított a helyzet: az L_s az RWC csökkenéssel párhuzamosan nem csökkent, az L_m pedig csak 70 % RWC alatt emelkedett. Ebből következőleg a mezofill-limitáció háttérben álló fontosabb tényezők, úgymint a CO₂ intercelluláris járatoktól a kloroplasztizsokig történő diffúziójának gátlása; metabolikus faktorok (RUBISCO aktivitás csökkenés, RuBP regenerációjának gátlása, stb.) még alacsony víztartalomnál sem befolyásolja 605 és a 1042 CO₂-fixálását. Az előzőeknek megfelelően változtak a mezofill konduktancia (g_m) értékei és a karboxilációs hatékonyság (c. e.) értékei is.

Habár a fotokémiai és elektrontranszport folyamatoknak néhány szerző szerepet tulajdonít a metabolikus limitációban (38, 39), az elsődleges töltésszétválasztás határfokát (F_v/F_m) sem a búzák, sem a kecskebúzák esetében még az extrém vízhiány sem befolyásolta (40-42). A fotoszintetikus elektrontranszport-lánc aktivitása szemben a búzavonalakkal az *Ae. tauschii* MvGB 605 és az *Ae. speltooides* MvGB 1042-ben a vízhiányra emelkedett, és csak extrém alacsony RWC értékeknél csökkent jelentősen, ami a fényenergia fotoszintetikus folyamatokban való hasznosulásának kedvező voltára utal. Ezzel párhuzamosan az utóbbi két vonalban az L_m is elhanyagolható, míg a búzák esetében már gyenge vízhiányra is domináns párhuzamosan az effektív kvantumhatásfok csökkenésével. A non-radiatív energia disszipáció minden vizsgált vonalnál csökken (kivéve Plainsmann) azonban e csökkenés háttérben a két *Aegilops* vonalban az effektív kvantumhatásfok, míg az Mv9kr1-ben a steady-state fluoreszcencia emelkedése áll. Ez utóbbi a fotoszintetikus folyamatok zavartságát jelzi, mely a területi korlátok miatt itt nem részletezhető.

Vízhiány alatt mind a búzák, mind az *Aegilops* vonalak esetében megnövekedett a PS II megvilágított helyzetben mért hőtoleranciája. Ez a növekedés legkifejezettebb az *Ae. tauschii* MvGB 605 esetében (4. ábra). Mivel a DTT mind a szárazságra, mind a fényre mutatott hőtolerancia-növekedést gátolta valószínűsíthető, hogy a fotoszintetizáló apparátus e környezeti faktorttal szembeni védekező mechanizmusai részben olyan közös alapokra helyezhető, aminek háttérben a lumensavanyodás áll (43).

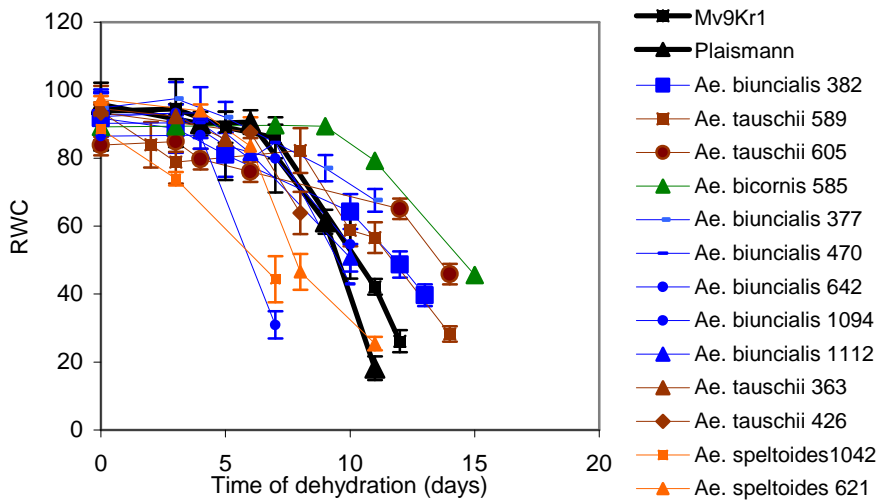
A 2.2. fejezet legfontosabb eredményeit összegezve megállapítható, hogy a búzák a vízvesztésre gázcsereenyílések zárásával, a CO₂ asszimiláció mezofill és metabolikus faktorok általi nagyfokú gátlásával reagálnak, a regenerációjuk lassú. Ezzel szemben a jó szárazságtűrűsű *Aegilops* vonalakra a szárazság alatt is jelentős mértékű, sztomatikus faktorok által befolyásolt CO₂ asszimiláció és gyors regeneráció jellemző, a biomassa kisebb mértékben csökken.

3. A búzához képest legjobb stressz tűrő képességgel rendelkező és így legperspektivikusabb vonalokból nemzetségkeresztezéssel F₁ hibridek előállítás.

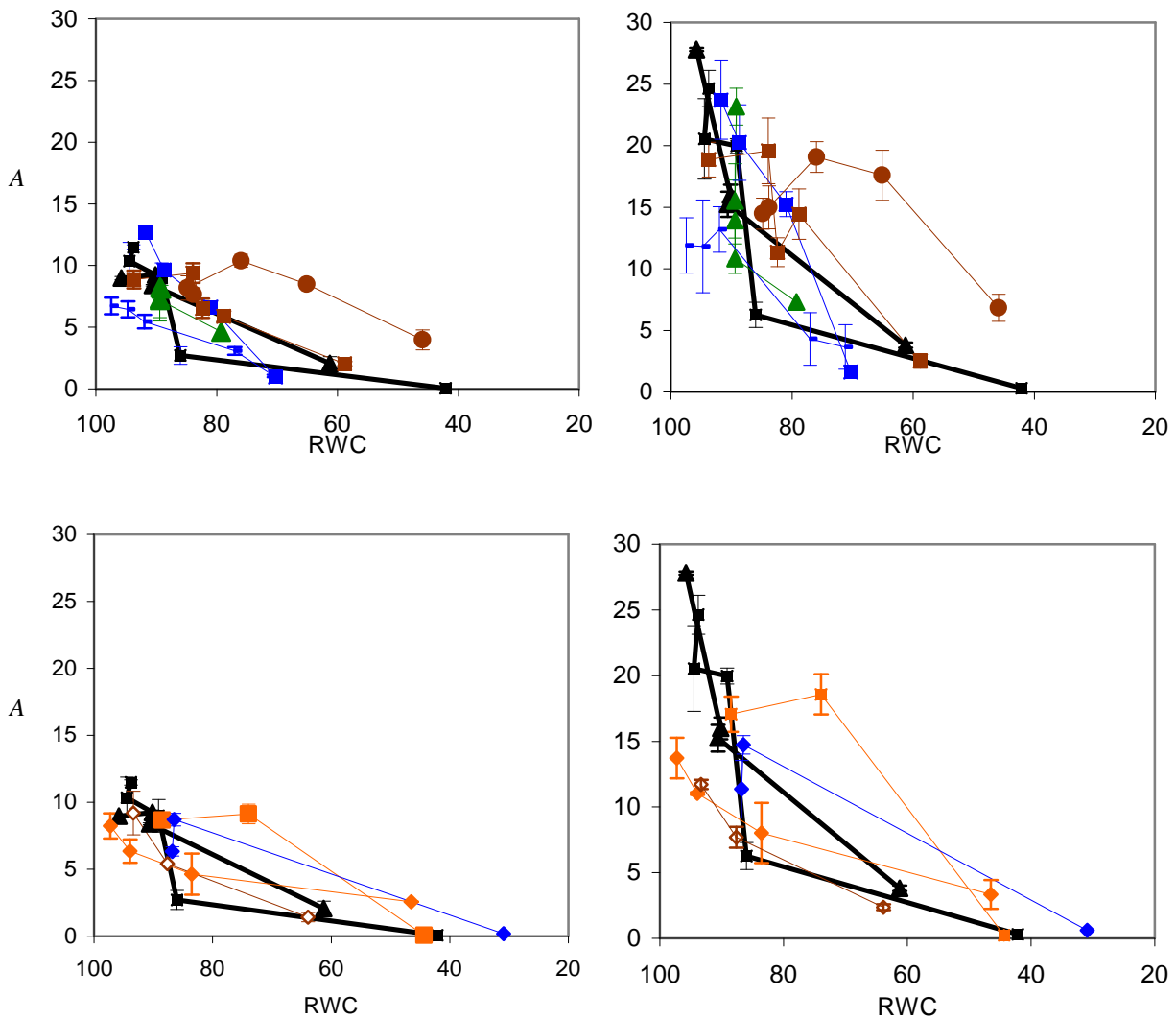
A pályázatban vállalt feladatnak megfelelően a szárazság- és hőtűrési tesztek alapján perspektivikusnak bizonyult kecskebúza genotípusokkal 2005-ben és 2006-ban a búzával történt keresztezéssel F₁ hibrideket állítottunk elő. A keresztezések természetes körülmények között az MTA Mezőgazdasági Kutatóintézetének tenyészkertjében történtek. A 2005-ben történt keresztezésekhez (3. táblázat) búza keresztezési partnerként egy, a ph1b mutációt hordozó Chinese Spring tavaszi búza genotípust használtunk. A ph1b mutáció egy kb. 50 Mbp hosszú régiót érintő deléción az 5B kromoszóma hosszú karján, mely a *Ph1* gén elvesztését eredményezte. A búza 5B kromoszómájának hosszú karján lokalizált *Ph1* gén a meiózis során megakadályozza a nem homológ kromoszómák párosodását. A gén hiányában azonban már az egyes homeológ csoportok kromoszómái (pl. 5A-5B, 5A-5D, 5B-5D) is párosodhatnak egymással. A *Ph1* gén hiánya megnöveli a valószínűségét a búza és valamely rokon faj azonos homeológ csoportokba tartozó kromoszómái közt bekövetkező párosodásnak is, amely idegen fajú rekombinációk kialakulását eredményezheti. A Chinese Spring búzafajta *Ph* mutáns vonalainak felhasználásával hozott létre új búza-rozs rekombinációkat Lukaszewski (44), és búza-árpa rekombinációkat Islam et al. (45).

2006-ban keresztezési partnerként a kr1 keresztezhetőségi gént tartalmazó Mv9 kr1 őszibúza genotípust használtuk (4. táblázat). Az Mv9 kr1 genotípus előnye, hogy a létrehozásához a „Martonvásári 9” köztermesztésben szerepelt őszi búza fajtát használták (46), ami a tavaszi típusú CS ph1b genotípusnál jobb télállóságot és egyéb agronómiai tulajdonságokat biztosít. A létrehozott F₁ hibridek alkalmasak arra, hogy azokból további visszakeresztezésekkel az *Aegilops* fajok szárazságtűrűsét a búzába beépítsük.

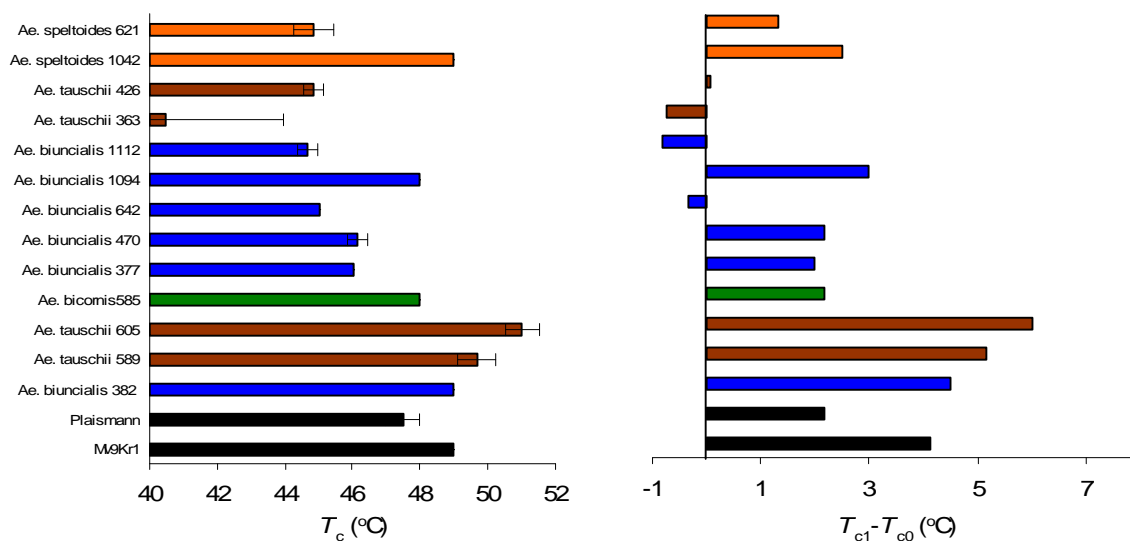
(A jelentésben közölt publikációkon kívül 2 éven belül még egy tanulmány megjelenését tervezzük nemzetközi folyóiratban.)



2. ábra A relatív víztartalom (RWC) kiszáritás alatti változása a vizsgált *Aegilops* vonalakon



3. ábra A nettó asszimilációs ráta (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) RWC-függése légköri (350 ppm, balra) és emelt (1000 ppm, jobbra) CO_2 koncentráció mellett $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitáson, a különböző *Aegilops* vonalakban (a jelölők megegyeznek a 2. ábrával)



4. ábra Az egyensúlyi fluoreszcencia ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aktívfény-intenzitáson) hőmérsékletfüggése alapján meghatározott kritikus hőmérsékleti értékek (T_c), valamint a vízvesztés hatására bekövetkező átlagos hőmérsékleti tolerancia-növekedés ($T_{c1} - T_{c0}$) az egyes őszibúza és *Aegilops* vonalakon (T_{c0} , a szárazságkezelés 0. napján meghatározott hőmérsékleti stabilitás; T_{c1} , a periódus végén meghatározott hőmérsékleti stabilitás).

3. táblázat A 2005-ben elvégzett keresztezések és az egyes kecskebúza genotípusokkal képzett F1 hibrid szemszámok.

Anya ♀	Apa ♂	kalász	Σ szem szám	Szemkötés % (Megporzott virág/szem%)
CS ph1b	<i>Ae. biuncialis</i> MvGB382	5	76	26
CS ph1b	<i>Ae. tauschii</i> MvGB605	10	8	1,45
CS ph1b	<i>Ae. tauschii</i> MvGB589	6	0	0
CS ph1b	<i>Ae. bicornis</i> MvGB 604	6	39	10,1
CS ph1b	<i>Ae. bicornis</i> MvGB 585	4	0	0

4. táblázat A 2006-ban elvégzett keresztezések és az egyes kecskebúza genotípusokkal képzett F1 hibrid szemszámok.

Anya ♀	Apa ♂	kalász	Σ szem szám	Szemkötés % (Megporzott virág/szem%)
Mv9kr1	<i>Ae. biuncialis</i> MvGB382	8	86	19,2
Mv9kr1	<i>Ae. tauschii</i> MvGB605	1	0	0
Mv9kr1	<i>Ae. tauschii</i> MvGB589	17	70	7,57
Mv9kr1	<i>Ae. speltoides</i> MvGB 1042	10	5	0,88

A jelentésben idézett irodalom

1. Bouslama, M., and Schapaugh, W.T. (1984). Stress tolerance in soybean. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance. *Corp Sci.* 24, 933-937.
2. Quinn, P. J. and Williams, W. P. (1985). Environmentally induced changes in chloroplast membranes and their effects on photosynthetic functions. In 'Topics in Photosynthesis' (Eds J. Barber and N. R. Baker) Vol. 6, pp. 1-48. (Elsevier: Amsterdam.)
3. Berry, J., and Björkman, O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31, 491-543.
4. Havaux, M. (1989). Comparison of atrazine-resistant and -susceptible biotypes of *Senecio vulgaris* L.: Effect of high and low temperatures on the in vivo photosynthetic electron transfer in intact leaves. *J. Exp. Bot.* 40, 849-854.
5. Havaux, M., and Tardy, F. (1996). Temperature-dependent adjustment of the thermal stability of photosystem II in vivo: possible involvement of xanthophyll-cycle pigments. *Planta* 198, 324-333.
6. Smillie, R. M., and Nott, R. (1979). Heat injury in leaves of alpine, temperate and tropical plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 6, 135-141.
7. Bilger, H. W., Schreiber, U., and Lange, O. L. (1984). Determination of leaf heat resistance: comparative investigation of chlorophyll fluorescence changes and tissue necrosis methods. *Oecologia* 63, 256-262.
8. Rekika, D., Monneveux, P. and Havaux, M. (1997). The in vivo tolerance of photosynthetic membranes to high and low temperatures in cultivated and wild wheats of the *Triticum* and *Aegilops* genera. *J. Plant Physiol.* 150, 734-738.
9. Schreiber, U. and Berry, J. (1977). Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta* 136, 233-238.
10. Molnár, I., Csízi, K., Dulai, S., Darkó, É. and Lehoczki E. (1998). Light dependence of thermostability of photosynthetic apparatus. In 'Photosynthesis: Mechanisms and Effects' (Ed. Garab, G.) Vol. III. pp. 2241-2244 (Kluwer: Dordrecht).
11. Barber, J. And Anderson, B. (1992). Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *TIBS* 17, 61-66.
12. Osmond, C. B., Ramus, J., Levavasseur, G., Franklin, L. A. and Henley, W. J. (1993). Fluorescence quenching during photosynthesis and photoinhibition of *Ulva rotundata* Bild. *Planta* 106, 97-106.
13. Schreiber, U., Sliwa, U. and Bilger, W. (1986). Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth. Res.* 10, 51-62.
14. Genty, B., Briantais, J. M. and Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and rate of photosystem 2 photochemistry in leaves. *Biochim. Biophys. Acta* 990, 87-92
15. von Caemmerer, S. and Farquhar, G. D. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153, 376-387.
16. Lawlor, D. W. (2002). Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Ann. Bot.* 89, 871-885.
17. Dulai, S., Molnár, I and Lehoczki E. (1998). Effects of growth temperatures of 5 and 25 °C on long-term responses of photosystem II to heat stress in atrazine-resistant and susceptible biotypes of *Erigeron canadensis*. *Aust. J. Plant Physiol.* 25, 145-153.
18. Bajjii, M., Lutts, S. and Kinet, J. M. (2000). Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function on leaf aging in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions *Plant Sci.* 160, 669-681.
19. Cheves, M. M. (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.* 42, 1-46.
20. Cornic, G. (1994). Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: 'Photoinhibition of Photosynthesis' (eds Baker, N. R. and Bowyer, J. R.) pp. 279-313. Bios Scientific Publishers, Oxford.
21. Lawlor, D. W. and Upreti, D. C. (1991). Effects of water stress on photosynthesis of crops and the biochemical mechanisms. In: 'Photosynthesis, Photoreactions to Plant Productivity' (Eds Arbol, Y. P., Mohanty and Govindjee) pp. 421-445. Oxford and IBH Publishing Co, PVT Ltd, New Delhi.
22. Lawlor, D. W. (1995). The effects of water deficit on photosynthesis. In: 'Environment and Plant Metabolism' (ed. Smirnoff, N.) pp. 129-160. Bios Scientific Publishers, Oxford.
23. Cornic, G. and Massacci, A. (1996). Leaf photosynthesis under drought stress. In: 'Photosynthesis and the Environment' (ed. Baker, N. R.) pp. 347-366. Kluwer, Dordrecht.
24. Blum, A., Sullivan, C. Y., and Nguyen, H. T. (1997). The effect of plant size on wheat response to agents of drought stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 24, 43-48.
25. Araus, J. L., Slafer, M. P. and Royo, C. (2002). Plant breeding and drought in C₃ cereals: what should be we breed for? *Ann. Bot.* 89, 925-940.

26. Frensch, J. (1997). Primary responses of root and leaf elongation to water deficits in the atmosphere and soil solution. *J. Exp. Bot.* 48, 985-999.
27. Molnár, I., Gáspár, L., Sárvári, É., Dulai, S., Hoffmann, B., Molnár-Láng, M. and Galiba, G. (2004). Physiological and morphological responses to water stress in *Aegilops biuncialis* and *Triticum aestivum* genotypes with differing tolerance to drought. *Plant Funct. Biol.* 31, 1149-1159.
28. Cornic, G. (2000). Drought stress inhibits photosynthesis by decreased stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *TIBS* 5, 187-188.
29. Cornic, G. and Fresneau C. (2002). Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for Photosystem II activity during a mild drought. *Ann. Bot.* 89, 887-894.
30. Delfine, S., Alvino, A., Villani, MC. and Loreto, F. (1999). Restrictions to carbon dioxide conductance and photosynthesis in spinach leaves recovering from salt stress. *Plant Physiol.* 119, 1101-1106.
31. Flexas, J., Bota, J., Escalona, JM., Sampol, B. and Medrano, H. (2002). Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Funct. Plant Biol.* 29, 461-471.
32. Loreto, F., Centritto, M. and Chartzoulakis, K. (2003). Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity. *Plant Cell Environ.* 26, 595-601.
33. Tezara, W., Mitchell VJ., Driscoll, SD. and Lawlor DW. (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401, 914-917.
34. Delfine, S., Loreto, F. and Alvino, A. (2001). Drought-stress effects on physiology, growth and biomass production of rainfed and irrigated Bell Pepper plants in the Mediterranean region. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 126, 297-304.
35. Lawlor, D. W. and Cornic, G. (2002.) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.* 25, 275-294.
36. Centritto, M., Loreto, F. and Chartzoulakis, K. (2003). The use of low [CO₂] to estimate diffusional and non-diffusional limitations of Photosynthetic capacity of salt stressed olive saplings. *Plant Cell Environ.* 26, 585-594.
37. Chaves, MM., Maroco, JP. and Pereira, JS. (2003). Understanding plant responses to drought – from genes to whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30, 239-264.
38. Keck, R. and Boyer, J. S. (1974). Chloroplast response to low leaf water potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation. *Plant Physiol.* 53, 474-479.
39. Giardi, M. T., Conam A., Gieken, B., Kucera, T., Masojádek, T. and Mattoo A. K. (1996). Long-term drought stress induces structural and functional reorganization of photosystem II. *Planta* 199, 118-125.
40. Ben, G-Y., Osmond, C. and Sharkey, T. (1987). Effects of water stress on in vivo photosynthetic biochemistry (maximum photosynthesis quantum yield nad 77K fluorescence) In., Biggins J, ed., *Progress in photosynthesis research Vol V.* Martinus-Nijhoff Publisher, Dordrecht, 157-160.
41. Grieu, P., Rubin, C. and Guckert, A. (1995). Effect of drought on photosynthesis in *Trifolium repens*: maintenance of photosystem II efficiency and of measured photosynthesis. *Plant Physiol. Biochem.* 33, 19-24.
42. Dulai, S., Molnár, I., Prónay, J., Csernák, Á., Tarnai, R. and Molnár-Láng M. (2006). Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in *Aegilops* species originating from dry habitats. *Acta Biol. Szeged.* 50, 11-17.
43. Dulai, S., Csizi, K., Sass-Gyarmati, A., Orbán, S. and Molnár, I. (2004). Combined effects of thylakoid energisation level and water deficit in thermal stability of Photosystem II in a desiccation tolerant moss. *Acta Acad. Agr. Sect. Biol.* 25, 27-138.
44. Lukaszewski, A. J. (2000). Manipulation of the 1RS.1BL translocation in wheat by induced homoeologous recombination. *Crop Sci.* 40, 216-225.
45. Islam, A. K. M. R. and Shepherd, KW. (1992). Production of wheat-barley recombinant chromosomes through induced homoeologous pairing. 1. Isolation of recombinants involving barley arm-3HL and arm-6HL. *Theor. Appl. Genet.* 83, 489-494.
46. Molnár-Láng, M., Linc, G. and Sutka, J. (1996). Transfer of the recessive crossability allele kr1 from Chinese Spring into the winter wheat variety Martonvásár 9. *Euphytica* 90, 301-305.