

DIPLOMAMUNKA

Farkas Piroska

Farkas Piroska
2023.

MAGYAR AGRÁR- ÉS ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM
SZŐLÉSZETI ÉS BORÁSZATI INTÉZET
BUDAPEST

'Sangiovese' és 'Montepulciano' klónok vízháztartásának összehasonlító elemzése

Farkas Piroska

Szőlész-borász mérnök Msc.

Készült a Szőlészeti Tanszéken

Közreműködő intézet/tanszék: Università di Trento, Formazione Edmund Mach-C3A

Tanszéki konzulens: Deák Tamás egyetemi docens, PhD

Konzulens: dott. Michele Faralli

Bírálok: _____

Budapest, 2023. május 8.

tanszékvezető/szakirányfelelős

konzulens

Tartalomjegyzék

1.	Bevezetés.....	5
2.	Célkitűzés.....	7
3.	Irodalmi áttekintés	8
3.1.	A növények vízháztartása	8
3.2.	A növényekre ható stressz.....	10
3.3.	A szárazságstressz fogalma	11
3.4.	A növények szárazságstresszre adott anizohidrikus és izohidrikus reakciója.....	12
3.5.	A vízfelhasználás hatékonysága.....	15
3.6.	A szárazságstressz főbb hatásai a szőlőre	17
3.6.1.	A szárazságstressz esetén fellépő főbb morfológiai változások.....	17
3.6.2.	A vízhiány hatása a termésképzésre és a bogyók kémiai összetételére.....	18
3.6.3.	A tőkék vízforgalmában bekövetkező változások.....	19
4.	Anyag és módszer.....	21
4.1.	Növényanyag	21
4.1.1.	'Montepulciano'	21
4.1.2.	'Sangiovese'	22
4.2.	Kísérleti feltételek, mérés és adatgyűjtés.....	23
4.2.1.	A kísérlet előkészítése, tervezése	23
4.2.2.	Gravimetrikus mérés és öntözés.....	28
4.2.3.	Klorofilltartalom mérése (SPAD index).....	29
4.2.4.	Sztómakonduktancia mérése	30
4.2.5.	Klorofill fluoreszcencia elemzés	30
4.2.6.	Vízpotenciál meghatározása	32
4.2.7.	A levélfelület fejlődésének elemzése.....	33
4.2.8.	Statisztikai adatelemzés.....	33
5.	Eredmények és megvitatásuk	34
5.1.	Napi átlagos napi transzspiráció	34
5.2.	Relatív klorofilltartalom.....	36
5.3.	Sztómakonduktancia.....	40
5.4.	Klorofill fluoreszcencia	42
5.5.	Levél-vízpotenciál	44
5.6.	Növények magassága.....	46
6.	Következtetések	49
6.1.	Izohidrikus és anizohidrikus szőlőfajták jellemző tulajdonságai vízhiányos, enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között.....	49
6.2.	Szárazságstressz megszűnése után a fajták és klónjaik feltöltődése	50

7.	Összefoglalás.....	52
8.	Irodalomjegyzék.....	54
9.	Ábrajegyzék.....	62
10.	Táblázatjegyzék.....	63
11.	Mellékletek.....	64

Farkas Piroska

1. BEVEZETÉS

A szőlő (*Vitis vinifera* L.) az egyik legrégebbi és leelterjedtebb mezőgazdasági kultúrművény a világon. Gazdasági jelentőségét tükrözi, hogy széles földrajzi tartományban és számos éghajlaton sikeresen termeszthető. A gazdag tradíciójú, hagyományos szőlőtermő területek jelentős része azonban olyan földrajzi régiókban található, ahol a globális éghajlatváltozás és a nagyobb öntözési igény következtében fellépő aszály és édesvízhiány miatt szezonális szárazság uralkodik. Az éghajlatváltozás hatással van a szőlő teljes fiziológiájára, és erőteljes hatást gyakorol a terméshozamra, a borminőségre és a bortípusra. Ezek a folyamatok együttesen kedvezőtlen irányban befolyásolják, illetve megnehezítik az elkövetkező évtizedekben az optimális borászati minőségű és állandó stabilitású szőlők termesztését.

A mezőgazdaság éghajlatváltozáshoz való alkalmazkodása megköveteli a korlátozottan rendelkezésre álló vízkészletek környezeti szempontból fenntartható módon történő felhasználását. A szőlőtermesztés számára olyan intézkedések vehetők számításba, mint például a művelési mód, termesztési technológia megváltoztatása (nagyobb sortávolságú, lugasos szőlőültetvények létesítése, lombkorona-kezelés); a talaj víztároló kapacitásának javítása sorok között takarónövények ültetésével; a talaj termékenységének javítása szerves vagy szintetikus mulcsok alkalmazásával. Megoldást jelent még a szárazságtűrő alanyhasználat (pl. berlandieri x rupestris hibridek, '110 Richter', '140 Ruggeri', '1447 Paulsen') és új, rezisztens, kései érésű és szárazságtűrő szőlőfajták telepítése. A borászok és a fogyasztók azonban gyakran a hagyományos fajtákat részesítik előnyben és nem szívesen cserélik le kedvenc fajtáikat. Ráadásul az EU egyes tagállamai rendeletek útján, borrhíókra bontva határozzák meg az adott termőterület talaj- és éghajlati adottságaihoz alkalmazkodó, telepíthető szőlőfajtákat. Kutatók által javasolt egyik lehetséges alkalmazkodási stratégia az azonos terméktípusok és minőség megőrzése érdekében a meglévő fajták hűvösebb területeken történő termesztése, azaz érdemes megfontolni a termesztés áthelyezését magasabb fekvésű területekre. A másik alkalmazkodási stratégia a szőlőfajták genetikai sokféleségének kiaknázásában rejlik. A szőlőfajták genetikai variabilitásának felbecsülhetetlen értékű forrását jelenti a több mint 1500 bejegyzett (Galet, 2000) és a világban számontartott 10 ezer szőlőfajta (Alleweldt és Dettweiler-Münch, 1992), amelyek jelentősen különböznek egymástól a szárazságtűrés szempontjából. Ez a nagyfokú változékonyság nemcsak a fajták között, de ugyanazon fajtán belül a klónok között is tetten érhető. A melegebb, szárazabb és kedvezőtlen csapadék eloszlású éghajlathoz alkalmazkodó fajták telepítése megoldást jelenthet a szőlőművelés fenntarthatóvá tételére.

A genotípus környezeti feltételekre való érzékenysége meghatározó tulajdonság a hatékony klónszelekció szempontjából (Tortosa et al. 2019a). Ez határozza meg, hogy egy genotípus széles környezeti feltételek között szelektálható-e termesztésre, vagy csak nagyon specifikus körülményekhez képes alkalmazkodni. A szőlő képes alkalmazkodni a korlátozott vízviszonyokhoz. Annak érdekében, hogy a jövőbeli környezeti feltételekhez jobban alkalmazkodó fajtákat válasszunk, az első lépés az, hogy megértsük a jelenleg rendelkezésre álló genetikai állomány fiziológiai válaszait. Ebben a tekintetben mind a sztómaszabályozás, mind pedig a fotoszintetikus kapacitás kulcsfontosságú a szőlő szárazságstresszre adott válaszreakcióiban (Bota et al. 2001; Pou et al. 2008; Hochberg et al. 2013; Martorell et al. 2015).

A költséges és hosszútávra szóló szőlőültetvények telepítésének sikerét a megfelelő fajtaválasztás jelenti. Nem elegendő ismerni az adott terület talaj- és éghajlati viszonyait, tisztában kell lenni azzal is, hogy mi áll egy-egy fajta vagy éppen egy-egy klón vízhiányra adott változatos válaszreakciójának hátterében. A szakemberek és a kutatók feladata, hogy ezen ismeretek megosztásával segítsék a szőlő- és borágazatot a klímaváltozáshoz való alkalmazkodásban.

Farkas Piroska

2. CÉLKITŰZÉS

Kutatómunkánk fő célkitűzése volt, hogy megismerjük, összehasonlítsuk és elemezzük két olasz szőlőfajta, a 'Montepulciano' és 'Sangiovese' és azok klónjainak enyhe szárazságstresszre adott válaszreakcióját, szárazságtűrő képességét viszonylag állandónak tekintett környezeti feltételek (üvegházban) között. Célunk volt továbbá, hogy vizsgálati eredményeinkkel kiinduló pontot hozzunk létre szabadföldi kísérletekhez, ökofiziológiai vizsgálatokhoz. A kísérletet Michele Faralli professzor és Pierluigi Bianchedi professzor iránymutatásai és gyakorlati tanácsai alapján végeztem az észak-olaszországi San Michele all'Adige településén, a Fondazione Edmund Mach - Centro Agricoltura Alimenti Ambiente (C3A) oktató- és kutatóközpont üvegházában. A fizikai munkában segítségemre volt Renzo Moscon és Mauro Ferrazza, a kutatóközpont technikus munkatársai.

Megfigyeléseinket az alábbi részcélok vezérelték:

- Igazoljuk vízhiányos körülmények között az izohidrikus 'Montepulciano' és az anizohidrikus 'Sangiovese' szőlőfajták jellemző tulajdonságait.
- Megvizsgáljuk és összehasonlítsuk azokat a különböző fiziológiai és morfológiai reakciókat, amelyeket a kísérletbe bevont fajták és azok klónjai mutatnak, amikor vízhiányos, enyhe szárazságstressznek kitett környezetbe kerülnek.
- Az enyhe szárazságstressz megszüntetése után elemezzük, hogy a fajták milyen gyorsan képesek feltöltődni.

3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1. A növények vízháztartása

A víz biztosítja a növényi szövetek tartását, belső nyomását, vagyis a növekedéshez szükséges turgort. A szárazföldi növények a vizet a talajból veszik fel gyökerükön keresztül, majd a száron, törzsön át a levelekbe szállítják, ahonnan elpárolog a légkörbe. A növényen belül a víz a sejtfalakon és a sejtmembránon át jut a citoplazmába, illetve azon belül a vakuólumba, és megfelelő körülmények között fordított útvonalon adódik le a külső környezetbe. Rövid távon, azaz egy sejt és környezete között a vízmozgást a **diffúzió** hajtja, a gyökér és a hajtás között vagy a talaj két pontja között víz **tömegáramlással** mozog, aminek hajtóereje a nyomáskülönbség. A szemipermeábilis membrán két oldala között a víz mozgását az **ozmózis** jellemezi, aminek hajtóereje a koncentráció gradiens és a nyomás gradiens összege. A sejtek membránján **aquaporin csatornák** találhatók, így a víz nemcsak diffúzióval, hanem víztranszportáló mechanizmussal is, az aquaporin fehérjék közvetítésével is képes a membránokon keresztül közlekedni. A sejtek anatonózással (ásványi anyagok felvétele vagy nagy molekulájú szénhidrátok lebontása) és katatonózással (ásványi anyagok lebontása vagy kis molekulákból nagy molekulák szintetizálása) képesek szabályozni az ozmotikus potenciáljukat és ebből következően a vízpotenciáljukat. Pl. ásványi anyagok (ionok) felvétele esetén süllyed a növények **ozmotikus potenciálja**, a gyökérsejtek ezzel képesek a vízpotenciáljukat a talaj vízpotenciálja alá süllyeszteni, és így lehetővé válik a víz felvétele a talajból. Az ionok felvételéhez energiára van szükség, ezt az energiát a gyökérsejtek légzése biztosítja. (Pécsváradi, 2019, Allaga és Bódis, 2014)

Az ozmotikus potenciál emelkedése során a vízpotenciál is emelkedik, ami megakadályozhatja a vízfelvételt. A **vízpotenciál** a növény vízháztartásának mértéke, két pont között számított, illetve mért különbsége a vízmozgás hajtóereje. A vízpotenciál egy növényi sejtről vagy szövetről megmutatja, hogy vizet vesz fel vagy vizet ad le az adott körülmények között. A gyökérsejtek csak egy bizonyos értékig képesek vízpotenciáljukat anatonózással süllyeszteni, természetesen növények többségénél, a mezofitonoknál ez az érték $-1,5$ MPa. Ha a talaj vízpotenciálja szárazság miatt $-1,5$ MPa-nál negatívabb, akkor a mezofitonok már nem tudnak a talajból vizet felvenni, ekkor a talaj víztartalma elérte a hervadáspontra és ennél a pontnál a növények hervadni kezdenek. A hervadást megakadályozhatja, ha a növényt 100 %-ig páratelt légtérbe helyezük, amelyben megszűnik a vízvesztés. Megfelelő körülmények között a gyökér folyamatos ionfelvétele újratermeli a gyökér és a talaj közötti vízpotenciálkülönbséget, ami segíti a víz folyamatos beáramlását. A gyökérnyomás alulról hajtja felfelé a növényben lévő vízoszlopot (vízáram alsó mozgatója), mindaddig a vízarám felső végmozgatója a transzspiráció által létrehozott szívóhatás. (Allaga és Bódis, 2014)

A gyökérbe belépő vízmolekulák először a sejteket burkoló sejtfalba, a sejtmembránt és citoplazmát már nem tartalmazó xilém elemek belső terébe, az apoplastba lépnek be. A víz innen halad tovább a plazmamembránnal körülhatárolt belső térbe, amelyet a szomszédos sejteknél a plazmodezmák kötnek össze az egész növényre kiterjedő hálózatot alkotva, a szimplasztba. Az ozmotikus potenciál gradiens hatására a víz a szimplasztban mozog, míg a nyomás gradiens hatására az apoplastban is. A víz mozgásának az apoplastban a központi henger határán található sejtréteg a Caspary-csíkos endodermisz szab gátat. (Pécsváradi, 2019, Allaga és Bódis, 2014)

A gyökérből a hajtásba a víz a xilém szállítópályáin jut. A levelekben az erek és bennük az egyre kisebb átmérőjű xilém elemek az egész mezofillumot behálózzák, mindenhová eljuttatják a vizet és a benne oldott anyagokat, amelyek szétáramlanak az intercellulárisokban. Az intercellulárisok levegővel telt kamráiban a sejtek felületéről elkezd párologni a víz és megnő a vízgőz tenzió. Nappal a sztómák általában nyitva vannak, és ezeken a pórusokon keresztül a vízgőz kiáramlik a külső térbe. Ez a vízleadás, a transzspiráció, arányos azzal a nyomáskülönbséggel, ami a vizet a hajtásba szállítja. (Allaga és Bódis, 2014)

A hajtásba irányuló vízszállítást éjszaka, amikor a vízfelvételt csupán a gyökeret körülvevő talajoldat ozmolaritása határozza meg, a gyökéryomás biztosítja.

A szőlő vízleadásának négy formája ismert. A **lakrimáció** (könnyezés), amikor tavasszal a kényszernyugalmi állapot után a talaj 50 cm-es tartományában a talajhőmérséklet eléri a +6 °C-ot, illetve a 20 cm-es tartományban a +8 °C-ot, ekkor felgyorsul a gyökerek anyagcseréje, nő a trachea ozmotikus potenciálja és fokozódik a talajból történő vízfelvétel, gyökéryomás alakul ki. A metszési sebek mentén a szőlő könnyezik. A könnyezési nedv, vagy másnéven xilém nedv alacsony szárazanyag tartalmú, cukrot, szervesen ásványi anyagokat, növényi hormonokat és vizet tartalmaz. A xilém nedv cukortartalma segíti kezdetben a rügyek növekedésének beindulását, a rügyekben gyorsan csökken az abszcizinsav (ABA), ami a kényszernyugalom feloldásához vezet. A vízleadás másik formája a **guttáció**, amikor a leveleken keresztül nem pára, hanem folyadék formájában adja le a vizet a növény. A guttáció is a gyökéryomás hatására alakul ki, a levélszéleken kis vízcseppek formájában mutatkozik meg a levél intercellulárisaiból kiperéselődő váladék, a xilém nedv. Ezt a folyamatot az atmoszférikusnál nagyobb nyomás hajtja, amely a xilém nedv és a talajoldat ozmotikus nyomásának különbségéből adódik. Vízleadást jelent az **evaporáció** is, az a fizikai folyamat, amikor szabad vízfelület párolog el a talajról és a növényről. Miután kialakul a lombozat, a víz mozgásának fő mozgatója a párologtatás. A **transzspiráció** szabályozható fizikai és biológiai folyamat, a víz leadása vízgőz formájában történik. A víz leadása a levélen keresztül történik, a vízmennyiség 10%-a a kutikulán keresztül távozik, ezt a nem szabályozható folyamatot nevezzük evaporációnak. A vízmennyiség 90-95%-a a sztómákon keresztül távozik, ez a folyamat szabályozható, ez a transzspiráció. (Kozma, 2000)

A sztómanyitáshoz és -záráshoz endogén napi ritmusa is van, így a transzspiráció a legtöbb növényben reggeltől a déli órákig növekedik, majd sötétedésre megszűnik, tehát párhuzamosan változik a fotoszintetikusan aktív fénysugárzással. A fény hatására a növényekben számos élettani folyamat aktiválódik. A földre érkező napsugárzásból a kék és a vörös fény hatására nyitnak a sztómák, amellyel azonos időben a fotoszintézis folyamatai is megindulnak és ennek során O_2 képződik és CO_2 kötődik meg. A CO_2 nyomásnövekedésével a sztómák záródni kezdenek. Ez azt mutatja, hogy a légrés elsősorban a fotoszintézis CO_2 ellátására szolgál, és amennyiben elégséges az intercellulárisokban a tenziója, a légrések szűkülnek, ezzel a csökkentve a növény vízvesztését. A hőmérséklet növekedésével a légzés biokémiai folyamatainak sebessége gyorsabban nő, mint a fotoszintézis sebessége, ezért magasabb hőmérsékleten a CO_2 kompenzációs pont eltolódik. Átmenetileg megnő az intercellulárisok CO_2 tenziója és ezért egyes növényeknél a déli órákban részleges sztómazáródást figyeltek meg (Allaga és Bódis, 2014). A transzspirációt több tényező befolyásolja, úgy mint a levél anatómiai sajátosságai, a talaj víztartalma, a légnedvesség, a levegő hőmérséklete. A hőmérséklet növekedésével 10–30 °C között lineárisan nő a víz párolgása az intercellulárisokban, átmenetileg megnő az intercellulárisok CO_2 tenziója majd 30

°C felett, illetve a déli órákban záródnak a sztómák. A szél, légmozgás hatására lecsökken a páratartalom a sztómák körül, a vízfelvétel fokozódik, majd megindul a transzspiráció. További befolyásoló tényezők a termesztési eljárások, a levelek kora, a hajtások zónái (csúcsi, alap), és a fajtasajátosságok, ami például a sztómák számában és méretében mutatkozik meg (földrajzi eredet, stressztűrés). (Kozma, 2000)

3.2. A növényekre ható stressz

A növények helyhez kötött környezetükben sokféle és gyakori olyan terhelésnek vannak kitéve, melyek teljesítményüket, fejlődésüket, szaporodásukat korlátozzák. A változó körülményekhez habitusukkal, anyagcsere-folyamataikkal bizonyos mértékben képesek alkalmazkodni, képesek növekedni, fejlődni, életüket, fajukat fenntartani. Ha a környezet egy eleme (stresszor) olyan változást okoz a növény fiziológiájában, ami a megváltozott környezeti viszonyokhoz való optimális alkalmazkodási tartományon kívül esik, akkor a növény stresszállapotba kerül. Selye János meghatározása szerint (1963) a stressz a szervezet túlterhelt, túlerőltetett állapota, a test aspecifikus reakciója mindenfajta igénybevétellel szemben. Növényekre vonatkozóan Larcher (1987) a stresszt egy olyan terheléses állapotként határozta meg, amelyben a növényvel szembeni fokozott igénybevétel a funkciók kezdeti destabilizációját követően egy normalizálódáson át az ellenállóság fokozódásához vezet, majd a tűréshatár túllépésekor tartós károsodást vagy akár pusztulást is okoz. Ma a **növényi stressz definíciójaként azt a fiziológiai állapot tekintjük, amelyben a növények növekedése, fejlődése és szaporodása a környezeti terhelés miatt a genomban meghatározott lehetőségek alatt marad.** A növényekre ható stressztényezőket csoportosíthatjuk természetes tényezők – ilyen a természeti környezet spontán, de hirtelen vagy szélsőséges megváltozásai - és az emberi tevékenységek által kiváltott, azaz antropogén faktorok szerint - herbicidek, légszennyező anyagok -. Másik ismert csoportosítás az abiotikus és biotikus stressztényezők szerinti.

Larcher definíciója már magában foglalta a stresszhelyzetben adott válaszreakciók fázisait is, elsőként a **vészreakciót**, amely a terhelés fokozódásakor a normális működéstől való eltérésben nyilvánul meg, és aminek következménye a vitalitás csökkenése. Második fázis az **ellenállás**, amikor a növény rezisztenciaszintje megfelelően működik, akkor az edződés (hardening), a védekező és alkalmazkodási folyamatok eredményeként a növény ismét normális életműködést mutat. A harmadik szakasz a **kimerülés**, az alkalmazkodó képességet meghaladó tartamú és intenzitású igénybevétel miatt fokozatos leromlásra át krónikus károsodáshoz, majd a növény pusztuláshoz vezető út. Amennyiben a stresszhatás megszűnik, akkor a növény még képes lehet regenerálódni.

Az egyed életében érvényesülő alkalmazkodást, a túlélést biztosító stresszválaszt **akklimatizáció**nak, míg a hosszú távon, vagyis több generáció során kialakuló, tartós ellenállóképességet **adaptáció**nak nevezzük. A generációkon átívelő szelekciós nyomás hatására olyan genetikai változások következnek be, amely a megváltozott genetikai állományú egyedeket juttatja növekedési, fejlődési, szaporodási előnyhöz. Ez az általánost meghaladó mértékű alkalmazkodási képesség és a mögötte rejlő, többletértékkel bíró génkombinációk jelentik a klónszelekciós nemesítés alapjait. Az adaptáció eredménye az adott környezeti tényezővel szembeni tartós rezisztencia.

A növény válasza egy környezeti stresszorra alapvetően kétféle lehet, a hatás eltérése vagy a hatás kikerülése. A **hatás eltérése**, amikor a növényt olyan gyenge stressz éri, hogy az hasonló anyagcsere-aktivitással működik, mint stresszmentes környezetben, vagy éppen súlyos stressz esetén is képes csökkentett anyagcsere-aktivitással működni, képes túlélni. Ezzel ellentétben extrém intenzitású vagy tartamú stressz esetén a növény anyagcsere aktivitása olyan mértékben csökken, hogy az egyed nyugvó, alvó állapotba kerül, így **kerüli ki a stresszor hatását**. Erre példa a mérséklet éghajlati övön a lombhullatás, ami az évszakok periodikus hatásának változására, adaptáció során alakult ki. (Szigeti, 2018)

3.3. A szárazságstressz fogalma

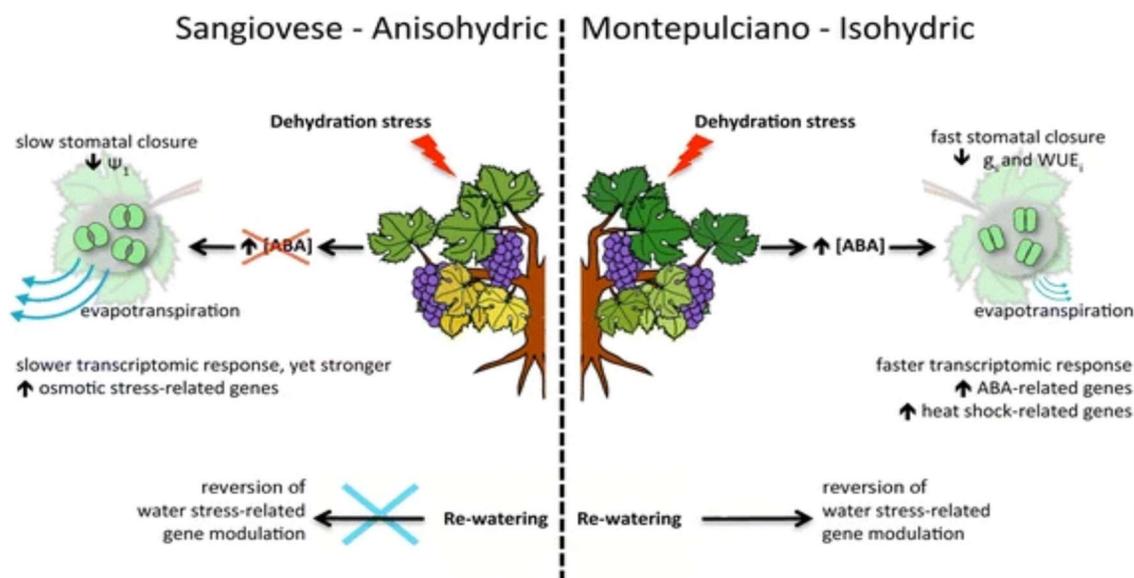
A szárazságstressz leegyszerűsítve vízhiányt jelent, de relativitása (pl. megjelenése, hatása, hatásának időtartama, erőssége) miatt mindig egy adott helyzetre pontosítva szükséges vizsgálni. Az egyes növényfajok és fajták számára a szárazságstressz más-más vízhiányos állapotot jelent, sőt egy fajtan belül is eltérő jelentéssel bírhat, attól függően, hogy az adott egyed milyen fenofázisban, korban, kondícióban van (Cseuz és Pauk, 2004). Kialakulásának, hatásának időtartama is széles skálán mozog: a viszonylag lassan kialakuló transzspiráció és levélfelület csökkenésétől kezdve egészen a növény elhalásáig vagy éppen a gyorsan jelentkező extrém kiszáradásig (Tardieu, 1996). A szárazságstressz értelmezése több tudományterületen megfogalmazott definíció együttes meghatározásával lehetséges (Karavitis, 2007). A meteorológiában statisztikailag vizsgálják a lehullott csapadék mennyiségének csökkenését, évenkénti bontásban megadva a legszárazabb periódusokat. A sejt- és molekuláris biológiában a szárazság okozta változásokat órákon, percekben belül mérik (Chaves et al. 2003), a mezőgazdaságban a szárazságot egy tenyészidőszakon belül értelmezik. A szárazságstresszt pedig a csökkent termésmennyiség alapján mérik, mely a növények tenyészideje alatti alacsony talajnedvességi szint eredménye (Passioura, 2007).

A csapadék időszakos eloszlása és a rendelkezésre álló víz mennyisége periodikusan változik nemcsak egy adott földrajzi helyen, hanem a természetben a növények tenyészidőszakán belül is. A rövidebb ideig tartó vízhiányos időszakok a teljes fejlődési szakasz folyamán bármikor felléphetnek, eltérő hatást gyakorolva a növényekre, és gyakran a tartósan fennálló, enyhe vízhiány is súlyos aszályhoz vezethet (Fukai et al. 1999). A **szárazságstressz** olyan abiotikus stresszor, amely általában nem önállóan hat a szabadföldi növények életfolyamataira, hanem az aszály jelenségén belül. Az aszály olyan multidimenzionális stressz, amely magában foglalja a vízhiányt, a magas hőmérsékletet és az alacsony levegő páratartalmat (Blum, 1996). Ehhez társul még az erős sugárzás, a hősokk, a magas sókoncentráció, és mindez kölcsönhatásban van a talaj típusával (Fleury et al. 2010; Grigorova et al. 2011). Gyorsan alakulhat ki a „flash drought” vagy „villám szárazság”-nak nevezett extrém száraz időszak is, amely a magas hőmérséklet és az elégtelen csapadékmennyiség következménye (Sandler et al. 2014). Ekkor a transzspiráció növekszik, és mivel a talaj nedvességtartalma kritikus szintre csökken, akár a növény pusztulásához is vezethet.

3.4. A növények szárazságstresszre adott anizohidrikus és izohidrikus reakciója

A növények vízstresszhez (jelentsen az többletet vagy hiányt) való akklimatizálódása egy sor olyan folyamatot foglal magában, amelyek lehetővé teszik a növények számára, hogy módosítsák a vízellátást a lombkoronájukban. E mechanizmusok közül a **sztomatikus szabályozás** hatékony válasz a víztartalom csökkenésére (Lovisolo et al. 2002, Chaves et al. 2003, Chaves et al. 2010, Domec és Johnson, 2012). Több kutatás is kimutatta, hogy a sztomatikus alkalmazkodás védi a növényt a túlzott vízveszteségtől és korlátozza a kavitációt a fajok széles körében (Jones és Sutherland, 1991, Cochard et al. 2002, Buckley et al. 2003; Chaves et al. 2003, Vilagrosa et al. 2003, Cruiziat et al. 2002, Chaves et al. 2010). Mindazonáltal több olyan faj is van, amely nem rendelkezik hatékony sztoma-szabályozással, és kedvezőtlen körülmények között kavitációt szenved (Vilagrosa et al. 2003), melynek következtében lombkoronája egy részét lombhullással elveszíti (Tyree et al. 1993, Tyree és Zimmermann, 2002; Sperry és Saliendra, 1994).

A sztómaválasz típusának megfelelően számos faj besorolható izohidrikus vagy anizohidrikus viselkedést mutató növények csoportjába (Turner et al. 1984, Tardieu és Simonneau, 1998, Franks et al. 2007). Az **izohidrikus növények** (1. ábra) bezárják a sztómáikat, amikor érzékelik a talaj vízszintjének, vízpotenciáljának csökkenését, vagy a légkör vízgőztelítettségi-deficit növekedését. Ez lehetővé teszi a növény számára, hogy a déli órákban levél-vízpotenciálját (Ψ_L) egy állandó tartományban tartsa (Tardieu és Simonneau, 1998, Sade et al. 2012), a talaj vízellátottságától függetlenül. Ennek a konzervatív stratégiának az ára viszont kevesebb CO_2 hasznosítás, csökkent fotoszintézis. Ilyen típusú a *V. berlandieri*, *V. rupestris*, a *V. vinifera* fajták közül például a 'Cabernet sauvignon', a 'Tempranillo', a 'Montepulciano'. Ezzel szemben az **anizohidrikus növények** (1. ábra) akkor is folytatják a transzspirációt, amikor a talaj víztartalma csökken, mivel a sztómák alkalmazkodóképessége gyenge. A déli órákban levél-vízpotenciáljuk a nap folyamán a párolgási igénnyel együtt jelentősen csökken, és jellemzően alacsonyabb a szárazságstresszben lévő növényeknél, mint a jól öntözött növényeknél. A sztómáik csak az abszcizinsav-koncentrációra reagálnak. Ennek következtében levél-vízpotenciáljuk csökken, és a növényt egyre nagyobb stressz éri (Tardieu és Simonneau, 1998, Sade et al. 2012). Ez a stratégia hatékony lehet normál vízállapotban és enyhe szárazságstressz esetén is, és fokozottabb fotoszintézishez vezet (Sade et al. 2012). Anizohidrikus stratégiát követ a *V. vinifera* fajták nagy része, úgy mint például a 'Chardonnay', 'Sémillon', 'Sangiovese', 'Syrah (Shiraz)', 'Thompson seedless', 'Concord'. Az anizohidrikus növények valószínűleg csapadékosabb területekről származnak, érzékenyebbek a kavitáció-képződésre, ezeket optimistának tekinthetjük, mert a rendelkezésre álló lehetséges forrásokat mind felhasználják. Az ilyen szőlőfajták egy erős szárazság beköszöntével a leveleik elhullatásával fizetnek (Sperry, 2004).



1. ábra: A 'Sangiovese' és 'Montepulciano' vízkorlátozásra adott eltérő reakcióinak vázlatos ábrázolása. g_s = sztómavezetés; WUE_i = belső vízfelhasználási hatékonyság; Ψ_l = levél-vízpotenciálja; ABA = abszcizinsav. (Dal Santo et al. 2016)

Általánosságban elmondható, hogy a szőlő a Jones által bevezetett ökológiai osztályozás szerint szárazságstresszt elkerülő fajnak számít, amely erős és a változó körülményekre rugalmasan reagáló sztomatikus szabályozással rendelkezik (Higgins et al. 1992, Schultz, 2003, Chaves et al. 2010). Egyes fajták azonban hatékonyabb sztomatikus szabályozást mutatnak, mint mások (Schultz, 2003, Chalmers, 2007, Rogiers et al. 2011), ami arra ösztönözte a kutatókat, hogy a szőlőfajtákat izohidrikus vagy anizohidrikus típusok szerint osztályozzák (Schultz, 2003, Chouzouri és Schultz, 2005, Medrano et al. 2003, Williams és Baeza, 2007, Chalmers, 2007, Poni et al. 2007., Santesteban et al. 2009, Lovisolo et al. 2010, Chaves et al. 2010).

Összefoglalva, az anizohidrikus fajtákhoz képest az izohidrikus viselkedést követő fajták szárazságstressz hatására jobban növelik belső vízfelhasználási hatékonyságukat (WUE_i) (Poni et al. 2007); a sztómák érzékenyebbek a megnövekedett légköri vízgőztelítettségi deficitre (Soar et al. 2006); továbbá alacsonyabb a hidraulikus vezetőképességük és kisebb a kavitációval szembeni érzékenységük (Schultz, 2003, Vandeleur et al. 2009). Ezen tulajdonságok alapján az izohidrikus fajtákat szárazságtűrőbbnek tekintjük, mint az anizohidrikus növényeket.

Pár évvel ezelőtt ez az osztályozás nagy viták tárgyát képezte, mivel számos fajta, amelyet eredetileg egy viselkedésmód alá soroltak, különböző éghajlati, edafikus és növekedési körülmények között ellentétes teljesítményt mutatott (Franks et al. 2007; Chaves et al. 2010, Lovisolo et al. 2010, Collins et al. 2010, Rogiers et al. 2011, Pou et al. 2012, Sade et al. 2012). Következésképpen számos szerző úgy véli, hogy ez a szőlőfajták közötti osztályozás nem teljesen egyértelmű és pontos (Franks et al. 2007, Chaves et al. 2010, Lovisolo et al. 2010, Collins et al. 2010, Rogiers et al. 2011), és hogy nem tükrözi jól a szőlő összetett sztóma-viselkedését száraz talajon. Rogiers et al. (2011) például a sztómakonduktancia (g_s) és a levél-vízpotenciál (Ψ_l) közötti kapcsolatot vizsgálta különböző fajták és alanyok között, és megállapította, hogy a Syrah deficit öntözés és részleges gyökérszárítás mellett nem anizohidrikus fajtaként reagált, hanem pseudo-izohidrikus növényként viselkedett. Vagyis csökkentette a sztómakonduktanciát, amikor a levél-vízpotenciál szintje bizonyos érték alá esett. Domec et

al. (2009) azt állította, hogy az izohidrikus és anizohidrikus viselkedés jól öntözött vagy szárazságstresszes körülmények között azzal magyarázható, hogy különbségek vannak a növény hidraulikus vezetőképességében (k_L), úgy mint a levegő vízgőztelítettségi deficit (vpd) ingadozásban. A k_L és a vpd hatását a sztómák záródására Buckley et al. (2003) mechanikus modelljei magyarázták. Ezek a modellek azonban nem tisztázták, hogy pontosan milyen biológiai jelenség okozza az izohidrikus és anizohidrikus viselkedést. 1998-ban Tardieu és Simmoneau egy alternatív, bár empirikus modellt mutatott be, amely bevezetett egy olyan tényezőt, amely figyelembe veszi az ABA sztómákra gyakorolt hatását, ezzel próbálva megmagyarázni ezeket az ellentétes viselkedéseket. Az abszcizinsav (ABA) növényi hormon intracelluláris koncentrációja általában növekszik a szárazságstressznek kitett növényekben. Az ABA által kiváltott jelátviteli kaszkád, amely magában foglalja az ABA által indukált gének expresszióját, végül a sztómák záródásához és ezáltal vízvisszatartáshoz vezet (Daszkowska-Golec és Szarejko, 2013, Kim et al. 2010). Az ABA más hormonokkal együttesen is hat, hogy biztosítsa a gyors és célzott választ, amelyet a jelátviteli rendszerek összetett hálózata szabályoz (Huang et al. 2008, Nemhauser et al. 2006).

Dal Santo és munkatársai (2016) az izohidrikus 'Montepulciano' és az anizohidrikus 'Sangiovese' szőlőfajták szárazságstresszre adott reakcióját vizsgálták a levélben és a termésen bekövetkező fiziológiai és molekuláris változások alapján. Az ABA-indukált sztómazárás különböző eredményeket adott szárazságstressznek (WS) kitett és jól öntözött (WW) kísérleti körülmények között vizsgált szőlőfajtáknál. A WS alatt lévő 'Montepulciano' levelek gyorsabban és 10-szer magasabb mértékben halmozták fel az ABA-t, mint a WW levelek. Ezzel szemben a 'Sangiovese' leveleinek ABA-szintje nem nőtt szignifikánsan a szárazság teljes időtartama alatt. Az izohidrikus 'Montepulciano' sztómái szárazságstressz alatt gyorsabban záródtak, amit az alacsonyabb sztómavezetés (g_s) is megerősített, és ugyanígy alacsonyabbnak bizonyult a WUE, is a 'Montepulciano' leveleiben, összehasonlítva 'Sangiovese' fajtával. Az anizohidrikus 'Sangiovese' fajta negatívabb levél-vízpotenciál értékeket mutatott a déli órákban, mint az izohidrikus fajta 'Montepulciano' (Dal Santo et al. 2016).

Hugalde és Vila (2014) amikor négy szőlőfajta ('Syrah', 'Chardonnay', 'Malbec' és 'Grenache') viselkedését vizsgálták enyhe szárazságstressznek kitéve, arra a következtetésre jutottak, hogy a szőlőfajták izohidrikus vagy anizohidrikus osztályozása a sztómaviselkedés vagy a vízpotenciál értékek egyedi figyelembevételével nem teljesen pontos. Megállapították, hogy az a viselkedés, amelyet egy fajta egy kísérlet során mutathat, az nem tekinthető általános érvényűnek, mert az ettől eltérő kísérleti körülmények módosítják a mutatott viselkedést. Az éghajlati viszonyok, a vízkezelés, a talaj és a levelek eltérő vízpotenciálja, valamint az, hogy a kísérletbe bevont fajtát szabadföldön vagy üvegházban termesztették, csak néhány példa azokra a tényezőkre, amik a növény viselkedését befolyásolják ebből a szempontból (Medrano et al. 2003, Williams és Baeza, 2007, Chalmers, 2007, Poni et al. 2007, Santesteban et al. 2009, Lovisolo et al. 2010, Chaves et al. 2010, Collins et al. 2010, Rogiers et al. 2011, Pou et al. 2012).

Hugalde és Vila (2014) kutatásában kimutatta, hogy a hidraulikai tulajdonságok (mint például a k_L , a **levél hidraulikus vezetőképessége**, azaz a vízáramlás sebességének és a levélen keresztüli vízpotenciál gradiensnek a hányadosa) fontos szerepet játszanak ezekben a szabályozási mechanizmusokban. Az is lehetséges, hogy a hidraulikus és hormonális jelek, mint például a hidraulikus konduktancia (k_H) és az **ABA kombinációja** teszi

lehetővé, hogy egyes fajok a környezeti körülményektől függően izohidrikusról anizohidrikus viselkedésre váltsanak (Domec és Johnson, 2012).

Összefoglalva, a sztómakinetika alapján WS körülmények között az izohidrikus fajták a sztómák korai záródásával megakadályozzák a levél-vízpotenciál jelentős csökkenését, míg az anizohidrikus fajták a levél-vízpotenciál jelentős csökkenése ellenére a sztómák nyitvatartásával maximalizálják a fotoszintetikus nyereséget. A szőlőfajták azonban a tökéletesen izohidrikus és anizohidrikus viselkedés közötti tartományba esnek, és a két stratégia a környezeti körülményektől függően egyazon fajtán belül is előfordulhat. Egy másik, paradicsomon végzett vizsgálat kimutatta, hogy az izohidrikus növényeknek sikerült szorosabban szabályozniuk a relatív víztartalmukat (RWC), mint a vízpotenciáljukat, ami arra utal, hogy a **sejtfal rugalmassága** jelentős szerepet játszhat ebben a folyamatban. Ezt azzal magyarázzák, hogy azok a növények, amelyek nagy rugalmasságú sejtfallal rendelkeznek, érzékenyebbek a vízvesztésre, ami a sztómáknak jelez, és azok záródásához vezet (Sade et al. 2012).

3.5. A vízfelhasználás hatékonysága

A szárazságstressz a sztómakonduktancián keresztül hatással van a növények fotoszintézisre is. Vízhiány során annak ellenére, ha a sztómák be is záródnak, a vízfelhasználás hatékonysága még növekedhet, mert a sztómazáródás nagyobb mértékben gátolja a transzspirációt, mint amilyen mértékben csökkenti az intercelluláris CO₂ koncentrációt (Teszlák, 2008). A vízfelhasználás hatékonyságát egy rátával fejezzük ki (WUE – water use efficiency), amely fiziológiai szempontból az egységnyi CO₂-asszimiláció (A_N) és a transzspirált víz hányadosa, másképpen fogalmazva a környezeti hatásokat csökkentve, a pillanatnyi nettó CO₂-asszimiláció (fotoszintetikus ráta, A_N) és a sztómakonduktancia hányadosaként határozható meg (WUE_i = A_N/g_s). Agronómiai léptékben a termés vízfelhasználás hatékonyságát (WUE_c) a felhalmozott biomassa és az elpárolgott víz arányaként említik, pontosabban csak a betakarított tömegrészt, a terméshozamot figyelembe véve (Flexas et al. 2010, Tomás et al. 2012, Buesa et al. 2017).

Napjaink kutatásai a vízfogyasztás csökkentését célzó új agronómiai gyakorlatok bevezetésére törekszenek, de emellett keresik a fokozott vízfelhasználási hatékonysággal (Medrano et al. 2015, Lavoie-Lamoureux et al. 2017, van Leeuwen et al. 2019) rendelkező fajtákat is. A hagyományos termesztett növényfajták szelekciója a termelékenységre és a minőségi tulajdonságokra összpontosított, azonban e tulajdonságoknak az éghajlatváltozásra adott válasza **a növény ökofiziológiájától függenek**. Ez az, amely meghatározza az erőforrás-felhasználás hatékonyságát és az abiotikus stressztűrést (Bartlett és Sinclair, 2021). A szőlőnek a vízstresszre adott válaszreakciókban a sztomatikus szabályozás és a fotoszintetikus kapacitás (Bota et al. 2001, Pou et al. 2008, Hochberg et al. 2013, Martorell et al. 2015) mellett kulcsszerepet játszik a fajták közötti **légzésbeli különbség** is, amely a szőlőfajták szénmérlegét határozza meg (Escalona et al. 2012, Hernández-Montes et al. 2019). Mindazonáltal mindkét fiziológiai mechanizmus (sztomatikus szabályozás és a fotoszintetikus kapacitás) számos fiziológiai tulajdonságtól függ, mint például a levélmorfológia, az ozmotikus alkalmazkodás, az ABA dinamikája és az aquaporinok, sok más mellett, amelyeket integrált megközelítésben eddig kevésbé vizsgáltak (Gambetta et al. 2020, Pou et al. 2013).

Szőlőben a WUE variabilitása a genetikai eredettől függően következetesen bizonyított (Pou et al. 2012; Coupel-Ledru et al. 2014), mind a fajták, mind a klónok között (Bota et al. 2001, 2016, Martorell et al. 2015, Medrano et al. 2015, Tortosa et al. 2016, 2019a, 2019b, 2020). A közelmúltban Tortosa et al. (2019a) arról számolt be, hogy a 'Tempranillo' fajtán belül a WUE_i elérte a fajták között talált variancia mintegy 80%-át. Buesa et al. (2021) a 13 'Grenache' genotípus vízfelhasználási hatékonysági változékonyságát vizsgálta három évszakon keresztül szabadföldi körülmények között. Az ökofiziológiai értékelést többszintű módszertannal végezték (levél-vízpotenciál, levél gázcsere analízis, természetösszetevők és vegetatív növekedés, szénizotóp arányok vizsgálata), amely lehetővé tette a különböző genotípusok integrált rangsorolását WUE-juk alapján. Sikerült jelentős különbségeket azonosítani az egyes genotípusok saját vízfelhasználási hatékonyságára adott válaszában a szőlő vízállapotának függvényében, továbbá megerősítést nyert a nettó fotoszintézis és a sztómavezetés közötti kapcsolat, valamint a szőlő szénizotóp megkülönböztetése is. Összességében a fajtán belüli genetikai sokféleség a WUE_i tekintetében átlagosan 13%-os változékonyságot eredményezett. Azonban a különbségekért felelős fiziológiai háttérmechanizmus továbbra is nagyrészt ismeretlen. Ezért újabb, kontrollált kísérleti körülmények között végzett vizsgálatokra van szükség a WUE-különbségek hátterében álló tényezők tisztázásához. E tekintetben Tortosa és munkatársai (2022) nemrégiben arról számoltak be, hogy a 'Tempranillo' fajtán belül a fiziológiai jellemzők magyarázzák a genotípusok közötti WUE-különbségeket. Igazolták, hogy a 'Tempranillo' klónok közötti levél WUE különbségek a hidraulikai tulajdonságok és a fotoszintetikus paraméterek eltéréseivel függenek össze. Az **ozmotikus potenciál**, a **sejtfal rugalmassága** olyan paraméterek, amelyek a sztómanyílást szabályozzák. Konkrétan a **mezofillum konduktancia** (g_m), a **maximális karboxilációs sebesség** (VC_{max}) és a **maximális elektrontranszport sebesség** (J) magyarázhatják a szénmegkötés különbségeit ugyanazon sztómavezetés mellett. Ez az eredmény nagyon fontos, mivel segíthet megérteni a genotípusok környezeti tényezőkre adott válaszstratégiáit.

Buesa et al. (2021) újabb kutatásának célja a fajtán belüli változékonyság megerősítése és a vízhiányra adott válaszreakciók változatosságának hátterében álló tulajdonságok tisztázása volt, kilenc, két évszakon keresztül cserépben termesztett 'Grenache' genotípus növekedési sebességének, vízviszonyainak, ozmotikus potenciáljának, levélmorfológiájának, a levél gázcseréjének és különböző szénizotópok elemzésével. Az eredmények kisebb különbségeket mutattak a WUE és a szénizotóp-arány tekintetében, mint a korábbi szabadföldi vizsgálatok eredményei, de a genotípusok rangsorolásában a két kísérlet eredményei összhangban voltak. A levéltömegfelület és az ozmotikus potenciál nem volt hatással a szár vízpotenciáljában és a sztómavezetésben mutatkozó különbségekre. Összességében úgy tűnik, hogy a **sztomatikus szabályozás és a fotoszintetikus kapacitás** áll a genotípusok közötti WUE-különbségek hátterében, amelyek jelentős környezeti hatással bírnak. Ezek az eredmények igazolják a magasabb WUE-vel rendelkező klónok telepítésének szükségességét, és lehetőséget kínálnak a szőlő WUE genetikai javítására.

3.6. A szárazságstressz főbb hatásai a szőlőre

3.6.1. A szárazságstressz esetén fellépő főbb morfológiai változások

A vízhiányos állapot (mértéke, kialakulásának időpontja) több módon befolyásolhatja a szőlőtőkék vegetatív növekedését, a levélfelületük nagyságát, illetve termésképzését.

A gyökérszóna mérsékelt vízhiánya következtében megváltozik a **gyökérszóna** és a hajtás tömegének aránya (Poorter et al. 2012), továbbá a gyökérszóna növekedés, illetve a gyökérszóna differenciálódás. Ennek háttérében az áll, hogy a gyökérszóna növekedés intenzitását a hajtásnövekedésnél jóval kisebb mértékben befolyásolja a vízhiány. Mérsékelt vízhiány esetén a gyökerek sejtközi struktúráinak kémhatása savasabbá válik, ennek hatására fokozódik a prolingazdag, az új gyökerek képződésében fontos szerepet játszó fehérjék szintézise. A fokozott gyökérszóna növekedés anyag- és energiaigényét a rendelkezésre álló asszimiláták nagyobb hányadának a gyökerekbe vándorlása fedezi. Ennek eredményeként a tőkék nagyobb sikerrel képesek elérni és hasznosítani a mélyebb talajrétegekben raktározott nedvességekészleteket. A gyökérszóna és a hajtás tömegének így megváltozott aránya is tovább segíti a hajtásrendszer víz- és tápanyagigényének kielégítését aszályos körülmények között is. Súlyos vízhiány esetében azonban a gyökérszóna növekedés akár teljes mértékben leállhat. Egyöntetűen elfogadott megállapítás, hogy az idősebb tőkék a mélyebbre hatoló, illetve fejlettebb gyökérszónájuk révén kevésbé érzékenyek az aszályos körülményekre, mint a fiatalabbak (Grigg et al. 2018), és ugyanígy az is, hogy a gyökérszónában a szárazságstressz hatására bekövetkező változások eltérőek lehetnek az egyes alanyfajták esetében.

A **hajtásnövekedés** lassulása a vízstressz egyik általános következménye. Mérsékelt vízhiány esetén a hónaljajtások fejlődése korlátozódik, a szárazság fokozódásával a főhajtások növekedése (pl. az internódiumok és a kacsok hossza, valamint a levéllemez felületének nagysága) is mérséklődik (Ginestar et al. 1998; Pellegrino et al. 2005), a sztomák záródnak. Súlyos esetben pedig olyan biokémiai védekező mechanizmusok játszódnak le, amelyek főként az idősebb levelek elhalásához és lehullatásához vezetnek. A sztomák záródása következtében a tőkék párologtatásból származó vízvesztésének mértéke csökken. A fellépő vízhiány a fotoszintézis intenzitásának mérséklődéséhez vezet. Mivel a hajtásnövekedés vízstressz által kiváltott visszaesése időben megelőzi a fotoszintetikus aktivitás csökkenését, mérsékelt vízhiány esetén - fenofázistól függően - több asszimilátát áll a tőkék rendelkezésére a termésképzésre, illetve a mustminőséget meghatározó cukorvegyületek, szín- és aromaanyagok képzésére (van Leeuwen et al. 2009).

A levélfelület növekedése szoros kapcsolatban áll a hajtásnövekedéssel, azonban amíg a hajtásnövekedés maximuma a virágzást közvetlenül megelőző időszakra esik, addig a levélfelület növekedése a virágzás utáni időszakban a legintenzívebb (Mullins et al. 1992). Emiatt a közepes mértékű vízhiány a tenyészidőszak korai szakaszaiban súlyosabb stresszt okoz a szőlőtőkék számára, mint zsendüléskor, illetve azt követően (Matthews et al. 1987). Az utóbbi esetben a szárazságstressz már nem befolyásolja különösebben a hajtások számát, illetve az átlagos fűrttömeget, azonban lényegesen megnöveli a klorotikus, illetve elhalt levelek gyakoriságát az ültetvényben (Poni et al. 1994).

A vízhiány által a tőkék hajtásrendszerében kiváltott változások részben a párologtatás (levélméret és összes levélfelület-csökkenés), részben pedig a levélfelületen keresztül történő (kutikula vastagság növekedése, a viaszréteg kémiai összetételének módosulása) vízvesztés csökkenését eredményezik a szárazságstressz mértékének, illetve időpontjának függvényében (Gómez-del-Campo et al. 2002). Stevens et al. (1995) megállapította, hogy a vegetatív növekedés intenzitása a bogyónövekedésnél sokkal érzékenyebben reagál a szárazságstresszre, és fordított arányosságot mutat annak mértékével. A tőkék vegetatív növekedésének tápelem- és energia szükségletét hozzávetőleg a virágzásig nagyrészt a fás részekben raktározott tápanyagok, illetve szénhidrátok (keményítő) fedezik. Az aszályos időszakokban azonban ezeknek a tartalékoknak a feltöltése akadályozott, így a szárazságstressz negatívan befolyásolhatja a következő tenyészidőszakban a korai vegetatív fejlődés, a termékenyülés és bogyókötődés, valamint a rügydifferenciálódás folyamatát.

3.6.2. A vízhiány hatása a termésképzésre és a bogyók kémiai összetételére

A bogyónövekedés kezdeti, 6-10 nap hosszúságú és a fürttisztulással záruló szakaszában csak lassú méretváltozás következik be. A második szakaszban a zöld bogyók mérete a sejtosztódás és a sejtek megnyúlása - a vakuólumok az edénynyalábok farészéből származó vízzel telítődnek - miatt intenzíven növekszik. A harmadik szakaszban a bogyónövekedés mérséklődik, a zsendülést 10-15 nappal megelőzően pedig a magok teljesen kifejlődnek. A zsendüléstől a teljes érésig tartó negyedik szakaszban a bogyónövekedés elsősorban a tőke hancsrészein keresztül érkező nedvesség és asszimiláták beáramlásának köszönhető (Ollat et al. 2002; Bényei et al. 2011). A bogyókba áramló többlet nedvesség elvezetése a farész szállító-csőveiben bekövetkező fordított áramlás révén biztosított. Ez az oka annak, hogy a zsendülést követő időszakban a bogyókban zajló élettani folyamatok már kevésbé érzékenyek a talaj felvehető nedvességtartalmára (Keller et al. 2006). A bogyónövekedés második szakaszában az esetleges vízhiány jóval nagyobb mértékben befolyásolja a bogyóméretet és ebből adódóan a terméshozamot a sejtmegnyúlás gátlása révén, mint az érés időszakában fellépő szárazságstressz (Zhang et al. 2006).

Tartós vízhiány esetén jelentősen növekedhet a bogyóhéj vastagsága, az azt alkotó sejtek falának kémiai összetétele, és ebből adódóan nőhet a bogyó külső mechanikai hatásokkal szembeni ellenálló-képessége is (Cooley et al. 2017; Zsófi et al. 2014).

A mérsékelt vízhiány kedvezően hat a bogyók kémiai összetételére és a borminőségre az íz-, zamat-, aroma- és színanyagok magasabb koncentrációja révén. Különösen igaz ez a vörösbort adó szőlőfajták esetében, ahol a minőséget meghatározó vegyületek szintézise komplexebb és energiaigényesebb biokémiai folyamatok során játszódik le (van Leeuwen, et al. 2009). A pozitív hatás egyrészt a zsendülést megelőzően kialakuló vízhiány következtében csökkent bogyóméretnek, másrészt pedig a másodlagos anyagcseretermékek (pl. flavonoidok, antocianidok, stb.) bogyómérettől függetlenül, a zsendülést követően fellépő szárazságstressz hatására bekövetkező fokozottabb felhalmozódásának tulajdonítható (Ojeda et al. 2002; Zsófi et al. 2014). A szárazságstressz hatása az íz-, aroma- és illatanyagok változására a képződésük kiindulási vegyületeinek függvénye szerint eltérő lehet. Továbbá a bogyók kémiai összetételében, minőségében bekövetkező változások jelentős eltéréseket mutathatnak a szőlőfajták függvényében is (Alem et al. 2019).

3.6.3. A tőkék vízforgalmában bekövetkező változások

A zöld növényi szövetekben lejátszódó fotoszintézis biokémiai folyamatai kevésbé érzékenyek a mérsékelt vízhiányra, mivel a mindenkori intenzitásuk többé-kevésbé független a sejtek turgor állapotától. Intenzívebb szárazságstressz esetében azonban a levelekben található fotoszintetizáló alapszövet sejtjei olyan mértékű vízvesztést is elszenvedhetnek, ami már korlátozza e folyamatok lejátszódását. Szárazságstressz esetében a lombzat párologtatása révén bekövetkező vízvesztést főként a sztómák záródása csökkenti. A gázcserenyílások nyitottsági állapota a határolósejtjeik turgorával van szoros összefüggésben, a sztómarés záródását a turgornyomás gyengülése váltja ki. Ez történhet passzív módon, amikor alacsony légköri páratartalomban a zárósejtek vízvesztése már olyan nagy, amit a szomszédos sejtek irányából érkező nedvesség-beáramlás már nem képes kiegyenlíteni. Az aktív sztómamozgást, azaz a **hidroaktív sztómamozgást** az ozmotikus nyomáskülönbségek változása, illetve a sejtek abszcizinsav koncentrációjának függvényében lejátszódó fizikokémiai folyamatok szabályozzák. A gyökérszövet és a hajtás közötti jelátviteli folyamatokban betöltött funkciói révén a gyökérszövetből származó ABA szerepe meghatározó a vízhiánykor bekövetkező sztómazáródás kiváltásában (Zsigrai, 2020).

A többi növényfajhoz hasonlóan a szőlő is törekszik az életképességének fenntartására vízhiányos körülmények között is. A szőlő esetében ennek talán legfontosabb eszköze az **ozmotikus szabályozás** folyamata, ami lehetővé teszi a sejtek számára, hogy megőrizzék a nedvességtartalmukat, így elkerüljék a turgorok jelentős mértékű csökkenését abban az esetben is, ha a víz csak korlátozottan áll rendelkezésre a környezetben (Düring és Dry, 1995, Patakas és Noitsakis, 1999). A különböző szerves és szervetlen vegyületek sejten belüli koncentrációjának passzív (a vízvesztés következtében), illetve aktív módon (szintézis, növényen belüli áthelyeződés) történő feldúsulásának köszönhetően alakul ki a kedvező élettani, illetve nedvességforgalmi hatás. Ozmotikusan aktív anyagok például a cukrok (szukróz, raffinóz, trehalóz), cukoralkoholok (szorbitol, D-mannitol), aminosavak (prolin) és aminok (glicin betain, poliamin), melyek magas hidrofilitásuknak köszönhetően növelik a sejtek ozmotikus nyomását, védik a sejtmembránok stabilitását. Szabados et al. (2011) véleménye szerint azok a vegyületek bírnak különös jelentőséggel e téren, amelyeknek az ozmotikus szabályozáson túlmenően szerepük van a különböző tápanyagok és a kémiai energia raktározásában, a sejtthártyák védelmében, valamint a méreganyagok közömbösítésében is.

A szőlőtőkék vízhiányos állapothoz történő alkalmazkodásának eredményeként a levélgyekek vízvezető képességének és az edénynyalábok farészében a vízszállító csövecskék, a tracheák átmérőjének csökkenését és számuk növekedését tapasztalták (Dayer et al. 2017). Aszályos körülmények között a vízhiányhoz adaptálódott tőkék transzspirációs intenzitása jelentősen meghaladhatja a korábban kedvező vízellátottsági viszonyok között (öntözött) nevelt társaikét (Hochberg et al. 2017). Mivel az edénynyalábok morfológiájának ilyen módosulása a tőkék aszályérzékenységének mérséklődését eredményezi, az öntözéses termesztés során a tenyészidőszak korai szakaszában mérsékelt szárazságstressz kialakítására törekednek az ültetvényekben. Azonban e stratégia alkalmazása során fokozott óvatossággal kell eljárni, mivel a túlzott stressz következtében a tőkék edénynyalábjainak szállító kapacitása oly mértékben csökkenhet, ami már a következő tenyészidőszakban az

öntözővíz hasznosulásának komoly akadályát képezheti. Tartós vízhiány, illetve túlzott szárazságstressz esetén a szőlőtőkék gyökérzetének, illetve hajtásrendszerének vízpotenciálja oly mértékben lecsökkenhet, ami már a tracheákban áramló folyadékoszlop megszakadásához vezet, először kavitáció formájában, amikor a gáztartalom kiválik a folyadékfázisból, majd embolizáció formájában, és ebből adódóan a hidraulikus vezetőképességük drasztikus csökkenéséhez vezet. Különböző, a kedvező vízellátást követően lejátszódó passzív és aktív anyagcsere-folyamatoknak köszönhetően ugyanakkor a kialakult embolizmusok megszűnésére lehet számítani. Célirányos vizsgálatok azt mutatták, hogy a szőlő esetében a hidraulikus vezetőképességnek akár a 40%-a is helyreállhat a szárazságstressz megszűntét követő 24 órán belül. Kezdetben a hajtások, majd a gyökerek és a levélnyelek vízvezető képessége rendeződik, amit a levelek vízpotenciáljának teljes helyreállása követ.

Az egyes szőlőfajták szárazságtűrő képessége között határozott különbségek tapasztalhatók. Általában azok a fajták termeszthetők sikerebben a gyakoribb, súlyosabb, illetve hosszabban tartó aszályos időszakok által veszélyeztetett termőhelyeken, amelyek a talaj nedvességtartalmának csökkenése esetében a gázcserenyílásaik korai bezárásával képesek stabilan fenntartani a levelek vízpotenciálját (Simonneau et al. 2017). Ezzel szemben a csak mérsékeltebb és rövidebb ideig tartó aszályos időszakok által veszélyeztetett termőhelyeken azok a fajták is sikerrel termeszthetők, amelyek gázcserenyílásai a talaj nedvességihiányának növekedése esetében is nyitottak maradnak, és a levelek vízpotenciáljának csökkenése árán is törekednek fenntartani a transzspirációt, illetve a fotoszintézis intenzitását (Chaves et al. 2010).

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4.1. Növényanyag

A vizsgált 'Montepulciano' klónok (gyökeres oltványok) a Montepulciano Ampelos TEA21 (n=24) és a Montepulciano TEA5 (n=24), míg a 'Sangiovese' klónok a Sangiovese Ampelos TEA10D (n=24) és a Sangiovese ISV RC1 (n=23/22)¹.

4.1.1. 'Montepulciano'

Nevéből adódóan a 'Montepulciano' sokak szerint a 'Sangiovese' szinonimája², amely Montepulciano területén, Siena tartományban elterjedt. Az Ampelográfiai Közleményekben a 'Montepulciano'-t 'Sangiovese cordisco' vagy egyszerűen 'Cordisco' néven írják le és gyakran így említik, hogy megkülönböztessék a tipikus 'Sangiovese'-től. A valóságban azonban kevés szőlőfajta karakterében van olyan mélyreható különbség, mint a 'Sangiovese' és a 'Montepulciano' között, ezért nem szabad összekeverni őket. A 'Montepulciano' Abruzzo és Közép-Olaszország más régióinak jellegzetes szőlőfajtája, amelynek eredete ismeretlen, és amelynek karaktere és tulajdonságai jelentősen eltérnek a toszkánai 'tipikus Sangiovese'-től és annak klónjaitól (olasz Nemzeti Szőlészeti Fajtajegyzék, 2022).

A 'Montepulciano' az egyik legszélesebb körben telepített fajta Olaszországban. Az ISTAT (olasz Nemzeti Statisztikai Hivatal) adatai szerint 2010-ben 34 824 ha-n termesztettek 'Montepulciano'-t Olaszországban, míg 2020-ban az oltványiskolákban 2 704 471 gyökeres oltványt állítottak elő. A 'Montepulciano' egy rusztikus vörös, későn érő fajta, ami magyarázatot ad a viszonylag alacsony savtartalmára. A szőlőnövény általános vegetációs időszakához képest (Eichhorn-Lorenz-skála, 1977) a 'Montepulciano' rügyfakadása késő tavaszra esik, a virágzás az általánosnak megfelelően a rendes vagy majdnem késői időszakra, azaz június elejére-közepére, a bogyók zsendülése a köztes időszakra (augusztus), a szőlő érése pedig szeptember végére, október elejére. A késői érés miatt meleg éghajlatot igényel, jól kitett, dombos területen kell termesztetni, különben a szőlő nem érik be megfelelően. A lombhullás későn, november körül következik be.

1. táblázat: A fenológiai fázisok összehasonlítása a vizsgálatba bevont 'Montepulciano' klónok és az olasz nemzeti fajtajegyzékben szereplő szőlőfajta között (olasz Nemzeti Szőlészeti Fajtajegyzék és a 'Montepulciano' klónok adattalaja, 2022.10.27.)

Fenológiai fázis	Típus/Időszak		
	referencia Montepulciano (alany: "Berlandieri X Riparia 420 A")	Montepulciano Ampelos TEA 21	Montepulciano TEA5
Rügyfakadás	április II-III. dekádja	április III. dekádja	április II. dekádja
Virágzás	június I-II. dekádja	június II. dekádja	június I. dekádja
Zsendülés	augusztus II-III. dekádja	augusztus II. dekádja	augusztus I. dekádja
Bogyóérés	szeptember III. dekádja –október I. dekádja	október I. dekádja	szeptember III. dekádja

¹ A Sangiovese ISV RC1 gyökeres oltványból csak 23 db érkezett. A kísérleti tervezési szakaszában további 1 példány nem hajtott ki, így ebből a klónból összességében 22 oltványt vontuk be a megfigyelésbe.

² Montepulciano egy toszkánai déli város, amely a Vino Nobile di Montepulciano nevű toszkán vörösbornak adta a nevét, a vörösbőr elsősorban 'Sangiovese' szőlőből készül.

A szőlőfajták és klónjaik között nemcsak a fenológiai szakaszokban, hanem bizonyos morfológiai jellemzőkben is vannak különbségek. Ezek közé tartozik többek között a növekedési erély; az 1. táblázatban bemutatott mindkettő klón a fajta átlagos növekedési erélyével rendelkezik. Ezenkívül az AmpelosTEA 21-es klón kisebb fürtméretű, későn érő szőlőket és kevésbé bő hozamú tőkét hoz. A magas hőmérséklet gyakran okoz előrehaladást a szőlő fenológiájában, ami klónszelekcióval korrigálható. Az egyes klónok akár 8-10 napos különbséget is mutathatnak az érés időszakában, a későbbi szüreti időpont tervezésében megoldást jelenthet a kései érésű klónok azonosítása és telepítése az ültetvénybe (Negri, 2021).

A szőlő növekedési erélye átlagos, az alacsony vagy közepes kiterjedésű művelési módokat kedveli. Abruzzóban a szőlőt általában fejműveléssel, 2-3 termőalapon, 2-3 rügyes termőcsappal nevelik, de más tartományokban láthatunk például a lugasként (pergola) történő nevelésre is. Ez utóbbi esetben rövidebbre metszik a termőcsapokat, így növelve a termés minőségét. A 'Montepulciano' esetében a tőkék hosszú metszése (félszálvessző, szálvessző) nem ajánlott, mert a fürtök kitétek az elrúgás veszélyének. A szőlőfajta termése átlagos és bőséges hozamú, minden évben állandónak tekinthető. A tavaszi fagyokkal szemben maximális az ellenállása, a kórokozók közül a peronoszpórával és a lisztharmattal szemben a levelek ellenállóképessége gyenge, a fürtök és a bogyók azonban jobban ellenállnak a gombás betegségeknek. A bogyók ellenállóképessége a rothadással szemben kiemelkedően jónak mondható. Oltással történő szaporítás során a legtöbb alannyal mutatott affinitása jó, azonban a 'Riparia x Rupestris 3309' esetében gyakran hiányos (Registro Nazionale delle Varietà di Vite, olasz Nemzeti Szőlészeti Fajtajegyzék, <http://catalogoviti.politicheagricole.it/>).

4.1.2. 'Sangiovese'

A 'Sangiovese' a legelterjedtebb szőlőfajták közé tartozik Olaszországban, a fajta az ország szőlőtermő területének 11%-át teszi ki, és hagyományosan ez a legelterjedtebb szőlőfajta Toszkánában. Az ISTAT (olasz Nemzeti Statisztikai Hivatal) adatai szerint 2010-ben 71 558 ha-n termesztettek 'Sangiovese'-t Olaszországban, míg 2020-ban az oltványiskolákban 8 269 856 gyökeres oltványt tartottak nyilván. A legújabb genetikai vizsgálatok alapján úgy tűnik, hogy a 'Sangiovese', annak ellenére, hogy Romagnában és a tírén-tengeri térségben széles körben elterjedt, rokonságban áll a Dél-Olaszországban, különösen Szicíliában és Calabriában termesztett szőlőfajtákkal, ahol a 'Mantonico di Bianco' a 'Nerello mascalese', a 'Gaglioppo di Cirò' vagy a 'Mantonicone' keresztezéséből származtatják.

Általában Sangiovese-ről beszélünk, de valójában ez a kifejezés számos fajtát határoz meg, amelyek az évszázadok során különböző területeken elkülönültek. Toszkánában például két nagy családot különböztetünk meg: a 'Sangiovese Grosso'-t (más néven 'Brunello' és 'Prugnolo Gentile') és a 'Sangiovese Piccolo'-t, amelyet a régió nagy részén termesztenek. Az utóbbi időben a 'Sangiovese Grosso' és a 'Sangiovese Piccolo' megkülönböztetését már nem veszik figyelembe, mivel a megkülönböztetésnek nincs taxonómiai vagy tudományos vonatkozása.

'Sangiovese Grosso' növekedési erélye figyelemre méltó, míg a 'Sangiovese Piccolo' növekedési erélye jónak tekinthető. A 'Sangiovese Grosso' termése bőséges és minden évben állandó, ezzel szemben a 'Sangiovese Piccolo' termése nem túl bőséges, de szintén állandónak tekinthető. Mindkettő fajta viszonylag toleráns a gombás

kórokozókkal szemben. Oltással történő szaporításuk során a legtöbb alnnyal szemben jó affinitást mutattak. A chianti bor receptjének egyik klasszikus összetevője, önmagában is készíthető belőle bor, de az eredmény egy meglehetősen durva bor, amely érlelés közben túlságosan "narancsos" színt vesz fel.

2. táblázat: A fenológiai fázisok összehasonlítása a vizsgálatba bevont 'Sangiovese' klónok és az olasz nemzeti fajtajegyzékben szereplő szőlőfajta között (olasz Nemzeti Szőlészeti Fajtajegyzék és a 'Sangiovese' klónok adatlapja, 2022.10.27.)

Fenológiai fázis	Típus/Időszak		
	referencia Sangiovese (alany: "Berlandieri X Riparia 420 A")	Sangiovese Ampelos TEA10D	Sangiovese ISV RC1
Rügyfakadás	április II-II. dekádja	április I. dekádja	nincs adat
Virágzás	május III. dekádja	június I. dekádja	nincs adat
Zsendülés	augusztus III. dekádja	augusztus I. dekádja	nincs adat
Bogyóérés	szeptember III. dekádja –október II. dekádja	szeptember III. dekádja	nincs adat

A 2. táblázatban ismertetett 'Sangiovese' klónok morfológiai jellemzői is eltérnek egymástól, például két klón növekedési erélye alacsonyabb, mint az alapfajtáé. Míg az Ampelos TEA10D klón kisebb fürtöket hoz létre, addig az ISV RC1 kevésbé kompakt fürtökkel és alacsonyabb termelékenységgel rendelkezik (Registro Nazionale delle Varietà di Vite, olasz Nemzeti Szőlészeti Fajtajegyzék, <http://catalogoviti.politicheagricole.it/>).

4.2. Kísérleti feltételek, mérés és adatgyűjtés

4.2.1. A kísérlet előkészítése, tervezése

Miután a gyökeres oltványokat 2022. november 3-án tápanyagban gazdag földbe, cserepekbe elültették, 3 héten keresztül kontrolált körülmények között üvegházban tartottuk mesterséges megvilágítás mellett. Az üvegházban a napi átlaghőmérsékelt 18 °C, a relatív páratartalom 41,35% volt (2022.12.09-ig vizsgált időszakban).



2. ábra: Gyökeres oltványok eredeti (1-2.fotó) és módosított elhelyezése (3-4. fotó) az üvegházban

Az oltványokat 5-6 napi rendszerességgel öntöztük a gyökérnövekedés, a rügyfakadás és a majdani hajtásnövekedés elősegítése érdekében. A 95 darab gyökeres oltványt az üvegházban két padon helyeztük el 2022. november 4-én, az egyik pad közvetlenül az üvegház ÉK-i üvegfalával volt határos. 2022. november 7-én, mikor ellenőriztük az oltványok fejlődését, tapasztaltuk, hogy az üvegfal melletti padon lévő szőlők rügyfakadása jóval visszamaradottabb volt az üvegfaltól távolabbi padra helyezett szőlőkhöz képest.

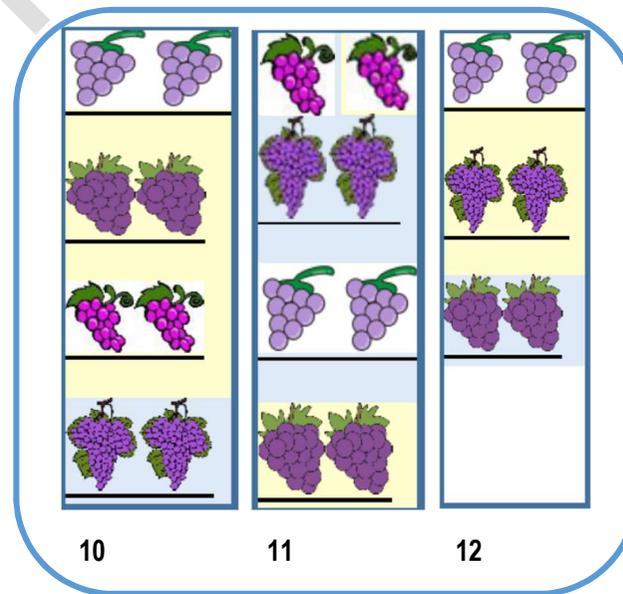
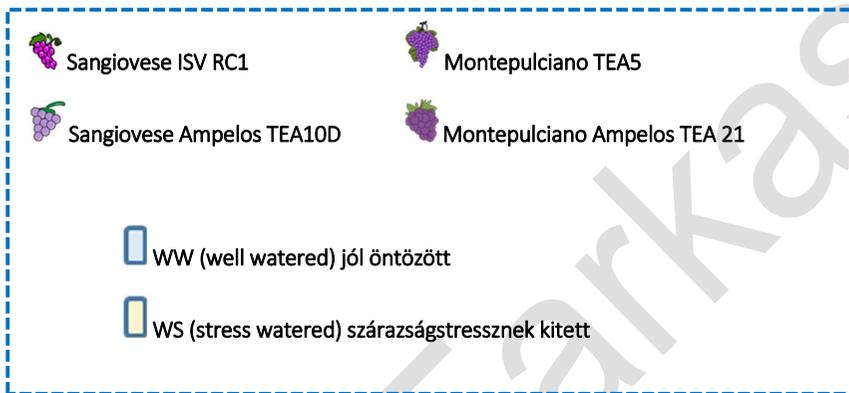
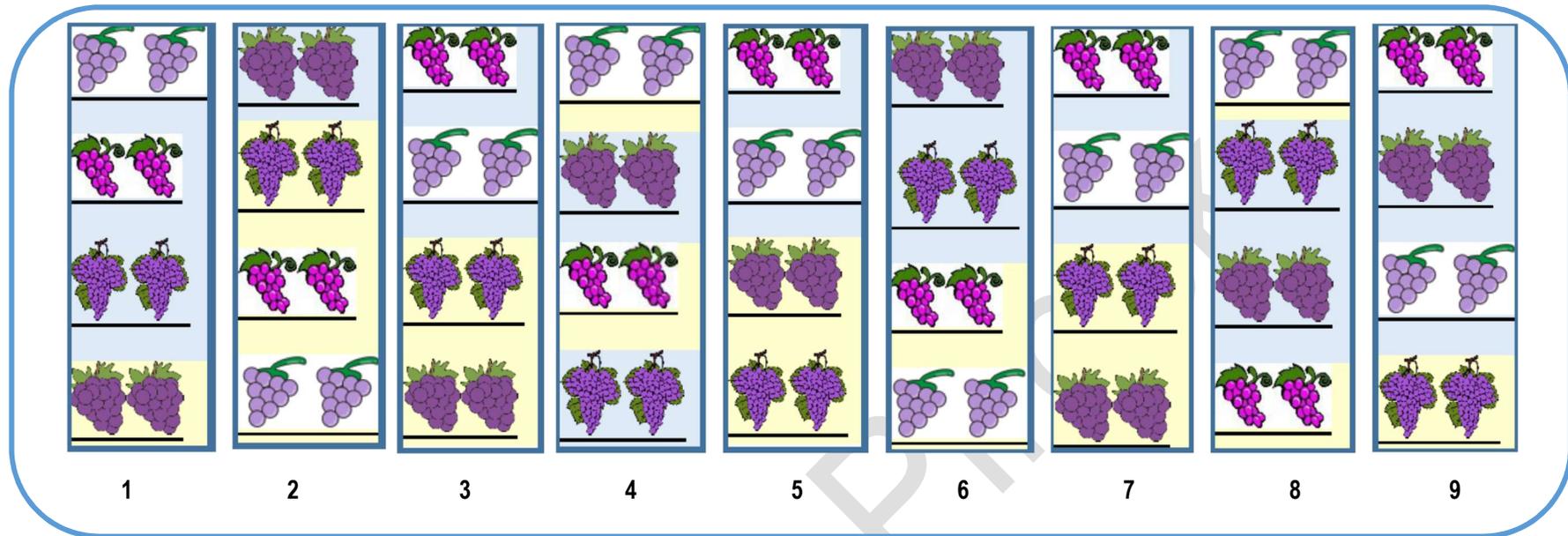
A gyorsabb és egységes fejlődés biztosítása érdekében áthelyeztük a szőlőket az üvegfaltól beljebb eső padra (2. ábra), a döntésünk helyességét a 3. ábra szerinti képek is igazolják. Az üvegház falától távolabb eső külön kispadra eredetileg a 'Sangiovese' ISV RC1 23 db klónja került, összehasonlítva a kísérletbe bevont többi klónnal, a melegebb és kevésbé szellősebb környezetben töltött 3 nap jelentős előnyt jelentet a növekedésben (3. ábra utolsó képe).



3. ábra: Montepulciano Ampelos TEA 21, Montepulciano TEA5, Sangiovese Ampelos TEA10D és Sangiovese ISV RC1 klónok rügynövekedése

A kísérlet beállításához a klónokat 2022. november 10-én véletlenszerűen 8 fős csoportokban sorokba rendeztük el (véletlen blokkos elrendezés), annak érdekében, hogy az előbb is említett környezeti körülményekből (pl. megvilágítás szöge, egyenletlen hőmérséklet: ablak melletti hűvösebb, szellősebb helyek) adódó különbségek ne befolyásolják a kísérleti eredményeket, a növények esetleges eltérő fejlődése a csoportokban való reprezentatív megoszlásuk miatt ne torzítsák a mérési eredményeket.

Az első padon összesen 9 db 8 fős csoportot, míg a másik padon 2 db 8 fős és 1 db 7 fős csoportot alakítottunk ki, mindegyik csoportba a 4 klónból 1 pár került be (kivéve a 12. csoportba). A padok, és a padokon sorokba rendezett cserepek között helyet hagytunk ki, hogy a mérések alkalmával könnyen tudjuk mozgatni a cserepes növényeket, másrészt helyet hagytunk a locsolókannával történő öntözésnek is. Az elrendezést még egy alkalommal módosítottuk, amikor a növények fejlettsége, magassága szerint rendeztük újra a 8 fős csoportokat: a legfejlettebb klónok az 1. csoportba kerültek, majd magasságuk alapján csökkenő sorrendbe az ezt követő csoportokba. A végleges elrendezés a 4. ábrán szereplő sémát követte:



4. ábra: Blokkosított kísérleti elrendezés

Rügyfakadást követően, amikor a hajtások elérték a kb. 10 cm-es hosszúságot, kiválasztottunk közülük egyet, ami tovább növekedhetett, majd a többi hajtást eltávolítottuk a szőlőről. A csemetékét bambuszpálcával kitámasztottuk – a pálcát nem túl közel szúrtuk le a szárhoz, vigyázva arra, hogy ne sérüljön a vékony gyökérzet – így segítettük a hajtások függőleges növekedését.

A megfigyelt egyedeket (n=94) további két részre osztottuk, azért hogy 47 szőlőt (Montepulciano Ampelos TEA 21 WW (n=12), Montepulciano TEA5 WW (n=12), Sangiovese Ampelos TEA10D WW (n=12), Sangiovese ISV RC1 WW (n=11)) a kísérlet 13 napja alatt folyamatosan öntözött körülmények között vizsgáljuk (WW=well watered), míg a másik 47 szőlőnél (Montepulciano Ampelos TEA 21 WS (n=12), Montepulciano TEA5 WS (n=12), Sangiovese Ampelos TEA10D WS (n=11), Sangiovese ISV RC1 WS (n=10)) megszüntessük az öntözését, így enyhe szárazság stressznek (WS= stress watered) téve ki őket. (A szárazságstresszt a kísérlet 11. napján, a korai esti órákban megszüntettük, ekkor ezt a csoportot is elkezdtek öntözni annak érdekében, hogy a szárazságstresszt követő regenerációt is vizsgálni tudjuk.)

Valamennyi cserepes növényt 2022. november 24-én műanyagzacskókba csomagoltuk (5. ábra), hogy megakadályozzuk a talajfelszínen keresztüli vízvesztést. A növények fejlődését (súly, magasság, levelek száma, hajtások fejlettsége, esetleges fertőzések megjelenése) folyamatosan figyeltük, ezért 2022. december 1-jén annak érdekében, hogy azonos tömegűre (kívánt célérték 1500 g) egyenlítsük ki a növények súlyát 1 napra kinyitottuk valamennyi zacskó száját.



5. ábra: Műanyag zacskóba csomagolt cserepes növények (2022.11.29.)

A következő 3 nap alatt fokozottan figyeltük a növények tömegének alakulását, a 94 szőlőből 39-et továbbra is nyitott műanyagzacskóban neveltünk, így a napi transzspiráció mellett a talaj párolgása is közrejátszott a súlyuk

csökkenésben. Azokat a cserepeket, amelyeknek a növények vegetatív fejlettsége és intenzív transzspirációja miatt tömege 1500 g alá csökkent, naponta öntöttük, hogy a súlyvesztésüket kiegyenlítsük. 2022. december 5-én a tervezett kétféle kezelésnek megfelelően (jól öntözött, öntözetlen) az öntözött növények műanyagzacskóit lezártuk, a szárazságstressznek kitett növények esetében a műanyagzacskók száját nyitva hagytuk. A szárazságstressznek kitett növények súlyvesztése így a napi transzspiráció mellett a talaj párolgásának is tulajdonítható. Annak érdekében, hogy meg tudjuk különböztetni a transzspirációnak és az evaporációnak tulajdonítható súlyvesztésüket, kontrollként a növények közé véletlenszerűen elrendezve földdel teli, vízzel jól átítatott cserepeket (2 majd 3 db) helyeztünk (cserep súlya 170 g, föld súlya 1 kg). Naponta mértük a kontrollcserepek súlyvesztését, amely egyértelműen csak az evaporációnak volt köszönhető. 2022. december 9-én az alkalmazott kezeléseken (jól öntözött, öntözetlen) még módosítottunk, az előző oldalon ábrázolt végleges elrendezés már a módosított kezelések szerint készült.

Gravimetrikus méréssel meghatároztuk a jól hidratált talaj nedvességtartalmát, a szőlő számára maximálisan felvehető víz mennyiségét. Ez az érték a növény teljes hidratáltságát és következésképpen a szárazságstressz hiányát jelentette. A talajnedvesség meghatározásához 3 kontroll cserepbe (cserepek átlagos tömege 151,33 g) 1000 g földet töltöttünk, amelyet vízzel telítettünk. A teljesen öntözött cserepeket (100%-os relatív talajvíztartalom) 24 órán át engedték lecsöpögni, a 3 földdel teli cserep súlyát ezt követően átlagoltuk, kivontuk a cserepek átlagos súlyát és hozzáadtuk az ültetés előtt megmért gyökeres oltványok (95 db) átlagos súlyát, 67,81 g-ot, a kapott végeredmény 1 694,54 g. Ezt követően a talajmintákat papírzacskókba helyeztük, súlyállandóságig szárítószekrényben szárítottuk 105 °C-on 72 órán át (ez idő alatt a talajszelvény alsóbb rétegei is kiszáradtak), majd analitikai mérlegen megmértük a talajminták száraz súlyát és azokat átlagoltuk, a végeredmény 512,93 g. Az elpárolgott víz miatt kialakuló súlykülönbségből (1 181,61 g) fejeztük ki a talajminták víztartalmát, tömegszázalékban, 69,73%.

Az előzetes elemzéseket a kifejelett hajtások (10-15 cm) megjelenésétől kezdtük el, 2022. november 28-án és egészen 2022. december 9-ig folyamatosan végeztük. Ez időszak alatt a fő mérések a gravimetrikus elemzések, a SPAD-elemzések, azaz a relatív klorofilltartalom meghatározása, a levélfelület fejlődésének elemzése (magasság és szélesség mérése) voltak, amelyeket további mérések követtek. Úgymint a sztomatikus vezetőképesség, a klorofill fluoreszcencia elemzés, a levél-vízpotenciál mérése és a környezeti paraméterek (levegő hőmérséklete (°C), relatív páratartalom (%)) folyamatos nyomon követése. A kísérletet az alkalmazott kezelések végleges beállítását követően, 2022. december 10-én indítottuk.

Napi szinten végeztünk gravimetrikus méréseket (napi átlagos transzspiráció és evapotranszspiráció meghatározására), a SPAD-index leolvasását minden növény három levelén (csúcs-, közép- és alaplevelén), majd három-négy naponta a magasság mérését. Az adatokat nyomon követtük és részben feldolgoztuk, hogy megkapjuk a növények vízvesztésének tendenciáját ábrázoló görbét a szárazságstressz alatt. Amikor a görbe egy platót kezdett mutatni, amely a szárazságstressz valódi kezdeteként volt azonosítható, más típusú elemzéseket is bevezettünk (sztómakonduktancia, klorofill fluoreszcencia, levél-vízpotenciál) annak érdekében, hogy teljesebb és pontosabb képet kapjunk a szárazságstressz mértékéről és a különböző klónok vízhiányra, illetve a stresszhelyzet kezelésére adott növényi válaszárol.

A mérések elvégzésre a 3. táblázat szerinti ütem- és feladattervet állítottuk össze, a kísérleti elrendezést 2022. december 9-én módosítottuk, és így a kísérletet 2022. december 10-től indítottuk:

3. táblázat: Mérések ütem- és feladatterve. 2022.12.09-ét tekintettük a kísérlet 0. napjának (piros színnel kiemelve)

Nap	Időpont	Adatfelvételi napok	Alkalmazott mérés
péntek	2022.10.28.		Gyökeres oltványok 6 napig tartó rehidratálása.
csütörtök	2022.11.03.		Oltványok kiültetése cserepekbe (1 kg földbe).
kedd	2022.11.04.		Cserepes oltványok átszállítása az üvegházba, az öntözés megkezdése (a növények rendszeres öntözése minden negyedik/ötödik napon).
csütörtök	2022.11.24.		A cserepes növények műanyagzacskóba csomagolása, a zacskók szájának lezárása.
péntek	2022.11.25.		Gravimetriás mérési eljárás beállítása és az első gravimetriai adatgyűjtés (súlymérés, ezt követően minden nap).
csütörtök	2022.12.01.		SPAD és porometrikus mérési eljárások beállítása és az első adatgyűjtés a klorofilltartalomról, a sztómakonduktanciáról. A cserepes növények súlyának kiegyenlítése miatt (1500 grammra) a zsákok kinyitása.
péntek	2022.12.02.		Gravimetria és öntözés, SPAD mérés. A zsákok bezárása, 16 növényt kivéve (ezek súlya 1650 gramm felett volt).
szombat	2022.12.03.		Gravimetria és öntözés, SPAD mérés. További 22 zsák szájának a kinyitása.
vasárnap	2022.12.04.	0	Gravimetria és öntözés, SPAD mérés. További 1 zsák szájának a kinyitása, így mindösszesen 39 zsák van nyitva.
hétfő	2022.12.05.	1	Az öntözött növények esetében a műanyagzacskók lezárása, a szárazságstressznek kitett növények esetében a műanyagzacskók nyitva hagyása. Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia és a magasság mérése.
kedd	2022.12.06.	2	Gravimetria és öntözés, SPAD mérés.
szerda	2022.12.07.	3	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia és a magasság mérése. Első vegyszeres védekezés lisztharmat (Penconazole) és atkák (Vertimec) ellen.
csütörtök	2022.12.08.	4	Gravimetria és öntözés, SPAD mérés.
péntek	2022.12.09.	0	Gravimetria és öntözés, SPAD mérés. A kezelések újratervezése: öntözött (WW) és öntözés nélkül (WS). Második vegyszeres védekezés lisztharmat és atkák ellen.
szombat	2022.12.10.	1	Gravimetria és öntözés, SPAD, magasság mérés.
vasárnap	2022.12.11.	2	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia mérés.
hétfő	2022.12.12.	3	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia és magasság mérés.
kedd	2022.12.13.	4	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia mérés.
szerda	2022.12.14.	5	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia, magasság és klorofill fluoreszcencia mérés.
csütörtök	2022.12.15.	6	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia mérés két alkalommal
péntek	2022.12.16.	7	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia és klorofill fluoreszcencia mérés. Harmadik vegyszeres védekezés lisztharmat és atkák ellen.
szombat	2022.12.17.	8	Gravimetria és öntözés, SPAD.
vasárnap	2022.12.18.	9	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia és magasság mérés.
hétfő	2022.12.19.	10	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia és vízpótlás mérés.
kedd	2022.12.20.	11	Gravimetria két alkalommal (reggel és délután) és öntözés délután, megkezdjük valamennyi növény rekuperációját. SPAD, porometria mérés. Két levél (mindösszesen 96) levágása minden egyes mintából (48) a polifenolok és specifikus metabolitok kivonásához a levelekből.
szerda	2022.12.21.	12	Gravimetria és öntözés valamennyi klón esetében, SPAD, sztómakonduktancia mérés.
csütörtök	2022.12.22.	13	Gravimetria és öntözés, SPAD, sztómakonduktancia mérés.

4.2.2. Gravimetrikus mérés és öntözés

A gravimetrikus méréseket a kísérlet minden napján 8:00-10:30 között végeztük el, az adatfelvétel időtartama a SPAD méréssel együtt körülbelül 2,5 óra volt. A palántákat egyenként lemértük, az értékeket pedig feljegyeztük

az előkészített excel fájlokban. Ez a fajta elemzés a teljesen hidratált, öntözött (WW, well watered) és öntözetlen, enyhe szárazságstressznek kitett (WS, stress watered) klónok vizsgálatához kapcsolódott. Az öntözött cserepes növények tömegét a mérést követően minden nap 1,5 kg össztömegűre korrigáltuk víz hozzáadásával. Ez az érték a növény teljes hidratáltságát és következésképpen a vízstressz hiányát jelentette. Az átszivárgó víz mennyiségét az egymást követő napok közötti súlykülönbség alapján határoztuk meg. A cserepek napi súlyvesztése teljes egészében a levelek transzspirációjának volt tulajdonítható, mivel a cserepek műanyagzacskókba voltak becsomagolva, a zacskók száját lezártuk, így a növények nem tudtak vizet veszíteni a talajból történő párolgás révén.

$$T_{dt} = M_{pwn} - M_{bwn-1},$$

ahol T_{dt} = napi transzspiráció,

M_{pwn} = cserepes növények napi tömege öntözés után n

M_{bwn-1} = cserepes növények napi tömege öntözés előtt $n - 1$

A mérleg érzékenysége, így a mért és a valós értékek közötti különbség 0,1 g lehetett.

A szárazságstressz alatt tartott palánták (WS) esetében mindennap megmértük a cserepes növények tömegét, a tömegcsökkenés mértéke nemcsak a levelek transzspirációjának, hanem a talajfelszín párolgásának is tulajdonítható volt, mivel a műanyagzacskókba csomagolt cserepeknél a zacskók száját nem zártuk be.

4.2.3. Klorofilltartalom mérése (SPAD index)

A klorofill a fotoszintézis kulcseleme, a legfontosabb fotoszintetikus pigment. A klorofill tartalom az egyik fő index, amely tükrözi a levél fotoszintetikus képességét és a növények egészségi állapotát.

A SPAD 502 klorofill mérő műszer a szőlő szabad szemmel nem látható, sejtszintű működését, azaz a levelek klorofilltartalmát vizsgálja. A klorofill a növények zöld színanyaga, amely a fényenergia továbbításáért felelős, mennyisége fajra jellemző, az átlagtól való eltérése rendellenességre utal.

A digitális klorofillmérő gyors és roncsolásmentes műszer, méréskor nem kell eltávolítani a levelet a növényről (non-invazív módszer). A készülék felső részén lévő csipeszszerű végét rácsíptetjük a szőlő levelére, az 1-2 mp alatt megadja a levélen áthaladt vörös (650 nm) és infravörös fény (940 nm) intenzitásának arányából kalkulált, **relatív klorofilltartalmat** (SPAD index, 1-100). A klorofill elnyeli a vörös fényt, de az infravörös fényt nem, ez utóbbi csak referenciaként szolgál a mérésnél. A mértékegység nélküli SPAD indexet a vörös és az infravörös hullámhosszok levélen való áteresztőképessége közötti különbségből számolja ki a műszer (Haripriya és Byju, 2008).

Minden egyes SPAD-értékfelvétel során három levél klorofillszintjét mértük meg (bazális, medián, apikális), mert a műszer érzékeny például a levélerekre, a levél vastagságára és a levél nedvességtartalmára. A kijelzőn megjelenő adatokat, az érintett szőlő klorofilltartalmát a három mérés átlagának feleltettük meg. A SPAD index segítségével ellenőrizni tudtuk, hogy jól működik-e a növény anyagcseréje az adott környezetben. Minél távolabb van az érték a kontroll értékhez viszonyítva, annál rosszabb a növényünk állapota.

4.2.4. Sztómakonduktancia mérése

A transzspiráló levelekben a víz a sejtfalakból párolog el, majd diffúzióval a sztómák alatti légudvarba kerül, áthalad a légrésen, kijut a levegő nem keveredő rétegébe, végül az atmoszférába. A fotoszintézisben felhasználódó széndioxid ugyanezt az útvonalat követi, csak ellentétes irányban. A gázcserenyílásokon keresztül történő gázáramlás vizsgálata a **porometria**.

Különböző növényfajokban az átlagos sztómaszám mm^2 -enként 100-200, melyek lehetnek a levél színén és fonákán egyaránt, csak az abaxiális epidermiszben, vagy ritkábban csak az adaxiális epidermiszben. A légrés mélysége 10 és 30 μm , mérete a zárósejtekkel együtt 10 és 80 μm .

A sztómák nyitódását, illetve záródását befolyásolja a fény, a szén-dioxid, a hőmérséklet, a szennyező anyagok, a szárazság- és vízstressz, valamint a patogének. A porometria alkalmas a különböző növényfajok, fajták és azok változatainak (pl. klónok) környezeti tényezők változására adott válaszreakciójának összevetésére. A **porometriás mérés során a levél felületnek vízgőzleadással szembeni ellenállását, rezisztenciáját mérjük**, ez a levél, illetve növény fiziológiai állapotára jellemző érték. A mérés során a levélből távozó vízgőz megnöveli a páratartalmat a cellában, amit egy mikroszenzor érzékel. A készülék a gyakorlatban, az adott környezeti tényezők mellett történő kalibráció során, az alkalmazott cellához előre beállított páratartalom érték eléréséhez szükséges időt méri. Ezt azután összeveti a gyári kalibrációs lemezhez tartozó értékekkel. Ebből következően az adatokat rezisztencia egységekben kapjuk meg.

A növények transzspirációjának jellemzésére a legkézenfekvőbb a **konduktancia** és ez utóbbi mértékegység használata, amely a mérőkészülékben közvetlenül beállítható, és **az idő és felületegységen át leadott víz mennyiségét jelenti** (Fodor, 2013).

A porometriai elemzéseket minden növény esetében 13 alkalommal végeztük el, hogy a sztómavezetési adatokat összegyűjtsük. A kísérletben használt műszer a METER Group által gyártott és a Bozeni Egyetemen beszerzett Decagon sc-1 **levélporométer** volt. Működése meglehetősen egyszerű (állófázisos technológián alapul, amely csökkenti a törés kockázatát és megkönnyíti a laboratóriumon kívüli használatát) és gyors, néhány perces kalibrálás után alkalmazható. Az elemzés nem károsítja a mérendő növényi anyagot, és levelenként 30 másodpercig tart. A sztómákat nem befolyásolja jelentősen a mérési technika vagy a mérőműszer, azaz a mérés reprezentatív a tényleges sztómavezetés szempontjából.

4.2.5. Klorofill fluoreszcencia elemzés

Egyes környezeti stresszhatásokra (abiotikus stressz) a fotoszintézis során lejátszódó növényélettani folyamatok különösen érzékenyek, ezért az azokkal kapcsolatos paraméterek, mutatók számszerű meghatározására vonatkozó mérési eljárások a növényi stresszkutatás, illetve detektálás napjaink fontos és hatékony eszközeivé váltak (Kalaji et al. 2012). Ilyen eljárásnak minősülnek a klorofill fluoreszcencia mérésekre alapozott módszerek, amelyek az időigényes és olykor bizonytalan eredményeket szolgáltató, gázcseré vizsgálatokon alapuló módszerekkel ellentétben, a fény által befolyásolt fotoszintetikus reakciók egyszerűen kivitelezhető, gyors, olcsó, nem invazív módon történő elemzésére adnak lehetőséget (Stirbet és Govindjee, 2012).

A fotoszintetikus folyamatok közül a **klorofill fluoreszcencia** vizsgálat biztosítja azt a mérési technikát, amellyel a **növényi stressz-tolerancia** számszerűsíthető.

A különböző stresszorok hatására fellépő válaszreakciók során a növényekben jellegzetes fluoreszcencia sajátosságokkal rendelkező metabolitok is felhalmozódnak. Ezek általában olyan anyagok, melyek a kék és a zöld spektrális tartományban emittálnak. A stresszorok közvetve, vagy közvetlenül a fotoszintetikus apparátus módosulását, vagy akár károsodását is okozhatják, ezért a legfontosabb fotoszintetikus pigment, a klorofill-a fluoreszcencia jellemzőit is megváltoztatják.

A stresszfiziológiai vizsgálatokban a fotoszintetikus működést jellemző paramétereken kívül informatív a kék és a zöld spektrális régióban emittált fluoreszcencia mértéke és a vörös, valamint a távoli vörös fluoreszcenciához viszonyított aránya. Ennek meghatározására, egy levél felületén történő képszerű megjelenítésére ad lehetőséget a többhullámhosszú (multispektrális) fluoreszcencia leképező rendszer. Az F440/F690, azaz a kék/vörös és az F440/F740, azaz a kék/távoli vörös arányok jó és korai stresszindikátorok, melyek érzékenyen reagálnak a stressz-szituációkra, a megváltozott környezeti feltételekre. A levelek adaxiális és abaxiális felszínéről eltérő intenzitású fluoreszcencia és különböző vörös/távoli vörös emissziós hányados mérhető, ugyanis a levél leggyakrabban aszimmetrikus szöveti, valamint a parenchima eltérő strukturális felépítése különböző módon változtatja meg a vörös tartományú emissziót a reabszorpció révén. Laboratóriumi körülmények között nevelt növények, melyek a mesterséges fényviszonyok közt alacsonyabb UV-hányadot kapnak, jóval magasabb klorofill fluoreszcenciát mutathatnak, mint a természetes fényen nőtték. Egyes stresszhatások módosíthatják mind a vörös-távoli vörös, mind a kék-zöld fluoreszcenciát, így a tünetek erőssége, közvetve a stresszeltség mértéke, s annak a levél felületén tükröződő eloszlása jól mérhető a fluoreszcencia leképezéssel. A **vízhiány**, mint stresszfaktor **hatására a kék/vörös (F440/F690) és a kék/távoli vörös (F440/F740) fluoreszcencia arányok jelentősen magasabbak lesznek**, míg a vörös/távoli vörös (F690/F740) és kék/zöld (F440/F520) fluoreszcencia arányok esetében nincs szignifikáns változás összehasonlítva a stresszmentes helyzetben mért adatokkal (Buschmann et al. 2000 nyomán, kiegészítve, Szigeti et al. 2008).

A fluoreszcencia elemzést két különböző napon végeztünk, december 14-én és december 16-án. Az elemzési protokoll szerint a szigorúan zárt levélcsipeszeket az adatfelvétel előtt 25-45 perccel helyeztük el, hogy a levélfelületet a fénystimuláció nélküli állapothoz igazítsuk. Az összes mérést a műszerben tároltuk, majd letöltöttük, táblázatba vittük és feldolgoztuk. Az elemzéshez használt műszer egy Handy-PEA impulzus moduláris fluorométer volt (Hansatech Instrument, Norfolk, Egyesült Királyság). Az adatok elemzésével megkaptuk a vizsgálatba bevont klónok leveleinek változó fluoreszcencia és a maximális fluoreszcencia hányadosát, azaz Fv/Fm arányszámot.

Ez az arányszám PSII fotoszisztéma maximális potenciális kvantumhatásfokát jelenti, úgy mintha az összes működőképes reakciócentrum nyitva lenne. **A 0,79 és 0,84 közötti Fv/Fm érték a megközelítőleg optimális érték sok növényfaj esetében**, az alacsonyabb értékek a növényi stresszt jelzik (Maxwell és Johnson 2000, Kitajima és Butler, 1975). Általában minél nagyobb a növényi stressz, annál kevesebb nyitott reakciócentrum áll rendelkezésre, és az Fv/Fm arány csökken. Vízhány okozta stressz alatt például a generatív fejlődési szakaszban az Fv/Fm értéke relatíve alacsony (0,65-0,70) (Nemeskéri et al. 2019).

4.2.6. Vízpotenciál meghatározása

A növény vízháztartását a talajban rendelkezésre álló víz és a levegő telítési vízhányja határozza meg. Ha a transzspiráció meghaladja a gyökerek által felvett víz mennyiségét, a sejtek turgora (P), relatív víztartalma (RWC), a sejt térfogata csökken. A sejtek oldott anyag koncentrációja nő, csökkentve ezzel a sejt ozmotikus potenciál értékét.

A vízpotenciál méréssel a xilém elemekben lévő nyomásgrádiens, illetve a negatív nyomást lehet kimutatni (Scholander et al. 1965; Boyer, 1967). Kísérlet során megfigyelték, hogy egy hajtásdarab levágásának pillanatában a xilém elem belsejében lévő belső nyomás és a környezeti külső nyomás különbségének megfelelően a xilém elemben lévő vízoszlop visszahúzódott. Ezután a levágott hajtást olyan zárt kamrába helyezték, ahol a gáznyomás mérhető, és a hajtás vágási felülete érintkezik a kamrán kívüli környezettel. A kamrában növelték a gáz nyomását, az adott nyomásértéknél a hajtás xilém elemeiben lévő vízoszlop ismét elérte a vágási felületet, ez azt jelentette, hogy a szállítóyalábok folyadékkal telítődtek. A xilém elemekben lévő folyadék negatív nyomása megegyezett a kamrában lévő gáz nyomásával, ezt nevezik egyensúlyi nyomásnak. A kamrában lévő gáz nyomása elég ahhoz, hogy a szállítóyalábok környékén lévő ép sejtekből visszapréselje a folyadékot a vágási felület irányába. A nyomáskamrán leolvasott érték (bar) megegyezik a hajtás, levélnyel, illetve a levél szállítóyalábjában fennállt negatív nyomás értékével (Teszlák, 2008).

A Scholander-nyomáskamrával 1 alkalommal (2022. december 19.) vizsgáltuk a szőlők vízállapotát. Vízpotenciál méréseket a legfejlettebb, egészséges leveleken végeztünk teljes, mesterséges megvilágítottság mellett 11:00-13:00 óra között. Szabadföldi körülmények között ebben az időszakban éri el a legalacsonyabb értéket a szőlő levél-vízpotenciál ingadozása (van Zyl és Kennedy, 1983, Schultz, 2003), és egyben a levél transzspirációja ekkor éri el a napi maximumot, ami ténylegesen a növény vízpotenciálját és nem a talajét képviseli. A mintavételek értékei a szőlő aktuális vízállapotát jelzik fokozott transzspiráció mellett, de a napi levél-vízpotenciál értékek nem állnak minden esetben szoros összefüggésben a sztómák záródási mértékével.

A mérést úgy végeztük, hogy levágtunk egy fejlett levelet a hajtásszár csúcsi/alapi levelei közül, és behelyeztük a rögzítő tárcsába úgy, hogy a sebfelület (levágott szár vége) kifelé, számunkra látható oldalon legyen, a levél, leveles szár pedig belülré, a kamrába kerüljön. A légmentesen zárt kamrában lévő leveles szárra lassan ráengedtük a nitrogén gázt egészen addig, míg a sebfelületen meg nem jelent a szállítószövet xilém nedve. Az ekkor leolvasott nyomásérték (min. 0,7 – max. 1,5 MPa között) megegyezik (ellenkező előjellel) a növény vízpotenciál értékével. Szárazságstressz esetében az eszköz képes kimutatni mennyiben változik a szőlő vízpotenciálja a kontrollhoz képest.

4. táblázat: Vízpotenciál értékek a szárazságstressz mértéke szerint (Deák, 2021, A szőlő vízháztartása előadása alapján, saját szerkesztés)

Vízpotenciál értékek (ψ_{leaf})	Déli (MPa)	Hajnal előtti (MPa)
enyhe szárazságstressz	-1,0 – -1,2	-0,2 – -0,4
közepes szárazságstressz	< -1,2 – -1,5	< -0,4 – -0,6
erős szárazságstressz	> -1,5	> -0,6

Az egyes szervek vízpotenciálja annál inkább csökken, minél intenzívebb a transzspirációjuk. A levelek vízpotenciálja és a szárazságtűrés között összefüggés van, a nagyobb vízpotenciál jobb szárazságtűrést jelez.

4.2.7. A levélfelület fejlődésének elemzése

A levélfelület fejlődésének értékelése az egyik legfontosabb eleme a növényi fenotipizálásnak. Ez a kulcsfontosságú paraméter jellemzi a lombkorona és a légkör közötti határfelületet, amely szabályozza a fotoszintetikus aktivitást és a transzspirációs folyamatokat, és amelyet a hajtásnövekedés nyomon követésére, valamint a növényi szervezetek és a környezet közötti kölcsönhatások modellezésére használnak.

A növények vegetatív fejlődését egyszerűen a hajtáshossz magasságának mérésével (a kipattant rügytől számítva) és azoknál a szőlőknél, ahol az oldalirányú növekedés is jelentős volt, ott a szélesség együttes mérésével határoztuk meg. A méréseket összesen négy alkalommal végeztük: 2022. december 10-én, 12-én, 14-én és 18-án.

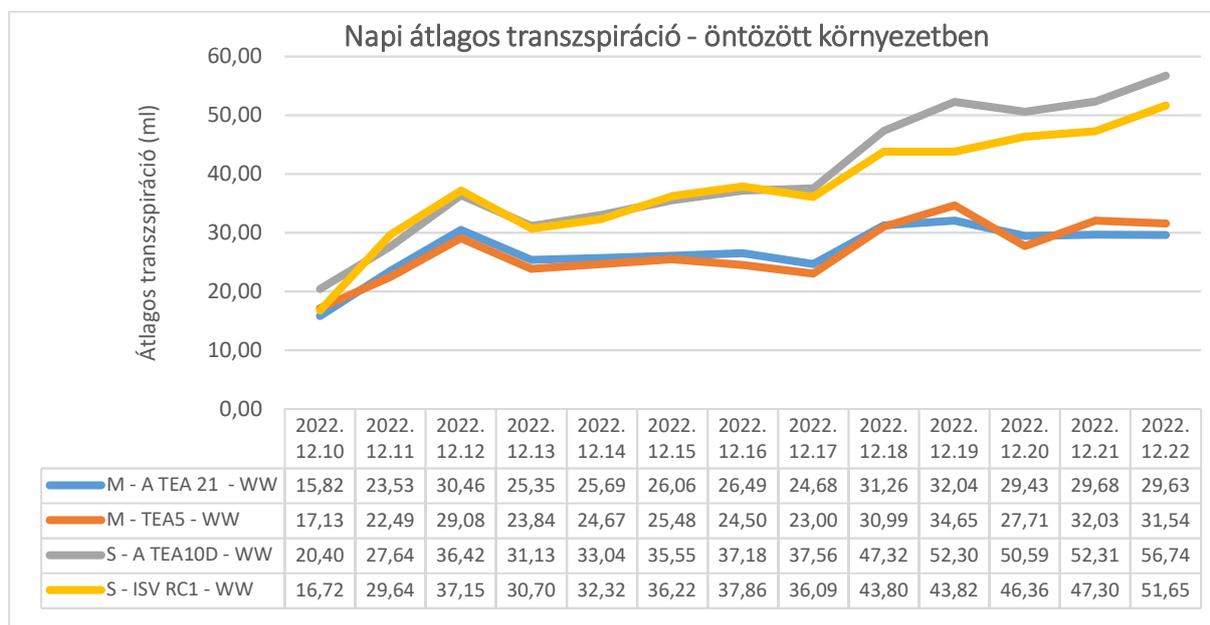
4.2.8. Statisztikai adatelemzés

Az Excel táblázatokban összegyűjtött és katalogizált adatokat R 4.2.2, RStudio 386 szoftverrel, egyváltozós varianciánálizissel (2-utas ANOVA, illetve robusztus ANOVA) elemeztük. A reziduumok normalitását (5. táblázat) a nagy mintaelemszám miatt a csúcosság ($|kurtosis| \leq 4$) és ferdeség ($|skewness| \leq 2$) alapján fogadtuk el, míg a szóráshomogenitás vizsgálatát (6. táblázat) a Levene-teszt alapján végeztük el. Az átlagos relatív klorofilltartalom, a klorofill fluoreszcencia, a levél vízpotenciál és a magasság méréseknél teljesült a szórások homogenitása, így a rájuk vonatkozó vizsgálatot ANOVA-val végeztük el. A napi átlagos transzspiráció és a sztómakonduktancia méréseknél szignifikáns volt a varianciák közötti különbség, így náluk robusztus ANOVA-t alkalmaztunk (7. táblázat). Az eredményeket akkor tekintettük szignifikánsnak, ha a p érték kisebb volt, mint 0,05. A hivatkozott táblázatok a Mellékletben találhatóak.

Az eredmények kiértékelésében a MATE Matematika és Természettudományi Alapok Intézet Alkalmazott Statisztika Tanszék munkatársa, Huszárszky Szilvia Zsuzsanna nyújtott segítséget.

5. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

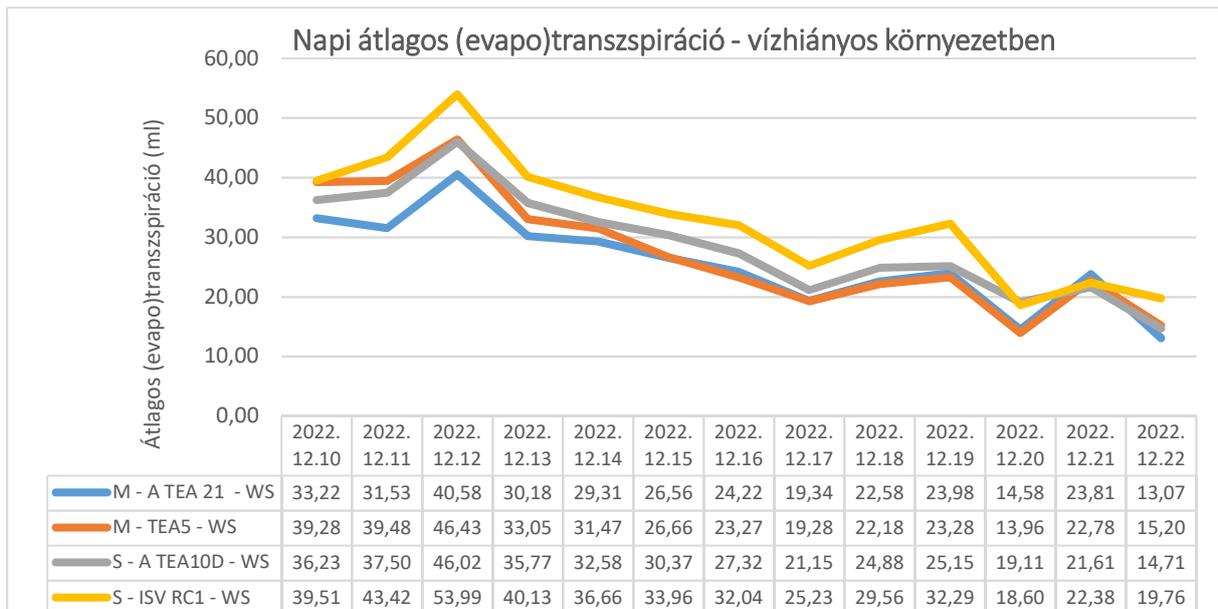
5.1. Napi átlagos napi transzspiráció



6. ábra: Napi átlagos transzspiráció alakulása jól öntözött körülmények között (WW)

Folyamatosan öntözött körülmények között az egyes klónok napi átlagos transzspirációját vizsgálva megállapítható (6. ábra), hogy a 'Sangiovese' klónok magasabb transzspirációs rátával rendelkeznek, mint a 'Montepulciano' klónok. A 'Sangiovese' ISC RC1 és Ampelos TEA 10D klónok napi átlagos transzspirációja átlagosan 10 ml-el magasabb, mint a 'Montepulciano' klónoké. A 'Sangiovese' szőlők közül is 2022. december 17-ét követően az Ampelos TEA10D klón mutatott magasabb értékeket.

A vonaldiagramon 2 csúcspont figyelhető meg: 2022. december 12-én és december 19-én, valamint 2 mélypont 2022. december 13-i és december 17-i napokon. Az első csúcspont vélhetően az intenzív hajtásnövekedés végén jelentkezik, ezt követően egy enyhe visszaesés után a 'Sangiovese' fajták napi átlagos transzspirációja enyhén emelkedik, míg a 'Montepulciano' fajták transzspirációja közel állandó szinten mozog. December 16-án kora este harmadik alkalommal kellett az üvegházban állandó, viszonylag magas páratartalom (a relatív páratartalom 39,82%) és viszonylag magas hőmérséklet (az átlaghőmérséklet 20 °C) miatt megjelenő lisztharmat ellen, valamint takácsatkák ellen védekezni. Az abiotikus stresszfaktor mellett (vízhiány) megjelentek a biotikus (lisztharmat, atkák) és az antropogén stresszorok is (fungicid, peszticid). A kártevő atkák és a kórokozó jelenléte, a levélfelületen megtapadó permetlé és a világítás lekapcsolása – függetlenül a sztómányitás és sztómazárás endogén napi ritmusától – mérsékelte a transzspirációt. December 20-án a transzspirációt két alkalommal is mértük, a mérési protokoll szerinti időben délelőtt 9:00-10:30 óra között, majd délután 15:30-18:00 óra között. Tekintettel arra, hogy a cserepes növények tömegét csak a délutáni mérést követően emeltük víz hozzáadásával 1,5 kg össztömegűre, ezért a grafikonon a délelőtt és a délután mért adatok különbségével korrigáltuk a december 21-én reggeli órákban mért napi átlagos transzspirációs értéket. Így következetesen tudtuk ábrázolni az átszivárgó víz mennyiségét, azaz a levelek transzspirációjának értékét.



7. ábra: Napi átlagos (evapo)transzspiráció alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS)

Hasonlóan a jól öntözött körülmények között nevelt gyökeres oltványokhoz, a nem öntözött gyökeres oltványok napi transzspirációja is folyamatosan emelkedett 2022. december 12-ig (7. ábra). A kísérlet első három napján még nem jelentkeztek különbségek az öntözetlen és öntözött növények napi transzspirációjában. Sőt, valamennyi kezeltlen, azaz nem öntözött klón magasabb transzspirációs értékkel bírt, összehasonlítva öntözött társaikkal. Ahogy fokozatosan csökkent a talajból szabadon felvehető vízkészlet, és ezzel párhuzamosan csökkent a cserepes növények súlya is, úgy kezdett el csökkenni a transzspirációs ráta is. Tekintettel a növények fiatal korára és viszonylagos fejletlenségére, úgy döntöttünk, hogy nem zárjuk le a műanyag zacskókba csomagolt cserepes növényeknél a zacskó száját. A mérési eredmények így együttesen mutatják a napi transzspirációt és az evaporációt, a talaj felszíni párolgását is, azaz az evapotranszspirációt.

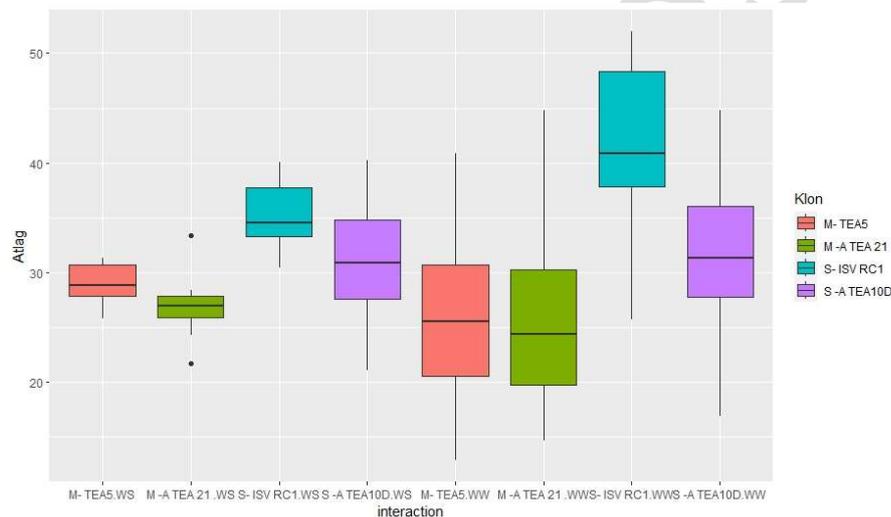
Az enyhe szárazságstressznek kitett növények esetében is megfigyelhető a vonaldiagramon két mélypont, 2022. december 17-én és 2022. december 20-án, mint ahogy azt a jól öntözött szőlőknél is láttuk. December 20-án a délutáni mérést követően megkezdtük az enyhe szárazságstressznek kitett gyökeres oltványok rekuperációját. Valamennyi cserepes növény tömegét 1500 g-ra korrigáltuk öntözéssel, így növeltük a talaj vízkapacitását. December 21-én és 22-én már folyamatosan öntöztünk valamennyi szőlőt – a cserepes oltványok súlyát öntözéssel mindkét nap továbbra is 1500 g-ra korrigáltuk. E két napon az evapotranszspirációs rátában is megmutatózó emelkedés egyértelműen az öntözésnek volt tulajdonítható.

WS körülmények között is a magasabb napi átlagos transzspirációs (és evaporációs) értékeket a 'Sangiovese' klónok mutatták, bár az első pár nap (2022. december 10-12.) a 'Montepulciano' TEA5 klónok transzspirációja magasabb volt, mint a 'Sangiovese' Ampelos TEA10D klónoké. Mind a 4 klón esetében a maximumot 2022. december 12-én mértük, ezt követően a napi értékek fokozatosan csökkentek, majd a rekuperációt követően 2022. december 21-én gyorsan telítődtek. A 'Sangiovese' ISV RC1 klónok napi transzspirációja lassabb és kiegyensúlyozottabb emelkedést ír le összehasonlítva a többi klónhoz képest. A többi három vizsgált klón transzspirációja a gravimetriás mérés szerint az öntözést követően megtorpant, sőt jelentős csökkenésbe kezdett.

A 'Montepulciano' Ampelos TEA21 klón esetében a december 22-én mért értékek alacsonyabbak voltak, mint a december 20-i, öntözés előtt mért érték (13,07 vö. 14,58). Ez mind arra utal, hogy a talaj vízzel történő gyors telítődését nem követi azonnal és egyenesen arányosan a transzspiráció napi mértékének emelkedése.

A vizsgálat utolsó napja december 22-ére esett, így sajnos már nem volt alkalmam tovább megfigyelni a feltöltődés folyamatát. Korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy a szőlő hidraulikus vezetőképességnek akár a 40%-a is helyreállhat a szárazságstressz megszűntét követő 24 órán belül. Sorrendben először a hajtások, a gyökerek, majd a levélnyelek vízvezetőképessége rendeződik, majd végül teljesen helyreáll a levelek vízpotenciálja. A levelek vízpotenciál mérésére az öntözést követően már nem került sor, így a vízpotenciál helyreállítását már nem volt alkalmam igazolni.

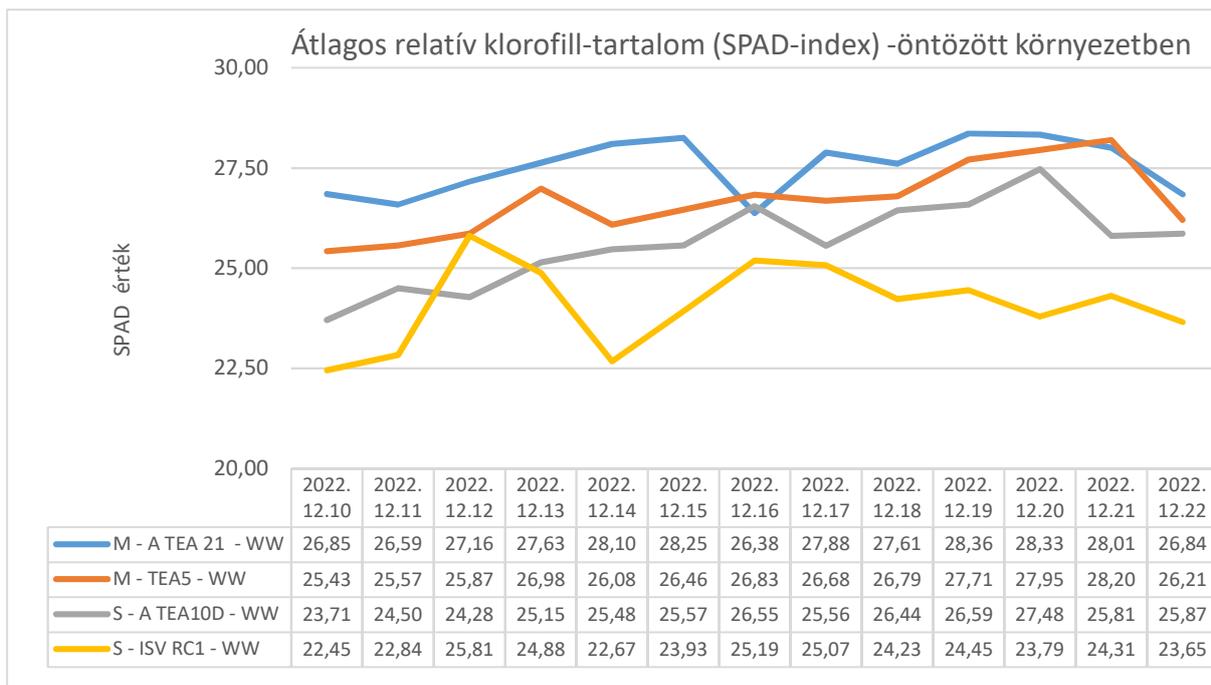
Robosztus ANOVA-t alkalmazva (klón; kezelés; klón és kezelés interakciója egyaránt $p=0.498$) megállapítottuk, hogy nem mutatható ki valamennyi csoporton belül eltérés, a napi transzspiráció értékét szignifikánsan nem befolyásolja a klón, sem az alkalmazott kezelés. Ellenben a transzspiráció napi ingadozása minden klón esetében nagyobb volt öntözött körülmények között (8. ábra).



8. ábra: Napi transzspiráció szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között

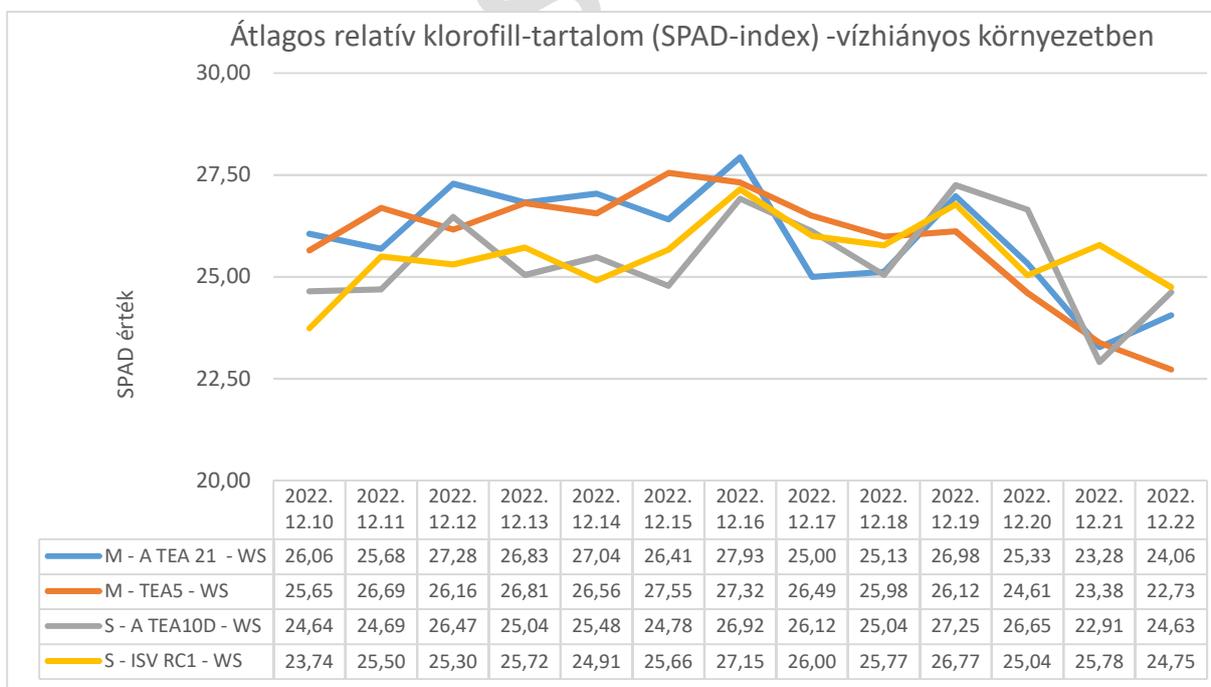
5.2. Relatív klorofilltartalom

A SPAD mutatóval a levélen áthaladt vörös és infravörös fény intenzitás arányából kalkulált relatív klorofilltartalmat vizsgáltuk. Három levél klorofillszintjét mértük meg (bazális, medián, apikális), majd az érintett szőlő klorofilltartalmát a három mérés átlagának feleltettük meg. A levelek vegetatív növekedési szakaszában a klorofilltartalom és a SPAD értékek között szoros összefüggés van, a levelek klorofilltartalmával korreláló SPAD-értékek (Yamada és Fujimara, 1991) közvetve kifejezhetik a fotoszintézis hatékonyságát az elnyelt fotoszintetikus aktív sugárzás révén. A SPAD index segítségével ellenőrizni tudtuk, hogy a szárazságstressz hogyan befolyásolta a levelek fényabszorpcióját.



9. ábra: Átlagos relatív klorofilltartalom alakulása jól öntözött körülmények között (WW)

Jól öntözött körülmények között a 'Sangiovese' és a 'Montepulciano' szőlőfajták relatív klorofilltartalma 22,45-28,33 értékek között mozogott. (9. ábra). A fajták és a klónok közül a legmagasabb SPAD értékkel, azaz a legnagyobb fotoszintetikus aktivitással a 'Montepulciano' Ampelos TEA21 klónok rendelkeztek. A klorofilltartalom legszembetűnőbb napi ingadozása a 'Sangiovese' ISV RC1 klónoknál jelentkezett, december 16-át követően egy viszonylag egyenletes lassú csökkenés figyelhető meg a SPAD értékekben.



10. ábra: Átlagos relatív klorofilltartalom alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS)

Öntözetlen körülmények között, illetve enyhe szárazságstressz hatására a 'Sangiovese' és a 'Montepulciano' szőlőfajták relatív klorofilltartalma kisebb szórású tartomány között mozgott (10. ábra), mint ahogy azt az öntözött

körülmények között nevelt klónok esetében láttuk (SPAD-WS: 22,73-27,93). Az egyes fajták és azon belül az egyes klónok is változatos SPAD-értékekkel rendelkeznek, öntözetlen körülmények között ún. legjobban teljesítő, állandó fotoszintetikus aktivitással bíró klónt a megfigyelt időszak alatt nem lehet kiemelni. Megállapítható, hogy jól öntözött és öntözetlen körülmények között mind az egyes szőlőfajták, mind azok klónjainak relatív klorofilltartalma nagyfokú variabilitást mutat. December 20-án megszüntettük az enyhe szárazságstresszt, az öntözést követő másnap a 'Sangiovese' Ampelos TEA10D és a 'Montepulciano' Ampelos TEA21 klónok SPAD értéki emelkedni kezdtek, míg a 'Montepulciano' TEA5 klónok relatív klorofilltartalma továbbra is csökkenést mutatott. Mindezekkel ellentétben a 'Sangiovese' ISV RC1 klónok fotoszintetikus aktivitása december 21-én emelkedett, majd 22-én visszaesett a december 14-én mért átlagos értékek szintjére.

Érdekesebb adatokat kapunk, ha az azonos fajták klónjait figyeljük meg, hogyan változott relatív klorofilltartalmuk öntözött és vízhiányos körülmények között. A 'Montepulciano' szőlőfajta TEA5 klónjának SPAD indexe öntözött körülmények között magasabb értéket és közel egyenletes és folyamatos növekedést mutatott, hasonlóan az Ampelos TEA21-es klónhoz (ez utóbbinál a december 16-i mért adatok esetében tapasztaltunk egyedül csökkenést a korábbi napok adataihoz viszonyítva), mint öntözetlen körülmények között. Ezzel szemben öntözetlen, illetve vízhiányos körülmények között a 'Sangiovese' klónok, közülük is az ISV RC1 klón magasabb klorofilltartalommal rendelkezett, azaz aktívabb fotoszintetikus teljesítményt nyújtott, mint öntözött körülmények között.

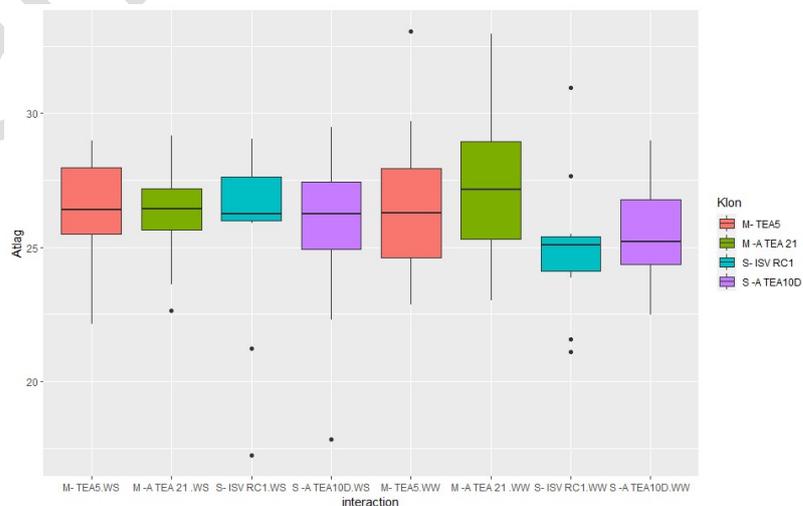
A levelek klorofilltartalmának csökkenését befolyásolja a növényfajta és a stressz foka (Arjenaki et al. 2012). Mérésével következtethetünk a szőlőnövény fiziológiai állapotára, fotoszintetikus aktivitására, 'stay-green' tulajdonságára, melyek befolyásolják a biomassza, ezen belül pedig a termés hozam mennyiségét (Bogard et al. 2011). A szárazságstressz hatására a levelek klorofilltartalmának csökkenése mellett a levélöregedés fokozódhat (Thomas és Smart, 1993). Amennyiben a levelek nem jutnak elegendő vízhez, a vízhiányt a levelek lemezei lankadással, sárgulással, majd elszáradással jelzik. Ez a szőlőnövény védekezési mechanizmusa, így képes levelei lehullatásával csökkenteni a vízleadását, és így tudja a levelek vízpotenciálját állandó szinten tartani. A vízhiányos szövetekben a fotokémiai folyamatok zavara miatt a klorofilok fotodegradációja megy végbe, ezt a folyamatot azonban különböző biokémiai, morfológiai (pl. oldalhajtások száma) és anatómiai sajátosságok mérsékelhetik (Murthy és Rajagopal, 1995).



11. ábra: Montepulciano TEA5 klónok sárguló csúcsi levelei, fonnyadó fejlettebb levelei vízhiányos környezetben

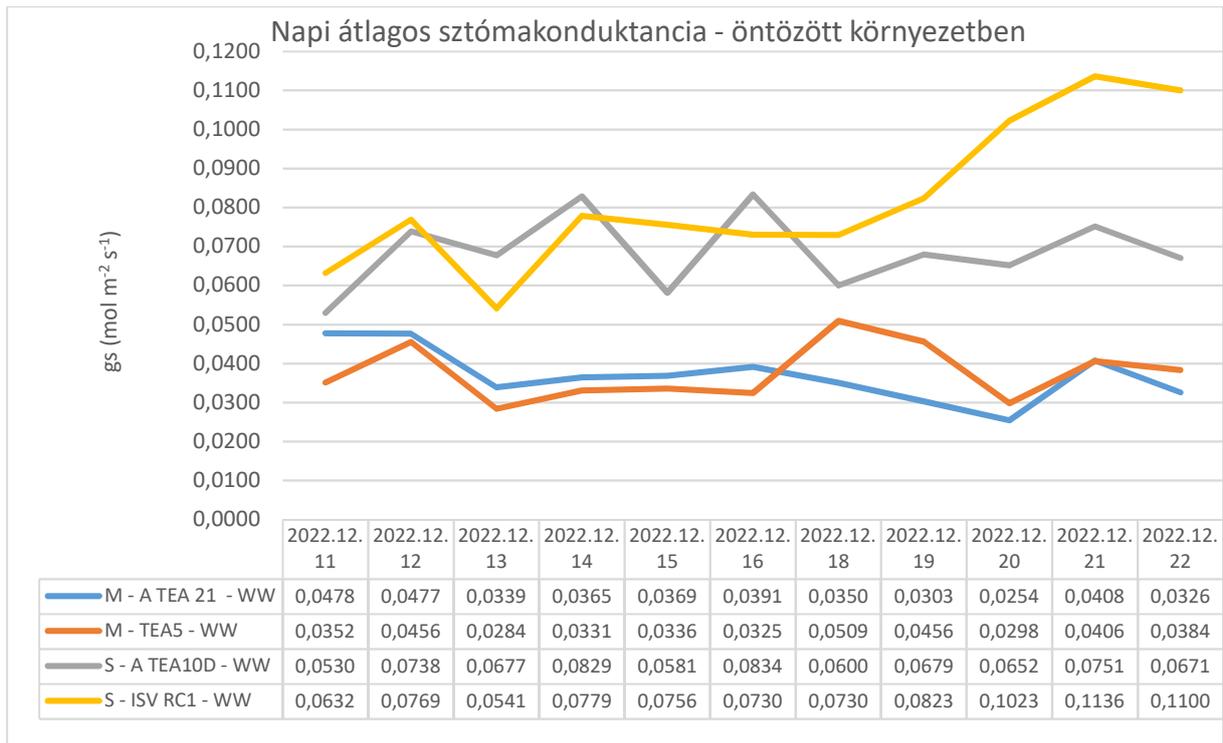
Vízhiányos környezetben nevelt 'Montepulciano' TEA5 klónok nemcsak hogy alacsonyabb klorofill-tartalommal rendelkeztek öntözött társaikhoz képest, de csak ennél a klónnál volt megfigyelhető a csúcsi levelek korai sárgulása, a kacsok lankadása, az idősebb levelek elfonnyadása, azaz a vízhiányos szövetekben a fotokémiai folyamatok zavara (11. ábra).

ANOVA-t alkalmazva (klón $p=0,173$, kezelés $p=0,693$ klón és kezelés interakciója $p=0,729$) megállapítottuk, hogy nem mutatható ki a csoportok között eltérés, a relatív klorofilltartalom értékét szignifikánsan nem befolyásolja a klón, sem az alkalmazott kezelés. A csoportok szórását a 12. ábra ismerteti.



12. ábra: Relatív klorofilltartalom szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között

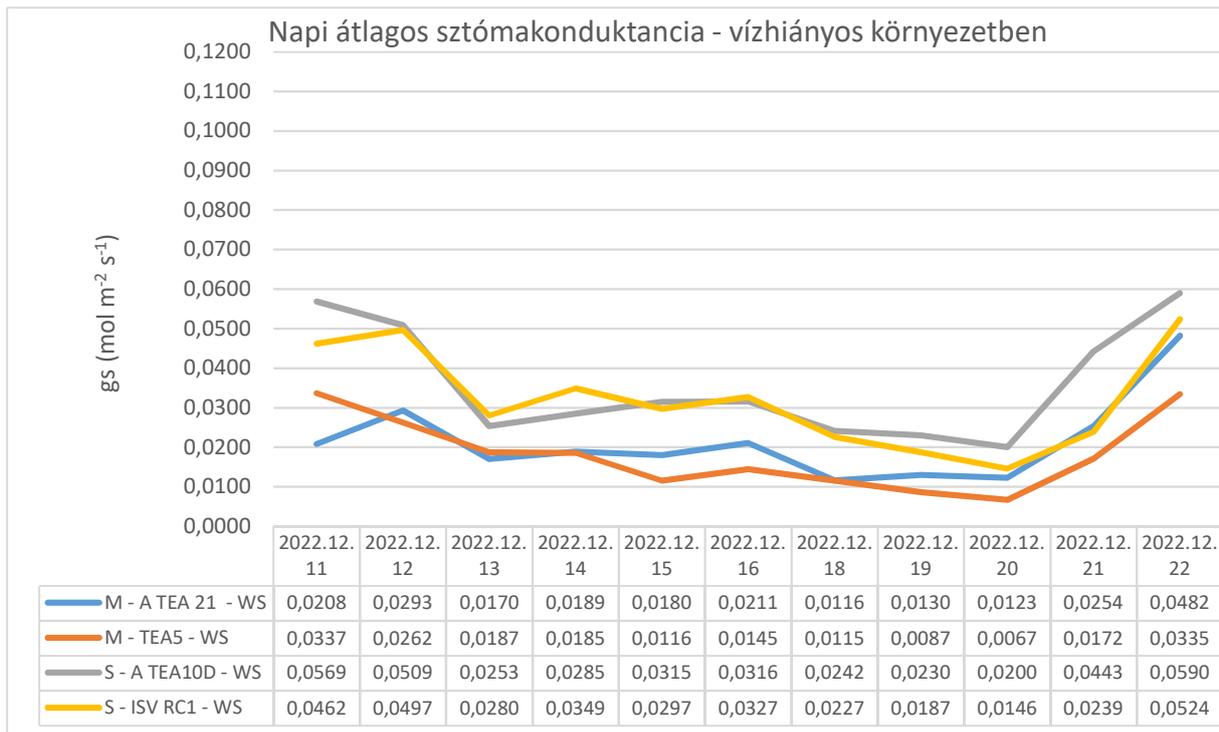
5.3. Sztómakonduktancia



13. ábra: Napi átlagos sztómakonduktancia alakulása jól öntözött körülmények között (WW)

A növények transzspirációjának jellemzésére egyik legkézenfekvőbb mutató a konduktancia, a sztómák vezetőképessége, amely a levelek egységnyi idő alatt és felületegységen át leadott víz mennyiségét jelenti. Porometriás mérésekkel a két fajta és azok klónjainak környezeti tényezők változására - jól öntözött körülmények, enyhe szárazságstressz - adott válaszreakcióját vetettük össze, a kapott eredmények a növény fiziológiai állapotára jellemző értékek.

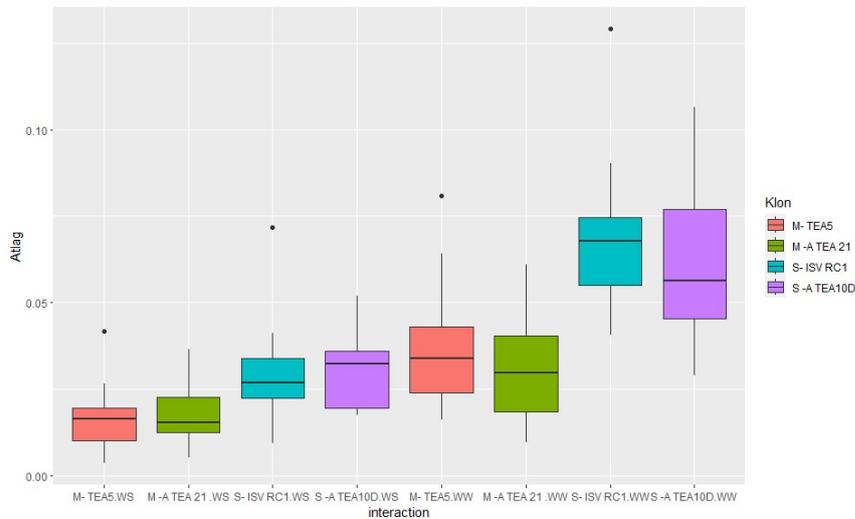
Jól öntözött körülmények között hasonlóan a gravimetriás módszerrel meghatározott napi transzspirációhoz, a 'Sangiovese' fajták sztómakonduktancia értékei magasabb, mintegy kétszer nagyobb értékeket mutattak a 'Montepulciano' fajtákkal szemben (13. ábra). A két 'Sangiovese' klón összesített átlagos sztóma-vezetőképessége $0,0752 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, míg a két 'Montepulciano' klón összesített átlagos sztóma-konduktanciája $0,0367 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A kezdeti hullámzó időszakhoz képest a 'Sangiovese' klónok közül december 14-ét követően az ISV RC1 klónok értékei mutattak egyenletes, december 18-át követően pedig emelkedő tendenciát.



14. ábra: Napi átlagos sztómakonduktancia alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS)

A 14. ábra alapján látható, hogy vízhiányos körülmények között ugyancsak magasabbnak bizonyult a 'Sangiovese' klónok sztóma-vezetőképessége a 'Montepulciano' klónokéhoz képest. A két 'Sangiovese' klón összesített átlagos sztóma-konduktanciája $0,0333 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, míg a két 'Montepulciano' klón összesített ugyanezen értékei $0,0193 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Hasonlóan a gravimetriás módszerrel meghatározott napi transzspirációt ismertető diagramhoz, a porometriás mérésnél is jól kivehető a december 12-ét követő gyors süllyedés, a talajvíz hiánya a sztómák fokozatos bezáródását okozta. December 13-át kövözően egy fokozatos, további lassú csökkenés, majd a december 20-i rekuperációt követően a mérési adatok meredek emelkedése figyelhető meg. Ahogy fokozatosan csökkent a talajból felvehető víztartalom, a növényeket enyhe szárazságstressz érte, ez megmutatkozott a csökkenő mérési adatokban is. Amikor a sztómák záródni kezdtek, ezáltal csökkentették a növényi transzspirációt, így az egységnyi idő alatt egységnyi levélfelületen leadott víz mennyisége is csökkent. Feltöltődést követően mind a négy klón sztóma-konduktanciája megduplázódott az előző napi, még vízhiányos körülmények között mért értékekhez képest, a sztómák válaszreakciói szoros összefüggést mutattak a talaj nedvesség-tartalmának emelkedésével.

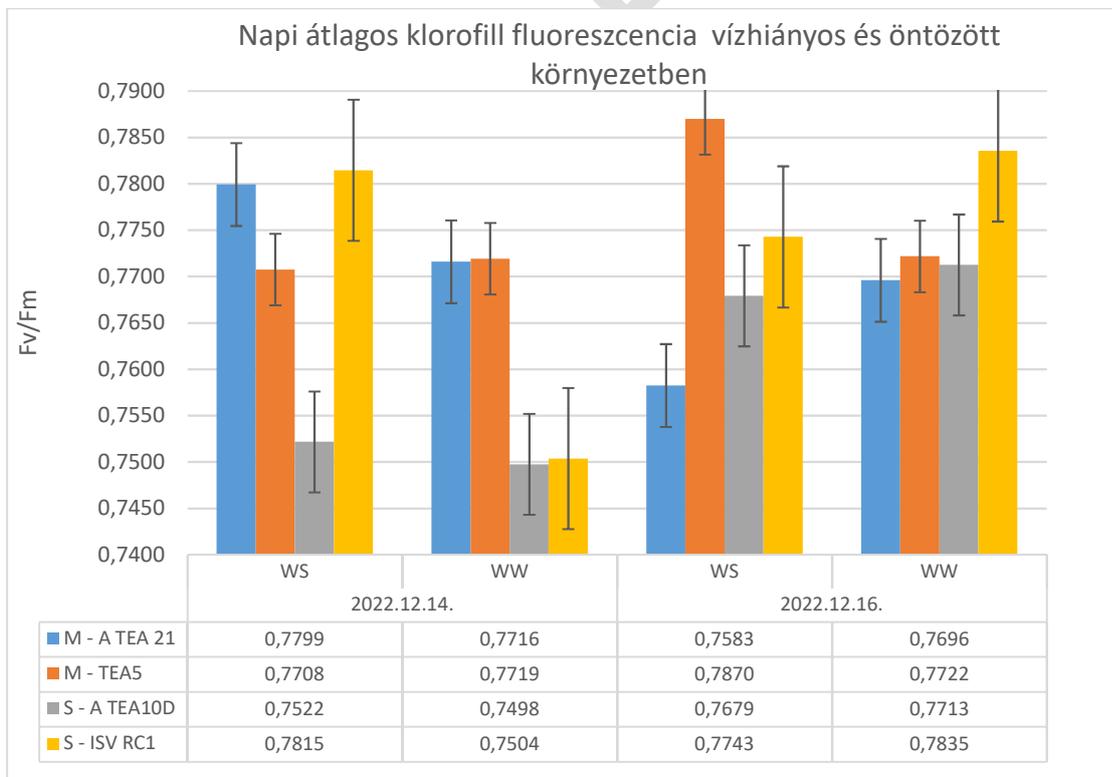
Robosztus ANOVA-t alkalmazva (klón; kezelés; klón és kezelés interakciója egyaránt $p=0,135$) megállapítottuk, hogy nem mutatható ki valamennyi csoporton belül eltérés, a sztómakonduktancia értékét szignifikánsan nem befolyásolja a klón sem az alkalmazott kezelés. Ellenben a sztómakonduktancia napi ingadozása minden klón esetében nagyobb volt öntözött körülmények között (15. ábra).



15. ábra: Napi átlagos sztómakonduktancia szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között

5.4. Klorofill fluoreszcencia

Klorofill fluoreszcencia méréseket a fotoszintézis aktivitás nyomonkövetésére mindössze két alkalommal végeztünk, 2022. december 14-én és 16-án, mikor már a szőlőnövények megfelelő vegetatív tömeggel, fejlett levelekkel rendelkeztek. A **0,79 és 0,84 közötti Fv/Fm érték** a megközelítőleg optimális érték sok növényfaj esetében, az alacsonyabb értékek a sresszállapotot jelzik.



16. ábra: Napi átlagos klorofill fluoreszcencia alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS) és jól öntözött körülmények között (WW)

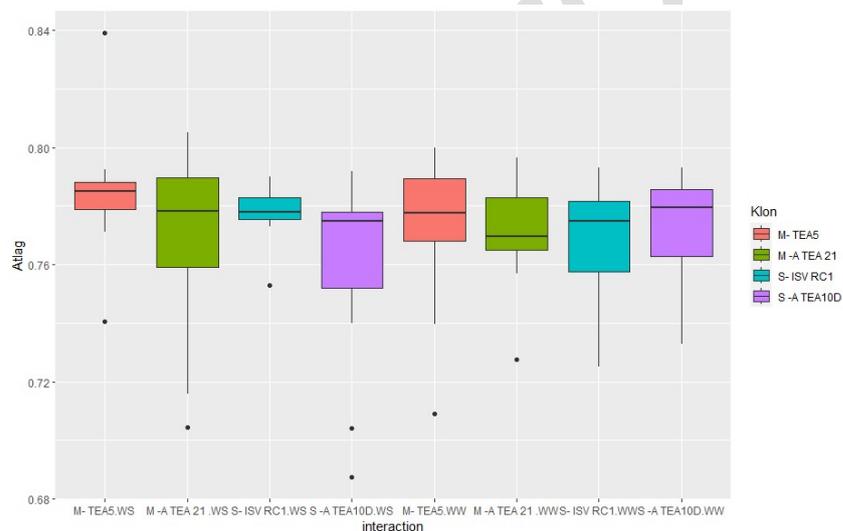
A mérési alkalmakkor nem sikerült különbséget kimutatni a jól öntözött és az öntözetlen, illetve enyhe szárazságstressznek kitett klónok klorofill fluoreszcencia értékei között (16. ábra). Jól öntözött körülmények között

a Fv/Fm értékek 0,750-0,784 között mozogtak, a legmagasabb és egyben a legnagyobb értékeket is a 'Sangiovese' ISV RC1 klónok mutatták. A 'Montepulciano' klónok Fv/Fm fluoreszcencia paraméterei szinte megegyeztek a két mérés alkalmával.

Öntözetlen körülmények között a Fv/Fm értékek 0,752-0,787 között mozogtak, azaz magasabb tartományban, mint öntözött körülmények között. Öntözetlen körülmények között, illetve enyhe szárazságstressz hatására nem volt kimutatható csökkenés az Fv/Fm fluoreszcencia paramétereknél, mindez azt jelzi, hogy a fotoszintetikus elektrontranszport folyamatok, a PS II károsodása nem észlelhető enyhe szárazságstressz esetében a vizsgált növények vegetatív fejlődési szakaszában.

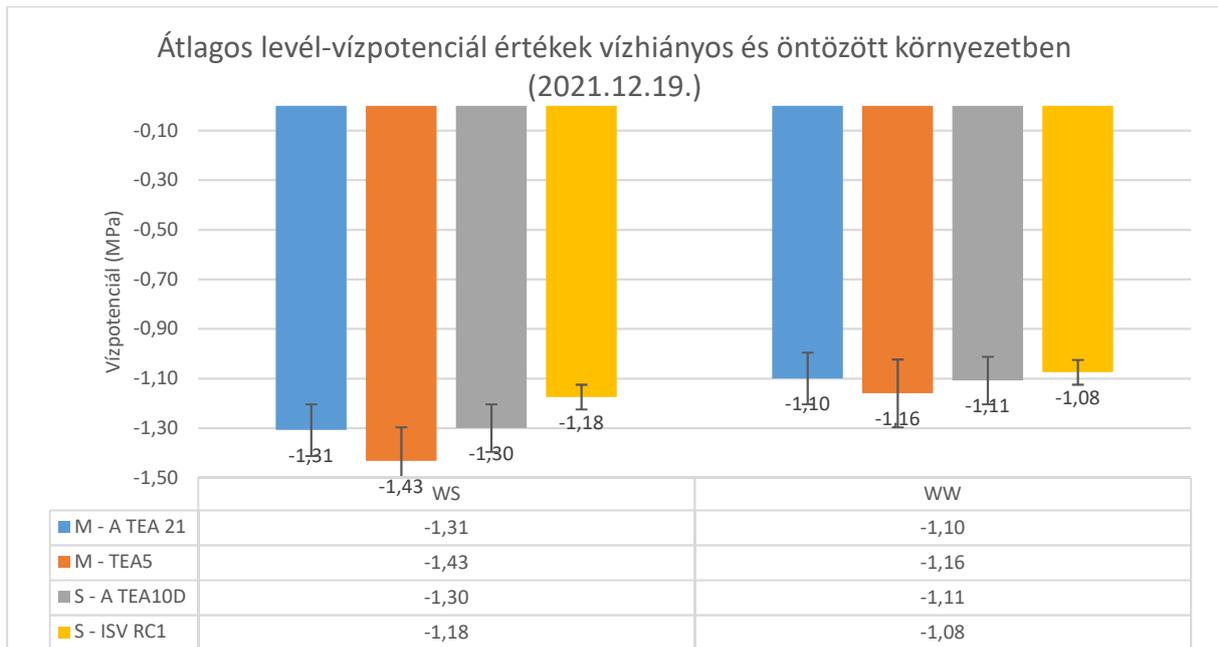
Amennyiben az azonos fajták klónjait értékeljük abból a szempontból, hogy hogyan változott Fv/Fm értékük öntözött és vízhiányos körülmények között, nagyon változatos adatokat kapunk, a mérési eredményekből összefüggéseket, következtetéseket nem tudunk levonni.

ANOVA-t alkalmazva (klón $p=0,392$, kezelés $p=0,660$, klón és kezelés interakciója $p=0,249$) megállapítottuk, hogy nem mutatható ki valamennyi csoporton belül eltérés, a klorofill fluoreszcencia értékeket szignifikánsan nem befolyásolja az alkalmazott kezelés. A csoportok szórását a 17. ábra ismerteti.



17. ábra: Klorofill fluoreszcencia szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között

5.5. Levél-vízpotenciál



18. ábra: Átlagos levél-vízpotenciál értékek alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS) és jól öntözött körülmények között (WW)

A vízpotenciál méréseket teljesen kifejlett, egészséges leveleken végeztük el egy alkalommal, 2022. december 19-én 11-13 óra között, mindösszesen 48 szőlőnövényen. A mintába minden klónból 12 darabot választottunk be, ezek közül 6-ot jól öntözött körülmények között neveltünk, míg a másik 6 enyhe szárazságstressznek volt kitéve. A nappali levél-vízpotenciál értékek a szőlő aktuális vízállapotát jelzik fokozott transzspiráció mellett, ez az érték annál inkább csökken, minél intenzívebb a növény transzspirációja. A levelek vízpotenciálja és a szárazságtűrés között összefüggés van, a nagyobb vízpotenciál érték jobb szárazságtűrést jelez. Többek között arra is kerestük a választ, hogy az egyes klónok esetében a levelek vízpotenciál értéke mennyire áll szoros kapcsolatban a sztómák záródási mértékével.

A 18. ábra szerint jól öntözött körülmények között a 'Sangiovese' ISC RC1 klónok vízpotenciál értéke volt a legmagasabb, azaz a legkevésbé negatív (-1,08 MPa), amit a 'Montepulciano' Ampelos TEA21 klónok és a 'Sangiovese' Ampelos TEA10D klónok követtek szinte azonos értékkel (-1,10 MPa és -1,11 MPa). A legalacsonyabb értékkel a Montepulciano TEA5 klónok jellemezhetők. A kontroll értékekhez viszonyítva (nappali vízpotenciál érték, ami enyhe szárazságstresszre utal -1,0 – -1,2 MPa határ között mozog) a kapott értékek magasak.

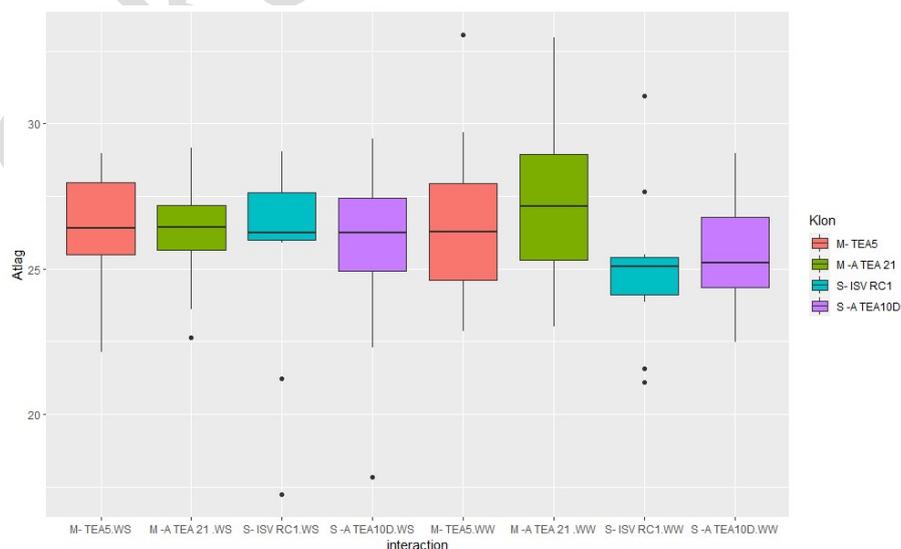
A szőlő levél-vízpotenciál értéke szárazságstressz hatására csökken. A levél-vízpotenciál értéke a hajnali órákban a legalacsonyabb, 0 MPa érték körül mozog, majd a napfelkelte utáni időszakban annak értéke folyamatosan csökken, déli és koradélutáni órákban süllyed a legalacsonyabb szintre. Általánosságban a szőlőtőkék levél-vízpotenciál értéke szárazságstressz hatására csökken, súlyos szárazságstressz hatására a levél-vízpotenciál süllyedés meredeksége növekszik, -2MPa alatt már a levelek elhalásához is vezethet.

Öntözetlen körülmények között valamennyi klón a déli órákban mért levél-vízpotenciál eredmények alapján az enyhe, illetve a közepes szárazságstressz jeleit mutatta (referencia értékek: enyhe szárazságstressz esetén: -1,0—

-1,2 MPa, közepes szárazságstressz esetén: -1,2— -1,5 MPa, 4. táblázat): a legmagasabb, azaz a legkevésbé negatív értékkel az **anizohidrikus fajták** közé tartozó 'Sangiovese' ISC RC1 klón rendelkezett (-1,175 MPa), amit hasonlóan, mint ahogy öntözött körülmények között is láttuk, a 'Sangiovese' Ampelos TEA10D (-1,30 MPa) és a Montepulciano TEA21D (-1,31 MPa) klónok követték. A legalacsonyabb nappali vízpotenciál értékkel az **izohidrikus fajták** közé sorolható 'Montepulciano' TEA5 klón rendelkezett (-1,43 MPa).

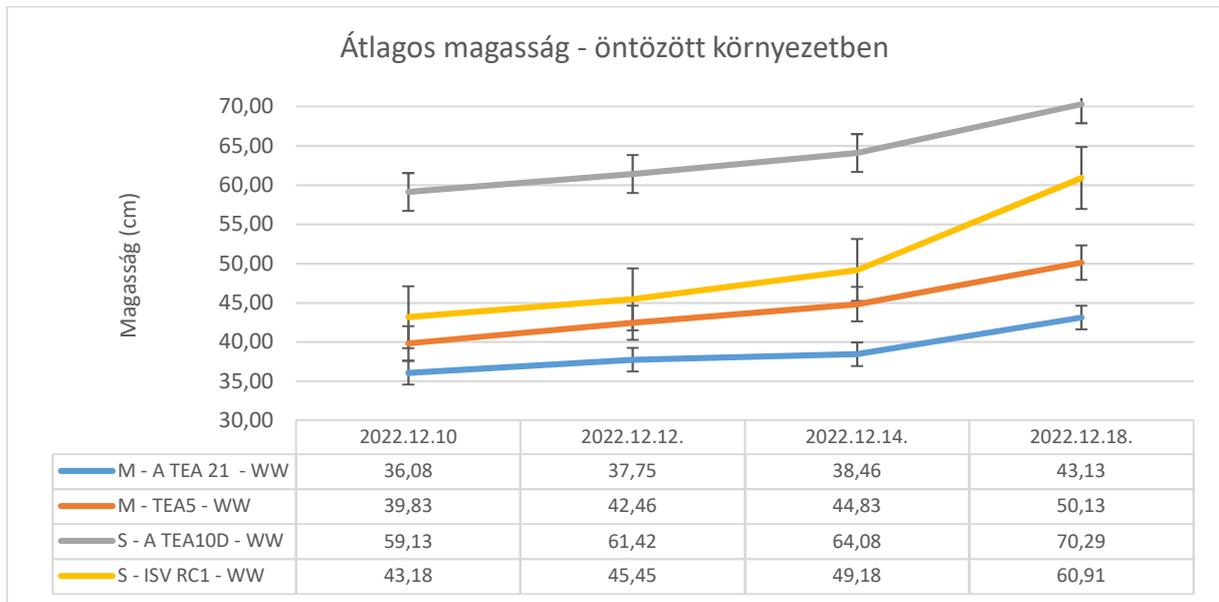
A kapott eredmények némileg ellentmondanak a szakirodalmi hivatkozásoknak, amelyek szerint a nappali levél-vízpotenciál csökkenés csak az anizohidrikus fajták (pl. 'Sangiovese') esetében következik be szárazságstressz esetén. Ezek a növények a gázcseré nyílásaik zárását korlátozottabban használják, erős szárazságstressz esetén a levél-vízpotenciáljukat elengedik, azt vízhiány esetén csökkentik. Ellentétben velük viszont az izohidrikus fajták (pl. 'Montepulciano') a talajvíz csökkenésével és sztómakonduktancia csökkenéssel párhuzamosan nem mutatnak jelentős süllyedést a levél-vízpotenciáljukban. Fontos azonban kihangsúlyozni, hogy a kísérletben kapott eredmények enyhe, illetve közepes szárazságstresszre utalnak csak, míg a szakirodalmi hivatkozások a korábbi megállapításokat erős szárazságstressz esetén fogalmazták meg. Feltételezhető, hogy vízhiányos környezetben a 'Sangiovese' klónok esetében mért vízpotenciál értéke, bár a referenciaértékek szerint enyhe szárazságstresszre utaló értékek, ezek a klónok valójában nem voltak szárazságstressznek kitéve. Ezt igazolja, hogy a vízhiányos és az öntözött körülmények között mért értékek között elenyészőek a különbségek (S-ISV RC1 WS: -1,18 MPa vö. WW:-1,08 MPa; S-ATEA10D WS:-1,3 MPa vö. WW:-1,11 MPa).

ANOVA-t alkalmazva (klón $p=0.178$, kezelés $p=0.004$, klón és kezelés interakciója $p=0.817$) megállapítottuk, hogy nem mutatható ki valamennyi csoporton belül eltérés, a levél- vízpotenciál értékét szignifikánsan nem befolyásolja a klón, de az alkalmazott kezelés igen. A Tukey-féle post hoc teszt alapján megnéztük, hogy kezelésként a klónokat párokba rendezve hol találunk szignifikáns eltéréseket a levél-vízpotenciál adatok alakulásában, de szignifikáns különbséget sem öntözetlen sem öntözött körülmények között nem tudtunk kimutatni. A csoportok szórását a 19. ábra ismerteti.



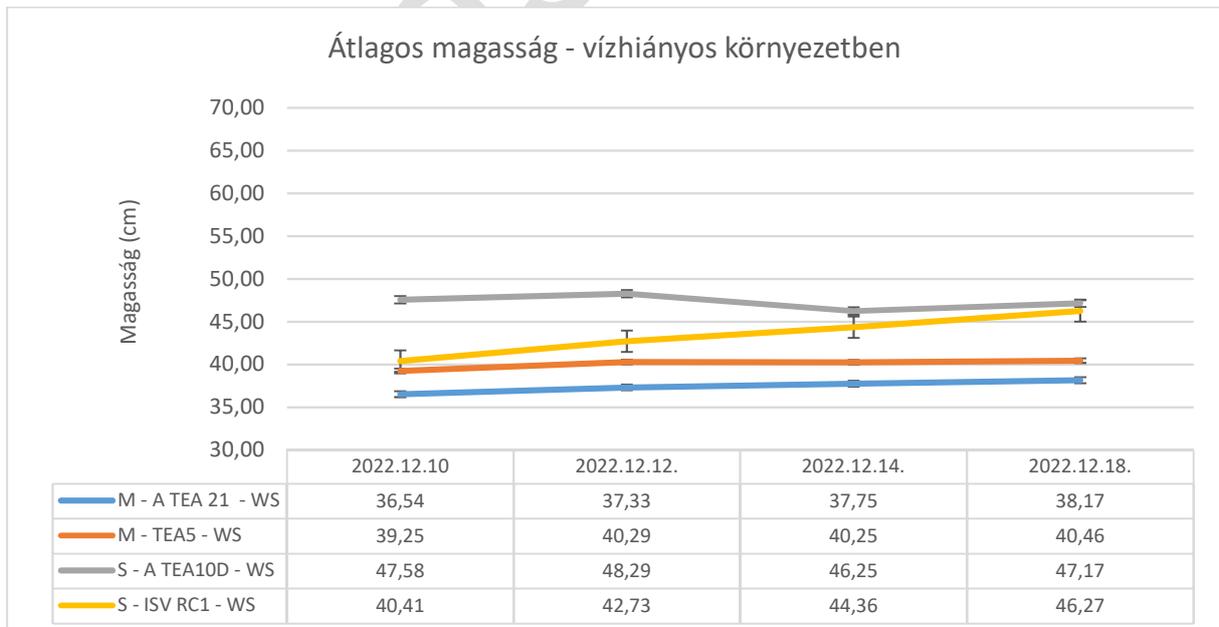
19. ábra: Levél-vízpotenciál értékek szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között

5.6. Növények magassága



20. ábra: Növények átlagos magasságának alakulása jól öntözött körülmények között (WW)

Rendszeresen öntözött körülmények között valamennyi klón vegetatív növekedése jól nyomonkövethető az átlagos magassági adatok változásában (20. ábra), 2022. december 14-ig a növekedés egyenletes mértékű, majd a 'Montepulciano' TEA5 klóntól eltekintve a többi 3 klón fejlődése meredekebb egyenessel írható le. Kiemelkedik a 'Sangiovese' Ampelos TEA10D klónok fejlődése, amelyek kezdetben 15,95 cm-el, majd a december 18-i mérés napon 9,38 cm-el nagyobb átlagos magassági értékekkel bírtak, míg a második legnagyobb növekedési erélyűek a 'Sangiovese' ISV RC1 klónok.



21. ábra: Növények átlagos magasságának alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS)

Öntözetlen, illetve vízhiányos körülmények között a 'Sangiovese' klónok növekedési erélye kiemelkedik a Montepulciano klónokéhoz képest (21. ábra). A vízhiány ellenére az idő előrehaladtával a 'Sangiovese' ISV RC1

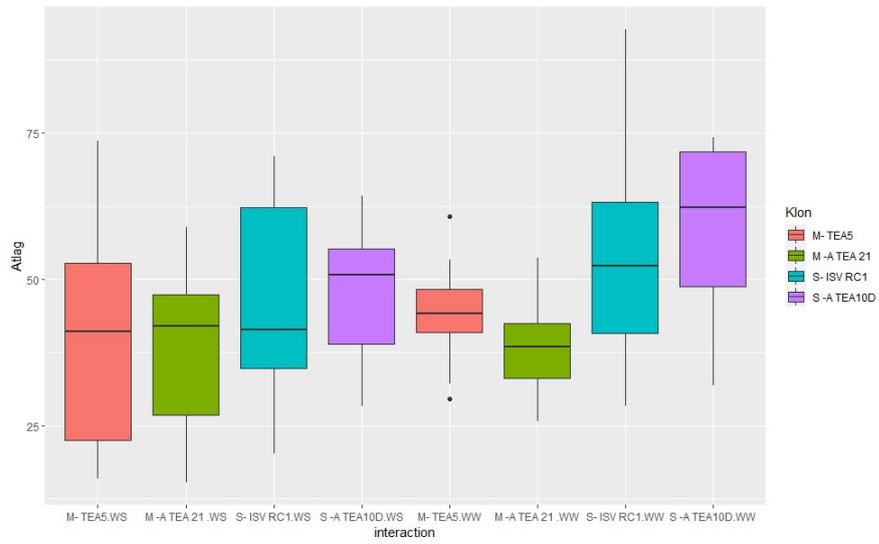
klónok folyamatosan, egyenletesen fejlődtek, míg a 'Sangiovese' Ampelos 10D klónok magassági fejlődésében 2022. december 12-14-e között csökkenés figyelhető meg, majd ezt követően enyhe emelkedés. A magassági adatok csökkenését indokolja, hogy 3 gyökeres oltvány (25WS, 26 WS, 73 WS) szárát visszavágtuk, mert az atkafertőzés következtében, a permetezést követően a fejlődésben lévő fiatal levelek elszáradtak, a náduszoknál pedig elindult a nyári rügyek kihajtása. Ennél a klónnál az atkafertőzés miatt a szárak felkopaszodtak és erőteljesen megindult az oldalhajtások fejlődése (22. ábra).



22. ábra: Sangiovese A TEA10D klónok oldalhajtásai, atkafertőzés miatt visszavágtott hajtás, száradó alapi levél

A vízhiányos környezetben mért növekedési adatok igazolták, hogy a vízhiány hatására a hajtásnövekedés lelassult (21. ábra adatai). Mérsékelt vízhiány esetén a hónaljhajtások fejlődése visszafogott, a szárazság fokozódásával a főhajtások növekedése (pl. az internódiumok és a kacsok hossza, valamint a levéllemez felületének nagysága) is mérséklődik (Ginestar et al.1998; Pellegrino et al. 2005), a sztomák záródtak.

ANOVA-t alkalmazva (klón $p=0,002$, kezelés $p=0,053$, klón és kezelés interakciója $p=0,652$) megállapítottuk, hogy nem mutatható ki valamennyi csoporton belül eltérés, a magassági értékeket szignifikánsan nem befolyásolja az alkalmazott kezelés, de a klón igen. A Tukey-féle post hoc teszt alapján megnéztük, hogy kezelésenként a klónokat párokba rendezve hol találunk szignifikáns eltéréseket a magassági adatok alakulásában. Szignifikáns különbséget öntözetlen körülmények között nem találtunk, öntözött körülmények között a Montepulciano TEA5 és Sangiovese Ampelos TEA10D, a Montepulciano A TEA21 és a Sangiovese ISV RC1, valamint a Montepulciano A TEA21 és Sangiovese Ampelos TEA10D klónok között találtunk. A csoportok szórását a 23. ábra szemlélteti.



23. ábra: Magasság szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között

Farkas Piroska

6. KÖVETKEZTETÉSEK

6.1. Izohidrikus és anizohidrikus szőlőfajták jellemző tulajdonságai vízhiányos, enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között

Vízhiányos körülmények között, enyhe szárazságstressz hatására a 'Montepulciano' és 'Sangiovese' szőlők csaknem minden mutató esetében igazolták az izohidrikus és anizohidrikus fajtákra jellemző tulajdonságokat, mindazonáltal a kísérleti eredményekben a klonális különbségek is megmutatkoztak. A 'Montepulciano' klónok, mint izohidrikus fajták pesszimista módon viselkedtek a szárazságstressz esetén, a sztómáik fokozottabb zárásával csökkentették **transzspirációs rátájukat** (7. ábra), **vegetatív növekedésük** visszafogottabbá vált (21. ábra). A magasságbeli különbségek mellett egyéb fejlődésbeli különbségeket is tapasztaltunk. A két 'Montepulciano' klón közül a 'Montepulciano' TEA5 klónok esetében volt megfigyelhető a csúcsi levelek korai sárgulása, a kacsok lankadása, az idősebb levelek elfonnyadása, ami a vízhiányos szövetekben a fotokémiai folyamatok zavarát jelzi.

Szakirodalmi hivatkozások, korábbi kísérleti eredmények szerint az izohidrikus viselkedést követő fajták **levél-vízpotenciál** értéküket relatív konstans módon fenntartják, ezzel szemben a 'Montepulciano' fajtáknál csökkenést tapasztaltunk. A 'Montepulciano' TEA5 klónok levél-vízpotenciál mértéke 23%-kal csökkent vízhiányos környezetben, összehasonlítva az öntözött körülmények között nevelt azonos klónokkal, ugyanígy a 'Montepulciano' Ampelos TEA21 klónoknál 19%-os különbség mutatkozott (18. ábra).

Ezzel szemben a 'Sangiovese' klónok vízhiányos környezetben az anizohidrikus fajtákra jellemző módon optimista, szinte már „pazarló” stratégiát követve reagáltak a talaj csökkenő vízkapacitására. Gázcsereenyílásukat korlátozottabban zárták, napi transzspirációs rátájuk kisebb mértékben csökkent összehasonlítva a 'Montepulciano' klónokéval (7. ábra). Az anizohidrikus 'Sangiovese' klónok esetében is tapasztaltuk a nappali levél-vízpotenciál csökkenést enyhe szárazságstressz esetén, a 'Sangiovese' ISV RC1 esetében 9,2%, a 'Sangiovese' Ampelos TEA10D esetében 17,11% volt a csökkenés mértéke, viszonyítva a jól öntözött körülmények között nevelt klónok értékeihez (18. ábra).

A **sztómakonduktancia** értékekre vonatkozó megállapításokat kísérleti eredményeink igazolták: a 14. ábra szerint látható, hogy vízhiányos körülmények között a 'Sangiovese' klónok sztomatikus vezetőképessége (g_s) magasabbnak bizonyult ($0,0333 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a 'Montepulciano' klónokéhoz képest ($0,0193 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). A 'Montepulciano' klónok 0-hoz közeli g_s értéke erős sztómazáródást jelez. Az izohidrikus fajták vízfelhasználását a fajtára jellemző sztómazárási képesség szabályozza, ez egyben a fajta szárazságtűrőképességét is jelöli. A sztómák szinte teljes zárása nagy ellenállást képez a talaj-növény-levegő vízáramlási rendszerben. Ez a stratégia biztosítja a növény víztartalékolását, a talajvíztartalékok csökkentett felhasználását és erős szárazságstressz esetén a növény túlélését (Teszlák, 2008). Vízhiányos környezetben a legalacsonyabb nappali levél-vízpotenciál értéket ($\Psi_{MD} = -1,43 \text{ MPa}$) és a legalacsonyabb sztómakonduktanciát ($g_s = 0,0177 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a 'Montepulciano' TEA5 klónnál mértünk. A klón vízfelhasználását aktív sztómazárási mechanizmus szabályozza, amely jelentős szerepet tölthet be a klón szárazságtűrésében.

Öntözetlen körülmények között az egyes szőlőfajták és azok klónjainak **relatív klorofilltartalma** között nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget, a fajták és a klónok egyaránt nagyfokú variabilitást mutattak (10. ábra). Az azonos fajták klónjainak relatív klorofilltartalmát vizsgálva öntözött és vízhiányos körülmények között megállapítottuk, hogy a 'Montepulciano' klónok SPAD indexe öntözött körülmények között magasabb értéket és közel egyenletes és folyamatos növekedést mutatott, mint öntözetlen körülmények között. A 'Sangiovese' ISV RC1 klónok szélsőséges adatokat mutattak, öntözetlen körülmények között magasabb klorofilltartalommal rendelkeztek (9. ábra, 10. ábra), azaz aktívabb fotoszintetikus teljesítményt nyújtottak, mint öntözött körülmények között.

Hasonló eredményeket kaptunk a **klorofill fluoreszcencia** méréseknél is, öntözetlen körülmények között, illetve enyhe szárazságstressz hatására nem volt kimutatható csökkenés az Fv/Fm fluoreszcencia paramétereinél. Az azonos fajták klónjainak Fv/Fm értékét vizsgálva öntözött és vízhiányos körülmények között nagyon változatos adatokat kapunk, a mérési eredményekből összefüggéseket, következtetéseket nem tudunk levonni (16. ábra). De az megállapítható, hogy a kapott klorofill fluoreszcencia értékek mindig az optimálisnak tekinthető 0,79 és 0,84 közötti Fv/Fm értéktartomány alsó értékéhez közelítettek, amely a stressz hiányára vagy annak csak enyhe jelenlétére utal.

6.2. Szárazságstressz megszűnése után a fajták és klónjaik feltöltődése

2022. december 20-án a délutáni, kora esti órákban megkezdtük az enyhe szárazságstressznek kitett gyökeres oltványok rekuperációját. A korábban több napig vízhiányos körülmények között tartott, majd öntözött növények viselkedését, azon belül is az átlagos evapotranszspiráció, a relatív klorofilltartalom és a sztómakonduktancia alakulását, 2 napon át figyelhettük meg.

Mind a 'Montepulciano', mind a 'Sangiovese' cserepes növények kiszáradt talaja gyorsan telítődött vízzel, átlagosan 450,65 ml víz hozzáadásával hoztuk 1500 g súlyállandóra a gyökeres oltványokat. A december 21-én és 22-én az evapotranszspirációs rátában megmutatkozó emelkedés egyértelműen az öntözésnek volt tulajdonítható. A vizsgált klónok közül a 'Sangiovese' ISV RC1 klónok napi transzspirációja lassabb és kiegyensúlyozottabb emelkedést írt le a többi klónhoz viszonyítva. A többi három vizsgált klón transzspirációja a gravimetriás mérés szerint az öntözést követően megtorpant, sőt jelentős csökkenésbe kezdett (7. ábra). Ez arra utal, hogy a 'Sangiovese' ISV RC1 klón a vízhiány, illetve a vízhiányt követő kedvező vízellátás hatására gyorsan képes változtatni a párologtatás intenzitásán. Ellentétben a többi három vizsgált klónnal, ahol a talaj vízzel történő gyors telítődését nem követi azonnal és egyenesen arányosan a transzspiráció napi mértékének emelkedése.

Az enyhe szárazságstressz megszüntetését követően a 'Sangiovese' Ampelos TEA10D és a 'Montepulciano' Ampelos TEA21 klónok SPAD értéki emelkedni kezdtek, míg a 'Montepulciano' TEA5 klónok relatív klorofilltartalma továbbra is csökkenést mutatott. A 'Sangiovese' ISV RC1 klónok fotoszintetikus aktivitása a feltöltést követő első nap emelkedett, majd másnap visszaesett a december 14-én mért átlagos értékek szintjére (10. ábra). Ahogy már 6.1. alfejezetben is láthattuk, a 'Sangiovese' ISV RC1 klónok relatív klorofilltartalom változása nemcsak az öntözött és az öntözetlen környezetben vizsgált összefüggések tekintetében mutatott ellentmondásos értéket, hanem a rekuperáció időszakában is.

Feltöltődést követően mind a négy klón sztóma-konduktanciája megduplázódott az előző napi, még vízhiányos körülmények között mért értékekhez képest, a sztómák válaszreakciói szoros összefüggést mutattak a talaj nedvesség-tartalmának emelkedésével (14. ábra). A 'Sangiovese' klónok gázcserenyílásai aktívabban működtek vízhiányos környezetben, nem záródtak be olyan mértékben, mint a 'Montepulciano' klónoké, ezért az enyhe szárazságstressz megszűnését követően vezetőképességük alacsonyabb mértékű emelkedést mutatott. Összesítve a feltöltődés időszakában a 'Montepulciano' klónok átlagos sztómakonduktancia változását az háromszor nagyobb mértékűnek bizonyult a december 20-i adatokhoz viszonyítva, míg a 'Sangiovese' klónok sztómakonduktancia változása 2,5x-e volt a december 20-án mért értékeknek. Ez azt bizonyítja, hogy a 'Montepulciano' fajta sztómái nagyobb fokú érzékenységgel rendelkeznek, mint az anizohidrikus 'Sangiovese' fajta. Nemcsak a szárazságstressz hatására jelentkező vízhiányra reagálnak érzékenyebben az izohidrikus 'Montepulciano' fajta sztómái, hanem a vízhiányt követő kedvező vízellátásra is. A feltöltődést követően a sztóma-konduktanciában bekövetkező változás hátterében a rugalmas fotoszintetikus intenzitást szabályozó képesség áll.

Érdeemes összevetni a rekuperációt követően a napi átlagos transzspiráció és a sztómakonduktancia mért adatait. A rekuperációt követően valamennyi cserepes növény talaja gyorsan telítődött vízzel, de a vizsgált időszakban a napi átlagos transzspirációnak emelkedése egyedül a 'Sangiovese' ISV RC1 klónok esetében volt kimutatható gravimetriás módszerrel. A többi három klón transzspirációja az öntözést követően megtorpant, sőt csökkenni kezdett. A porometriás méréssel kapott eredmények azonban valamennyi klón esetében igazolták az egységnyi idő alatt egységnyi levélfelületen leadott víz mennyiségének emelkedését. Lineáris összefüggés a szárazságstressz megszűnését követően a sztómakonduktancia mértékének emelkedése és napi átlagos transzspiráció emelkedése között egyedül a 'Sangiovese' ISV RC1 klónok esetében volt kimutatható.

Igaz, hogy messzemenő következtetésekre a vízzel való telítődést követő két nap vizsgálatai nem adnak megfelelő alapot.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

Az ENSZ Éghajlatváltozási Kormányközi Testülete (IPCC) értékelő jelentésében már 2001-ben felhívta a politikai döntéshozók figyelmét a klímaváltozás aggasztó, valamint a szélsőséges éghajlati jelenségek hatásaira. A kontinensek mérsékelt övi része felett a szárazföldön szinte mindenhol magasabb maximumhőmérsékletekre, több meleg napra és hőhullámra kell felkészülni, ami a szőlőtermesztés esetében a szőlőfűrtök száradását és a lombkorona perzselődését, a korai termésérést, a szüreti időszak előre tolódását, az érett termés sav-cukor arányának felborulását, a tanninok és az antocianinok fejlődésének, valamint a termés károsodásának kockázatát vetíti elő. A melegebb szőlőtermelő vidékeken a nappali és éjszakai hőmérséklet ingadozások minimálisra csökkenése a frissesség érzetet, az íz- és aromaanyagok fejlődését korlátozza. A szárazföldön jellemző magasabb minimumhőmérséklet, a kevesebb hideg és fagyos nap, illetve lehülési hullám az egyes kártevők elszaporodását, a téli fagyok elmaradásával azok sikeres áttelelését, és későbbi aktivitását vetíti előre. Mindamelllett délről újabb kártevők jelennek meg, amely komoly kihívást jelent növényvédelmi szempontból. A több, egyenetlen eloszlású és intenzív csapadékkal járó esemény növekvő talajeróziót, a termőtalajréteg elmosódását, földcsuszamlásokat okoz. A növekvő nyári szárazság és a mérsékelt szélességeken az aszály kockázatának növekedése mellett csökkenő terméshozamra, és csökkenő mennyiségű, minőségű vízellátásra kell felkészülniük a szőlő- és borászati ágazat szereplőinek. A szőlőtermesztők számára elkerülhetetlen az éghajlatváltozáshoz való alkalmazkodás szempontjából "érdekes fajták" kísérleti jellegű telepítése, mediterrán vagy melegkedvelő szőlőfajták adott borvidék adottságaihoz való igazítása.

A szőlő alapvetően szárazságkerülő faj, de az egyes fajták szárazságtűrő képessége között határozott különbségek tapasztalhatók. Simoneau és munkatársai (2017) szerint azok a fajták termeszthetők sikeresebben a gyakoribb, súlyosabb, illetve hosszabban tartó aszályos időszakok által veszélyeztetett termőhelyeken, amelyek a talaj nedvességtartalmának csökkenése esetében a gázcsere nyílásaik korai bezárásával képesek stabilan fenntartani a levelek vízpotenciálját. Kísérleti eredményeink igazolták, hogy enyhe szárazságstressz esetén a 'Montepulciano' klónok a szőlőmáik fokozottabb zárásával csökkentették transzspirációs rátájukat és a vegetatív növekedésük is visszafogottabbá vált. A konzervatív, takarékos stratégia ára viszont kevesebb CO₂ hasznosítás, és a fotoszintézis csökkenése. A vízhiány megszűnését követően a 'Montepulciano' klónok szőlőmái gyorsan nyitódtak, amely az átlagos szőlőmákonduktancia növekedésében volt tetten érhető. A szőlőmákonduktancia változás hátterében feltehetően a rugalmas fotoszintetikus intenzitást szabályozó képesség áll. A szárazságstresszre adott válaszreakciót minősítő, a stressztűrés mértékét jelző olyan mutatók, mint az evapotranszspiráció és a szőlőmákonduktancia esetében a fajta klónjai csaknem azonos értékeket vettek fel, de a szárazságstressz megszűnését követően a 'Montepulciano' TEA5 klónok relatív klorofilltartalma továbbra is csökkent. Izohidrikus viselkedése ellenére ennél a klónnál figyeltük meg a levelek klorofilltartalmának csökkenése mellett a levélöregedés fokozódását, a kifejtettebb levelek lankadását, sárgulását majd elszáradását.

A mérsékelt és rövidebb ideig tartó aszályos időszakok által veszélyeztetett termőhelyeken azok az anizohidrikus növények is sikerrel termeszthetők, amelyek gázcsere nyílásai a talaj nedvességhiányának növekedése esetében is nyitottak maradnak, és a levelek vízpotenciáljának csökkenése árán is törekednek

fenntartani a transzspiráció, illetve a fotoszintézis intenzitását (Chaves et al. 2010). Vízhiányos környezetben tanúsított viselkedése alapján nemcsak a vizsgált 'Sangiovese' fajták, hanem mind a négy klón közül kiemelkedett a 'Sangiovese' ISV RC1 klón. Vízhiányos környezetben ez a klón mutatta a legintenzívebb vegetatív növekedést, evapotranszspirációs rátája a vizsgált időszakban a legmagasabb volt, továbbá anizohidrikus fajtajegyek ellenére levél-vízpotenciál értéke a legkevésbé volt negatív. Szembetűnő volt a 'Sangiovese' ISV RC1 klón sztómakonduktanciájának napi ingadozása, valamint megfigyelhető volt a mért relatív klorofilltartalom értékek alapján, hogy nem egyenletes fotoszintetikus aktivitással rendelkezett.

A kísérleti elrendezés és a kezelésmód megváltoztatása miatt az eredetileg tervezett 18 napos megfigyelési időszak 13-ra csökkent, ezen időszak alatt méréseinkkel nem tudtunk szignifikáns eltéréseket kimutatni enyhe szárazságstressz hatására a kísérletbe bevont fajták és azok klónjai részéről mutatott különböző fiziológiai és morfológiai reakciók tekintetében.

A folytatás lehetősége azonban nem kizárt, az üvegházi kísérletek után az eddigi tapasztalatokkal felvértezve és okulva az elkövetett hibákból, szabadföldi körülmények között szívesen vizsgálnám tovább a szőlőfajták vízstresszre adott válaszreakciót. A sztomatikus szabályozás és a fotoszintetikus kapacitás mellett olyan integrált megközelítésben, amely esetleg kiterjed az ABA szabályozás hátterének, az aquaporinok és levélmorfológiai vizsgálatokra is.

8. IRODALOMJEGYZÉK

- Alem, H., Rigou, P., Schneider, R., Ojeda, H., Torregrosa, L. 2019. Impact of agronomic practices on grape aroma composition: a review. In: Journal of the Science of Food and Agriculture. 99. évf., 3. sz., p. 975-985. <https://doi.org/10.1002/jsfa.9327>
- Allaga J. 2014. A növények vízgazdálkodása. In: Allaga J.; Bódis J. Növénytan-Növényélettan. Egyetemi jegyzet, Kaposvári Egyetem, Pannon Egyetem, Szegedi Gabonakutató Nonprofit Kft. p. 93-112.
- Alleweldt, G., Dettweiler-Münch, E. 1992. The Genetic Resources of Vitis. Genetic and geographic origin of grape cultivars, their prime names and synonyms. Part I. Institut für Rebenzüchtung Geilweilerhof.
- Arjenaki, F.G., Jabbari, R., Morshedi, A. 2012. Evaluation of drought stress on relative water content, chlorophyll content and mineral elements of wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. In: International Journal of Agriculture and Crop Sciences. 4. évf., 11. sz. p.726-729.
- Bányai J. 2017. A szárazságstressz morfológiai, fiziológiai és termésbiológiai hatásának tanulmányozása durumbúzában. Doktori (PhD) értekezés, Szent István Egyetem, Martonvásár.
- Bartlett, M.K., Sinclair, G. 2021. Temperature and evaporative demand drive variation in stomatal and hydraulic traits across grape cultivars. In: Journal of Experimental Botany. 72. évf., 5. sz., p. 1995–2009.
- Bényei F., Lőrincz A., Szendrődy Gy., Sz. Nagy L., Zanathy G. 2011. Szőlőtermesztés. Budapest. Mezőgazda Kiadó.
- Blum, A. 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. In: Plant Growth Regulation 20. évf., p.135-148.
- Bota, J., Flexas, J., Medrano, H. 2001. Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars. In: Annals of Applied Biology. 138 évf., 3. sz., p. 353–361.
- Bota, J., Tomás, M., Flexas, J., Medrano, H., Escalona, J.M. 2016. Differences among grapevine cultivars in their stomatal behavior and water use efficiency under progressive water stress. In: Agricultural Water Management. 164. évf., 1. sz., p. 91–99.
- Boyer, J.S. 1967. Leaf water potentials measured with a pressure chamber. In: Plant Physiology 42. évf., 1. sz., p. 133-137. <https://doi.org/10.1104/pp.42.1.133>
- Buckley, T.N.; Mott. K.A.; Farquhar, G.D. 2003. A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance. In: Plant, cell and environment. 26: évf., 10. sz., p. 1767-1785.
- Buesa, I., Escalona, J.M., Tortosa, I., Marín, D., Loidi, M., Santesteban, L.G., Cyril Douthe, C., Medrano, H. 2021. Intracultivar genetic diversity in grapevine: Water use efficiency variability within cv. Grenache. In: Physiologia Plantarum, 173. évf. 4. sz., p. 2226–2237. <https://doi.org/10.1111/ppl.13573>
- Buesa, I., Pérez, D., Castel, J., Intrigliolo, D.S., Castel, J.R. 2017. Effect of deficit irrigation on vine performance and grape composition of *Vitis vinifera* L. cv. Muscat of Alexandria. In: Australian Journal of Grape and Wine Research. 23. évf., 2. sz, p. 251–259.
- Chalmers, Y.M. 2007. Influence of sustained deficit irrigation on physiology and phenolic compounds in winegrapes and wine. PhD thesis, Adelaide University, Australia. <https://digital.library.adelaide.edu.au/dspace/bitstream/2440/50101/8/02whole.pdf>
- Chaves, M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P., Osorio, M. L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. In: Annals of Botany. 89. évf., 7. sz., p. 907-916. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf105>
- Chaves, M.; Maroco, J., Pereira, J.S. 2003. Understanding plant response to drought-from genes to the whole plant. In: Functional plant biology. 30. évf.,3. sz. p. 239-264.
- Chaves, M.; Zarrouk, O.; Francisco, R.; Costa, J.M.; Santos, T.; Regalado, A.P.; Rodrigues, M.L.; Lopes, C.M. 2010. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. In: Annals of botany. 105. évf., 5. sz. p. 661–676.

- Chouzouri, A.; Schultz, H.R. 2005. Hydraulic anatomy, cavitation susceptibility and gas-exchange of several grapevine cultivars of different geographic origin. In: Acta Horticulturae. 689. évf. 38. sz., p. 325-331.
- Cochard, H.; Coll, L.; Le Roux, X.; Améglio, T. 2002. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in Walnut. In: Plant physiology. 128. évf., 1. sz., p. 282-290.
- Collins, M. J.; Fuentes, S.; Barlow E. W. R. 2010. Partial rootzone drying and deficit irrigation increase stomatal sensitivity to vapour pressure deficit in anisohydric grapevines. In: Functional Plant Biology. 37. évf., 2. sz., p.128–138.
- Cooley, N.M., Clingeleffer, P.R., Walker, R.R. 2017. Effect of water deficits and season on berry development and composition of Cabernet-Sauvignon (*Vitis vinifera* L.) grown in a hot climate. In: Australian Journal of Grape and Wine Research. 23. évf., 2. sz., p. 260-272. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12274>
- CoupeL-Ledru, A., Lebon, E., Christophe, A., Doligez, A., Cabrera-Bosquet, L., Péchier, P., Hamard, P., This, P., Simonneau, T., 2014. Genetic variation in a grapevine progeny (*Vitis vinifera* L. cvs Grenache x Syrah) reveals inconsistencies between maintenance of daytime leaf water potential and response of transpiration rate under drought. In: Journal of Experimental Botany. 65. évf., 21. sz. p. 6205–6218.
- Cruiziat, P.; Cochard, H.; Améglio, T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. In: Annals of Forest Science. 59. évf., 7. sz., p. 723-752.
- Cseuz L., Pauk J. 2004. Az őszi búza nemesítése szárazságtűrésre a szegedi Gabonatermesztési Kutató Kht-ban. In: Mag Kutatás, Fejlesztés és Környezet. 18. évf., 3. sz., p. 15-22.
- Dal Santo, S., Palliotti, A., Zenoni, S., Torielli, G.B., Fasoli, M., Paci, P., Tombesi, S., Frioni, T., Silvestroni, O., Bellincontro, A., d’Onofrio, C., Matarese, F., Gatti, M., Stefano Poni, S., Pezzotti, M. 2016. Distinct transcriptome responses to water limitation in isohydric and anisohydric grapevine cultivars. In: BMC Genomics. 17. évf., 815. p. 1-19. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3136-x>
- Daszkowska-Golec, A, Szarejko, I. 2013. Open or close the gate - stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. In: Frontiers in Plant Science. 4. évf. 138. cikk, p. 1-16.
- Dayer, S., Pena, J.P., Gindro, K., Torregrosa, L., Voinesco, F., Martinez, L., Pietro, J.A., Zufferey, V. 2017. Changes in leaf stomatal conductance, petiole hydraulics and vessel morphology in grapevine *Vitis vinifera* cv. Chasselas under different light and irrigation regimes. In: Functional Plant Biology. 44. évf., 7. sz. p. 679-693. <https://doi.org/10.1071/FP16041>
- Deák T. Szőlő fenofázisok biológiai szabályozása. A szőlő vízháztartása. Egyetemi előadás. Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Budai Campus. Budapest, 2021.
- Domec, J-C.; Johnson, D.M. 2012. Does homeostasis or disturbance of homeostasis in minimum leaf water potential explain the isohydric versus anisohydric behaviour of *Vitis vinifera* L. cultivars? In: Tree physiology. 32. évf. 3. sz., p. 245–248.
- Domec, J-C.; Noormets, A.; King, J.S.; Sun, G.; McNulty, S.G.; Gavazzi, M.J.; Boggs, J.L.; Treasure, E.A. 2009. Decoupling the influence of leaf and root hydraulic conductances on stomatal conductance and its sensitivity to vapour pressure deficit as soil dries in a drained loblolly pine plantation. In: Plant, cell and environment. 32. évf., 8. sz., p. 980-991.
- Düring, H., Dry, P.R. 1995. Osmoregulation in water stressed roots: responses of leaf conductance and photosynthesis. In: Vitis, Journal of Grapevine Research. 34. évf., 1. sz., p. 15-17.
- Escalona, J.M., Tomàs, M., Martorell, S., Medrano, H., Ribas-Carbo, M., Flexas, J. 2012. Carbon balance in grapevines under different soil water supply: importance of whole plant respiration. In: Australian Journal of Grape and Wine Research. 18. évf., 3. sz., p. 308–318.
- Fleury, D., Jefferies, S., Kuchel, H., Langridge, P. 2010. Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. In: Journal of Experimental Botany, 61. évf., 12. sz., p. 3211-3222.
- Flexas, J., Galmés, J., Gallé, A., Gulías, J., Pou, A., Ribas-Carbo, M., Tomás, M., Medrano, H. 2010. Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. In: Australian Journal of Grape and Wine Research, 16. évf., külökiadás, p. 106–121.

- Fodor F. 2013. Porometria: a transpiráció mérése. In: Tamás L.; Fodor F.; Nyitrai P.; Oszvald M.; Rudnóy Sz.; Sárvári É.; Solti Á.; Szigeti Z.; Tóth G. Növényélettani vizsgálati módszerek. Budapest. Egyetemi jegyzet, Eötvös Loránd Tudományegyetem. p. 7-10.
- Franks, P.; Drake, P.L.; Froend, R.H. 2007. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. In: *Plant, cell and environment* 30. évf., 1. sz., p.19-30.
- Fukai, S., Pantuwan, G., Jongdee, B., Cooper, M. 1999. Screening for drought resistance in rainfed lowland rice. In: *Field Crop Research*. 64. évf., p. 61-74.
- Galet, P. 2000. Dictionnaire Encyclopédique des Cépages (Encyclopaedic Dictionary of Grape Varieties). Paris. Hachette.
- Gambetta, G.A.; Herrera, J.C.; Dayer, S.; Feng, Q.; Hochberg, U.; Castellarin, S.D. 2020. The physiology of drought stress in grapevine: Towards an integrative definition of drought tolerance. In: *Journal of Experimental Botany*. 71. évf., 16. sz. p. 4658–4676.
- Ginestar, C., Eastham, J., Gray, S., Iland, P. 1998. Use of sap-flow sensors to schedule vineyard irrigation. I. Effects of post-veraison water deficits on water relations, vine growth, and yield of Shiraz grapevines. In: *American Journal of Enology and Viticulture*. 49, évf. 4. sz. p. 413-420.
- Gómez-del-Campo, M, Ruiz, C., Lissarrague, J.R. 2002. Effect of water stress on leaf area development, photosynthesis and productivity in Chardonnay and Airén grapevines. In: *American Journal of Enology and Viticulture*. 53. évf., 2. sz. p. 138-143.
- Grigg, D., Methyen, D., de Bei, R., Rodrigez Lopez, C.M., Dry, P., Collins, C. 2018. Effect of vine age on vine performance of Shiraz in the Barossa Valley, Australia. In: *Australian Journal of Grape and Wine Research*. 24. évf., 1. sz., p. 75-87. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12312>
- Grigorova, B., Vaseva, I., Demirevska, K., Feller, U. 2011. Combined drought and heat stress in wheat: Changes in some heat shock proteins. In: *Biologia Plantarum*, 55. évf., p. 105-111.
- HariPriya A. M., Byju G. 2008. Chlorophyll meter and leaf colour chart to estimate chlorophyll content, leaf colour and yield of cassava. In: *Photosynthetica*. 46. évf. 4. sz., p. 511-516.
- Hernández-Montes, E., Tomàs, M., Escalona, J.M., Bota, J., Medrano, H. 2019. Leaf growth rate and nitrogen content determine respiratory costs during leaf expansion in grapevines. In: *Physiologia Plantarum*. 165. évf., 4. sz. p. 746-754.
- Higgins, S.S.; Larsen, F.E.; Bendel, R.B.; Rademaker, G.K.; Bassman, J.H.; Bidlake, W.R.; Wir, A.A. 1992. Comparative gas exchange characteristics of potted, glasshouse-grown almond, apple, fig, grape, olive, peach and Asian pear. In: *Scientia Horticulturae*. 52. évf., 4. sz., p. 313-329.
- Hochberg, U., Bonel, A.G., David-Schwartz, R., Degu, A., Fait, A., Cochard, H., Peterlunger, E., Herrera, J.C. 2017. Grapevine acclimation to water deficit: the adjustment of stomatal and hydraulic conductance differs from petiole embolism vulnerability. In: *Planta*. 245. évf., 6: sz., p. 1091-1104.
- Hochberg, U., Degu, A., Fait, A., Rachmilevitch, S. 2013. Near isohydric grapevine cultivar displays higher photosynthetic efficiency and photorespiration rates under drought stress as compared with near anisohydric grapevine cultivar. In: *Physiologia Plantarum*. 147. évf. 2. sz., p. 443-52.
- Huang, D., Wu, W., Abrams, S.R., Cutler, A.J. 2008. The relationship of drought-related gene expression in *Arabidopsis thaliana* to hormonal and environmental factors. In: *J Exp Bot*. 59. évf., 11. sz. p. 2991–3007.
- Hugalde, I. P., Vila, H. F. 2014. Isohydric or anisohydric behavior on vines....an endless controversy? In: *RIA, Revista de Investigaciones Agropecuarias*. 40. évf., 1. sz., p. 75-82.
- Jones, H.G.; Sutherland, R.A. 1991. Stomatal control of xylem embolism. In: *Plant, cell and environment* 14. évf., 6. sz., p. 607-612.
- Kalaji, H.M., Goltsev, V., Bosa, K., Allakhverdiev, S.I., Strasser, R.J, Govindjee, G. 2012. Experimental in vivo measurements of light emission in plants: a perspective dedicated to David Walker. In: *Photosynth Res*. 114. évf., 2. sz., p. 69–96. <https://doi.org/10.1007/s11120-012-9780-3>

- Karavitis, C.A. 2007. Integrated Drought Management Strategies: 21st Century challenges. II. International Conference: Environment, Sustainable Management of Water Resources – Advanced Technologies for saving water in the 4th Period, Hilton Athens, July 2-3, 2007.
- Keller M., Smith, J.P., Bondala, B.R. 2006. Ripening grape berries remain hydraulically connected to the shoot. In: Journal of Experimental Botany. 57. évf. 11. sz., p. 2577-2587.
- Kéri-Schmidthoffer I. 2021. A szárazságstressz biológiai hátterének vizsgálata sörárpa fajtákban és vonalakban. Doktori (PhD) értekezés, Széchenyi István Egyetem, Mosonmagyaróvár.
- Kim, T-H., Böhrer, M., Hu, H., Nishimura, N., Schroeder, JI. 2010. Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. In: Annu Rev Plant Biol. 61. évf. p. 561–591.
- Kitajima M., Butler, W.L. 1975. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. In: Biochim Biophys Acta. 376. évf., 1. sz., p. 105-115. doi: 10.1016/0005-2728(75)90209-1. PMID: 1125215.
- Kozma P. 2000. A szőlő és termesztése I. A szőlőtermesztés történeti, biológiai és ökológiai alapjai. Budapest. Akadémiai Kiadó.
- Larcher, W. 1987. tress bei Pflanzen. In: Naturwissenschaften. 74. évf., p. 158–167. <https://doi.org/10.1007/bf00372919>
- Lavoie-Lamoureux, A., Sacco, D., Risse, P.A., Lovisolo, C. 2017. Factors influencing stomatal conductance in response to water availability in grapevine: a meta-analysis. In: Physiologia Plantarum. 159. évf., 4. sz., p. 468–482.
- Lovisolo, C., Hartung, W., Schubert, A. 2002. Whole-plant hydraulic conductance and root to shoot flow of ABA acid are independently affected by water stress in grapevines. In: Functional plant biology. 29. évf. 11. sz., p.1349-1356.
- Lovisolo, C.; Perrone, I.; Carra, A.; Ferrandino, A.; Flexas, J.; Medrano, H.; Schubert, A. 2010. Drought induced changes in development and function of grapevine (*Vitis spp.*) organs and their hydraulic and non-hydraulic interaction at their whole-plant level: a physiological and molecular update. In: Functional plant biology. 37. évf., 2. sz., p. 98-116.
- Maráczki K. 2014. Exota örökzöld lomblevelű díszcserjék új télállósági zónákba sorolása hidegtűrési és ökofiziológiai vizsgálatok alapján. Doktori (PhD) értekezés, Pannon Egyetem, Keszthely.
- Martorell, S., Diaz-Espejo, A., Tomás, M., Pou, A., El Aou-ouad, H., Escalona, J.M., Vadell, J., Ribas-Carbó, M., Flexas, J., Medrano, H. 2015. Differences in water-use-efficiency between two *Vitis vinifera* cultivars (Grenache and Tempranillo) explained by the combined response of stomata to hydraulic and chemical signals during water stress. In: Agricultural Water Management. 156. évf. 1.sz., p. 1–9.
- Matthews, M.A., Anderson, M.M., Schultz, H.R. 1987. Phenologic and growth responses to early and late season water deficits in Cabernet franc. *Vitis*. In: Journal of Grapevine Research. 26. évf. 3. sz., p. 147-160.
- Maxwell, K., Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. In: Journal of experimental botany, 51. évf. 345. sz. p. 659-668.
- Medrano, H., Tomás, M., Martorell, S., Escalona, J.M., Pou, A., Fuentes, S., Bota, J. 2015. Improving water use efficiency of vineyards in semi-arid regions. A review. In: Agronomy for Sustainable Development. 35. évf., 2. sz., p. 499–517.
- Medrano, H; Escalona, J.M.; Cifre, J.; Bota, J.; Flexas, J. 2003. A ten-year study on the physiology of two Spanish grapevine cultivars under field conditions: effects of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality. In: Functional Plant Biology 30. évf., 6. sz. p. 607–619.
- Mullins, M.G., Bouquet, A., Williams, L.E. 1992. Biology of the grapevine. New York, USA. 239. Cambridge University. ISBN: 0521305071
- Murthy, S. D. S., Rajagopal, S. 1995. UV-B radiation induced alterations in the bioenergetic processes of photosynthesis. In: Photosynthetica, 31, évf. p. 481-487.

- Negri, L. 2021. Caratterizzazione e valutazione della risposta di portainnesti di vite sottoposti a ridotta risorsa idrica, elevato calcare attivo e loro interazione. Szakdolgozat, Università di Trento, Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige.
- Nemeskéri, E.; Neményi, A.; Böcs, A.; Pék, Z.; Helyes, L. 2019. Physiological factors and their relationship with the productivity of processing tomato under different water supplies. In: *Water*. 11. évf. 3. sz., 586. <https://doi.org/10.3390/w11030586>
- Nemhauser, J.L., Hong, F., Chory, J. 2006. Different plant hormones regulate similar processes through largely nonoverlapping transcriptional responses. In: *Cell*. 26. évf., 3. sz., p. 467–475. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.05.050>
- Ojeda, H., Andary, C., Kraeva, E., Crabonneau, A., Deloir, A. 2002. Influence of pre- and postveraison water deficit on synthesis and concentration of skin phenolic compounds during berry growth of *Vitis vinifera* cv. Shiraz. In: *American Journal of Enology and Viticulture*. 53. évf., 4: sz., p. 261-267.
- Ollat, N., Diakou-Verdin, P., Carde, J.P., Barrieu, F., Gaudillère, Moing, A. 2002. Grape berry development: a review. In: *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*. 36. évf., 3. sz. p. 109-131.
- Pantin, F., Renaud, J., Barbier, F., Vavasseur, A., Le Thiec, D., Rose, C., Bariac, T., Casson, S., McLachlan, D.H., Hetherington, A.M., Muller, B., Simonneau, T. 2013. Developmental priming of stomatal sensitivity to abscisic acid by leaf microclimate. In: *Current Biology*. 23. évf. 18. sz., p. 1805–1811.
- Passioura, J. B. 2007. The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. In: *Journal of Experimental Botany*. 58. évf. 2. sz., p. 113-117.
- Patakas, A., Noitsakis, B. 1999. Mechanisms involved in diurnal changes of osmotic potential in grapevines under drought conditions. In: *Journal of Plant Physiology*. 154. évf., 5-6. sz., p. 767-774. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(99\)80256-9](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(99)80256-9)
- Pécsváradi A. 2019. A növények vízháztartása. In: Fehér A. (szerk.). *A növények élete*. Szeged. Szegedi Tudományegyetem. p.12-29.
- Pellegrino, A., Lebon, E., Simonneau, T., Wery, J. 2005. Towards a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities of vegetative growth components. In: *Australian Journal of Grape and Wine Research*. 11. évf., 3: sz., p. 306-315. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0238.2005.tb00030.x>
- Poni, S., Lakso, A.N., Turner, J.R., Melius, R.E. 1994. Interactions of crop level and late season water stress on growth and physiology of field-grown Concord grapevines. In: *American Journal of Enology and Viticulture*. 45. évf., 2. sz., p. 252-258.
- Poni, S.; Bernizzoni, F.; Civardi, S. 2007. Response of 'Sangiovese' grapevines to partial root-zone drying: gas-exchange, growth and grape composition. In: *Scientia Horticulturae*. 114: évf., 2. sz., p. 96–103.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. In: *New Phytologist*. 193. évf., 1.sz., p. 30-50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Pou, A., Flexas, J., Alsina, M.D.M., Bota, J.; Carambula, C.; De Herralde, F., Galmés, J., Lovisolo, C., Jiménez, M., Ribas-Carbó, M., Rusjan D., Secchi F., Tomàs M., Zsófi, Z., Medrano, H. 2008. Adjustments of water use efficiency by stomatal regulation during drought and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* x *V. rupestris*). In: *Physiologia Plantarum*. 134. évf. 2. sz., p. 313-23. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01138.x>
- Pou, A., Medrano, H., Tomas, M., Martorell, S., Ribas-Carbo, M., Flexas, J. 2012. Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. In: *Plant and Soil*. 359. évf., 1–2. sz., p. 335–349.
- Pou, A.; Medrano, H.; Flexas, J.; Tyerman, S.D. 2013. A putative role for TIP and PIP aquaporins in dynamics of leaf hydraulic and stomatal conductances in grapevine under water stress and re-watering. In: *Plant, Cell and Environment*. 36. évf., 4. sz., p. 828–843.

- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rogiers, S.Y.; Greer, D.H.; Hatfield, J.M.; Hutton, R.J.; Clarke, S.J.; Hutchinson, P.A.; Somers, A. 2011. Stomatal response of anisohydric grapevine cultivar to evaporative demand, available soil moisture and abscisic acid. In: *Tree physiology* 32. évf., 3. sz., p. 249-261.
- Sade, N., Gebremedhin, A., Moshelion, M. 2012. Risk-taking plants. Anisohydric behaviour as a stress resistance trait. In: *Plant signaling and behavior*. 7. évf., 7. sz., p. 767-770.
- Sandler, L., Nelson, K. A., Dudenhoefter, C. 2014. Winter wheat row spacing and alternative crop effects on relay-intercrop, double-crop, and wheat yields. In: *International Journal of Agronomy*. 2015. évf., p. 1-8. <https://doi.org/10.1155/2015/369243>
- Santesteban, L.G.; Miranda, C.; Royo, J.B. 2009. Effect of water deficit and rewatering on leaf gas exchange and transpiration decline of excised leaves of four grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. In: *Scientia Horticulturae* 121. évf., 4. sz., p.434–439.
- Scholander, P. F., Bradstreet, E. D., Hemmingsen, E., Hammel, H. 1965. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. In: *Science*. 148. évf. 3668 sz., p. 339-346. <http://dx.doi.org/10.1126/science.148.3668.339>
- Schultz, H.R. 2003. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. In: *Plant, Cell and Environment*. 26. évf. 8. sz., p. 1393-1405. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01064.x>
- Selye J. 1936. A syndrome produced by diverse nocuous agents. In: *Nature*. 138. évf., (3479). p. 32-32. <https://doi.org/10.1038/138032a0>
- Simonneau, T., Lebon, E., Coupel-Ledru, A., Marguerit, E., Rossdeutsch, L., Ollat, N. 2017. Adapting plant material to face water stress in vineyards: which physiological targets for an optimal control of plant water status?. In: *OENO One*. 51. évf., 2. sz., p.167-179. [ff10.20870/oenone.2016.0.0.1870ff.fhal-01602544f](https://doi.org/10.20870/oenone.2016.0.0.1870ff.fhal-01602544f)
- Soar, C.J.; Speirs, J.; Maffei, S.M.; Penrose, A.B.; Mc Carthy, M.G.; Loveys, B.R. 2006. Grape vine varieties Shiraz and Grenache differ in their stomatal response to VPD: apparent links with ABA physiology and gene expression in leaf tissue. In: *Australian Journal of Grape and Wine Research* 12. évf., 2. sz., p. 2-12.
- Sperry, J.S. 2004. Coordinating stomatal and xylem functioning - an evolutionary perspective. In: *New Phytologist*. 162. évf., 3. sz., p. 568–570.
- Sperry, J.S.; Saliendra, N.Z. 1994. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. In: *Plant, cell and environment*. 17. évf., 11. sz., p. 1233-1241.
- Stevens, R.M., Harvey, G., Aspinall, D. 1995. Grapevine growth of shoots and fruit linearly correlate with water stress indices based on root-weighted soil matric potential. In: *Australian Journal of Grape and Wine Research*. 1. évf., 2. sz., p. 58-66.
- Stirbet, A., Govindjee, G. 2012. Chlorophyll a fluorescence induction: A personal perspective of the thermal phase, the J-I-P rise. In: *Photosynthesis Research*. 113. évf. 1-3. sz., p. 15-61. [10.1007/s11120-012-9754-5](https://doi.org/10.1007/s11120-012-9754-5).
- Szabados, L., Kovács, H., Zilberstein, A., Bouchereau, A. 2011. Plants in extreme environments: importance of protective compounds in stress tolerance. In: *Advances in Botanical Research*. 57. évf., 1. sz., p. 105-150. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387692-8.00004-7>
- Szigeti Z. 2013. A fluoreszcencia leképezés alkalmazása a növényi stresszek detektálásában. In: Tamás L.; Fodor F.; Nyitrai P.; Oszvald M.; Rudnóy Sz.; Sárvári É.; Solti Á.; Szigeti Z.; Tóth G. *Növényélettani vizsgálati módszerek*. Budapest. Egyetemi jegyzet, Eötvös Loránd Tudományegyetem. p. 25-34.
- Szigeti Z. 2018: A növényi stresszel kapcsolatos felfogásunk változásai. In: *Botanikai Közlemények* 105. évf., 2. sz., p. 165–178. <https://doi.org/10.17716/BotKozlem.2018.105.2.165>
- Tardieu, F. 1996. Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? In: *Plant Growth Regulation*. 20. évf., 2. sz., p. 93-104.

- Tardieu, F.; Simonneau, T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviors. In: *Journal of experimental botany*. 49. évf., különkiadás p. 419–432.
- Tesztlák P. 2008. A szárazság stressz ökofiziológiai hatásainak összehasonlító elemzése különböző borszőlőfajtáknál (*Vitis vinifera* L.). Doktori (PhD) értekezés, Szent István Egyetem, Gödöllő.
- Thomas, H., Smart, C.M. 1993. Crops that stay green. In: *Annals of Applied Biology*, 123. évf. p. 193-219.
- Tomás, M., Medrano, H., Pou, A., Escalona, J.M., Martorell, S., Ribas-Carbò, M., Flexas, J. 2012. Water-use efficiency in grapevine cultivars grown under controlled conditions: effects of water stress at the leaf and whole-plant level. In: *Australian Journal of Grape and Wine Research*. 18. évf. 2. sz., p. 164–172.
- Tortosa, I., Douthe, C., Pou, A., Balda, P., Hernandez-Montes, E., Toro, G., José M. Escalona, J.M., Medrano, H. 2019b. Variability in water use efficiency of grapevine Tempranillo clones and stability over years at field conditions. In: *Agronomy*. 9. évf., 11. sz., 701.
- Tortosa, I., Escalona, J., Douthe, C., Pou, A., García Escudero, E., Toro, G., Medrano, H. 2019a. The intra-cultivar variability on water use efficiency at different water status as a target selection in grapevine: influence of ambient and genotype. In: *Agricultural Water Management*. 223. évf., 105648.
- Tortosa, I., Escalona, J.M., Bota, J., Tomás, M., Hernández, E., Escudero, E. G., Medrano, H. 2016. Exploring the genetic variability in water use efficiency: evaluation of inter and intra cultivar genetic diversity in grapevines. In: *Plant Science*. 251. évf., p. 35–43.
- Tortosa, I., Escalona, J.M., Toro, G., Douthe, C. & Medrano, H. 2020. Clonal behavior in response to soil water availability in Tempranillo grapevine cv: from plant growth to water use efficiency. In: *Agronomy*. 10. évf., 6. sz., 862.
- Tortosa, I.; Escalona, J.M.; Opazo, I.; Douthe, C.; Medrano, H. 2022. Genotype variations in water use efficiency correspond with photosynthetic traits in Tempranillo grapevine clones. In: *Agronomy*. 12. évf., 8. sz., 1874.
- Turner, N.; Schulze, E.D.; Gollan, T. 1984. The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. In: *Oecologia*. 63: évf., p. 338-342.
- Tyree, M.; Zimmermann, M. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Germany, Springer Series in Wood Science.
- Tyree, M.T.; Cochard, H.; Cruziat, P.; Sinclair, B.; Améglio, T. 1993. Drought-induced leaf shedding in walnut: evidence for vulnerability segmentation. In: *Plant, cell and environment*. 16. évf., 7. sz., p. 879–882.
- van Leeuwen, C., Destrac-Irvine, A., Dubernet, M., Duchêne, E., Gowdy, M., Marguerit, E. et al. Pieri, P., Parker, A., Rességuier, L., Ollat, N. 2019. An update on the impact of climate change in viticulture and potential adaptations. In: *Agronomy*, 9. évf., 9. sz., 514. <https://doi.org/10.3390/agronomy9090514>
- van Leeuwen, C., Tregoat, O., Choné, X., Bois, B., Pernet, D., Gaudillière, J.P. 2009. Vine water status is a key factor in grape ripening and vintage quality for red Bordeaux wine. How can it be assessed for vineyard management purposes? In: *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 43. évf. 3. sz., p. 121-134. <https://doi.org/10.20870/oenone.2009.43.3.798>
- van Zyl, J.L., Kennedy, C.S. 1983. Vine response to water stress induced by polyethylene glycol. In: *South African Journal of Enology and Viticulture*. 4. évf. p. 1-5.
- Vandeleur, R.K.; Mayo, G.; Shelden, M.C.; Gilliam, M.; Kaiser, B.N.; Tyerman, S.D. 2009. The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. In: *Plant Physiology*. 149: évf., 1. sz., p. 445–460.
- Verslues, P.E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J., Zhu, J.K. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. In: *Plant Journal*. 45. évf., p. 523-539.

- Vilagrosa, A.; Bellot, J.; Vallejo, V.R.; Gil-Pelegrin, E. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. In: Journal of experimental botany. 54. évf., 390. sz., p. 2015-2024.
- Williams, L.E.; Baeza, P. 2007. Relationships among ambient temperature and vapor pressure deficit and leaf and stem water potentials of fully irrigated, field-grown grapevines. In: American Journal of Enology and Viticulture. 58. évf., 2. sz., p. 173–181.
- Yamada, N., Fujimura, S. 1991. Nondestructive measurement of chlorophyll pigment content in plant leaves from three-color reflectance and transmittance. In: Applied Optics. 30. évf. 27. sz. p. 3964-3973.
- Zhang, T., Liu, Y., Yang, T., Zhang, L., Xu, S., Xue, L., An, L. 2006. Diverse signals converge at MAPK cascades in plant. In: Plant Physiology and Biochemistry 44. évf., p. 274-283.
- Zsigrai Gy. 2020. A szárazságstressz legfontosabb szőlőre gyakorolt hatásai, kialakulásának mérséklési lehetőségei. In: Szőlő-levél. 10. évf., 3. sz., p. 18-35.
- Zsófi, Zs., Villangó, Sz., Pálfi, Z., Tóth, E., Bálo, B. 2014. Texture characteristics of the grape berry skin and seed (*Vitis vinifera* L. cv. Kékfrankos) under postveraison water deficit. In: Scientia Horticulturae. 172. évf., 1. sz., p. 176-182. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.04.008>

Internetes oldal:

<http://catalogoviti.politicheagricole.it/catalogo.php> - Registro Nazionale delle Varietà di Vite 2022.10.27.

9. ÁBRAJEGYZÉK

1. ábra: A Sangiovese és Montepulciano vízkorlátozásra adott eltérő reakcióinak vázlatos ábrázolása	13
2. ábra: Gyökeres oltványok eredeti (1-2.fotó) és módosított elhelyezése (3-4. fotó) az üvegházban	23
3. ábra: Montepulciano Ampelos TEA 21, Montepulciano TEA5, Sangiovese Ampelos TEA10D és Sangiovese ISV RC1 klónok rügynövekedése	24
4. ábra: Blokkosított kísérleti elrendezés	25
5. ábra: Műanyag zacskóba csomagolt cserepes növények (2022.11.29.)	26
6. ábra: Napi átlagos transzspiráció alakulása jól öntözött körülmények között (WW)	34
7. ábra: Napi átlagos (evapo)transzspiráció alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS)	35
8. ábra: Napi transzspiráció szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között	36
9. ábra: Átlagos relatív klorofilltartalom alakulása jól öntözött körülmények között (WW)	37
10. ábra: Átlagos relatív klorofilltartalom alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS)	37
11. ábra: Montepulciano TEA5 klónok sárguló csúcsi levelei, fonnyadó fejlettebb levelei vízhiányos környezetben	39
12. ábra: Relatív klorofilltartalom szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között	39
13. ábra: Napi átlagos sztómakonduktancia alakulása jól öntözött körülmények között (WW)	40
14. ábra: Napi átlagos sztómakonduktancia alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS)	41
15. ábra: Napi átlagos sztómakonduktancia szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között	42
16. ábra: Napi átlagos klorofill fluoreszcencia alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS) és jól öntözött körülmények között (WW)	42
17. ábra: Klorofill fluoreszcencia szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között	43
18. ábra: Átlagos levél-vízpotenciál értékek alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS) és jól öntözött körülmények között (WW)	44
19. ábra: Levél-vízpotenciál értékek szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között	45
20. ábra: Növények átlagos magasságának alakulása jól öntözött körülmények között (WW)	46
21. ábra: Növények átlagos magasságának alakulása öntözetlen, azaz enyhe szárazságstressznek kitett körülmények között (WS)	46
22. ábra: Sangiovese A TEA10D klónok oldalhajtásai, atkafertőzés miatt visszavágott hajtás, száradó alapi levél	47
23. ábra: Magasság szórása öntözetlen (WS) és jól öntözött (WW) körülmények között	48

10. TÁBLÁZATJEGYZÉK

1. táblázat: A fenológiai fázisok összehasonlítása a vizsgálatba bevont 'Montepulciano' klónok és az olasz nemzeti fajtajegyzékben szereplő szőlőfajta között.....	21
2. táblázat: A fenológiai fázisok összehasonlítása a vizsgálatba bevont 'Sangiovese' klónok és az olasz nemzeti fajtajegyzékben szereplő szőlőfajta között.....	23
3. táblázat: Mérések ütem- és feladatterve.....	28
4. táblázat: Vízpoteiál értékek a szárazságstressz mértéke szerint.....	32
5. táblázat: A reziduumok normalitásvizsgálata.....	64
6. táblázat: Szóráshomogenitás vizsgálatát Levene-teszt alapján	64
7. táblázat: Mérési eredmények szignifikancia-szintje ANOVA és robusztus ANOVA vizsgálatok alapján	65

Farkas Piroska

11. MELLÉKLETEK

5. táblázat: A reziduumok normalitásvizsgálata (saját szerkesztés)

Mérések	Csúcsosság (kurtosis)	Ferdeség (skewness)
Napi transzspiráció	0.7349002	0.1611524
Relatív klorofilltartalom	1.094885	0.4034323
Átlagos sztómakonduktancia	1.639729	0.9953719
Klorofill fluoreszcencia	1.097857	1.329326
Levél-vízpotenciál	0.6134906	0.3896329
Magasság	0.3536465	0.1749087

6. táblázat: Szóráshomogenitás vizsgálatát Levene-teszt alapján (saját szerkesztés)

Mérések	Szóráshomogenitás Levene-teszt alapján					
	Klón			Kezelés		
	F érték	Df	Pr(>F)	F érték	Df	Pr(>F)
Napi transzspiráció	0.3341	3, 87	0.8007	22.087	1, 89	9.443e⁻⁰⁶** *
Relatív klorofilltartalom	0.1137	3, 89	0.9519	1.0868	1, 93	0.2999
Átlagos sztómakonduktancia	2.5164	3, 87	0.06347	12.222	1, 89	0.0007388 ***
Klorofill fluoreszcencia	0.6333	3, 88	0.5955	0.1835	1, 90	0.6694
Levél-vízpotenciál	0.3209	3, 44	0.8102	1.6445	1, 46	0.2061
Magasság	1.4881	3, 87	0.2234	0.7744	1, 89	0.3812

7. táblázat: Mérési eredmények szignifikancia-szintje ANOVA és robusztus ANOVA vizsgálatok alapján (saját szerkesztés)

Mérések	Varianciaanalízis		
	F érték	Df	Pr(>F)
Napi transzspiráció			
Klón	-	-	0,498
Kezelés	-	-	0,498
Klón x Kezelés	-	-	0,498
Relatív klorofilltartalom			
Klón	1.700	3	0.173
Kezelés	0.157	1	0.693
Klón x Kezelés	0.434	3	0.729
Átlagos sztómakonduktancia			
Klón	-	-	0,135
Kezelés	-	-	0,135
Klón x Kezelés	-	-	0,135
Klorofill fluoreszcencia			
Klón	1.012	3	0.392
Kezelés	0.195	1	0.660
Klón x Kezelés	1.397	3	0.249
Levél-vízpotenciál			
Klón	1.717	3	0.17894
Kezelés	8.994	1	0.00464
Klón x Kezelés	0.311	3	0.81744
Magasság			
Klón	5.059	3	0.00288
Kezelés	3.853	1	0.05301
Klón x Kezelés	0.546	3	0.65215

NYILATKOZAT

a szakdolgozat, diplomamunka eredetiségéről és nyilvános vagy korlátozott hozzáféréséről

A szerző neve: Farkas Piroska

A dolgozat címe: 'Sangiovese' és 'Montepulciano' klónok vízháztartásának összehasonlító elemzése

A megjelenés éve: 2023.

A tanszék neve: Szőlészeti Tanszék

Kijelentem, benyújtott diplomamunkám egyéni, eredeti jellegű, saját szellemi termékem. Tudomásul veszem, hogy a Budai Campus Tanulmányi Osztályon határidőben történő bemutatás nem jelenti dolgozatom szakmai és tartalmi elfogadását.

Kérem, válasszon az alábbi lehetőségek közül:

Tudomásul veszem, hogy dolgozatom elektronikus változata feltöltésre kerül a MATE Entz Ferenc Könyvtár és Levéltár szakdolgozat archívumába. A teljes szöveg kizárólag a Budai Campus számítógépeiről tekinthető meg.

A vízjellel ellátott pdf dokumentum szerkesztését nem, megtekintését engedélyezem. Tudomásul veszem, hogy a vízjel nélkül leadott dokumentum szerzői jogai sérülhetnek.

Dolgozatom titkosított. A titkosítás lejáratának dátuma: évhónap.

Tudomásul veszem, hogy dolgozatom elektronikus változata feltöltésre kerül a MATE Entz Ferenc Könyvtár

és Levéltár szakdolgozat archívumába. A vízjellel ellátott pdf dokumentum szerkesztését nem, megtekintését a titkosítás határidejének lejártát követően engedélyezem. A teljes szöveg kizárólag a Budai Campus számítógépeiről tekinthető meg.

Tudomásul veszem, hogy a vízjel nélkül leadott dokumentum szerzői jogai sérülhetnek

Budapest, 2023. május 8.


.....
szerző aláírása

KONZULTÁCIÓS NYILATKOZAT

FARKAS PIROSKA (hallgató Neptun azonosítója: YKBMO2) konzulenseként nyilatkozom arról, hogy a diplomadolgozatot áttekintettem, a hallgatót az irodalmi források korrekt kezelésének követelményeiről, jogi és etikai szabályairól tájékoztattam.

A diplomadolgozatot a záróvizsgán történő védelemre javaslom.

A dolgozat állam- vagy szolgálati titkot tartalmaz: igen nem

Kelt: Budapest, 2023. év 05. hó 08 nap



Belső konzulens