

Szárazságtűrő borsófajták nemesítése: helyzet és kilátások Irodalmi áttekintés

NEMESKÉRI ESZTER

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Kertészettudományi Intézet, Gödöllő

E-mail: Nemeskeri.Eszter@uni-mate.hu

Összefoglalás

A globális felmelegedés következtében a száraz periódusok és rendszertelen csapadékos időszakok gyakorisága nő, ami meghatározza egyes növényfajták termesztési körzetét, és befolyásolja a termőképességét. A vízhiány gátolja a növények fejlődését, a generatív szakaszban fellépő vízhiány és magas hőmérséklet zavart okoz a termékenyülésben, csökken a termés mennyisége változhat a termés minősége. A szárazságtűrésre nemesítésben központi szerepet kap a genotípusok kedvezőtlen körülményekhez alkalmazkodó képességének tesztelése. Hüvelyes növény fajok abiotikus stresszekhez alkalmazkodásáról, genomkutatásról vannak eredmények, de meglehetősen ritka a zöldborsó genotípusokra vonatkozó tanulmány. Ebben a tanulmányban áttekintettük a szárazságnak kitett borsó növény morfológiai, élettani, biokémiai és fenológiai változását. A szárazságtűrésre nemesítésben különböző technikák használhatók, mint a hagyományos, molekuláris és „omic” technikák. Szárazságtűrő borsó genotípusok előállításuk akkor lehet eredményes, ha megtörténik a fotoszintézissel és vízfogyasztással kapcsolatos stressz jelző tulajdonságok beazonosítása. A folyamat felgyorsítása érdekében integrálni kell a multidiszciplináris területeket, mint pl. a molekuláris genetikai és élettani ismereteket összekapcsolni a fenotípussal, azonban felhasználásuk a genotípusok szelekciójára eltérő ökológiai környezetben még további kutatásokat igényelnek.

Kulcsszavak: nemesítés, klímaváltozás, szárazság stressz, borsó

Problémafelvetés

A globális felmelegedés következtében a száraz periódusok és rendszertelen csapadékos időszakok gyakorisága nő, ami meghatározza a növényfajták termesztési körzetét és termesztésük hatékonyságát. Az új fajták nemesítésénél az alacsony vízigényű, gazdaságosan termesztethető,

a fogyasztói igényeket kielégítő jó élelmi minőséget adó fajták előállítására, kihívást jelent a nemesítők számára. A szárazságtűrésre nemesítésben a genotípusok kedvezőtlen körülményekhez alkalmazkodó képességének, az élettani, biokémiai folyamatok, és genetikai kontroljának tesztelésének központi szerepe van. A probléma megoldásának nehézségét az adja, hogy a növény fejlődése alatt eltérő mértékben érzékeny a szárazságra. Csírázás alatt a magas talaj hőmérséklet vízhiánnyal társulva gátolja a növekedést, a generatív szakaszban fellépő talajvízhiány és magas légköri hőmérséklet termékenyülési zavart, termés csökkenést okoz, míg a hüvely és magfejlődés alatt fellépő aszály a termés élelmi minőségére van hatással. A szárazságtűrés egy komplex, több gén által szabályozott tulajdonság, amely megnyilvánulása különböző fejlődési szakaszokban környezeti tényezőktől függően eltérő lehet. Ennek figyelembe vételével, a nemesítés célja hagyományos és biotechnológiai technikák alkalmazásával a borsó szárazságtűrésének növelése.

Borsótermesztés helyzete

A borsónak jelentős szerepe van a vetésforgóban, termesztésével javul a talaj mikrobiális és szerves anyag összetétele (Knight 2012; Liu et al. 2017). A borsó érett száraz magja jelentős fehérjeforrás a humán táplálkozásban és állatok takarmányozásában egyaránt. A zöldborsó mag alacsony kalória tartalma, magas ásványi anyag összetétele miatt, vegetáriánus étrend alapját képezve, inkább Európában terjedt el. A zöldborsó fajták három kategóriába sorolhatók. A kifejtő magtípusú zöldborsó fajták kevésbé érzékenyek a hidegre, alacsonyabb csírázási hőmérsékletet (2-3°C) is elviselik. A betakarított magvak 1-2 nap alatt elvesztik zsengeségüket, mivel a cukortartalom gyorsan átalakul keményítővé. A velő magtípusú fajták érzékenyebbek a csírázási hőmérsékletre, a betakarított magvak jobb minőséget adnak, 3-4 napig megtartják a zsengeségüket, mivel a cukor lassabban alakul át keményítővé. A fogyasztók körében cukorborsóként ismert fajtákat intenzív növekedésük miatt, támrendszer mellett termesztik. A cukorborsó hüvelyfalából hiányzik a belső rostos hártya így az egész zsenge hüvely fogyasztható (Biddle 2017).

Magyarországon a zöldborsót a zöldségfélék között a második legnagyobb területen termesztik, ami az utóbbi tíz évben 12,9 és 22,9 hektár között ingadozott, az országos termésátlag 5,0 t/ha (1. ábra). Hazai viszonyok alatt, a konzerv és hűtőipari célra termesztett zöldborsó termesztése öntözött körülmények alatt, míg az étkezési szárazborsó termesztése öntözés nélkül történik. A szárazborsót 2018-ig közel 19000 hektáron termesztették, de a termésátlag ingadozása (1,7-2,7 t/ha), ami időjárási és termesztési tényezőknek tulajdonítható, a termőterületek csökkenését vonta maga után (1. ábra). Annak ellenére, hogy nagyszámú fajta áll a termesztők rendelkezésére, a fajták szárazságtűrésének mértéke jelentősen befolyásolja a termőképességet, ezáltal a termesztésüket. A 80-as években a félig levél nélküli (*afila*) fajták nemesítésével, mind zöldborsó mind száraz borsó fajtáknál, az állóképesség és vízhasznosító képesség javítását tűzték célul. Ezeknél a fajtáknál a levelek kacscá módosultak az *af* recesszív allélek jelenlétében és az asszimilációs levélfelületet a pálhalevelek biztosítják. Jelenleg az *afila* típusú fajták jobban elterjedtek a száraz borsók körében, kisebb mértékű a zöldborsóként hasznosulók körében (Biddle 2017).

1. ábra. Borsó termőterülete és a termésátlag Magyarországon (KSH 2022)

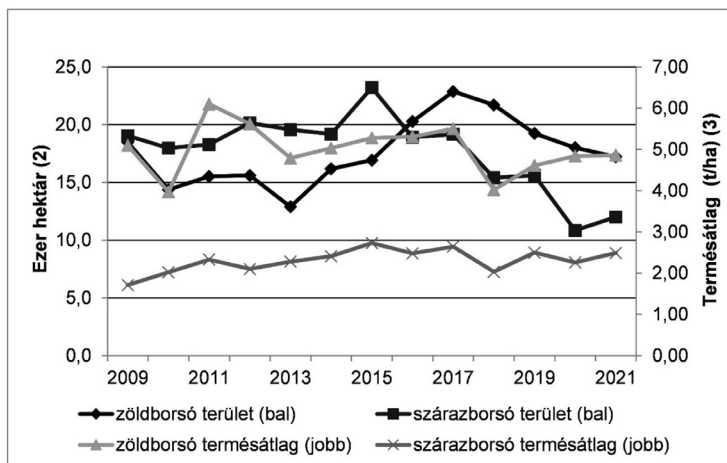


Figure 1. Pea production area and average yield in Hungary (KSH 2022). (1) Production area and average of peas (2) thousand hectares (3) average yield (ton ha⁻¹)

Szárazság hatása a borsó növényre

Szárazság időtartama, súlyossága szerint változik a növények morfológiai, élettani, biokémiai és fenológiai tulajdonsága (2 ábra).

2. ábra. Szárazság hatása a borsó fejlődése alatt

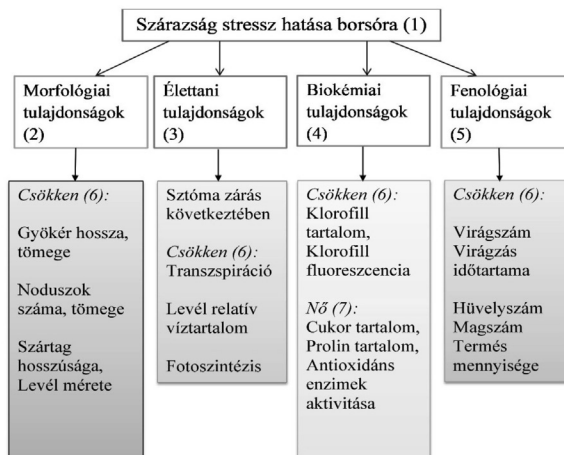


Figure 2. Effect of drought during the development of peas. (1) Effect of drought stress on peas, (2) morphological traits, (3) physiological traits, (4) biochemical traits, (5) phenological traits, (6) decrease, (7) increase

A talaj vízhiánya gátolja a gyökér növekedését és zavart szenved a víz és tápanyag felvétel (Prudent et al. 2016). Iqbal és mtsai (2022) kimutatták, hogy 28 nappal a borsó vetése után 12 napig tartó szárazság stressz alatt csökkent a nitrogénkötés és a gyökérgümők (nóduszok) tömege, megváltozott növényenként a nóduszok száma, aktivitása. A felső talajréteg vízhiánya következtében a talaj hőmérséklete emelkedik, ami különösen virágzás alatt negatívan befolyásolja az összes nitrogén anyagcserével kapcsolatos enzim aktivitását (Hungria és Kaschuk 2014). Szárazság stressz hatására csökken a növény magassága, az elsődleges és másodlagos elágazások száma, a levél mérete (Maqbool et al. 2017). Aszályos évben, öntözés ellenére, a zöldborsó fajták magassága 30-40 %- kal csökkent az öntözött növényekhez képest (Nemeskéri és mtsai 2015a).

Hosszabb ideig tartó szárazság alatt, megváltoznak az élettani folyamatok. Száraz talajban, a gyökérben fokozódik az abszcizinsav (ABA) szintézis, ami a levelekbe szállítva kiváltja a sztómák zárását (Davis és Zhang 1991; Sauter et al. 2002). A sztóma zárása következtében csökken a transzspiráció, de gátolt a légköri CO₂ felvétel is, ezáltal csökken a fotoszintézis (Tuba et al. 2003; Singh és Reddy 2011; Mutava et al. 2015), a növény fejlődése lelassul, ami végül a termés csökkenéséhez vezet (Farooq et al. 2012). Az élettani és növekedési folyamatokhoz szükséges szerves anyagok hidrátált állapotának fenntartása. A levelek relatív víztartalma (RWC) jelzi a genotípusok szárazság tolerancia szintjét, ami szárazságra toleráns borsó genotípusokban magasabb, mint az érzékenyebbekben (Rahbarian et al. 2011). Baigorri és mtsai (1999) kimutatták, hogy a talaj víztartalom csökkenésére a félig levél nélküli (*afila*) Solara fajta érzékenyebben reagált, mint a normál levelű Friléne. Ilyen körülmények alatt, az *afila* levéltípusú fajta levél relatív víztartalma jelentősen csökkent, a vegetatív növekedése leállt, felgyorsult a levelek öregedése. A két eltérő levéltípusú fajta a vízhasználat hatékonyságában (WUE) jelentősen különbözött, ami befolyásolta a termést.

Amennyiben az aszály mértéke jelentős és hosszabb ideig tart, a növények megkísérik ennek káros hatását kivédeni, ezáltal a biokémiai folyamatok felgyorsulnak. A sztómák zárásával és a transzspiráció csökkenésével nő a levél hőmérséklete (Helyes et al. 1999; 2010), ami klorofill degradációt okoz, ennek következtében a levelekben csökken a klorofill tartalom, alacsony lesz a fotokémiai aktivitás, a klorofill fluoreszcencia (Fv/Fm) (Pouresmael et al. 2012). Szárazság stressz alatt, a növény célja a dehidráció késleltetése, az ozmotikus egyensúly biztosítása. A sejtek turgor nyomásának fenntartásában, ozmotikus vegyületek, mint cukrok, cukor alkoholok, aminosavak (prolin) vesznek részt (Basu et al. 2006; Mafakheri et al. 2010). A szárazság stressz következtében fokozódik a káros reaktív oxigén fajták (ROS) termelése, különösen a borsó levél kloroplasztban, peroxiszmákban és a mitokondriumban, ami lipid peroxidációt, fehérje oxidációt és DNS károsodást okoz (Pandey et al. 2023). A ROS semlegesítésében antioxidáns hatású vegyületek (aszorbátok, karotinoidok, glutation), valamint antioxidáns enzimek (szuperoxid dizmutáz, kataláz, glutation-peroxidáz) vesznek részt (Maqbool et al. 2017). Molekuláris szinten, a szárazság elleni védekezésben a gének kifejeződése túlműködésben, vagy alul működésben nyilvánul meg. Csicserborsó csíranövényben, polietilén-glikol (PEG) indukált vízhiányban, 36 gén túlműködését mutatták ki, amelyek a genetikai információ folyamatában (1 gén), az anyagcserében (7 gén), stressz függő (27 gén) és sejtes folyamatokban (1 gén) vettek részt (Gao et al. 2008).

A növények fejlődési szakaszaikban nem azonos mértékben érzékenyek a vízhiányra. A hüvelyes növények fejlődésük kezdeti szakaszában alacsony vízigényűek, azonban a virágzás és

hüvelyek fejlődése alatt a nagyobb evapotranszpiráció következtében érzékenyek a vízhiányra (Nemeskéri 2001). Sánchez és mtsai (2001) kimutatták, hogy a borsó reprodukzív szakaszában fellépő vízhiányban a termés csökkenése akár 40% is lehet. A termés csökkenés fő oka a virágzás, termékenyülés zavarában keresendő. A zöldborsófajták szárán, kb. 3-5 virágzó nódusz található és az első virágzó nódusz összefügg a fajták érés idejével. Fajtatól függően, ezekben a nóduszokban, virágfürtöt alkotva, 2, 3, vagy 4-5 db virág képződik kielégítő vízellátás alatt. A virágzás alatt előforduló vízhiány termékenyülési zavart okoz; virágbimbó abortió lehet a nóduszokban, ami különösen gyakori a 4-5 virág/nóduszt képző zöldborsófajtáknál, vagy mag abortió fordul elő a hüvelyekben. A kései érés idejű zöldborsó fajták érzékenyebben reagálnak a virágzás alatti vízhiányra, mint a korai fajták; kisebb tömegű hüvelyek és magvak képződése miatt csökken a magtermés mennyisége (Nemeskéri és mtsai 2015a). Salter (1963) szerint a virágzás alatti szárazság csökkenti a közepes méretű borsószemek arányát és növeli a nagyméretűekét, míg a későbbi szakasz alatt bekövetkező szárazság ellenétes hatást fejt ki.

Szárazság hatása a borsótermés minőségére

A szárazságnak negatív hatása van a termés mennyiségére, de kedvező a magvakban játszódó biokémiai folyamatokra. A zöldborsó fajták különböznek nyers fehérje tartalmában (18-24,46%), nyers rosttartalomban (7,86-13,45%) és szénhidrát tartalomban (55,21-63,17%) (Nitasha és Nageswer 2011). A zöldborsó szemek zsengeségét a fajta, a szem mérete, betakarítási érettsége befolyásolja. A cukorborsó hüvelyek minőségét a zsengeség és a rosttartalom jobban meghatározza, mint a cukor/keményítő arány (Ntatsi et al. 2018). Sorensen és Edelenbos (2003) kimutatták, hogy borsó virágzása és hüvelyfejlődése alatt fellépő vízhiányban, a zöldborsó szemek keményítő tartalma nem változik, de jelentősen nő a szacharóz tartalma. Az antociánok, flavanoidok erős antioxidáns, antimikrobiális aktivitású vegyületek, javítják az agyműködést, megelőzik a szív-érrendszeri betegségeket (Kozłowska és Szostak-Wegierek 2014; Khoo et al. 2017). Vízhiányban, fokozódott a borsó antocián tartalma, és 40%-ra nőtt a flavanoid tartalom (Nogués et al. 1998; Kumar és Sharma 2018). Szárazság stressz alatt, téhen borsóban antocián tartalom 26%-os növekedését mutatták ki (Balakumar et al. 1993).

Az étkezési száraz borsó legjobb fogyasztói minőségét a kerek magforma, nagy ezermagtömeg, sötét intenzitású, egyöntetű szín biztosítja. A sötét narancssárga magszínt domináns Orc gén több allélja kontrollálja, és egy nagyobb karotinoid tartalommal társul (Swiecicki 1998, Swiecicki et al. 2000). A zöld színű magvakban található xantofill, lutein antioxidáns hatást fejtenek ki, és megakadályozzák a szembetegségek, időskori makula-degeneráció kialakulását. Holasová és mtsai (2009) szerint legnagyobb lutein koncentráció a zöld színű szárazborsó magvakban mutatható ki. A közép- és sötétnarancs sárga magvú száraz borsófajták magjában a xantofill tartalom alacsony, de a karotin tartalom 2,5-szer nagyobb, mint a világossárga színű borsó magvaké (Nemeskéri 2006). Magas hőmérsékleten, erős napsütésben a zöldmagvú borsó fajták mag színe, a klorofill bomlása következtében kifakul, míg a sárga magvúaké sötétedik. Hűvös csapadékos körülmények alatt a sárgamagvú borsó fajták magjában alacsonyabb a karotin tartalom, mint száraz meleg körülmények alatt (Nemeskéri 2006). Száraz körülmények alatt a borsó magvakban magasabb a valin, izoleucin, lizin esszenciális aminosav, mint a többi hüvelyes magban, azonban a prolin tartalom minden esetben magas volt (Győri

et al. 1998). Öntözés nélkül termesztett hüvelyes magvak fehérje tartalma magas, de a fehérje hasznosulását gátló tripszin inhibitorok mennyisége is nagyobb, mint az öntözött növényeknél (Nemeskéri 1997). Legkisebb mennyiségben (4,8-13,9 TIU mg/g szárazanyag) borsóban mutatták ki (Ferrason et al. 1997), de nem volt kimutatható száraz termesztési körülmények alatt (Nemeskéri 1997).

Nemesítési stratégiák borsó szárazságtűrésének javítására

Borsóban a szárazságtűrés növelése olyan alkalmazott stratégiákkal sikerülhet, mint a tesztelés, nemesítés, markereken alapuló szelekció (Bagheri et al. 2023), azaz hagyományos és biotechnológiai megközelítéssel, szárazság tűró fajták állíthatók elő (3 ábra).

3. ábra. Nemesítési stratégiák borsó szárazságtűrésének javítására

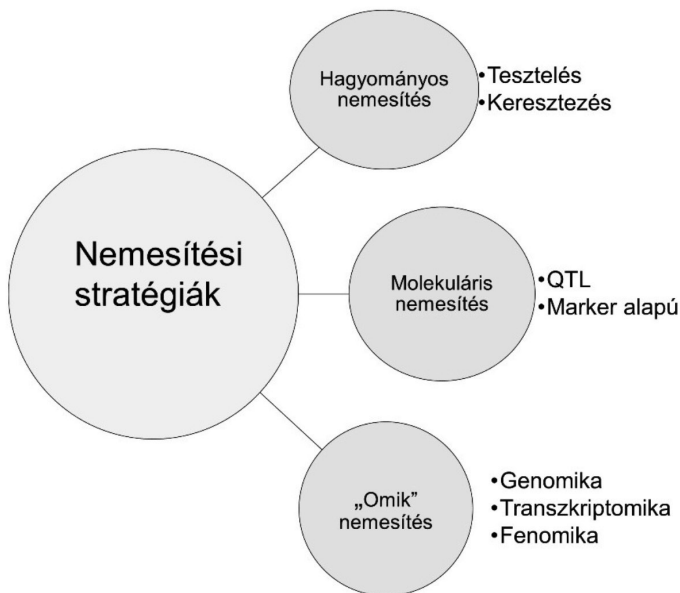


Figure 3. Breeding strategies to improve drought tolerance of peas

Hagyományos nemesítés

Hagyományos nemesítésben alapvető a keresztezéses nemesítési módszerek alkalmazása, széles genetikai bázisú populációk létrehozása, és ezek eltérő ökológiai körülmények alatt tesztelése. A keresztezési partnerek megválasztása a szárazságra nemesítési programban meghatározza a fajta kibocsátás ütemét. A vad fajok rendelkeznek azokkal a tulajdonságokkal, amelyekkel a szárazságot elviselik és betegségekkel szemben is ellenállnak (Osuna-Caballero et al. 2022; Smýkal et al. 2018). A vad fajok és termesztett fajták keresztezésével létrehozott interspecifikus hibridek széles

genetikai bázist adnak a nemesítők számára, azonban a keresztezéssel nem kívánatos tulajdonságokat is bejuttatunk az utódokba (Bohra et al. 2021). A legtöbb növényfaj hasonló alkalmazkodási folyamaton megy át szárazságban, de a fajtáknál specifikus szárazság reakciók fordulhatnak elő (Carvalho et al. 2019). A félig levél nélküli borsó fajtákban az *afila* (*af*) recesszíven öröklődő gén, kedvező tulajdonságot, kis levél felületet biztosít, ahol alacsonyabb a transzspiráció, kisebb a sztóma rezisztencia, jobb a vízfogyasztás hatékonysága (WUE) (Nemeskéri et al. 2015b), azonban az *afila* gének gátolják a hüvelyekben a magvak képződését. Több gén kölcsönhatás következtében a növény kúszóképessége, növény magassága, termés tulajdonságok változhatnak (Wang et al. 2003; Checa et al. 2020). A zöldborsó fajták többségében virágzás kezdete és az érésig terjedő időköz közel állandó, így a virágzás kezdeti időpont, azaz az első virágzó nódusz megjelenése felhasználható korai és késői genotípusok szelektálására (Mné-Drienyovszki 2008). Szántóföldi kísérletben, különösen közepes és súlyos szárazságban, a törzsek szelektációját a genotípus x környezet (G x E) kölcsönhatás terheli. Ebben az esetben a törzsek értékelésében fő szerepet a harvest index, genotípus x környezet analízis, termélelemzés kap. Annicchiarico és Iannucci (2008) kimutatták, hogy G x E hatás alapján a megdőlési tolerancia, illetve néhány tulajdonság, mint a harveszt index, virágzás ideje és időtartama, az éréskor mért állomány magasságának örökölhetősége mérsékelt vagy relatíve magas. A szülőpartnerek megválasztása, befolyásolja a létrehozott populációban a szelekciós előrehaladást a szárazság tűrés és magminőség egyidejű javítására. Eltérő levéltípusú borsófajták keresztezésével produktívabb genotípusok kiválasztása kedvezőbb volt a levélkés törzsek között, de a mag minőség javítására a genetikai haladás lassú, nagymértékben az *afila* levéltípusú szülő minőségi tulajdonságától függ (Nemeskéri 2007).

Molekuláris nemesítés

Jelenleg a kutatások központjában a szárazságtűrésben résztvevő tulajdonságok feltárása áll, azonban a szárazságtűrés egy komplex, több gén által szabályozott tulajdonság, amit eltérő genetikai régiók kontrollálnak. A morfológiai és élettani tulajdonságok kvantitatív öröklődnek, ezeknek a géneknek és a kvantitatív tulajdonság lokuszokhoz (QTLs) kapcsolt adaptív tulajdonságok feltárása segítheti a nemesítést. Szárazság stresszre reagáló tulajdonságok QTL térképét már bemutatták hüvelyeseknél (Bagheri et al. 2023), azonban kevés tanulmány foglalkozik a borsó ilyen irányú genetikai analízisével. Iglesias-García és mtsai (2015) rekombináns borsó vonalakban mérték a szárazság tüneteit, a talaj és levél relatív víztartalmát. QTL analízissel, 10 QTL-t azonosítottak a vizsgált tulajdonságokkal kapcsolatban, amelyek külön-külön a fenotípusos eltéréseknek 9 és 33%-a között voltak felelősek. A molekuláris markereket a genetikai különbözőségek kimutatására, QTL-ek azonosítására alkalmasabbnak tartják a morfológiai és élettani tulajdonságoknál (Maqbool et al. 2017). Tafesse és mtsai (2021), a stressz adaptív tulajdonságokat, mint viaszos levél, szár vastagság, virágzás időtartam, vegetációs index, pigment és klorofill index, genetikailag különböző borsókban vizsgálták. Ezekkel a stressz adaptív tulajdonságokkal kapcsolódó 15 SNP-t (single nucleotide polymorphisms) és markereket azonosítottak, amelyek a hét kromoszómából haton és a nem kromoszómás részen szóródtak szét.

„Omic” nemesítésben a cél a genom és jelenség elemzésével precíz és pontos jellemzéssel felgyorsítani, és lerövidíteni a nemesítés idejét. Ebben a folyamatban genomikai, transzkripciós, fenotipikus technikák alkalmazásával lehetőség van a környezeti tényezők hatásának kiszűrésére.

A genom alapú nemesítési módszerek között több markerhez kapcsolódó backcross és rekurrens szelekció alkalmazható a szárazság tűrés javítására. Csicscriborsónál molekuláris markereket (cél tulajdonság DNS alapú marker szűrése) alkalmaztak backcross populáció tesztelésére és szelekcióra. Megállapították, hogy a szárazság tolerancia javítására célzott tulajdonságok, mint a gyökér hossza, sűrűsége, és a gyökér mélység, nőtt a specifikus introgresszív utódokban (Thudi et al. 2014). Átfogó transzkripciós elemzéssel kimutatták, hogy az ozmolitok felhalmozódása, a transzkripció szabályozása, a jelátvitel és a reaktív oxigén gyökök (ROS)- semlegesítése szárazság stressz alatt átalakult, és ezek potenciális céljelenségek voltak szárazságtűrés javítására (Molina et al. 2008).

Szántóföldi körülmények alatt, a genotípusok szárazságtűrésének tesztelése csak a növények szárazságra adott reakciója alapján végezhető, azonban pontos mérések, adatok begyűjtése, értékelése precíz műszereket igényelnek. Az utóbbi időben számos korszerű eszközt (spektroszkópok fotoszintézis mérésére, infravörös kamerák a hőmérséklet és transzspiráció mérésére) fejlesztettek ki a nagy teljesítmény és pontos fenotípzálási adatok feljegyzésére, amely mint „fenomika” technika vált ismertté. Ezekkel az eszközökkel nyomon követhetők a növények növekedése, fejlődése, stresszre adott válasza, következtetni lehet a növényben zajló élettani változásokra (Bauriegel et al. 2011), rezisztencia, tolerancia mértékére (Rao és Laxman 2013), és a várható termésre (Nemeskéri et al. 2015b). A fotoszintézissel és a vízfogyasztással összefüggő tulajdonságok, mint stressz indikátorok jelzik a genotípusok stressz tolerancia szintjét. Szárazság stressz alatt azok a csicscriborsó fajták, amelyek zölden maradtak, nagyobb klorofill tartalommal rendelkeztek, amit a fotoszintézis hatékonyságának és szárazság tűrés jelzőjeként állapították meg (Imtiaz és Malhorta 2009). A toleráns csicscri borsó genotípusok levél hőmérséklete alacsonyabb volt, mint az érzékenyeké (Imtiaz és Malhorta 2009) és a szárazságot jobban elviselő zöldborsófajtáknál alacsonyabb sztóma rezisztenciát mértek (Nemeskéri et al. 2015b; Nemeskéri és Helyes 2019). A borsó levelek külső felületén lévő viasz réteg védelmet biztosít a magas UV sugárzás ellen (Grant et al. 1995), de szerepe van a kutikulán keresztül történő vízforgalomban. Sánchez és mtsai (2001) kísérletében nem volt különbség az afila és levélkés fajták között a viaszréteg alakulásában, de a réteg képződését környezeti tényezők jelentősen befolyásolták. Szárazságnak kitett borsófajták levelében jelentősen nőtt az epikutikuláris viaszréteg és a vastag viaszréteggel rendelkező fajtáknak alacsony volt a levélfelület hőmérséklete. Több szerző szerint a szárazság tűrésben szelekcióra leginkább felhasználható tulajdonság a gyökérrel összefüggő tulajdonságok; zöldborsónál a mélyre hatoló gyökér (Thorup-Kristensen 1998), száraz borsónál a gyökér rendszer szerkezete (Naim-Feil et al. 2017; Ceritoglu et al. 2020), míg mások a levelek relatív víztartalmát (Rahbarian et al. 2011), levélterület csökkentését (Checa et al. 2020), a WUE és termés javítására alkalmas élettani és spektrális tulajdonságokat (Nemeskéri et al. 2015b) hangsúlyozták.

Következtetések

Bár jelentős ismeretünk van a rezisztenciára nemesítés genetikai vonatkozásáról, az abiotikus stresszekhez alkalmazkodásról, de meglehetősen ritka a zöld és étkezési száraz borsó genotípusokra vonatkozó tanulmány. Sok nemesítési eljárással kísérleteznek a szárazság tűrés javítására, és egyes borsó fajoknál részeredmények is születtek pl. a szárazságtűréssel összefüggő tulajdonságok beazonosítása, azonban a stresszhez alkalmazkodás és termés kapcsolatának vizsgálata, erre irányuló nemesítési

módszerek kidolgozása még hiányzik. A szárazságtűrés egy komplex, több gén által szabályozott tulajdonság, amely megnyilvánulása különböző fejlődési szakaszokban környezeti tényezőktől függően eltérő lehet. Szárazság tűrés mechanizmusában a sejt, szövet, szerv és teljes növény szinten zajló élettani, biokémiai folyamatok feltárása, valamint a terméssel és adaptációval kapcsolatos célgének megismerése szükséges a borsónál. A szárazság tolerancia javításának felgyorsítása érdekében integrálni kellene a multidiszciplináris területeket, pl. a molekuláris genetikai és élettani ismereteket összekapcsolni a precíz fenotipizálással, azonban felhasználásuk genotípusok szelekciójára eltérő ökológiai környezetben még további kutatásokat igényelnek.

Felhasznált irodalom

1. Annicchiarico, P. and Iannucci, A. 2008. Adaptation strategy, germplasm type and adaptive traits for field pea improvement in Italy based on variety responses across climatically contrasting environments. *Field Crops Res.* 108(2): 133-142.
2. Bagheri, M., Santos, C.S., Rubiales, D. and Vasconcelos, M.W. 2023. Challenges in pea breeding for tolerance to drought: Status and prospects. *Ann. Appl. Biol.* 183(2): 108-120. <https://doi.org/10.1111/aab.12840>
3. Baigorri, H., Antolín, M.C. and Sánchez-Díaz, M. 1999. Reproductive response of two morphologically different pea cultivars to drought. *Eur. J. Agron.* 10(1999): 119-128.
4. Balakumar, T., Vincent, V.H.B. and Paliwal, K. 1993. On the interaction of UV-B radiation (280–315 nm) with water stress in crop plants. *Physiol. Plant.* 87(2): 217-222.
5. Basu, P.S., Berger, J.D., Turner, N.C., Chaturvedi, S.K., Ali, M. and Siddique, K.H.M. 2006. Osmotic adjustment of chickpea (*Cicer arietinum* L.) is not associated with changes in carbohydrate composition or leaf gas exchange under drought. *Ann. Appl. Biol.* 150; 217-225.
6. Bauriegel, E., Giebel, A. and Herpich, W.B. 2011. Hyperspectral and chlorophyll fluorescence imaging to analyse the impact of *Fusarium culmorum* on the photosynthetic integrity of infected wheat ears. *Sensors*, 11: 3765-3779.
7. Biddle, A.J. 2017. Peas and beans. (Vol. 27). CABI 179p.
8. Bohra, A., Kilian, B., Sivasankar, S., Caccamo, M., Mba, C., McCouch, S.R. and Varshney, R.K. 2021. Reap the crop wild relatives for breeding future crops. *Trends Biotechnol.* 40(4): 412-431.
9. Carvalho, M., Castro, I., Moutinho-Pereira, J., Correia, C., Egea- Cortines, M., Matos, M., Rosa, E., Carnide, V. and Lino-Neto, T. 2019. Evaluating stress responses in cowpea under drought stress. *J. Plant Physiol.* 241: 153001.
10. Ceritoglu, M., Ceritoglu, F., Erman, M. and Bektas, H. 2020. Root system variation of pulse crops at early vegetative stage. *Not. Bot. Horti Agrobot.* 48(4): 2182-2197.
11. Checa, O.E., Rodriguez, M., Wu, X. and Blair, M.W. 2020. Introgression of the afla gene into climbing garden pea (*Pisum sativum* L.). *Agronomy*, 10(10): 1537.
12. Davies, W.J. and Zhang, J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 55-76.
13. Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A. and Siddique, K.H.M. 2012. Drought stress in plants: An overview. In: Aroca, R. (eds.) *Plant Responses to Drought Stress*. Springer, Berlin, Heidelberg. 1-33.p. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_1
14. Ferrasson, E., Quillien, L. and Gueguen, J. 1997. Proteinase Inhibitors from Pea Seeds: Purification and Characterization. *J. Agric. Food Chem.* 45: 127-131.
15. Gao, W.R., Wang, X.S., Liu, Q.Y., Peng, H., Chen, C., Li, J.G., Zhang, J.S., Hu, S.H. and Ma, H. 2008. Comparative analysis of ESTs in response to drought stress in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 376: 578-583.

16. Grant, R.H., Jenks, M.A., Rich, P.J., Peters, P.J. and Ashworth, E.N. 1995. Scattering of ultraviolet and photosynthetically active radiation by sorghum bicolor: influence of epicuticular wax. *Agric. For. Meteorol.* 75: 263-281.
17. Györi, Z., Nemeskéri, E. and Szilágyi, Sz. 1998. Legumes grown under nonirrigated conditions. *J. Agric. Food Chem.* 46(8): 3087-9091.
18. Helyes, L., Varga, Gy., Pék, Z. and Dimény, J. 1999. The simultaneous effect of variety, irrigation and weather on tomato yield. *Acta Horticulturae*, 487: 499-505.
19. Helyes, L., Böcs, A. and Pék, Z. 2010. Effect of water supply on canopy temperature, stomatal conductance and yield quantity of processing tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Int. J. Hortic. Sci.* 16: 13-15.
20. Holasová, M., Dostálová, R., Fiedlerová, V. and Horáček, J. 2009. Variability of lutein content in peas (*Pisum sativum* L.) in relation to the variety, season and chlorophyll content. *Czech J. Food Sci.* 27, Special Issue: 188-191.
21. Hungria, M. and Kaschuk, G. 2014. Regulation of N₂ fixation and NO₃⁻/NH₄⁺ assimilation in nodulated and N-fertilized *Phaseolus vulgaris* L. exposed to high temperature stress. *Environ. Exp. Bot.* 98: 32- 9.
22. Iglesias-García, R., Prats, E., Fondevilla, S., Satovic, Z. and Rubiales, D. 2015. Quantitative trait loci associated to drought adaptation in pea (*Pisum sativum* L.). *Plant Mol. Biol. Rep.* 33(6): 1768-1778.
23. Imtiaz, M. and Malhotra, R.S. 2009. Reduce stress: breed for drought tolerance. *ICARDA Caravan Sci. Food Sec.* 26: 34-36.
24. Iqbal, N., Sadras, V.O., Denison, R.F., Zhou, Y. and Denton, M.D. 2022. Clade-dependent effects of drought on nitrogen fixation and its components – Number, size, and activity of nodules in legumes. *Field Crops Res.* 284: 108586. DOI: 10.1016/j.fcr.2022.108586
25. Knight, J.D. 2012. Frequency of field pea in rotations impacts biological nitrogen fixation. *Can. J. Plant Sci.* 92(6): 1005-1011.
26. Khoo, H.E., Azlan, A., Tang, S.T. and Lim, S.M. 2017. Anthocyanidins and anthocyanins: colored pigments as food, pharmaceutical ingredients, and the potential health benefits. *Food Nutr Res.* 61(1): 1361779.
27. Kozłowska, A. and Szostak-Wegierek, D. 2014. Flavonoids-food sources and health benefits. *Rocz Panstw Zakł Hig.* 65(2):79-85.
28. KSH 2022. Központi Statisztikai Hivatal, www.ksh.hu
29. Kumar, I. and Sharma, R.K. 2018. Production of secondary metabolites in plants under abiotic stress: an overview. *Significances Bioeng. Biosci.* 2(4): 96-200.
30. Liu, R., Fang, L., Yang, T., Zhang, X., Hu, J., Zhang, H., Han, W., Hua, Z., Hao, J. and Zong, X. 2017. Marker-trait association analysis of frost tolerance of 672 worldwide pea (*Pisum sativum* L.) collections. *Sci. Rep.* 7(1): 5919.
31. Mafakheri, A., Siosemardeh, A., Bahramnejad, B., Struik, P.C. and Sohrabi, Y. 2010. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Aus. J. Crop Sci.* 4: 580-585.
32. Maqbool, M.A., Aslam, M. and Ali, H. 2017. Breeding for improved drought tolerance in Chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Plant Breed.* 136(3): 300-318.
33. Mendlerné Drienyovszki N. 2008. A zöldborsó nemesítésének újabb eredményei a Debreceni Egyetem MTC Kutató Központjában Nyíregyházán. PhD Disszertáció, Debrecen. Debreceni Egyetem.
34. Molina, C., Rotter, B., Horres, R., Udupa, S.M., Besser, B., Bellarmino, L., Baum, M., Matsumura, H., Terauchi, R., Kahl, G. and Winter, P. 2008. SuperSAGE: the drought stress responsive transcriptome of chickpea roots. *BMC Genom.* 553: 1-28.
35. Mutava, R.N., Prince, S.J.K., Syed, N.H., Song, L., Valliyodan, B., Chen, W. and Nguyen, H.T. 2015. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. *Plant Physiol. Biochem.* 86: 109-120.

36. Naim-Feil, E., Toren, M., Aubert, G., Rubinstein, M., Rosen, A., Eshed, R., Sherman, A., Ophir, R., Saranga, Y. and Abbo, S. 2017. Drought response and genetic diversity in *Pisum fulvum*, a wild relative of domesticated pea. *Crop Sci.* 57(3): 1145-1159.
37. Nemeskéri, E. 1997. The nutritive quality of legume foodstuffs produced under dry growing conditions. *Acta Agron. Hung.* 45(1): 17-22.
38. Nemeskéri, E. 2001. Water deficiency resistance study on soya and bean cultivars. *Acta Agron. Hung.* 49(1): 83-93.
39. Nemeskéri, E. 2006. Breeding strategy for improvement of colour quality and carotenoid levels in dry pea seeds. *Commun. Biometry Crop Sci.* 1(1): 49-56.
40. Nemeskéri E. 2007. Génforrások keresése szárazságtűrés és termés minőség javítására a szárazborsó nemesítésben. *Agrártudományi Közlemények*, 27: 105-111.
41. Nemeskéri E., Molnár K. és Dobos A.Cs. 2015a. Különböző tenyészidejű borsófajták (*Pisum sativum* L.) vízhasznosítása eltérő vízellátás alatt. *Növénytermelés*, 64(1): 57-75.
42. Nemeskéri, E., Molnár, K., Vigh, R., Nagy, J. and Dobos, A. 2015b. Relationships between stomatal behaviour, spectral traits and water use and productivity of green peas (*Pisum sativum* L.) in dry seasons. *Acta Physiol. Plant.* 37(2): 1-16.
43. Nemeskéri, E. and Helyes, L. 2019. Physiological responses of selected vegetable crop species to water stress. *Agronomy*, 9(8): 447.
44. Nitasha, T. and Nageswer, S. 2011. Biochemical evaluation and molecular characterization of garden pea (*Pisum sativum* L.) genotypes. *Ind. J. Agric. Biochem.* 24(1): 49-54.
45. Nogués, S., Allen, D.J., Morison, J.I. and Baker, N.R. 1998. Ultraviolet-B radiation effects on water relations, leaf development, and photosynthesis in droughted pea plants. *Plant Physiol.* 117(1): 173-181.
46. Ntatsi, G., Gutiérrez-Cortines, M.E., Karapanos, I., Barros, A., Weiss, J., Balliu, A., Rosa, E.A.S. and Savvas, D. 2018. The quality of leguminous vegetables as influenced by preharvest factors. *Sci. Hortic.* 232: 191-205.
47. Osuna-Caballero, S., Rispaill, N., Barilli, E. and Rubiales, D. 2022. Identification and characterization of novel sources of resistance to rust (*Uromyces pisi*) in *Pisum* spp. *Plants*, 11: 2268.
48. Pandey, J., Devadasu, E., Saini, D., Dhokne, K., Marriboina, S., Raghavendra, A.S. and Subramanyam, R. 2023. Reversible changes in structure and function of photosynthetic apparatus of pea (*Pisum sativum*) leaves under drought stress. *The Plant Journal*, 113(1): 60-74.
49. Pouresmael, M., Khavari-Nejad, R.A., Mozafari, J., Najafi, F. and Moradi, F. 2012. Wild *Cicer* species response to drought stress through different mechanisms. *Adv. Environ. Biol.* 6: 2966-2975.
50. Prudent, M., Vernoud, V., Girodet, S. and Salon, C. 2016. How nitrogen fixation is modulated in response to different water availability levels and during recovery: A structural and functional study at the whole plant level. *Plant Soil*, 399(1): 1-12.
51. Rahbarian, R., Khavari-Nejad, R., Ganjeali, A., Bagheri, A. and Najafi, F. 2011. Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water relations in tolerant and susceptible chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 53: 47-56.
52. Rao, N.K.S. and Laxman, R.H. 2013. Phenotyping horticultural crops for abiotic stress tolerance. In: Singh, H.C.P., Rao, N.K.S. and Shivashankar, K.S. (eds.), *Climate-resilient Horticulture: Adaptation and Mitigation Strategies*, 147-157. Springer, Berlin/Heidelberg, Germany.
53. Salter, P.J. 1963. The effect of wet and dry soil conditions at different growth stages on the components of yield of a pea crop. *J. Hort. Sci.* 38: 321-334.
54. Sánchez, F.J., Manzanares, M., Andrés, E.F., Tenorio, J.L. and Ayerbe, L. 2001. Residual transpiration rate, epicuticular wax load and leaf colour of pea plants in drought conditions. Influence on harvest index and canopy temperature. *Eur. J. Agron.* 15: 57-70.
55. Sauter, A., Dietz, K.J. and Hartung, W. 2002. A possible stress physiological role of abscisic acid conjugates in root-to-shoot signalling. *Plant Cell Environ.* 25: 223-228.

56. Sing, S.K. and Reddy, K.R. 2011. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) under drought. J. Photochem. Photobiol. B 105: 40-50.
57. Smýkal, P., Trňený, O., Brus, J., Hanáček, P., Rathore, A., Roma, R.D., Pechanec, V., Duchoslav, M., Bhattacharyya, D., Bariotakis, M., Pirintsos, S., Berger, J. and Toker, C. 2018. Genetic structure of wild pea (*Pisum sativum* subsp. *elatius*) populations in the northern part of the Fertile Crescent reflects moderate cross-pollination and strong effect of geographic but not environmental distance. PLoS One, 13(3): e0194056.
58. Sorensen, J.N. and Edelenbos, M. 2003. Drought effects on green pea texture and related physical-chemical properties at comparable maturity. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 128(1): 128-135.
59. Swiecicki, W.K. 1998. Linkage in *Pisum*. V. New gene for orange cotyledons (Orc) and intergenic recombination between heteroalleles. Genetic. Polon. 30: 155-163.
60. Swiecicki, W.K., Wolko, B. and Weeden, N.F. 2000. Mendel's genetics, the *Pisum* genome and pea breeding. "100 years of Genetics for Plant Breeding" Mendel Centenary Congress, March 7-10. 2000 Brno, Czech Republic, Vorträge für Pflanzenzüchtung, 48: 65-76.
61. Tafesse, E.G., Gali, K.K., Lachagari, V.R., Bueckert, R. and Warkentin, T.D. 2021. Genome-wide association mapping for heat and drought adaptive traits in pea. Genes, 12(12): 1897.
62. Thorup-Kristensen, K. 1998. Root growth of green pea (*Pisum sativum* L.) genotypes. Crop Sci. 38: 1445-1451.
63. Thudi, M., Gaur, P.M., Krishnamurthy, L., Mir, R.R., Kudapa, H., Fikre, A., Kimurto, P., Tripathi, S., Soren, K.R., Mulwa, R., Bharadwaj, C., Datta, S., Chaturvedi, S.K. and Varshney, R.K. 2014. Genomics-assisted breeding for drought tolerance in chickpea. Funct. Plant Biol. 41: 1178-1190.
64. Tuba, Z., Raschi, A., Lanini, G.M., Nagy, Z., Helyes, L., Vodnik, D. and Sanita di Toppi, L. 2003. Plant response to elevated carbon dioxide. 157-204 (7. Chapter) In Toppi, L.S. and Pawlik-Skowronska. Abiotic stresses in plants KLUWER Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands, 233 p.
65. Wang, F.B., Fu, J.F., Dong, L. and Zhu, Y.B. 2003. Tendril inheritance in semi-leafless pea and its utilization in breeding. Hereditas, 25: 185-188.

Breeding drought tolerant pea varieties: situation and prospects - A review

NEMESKÉRI, E.

Institute of Horticultural Sciences, Hungarian University of Agriculture and Life Sciences

E-mail: Nemeskeri.Eszter@uni-mate.hu

Summary

As a result of global warming, the frequency of dry periods and irregular rainfall is increasing, which determines the growing range of certain crops and affects their productivity. Water scarcity inhibits plant development, water shortages and high temperatures during the generative phase cause disturbances in fertility, reducing the quantity of crops and altering their quality. Testing the ability of genotypes to adapt to adverse conditions plays a central role in drought tolerance breeding. There are results on the adaptation of legume species to abiotic stresses, genomics research,

but studies on green pea genotypes are rather scarce. In this study, we reviewed the morphological, physiological, biochemical and phenological changes of drought-stressed pea plants. Different techniques can be used in drought tolerance breeding such as conventional, molecular and “omic” techniques. Generating drought tolerant pea genotypes can be successful if stress-indicating traits related to photosynthesis and water consumption are identified. Multidisciplinary areas such as molecular genetics and physiology need to be integrated with phenotyping to accelerate the process, but their use for genotype selection in different ecological settings requires further research.

Keywords: breeding, climate change, drought stress, pea

Szerző

Nemeskéri Eszter – CSc. c. egyetemi tanár, Magyar Agrár-és Élettudományi Egyetem, Kertészettudományi Intézet, 2100 Gödöllő, Páter Károly utca 1.