

SZEMLE

Az árpa szárazságtűrésének genetikai háttere

SCHMIDTHOFFER Ildikó¹, CSONTOS Péter² és SKRIBANEK Anna¹

¹ELTE Berzsényi Dániel Pedagógusképző Központ, Biológiai Tanszék
9700 Szombathely, Károlyi Gáspár tér 4.; keri.schmidthoffer.ildiko@sek.elte.hu;
skribanek.anna@sek.elte.hu

²MTA Agrártudományi Kutatóközpont, Talajtani és Agrokémiai Intézet
1022 Budapest, Herman Ottó út 15.; cspeter@rissac.hu

Elfogadva: 2019. május 9.

Kulcsszavak: *Hordeum vulgare*, gének, szárazságstressz, szemle.

Összefoglalás: A szárazságtűrés fokozása gyakorlati szempontból egyre fontosabb tényező a termesztett gabonáinknál. Nagy hangsúlyt kap a szárazságtűrésben szerepet játszó gének azonosítása és minél szélesebb körű ismerete. E munkában összefoglalva ismertetjük azokat a géneket (*Hsdra4*, *Dhn1*, *Dhn3*, *Dhn5*, *Dhn9*, *PSCS*, *HSP17*, *HSP18*, *HSP70*, *HSP90* és *HVA1*), amiket a termesztett árpánál (*Hordeum vulgare* L.) a szárazságtűréssel már kapcsolatba hoztak és részletesen vizsgáltak. Ezen gének expressziója a szárazságtűrő képesség mértékére utalhat.

Bevezetés

A szélsőséges környezeti hatások a termesztett növényekben is évről évre nagy károkat okoznak, ezáltal nagymértékben csökken a terméshozam. Az abiotikus stresszorok a kukorica vagy a búza esetében a maximális terméshozamhoz képest 50%-ot is meghaladó termésvesztéssel idézhetnek elő (SZIGETI 2018). Az élelmiszerigény növekedésével a termesztésben szükségessé vált olyan új módszerek alkalmazása, amelyek fokozzák a gabonák ellenálló képességét a környezeti stresszel szemben (FEUILLET et al. 2008). Kiemelkedően fontos a szárazságtűréssel kapcsolatos gének ismerete, amelyeknek szerepe van a stabil terméshozam biztosításában (TESTER és LANGRIDGE 2010). A szárazság összetett tulajdonság, a növényekben a transzkripció megváltoztatásával a stresszel kapcsolatban álló géneket is aktivál (MAZZUCOTELLI et al. 2008). Az agrárkutatók szempontjából nagy jelentőségű a növényi adaptáció hatékonyabb megismerése, az új gének és metabolikus utak azonosítása (SHAAR-MOSHE et al. 2015).

Az árpa szárazságtűrésével kapcsolatba hozható gének

A termesztett árpa (*Hordeum vulgare* L.) szárazságtűrésénél a legtöbbet vizsgált géneket az 1. táblázat foglalja össze.

A *Hsdr4* (*Hordeum spontaneum* drought responsive 4) gént SUPRUNOVA és mtsai (2007) azonosították, melynek expressziójában különbség mutatkozott a szárazságstresszre érzékeny (JS1 és JS2) és toleráns (JR1 és JR2) árpa genotípusok között. A gén az árpa 3H kromoszómájának hosszú karján az EBmac541 és EBmag705 markerek között helyezkedik el. A *Hsdr4* szerepére vonatkozó kutatásokat végeztek AKASH és mtsai (2009) is. Tíz különböző, szárazságtűrésben szerepet játszó gént (*Hsdr4*, *HVA1*, *CBF3*, *HvCBF4*, *1-sst*, *Dhn1*, *Dhn3*, *Dhn5*, *Dhn6*, *Dhn9*)

1. táblázat. Az árpa szárazságtűrésében szerepet játszó fontosabb gének/géncsaládok.
Table 1. The most important genes/gene families involved in barley drought tolerance. (1) Name of gene; (2) Tested plant; (3) Tested attribute; (4) Source.

Gén neve (1)	Vizsgált növény (2)	Vizsgált tulajdonság (3)	Szerző(k), évszám (4)
<i>DHN</i> gének	<i>Hordeum spontaneum</i> K. Koch	Szárazságstressz	SUPRUNOVA et al. 2004
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	KARAMI et al. 2013
<i>Hsdr4</i>	<i>Hordeum spontaneum</i> K. Koch	Szárazságstressz	SUPRUNOVA et al. 2007
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	AKASH et al. 2009, PAPA- EFTHIMIOU és TSAFTARIS 2012a, 2012b, MEZER et al. 2014, BINOTT 2015, HARB és SAMARAH 2015
<i>HSPs</i>	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	SVOBODA et al. 2016, TEMEL et al. 2017
	<i>Hordeum vulgare</i> L. és <i>Hordeum spontaneum</i> K.Koch	Szárazságstressz	XIA et al. 2013
<i>HVA1</i>	<i>Hordeum vulgare</i> L. var. <i>nudum</i> Hook.	Szárazságstressz	YAO et al. 2017
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	SNIEGOWSKA-ŚWIERK et al. 2015
	<i>Hordeum distichon</i> L. <i>Hordeum vulgare</i> ssp. <i>vulgare</i>	Szárazságstressz	WÓJCIK-JAGLA et al. 2012 QIAN et al. 2007
<i>P5CS</i>	<i>Hordeum vulgare</i> var. <i>nudum</i> Hook.	Szárazságstressz	DENG et al. 2013
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazság- és sóstressz, ABA kezelés	ABU-ROMMAN et al. 2011
	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	BANDURSKA et al. 2017
<i>P5CS1</i>	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	XIA et al. 2017
<i>P5CS2</i>	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Szárazságstressz	WEHNER et al. 2016

vizsgáltak, azonban a vizsgált gének transzkripció szintje között nem találtak egyértelmű különbséget. Más szakirodalmi adatok szerint a szárazságstressznek kitett árpa genotípusok differenciálódásának tanulmányozására hasznos marker gének lehetnek az aszály során aktiválódó gének, mint a *HvNCED2*, *HvHsd4*, *HvDHNI* (HARB és SAMARAH 2015). PAPAETHIMIOU és TSAFTARIS (2012a) a *Hsd4* génnel szemben vizsgálta a *HvPKDM7-1* gén szerepét. A kísérlet során a *HvPKDM7-1* transzkripció szintje a szárazságstressz tizedik napján a közepesen szárazságtűrő Caresse fajtánál ötszörösére, a szárazság-toleráns Demetra fajtánál tizenötszörösére emelkedett. Ugyanakkor a *Hsd4* esetében a Caresse fajtánál háromszorosára, a Demetra fajtánál ötszörösére nőtt a transzkripció szintje. A *HvPKDM7-1* génhez hasonlóan a *HvTX1* gén expressziójának mérésekor szintén a *Hsd4* gént alkalmazták referenciagénként. A vízelvonással kiváltott szárazságstresszt követő tizedik napon a *HvTX1* transzkriptumának expressziója megnőtt ($\Delta\Delta Ct$: 2,979) a *Hsd4* transzkriptumának expressziójával ($\Delta\Delta Ct$: 2,456) szemben (PAPAETHIMIOU és TSAFTARIS 2012b). Szárazságstressz esetén mindkét vizsgált gén hatékonyabbnak bizonyult a *Hsd4* génnel szemben. A *Hsd4* gént, mint a vízhiány során fellépő szárazságtűrésben résztvevő gént említik még CHEN és mtsai (2008), GOUS és mtsai (2015), valamint BLÁHA és STŘEDA (2016). BINOTT (2015) szerint a *Hsd4* expressziója erősebben indukált a levelekben, mint a gyökerekben. MEZER és mtsai (2014) LEA fehérjéket kódoló géneket, a *NHX1*, a *Hsd4* és a *BLT101* géneket, valamint transzkripció faktorokat kódoló géneket (*HvDREB1*, *HvABF1*, *HvABIS* és *HvZIP1*) elemeztek kilenc árpafajta csíranövényeinél, vízhiányos körülmények között. Véleményük szerint a vizsgált gének közül a *HvZIP1* és a *Hsd4* gének nemcsak stressz jelzésére alkalmasak, hanem a szárazságtűrés markerei is lehetnek. A *Hsd4* gén nagymértékben expresszálódik szárazságstressz esetén. A gén expressziója a gyökerekben kevésbé figyelhető meg. Szenzitív és toleráns fajtákban különböző mértékben fejeződik ki, ezért árpafajtákban alkalmas marker lehet a szárazságtűrés mértékének megállapítására.

A környezeti stressz különféle formáira, mint amilyen például a szárazság, az alacsony hőmérséklet és a magas sótartalom, a növények adaptív válaszreakciója figyelhető meg. A válaszreakciókban nagy szerepe van a dehidrin géneknek (CLOSE et al. 2000). A kiszáradás következtében többféle dehidrin gén expresszálódik, úgymint a *Dhn1*, *Dhn3*, *Dhn5*, *Dhn6* és *Dhn9*. Ezeknek a géneknek funkcionális szerepük van a vadon élő árpa fajok dehidratációs toleranciájának kialakításában (SUPRUNOVA et al. 2004). A dehidrin multigén család (13 gén) génexpresszióját toleráns és szenzitív árpafajtákon is vizsgálták. Öt gén (*Dhn1*, *Dhn3*, *Dhn5*, *Dhn7* és *Dhn9*) kizárólag a Yousef szárazság-toleráns fajtában indukálódott aszálystressz esetén. Azonban stresszhatás alatt az öt génből csak kettő (*Dhn3* és *Dhn9*) mutatott közvetlen összefüggést olyan növényélettani paraméterekkel, mint a kloro-

fill-tartalom, az ozmotikus koncentráció, sztóma konduktancia és a növényi biomassza (KARAMI et al. 2013). A fotoszintetikus paraméterek (Fv/Fm, NPQ, Y) szárazságstressz hatására bekövetkező szignifikáns csökkenését hazai köztermesztésben lévő fajtákon is megfigyelték (SKRIBANEK et al. 2016). A szárazságtűrővel kapcsolatba hozott dehidrin gének közül a *Dhn1*, *Dhn3* és *Dhn5*, *Dhn9* magasabb expresszióját elsősorban szárazság-toleráns fajtáknál figyelték meg.

A különböző árpa genotípusoknál a prolin felhalmozódása és a szárazság rezisztencia közötti kapcsolat nem egyértelmű. Bizonyos eredmények azt mutatják, hogy ezen aminosav felhalmozódása általában a levéldehidratáció tünete, és a stresszérzékenységhez kötődik (HANSON et al. 1977). A *P5CS* gén elnyomott expressziója és a szabad prolin-tartalom csökkentése nem befolyásolta a tibeti hullless (pelyvátlan) árpa szárazságtoleranciáját (DENG et al. 2013). Mások pozitív kapcsolatot fedtek fel az aszály által indukált prolin felhalmozódás és a stresszel szembeni rezisztencia között (SINGH et al. 1972, AHMED et al. 2013). A kutatások szerint a *P5CS* gén a szárazság következtében aktiválódik és a delta-1-pirrolin-5-karboxilát szintáz szintézisében vesz részt (ABU-ROMMAN et al. 2011, WEHNER et al. 2016, XIA et al. 2017). Maresi és Cam/B1/C1 árpa genotípusok leveleiben a *P5CS* gén fokozott expresszióját már mérsékelt vízhiány jelenlétében megfigyelték. A megnövekedett expresszió a prolin szintéziséért felelős anyagcsere-útvonalak korai aktiválását jelzi, amelynek révén csökken a vízvesztés mértéke, ezzel is megakadályozva az aszály negatív hatását (BANDURSKA et al. 2017). A *HvP5CS* genetikai variációja igen sokféle. A *HvP5CS1* gén polimorfizmus vizsgálata világszerte begyűjtött 287 árpán történt meg. Öt polimorfizmus szoros összefüggést mutatott az árpa szárazságtűrésével (XIA et al. 2017). A fenti eredmények alapján kijelenthető, hogy a *HvP5CS* gén aszálystressz során indukálódik, szerepe van a prolin bioszintézisének aktiválásában, genetikailag sok variációja ismert.

A hő sokk fehérjék (HSP: Heat shock protein) szintézisét egyéb tényezők mellett a magas hőmérséklet által kiváltott stressz okozza, a transzkripció szintjük erősen korrelál a stressz időtartamával, ami a stressz után bekövetkező eliminációnál elkezd csökkenni (HAYANO-KANASHIRO et al. 2009). A szárazságtűrő fajtáknál különbség mutatkozik a HSP17 fehérjék felhalmozódása során (SVOBODA et al. 2016). Árpa növények fiziológiai állapotának, valamint a *HSP17* gén expressziójának változását vizsgálták kontroll és szárazsággal kezelt növényeken. A tizenkét napig tartó kezelés során a *HSP17* gén expressziós szintje a kétszeresére emelkedett a szárazságnak kitett növényeknél (TEMEL et al. 2017). Összesen 30 országból származó 210 árpafajtán a *HSP17.8* gén nukleotid polimorfizmus vizsgálatát is elvégezték. A detektált 11 SNP (single nucleotide polymorphism) közül mindössze négy használható DNS markerként a marker-asszociált szelekcióban (XIA et al. 2013). Ha a növény párologtatása meghaladja a vízfelvételt, a szövetekben és a sejtekben vízhiány keletkezik. Korlátozott vízfelvétel nem csak szárazság miatt alakul ki, hanem

sóstressz vagy hidegstressz esetén is jelentkezhethet (VERSALUS et al. 2006). FARALLI és mtsai (2015) génexpressziós vizsgálatok során megállapította, hogy az előzetesen alkalmazott rövid ideig tartó hőstressz hatására olyan stresszfüggő gének (*HSP17*, *HSP18*, *HSP26* és *HSP70*) aktiválódnak, amelyek csökkenthetik hőstresszt követő sóstressz negatív hatásait. Az aszály során bekövetkező brasszinoszteroid termelés zavarainak a növényekre gyakorolt hatását *HSP70* és *HSP90* génekkel kapcsolatban vizsgálták. A *HSP70* transzkriptum felhalmozódása magasabb, a *HSP90* transzkriptum felhalmozódása alacsonyabb volt a Delisa fajtából mutációval létrehozott, közepes magasságú 527DK fajtában. A brasszinoszteroidok azonban kis mértékben felelősek a növekedés szabályozásáért (JANECZKO et al. 2016). A hősokkfehérjék megjelenése annak ellenére, hogy elsősorban a magas hőmérsékleti stresszre jellemzőek, összefüggésbe hozhatók a szárazságtűréssel. Az eddigi eredmények alapján a *HSP17* gén tekinthető a leginkább hatékonyknak.

A *HVA1* (*Hordeum vulgare* aleuron 1) gén a LEA3 (late embryogenesis abundant protein, group 3) csoport tagja, és jelenléte szorosan kapcsolódik a vízhiányhoz. YAO és mtsai (2017) 28 tibeti hullless árpafajta génexpressziós vizsgálatát végezték el. A fajták között a szárazságtűrés szempontjából voltak nagy (Handizi), közepes (Kunlun 12) és gyenge (Dama) tűrőképességűek. A PEG 6000 által indukált *HVA1* gén magasabb transzkripcióját figyelték meg a nagy tűrőképességgel rendelkező fajtánál (Handizi). A *HVA1* gén klónozásával és a többszörös szekvenciaillesztés alkalmazásával a különböző fajták *HVA1* cDNS-szekvenciáját hasonlították össze. A cDNS 642 bázispárból állt, és 213 aminosavat kódolt. A Handizi és Dama fajták aminosavszekvenciája azonos volt, a Kunlun 12 fajtánál a 197. aminosav eltérést mutatott a másik két fajtaéhoz képest. Ezzel bizonyították, hogy a *HVA1* kifejeződési szintje a szárazság tolerálásának megbízhatóbb markere, mint a *HVA1* genetikai szerkezete. Az aktin filamentum (AF) hálózatának szárazság során bekövetkező változásait az aktin fehérjét (*ACT11*), az aktin depolimerizációs faktort (*ADF1*) kódoló génekkel és a *HVA1* génnel összefüggésben vizsgálták. A toleráns fajtánál aszály során csökkent a relatív víztartalom, amelyet a *HVA1* expresszió növekedése és az aszály által kiváltott *ACT11* és *ADF1* transzkriptumok csökkenése kísért (SŃIEGOWSKA-ŚWIERK et al. 2015). A *HVA1* gén, valamint a szárazságstressz alatt, illetve abszcizinsavval történő kezelés hatására az ozmotikus stressztolerancia kialakításában szerepet játszó *SRG6* gén esetében megfigyelték, hogy a két gén expressziója nagymértékben korrelál az árpa genotípusok szárazságtűrésével. Mindkét vizsgált gén nagyobb mértékben fejeződött ki az aszályt toleráló genotípusokban. A *HVA1* gén legmagasabb transzkripció szintjét azon fajták esetében figyelték meg, ahol a levél vízpotenciálja jelentősen csökkent. A szárazság-toleráns genotípusban az abszcizinsav (ABA) bizonyult erősebb jelátviteli útnak. Az *SRG6* gén esetében az elsődleges jel, amely kiváltotta a transzkriptum felhalmozódását, az abszcizinsav volt, de a szárazság-toleráns genotípus esetén közvetlen hatásként a le-

vélben fellépő vízhiány is kiválthatja a gén expresszióját. A *HVA1* génexpresszióját tehát elsődlegesen a vízhiány, az *SRG6* génnél pedig az abszcizinsav váltotta ki (WÓJCIK-JAGLA et al. 2012). A *HVA1* gén szekvenciáját és expresszióját a tibeti hullless árpában is vizsgálták. Szenzitív és toleráns genotípusokat azonosítottak a vízveszteség (WLR), a malondialdehid (MDA) és a prolin-tartalom alapján. Az alacsony malondialdehid-tartalom, az alacsony WLR-értékek és a magas prolin-tartalom összefüggést mutatott az aszályt toleráló genotípusoknál. A kvantitatív valós idejű PCR eredmények alapján a *HVA1* gén relatív expressziós szintje mindig magasabb volt a toleráns genotípusokban, és gyorsan növekedett a 2-4 órás dehidratáció után. Az érzékeny genotípusok *HVA1* expressziója 8 és 12 óra között mutatott gyors növekedést. QIAN és mtsai (2007) szerint a *HVA1* szekvenciája és expressziója összefüggésben lehet a különböző szárazságtűrő genotípusokkal.

A szárazságstresszel kapcsolatban még számos egyéb gént, mint például transzgéneket (*AtCKX1*, *MaALR*, *HvNCED*) különböző mechanizmusokat szabályozó (*PIP*, *HvELF3*, *Ppd-H1*, *HvVrn1-3*, *UZU*, *Cu/Zn*, *SOD*, *HvCAT₂*, *HvAPX*, *HvGST6*, *TuBd*) vagy transzkripció faktorokat kódoló (*EP2/ERF*, *HvbZIP*, *HvHox22*, *HvHsf1*) gének hatásait vizsgálták. A szakirodalmi adatok alapján az említett gének közül a szárazságtűrés fokozására az *AtCKX1*, *MaALR*, *HvNCED* transzgéneket alkalmasak. A gének listáját a 2. táblázat tartalmazza.

A vízhiány negatívan befolyásolja a növények fejlődését, morfológiáját és fiziológiai folyamatait, ezáltal termésmennyiségüket is. A növekedésre gyakorolt hatás attól függ, mely életszakaszban éri a növényt vízhiány. Ha a növekedés korai szakaszában, akkor a kisebb levélfelület következtében csökken a szén-dioxid fixáció. Ha a vízhiány a virágzás szakaszában jelentkezik, kevesebb lesz a virágok száma. A termésérés alatt fellépő vízhiány kisebb méretű szemtermést eredményez (CHAVES et al. 2009). GÜREL és mtsai (2016) munkájában a szárazságstressz hatására aktiválódó géneket különbözőképpen csoportosította. A *HvCO1*, *Ppd-H1*, *Vrn-H1*, *HvFT-1* gének a növény virágzásában töltenek be fontos szerepet. A *MYB*, *HVDRF1*, *HvABF-1*, *CBF* transzkripció faktorokat kódoló gének. A *HVA1*, *HVA22*, *Dhn3*, *Dhn9* a *LEA* fehérjék szintézisében vesznek részt. Ezek védőfehérjék, amelyek a nagy vízmegtartó képességükből adódóan képesek megőrizni a sejtkomponensek kiszáradás alatti integritását. A *HSP17.8* gén hősokk fehérjék aktiválását végzi. Az *ALDH*, *ADOR*, *HvAPX1*, *HvGST*, *HvMT-2* gének a reaktív oxigén gyökök (ROS) működését szabályozzák. A *BADH*, *CSMO*, gének az ozmolitikumok aktiválásában töltenek be fontos szerepet, míg a *HvHKT2;1*, *AVP1*, *HvAACT1*, és *BOR* gének transzport folyamatokat aktiválnak.

Rihane árpafajtából DJEMAL és mtsai (2018) egy új, az etilén válaszban részt vevő transzkripció faktor (ERF) izoláltak, ami a *HvSHN1* gén működését szabályozza. A gént számos abiotikus stressz modulálja, mint például a hideg, a hő, a só és az aszály.

VELASCO-ARROYO és mtsai (2018) az egész cisztatin család expressziós analízisét végezték el, és a C1A cisztein proteáz inhibitoraiként az *Icy-2* és *Icy-4* cisztatin gének szerepét mutatták ki az aszály tolerálásában.

A növényi hormonok közül a citokinin a gyökérnövekedés negatív szabályozója. RAMIREDDY és mtsai (2018) olyan transzgenikus árpa növényeket hoztak létre, melyek dúsabb gyökérrendszerrel rendelkeztek. Ezt a növény szárazságtűrő képességének növelése érdekében a *CKY* gén (cytokinin oxidase/dehydrogenase) gyökérspecifikus expressziójával érték el.

2. táblázat. A szárazságtűréssel kapcsolatba hozható további gének.

Table 2. Other genes associated with drought tolerance. (1) Name of gene; (2) Additional information; (3) Increase of drought tolerance; (4) Source.

A gén neve (1)	Egyéb információ (2)	Szárazságtűrés fokozása (3)	Szerző(k) neve, évszám (4)
<i>HvMTE</i> , <i>NCED</i> , <i>SUS</i> , <i>KS DHN</i> gének	Alumínium és szárazság-stressz hatására expresszálódó gének	–	AHMED et al. 2016
<i>Cu/Zn SOD</i> , <i>HvCAT</i> ₂ , <i>HvAPX</i> , <i>HvGST6</i> , <i>TuBd</i> , <i>HvCAT</i> , <i>HvSOD</i> , <i>HvAPX</i> gének	Stresszfüggő gének Antioxidáns enzimeket szabályozó gének	–	FARALLI et al. 2015 HARB et al. 2015
<i>EP2/ERF</i>	Transzkripció faktort kódoló gén	–	GUO et al. 2016
<i>UZU</i>	Törpenövés szabályozó gén	–	CHEN et al. 2016
<i>HvVrn1-3</i>	Virágzási időt szabályozó gének	–	AL-AJLOUNI et al. 2016
<i>AtCKX1</i>	Transzgén	Igen	POSPÍŠILOVÁ et al. 2016
<i>MaALR</i>	Transzgén	Igen	NAGY et al. 2016
<i>HbSINA4</i>	Klónozott gén	–	YUAN et al. 2015
<i>HvbZIP</i>	Transzkripció faktorkat kódoló gén	–	POURABED et al. 2015
<i>HvOPR2</i>	Klónozott gén	–	AL-MOMANY és ABU-ROMMAN 2014
<i>HvELF3</i> és <i>Ppd-H1</i>	Cirkadián óra szabályozó gének	–	HABTE et al. 2014
<i>HvHox22</i> és <i>HvHsfcl</i>	Transzkripció faktort kódoló gének	–	MATSUMOTO et al. 2014
<i>PIP</i> gének	A levelekben a vízszállítás szabályozói	–	CHAUMONT és TYERMAN 2014
<i>HvNCED</i>	Transzgén	Igen	SEILER et al. 2014
<i>HvGST</i>	Expressziója szárazsághatásra csökken	–	REZAEI et al. 2013

A köztermesztésben lévő 22 árpafajta szárazság hatására bekövetkező morfológiai változásait kisparcellás tájtörzskísérletekkel vetették össze. A stressznek kitett csíranövények gyökérhossza pozitív, míg a kontroll csíranövények gyökérhossza negatív korrelációt mutatott a fajták szántóföldi szárazságtűrésével (SCHMIDTHOFFER et al. 2018).

A *BMV1*, a *BMV2* és a *BMV3* gént, mint a β -amilázt kódoló géneket termesztett árpafajták 4HL, 2HL és 4HL kromoszómáján vizsgálták. Ezek közül a *BMV1* létfontosságú szerepet játszik a β -amiláz aktivitás és a malátaminőség szabályozásában (LI et al. 2002). WU és mtsai (2017) a vízhiányt különböző mértékben toleráló két tibeti vad árpan és két termesztett árpafajtán vizsgálta a *BMV1* gén kifejeződését a talaj vízmennyiségének csökkentésével. A legnagyobb β -amiláz aktivitást és a *BMV1* gén transzkripciójának fokozását a szárazságot jól toleráló vad fajtánál mutatták ki.

XU és mtsai (2017) a *HbSYR1* gént (szintaxinhoz kötődő gén) vizsgálták szárazságnak kitett és rehidratált növényeknél polimeráz lánreakciót alkalmazva (RT-PCR). A gén működése nem volt egyértelműen magyarázható, de szerepét igazolták az aszályos állapothoz kapcsolódó jelátviteli mechanizmusokban.

A *hvcbp20.ab* elnevezésű mutáns árpa növényeken a *CBP20* (Cap-Binding Protein 20) gén aktivitását vizsgálták a száraz körülményekhez történő adaptálódás során. A mutagenézissel előállított *hvcbp20.ab* árpa jobban alkalmazkodik a stressz körülményeihez és a korai aktiválásnak köszönhetően sokkal hatékonyabban működnek benne a stressz megelőző mechanizmusok (DASZKOWSKA-GOLEC et al. 2017).

A különböző növényi hormonok és másodlagos hírvivők közül a kalciumionok részt vesznek az aszály érzékelésében és jelzésében. CIEŚLA és mtsai (2016) megállapították, hogy a *HvCPK2a* gén terméke kettős specifitású kalciumfüggő protein-kináz, amely a szárazságstresszre adott válasz negatív szabályozója. Az árpa esetében FEDOROWICZ-STROŃSKA és mtsai (2017) összesen 25 *CDPK* gén vizsgálatát végezték el vízhiányos körülmények között. A *HvCPK7*, a *HvCPK8* és a *HvCPK2* gének erősen indukálódtak szárazság hatására, tehát szerepük lehet az aszályos állapot jelzésében és az ahhoz történő adaptálódásban.

A *HvDREB1-a* (*Hordeum vulgare* dehydration-responsive element binding protein 1) gén a DREB alcsalád A-2 alcsoportjának tagja, amit árpa növényből izoláltak. Só-, szárazság- és alacsony hőmérsékleti stresszek esetén magas *HvDREB1* expressziót (DRE/CRT-kötő transzkripciós faktor) tapasztaltak a levelekben, tehát ez a gén fontos szerepet játszik a növények szárazságstressz tűrése képességében is (XU et al. 2009). A Tokak és Bornova 92 fajta szárazság és só toleranciáját vizsgálták a *DREB2* és *WRKY38* gén tekintetében. A Bornova 92 fajtánál a *DREB2* és a *WRKY38* génexpresszió szabálytalanul indukálódott. A Tokak fajtánál a különböző stresszállapotok a *DREB2* gén kifejeződésének csökkenését, a *WRKY38* gén kifejeződésének növekedését idézték elő. Pozitív kapcsolatot mu-

tattak ki a gének aktivitása, valamint az aszály és a só toleranciáért felelős reaktív oxigén gyök-aktivitás (ROS) között (ALBAYRAK et al. 2012).

A szárazságtűrés kialakulása egy nagyon összetett folyamat révén valósul meg. A mai modern molekuláris biológiai eljárásoknak köszönhetően a tudomány egyre több ismerettel rendelkezik a gének részletes jellemzése révén a szárazságtűréshez való alkalmazkodásról. Egy-egy vizsgált gén transzkriptum felhalmozódását vizsgálva a vízhiányt jobban tűrő fajtáknál hatékonyabb génextresszió figyelhető meg. Ezen ismeretek nagyban segíthetik a nemesítők munkáját a köztermesztésbe vont fajták szárazságtoleranciára történő szelektálásában. Ennek elősegítésére jelen munkánk összesen 30, az árpa szárazságtűrésével összefüggő gén szerepét ismerteti szakirodalmi adatok alapján. Részletesen tárgyaltuk többek között a *Hsd4*, *Dhn1*, *Dhn3*, *Dhn5*, *Dhn9*, *P5CS*, *HSP17*, *HSP18*, *HSP70*, *HSP90* és *HVA1* géneket.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozunk a kézirat lektorainak jobbító észrevételeikért. Jelen munka az Emberi Erőforrások Minisztériuma ÚNKP-18-3-IV. kódszámú Új Nemzeti Kiválóság Programjának támogatásával készült.

Irodalomjegyzék

- ABU-ROMMAN S. M., AMMARI T. G., IRSHAI D. A., SALAMEH N. M., HASAN M. K., HASAN H. S. 2011: Cloning and expression patterns of the HvP5CS gene from barley (*Hordeum vulgare*). Journal of Food, Agriculture & Environment 9(3–4): 279–284. <https://doi.org/10.1234/4.2011.2269>
- AHMED I. M., DAI H., ZHENG W., CAO F., ZHANG G., SUN D., WU F. 2013: Genotypic differences in physiological characteristics in the tolerance to drought and salinity combined stress between Tibetan wild and cultivated barley. Plant Physiology and Biochemistry 63: 49–60. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.11.004>
- AHMED I. M., NADIRA U. A., CAO F., HE X., ZHANG G., WU F. 2016: Physiological and molecular analysis on root growth associated with the tolerance to aluminum and drought individual and combined in Tibetan wild and cultivated barley. Planta 243: 973. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2442-x>
- AKASH M. W., AL-ABDALLAT A. M., SAOUB H. M., AYAD J. Y. 2009: Molecular and field comparison of selected barley cultivars for drought tolerance. Journal of New Seeds 10(2): 98–111. <https://doi.org/10.1080/15228860902901710>
- AL-AJLOUNI Z. I., AL-ABDALLAT A. M., AL-GHZAWI A. L. A., AYAD J. Y., ELENEIN J. M. A., AL-QURAAAN N. A., BAENZIGER S. 2016: Impact of pre-anthesis water deficit on yield and yield components in barley (*Hordeum vulgare* L.) plants grown under controlled conditions. Agronomy 6: 33. <https://doi.org/10.3390/agronomy6020033>
- ALBAYRAK G., YÖRÜK E., DIKEN O. 2012: Quantitative gene expression analysis of WRKY38 and DREB2 transcription factors responsible for drought and salt tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). New Biotechnology 29: S22. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2012.08.053>

- AL-MOMANY B., ABU-ROMMAN S. 2014: Cloning and molecular characterization of a flavin-dependent oxidoreductase gene from barley. *Journal of Applied Genetics* 55(4): 457–468. <https://doi.org/10.1007/s13353-014-0227-8>
- BANDURSKA H., NIEDZIELA J., PIETROWSKA-BOREK M., NUC K., CHADZINIKOLAU T., RADZIKOWSKA D. 2017: Regulation of proline biosynthesis and resistance to drought stress in two barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes of different origin. *Plant Physiology and Biochemistry* 118: 427–437. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.07.006>
- BINOTT J. J. 2015: Physiological and molecular characterization of Kenyan barley lines (*Hordeum vulgare* L.) for abiotic stress tolerance and malting attributes. PhD Dissertation, Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn. <https://d-nb.info/1084760584/34>
- BLÁHA L., STŘEDA T. 2016: Plant integrity – the important factor of adaptability to stress conditions. *Abiotic and Biotic Stress in Plants – Recent Advances and Future Perspectives*. <https://doi.org/10.5772/62306>
- CHAUMONT F., TYERMAN S. D. 2014: Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiology* 164(4): 1600–1618. <https://doi.org/10.1104/pp.113.233791>
- CHAVES M. M., FLEXAS J., PINHEIRO C. 2009: Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103(4): 551–560. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- CHEN G., LI C., SHI Y., NEVO E. 2008: Wild barley, *Hordeum spontaneum*, a genetic resource for crop improvement in cold and arid regions. *Sciences in Cold and Arid Regions* 1: 0115–0124.
- CHEN G., LI H., WEI Y., ZHENG Y. L., ZHOU M., LIU C. 2016: Pleiotropic effects of the semi-dwarfing gene *uzu* in barley. *Euphytica* 209: 749–755. <https://doi.org/10.1007/s10681-016-1668-4>
- CIEŚLA A., MITUŁA F., MISZTAŁ L., FEDOROWICZ-STROŃSKA O., JANICKA S., TAJDEŁ-ZIELIŃSKA M., MARCZAK M., JANICKI M., LUDWIKÓW A., SADOWSKI J. 2016: A role for barley calcium-dependent protein kinase CPK2a in the response to drought. *Frontiers in Plant Science* 7: 1550. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01550>
- CLOSE T. J., DONG-WOOG C., SALVI S., TUBEROSA R., RYABUSHKINA N., NEVO E. 2000: Allelic variation at loci encoding dehydrins in wild and cultivated barley. In: *Plant and Animal Genome, San Diego, VIII*: 9–12.
- DASZKOWSKA-GOLEC A., SKUBACZ A., MARZEC M., SŁOTA M., KUROWSKA M., GAJECKA M., GAJEWSKA P., PŁOCINICZAK T., SITKO K., PACAK A., SZWEYKOWSKA-KULINSKA Z., SZAREJKO I. 2017: Mutation in HvCBP20 (Cap Binding Protein 20) adapts barley to drought stress at phenotypic and transcriptomic levels. *Frontiers in Plant Science* 8: 942. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00942>
- DENG G., LIANG J., XU D., LONG H., PAN ZH., YU M. 2013: The relationship between proline content, the expression level of P5CS (Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase), and drought tolerance in Tibetan hulless barley (*Hordeum vulgare* var. *nudum*). *Russian Journal of Plant Physiology* 60(5): 693–700. <https://doi.org/10.1134/S1021443713050038>
- DJEMAL R., MILA I., BOUZAYEN M., PIRRELLO J., KHOUDI H. 2018: Molecular cloning and characterization of novel WIN1/SHN1 ethylene responsive transcription factor HvSHN1 in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Plant Physiology* 228: 39–46. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.04.019>
- FARALLI M., LEKTEMUR C., ROSELLINI D., GÜREL F. 2015: Effects of heat shock and salinity on barley growth and stress-related gene transcription. *Biologia Plantarum* 59(3): 537–546. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0518-x>
- FEDOROWICZ-STROŃSKA O., KOCZYK G., KACZMAREK M., KRAJEWSKI P., SADOWSKI J. 2017: Genome-wide identification, characterisation and expression profiles of calcium-dependent protein kinase genes in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Applied Genetics* 58(1):11–22. <https://doi.org/10.1007/s13353-016-0357-2>

- FEUILLET C., LANGRIDGE P., WAUGH R. 2008: Cereal breeding takes a walk on the wild side. *Trends in Genetics* 24(1): 24–32. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.11.001>
- GOUS P. W., GILBERT R. G., FOX G. P. 2015: Drought-proofing barley (*Hordeum vulgare*) and its impact on grain quality: a review. *Journal of The Institute of Brewing* 121: 19–27. <https://doi.org/10.1002/jib.187>
- GUO B., WEI Y., XU R., LIN S., LUAN H., LV C. 2016: Genome-wide analysis of APETALA2/ethylene-responsive factor (AP2/ERF) gene family in barley (*Hordeum vulgare* L.). *PLoS ONE* 11(9): e0161322. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161322>
- GÜREL F., ÖZTÜRK Z. N., UÇARLI C., ROSELLINI D. 2016: Barley genes as tools to confer abiotic stress tolerance in crops. *Frontiers in Plant Science* 7: 1137. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01137>
- HABTE E., MÜLLER L. M., SHTAYA M., DAVIS S. J., KORFF M. 2014: Osmotic stress at the barley root affects expression of circadian clock genes in the shoot. *Plant, Cell and Environment* 37: 1321–1337. <https://doi.org/10.1111/pce.12242>
- HANSON A. D., NELSON C. E., EVERSON E. H. 1977: Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. *Crop Science* 17: 720–726. <https://doi.org/10.2135/cropsci1977.0011183X001700050012x>
- HARB A., AWAD D., SAMARAH N. 2015: Gene expression and activity of antioxidant enzymes in barley (*Hordeum vulgare* L.) under controlled severe drought. *Journal of Plant Interactions* 10(1): 109–116. <https://doi.org/10.1080/17429145.2015.1033023>
- HARB A. M., SAMARAH N. H. 2015: Physiological and molecular responses to controlled severe drought in two barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *Journal of Crop Improvement* 29(1): 82–94. <https://doi.org/10.1080/15427528.2014.976802>
- HAYANO-KANASHIRO C., CALDERON-VAZQUEZ C., IBARRA-LACLETTE E., HERRERA-ESTRELLA L., SIMPSON J. 2009: Analysis of gene expression and physiological responses in three Mexican maize landraces under drought stress and recovery irrigation. *PLoS ONE* 4(10): e7531. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007531>
- JANECZKO A., GRUSZKA D., POCIECHA E., DZIURKA M., FILEK M., JURCZYK B., KALAJI H. M., KOCUREK M., WALIGÓRSKI P. 2016: Physiological and biochemical characterisation of watered and drought-stressed barley mutants in the HvDWARF gene encoding C6-oxidase involved in brassinosteroid biosynthesis. *Plant Physiology and Biochemistry* 99: 126–141. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.12.003>
- KARAMI A., SHAHBAZI M., NIKNAM V., SHOBBAR Z. S., TAFRESHI R. S., ABEDINI R., MABOOD H. E. 2013: Expression analysis of dehydrin multigene family across tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes in response to terminal drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 35: 2289–2297. <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1266-1>
- LI C. D., LANGRIDGE P., ZHANG X. Q., ECKSTEIN P. E., ROSSNAGEL B. G., LANCE R. C. M. 2002: Mapping of barley (*Hordeum vulgare* L.) β -amylase alleles in which an amino acid substitution determines β -amylase isoenzyme type and the level of free β -amylase. *Journal of Cereal Science* 35: 39–50. <https://doi.org/10.1006/jcrs.2001.0398>
- MATSUMOTO T., MORISHIGE H., TANAKA T., KANAMORI H., KOMATSUDA T., SATO K., ITOH T., WU J., NAKAMURA S. 2014: Transcriptome analysis of barley identifies heat shock and HD-Zip I transcription factors up-regulated in response to multiple abiotic stresses. *Molecular Breeding* 34: 761–768. <https://doi.org/10.1007/s1103201400489>
- MAZZUCOTELLI E., MASTRANGELO A. M., CROSATTI C., GUERRA D., STANCA A. M., CATTIVELLI L. 2008: Abiotic stress response in plants: when post-transcriptional and post-translational regulations control transcription. *Plant Science* 174(4): 420–431. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2008.02.005>

- MEZER DE M, TURSKA-TARASKA A., KACZMAREK Z., GLOWACKA K., SWARCEWICZ B., RORAT T. 2014: Differential physiological and molecular response of barley genotypes to water deficit. *Plant Physiology and Biochemistry* 80: 234–248.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.03.025>
- NAGY B., MAJER P., MIHÁLY R., PAUK J., HORVÁTH G. V. 2016: Stress tolerance of transgenic barley accumulating the alfalfa aldose reductase in the cytoplasm and the chloroplast. *Phytochemistry* 129: 14–23. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2016.07.007>
- PAPAEFTHIMIOU D., TSAFTARIS A. S. 2012a: Significant induction by drought of HvPKDM7-1, a gene encoding a jumonji-like histone demethylase homologue in barley (*H. vulgare*). *Acta Physiologiae Plantarum* 34(3): 1187–1198. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0915-5>
- PAPAEFTHIMIOU D., TSAFTARIS A.S. 2012b: Characterization of a drought inducible trithorax-like H3K4 methyltransferase from barley. *Biologia Plantarum* 56(4): 683–692.
<https://doi.org/10.1007/s10535-012-0125-z>
- POSPÍŠILOVÁ H., JISKROVÁ E., VOJTA P., MRÍZOVÁ K., KOKÁŠ F., ČUDEJKOVÁ M. M., BERGOUNOUX V., PLÍHAL O., KLIMEŠOVÁ J., NOVÁK O., DZUROVÁ L., FRÉBORT I., GALUSZKA P. 2016: Transgenic barley overexpressing a cytokinin dehydrogenase gene shows greater tolerance to drought stress. *New Biotechnology* 33(5B): 692–705.
<https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.12.005>
- POURABED E., GOLMOHAMADI F. G., MONFARED P. S., RAZAVI S. M., SHOBBAR Z. S. 2015: Basic leucine zipper family in barley: genome-wide characterization of members and expression analysis. *Molecular Biotechnology* 57(1): 12–26. <https://doi.org/10.1007/s12033-014-9797-2>
- QIAN G., HAN Z., ZHAO T., DENG G., PAN Z., YU M. 2007: Genotypic variability in sequence and expression of HVA1 gene in Tibetan hullless barley, *Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*, associated with resistance to water deficit. *Australian Journal of Agricultural Research* 58(5): 425–431.
<https://doi.org/10.1071/AR06300>
- RAMIREDDY E., HOSSEINI S. A., EGGERT K., GILLANDT S., GNAD H., WIRÉN N., SCHMÜLLING T. 2018: Root engineering in barley: increasing cytokinin degradation produces a larger root system, mineral enrichment in the shoot and improved drought tolerance. *Plant Physiology* 177: 1078–1095. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00199>
- REZAEI M. K., SHOBBAR Z.-S., SHAHBAZI M., ABEDINI R., ZARE S. 2013: Glutathione S-transferase (GST) family in barley: Identification of members, enzyme activity, and gene expression pattern. *Journal of Plant Physiology* 170(14): 1277–1284.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.04.005>
- SCHMIDTHOFFER I., SZILÁK L., MOLNÁR P., CSONTOS P., SKRIBANEK A. 2018: Drought tolerance of European barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties. *Agriculture (Poľnohospodárstvo)*, 64(3): 137–142. <https://doi.org/10.2478/agri-2018-0014>
- SEILER C., HARSHAVARDHAN V. T., REDDY P. S., HENSEL G., KUMLEHN J., ESCHEN-LIPPOLD L., RAJESH K., KORZUN V., WOBUS U., LEE J., SELVARAJ G., SREENIVASULU N. 2014: Abscisic acid flux alterations result in differential abscisic acid signaling responses and impact assimilation efficiency in barley under terminal drought stress. *Plant Physiology* 164: 1677–1696.
<https://doi.org/10.1104/pp.113.229062>
- SHAAR-MOSHE L., HÜBNER S., PELEG Z. 2015: Identification of conserved droughtadaptive genes using a cross-species meta-analysis approach. *BMC Plant Biology*. 15: 111.
<https://doi.org/10.1186/s12870-015-0493-6>
- SINGH T. N., ASPINALL D., PALEG L. G. 1972: Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley: a potential metabolic measure of drought resistance. *Nature New Biology* 236(67): 188–190. <https://doi.org/10.1038/newbio236188a0>
- SKRIBANEK A., SCHMIDTHOFFER I., CSONTOS P. 2016: Szárazságstressz hatása 22 árpafajta csíranövényének fotoszintetikus paramétereire. *Botanikai Közlemények* 103(2): 237–248.
<https://doi.org/10.17716/BotKozlem.2016.103.2.237>

- SŃIEGOWSKA-ŚWIERK K., DUBAS E., RAPACZ M. 2015: Drought-induced changes in the actin cytoskeleton of barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *Acta Physiologiae Plantarum* 37: 73. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1820-0>
- SUPRUNOVA T., KRUGMAN T., DISTELFELD A., FAHIMA T., NEVO E., KOROL A. 2007: Identification of a novel gene (Hsdr4) involved in water-stress tolerance in wild barley. *Plant Molecular Biology* 64(1–2): 17–34. <https://doi.org/10.1007/s11103-006-9131-x>
- SUPRUNOVA T., KRUGMAN T., FAHIMA T., CHEN G., SHAMS I., KOROL A., NEVO E. 2004: Differential expression of dehydrin genes in wild barley, *Hordeum spontaneum*, associated with resistance to water deficit. *Plant, Cell and Environment* 27: 1297–1308. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01237.x>
- SVOBODA P., JANSKA A., SPIWOK V., PRASIL I. T., KOSOVA K., VITAMVAS P., OVESNA J. 2016: Global scale transcriptional profiling of two contrasting barley genotypes exposed to moderate drought conditions: Contribution of leaves and crowns to water shortage coping strategies. *Frontiers in Plant Science* 7: 1958. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01958>
- SZIGETI Z. 2018: A növényi stresszel kapcsolatos felfogásunk változásai. *Botanikai Közlemények* 105(2): 165–178. <https://doi.org/10.17716/BotKozlem.2018.105.2.165>
- TEMEL A., JANACK B., HUMBECK K. 2017: Drought stress-related physiological changes and histone modifications in barley primary leaves at HSP17 gene. *Agronomy* 7: 43. <https://doi.org/10.3390/agronomy7020043>
- TESTER M., LANGRIDGE P. 2010: Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science* 327(5967): 818–822. <https://doi.org/10.1126/science.1183700>
- VELASCO-ARROYO B., DIAZ-MENDOZA M., GOMEZ-SANCHEZ A., MORENO-GARCIA B., SANTAMARIA M. E., TORIJA-BONILLA M., HENSEL G., KUMLEHN J., MARTINEZ M., DIAZ I. 2018: Silencing barley cystatins HvCPI-2 and HvCPI-4 specifically modifies leaf responses to drought stress. *Plant Cell & Environment* 41: 1776–1790. <https://doi.org/10.1111/pce.13178>
- VERSALUS 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. *The Plant Journal* 45: 523–539. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2005.02593.x>
- WEHNER G., BALKO C., HUMBECK K., ZYPRIAN E., ORDON F. 2016: Expression profiling of genes involved in drought stress and leaf senescence in juvenile barley. *BMC Plant Biology* 16: 3. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0701-4>
- WÓJCIK-JAGLA M., RAPACZ M., BARCIK W., JANOWIAK F. 2012: Differential regulation of barley (*Hordeum distichon*) HVA1 and SRG6 transcript accumulation during the induction of soil and leaf water deficit. *Acta Physiologiae Plantarum* 34: 2069–2078. <https://doi.org/1007/s11738-012-1004-0>
- WU X., CAI K., ZHANG G., ZENG F. 2017: Metabolite profiling of barley grains subjected to water stress: to explain the genotypic difference in drought-induced impacts on malting quality. *Frontiers in Plant Science* 8: 1547. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01547>
- XIA Y., LI R., BAI G., SIDDIQUE K., VARSHNEY R. K., BAUM M., YAN G., GUO P. 2017: Genetic variations of HvP5CS1 and their association with drought tolerance related traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Scientific Reports* 7(1): 7870. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08393-0>
- XIA Y., LI R., NING Z., BAI G., SIDDIQUE K., YAN G., BAUM M., VARSHNEY R. K., GUO P. 2013: Single nucleotide polymorphisms in HSP17.8 and their association with agronomic traits in barley. *PLoS ONE* 8(2): e56816. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056816>
- XU Q. J., WANG Y. L., WEI Z. X., YUAN H. J., ZENG X. Q., TASHI N. 2017: Cloning and functional characterization of the HbSYR1 gene encoding a syntaxin-related protein in Tibetan hul-

- less barley (*Hordeum vulgare* L. var. *nudum* HK. f.). Genetics and Molecular Research 16(3): gmr16038909. <https://doi.org/10.4238/gmr16038909>
- XU Z.-S., NI Z.-Y., LI Z.-Y., LI L.-C., CHEN M., GAO D.-Y., YU X.-D., LIU P., MA Y.-Z. 2009: Isolation and functional characterization of HvDREB1-a gene encoding a dehydration-responsive element binding protein in *Hordeum vulgare*. Journal of Plant Research 122(1): 121–130. <https://doi.org/10.1007/s10265-008-0195-3>.
- YAO X., WU K., YAO Y., LI J., REN Y., CHI D. 2017: The response mechanism of the HVA1 gene in hulless barley underdrought stress. Italian Journal of Agronomy. 12(804): 357–363. <https://doi.org/10.4081/ija.2017.804>
- YUAN H. J., LUO X. M., NYIMA T. S., WANG Y. L., XU Q. J., ZENG X. Q. 2015: Cloning and characterization of up-regulated HbSINA4 gene induced by drought stress in Tibetan hulless barley. Genetics and Molecular Research 14(4): 15312–15319. <https://doi.org/10.4238/2015.November.30.7>

REVIEW

Genetic background of drought tolerance in barley

I. SCHMIDTHOFFER¹, P. CSONTOS² and A. SKRIBANEK¹

¹Biology Department, Faculty of Dániel Berzsenyi Teacher Training Center, Eötvös Loránd University, H–9700 Szombathely, Károlyi Gáspár tér 4, Hungary; keri.schmidthoffer.ildiko@sek.elte.hu; skribanek.anna@sek.elte.hu

²Institute for Soil, Science and Agricultural Chemistry, Centre for Agricultural Research, Hungarian Academy of Sciences, H–1022 Budapest, Herman O. út 15, Hungary; cspeter@rissac.hu

Accepted: 9 May 2019

Key words: drought stress, genes, *Hordeum vulgare*, review, stress tolerance.

Increasing the drought tolerance of cultivated crops is becoming a priority from a practical point of view. The identification and deeper understanding of genes involved in drought tolerance receives a great emphasis. In this work, we summarize the genes (*Hsdr4*, *Dhn1*, *Dhn3*, *Dhn5*, *Dhn9*, *PSCS*, *HSP17*, *HSP18*, *HSP70*, *HSP90* and *HVA1*) that have been associated with drought tolerance for barley (*Hordeum vulgare* L.) and investigated in detail. The expression of these genes may indicate the degree of drought tolerance.