



SZENT ISTVÁN EGYETEM

**A KENYÉRBÚZA (*TRITICUM AESTIVUM* L.)
KÖRNYEZETI ADAPTÁCIÓJÁT MEGHATÁROZÓ
GENETIKAI KOMPONENSEK VIZSGÁLATA**

Doktori (PhD) értekezés

Kiss Tibor

Martonvásár
2016

**A doktori iskola
megnevezése:**

Növénytudományi Doktori Iskola

Tudományága:

Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok

Vezetője:

Prof. Dr. Helyes Lajos
Intézetigazgató, Egyetemi tanár, az MTA doktora
SZIE, Mezőgazdaság-és Környezettudományi
Kar, Kertészeti Technológiai Tanszék

Program:

Növénygenetika, növénynemesítés és
növénybiotechnológia

Témavezető:

Dr. Karsai Ildikó
Tudományos tanácsadó, az MTA doktora
MTA Agrártudományi Kutatóközpont
Mezőgazdasági Intézet
Molekuláris Nemesítési Osztály

.....
Dr. Helyes Lajos
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
Dr. Karsai Ildikó
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	5
1. BEVEZETÉS	8
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	12
2.1. A búza származása, genetikája, elterjedése, és gazdasági jelentősége.....	12
2.2. A búza egyedfejlődési fázisainak és terméskomponenseinek vizsgálata.....	14
2.3. A virágzás genetikai szabályozása	18
2.4. A gabonafélék virágzása	20
2.4.1. <i>A vernalizációért felelős gének (VRN) és szabályozási mechanizmusuk búzában</i>	22
2.4.2. <i>A nappalhossz-érzékenységért felelős gének (PPD) és szabályozási folyamataik búzában</i>	27
2.4.3. <i>Koraiságért felelős gének (EPS)</i>	30
2.4.4. <i>A növénymagasság csökkentésében szerepet játszó gének (RHT)</i>	32
2.5. Molekuláris markerek alkalmazása a genetikai vizsgálatokban	34
2.5.1. <i>Diverzitás vizsgálat molekuláris markerekkel</i>	36
2.5.2. <i>Marker – tulajdonság összefüggés vizsgálatok</i>	39
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	45
3.1. Növényanyag.....	45
3.2. Szántóföldi kísérletek.....	45
3.3. Az évjáratok meteorológiai paraméterei	46
3.4. Fenotípusos megfigyelések	47
3.5. Búzagenotípusok genetikai jellemzése.....	48
3.6. Adatelemzés	52
4. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK	54
4.1. Genetikai diverzitás vizsgálatok molekuláris markerrendszerekkel	54
4.1.1. <i>A Martonvásári őszi búza génbank jellemzése</i>	54
4.1.1.1. <i>A génbanki gyűjtemény allél gyakoriságai a vernalizációs igény és a nappalhossz-érzékenység főbb génjeiben</i>	54
4.1.1.2. <i>VRN1 és PPD1 gének főbb alléltípusainak hatása a szántóföldi kalászolásra</i>	57
4.1.1.3. <i>A martonvásári génbanki tételek genotípusos és fenotípusos eredményeinek megvitatása</i>	62
4.1.2. <i>MTA ATK őszi búza asszociációs panel genetikai jellemzése</i>	66
4.1.2.1. <i>Az őszi búza asszociációs panel populáció struktúrája</i>	66
4.1.2.2. <i>Az őszi búza asszociációs panel LD alapú térképe</i>	70
4.1.2.3. <i>A diverzitás vizsgálat eredményeinek megvitatása</i>	73
4.2. Évjárat és vetésidő hatása az őszi búza GWA panel egyedfejlődésére és termésképzésére	75
4.2.1. <i>Egyedfejlődési paraméterek</i>	75
4.2.2. <i>Morfológiai paraméterek</i>	80
4.2.3. <i>Terméskomponensek</i>	83
4.2.4. <i>A vizsgált fenotípusos paraméterek egymásra gyakorolt hatásai</i>	87
4.2.5. <i>A fenotípusos eredmények megvitatása</i>	91
4.3. Asszociációs elemzés	94
4.4. A teljes genomot lefedő asszociációs elemzés eredményeinek megvitatása	106
4.5. Új tudományos eredmények.....	109

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	111
6. ÖSSZEFOGLALÁS	116
7. SUMMARY	117
MELLÉKLETEK JEGYZÉKE	119
MELLÉKLETEK	120
M1. Irodalomjegyzék.....	120
M2. A kiválasztott 188 búzagenotípus származásának és főbb gén-specifikus markereinek jellemzése.....	139
M3. A főhajtás magasságbeli változása (az utolsó teljes level hüvelyének alsó részéig mérve) a kísérlet időtartama alatt, (a) a tavaszi életformájú 'Morex' és (b) az őszi életformájú 'Kompolti Korai' árpafajták esetében.....	146
M4. A molekuláris genomanalízis során használt gén-allél specifikus markerek listája.....	147
M5. Az LD térkép létrehozásához használt KASP-markerek száma.....	148
M6. Az LD térkép létrehozásához használt 15K SNP markerek száma.....	149
M7. Az általunk vizsgált vernalizációs igényért felelős és a nappalhossz-érzékenység kialakításában szerepet játszó főbb alléltípusok főkomponens analíziséből származó eredmények összefoglalása, a földrajzi származás, mint aktív változó és a két egyedfejlődési fázis (Z49 és Z59), mint kiegészítő változók függvényében.....	150
M8. Az általunk vizsgált vernalizációs igényért felelős és a nappalhossz-érzékenység kialakításában szerepet játszó főbb alléltípusok főkomponens analízise, a földrajzi származás, mint aktív változó és a két egyedfejlődési fázis (Z49 /DEV49/ és Z59 /DEV59/), mint kiegészítő változók függvényében.....	151
M9. A <i>VRN1</i> és a <i>PPD1</i> gének lehetséges főbb allélkombinációinak csoportosítása és azok, amelyeket ténylegesen kimutattunk a vizsgált 683 búzagenotípus gyűjteményben.....	152
M10. A vizsgált 683 búzagenotípus és felvételezett két egyedfejlődési fázis közötti korreláció a két évjárat függvényében, (a) Z49 és (b) Z59.....	153
M11. A Z49 és a Z59 egyedfejlődési fázisok varianciaanalízise a két év átlagában (2011 és 2012), (a) az egyedfejlődési gének, mint főkomponensek és (b) e gének különböző kombinációi vonatkozásában.....	154
M12. A Z49 és Z59 egyedfejlődési fázisok két vizsgálati évben mért átlagértékeinek a megoszlása a 12 fő allélcsoport között.....	155
M13. A kísérletekben használt génspecifikus markerek allélmegoszlási arányai az MTA-ATK őszi búza GWA panelben.....	156
M14. A felvételezett egyedfejlődési és morfológiai paraméterek, illetve a vizsgált terméskomponensek varianciaanalízise és főbb értékeinek összefoglalása.....	158
M15. A vizsgált egyedfejlődési fázisok eléréséhez szükséges effektív hőösszeg értékek megoszlása a fajták <i>PPD1</i> alléltípusaiban a három vizsgálati évben.....	159
M16. Az általunk vizsgált egyedfejlődési, morfológiai és terméskomponensek főkomponens analízisének főbb adatainak összefoglalása.....	160
M17. A két őszi vetésidő kísérletben mért hőösszegek összehasonlítása a főbb egyedfejlődési fázisok között a három vizsgálati év átlagában.....	161
M18. Néhány kiválasztott fontosabb morfológiai és terméskomponens GWAS eredményeinek „Manhattan plots” és „Q-Q plots” legjobb modell szerinti ábrázolása az egyedi környezetekben (Martonvásár 2013-2015).....	162
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	168

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

AET: átlagos ezerszemtömeg [g]

AFLP: amplifikált fragmentum-hossz polimorfizmus (Amplified Fragment Length Polymorphism)

AP1: APETALA1 gén

AP-PCR: véletlenszerűen kapcsolt PCR (Arbitrary Prime PCR)

AS: átlagos szemszám/kalász

bp: bázispár

BAC: baktérium mesterséges kromoszóma (Bacterial Artificial Chromosome), amely *E. coli* plazmidből kialakított klónozó vektor

CAPS: amplifikált termékek restrikciós hasításával nyert polimorfizmus (Cleaved Amplified Polymorphic Sequences)

CIM: összetett intervallum QTL térképezés (Composite Interval Mapping)

CO: CONSTANS gén

DAF: DNS amplifikációs ujjlenyomat (DNA Amplification Fingerprinting)

DArT: Diversity Arrays Technology

DENS: a főkalász kalászkasűrűsége

DH: kettős haploid (Doubled Haploid)

EAL: a főkalász hossza [cm]

EPS: 'Earliness per se' - koraiság kialakításában szerepet játszó géncsoport

EST: expresszálódó szekvencia részlet (Expressed Sequences Tags)

FDR: hamis találati arány (False Discovery Rate)

FT: FLOWERING LOCUS T gén

GoldenGate: SNP-alapú teljes genomelemző módszer

GY: szemtermés [g]

GWAS: teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzés (Genome-Wide Association Study)

Infinium: SNP-alapú teljes genomelemző módszer

KASP: SNP-alapú teljes genomelemző módszer (Kompetitive Allele Specific PCR genotyping system)

kb: kilobázis

LD: kiegyensúlyozatlan kapcsoltság, más néven allél asszociációk meghatározása (Linkage Disequilibrium)

LIN: az utolsó szártag hossza [cm]

- LOD:** annak az esélynek a 10-es alapú logaritmus, hogy két lokusz genetikailag kapcsolt (Logarithm of Odds)
- LSE:** az intenzív szárnövekedés intervalluma
- MET:** a főkalász ezerszemtömege [g]
- MIM:** többszörös intervallum QTL térképezés (Multiple Interval Mapping)
- MLE:** a maximális valószínűség becslése (Maximum Likelihood Estimation)
- MS:** a főkalász szemszáma
- MSW:** a főkalász szemsúlya [g]
- NAM:** beágyazott asszociációs térképezés (Nested Association Mapping)
- NIL:** közel izogén törzs, idegentermékenyülő növények esetében vonal (Near Isogenic Line)
- PCR:** polimeráz láncreakció (Polymerase Chain Reaction)
- PH1:** növénymagasság (a főhajtás alapi részétől a zászlóslevél levélhüvelyéig mérve) [cm]
- PH2:** növénymagasság (a főhajtás alapi részétől a főkalász alapi részéig mérve) [cm]
- PH3:** növénymagasság (a főhajtás alapi részétől a főkalász csúcsáig mérve) [cm]
- PPD:** PhotoPerioD gének (a nappalhossz-érzékenység szabályozásáért felelős géncsoport)
- QTL:** mennyiségi tulajdonságokat meghatározó lokusz (Quantitative Trait Locus)
- RAPD:** véletlenszerűen megválasztott oligonukleotidokkal indított PCR (Random Amplified Polymorphic DNA)
- RFLP:** restrikciós fragmentum-hossz polimorfizmus (Restriction Fragment Length Polymorphism)
- RHT:** törpésítő gén, a növénymagasság szabályozásában szerepet játszó géncsoport (Reduced Height)
- RIL:** (rekombináns beltenyésztett törzs, idegentermékenyülő növények esetében vonal (Recombinant Inbred Line)
- RT:** a produktív oldalhajtások száma
- qrt-PCR:** valós idejű PCR, a génexpresszió során keletkező géntermékek mennyiségi változásainak kimutatására fejlesztett módszer (Real-Time Polymerase Chain Reaction)
- SCAR:** feltárt szekvenciájú amplifikált régió (Sequence Characterized Amplified Region)
- SG:** az intenzív szárnövekedés sebessége
- SIM:** egyszerű intervallum QTL térképezés (Simple Interval Mapping)

SNP: egy pontos nukleotid polimorfizmus (Single Nucleotide Polymorphism)

SPIK: a főkalász kalászkáinak száma

SPTV: effektív hőösszeg (effective thermal sum), amely egyenlő a napi összegyűjtött hőmennyiség (TT, Thermal Time), a vernalizációs faktor (FV, Vernalization Factor) és a nappalhossz faktor (FP, Photoperiod Factor) szorzatával
($SPTV = TT \times FV \times FP$)

SS: a mellékkalászok szemszáma

SSP: szem/kalászká arány

SSR: egyszerű szekvencia ismétlődés (Simple Sequences Repeat)

SSW: a mellékkalászok szemsúlya [g]

STS: szekvenciával jelölt hely (Sequences Tagged Sites)

TaqMan: SNP-alapú teljes genomelemző módszer

TKW: ezerszemtömeg (Thousand Kernel Weight)

U: Unit (egység)

VRN: a vernalizációs igényért felelős géncsoportok

YAC: élesztő mesterséges kromoszóma (Yeast Artificial Chromosome), mesterséges klónozó eszköz

Z30: a Zadoks skála szerinti egyedfejlődési fázis (az intenzív szárnövekedés kezdete)

Z31: a Zadoks skála szerinti egyedfejlődési fázis (az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél)

Z37: a Zadoks skála szerinti egyedfejlődési fázis (a zászlós levél megjelenésének időpontja)

Z39: a Zadoks skála szerinti egyedfejlődési fázis (a zászlós levél teljes kifejlődésének időpontja)

Z49: a Zadoks skála szerinti egyedfejlődési fázis (a kalász a zászlóslevél hüvelyének felső részében helyezkedik el)

Z59: a Zadoks skála szerinti egyedfejlődési fázis (a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből)

ZSE: az intenzív szárnövekedés lezárulásának ideje

1. BEVEZETÉS

A gabonafélék, és ezeken belül főként a búza, az árpa és a rizs, világviszonylatban is az emberi élelmezés és az állati takarmányozás alapvető forrásai, részesedésük a világ növénytermesztésében az 50%-ot is meghaladja. Hazánkban az őszi búza vetésterülete évente 1,0-1,2 millió hektár között változik, ami Magyarország szántóterületének közel egynegyedét teszi ki (KSH, 2014). Jelentőségéből fakadóan a búza nemcsak a világ számos részén, hanem hazánkban is a mezőgazdasági növények genetikai kutatásának egyik legfontosabb célpontja.

Napjainkban a kenyérbúza elterjedési területe megközelítőleg az északi szélesség 60. és a déli szélesség 40. foka közé esik. E területek makro- és mikroklimatikus, edafikus, illetve biotikus jellemzői nagymértékben eltérnek, azonban a rendkívül különböző körülményekhez a gabonafélék genetikai változatosságuk révén mégis képesek adaptálódni. Egy adott terület klimatikus viszonyaihoz leginkább alkalmazkodni képes fajták nemesítése során, illetve az üzemi termesztés gazdaságossága érdekében figyelembe kell venni a genetikai alapanyagok és fajták ökológiai sajátosságait, valamint életforma típusait is. Többnyire azok a fajták termesztethők gazdaságosan és biztonságosan, amelyeket az adott terület környezeti feltételei között többéves szántóföldi kísérletek alapján szelektáltak.

Az adaptációs képesség tanulmányozásában az egyik leggyakrabban használt módszer a kalászolási folyamat vizsgálata. E folyamat meghatározásában a vegetatív-generatív életszakasz közötti átmenethez szükséges hidegkezelés, azaz a vernalizációs igényért (*VRN*), a nappalhossz-érzékenységet (*PPD*), a koraiság szabályozásáért (*EPS*) felelős, illetve a növénymagasság csökkentésében közreműködő (*RHT*) géncsoportok főszerepet játszanak. Ezt a komplex folyamatot alapvetően a környezeti faktorok, úgymint a nappalhossz éves periodikus váltakozásai, az alacsony és magas hőmérsékleti periódusok, valamint a fény spektrális összetétele és intenzitása határozzák meg, amelyek közvetlenül befolyásolják az egyedfejlődést. E komplex szabályozási folyamatnak a főbb összetevőit már feltárták a búza és az árpa esetében, viszont a környezeti elemek széles skálájához való alkalmazkodásuk molekuláris-genetikai folyamatai még nem kellőképpen tisztázottak. Szántóföldi körülmények között, a különböző évjáratok eltérő környezeti hatásrendszerei következtében e gének különböző alléljainak fenotípusos hatásaiban jelentős variabilitás mutatkozik, ami sokszor ellentmondó

eredményekhez vezet. Molekuláris markerek felhasználásával kiküszöbölhető a környezet módosító hatása. A molekuláris markeradatokból genetikai térképek készíthetők, és az adott tulajdonságokhoz köthető QTL-ek (Quantitative Trait Locus: mennyiségi tulajdonságokért felelős lokusz) azonosíthatók. Az LD-alapú (Linkage Disequilibrium: kiegyensúlyozatlan kapcsoltság) asszociációs vizsgálat (GWAS: teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzés /Genome-Wide Association Study/) hatékony módszer arra, hogy megállapíthassuk egy nagyobb genotípus gyűjteményben lévő természetes genetikai változatosság összefüggését a fenotípusos tulajdonságokkal. E témában már több tanulmány jelent meg, amelyekben különböző egyedfejlődést és morfológiai tulajdonságot, illetve terméskomponenst meghatározó QTL-eket írtak le.

A kenyérbúza kalászolásának részletes biológiai, genetikai elemzése a jövőben még inkább felértékelődhet, mivel a gyorsan és kiszámíthatatlan módon megváltozó makro- és mikroklimatikus hatások miatt egyre nagyobb lesz annak az igénye, hogy a különböző nemesítési programokban a nemesítők megtalálják azokat a genetikai alapanyagokat, amelyekből új, a helyi környezeti feltételekhez leginkább alkalmazkodni képes fajtákat állíthatnak elő. A virágzási gének funkcióinak és kapcsolatrendszerének a felderítésében sokat segítenek az *Arabidopsis thaliana* modellnövény mutációs változatainak részletes tanulmányozása, valamint búzán belül a különböző térképező populációkon, közel-izogén törzseken, transzgenikus növényeken és egyéb mutánsokon végzett kutatások. Az eddigi eredmények alapján elmondható, hogy az *Arabidopsis* és a mérsékelt égövi fűfélék virágmerisztéma indukciójának genetikai szabályozása nagymértékben különbözik egymástól. Egyedül a nappalhossz szabályozási útvonal az, amely nagyobb szintű hasonlóságot mutat a kétszikű és az egyszikű növények között. Az utóbbi évtizedekben rengeteg új információ született a virágzási folyamat szabályozórendszerének kutatása során, viszont még sok a megválaszolatlan kérdés.

Nemesítési szempontból az egyik ilyen fontos kérdéskör az, hogy milyen összefüggések mutathatók ki az egyedfejlődési gének különböző alléltípusainak a kalászadási időre, illetve a terméskomponensekre gyakorolt hatásaiban szántóföldi körülmények között.

A disszertációban ismertetett munkánkkal célunk a búza kalászadási idejének fenomikai és molekuláris genetikai módszerekkel történő részletes tanulmányozása volt egy széles genetikai bázisú fajtacsoporton belül.

Ebben az értekezésben az alábbiakat tűztük ki célul magunk elé:

1. A két legfontosabb egyedfejlődést meghatározó géncsalád (*VRNI*, vernalizációs igény és *PPDI*, nappalhossz-érzékenység) lehetséges alléljainak szekvenencia-specifikus molekuláris markerekkel történő jellemzése egy 683 genotípust tartalmazó búzafajtakörben abból a célból, hogy meghatározzuk a genotípusok alléleloszlását és ezek kalászolásra kifejtett hatását szántóföldi körülmények között. A kísérletekből származó információk alapján terveztük egy széles genetikai diverzitást képviselő asszociációs panel kialakítását.
2. Az asszociációs panel genetikai diverzitásának jellemzése nagyhatékonyságú marker technológiák felhasználásával. A diverzitás vizsgálatokat kiterjesztjük a panelre jellemző populáció struktúra megállapítására, valamint több, egyedfejlődési, és növényhabitust meghatározó allél gyakoriságának elemzésére is.
3. Az asszociációs panel LD markertérképének összeállítása a különböző nagyhatékonyságú markerező technológiákból származó, valamint a génspecifikus markerekből.
4. Az asszociációs panel genotípusaira jellemző egyedfejlődési mintázatok, terméskomponensek, valamint e két tulajdonságcsoport közti összefüggésrendszer részletes vizsgálata több évjáratban és vetésidőben kivitelezett szántóföldi kísérletekben.
5. Az egyedfejlődési mintázatok és a termőképesség genetikai komponenseinek meghatározása az asszociációs panel LD markertérképére és a fenotípusos adatmátrixokra alapozott teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzésekkel.

A felsorolt kísérletekkel és elemzésekkel a következő eredményeket kívántuk elérni:

1. A fenotípusos adatok alapján összefüggés megállapítása a kalászolási idő és a termőképesség közötti kapcsolatrendszerben.
2. A martonvásári génbanki fajtagyűjtemény génkatalógusának létrehozása a növényfejlődés főbb szabályozó génjeire vonatkozóan.
3. A *VRN* és *PPD* gének különböző allélja közötti kapcsolatrendszer jobb megértése és ezek hatásainak vizsgálata a növényi egyedfejlődésre és termőképességre.
4. Nagyfelbontású molekuláris markeradatbázisok összeállítása és statisztikai elemzése.
5. A főbb egyedfejlődési gének különböző haplotípusai és a fajták ökológiai tagoltsága közötti összefüggés kimutatása.
6. Az egyedfejlődési paraméterek és terméskomponensek GWAS vizsgálatainak kivitelezése és a kapott eredmények értelmezése.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A búza származása, genetikája, elterjedése, és gazdasági jelentősége

A közönséges búza, avagy kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.) a pászitfűfélék (*Poaceae*) családjába, a *Triticum* nemzetségbe tartozik. Délnyugat-Ázsiából, az úgynevezett „Termékeny Félhold” (Fertile Crescent), azaz a mai Délnyugat-Írán, Észak-Irak, Délkelet-Törökország, Szíria, Jordánia és Izrael területéről származik (Lev-Yadun et al. 2000). Kromoszómaszámuk alapján a búzafajokat három csoportba sorolhatjuk (Kihara 1924):

1. diploid (alakor) sorozat $n=7$; genom: A
2. tetraploid (tönke) sorozat $n=14$; genom: AB vagy AG
3. hexaploid (tönköly) sorozat $n=21$; genom: ABD vagy ABG

A hexaploid *T. aestivum* nagy valószínűséggel a diploid és tetraploid búzák termesztésbe vonása után fejlődött ki. A termesztett búza közvetlen vad őse nem ismert. Feltételezhetően Északnyugat-Íránból vagy Északkelet-Törökországból származik, és egy tetraploid búza, a *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (AABB), illetve a diploid *Aegilops tauschii* (DD) hibridizációjának eredményeként jött létre, amely az alap kromoszómakészlet megháromszorozódását eredményezte (Kihara 1944; McFadden és Sears 1946).

A kenyérbúza rendelkezik az egyik legnagyobb (17,33 Gbp) és legösszetettebb genommal (ABD) a termesztett növények között (Devos et al. 2009). A búzában (*T. aestivum* L.) rendkívül nagy a repetitív szekvenciák aránya is (~80-90%; Moore 1995; Li et al. 2004). Ennek következtében genetikai kutatása nagy nehézséget jelent és fizikai térképezése is kevésbé előrehaladott fázisban tart, mint a rizs (*Oryza sativa* L.), vagy a kukoricáé (*Zea mays* L.). Az elmúlt évtizedekben létrehozott nagyszámú genomi forrás, mint a BAC (Bacterial Artificial Chromosome) és YAC (Yeast Artificial Chromosome) könyvtárak, az EST (Expressed Sequence Tags) gyűjtemények, valamint a genomszekvenálási technológiák jelentős fejlődése lehetővé tették a búza nemzetközi genomszekvenálási programjának sikeres kivitelezését. Ennek eredményeképpen elkészült az első, a teljes búza genomot lefedő szekvencia annotáció (The International Wheat Genome Sequencing Consortium [IWGSC; <https://www.wheatgenome.org/>]). A jövőben egyre többet tudhatunk meg az egyes gének kromoszómális elhelyezkedéséről, funkciójáról és fenotípusos hatásáról, ami a nemesítés gyakorlatát is alapvetően

megváltoztathatja. A szelekció egyre tudatosabbá és hatékonyabbá válhat, mivel a fenotípusos tulajdonságok helyett a genotípusos és genomi információkra lehet alapozni a szülői partnerek és az utópopulációk egyedeinek kiválasztását.

A termesztett gabonafélék vad ősei jól alkalmazkodtak az ún. „Termékeny Félhold” területén uralkodó környezeti feltételekhez. Ezek a fajok a vegetatív fejlődésükhöz kihasználták az őszi csapadékot, a vernalizációs igény pedig biztosította a virágzás késleltetését, megakadályozva a téli fagyok károsító hatásait. A tavaszi hosszúnappalos megvilágítás felgyorsítja a korai virágzást, az ebben a periódusban lehulló csapadék pedig biztosítja a megfelelő szemtelítődési fázist, még a meleg és aszályos nyári periódus beállta előtt (Cockram et al. 2007). Életforma alapján a búzában két fő változatot különböztethetünk meg: az őszi és a tavaszi. Az őszi életformájú búzafajtákat olyan területeken lehet termesztetni, ahol a téli időjárási feltételek megfelelő hidegkezelést biztosítanak a növények számára a vernalizációs igény kielégítéséhez, de a hőmérséklet nem túlságosan alacsony ahhoz, hogy a növények károsodást szenvedjenek. Az őszi búza általában bővebben termő, nagyobb a termésstabilitása, mint a tavaszi búzának, mivel a hosszabb vegetatív fázisnak köszönhetően jobban bokrosodik, így a nagyobb biomassza révén több asszimilátum képes felhalmozódni a szemtermésben. A tavaszi életformájú genotípusok olyan területeken termesztethők gazdaságosan, ahol a tél túl hideg az őszi búza számára (tavaszi vetésidőpont alkalmazása), vagy (szubtrópusi és mediterrán éghajlatú vidékeken) a „tél” túlságosan meleg az őszi életformájú búzafajták hidegigényének kielégítéséhez (őszi, vagy téli vetésidőpont alkalmazása).

A világon közel 240 millió hektáron termesztenek búzát, így szerepe alapvető a népélelmezés és a takarmányozás területén. Hazánkban az őszi búza évenkénti vetésterülete megközelíti az 1,0-1,2 millió hektárt, ami a mezőgazdasági művelés alá vont területek jelentős hányadát teszi ki. A termésátlagtól függően évente 5-6 millió tonna árut termelünk, amelynek értéke tíz évvel ezelőtt 130-150 milliárd forint volt (Láng és Bedő 2006), viszont a jelenlegi gabonapiaci árakkal számolva megközelíti a 200-220 milliárd forintot is (https://www.agrotrend.hu/tag/buza_ara). A globális klímaváltozás befolyásolhatja a jövőbeni hőmérséklet- és csapadékeloszlást. E környezeti faktorok alapvetően meghatározzák a mezőgazdasági termelés gazdaságosságát, továbbá a bioszféra élelmiszer előállító- és háziállat eltartó képességét is. Magyarország sajátságos klimatikus viszonyokkal rendelkezik, mivel három klímaterület határán helyezkedik el. Ezek (1) az óceáni - a nyár hűvös, a tél enyhe, kicsi az évi hőingás, a csapadékeloszlás egyenletes, (2) a kontinentális - a

nyár meleg, a tél hideg és száraz, nagy évi hőingás, a csapadékmaximum nyár elején és ősszel figyelhető meg, és (3) a mediterrán - a nyár forró és száraz, a tél enyhe, a csapadékmaximum ősszel és télen alakul ki. E három éghajlat időjárási elemei az egyes években különböző erősséggel és szabályossággal, illetve gyakran átfedéssel vagy kevert formában jelentkeznek. Emiatt Magyarország különösen érintett a szélsőséges időjárási események előfordulásában, ami a mezőgazdasági termelés sebezhetőségét fokozza. A búzanemesítők fő célja az, hogy növeljék a termésbiztonságot, a kórokozók, kártevőkkel szembeni ellenállóságot (biotikus stressztűrés), javítsák a termés minőségét, valamint fokozzák a növények abiotikus stressztűrését. A növények egyedfejlődésében kritikus pontot jelent a vegetatív életszakaszról a reprodukzívra való áttérés. Mérsékelt égövön ezt a folyamatot alapvetően meghatározó környezeti faktorok a nappalhossz, és az alacsony hőmérsékleti periódus (vernalizációs igény). E tényezők érzékelésére kifejlődött genetikai szabályozó mechanizmusok biztosítják azt, hogy a virágzás és termésképzés lehetőleg optimális környezeti feltételek között menjen végbe.

A hatékony búzanemesítés hosszú távú érdeke, hogy a növénynemesítők a klasszikus nemesítési eljárások mellett egyre inkább alkalmazzák a molekuláris növénynemesítési módszereket is. Ezek a módszerek még inkább felértékelődhetnek, mivel a gyorsan és kiszámíthatatlan módon változó környezeti tényezők negatív hatásai ellen mielőbb fel kell tárni azokat a molekuláris genetikai hatásmechanizmusokat, amelyek ismeretében aztán a környezeti stresszfaktorokkal szemben hatékonyabban ellenálló gabonafajtákat állíthatunk elő. A jövőben e fajták termesztésével biztosítható a megfelelő minőségű és mennyiségű termés. A búza virágképzésének molekuláris-genetikai tanulmányozása mellett fontos megvizsgálni az egyes egyedfejlődési stádiumok egymásra és a terméskomponensekre kifejtett hatásait, illetve ezek kapcsolatrendszerit is.

2.2. A búza egyedfejlődési fázisainak és terméskomponenseinek vizsgálata

A búza egyedfejlődési ciklusa több részre osztható (McMaster, 2005; Borrás et al. 2009; Reynolds et al. 2009; Chen et al. 2010):

1. A csírázástól a vegetatív fázis végéig [ebben a szakaszban történik a hajtáscsúcs (apex) generatív átmenete]
2. A generatív átmenettől a terminális kalászká kialakulásáig (kalászka szintek és virágkezdemények szerveződése, virágszervek differenciálódása; a lehetséges maximális kalászkaszám rögzül) /Korai reprodukzív fázis/

3. Az intenzív szárnövekedéstől a kalászolás kezdetéig (ekkor kezdődik el a kalászkezdemény növekedése és differenciálódása, rögzül az életképes virágok száma a kalászkákon belül) /Késői reprodukzív fázis/
4. A kalászolástól a virágzás végéig terjedő szakasz (a megtermékenyülés folyamata, amelynek végére rögzül a lehetséges maximális szemszám)
5. A megtermékenyüléstől a fiziológiai érés fázisáig (a szemtelítődés folyamata, amelynek során kialakul a végleges szemszám és a szemsúly)

Az adott egyedfejlődési fázis pontos meghatározása nemcsak a különböző nemesítési programokban fontos, hanem a szakszerű mezőgazdasági termesztés során is, mivel az egyes technológiai elemeket, mint a tápanyagutánpótlást, öntözést és a növényvédelmet, a megfelelő egyedfejlődési fázisban kell alkalmazni (Bogard et al. 2015). A fázisok bekövetkezésének ideje és hossza nagymértékben függhet a környezeti tényezőktől (főleg a hőmérséklettől és nappalhossztól), a genotípustól, és ezek egymásra gyakorolt kölcsönhatásaitól is (Borras et al. 2009; Chen et al. 2010). A különböző egyedfejlődési fázisok hosszának és egymáshoz viszonyított arányának pontos ismerete értékes információt nyújthat az eltérő genotípusok terméspotenciáljának meghatározásához, és termesztéstechnológiájuk kidolgozásához (Slafer et al. 1996; Araus et al. 2002; González et al. 2005; McMaster 2005; Chen et al. 2009). Az intenzív szárnövekedési fázis időbeli eltolódása a kora tavaszi fagyok elkerülését biztosíthatja, míg a korai szemtelítődési szakasz elősegítheti a szemtermés optimális kifejlődését még a nyári aszályos időszak beköszönte előtt. A két szakasz közötti időtartam is meghatározó lehet a terméshozam kialakulásában. Hosszabb vegetatív fázis több biomasszát eredményezhet, a hosszabb intenzív szárnövekedési fázis megnövelheti a fertilis virágok számát, és a hosszabb szemtelítődési fázis megnövelheti a szemsúlyt (Slafer et al. 1996; Miralles et al. 2000; Whitechurch and Slafer 2001, 2002; Araus et al. 2002; González et al. 2002, 2003a; Kiss et al. 2011). Pozitív korrelációt állapítottak meg a zászlólevél fotoszintetikus aktivitásának időbeli kitolódása és a szemtermés mennyisége között is, optimális tápanyagellátottság mellett (Gaju et al. 2011; Serrago et al. 2013). A szárnövekedés különösen kritikus egyedfejlődési fázisnak tűnik a szemtermés meghatározásában (Reynolds et al. 2009). E fázis hosszának megnövelése (a megtermékenyülés időpontjának módosítása nélkül) ígéretes lehet a nemesítési folyamatokban. Ennek előfeltétele az, hogy ismerjük a különböző fázisok bekövetkezési idejének és hosszának genetikai hatásmechanizmusait (Chen et al.

2009; Chen et al. 2010). Szoros összefüggést állapítható meg a búza termőképessége és egyes agrotechnikai elemek, mint a vetésidő, vagy a vetéssűrűség között is (Kabesh et al. 2009; Nakano és Morita 2009). Megfigyelték, hogy a korábbi vetés nagyobb terméshozamot biztosít, mivel a hosszabb vegetatív fázis több biomasszát eredményez, aminek következtében több produktív oldalhajtás képződik, és szemtelítődéskor több tápanyag állhat rendelkezésre (Whitechurch és Slafer 2001; González et al. 2003b). Yan et al. (2008) megállapították, hogy a helyes vetési időpont megválasztása nagyobb fehérje tartalmat eredményez a szemtermésben. Ragasits (1998) munkájára utalva elmondható, hogy a túlzottan nagy tőszám alkalmazása nemcsak a különböző gombabetegségek előfordulását és a tünetek súlyosságát növeli meg, hanem az egyedek egymás közötti versengését is fokozza a tápanyagokért, ami a termés mennyiségének csökkenéséhez vezethet. Pan et al. (1994) megállapították, hogy a tőszám növelése a korai és az optimális vetési időpontokban kedvezőtlen hatást fejthet ki, míg a kései vetésben alkalmazott nagyobb tőszám állomány szinten kompenzálhatja a növényenkénti alacsonyabb biomassza produkciót.

Az egyedfejlődési fázisok bonyolult kapcsolatrendszerének kutatási fontosságát igazolja az a tény is, hogy a globális klímaváltozás következtében egy adott terület környezeti feltételei kiszámíthatatlan módon megváltozhatnak, és nem ismertek ezeknek a hatásai a helyi egyedfejlődési stratégiákra sem (Kiss et al. 2011). Az egyedfejlődési fázisok átfogó fiziológiai és genetikai ismerete lehetőséget ad a nemesítőknek a genotípusok környezeti adaptációjának finomhangolásához a lehető legnagyobb termés potenciál elérése érdekében (Kiss et al. 2011). Így az egyes genotípusok egyedfejlődési fázisainak jellemzése rendkívül fontos ahhoz, hogy meghatározhassuk azokat az összetevőket, amelyek hozzájárulnak genetikai szabályozásukhoz.

A korai egyedfejlődési fázisok vizsgálatára már számos, főleg destruktív módszert dolgoztak ki (Jamieson et al. 1998; Gonzáles et al. 2005; Chen et al. 2009; Chen et al. 2010), amelyek azonban időigényesek, és emiatt korlátozott az a mintaszám, amelyen kivitelezhetők. Ebbe a csoportba tartozik a hajtás csúcs (apex) méretének és fejlettségi állapotának vizsgálata. E módszer destruktív jellege miatt nem teszi lehetővé az egyedfejlődési fázisok és a termés komponensek közötti közvetlen, növény szintű kapcsolat meghatározását sem (Kiss et al. 2011). Ezért fontos a nem destruktív módszerek kifejlesztése és tökéletesítése. A teljesen automatizált növényi fenotipizáló egységek jól alkalmazhatóak a monitoring

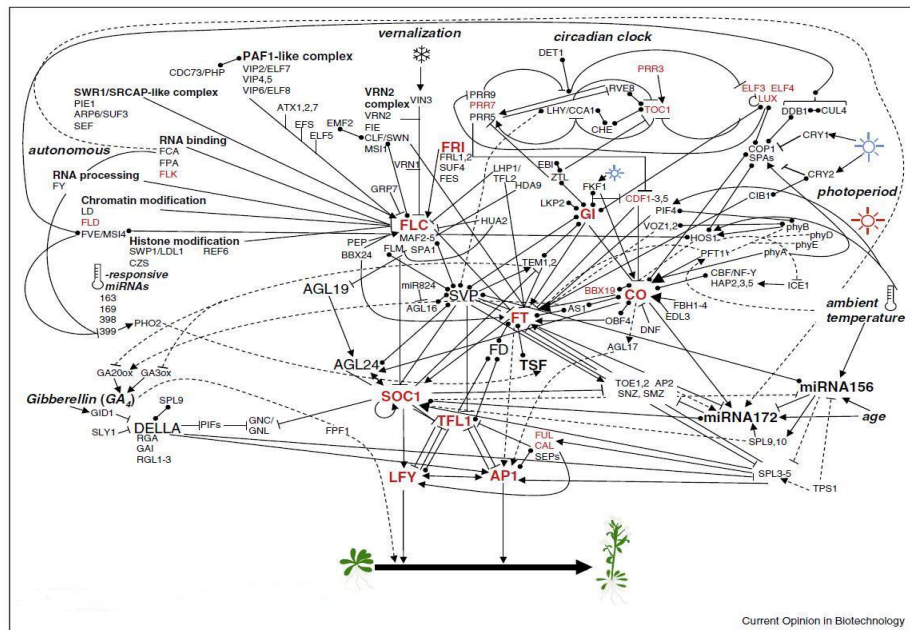
folyamatokban (Golzarian et al. 2011). Ezek azonban nagyon költségesek, és elsősorban kontrollált környezeti körülmények között használhatók. Vannak olyan nem destruktív fenotipizálási eljárások is, amelyek ugyan munkaigényesek, de költséghatékonyak, és nagyobb mintaszám esetén is eredményesen alkalmazhatók, akár kontrollált környezeti feltételek mellett (fitotron, üvegház), akár szántóföldi kísérletekben (Large 1954; Haun 1973; Zadoks et al. 1974; Tottman és Makepeace 1979; Waddington et al. 1983; Weir et al. 1984). Ezek közül a Zadoks-féle decimális kódhasználat a legelterjedtebb értékelési rendszer, mivel egyszerűen alkalmazható, pontos és mind a vegetatív, mind pedig a reprodukív fázisban használható. Viszonylag egyszerűen kivitelezhető eljárás a növekedésanalízis is, amelynek során a kilevelesedés sebessége (fillokron időtartama), a bokrosodás, valamint a növénymagasság változás dinamikája határozható meg (Kiss et al. 2011) az idő vagy a hőösszeg (a napi átlaghőmérsékletek számított összege) függvényében. A különböző évjáratban és környezeti feltételrendszerben végzett kísérleti eredmények összehasonlítását a hőösszeg alkalmazása pontosabbá teheti. A hőösszeg kiszámításánál a napi átlaghőmérsékletet korrigálják az adott genotípus vernalizációs igény telítettségének mértékével és az aktuális nap nappalhossz értékével is, ami különösen az őszi vetésű szántóföldi kísérleti eredmények összehasonlításakor fontos szempont (Weir et al. 1984; Gouache et al. 2012; Bogard et al. 2015). Ezek a módszerek alkalmasak az egyes egyedfejlődési fázisok hossza és a terméskomponensek közötti közvetlen kapcsolatok meghatározására nagyobb mennyiségű genotípust tartalmazó kísérletekben (pl. kétszülős térképező populáció, közel izogén törzsek vagy több-szülős asszociációs populáció) is, mivel a vizsgált növények a teljes érés fázisáig felnevelhetők. Kiss et al. (2011) kombinálták a Zadoks-féle fenotipizálási skálát a növekedésdinamikai vizsgálatokkal, amelynek eredményeképp pontosan meghatározták az intenzív szárnövekedési fázis kezdetét és végét, és a bokrosodástól a kalászolásig terjedő egyedfejlődést hét, egymást követő fázisra osztották fel (Z30, Z31, Z37, Z39, Z49, Z59 és ZSE). Ez lehetővé tette az egyes fázisok hosszában megnyilvánuló környezet és genotípus függő változékonyság részletes tanulmányozását, valamint a fejlődési fázisok és a terméskomponensek közti összefüggések elemzését.

Összegezve tehát megállapítható, hogy a nappalhossz-érzékenység és a vernalizációs igény módosításával befolyásolni lehet az egyes genotípusok vegetatív fejlődési fázisának hosszát, valamint a generatív fázis kezdetét, ami a terméspotenciált jelentős mértékben befolyásolhatja (Slafer et al. 1996; Miralles et

al. 2000; González et al. 2002). Csak kevés ismeret áll rendelkezésünkre arról, hogy szántóföldi körülmények között, az eltérő évjáratokban fellépő különböző környezeti változások milyen mértékű variabilitást válthatnak ki az egyedfejlődést és a terméskomponenseket meghatározó gének eltérő alléljainak fenotípusos hatásaiban. A sokszor ellentmondó eredmények egyik oka épp ez a környezetfüggő változékonyság lehet (Snape et al. 1985; Worland 1996; Kato et al. 2000). Ugyancsak kevés információ áll rendelkezésre arra nézve is, hogy milyen összefüggés mutatható ki a különböző vetésidő, vetéssűrűség és az egyes genotípusok bokrosodási képessége között, ami a terméspotenciált jelentősen befolyásolhatja. A jövőben a búzafajták megfelelő tőszámának és optimális vetési időpontjának meghatározása fontossá válhat, mivel a fajtaspecifikus optimális értékek alkalmazásával részben kompenzálni lehetne a globális klímaváltozás negatív következményeit.

2.3. A virágzás genetikai szabályozása

Az egyedfejlődés és ezen belül a vegetatív - generatív életszakasz közti átmenet molekuláris genetikai szabályozómechanizmusát a lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) modell növényben tárták fel a legrészletesebben, a növényfajok között leghamarabb megszekvenált kisméretű genomjának és a nagyszámú mutációs változatainak köszönhetően (1. ábra).



1. ábra. A virágzási időt meghatározó gének és az ismert genetikai, illetve epigenetikai szabályozó elemek *Arabidopsis thaliana* modellnövényben (Blümel et al. 2015 alapján).

A nyílak a gének és szabályozóelemek kifejeződésének irányultságát, a T-végű vonalak a gátló genetikai választémechanizmusokat jelölik. A mindkét végű kör alakú vonalak jelölik azokat a választéreakciókat, amelyek irányultsága még nem ismert pontosan, míg a szaggatott vonalak az indirekt választéreakciókat. A vastagon szedett gének a fő virágzási meghatározó út vonalak szabályozói. A funkcionálisan is jellemzett gének pirosszínrel kiemelve láthatóak az ábrán.

A nagyszámú regulációs gént magába foglaló, hierarchikus szabályozási kaskád rendszer kapcsolatban áll egyrészt endogén hatásmechanizmusokkal – úgymint az autonóm szabályozás, gibberellinsav szintézis, a cirkadián ritmus, az adott növény fejlettségi állapota, cukorszintézis –, másrészt környezeti faktorokkal (vernalizáló hőmérséklet, nappalhossz, a fény spektrális összetétele, növekedési hőmérséklet) is (Kim et al. 2009; Fornara et al. 2010). A folyamat összetettségét jelzi az is, hogy az időben (megtermékenyüléstől megtermékenyülésig) és térben (a sejtek különböző részeiben, különböző szövetekben) átívelő szabályozás epigenetikai, transzkripciós, translációs és fehérje szerkezeti/stabilitási változásokat is magába foglal. Mutáns növényeken végzett vizsgálatok eredménye alapján közel 180 gén vehet részt a lúdfü virágzásának szabályozásában (Fornara et al. 2010). Alapvetően négy főbb, egymás között számos átkapcsolódási ponttal rendelkező szabályozási út vonal ismert. Ezek az autonóm, a fény/nappalhossz, a vernalizációs (hidegigény) és a hormonális (gibberellinsav) szabályozási út vonalak. A különböző szabályozási út vonalak felől érkező jeleket néhány integrátor gén gyűjti össze és továbbítja a virágmerisztéma azonossági gének felé, amelyek felelősek egyrészt az apex generatív átmenetért, másrészt a különböző virágszervek szabályos kifejlődésért.

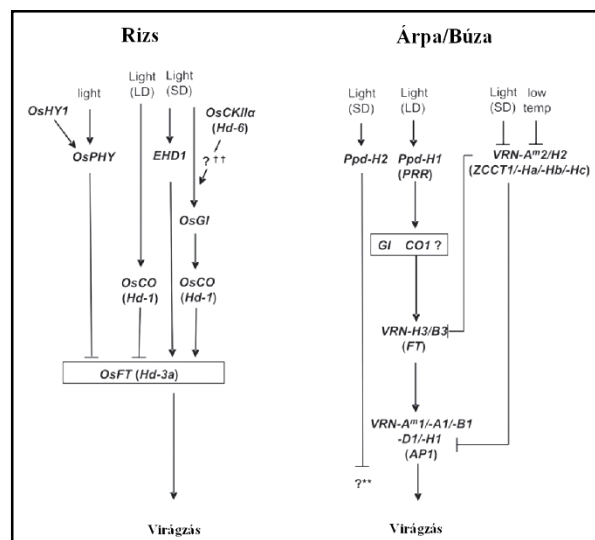
A kalászos gabonafélékben a virágzás-szabályozás folyamata sokkal kevésbé ismert, mindezek csupán a vernalizációs és a nappalhossz-szabályozási utak főbb

komponenseit azonosították részletesebben. Az eddigi eredmények alapján bebizonyosodott, hogy jelentős eltérések vannak a lúdfű és a kalászosok szabályozási mechanizmusai között, ami különösen a vernalizációs-szabályozás esetében feltűnő.

2.4. A gabonafélék virágzása

A gabonafélék egyedfejlődésének szabályozásában a vernalizációs igény (*VRN*), a nappalhossz-érzékenység (*PPD*), a szűkebb értelemben vett koraiság (*EPS*) és kisebb mértékben a törpésítő gének (*RHT*) játszanak fontos szerepet (Worland 1996; Flintham et al. 1997; Dubcovsky et al. 1998; Worland et al. 1998).

A rizs, az árpa és a búza egyedfejlődését meghatározó két legfontosabb szabályozási útvonal (hidegkezelés, nappalhossz) vázlatát a 2. ábrában foglaltuk össze. Míg a kétszikűek között az *Arabidopsis* számít modell növénynek, addig az egyszikűeknél ezt a szerepet a rizs tölti be, melynek genomját már teljes mértékben megszekvenálták. Ugyancsak modell növényként használják fel a különböző molekuláris-genetikai kutatásokban az árpát (*Hordeum vulgare*) is. E gabonafélére is jellemző a nagyarányú ismétlődő szekvenciák, viszont diploid genomja sokkal kisebb méretű (5400 Mb) és egyszerűbb felépítésű, mint a hexaploid búzáé. A vad fűfélék közül a *Brachypodium distachyon* is előtérbe került, mint a mérsékelt égövi gabonafélék modell növénye, melynek teljes genomszekvenciája rendelkezésre áll, így felhasználható a virágzás-szabályozásban szerepet játszó gének vizsgálatához és evolúciós kapcsolatrendszerének felderítéséhez is (Bossolini et al. 2007; Higgins et al. 2010).



2. ábra. A rizs, az árpa és a búza fő virágzási génjeinek szabályozási kapcsolatrendszere (Cockram et al. 2007 alapján).

LD: hosszúnappal, SD: rövidnappal

Habár több tanulmányban is jellemezték már a búza és az árpa *CO* (*CONSTANS*) és *FT* (*FLOWERING LOCUS T*) génjeit, melyek ortológok az *Arabidopsis* hasonló elnevezésű génjeivel, de az egy-és kétszikű növényekben akár jelentősen is eltérhet a virágmerisztéma indukciójának szabályozási útvonala (Faure et al. 2007; Blümel et al. 2015). Például a búza és az árpa *VRN1* génje nincs kapcsolatban az *Arabidopsis VRN1* génjével, de homológ annak *APETALA1*, *COULIFLOWER* és *FRUITFULL* génjeivel (Blümel et al. 2015), illetve az említett két mérsékelt égövi gabonafajta *VRN3* génje is homológ az *Arabidopsis FT* génjével (Yan et al. 2006).

A gabonafélék közül főleg az árpa esetében már részletesen jellemezték a haplotípus szintjén a *PPD-H1* és a *VRN-H1* géneket (Cockram et al. 2007, Cockram et al. 2009, Jones et al. 2008, Hemming et al. 2009). A hexaploid búza ilyen irányú kutatásai többnyire csak a *VRN* géncsalád *VRN-A1*, és a *PPD* sorozat *PPD-D1* génjére korlátozódik (Beales et al. 2007, Distelfeld et al. 2009a). Noha a *VRN-A1* gén központi szerepe a virágzás szabályozásában már bizonyított (Galiba et al. 2009, Distelfeld et al. 2009a), ezen adatok még nem nyújtanak részletes ismeretet sem a génműködés szabályozásában fontos szerepet játszó intron-1 régió szerkezetéről, sem a növényi egyedfejlődés szabályozásában betöltött szerepéről. Még kevesebbet tudunk a *VRN1* géncsaládba tartozó *VRN-B1* és *VRN-D1* génváltozatokról, melyek a B és a D genomhoz kapcsolódnak (Zhang et al. 2008b), illetve a többi *VRN* gén (*VRN2*, *VRN3* és *VRN4*) lehetséges allélváltozatairól és ezek kalászolásra kifejtett hatásairól. Árpában már leírták, hogy a vernalizációs igény, és a nappalhossz-érzékenység szabályozásáért felelős gének különböző allél-kombinációi eltérő növényfejlődési típusokhoz vezetnek (Karsai et al. 2008). Kontrollált környezeti körülmények között e gének szignifikáns hatást gyakorolnak azokra az agronómiai jellegekre, amelyeket egyértelműen a virágzási idő határoz meg (Láng és Balla 1988). Ezért elsősorban ezekkel a szabályozási rendszerekkel foglalkoztunk a dolgozatban. A kalászos gabonafélék virágzási folyamata két részre osztható. Az első rész a kalászolás, amikor a kalászok kibújnak a zászlóslevél hüvelyéből. A másik a virágzás, amikor a kalászkákból előtűnnek a portokok (Briggs 1978). Az általunk végzett kísérletekben minden esetben a kalászolás idejét felvételeztük, így a virágzást a továbbiakban a kalászolás szinonimájaként használjuk.

2.4.1. A vernalizációért felelős gének (VRN) és szabályozási mechanizmusuk búzában

A mérsékelt égövi gabonafélék virágzását segíti elő, illetve teszi lehetővé egy néhány hétig tartó hidegkötés, amit vernalizációnak nevezünk. Attól függően, hogy a VRN (*VRN1*, *VRN2*, *VRN3* és *VRN4*) gének domináns és recesszív alléljai milyen arányban oszlanak meg a hexaploid búza három eltérő genomja között, megkülönböztethetünk őszi (recesszív), és tavaszi (domináns) életformájú gabonafajtákat, valamint a domináns és recesszív allélek különböző kombinációját hordozó fakultatív életformájú genotípusokat. Az őszi gabonafélék vetése ősszel történik, és egy hosszabb vernalizációs periódust igényelnek az optimális virágzásukhoz. A vernalizációs igény telítődési üteme, amely a vegetatív fázis hosszát alapvetően meghatározza, függ a hőmérséklettől (a vernalizáló hőmérséklet intervalluma $-1,3^{\circ}\text{C}$ és $15,7^{\circ}\text{C}$ között van) és a hidegkezelés időtartamától is (Slafer és Rawson 1994). Ez egyben lehetővé teszi a növények számára a téli fagyokhoz való alkalmazkodást (Law és Worland 1997). A hidegkezelés nemcsak a zöld növényre fejt ki a hatását. Megfigyelték, hogy ha szövettenyészetet, csírázó, illetve érett magokat vernalizáltak, akkor a virágzashoz szükséges idő lecsökkent anélkül, hogy további hidegkezelést alkalmaztak volna (Marcinska et al. 1995). A tavaszi életformájú gabonafélék vetése a hazánkéhoz hasonló éghajlatú területeken többnyire tavasszal történik és nem, vagy csak egy rövid ideig tartó hidegkezelést igényelnek a generatív életszakaszba való átmenethez.

A búza esetében a vernalizációs igény genetikai szabályozásában több géncsalád vesz részt. A VRN1 család génjei (*VRN-A1*, *VRN-B1*, *VRN-D1*) az 5A, 5B és az 5D homeológ kromoszómák hosszú karján helyezkednek el (Pugsley, 1971; Law et al. 1975; Galiba et al. 1995; Worland 1996; Yan et al. 2003). A három VRN1 gén által kódolt fehérjék nagyfokú hasonlóságot mutatnak az *Arabidopsis* virágmerisztémát meghatározó *API* transzkripciós faktorról, amelyek szabályozzák a hajtáscsúcs vegetatív-generatív átmenetét (Yan et al. 2003; Trevaskis et al. 2003). Fu et al. (2005) a teljes VRN1 gént megszekvenálták. A VRN-A1 gén promóter, exon és intron régióiban számos polimorfizmust azonosítottak, amelyek között duplikációk és deléciók is előfordulnak. A tavaszi/őszi életforma alapvető alléltípusát a promóter régióban kimutatott több szekvencia különbséghez, valamint az intron 1 régióban azonosított nagyobb méretű inzerció/delécióhoz kapcsolják (Yan et al. 2003; Fu et al. 2005). Ezek alapján a VRN-A1a allél promóter régiója duplikált, a VRN-A1b allél az 5' UTR TC-repetitív régiójában található 20 bp kiterjedésű delécióban különbözik a

vrn-A1 (recesszív) alléltól. Tetraploid búzában írták le a *VRN-A1c* (7222 bp nagyságú deléció az intron 1 régióban), a *VRN-A1d* (32 bp nagyságú deléció a promóter régióban) és a *VRN-A1e* allélt (54 bp kiterjedésű deléció a promóter régióban) (Yan et al. 2003; Fu et al. 2005). A *VRN-A1a* és *VRN-A1b* allélokot a domináns *VRN-A1* haplotípusokkal hozták összefüggésbe, míg a *vrn-A1c* allélt a recesszív haplotípussal (Sherman et al. 2004). A *VRN-A1d*, illetve a *VRN-A1e* allélok és a tavaszi (domináns) életforma közötti összefüggést kísérleti úton még nem bizonyították (Yan et al. 2003; Fu et al. 2005). A *VRN-A1* kódoló régiójában csak korlátozottan fordul elő polimorfizmus, azonban az exon 4 régiójában kimutatott SNP-t összefüggésbe hozták a különböző szárnövekedési intenzitással (Chen et al. 2009). E gén esetében már kópiaszámbeli eltéréseket is megfigyeltek, amely fenotípusos szinten is változást okozott szignifikánsan befolyásolva a vernalizációs igény nagyságát és a kalászolási időt (Díaz et al. 2012). A *VRN-A1* gént több kópiában hordozó növények nagyobb vernalizációs igénnyel rendelkeztek, aminek következtében a virágzási idejük középkései, illetve kései intervallumba esett (a génkópiák számától függően). A *VRN-B1* és a *VRN-D1* gének esetében jóval kisebb mértékű polimorfizmust mutattak ki ez ideig és e két génben a tavaszi – őszi alléltípus alapvetően az intron 1 régió inzerció/deléció típusához köthető (Fu et al. 2005). A domináns *Vrn-B1* (tavaszi) alléltípus az intron 1 régióban kimutatható 6850 bp nagyságú delécióval hozható összefüggésbe, míg a domináns *Vrn-D1* (tavaszi) alléltípus esetében egy 4235 bp nagyságú deléciót mutattak ki (Fu et al. 2005). A *VRN-B1* gén intron 1 régiójában további két alléltípust írtak le (Shcherban et al. 2012). Az egyik a *Vrn-B1^{Dm}* (*Vrn-B1a*), a másik a *Vrn-B1^S* (*Vrn-B1c*), amely korábbi kalászolás eredményezett NIL populációkban.

A *VRN1* géncsaládon belül a domináns *VRN-A1a* allél fejt ki a legerősebb hatást a tavaszi életforma kialakításában úgy, hogy a növények egyáltalán nem igényelnek hidegkezelést a virágzásukhoz. Ezzel szemben a domináns *VRN-B1*, és *VRN-D1* gének csak részlegesen szüntetik meg a növény generatív életszakaszához nélkülözhetetlen hidegigényt (Pugsley 1971, 1972; Kato et al. 2001; Loukoianov et al. 2005). A *VRN1* gének null mutánsai extrém későn kalászolnak, de még normális virágokat fejlesztenek, és fertilis magokat hoznak (Chen és Dubcovsky 2012).

A *VRN2* génsorozaton belül a *VRN-A2* és *VRN-B2* géneket jellemezték diploid és tetraploid búzában (Yan et al. 2004; Distelfeld et al. 2009b). A *VRN-A2* gén a diploid *T. monococcum* két törzsének keresztezéséből létrejött térképező populáció alapján az 5A^m kromoszómán helyezkedik el (Dubcovsky et al. 1998; Yan

et al. 2004). Distelfeld et al. (2009b) leírták, hogy a *VRN-B2* általában funkcióképes a tetraploid búzában, míg a *VRN-A2* gén nem. A *VRN2* gén régiójában található két, közel azonos paralóg *ZCCT* gén (*ZCCT1*, *ZCCT2*) szerkezetükben és funkciójukban is eltérnek az *Arabidopsis VRN2* génjétől (Yan et al. 2004). A *VRN2* gén esetében is leírtak már több polimorfizmust a *ZCCT1* gén promóter és a *ZCCT2* gén kódoló régióiban (Yan et al. 2004). Míg a kenyérbúzában a *VRN2* gén fenotípusos hatása kevésbé mutatható ki, addig az árpában jelentős komponense a virágzási idő szabályozásának. A domináns *VRN2* gén az őszi életforma kialakításáért felelős. E gén CCT doménjének mutációi, illetve a gén teljes deléciója recesszív (tavaszi) allélt hoz létre diploid búzában és árpában, amely megszünteti a növények vernalizációs igényét (Yan et al. 2004; Dubcovsky et al. 2005).

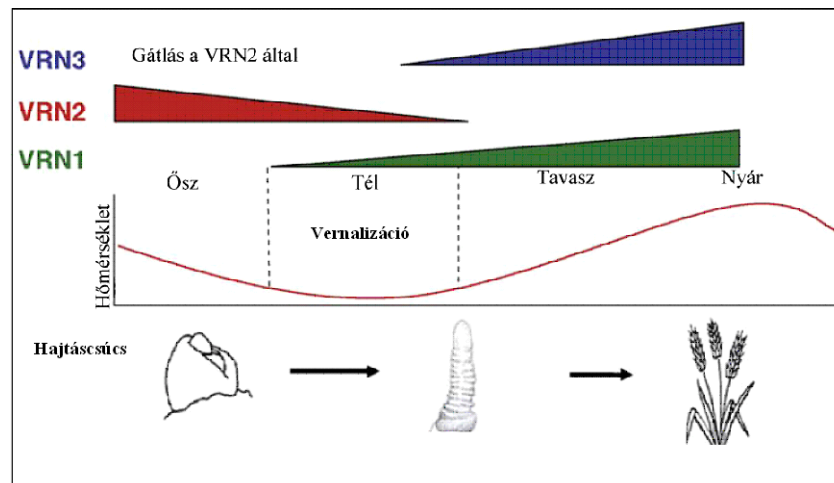
A *VRN3* génsorozat közé a *VRN-A3*, a *VRN-B3* és a *VRN-D3* lokuszok tartoznak, amelyek a 7 homeológ kromoszómák rövid karján helyezkednek el (Yan et al. 2006; Yoshida et al. 2010). Az *Arabidopsis FT* virágmerisztéma azonosságú génje (fontos szerepet játszik a virág differenciálódásában) és a búza *VRN3 (TaFT)* génje között magas szintű homológiát írtak le, és a két faj *FT* génjeinek funkciójában valamint a szabályozási mechanizmusában is nagy hasonlóságot mutattak ki (Yan et al. 2006). A három gén közül a *Vrn-B3* a legjobban jellemzett; a domináns allél esetében egy 5295 bp hosszúságú repetitív szekvencia beépülést azonosítottak a promóter régióban, amely a korai virágzással szorosan korrelált. Ez az inszerció hiányzott e gén recesszív (*vrn-B3*) alléltípusából és kései kalászolást okozott (Yan et al. 2006). További hat SNP-t találtak a promóter és az intron 1 régióban, de ezek a mutációk nem váltottak ki fenotípusos különbséget a két alléltípus között (Yan et al. 2006). Chen et al. (2013) további két alléltípust írtak le a *VRN3* lokuszon (*VRN-B3b*, *VRN-B3d*).

A *VRN4* lokuszt eddig csak a D genomban azonosították, ezért jelölése a következő: *VRN-D4*. Ez a gén a kapcsoltsági térképek alapján az 5D kromoszóma centroméra régiójában helyezkedik el (Yoshida et al. 2010; Kippes et al. 2014). Ebben a régióban azonosították a *TaVIL1* gént (Fu et al. 2007), amely homológ az *Arabidopsis VIL1* génjével, és a *VIN3* génnel együtt fontos szerepet tölt be a vernalizáció epigenetikus szabályozásában, illetve a virágzás nappalhossz általi szabályozásában (Sung et al. 2006). Az 5D kromoszóma centroméra régiójában eddig kevés polimorfizmust találtak, és a rekombinációs gyakoriság is alacsony szintet mutat, emiatt e gének helye a centroméra körüli régióban nem határozható meg pontosan (Kippes et al. 2014). Az is valószínűsíthető, hogy a gén a fakultatív

heterokromatinban található, amelynek megvan az a képessége, hogy visszatérjen az eukromatikus állapotba, ezzel lehetővé téve a génexpressziót. Feltehetőleg ezen kromatin régiók metilációval és hiszton acetilációval tudnak ebben az állapotban maradni. Kippes et al. (2014) bebizonyították, hogy a *TaVIL-D1* gén nem azonos a *VRN-D4* génnel. A *VRN-D4* gén működéséről kevés információval rendelkezünk, és egyes szerzők szerint e gén domináns allélja csak ritkán fordul elő a hexaploid búzagenotípusokban (Goncharov 1998). Idáig még nem sikerült azonosítani azt a mutációt, amely a domináns alléltípust határozza meg.

Rövidnappalon a *VRN1* és a *VRN3* gének alacsony transzkripció aktivitást mutatnak, de ha a növényeket hosszúnappalos körülmények között nevelik, akkor e gének aktivitása gyorsan növekszik (Yan et al. 2006). Rövidnappalos megvilágítás mellett a *VRN1* gének transzkripciója szignifikáns szinten magasabb a vernalizált növényekben, mint azokban, amelyek nem kaptak hidegkezelést (Dubcovsky et al. 2006; Trevaskis et al. 2006; Fu et al. 2007), ezért a *VRN1* géneket a vernalizáció felülszabályozza, függetlenül a másik két meghatározó *VRN* gén (*VRN2*, *VRN3*) működésétől (Trevaskis et al. 2007). Loukoianov et al. (2005) leírták a három *VRN* allél (*VRN-A1*, *VRN-B1* és *VRN-D1*) eltérő génexpresszióját egy és hat leveles fejlettségi állapotú izogén búza törzsekben. A *VRN-A1* transzkripciója már az első leveles állapotban megnyilvánult, míg a *VRN-B1* és a *VRN-D1* allélok aktivitása csupán a második és a harmadik leveles állapotban volt kimutatható, ami magyarázatot adhat a *VRN-A1* gén erősebb hatására is (Loukoianov et al. 2005). Oliver et al. (2009) összefüggést találtak a hiszton fehérje szintje és a *VRN1* gének aktivitása között. Az aktív hiszton fehérje a sejtsztódásból származhat és szerepe lehet a sejtszintű memória kialakításában is (Trevaskis 2010). Mind a *VRN2*, mind pedig a *VRN3* gén hosszúnappalon mutat magas transzkripció aktivitást, de míg az előbbi aktivitása a vernalizáció előtt a nagyobb, addig az utóbbira csak a vernalizációt követően van hatással a hosszú nappalhossz.

A fenotípusos értékek és a génexpressziós mintázatok alapján bebizonyosodott, hogy a *VRN1*, *VRN2* és *VRN3* gének között szoros episztatikus kölcsönhatás áll fenn, ezért nehéz megállapítani egyértelműen az elsődleges célgént a vernalizációs folyamatban. Úgy tűnik azonban, hogy a *VRN1* gén rendelkezik kiemelt szereppel (Trevaskis et al. 2006). A legújabb modellek szerint ősszel a csírázást követően, amikor a nappalok még kellően hosszúak az aktív *VRN2* gén megakadályozza a *VRN3* gén átíródását, aminek fontos szerepe lehet a *VRN1* gén aktivitásának alacsony szinten tartásában (3. ábra).



3. ábra. A vernalizációs igényért felelős főbb gének kifejeződése az évszakok függvényében egy nappalhossz-érzékeny őszi gabonafélében (Distelfeld et al. 2009a alapján).

A vernalizáció során a hideg hatására a *VRN1* gén fokozatosan aktiválódik és az egyre nagyobb mennyiségben termelődő *VRN1* transzkripció faktor egyrészt gátolja a *VRN2* működését, másrészt serkenti a *VRN3* gént. Ez utóbbi a *VRN1* génre visszahatva tovább fokozza annak aktivitását így kiváltva a kalászolást (Loukoianov et al. 2005; Distelfeld et al. 2009a; Chen és Dubcovsky 2012; Deng et al. 2015). A tavaszi és fakultatív életformát egy, illetve több domináns allél határozza meg a *VRN1*, *VRN3* és a *VRN4* lokuszokban. Az ilyen allélokat hordozó genotípusok csak részlegesen vagy egyáltalán nem igényelnek hidegkezelést a virágzásukhoz. Az őszi életforma akkor alakul ki, amikor a *VRN2* gén domináns allélja a többi *VRN* gén recesszív alléljaival van együtt. Búzában a *VRN2* és a *VRN4* gén domináns alléljait a fenotípusos tulajdonságok alapján nehéz elkülöníteni egymástól, ami magyarázat lehet arra, hogy miért nem vonták be a *VRN4* gént az európai nemesítési programokba (Goncharov 1998). A *VRN1* gén recesszív, a *VRN2* gén domináns és a *VRN3* gén recesszív alléltípusa együttes előfordulásakor (őszi jelleg), e gének pozitív visszahatási rendszere nem működik. Ebben az esetben a *VRN-D4* gén részleges dominanciáért felelős allélja szükséges ahhoz, hogy aktiválja azt a visszahatási folyamatot, amelynek eredményeként a genotípusok szignifikánsan korábban kalászolnak, mint azok, amelyek minden *VRN* génen recesszív allélt hordoznak (Kippes et al. 2014). A *T. monococcum* esetében a *VRN2* gén funkcionális részének hiányában a vernalizációs igény megszűnik (Yan et al. 2004) és a virágzáshoz szükséges idő lecsökken. Hasonló megállapítást írtak le árpadában is a *VRN2* gén deléciója következtében (Yan et al. 2004; Dubcovsky et al. 2005). A *VRN2* gén recesszív allélja (*vrn2*) megszünteti a *VRN1* és *VRN3* gén allélikus különbségeinek a virágzási időre kifejtett hatásait (Dubcovsky et al. 2005), ugyanakkor a *VRN1* és

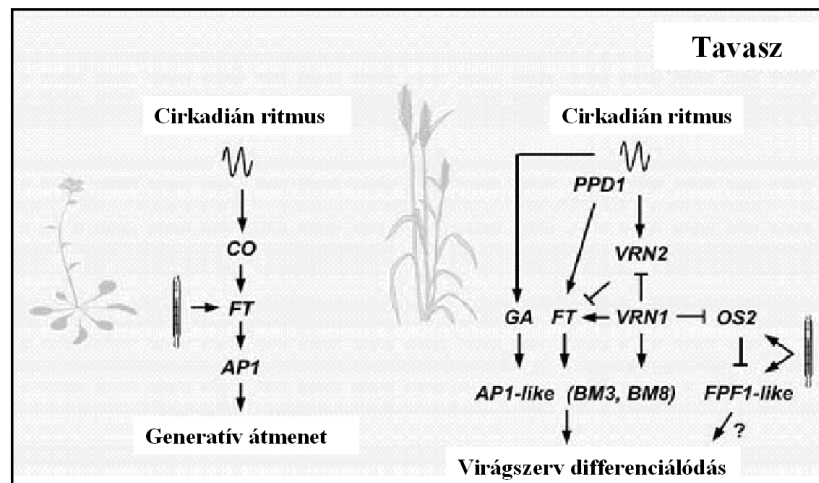
VRN3 gének domináns alléltípusai (*Vrn1* és *Vrn3*) csökkentik, vagy meg is szüntethetik a *VRN2* gén allélikus különbségeinek hatásait (Loukoianov et al. 2005; Yan et al. 2006).

A vernalizációs kezelés a *VRN* génekre gyakorolt hatásán keresztül nemcsak a hidegtűrést és a virágzási időt befolyásolja, de meghatározó szerepet tölt be számos egyéb morfológiai paraméterben és végsősoron a különböző terméskomponensekben is. Így hatással van a levélszámra, szinte az összes egyedfejlődési fázisra, a zászlóslevél megjelenésére és az oldalhajtás számra is (Levy és Peterson 1972). Egyes szerzők szerint azok a genotípusok, amelyek két domináns allélt hordoznak a *VRN1* génekben, korábban érnek be és nagyobb a termésátlaguk. A három domináns allélt hordozók korai kalászosulásuk, ugyanakkor kisebb a termésátlaguk (Stelmakh 1993, 1998). Whitechurch és Snape (2003) szerint genotípusok kalászkaszáma, melyekben a domináns *Vrn-A1* és *Vrn-D1* allélok találhatóak több mint a recesszív allélokot hordozóké. A domináns vernalizációs gének felgyorsítják a vegetatív/generatív fázis átmenetét, aminek következtében csökken a végső levélszám (Hay és Kirby 1991; Slafer és Rawson 1994). Ezzel szemben a recesszív *vrn1* allélok meghosszabbítják a vegetatív növekedési fázis hosszát, aminek következtében nagyobb levélszám és több oldalhajtás várható, valamint kitolódik a zászlóslevél megjelenése és a kalászosulás is (Kirby 1990).

2.4.2. A nappalhossz-érzékenységért felelős gének (PPD) és szabályozási folyamataik búzában

A nappalhossz napi és évszakos változásainak érzékeléséhez a növényeknek különféle adaptációs rendszert kellett kifejleszteniük, amelyben fontos szerepet játszanak az úgynevezett elsődleges fényérzékelő molekulák, úgymint a fitokrómok és a kriptokrómok, illetve a belső cirkadián ritmust szabályozó gének is (Lelley és Rajháthy 1955; Lelley és Mándy 1963). A növényeket feloszthatjuk nappalhossz-érzékenységük alapján hosszú- és rövidnappalos típusokra. A hosszúnappalos növényeknek, mint a búza, az árpa, a rozs, vagy az *Arabidopsis*, szükségük van a hosszúnappalos megvilágításra ahhoz, hogy megfelelő legyen a virágzásuk, ellenkező esetben fejlődésük vontatottá válik. A rövidnappalos növények – mint a kukorica, vagy a rizs – virágzásához 12 óránál rövidebb napi megvilágítás is elegendő (Laurie 1997). A nappalhossz szabályozási útvonal nagyobb szintű hasonlóságot mutat az egyszikű és a kétszikű növények körében egyaránt, amely folyamatban a *CO* (*CONSTANS*) gén központi regulátor szerepe által szabályozza az

FT gén aktivitását induktív napi megvilágítás mellett (Kardailsky et al. 1999) (4. ábra).



4. ábra. Virágzási időt meghatározó szabályozó útvonalak összehasonlítása *Arabidopsis thaliana* modellnövényben és gabonafélékben (Fjellheim et al. 2014 alapján).

Az aktivált *FT* gén serkenti többek között az *APETALAI* (*API*) gén működését, amely előidézi a virágképződést (Fjellheim et al. 2014). A virágzási idő finomhangolásában részt vesz több fehérje is, amelyek elnyomják az *FT* gén expresszióját. Richter et al. (2013) leírták két GATA transzkripciós faktor működési mechanizmusát, amelyek szabályozzák a növénymagasságot a gibberellinsav (GA) szintézisen keresztül. A vad típusú domináns *CO* gén rövidnappalon késői, míg hosszúnappalon korai virágzást eredményezett. A recesszív *co* gént tartalmazó genotípusok ezzel szemben mindkét nappalhosszon késői virágzásúak (Laurie 1997). A hosszúnappalos növények esetében leírtak a csírázást követően egy úgynevezett nappalhossz által nem befolyásolt fejlődési fázist, amelyet egy fény által indukálható szakasz követ (Roberts et al. 1988). A fény által nem befolyásolt periódusban a növények nem érzékelik, vagy nem képesek reagálni a különböző nappalhosszra, így a nappalhossz nincs hatással a virágzásukra. Ez a fázis az egyes genotípusoknál eltérő hosszúságú lehet. Amikor a növények átlépnek az úgynevezett fény által indukálható fejlődési fázisba a különböző nappalhossz már hatással van a virágzási időre, de az egyes genotípusok válaszreakciója széles határok között változhat (Roberts et al. 1988).

A búza vad ősei kvantitatív hosszúnappalos növények, amelyek képesek kalászolásra rövidnappalon is, de ezt a folyamatot a hosszú megvilágítás jelentősen felgyorsítja. A termesztésbe vonás során azonban néhány gén mutációjának következtében nappalhossz-érzékeny (recesszív) és -érzékeny (domináns) változatok alakultak ki (Pugsley 1966). A nappalhossz-érzékeny allélt hordozó

genotípusok kalászolása gyors rövid-, és hosszúnappalos megvilágítási paraméterek mellett egyaránt. Ugyanakkor a nappalhossz-érzékeny allél rövidnappalon jelentős mértékben késlelteti a kalászolást.

Búzában a nappalhossz-érzékenység szabályozásában részt vevő legfontosabb gének a *PPD-A1*, *PPD-B1* és a *PPD-D1*, amelyek a 2A, 2B és a 2D homeológ kromoszómákon helyezkednek el (Law et al. 1978; Börner et al. 1993; Worland és Snape 2001). A funkcionális polimorfizmus szempontjából a legkevesebb információ a *PPD-A1* génről áll rendelkezésre, csak néhány polimorfizmusát írták eddig le nappalhossz-érzékeny fajtákban. Az egyik egy 1,2 kb nagyságú inszerció az intron 5 régióban, amely valószínűleg nem jár fenotípusos hatással, míg a másik egy deléción sorozat az exon 5, az intron 5 és az exon 6 szegmenseiben, mely stop kodon eltolódást eredményez közvetlenül a deléción után (Beales et al. 2007). Ugyanakkor a durumbúza (*T. durum* Desf.) esetében a nappalhossz-érzékenységet a *PPD-A1* gén mutációjával hozzák összefüggésbe. Az itt leírt két deléción (1,027 bp és 1,117 bp) hasonló régióban helyezkedik el, mint a *Ppd-D1a* allél esetében közölt nagyméretű szekvenciahiány (Wilhelm et al. 2009). A *PPD-B1* funkcionális polimorfizmusai ismertebbek, mint a *PPD-A1* géne. Megállapították, hogy a 2B egykromoszómás nappalhossz-érzékeny allélt hordozó szubsztitúciós törzsekben a kalászolási idő rövidebb volt, mint a nappalhossz-érzékeny allélt hordozók esetében (Scarth és Law 1984). A 'Chinese Spring' fajtában leírtak egy pontmutációt az exon 3 régióban és emellett bebizonyosodott, hogy a *PRR* (pseudo-response regulator) gén kópiaszám megsokszorozódása áll a nappalhossz-érzékenység mögött (Díaz et al. 2012). E mutációk koszegregációt mutatnak a korai kalászolási fenotípussal (Beales et al. 2007; Díaz et al. 2012). A búza *PPD-D1* géne befolyásolja legerősebben a nappalhossz-érzékenységet (Laurie et al. 1995). E gént már teljes mértékben klónozták és számos allélját írták le ezen a lokuszon (Turner et al. 2005). A búza és az árpa *PPD* géneinek válaszreakciója között különbség mutatkozik. Árpában a *PPD-H1* gén nappalhossz-érzékeny allélja meggyorsítja a virágzási folyamatokat a nappalhossz növekedésével (Laurie et al. 1995), míg a nappalhossz-érzékeny allélt hordozó genotípusok virágzásának idejére nincs hatással a nappalhossz. Ezzel szemben a kenyérbúza esetében a domináns nappalhossz-érzékeny alléltípusok korai virágzást eredményeznek rövidnappalon, míg a nappalhossz-érzékeny alléltípust hordozó genotípusok kalászolása vontatottá válik, illetve teljes mértékben el is maradhat (Worland 1996). A *PPD1* gén szekvenciája szoros homológiát mutat az *Arabidopsis* cirkadián ritmusban részt vevő *PRR7* génjével. A *PRR7* gén mind a

fény, mind pedig a hőmérséklet érzékelésében részt vesz, így a *PPD1* gén is hasonló szerepet tölthet be a gabonaféléknél (Greenup et al. 2009). A *PPD-D1a* gén promóter régiójában található egy 2089 bp nagyságú deléción, amely a gén nappalhossz-érzékeny allélváltozatára jellemző. A deléción következtében jelentősen módosul a génkifejeződés napi ciklusa, amelynek fenotípusos következménye a korai kalászosítás mind rövid-, mind hosszúnappalos megvilágítás mellett (Beales et al. 2007). Új, a nappalhossz szabályozásban szerepet játszó gént (*PPD-B2*) írtak le a 7B kromoszóma rövid karján (Khlestkina et al. 2009). Ez a gén csak hosszúnappalos megvilágítás mellett gyorsítja meg a virágzási folyamatokat, amely szemben áll a jól ismert *PPD1* gének hatásmechanizmusával. Általánosan elfogadott tény, hogy a legerősebb genetikai hatást a domináns *Ppd-D1a* allél fejteti ki, melyet a domináns *Ppd-B1a* és a *Ppd-A1a* allélok követnek (Blake et al. 2009; Díaz et al. 2012).

A nappalhossz fontosabb szerepet játszik a vernalizációra érzékeny tavaszi búzák virágzásának szabályozásában, mint azoknál az őszi életformájú genotípusoknál, amelyek csak akkor reagálnak a nappalhossz változásra, ha a vernalizációs igényük teljes mértékben telítődött (Levy és Peterson 1972). A nappalhossz érzékelése hatással van a búza vegetatív és reprodukív egyedfejlődési fázisaira is (Miralles és Richards 2000). Számos tanulmány bizonyította, hogy a nappalhossz-érzékeny allélok lerövidítették a virágzáshoz szükséges időt mind kontrollált, mind szántóföldi körülmények között (Worland et al. 1998; Foulkes et al. 2004). A szárnövekedési fázis kezdeti ideje és hossza nagymértékben függ a különböző *PPD* gének alléljainak hatásaitól is (Miralles et al. 2000). Ez az egyedfejlődési fázis kritikus fontosságú a fertilis virágok teljes számának kialakulásában, amely a megfelelő szemterméssel áll szoros kapcsolatban (Reynolds et al. 2009). A *PPD* gén érzékeny alléltípusainak pleiotróp hatásait már több szerző is leírta. Ezek között szerepel a csökkent növénymagasság, (a domináns *Ppd-D1* gén erősebb hatást fejtett ki, mint az *Rht8* törpeségi gén) (Worland 1996), a csökkent végső levélszám (Miralles és Richards 2000), a korai kalászosítás kezdemények kialakulása (Rawson és Richards 1993), a korai kalászosítás (Worland 1996), a csökkent oldalhajtásszám (Miralles és Richards 2000), a csökkent kalászkaszám (Snape et al. 2001) és a kisebb zöld levélfelület (Foulkes et al. 2004). Pozitív összefüggést írtak le a *PPD-D1* gén nappalhossz-érzékeny alléltípusa és a fertilis kalászkák számának növekedése között, ami nagyobb szemtermést eredményezhet (Worland 1996). Ezeket a megállapításokat nagymértékben módosíthatják az adott

év környezeti paramétereiben tapasztalható különbségek (évjáráthatás) (Worland et al. 1994; Worland 1996; Worland et al. 1998).

2.4.3. Koraiságért felelős gének (*EPS*)

Az *EPS* gének allélikus változatai néhány napos különbséget okozhatnak a virágzási időben, amely hatás független a vernalizációs igény és nappalhossz-érzékenység meghatározásáért felelős szabályozási útvonalaktól (Worland 1996; Snape et al. 2001). Az *EPS* és a *PPD* gének működése között szoros kapcsolatot állapítottak meg, így együttes működésük meghatározza egy adott genotípus nappalhossz-érzékenységét (Worland et al. 1996). Az *EPS* gének legfontosabb feladata a virágzási idő szabályozási mechanizmusának finomhangolásában mutatkozik meg (Hoogendoorn 1985; Valárik et al. 2006; Griffiths et al. 2009). E gének néhány allélváltozata felhasználható olyan új genotípusok létrehozásában is, amelyek koraiságukkal elkerülhetik a kora nyári száraz periódust, így növelhető a búzafajták termőképessége és javítható a termésbiztonság. Az 'Earliness per se' mennyiségi tulajdonságot meghatározó jelleg, így számos kisebb hatású gén által determinált (Kato és Wada 1999). E gének precíz és részletes tanulmányozása megköveteli a megfelelően előállított genetikai alapanyag mellett a pontosan beállított környezeti paramétereket is, ahol a *VRN* és *PPD* gének nem fedik el a koraisági gének fenotípusos hatásait (Kamran et al. 2014).

A 'Chinese Spring' aneuploid és szubsztitúciós törzsei, illetve egyéb DH és RIL törzseken végzett kísérletek alapján szinte mindegyik kromoszómán találtak olyan régiókat, amelyek a koraisággal mutattak szoros kapcsolatot és hatással voltak a virágzási időre is (Scarth és Law 1984; Hoogendoorn 1985; Worland és Law 1986; Miura és Worland 1994; Islam-Faridi et al. 1996; Kato et al. 1998; Shah et al. 1999; Sourdille et al. 2000; Kulwal et al. 2003; Hanocq et al. 2007; Lin et al. 2008; Maccaferri et al. 2008; Griffiths et al. 2009; Bennett et al. 2012).

Az *EPS* gének egyedfejlődésre kifejtett hatását a hőmérséklet jelentősen befolyásolhatja (Slafer és Rawson 1995; Bullrich et al. 2002). Bullrich et al. (2002) térképező populációban meghatároztak egy QTL-t, amely szorosan kapcsolt egy fő *EPS* génnel (*Eps-A^mI*). Ez az egyik legjobban feltérképezett *eps* lokusz, amely a *T. monococcum* 1A^m kromoszómáján helyezkedik el (Bullrich et al. 2002; Valárik et al. 2006; Lewis et al. 2008; Faricelli et al. 2010). E gén korai alléltípusa (*Eps-A^mI-e*) szignifikáns szinten meggyorsította, miközben a kései alléltípus (*Eps-A^mI-l*) jelentősen késleltette a virágzáshoz szükséges időt. A két allél kalászolási időre

kifejtett hatása 16°C-on szignifikánsan nagyobb volt, mint 23°C-on, ami a gén hőmérséklet általi szabályozottságára utal (Bullrich et al. 2002). Zikhali et al. (2014) a hexaploid búza 1D kromoszóma hosszú karján mutattak ki egy, a korai kalászolásért felelős QTL-t. Leírták, hogy a *Triticum aestivum* *FLOWERING LOCUS T 3* (*TaFT3*), a búzával homológ árpa *FLOWERING LOCUS T 3* (*HvFT3*) és a *PHOTOPERIOD H2* (*PPD-H2*)-ként jelölt gén (Faure et al. 2007) nem hozható kapcsolatba ezzel az 1D kromoszóma hosszú karján leírt *EPS* hatással. Az *EPS* génekhez köthető QTL-ek relatíve nagy aránya a 2-es és az 5-ös kromoszómákon figyelhető meg (34 darab és 28 darab), amelyeken a fő *VRN* és *PPD* gének is találhatóak (Maccaferri et al. 2008; Griffiths et al. 2009; Kamran et al. 2014). Az *EPS* gének szinte valamennyi egyedfejlődési fázisra hatással vannak, amelyeknek jelentős szerepük van a szemtermés kialakulására is; a vegetatív/generatív átmenetre, a korai és kései kalászdifferenciálódási fázisra, a szárnövekedési fázisra és a kalászolásra (Slafer és Rawson 1996; Shah et al. 1999, Lewis et al. 2008; Griffiths et al. 2009).

2.4.4. A növénymagasság csökkentésében szerepet játszó gének (*RHT*)

A gibberellinek olyan pentaciklikus diterpén vegyületek, amelyeknek növekedésserkentő hatásuk van, így fontos szerepet töltenek be a csírázásban, a szárnövekedési fázisban, a levélfejlődésben és a reproduktív egyedfejlődési fázisban (Olszewski et al. 2002; Yamaguchi 2008). Hatásuk abban nyilvánul meg, hogy lebontják a növekedésgátló úgynevezett DELLA fehérjéket. Ezeket a fehérjéket az *Arabidopsis*ban a *GAI*, az *RGA*, az *RGL1*, az *RGL2* és az *RGL3*, rizsben az *SLR1* gén, búzában pedig az *RHT* gének kódolják. A gibberellinsav érzékelését a *GID1* fehérjereceptor végzi (*GA-INSENSITIVE DWARF1*), melyet elsőként rizs gibberellin-érzékeny törpenövésű mutánsaiban azonosítottak (Ueguchi-Tanaka et al. 2005). *Arabidopsis*ban három *GID1* ortológot írtak le (*AtGID1a*, *AtGID1b* és *AtGID1c*), amelyek funkciói átfednek egymással (Nakajima et al. 2006). *Arabidopsis* *AtGID1* hármas mutánsában nem működött a gibberellinsav érzékelés, aminek következtében a növények extrém törpenövésűek lettek. Az *AtGID1* fehérjét kódoló gének egyszeres mutánsaiban nem jelent meg ez a fenotípusos hatás, a kettős mutánsokban azonban már igen (Griffiths et al. 2006; Iuchi et al. 2007; Willige et al. 2007). Az elmúlt 10 évben a *GID1* fehérje általi gibberellinsav jelátvivő mechanizmust részletesen jellemezték biokémiai, genetikai és strukturális vizsgálatokkal rizsben és *Arabidopsis*ban (Ueguchi-Tanaka et al. 2005; Griffiths et

al. 2006; Jiang és Fu 2007; Murase et al. 2008; Hirano et al. 2010). Úgy tűnik, hogy a gibberellinsav szerepe a virágzásban fajfüggő, mivel az *A. thaliana* esetében elősegíti a virágkezdemény kialakulását, több évelő növénynél viszont gátolja ezt a folyamatot (Mutasa-Göttgens és Hedden 2009).

A hexaploid búza gibberellinsav jelátvivő faktorait és a DELLA fehérjéket is az *RHT* gének kódolják (Peng et al. 1999). A DELLA gének három homológ lokuszon (*RHT-A1*, *RHT-B1* /korábban *RHT1*-ként jelölték/, és *RHT-D1* /korábban *RHT2*/) találhatóak a 4A, 4B és 4D kromoszómákon (Peng et al. 1999; Febrer et al. 2009). Az *RHT-B1* és *RHT-D1* gének mutáns alléljai csökkentik az internódiumok hosszát, aminek következtében csökken a növénymagasság (Keyes et al. 1989; Hoogendoorn et al. 1990). A mutáns allél összefüggésbe hozható a csökkent levélmérettel is (Ellis et al. 2004). Habár az összes internódiumnál megfigyelhető a csökkenés, ennek mértéke az utolsó szártaghossz esetében bizonyult a legnagyobbknak (Hoogendoorn et al. 1990). A rövidebb utolsó szártag következtében több asszimiláta fordítható a differenciálódó kalászkezdemény növekedésére és fejlődésére (Youssefian et al. 1992), így több fertilis virág alakul ki megnövelve a potenciális szemszámot is. Az 1960-as években a mutáns *Rht-B1b* és *Rht-D1b* allélok kombinálása az új búzafajtákban lehetőséget adott arra, hogy a régebben termesztett magas növésű, megdőlésre érzékeny fajták helyett alacsony termetű, megdőlésre kevésbé érzékeny és nagyobb átlagtermésre képes új fajtákat vonjanak be a köztermesztésbe ('Green Revolution'). Az azóta eltelt időszakban több újabb, a növénymagasságot szignifikánsan csökkentő *RHT* lokuszt azonosítottak már (*RHT4*, *RHT5*, *RHT8*, *RHT12*, *RHT13*, *RHT14* és *RHT18*), viszont ezek pontos génszekvenciája és hatásmechanizmusa még nem kellőképpen ismert (Konzak 1987; Loskutova 1998; Ellis et al. 2005). Ezek közül az *RHT8*, amely szorosan kapcsolódik a *PPD-D1* génhez a 2D kromoszómán, mutáns allélja viszonylag nagy gyakoriságban mutatható ki a termesztett búzafajtákban (Korzun et al. 1998, Zhang et al. 2006). A növénymagasságra gyakorolt hatása kisebb (~8-12%), mint az *Rht-B1b*, és *Rht-D1b* alléloknak (Worland és Law 1986; Rebetzke és Richards 2000; Ellis et al. 2004).

Az *RHT* gének megfelelő alléljainak tudatos kombinálása rendkívül fontos a nemesítésben a hátrányos fenotípusos hatások elkerülése érdekében. Leírták, hogy az *Rht-B1b* és az *Rht-D1b* allélok az *RHT8* mutáns alléljával együtt olyan extrém alacsony növényeket eredményeztek, amelyekben jelentős mértékben lecsökkent a kalászfertilitási ráta is (Worland és Law 1986).

2.5. Molekuláris markerek alkalmazása a genetikai vizsgálatokban

A molekuláris markerek a DNS meghatározott szakaszai, amelyek kromoszómális elhelyezkedése azonosítható. A markerek sokszor ismeretlen funkciójú DNS szakaszok, amelyeknek a különböző genotípusokban eltérő a szekvenciája. Öröklődésük a mendeli szabályoknak megfelelően követhető (Kiss 2005). Előnyük, hogy nagyfokú variabilitást mutatnak, illetve a környezet- és a génkölcönhatások nem befolyásolják a kimutathatóságukat (Nagy 1999).

A molekuláris markerek első típusát 1980-ban írták le (Botstein et al. 1980), amely a DNS molekula restrikciós endonukleáz enzimmel történő emésztésén és Southern-hibridizáción alapult (RFLP). Ezt követően fejlesztették ki a PCR-alapú polimorfizmus vizsgálati módszereket, amelyben a templát DNS-hez adott oligonukleotidok (primerek) az azonos szekvenciákhoz kötődve az új DNS szál szintézisét és nagymennyiségű felszaporítását biztosítják a két primer kötőhely között. A PCR-ben alkalmazott oligonukleotidok típusa alapján számtalan módszert fejlesztettek ki az elmúlt évtizedekben. A legegyszerűbb eljárás, a random amplifikációs módszer (RAPD, AP-PCR, DAF), amelynél nincs szükség előzetes szekvencia ismeretekre. A reakcióelegyben nem két, hanem csak egyféle rövid primert használnak, mely általában 10 vagy ennél kevesebb bázisból áll, emiatt szélesebb fajkörben használható. A kapott fragmentumok száma attól függ, hogy a primer hányszor talál komplementer szakaszokat a DNS molekula két szálán (Kiss 2005). Hátrányuk, hogy az eredmények ismételhetsége erősen függ a PCR paramétereitől, a DNS tisztaságától és minőségétől, valamint az így kimutatható polimorfizmus döntő többségében domináns öröklődésű. A random primerezési technika továbbfejlesztésének eredménye az AFLP módszer. Lényege, hogy a genomi DNS-t restrikciós enzimekkel random feldaraboljuk, majd a kapott fragmentumokat adapterszekvenciákkal ligáljuk és az adapterszekvenciákra szerkesztett komplementer primerekkel szelektív amplifikációt hajtunk végre. Ennek eredményeképp a RAPD-hoz képest jelentősen növelhető az egy reakcióban kimutatható DNS fragmentumok száma, aminek hatására a polimorfizmus detektálásának az esélye is megnövekszik.

A PCR alapú technikák másik nagy csoportjába azok a módszerek tartoznak, amelyekben a templát DNS ismert, specifikus szekvenciáira tervezett primereket alkalmaznak (CAPS, SCAR, STS, SSR). A CAPS/SCAR módszerek előnye, hogy sok esetben az amplifikáció során kapott azonos méretű DNS fragmentumok restrikciós emésztését követően láthatóvá tehetők a szakaszok közötti szekvencia

különbségek (Kiss 2005). A módszerrel könnyen detektálhatók a kisméretű inszercióval, delécióval vagy SNP révén létrejött mutációk. Az SSR módszer a genomban gyakran és viszonylag egyenletesen előforduló repetitív ismétlődések (mikroszatellit) jelentős variabilitását hasznosítja úgy, hogy a határszekvenciáira terveznek primereket, így eltérő méretű fragmentumokat lehet felszaporítani. A technika legfőbb előnye az, hogy míg az ismétlődések határszekvenciái nagyfokú és helyspecifikus konzervativizmust mutatnak egy fajon belül, addig az ismétlődési szám nagymértékben variálhat a genotípusok között, ezért egyedi DNS ujjlenyomat meghatározását teszik lehetővé. Legnagyobb hátrányuk az, hogy a primerek kifejlesztése genomi szekvencia hiányában munka és időigényes folyamat (Kiss 2005). Habár nem minden PCR alapú marker típus nyújt megfelelő hatékonyságot a populáció struktúra, illetve a genetikai változatosság mértékének a meghatározásához, az SSR, a RAPD, az RFLP és az AFLP markerek jól használhatóak az ilyen jellegű munkákhoz is (Sajjad et al. 2012).

Napjainkban egyre inkább elterjedté vált az ún. nagy felbontóképességű, SNP-ket detektáló módszerek kifejlesztése és használata. Fontos jellemvonásuk az is, hogy az SNP-k többsége működő génszekvenciákhoz köthető, de megtalálhatóak a nem kódoló, illetve a gének közötti régiókban is (Lateef 2015). Ezekkel a technológiákkal nem csupán nagyfelbontású genetikai térképeket lehet készíteni, valamint QTL és asszociációs vizsgálatokat kivitelezni, hanem segíthet a kutatók számára kiszélesíteni a genetikai diverzitás mértékéről alkotott elképzeléseket, illetve a populációgenetikai összefüggések jobb megértését is (Semagn et al. 2006; Crossa et al. 2007; White et al. 2008; Raman et al. 2010; Zhang et al. 2011). E módszerek közé tartozik a DArT, az Infinium és a GoldenGate genotipizáló próbák, illetve a TaqMan és a KASP próbák is. Az első nagyhatékonyságú, inszerción/deléción alapuló (InDel) marker-rendszer a DArT volt, amely gyors és költséghatékony genomelemzést tett lehetővé és így az egyik legelterjedtebben használt marker-technológia volt egy ideig a genetikai elemzésekben (Jaccoud et al. 2001; Zhang et al. 2011; Ficco et al. 2012). Az első ilyen módszerrel készült búza genom asszociációs vizsgálatok eredményét Crossa és munkatársai 2007-ben közzétették. A DArT marker-rendszert számos fajon alkalmazták már, beleértve a gabonaféléket is, az árpát (*Hordeum vulgare* L.), a búzát (*Triticum aestivum* L.) és a durumbúzát [*Triticum turgidum* subsp. *durum* (Desf.) Husnot] (Zhang et al. 2011). A polimorfizmus detektálása azon alapul, hogy a restrikciós enzimmel történő hasítást követően az egyedi fragmentumok megjelennek-e vagy sem az adapterhez történő

ligáció után (Kilian et al. 2005). A GoldenGate technika négy primert használ, amelyből kettő a polimorf nukleotidra specifikus, kettő pedig az adott SNP lokuszához kapcsolódó primerpár. Az Infinium esetében két allélspecifikus próbát alkalmaznak egy adott SNP kimutatásához. A reakcióhoz fluoreszcens festékkel jelölt oligonukleotidokat adnak, amelyek a lehetséges allélvariánsok elkülönítését teszik lehetővé. E módszerek előnye, hogy nem igényelnek nagy koncentrációjú és tisztaságú DNS-t és széles körben alkalmazhatók. Ugyancsak széles körben elterjedt, lényegében hasonló elven működő módszerek az Applied Biosystems (Livak 1999) és a KBioscience (<https://www.kbioscience.co.uk>) által kifejlesztett TaqMan és KASP próbák. A TaqMan technika kétféle nagyenergiájú fluoreszkáló festékrendszert alkalmaz. Az egyik a riporter (jelző), a másik a quencher (kioltó). A quencher komponens mindaddig inaktív állapotban marad, míg a polimeráz enzim el nem kezdi bontani a próba oligonukleotidokat. A két festékkomponens így fizikailag közelebb kerül egymáshoz és aktiválódik a riporter komponens. A folyamat során fluoreszkáló fény szabadul fel, amelynek intenzitása arányos az amplikon mennyiségével. A fluoreszcenciás jelet qrt-PCR készülékkel detektálni lehet, így mennyiségi elemzésekre is felhasználható a módszer. A technika legfőbb hátránya, hogy a két próba jelölése rendkívül költséges. Ezzel szemben a KASP módszer költséghatékonyabb lehetőséget kínál (<https://www.kbiosciences.co.uk>). Ez a rendszer rugalmas, viszont akkor célszerű alkalmazni, amikor kevés számú SNP felhasználásával egy viszonylag nagyméretű mintacsoportot szeretnénk megvizsgálni (Lateef 2015).

Összegezve elmondható, hogy a molekuláris markerek felhasználhatóak többek között gének kromoszómális helyzetének pontos megállapításához, genetikai diverzitás vizsgálatokhoz, marker alapú szelekciós vizsgálatokhoz (MAS) és GWAS elemzésekhez is.

2.5.1. Diverzitás vizsgálat molekuláris markerekkel

A sikeres nemesítési programok előfeltételei között szerepel a megfelelő genetikai változatosság fenntartása. A szélesebb változékonyság biztosíthatja ugyanis azt a bázist, amelyből a környezeti feltételek és a társadalmi igények változásának megfelelően nagyobb eséllyel lehet új, jobb alkalmazkodó képességű törzseket szelektálni (Bouffier et al. 2008; Karsai et al. 2012; Orabi et al. 2014). Elméletileg a legtöbb nemesítési programra jellemző intenzív, irányított szelekció torzítva szűkítheti a populáció struktúrát (nemesítési alapanyagok köre), lecsökkentheti a

ritka allélok számát, aminek következtében csökken a genetikai diverzitás. Így számos olyan allél tűnhet el, amely felhasználható lenne a folyamatosan változó agronómiai és minőségi követelményekhez jobban igazodó új törzsek fejlesztésében, illetve a különböző környezeti stressz faktorokhoz jobban adaptálódó genotípusok nemesítésében. Az új kihívásokra gyorsan reagálni képes nemesítői tevékenység különösen a klímaváltozás következtében fellépő szélsőségek egyre gyakoribb előfordulása, vagy a kórokozókkal szembeni ellenállóság szempontjából egyre nagyobb jelentőségű (Smale 1997; Chao et al. 2008; Rauf et al. 2010; Tester and Langridge 2010; van de Wouw et al. 2010; Charmet 2011). Ebből kifolyólag is fontos, hogy a nemesítők jól ismerjék a nemesítési alapanyagaik genetikai diverzitásának mértékét. Roussel et al. (2005) demonstrálták az európai búzafajták közötti genetikai hasonlóság mértékének fokozódását az idő függvényében, a „zöld forradalom” előtt és után nemesített fajták összehasonlítása alapján. Az Európa földrajzi régiói közti térbeli elemzések, azonban az egyes alléleloszlási mintázatokban megfigyelhető területi eltérésekre hívták fel a figyelmet. Megállapítható, hogy a Nyugat-Európában nemesített búzafajtákban (Franciaország, Hollandia, Nagy-Britannia, Belgium) alacsonyabb számú allélvariáció mutatható ki, mint a délkelet-európai (a volt Jugoszlávia, Görögország, Bulgária, Románia, Magyarország) és a mediterrán térségek fajtáiban (Olaszország, Spanyolország, Portugália) (Roussel et al. 2005; Balfourier et al. 2007; Kiss et al. 2014b). Ez a jelenség az eltérő környezeti körülményekkel, társadalmi feltételekkel, alkalmazott termesztési rendszerekkel illetve az eltérő nemesítési gyakorlatokkal is magyarázható (Stachel et al. 2000; Huang et al. 2002; Roussel et al. 2005). Számos tanulmány azonban a fentieknek ellentmondó eredményeket közölt. Huang et al. (2007) 511, széles körben termesztett (1945 és 2000 között) közép- és észak-európai fajtán végzett kísérletükben nem találtak szignifikáns mennyiségi csökkenést a genetikai változatosságban. Hasonló White et al. (2008) megállapításai is, akik angol, amerikai és ausztrál fajták genetikai változatosságát tanulmányozták. A téma jövőbeli fontosságának felértékelődése következtében létrejövő tanulmányok, amelyek már az új, nagyhatékonyságú markerrendszerek használatára épülnek, talán megoldást nyújthatnak a nemzetközi szakirodalomban mutatkozó ellentmondások tisztázására is.

A genetikai diverzitás mértékének jobb becsléséhez nélkülözhetetlen megállapítani a vizsgált populáción belüli alcsoportok megoszlását is (Chao et al. 2007), ezért a populáció struktúra jellemzése kritikus fontosságú a funkcionális és

molekuláris változatosság korrekt meghatározásához. Ennek modellezésében és statisztikai elemzésében Pritchard et al. (2000) kiemelt szerepet vállaltak és az általuk kidolgozott statisztikai program (TASSEL) sikeresen alkalmazható a teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzésnél is.

A genetikai változatosság jellemezhető egyrészt közvetett módon, a pedigré információkra, vagy a komplex fenotípusos tulajdonságmátrixokra alapozott genetikai távolság becslésével, másrészt közvetlenül a morfológiai jellegek meghatározásával, vagy molekuláris markerekre alapozott DNS szekvencia összehasonlításokkal (Astarini et al. 2004; Fufa et al. 2005; Zhang et al. 2011). A közvetett módon szerzett információk megbízhatósága nem minden esetben kielégítő a genetikai jellemzéshez a pedigré adatok hiányossága, a természetes és mesterséges szelekció, illetve a mutációk figyelmen kívül hagyása és a fenotípusos jellegek környezetfüggő változékonysága következtében (Parker et al. 2002; Almanza-Pinzón et al. 2003; Reif et al. 2005). Ezzel szemben a molekuláris markerrendszerek megbízhatóak, mivel nem befolyásolja őket a környezeti, a pleiotropikus és episztatikus hatások, illetve többnyire a növény fejlettségi állapotától függetlenül minden típusú szövetből izolált DNS extraktum felhasználható a kimutatásukhoz (Mukhtar et al. 2002; Fufa et al. 2005; Karsai et al. 2012; El-basyoni et al. 2013). Itt szeretném megjegyezni, hogy azoknál a markerrendszereknél, amelyeknél például restrikciós endonukleázokat is alkalmaznak, figyelemmel kell lenni az enzimek metilációra való érzékenységére, illetve a szövettípusra is.

Az elmúlt évtizedekben nagymértékben megnőtt azoknak a genetikai diverzitás vizsgálatoknak a száma, amelyeket valamilyen megbízható markerrendszer (RFLP, AFLP, RAPD, SSR és SNP) alapján végeztek el több gazdasági szempontból is fontos növényfaj, köztük számos gabonaféle esetében (Siedler et al. 1994; Röder et al. 2002; Khan et al. 2005; Stodart et al. 2005; Roussel et al. 2005; White et al. 2008; Benson et al. 2012; Matthies et al. 2012; Nielsen et al. 2014). A nagyfelbontású marker-rendszerekkel végzett genotipizálási technikák és a különböző statisztikai módszerek alapján meghatározott LD markertérképek segítséget nyújthatnak számunkra a komplex agronómiai jellegek genetikai vizsgálataiban is az asszociációs elemzések révén (Pritchard et al. 2000; Kang et al. 2008).

2.5.2. Marker – tulajdonság összefüggés vizsgálatok

Több fontos agronómiai jelleg, úgymint a termésmennyiség, termésminőség, a környezeti stresszfactorokhoz való alkalmazkodás és a különböző betegségekkel szembeni ellenállóság mennyiségi tulajdonság, azaz poligénes öröklődést mutat. A mennyiségi tulajdonságok szabályozásában szerepet játszó egyes gének fenotípusos hatása nagymértékben függ az adott genotípusban található különböző alléltípusok megoszlási arányaitól, az episztatikus kapcsolatoktól, a környezeti faktorok hatásmechanizmusaitól, illetve e tényezők egymásra gyakorolt hatásaitól is (Collard et al. 2005). A mennyiségi tulajdonságok szabályozásában szerepet játszó lokuszok (QTL) számának és genomi helyének meghatározása biztonsággal nem kivitelezhető csak a fenotípusos adatokra alapozva. A QTL-ek pontos meghatározásához molekuláris markerekből álló genetikai térkép szükséges, amelyben a térképező populáció törzseinek marker hasadási arányai alapján kialakított marker kapcsoltsági csoportok virtuálisan fedik le az egyes kromoszómákat (Hoffmann 2011). Az így kialakított kapcsoltsági térképhez hozzárendelve az adott tulajdonság egyedi törzsekben mért értékeit, valószínűségi számításokkal meghatározhatók a QTL-ek a marker intervallum és tulajdonság összefüggésében.

A térképező és QTL elemző populációknak alapvetően két fő típusa van. Az első esetben kétszülős térképező populáción végezzük el a térképezést (marker kapcsoltsági térképek, QTL elemzés, pozicionális klónozás, gene tagging). A másik lehetőség az, hogy egy nagyszámú, változatos genetikai állományú természetes populációban, vagy fajtakörben (sokszülős populációk) folytatjuk a géntérképezési vizsgálatokat. Ezt nevezzük asszociációs vizsgálatoknak (LD-térkép, GWAS - teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzés, jelölt génszekvencia megközelítés).

A kétszülős markerező populáció céljaira egyaránt alkalmasak lehetnek az F_1 , F_2 nemzedékek, valamint BC (visszakeresztett), DH (dihaploid), NIL (közel izogén), illetve RIL (rekombináns beltenyésztett) törzsekből álló populációk is. Egyrészt fontos követelmény, hogy a populációnk megfelelő nagyságú legyen, a markerek közti rekombinációs távolságok minél pontosabb meghatározása érdekében. Másrészt pedig polimorf markerekre van szükség a genotipizáláshoz. Ezekre építve lehet megszerkeszteni a kapcsoltsági térképet, amellyel meghatározható a markerek pontos lokalizációja és a rekombinációs gyakoriságok alapján a centimorgan (cM)-ban kifejezett genetikai távolságai is. Ezt követően azok az egymáshoz közel pozicionált markerek, amelyek statisztikailag korrelálnak az egyedek fenotípusos adataival, QTL-ként definiálhatók. A QTL térképezés hátránya,

hogy a kétszülős populáció előállítására időigényes, és a QTL elemzés csak a két szülő között polimorf kromoszómarégiókban kivitelezhető a két genom kombinálódásának hátterében, ami korlátozhatja a QTL kimutatás valószínűségét és az érvényesség mértékét és körét is. A QTL térképezés megbízhatósági szintje fokozható a permutációs teszt és az FDR meghatározásával (Churchill és Doerge 1994; Benjamini és Hochberg 1995).

A két-szülős populációkban végzett QTL elemzésnek több típusa van. Ezek közül a legegyszerűbb az úgynevezett egyszerű marker analízis (Single-marker analysis), amely egy marker és a hozzá szignifikáns szinten kapcsolt tulajdonság összefüggését határozza meg. A lineáris regresszió determinációs koefficiense (R^2) megadja, hogy a kapcsolt marker a fenotípusos variancia mekkora részét magyarázza meg (Collard et al. 2005). Ezzel a módszerrel nem lehet pontos marker – tulajdonság összefüggést kimutatni, mivel a marker és a QTL közti rekombinációs gyakoriságot nem becsülhetők megbízhatóan (Tanksley 1993). Az egyszerű intervallum QTL térképezés (SIM: Simple Interval Mapping) két szomszédos marker közötti intervallumot vizsgál az egész kromoszóma mentén és kiküszöböli a rekombinációból származó torzítást (Collard et al. 2005). Az összetett intervallum QTL térképezés (CIM: Composite Interval Mapping) egyesíti az intervallum térképezést a lineáris regresszió analízissel és a szomszédos markerpárokat további markerekkel egészíti ki (Collard et al. 2005). A többszörös intervallum QTL térképezés (MIM: Multiple Interval Mapping) a QTL-ek becsült helyzetét használja kofaktorként a többszörös regressziós analízisben, így még precízebben lehet kimutatni a fő és episztatikus QTL-eket (Kao et al. 1999; Azevedo et al. 2015). Az úgynevezett beágyazott asszociációs térképezés (NAM: Nested Association Mapping) kombinálja a markerkapcsoltsági elemzést és az asszociációs térképezést, amely rendkívüli genetikai felbontást tesz lehetővé. Leginkább idegentermékenyülő fajoknál használják (kukorica, cirok), de már öntermékenyülő növények (árpa) esetében is leírták e módszert (Yu et al. 2008; Maurer et al. 2015).

Az LD-alapú asszociációs vizsgálat (GWAS) hatékony módszer arra, hogy megállapíthassuk egy nagyobb genotípus körben meglévő természetes genetikai változatosság összefüggését a fenotípusos értékekkel. Ezek a vizsgálatok minden esetben a kétszülős genetikai populációk eredményei alapján kialakított marker konszenzus térkép információkra építenek a QTL elemzés során. A sokszülős populációkban a markerek közötti kapcsolat alapja nem a rekombinációs gyakoriság, hanem a markerek közti LD érték. A kiegyensúlyozatlan kapcsoltság (linkage

disequilibrium, LD) egy adott populációban a különböző lokuszokban az allélok nem-random együttes előfordulását jelentik (Kiss 2005). Az egymáshoz közel álló markerek közötti LD érték nagysága alapvetően meghatározza az LD térkép marker sűrűségének mértékét és az asszociációs elemzések hatékonyságát (felbontó képesség). Nagy LD érték esetén (az együtt hasadó markerek cM-ban kifejezve viszonylag távolabb állnak egymástól) kevesebb marker is elegendő az asszociációs elemzések kivitelezésére, viszont ezzel párhuzamosan csökken az elemzés felbontóképessége, azaz a QTL pontos pozíciójának meghatározása. Az LD gyors lecsökkenése (kis LD érték) esetén sokkal sűrűbb markertérképre van szükség, azonban a QTL azonosítás pontossága növekszik. Általánosságban elmondható, hogy a kis LD a vadfajokra és az idegenmegtermékenyülő fajokra, míg a nagy LD a nemesített fajtákra és az öntermékenyülő fajokra jellemző inkább (Abdurakhmonov és Abdurkarimov 2008). Ez utóbbi kategóriába tartoznak a nemesített fajtákból álló búza és árpa populációk is. Az LD mértéke nem egyenletes a kromoszómák mentén, vannak LD blokkok, amelyekben belül a markerek teljes kapcsoltságot mutatnak. Ezek nagysága egy kromoszómán belül akár több cM is lehet, de eltérő kromoszómák között is fennállhat. Az LD blokkok összefüggésben állnak az adott populáció struktúrájával, az egyedek közti rokonsági viszonyokkal is és elemzésük a hamis QTL azonosítás elkerülése végett alapvető fontosságú. A populáció-szerkezet ismerete nemcsak az LD blokkok miatt fontos, hanem amiatt is, hogy ne kapcsoljuk össze tévesen az alcsoportokra specifikusan jellemző fenotípusos bélyegeket az alcsoportot a többitől elkülönítő genetikai komponensekkel. A populáció struktúra és a rokonsági mátrix meghatározására számos algoritmus áll rendelkezésre (Pritchard et al. 2000, Oraguzie et al. 2007), és ezek elemzése előfeltételei a tulajdonság-marker asszociációs vizsgálatoknak. Ezekhez a statisztikai elemzésekhez többféle számítógépes szoftvercsomag áll rendelkezésre, amelyek között olyan is akad, amely grafikusán is megjeleníti a kapott értékeket (Structure [Pritchard et al. 2000]; TASSEL [<https://www.maizegenetics.net/tassel/>]; PowerMarker, Gold, GenStat [Abecasis és Cookson 2000; Whitt et al. 2003; Gupta et al. 2005; Liu et al. 2005]). Az asszociációs elemzés során a marker és a tulajdonság közötti korrelációt és a valós QTL azonosítás valószínűségének mértékét határozzuk meg. Az alkalmazott számítógépes programok nem egyszerű regressziószámításra épülnek, hanem a rokonsági mátrix-szal módosított kevert lineáris modell alapján becsülik a marker-tulajdonság összefüggést (pl. TASSEL, GenStat). A hamis pozitív eredmények kiküszöbölésére leggyakrabban használt módszerek közé tartozik a populáció

struktúra Q-mátrixával való módosítás, a Kinship mátrix és az Eigen mátrix alkalmazása, illetve ezek kevert változatainak felhasználása is. Két fontos előnye van az asszociációs térképezésnek a hagyományos kétszülős genetikai térképező populáción alapuló vizsgálati módszerrel szemben. Az egyik az, hogy sokkal nagyobb és reprezentatívabb genetikai alapanyagot lehet megvizsgálni, ezáltal egy lokuszban egyszerre kettőnél több allél fenotípusos hatása válik mérhetővé. A másik, hogy elkerülhetjük az időigényes és költséges térképező populáció előállítását (Neumann et al. 2011).

A GWAS-t az *Arabidopsis* modellnövényen alkalmazták első ízben. Manapság már számos mezőgazdaságilag is fontos növényre terjesztették ki az ilyen irányú vizsgálati módszert, úgymint kukoricára, árpára, durumbúzára, hexaploid búzára, rizsre, cirokra, cukorrépára, cukornádra, szójára, szőlőre, illetve erdei fás- és takarmánynövényekre is (Abdurakhmonov és Abdugarimov 2008). Búzában végzett betegség-ellenállóság, termésmennyiség és minőségi jellegek asszociációs vizsgálatai bizonyítottan alkalmasak a komplex jellegek tanulmányozására (Crossa et al. 2007; Charmet et al. 2009; Rehman Arif et al. 2012). Breseghello és Sorrells (2006) az elsők között közölték le őszi búza kollekción végzett asszociációs vizsgálataikat. A szerzők által leírt QTL-ek a szemmérettel és az malomipari minőséggel álltak szoros kapcsolatban. Ezt követte a nagy molekulatömegű glutenin és a *Stagonospora nodorum* elleni rezisztencia asszociációs térképezése SSR és STS markerek bevonásával (Ravel et al. 2006; Tommasini et al. 2007).

Az elmúlt évtizedben számos olyan tanulmány jelent meg, amely különböző egyedfejlődést befolyásoló, illetve terméskomponenst meghatározó QTL-eket azonosított. Az e témában közölt fontosabb eredményeket a 1. táblázatban foglaltuk össze. Az eredmények alapján megállapítható, hogy a QTL elemzés és a GWAS is kiválóan alkalmas összetett tulajdonságokat meghatározó genetikai tényezők vizsgálatára. Mindkét módszernek vannak előnyei és hátrányai, de mivel ezek részben komplementerek egymással a két módszer együttes alkalmazása optimális megoldásnak tűnhet. A széles genetikai bázison kivitelezett LD elemzés nagyobb valószínűséggel teszi lehetővé egy tulajdonság összes QTL régiójának azonosítását, amit aztán irányított kétszülős térképező populációkkal lehet validálni és tovább pontosítani hatás és génlokalizáció szempontjából.

1. táblázat. A főbb egyedfejlődési és morfológiai tulajdonságokat, illetve termékkomponenseket meghatározó QTL-ek kromoszómális elhelyezkedése homeológ csoportok szerint rendezve

Kromoszóma	QTL-hatás	A vizsgált populáció típusa	Hivatkozás
1A	növénymagasság, szemtelítődési fázis, kalászonkénti szemsúly, kalászhoz, szemtermés	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Wang et al. 2009; Neumann et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Cui et al. 2011; Yu et al. 2014; Sukumaran et al. 2015a
1B	szemtermés, növénymagasság, szemméret, szemtelítődési fázis, Harvest Index, virágzási idő, kalászolási idő, ezerszemtömeg, kalászhoz, kalázkaszám	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Kuchel et al. 2007a, 2007b; Wang et al. 2009; Neumann et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Cui et al. 2011; Yu et al. 2014; Atkinson et al. 2015; Li et al. 2015a, 2015b; Zanke et al. 2015
1D	növénymagasság, szemtermés, Harvest Index, kalászonkénti szemszám, utolsó szártaghossz, kalászhoz, virágzási idő, ezerszemtömeg	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Wang et al. 2009; Neumann et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Cui et al. 2011; Yu et al. 2014; Sukumaran et al. 2015a; Li et al. 2015a, 2015b
2A	növénymagasság, szemtermés, kalászonkénti szemszám, kalászonkénti szemsúly, ezerszemtömeg, utolsó szártaghossz, virágzási idő	DH, RIL	Wang et al. 2009; Kirigwi et al. 2007; Kuchel et al. 2007a, 2007b; Griffiths et al. 2012; Yu et al. 2014; Li et al. 2015a
2B	kalászhoz, szemtermés, növénymagasság, virágzási idő, kalászolási idő	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Kirigwi et al. 2007; Kuchel et al. 2007a, 2007b; Wang et al. 2009; Griffiths et al. 2012; Yu et al. 2014; Atkinson et al. 2015
2D	növénymagasság, szemtermés, kalászonkénti szemszám, kalászhoz, utolsó szártaghossz, virágzási idő, kalászolási idő	DH, NIL, RIL	Marza et al. 2006; Kirigwi et al. 2007; Kuchel et al. 2007a, 2007b; Wang et al. 2009; Cui et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Wu et al. 2014; Yu et al. 2014; Li et al. 2015a
3A	szemtermés, szemforma, növénymagasság, kalászonkénti szemszám, utolsó szártaghossz, kalászhoz	DH, RIL, GWAS, Szubsztitúciós törzs	Wang et al. 2009; Gegas et al. 2010; Baenziger et al. 2011; Neumann et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Yu et al. 2014; Atkinson et al. 2015
3B	növénymagasság, szemtermés, szemszám, Harvest Index, szemtelítődési fázis, kalászonkénti szemsúly, virágzási idő, ezerszemtömeg, kalászhoz, szemkeménység	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Ma et al. 2007; Wang et al. 2009; Griffiths et al. 2012; Cui et al. 2011; Mason et al. 2013; Yu et al. 2014; Sukumaran et al. 2015a, 2015b; Li et al. 2015a; Zanke et al. 2015
3D	szemtermés, biomassa produkció, növénymagasság, utolsó szártaghossz, kalászhoz	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Wang et al. 2009; Cui et al. 2011; Sukumaran et al. 2015a; Yu et al. 2014; Li et al. 2015a, 2015b
4A	szemtermés, utolsó szártaghossz, kalászhoz, szemtelítődési ráta, kalászsűrűség, szem négyzetméterenkénti száma, biomassa produkció, szárazságérzékenységi index, növénymagasság	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Kirigwi et al. 2007; Kuchel et al. 2007a, 2007b; Cui et al. 2011; Neumann et al. 2011; Yu et al. 2014; Li et al. 2015a
4B	zászlóleveli szélesség, növénymagasság, szemméret, szemtermés, kalászonkénti szemsúly, utolsó szártaghossz, ezerszemtömeg	DH, RIL	Marza et al. 2006; Wang et al. 2009; Cui et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Yu et al. 2014; Li et al. 2015a, 2015b; Fan et al. 2015; Kumar et al. 2016
4D	növénymagasság, szemtermés, vegetatív fázis, kalászonkénti szemszám, kalászonkénti szemsúly, utolsó szártaghossz	DH, RIL, GWAS	Kuchel et al. 2007a, 2007b; Wang et al. 2009; Cui et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Yu et al. 2014; Sukumaran et al. 2015a

1. táblázat. Folytatás az előző oldalról

Kromoszóma	QTL-hatás	A vizsgált populáció típusa	Hivatkozás
5A	szemsúly, szemszélesség, növénymagasság, szemtermés, kalászlási idő, virágzási idő, ezerszemtömeg, utolsó szártaghossz, kalászhozsz	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Kirigwi et al. 2007; Kuchel et al. 2007a, 2007b; Gegas et al. 2010; Cui et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Yu et al. 2014; Sukumaran et al. 2015a; Li et al. 2015a; Kumar et al. 2016
5B	zászlólevél felület, növénymagasság, szemméret, szemtermés, vegetatív fázis, utolsó szártaghossz, virágzási idő, kalászhozsz	DH, RIL, GWAS	Kirigwi et al. 2007; Kuchel et al. 2007; Neumann et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Yu et al. 2014; Sukumaran et al. 2015a; Li et al. 2015a; Fan et al. 2015; Kumar et al. 2016
5D	szemméret, szemtermés, szemtelítődési fázis, virágzási idő, utolsó szártaghossz, kalászhozsz	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Kirigwi et al. 2007; Kuchel et al. 2007a, 2007b; Wang et al. 2009; Cui et al. 2011; Neumann et al. 2011; Mason et al. 2013; Yu et al. 2014; Li et al. 2015a; Kumar et al. 2016
6A	szemtermés, szemsúly, szemszélesség, növénymagasság, ezerszemtömeg, biomassa, kalászhozsz, kalászlási idő	DH, RIL, GWAS, Szubsztitúciós törzs	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Gegas et al. 2010; Baenziger et al. 2011; Neumann et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Cui et al. 2011; Simmonds et al. 2014; Yu et al. 2014; Atkinson et al. 2015; Sukumaran et al. 2015a; Li et al. 2015a, 2015b; Kumar et al. 2016
6B	zászlólevél szélesség, növénymagasság, szemtermés, szemtelítődési fázis, kalásonkénti szemsúly, kalászhozsz, kalászlási idő	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Wang et al. 2009; Neumann et al. 2011; Griffiths et al. 2012; Cui et al. 2011; Yu et al. 2014; Fan et al. 2015; Sukumaran et al. 2015a; Li et al. 2015a
6D	fiatalkori gyökernövekedés, növénymagasság, szemtelítődési fázis, kalásonkénti szemszám, virágzási idő	DH, RIL, GWAS	Quarrie et al. 2006; Wang et al. 2009; Griffiths et al. 2012; Atkinson et al. 2015
7A	szemtermés, szemhossz, szemsúly, ezerszemtömeg, biomassa produkció, kaláskánkénti szemszám, zászlólevél nagyobb klorofill tartalma, kalászhozsz, virágzási idő	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Quarrie et al. 2006; Marza et al. 2006; Cui et al. 2011; Neumann et al. 2011; Yu et al. 2014; Dong et al. 2014; Atkinson et al. 2015; Li et al. 2015a; Su et al. 2016; Sukumaran et al. 2016
7B	kalászlási idő, szemhossz, szemsúly, ezerszemtömeg, utolsó szártaghossz, kalászhozsz, virágzási idő, szemtermés, növénymagasság	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Cui et al. 2011; Neumann et al. 2011; Dong et al. 2014; Yu et al. 2014
7D	szemtermés, szemhossz, szemsúly, ezerszemtömeg, utolsó szártaghossz, kalászhozsz	DH, RIL, GWAS	Sourdille et al. 2000; Marza et al. 2006; Kuchel et al. 2007a, 2007b; Cui et al. 2011; Dong et al. 2014; Yu et al. 2014; Atkinson et al. 2015; Li et al. 2015a

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. *Növényanyag*

A teljes növényanyag (683) az MTA ATK Mezőgazdasági Intézet (továbbiakban MGI) őszi búza génbankjából származott. A fajták kiválasztása nemesítési helyük, a pedigréjük, valamint korábbi kísérletek virágzási adatai alapján történt. A vizsgált genotípusok területi megoszlása a következő: 521 európai, 62 ázsiai, 6 afrikai, 90 amerikai és 4 ausztrál. Ezek között egyaránt találhatók régi, a köztermesztésben egykor elterjedt fajták és új nemesítési anyagok is, amelyeknek jelenleg is fontos szerepük van. A célunk az volt, hogy egy heterogén genetikai állományt vonjunk be a kísérletekbe, amely hordozhatja a vizsgált gének főbb alléltípusait. Ezt követően a *PPD-D1* alléltípus alapján kiválasztottunk 94 nappalhossz-érzékeny és 94 nappalhossz-érzékenny allélt hordozó genotípust oly módon, hogy származási helyük és kalászolásuk alapján lefedjék a teljes növényanyag gyakoriságait. Ezt a 188 genotípust (MTA ATK őszi búza GWA panel) részletes fenó- és genotipizálási kísérletekben vizsgáltunk tovább. A kiválasztott genotípusok származását és génspecifikus markerekkel kimutatott, a virágzást befolyásoló főbb génjeinek alléltípusait a 2. mellékletben (M2) foglaltuk össze. A vizsgált minták származási adatai az MGI adatbázisából, a <https://www.genbank.vurv.cz> és a <https://www.wheatatlas.org> honlapok adatbázisaiból származtak.

3.2. *Szántóföldi kísérletek*

A vizsgált genotípusok szántóföldi fenológiai megfigyelése a következő években történtek Martonvásáron, átlagos N, P₂O₅ és K₂O tartalmú csernozjom talajon:

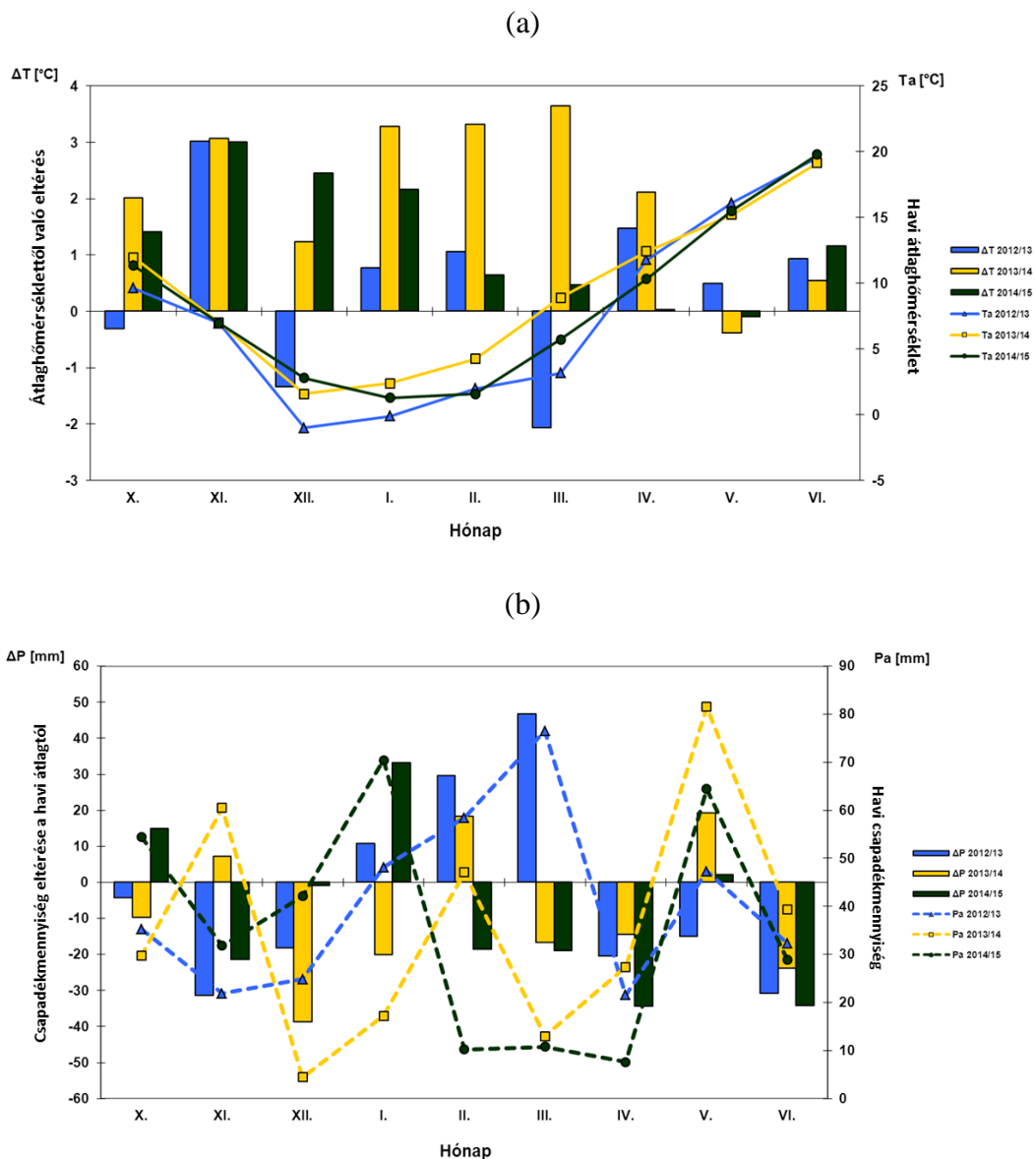
1. 2010/11 (vetés: október eleje) [683 búzagenotípus]
2. 2011/12 (vetés: október eleje) [683 búzagenotípus]
3. 2012/13 (normál őszi vetés: október eleje; késői őszi vetés: november vége) [188 búzagenotípus]
4. 2013/14 (normál őszi vetés: október eleje; késői őszi vetés: november közepe) [188 búzagenotípus]
5. 2014/15 (normál őszi vetés: október eleje; késői őszi vetés: november eleje) [188 növényi anyag]

A GWA panel kísérleti elrendezése minden évben és vetésidőben azonos volt. 186 búzagenotípust ismétlés nélkül, míg két genotípust ('Mv Toborzó', 'Mv

Verbunkos’) kontrollként a kísérleti területen egyenletesen elosztva, 7-7 ismétlésben vetettünk ki 0,4 x 2 méter alapterületű, 2 soros parcellákba, 20 cm-es sortávolsággal.

3.3. Az évjáratok meteorológiai paramétereit

Az időjárási adatokat az MGI területén elhelyezett szabványos meteorológiai állomás szolgáltatta. A GWA panel három éves szántóföldi kísérletének tenyészidőszakaira vonatkozó adatokat az 5. ábrán mutatjuk be (2012/13, 2013/14 és 2014/15).



5. ábra. A szántóföldi kísérletek tenyészidőszakaira vonatkozó meteorológiai adatok (Martonvásár). (a) Havi átlaghőmérséklet (Ta), (b) havi csapadékeloszlás (Pa), illetve feltüntettük a két paraméter 30 év átlagától (1971-2000) való eltéréseit is (ΔT ; ΔP /oszlop diagramok/).

3.4. Fenotípusos megfigyelések

Minden parcellából 4-4 egészséges és közel egyforma fejlettségű növényt választottunk ki, amelyeken rendszeresen felvételeztük a genotípusok magasságát (hetente két alkalommal) és három egyedfejlődési fázist, amelyek a Zadoks-skálán a következők voltak: Z31 (az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél), Z49 (a kalász a zászlóslevél hüvelyének felső részében helyezkedik el) és Z59 (a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből), Tottman és Makepeace (1979) alapján. A Z31, Z49 és Z59-es fázisokat az adott év januárjának első napjától az adott egyedfejlődési szakasz eléréséig szükséges idő, napokban kifejezett értékei alapján határoztuk meg, amelyeket a kiválasztott genotípusok esetében (188) korrigáltunk a növények vernalizációs igényeinek átlagával és a nappalhossz értékekkel (effektív hőösszeg) is, Bogard et al. (2015) módszere szerint. Az effektív hőösszeg ($SPTV = TT \times FV \times FP$, ahol TT: a napi összegyűjtött hőmennyiség; FV: a vernalizációs faktor; FP: a nappalhossz faktor) a vernalizációs igény telítődése után a napi átlag hőmérsékletek nappal hosszával módosított értékeinek összege, azaz a növényi szervezet által egy adott fejlődési stádiumig összegyűjtött hőmennyiség. A rendszeres növénymagasság mérési adatok idő vagy effektív hőösszeg függvényében történő ábrázolása alapján illesztett regressziós egyenesek lehetővé tették az intenzív szárnövekedés kezdetének (Z30) és végének (ZSE), valamint az intenzív szárnövekedés intervallumának (LSE) meghatározását Kiss et al. (2011) módszere alapján (3. melléklet /M3/). Leírták, hogy a regressziós egyenletek meredeksége (b érték) megmutatja a szárnövekedés sebességét is, így meghatározható a kezdeti lassú szárnövekedés (bph_ini) és az intenzív szárnövekedés (bph_max /SG/) sebessége, valamint az intenzív szárnövekedés kezdetén mért növénymagasság (PH_Z30). A regressziós egyenesek meredekségük és metszéspontjaik által számszerűsített különböző egyedfejlődési mintázatok hatékonyan felhasználhatók a gabonafélék körében, az adott genotípusra jellemző jellegek összehasonlításánál.

A fiziológiai érési fázis végén mértük meg az utolsó szártag hosszát (LIN) [cm] és az átlagos növénymagasságot (PH) [cm]. Ez utóbbit a következő módszer szerint határoztuk meg: (PH1) a főhajtás alapi részétől a zászlóslevél levélhüvelyéig, (PH2) a főhajtás alapi részétől a főkalász alapi részéig mérve, illetve (PH3) a főhajtás alapi részétől a főkalász csúcsáig mérve. A növényeket a teljes érési fázisig felneveltük és a következő terméskomponenseket felvételeztük minden genotípusból 5-5 növényen, egyedenként: a produktív oldalhajtások száma (RT), a főkalász kalászkaszáma (SPIK), szemszáma (MS) és szemsúlya (MSW) [g], a mellékkalászok szemszáma

(SS) és szemsúlya (SSW) [g]. Ezen adatok felhasználásával kiszámolható a főkalász hossza (EAL) [cm] és kalászkasűrűsége (DENS), a szem/kalászkasűrűség arány (SSP), az ezerszemtömeg (TKW)/főkalász (MET) [g], az átlagos szemszám/kalász arány (AS), az átlagos ezerszemtömeg (AET) [g] és a szemtermés (GY) [g]. A vizsgált fenológiai paramétereket a következő módon csoportosítottuk:

- Egyedfejlődési paraméterek: Z30, Z31, Z49, Z59, ZSE
- Morfológiai paraméterek: PH2, PH3, EAL, LSE, SG, LIN
- Terméskomponensek: SPIK, DENS, MS, SSP, MSW, MET, SS, AS, SSW, AET, RT, GY

Az egyedfejlődési paraméterek szignifikancia szintjeit a kontrollként használt genotípusok ('Mv Toborzó' [korai kalászos fajta] és 'Mv Verbunkos' [középkései kalászos fajta]) kezelésként 7 ismétlésben elvetett parcelláin mért adatok szórására alapozva határoztuk meg. Több ábrán a jobb áttekinthetőség végett a két kontroll fajta nevét lerövidítettük: Tob ('Mv Toborzó') és Verb ('Mv Verbunkos').

3.5. Búzagenotípusok genetikai jellemzése

DNS izolálás

A genomi DNS kivonását a DNeasy[®] Plant Mini Kit-tel (Qiagen) végeztük, fiatal levelekből (100 mg) a gyártó által megadott eljárás alapján. A DNS-mintákat a felhasználásig -20°C-on tároltuk.

Gén-allél specifikus markerek

A genomelemzés során alkalmazott génspecifikus primerek listáját a vonatkozó irodalmi hivatkozásokkal együtt a 4. mellékletben (M4) foglaltuk össze.

A *Vrn-A1* gén allél változatainak a kimutatásához három primerpárt alkalmaztunk. Az összes genotípust vizsgáltuk a VRN1AF és a VRN1-INTR1R primerpárral, mely a promóter régióhoz kapcsolódik és a domináns *VRN-A1a*, *VRN-A1b*, *VRN-A1c* (tavaszi életforma), valamint a recesszív *vrn-A1* (őszi) allélok kimutatását teszi lehetővé. A *VRN-A1c* és a *vrn-A1* allélok elkülönítéséhez további két primerpárt használtunk; az Intr1/A/F2 és az Intr1/A/R3 primerpárt, amely az intron 1 régióhoz kapcsolódik és a *VRN-A1c* allél kimutatására alkalmas, illetve az intron 1 deléció hiányát kimutató Intr1/C/F és az Intr1/AB/R primerpárt, melyet pozitív kontrollként alkalmaztunk. A *Vrn-B1* gén allélváltozatait két primerpárral teszteltük. Az Intr1/B/F és az Intr1/B/R3 primerpár az intron 1 régióhoz kapcsolódik és a domináns *VRN-B1* (tavaszi) allél kimutatását teszi lehetővé, míg az Intr1/B/F és az Intr1/B/R4 primerpárt

pozitív kontrollként alkalmaztuk a deléció hiányának igazolására. A *Vrn-D1* gén allél változatainak kimutatásához szintén két primerpárt használtunk. Az egyik az Intr1/D/F és az Intr1/D/R3, mely az intron 1 régióhoz kötődik és a domináns *VRN-D1* (tavaszi) allél kimutatására alkalmas, míg az Intr1/D/F és az Intr1/D/R4 primerpárt pozitív kontrollként használtuk. A *Ppd-D1* gén allél változatait a következő primerekkel mutattuk ki: Ppd-D1F, Ppd-D1R1 és Ppd-D1R2. E primerek kombinációjával a *Ppd-D1* gén promóterében található nagyméretű deléció (2089 bp) mutatható ki, amelynek alapján elkülöníthető a nappalhossz-érzékeny (deléciós promóter) és érzékeny allél (intakt) változat. A *Ppd-B1* lokuszhoz kapcsolódó allél változatok teszteléséhez a következő primerpárokat alkalmaztuk: (1) Ppd-B1-2ndcopy-F1 és -R1 primerpárral a 'Chinese Spring' fajtában azonosított kópiák közötti csonka és intakt kópia változatokat jellemeztük, (2) a PpdB1-F25 és -R70 primerekkel a kópiák közötti úgynevezett 'Chinese Spring' alléltípus intakt génekópiáit vizsgáltuk és (3) a PpdB1-F31 és -R36 primerpárral a kópiák közötti régió úgynevezett 'Sonora/Timstein' változatát jellemeztük. Ezekkel a primerekkel vizsgáltuk meg a 683 genotípusból álló fajtakört abból a célból, hogy meghatározzassuk a virágzás genetikai szabályozásában szerepet játszó főbb gének lehetséges alléleloszlását.

Részben e molekuláris genetikai adatok alapján kiválasztottunk 188 genotípust, amelyeket további génspecifikus primerekkel is jellemeztünk. A Ppd-D1exon8-F1 és R1 primerpárokkal az exon 8 régióban található 16 bp nagyságú deléció mutatható ki, amellyel elkülöníthetők a termesztett búzafajták az *Ae. tauschii* fajtól. A Ppd-B1exon3SNP-F és Ppd-B1exon3SNP-R primerekkel a *PPD-B1* gén 'Chinese Spring' fajtában leírt egyik változatának a jelenlétét mutattuk ki. A PCR terméket a Tsp509I restrikciós enzimmal emésztettük. A wg241F és -R, a VatpCF és -R, illetve az Adk1F és -R primerpárokkal az *Eps-A^m1* gént tartalmazó régiót jellemeztük a genotípusokban. A PCR termékek restrikciós emésztését az *RsaI*, a *BsmBI* és a *BstNI* enzimekkel végeztük. A wg241 és a VatpC markerek az említett gén közvetlen közelében (1 cM távolságon belül), míg az Adk1 marker magában a gén szabályzó régiójában helyezkedik el. Az elemzés során az Adk1 marker polimorfnek bizonyult. Az R3C1N3 és a RACEC1N primerpárral a *ZCCT1* (*VRN2*) gén exon 2 régiójában található polimorfizmust mutattuk ki az *NcoI* restrikciós enzim felhasználásával. A *ZCCT1* gének három ortológ változatának (*ZCCT-A1*, *ZCCT-B1* és *ZCCT-D1*) promóter régióit egy PCR-ben jellemeztük a V2ABD-F1 és -R2 primerpárokkal. Ellenőrzésként a V2ABD-F2 és -R1 primerpárt használtuk. Az

intr2intr6-F és R primerpárral a *VRN-A1* gén exon 4 régiójában leírt SNP-t mutattuk ki. A PCR termékeket *DpnII* enzimmel emésztettük. A TaFTB-F és -R primerpárral a *VRN-B3* génben előforduló ritka retrotranszpozon inszerciót kívántuk kimutatni a vizsgált genotípusokban, melyhez a *Tsp509I* restrikciós enzimet használtuk fel. Az FTB-INS-F és -R, illetve a NOINS-F2 és -R primerpárokkal is a retroelem jelenlétét vagy hiányát tudtuk kimutatni. A *vrn1iF* és -R primerekkel a *Vrn-B1* gén domináns alléltípusának két változatát különítettük el (*Vrn-B1^S* és *Vrn-B1^{Dm}*).

A PCR-hez 15 µl végtérfogatú oldatot mértünk össze a következő anyagok felhasználásával: steril víz /7,2 µl/, 20 ng/µL DNS /1,5-2 µl/, PCR puffer (5x Green GoTaq®Flexi) /2,5 µl/, 1.5 mM MgCl₂ /1,5 µl/, 2 mM dNTP /0,2 µl/, 20 nmol primer /0,15 µl/ és 5 U/µl DNS polimeráz (Promega) /0,05 µl/. Az amplifikációkat GeneAmp®PCR System 9700-as (Applied Biosystems) és Veriti 96 Well Thermal Cycler (Applied Biosystems) gépeken végeztük el. Az egyes primerpárokra alkalmazott PCR protokollok az irodalmi információkon alapultak. A termékeket 1, 1,5, illetve 2%-os agaróz gélen választottuk el (a várható fragmentum nagyságától függően) 0.5x TBE pufferben, 80-100 V-os feszültségen, 1-5 órán keresztül, ethidium bromid hozzáadásával. A gélkép láthatóvá tételéhez és fotózásához a G:BOX iChemi (SYNGENE, USA) UV berendezést használtuk. A PCR termékek méretét 100 bp, illetve 1 kb DNS marker (létra) /GelPilot 100 bp Plus, GelPilot 1 kb Plus Ladder - Qiagen/ segítségével határoztuk meg. A molekuláris markerekkel történő allélelemzés során nemzetközi adatbázisokban szereplő genotípusok molekuláris eredményeit használtuk kontrollként. A CAPS típusú markerek esetében a PCR-t követően 15 µl végtérfogatú oldatot mértünk össze a PCR termékek restrikciós emésztéséhez (5 µl PCR termék és 10 µl reakciómix) a következő anyagok felhasználásával: steril víz /8,3 µl/, puffer (NEW ENGLAND BioLabs® Inc.) /1,5 µl/, enzim (NEW ENGLAND BioLabs® Inc.) /0,1 µl/. Az egyes enzimek inkubációs hőmérséklete és ideje, illetve a használt pufferek a következők voltak:

- *Tsp509I* enzim, 65°C, 3 óra, 10X NEBuffer 4
- *DpnII* enzim, 37°C, 3 óra, 10X NEBuffer *DpnII*
- *RsaI* enzim, 37°C, 3 óra, 10X NEBuffer 4
- *BsmBI* enzim, 57,5°C, 3 óra, 10X NEBuffer 3
- *BstNI* enzim, 57,5°C, 3 óra, 10X NEBuffer2
- *NcoI* enzim, 37°C, 3 óra, 10X NEBuffer4

Kópiaszám-meghatározás

A *VRN-A1* és a *PPD-B1* gének kópiaszámát az úgynevezett multiplex TaqMan[®] assay módszerével határoztuk meg az IDna Genetics Ltd. (Norwich Research Park, Norwich, Egyesült Királyság) közreműködésével. Az elemzésekhez a *TaCO2* gént használták referenciagénként, melyhez a tgctaaccgtgtggcatcac és a ggtacatagtgtgctgcatctg szekvenciájú primereket (0,1 µl) és VIC-catgagcgtgtgcgtgtctg-TAMRA szekvenciájú próbát (0,1 µl) használták fel (Díaz et al. 2012). A reakcióelegyek végtérfogata 20 µl volt, amely 3 µl steril vizet, 10 µl AbGeneQPCR mixet, 2 µl Probe plus primereket és 5 µl DNS-t tartalmazott (Díaz et al. 2012). Az alkalmazott PCR protokoll a következő volt: 95°C – 15 perc, majd 40 cikluson keresztül 95°C – 15 másodperc, 60°C – 60 másodperc (Díaz et al. 2012). A *Vrn-A1* gén esetében használt primerek és a próba szekvenciája a következő volt: gcagcccacttttggctctta és tctgcctctcgcctgtt (0,2 µM), illetve FAM-tgtgttcgctttggttgcagca-TAMRA (0,1 µM). A *Ppd-B1* gén esetében használt primerek és a próba szekvenciája pedig a következő: gcgtaagtactatctctcatggtgtatc és tttgttttagtaccagtagcataccag (0,2 µM), illetve FAM-ctgctgcttcagttcctagttcactgtgtcc-TAMRA (0,1 µM) (Díaz et al. 2012).

KASP, DArT és 15K SNP Infinium genomelemzés

A KASP-markerrendszerrel végzett genomanalízist a John Innes Centre-ben (Norwich Research Park, Norwich, Egyesült Királyság) végeztük el, a módszert kifejlesztő cég által megadott szempontok szerint. Az alkalmazott módszer pontos leírása és a felhasznált reakciókomponensek, illetve eszközök megtalálhatóak a következő webcímen: <https://www.lgcgenomics.com>. Egyrészt a részletes genomelemzésre kiválasztott 188 búzagenotípust jellemeztük azokon a kromoszómarégiókon, amelyeken a korábban elvégzett DArT markerrendszerrel nem, vagy csak részben sikerült polimorfizmust kimutatni. A hiányos kromoszómarégiók a következők voltak: az A genom 3-as, 4-es, 5-ös, 6-os és 7-es, a B genom 1-es, 4-es és 7-es, illetve a D genom 2-es, 3-as, 4-es, 5-ös, 6-os és a 7-es kromoszómák egyes szegmensei. Ennek keretében 103 markert vontunk be a vizsgálatba. Másrészt, 14 génhez kapcsolt KASP-markerrel olyan génekre (*VRN*, *PPD*, *PHY*, *FT*, *RHT*) fókuszáltunk, amelyek jelentős mértékben befolyásolják a gabonafélék kalászolási idejét.

A DNS-minták DArT és 15K Infinium elemzését a Diversity Arrays Technology (Triticarte- Pty Ltd. CSIRO, Yarralumla, Ausztrália), illetve a

TraitGenetics GmbH (Gatersleben, Németország) végezte el (<https://www.triticarte.com.au> és <https://www.traitgenetics.com>).

A genetikai diverzitás vizsgálatokhoz, illetve az LD térkép létrehozásához használt markerek kromoszómális megoszlását az 5. és a 6. mellékletben (M5, M6), illetve az 5. táblázatban foglaltuk össze.

3.6. Adatelemzés

A gén-allél specifikus, a KASP, a DArT és a 15K SNP Infinium markerek PIC (Polymorphism Information Content) értékeit a következő formula segítségével számoltuk ki: $PIC = 1 - \sum(P_i)^2$, ahol a P_i az adott allél vagy lokusz frekvenciája (Anderson et al. 1993). Ezekből az adatokból létrehoztunk egy bináris mátrixot, ahol 1-el vagy 0-val jelöltük a specifikus marker – allélok jelenlétét, illetve hiányát. E bináris adatok segítségével megszerkesztettük az úgynevezett különbözőségi mátrixot a Jaccard's távolsági koefficiens felhasználásával ($JDC = 1 - a/(n - d)$), ahol a = két genotípus közös marker fragmentumainak a száma, n = a marker fragmentumok teljes száma és a d = a marker fragmentumok száma, amelyek mindkét genotípusból hiányoznak). Az egyes párok összehasonlítását egy 0-tól 1-ig terjedő skálán végeztük el, ahol a 0 a teljes azonosságot, az 1 pedig a teljes különbözőséget jelentette. A TASSEL 3.0 (Trait Analysis by Association, Evolution and Linkage, <https://www.maizegenetics.net/tassel>) UPGMA (unweighted pairgroup method using the arithmetic mean) módszerével határoztuk meg a rokonsági mátrixot és a dendrogramokat. A Structure (Pritchard et al. 2000) programmal a populációszerkezetet állapítottuk meg.

A GWAS elemzést a GenStat® (VSN International Ltd.) 18-as verziószámú statisztikai programmal végeztük el. A program által alkalmazott főkomponens-elemzésben a fajták szignifikáns értékeket mutató úgynevezett Eigen-mátrixát használtuk a hamis pozitív eredmények kiküszöbölésére. Tehát a program segítségével kapott úgynevezett „Q-Q plots” eredményekből határoztuk meg azokat a küszöbértékeket, amelyek alapján a szignifikáns szintű marker-tulajdonság kapcsolatokat (Marker-Trait Associations) kijelölhettük. A marker lokuszok és a fenotípusos tulajdonságok közötti kapcsolatrendszer (R^2 érték) regresszió számítással határoztuk meg (Statistica 6, StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA). A fenotípusos adatok analízisét is ezzel a programmal hajtottuk végre, amelyhez a lineáris vegyes modellt használtuk (LMM-linear mixed model). A vizsgált egyedfejlődési fázisok és az egyes alléltípusok közötti kölcsönhatások és

összefüggések megállapításához főkomponens-elemzéseket (PCA), az egyedfejlődési paraméterek és az egyes gének közötti hatások vizsgálatához úgynevezett General Linear Model-t (GLM) és többszörös regresszió számítást alkalmaztunk Statistica 6 szoftvercsomag felhasználásával. A heritabilitás mértékének kiszámításához a következő képletet használtuk:

$$h^2 = \frac{\sigma^2 G}{\sigma^2 G + \frac{\sigma^2 G \times \acute{E}}{\acute{E}} + \frac{\sigma^2 G \times K}{K} + \frac{\sigma^2 G \times \acute{E} \times K}{\acute{E} \times K} + \frac{\sigma^2 m}{\acute{E} \times K \times r}}$$

$\sigma^2 G$: genetikai variancia

\acute{E} : év

K: kezelés

m: maradék/hibatag

r: ismétlések száma

Mivel a dolgozatban nem keresztezéses populációból származó utódvonalakat vizsgáltunk, hanem fajtákat és törzseket, ezért a tágabb értelemben vett örökölhetőséget, mint ismételhetőséget vettük alapul, ahol a képletben az additív variancia helyett közvetlenül a megállapított varianciakomponenseket szerepeltettük (Mátyás 1974).

4. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

4.1. Genetikai diverzitás vizsgálatok molekuláris markerrendszerekkel

Kísérleteinkkel egyik célkitűzésünk volt a Martonvásári gabona génbank búza tételeinek molekuláris markerekre épített jellemzése különböző, agronómiailag fontos génekre, valamint egy őszi búza asszociációs panel kialakítása és genetikai diverzitásának vizsgálata. Mivel az egyedfejlődés alapvetően megszabja az ökológiai adaptációt és szignifikáns hatással van a termésképzésre is, így a génbanki minták esetében az egyedfejlődési gének vizsgálatára fektettük a hangsúlyt.

4.1.1. A Martonvásári őszi búza génbank jellemzése

4.1.1.1. A génbanki gyűjtemény allél gyakoriságai a vernalizációs igény és a nappalhossz-érzékenység főbb génjeiben

Génspecifikus markereket használva megvizsgáltuk a Martonvásári őszi búza génbank 683 tételét és meghatároztuk allélösszetételüket a vernalizációs igény (*VRN-A1*, *VRN-B1* és *VRN-D1*) valamint a nappalhossz-érzékenység (*PPD-B1* és *PPD-D1*) génjeiben. A génspecifikus molekuláris markerekkel végzett vizsgálat alapján megállapítható, hogy a gyűjtemény búza genotípusai közül a domináns (tavaszi) *VRN-A1* allél 6%-ban (38 genotípus), a domináns (tavaszi) *VRN-B1* allél 7%-ban (45 genotípus) és a domináns (tavaszi) *VRN-D1* allél 6%-ban (38 genotípus) van jelen (2. táblázat).

2. táblázat. A vernalizációs igényért (*VRN*) és a nappalhossz-érzékenységért (*PPD*) felelős gének domináns alléltípusainak földrajzi eloszlása a teljes búza gyűjteményben

Kontinens	A vizsgált genotípusok száma	<i>VRN-A1</i> tavaszi allél gyakorisága		<i>VRN-B1</i> tavaszi allél gyakorisága		<i>VRN-D1</i> tavaszi allél gyakorisága		<i>PPD-B1a</i> érzéketlen allél gyakorisága		<i>PPD-D1a</i> érzéketlen allél gyakorisága	
		db	%	db	%	db	%	db	%	db	%
Európa	521	12	2	16	3	15	3	88	17	301	58
Ázsia	62	6	10	7	11	15	24	38	61	49	79
Afrika	6	3	50	2	33	0	0	1	17	1	17
Amerika	90	14	16	18	20	8	9	23	26	33	37
Ausztrália	4	3	75	2	50	0	0	1	25	3	75
Összesen	683	38	6	45	7	38	6	151	22	387	57

A 38 domináns *VRN-A1* allélt hordozó genotípus közül 33 az úgynevezett *VRN-A1a* allélra jellemző terméket, míg 5 a *VRN-A1b* allélra jellemző nagyságú molekuláris jelet adott. A mintagyűjteményben nem azonosítottunk olyan genotípust, amely a domináns *VRN-A1c* allélt tartalmazta volna. A féldomináns *PPD-D1a* nappalhossz-érzéketlen allélt 387 (57%), míg a *PPD-B1a* nappalhossz-érzéketlen allélt 151 genotípus (22%) hordozta. A *PPD-B1* lokusz variábilisnak mutatkozott, mivel itt a

nappalhossz-érzékenység alapja a gén többszöröződése. Így variabilitás volt a gén kópiaszámában (copy number variation CNV), a megduplázódott gén szerkezetében (ép, vagy csonka), valamint a gének közötti DNS szakaszok szerkezetében. Mindezek alapján kilenc különböző érzéketlen *PPD-B1a* allélvariánst írtunk le, illetve találtunk két olyan genotípust is, amelyek null kópiával rendelkeznek (3. táblázat; 6. ábra).

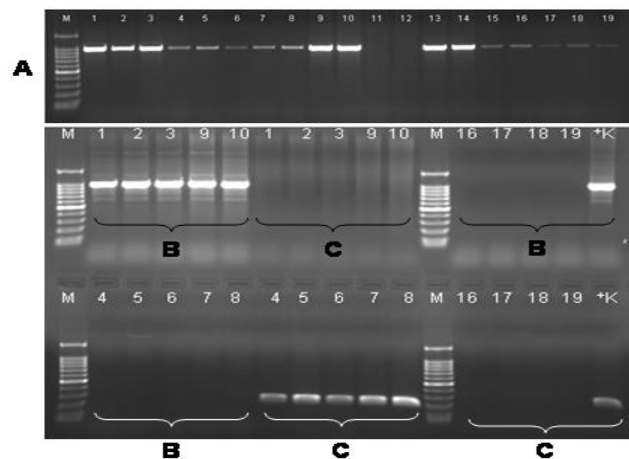
3. táblázat. A *PPD-B1a* nappalhossz-érzéketlen alléltípus különböző variánsai a kimutatásukra szolgáló specifikus primerekkel előállítható fragmentumméretek alapján, előfordulási gyakoriságuk, és földrajzi eloszlásuk

<i>Ppd-B1a</i> alléltípus ¹	<i>PPD-B1a</i> allélvariánsai ²		Haploid kópia-szám ³	Genotípusok száma	Földrajzi származás			
	Csonka géne jellemző fragmentum (bp)	Két ép gén közti fragmentum (bp)			Amerika	Európa	Ázsia	Egyéb
1 'Récital'	0	0	2	37	5	29	2	1
2	0	0	3	2	1	-	1	-
3 'Sonora'/'Timstein'	0	223	2	15	12	2	1	-
4	0	223	3	17	5	3	8	1
5	0	223	4	3	-	1	2	-
6 Új típus	0	994	3	1	-	-	1	-
7 'Chinese Spring'	425	994	2	6	-	2	4	-
8	425	994	3	36	-	18	18	-
9	425	994	4	34	-	33	1	-
Összesen				151	23	88	38	2

¹ Az egyes alléltípusok elnevezése Díaz et al. (2012) alapján történt

² A gének közötti típusok elkülönítését szekvensspecifikus molekuláris markerekkel végeztük el

³ A haploid kópiaszám-meghatározását multiplex TaqMan® assay módszerrel végeztük el, Díaz et al. (2012) leírása alapján



6. ábra. A *PPD-B1* lokusz különböző alléltípusainak elkülönítéséhez használt primerpárok: (A) Ppd-B1exon3SNP_F és Ppd-B1exon3SNP_R1, (B) PpdB1_F25 és PpdB1_R70, (C) PpdB1_F31 és PpdB1_R36.

Megjegyzés: M: DNS marker (100 bp); +K: pozitív kontroll; az 1-es; 2-es; 3-as; 9-es és a 10-es minták jelölik a 'Chinese Spring' alléltípust, a 4-es; 5-ös; 6-os; 7-es és a 8-as minták a 'Sonora64'/'Timstein' típust, míg a 16-tól a 19-ig jelöltek a 'Récital' alléltípust mutatják a *PPD-B1* lokuszon; a 11-es és 12-es mintákban a *PPD-B1* gén hiányzott; a 13-as ('Renan'), a 14-es ('Courtot') és a 15-ös ('Cadenza') minták voltak azok, amelyek a *PPD-B1* gén egyszeres kópiaszámát hordozzák, és kontrollként szolgáltak a null kópiások kimutatásához.

Egy genotípus kivételével a 151 *PPD-B1a* nappalhossz-érzékeny minta a három eredeti alléltípus kettőtől négyig terjedő kópiaszám változataival volt jellemezhető. Az eredeti három alaptípust Díaz et al. (2012) írták le; ezek a kétkópiás 'Récital' (Rec), a háromkópiás 'Sonora'/'Timstein' (Son) és a négykópiás 'Chinese Spring' (CS) alaptípusok. Az általunk vizsgált fajtagyűjtemény 151 *PPD-B1a* nappalhossz-érzékeny alléltípust hordozó fajtái között a Rec alaptípus aránya 25,8%, a Son alaptípus aránya 23,2%, míg a CS alaptípus aránya 50,3% volt.

A vizsgált egyedfejlődési gének egyes alléltípusai között nem, vagy csak gyenge korrelációt állapítottunk meg a 683 fajtakörben. A legnagyobb korrelációs értéket a *PPD-B1* és a *PPD-D1* gének között mutattunk ki ($r = -0,19^{***}$), amely szignifikáns volt ugyan, de csak alacsony szintű kapcsolatot igazolt a két gén alléles megoszlásai között. A fajtakör geográfiai származása, illetve a vernalizációs igény és a nappalhossz-érzékenység szabályozásáért felelős gének alléljai közötti összefüggések vizsgálatára főkomponens analízist (PCA) végeztünk (7. melléklet /M7/). A PCA első négy faktorának sajátértéke volt nagyobb egynél, vagy egyhez közeli, amelyek együttesen a teljes variancia 80,6%-át magyarázták. Az első faktor, amely a teljes variancia 41,6%-át fedte le, a *PPD-B1* allélstruktúrával mutatta a legerősebb korrelációt (r érték $-0,87^{***}$ és $-0,99^{***}$ között változott) (8. melléklet /M8/). A második faktor a *VRN-B1*, a *VRN-A1* és a genotípusok származásával korrelált. A *VRN-D1* a harmadik faktoral ($r = -0,78^{***}$), míg a *PPD-D1* a negyedik faktoral ($r = -0,76^{***}$) mutatott szoros összefüggést. A *PPD-B1* gént leszámítva az összes többi változó szignifikánsan korrelált több főkomponens változóval is, így ezek határozottan elkülöníthetőek voltak egymástól

A faktor-változó korrelációk mintázata alapján a földrajzi eredet a *VRN-B1* alléltípusával mutatott legszorosabb összefüggést, amelyet a *VRN-A1* és a *VRN-D1* követett. A gabonafélék vernalizációs igényének mértékét meghatározó három *Vrn1* gén domináns alléltípusai az európai mintákban fordultak elő a legkisebb mértékben (2%, 3% és 3%), míg a többi kontinensen ez az arány nagyobb volt 9%-nál (2. táblázat). A két, kis mintaszámmal képviselt kontinenst (Afrika és Ausztrália) kihagyva, a domináns *VRN-A1* és *VRN-B1* allél az amerikai fajtákban volt a leggyakoribb, míg a domináns *VRN-D1* tavaszi allél az ázsiai fajtákra volt jellemző. A nappalhossz-érzékenységért felelős fő gének közül a féldomináns *PPD-D1a* érzékeny allélja az ázsiai fajták között fordult elő a legnagyobb gyakorisággal a fajták több mint $\frac{3}{4}$ -ében, míg legkisebb arányban az amerikai fajtákban volt kimutatható. A *PPD-B1a* nappalhossz-érzékeny alléltípust az ázsiai genotípusok

61%-ában mutattuk ki, amit az előfordulás gyakorisága alapján az amerikai és az európai minták követtek (26 és 17%-ban). Az amerikai genotípusok között a Son változat volt a leggyakoribb, míg az európai és különösen az ázsiai minták esetében nagyobb mértékű variabilitást tapasztaltunk (3. táblázat). Az európai genotípusokban a CS és a Rec típusok aránya volt nagyobb, míg az ázsiai genotípusok között a CS típus három kópiás változata fordult elő leggyakrabban.

A *Vrn* génnek három, a két *Ppd* génnek pedig 2-2 alléltípusa létezik, ezért az összes lehetséges allél kombináció száma 32. Az általunk vizsgált 683 fajta 24 kombinációs csoportba volt sorolható, jelentősen eltérő gyakoriságokkal (9. melléklet /M9/). Mivel a Martonvásári génbanki gyűjtemény alapvetően őszi életformájú búzagenotípusokra épült, a leggyakoribb 3 allél kombináció a *Vrn1* génnek mindegyikében recesszív allélt hordozó csoportokba tartozott. A legerjedtebb két csoport tagjai a recesszív (őszi) allélt hordozták mind a három *Vrn1* génben, a *Ppd-B1* nappalhossz-érzékeny alléltípusával együtt. A két csoport csak a *Ppd-D1* gén alléltípusában különbözött. E két csoportba sorolt búzafajták és törzsek száma 461 volt, ami a teljes genotípus gyűjtemény 67%-át tette ki. Húsz csoportban az elemek gyakorisága kisebb volt, mint 0,5%, azaz 4 fajtánál kevesebb tartozott egy-egy csoportba.

4.1.1.2 VRN1 és PPD1 gének főbb alléltípusainak hatása a szántóföldi kalászolásra

A főkomponens analízis eredményei alapján a két egymást követő évben (2011, 2012) vizsgált egyedfejlődési fázisok között szoros összefüggést (7. melléklet /M7/; 8. melléklet /M8/) és szoros korrelációt állapítottunk meg (10. melléklet /M10/). A Z49 és Z59 esetében az r -értékek $0,73^{***}$ és $0,70^{***}$ voltak, így a továbbiakban ezek átlagait használtuk a gén-allélok fenotípusos hatásainak tanulmányozásához. A varianciaanalízis eredménye alapján (11. melléklet /M11/) elmondható, hogy a *VRN-A1* és a *VRN-B1* gének őszi és tavaszi alléltípusai nem gyakoroltak szignifikáns hatást a kalászolási időre, míg a *VRN-D1*, a *PPD-B1* és a *PPD-D1* gének szignifikáns szerepet játszottak mindkét egyedfejlődési fázisban. A *PPD-D1* gén volt a legerősebb hatással a Z49 és Z59 fázisokra, a fenotípusos varianciájuk 25,7, illetve 28%-át magyarázva. Minden esetben a nappalhossz-érzéketlen alléltípus csökkentette le a két egyedfejlődési fázis eléréséhez szükséges időt, amely átlagban 3,7 (Z49) és 4,3 (Z59) nap volt (4. táblázat).

4. táblázat. A *VRN1* és *PPD1* gének egyes alléltípusainak hatása a vizsgált két egyedfejlődési fázisra (Z49 és Z59) két egymást követő év átlagában (Martonvásár, 2011 és 2012)

Gének	Faktor	N	Z49		Z59	
			Átlag	95% megbízhatósági intervallum	Átlag	95% megbízhatósági intervallum
<i>VRN-A1</i>	Őszi	645	131.9	131.6 - 132.1	140.2	139.9 - 140.5
	Tavaszi	38	132.6	131.5 - 133.7	141.0	139.7 - 142.3
<i>VRN-B1</i>	Őszi	637	131.9	131.6 - 132.2	140.2	139.9 - 140.5
	Tavaszi	46	131.9	130.8 - 133.1	140.5	139.2 - 141.7
<i>VRN-D1</i>	Őszi	645	132.1	131.9 - 132.3	140.4	140.1 - 140.7
	Tavaszi	38	129.1	127.4 - 130.8	137.8	136.1 - 139.5
<i>PPD-B1_</i> általános	Érzékeny	530	132.6	132.4 - 132.9	141.0	140.7 - 141.3
	Érzéketlen	153	129.4	128.8 - 130.0	137.6	137.0 - 138.3
<i>PPD-B1_</i> csonka gén ¹	0	607	132.3	132.1 - 132.6	140.6	140.3 - 141.0
	1	76	128.6	127.7 - 129.5	136.8	136.0 - 137.6
<i>PPD-B1_</i> kópiaszám ²	0	2	131.0	124.6 - 137.4	139.3	129.7 - 148.8
	1 (Érzékeny)	530	132.6	132.4 - 132.9	141.0	140.7 - 141.3
	2	58	130.9	129.9 - 131.8	139.0	138.0 - 140.0
	3	56	127.8	126.6 - 129.0	136.3	135.2 - 137.4
	4	37	129.5	128.5 - 130.4	137.5	136.6 - 138.3
<i>PPD-B1_</i> kópiák közötti szerkezet ³	Érzékeny	532	132.6	132.3 - 132.9	141.0	140.7 - 141.3
	Rec	39	132.2	131.3 - 133.2	140.5	139.5 - 141.6
	Son	35	128.0	126.7 - 129.3	136.3	134.9 - 137.6
	CS	77	128.5	127.7 - 129.4	136.8	136.0 - 137.5
<i>PPD-D1</i>	Érzékeny	296	134.0	133.6 - 134.3	142.6	142.2 - 143.0
	Érzéketlen	387	130.3	130.0 - 130.6	138.3	138.1 - 138.7

¹ A *PPD-B1_*csonka gén hiányát 0-val, míg a jelenlétét 1-el jelöltük

² A *PPD-B1_*kópiaszám 0-tól 4-ig változott

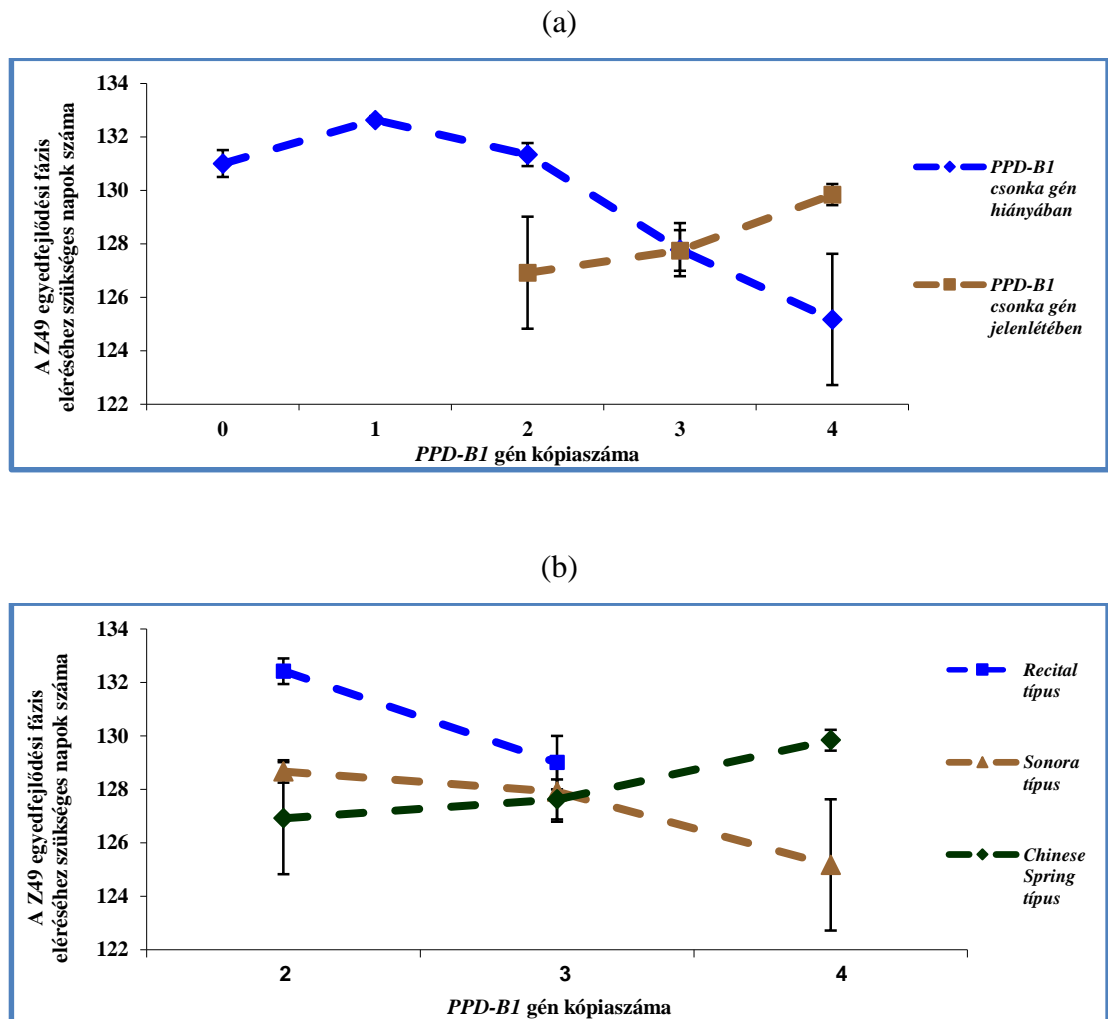
³ A *PPD-B1_*kópiák közötti szerkezet jelölése a következőképpen történt (függetlenül a kópiaszámtól): Rec a 'Recital' típus, Son a 'Sonora'/Timstein' típus és CS a 'Chinese Spring' típus. Az érzékeny kategória tartalmazta a két 0 kópiás genotípust is.

A *PPD-B1* gén nappalhossz-érzékeny és érzékeny alléltípusai fejtették ki a második legerősebb hatást a Z49 és Z59 fázisokra, amelyek fenotípusos varianciájának 14,2 és 12,3%-át magyarázták meg. E gén nappalhossz-érzékeny allélja átlagban 3,2 (Z49) és 3,4 (Z59) nappal rövidítette le a két fázis eléréséhez szükséges időt. A *VRN-D1* gén sokkal kisebb mértékű hatást gyakorolt a két fázisra, és a fenotípusos varianciát 3,6, illetve 2,2%-ban magyarázta meg. E gén tavaszi alléltípusa a Z49 fázis eléréséhez szükséges időt átlagosan 3,0 míg a Z59-hez szükséges időt 2,6 nappal csökkentette az őszi alléltípushoz viszonyítva. A *PPD-D1*, a *PPD-B1* és a *VRN-D1* gének együttesen a két fenofázis fenotípusos varianciájának 37,9 és 37,5%-át magyarázták meg.

A *PPD-B1* gén lokuszán a nappalhossz-érzékeny allél kilenc típusát mutattuk ki, a Díaz et al. (2012) által leírt három eredeti ('Recital', 'Sonora'/Timstein' és 'Chinese Spring') érzékeny alléltípus kópiaszám változatai alapján. Megvizsgáltuk, hogy e változatok gyakorolnak-e kimutatható hatást a növények egyedfejlődésére. A *PPD-B1* lokusz variabilitása három különböző tényező kombinálására vezethető vissza: ezek a gén kópiaszáma, a legtöbbszörözött gén szerkezete, valamint a gének közötti DNS szakaszok szerkezete. A főkomponens GLM elemzés alapján e három tényező közül csak a gének közötti DNS szakaszok szerkezete bizonyult meghatározó komponensnek, a fenotípusos értékek 17,4 (Z49) és 15,1%-át (Z59) magyarázva meg (11. melléklet

/M11/). Ha a többszörös regresszióban a *PPD-B1* általános felosztást felcseréltük a *PPD-B1* kópiák közötti szerkezetre, akkor a *PPD-D1*, *PPD-B1*, *VRN-D1* génekre alapozott modell pontosabbá vált, és a fenotípusos variancia értékek 40,1 (Z49) és 39,1%-át (Z59) magyarázta. A 'Récital' típusal rendelkező genotípusok, együtt a nappalhossz-érzékeny allélt hordozókkal, szignifikánsan később, míg a 'Sonora' és 'Chinese Spring' típusok korábban érték el a két egyedfejlődési fázist (4. táblázat).

Az egyedfejlődési fázisok faktoriális varianciaanalízise során szignifikáns szintű gén kölcsönhatásokat azonosítottunk, amelyek egyrészt a *PPD-B1* lokuszon belül a három szerkezeti elem között állt fenn, másrészt a *PPD-B1* és a *VRN-D1*, valamint a *PPD-D1* és a *VRN-D1* gének alléljai között volt kimutatható (11. melléklet /M11/). A *PPD-B1* lokuszban a génekópiaszám fenotípusos hatása szignifikánsan függött mind a megtöbbszörözött gén szerkezetétől (7a. ábra), mind a génekópiák közötti DNS szakasz szerkezetétől (7b. ábra).

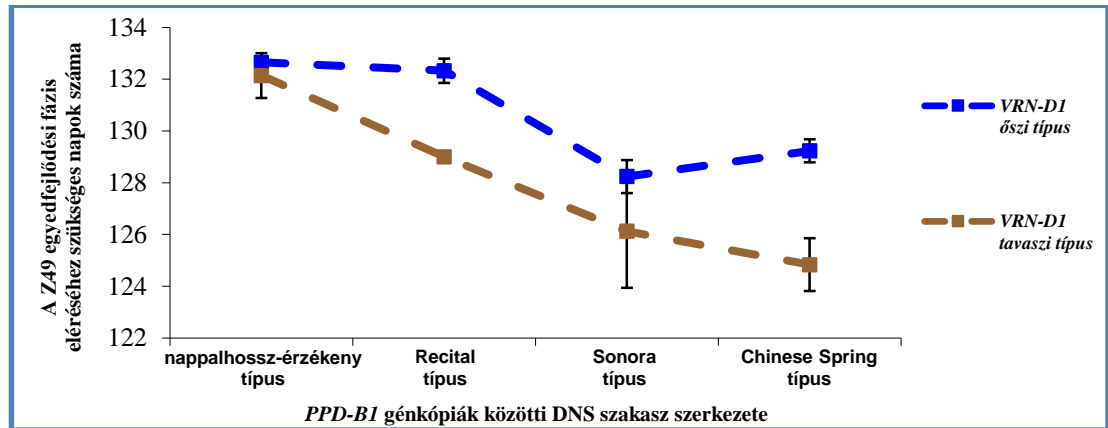


7. ábra. A *PPD-B1* gén haplotípus- kombinációinak hatása a Z49 egyedfejlődési fázisra a vizsgált búzagenotípus gyűjteményben, általános lineáris modell alapján (GLM). (a): a *PPD-B1* csonka gén és a kópiaszám változatok összefüggése; (b): a kópiák közötti struktúra és a kópiaszám közötti összefüggés (Martonvásár, 2011 és 2012)

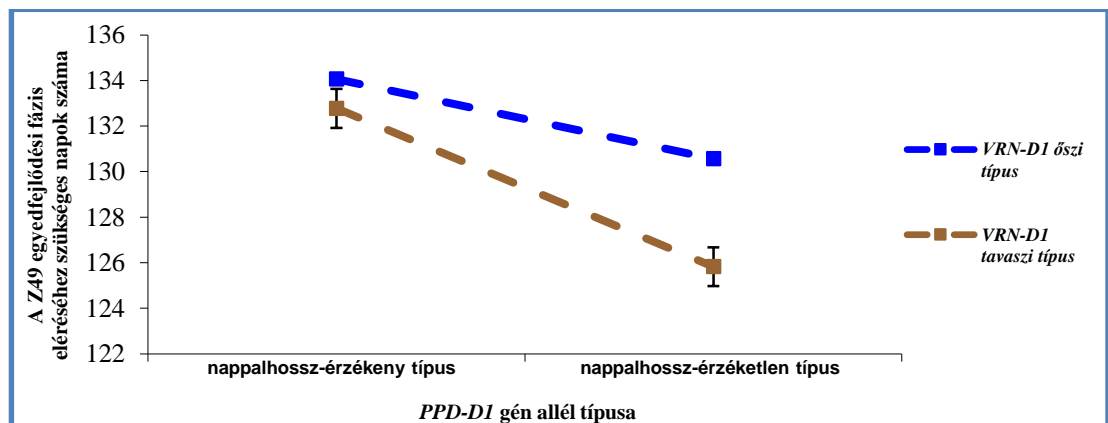
Ha a legtöbbszorozódott génkópiák mindegyike intakt (működőképes) volt, a kópiaszám növekedésével arányosan egyre korábban kalászolóvá váltak a genotípusok, a nappalhossz-érzékenységük fokozódott. Ezzel ellentétes tendencia érvényesült azonban abban az esetben, amikor az egyik megduplázódott génkópia működésképtelen, csonka gén volt. A csonka gén jelenléte szignifikánsan ellensúlyozta a kópiaszám növekedésének hatását. Ezáltal a négy kópiás, de csonka gént is tartalmazó genotípusok kalászolása szignifikánsan későbbi volt, mint a két kópiásoké (7a. ábra). A kópiaszám és a kópiák közötti DNS szerkezet összefüggései esetében is ellentétes tendenciák voltak kimutathatók (7b. ábra). A 'Récital' és 'Sonora' variánsok esetében a növekvő kópiaszám csökkenő egyedfejlődési értékekhez vezetett, míg a 'Chinese Spring' variáns esetében a kópiaszám növekedésével a kalászolás szignifikánsan későbbivé vált. E jellegzetes kölcsönhatás miatt két kópia esetében a 'Récital' típusok voltak a legkésőbbiek, három kópia esetén nem volt különbség, míg a négy kópia esetében a 'Chinese Spring' típusok voltak a legkésőbbiek a *PPD-B1a* nappalhossz-érzékeny allélok körében.

A két *PPD1* gén és a *VRN-D1* gén közti episztatikus kapcsolat hasonlóságot mutatott, mivel mindkét esetben a *VRN-D1* tavaszi alléltípusa volt az, amelyik a nappalhossz-érzékeny allél kalászolásra kifejtett hatását jelentősen megnövelte (8. ábra).

(a)



(b)



8. ábra. A *VRN-D1* és a *PPD-B1* (a), valamint a *PPD-D1* (b) alléltípusainak együttes hatása a Z49 egyedfejlődési fázis eléréséhez szükséges időtartamra (Martonvásár, 2011 és 2012)

A *PPD-B1* gén érzékeny és érzéketlen allélcsoportjainak kalászolási átlagértékei között 4,1 nap volt a különbség az őszi *VRN-D1* allél jelenlétében, míg ez az érték 7,3 napra növekedett a tavaszi *VRN-D1* allél jelenlétében. A *PPD-D1* gén esetében ez a két érték 3,5 és 7 nap volt.

Az öt vizsgált egyedfejlődési gén két-két fő alléltípusának összetétele szerint azonosított 12 gyakoribb genotípus csoport (9. melléklet /M9/) átlagértékei alapján megállapítottuk, hogy a Z49 és Z59 fázisokat legkorábban az 5-ös (*vrn-A1/vrn-B1/VRN-D1*; recesszív *PPD-B1* és *PPD-D1a*) és a 7-es (*vrn-A1/vrn-B1/VRN-D1*; *PPD-B1a* és *PPD-D1a*) csoportba tartozó búza genotípusok érték el. Átlagértékeik a Z49 stádiumban 127 és 124 nap, míg a Z59-ben 136 és 133 nap volt. Mindkét csoport viszonylag kevés fajtából állt. Az 5-ös csoportot 3 amerikai és egy ázsiai fajta alkotta, míg a 7-es csoport 14 fajtájának többsége Dél-Európából származott. A kései kalászolású genotípusok csoportjaira a *PPD-B1* és *PPD-D1* gének

nappalhossz-érzékeny alléljainak jelenléte volt a jellemző, a *VRN1* gének alléles összetételétől függetlenül (2., 6., 9., 10. és 12. csoport). E csoportok átlagos Z49-es és Z59-es értékei 134,5 nap és 143 nap volt (12. melléklet /M12/).

4.1.1.3. A martonvásári génbanki tételek genotípusos és fenotípusos eredményeinek megvitatása

Az egyedfejlődési génekre specifikus markerekkel alátámasztottuk, hogy a Martonvásári génbankból kiválasztott és megvizsgált 683 búzagenotípus döntő többsége őszi életformájú. Csupán néhány olyan nemesítési anyagot azonosítottunk, amelyek fakultatív életformába sorolhatók. Ez megfelelt az elvárásainknak és alátámasztotta a más szerzők által közölt eredményeket, miszerint az őszi búza gyűjteményekben a domináns (tavaszi életforma) *Vrn* gén allélok csak kis gyakoriságban fordulnak elő; a mintacsoport 6-7%-át jellemzik (Zhang et al. 2008b; Yang et al. 2009; Andeden et al. 2011). A *PPD-D1* gén féldomináns nappalhossz-érzéketlen alléltípusának aránya és eloszlása is hasonló volt a szakirodalomban közölt eredményekhez (Worland et al. 1998; Seki et al. 2011; Andeden et al. 2011; Cane et al. 2013; Wilhelm et al. 2013). Ez az alléltípus leginkább a kelet-, délkelet- és dél-európai régiókra jellemző, míg Nyugat-Európában a gén nappalhossz-érzékeny allélja a legelterjedtebb (Worland et al. 1998). Közép-Európában a *PPD-D1* gén domináns és recesszív alléltípusai hasonló arányban fordulnak elő.

A *PPD-B1* génre csak kevés információ állt rendelkezésre. Cane et al. (2013) tanulmányozták e gén allélmintázatát egy viszonylag nagy, többnyire tavaszi és fakultatív ausztráliai búzagenotípus gyűjteményben és megállapították, hogy a vizsgált minták 57%-a hordozta a *PPD-B1* gén domináns nappalhossz-érzéketlen allélját (*PPD-B1a*) különböző kópiaszámok mellett. Dolgozatunkban megállapítottuk, hogy a nappalhossz-érzéketlen allél gyakorisága viszonylag nagy volt az őszi búzagenotípus gyűjteményünkben (22%), és ezek főként az ázsiai és amerikai nemesítési anyagokban voltak megtalálhatók. A *PPD-B1a* európai előfordulása csaknem egészében a közép- és délkeleti régiókra korlátozódik.

Míg a *PPD-D1* és a *PPD-A1* gének esetében a nappalhossz-érzéketlen alléltípus genetikai hátterében a promóter régióban bekövetkezett viszonylag nagyméretű deléción áll (Beales et al. 2007; Wilhelm et al. 2009; Nishida et al. 2013), addig a *PPD-B1* gén nappalhossz-érzéketlen allélja a többlet génkópiaszám következtében megnövekedett géntermék mennyiséggel hozható összefüggésbe (Díaz et al. 2012). A *PPD-B1* lokusz a kópiaszám és a kópiák közötti DNS szakaszok alapján meglehetősen változatos, amely feltételezhetően az egyenlőtlen

„crossing over” eredménye (Díaz et al. 2012). Cane et al. (2013) által elemzett ausztrál tavaszi és fakultatív búzagyűjteményben a leginkább elterjedt kópiaszám a három volt, amely a *PPD-B1* gén nappalhossz-érzékeny alléltípusát hordozó genotípusok több mint 50%-át jellemezte. Ezt követte a két kópiával rendelkező minták, míg a négy kópiás nappalhossz-érzékeny genotípusok kevesebb mint 10%-ban fordultak elő. Az általunk vizsgált őszi búzagenotípus gyűjteményben a nappalhossz-érzékeny minták között a két- és a három kópiás változatok közel hasonló arányban fordultak elő (1/3), míg a négy kópiás változat kisebb arányban, a nappalhossz-érzékeny genotípusok közel 25%-ában. A négykópiás változatot hordozó búzafajták és törzsek nagy többsége európai származású volt. Mindkét genotípus gyűjteményben található úgynevezett null kópiás változat is, de csak rendkívül kis számban (Cane et al. 2013). Az általunk vizsgált őszi búza gyűjteményben nemcsak a kópiaszám változatokat hasonlítottuk össze, hanem a meg többszöröződött gének típusát, valamint a kópiák közötti DNS szakaszok struktúráját is elemeztük, az ausztrál kutatókkal ellentétben (Cane et al. 2013), akik ilyen jellegű összefüggéseket nem vizsgáltak. A kópiák közötti struktúra szemszögéből nézve az úgynevezett ‘Chinese Spring’ típus a *PPD-B1* nappalhossz-érzékeny genotípusoknak több mint 50%-át jellemezte, míg a ‘Récital’ típus (többnyire az európai fajtákban található) 26%-ban és a ‘Sonora’ típus (főleg az amerikai fajtákat jellemezte) pedig 23,3%-ban volt kimutatható. A kópiaszám és a kópiák közötti típusok eredményei alapján – két null variánst is beleértve – a nappalhossz-érzékeny allélek kilenc különböző változatát írtuk le. Az általunk vizsgált fajtakörben azonosított null allélvariánsok kis előfordulási gyakorisága összhangban áll Würschum et al. (2015) eredményeivel.

A gén-allél eloszlás fenotípusra kifejtett hatásainak statisztikai elemzése alapján igazoltuk, hogy a *PPD-D1*, a *PPD-B1* és a *VRN-D1* gének alléljai szántóföldi körülmények között szignifikáns szerepet játszanak a kalászolási idő meghatározásában. A különböző genetikai háttérrel rendelkező vizsgálati anyagokban a *PPD-D1* gén szignifikáns fenotípusos hatása a kalászolási folyamatra jól dokumentált (Scarath and Law 1984; Law 1987; Worland 1996; Worland et al. 1998; Stelmakh 1998; González et al. 2005; Seki et al. 2011; Díaz et al. 2012). Martonvásár környékén uralkodó környezeti feltételek között szintén a *PPD-D1* gén fejtette ki a legerősebb hatást a növényi egyedfejlődésre; a nappalhossz-érzékeny alléltípus jelenlétében ezek a folyamatok mindkét vizsgálati évben felgyorsultak. Adataink egybeesnek Worland et al. (1998) által közöltekkel. Habár a

dolgozatban a *PPD-D1* gén határozta meg a fenotípusos variancia legnagyobb hányadát, a kalászolási időben csupán 3-4 nap különbséget okozott mindkét évben. Wilhelm et al. (2013) által közölt adatok alapján az INRA 372 búzagenotípust tartalmazó gyűjteményében végzett kísérletek eredménye szerint e gén két különböző alléltípusát hordozó búzafajták csoportjai közötti kalászolásbeli eltérés 7,8 nap volt szántóföldi körülmények között (Egyesült Királyság).

Csak kevés információ állt rendelkezésre a *PPD-B1* gén különböző nappalhossz-érzékeny alléltípusainak fenotípusos hatásairól. Főleg szántóföldi környezetben nem végeztek még részletes összehasonlító elemzéseket (Díaz et al. 2012; Cane et al. 2013; Kiss et al. 2014b). Dolgozatunkban szignifikáns összefüggéseket állapítottunk meg a *PPD-B1* gén és a kalászolási idő között szántóföldi kísérleteinkben. Megállapítottuk, hogy a második legerősebb fenotípusos hatást nemcsak e gén különböző alléltípusai és kópiaszám változatai fejtették ki, hanem a kópiák közötti struktúra és ezek egymásra gyakorolt hatásai is. Szántóföldi körülmények között a kópiák közötti struktúra erősebb kapcsolatot mutatott a kalászolással, mint a kópiaszám. A fajták átlagos értékei alapján a 'Récital' típusú kópiák közötti struktúrával jellemezhető minták mindkét vizsgálati évben a legkésőbb kalászoltak, míg a 'Sonora' típusúak a legkorábban. Eredményeink összhangban állnak azokkal a kísérleti eredményekkel, amelyeket közel-izogén törzseken végeztek el rövidnappalos feltételek mellett (Díaz et al. 2012), azzal a különbséggel, hogy szántóföldön az általunk vizsgált széles genetikai bázisú fajtakörben a 'Chinese Spring' típus fenotípusos hatása közel azonos volt a 'Sonora' típuséval. Ezek a genotípusok szignifikáns szinten korábban kalászoltak, mint a 'Récital' típus. A kópiaszám változatok szintén eltérő hatást gyakoroltak a fenotípusra. Általában az érzékeny allél háromkópiás változatának a jelenlétében a genotípusok korábban kalászoltak, amit a négykópiás változat követett. Legkésőbbi kalászolással a két kópiával rendelkező minták rendelkeztek. Hasonló megállapítást tettek Cane et al. (2013) a kópiaszám változatok hatásainak vonatkozásában, akik ausztrál búzagenotípusokon végeztek elemzéseket. A kópiaszám hatása a kalászolásra feltehetően szoros kapcsolatban áll a génkópiák közötti szakaszok struktúrájával, de ennek bizonyítására további vizsgálatok elvégzése szükséges.

A közép-európai környezeti feltételek mellett az őszi búza genotípusok vernalizációs igénye teljes mértékben telítődik a téli időszak folyamán. Annak ellenére, hogy a *VRN-A1* és a *VRN-B1* gének alléltípusai fontos szerepet töltenek be a vernalizációs igény kielégítésében, a eredményeink alapján megállapítottuk, hogy

ezeknek a géneknek nem volt szignifikáns szinten kimutatható hatása a Z49 és Z59 egyedfejlődési fázisokra, ami a hidegkezelési igény teljes mértékű telítődésével is magyarázható. A *VRN-D1* domináns (tavaszi) allélja szignifikáns hatást fejtett ki a két általunk vizsgált egyedfejlődési fázisra és ugyancsak szignifikáns összefüggését mutattuk ki a *PPD1* génekkel. Ezek az eredmények összhangban állnak más szerzők megállapításaival is (Kato et al. 2001; Eagles et al. 2010; Cane et al. 2013). Eagles et al. (2010) bebizonyították, hogy a vernalizációs igényért felelős gének tavaszi alléljai különböző mértékben vesznek részt a hidegkezelés szükségességének genetikai szabályozásában. Míg a *VRN-A1* gén tavaszi allélját hordozó genotípusok egyáltalán nem igényelnek hidegkezelést a kalászolóshoz, addig a *VRN-D1* gén tavaszi allélját hordozóknak szükségük van egy rövidebb hidegkezelésre az optimális fejlődésükhöz (10-15 nap). Így a *VRN-D1* gén domináns allélja korai kalászolást eredményezett RIL populációkban mind kontrollált környezeti, mind pedig őszi vetésű szántóföldi kísérletekben (Kato et al. 2001), illetve egy ausztrál búzagenotípus gyűjtemény vizsgálatának eredményeiből is hasonló következtetések születtek (Eagles et al. 2010; Cane et al. 2013).

Kísérleteinkben szignifikáns összefüggéseket állapítottunk meg a *VRN-D1* és két nappalhossz-érzékenységért felelős gén (*PPD-D1* és *PPD-B1*) között. Ezek az eredmények megegyeznek azokkal, amelyek ausztrál búzagenotípusokon végzett kísérletekből származnak (Eagles et al. 2010; Cane et al. 2013). A *PPD-B1* és a *PPD-D1* gének nappalhossz-érzékeny alléljainak hatása szignifikáns szinten majdnem kétszeresére nőtt, amikor a *VRN-D1* gén tavaszi allélja is jelen volt a mintákban, ami a gének episztatikus kapcsolatával is magyarázható. Az ausztrál búza genotípus gyűjtemény esetében a *VRN1* és a *PPD-D1* gének fő alléltípusai alapján felállított gén-modell a fenotípusos variancia 45%-át magyarázta (Eagles et al. 2010). Amennyiben a *PPD-B1* génekópiaszám és a *PPD-D1* gén nappalhossz-érzékeny alléljának hatását is beépítették az elemzésbe ez az érték 53%-ra nőtt (Cane et al. 2013).

Az általunk vizsgált genotípus körben a *VRN-D1*, *PPD-B1* és *PPD-D1* gén-modellje a fenotípusos variancia 37,9%-át magyarázta. Ez az érték kissé emelkedett, amikor a *PPD-B1* gén nappalhossz-érzékeny allélját a kópiák közötti szakasz struktúrájával helyettesítettük, amely így elérte a 40,1%-ot. Az egyik lehetséges ok a két genotípus gyűjteményben a génmodellek által számított fenotípusos variancia adatok közötti különbségre az lehet, hogy a vizsgált genotípusok jelentős mértékben

eltértek a *VRNI* gén alléljainak arányában. Míg az ausztrál minták között csupán 4% volt az őszi búzafajták aránya, addig populációnkban ez az érték 85% volt.

A génmodell eredménye alapján megállapítottuk, hogy a statisztikai elemzésbe vont 12 fő allélcsoport közül a hetedik csoportba tartozó minták rendelkeztek a legrövidebb kalászolási idővel. Ennek az allélcsoportnak az egyedei a *Ppd-D1a* és a *Ppd-B1* gén domináns nappalhossz-érzékeny alléltípusát, a *Vrn-D1* gén domináns (tavaszi), a *Vrn-A1* és *Vrn-B1* gén recesszív (őszi) allélját hordozzák. Az általunk vizsgált genotípus-gyűjteményben ezt az allél kombinációt csupán Dél-Európából származó búzafajtákban azonosítottuk. Ugyanakkor a kései kalászos genotípusok azok voltak, amelyek recesszív alléllal rendelkeznek mindkét nappalhossz szabályozásáért felelős génen, függetlenül a *VRNI* gének allél összetételétől.

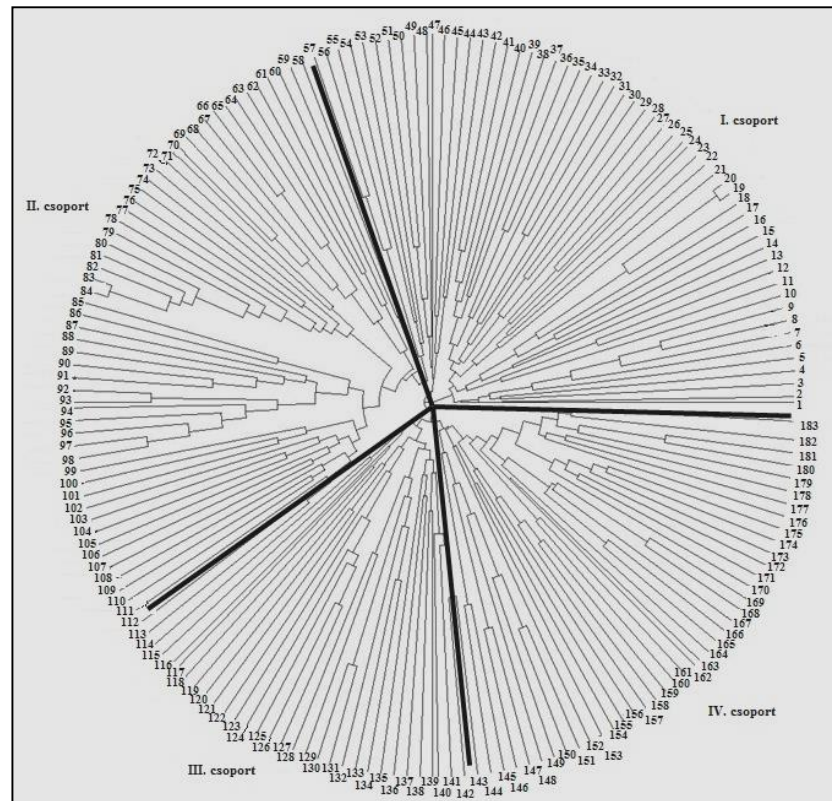
4.1.2. MTA ATK őszi búza asszociációs panel genetikai jellemzése

A Martonvásári génbankból származó 683 búzagenotípus egyedfejlődési gén allél összetételének jellemzése, és a két éves szántóföldi kísérlet eredményei alapján kiválasztottunk 188 búzagenotípust, amelyeket a további részletes genotipizálási és fenotipizálási kísérletekbe állítottunk be. Mivel szántóföldi körülményeink között a *PPD-D1* gén egyedfejlődésre gyakorolt hatása bizonyult a legerősebbnek, a kiválasztás egyik fő szempontja a *PPD-D1* alléles összetétele volt, ami alapján a 683-as gyűjteményen belül egy-egy érzékeny és érzékeny alcsoportot alakítottunk ki. A további válogatásnál a földrajzi származás és a kalászolási idő adatokat figyelembe véve egy változatos, de kiegyensúlyozott, 188 genotípusból álló panel kialakítására törekedtünk, azonos számú *PPD-D1* nappalhossz-érzékeny és *PPD-D1* érzékeny alcsoporttal (94-94 genotípus). Az így kapott panelt többféle, nagyhatékonyságú markerrendszerrel vizsgáltuk, egyrészt a panel genetikai diverzitási viszonyainak pontos meghatározása, másrészt az LD alapú markertérkép összeállítása érdekében. Mindezek alapvető komponensei a teljes genomra kiterjedő marker – tulajdonság asszociációs vizsgálatoknak.

4.1.2.1. Az őszi búza asszociációs panel populáció struktúrája

Az asszociációs panel populáció struktúrájának és genetikai diverzitásának vizsgálatát a DArT markerekre alapoztuk. A 188 búzafajta körében a 4606 DArT marker közül 1642 bizonyult polimorfnek, melyből 970 kromoszómális lokalizációja ismert. A fajtakör populáció struktúrájának vizsgálatához a 970 markerből

kiválasztottunk 249-et, amelyek egymástól függetlenek, közel kiegyensúlyozott hasadási gyakoriságúak voltak és egyenletesen lefedték a genomot. A fajtakörben négy alcsoportot különítettünk el egymástól (9. ábra) a Structure program Q-mátrix módszerét alkalmazva. A 0-1 között mozgó Q-érték megmutatja, hogy mekkora valószínűséggel rendelhető egy genotípus az egyes alcsoportokhoz; minél nagyobb ez a szám, annál megbízhatóbb a genotípus besorolása. A rokonsági szerkezet elemzéséhez a DArT markereket használtuk. Ebben az elemzésben 5 búzafajta nem adott értékelhető reakciót, emiatt ki kellett hagynunk ezeket. Az SNP markerezésnél is előfordult, hogy néhány fajta tesztelése első körben eredménytelen volt, de e fajták DNS-eit ismételten elküldtük a TraitGenetics céghez, így az asszociációs elemzéseket a 188 búzafajta teljes adatbázisán tudtuk elvégezni. A genetikai diverzitás vizsgálatához az összes ismert kromoszóma-lokalizációjú DArT markert (970) felhasználtuk.



9. ábra. A vizsgálatba vont búzagenotípusok rokonsági kapcsolatai és populáció struktúrája.

Megjegyzés:

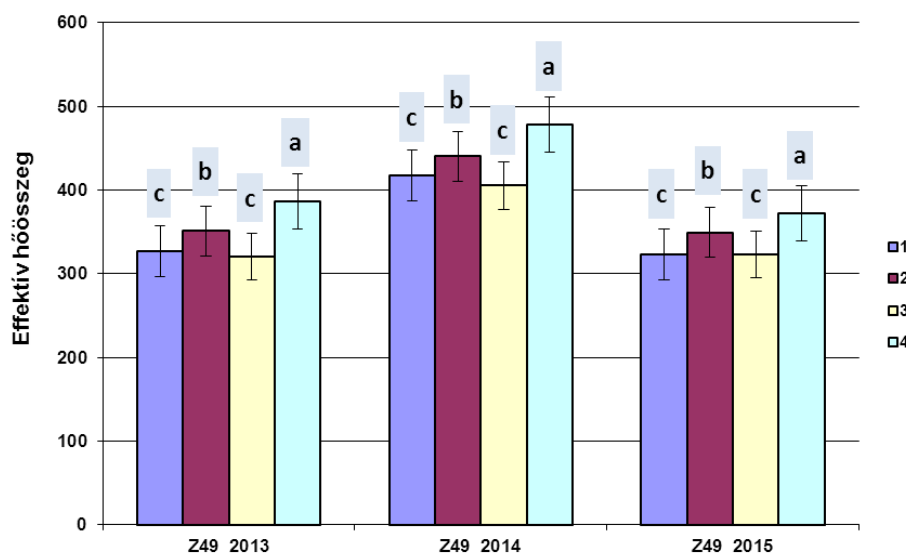
1:'Saroz'; 2:'Klein Castor'; 3:'Inia Torcaza'; 4:'Klein Capricornio'; 5:'APSIP-ADE'; 6:'Klein Escudo'; 7:'Buck 75 Aniversario'; 8:'Buck Panadero'; 9:'Buck Sureno'; 10:'Blasco'; 11:'Mv Hombár'; 12:'Fleming'; 13:'Madsen'; 14:'PbV2'; 15:'993-11-SGP1'; 16:'Altay 2000'; 17:'Maestra'; 18:'Yildiz'; 19:'Sultan 95'; 20:'Eser'; 21:'Spada'; 22:'Bayraktar'; 23:'Klein Chaja'; 24:'Biggar'; 25:'Lona'; 26:'Red River 68'; 27:'MVS33-05'; 28:'Chara'; 29:'Sunstar'; 30:'Nordic'; 31:'P306'; 32:'Bai Huo'; 33:'Nuo Maizi'; 34:'Kukri'; 35:'Glenlea'; 36:'Wildcat'; 37:'Boncap'; 38:'Klein Flecha'; 39:'ND495'; 40:'Marquis'; 41:'Katepwa'; 42:'Laura Can'; 43:'Hallam'; 44:'Nudakota'; 45:'Fleischmann 481'; 46:'Sirban Prolifik'; 47:'PAN2001-27'; 48:'Agent'; 49:'Jian 155'; 50:'Langfang 3'; 51:'Zhong Mai 175'; 52:'Viator'; 53:'Mv Emma'; 54:'Abony'; 55:'KINA9204'; 56:'Ukrainka'; 57:'Mv Karizma'; 58:'Yumai 10'; 59:'Yumai 21'; 60:'Simonida'; 61:'Brutus'; 62:'KG Kunhalom'; 63:'Baletka'; 64:'Arida'; 65:'HP Puzstaszél'; 66:'Balada'; 67:'Vlasta'; 68:'Brea'; 69:'Hunor'; 70:'Mv27-07'; 71:'Nobeokabozu Komugi'; 72:'Mv Béres'; 73:'Ludwig'; 74:'Mv213-10'; 75:'Mv Toldi'; 76:'Mv Toborzó'; 77:'Mv Walzer'; 78:'Mv Mazurka'; 79:'Mv Ködmön'; 80:'Mv Süveges'; 81:'Mv Menüett'; 82:'Mv Csárdás'; 83:'Mv Verbunkos'; 84:'Róna'; 85:'Briana'; 86:'Mv15-06'; 87:'Mv Kokárda'; 88:'Mv17-09'; 89:'Mv Vilma'; 90:'Mv Amanda'; 91:'Mv Martina'; 92:'Mv23-09'; 93:'Mv Marsall'; 94:'Dumbrava'; 95:'Mv Táltos'; 96:'Mv Prizma'; 97:'Mv Kikelet'; 98:'San Pastore'; 99:'Krasota'; 100:'Geronimo'; 101:'Mv Magma'; 102:'Mv Gorsium'; 103:'Mv Bodri'; 104:'Pervitsa'; 105:'Mv Palotás'; 106:'Jubilejnaja 50'; 107:'Aura'; 108:'Krasnodarskaya 99'; 109:'Mv Lucilla'; 110:'Skopjanka'; 111:'Turkmen'; 112:'Divana'; 113:'Armcim'; 114:'Beijing 0045'; 115:'McNair 701'; 116:'Roane'; 117:'Mv Tallér'; 118:'Mv Summa'; 119:'Mv Matyó'; 120:'GK Göncöl'; 121:'GK Héja'; 122:'GK Fény'; 123:'GK Berény'; 124:'GK Csillag'; 125:'GK Békés'; 126:'GK Hajnal'; 127:'Babuna'; 128:'Ns Rana 1'; 129:'Golubica'; 130:'Ruzica'; 131:'Sagittario'; 132:'Bilancia'; 133:'Ravenna'; 134:'NW98S097'; 135:'Salamouni'; 136:'Libellula'; 137:'Feng You 3'; 138:'Yumai 34'; 139:'Adriana'; 140:'Demetra'; 141:'Zlatna Dolina'; 142:'Sana'; 143:'GK Szala'; 144:'Courtot'; 145:'Nomade'; 146:'Soissons'; 147:'Koreli'; 148:'Mv Kolompos'; 149:'Mv Vekni'; 150:'Renan'; 151:'Alamoot'; 152:'ORH010918'; 153:'NZ4321-114'; 154:'Spartacus'; 155:'Cadenza'; 156:'KWS Scirocco'; 157:'Vanek'; 158:'Amor'; 159:'Ornicar'; 160:'Réctal'; 161:'Disponent'; 162:'Aspen'; 163:'Buratino'; 164:'Lupus'; 165:'Estevan'; 166:'Cutter'; 167:'Pannonikus'; 168:'Wenzel'; 169:'Hereward'; 170:'Balance'; 171:'Solstice'; 172:'Valoris'; 173:'Bastide'; 174:'Ordeal'; 175:'Rigi'; 176:'Feria'; 177:'Tommi'; 178:'Cubus'; 179:'Hajdúság'; 180:'Ellvis'; 181:'Tiger'; 182:'GK Hattyú'; 183:'KG Bendegúz'

Az első csoportban 26 amerikai, 9 európai, 14 ázsiai, 3 ausztrál és 2 afrikai fajta, míg a másodikban 1 amerikai, 52 európai és 3 ázsiai genotípus található. A harmadik csoportban 23 európai mellett 5 ázsiai és 1 amerikai, illetve a negyedik csoportban 42 európai, 1 ázsiai és 1 amerikai fajtát mutattunk ki. A negyedik csoportba főként nyugat-európai (angol, francia), illetve Közép-Európa nyugati országainak (Németország, Ausztria, Svájc) nemesítési anyagai sorolódtak. A

magyar nemesítési fajták és törzsek nagy hányada a második és a harmadik csoportban található (66% és 31%), míg az első és a negyedikcsoportban előfordulási gyakoriságuk 5,6%, illetve 13,6% volt. A második és a harmadik csoportban a kelet- és délkelet-európai fajták is gyakrabban fordultak elő (25% és 45%), ami összefüggésbe hozható azzal a ténnyel, hogy e régiók genotípusai keresztezési alapanyagként szolgálnak egymás nemesítési programjaiban. A négy csoporton belül a diverzitás mértéke viszonylag hasonló és nagymértékű, egyedül a 2. csoport az, ahol határozottabban elkülönülő alcsoportok mutathatók ki. Összegezve az eredményeket az 1. csoport főként az amerikai és ázsia fajták csoportja, a 2. csoport a közép-európai fajtáké, a 3. csoport magyar és dél-európai fajtákat tartalmaz, míg a 4. csoport nyugat-európai fajtákat.

Vizsgáltuk a négy csoportba tartozó genotípusok fő egyedfejlődést befolyásoló génjeinek alléloszlási gyakoriságát is. Az első csoportban a *VRN-A1*, *VRN-B1* és *VRN-D1* gének tavaszi allélja 30%, 54% és 17%-ban volt jelen, a második csoportban 2%, 7% és 9%-ban, a harmadikban 3%, 14% és 7%-ban és a negyedikben pedig 14%, 11% és 0%-ban volt kimutatható. Az első csoport *PPD-D1* érzéketlen alléltípusát a genotípusok 43%-a, míg a *PPD-B1* érzéketlen allélját 30%-a hordozta. A második csoportban ez az arány 55% és 11%, a harmadikban 86% és 58%, a negyedik csoportban pedig 25% és 13% volt. A harmadik csoportban e gén 'Chinese Spring' típusú kópiák közötti struktúráját a genotípusok 59%-ában mutattuk ki, míg ugyanez az első csoportban 7%, a másodikban 5% gyakorisággal szerepelt. A negyedik csoportba tartozó búza genotípusokban ez az allél hiányzott. Az *RHT-B1* gén mutáns alléltípusa a második csoportban fordult elő a legnagyobb arányban (66%), míg a negyedikben a legkisebb számban (32%). Az *RHT-D1* gén mutáns alléljának előfordulási gyakorisága az első csoportban volt a legnagyobb (35%), míg a másodikban és a harmadikban a legkisebb (10-11%). A mindkét *RHT* gén vad allélját hordozó genotípusok a legnagyobb arányban a harmadik csoportban fordultak elő (48%). Csupán egy olyan fajtát ('Courtot') mutattunk ki, amely mindkét vizsgált *RHT* gén mutáns allélját hordozza.

Megvizsgáltuk az egyes csoportokba tartozó genotípusok átlagos egyedfejlődési paramétereit is. Az eredmények alapján megállapítottuk, hogy a három vizsgálati év és a vetésidők átlagában az első és a harmadik csoportba tartozó növények gyorsabban érték el ezeket a fázisokat, mint a kettes és a négyes csoport tagjai, amitt a Z49 fázis eléréséhez szükséges effektív hőösszeg átlagokkal szemléltetünk (10. ábra). A tendencia valamennyi évjáratban hasonló volt.



10. ábra. A 188 genotípust tartalmazó őszi búza LD panel populáció struktúra elemzése során kapott négy csoport Z49 fázis eléréséhez szükséges átlagos effektív hossz értékai (Martonvásár, 2013-2015).

Összehasonlítottuk az egyes csoportok morfológiai paramétereit és terméskomponenseinek a három évre vonatkozó átlagértékeit is. Az eredmények alapján az egyes csoportok mintázatai között nem volt szignifikáns mértékű eltérés.

4.1.2.2. Az őszi búza asszociációs panel LD alapú térképe

Az asszociációs elemzéshez szükséges LD térkép alapját a nagyhatékonyságú 15K SNP Infinium vizsgálatból származó 12328 polimorf marker jelentette. A ritka allélok (a genotípusok kevesebb, mint 10%-a hordozza) gyakorisága 10,6 %, míg az azonos rekombinációs távolságon belül teljes kapcsoltságot mutató markerek gyakorisága 46,4 % volt. Ezek kihagyásával összesen 7331, ismert kromoszóma lokalizációjú SNP markerrel rendelkezünk az őszi búza panel LD térképében. Ebbe a térképbe a DArT markerek 44,3%-a (430 db), a KASP-markerek 63,1%-a (65 db), valamint 25 génspecifikus molekuláris marker bizonyult beépíthetőnek marker regresszióval, így az LD térkép létrehozásához felhasználható markerek száma 7851 lett (5. táblázat). Az LD térkép marker lefedettsége az irodalmi adatok tükrében jó, bár nem egyenletes; a markerek 51,6%-a lokalizálódik a B genomon, 38,6%-a az A genomon, míg mindössze 9,8%-a a D genomon (5. táblázat, 11. ábra). A D genom esetében megfigyelt alacsony szintű marker gyakoriságot már több szerző is leírta (Pestsova et al. 2000; White et al. 2008; Cavanagh et al. 2013; Wang et al. 2014; Lopes et al. 2015). A hét homeológ kromoszóma csoport markeres lefedettsége

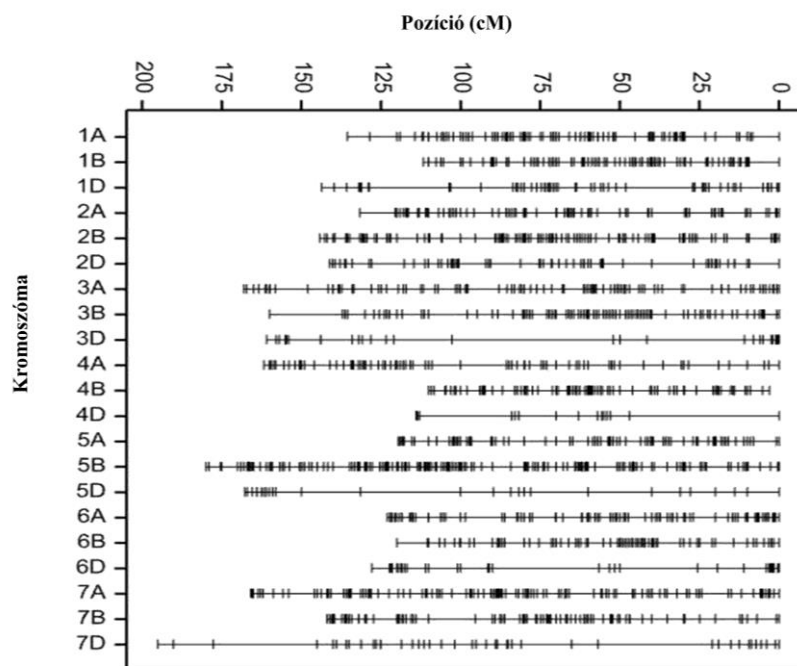
egymáshoz közel hasonló, gyakorisági arányaik 13,6% és 16,9% között mozognak. Egyedül a 4. homeológ csoport lefedettsége alacsony szintű, a markereknek csak 7,8%-a köthető e három kromszómához, ezen belül a 4D kromszómán csak 34 marker van. A legnagyobb szintű marker lefedettséget az 1B, 2B, 3B, és 5B kromoszómák esetében tapasztaltunk, amelyeknek a markerszám egyenként meghaladja a 600-at. Az LD térképbe beillesztett génspecifikus molekuláris markerek kromoszómális megoszlásait az 5. táblázatban, az asszociációs panel genotípusos allél eloszlási gyakoriságokat pedig a 13. mellékletben (M13) foglaltuk össze. A génspecifikus markerek között több olyan markert is találtunk, amelyek nem voltak polimorfak, illetve voltak olyanok is, amelyek a GWAS elemzés alapján nem mutattak fenotípusos kapcsolatot.

5. táblázat. Az LD térkép elkészítéséhez felhasznált különböző típusú markerek száma és kromoszómális elhelyezkedésük

Kromoszóma	Összes SNP markerszám	Ritka allélok gyakorisága ¹ [%]	Kapcsolt markerek gyakorisága ² [%]	Az LD térképben felhasznált markerek száma				
				SNP	DArT	KASP	Génspecifikus	Teljes
1A	667	16,8	32,4	415	25	0	1	441
1B	983	12,8	41,4	569	35	6	1	611
1D	322	3,1	76,7	133	22	0	1	156
2A	675	11,6	52,3	364	12	0	1	377
2B	1148	10,8	41,7	724	30	0	7	761
2D	439	10,0	69,2	159	22	5	3	189
3A	611	6,5	40,8	415	13	2	0	430
3B	979	10,1	39,6	633	29	0	0	662
3D	151	16,6	58,3	72	12	3	0	87
4A	468	23,9	37,6	267	21	5	0	293
4B	418	4,5	48,6	267	14	7	1	289
4D	56	21,4	50,0	28	1	4	1	34
5A	747	8,6	41,0	488	14	7	6	515
5B	986	4,5	47,5	628	40	0	2	670
5D	204	12,3	66,2	94	1	6	1	102
6A	785	5,7	56,9	433	40	3	0	476
6B	917	9,2	47,4	559	29	0	0	588
6D	184	4,3	64,7	92	6	5	0	103
7A	729	13,4	41,3	464	28	7	0	499
7B	703	14,8	42,5	444	25	3	0	472
7D	156	25,0	45,5	83	11	2	0	96
Összesen	12328	10,6	46,4	7331	430	65	25	7851

¹ Azok a markerek, amelyeket a genotípusok kevesebb mint 10%-a tartalmaz

² Azonos genetikai távolságban (cM) lévő teljes kapcsoltságot mutató markerek



11. ábra. A GWAS elemzés során felhasznált markerek kromoszómális elhelyezkedése.

4.1.2.3. A diverzitás vizsgálat eredményeinek megvitatása

A növénynemesítési programok sikerességének alapvető feltétele a megfelelő genetikai változatosság biztosítása, amely elősegítheti a minél kedvezőbb tulajdonság-kombinációk megnyilvánulásának esélyét, így biztosítva a jobb alkalmazkodó képességű törzsek szelekcióját. A nemesítési alapanyagban kimutatható genetikai diverzitás mértékének ismerete ezért fontos információt jelent a nemesítők számára

A genetikai diverzitás vizsgálat eredményei alapján a vizsgált fajtakört négy csoportra osztottuk fel, amelyek elsősorban a földrajzi származástól függően alakultak ki. Így az első csoport zömében az amerikai és ázsia fajtákat, a 2. csoport a közép-európai fajtákat, a 3. csoport magyar és dél-európai fajtákat, míg a 4. csoport a nyugat-európai fajtákat tartalmazta. A földrajzi származás és egyes génspecifikus markerek jelenléte között is összefüggést találtunk, ami a csoportok közötti allél gyakorisági eltérésekben is megnyilvánult. Ez különösen a *VRNI* gének tavaszi alléljaira vonatkozott, amelyek elsősorban az amerikai és az ázsiai fajtákban voltak jelen, így az 1. csoportban jóval nagyobb arányban fordultak elő, mint a többiben. A földrajzi eredet alapján az *RHT* gének mutáns alléljai is – ugyan a *VRNI* alléleknél kisebb mértékben de – eltérő gyakorisággal szerepeltek a különböző csoportokban. A populáció struktúra egybeesése egyes gén allélek gyakoribb, vagy ritkább előfordulásával esetenként jelentősen torzíthatja az asszociációs elemzés eredményét, amit azzal tudunk kiküszöbölni, hogy az analízis során a fajták rokonsági mátrixával, mint ko-faktorral módosítjuk a valószínűségi küszöbértékeket.

Mind a négy csoport mintái között megtalálhatóak a közép- és délkelet-európai nemesítési programok fajtái, ami alátámasztja más szerzők által leírt megállapításokat, miszerint Európa e régiójának búza genotípusai bizonyítottan nagyobb genetikai változatossággal rendelkeznek, mint a nyugat- és az észak európai fajták (Roussel et al. 2005). Ez a jelenség megmagyarázható az eltérő környezeti körülményekkel, a különböző talajtani adottságokkal, illetve az eltérő nemesítési célkitűzésekkel és módszerekkel is (Roussel et al. 2005). Az európai genotípusok rokonsági kapcsolataikban mutatkozó nyugati és délkeleti irányú elkülönülésben fontos szerepet töltött be az Alpok és a Kárpátok hegyei által meghatározott izolációs vonal kialakulása is (Roussel et al. 2005). A negyedik csoportba tartozó vizsgálati anyagok között jelentős számban mutattuk ki a *PPD-B1* és a *PPD-D1* gének nappalhossz-érzékeny alléltípusát. E recesszív alléltípus és a kalászolási idő kitolódása között szoros összefüggés áll fenn (Laurie et al. 1995; Turner et al. 2005;

Beales et al. 2007; Kiss et al. 2014b). Ugyanakkor az első és a harmadik csoport genotípusai között nagyobb arányban található a vizsgált két *PPDI* gén nappalhossz-érzékeny allélját hordozók, melyekben az allél jelenléte jelentős mértékben csökkentette az egyedfejlődési fázisok eléréséhez szükséges időt.

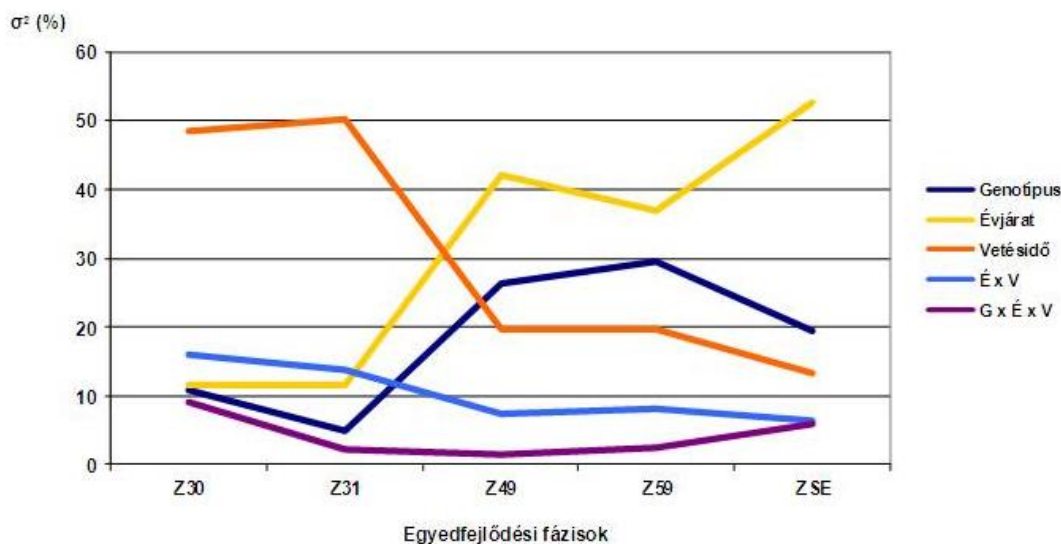
Az őszi búza LD térképünkre jellemző, hogy a markerben sűrű és nagyon sűrű kromoszóma szakaszokat markerekben szegény szakaszok váltogatják még a 15K SNP technológia használata mellett is. Ez a búza genom sajátosságaira, öntermékenyülő voltára, valamint arra vezethető vissza, hogy a populációba vont búzafajták többségét a zöld forradalom elindulása után, 1970 és 2005 között nemesítették. Mivel az LD térkép marker távolságai több két-szülős populáció kapcsoltsági térképének meta-analíziséből származnak, feltételezhető, hogy a marker szegény régiókban a búzafajták többsége egyforma, így az emiatt kieső szakaszok nem korlátozzák a teljes genomra kiterjedő tulajdonság-marker asszociációs elemzéseket.

4.2. Évjárat és vetésidő hatása az őszi búza GWA panel egyedfejlődésére és termésképzésére

Az őszi búza GWA panelt szántóföldi kísérletekbe vontuk, amelynek során részletesen vizsgáltuk a fajták egyedfejlődését és termésképzését három egymást követő évjáratban normál (október közepe) és késői (november közepe) vetésidőt alkalmazva. Célunk annak tanulmányozása volt, hogy az egyedfejlődési mintázatok hogyan változnak a környezeti elemek függvényében és ez milyen hatást gyakorol a terméskomponensekre. A statisztikai elemzésekben meghatároztuk azt is, hogy a vizsgált tulajdonságcsoportok (egyedfejlődési, morfológiai paraméterek és a terméskomponensek) kialakításában milyen súllyal vett részt a genotípus, az évjárat és a vetésidő. Elemeztük a tulajdonság csoportok közötti összefüggéseket is.

4.2.1. Egyedfejlődési paraméterek

A korai egyedfejlődési fázisokban (Z30, Z31) a vetésidő nagyobb hatást gyakorolt a genotípusokra, mint az évjárat (a fenotípusos variancia 48,5% és 50,2%-át magyarázva). A későbbi egyedfejlődési szakaszokban (Z49, Z59 és ZSE) viszont az évjáratnak volt nagyobb fenotípusra gyakorolt hatása (42%, 36,8% és 52,7%) (12. ábra, 14. melléklet /M14/).



12. ábra. A főtenyezők és kölcsönhatásaik fenotípusos variancia értékei a vizsgált egyedfejlődési fázisokban (Martonvásár, 2013-2015).

A genotípus fenotípusos variancia értékeke szintén a későbbi egyedfejlődési fázisokban volt nagyobb, a Z49 esetében 26,2%, a Z59-nél 29,4%, a ZSE szakaszban pedig 19,5% (14. melléklet /M14/). Meghatároztuk az egyedfejlődési paraméterek h^2 értékeit is; a későbbi egyedfejlődési fázisok h^2 értékei voltak nagyobbak, ezen belül is kiemelkedett a Z49-es fázis (0,96), míg a korai fázisok, –ezen belül a Z31 (0,70) –

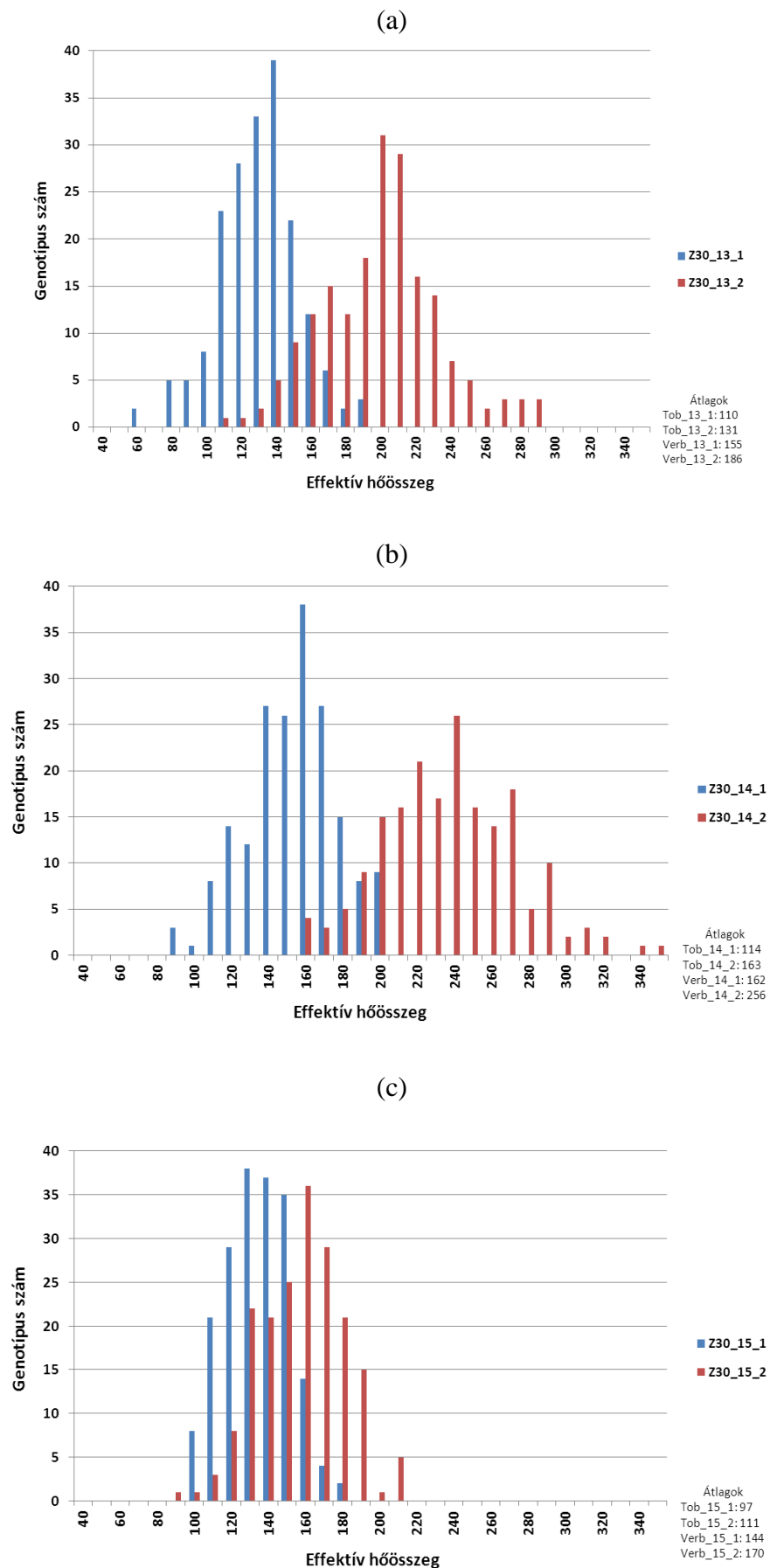
adataiból kisebb értékeket számítottunk (14. melléklet /M14/). A nagy h^2 értékek az egyedfejlődési paraméterek nagyfokú ismételhetségre utalnak az évjáratok között.

Megvizsgáltuk a genotípusok egyedfejlődési fázisainak *PPD-D1* gén domináns és recesszív alléltípusai szerinti csoportosítása alapján megfigyelhető különbségeket is (15. melléklet /M15/). E gén a Martonvásári Génbanki eredményekhez hasonlóan a GWA panel esetében is szignifikáns szerepet játszott az összes egyedfejlődési fázis időzítésében. A korai egyedfejlődési fázisokra (Z30 és Z31) kisebb fenotípusos hatást (2% és 5,3% között) fejtett ki, ami a későbbi fázisokban (Z49, Z59 és ZSE) jelentősen fokozódott, a fenotípusos variancia 15,3% – 18,8%-át magyarázva meg. A nappalhossz-érzékeny allélt hordozó genotípusok kisebb effektív hőösszeget gyűjtöttek össze az egyes fázisok eléréséhez, mint a nappalhossz-érzékeny alléllal rendelkezők; a két csoport közötti különbség a kalász hasban stádiumtól kezdődően jelentősen megnőtt.

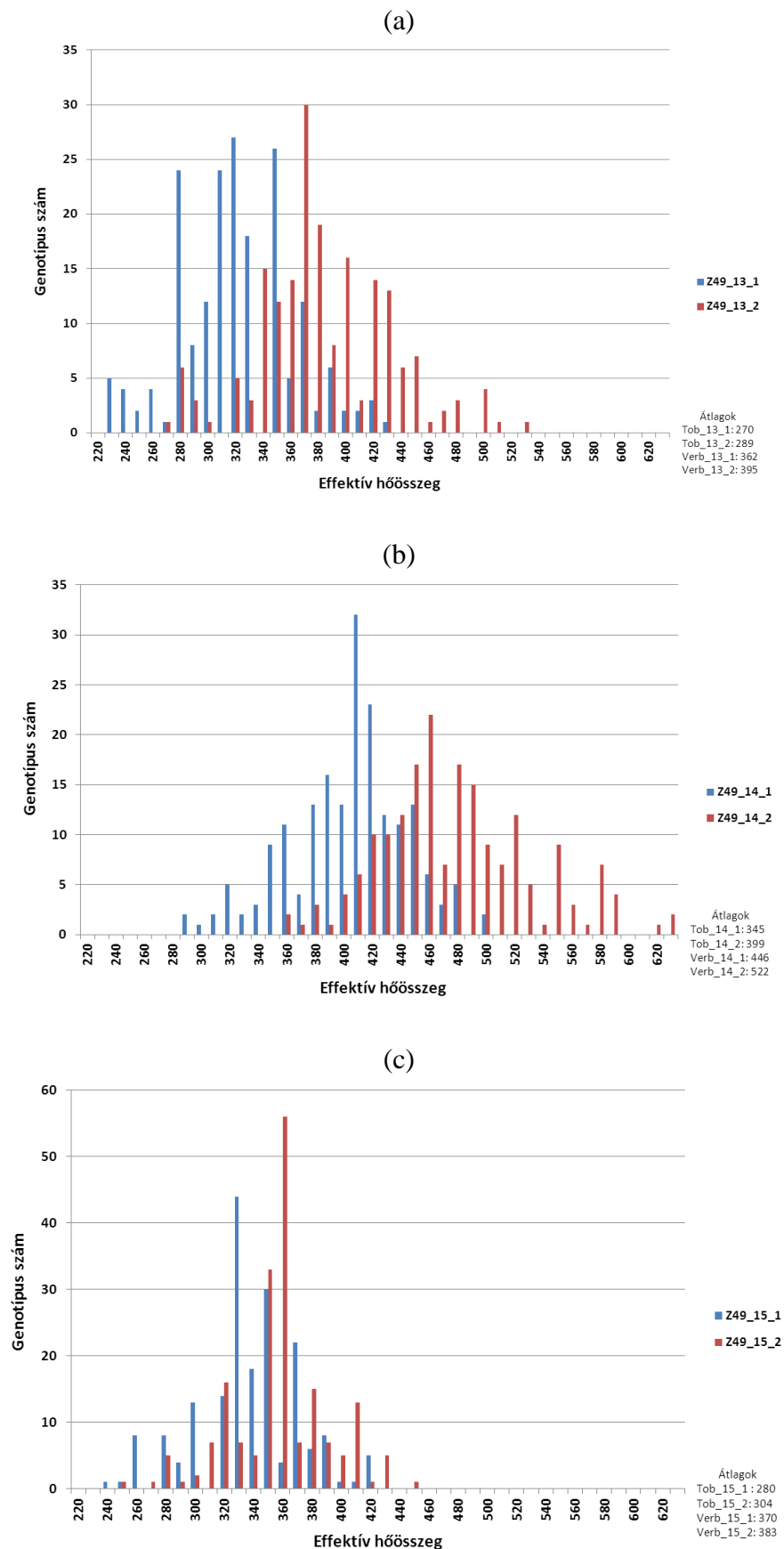
Az egyes fázisok eléréséhez szükséges átlagos effektív hőösszeg grafikonok alakjai nem mutattak lényeges különbséget a különböző évjáratok között, de a nagyságrendekben szignifikáns eltéréseket tapasztaltunk (15. melléklet /M15/). A 2013 és 2015 első vetésidő kísérleteiben a növényeknek átlagosan kevesebb hőmennyiségre volt szükségük ahhoz, hogy elérjék a meghatározott fejlettségi állapotot. Ezzel szemben 2014-ben az adott egyedfejlődési paraméterhez szükséges hőmennyiségek átlagértékei jelentősen emelkedtek. Ez az eltérés arra vezethető alapvetően vissza, hogy a 2013/14. év októbertől áprilisig terjedő időszaka az utóbbi 30 évben legmelegebb volt. Különösen igaz volt ez 2014 első három hónapjára, amikor a 30 éves átlagot több mint 3°C -kal haladták meg a havi középhőmérsékletek (5. ábra). Ennek hatására a vernalizációs igény telítődését követően a már effektívnek számító hőösszegek a növényekben rövidnappalon, nem induktív körülmények között akkumulálódtak sokáig, mielőtt március végén beindulhatott az intenzív szárnövekedés.

Az egyedfejlődési fázisok évjáratonkénti és vetésidőnkénti intervallumai között jelentős különbségeket mutattunk ki, amit a Z30 és Z49 fázisokkal szemléltetünk 13. és 14. ábrákon. Az első szántóföldi év (2013) normál vetésidő kísérletében a Z30 hőösszeg intervalluma 60 és 190 közötti, a késői vetésidőben 110 és 290 közötti volt. A második évben (2014) a két vetésidő között szélesebb intervallumokat tapasztaltunk. A normál vetésidőben az intenzív szárnövekedés kezdetéhez 90 és 200 közötti hőösszegre volt szüksége a növényeknek, míg a hőösszeg intervalluma a késői vetésidőben 160 és 350 közötti volt. A harmadik

évben (2015) a két vetésidő intervallumai között nagyobb szintű átfedést tapasztaltunk, mint az előző két kísérleti évben. A normál vetésidő kísérlet Z30 intervalluma 100 és 180 közötti, míg a késői vetésben 90 és 210 közötti volt. A Z49 fázisban is hasonló eloszlási mintázatokat tapasztaltunk az évjáratok és a kezelések között. Az első vizsgálati év normál vetésidő kísérletében a Z49 intervalluma 230 és 430 közötti hőegység volt. A késő vetésidőben ez az érték 270 és 530 között volt. A második évben a két vetésidő közötti intervallum szélesebb volt. A normál vetésben 290 és 500 közötti, a későiben 360 és 630 közötti hőösszegre volt szükséges ahhoz, hogy a növények kalásza elérje a zászlósvél hüvelyének felső részét. A harmadik évben a két vetésidő adatai szinte teljesen megegyeztek, csakúgy mint a Z30 egyedfejlődési fázis esetében. A normál vetésidő kísérletben a Z49 intervalluma 240 és 420 közötti volt, míg a későiben 250 és 450 közötti. A két fázis intervallumai közötti 2014 évben tapasztalható nagyobb eltérés megmagyarázható a vegetatív életszakaszban mért magasabb havi átlaghőmérsékleti adatokkal (5. ábra). A 2015. évben volt a legszűkebb a hőösszegek intervalluma, valamint a két vetésidőre jellemző hőösszeg eloszlásában nagyobb mértékű átfedés mutatkozott. A három vizsgált évjáraton belül a 2014/15 tenyészidőszak volt a második legmelegebb az őszi és a téli hónapokban, azonban a februártól májusig tartó időszak havi középhőmérsékletei a 30 éves átlaghoz közeliak voltak, vagyis a meleg telet viszonylag hűvösebb tavasz követett. Ez az átlagosnál kisebb csapadék mennyiséggel társulva a különböző fajták fejlődését szinkronizálta, mérsékelve a variabilitás mértékét (5. ábra). A fajták reakciójára általánosságban elmondható, hogy a legkevesebb effektív hőösszeget összegyűjtő genotípusok származásuk alapján többnyire a távol-keleti, az ausztrál, a dél-amerikai, a dél- és délkelet európai régiókba sorolhatók. Ezzel szemben a legtöbb hőösszeget igénylő fajták többnyire Nyugat-Európa, illetve Közép-Európa nyugati régióinak nemesítési anyagaiból kerültek ki.



13. ábra. A Z30 egyedfejlődési fázis eléréséhez szükséges effektív hősszeg értékek megoszlása a genotípusok között a három vizsgálati évben (a) 2013, (b) 2014 és (c) 2015 és évenkénti két eltérő vetésidőben (1: normál őszi; 2: késő őszi) (Martonvásár, 2013-2015).



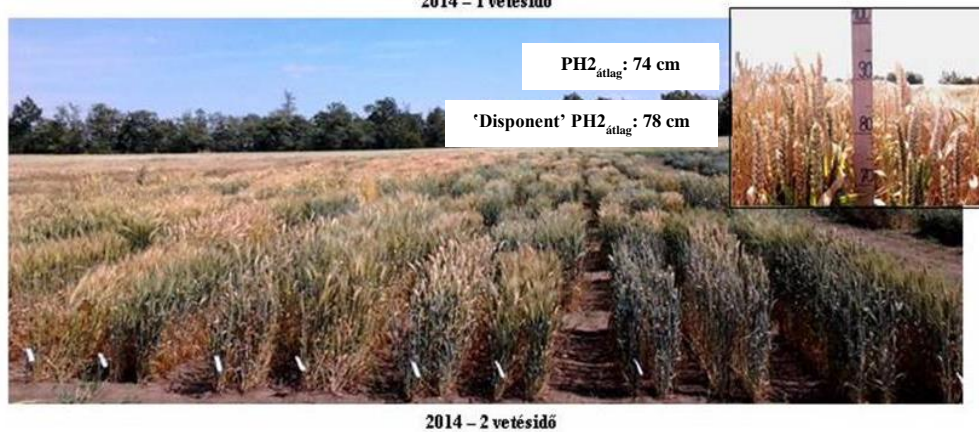
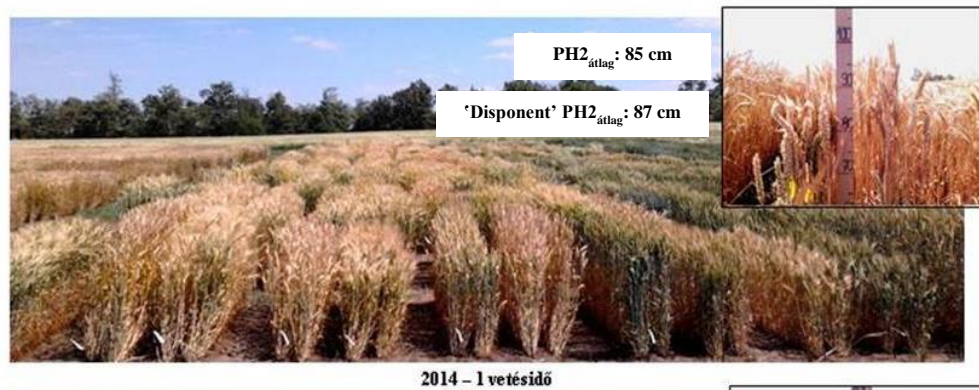
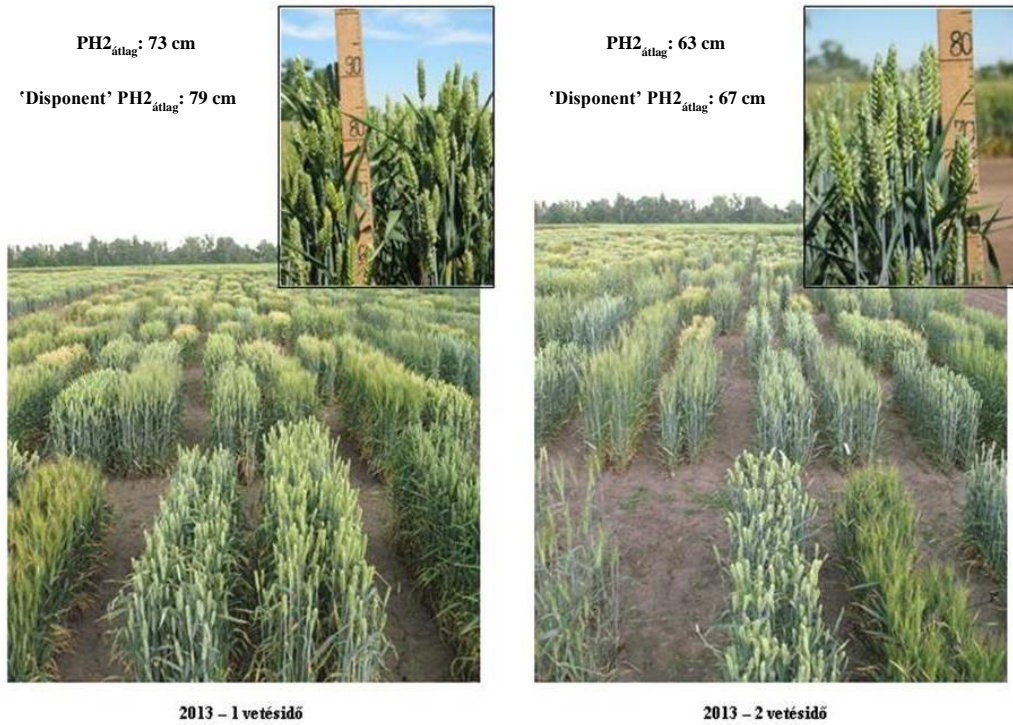
14. ábra. A Z49 egyedfejlődési fázis eléréséhez szükséges effektív hősszeg értékek megoszlása a genotípusok között a három vizsgálati évben (a) 2013, (b) 2014 és (c) 2015 és évenkénti két eltérő vetésidőben (1: normál őszi; 2: késő őszi) (Martonvásár, 2013-2015).

4.2.2. Morfológiai paraméterek

A morfológiai paraméterek vizsgálata elsősorban a szárnövekedés jellemzőit, és a növénymagasság különböző komponenseit foglalta magába. A morfológiai komponensek kéttényezős varianciaanalízise alapján a vetésidő és az évjárat mint főtenyezők kisebb hatást gyakoroltak ezekre a tulajdonságokra, mint azt az egyedfejlődési paramétereknél tapasztaltuk (14. melléklet /M14/). Ezekre a tulajdonságokra együttesen jellemző volt, hogy meghatározásukban a variancia komponensek közül a genotípus játszotta a legnagyobb szerepet, a fenotípusos variancia 20,2% (LSE; intenzív szárnövekedés hossza) – 58,3%-át (LIN; utolsó szártaghossz) magyarázva. Ezt követte az évjárat, amelynek szignifikáns szintű hatása 11,1% (SG; szárnövekedés intenzitása) és 20,3% (PH3) között változott. A vetésidő csak a PH2, PH3 és az SG értékekre volt szignifikáns hatással. Nem tudtunk összefüggést kimutatni a vetésidő és a kalász hossz (EAL), illetve az intenzív szárnövekedés hossza (LSE) között sem.

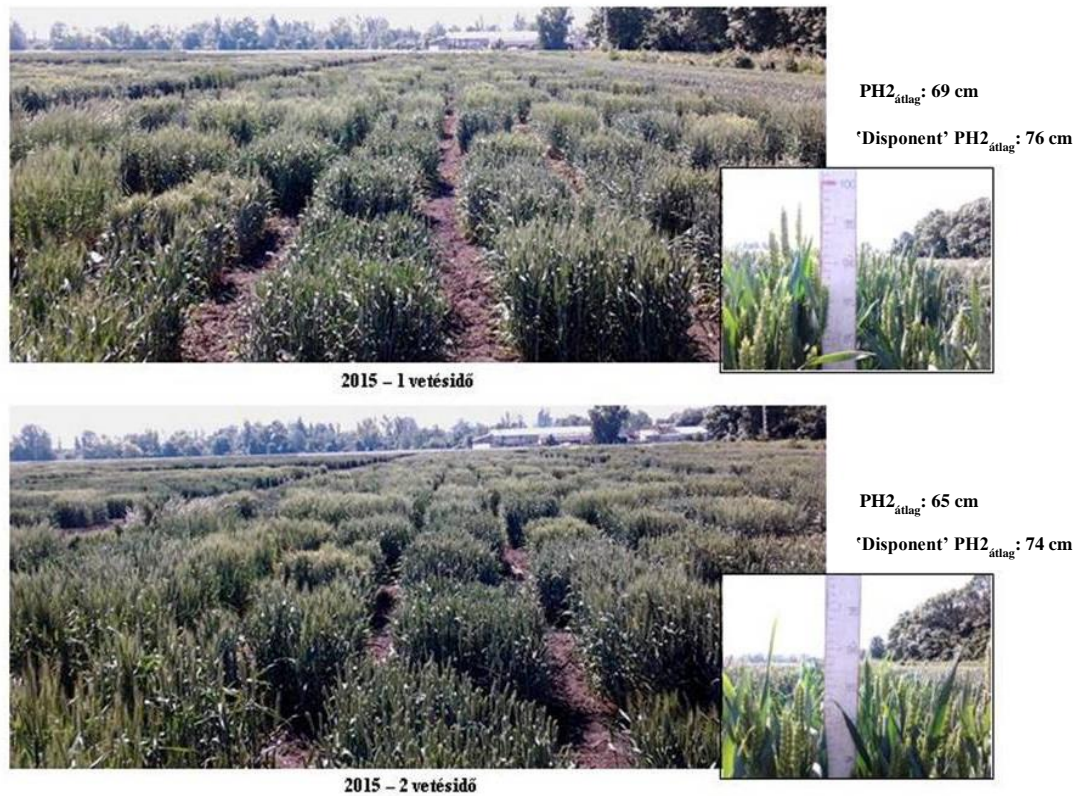
Az évjáratok vonatkozásában a második évben mért értékek tértek el jelentősen az 1. és a 3. év átlagértékeitől szinte minden morfológiai paraméter esetében (14. melléklet /M14/). Ekkor a növények hosszabb intenzív szárnövekedési szakaszt követően szignifikánsan magasabbak voltak (15. ábra), átlagosan hosszabb utolsó szártaghosszal és kalászokkal, ami mindkét vetésidőre jellemző volt (16. ábra).

A vetésidő vonatkozásában szignifikánsan csökkent a szárnövekedés intenzitása és a növénymagasság a késői vetésben az évjárattól függetlenül. Ezzel szemben a vetésidő hatása a kalász hosszára évjáratfüggő volt; első évben a normál vetésidőben voltak szignifikánsan hosszabbak a kalászok, a második évben a késői vetésidőben, míg a harmadik évben nem volt szignifikáns különbség a két vetésidő között (16. ábra).



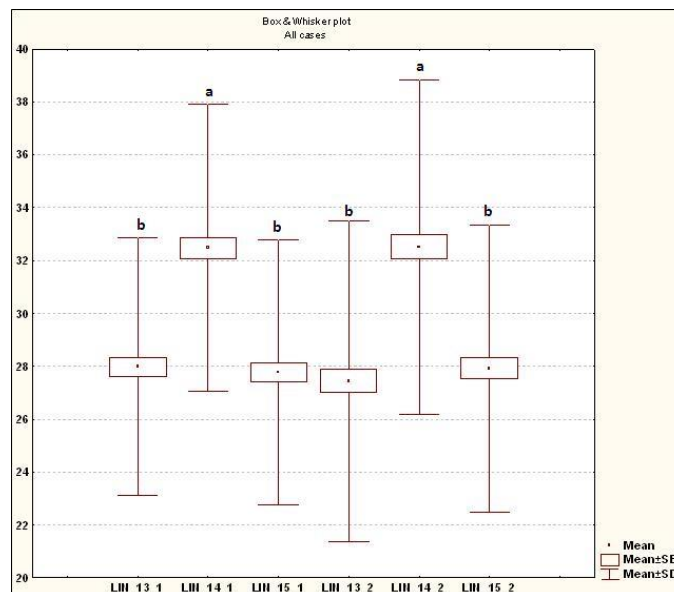
15. ábra. A vetésidő kísérletek összehasonlítása a három vizsgálati évben, és egy kiválasztott fajta ('Disponent') növénymagasságának (PH2) alakulása a különböző évjáratokban (Martonvásár, 2013-2015).

15. ábra. Folytatás az előző oldalról



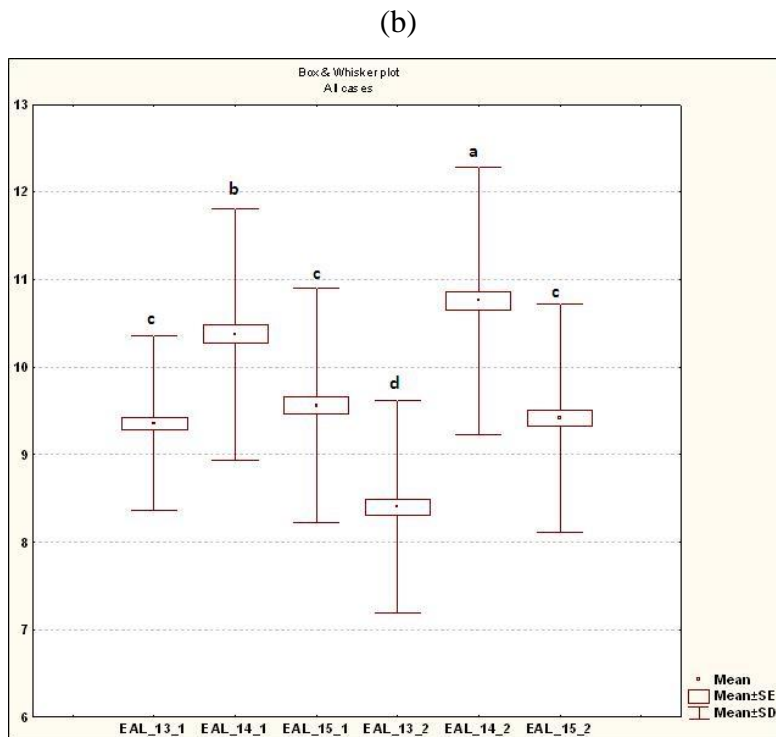
15. ábra. A vetésidő kísérletek összehasonlítása a három vizsgálati évben, és egy kiválasztott fajta ('Disponent') növénymagasságának (PH2) alakulása a különböző évjáratokban (Martonvásár, 2013-2015).

(a)



16. ábra. Az utolsó szártaghossz /LIN/ (a) és a főkalász hossz /EAL/ (b) átlagértékei közötti különbségek a három vizsgálati év és a vetésidő kísérletek függvényében (Martonvásár, 2013-2015).

16. ábra. Folytatás az előző oldalról



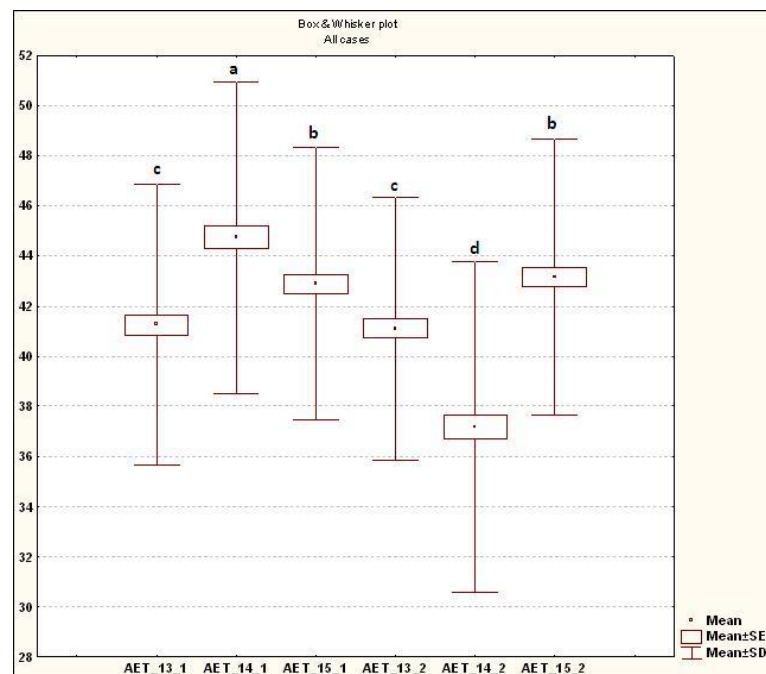
16. ábra. Az utolsó szártaghossz /LIN/ (a) és a főkalász hossz /EAL/ (b) átlagértékei közötti különbségek a három vizsgálati év és a vetésidő kísérletek függvényében (Martonvásár, 2013-2015).

4.2.3. Terméskomponensek

A terméskomponensek kéttényezős varianciaanalízise alapján, az évjárat gyakorolta a legkisebb hatást ezekre a tulajdonságokra (14. melléklet /M14/). Az évjárat hatása a kalászkaszámra volt a legerősebb (15,9%), viszont nem befolyásolta szignifikánsan az átlagos ezerszemtömeget (AET), a szemtermést (GY), a főkalász ezerszemtömegét (MET), a produktív oldalhajtásszámot (RT), a mellékkalászok szemszámát (SS) és szemsúlyát (SSW). Az előző két tulajdonság csoporttal ellentétben a terméskomponensekre a vetésidő nagyobb hatást gyakorolt. Négy termést meghatározó komponenst találtunk, amelyek fenotípusos varianciáját a vetésidő határozta meg nagyobb mértékben. Ezek a szemtermés (GY; 17,9%), a mellékkalászok szemszáma (SS; 16,2%), a kalászkánkénti szemszám (SSP; 40,8%) és a mellékkalászok szemsúlya (SSW 19,1%). A vetésidő azonban nem volt hatással az átlagos ezerszemtömege (AET), a főkalász szemszámára (MS) és a főkalász szemsúlyára (MSW). A morfológiai paraméterekhez hasonlóan a terméskomponensek többségében is a genotípus hatása volt a legerősebb. Ez a variancia komponens a kalászsűrűségre (DENS), a főkalász ezerszemtömegére (MET) és az átlagos ezerszemtömege (AET) fejtette ki a legnagyobb hatást, a fenotípusos variancia

61,2%-át, 60,6%-át és 48,9%-át kiteve, míg a szemtermésre és a mellékkalászok szemsúlyára a legkisebbet (2,7% és 0,4%). A genotípus szerepe a produktív oldalhajtószámának (RT), illetve a mellékkalászok szemszámának (SS) meghatározásában nem volt bizonyítható.

Kísérletünkben az ezerszemtömegre a genotípus gyakorolta a legnagyobb kimutatható hatást, habár a 188 fajta átlagában a három évjárat közötti különbség is szignifikáns volt. A vetésidő viszont csak egy évjáratban eredményezett eltérő ezerszemtömeget. Az átlagos ezerszemtömeg értéke a második kísérleti év (2014) normál vetésidő kísérletében volt a legnagyobb (44,7 g), mely szignifikáns szinten különbözött az első (2013) és a harmadik (2015) év normál vetésidőben mért átlagos értékektől (41,3 g és 42,9 g; $P \leq 0,001$ és $P \leq 0,01$) (17. ábra).

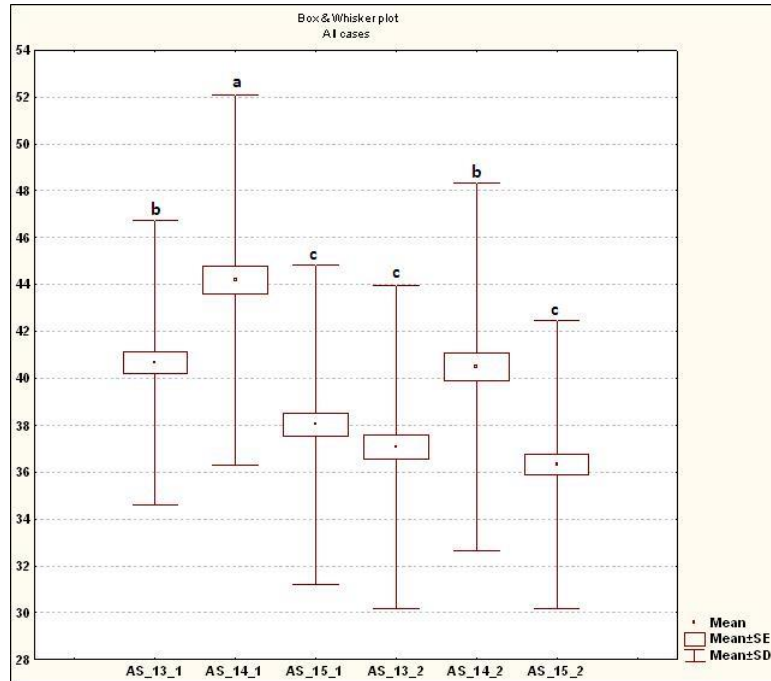


17. ábra. Átlagos ezerszemtömeg átlagértékek (AET) a három vizsgálati évben és a két vetésidőben (Martonvásár, 2013-2015, normál és késői vetésidő).

Ugyanakkor a második év késői vetésidő kísérletében mért átlagos érték (37,2 g) jelentős mértékben elmaradt az első és a harmadik év késői vetésében kimutatott átlagos értékektől (41,1 g és 43,2 g; $P \leq 0,001$). A főkalász átlagos ezerszemtömegében hasonló tendenciák voltak megfigyelhetők. Az átlagos szemszám értékek a három vizsgálati évben a normál vetésidőben voltak a legnagyobbak (41, 44 és 38), amelyek szignifikánsan különböztek a késői vetésidőkben mért átlagértékektől (37, 41 és 36; 2013, $P \leq 0,001$; 2014, $P \leq 0,001$; 2015, $P \leq 0,05$). A főkalász átlagos szemszáma ezzel szemben a 2014. évjárat két

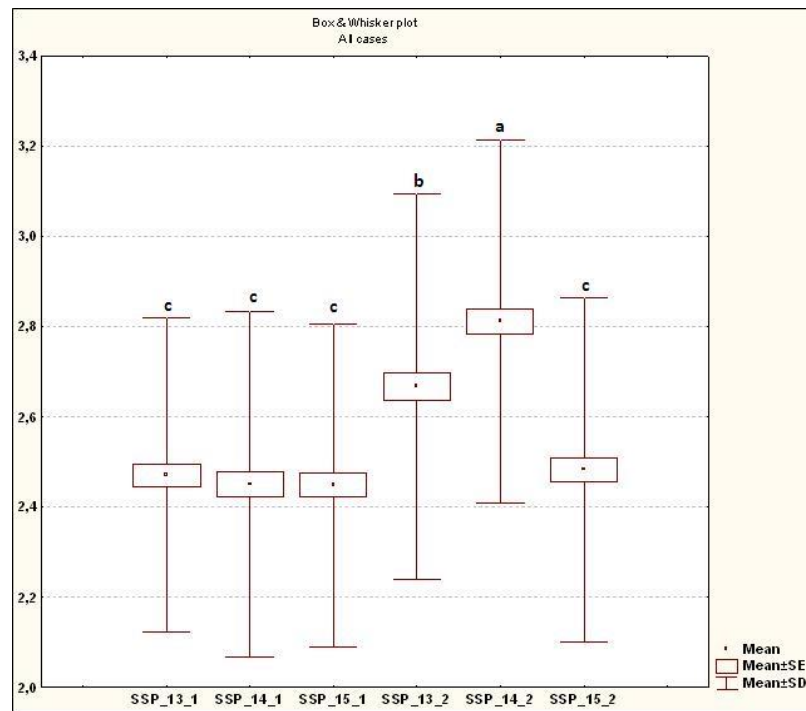
vetésében volt a legtöbb (56 és 61), amely szignifikáns szinten ($P \leq 0,001$) különbözött a másik két vizsgálati év vetésidő kísérlet átlagos értékeitől (18. ábra).

A szemtermés átlagértékei között jelentős mértékű ($P \leq 0,001$) eltérést mutattunk ki az első (2013) és a második (2014) év két vetésideje között. 2013 normál vetésében 14 g, a késői vetésében 8,3 g volt az átlag szemtermés, míg ezek az értékek a második év esetében 16 g, és 10,5 g volt.



18. ábra. A főkalász átlagos szemszáma (AS) három vizsgálati évben és két vetésidőben (Martonvásár, 2013-2015, normál és késői vetésidő).

A produktív oldalhajtások átlagértékei között jelentős mértékű ($P \leq 0,001$) eltéréseket mutattunk ki az első (2013) és a második (2014) év két vetésideje között. Az átlagos kalászkaszám a két eltérő időben vetett kísérletben mindhárom évben $P \leq 0,001$ szinten szignifikánsan különbözött. A mellékkalások átlagos szemszáma, a szem/kalászka aránya és a mellékkalások átlagos szemsúlya az első (2013) és a második (2014) év két vetésideje között mutatott szignifikáns szintű ($P \leq 0,001$) különbséget. A mellékkalások átlagos szemszáma az első év normál vetésidejében 283, a későiben 147 volt, míg a második évben ezek az értékek 299 és 212 voltak. A szem/kalászka aránya 2014 második vetésidő kísérletében volt a legnagyobb (2,8) (19. ábra). Ebben az értékben nem volt szignifikáns különbség a három év normál vetésideje között, viszont a későn vetett kísérletekben szignifikáns szintű ($P \leq 0,001$) eltérés volt kimutatható (19. ábra).



19. ábra. Szem/kalászka átlagértékek (SSP) a három vizsgálati évben és két vetésidőben (Martonvásár, 2013-2015, normál és késői vetésidő).

A mellékkalászok átlagos szemsúlya 2014. évi normál vetésidő kísérletében volt a legtöbb (13,4 g) és 2013. évi késői vetésében pedig a legkevesebb (6 g). A második év (2014) normál vetésidő kísérletében mért átlagértékek szignifikáns szinten ($P \leq 0,001$) különböztek a többi évjáratban és kezelésben mért értékektől. E tulajdonság esetében a harmadik év (2015) két kezelése között nem mutattunk ki szignifikáns szintű eltérést.

A vizsgált fenotípusos jellegek a harmadik vizsgálati év vetésidő kísérletei között volt a legkisebb mértékű különbség, ami részben az átlagos időjárási viszonyoktól eltérő, szokatlanul csapadékszegény tenyésztésidőszaki körülményekkel magyarázható.

4.2.4. A vizsgált fenotípusos paraméterek egymásra gyakorolt hatásai

Megvizsgáltuk, hogy az egyes fejlődési fázisok hossza, és fejlődési paraméterek, valamint a különböző terméskomponensek között milyen összefüggés mutatható ki a három vizsgálati év és a két vetésidő kombinációiban (6. táblázat). Ennek érdekében a fajták 6 környezet alapján meghatározott tulajdonság főátlagainak mátrixán egyrészt regresszió analízissel vizsgáltuk a tulajdonságpárok közötti összefüggést, másrészt főkomponens-elemzést (PCA) végeztünk.

A korrelációs kapcsolatok alapján megállapítható, hogy az intenzív szárnövekedés sebessége (SG) szignifikáns szinten befolyásolta a főkalász szemszámát (a fenotípusos variancia 21,6%-át magyarázva), a szem/kalászkaszámot (17,3%), az átlagos szemszámot (12%) és kisebb mértékben a főkalász szemsúlyát (9,1%) is. Az intenzív szárnövekedés kezdete (Z30) és a főhajtás első szárcsomójának megjelenési ideje (Z31) szignifikánsan korrelált az átlagos ezerszemtömeeggel ($R^2 = 15,4\%$ és $11,8\%$), a főkalász ezerszemtömegével ($R^2 = 13\%$ és $9,6\%$), illetve az átlagos és a főkalász szemszámmal ($R^2 = 8-9\%$). A Z31 és a Z30 fázisok között eltelt idő hossza statisztikailag igazolható szinten összefüggésben állt a kalászkaszámmal ($R^2 = 11\%$), továbbá kisebb mértékben a kalászsűrűséggel ($R^2 = 5,5\%$) és az átlagos, illetve a főkalász ezerszemtömeggel ($R^2 = 5,1\%$ és $4,6\%$). Szignifikáns szintű determinációs koefficiens értéket számítottunk a Z49 és a Z59 fázisok, valamint a főkalász kalászkaszáma ($11,6\%$ és $13,4\%$), az átlagos és a főkalász ezerszemtömege ($3,4\%$ és $5,4\%$ közötti R^2 értékekkel) és a főkalász szemszáma ($5,9\%$ és $8,3\%$) között. A Z49-Z31 fázisok között eltelt idő hossza a kalászkaszámmal állt a legszorosabb kapcsolatban – a fenotípusos variancia $18,3\%$ -át határozta meg –, a Z59 és a Z49 fázisok közötti időintervallum pedig a főkalász kalászkaszámával ($R^2 = 11\%$), az átlagos és a főkalász szemszámával ($R^2 = 9,3\%$ és $13,2\%$) és a főkalász szemsúlyával ($9,3\%$) függött össze statisztikailag igazolható szinten. Az intenzív szárnövekedés végéig tartó időszak hossza (ZSE) legerősebben a kalászkaszámmal korrelált ($R^2 = 24\%$) és kisebb mértékben még az átlagos, illetve a főkalász ezerszem tömeggel ($R^2 = 7,9\%$ és 6%). A ZSE és a Z59 között eltelt idő hossza analízise során a legnagyobb R^2 értéket a kalászsűrűs ($10,6\%$) esetén határoztuk meg, melyet az átlagos és a főkalász szemszáma ($9,8\%$ és $5,6\%$), a főkalász szemsúlya ($9,3\%$), illetve a kalászkaszám (6%) követett. Az intenzív szárnövekedés hossza (LSE) a kalászkaszámmal függött össze legszorosabban – a fenotípusos variancia 27% -át magyarázva – és kisebb mértékben a kalászsűrűséget is

befolyásolta ($R^2 = 7,6\%$). Az utolsó szártaghossz, valamint a kalászkaszám (16%), a szem/kalászka arány (15%), a kalászsűrűség (12,8%) és a főkalász szemszáma (11%) között is statisztikailag igazolható nagyságú volt a determinációs koefficiens értéke. Emellett ez utóbbi tulajdonság kisebb mértékben még az átlagos szemszámmal ($R^2 = 8\%$) és a főkalász szemsúlyával is ($R^2 = 7,2\%$) korrelált.

6. táblázat. A különböző egyedfejlődési fázisok és morfológiai paraméterek, illetve a terméskomponensek közötti kapcsolatrendszer a vizsgált 188 búza genotípusok évjáratok és vetésidők főátlagában kifejezett tulajdonságmátrixában

Tulajdonság	Jellegek közötti szimpla regresszió (R ²)													Többszörös regressziós érték (R ²)
	SG	Z30	Z31	Z31-Z30	Z49	Z49-Z31	Z59	Z59-Z49	ZSE	ZSE-Z59	LSE	LIN	EAL	
Évjáratok és vetésidők főátlagában														
SPIK	3,3*	5**	-	11***	11,6***	18,3***	13,4***	11***	24***	6***	27***	16***	13,2***	36,8***
DENS	3,7**	-	-	5,5***	-	-	-	-	4,4**	10,6***	7,6***	12,8***	64***	71,4***
MS	21,6***	9***	7,7***	2*	5,9***	3*	8,3***	13,2***	2,9*	5,6***	-	11***	3,7**	33,6***
SSP	17,3***	-	-	-	-	-	-	2,3*	-	-	3,3*	15***	-	26,6***
MSW	9,1***	-	-	-	-	-	-	9,3***	-	9,3***	-	7,2***	8***	33,6***
MET	-	13***	9,6***	4,6**	4,7**	-	3,4*	-	6***	-	-	-	3*	24,2***
RT	-	-	-	-	2*	-	2,2*	-	-	3,2*	-	3*	-	7,8**
AS	12***	8***	8***	-	7,7***	5**	9,4***	9,3***	2,3*	9,8***	-	8***	3*	27,0***
AET	-	15,4***	11,8***	5,1**	6,8***	2,6*	5,4***	-	7,9***	-	2,2*	-	2,6*	23,7***
GY	2,8*	-	-	-	-	-	-	2,4*	-	3,2*	-	-	6,3***	20,8***

*P≤0,05; **P≤0,01; ***P≤0,001

Megjegyzés:

AET: átlagos ezerszemtömeg

AS: átlagos szemszám/kalász arány

DENS: kalászkasütőség

EAL: főkálász hossza

GY: szentermés

LIN: utolsó szártag hossza

LSE: intenzív szárnövekedés intervalluma

MET: főkálász ezerszemtömege

MS: főkálász szemszáma

MSW: főkálász szemsúlya

RT: produktív oldalhajtások száma

SG: intenzív szárnövekedés sebessége

SPIK: a főkálász kalászkaszáma

SSP: szem/kalászkaszka arány

Z30: intenzív szárnövekedés kezdete

Z31: az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

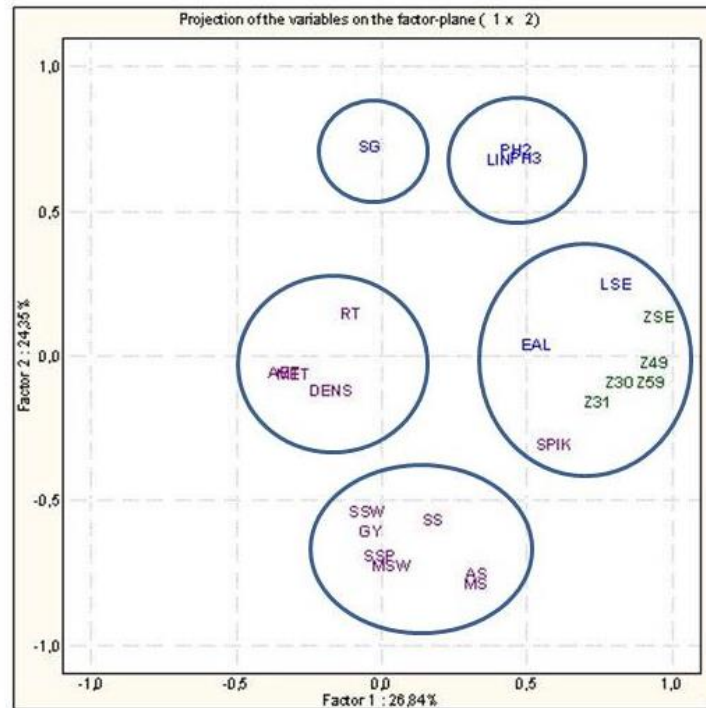
Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

ZSE: intenzív szárnövekedés vége

A tulajdonságok közötti összefüggést főkomponens analízissel (PCA) is tanulmányoztuk. Az első hat faktor sajátértéke volt nagyobb egynél, amelyek együttesen a teljes variancia 91%-át magyarázták (16. melléklet /M16/). Az első faktor (a teljes variancia 26,8%-a) a legerősebben az egyedfejlődési fázisokkal (az r érték 0,74 és 0,95 között változott), a morfológiai komponensek közül pedig az intenzív szárnövekedési fázissal (LSE) állt összefüggésben ($r = 0,80$). A második faktor a főkalász szemszámmal (MS; $r = -0,82$), az átlagos szemszámmal (AS; $r = -0,79$), a szem/kalászká (SSP; $r = -0,73$) és a főkalász szemsúlyával (MSW; $r = -0,76$) korrelált. A főkalász ezerszemtömege (MET) az átlagos ezerszemtömeg (AET), a mellékkalászok szemsúlya (SSW) és a szemtermés (GY) a harmadik faktorról ($r = -0,70$ és $-0,71$ között), míg a produktív oldalhajtások száma (RT) és a mellékkalászok szemszáma (SS) a negyedik faktorról ($r = -0,82$ és $r = -0,70$) függött össze legszorosabban. A hatodik faktor a kalászsűrűséggel (DENS) mutatott szoros összefüggést ($r = -0,71$).

A faktor-változó korrelációk mintázata alapján a tulajdonságok 5 főbb csoportját azonosítottuk (20. ábra). Szoros összefüggés állt fenn a növénymagasság (PH2), az utolsó szártaghossz (LIN) és az intenzív szárnövekedés sebessége (SG) között. Csoportjuk viszonylag függetlennek bizonyult az összes többitől. Az egyedfejlődési fázisok egymással alkottak csoportot és ebbe a csoportba sorolódott az intenzív szárnövekedés hossza (LSE), a kaláshossz (EAL), valamint a kaláskaszám (SPIK) jelezve, hogy a nagyobb hőösszeget összegyűjtő egyedfejlődési mintázattal jellemezhető búza genotípusok hosszabb kalászt és több kaláskát fejlesztettek. Ezzel a csoporttal szemben, az 1-es főkomponens változó tengelyének negatív oldalán helyezkedett el a kalászsűrűséget (DENS), ezerszem tömeget (AET, MET) és a produktív oldalhajtást (RT) magába foglaló csoport, ami alapján feltételezhető volt, hogy martonvásári körülmények között a későbbi, hosszú kalászú, nagy kaláskaszámú búza típusok többsége kisebb tömegű szemtermést (caryopsis) fejlesztettek. E két csoporttól független volt a szemszámokat (MS, SS és AS, illetve SSP) szemsúlyokat (MSW, SSW) magába foglaló csoport, mely a szemtermést (GY) is tartalmazta, amely az egyedülálló szárnövekedés sebessége (SG) tulajdonsággal és a vizsgált növénymagassági (PH2, PH3), illetve az utolsó szártaghosszt (LIN) magába foglaló csoporttal állt vertikálisan szemben. Ennek alapján a szemszámokat, a szemsúlyokat leginkább az intenzív szárnövekedés sebessége és az egyedfejlődés egyéb morfológiai paraméterei (növénymagasság és utolsó szártaghossz)

befolyásolta. Az ellentétes elhelyezkedés e két csoport közti negatív összefüggésre utal.



20. ábra. A különböző egyedfejlődési fázisok és morfológiai tulajdonságok, továbbá a terméskomponensek főkomponens-elemzése során kimutatott kapcsolatrendszere a három vizsgálati év és a két vetésidő átlagából képzett tulajdonságmátrix alapján (Martonvásár, 2013-2015).

Megjegyzés:

AET: átlagos ezerszemtömeg
AS: átlagos szemszám/kalász arány
DENS: kalászkasűrűség
EAL: főkalász hossza
GY: szemtermés
LIN: utolsó szártag hossza
LSE: intenzív szárnövekedés intervalluma
MET: főkalász ezerszemtömege
MS: főkalász szemszáma
MSW: főkalász szemsúlya
PH2: növénymagasság /a főhajtás alapi részétől a főkalász alapi részéig mérve/

PH3: növénymagasság /a főhajtás alapi részétől a főkalász csúcsáig mérve/
RT: produktív oldalhajtások száma
SG: intenzív szárnövekedés sebessége
SPIK: a főkalász kalászkaszáma
SS: mellékkalászok szemszáma
SSP: szem/kalászkaszka arány
SSW: mellékkalászok szemsúlya
Z30: intenzív szárnövekedés kezdete
Z31: az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél
Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el
Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből
ZSE: intenzív szárnövekedés vége

4.2.5. A fenotípusos eredmények megvitatása

A búza egyedfejlődési fázisai kezdetének és hosszának részletes fiziológiai és genetikai ismerete, illetve a terméskomponensekre kifejtett kapcsolatrendszer feltérképezése hozzásegítheti a nemesítőket ahhoz, hogy a nappalhossz-érzékenység és a vernalizációs igény változtatásával befolyásolni tudják az egyes genotípusok vegetatív és generatív életszakaszainak hosszát, amivel a nemesítési programokban lehetőség nyílna olyan új fajták létrehozására, amelyek adaptációja sikeresebb lehet a jövő változó környezeti körülményeihez.

Eredményeink alátámasztották, hogy a genotípus szinte az összes vizsgált tulajdonságot szignifikánsan meghatározta; a környezeti hatásokhoz viszonyított aránya a morfológiai paraméterek és a terméskomponensek esetében volt különösen jelentős. Ez alól csak a produktív oldalhajítás szám és ezáltal a szemtermés jelentett kivételt, ami nagymértékben a produktív oldalhajítás szántóföldi körülmények között történő pontos meghatározásának bizonytalanságaira és így a nagyobb hibalehetőségre vezethető vissza. Mivel a kísérleteket mindhárom évben (2013-2015) ugyanabban a tenyészertben állítottuk be, a genotípus mellett két környezeti faktor hatását elemezhettük részletesebben. E két környezeti tényező közül az évjáratnak általánosságban nagyobb hatása volt a vizsgált tulajdonságok többségére, mint a vetésidőnek. Az évjárat kiemelkedő jelentőséggel befolyásolta az egyedfejlődés késői fázisait, de fontos tényező volt a növénymagasság különböző paramétereinek kialakításában, valamint a kalászkaszám meghatározásában is. A vetésidő az egyedfejlődésnek az intenzív szárnövekedést megelőző, korai fázisaira volt statisztikailag igazolható hatással, de emellett több terméskomponenssel is bizonyíthatóan összefüggött. E terméskomponensek közül a kalászkánkénti, valamint a mellékkalásonkénti szemszám, és ennek következtében a szemtermés variált a legnagyobb mértékben a vetésidő változtatására.

Számos tanulmány foglalkozik az egyes egyedfejlődési fázisok hosszának és bekövetkezésük idejének a terméskomponensekre kifejtett hatásaival a nappalhossz és a hőmérséklet vonatkozásában (González et al. 2002, 2003a, 2005; Whitechurch et al. 2007). Ezzel szemben csak kevés információ áll rendelkezésünkre, hogy a szántóföldi vetésidő kísérletekben a búza vernalizációs igényének teljes telítődését követően a környezeti tényezők (nappalhossz és hőmérséklet) és az egyes terméskomponensek között milyen lehetséges összefüggések állhatnak fent. Eredményeink alapján megállapítható, hogy az eltérő vetésidők a vizsgált genotípusok növekedési dinamikájában, egyedfejlődési és terméskomponens mintázataiban jelentős különbségeket okoztak. Mivel a termés kialakulása végső soron a növény által megtermelt asszimiláták mennyiségétől és annak a növény különböző részei között történő eloszlásától függ, érthető módon a különböző fejlődési fázisok hossza és egymáshoz viszonyított aránya meghatározó az egyes terméskomponensek szempontjából (Slafer et al. 1996; Araus et al. 2002).

Eredményeink is jól szemléltetik ezeket az összefüggéseket. Jelentős különbség mutatkozott a vegetatív fázis hosszában, amelyet közvetve a vetéstől az első szárcsomó megjelenéséig eltelt idő napokban kifejezett értékével, a kumulatív,

illetve az effektív hőösszeggel is jellemeztünk (Tottman és Makepeace 1979; Bogard et al. 2015). E fázis napokban és kumulatív hőösszegben megállapított tendenciái a két vetésidő kísérlet között hasonlóságot mutattak, viszont az effektív hőösszeg értékeiben a két vetésidő között fordított arányosság volt megfigyelhető (17. melléklet /M17/). Ez a megállapítás rávilágít arra a fontos tényre, hogy a vernalizációs időszak alatti magas átlaghőmérsékleti értékek mellett a növények mindaddig nem képesek a generatív fázisba lépni, amíg nem telítődött a vernalizációs igényük, vagy a nappalhossz szempontjából nem induktív a környezet.

Tehát az általunk alkalmazott effektív hőösszeg értékeknek az első vetésidő kísérletekben mért alacsonyabb értékei nem jelentik azt, hogy a vizsgált genotípusok rövidebb vegetatív fázissal rendelkeztek. A vegetatív fázis a normál vetésidőben volt a leghosszabb, jelentős bokrosodást eredményezve, amelynek nagy aránya a későbbiekben produktívnak bizonyult. Ezzel szemben a vegetatív fázis a késői vetésben jelentősen lerövidült, mivel a növények a vetést követően hamarabb kerültek induktív környezetbe. Ez viszonylag gyorsabb szárba induláshoz vezetett, amivel párhuzamosan a bokrosodás és ennek következtében a produktív oldalhajtások száma is jelentős mértékben lecsökkent.

A korai egyedfejlődési fázisok közül az intenzív szárnövekedés sebessége (SG) a főkalász szemszámára, a Z30 és Z31 fázisok pedig az átlagos ezerszemtömegre fejtettek ki jelentős fenotípusos hatást. A kései egyedfejlődési fázisok hossza kisebb mértékben, de szignifikáns összefüggést mutatott a kalászkánkénti szemszámmal. Számos vizsgálati eredmény alátámasztja, hogy búzában a kalászdifferenciálódás idején a terminális kalászkák kialakulásával befejeződik a további kalászkák kialakulása, azaz determinálódik a lehetséges maximális kalászkaszám, míg a kalászkákon belül a virágok számánál nem figyelhető meg ilyen típusú determináció (Kirby 1988; Miralles et al. 1998; González et al. 2003b, 2005). A kalászkánkénti végleges virágszám az intenzív szárnövekedés idején alakul ki, amit a környezet és a növény állapotától függő asszimiláta mennyiség befolyásol. Ezt követően a kialakult virágok megtermékenyülési viszonyai határozzák meg a kalászkánkénti szemszámot (Miralles et al. 2000; González et al. 2003a, 2005). Korábbi kutatások eredményeként szoros korrelációt mutattak ki a kalászsűrűséggel is (Schuler et al. 1994), amelyet az általunk kapott eredmények is alátámasztanak. Szoros összefüggés volt az intenzív szárnövekedés sebessége és a főkalász szemszáma között is. Megállapítottuk, hogy míg a korai egyedfejlődési fázisok (Z30 és Z31) az ezerszemtömeg értékekkel álltak szoros

összefüggésben, addig a késeiek (Z49, Z59 és ZSE) a kalászkaszámra fejtek ki gyengébb, de szignifikáns hatást.

4.3. Asszociációs elemzés

Mivel a genotípus a legtöbb tulajdonságban meghatározó szerepet játszott, és rendelkezésünkre állt a 188 búzafajtára létrehozott viszonylag részletes LD markertérkép, valamint a fajták hat környezetben összegyűjtött fenotípusos adatmátrixa (3 évjárat \times 2 vetésidő \times 23 tulajdonság), így lehetőség nyílt a tulajdonságok genetikai komponenseinek meghatározására a teljes genomra kiterjedő tulajdonság-marker asszociációs elemzések révén (GWAS). A teljes adatmátrixon összesen 1374 QTL hatást (egyedi marker – tulajdonság kapcsolat) mutattunk ki, amely legalább egy környezetben szignifikánsnak bizonyult (7. táblázat). Ez tulajdonságonként átlagosan 60 QTL-t jelentett, 21 (SSW) és 123 (PH2, PH3) közötti intervallummal. Az összes QTL hatásnak azonban csak 13,4%-a (184 QTL) volt 3 vagy annál több környezetben kimutatható és csak 35 olyan QTL volt (1,5%), amely mindegyik környezetben megjelent. Ezek a QTL-ek többségükben a növénymagasság különböző paramétereire (PH2, PH3, LIN, SG) és a késői egyedfejlődési fázisokhoz voltak köthetők (Z49, Z59). A QTL \times környezet kölcsönhatás elemzése során megállapítottuk, hogy az ismétlődő QTL-ek 6,9 – 6,9%-a állt összefüggésben vagy az évjáráttal (adott évjáratra jellemző a vetésidőtől függetlenül) vagy a vetésidővel (adott vetésidőre jellemző az évjáráttól függetlenül). A legtöbb évjárat függő QTL hatást a Z59 fázisnál (7), míg a legnagyobb számú vetésidő függőt az AS esetében tapasztaltuk (9).

7. táblázat. A vizsgált tulajdonságokhoz kapcsolt QTL hatások csoportosítása három évjárat és két vetésidő adatai alapján (Martonvásár, 2013-2015, normál és késői vetésidő)

Tulajdonság	Σ = QTL hatások	Σ = kromoszóma-régiók	Σ = egy környezetben kimutatott QTL hatások	$\Sigma \leq 3$ környezetben kimutatott QTL hatások	Σ = összes környezetben kimutatott QTL hatások	Σ = évjárat függő QTL hatások	Σ = vetésidő függő QTL hatások
Z30	36	26	19	2	0	3	1
Z31	55	30	19	6	0	4	2
Z49	87	31	13	16	3	2	1
Z59	77	30	8	12	4	7	2
ZSE	90	38	17	15	2	3	5
PH2	123	27	1	25	7	1	2
PH3	123	24	1	24	8	2	0
LIN	120	28	2	23	6	3	2
EAL	52	27	16	6	1	0	4
SG	93	35	9	17	3	3	2
LSE	63	36	19	8	0	4	2
DENS	35	21	13	3	0	1	3
SPIK	38	24	18	3	1	2	0
MET	46	25	14	6	0	1	1
MS	49	34	23	2	0	3	3
MSW	54	35	25	6	0	1	2
SS	25	19	14	0	0	0	2
SSP	44	30	21	3	0	2	2
SSW	21	18	15	0	0	1	1
AS	60	38	18	2	0	3	9
AET	39	22	9	4	0	5	3
RT	22	20	18	0	0	0	0
GY	22	18	15	1	0	0	2

Megjegyzés:

AET: átlagos ezerszemtömeg

AS: átlagos szemszám/kalász arány

DENS: kalászkasűrűség

EAL: főkálász hossza

GY: szemtermés

LIN: utolsó szártag hossza

LSE: intenzív szárnövekedés intervalluma

MET: főkálász ezerszemtömege

MS: főkálász szemszáma

MSW: főkálász szemsúlya

PH2: növénymagasság /a főhajtás alapi részétől a főkálász alapi részéig mérve/

PH3: növénymagasság /a főhajtás alapi részétől a főkálász csúcsáig mérve/

RT: produktív oldalhajtások száma

SG: intenzív szárnövekedés sebessége

SPIK: a főkálász kalászkaszáma

SS: mellékkálászok szemszáma

SSP: szem/kalászkaszka arány

SSW: mellékkálászok szemsúlya

Z30: intenzív szárnövekedés kezdete

Z31: az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

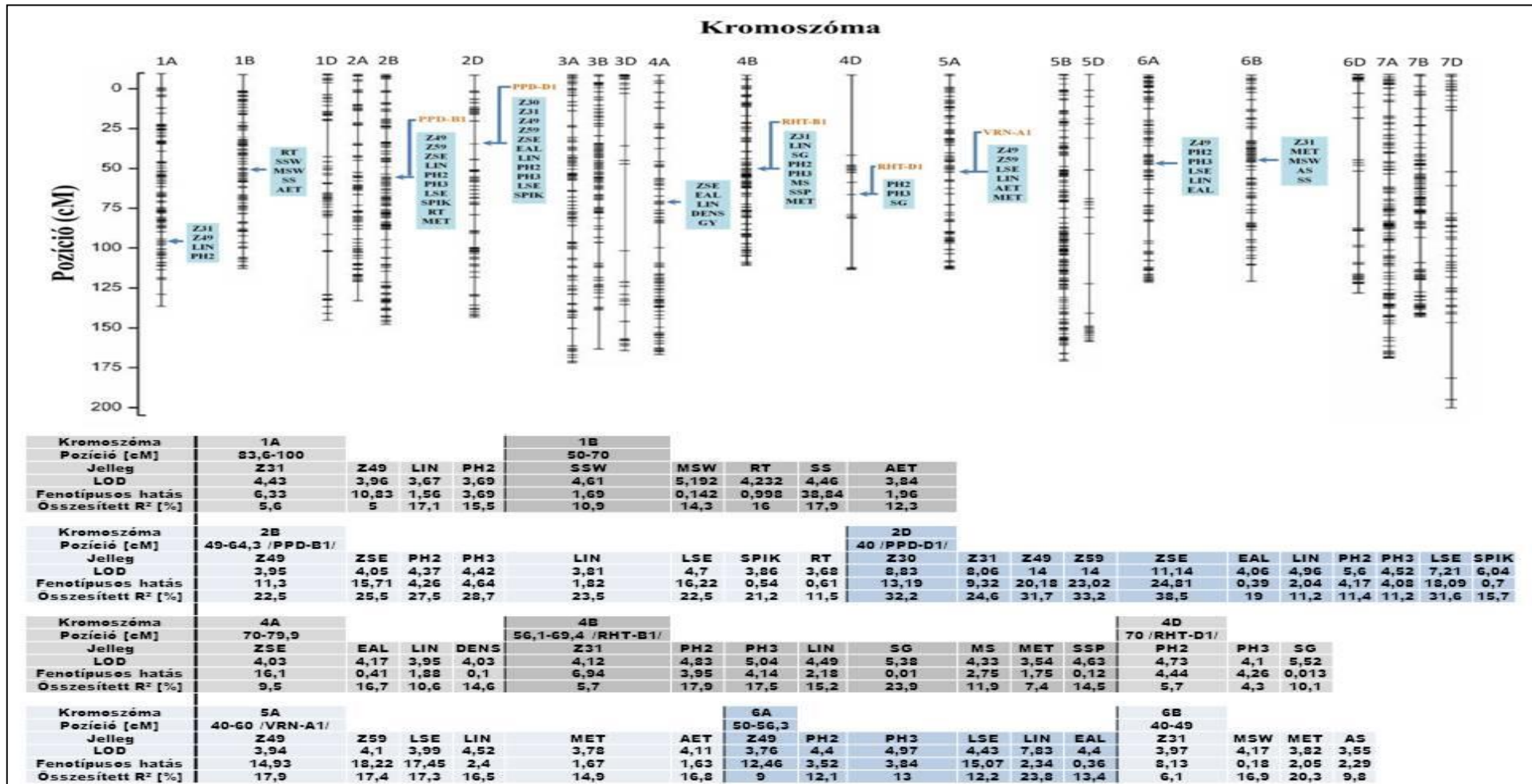
Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

ZSE: intenzív szárnövekedés vége

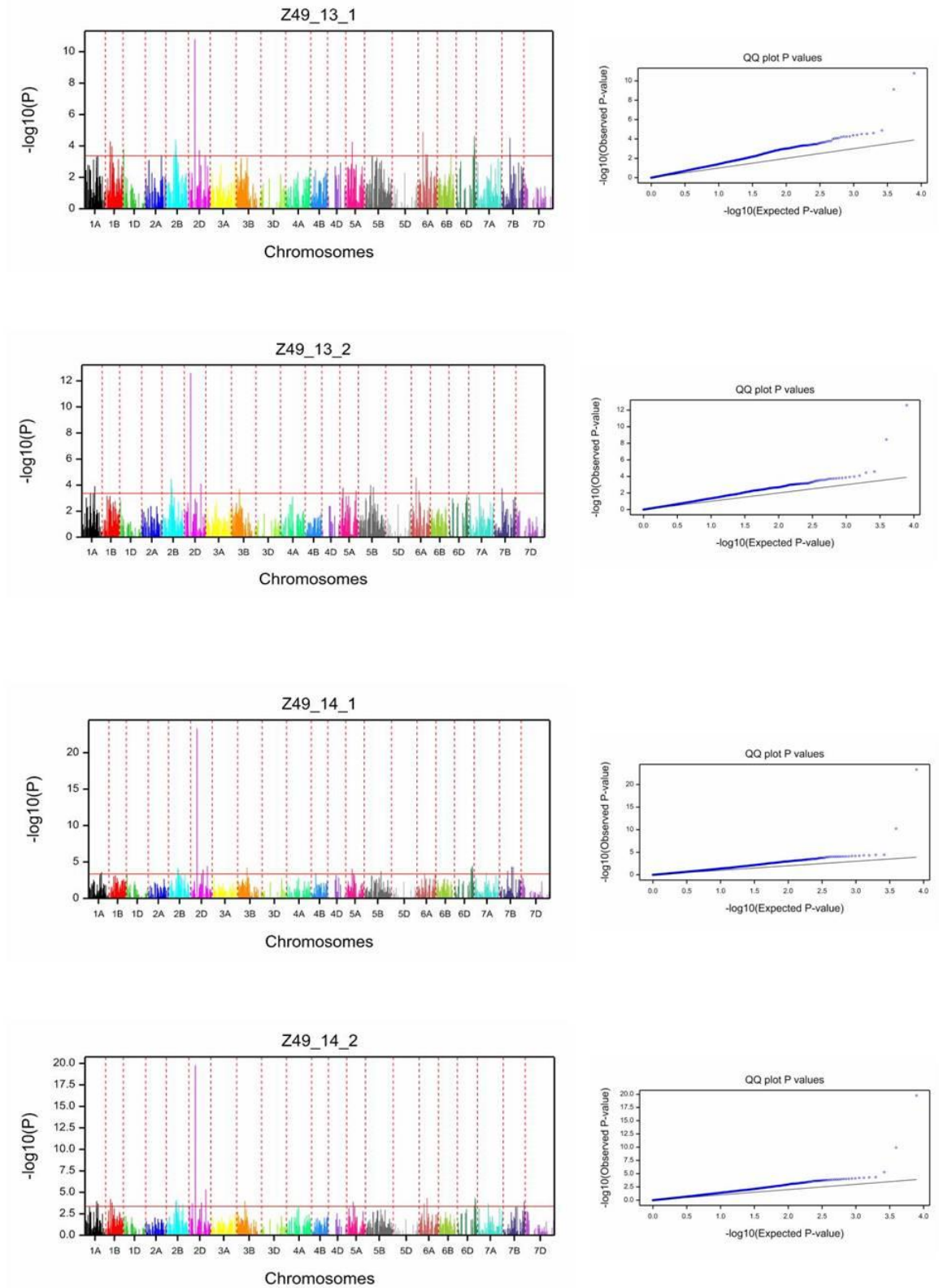
Az asszociációs vizsgálatok eredményei alapján megállapítható, hogy szinte az összes kromoszómán azonosítottunk QTL hatást. Egy-egy szignifikáns kromoszómarégió gyakran több tulajdonság meghatározásában is szerepet játszott. A legjelentősebb kromoszómarégiókat a 21. ábrán foglaltuk össze. A tulajdonságok ábrán feltüntetett LOD és R^2 értékei a szignifikáns egyedi környezeti hatások összevonásával az átlagértékekre vonatkoznak, az értelmezés megkönnyítése érdekében. Az 1A kromoszómán a legerősebb QTL hatások az utolsó szártaghosszal (LIN) és a kalász aljág mért növénymagassággal (PH2) hozhatók összefüggésbe, amelyek a fenotípusos variancia 17 és 15,5%-át magyarázták meg. Az 1B kromoszómán négy terméskomponenst meghatározó QTL-t mutattunk ki, 10% fölötti összesített R^2 értékekkel. A 2B és 2D kromoszómákon közvetlenül a *PPD-B1* és a *PPD-D1* génekhez köthető QTL-eket mutattunk ki, amelyek főként egyedfejlődési és morfológiai tulajdonságokat meghatározó jellegekkel álltak szoros kapcsolatban. A két gén által szignifikáns szinten meghatározott egyedfejlődési fázisok LOD mérőszámai 7 fölötti értékekűek voltak, amit a Z49 egyedfejlődési fázis „Manhattan

plots” és „Q-Q plots” legjobb modell szerinti ábrázolásával szemléltetjük (22. ábra). A 4B és a 4D kromoszómákon az *RHT-B1* és *RHT-D1* gének génspecifikus markereihez kapcsolódtak szignifikáns szintű QTL csúcsok, amelyek a növénymagassággal, a kalászhosszal, a szárnövekedés intenzitásával, a főkalász szemszámával, és ezerszemtömegével, valamint a szem/kalászká jellegekkel álltak összefüggésben, a fenotípusos variancia 4,3%-át, illetve 23,9%-át magyarázva. Az *RHT-D1* gén kisebb fenotípusos hatást fejtett ki a növénymagassági jellegekre, mint az *RHT-B1* gén. Az 5A kromoszómán a *VRN-A1* gén körüli régióval mutattunk ki szoros kapcsolatot, ahol mind az egyedfejlődési (Z49, Z59) és morfológiai (LSE, LIN), mind a terméskomponensek (MET, AET) QTL csúcsait azonosítottuk, amelyek összesített R^2 értékei 14,9% és 17,9% között alakultak. A 6A kromoszóma esetében szinte az összes általunk vizsgált morfológiai tulajdonsággal szignifikáns szintű QTL hatásokat bizonyítottunk, amelyek összesített fenotípusos varianciája 12,1% és 23,8% között volt. A 6B kromoszómán az általunk kimutatott szignifikáns QTL hatások közül a főkalász szemsúlyát (MSW) és a főkalász ezerszemtömegét (MET) részben meghatározó genetikai komponensek emelhetők ki, melyek a fenotípusos variancia 16,9%-át, illetve 20,3%-át magyarázták

A 18. mellékletben (M18) mutatjuk be a fontosabb morfológiai és terméskomponens GWAS eredményeinek „Manhattan plots” és „Q-Q plots” legjobb modell szerinti ábrázolását. Az AET és az AS tulajdonságok esetében az 1B, az 5A és a 6B kromoszómákon figyelhető meg szignifikáns szintű QTL hatás mindhárom vizsgálati év, illetve mindkét vetésidő vonatkozásában. Az EAL és a LIN pedig a 2B, a 2D, a 4A és a 6A kromoszómákkal mutattak szorosabb kapcsolatot.

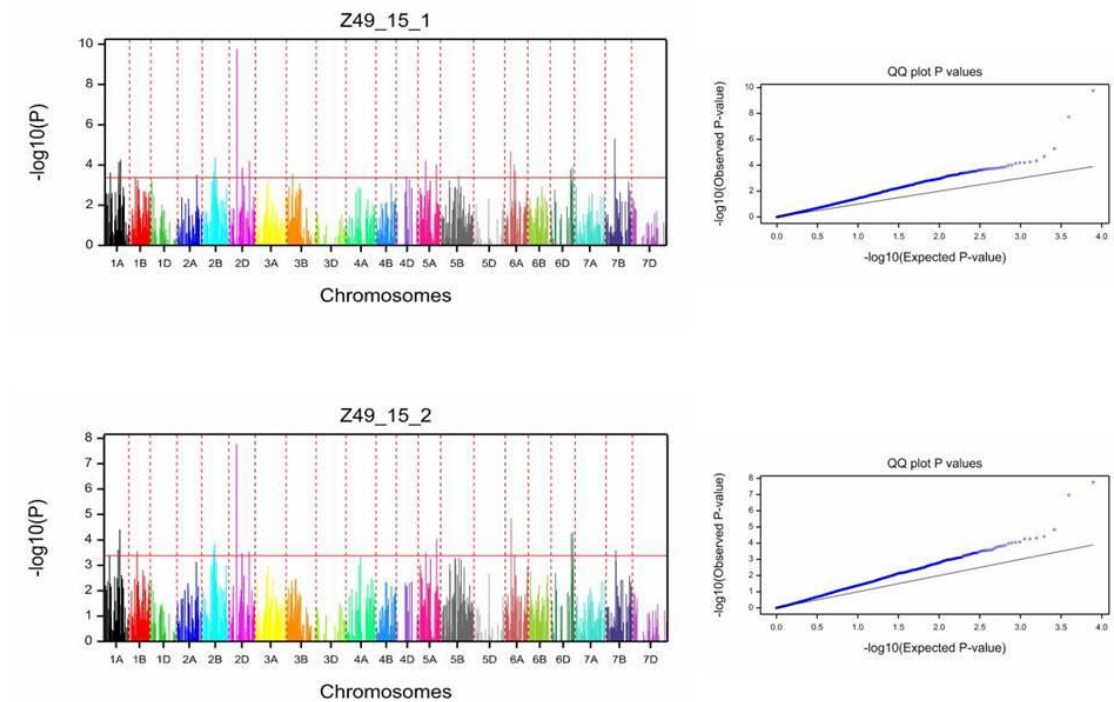


21. ábra. A főbb QTL-ek kromoszómális elhelyezkedése.



22. ábra. A Z49 egyedfejlődési fázis GWAS eredményeinek „Manhattan plots” és „Q-Q plots” legjobb modell szerinti ábrázolása az egyedi környezetekben (Martonvásár 2013-2015).

22. ábra. Folytatás az előző oldalról



22. ábra. A Z49 egyedfejlődési fázis GWAS eredményeinek „Manhattan plots” és „Q-Q plots” legjobb modell szerinti ábrázolása az egyedi környezetekben (Martonvásár 2013-2015).

A GWAS elemzéssel több kromoszómaregiót sikerült azonosítanunk, amelyek szerepet játszanak az egyedfejlődési fázisok, morfológiai tulajdonságok és termés-komponensek gyakran átfedő szabályozásában. Ezekkel az elemzésekkel öt, már ismert egyedfejlődési gént is azonosítottunk, mint szignifikáns tényezőt, alátámasztva a GWAS alkalmazhatóságát. Ez az öt gén a *PPD-B1* (2B), *PPD-D1* (2D) nappalhossz-érzékenységi gének, az *RHT-B1* (4B) és *RHT-D1* (4D) törpeségi gének, valamint a *VRN-A1* (5A) vernalizációs igény génje, amelyek esetében a fajtareakciókat is részletesebben elemeztük. Az analízis következő fázisában az egyes génekre specifikus részadat-mátrixokat vontuk főkomponens-elemzésbe. Minden egyes mátrix a vizsgált gént tartalmazó kromoszómaregió szignifikáns markereit, és a régióban kimutatott szignifikáns tulajdonságok átlagait tartalmazta (23. ábra). A *PPD-B1*, a *PPD-D1*, az *RHT-B1* és a *VRN-A1* gének esetében a főkomponens analízis első két faktorának sajátértéke volt nagyobb egynél és együttesen a teljes variancia 72,6%-át, illetve 79%-át magyarázták. Ezen belül az első faktor a teljes variancia 47,5% - 57%-át támasztotta alá. A *PPD-B1* gén esetében az első faktor a legerősebb korrelációt a ZSE jelleggel mutatta ($r = 0,91$). A második

faktor a LIN-nel korrelált a legnagyobb mértékben ($r = 0,66$). A *PPD-D1* génnél az első faktor szintén a ZSE-vel mutatott szoros korrelációt ($r = -0,95$), a második a növénymagasságot meghatározó tulajdonságokkal ($r = 0,71$). Az *RHT-B1* gén esetében az első faktor a két növénymagassággal volt szoros kapcsolatban ($r = 0,92$), míg a második faktor a főkalász ezerszemtömegével ($r = -0,68$). Az *RHT-D1* génnél csupán egy faktor értéke volt egynél nagyobb, így ezt a gént kihagytuk az elemzésből. A *VRN-A1* gén esetében az első faktor a legerősebb korrelációt a Z49 és a Z59 fejlettségi stádium bekövetkezésének időpontjával mutatta ($r = 0,87$ és $r = 0,86$), míg a második faktor az ezerszemtömeggel (MET és AET) hozható szoros összefüggésbe ($r = -0,77$ és $r = -0,76$).

A 2B kromoszómán található *PPD-B1* génhez kapcsolt molekuláris marker mintázat alapján elvégzett főkomponens-elemzés szerint a vizsgált genotípusok körében két csoport különíthető el egymástól és a búzafajták döntő többségét jelentő, az origo közelében elhelyezkedő csoportjától (23/a. ábra). Az első csoportban korai kalászosulású, főként kínai nemesítési anyagok szerepeltek, míg a másodikban késői kalászosulású és hosszabb szárnövekedési periódussal rendelkező, többnyire Nyugat- és Közép-Európa nyugati régiójából származó fajták találhatóak. A 23/a. ábrán feltüntetjük azon tulajdonságok átlagértékeinek az egymáshoz viszonyított mintázatát, amelyek a GWAS elemzés szerint szignifikáns szinten kapcsolatba hozhatók a *PPD-B1* génnel. A két csoport, illetve a többi genotípus átlagértékei egymáshoz viszonyítva magas szinten szignifikáns eltérést mutattak ($P \leq 0,001$). Az első csoport ZSE, Z49, Z59 és LSE jellegeit meghatározó effektív hőösszeg átlagértékei 436, 294, 355 és 327, a második csoport ezen értékei 610, 467, 551 és 424, míg a többi genotípus átlagai 512, 375, 450 és 368 voltak. Az első csoport átlagos főkalász kalászkaszáma 19, a második csoporté 24, míg az origo közelében elhelyezkedő genotípusoké 22 volt.

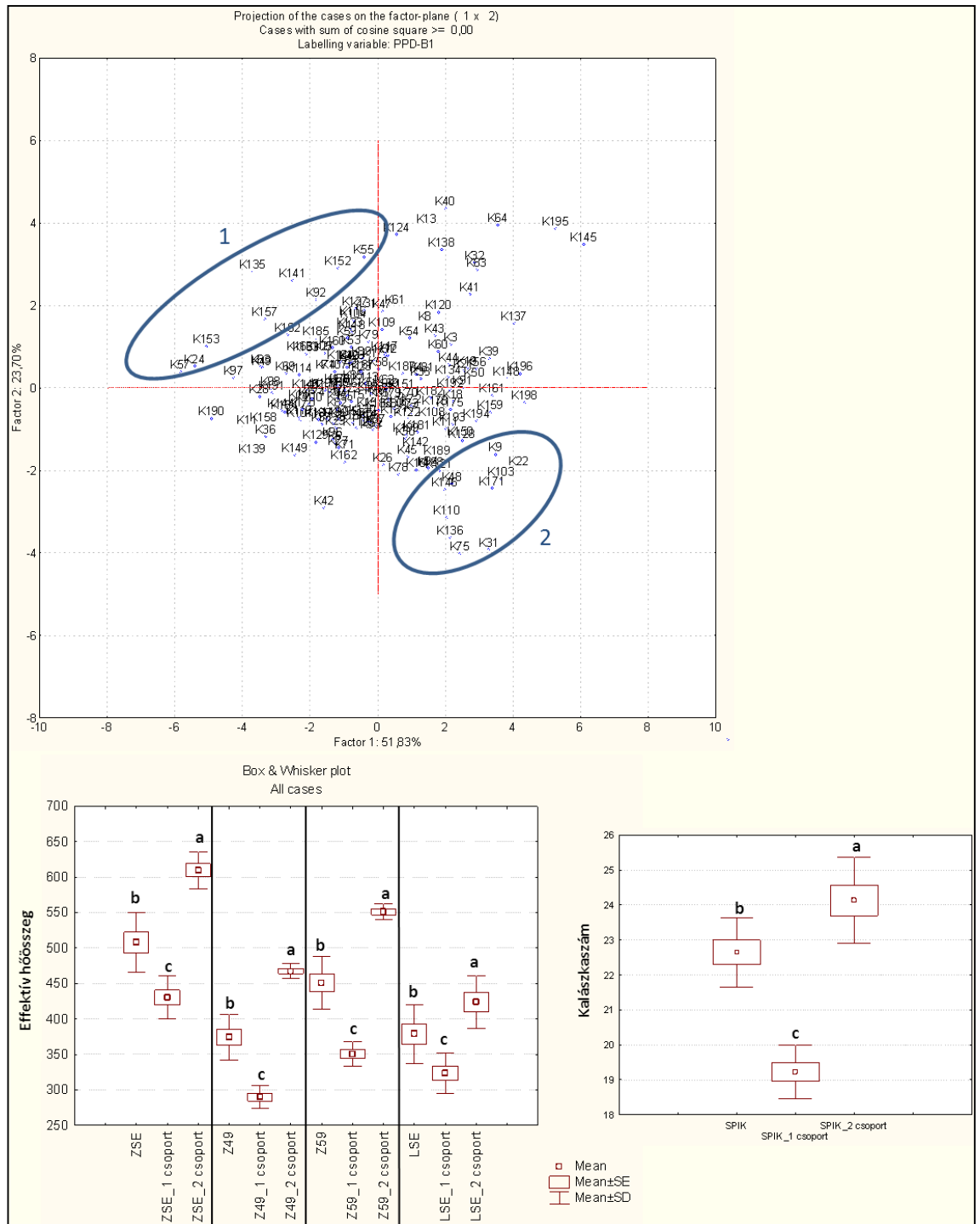
A *PPD-D1* gént végzett főkomponens-elemzés eredménye alapján szintén két csoportot tudunk elkülöníteni a fajták többségétől (23/b. ábra). Ugyanúgy, mint a *PPD-B1* gén esetében, az első csoport tagjai korai kalászosulási idővel és intenzív szárnövekedéssel rendelkeztek, míg a második csoportba tartozó genotípusok késői kalászosulásúak voltak lassabb szárnövekedéssel. Az első csoportba szinte kizárólag kínai nemesítési anyagok, a másodikba pedig Nyugat- és Közép Európa nyugati régiójára jellemző genotípusok tartoztak. Az első csoport Z30, Z31, Z49, Z59, ZSE és LSE jellegek átlagértékei 139, 126, 282, 347, 408 és 276, a második csoporté 236, 193, 462, 543, 600 és 398, míg a többi genotípus értékei 192, 165, 376, 449, 505 és

326 voltak. Az első csoport PH2 és PH3 átlagai 60 cm és 67 cm voltak, amelyek szignifikáns szinten ($P \leq 0,01$) különböztek a második csoport (74 cm és 83 cm), illetve a többi genotípus átlagértékeitől (74 cm és 82 cm; $P \leq 0,01$). Hasonlóképpen alakult az utolsó szártaghossz (LIN) is. Az első csoport LIN átlagértéke 21 cm volt, és szignifikáns szinten ($P \leq 0,001$) különbözött a második csoporttól (31 cm), illetve a többi minta átlagértékétől is (28 cm; $P \leq 0,001$). Az első csoport átlagos főkalász kalászkaszáma 20, a másodiké 25, míg a többi genotípusé 22 volt. A csoportok között e tulajdonság esetén is szignifikáns eltérést figyeltünk meg ($P \leq 0,01$ és $P \leq 0,001$).

Az *RHT-B1* génhez kapcsolódóan végzett főkomponens-elemzésben egy határozottan elkülöníthető csoport mutatkozott, amely e gén vad típusú alléljával hozható összefüggésbe (23/c. ábra). Ebbe a körbe a magas növésű, főként amerikai és kanadai genotípusok tartoztak. Az első csoportba tartozó genotípusok PH2, PH3 és LIN átlagértékei 99 cm, 109 cm és 41 cm voltak, míg a többi fajtaé és törzse 70 cm, 80 cm és 29 cm. Míg az első csoport SG és MS jellegeinek értékei 0,26 cm/Effektív hőösszeg és 43 szem volt, addig a maradék genotípusokéi 0,19 cm/EH és 55 szem volt. A két tulajdonság esetén a csoportok közötti eltérés $P \leq 0,001$ szinten szignifikánsnak bizonyult.

A *VRN-A1* génhez kapcsolt génspecifikus marker mintázata alapján a főkomponens-elemzés eredménye szerint egy csoportot tudtunk elkülöníteni, amely e gén recesszív alléljával állt szoros kapcsolatban. E csoport csaknem kizárólag kínai nemesítési anyagokat tartalmazott (23/d. ábra). Az első csoport Z49, Z59 és LSE átlagos effektív hőösszeg értékei 294, 374 és 306 volt, míg a többi mintáké 379, 469 és 362. Az első csoport LIN, MET és AET jellegek átlagértékei 24 cm, 55 g és 50 g, a többi genotípusé 30 cm, 44 g és 40 g volt. A csoportok közötti különbségek, valamennyi felsorolt tulajdonságesetén $P \leq 0,001$ szinten szignifikánsak voltak.

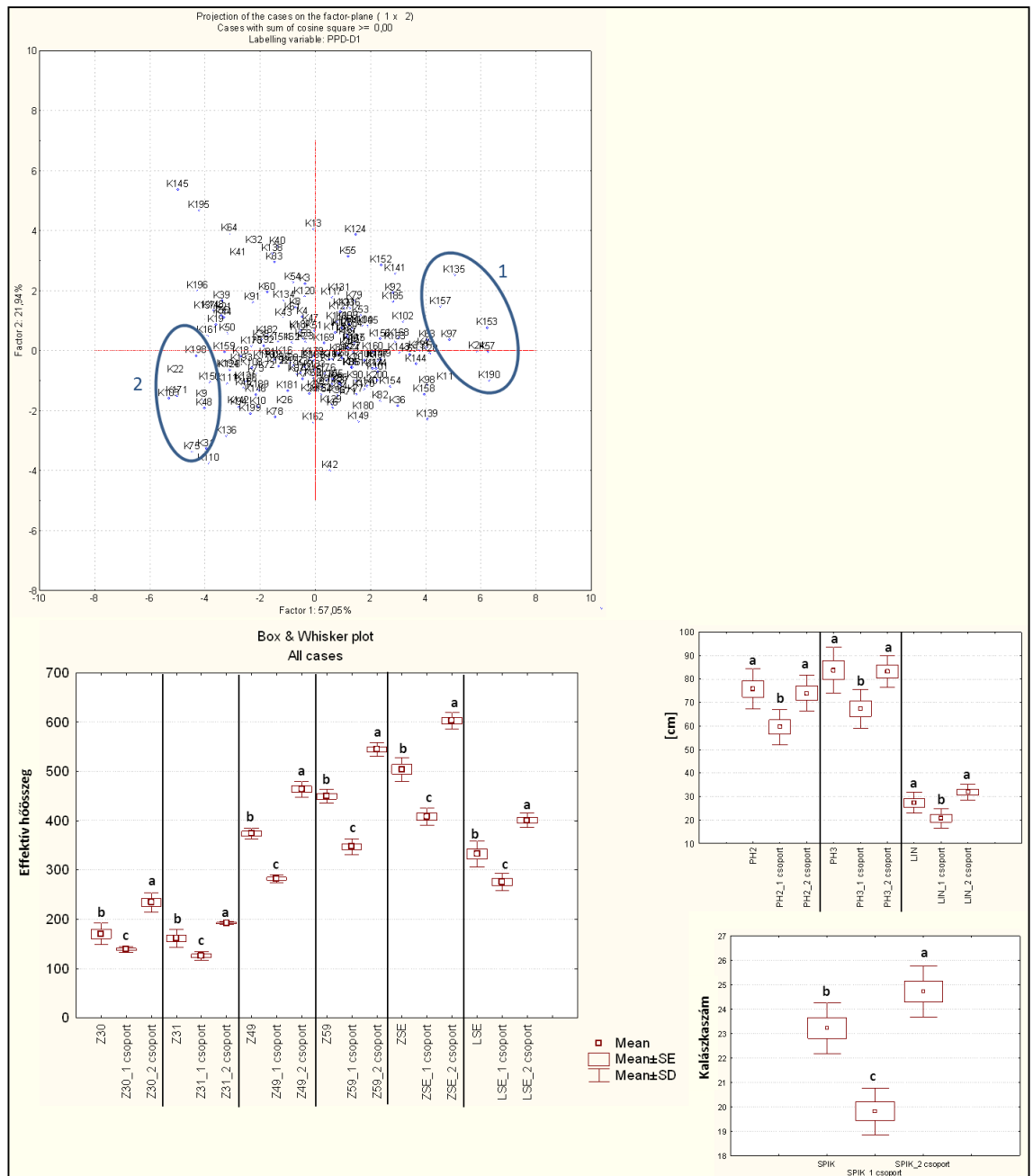
(a)



23. ábra. A vizsgált genotípusok főkomponens-elemzése során kimutatott kapcsolatrendszerek és a *PPD-B1* (a), a *PPD-D1* (b), az *RHT-B1* (c) és a *VRN-A1* (d) gének által meghatározott tulajdonságok szignifikáns QTL hatásai közötti összefüggések (Martonvásár, 2013-2015, normál és késői vetésidő).

23. ábra. Folytatás az előző oldalról

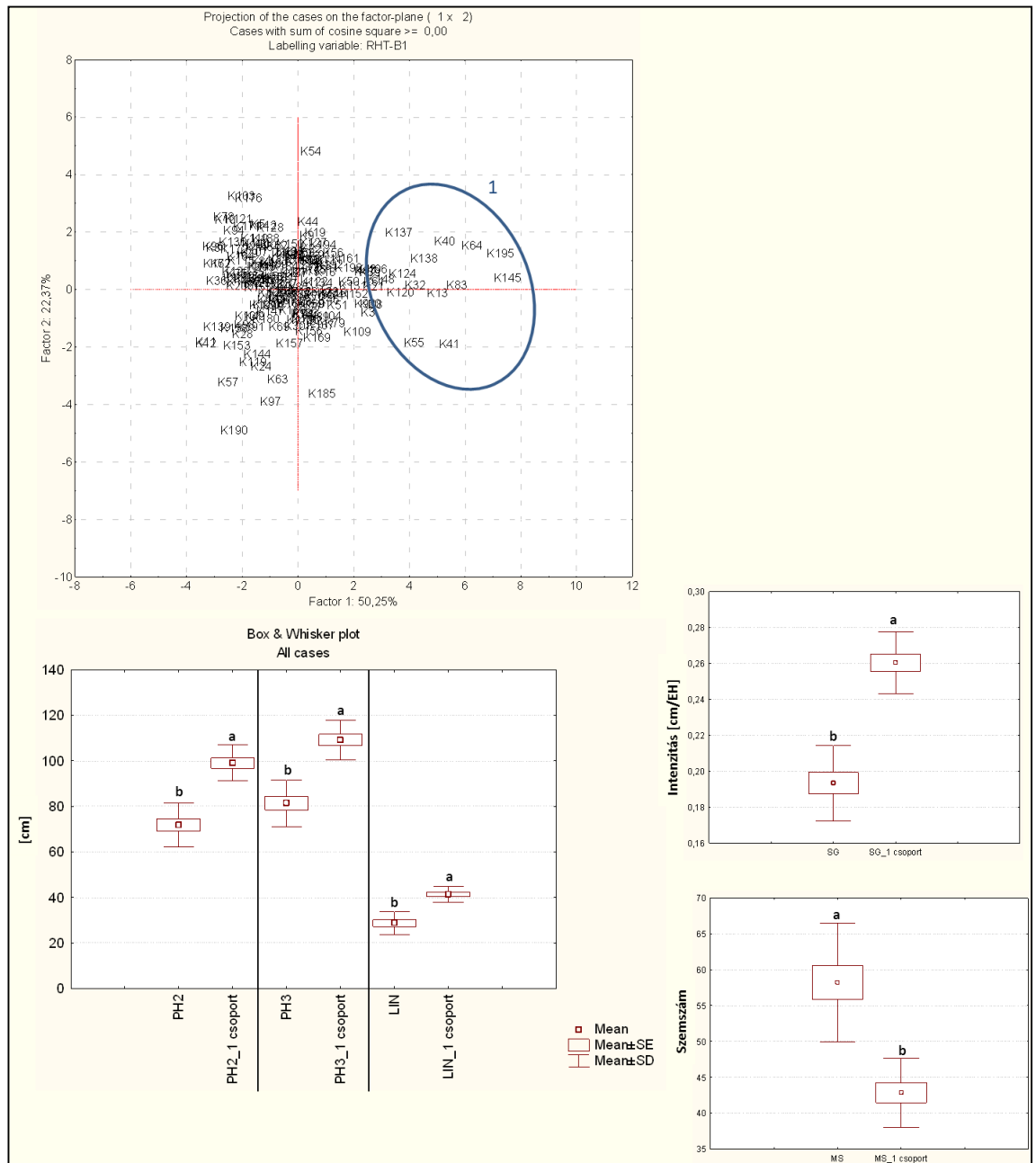
(b)



23. ábra. A vizsgált genotípusok főkomponens-elemzése során kimutatott kapcsolatrendszerek és a *PPD-B1* (a), a *PPD-D1* (b), az *RHT-B1* (c) és a *VRN-A1* (d) gének által meghatározott tulajdonságok szignifikáns QTL hatásai közötti összefüggések (Martonvásár, 2013-2015, normál és késői vetésidő).

23. ábra. Folytatás az előző oldalról

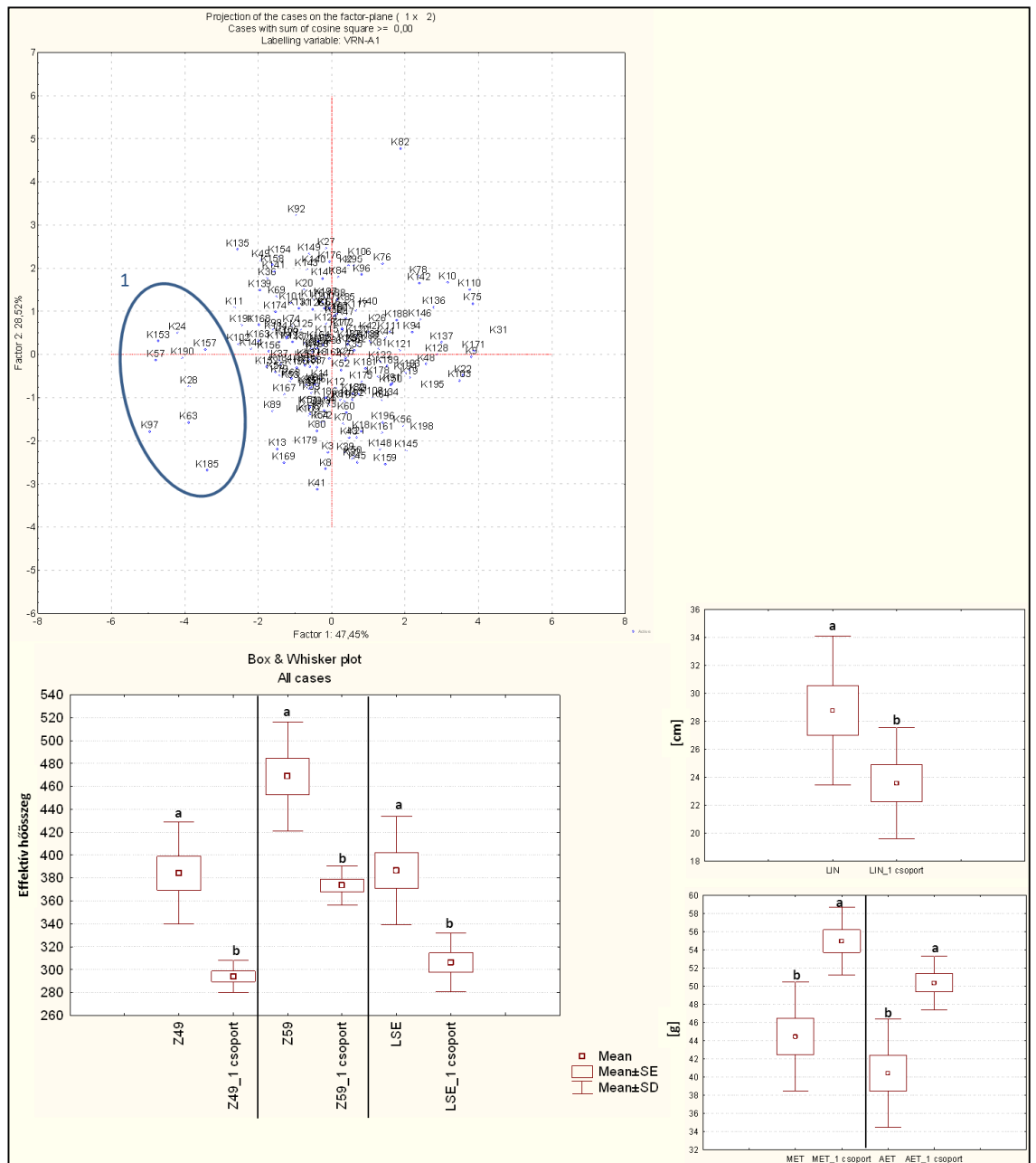
(c)



23. ábra. A vizsgált genotípusok főkomponens-elemzése során kimutatott kapcsolatrendszerek és a *PPD-B1* (a), a *PPD-D1* (b), az *RHT-B1* (c) és a *VRN-A1* (d) gének által meghatározott tulajdonságok szignifikáns QTL hatásai közötti összefüggések (Martonvásár, 2013-2015, normál és késői vetésidő).

23. ábra. Folytatás az előző oldalról

(d)



23. ábra. A vizsgált genotípusok főkomponens-elemzése során kimutatott kapcsolatrendszerek és a *PPD-B1* (a), a *PPD-D1* (b), az *RHT-B1* (c) és a *VRN-A1* (d) gének által meghatározott tulajdonságok szignifikáns QTL hatásai közötti összefüggések (Martonvásár, 2013-2015, normál és késői vetésidő).

4.4. A teljes genomot lefedő asszociációs elemzés eredményeinek megvitatása

A főbb egyedfejlődési fázisok és a vizsgált agronómiai jellegek is poligénes öröklődést mutatnak. Az egyes gének szabályozása ugyanakkor nagymértékben függ az adott genotípusban található alléltípusok megoszlási arányaitól, a környezeti faktorok hatásmechanizmusaitól, illetve e tényezők egymásra gyakorolt hatásaitól is (Collard et al. 2005). Ezek a komplex jellegek genetikai komponensei QTL-ek által meghatározhatók. Korábban már több olyan tanulmány született, amelyekben különböző agronómiai jellegeket meghatározó QTL-ek hatásait azonosították. Ezek között megtalálható a termés mennyiség, termésminőség, a környezeti stresszfaktorokhoz való alkalmazkodás és a különböző betegségekkel szembeni ellenállóság.

A GWAS elemzés eredményeképpen minden kromoszómára mutattunk ki szignifikáns szintű QTL hatást. Ezek közül 10 kromoszómaregiót emeltünk ki, amelyeket részletesebb marker regresszió elemzésbe is vontunk. Az 1A kromoszómán a 84 cM és 100 cM közötti régióval szoros kapcsoltságot mutatott a Z31 és a Z49 egyedfejlődési fázis, illetve a LIN és a PH2 morfológiai tulajdonság. Ehhez a régióhoz közel Neumann et al. (2011) és Sukumaran et al. (2015a) 70 cM és 83 cM távolságban lévő QTL-eket írtak le búzagenotípusokban, amelyek a növény magassággal álltak szoros összefüggésben. Az 1B kromoszóma 40 cM és 70 cM közötti szakasza és az RT, az SSW, az MSW, az SS és az AET terméskomponensek között szoros kapcsoltságot mutattunk ki. Ebben a tartományban Zanke et al. (2015) közöltek olyan QTL-eket búzagenotípusokban, amelyek az AET-vel álltak szoros kapcsolatban. A 2B kromoszóma 50 cM és 64 cM közötti régiójában helyezkedik el a *PPD-B1* gén. Ugyanebben a kromoszómaregióban a következő tulajdonságokat meghatározó QTL-eket azonosítottunk: Z49, Z59, ZSE, LIN, PH2, PH3, LSE, SPIK, RT és MET. Griffiths et al. (2012) és Atkinson et al. (2015) leírtak olyan QTL-eket 42 cM és 82 cM távolságban, amelyek a növény magasságot befolyásolták DH törzsekben. Neumann et al. (2011) búzagenotípusokban folytatott kísérletek alapján közöltek olyan QTL-t 68 cM távolságban, ami szintén ezzel a tulajdonsággal függött össze. Sourdille et al. (2000) a virágzási időt meghatározó QTL-t írtak, mely a *PPD-B1* génnel mutatott koszegregációt. A 2D kromoszóma 40 cM-os régiójában sikeresen azonosítottuk a *PPD-D1* génlokuszt. Ugyanebben a szegmenst találhatók az általunk vizsgált tulajdonságok közül a Z30, a Z31, a Z49, a Z59, a ZSE, az EAL, a LIN, a PH2, a PH3, az LSE és a SPIK tulajdonságot meghatározó kromoszóma szakasz. Korábban

RIL populációkat használva ehhez a tartományhoz közel írtak le QTL-eket 18-33 cM közötti távolságban, melyek a növénymagassággal álltak összefüggésben (Marza et al. 2006; Wang et al. 2009). Marza et al. (2006) olyan QTL-ek jelenlétét ismertették RIL populációban, 33-40 cM távolságban, amelyek a virágzási idővel mutattak szoros korrelációt. Cui et al. (2011) RIL populációban írtak le QTL-t 111 cM távolságban, mely a növénymagassággal állt szoros kapcsolatban. A GWAS elemzés során mi is azonosítottunk ezzel megegyező tartományban a növénymagassági paraméterekkel (PH2, PH3, LIN, EAL) összefüggő QTL-t. Worland et al. (1996, 1998) bizonyították, hogy a *PPD-D1* gén pleiotróp hatással van a növénymagasságra, a kalászolási időre, az oldalhajtság számra, a kaláskaszámra, és a kalázonkénti szemszámra. A 4A kromoszóma 64 cM és 70 cM közötti szakasza a ZSE, az EAL, a LIN, a DENS és a GY tulajdonságokkal mutatott szoros összefüggést. Cui et al. (2011) olyan QTL jelenlétét közölte ehhez a szegmenshez közel (34 cM), amely a LIN-el mutatott szoros kapcsolatot. Kuchel et al. (2007a, 2007b) pedig a szemterméssel szoros korrelációt mutató QTL-eket írtak le 41 cM körüli távolságban. Kísérleteink alapján a 4B kromoszóma 53 cM és 69 cM közötti szegmense a Z31, a LIN, az SG, a PH2, a PH3, az MS, az SSP és a MET tulajdonságokkal mutatott összefüggést. Ehhez a régióhoz kapcsolt az *RHT-B1* gén is. Más szerzők is leírtak QTL-eket ehhez a szakaszhoz közel (42 cM és 75 cM között) DH és RIL populációkban, amelyek a növénymagassággal álltak szoros kapcsolatban (Marza et al. 2006; Griffiths et al. 2012). Kumar et al. (2016) pedig az ezerszemtömeeggel szoros korrelációt mutató QTL-t közölték RIL populációban. A 4D kromoszómán a PH2, a PH3 és az SG tulajdonságokhoz köthető QTL hatásokat mutattunk ki 70 cM távolságban. Ehhez a szakaszhoz kapcsolódik az *RHT-D1* gén is. Cui et al. (2011) közölték ehhez a régióhoz közel lévő QTL-eket (43 cM körül) RIL populációban, amelyek a növénymagassággal álltak összefüggésben. A 4B és 4D kromoszómák általunk kiemelt szakaszain kimutatott *RHT-B1* és *RHT-D1* gének pleiotróp hatásait a növénymagasságot meghatározó tulajdonságokra (PH2, PH3, LIN és SG) további szerzők is bizonyították (Sourdille et al. 2003; Huang et al. 2003, 2006; McCartney et al. 2005; Zhang et al. 2008a; Wu et al. 2010; Cui et al. 2011). Cui et al. (2011) minden kromoszómán leírtak QTL hatásokat a növénymagasság vonatkozásában, ami e jelleg rendkívüli komplexitásával is magyarázható. A PH2, a PH3 és a LIN esetében összesen 366 QTL-t mutattunk ki a GWAS elemzés során. Az 5A kromoszóma 40 cM és 60 cM közötti szakaszában a *VRN-A1* gén található. Ebben a szegmensben a Z49, a Z59, az LSE, a LIN, az AET és a MET

paraméterekhez tartozó QTL csúcsokat mutattuk ki. Sukumaran et al. (2015a) és Kumar et al. (2016) 90 cM és 98 cM távolságban írtak le QTL-eket a kalászolási idővel és az ezerszemtömeggel összefüggésben búzagenotípusokban és RIL populációban. A 6A kromoszóma 50 cM és 56 cM közötti régiója a Z49, a PH2, a PH3, az LSE, a LIN és az EAL tulajdonságokkal volt szoros kapcsolatban. Több szerző is közölt ehhez a régióhoz közeli QTL-eket (32 cM és 80 cM között), amelyek a növénymagassággal álltak szoros összefüggésben (Marza et al. 2006; Griffiths et al. 2012; Sukumaran et al. 2015a). A 6B kromoszóma 40 cM és 50 cM közötti szakasza pedig a Z31, a MET, az MSW, az AS és az SS paraméterekhez köthető QTL-ekkel mutattak kapcsolatot.

Azonosítottunk öt már ismert egyedfejlődési gént is, amely a módszer hatékonyságát bizonyítja. Ez az öt gén a *PPD-B1* (2B), *PPD-D1* (2D) nappalhossz-érzékenységi gének, az *RHT-B1* (4B) és *RHT-D1* (4D) törpeségi gének, valamint a *VRN-A1* (5A) vernalizációs igény génje. Ezekhez a génekhez szignifikáns szinten kapcsolt SNP markermintázat alapján az alábbi markerek magas LOD és nagy összesített R^2 értékekkel rendelkeznek:

- A 2B kromoszómán található *PPD-B1* gén, amellyel a 15K_2921 (50 cM) és a 15K_3078 (64 cM) SNP markerek köthetőek. Ezek a Z49, a Z59, a ZSE, a LIN, a PH2, a PH3, az LSE, a SPIK és a MET jellegekkel mutattak szoros kapcsolatot.
- A 2D kromoszómán található *PPD-D1* gén, amellyel a génspecifikus markerként (Ppd-D1F – PpdD1R1/R2) (40 cM) használt primerek mutatták a legerősebb QTL hatást. Ehhez kapcsolt tulajdonságok: Z30, Z31, Z49, Z59, ZSE, EAL, LIN, PH2, PH3, LSE és SPIK.
- A 4B kromoszómán található *RHT-B1* gén, amellyel a 15K_6807 (60 cM) és 15K_6906 (69 cM) SNP markerek mutattak szoros kapcsolatot. Az ebben a kromoszómarégióban kimutatott tulajdonságok a Z31, a LIN, az SG, a PH2, a PH3, az MS, az SSP és a MET.
- A 4D kromoszómán található *RHT-D1* gén, amellyel a KASP-markerként (wMAS000001) (70 cM) használt primerekkel sikerült a legerősebb QTL hatást azonosítanunk. Ehhez kapcsolt tulajdonságok: PH2, PH3 és SG.
- A 5A kromoszómán található *VRN-A1* gén, amellyel a 15K_7646 (40 cM), a 15K_7739 (57 cM) és a 15K_7764 (60 cM) SNP markerek mutatták a legszorosabb kapcsolatot. Az ebben a régióban leírt tulajdonságok: Z49, Z59, LSE, LIN, AET és MET.

4.5. Új tudományos eredmények

1. Összeállítottuk a MTA ATK őszi búza génbanki gyűjteményének reprezentatív mintaszámán (683) a vernalizációs igényért (*VRN-A1*, *VRN-B1*, *VRN-D1*) és nappalhossz-érzékenységért felelős (*PPD-B1*, *PPD-D1*) főbb gének alléltípusainak katalógusát, illetve információt gyűjtöttünk e genotípusok vernalizációs igényéről és nappalhossz-érzékenységéről.
2. Igazoltuk, hogy a *PPD-B1*, a *PPD-D1* és a *VRN-D1* gének alléljai szántóföldi körülmények között is szignifikáns szerepet játszanak a kalászolási idő megnyilvánulásában. A *PPD-D1* gén fenotípusos hatása volt a legerősebb, ezt követte a *PPD-B1* és a *VRN-D1* gén.
3. Kimutattuk, hogy a *PPD-B1* gén nappalhossz-érzékeny allélja variábilis; a kópiaszám variációk, a megduplázódott gének szerkezete és a köztük lévő szakasz struktúrája alapján 9 érzékeny alléltípust azonosítottunk, amelyek kalászolásra gyakorolt fenotípusos hatása szántóföldi körülmények között is bizonyítható volt. A kópiák közötti szerkezet erősebb kapcsolatot mutatott a kalászolással, mint a kópiaszám.
4. Kialakítottuk a 188 genotípust magába foglaló MTA ATK őszi búza GWA panelt, amelynek meghatároztuk a populáció struktúráját, a genotípusok genetikai diverzitását, valamint összeállítottuk a 7851 markerből álló LD térképét nagyfelbontású genetikai markerrendszerek (KASP, DArT, 15K SNP Infinium) alkalmazásával.
5. Az intenzív szárnövekedés jellemzésére kidolgoztunk egy nem destruktív módszert, amellyel pontosítani tudtuk a széles körben használt Zadoks-féle fenotipizálási skálát. A módszerrel nemcsak az intenzív szárnövekedési fázis kezdete és vége számszerűsíthető, hanem a szárnövekedés sebessége is.
6. Az őszi búza GWA panel 3 évjárat \times 2 vetésidő faktoriális szántóföldi kísérletében meghatároztuk az egyedfejlődési mintázat, és a morfológiai tulajdonságok genotípus és környezetfüggő összefüggéseit a termésképzéssel.

7. A teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzéssel kromoszómarégiókat azonosítottunk, amelyek szerepet játszanak az egyedfejlődési, morfológiai tulajdonságok és terméskomponensek sokszor átfedő szabályozásában. QTL hatásokat mutattunk ki az általunk vizsgált egyedfejlődési fázisokkal, morfológiai tulajdonságokkal és terméskomponensekkel kapcsolatban az 1A, 1B, a 2B, 2D, a 4A, 4B, 4D, az 5A, a 6A és 6B kromoszómákon.

8. A GWAS elemzések öt, már ismert egyedfejlődési gént is azonosítottunk, mint szignifikáns tényezőt, alátámasztva a GWAS alkalmazhatóságát. Ez az öt gén a *PPD-B1* (2B), *PPD-D1* (2D) nappalhossz-érzékenységi gének, az *RHT-B1* (4B) és *RHT-D1* (4D) törpeségi gének, valamint a *VRN-A1* (5A) vernalizációs igény génje. E gének a funkciójukból adódó specifikus hatások mellett egyéb tulajdonságokat is szignifikánsan befolyásoltak.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

1. A Martonvásári génbank őszi búza tételeinek vizsgálata alapján létrehoztuk a búzafajták génkatalógusát, amely minden egyes fajtára tartalmazza a pontos allél összetételt a vernalizációs igény (*VRN-A1*, *VRN-B1*, *VRN-D1*) és a nappalhossz-érzékenység (*PPD-B1*, *PPD-D1*) génjeiben. A fajtákra nemcsak a gének alléltípusait határoztuk meg, de megvizsgáltuk azt is, hogy milyen mértékben befolyásolja az egyes allél a kalászolást szántóföldi körülmények között, Martonvásáron. A *PPD-D1*, *PPD-B1* és a *VRN-D1* gének szignifikáns hatását igazoltuk, amely egyrészt az egyedi génhatásokból, másrészt a köztük azonosított episztatikus kölcsönhatásokból tevődött össze. Mindezek együttesen a kalászolási idő fenotípusos varianciájának 40%-át magyarázták. A *PPD-B1* és a *PPD-D1* gének nappalhossz-érzékeny alléljainak hatása szignifikáns szinten majdnem kétszeresére nőtt, amikor a *VRN-D1* gén tavaszi allélja is jelen volt a mintákban. Kísérleteink eredményei alapján megállapítottuk, hogy a második legerősebb fenotípusos hatást nemcsak a *PPD-B1* gén kópiaszám változatai fejtették ki, hanem a kópiák közötti struktúra típus és ezek egymásra gyakorolt hatásai is. Szántóföldi körülmények között a kópiák közötti típus szorosabb kapcsolatot mutatott a kalászolással, mint a kópiaszám. A gén-modell eredménye alapján megállapítottuk, hogy a statisztikai elemzésbe vont 12 fő allélcsoport közül a hetedik csoportba tartozó minták rendelkeztek a legrövidebb kalászolási idővel, amelyek a *Ppd-D1a* és a *Ppd-B1a* gén domináns nappalhossz-érzékeny alléltípusát, a *Vrn-D1* gén domináns (tavaszi), a *Vrn-A1* és *Vrn-B1* gén recesszív (őszi) allélját hordozzák. A vizsgált genotípus-gyűjteményben ebbe a csoportba kizárólag Európa déli régiójában nemesített genotípusok tartoztak. Ugyanakkor a kései kalászolású genotípusok recesszív alléllal rendelkeznek mindkét nappalhossz szabályozásáért felelős lokuszon, függetlenül a *VRN1* gének alléles összetételétől. A búzanemesítés fő céljai között szerepel a termés mennyiségének a növelése. A nappalhossz-érzékenység mértékének változtatásával részben befolyásolni lehet az egyes genotípusok vegetatív fázisának kezdetét, illetve hosszát, ami a terméspotenciált jelentős mértékben meghatározhatja. Ennélfogva a különböző egyedfejlődési fázisok hosszának és egymáshoz viszonyított arányának pontos ismerete értékes információt jelenthet a nemesítési

programokban. A szuper korai fajták (7-es csoport) főkalászái átlagosan kevesebb szemet teremtek a vizsgálati évek átlagában, mint a késői típusúak. Ugyanakkor a főkalász ezerszemtömeg értékek esetében fordított tendencia figyelhető meg a két csoport között. Ez a különbség a fajták eltérő egyedfejlődési stratégiájából következik. A korai kalászosítású nemesítési anyagok a rövidebb tenyészidő miatt általában kisebb szemkötésűek, viszont a növény által megtermelt tápanyag kevesebb szem között oszlik el, így nagyobb méretű szemek alakulnak ki. A késői fajták szemtelítődése a Magyarországon előforduló aszályos időszakokra esik, ami hátrányosan befolyásolhatja a termésátlagot, mivel ilyen környezetben a szemek nem tudnak kellő mértékben kitelni és aszottá válhatnak. Hazánkban a korai és a kései genotípusok kalászosítási idejében széles intervallum figyelhető meg (ez akár 3 hét is lehet), viszont az érési időben már csak néhány napos különbség mutatkozik (a kései típusok kényszerérése következtében). Ezért hazánkban a búza esetén a tenyészidő hosszának összefüggése a nagyobb termésmennyiséggel nem feltétlenül igaz (a kukorica esetében a hosszabb tenyészidejű hibridek az évjáratok többségében nagyobb termés elérésére képesek). A két eltérő egyedfejlődési stratégiát követő fajták fontos genetikai alapanyagot szolgáltathatnak a különböző nemesítési programoknak, amihez a kalászosítási folyamat molekuláris genetikai szabályozásának részletes feltárása elengedhetetlen.

Számos érdekes kérdést is felvet e témakör. Az egyik például az, hogy lehet-e Európában olyan szuperkorai fakultatív életformájú búzafajtát nemesíteni, amelynek aratása május - júniusi periódusba esik? Ebben az esetben a korai aratást követően másodvetésre is sor kerülhet, így egy területről kétféle növény termését lehetne betakarítani, illetve értékesíteni. Másik fontos kérdés lehet az is, hogy az újabb nemesítési törzsekben hogyan lehetne kombinálni az egyes kedvező paramétereket a termőképesség további növelése érdekében? A téma bonyolultságát jelzi az is, hogy számos gén vesz részt a kalászosítási folyamat szabályozásában. Ezek között szerepelnek a hidegkezelés mértékét, a koraiságot és a növénymagasságot meghatározó géncsaládok is, amelyeknek különböző allél-kombinációi más-más tulajdonságot eredményezhetnek a fajták között. Fontos megvizsgálni, hogy az extrém korai törzsek és fajták esetében (7-es csoport tagjai) a késő tavasszal előforduló fagyok milyen mértékben okozhatnak sterilitást. A

kalászóláshoz szükséges idő rövidítésénél ezeket a kapcsolatrendszereket is vizsgálni kell, illetve szükség van többéves kontrollált és szántóföldi körülmények közötti megfigyelésekre is.

Az elkészített és folyamatosan bővíthető génkatalógus lehetővé teszi az irányított keresztezések kivitelezését olyan fajták között, amelyek allél összetételét pontosan ismerjük, így felhasználható olyan új genotípusok nemesítése során, amelyek jobban képesek alkalmazkodni a jövőbeni szélsőséges időjárási körülményekhez. Ehhez a munkához nyújthatnak segítséget a *PPD-B1*, a *PPD-D1* és a *VRN-D1* gének fenotípusos hatása kapcsán leírt új eredményeink is.

2. Az általunk összeállított őszi búza GWA panel határozott populáció struktúrával rendelkezik, a kimutatott négy alcsoport a földrajzi eredettel mutat szoros összefüggést. Egy csoport zömében amerikai és ázsiai fajtákat tartalmaz, egy közép-európai fajtákat, egy magyar és délkelet-európai fajtákat, míg egy csoport nyugat-európai fajtákat. E belső struktúra ismeretében képesek vagyunk szétválasztani a valós QTL-eket a hamis QTL-ektől, amelyek az alcsoportokra specifikusan jellemző fenotípusos bélyegek és az alcsoportot a többitől elkülönítő genetikai komponensek téves összekapcsolásából származhatnak. Elemzéseinkben azt tapasztaltuk, hogy a fajták között páronként kalkulált rokonsági viszonyokat magába foglaló mátrix használatával az eredmények megbízhatósága jelentősen fokozható. Az őszi búza LD térképünkre jellemző, hogy a markerben sűrű és nagyon sűrű kromoszóma szakaszokat marker szegény szakaszok váltogatják még a 15K SNP technológia használata mellett is. Ez a búza genom sajátosságaira, öntermékenyülő voltára, valamint arra vezethető vissza, hogy a populációba vont búzafajták többségét a zöld forradalom után, 1970 és 2005 között nemesítették. Mivel az LD térkép marker távolságai több két-szülős populáció kapcsoltsági térképének meta-analíziséből származnak, feltételezhető, hogy a marker szegény régiókban a búzafajták többsége egyforma, így az emiatt kieső szakaszok nem korlátozzák a teljes genomra kiterjedő tulajdonság-marker asszociációs elemzéseket. Az így kialakított GWA panel bármilyen tulajdonság genetikai komponensének vizsgálatára alkalmas. Mi a kísérleteinkben az egyedfejlődés és egyes terméskomponens genetikai elemzésére fektettük a hangsúlyt, de a panel ugyanígy

felhasználható abiotikus, biotikus stressz tolerancia, vagy akár technológiai minőségi tulajdonságok vizsgálatára. Mivel a panel LD térképének összeállításához egy standard, nagyhatékonyságú markerrendszert használtunk (15K SNP Infinium platform), így bármikor tovább bővíthető újabb fajták, genotípusok bevonásával. Az asszociációs elemzés egyik fontos előnye a hagyományos kétszülős genetikai térképező populáción alapuló vizsgálati módszerrel szemben az, hogy sokkal nagyobb és reprezentatívabb genetikai alapanyagot lehet megvizsgálni egyszerre, ami jelentősen megnöveli a vizsgált tulajdonság szabályozásában szerepet játszó genetikai komponensek lokusz-azonosításának esélyét. Mivel ezekben a lokuszokban pontosan meg tudjuk állapítani az egyes fajták allél összetételét, a további vizsgálatokat (verifikálás, jelölt gének azonosítása stb.) ezekre az információkra alapozott irányított keresztezésben előállított kétszülős populációkban tudatosabban és nagyobb hatékonysággal folytathatjuk.

3. A GWAS elemzésekkel célunk az egyedfejlődés és a terméskomponensek közti összefüggésrendszer részletesebb vizsgálata volt. Annak ellenére, hogy a szemtermés és az egyedfejlődési mintázatok között nem sikerült közvetlen összefüggést kimutatnunk, bebizonyosodott, hogy a terméskomponensek többségére az egyedfejlődési fázisok hossza szignifikáns hatást gyakorol. Ezek a kapcsolatok következetesen kimutathatók. Így az egyedfejlődési fázisok, ezen belül is az intenzív szárnövekedési szakasz hossza szignifikánsan összefüggnek a kaláshosszal és a kalásonkénti kaláskaszámmal, illetve ezen keresztül az ezerszemtömeeggel, míg a kalásonkénti szemszámot az intenzív szárnövekedés sebessége determinálja leginkább. Ezek az alapvető tendenciák a fajták többségének hasonló típusú reakciói miatt váltak mérhetővé. Voltak azonban olyan genotípusok, amelyek esetében ezek az összefüggések nem, vagy csak kevésbé álltak fenn. Mivel minden egyes fajta reakciós paraméterei rendelkezésünkre állnak, így könnyen azonosíthatók azok a fajták, amelyek korrelációtörök. Ezek irányítottan vonhatók keresztezésekbe, egyrészt a genetikai szabályozás további tanulmányozása érdekében, másrészt az adott tulajdonság fenotípusos varianciájának növelése és speciális genotípusok szelektálása céljából.

4. A szántóföldi vizsgálatokat minden évben ugyanazon a termőhelyen állítottuk be, így a környezeti elemek közül elsősorban az évjárat és a vetésidő hatásait tudtuk részletesebben elemezni. Megállapítottuk, hogy a tulajdonságok csoportjaira e két környezeti elem eltérő hatást gyakorolt. A morfológiai tulajdonságokat az évjárat befolyásolta jelentősebben, míg a terméskomponensek többségére a vetésidő volt nagyobb hatással. Hatásuk a fejlődési fázisokra az egyedfejlődés előrehaladtával jelentősen megváltozott; az intenzív szárnövekedést megelőző korai fázisokat a vetésidő, míg a későbbi fázisokat az évjárat befolyásolta sokkal nagyobb arányban. További célunk közé tartozik az is, hogy az őszi búza panelünk fejlődési, morfológiai és termésképzési reakcióját jelentősebben eltérő környezetekben is elemezzük. Ennek érdekében az elmúlt két évben a panelt nemcsak Martonvásáron vetettük el, de külföldi együttműködés keretében Európa három eltérő búzatermesztési régiójában is, Spanyolországban, Németországban és Angliában. A négy helyről összegyűjtött adatmátrixok elemzését megkezdtük.
5. A GWAS elemzéssel számos kromoszómarégiót azonosítottunk, amelyek szerepet játszanak az egyedfejlődési, morfológiai tulajdonságok és terméskomponensek sokszor átfedő szabályozásában. Jellemző volt az is, hogy egy-egy szignifikáns kromoszómarégió több tulajdonságot is befolyásolt, amely alátámasztotta a fenotípusos mátrixokban kimutatott tulajdonság összefüggéseket. Az elemzésekkel öt, már ismert egyedfejlődési gént is azonosítottunk mint szignifikáns tényezőt, igazolva ezzel a GWAS alkalmazhatóságát. Ez az öt gén a *PPD-B1* (2B), *PPD-D1* (2D) nappalhossz-érzékenységi gének, az *RHT-B1* (4B), *RHT-D1* (4D) törpeségi gének, valamint a *VRN-A1* (5A) vernalizációs igény génje. Az egyedfejlődési géneket tartalmazó lokuszok mellett öt másik nagyobb hatású lokuszt is azonosítottunk, amelyek az 1A, 1B, 4A, 6A és 6B kromoszómákon helyezkednek el. Ezek közül néhány egyedfejlődési fázis szabályozása mellett az 1A és 6A lokuszok főleg a növénymagasságot meghatározó genetikai faktorokkal álltak összefüggésben, míg a 4A és a 6B lokuszok a terméskomponensekkel. A későbbiekben célunk e lokuszok szerepének részletesebb vizsgálata irányított keresztezésekkel.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A környezeti adaptációs képesség tanulmányozásában az egyik leggyakrabban használt módszer az egyedfejlődés és kalászás vizsgálata, amely komplex genetikai szabályozás alatt áll. E folyamat meghatározásában a vegetatív-generatív életszakasz közötti átmenethez szükséges hidegkezelés, a nappalhossz-érzékenységért, a koraiság szabályozásáért felelő és a növénymagasság csökkentésében részt vevő géncsoportok játszanak fő szerepet. Kontrollált környezeti paraméterek között e gének hatásai szignifikáns eltérést mutatnak azokban az agronómiai jellegekben, amelyeket egyértelműen a virágzási idő határoz meg. Szántóföldi körülmények között, a különböző évjáratok eltérő környezeti hatásrendszerei következtében azonban e gének különböző alléljainak fenotípusos hatásaiban jelentős variabilitás mutatkozik, sokszor ellentmondó eredményekhez vezetve.

Munkánk célja a búza virágzási idejének fenomikai és molekuláris genetikai módszerekkel történő részletes megfigyelése egy szélesebb genetikai változékonysággal rendelkező fajta csoporton belül. A kalászás kezdetének és hosszának részletes fiziológiai és genetikai ismerete mellett kiválaszthatjuk a legjobb partnereket a speciális klimatikus feltételekhez jobban alkalmazkodni képes új fajták előállításához, így végeredményben csökkenthetjük a nemesítési eljárás költségét, időigényét és biztosíthatjuk a megfelelő termésmennyiséget is. Első lépésként a két legfontosabb egyedfejlődést meghatározó géncsalád (*VRN1* és *PPD1*) lehetséges alléljainak molekuláris markerek általi jellemzése történt meg, egy 683 genotípust tartalmazó búzafajtakörben. Így meghatározhattuk a genotípusok alléleloszlását és hatásukat az ökológiai alkalmazkodó képességre is. A *PPD-B1* gén egyes alléltípusainak többéves szántóföldi kísérletekben kimutatott hatásairól csak kevés információ állt rendelkezésre. Bizonyítottuk, hogy e gén egyedfejlődést befolyásoló szerepe nemcsak a különböző alléltípusokkal és kópiaszám változatokkal hozható összefüggésbe, hanem a kópiák közötti struktúra típusokkal és ezek egymásra gyakorolt hatásaival is. Az információk alapján 188 genotípus kiválasztása történt meg, amelyet egy részletes geno-, illetve fenotipizálási vizsgálatba vontunk be. Többéves szántóföldi vetésidő kísérletekben meghatároztuk az egyes egyedfejlődési, morfológiai és terméskomponensek egymásra gyakorolt hatásait és kapcsolatrendszeit. Megállapítottuk a genetikai diverzitás mértékét és a populáció struktúrát nagyfelbontású genetikai markerrendszerek segítségével.

A dolgozat végső célja az volt, hogy az összegyűjtött adatok asszociációs elemzésével a lehetséges összefüggéseket meghatározzuk a vizsgált gének adott lokuszai és az egyedfejlődési, a morfológiai paraméterek, illetve a terméskomponensek között. Számos olyan QTL hatást mutattunk ki, amelyek több környezetben és évjáratban is megjelentek. Ezek közül a legfontosabbak az 1A, az 1B, a 2B, a 2D, a 4A, a 4B, a 4D, az 5A, a 6A és a 6B kromoszómákon helyezkedtek el. A *PPD-B1*, a *PPD-D1*, az *RHT-B1*, az *RHT-D1*, illetve a *VRN-A1* génnel közvetlen kapcsolatban lévő tulajdonságokat is azonosítottunk az elemzések során.

7. SUMMARY

One of the most important components of the regional adaptation are plant development and flowering time, which are determined to a great extent by gene groups that regulate the vernalization requirement, i.e. the cold period that induces the transition from the vegetative to the generative phase, the photoperiod sensitivity, the earliness per se and the height-reducing genes. Under controlled environmental parameters the effects of these genes exhibit a significant difference in agronomic traits that are strongly determined by the flowering date. Under field conditions, however, the various environmental factor combinations experienced in different years result in considerable variability in the phenotypic effects of the individual alleles of these genes, often leading to contradictory findings.

The aim of the study was to investigate flowering time in wheat by using more comprehensive phenological and molecular-genetics methods in a wide range of wheat varieties. Detailed knowledge of the physiological and genetic factors influencing the start and length of the flowering period could contribute to breeding genotypes with better adaptation to present and future changes in the environment. Thus it leads to reduced cost and time requisition of the breeding procedure in parallel to increasing yield potentials. As a first step, 683 genotypes were characterized with gene specific molecular markers determining the major alleles of genes responsible for vernalization response (*VRN1*) and photoperiod sensitivity (*PPD1*), the most important components of plant development. As a results of this we could investigate the territorial distribution of various allele types and also their effects on the ecological adaptability. There was just a limited information available about the effects of the different allele types of the *PPD-B1* gene under field conditions. We confirmed, that the role of this gene in influencing the plant

development could be correlated with not only the different copy number variations, but also the intercopy structure type and their interactions. Based on the *PPD1* allele information 188 genotypes were selected for being involved in a more comprehensive genotyping and phenotyping experiments. In multi-sowing time field experiments we determined the possible effects of the examined plant developmental, morphological and yield components and their interactions. We also allocated the range of the genetic diversity and the population structure using a high-density molecular genetic marker systems.

The final aim of this study was to establish the possible correlations between the loci of the plant developmental genes and the various developmental, morphological parameters and yield components using a GWAS. Several QTLs were detected, being significant in several environments and also several years. In the course of the analyses we could determine several traits correlating directly with the *PPD-B1*, *PPD-D1*, *RHT-B1*, *RHT-D1* and *VRN-A1* genes.

MELLÉKLETEK JEGYZÉKE

M1. Irodalomjegyzék

M2. A kiválasztott 188 búzagenotípus származásának és főbb gén-specifikus markereinek jellemzése

M3. A főhajtás magasságbeli változása (az utolsó teljes level hüvelyének alsó részéig mérve) a kísérlet időtartama alatt, (a) a tavaszi életformájú 'Morex' és (b) az őszi életformájú 'Kompolti Korai' árpafajták esetében.

M4. A molekuláris genomanalízis során használt gén-allél specifikus markerek listája

M5. Az LD térkép létrehozásához használt KASP-markerek száma

M6. Az LD térkép létrehozásához használt 15K SNP markerek száma

M7. Az általunk vizsgált vernalizációs igényért felelős és a nappalhossz-érzékenység kialakításában szerepet játszó főbb alléltípusok főkomponens analíziséből származó eredmények összefoglalása, a földrajzi származás, mint aktív változó és a két egyedfejlődési fázis (Z49 és Z59), mint kiegészítő változók függvényében

M8. Az általunk vizsgált vernalizációs igényért felelős és a nappalhossz-érzékenység kialakításában szerepet játszó főbb alléltípusok főkomponens analízise, a földrajzi származás, mint aktív változó és a két egyedfejlődési fázis (Z49 /DEV49/ és Z59 /DEV59/), mint kiegészítő változók függvényében

M9. A *VRNI* és a *PPDI* gének lehetséges főbb allélkombinációinak csoportosítása és azok, amelyeket ténylegesen kimutattunk a vizsgált 683 búzagenotípus gyűjteményben

M10. A vizsgált 683 búzagenotípus és felvételezett két egyedfejlődési fázis közötti korreláció a két évjárat függvényében, (a) Z49 és (b) Z59

M11. A Z49 és a Z59 egyedfejlődési fázisok varianciaanalízise két év átlagában (2011 és 2012), (a) az egyedfejlődési gének, mint főkomponensek és (b) e gének különböző kombinációi vonatkozásában

M12. A Z49 és Z59 egyedfejlődési fázisok két vizsgálati évben mért átlagértékeinek a megoszlása a 12 fő allélcsoport között

M13. A kísérletekben használt génspecifikus markerek allélmegoszlási arányai az MTA-ATK őszi búza GWA panelben

M14. A felvételezett egyedfejlődési és morfológiai paraméterek, illetve a vizsgált terméskomponensek varianciaanalízise és főbb értékeinek összefoglalása

M15. A vizsgált egyedfejlődési fázisok eléréséhez szükséges effektív hőösszeg értékek megoszlása a fajták *PPDI* alléltípusaiban a három vizsgálati évben

M16. Az általunk vizsgált egyedfejlődési, morfológiai és terméskomponensek főkomponens analízisének főbb adatainak összefoglalása

M17. A két őszi vetésidő kísérletben mért hőösszegek összehasonlítása a főbb egyedfejlődési fázisok között a három vizsgálati év átlagában

M18. Néhány kiválasztott egyedfejlődési, morfológiai és terméskomponens GWAS eredményeinek ún. „Manhattan plots” és „Q-Q plots” legjobb modell szerinti ábrázolása az egyedi környezetekben (Martonvásár 2013-2015)

MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

- ABDURAKHMONOV I.Y., ABDUKARIMOV A. (2008): Application of association mapping to understanding the genetic diversity of plant germplasm resources. *International Journal of Plant Genomics*, Article ID 574927
- ABECASIS G.R., COOKSON W.O.C. (2000): GOLD-graphical overview of linkage disequilibrium. *Bioinformatics*, 16(2): 182-183.
- AGROTREND: https://www.agrotrend.hu/tag/buza_ara. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: búza árfolyam. Lekérdezés időpontja: 2016.10.20.
- ALMANZA-PINZÓN M.I., KHAIRALLAH M., FOX P.N., Warburton M.L. (2003): Comparison of molecular markers and coefficients of parentage for the analysis of genetic diversity among spring bread wheat accessions. *Euphytica*, 130: 77-86.
- ANDEDEN E.E., YEDIAIY F.E., BALOCH F.S., SHAAF S., KILIAN B., NACHIT M., ÖZKAN H. (2011): Distribution of vernalization and photoperiod genes (*Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3*, *Ppd-D1*) in Turkish bread wheat cultivars and landraces. *Cereal Research Communications*, 39: 352-364.
- ANDERSON J.A., CHURCHILL G.A., AUTRIQUE J.E., TANKSLEY S.D., SORRELLS M.E. (1993): Optimising parental selection for genetic linkage maps. *Genome*, 36: 181-186.
- ARAUS J.L., SLAFER G.A., REYNOLDS M.P., ROYO C. (2002): Plant breeding and water relations in C3 cereals: what to breed for? *Annals of Botany*, 89: 925-940.
- ASTARINI A.I., PLUMMER A.J., LANCASTER A.R., YAN G. (2004): Fingerprinting of cauliflower cultivars using RAPD markers. *Australian Journal of Agricultural Research*, 55: 117-124.
- ATKINSON J.A., WINGEN L.U., GRIFFITHS M., POUND M.P., GAJU O., FOULKES M.J., Le GOUIS J., GRIFFITHS S., BENNETT M.J., KING J., WELLS D.M. (2015): Phenotyping pipeline reveals major seedling root growth QTL in hexaploid wheat. *Journal of Experimental Botany*, 66(8): 2283-2292.
- AZEVEDO G.C., CHEAVEGATTI-GIANOTTO A., NEGRI B.F., HUFNAGEL B., DA COSTA E SILVA L., MAGALHAES J.V., GARCIA A.A.F., LANA U.G.P., DE SOUSA S.M., GUIMARAES C.T. (2015): Multiple interval QTL mapping and searching for *PSTOL1* homologs associated with root morphology, biomass accumulation and phosphorus content in maize seedlings under low-P. *BMC Plant Biology*, 15: 172.
- BAENZIGER P.S., DWEIKAT I., GILL K., ESKRIDGE K., BERKE T., SHAH M., CAMPBELL B.T., ALI M.L., MENGISTU N., MAHMOOD A., AUVUCHANON A., YEN Y., RUSTGI S., MORENO-SEVILLA B., MUJEEB-KAZI A., MORRIS M.R. (2011): Understanding grain yield: It is a journey, not a destination. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 47: S77-S84.
- BALFOURIER F., ROUSSEL V., STRELCHENKO P., EXBRAYAT F.V., SOURDILLE P., BOUTET G., KOENIG J., RAVEL C., MITROFANOVA O., BECKERT M., CHARMENT G. (2007): A worldwide bread wheat core collection arrayed in a 384-well plate. *Theoretical and Applied Genetics*, 114: 1265-1275.
- BEALES J., TURNER A., GRIFFITHS S., SNAPE J.W., LAURIE D.A. (2007): A Pseudo-Response Regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 115: 721-733.

- BENJAMINI, Y., HOCHBERG Y. (1995): Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 57: 289-300.
- BENNETT D., IZANLOO A., EDWARDS J., KUCHEL H., CHALMERS K., TESTER M., REYNOLDS M., SCHNURBUSCH T., LANGRIDGE P. (2012): Identification of novel quantitative trait loci for days to ear emergence and flag leaf glaucousness in a bread wheat (*Triticum aestivum* L.) population adapted to southern Australian conditions. *Theoretical and Applied Genetics*, 124: 697-711.
- BENSON J., BROWN-GUEDIRA G., MURPHY J., SNELLER C. (2012): Population structure, linkage disequilibrium, and genetic diversity in soft winter wheat enriched for fusarium head blight resistance. *Plant Gene*, 5: 71-80.
- BLAKE N.K., LANNING S.P., MARTIN J.M., DOYLE M., SHERMAN J.D., NARUOKA Y., TALBERT L.E. (2009): Effect of variation for major growth habit genes on maturity and yield in five spring wheat populations. *Crop Science*, 49: 1211-1220.
- BLÜMEL M., DALLY N., JUNG C. (2015): Flowering time regulation in crops – what did we learn from Arabidopsis? *Current Opinion in Biotechnology*, 32: 121-129.
- BOGARD M., PIERRE J.B., HUGUENIN-BIZOT B., HOURCADE D., PAUX E., LE BRIS X., GOUACHE D. (2015): A simple approach to predict growth stages in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) combining prediction of a crop model and marker based prediction of the deviation to a reference cultivar: A case study in France. *European Journal of Agronomy*, 68: 57-68.
- BONNIN I., ROUSSET M., MADUR D., SOURDILLE P., DUPUITS C., BRUNEL D., GOLDRINGER I. (2008): *FT* genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 116: 383-394.
- BORRAS G., ROMAGOSA I., van EEUWIJK F., SLAFER G. A. (2009): Genetic variability in duration of pre-heading phases and relationships with leaf appearance and tillering dynamics in a barley population. *Field Crops Research*, 113: 95-104.
- BOSSOLINI E., WICKER T., KNOBEL P.A., KELLER B. (2007): Comparison of orthologous loci from small grass genomes Brachypodium and rice: implication for wheat genomics and grass genome annotation. *Plant Journal*, 49: 704-717.
- BOTSTEIN D., WHITE R.L., SKOLNICK M., DAVIS R.W. (1980): Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *The American Journal of Human Genetics*, 32(3): 314-331.
- BOUFFIER L., RAFFIN A., KREMER A. (2008): Evolution of genetic variation for selected traits in successive breeding populations of maritime pine. *Heredity*, 101: 156-165.
- BÖRNER A., WORLAND A.J., PLASCHKE J., SCHUMANN E., LAW C.N. (1993): Pleiotropic effects of genes for reduced height (*Rht*) and day-length insensitivity (*Ppd*) on yield and its components for wheat grown in middle Europe. *Plant Breeding*, 111: 204-216.
- BRIGGS D.E. (1978): Barley. Chapman and Hall Ltd., London 1-587. p.
- BULLRICH L., APPENDINO M.L., TRANQUILLI G., LEWIS S., DUBCOVSKY J. (2002): Mapping of a thermo-sensitive earliness per se gene on *Triticum monococcum* chromosome 1A^m. *Theoretical and Applied Genetics*, 105: 585-593.
- CANE K., EAGLES H.A., LAURIE D.A., TREVASKIS B., VALLANCE N., EASTWOOD R.F., GORORO N.N., KUCHEL H., MARTIN P.J. (2013): *Ppd-B1* and *Ppd-D1* and their effects in southern Australian wheat. *Crop and Pasture Science*, 64: 100-114.

- CAVANAGH C.R., CHAO S., WANG S., HUANG B.E., STEPHEN S., KIANI S., FORREST K., SAINTENAC C., BROWN-GUEDIRA G.L., AKHUNOVA A., SEE D., BAI G., PUMPHREY M., TOMAR L., WONG D., KONG S., REYNOLDS M., DA SILVA M.L., BOCKELMAN H., TALBERT L., ANDERSON J. A., DREISIGACKER S., BAENZIGER S., CARTER A., KORZUN V., MORRELL P.L., DUBCOVSKY J., MORELL M.K., SORRELLS M.E., HAYDEN M.J., AKHUNOV E. (2013): Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars. *PNAS*, 110 (20): 8057-8062.
- CHAO S., ZHANG W., DUBCOVSKY J., SORRELLS M. (2007): Evaluation of genetic diversity and genome-wide linkage disequilibrium among U.S. wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm representing different market classes. *Crop Science*, 47(3): 1018-1030.
- CHAO S., ZHANG W., AKHUNOV E., SHERMAN J., MA Y., LUO M.C., DUBCOVSKY J. (2008): Analysis of gene-derived SNP marker polymorphism in US wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Molecular Breeding*, 23: 23-33.
- CHARMET G. (2011): Wheat domestication: lessons for the future. *Comptes Rendus Biologies*, 334: 212-220.
- CHARMET G., MASOOD-QURAIISHI U., RAVEL C., ROMEUF I., BALFOURIER F., PERRETANT M.R., JOSEPH J.L., RAKSZEGI M., GUILLON F., SADO P.E., BEDO Z., SAULNIER L. (2009): Genetics of dietary fibre in bread wheat. *Euphytica*, 170: 155-168.
- CHEN A., DUBCOVSKY J. (2012): Wheat TILLING mutants show that the vernalization gene *VRN1* down-regulates the flowering repressor *VRN2* in leaves but is not essential for flowering. *PLoS Genetics*, 8:e1003134.
- CHEN F., GAO M., ZHANG J., ZUO A., SHANG X., CUI D. (2013): Molecular characterization of vernalization response genes in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China. *BMC Plant Biology*, 13: 199.
- CHEN Y., CARVER B. F., WANG S., CAO S., YAN L. (2010): Genetic regulation of developmental phases in winter wheat. *Molecular Breeding*, 26: 573-582.
- CHEN Y., CARVER B. F., WANG S., ZHANG F., YAN L. (2009): Genetic loci associated with stem elongation and winter dormancy release in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 118: 881-889.
- CHURCHILL G.A., DOERGE R.W. (1994): Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*, 138: 963-971.
- COCKRAM J., JONES H., LEIGH F.J., O'SULLIVAN D., POWELL W., LAURIE D.A., GREENLAND A.J. (2007): Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. *Journal of Experimental Botany*, 58: 1231-1244.
- COCKRAM J., NORRIS C., O'SULLIVAN D.M. (2009): PCR-based markers diagnostic for spring and winter seasonal growth habit in barley. *Crop Sciences*, 49: 404-410.
- COLLARD B.C.Y., JAHUFER M.Z.Z., BROUWER J.B., PANG E.C.K. (2005): An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts. *Euphytica*, 142(1-2): 169-196.
- CROSSA J., BURGUENO J., DREISIGACKER S., VARGAS M., HERRERA-FOESSEL S.A., LILLEMO M., SINGH R.P., TRETTHOVAN R., WARBURTON M., FRANCO J., REYNOLDS M., CROUCH J.H., ORTIZ R. (2007): Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive genetic covariance of relatives and population structure. *Genetics*, 177: 1889-1913.

- CUI F., LI J., DING A., ZHAO C., WANG L., WANG X., LI S., BAO Y., LI X., FENG D., KONG L., WANG H. (2011): Conditional QTL mapping for plant height with respect to the length of the spike and internode in two mapping populations of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 122: 1517-1536.
- DENG W., CASAO M.C., WANG P., SATO K., HAYES P.M., FINNEGAN E.J., TREVASKIS B. (2015): Direct links between the vernalization response and other key traits of cereal crops. *Nature Communications*, 6: 5882.
- DEVOS K.M., DOLEZEL J., FEULLET C. (2009): Genome organization and comparative genomics. In: CARVER B.F. (Szerk.) *Wheat: science and trade*. Wiley Blackwell, Danvers, 327-368. p.
- DÍAZ A., ZIKHALI M., TURNER A.S., ISAAC P., LAURIE D.A. (2012): Copy number variation affecting the Photoperiod-B1 and Vernalization-A1 genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*). *PLOS ONE*, 7(3):e33234.
- DISTELFELD A., LI C., DUBCOVSKY J. (2009a): Regulation of flowering in temperate cereals. *Current Opinion in Plant Biology*, 12: 178-184.
- DISTELFELD A., TRANQUILLI G., LI C., YAN L., DUBCOVSKY J. (2009b): Genetic and Molecular Characterization of the VRN2 Loci in Tetraploid Wheat. *Plant Physiology*, 149: 245-257.
- DIVERSITY ARRAYS TECHNOLOGY PTY LTD.: <https://www.triticarte.com.au>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: diversity arrays. Lekérdezés időpontja: 2016.01.21.
- DONG L., WANG F., LIU T., DONG Z., LI A., JING R., MAO L., LI Y., LIU X., ZHANG K., WANG D. (2014): Natural variation of *TaGASR7-A1* affects grain length in common wheat under multiple cultivation conditions. *Molecular Breeding*, 34: 937-947.
- DUBCOVSKY J., CHEN C., YAN L. (2005): Molecular characterization of the allelic variation at the *VRN-H2* vernalization locus in barley. *Molecular Breeding*, 15: 395-407.
- DUBCOVSKY J., LIJAVETZKY D., APPENDINO L., TRANQUILLI G. (1998): Comparative RFLP mapping of *Triticum monococcum* genes controlling vernalization requirement. *Theoretical and Applied Genetics*, 97: 968-975.
- DUBCOVSKY J., LOUKOIANOV A., FU D., VALARIK M., SANCHEZ A., YAN L. (2006): Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes *VRN1* and *VRN2*. *Plant Molecular Biology*, 60: 469-480.
- EAGLES H.A., CANE K., KUCHEL H., HOLLAMBY G.J., VALLANCE N., EASTWOOD R.F., GORORO N.N., MARTIN P.J. (2010): Photoperiod and vernalization gene effects in southern Australian wheat. *Crop and Pasture Science*, 61: 721-730.
- EL-BASYONI I., BAENZIGER P.S., DWEIKAT I., WANG D., ESKRIDGE K., SAADALLA M. (2013): Using DArT markers to monitor genetic diversity throughout selection: a case study in Nebraska's winter wheat breeding nurseries. *Crop Science*, 53: 2363-2373.
- ELLIS M.H., REBETZKE G.J., AZANZA F., RICHARDS R.A., SPIELMEYER W. (2005): Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 111: 423-30.
- ELLIS M.H., REBETZKE G.J., CHANDLER P., BONNETT D., SPIELMEYER W., RICHARDS R.A. (2004): The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat. *Functional Plant Biology*, 31: 583-589.
- FAN X., CUI F., ZHAO C., ZHANG W., YANG L., ZHAO X., HAN J., SU Q., JI J., ZHAO Z., TONG Y., LI J. (2015): QTLs for flag leaf size and their influence on yield-related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 35: 24.

- FARICELLI M.E., VÁLARIK M., DUBKOVSKY J. (2010): Control of flowering time and spike development in cereals: the earliness per se *Eps-1* region in wheat, rice, and *Brachypodium*. *Functional and Integrative Genomics*, 10: 293-306.
- FAURE S., HIGGINS J., TURNER A., LAURIE D.A. (2007): The FLOWERING LOCUS T-like gene family in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Genetics*, 176: 599-609.
- FEBRER M., WILHELM E., AL-KAFF N., WRIGHT J., POWELL W., BEVAN M.W., BOULTON M.I. (2009): Rapid identification of the three homoeologues of the wheat dwarfing gene *Rht* using a novel PCR-based screen of three-dimensional BAC pools. *Genome*, 52: 993-1000.
- FICCO P.D.B.M., RUSSO M.A., DE VITA P., PAPA R., RUBIALES D., (2012): Characterization of wheat DArT markers: genetic and functional features. *Molecular Genetics and Genomics*, 287: 741-753.
- FJELLHEIM S., BODEN S., TREVASKIS B. (2014): The role of seasonal flowering responses in adaptation of grasses to temperate climates. *Frontiers in Plant Science*, 5(431): 1-15.
- FLINTHAM J.E., BÖRNER A., WORLAND A.J., GALE M.D. (1997): Optimizing wheat grain yield: effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes. *Journal of Agricultural Science*, 128: 11-25.
- FORNARA F., DE MONTAIGU A., COUPLAND G. (2010): SnapShot: Control of Flowering in *Arabidopsis*. *Cell*, 141(3): 550.
- FOULKES M.J., SYLVESTER-BRADLEY R., WORLAND A.J., SNAPE J.W. (2004): Effect of a photoperiod response gene *Ppd-D1* on yield potential and drought resistance in UK winter wheat. *Euphytica*, 135: 63-73.
- FU D., DUNBAR M., DUBCOVSKY J. (2007): Wheat *VIN3-like* PHD finger genes are up-regulated by vernalization. *Molecular Genetics and Genomics*, 277: 301-313.
- FU D., SZÜCS P., YAN L., HELGUERA M., SKINNER J.S., VON ZITZEWITZ J., HAYES P.M., DUBCOVSKY J. (2005): Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular Genetics and Genomics*, 273: 54-65.
- FUFA H., BAENZINGER P.S., BEECHER B.S., DWEIKAT I., GRAYBOSCH R.A., ESKRIDGE K.M. (2005): Comparison of phenotypic and molecular marker-based classifications of hard red winter wheat cultivars. *Euphytica*, 145: 133-146.
- GAJU O., ALLARD V., MARTRE P., SNAPE J.W., HEUMEZ E., LeGOUIS J., MOREAU D., BOGARD M., GRIFFITHS S., ORFORD S., HUBBART S., FOULKES M.J. (2011): Identification of traits to improve the nitrogen-use efficiency of wheat genotypes. *Field Crops Research*, 123 (2): 139-52.
- GALIBA G., QUARRIE S.A., SUTKA J., MORGOUNOV A. (1995): RFLP mapping of the vernalization (*Vrn1*) and frost resistance (*Fr1*) genes on chromosome 5A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 90: 1174-1179.
- GALIBA G., VÁGÚJFALVI A., CHENGXIA L., SOLTÉSZ A., DUBCOVSKY J. (2009): Regulatory genes involved in the determination of frost tolerance in temperate cereals. *Plant Science*, 176: 12-19.
- GEGAS V.C., NAZARI A., GRIFFITHS S., SIMMONDS J., FISH L., ORFORD S., SAYERS L., DOONAN J.H., SNAPE J.W. (2010): A genetic framework for grain size and shape variation in wheat. *The Plant Cell*, 22: 1046-1056.
- GENBANK: <https://www.genbank.vurv.cz>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: wheat genbank. Lékérdezés időpontja: 2015.12.05.
- GOLZARIAN M.R., FRICK R.A., RAJENDRAN K., BERGER B., ROY S., TESTER M. (2011): Accurate inference of shoot biomass from high-throughput images of cereal plants. *Plant Methods*, 7: 2.
- GONCHAROV N.P. (1998): Genetic resources of wheat related species: The *Vrn* genes controlling growth habit (spring vs. winter). *Euphytica*, 100: 371-376.

- GONZÁLES F. G., SLAFER G. A., MIRALLES D. J. (2005): Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret and grain number determination similar to that of radiation? *Functional Plant Biology*, 32: 181-188.
- GONZÁLES F.G., SLAFER G.A., MIRALLES D.J. (2002): Vernalization and photoperiod response in wheat pre-flowering reproductive phases. *Field Crops Research*, 74: 183-195.
- GONZÁLES F.G., SLAFER G.A., MIRALLES D.J. (2003a): Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Research*, 81: 17-27.
- GONZÁLES F.G., SLAFER G.A., MIRALLES D.J. (2003b): Floret development, spike growth as affected by photoperiod during stem elongation in wheat. *Field Crops Research*, 81: 29-38.
- GOUACHE D., LE BRIS X., BOGARD M., DEUDON O., PAGÉ C., GATE P. (2012): Evaluating agronomic adaptation options to increasing heat stress under climate change during wheat grain filling in France. *European Journal of Agronomy*, 39: 62-70.
- GREENUP A., PEACOCK W.J., DENNIS E.S., TREVASKIS B. (2009): The molecular biology of seasonal flowering-responses in *Arabidopsis* and the cereals. *Annals of Botany*, 103: 1165-1172.
- GRIFFITHS J., MURASE K., RIEU I., ZENTELLA R., ZHANG Z.L., POWERS S.J., GONG F., PHILLIPS A.L., HEDDEN P., SUN T.P., THOMAS S.G. (2006): Genetic Characterization and Functional Analysis of the GID1 Gibberellin Receptors in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 18: 3399-3414.
- GRIFFITHS S., SIMMONDS J., LEVERINGTON M., WANG Y., FISH L., SAYERS L., ALIBERT L., ORFORD S., WINGEN L., HERRY L., FAURE S., LAURIE D., BILHAM L., SNAPE J. (2009): Meta-QTL analysis of the genetic control of ear emergence in elite European winter wheat germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*, 119: 383-395.
- GRIFFITHS S., SIMMONDS J., LEVERINGTON M., WANG Y., FISH L., SAYERS L., ALIBERT L., ORFORD S., WINGEN L., SNAPE J. (2012): Meta-QTL analysis of the genetic control of crop height in elite European winter germplasm. *Molecular Breeding*, 29: 159-171.
- GUPTA P.K., RUSTGI S., KULWAL P.L. (2005): Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: present status and future prospects. *Plant Molecular Biology*, 57(4): 461-485.
- HANOCQ E., LAPERCHE A., JAMINON O., LAINE A.L., Le GOUIS J. (2007): Most significant genome regions involved in the control of earliness traits in bread wheat, as revealed by QTL meta-analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 114: 569-584.
- HAUN J.R. (1973): Visual quantification of wheat development. *Agronomy Journal*, 65: 116-119.
- HAY R.K.M., KIRBY E.J.M. (1991): Convergence and synchrony – a review of the coordination of development in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 42: 661-700.
- HEMMING M.N., FIEG S., PEACOCK W.J., DENNIS E.S., TREVASKIS B. (2009): Regions associated with repression of the barley (*Hordeum vulgare*) VERNALIZATION1 gene are not required for cold induction. *Molecular Genetics and Genomics*, 282: 107-117.
- HIGGINS J.A., BAILEY P.C., LAURIE D.A. (2010): Comparative genomics of flowering time pathways using *Brachypodium distachyon* as a model for the temperate grasses. *PLoSone*, 5(4): e10065.

- HIRANO K., ASANO K., TSUJI H., KAWAMURA M., MORI H., KITANO H., UEGUCHI-TANAKA M., MATSUOKA M. (2010): Characterization of the molecular mechanism underlying gibberellin perception complex formation in rice. *The Plant Cell*, 22: 2680-2696.
- HOFFMANN B. (2011): Növénygenetika, Debreceni Egyetem, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Pannon Egyetem. 1-76. p.
- HOOGENDOORN J. (1985): A reciprocal F₁ monosomic analysis of the genetic control of time of ear emergence, number of leaves and number of spikelets in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 34: 545-558.
- HOOGENDOORN J., RICKSON J.M., GALE M.D. (1990): Differences in leaf and stem anatomy related to plant height of tall and dwarf wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Physiology*, 136: 72-77.
- HUANG X.Q., BÖRNER A., RÖDER M.S., GANAL M.W. (2002): Assessing genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 105: 699-707.
- HUANG X.Q., CLOUTIER S., LYCAR L., RADOVANOVIC N., HUMPHREYS D.G., NOLL J.S., SOMERS D.J., BROWN P.D. (2006): Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a doubled haploid population derived from two Canadian wheats (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 113: 753-766.
- HUANG X.Q., CÖSTER H., GANAL M.W., RÖDER M.S. (2003): Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 106: 1379-1389.
- HUANG X.Q., WOLF M., GANAL M.W., ORFORD S., KOEBNER R.M.D., RÖDER M.S. (2007): Did modern plant breeding lead to genetic erosion in European winter wheat varieties? *Crop Science*, 47: 343-349.
- ISLAM-FARIDI M.N., WORLAND A.J., LAW C.N. (1996): Inhibition of ear-emergence time and sensitivity to day-length determined by the group 6 chromosomes of wheat. *Heredity*, 77: 572-580.
- IUCHI S., SUZUKI H., KIM Y.C., IUCHI A., KUROMORI T., UEGUCHI-TANAKA M., ASAMI T., YAMAGUCHI I., MATSUOKA M., KOBAYASHI M., NAKAJIMA M. (2007): Multiple loss-of-function of *Arabidopsis* gibberellin receptor AtGID1s completely shuts down a gibberellin signal. *Plant Journal*, 50(6): 958-966.
- JACCOUD D., PENG K., FEINSTEIN D., KILIAN A. (2001): Diversity arrays: a solid state technology for sequence information independent genotyping. *Nucleic Acids Research*, 29: E25.
- JAMIESON P.D., SEMENOV M.A., BROOKING I.R., FRANCIS G.S. (1998): Sirius: a mechanistic model of wheat response to environmental variation. *European Journal of Agronomy*, 8: 161-179.
- JIANG C., FU X. (2007): GA action: turning on de-DELLA repressing signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 10: 461-465.
- JONES H., LEIGH F.J., MACKAY I., BOWER M.A., SMITH L.M.J., CHARLES M.P., JONES G., JONES M.K., BROWN T.A., POWELL W. (2008): Population-based resequencing reveals that the flowering time adaptation of cultivated barley originated east of the fertile crescent. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 2211-2219.
- KABESH M.O., EL-KRAMANY M.F., SARY G.A., EL-NAGGAR H.M., GEHAN S.H.B. (2009): Effects of sowing methods and some bio-organic fertilization treatments on yield and components of wheat. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 5: 97-102.

- KAMRAN A., IQBAL M., SPANER D. (2014): Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica*, 197: 1-26.
- KANG H.M., ZAITLEN N.A., WADE C.M., KIRBY A., HECKERMAN D., DALY M.J., ESKIN E. (2008): Efficient control of population structure in model organism association mapping. *Genetics*, 178(3): 1709-1723.
- KAO C.H., ZENG Z.B., TEASDALE R.D. (1999): Multiple interval mapping for quantitative trait loci. *Genetics*, 152: 1203-1216.
- KARDAILSKY I., SHUKLA V.K., AHN J.H., DAGENAIS N., CHRISTENSEN S.K., NGUYEN J.T., CHORY J., HARRISON M.J., WEIGEL D. (1999): Activation tagging of the floral inducer FT. *Science*, 286: 1962-1965.
- KARSAI I., SZÜCS P., KŐSZEGI B., HAYES P.M., CASAS A., BEDŐ Z., VEISZ O. (2008): Effects of photo and thermo cycles on flowering time in barley: a genetical phenomics approach. *Journal of Experimental Botany*, 59: 2707-2715.
- KARSAI I., VIDA GY., PETROVICS S., PETCU E., KOBILJSKI B., IVANOVSKA S., BEDŐ Z., VEISZ O. (2012): Assessment of the spatial genotypic and phenotypic diversity present in the various winter wheat breeding programs in Southeast Europe. *Euphytica*, 186: 139-151.
- KATO H., TAKETA S., BAN T., IRIKI N., MURAI K. (2001): The influence of a spring habit gene, *Vrn-D1*, on heading time in wheat. *Plant Breeding*, 120: 115-120.
- KATO K., MIURA H., AKIYAMA M., KUROSHIMA M., SAWADA S. (1998): RFLP mapping of the three major genes, *Vrn1*, *Q* and *B1*, on the long arm of chromosome 5A of wheat. *Euphytica*, 101: 91-95.
- KATO K., MIURA H., SAWADA S. (2000): Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 101: 1114-1121.
- KATO K., WADA T. (1999): Genetic analysis and selection experiment for narrow-sense earliness in wheat by using segregating hybrid progenies. *Breeding Science*, 49: 233-238.
- KBIOSCIENCE: <https://www.kbioscience.co.uk>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: KASP marker system, KBioscience. Lekérdezés időpontja: 2016.01.12.
- KEYES G.J., PAOLILLO D.J., SORRELLS M.E. (1989): The effects of dwarfing genes *Rht1* and *Rht2* on cellular dimensions and rate of leaf elongation in wheat. *Annals of Botany*, 64: 683-690.
- KHAN I.A., AWAN F.S., AHMAD A., FU Y.B., IQBAL A. (2005): Genetic diversity of Pakistan wheat germplasm as revealed by RAPD markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 52: 239-244.
- KHLESTKINA E.K., GIURA A., RODER M.S., BORNER A. (2009): A new gene controlling the flowering response to photoperiod in wheat. *Euphytica*, 165: 579-585.
- KIHARA H. (1924): Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University, Series B*, 1: 1-200.
- KIHARA H. (1944): Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of *Triticum vulgare*. *Biological Agriculture and Horticulture*, 19: 13-14.
- KILIAN A., HUTTNER E., WENZL P., JACCOUD D., CARLING J., CAIG V., EVERS M., HELLER-USZYNSKA K., CAYLA C., PATARAPUWADOL S., XIA L., YANG S. THOMSON B. (2005): The fast and the cheap: SNP and DArT-based whole genome profiling for crop improvement. In: TUBEROSA R., PHILLIPS R.L., GALE M. (Szerk.): PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL CONGRESS (2003) (Bologna). In the Wake of the Double Helix: From the Green Revolution to the Gene Revolution: proceedings. Bologna, Italy: Avenue Media, 443-461 p.

- KIM D.H., DOYLE M.R., SUNG S., AMASINO R.M. (2009): Vernalization: winter and the timing of flowering in plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 25: 277-299.
- KIPPES N., ZHU J., CHEN A., VANZETTI L., LUKASZEWSKI A., NISHIDA H., KATO K., DVORAK J., DUBCOVSKY J. (2014): Fine mapping and epistatic interactions of the vernalization gene *VRN-D4* in hexaploid wheat. *Molecular Genetics and Genomics*, 289: 47-62.
- KIRBY E.J.M. (1988): Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Research*, 18: 127-140.
- KIRBY E.J.M. (1990): Co-ordination of leaf emergence and leaf and spikelet primordium initiation in wheat. *Field Crops Research*, 25: 253-264.
- KIRIGWI F.M., GINKEL M.V., BROWN-GUEDIRA G., GILL B.S., PAULSEN G.M., FRITZ A.K. (2007): Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Molecular Breeding*, 20: 401-413.
- KISS E. (2005): Molekuláris növénynevelés. 194-210 p. In: HESZKY L., FÉSÜS L., HORNOK L. (Szerk.): Mezőgazdasági Biotechnológia. Budapest: Agroinform Kiadó, 366 p.
- KISS T., BALLA K., BÁNYAI J., VEISZ O., KARSAI I. (2014a): Effect of different sowing times on the plant developmental parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cereal Research Communication*, 42(2): 239-251.
- KISS T., BALLA K., VEISZ O., KARSAI I. (2011): Elaboration of a non-destructive methodology for establishing plant developmental patterns in cereals. *Acta Agronomica Hungarica*, 59: 293-301.
- KISS T., BALLA K., VEISZ O., LÁNG L., BEDŐ Z., GRIFFITHS S., ISAAC P., KARSAI I. (2014b): Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 34: 297-310.
- KONZAK C.F. (1987): Mutations and Mutation Breeding. In: HEYNE E.G. (Szerk.): *Wheat and Wheat Improvement*. 2nd edn. American Society of Agronomy, Madison 428-443. p.
- KORZUN V., RÖDER M.S., GANAL M.W., WORLAND A.J., LAW C.N. (1998): Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 96: 1104-1109.
- KSH (KÖZPONTI STATISZTIKAI HIVATAL): Magyarország földterülete művelési ágak szerint, 1853–2014. https://www.ksh.hu/docs/hun/agrar/html/tab1_3_1.html. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: Magyarország földterülete. Lekérdezés időpontja: 2016.10.29.
- KUCHEL H., WILLIAMS K.J., LANGRIDGE P., EAGLES H.A., JEFFERIES S.P. (2007a): Genetic dissection of grain yield in bread wheat. I. QTL analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 115: 1029-1041.
- KUCHEL H., WILLIAMS K.J., LANGRIDGE P., EAGLES H.A., JEFFERIES S.P. (2007b): Genetic dissection of grain yield in bread wheat. II. QTL-by-environment interaction. *Theoretical and Applied Genetics*, 115: 1015-1027.
- KULWAL P.L., ROY J.K., BALYAN H.S. (2003): QTL mapping for growth and leaf characters in bread wheat. *Plant Science*, 164: 267-277.

- KUMAR A., MANTOVANI E.E., SEETAN R., SOLTANI A., ECHEVERRY-SOLARTE M., JAIN S., SIMSEK S., DOEHLERT D., ALAMRI M.S., ELIAS E.M., KIANIAN S.F., MERGOUM M. (2016): Dissection of genetic factors underlying wheat kernel shape and size in an Elite × Nonadapted cross using a high density SNP linkage map. *The Plant Genome*, 9(1): doi: 10.3835/plantgenome2015.09.0081.
- LÁNG L., BEDŐ Z. (2006): A hazai búzanemesítés stratégiai jelentősége. 19-25. p. In: DUDITS D. (Szerk.): *A búza nemesítésének tudománya: a funkcionális genomikától a vetőmagig*. Szeged: MTA Szegedi Biológiai Központ–Winter Fair, 334 p.
- LÁNG L., BALLA L. (1988): Selection of early heading wheats in the phytotron. *Acta Agronomica Hungarica*, 37: 269-275.
- LARGE E.C. (1954): Growth stages in cereals. Illustrations of the Feekes' scale. *Plant Pathology*, 3: 128-129.
- LATEEF D.D. (2015): DNA marker technologies in plants and applications for crop improvements. *The Journal of Bioscience and Medicine*, 3: 7-18.
- LAURIE D.A. (1997): Comparative genetics of flowering time. *Plant Molecular Biology*, 35: (1-2) 167-177.
- LAURIE D.A., PRATCHETT N., BEZANT J.H., SNAPE J.W. (1995): RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter 9 spring barley (*Hordeum vulgare* L) cross. *Genome*, 38: 575-585.
- LAW C.N. (1987): The genetic control of day-length response in wheat. In: ATHERTON J.G. (Szerk.) *Manipulation of flowering*. Proc. 45th Nottingham Eater School in Agric Science, London, Butterworths, 225-240. p.
- LAW C.N., SUTKA J., WORLAND A.J. (1978): A genetic study of daylength response in wheat. *Heredity*, 41: 575-585.
- LAW C.N., WORLAND A.J. (1997): Genetic analysis of some flowering time and adaptive traits in wheat. *New Phytologist*, 137: 19-28.
- LAW C.N., WORLAND A.J., GIORGI B. (1975): The genetic control of ear-emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat. *Heredity*, 36: 49-58.
- LELLEY J., MÁNDY G. (1963): A búza. Magyarország kultúrflórája. VIII. Kötet, 13. füzet, Akadémiai kiadó, Budapest 316. p.
- LELLEY J., RAJHÁTHY T. (1955): A búza és nemesítése. MTA, Agrártudományok Osztálya, Monográfia sorozata, Budapest 544. p.
- LEVY J., PETERSON M.L. (1972): Responses of spring wheats to vernalization and photoperiod. *Crop Science*, 12: 487-490.
- LEV-YADUN S., GOPHER A., ABBO S. (2000): The cradle of agriculture. *Science* 288: 1602-1603.
- LEWIS S., FARICELLI M.E., APPENDINO M.L., VALÁRIK M., DUBCOVSKY J. (2008): The chromosome region including the earliness per se locus *Eps-Aml* affects the duration of early developmental phases and spikelet number in diploid wheat. *Journal of Experimental Botany*, 59: 3595-3607.
- LGC GENOMICS LTD.: <https://www.lgcgenomics.com>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: KASP marker system. Lekérdezés időpontja: 2016.02.22.
- LI C., BAI G., CARVER B.F., CHAO S., WANG Z. (2015a): Single nucleotide polymorphism markers linked to QTL for wheat yield traits. *Euphytica*, 206: 89-101.
- LI Q., ZHANG Y., LIN T., WANG F., LIU K., CHEN J., TIAN J. (2015b): Genetic analysis of kernel weight and kernel size in wheat (*Triticum aestivum* L.) using unconditional and conditional QTL mapping. *Molecular Breeding*, 35: 194.
- LI W., ZHANG P., FELLERS J.P., FRIEBE B., GILL B.S. (2004): Sequence composition, organization and evolution of the core Triticeae genome. *The Plant Journal*, 40: 500-511.

- LIN F., XUE D.G., TIAN C.J., CAO Y., ZHANG Z.Z., ZHANG Z.Q., MA Z.Q. (2008): Mapping chromosomal regions affecting flowering time in a spring wheat RIL population. *Euphytica*, 164: 768-777.
- LIU K., MUSE S.V. (2005): PowerMaker: an integrated analysis environment for genetic maker analysis. *Bioinformatics*, 21(9): 2128-2129.
- LIVAK K.J. (1999): Allelic discrimination using fluorogenic probes and the 5' nuclease assay. *Genetic Analysis: Biomolecular Engineering* 14: 143-149.
- LOPES M.S., DREISIGACKER S., PEÑA R.J., SUKUMARAN S., REYNOLDS M.P. (2015): Genetic characterization of the wheat association mapping initiative (WAMI) panel for dissection of complex traits in spring wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 128: 453-464.
- LOSKUTOVA N.P. (1998): The influence of Rht1-5, Rht8-9 and Rht13 genes on morphological characters and yield productivity of wheat. In: SLINKARD A.E. (Szerk.). Proc. 9th Int. Wheat Genet. Symp., University Extension Press. University Saskatchewan. Saskatoon 283-284. p.
- LOUKOIANOV A., YAN L., BLECHL A., SANCHEZ A., DUBCOVSKY J. (2005): Regulation of *VRN-1* vernalization response genes in normal and transgenic polyploid wheat. *Plant Physiology*, 138: 2364-2373.
- MA Z.Q., ZHAO D.M., ZHANG C.Q., ZHANG Z.Z., XUE S.L., LIN F., KONG Z.X., TIAN D.G., LUO Q.Y. (2007): Molecular genetic analysis of five spike-related traits in wheat using RIL and immortalized F2 populations. *Molecular Genetics and Genomics*, 277: 31-42.
- MACCAFERRI M., SANGUINETI M.C., CORNETI S., ORTEGA J.L.A., SALEM M.B., BORT J., DeAMBROGIO E., DEL MORAL L.F.G., DEMONTIS A., EL-AHMED A., MAALOUF F., MACHLAB H., MARTOS V., MORAGUES M., MOTAWAJ J., NACHIT M., NSERALLAH N., OUABBOU H., ROYO C., SLAMA A., TUBEROSA R. (2008): Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability. *Genetics*, 178: 489-511.
- MARCINSKA I., DUBERT F., BIESAGA-KOSCIELNIAK J. (1995): Transfer of the ability to flower in winter wheat via callus tissue regenerated from immature inflorescences. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 41: 285-288.
- MARZA F., BAI G.H., CARVER B.F., ZHOU W.C. (2006): Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 × Clark. *Theoretical and Applied Genetics*, 112: 688-698.
- MASON R.E., HAYS D.B., MONDAL S., IBRAHIM A.M.H., BASNET B.R. (2013): QTL for yield, yield components and canopy temperature depression in wheat under late sown field conditions. *Euphytica*, 194: 243-259.
- MATTHIES I.E., HINTUM T., WEISE S., RÖDER M. (2012): Population structure revealed by different marker types (SSR or DArT) has an impact on the results of genome-wide association mapping in European barley cultivars. *Molecular Breeding*, 30: 951-966.
- MÁTYÁS CS. (1974): Az örökölhetőség fogalma és becslése az erdészeti nemesítésben. *Erdészeti Kutatások*, 70:(1) 207-218.
- MAURER A., DRABA V., YONG J., SCHNAITHMANN F., SHARMA R., SCHUMANN E., KILIAN B., REIF J.C., PILLEN K. (2015): Modelling the genetic architecture of flowering time control in barley through nested association mapping. *BMC Genomics*, 16: 290.
- McCARTNEY C.A., SOMERS D.J., HUMPHREYS D.G., LUKOW O., AMES N., NOLL J., CLOUTIER S., McCALLUM B.D. (2005): Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in the spring wheat cross RL4452 × 'AC Domain'. *Genome*, 48: 870-883.

- McFADDEN E.S., SEARS E.R. (1946): The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *Journal of Heredity*, 37: 81–89, 107-116.
- McMASTER G. S. (2005): Phytomers, phyllochrons, phenology and temperate cereal development. *Journal of Agricultural Science*, 143: 137-150.
- MIRALLES D.J., KATZ S.D., COLLOCA A., SLAFER G.A. (1998): Floret development in near isogenic lines differing in plant height. *Field Crops Research*, 59: 21-30.
- MIRALLES D.J., RICHARDS R.A. (2000) Responses of leaf and tiller emergence and primordium initiation in wheat and barley to interchanged photoperiod. *Annals of Botany*, 85: 655-663.
- MIRALLES D.J., RICHARDS R.A., SLAFER G.A. (2000): Duration of stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat, barley. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 931-940.
- MIURA H., WORLAND A.J. (1994): Genetic control of vernalization, day-length response, and earliness, by homoeologous group-3 chromosomes in wheat. *Plant Breeding*, 113: 160-169.
- MOORE G. (1995): Cereal genome evolution: pastoral pursuits with ‘Lego’ genomes. *Current Opinion in Genetics and Development*, 5: 717-724.
- MUKHTAR M.S., RAHMAN M., ZAFAR Y. (2002): Assessment of genetic diversity among wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars from a range of localities across Pakistan using random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis. *Euphytica*, 128: 417-425.
- MURASE K., HIRANO Y., SUN T.P., HAKOSHIMA T. (2008): Gibberellin induced DELLA recognition by the gibberellin receptor *GID1*. *Nature*, 456: 459-63.
- MUTASA-GÖTTGENS E., HEDDEN P. (2009): Gibberellin as a factor in floral regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*, 60(7): 1979-1989.
- NAGY I. (1999): Továbbfejlesztett PCR-alapú polimorfizmus-vizsgálati technikák. *Növénytermelés*, 48: 421-434.
- NAKAJIMA M., SHIMADA A., TAKASHI Y., KIM Y.C., PARK S.H., UEGUCHI-TANAKA M., SUZUKI H., KATOH E., IUCHI S., KOBAYASHI M., MAEDA T., MATSUOKA M., YAMAGUCHI I. (2006): Identification and characterization of *Arabidopsis* gibberellin receptors. *Plant Journal*, 46: 880-889.
- NAKANO H., MORITA S. (2009): Effects of seeding rate and nitrogen application rate on yield and protein content of the bread wheat cultivar ‘Minaminokaori’ in Southwestern Japan. *Plant Production Science*, 12: 109-115.
- NEUMANN K., KOBILJSKI B., DENČIĆ S., VARSHNEY R.K., BÖRNER A. (2011): Genome-wide association mapping: a case study in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 27(1): 37-58.
- NIELSEN N.H., BACKES G., STOUGAARD J., ANDERSEN S.U., JAHOOR A. (2014): Genetic diversity and population structure analysis of European hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *PLOS ONE*, 9(4): e94000.
- NISHIDA H., YOSHIDA T., KAWAKAMI K., FUJITA M., LONG B., AKASHI Y., LAURIE D.A., KATO K. (2013): Structural variation in the 5’ upstream region of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-A1a* and *Ppd-B1a* identified in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.), and their effect on heading time. *Molecular Breeding*, 31: 27-37.
- OLIVER S.N., FINNEGAN E.J., DENNIS E.S., PEACOCK W.J., TREVASKIS B. (2009): Vernalization-induced flowering in cereals is associated with changes in histone methylation at the *VERNALIZATION1* gene. *PNAS*, 106: 8386-8391.
- OLSZEWSKI N., SUN T.P., GUBLER F. (2002): Gibberellin signaling: biosynthesis, catabolism, and response pathways. *Plant Cell*, 14: S61-80.

- ORABI J., JAHOOOR A., BACKES G. (2014): Changes in allelic frequency over time in European bread wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties revealed using DArT and SSR markers. *Euphytica*, 197: 447-462.
- ORAGUZIE N.C., WILCOX P.L., RIKKERINK E.H.A., de SILVA H.N. (2007): Linkage disequilibrium. In: ORAGUZIE N.C., RIKKERINK E.H.A., GARDINER S.E., de SILVA H.N. (Szerk.): *Association Mapping in Plants*. New York: Springer, 11-39. p.
- PAN Q.Y., SAMMONS D.J., KRATOCHIL R.J. (1994): Optimizing seeding rate for late-seed winter wheat in the Middle Atlantic Region. *Journal of Production Agriculture*, 7(2): 221-224.
- PARKER G.D., FOX P.N., LANGRIDGE P., CHALMERS K., WHAN B., GANTER P.F. (2002): Genetic diversity within Australian wheat breeding programs based on molecular and pedigree data. *Euphytica*, 124: 293-306.
- PENG J., RICHARDS D.E., HARTLEY N.M., MURPHY G.P., DEVOS K.M., FLINTHAM J.E., BEALES J., FISH L.J., WORLAND A.J., PELICA F., SUDHAKAR D., CHRISTOU P., SNAPE J.W., GALE M.D., HARBERD N.P. (1999): 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*, 400: 256-261.
- PESTSOVA E., GANAL M.W., RÖDER M.S. (2000): Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. *Genome*, 43: 689-697.
- PRITCHARD J.K., STEPHENS M., DONNELLY P.J. (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959.
- PUGSLEY A.T. (1966): The photoperiodic sensitivity of some spring wheats with special reference to the variety Thatcher. *Australian Journal of Agricultural Research*, 17: 591-599.
- PUGSLEY A.T. (1971): A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 22: 21-23.
- PUGSLEY A.T. (1972): Additional genes inhibiting winter habit in wheat. *Euphytica*, 21: 547-552.
- QUARRIE S.A., QUARRIE S.P., RADOSEVIC R., RANCIC D., KAMINSKA A., BARNES J.D., LEVERINGTON M., CEOLONI C., DODIG D. (2006): Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: from the QTL to candidate genes. *Journal of Experimental Botany*, 57(11): 2627-2637.
- RAGASITS I. (1998): Vetésidő. In: RAGASITS I. (Szerk.): *Búzatermesztés*, Budapest: Mezőgazda, 104-107. p.
- RAMAN H., STODART B.J., CAVANAGH C., MACKAY M., MORELL M., MILGATE A., MARTIN P. (2010): Molecular diversity and genetic structure of modern and traditional landrace cultivars of wheat (*Triticum aestivum* L.) *Crop and Pasture Science*, 61: 222-229.
- RAUF S., KHAN A.A., NAVEED A., de SILVA T. (2010): Consequences of plant breeding on genetic diversity. *International Journal of Plant Breeding*, 4: 1-21.
- RAVEL C., PRAUD S., MURIGNEUX A., LINOSSIER L., DARDEVET M., BALFOURIER F., DUFOUR P., BRUNEL D., CHARMET G. (2006): Identification of Glu-B1-1 as a candidate gene for the quantity of high-molecular-weight glutenin in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by means of an association study. *Theoretical and Applied Genetics*, 112: 738-743.
- RAWSON H.M., RICHARDS R.A. (1993): Effects of high temperature and photoperiod on floral development in wheat isolines differing in vernalization and photoperiod genes. *Field Crops Research*, 32: 181-192.

- REBETZKE G.J., RICHARDS R.A. (2000): Gibberellic acid-sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 51: 235-245.
- REHMAN ARIF M.A., NAGEL M., NEUMANN K., KOBILJSKI B., LOHWASSER U., BÖRNER A. (2012): Genetic studies of seed longevity in hexaploid wheat using segregation and association mapping approaches. *Euphytica*, 186: 1-13.
- REIF J.C., ZHANG P., DREISIGACKER S., WARBURTON M.L., van GINKEL M., HOISINGTON D., BOHN M., MELCHINGER A.E. (2005): Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 110: 859-864.
- REYNOLDS M., FOULKES M. J., SLAFER G. A., BERRY P., PARRY M. A. J., SNAPE J. W., ANGUS W. J. (2009): Raising yield potential in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 60: 1899-1918.
- RICHTER R., BASTAKIS E., SCHWECHHEIMER C. (2013): Cross-repressive interactions between *SOCl* and the GATAs *GNC* and *GNL/CGAl* in the control of greening, cold tolerance, and flowering time in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 162: 1992-2004.
- ROBERTS E.H., SUMMERFIELD R.J., COOPER J.P., ELLIS R.H. (1988): Environmental control of flowering in barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Photoperiod limits to long-day responses, photoperiod-insensitive phases and effects of low-temperature and short-day vernalization. *Annals of Botany*, 62: 127-144.
- ROUSSEL V., LEISOVA L., EXBRAYAT F., STEHNO Z., BALFOURIER F. (2005): SSR allelic diversity changes in 480 european bread wheat varieties released from 1840 to 2000. *Theoretical and Applied Genetics*, 111: 162-170.
- RÖDER M.S., WENDEHAKE K., KORZUN V., BREDEMEIJER G., LABORIE D., BERTRAND L., ISAAC P., RENDELL S., JACKSON J., COOKE R.J., VOSMAN B., GANAL M.W. (2002): Construction and analysis of a microsatellite-based database of European wheat varieties. *Theoretical and Applied Genetics*, 106: 67-73.
- SAJJAD M., KHAN S.H., KAZI A.M (2012): The low down on association mapping in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 15(3): 147-158.
- SCARTH R., LAW C.N. (1984): The control of the day-length response in wheat by the group 2 chromosomes. *Zeitschrift für Pflanzenzuchtung*, 92: 140-150.
- SCHULER S.F., BACON R.K., GBUR E.E. (1994): Kernel and spike character influence on test weight of soft red winter wheat. *Crop Science*, 34: 1309-1313.
- SEKI M., CHONO M., MATSUNAKA H., FUJITA M., ODA S., KUBO K., KIRIBUCHI-OTOBE C., KOJIMA H., NISHIDA H., KATO K. (2011): Distribution of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-B1a* and *Ppd-D1a* and their effect on heading time in Japanese wheat cultivars. *Breeding Science*, 61: 405-412.
- SEMAGN K., BJØRNSTAD Å., SKINNES H., MAROY A.G., TARKEGNE Y., WILLIAM M. (2006): Distribution of DArT, AFLP, and SSR markers in a genetic linkage map of a doubled-haploid hexaploid wheat population. *Genome*, 49: 545-555.
- SERRAGO R.A., ALZUETA I., SAVIN R., SLAFER G.A. (2013): Understanding grain yield responses to source–sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crops Research*, 150 (0):42-51.
- SHAH M.M., GILL K.S., BAENZIGER P.S., YEN, Y., KAEPLER S.M., ARIYARATHNE H.M. (1999): Molecular mapping of loci for agronomic traits on chromosome 3A of bread wheat. *Crop Science*, 39: 1728-1732.

- SHCHERBAN A.B., EMTSEVA M.V., EFREMOVA T.T. (2012): Molecular genetical characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1* and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from Russia and adjacent regions. *Cereal Research Communications*, 40: 351-361.
- SHERMAN J.D., YAN L., TALBERT L., DUBCOVSKY J. (2004): A PCR marker for growth habit in common wheat based on allelic variation at the *VRN-A1* gene. *Crop Science*, 44: 1832-1838.
- SIEDLER H., MESSMER M.M., SCHACHERMAYR G.M., WINZELER H., WINZELER M., KELLER B. (1994): Genetic diversity in European wheat and spelt breeding material based on RFLP data. *Theoretical and Applied Genetics*, 88: 994-1003.
- SIMMONDS J., SCOTT P., LEVERINGTON-WAITE M., TURNER A.S., BRINTON J., KORZUN V., SNAPE J., UAUY C. (2014): Identification and independent validation of a stable yield and thousand grain weight QTL on chromosome 6A of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology*, 14: 191.
- SLAFER G.A., CALDERINI D.F., MIRALLES D.J. (1996) Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. In: REYNOLDS M.P., RAJARAM S., McNAB A. (Szerk.) *Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers*. CIMMYT, Mexico DF 101-133. p.
- SLAFER G.A., RAWSON H.M. (1994): Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21: 393-426.
- SLAFER G.A., Rawson H.M. (1995): Photoperiod \times temperature interactions in contrasting wheat genotypes: time to heading and final leaf number. *Field Crops Research*, 44: 73-83.
- SLAFER G.A., Rawson H.M. (1996): Responses to photoperiod change with phenophase and temperature during wheat development. *Field Crops Research*, 46: 1-13.
- SMALE M. (1997): The green revolution and wheat genetic diversity: some unfounded assumptions. *World Development*, 25: 1257-1269.
- SNAPE J.W., BUTTERWORTH K., WHITECHURCH E., WORLAND A.J. (2001): Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat. *Euphytica*, 119: 185-190.
- SNAPE J.W., LAW C.N., PARKER B.B., WORLAND A.J. (1985): Genetical analysis of chromosome 5A of wheat and its influence on important agronomic characters. *Theoretical and Applied Genetics*, 71: 518-526.
- SOURDILLE P., CADALEN T., GUYOMARC'H H., SNAPE J.W., PERRETANT M.R., CHARMET G., BOEUF C., BERNARD S., BERNARD M. (2003): An update of the Courtot \times Chinese Spring intervarietal molecular marker linkage map for the QTL detection of agronomic traits in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 106: 530-538.
- SOURDILLE P., SNAPE J.W., CADALEN T., CHARMET G., NAKATA N., BERNARD S., BERNARD M. (2000): Detection of QTLs for heading time and photoperiod response in wheat using a doubled-haploid population. *Genome*, 43: 487-494.
- STACHEL M., LELLEY T., GRAUSGRUBER H., VOLLMANN J. (2000): Application of microsatellites in wheat (*Triticum aestivum* L.) for studying genetic differentiation caused by selection for adaptation and use. *Theoretical and Applied Genetics*, 100: 242-248.
- STELMAKH A.F. (1993): Genetic effect of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat. *Euphytica*, 65: 53-60.
- STELMAKH A.F. (1998): Genetic systems regulating flowering response in wheat. *Euphytica*, 100: 359-369.

- STODART B.J., MACKAY M., RAMAN H. (2005): AFLP and SSR analysis of genetic diversity among landraces of bread wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell) from different geographic regions. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56: 691-697.
- SU Z., JIN S., LU Y., ZHANG G., CHAO S., BAI G. (2016): Single nucleotide polymorphism tightly linked to a major QTL on chromosome 7A for both kernel length and kernel weight in wheat. *Molecular Breeding*, 36: 15.
- SUKUMARAN S., DREISIGACKER S., LOPES M., CHAVEZ P., REYNOLDS M.P. (2015a): Genome-wide association study for grain yield and related traits in an elite spring wheat population grown in temperate irrigated environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 128(2): 353-363.
- SUKUMARAN S., REYNOLDS M.P., LOPES M.S., CROSSA J. (2015b): Genome-wide association study for adaptation to agronomic plant density: a component of high yield potential in spring wheat. *Crop Science*, 55(6): 2609-2619.
- SUNG S.B., SCHMITZ R.J., AMASINO R.M. (2006): A PHD finger protein involved in both the vernalization and photoperiod pathways in Arabidopsis. *Genes and Development*, 20: 3244-3248.
- TANKSLEY S.D. (1993): Mapping polygenes. *Annual Review of Genetics*, 27: 205-233.
- TASSEL: <https://www.maizegenetics.net/tassel/>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: Tassel. Lekérdezés időpontja: 2016.01.13.
- TESTER M., LANGRIDGE P. (2010): Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science*, 327: 818-822.
- THE INTERNATIONAL WHEAT GENOME SEQUENCING CONSORTIUM <https://www.wheatgenome.org/>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: wheat genome. Lekérdezés időpontja: 2016.01.22.
- TOMMASINI L., SCHNURBUSCH T., FOSSATI D., MASCHER F., KELLER B. (2007): Association mapping of *Stagonospora nodorum* blotch resistance in modern European winter wheat varieties. *Theoretical and Applied Genetics*, 115(5): 697-708.
- TOTTMAN D.R., MAKEPEACE R.J. (1979): An explanation of the decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. *Annals of Applied Biology*, 93: 221-234.
- TRAITGENETICS GmbH.: <https://www.traitgenetics.com>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: 15000 SNPs, traitgenetics. Lekérdezés időpontja: 2016.01.22.
- TREVASKIS B. (2010): The central role of the *VERNALIZATION1* gene in the vernalization response of cereals. *Functional Plant Biology*, 37: 479-487.
- TREVASKIS B., BAGNALL D.J., ELLIS M.H., PEACOCK W.J., DENNIS E.S. (2003): MADS boks genes control vernalization-induced flowering in cereals. *PNAS*, 100: 13099-13104.
- TREVASKIS B., HEMMING M.N., DENNIS E.S., PEACOCK W.J. (2007): The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals. *Trends in Plant Science*, 12: 351-357.
- TREVASKIS B., HEMMING M.N., PEACOCK W.J., DENNIS E.S. (2006): HvVRN2 responds to day length, whereas HvVRN1 is regulated by vernalization and developmental status. *Plant Physiology*, 140: 1397-1405.
- TURNER A., BEALES J., FAURE S., DUNFORD R.P., LAURIE D.A. (2005): The pseudo-response regulator *Ppd-H1* provides adaptation to photoperiod in barley. *Science*, 310: 1031-1034.
- UEGUCHI-TANAKA M, ASHIKARI M, NAKAJIMA M, ITOH H, KATOH E, KOBAYASHI M, CHOW T.Y., HSING Y.I., KITANO H., YAMAGUCHI I., MATSUOKA M. (2005): GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature*, 437: 693-8.

- VALÁRIK M., LINKIEWICZ A.M., DUBCOVSKY J. (2006): A microcolinearity study at the earliness per se gene *Eps-A^m1* region reveals an ancient duplication that preceded the wheat-rice divergence. *Theoretical and Applied Genetics*, 112: 945-957.
- van de WOUW M., van HINTUM T., KIK C., van TREUREN R., VISSER B. (2010): Genetic diversity trend sin twentieth century crop cultivars: a meta analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 120: 1241-1252.
- WADDINGTON S.R., CARTWRIGHT P.M., WALL P.C. (1983): A quantitative scale of spike initial and pistil development in barley and wheat. *Annals of Botany*, 51: 119-130.
- WANG R.X., HAI L., ZHANG X.Y., YOU G.X., YAN C.S., XIAO S.H. (2009): QTL mapping for grain filling rate and yield-related traits in RILs of the Chinese winter wheat population Heshangmai × Yu8679. *Theoretical and Applied Genetics*, 118: 313-325.
- WANG S., WONG D., FORREST K., ALLEN A., CHAO S., HUANG B.E., MACCAFERRI M., SALVI S., MILNER S.G., CATTIVELLI L., MASTRANGELO A.M., WHAN A., STUART STEPHEN S., BARKER G., WIESEKE R., PLIESKE J., INTERNATIONAL WHEAT GENOME SEQUENCING CONSORTIUM, LILLEMO M., MATHER D., APPELS R., DOLFERUS R., BROWN-GUEDIRA G., KOROL A., AKHUNOVA A.R., FEUILLET C., SALSE J., MORGANTE M., POZNIAK C., LUO M.C., DVORAK J., MORELL M., DUBCOVSKY J., GANAL M., TUBEROSA R., LAWLEY C., MIKOULITCH I., CAVANAGH C., EDWARDS K.J., HAYDEN M., AKHUNOV E. (2014): Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90 000 single nucleotide polymorphism array. *Plant Biotechnology Journal*, 12: 787-796.
- WEIR A.H., BRAGG P.L., PORTER J.R., RAYNER J.H. (1984): A winter wheat crop simulation model without water or nutrient limitations. *Journal of Agricultural Science*, 102: 371-382.
- WHEATATLAS: <https://www.wheatatlas.org>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: wheat atlas. Lekérdezés időpontja: 2016.10.20.
- WHITE J., LAW J.R., MACKAY I., CHALMERS K.J., SMITH J.S.C., KILIAN A., POWELL W. (2008): The genetic diversity of UK, US and Australian cultivars of *Triticum aestivum* measured by DArT markers and considered by genome. *Theoretical and Applied Genetics*, 116: 439-453.
- WHITT S.R., BUCKLER E.S. (2003): Using natural allelic diversity to evaluate gene function. In: Grotewald E. (Szerk.) *Plant Functional Genomics: Methods and Protocols*. Humana Press, Clifton, USA 123-139. p.
- WHITECHURCH E.M., SLAFER G.A. (2001): Responses to photoperiod before and after jointing in wheat substitution lines. *Euphytica*, 118: 47-51.
- WHITECHURCH E.M., SLAFER G.A. (2002): Contrasting Ppd alleles in wheat: effects on sensitivity to photoperiod in different phases. *Field Crops Research*, 73: 95-105.
- WHITECHURCH E.M., SNAPE J.W. (2003): Developmental responses to vernalization in wheat deletion lines for chromosomes 5A and 5D. *Plant Breeding*, 122: 35-39.
- WHITECHURCH E.M., SLAFER G.A., MIRALLES D.J. (2007): Variability in the duration of stem elongation in wheat genotypes and sensitivity to photoperiod and vernalization. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 193: 131-137.
- WILHELM E.P., TURNER A.S., LAURIE D.A. (2009): Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* desf.). *Theoretical and Applied Genetics*, 118: 285-294.

- WILHELM E.P., BOULTON M.I., AL-KAFF N., BALFOURIER F., BORDES J., GREENLAND A.J., POWELL W., MACKAY I.J. (2013): *Rht-1* and *Ppd-D1* associations with height, GA sensitivity, and days to heading in a worldwide bread wheat collection. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(9): 2233-2243.
- WILLIGE B.C., GHOSH S., NILL C., ZOURELIDOU M., DOHMANN E.M.N., MAIER A., SCHWECHHEIMER C. (2007): The DELLA domain of *GA INSENSITIVE* mediates the interaction with the *GA INSENSITIVE DWARF1A* gibberellin receptor of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19: 1209-20.
- WORLAND A.J. (1996): The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*, 89: 49-57.
- WORLAND A.J., APPENDINO M.L., SAYERS E.J. (1994): The distribution, in European winter wheats, of genes that influence ecoclimatic adaptability which determining photoperiodic insensitivity and plant height. *Euphytica*, 80: 219-228.
- WORLAND A.J., BÖRNER A., KORZUN V., LI W.M., PETROVIĆ S., SAYERS E.J. (1998): The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*, 100: 385-394.
- WORLAND A.J., LAW C.N. (1986): Genetic analysis of chromosome 2D of wheat. I. The location of genes affecting height, day-length insensitivity, hybrid dwarfism and yellow-rust resistance. *Plant Breeding*, 96: 331-345.
- WORLAND T., SNAPE J.W. (2001): Genetic basis of worldwide wheat varietal improvement. In: BONJEAN A.P., ANGUS W.J. (Szerk.) *The world wheat book: a history of wheat breeding*. Intercept Ltd., London. 61-67. p.
- WU X., CHENG R., XUE S., KONG Z., WAN H., LI G., HUANG Y., JIA H., JIA J., ZHANG L., MA Z. (2014): Precise mapping of a quantitative trait locus interval for spike length and grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 33: 129-138.
- WU X.S., WANG Z.H., CHANG X.P., JING R.L. (2010): Genetic dissection of the developmental behaviours of plant height in wheat under diverse water regimes. *Journal of Experimental Botany*, 61: 2923-2937.
- WÜRSCHUM T., BOEVEN P.H.G., LANGER S.M., LONGIN C.F.H., LEISER W.L. (2015): Multiply to conquer: Copy number variations at *Ppd-B1* and *Vrn-A1* facilitate global adaptation in wheat. *BMC Genetics*, 16:96.
- YAMAGUCHI S. (2008): Gibberellin metabolism and its regulation. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 225-51.
- YAN L., FU D., LI C., BLECHL A., TRANQUILLI G., BONAFEDE M., SANCHEZ A., VALARIK M., YASUDA S., DUBCOVSKY J. (2006): The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *PNAS*, 103: 19581-19586.
- YAN L., LOUKOIANOV A., BLECHL A., TRANQUILLI G., RAMAKRISHNA W., SANMIGUEL P., BENNETZEN J.L., ECHENIQUE V., DUBCOVSKY J. (2004): The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science*, 303: 1640-1644.
- YAN L., LOUKOIANOV A., TRANQUILLI G., HELGUERA M., FAHIMA T., DUBCOVSKY J. (2003): Positional cloning of wheat vernalization gene *VRN1*. *PNAS*, 100: 6263-6268.
- YAN C.P., ZHANG Y.Q., ZHANG D.Y., DANG J.Y. (2008): Effects of sowing date and planting density on the grain's protein component and quality of strong and medium gluten winter wheat cultivars. *Journal of Applied Ecology*, 19(8): 1733-1740.
- YANG F.P., ZHANG X.K., XIA X.C., LAURIE D.A., YANG W.X., HE Z.H. (2009): Distribution of the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* allele in Chinese wheat cultivars. *Euphytica*, 165: 445-452.

- YOSHIDA T., NISHIDA H., ZHU J., NITCHER R., DISTELFELD A., AKASHI Y., KATO K., DUBCOVSKY J. (2010): *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 120: 543-552.
- YOUSSEFIAN S., KIRBY E.J.M., GALE M.D. (1992): Pleiotropic effects of the GA-insensitive *Rht* dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. *Field Crops Research*, 28: 191-210.
- YU J., HOLLAND J.B., MCMULLEN M.D., BUCKLER E.S. (2008): Genetic design and statistical power of nested association mapping in maize. *Genetics*, 178: 539-551.
- YU M., MAO S.L., CHEN G.Y., PU Z.E., WEI Y.M., ZHENG Y.L. (2014): QTLs for uppermost internode and spike length in two wheat RIL populations and their affect upon plant height at an individual QTL level. *Euphytica*, 200: 95-108.
- ZADOKS J.C., CHANG T.T., KONZAK C.F. (1974): A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14: 415-421.
- ZANKE, C.D., LING J., PLIESKE J., KOLLERS S., EBMEYER E., KORZUN V., ARGILLIER O., STIEWE G., HINZE M., NEUMANN F., EICHHORN A., POLLEY A., JAENECKE C., GANAL M.W., RÖDER M.S. (2015): Analysis of main effect QTL for thousand grain weight in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by genome-wide association mapping. *Front. Plant Sci.*, 1(6): 644.
- ZHANG K.P., TIAN J.C., ZHAO L., WANG S.S. (2008a): Mapping QTLs with epistatic effects and QTL \times environment interactions for plant height using a doubled haploid population in cultivated wheat. *Journal of Genetics and Genomics*, 35: 119-127.
- ZHANG L.Y., LIU D., GUO X., YANG W.L., SUN J.Z., WANG D.W., SOURDILLE P., ZHANG A.M. (2011): Investigation of genetic diversity and population structure of common wheat cultivars in northern China using DArT markers. *BMC Genetics*, 12, 42.
- ZHANG X.K., XIAO Y.G., ZHANG Y., XIA X.C., DUBCOVSKY J., HE Z.H. (2008b): Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, and *Vrn-B3* in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit. *Crop Science*, 48: 458-470.
- ZHANG X.K., YANG S.J., ZHOU Y., HE Z.H., XIA X.C. (2006): Distribution of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn sown Chinese wheat detected by molecular markers. *Euphytica*, 152:109-116.
- ZIKHALI M., LEVERINGTON-WAITE M., FISH L., SIMMONDS J., ORFORD S., WINGEN L.U., GORAM R., GOSMAN N., BENTLEY A., GRIFFITHS S. (2014): Validation of a 1DL earliness per se (*Eps*) flowering QTL in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Molecular Breeding*, 34: 1023-2033.

M2. A kiválasztott 188 búzagenotípus származásának és főbb gén-specifikus markereinek jellemzése

Minta-szám	Parcella-szám	Név	Származás	A VRN-A1 gén alléljai	A VRN-B1 gén alléljai	A VRN-D1 gén alléljai	A PPD-D1 gén alléljai	A PPD-B1 gén alléljai	A PPD-B1 gén haploid kópiaszáma
1	K3	'Mv Magma'	Magyarország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
2	K4	'Mv Emma'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
3	K5	'Mv Summa'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
4	K6	'Mv Palotás'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
5	K7	'Mv Matyó'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
6	K8	'Jubilejnaja 50'	Ukrajna	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
7	K9	'Disponent'	Németország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
8	K10	'Aspen'	Ausztrália	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
9	K11	'Spada'	Olaszország	őszi	őszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
10	K12	'Mv Vilma'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
11	K13	'Agent'	USA	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
12	K14	'Mv Martina'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
13	K15	'Buratino'	Csehország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
14	K16	'Mv Vekni'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
15	K17	'GK Héja'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
16	K18	'GK Szala'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
17	K19	'Sultan 95'	Törökország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
18	K20	'Viator'	Szlovákia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
19	K21	'Brutus'	Ausztria	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
20	K22	'Hajdúság'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
21	K23	'Alamoot'	Irán	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
22	K24	'Langfang 3'	Kína	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
23	K25	'GK Hattyú'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
24	K26	'Mv17-09'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
25	K27	'Roane'	USA	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
26	K28	'Yumai 10'	Kína	őszi	őszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
27	K29	'ORH010918'	Törökország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
28	K30	'Renan'	Franciaország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
29	K31	'NZ4321-114'	USA	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
30	K32	'Glenlea'	Kanada	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3

M2. Folytatás az előző oldalról

Minta-szám	Parcella-szám	Név	Származás	A VRN-AI gén alléljai	A VRN-BI gén alléljai	A VRN-DI gén alléljai	A PPD-DI gén alléljai	A PPD-BI gén alléljai	A PPD-BI gén haploid kópiaszáma
31	K35	'Aura'	Románia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
32	K36	'Mv Gorsium'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
33	K37	'Mv Hombár'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
34	K38	'Lona'	Svájc	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
35	K39	'Vanek'	Németország	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
36	K40	'Katepwa'	Kanada	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
37	K41	'Salamouni'	USA	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
38	K42	'Courtot'	Franciaország	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
39	K43	'Lupus'	Ausztria	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
40	K44	'KINA9204'	Kína	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
41	K45	'Pannonikus'	Ausztria	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
42	K46	'GK Fény'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
43	K47	'Hallam'	USA	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
44	K48	'Cubus'	Németország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
45	K49	'Jian 155'	Kína	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
46	K50	'KG Kunhalom'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
47	K51	'Madsen'	USA	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
48	K52	'Fidelius'	Ausztria	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
49	K53	'Mv16-08'	Magyarország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
50	K54	'Armcim'	Törökország	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
51	K55	'Bayraktar'	Törökország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
52	K56	'Eser'	Törökország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
53	K57	'Feng You 3'	Kína	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
54	K58	'MVS33-05'	Magyarország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
55	K59	'Sarov'	Törökország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
56	K60	'Suzen 97'	Törökország	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
57	K61	'Turkmen'	Törökország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
58	K62	'Yildiz'	Törökország	őszi	tavaszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
59	K63	'Yumai 21'	Kína	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
60	K64	'Fleischmann-481'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1

M2. Folytatás az előző oldalról

Minta-szám	Parcella-szám	Név	Származás	A VRN-AI gén alléljai	A VRN-BI gén alléljai	A VRN-DI gén alléljai	A PPD-DI gén alléljai	A PPD-BI gén alléljai	A PPD-BI gén haploid kópiaszáma
61	K65	'Brea'	Csehország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
62	K68	'GK Békés'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
63	K69	'GK Csillag'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
64	K70	'GK Hunyad'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
65	K71	'Hunor'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
66	K72	'KG Bendegúz'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
67	K73	'HP Pusztaszél'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
68	K74	'Buck Panadero'	Argentína	őszi	tavaszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
69	K75	'Hereward'	Egyesült Királyság	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
70	K76	'Inia Torcaza'	Argentína	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
71	K77	'Nomade'	Olaszország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
72	K78	'Ornicar'	Franciaország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
73	K79	'Mv27-07'	Magyarország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
74	K80	'Róna'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
75	K81	'NW98S097'	USA	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
76	K82	'993-11-SGPI'	Olaszország	őszi	tavaszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
77	K83	'P306'	Kína	tavaszi	tavaszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
78	K84	'GK Berény'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
79	K85	'GK Hajnal'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
80	K86	'Pervitsa'	Oroszország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
81	K87	'Mv23-09'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
82	K88	'Nudakota'	USA	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
83	K89	'Abony'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
84	K90	'Arida'	Szlovákia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
85	K91	'Altay 2000'	Törökország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
86	K92	'Bai Huo'	Kína	őszi	őszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
87	K93	'Balada'	Csehország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
88	K94	'Balance'	Franciaország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
89	K95	'Baletka'	Csehország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
90	K96	'Bastide'	Franciaország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1

M2. Folytatás az előző oldalról

Minta-szám	Parcella-szám	Név	Származás	A VRN-AI gén alléljai	A VRN-BI gén alléljai	A VRN-DI gén alléljai	A PPD-DI gén alléljai	A PPD-BI gén alléljai	A PPD-BI gén haploid kópiaszáma
91	K97	'Beijing 0045'	Kína	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
92	K98	'Bilancia'	Olaszország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	n.a.	n.a.
93	K101	'Blasco'	Olaszország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
94	K102	'Biggar'	Kanada	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
95	K103	'Boncap'	Franciaország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
96	K104	'Buck 75 Aniversario'	Argentína	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
97	K105	'Buck Sureno'	Argentína	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
98	K106	'Caudillo'	Argentína	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
99	K107	'Chara'	Ausztrália	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
100	K108	'Cutter'	USA	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
101	K109	'Divana'	Horvátország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
102	K110	'Ellvis'	Németország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
103	K111	'Estevan'	Németország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
104	K112	'Feria'	Ausztria	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
105	K113	'Fleming'	USA	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
106	K114	'GK Göncöl'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
107	K115	'Golubica'	Horvátország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
108	K116	'Klein Capricornio'	Argentína	őszi	őszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
109	K117	'Klein Castor'	Argentína	őszi	tavaszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
110	K118	'Klein Chaja'	Argentína	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
111	K119	'Klein Escudo'	Argentína	őszi	tavaszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
112	K120	'Klein Flecha'	Argentína	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
113	K121	'Koreli'	Franciaország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
114	K122	'Krasota'	Oroszország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
115	K123	'Kukri'	Ausztrália	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
116	K124	'Laura Can'	Kanada	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
117	K125	'Krasnodarskaya 99'	Oroszország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
118	K126	'Maestra'	Olaszország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
119	K127	'McNair 701'	USA	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	n.a.	n.a.
120	K128	'Mv15-06'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1

n. a.: nincs adat

M2. Folytatás az előző oldalról

Minta-szám	Parcella-szám	Név	Származás	A VRN-AI gén alléljai	A VRN-BI gén alléljai	A VRN-DI gén alléljai	A PPD-DI gén alléljai	A PPD-BI gén alléljai	A PPD-BI gén haploid kópiaszáma
121	K129	'Mv Amanda'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
122	K130	'Mv Prizma'	Magyarország	őszi	őszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
123	K131	'ND495'	USA	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
124	K134	'Nordic'	USA	tavaszi	tavaszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
125	K135	'Nuo Maizi'	Kína	őszi	őszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
126	K136	'Ordeal'	Egyesült Királyság	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
127	K137	'PAN2001-27'	Dél-afrikai Köztársaság	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
128	K138	'PBV2'	Dél-afrikai Köztársaság	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
129	K139	'Ravenna'	Olaszország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
130	K140	'Récital'	Franciaország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
131	K141	'Red River 68'	USA	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
132	K142	'Rigi'	Svájc	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
133	K143	'Ruzica'	Horvátország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
134	K144	'Sagittario'	Olaszország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
135	K145	'Sirban Prolifik'	Szerbia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
136	K146	'Solstice'	Egyesült Királyság	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
137	K147	'Spartacus'	Egyesült Királyság	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
138	K148	'Tiger'	Németország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
139	K149	'Valoris'	Franciaország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
140	K150	'Vlasta'	Csehország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
141	K151	'Wenzel'	Ausztria	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
142	K152	'Wildcat'	Kanada	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
143	K153	'Zhong Mai 175'	Kína	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
144	K154	'Zlatna Dolina'	Horvátország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
145	K155	'Adriana'	Horvátország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
146	K156	'Babuna'	Macedónia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
147	K157	'Briana'	Románia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
148	K158	'Demetra OS'	Horvátország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	4
149	K159	'Dumbrava'	Románia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
150	K160	'Libellula'	Olaszország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1

M2. Folytatás az előző oldalról

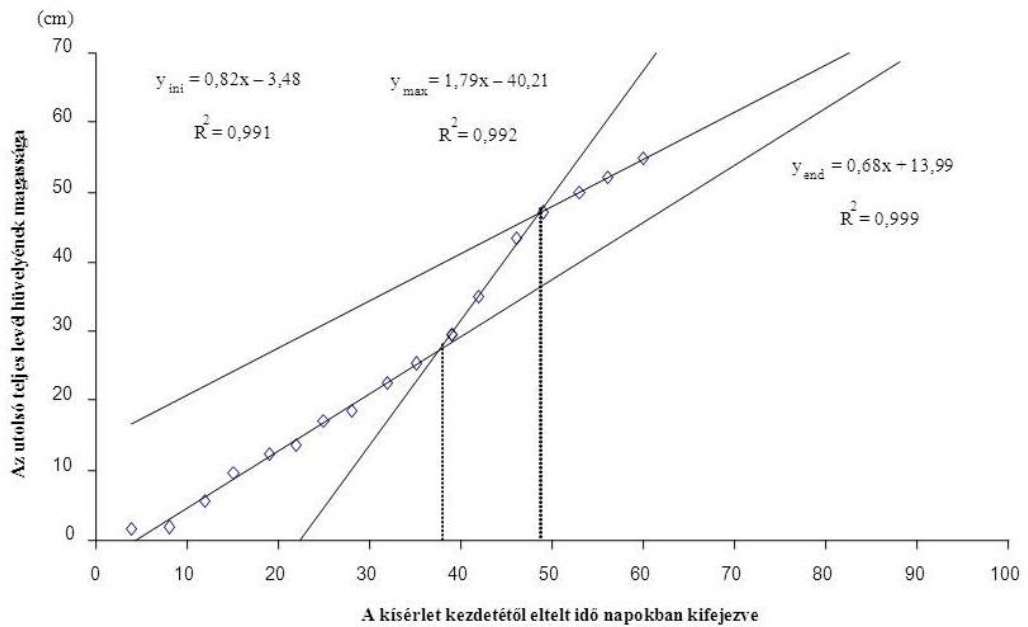
Minta-szám	Parcella-szám	Név	Származás	A VRN-AI gén alléljai	A VRN-BI gén alléljai	A VRN-DI gén alléljai	A PPD-DI gén alléljai	A PPD-BI gén alléljai	A PPD-BI gén haploid kópiaszáma
151	K161	'Ludwig'	Ausztria	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
152	K162	'Mv Táltos'	Magyarország	őszi	őszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
153	K163	'NS Rana 1'	Szerbia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
154	K164	'Sana'	Szlovákia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
155	K167	'San Pastore'	Olaszország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
156	K168	'Simonida'	Szerbia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
157	K169	'Skopjanka'	Macedónia	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
158	K170	'Soissons'	Franciaország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
159	K171	'Tommi'	Németország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
160	K172	'Ukrainka'	Ukrajna	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
161	K173	'Mv Béres'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
162	K174	'Mv Bodri'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
163	K175	'Mv Csárdás'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
164	K176	'Mv Kokárda'	Magyarország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
165	K177	'Mv Kikelet'	Magyarország	őszi	őszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
166	K178	'Mv Ködmön'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
167	K179	'Mv Kolompos'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
168	K180	'Mv Marsall'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
169	K181	'Mv Mazurka'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
170	K182	'Mv Menüett'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
171	K183	'Mv Süveges'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
172	K184	'Mv Tallér'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
173	K185	'Mv Toborzó'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
174	K186	'Mv Toldi'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
175	K187	'Mv Karizma'	Magyarország	őszi	őszi	tavaszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
176	K188	'Mv Verbunkos'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
177	K189	'Mv Walzer'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
178	K190	'Yumai 34'	Kína	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	3
179	K191	'APS1P-ADE'	Olaszország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	2
180	K192	'KWS Scirocco'	Németország	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1

M2. Folytatás az előző oldalról

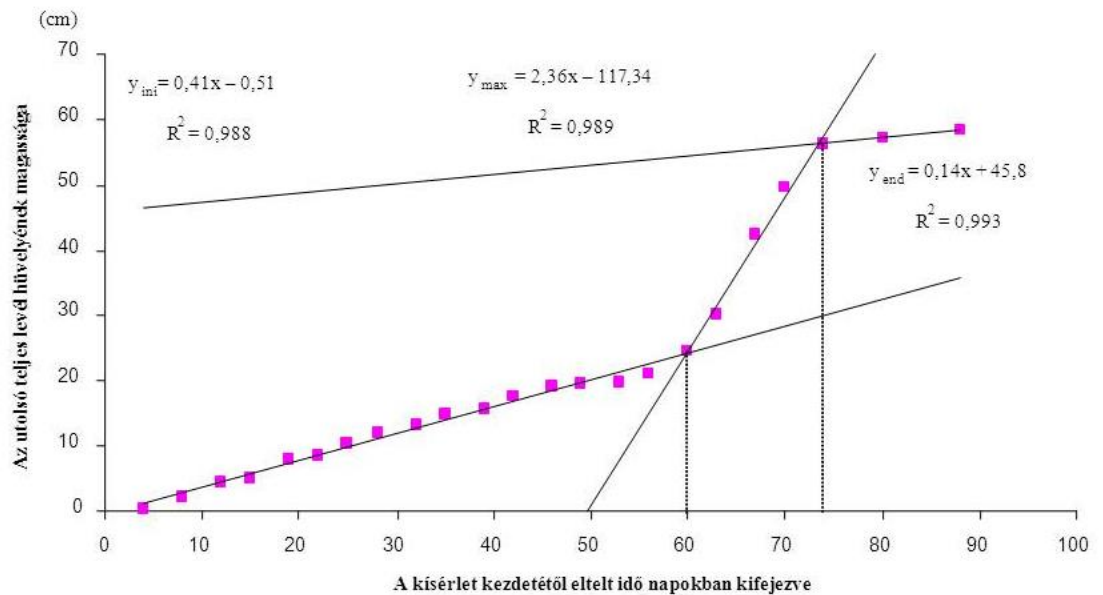
Minta-szám	Parcella-szám	Név	Származás	A VRN-AI gén alléljai	A VRN-BI gén alléljai	A VRN-DI gén alléljai	A PPD-DI gén alléljai	A PPD-BI gén alléljai	A PPD-BI gén haploid kópiaszáma
181	K193	'Mv213-10'	Magyarország	őszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
182	K194	'Cadenza'	Egyesült Királyság	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
183	K195	'Marquis'	Kanada	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
184	K196	'Nobeokabozu Komugi'	Japán	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
185	K197	'Sunstar'	Ausztrália	tavaszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzéketlen	nappalhossz-érzékeny	1
186	K198	'Amor'	Németország	tavaszi	tavaszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
187	K199	'Mv Lucilla'	Magyarország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzékeny	nappalhossz-érzékeny	1
188	K200	'Geronimo'	Olaszország	őszi	őszi	őszi	nappalhossz-érzéketlen	nappalhossz-érzékeny	1

M3. A főhajtás magasságbeli változása (az utolsó teljes level hüvelyének alsó részéig mérve) a kísérlet időtartama alatt, (a) a tavaszi életformájú 'Morex' és (b) az őszi életformájú 'Kompolti Korai' árpafajták esetében.

(a)



(b)



M4. A molekuláris genomanalízis során használt gén-allél specifikus markerek listája

A vizsgált gén	Markernév	Szekvencia	Annealing hőmérséklet [°C]	Referencia
<i>Vrn-A1</i>	VRN1AF	GAA AGG AAA AAT TCT GCT CG	50	Yan et al. 2004; Fu et al. 2005
	VRN1-INTR1R	GCA GGA AAT CGA AAT CGA AG		
	Intr1/A/F2	AGC CTC CAC GGT TTG AAA GTA A	56	
	Intr1/A/R3	AAG TAA GAC AAC ACG AAT GTG AGA		
	Intr1/C/F	GCA CTC CTA ACC CAC TAA CC	58	
Intr1/AB/R	TCA TCC ATC ATC AAG GCA AA			
<i>Vrn-B1</i>	Intr1/B/F	CAA GTG GAA CGG TTA GGA CA	63	
	Intr1/B/R3	CTC ATG CCA AAA ATT GAA GAT GA		
	Intr1/B/R4	CAA ATG AAA AGG AAT GAG AGC A	58	
<i>Vrn-D1</i>	Intr1/D/F	GTT GTC TGC CTC ATC AAA TCC	65	
	Intr1/D/R3	GGT CAC TGG TGG TCT GTG C		
	Intr1/D/R4	AAA TGA AAA GGA ACG AGA GCG	63	
<i>Ppd-D1</i>	Ppd-D1F	ACG CCT CCC ACT ACA CTG	54	Beales et al. 2007; Faure et al. 2007; Yang et al. 2009; Díaz et al. 2012
	Ppd-D1R1	GTT GGT TCA AAC AGA GAG C		
	Ppd-D1R2	CAC TGG TGG TAG CTG AGA TT		
	Ppd-D1exon8-F1	GATGAACATGAAACGGG	56	
	Ppd-D1exon8-R1	GTCTAAATAGTAGGTACTAGG		
<i>Ppd-B1</i>	Ppd-B1exon3SNP_F1	AGACGATTCATTCCGCTCC	56	
	Ppd-B1exon3SNP_R1	TCTGAATGATGATACACCATG		
	Ppd-B1_2ndcopy_F1	TAA CTG CTC GTC ACA AGT GC	56	
	Ppd-B1_2ndcopy_R1	CCG GAA CCT GAG GAT CAT C		
	PpdB1-F25	AAAACATTATGCATATAGCTTGTGTC	55	
	PpdB1-R70	CAGACATGGACTCGGAACAC		
	PpdB1-F31	CCAGGCGAGTGATTTACACA	55	
PpdB1-R36	GGGCACGTTAACACACCTTT			
<i>Eps-A^m1</i>	wg241F	CTGCATGACTGTCAACTACGC	55	Valárik et al. 2006
	wg241R	CTCACCATATGCTGCTGACC		
	VatpCF	AGGTTAGAGTTGCTGAATACGG	55	
	VatpCR	CAAACGTATCAAGTGACTCGTAGC		
	Adk1F	GAAGTTGAGGCCCTGGATG	55	
	Adk1R	CTGCAGCAGGACAAAGCTC		
<i>VRN2</i>	R3C1N3	GCAATCATGACTATTGACACA	55	Yan et al. 2004
	RACEC1N1	GGGCGAAGCTGGAGATGATG		
<i>VRN-A1</i>	Intr2intr6-F	CAACTTGTTTGGGACTAAAGGC	56	Chen et al. 2009
	Intr2intr6-R	CTGCAACTCCTTGAGATTCAAAG		
<i>VRN2</i>	V2ABD-F1	GAAAGAAATCAACGATGGATC	55	Zhu et al. 2011
	V2ABD-R2	ACTGCTAGCTAGCTCCAAGG		
	V2ABD-F2	ATCAACGATGGATCGAGGGA	55	
	V2ABD-R1	AGGAGAGATGTGAGGAAGAAG		
<i>VRN-B3</i>	TaFTB-F	TCCTAGCAAGCACACGAGTAA	58	Yan et al. 2007
	TaFTB-R	CGTGCACATCATGATCAAAG		
	FTB-INS-F	CATAATGCCAAGCCGGTGAGTAC	57	
	FTB-INS-R	ATGTCTGCCAATTAGCTAGC		
	NOINS-F2	GCTGTGTGATCTTGCTCTCC	57	
NOINS-R	CTATCCCTACCGCCATTAG			
<i>Vrn-B1</i>	vrnb1i1F	ATCATCTTCTCCACCAAGGG	58	Shcherban et al. 2012
	vrnb1i1R	GCGCTCATACCGTTCAAGAA		

M5. Az LD térkép létrehozásához használt KASP-markerek száma

Kromoszóma	KASP-markerek száma
1A	-
1B	11
1D	-
2A	-
2B	-
2D	8
3A	6
3B	-
3D	6
4A	6
4B	8
4D	5
5A	10
5B	-
5D	10
6A	5
6B	-
6D	6
7A	12
7B	5
7D	5
Összesen	103

M6. Az LD térkép létrehozásához használt 15K SNP markerek száma

Genom				
Kromoszóma	A	B	D	Összesen
1	697	994	356	2047
2	684	1201	475	2360
3	617	997	166	1780
4	490	420	62	972
5	769	1031	233	2033
6	813	939	203	1955
7	760	758	184	1702
				12849

M7. Az általunk vizsgált vernalizációs igényért felelős és a nappalhossz-érzékenység kialakításában szerepet játszó főbb alléltípusok főkomponens analíziséből származó eredmények összefoglalása, a földrajzi származás, mint aktív változó és a két egyedfejlődési fázis (Z49 és Z59), mint kiegészítő változók függvényében

	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 4	Faktor 5	Faktor 6
Eigen érték	3,7	1,6	1,0	0,9	0,7	0,6
Összesített variancia (%)	41,6	59,2	70,1	80,6	88,1	95,3
Faktor – változó korreláció						
Származás	-0,37	0,59	ns	-0,37	ns	-0,61
<i>VRN-A1</i>	ns	0,68	0,45	ns	-0,53	0,23
<i>VRN-B1</i>	ns	0,75	ns	ns	0,57	0,31
<i>VRN-D1</i>	-0,22	0,31	-0,78	-0,39	ns	0,22
<i>PPD-B1_teljes</i>	-0,91	ns	ns	ns	ns	ns
<i>PPD-B1 _ csonka gén</i>	-0,87	ns	ns	ns	ns	ns
<i>PPD-B1_kópiaszám</i>	-0,96	ns	ns	ns	ns	ns
<i>PPD-B1_kópiák közötti intervallum</i>	-0,99	ns	ns	ns	ns	ns
<i>PPD-D1</i>	-0,28	-0,39	0,39	-0,76	ns	0,24
<i>Z49_2011</i>	0,48	ns	ns	-0,42	ns	ns
<i>Z59_2011</i>	0,42	ns	ns	-0,42	ns	ns
<i>Z49_2012</i>	0,38	ns	ns	-0,44	ns	ns
<i>Z59_2012</i>	0,39	ns	ns	-0,45	ns	ns

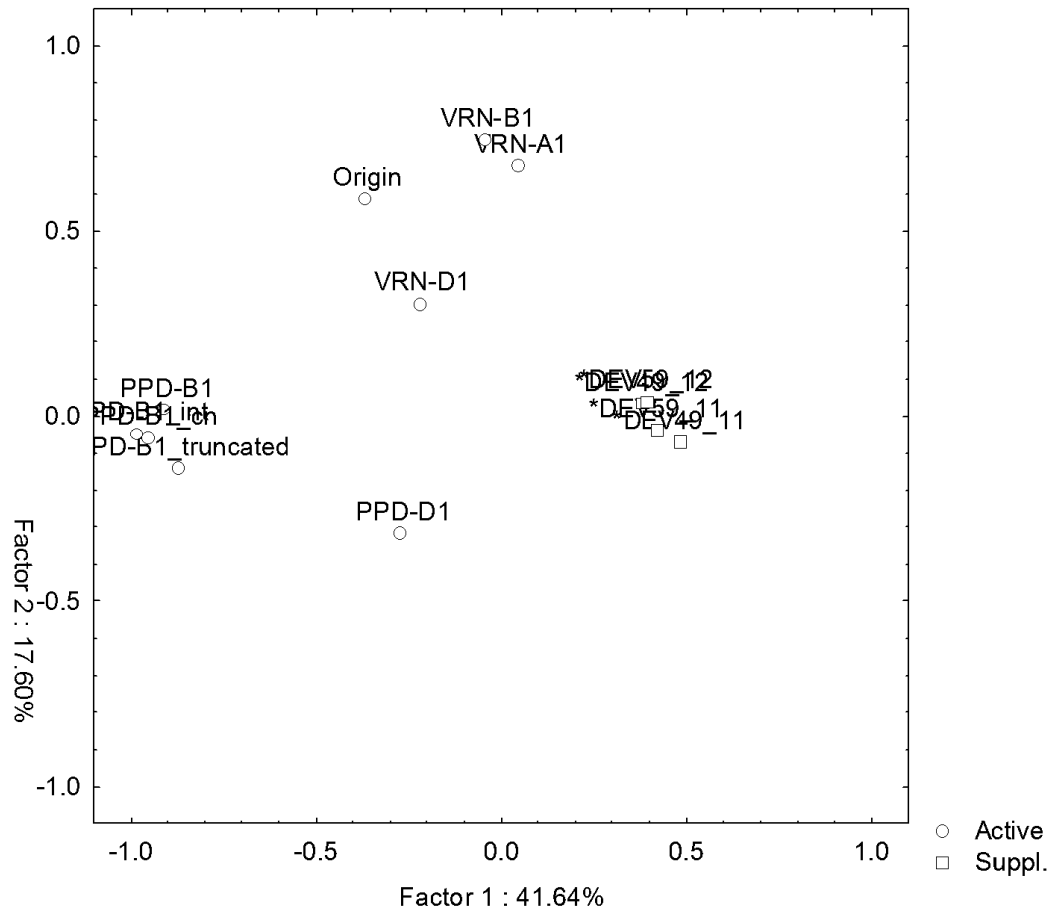
ns: nem szignifikáns

Megjegyzés:

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

M8. Az általunk vizsgált vernalizációs igényért felelős és a nappalhossz-érzékenység kialakításában szerepet játszó főbb alléltípusok főkomponens analízise, a földrajzi származás, mint aktív változó és a két egyedfejlődési fázis (Z49 /DEV49/ és Z59 /DEV59/), mint kiegészítő változók függvényében.



Megjegyzés:

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

M9. A VRN1 és a PPD1 gének lehetséges főbb allélkombinációinak csoportosítása és azok, amelyeket ténylegesen kimutattunk a vizsgált 683 búzagenotípus gyűjteményben

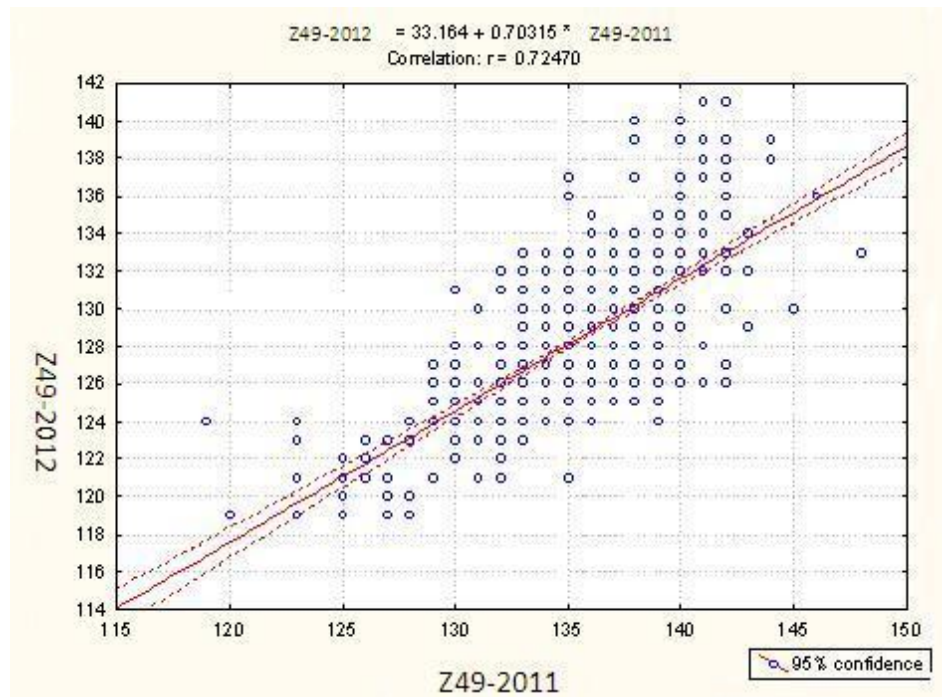
Allélcsoportok	A VRN-A1 gén alléltípusai	A VRN-B1 gén alléltípusai	A VRN-D1 gén alléltípusai	A PPD-B1 gén alléltípusai	A PPD-D1 gén alléltípusai	Genotípusok száma
1 (1)	őszi	őszi	őszi	érzékeny	érzéketlen	260
2 (2)	őszi	őszi	őszi	érzékeny	érzékeny	201
3 (3)	őszi	őszi	őszi	érzéketlen	érzéketlen	86
4 (4)	őszi	őszi	őszi	érzéketlen	érzékeny	33
5 (5)	őszi	őszi	tavaszi	érzékeny	érzéketlen	4
6 (6)	őszi	őszi	tavaszi	érzékeny	érzékeny	12
7 (7)	őszi	őszi	tavaszi	érzéketlen	érzéketlen	13
8	őszi	őszi	tavaszi	érzéketlen	érzékeny	2
9	őszi	tavaszi	őszi	érzékeny	érzéketlen	3
10 (10)	őszi	tavaszi	őszi	érzékeny	érzékeny	14
11	őszi	tavaszi	őszi	érzéketlen	érzéketlen	3
12 (11)	őszi	tavaszi	őszi	érzéketlen	érzékeny	7
13 (8)	tavaszi	őszi	őszi	érzékeny	érzéketlen	10
14 (9)	tavaszi	őszi	őszi	érzékeny	érzékeny	12
15	tavaszi	őszi	őszi	érzéketlen	érzéketlen	
16	tavaszi	őszi	őszi	érzéketlen	érzékeny	2
17	őszi	tavaszi	tavaszi	érzékeny	érzéketlen	1
18	őszi	tavaszi	tavaszi	érzékeny	érzékeny	3
19	őszi	tavaszi	tavaszi	érzéketlen	érzéketlen	1
20	őszi	tavaszi	tavaszi	érzéketlen	érzékeny	
21	tavaszi	tavaszi	őszi	érzékeny	érzéketlen	3
22 (12)	tavaszi	tavaszi	őszi	érzékeny	érzékeny	6
23	tavaszi	tavaszi	őszi	érzéketlen	érzéketlen	1
24	tavaszi	tavaszi	őszi	érzéketlen	érzékeny	2
25	tavaszi	őszi	tavaszi	érzékeny	érzéketlen	
26	tavaszi	őszi	tavaszi	érzékeny	érzékeny	
27	tavaszi	őszi	tavaszi	érzéketlen	érzéketlen	
28	tavaszi	őszi	tavaszi	érzéketlen	érzékeny	
29	tavaszi	tavaszi	tavaszi	érzékeny	érzéketlen	
30	tavaszi	tavaszi	tavaszi	érzékeny	érzékeny	1
31	tavaszi	tavaszi	tavaszi	érzéketlen	érzéketlen	1
32	tavaszi	tavaszi	tavaszi	érzéketlen	érzékeny	

■ Domináns allélok

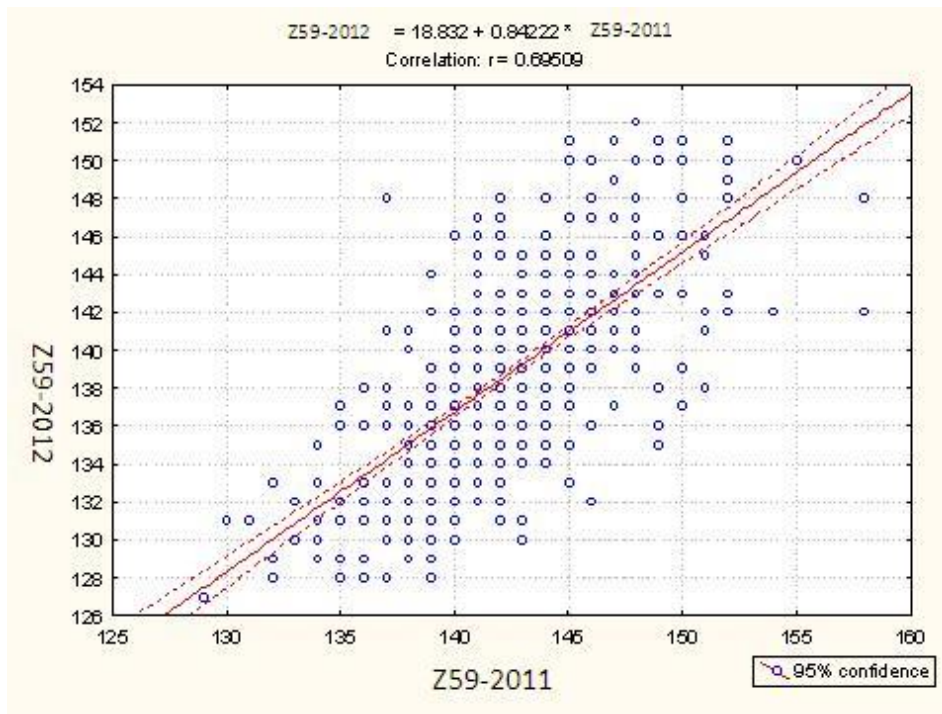
■ A kimutatott allélkombinációs csoportok, zárójelben megadva a statisztikai elemzésbe vont 12 fő allélcsoport

M10. A vizsgált 683 búzagenotípus és felvételezett két egyedfejlődési fázis közötti korreláció a két évjárat függvényében, (a) Z49 és (b) Z59.

(a)



(b)



Megjegyzés:

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

M11. A Z49 és a Z59 egyedfejlődési fázisok varianciaanalízise a két év átlagában (2011 és 2012), (a) az egyedfejlődési gének, mint főkomponensek és (b) e gének különböző kombinációi vonatkozásában

Faktorok	DF	Z49		Z59	
		MS	P	MS	P
(a) Főhatás GLM ANOVA					
Intercept	1	1,190,945	0,00000	1,352,257	0,00000
<i>VRN-AI</i>	1	0	0,867	0	0,871
<i>VRN-BI</i>	1	11	0,252	8	0,339
<i>VRN-DI</i>	1	209	0,00000	151	0,00009
<i>PPD-BI</i>_teljes	1	699	0,00000	714	0,00000
<i>PPD-DI</i>	1	1898	0,00000	2530	0,00000
Hiba	677	8		9,6	
<i>VRN-AI</i>	1	0,3	0,857	0,3	0,871
<i>VRN-BI</i>	1	10,9	0,237	8,8	0,339
<i>VRN-DI</i>	1	146,9	0,00002	115,2	0,00057
<i>PPD-BI</i> _csonka gén	1	8,6	0,295	1,1	0,733
<i>PPD-BI</i> _kópiaszám	3	11,9	0,205	8,5	0,451
<i>PPD-BI</i>_kópiák közötti intervallum	2	79,7	0,00004	84,6	0,00017
<i>PPD-DI</i>	1	1686	0,00000	2308,3	0,00000
Hiba	671	7,8		9,6	
(b) Faktor hatás GLM ANOVA					
<i>VRN-AI</i> × <i>VRN-BI</i>	1	16	0,268	1	0,759
<i>VRN-AI</i> × <i>VRN-DI</i>	1	26,6	0,144	10,3	0,412
<i>VRN-AI</i> × <i>PPD-BI</i> _csonka gén	1	16,6	0,231	3	0,649
<i>VRN-AI</i> × <i>PPD-BI</i> _kópiaszám	2	7,5	0,500	5,4	0,669
<i>VRN-AI</i> × <i>PPD-BI</i> _kópiák közötti intervallum	3	5,9	0,641	1,4	0,958
<i>VRN-AI</i> × <i>PPD-DI</i>	1	1	0,820	1	0,827
<i>VRN-BI</i> × <i>VRN-DI</i>	1	44	0,059	30	0,158
<i>VRN-BI</i> × <i>PPD-BI</i> _csonka gén	1	0,7	0,806	3,8	0,606
<i>VRN-BI</i> × <i>PPD-BI</i> _kópiaszám	2	19,9	0,156	16,4	0,296
<i>VRN-BI</i> × <i>PPD-BI</i>_kópiák közötti intervallum	3	40	0,0096	45	0,0154
<i>VRN-BI</i> × <i>PPD-DI</i>	1	6	0,416	2	0,713
<i>VRN-DI</i> × <i>PPD-BI</i>_csonka gén	1	48	0,0397	57	0,0435
<i>VRN-DI</i> × <i>PPD-BI</i> _kópiaszám	3	291	0,0410	29,9	0,081
<i>VRN-DI</i> × <i>PPD-BI</i>_kópiák közötti intervallum	3	34,8	0,0172	33	0,0435
<i>VRN-DI</i> × <i>PPD-DI</i>	1	106	0,0006	64	0,0153
<i>PPD-BI</i>_csonka gén × <i>PPD-BI</i>_kópiaszám	2	79,6	0,0006	52,7	0,0196
<i>PPD-BI</i> _csonka gén × <i>PPD-BI</i> _kópiák közötti intervallum*	0				
<i>PPD-BI</i> _csonka gén × <i>PPD-DI</i>	1	27	0,086	51	0,0289
<i>PPD-BI</i> _kópiaszám × <i>PPD-BI</i> _kópiák közötti intervallum	3	29,4	0,037	27,4	0,0981
<i>PPD-BI</i> _kópiaszám × <i>PPD-DI</i>	4	11,9	0,218	15,6	0,182
<i>PPD-BI</i> _kópiák közötti intervallum × <i>PPD-DI</i>	3	11	0,241	23	0,093
Hiba	677	8 – 13		10 – 16	

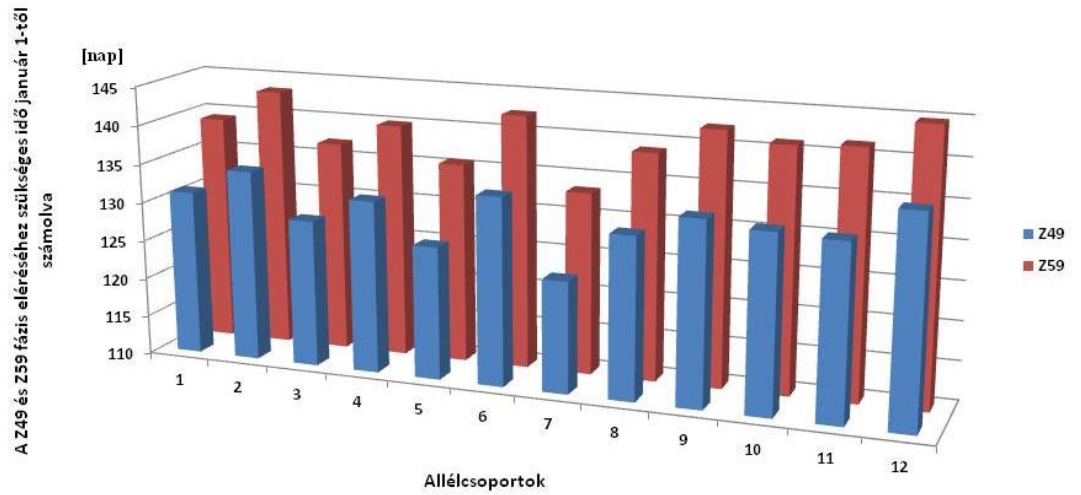
* az elemzést nem tudtuk elvégezni a hiányzó alcsoportok nagy száma miatt

Megjegyzés:

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

M12. A Z49 és Z59 egyedfejlődési fázisok két vizsgálati évben mért átlagértékeinek a megoszlása a 12 fő allélcsoport között.



Megjegyzés:

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

M13. A kísérletekben használt génspecifikus markerek allélmegoszlási arányai az MTA-ATK őszibúza GWA panelben

Gén	Marker	Allél eloszlás [%]	Megjegyzés
<i>VRN-A1</i>	VRN1AF-VRN1-INTR1R	13,8% tavaszi allél 86,2% őszi allél	LD térképbe illesztve
	Intr1/A/F2- Intr1/A/R3 Intr1/C/F-Intr1/AB/R	0% tavaszi ('Langdom') allél 100% őszi allél	nem találtunk polimorfizmust
	Intr2intr6-F/R	72% hosszú vernalizációs igényű allél 26% rövid vernalizációs igényű allél 2% nem adott jelet	LD térképbe illesztve
<i>VRN-B1</i>	Intr1/B/F-Intr1/B/R3 Intr1/B/F-Intr1/B/R4	23,4% tavaszi allél 76,6% őszi allél	LD térképbe illesztve
	vrb1i1F-R	0% <i>Vrn-B1^S</i> allél 100% <i>Vrn-B1^{Dm}</i> allél	nem találtunk polimorfizmust
<i>VRN-D1</i>	Intr1/D/F-Intr1/D/R3 Intr1/D/F-Intr1/D/R4	8,5% tavaszi allél 91,5% őszi allél	LD térképbe illesztve
<i>VRN2</i>	R3C1N3- RACEC1N1	62,8% 1. típusú allél 37,2% 2. típusú allél	nem találtunk fenotípusos elkülönülést
	V2ABD-F1-R2 V2ABD-F2-R1	4% <i>ZCCT-A1</i> null allélt hordozó 96% <i>ZCCT-A1, B1, D1</i> allélt hordozó	ritka alléltípus
<i>VRN-B3</i>	TaFTB-F-R FTB-INS-F-R NOINS-F2-R	0% 'Hope' korai típus 100% 'Chinese Spring' kései típus	nem találtunk polimorfizmust
<i>PPD-B1</i>	Ppd- B1exon3SNP_F1-R1 Ppd- B1_2ndcopy_F1-R1 PpdB1-F25-R70 PpdB1-F31-R36	23,4% érzéketlen allél 76,6% érzékeny allél 'Récital' típus: 36% 'Sonora' típus: 9% 'Chinese Spring' típus: 55%	LD térképbe illesztve
<i>PPD-D1</i>	Ppd-D1F- PpdD1R1/R2	50% érzéketlen allél 50% érzékeny allél	LD térképbe illesztve
	Ppd-D1 exon8-F1-R1	0% érzéketlen allél 100% érzékeny allél	nem találtunk polimorfizmust
<i>EPS-A^m1</i>	wg241F-R VatpCF-R	0% korai típus 100% kései típus	nem találtunk polimorfizmust
	Adk1F-R	22,3% 1. típus 38,3% 2. típus 39,4% 3. típus	nem találtunk fenotípusos elkülönülést

M13. Folytatás az előző oldalról

Gén	Marker	Allél eloszlás [%]	Megjegyzés
<i>IB1R</i>	wMAS000011 KASP-marker	75% nincs transzlokáció 22% van transzlokáció	LD térképbe illesztve
<i>RHT-B1</i>	wMAS000001 KASP-marker	34% mutáns típus 62% vad típus 3% nem adott jelet 1% heterozigóta	LD térképbe illesztve
<i>RHT-D1</i>	wMAS000002 KASP-marker	38% mutáns típus 60% vad típus 2% nem adott jelet	LD térképbe illesztve
<i>PPD-A1</i>	wMAS000029 KASP-marker	14% érzéketlen 80% érzékeny 6% nem adott jelet	exon5, intron5, exon6 szegmensekben található deléciós sorozat kimutatásához /LD térképbe illesztve/
<i>PPD-D1</i>	wMAS000025 KASP-marker	32% érzéketlen 65% érzékeny 2% nem adott jelet 1% heterozigóta	intron1 régióban található inszerció kimutatásához /LD térképbe illesztve/
<i>PPD-D1</i>	wMAS000026 KASP-marker	21% érzéketlen 75% érzékeny 4% nem adott jelet	exon7 régióban található deléció kimutatásához /LD térképbe illesztve/
<i>PHC-5A</i>	KASP-marker	20% 'Spark', 'Cadenza', 'Claire', 'Paragon' típus 78% 'Rialto', 'Avalon' típus 2% nem adott jelet	
<i>TaFT31A</i>	KASP-marker	27% 'Spark', 'Charger' típus 68% 'Rialto', 'Badger' típus 4% nem adott jelet 1% heterozigóta	LD térképbe illesztve
<i>TaFT31B</i>	KASP-marker	10% 'Spark' típus 42% 'Rialto' típus 48% nem adott jelet	
<i>TaFT31D</i>	KASP-marker	13% 'Spark', 'Cadenza' típus 85% 'Rialto', 'Avalon' típus 2% nem adott jelet	
<i>TaELF31D</i>	KASP-marker	13% 'Savannah' típus 85% 'Rialto' típus 2% nem adott jelet	LD térképbe illesztve

M14. A felvételezett egyedfejlődési és morfológiai paraméterek, illetve a vizsgált terméskomponensek varianciaanalízise és főbb értékeinek összefoglalása

	Jelleg	6 ² (%)			h ²	Átlagértékek						¹ LSD (G)	¹ LSD (V)	¹ LSD (G×V)
		Genotípus (G)	Évjárat (É)	Vetésidő (V)		2013_1	2013_2	2014_1	2014_2	2015_1	2015_2			
Egyedfejlődési paraméterek	Z30	10,7***	11,6***	48,5	0,80	126	195	149	232	130	152	9,2	9,2	13,1
	Z31	5***	11,5***	50,2	0,70	111	178	133	237	112	147	5,6	5,6	7,9
	Z49	26,2***	42***	19,7	0,96	317	378	399	475	334	352	5,9	5,9	8,3
	Z59	29,4***	36,8***	19,7	0,95	389	445	466	557	408	431	5,7	5,7	8,1
	ZSE	19,5***	52,7***	13,2	0,93	446	499	545	642	437	461	18,6	18,6	26,3
Morfológiai paraméterek	PH2 [cm]	50,2***	17,7***	13,7***	0,96	73	63	85	74	69	65	3,69	0,38	5,22
	PH3 [cm]	49,4***	20,3***	12,9***	0,97	82	71	95	84	78	75	3,94	0,41	5,57
	EAL [cm]	44,8***	19,8***	0	0,94	9,4	8,4	10,4	10,8	9,6	9,4	0,67	0,07	0,95
	LSE	20,2***	54,8	0	0,84	321	304	397	410	307	309	11,1	1,1	15,7
	SG	46,5***	11,1***	17,8***	0,91	0,21	0,19	0,20	0,17	0,22	0,20	0,003	0,0003	0,004
	LIN [cm]	58,3***	17***	0	0,96	28	27,5	32,5	32,5	28	28	2,21	0,23	3,12
Terméskomponensek	AET [g]	48,9***	0	0	0,93	41,3	41,1	44,7	37,2	42,9	43,2	2,24	0,23	3,17
	AS	32,8***	9***	5,8***	0,84	41	37	44	41	38	36	3,50	0,36	4,95
	DENS	61,2***	2,4***	0,3***	0,93	2,3	2,3	2,3	2,1	2,3	2,3	0,15	0,01	0,21
	GY [g]	2,7***	0	17,9***	0,19	14	8,3	16	10,5	13,5	13,3	1,69	0,17	2,39
	MET [g]	60,6***	0	0,3*	0,94	44,2	44	46,6	42,9	45,2	45,2	2,52	0,26	3,56
	MS	28,9***	8,2***	0	0,82	52	51	56	61	53	52	5,84	0,60	8,26
	MSW [g]	29,7***	8,3***	0	0,82	2,3	2,2	2,6	2,6	2,4	2,3	0,30	0,03	0,43
	RT	0	0	8,1***	0	7	4	7	5	7	7	0,93	0,10	1,32
	SPIK	33,8***	15,9***	11,1***	0,88	21	19	23	22	22	21	1,04	0,11	1,46
	SS	0	0	16,2**	0	283	147	299	212	260	255	37,17	3,83	52,56
	SSP	17,7***	0,1*	40,8**	0,80	2,5	2,7	2,5	2,8	2,4	2,5	0,23	0,02	0,33
	SSW [g]	0,4***	0	19,1*	0,03	11,7	6	13,4	7,9	11,1	11	1,60	0,17	2,26

¹ a három vizsgálati év átlagában
*P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001

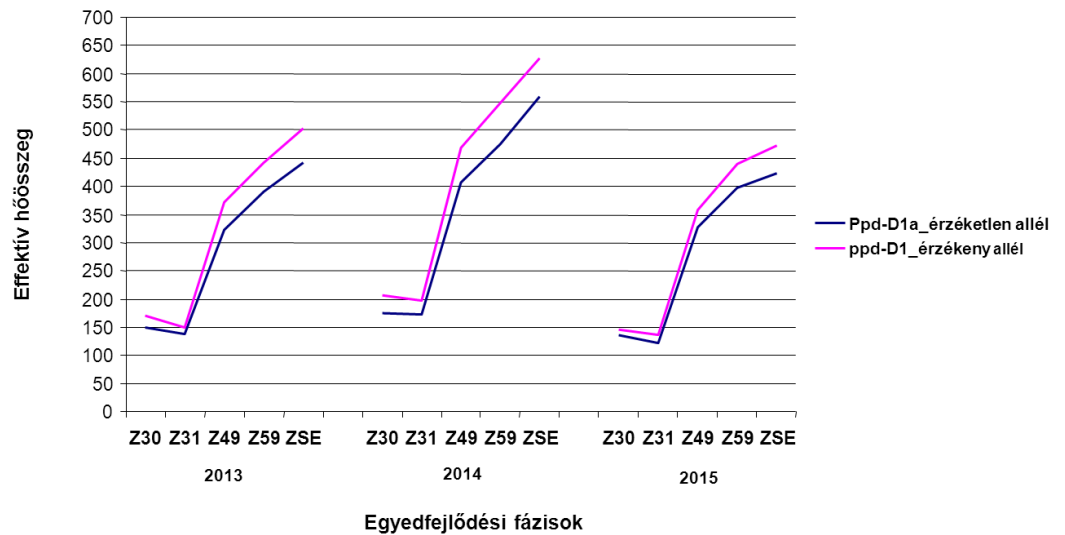
Megjegyzés:

AET: átlagos ezerszemtömeg
AS: átlagos szemszám/kalász arány
DENS: kalászkasűrűség
EAL: főkálász hossza
GY: szemtermés
LIN: utolsó szártag hossza
LSE: intenzív szárnövekedés intervalluma
ZSE: intenzív szárnövekedés vége

MET: főkálász ezerszemtömege
MS: főkálász szemszáma
MSW: főkálász szemszáma
PH2: növénymagasság /a főhajtás alapi részétől a főkálász alapi részéig mérve/
PH3: növénymagasság /a főhajtás alapi részétől a főkálász csúcsáig mérve/
RT: produktív oldalhajtások száma
SG: intenzív szárnövekedés sebessége
SPIK: a főkálász kalászkaszáma

SS: mellékkalászok szemszáma
SSP: szem/kalászkaszka arány
SSW: mellékkalászok szemszáma
Z30: intenzív szárnövekedés kezdete
Z31: az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél
Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el
Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

M15. A vizsgált egyedfejlődési fázisok eléréséhez szükséges effektív hőösszeg értékek megoszlása a fajták *PPD1* alléltípusaiban a három vizsgálati évben.



	Z30	Z31	Z49	Z59	ZSE
6 ² (<i>PPD-D1</i>)	5,3	2	16,1	18,8	15,3

Megjegyzés:

Z30: intenzív szárnövekedés kezdete

Z31: az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

ZSE: intenzív szárnövekedés vége

M16. Az általunk vizsgált egyedfejlődési, morfológiai és terméskomponensek főkomponens analízisének főbb adatainak összefoglalása

	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Faktor 4	Faktor 5	Faktor 6
Eigen érték	6,2	5,6	4,1	2,1	1,7	1,3
Összesített variancia (%)	26,8	51,2	68,9	77,9	85,2	90,8
Faktor – változó korreláció						
SG	ns	0,69	-0,38	ns	0,34	-0,35
Z30	0,81	ns	0,29	ns	ns	ns
ZSE	0,95	ns	ns	ns	ns	ns
LSE	0,80	0,21	ns	ns	ns	ns
Z31	0,74	-0,20	0,34	ns	-0,30	ns
Z49	0,93	ns	ns	ns	-0,24	ns
Z59	0,92	ns	ns	ns	-0,26	ns
PH2	0,46	0,68	-0,43	ns	0,24	-0,25
PH3	0,49	0,65	-0,47	ns	0,26	ns
LIN	0,40	0,64	-0,44	ns	0,21	ns
EAL	0,53	ns	-0,57	ns	0,21	0,42
SPIK	0,59	-0,34	ns	ns	ns	-0,44
DENS	ns	ns	0,58	ns	-0,21	-0,71
MS	0,32	-0,82	ns	ns	0,43	ns
SSP	ns	-0,73	ns	ns	0,51	0,23
MSW	ns	-0,76	-0,48	0,35	ns	ns
MET	-0,31	ns	-0,71	0,50	-0,32	ns
RT	ns	ns	-0,29	-0,82	-0,40	ns
SS	ns	-0,61	-0,30	-0,70	ns	ns
AS	0,32	-0,79	ns	ns	0,39	-0,20
SSW	ns	-0,58	-0,70	-0,31	-0,22	ns
AET	-0,34	ns	-0,71	0,50	-0,28	ns
GY	ns	-0,64	-0,70	-0,21	ns	ns

ns: nem szignifikáns

Megjegyzés:

AET: átlagos ezerszemtömeg

AS: átlagos szemszám/kalász arány

DENS: kalászkasűrűség

EAL: főkalász hossza

GY: szemtermés

LIN: utolsó szártag hossza

LSE: intenzív szárnövekedés intervalluma

MET: főkalász ezerszemtömege

MS: főkalász szemszáma

MSW: főkalász szemsúlya

PH2: növénymagasság /a főhajtás alapi részétől a főkalász alapi részéig mérve/

PH3: növénymagasság /a főhajtás alapi részétől a főkalász csúcsáig mérve/

RT: produktív oldalhajtások száma

SG: intenzív szárnövekedés sebessége

SPIK: a főkalász kalászkaszáma

SS: mellékkalászok szemszáma

SSP: szem/kalászkaszka arány

SSW: mellékkalászok szemsúlya

Z30: intenzív szárnövekedés kezdete

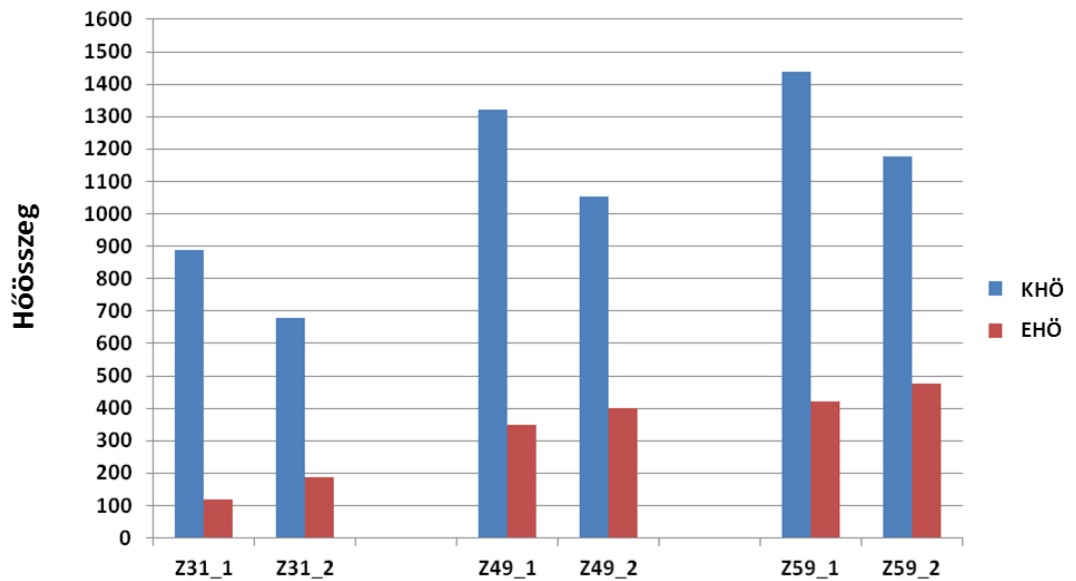
Z31: az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

ZSE: intenzív szárnövekedés vége

M17. A két őszi vetéside kísérletben mért hőösszegek összehasonlítása a főbb egyedfejlődési fázisok között a három vizsgálati év átlagában.



Megjegyzés:

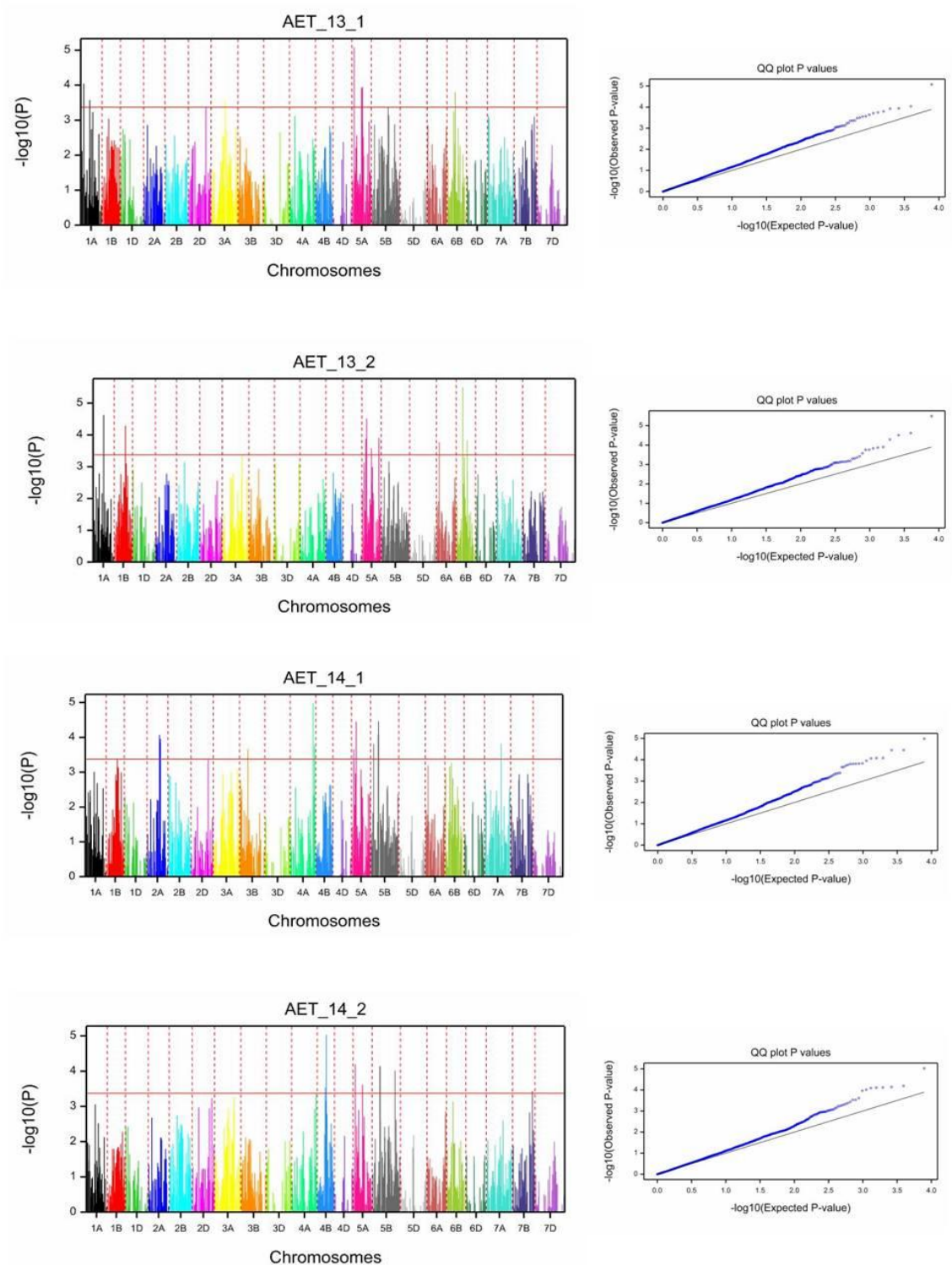
KHÖ (kumulatív hőösszeg), EHÖ (effektív hőösszeg)

Z31: az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél

Z49: a kalász a zászlós levél hüvelyének felső részében helyezkedik el

Z59: a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből

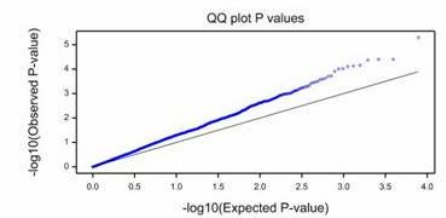
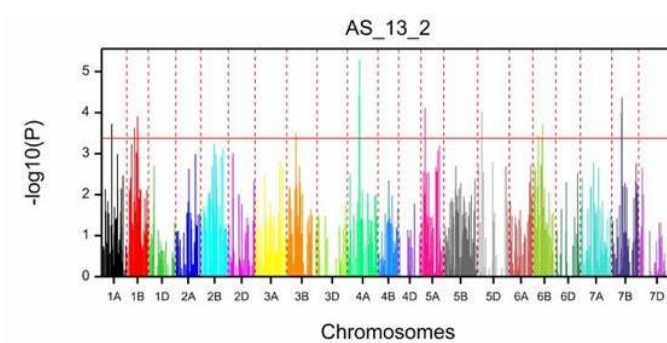
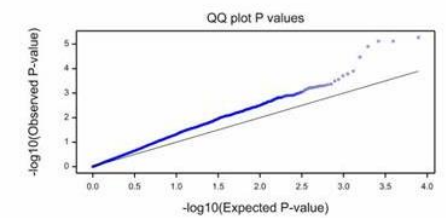
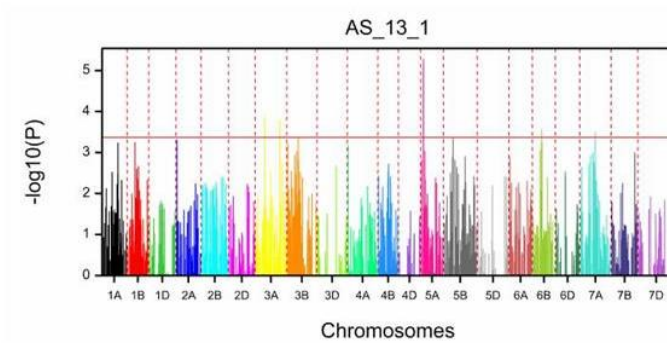
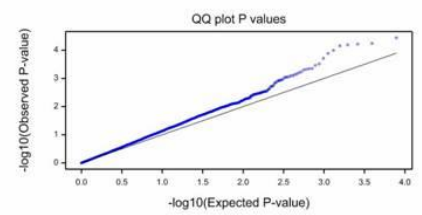
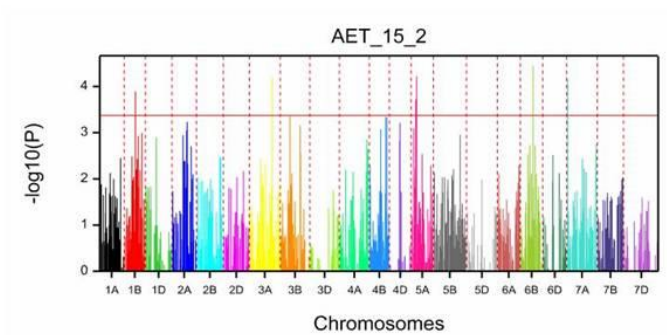
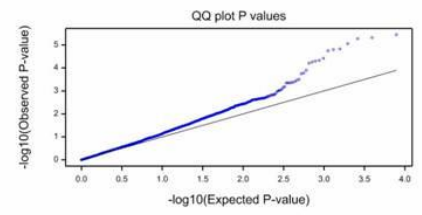
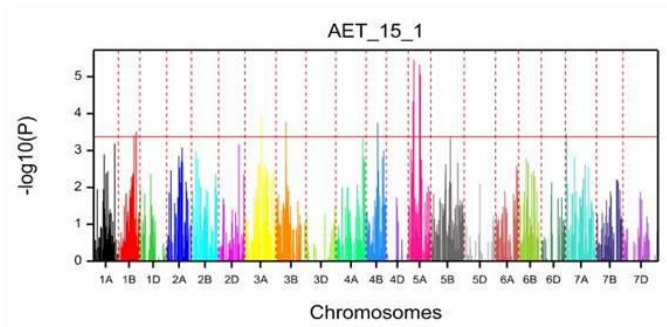
M18. Néhány kiválasztott fontosabb morfológiai és terméskomponens GWAS eredményeinek „Manhattan plots” és „Q-Q plots” legjobb modell szerinti ábrázolása az egyedi környezetekben (Martonvásár 2013-2015).



Megjegyzés:

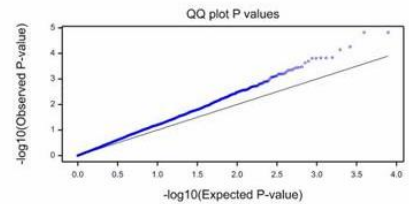
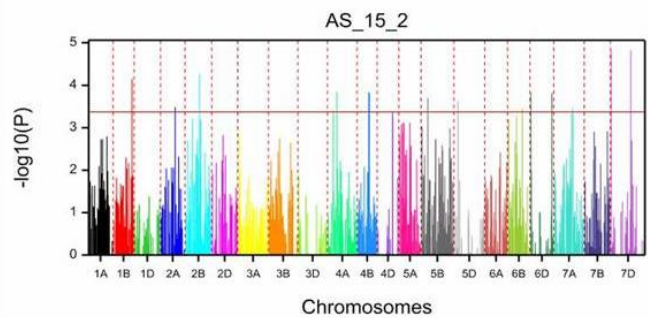
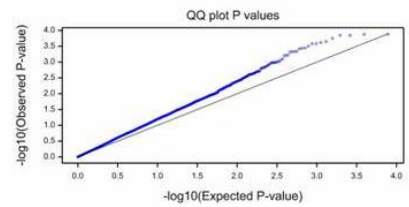
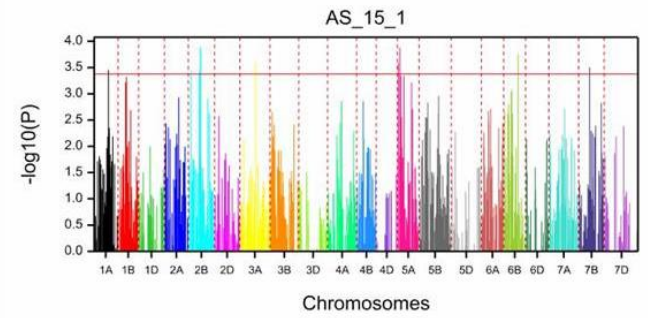
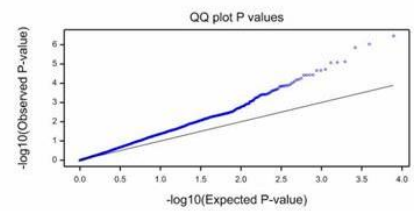
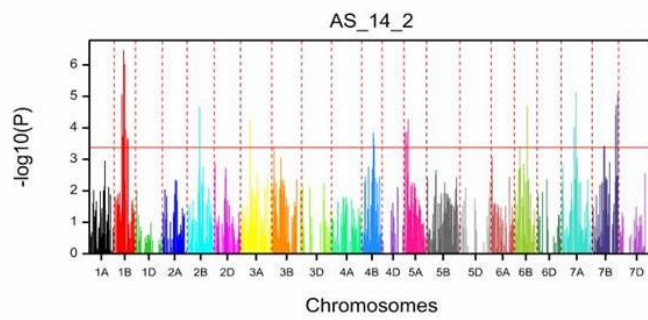
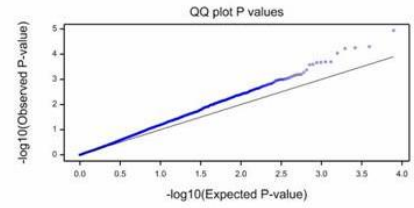
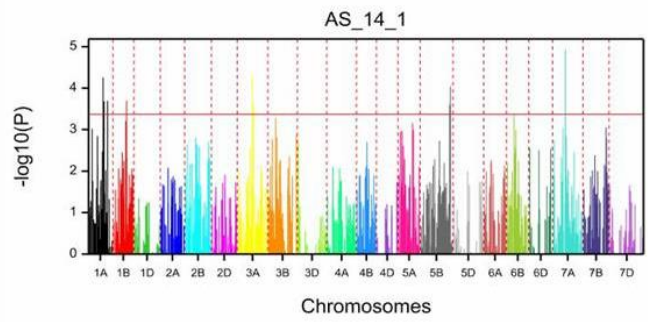
AET: átlagos ezerszemtömeg

M18. Folytatás az előző oldalról

**Megjegyzés:**

AET: átlagos ezerszemtőmeg
 AS: átlagos szemszám/kalász arány

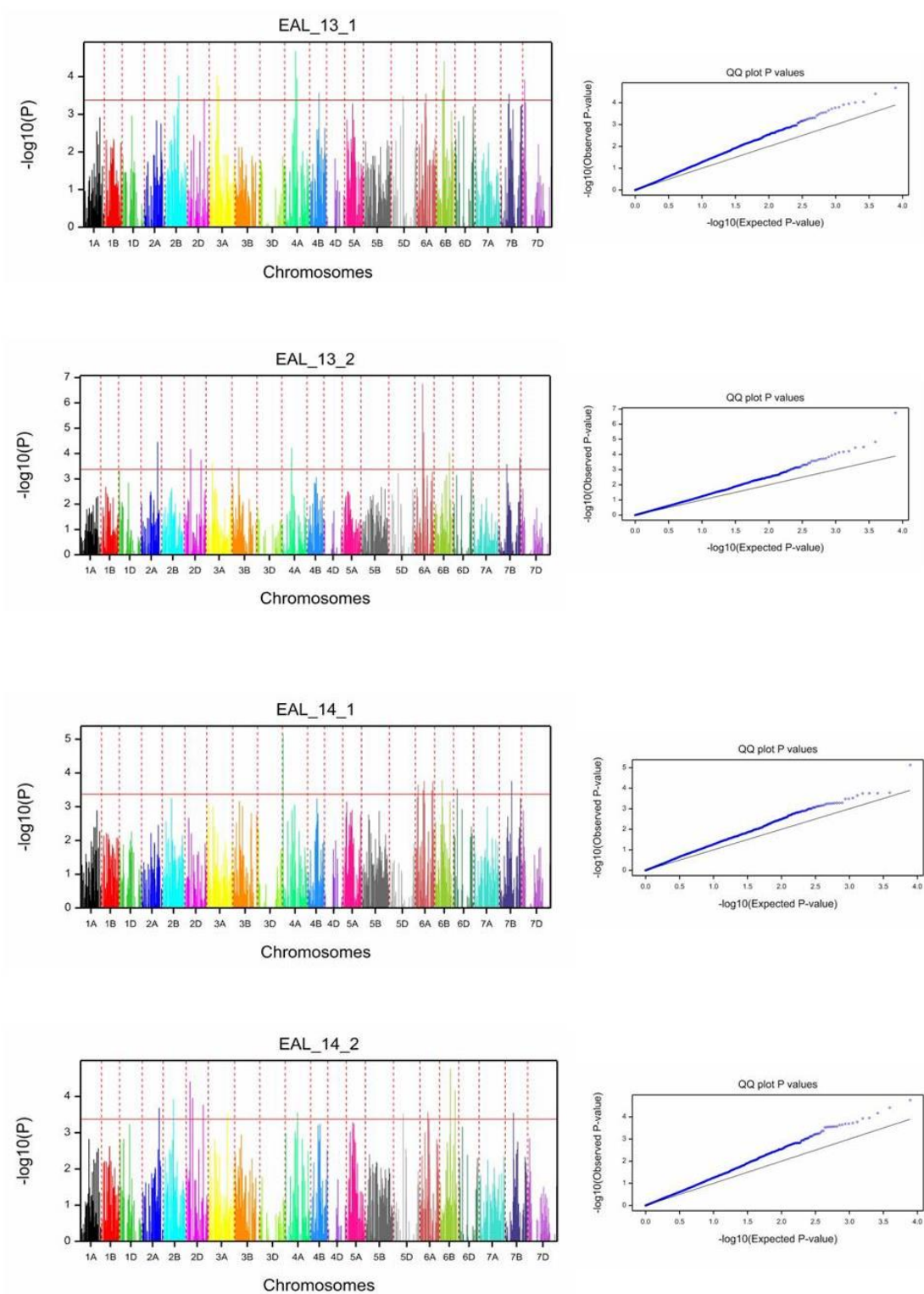
M18. Folytatás az előző oldalról



Megjegyzés:

AS: átlagos szemszám/kalász arány

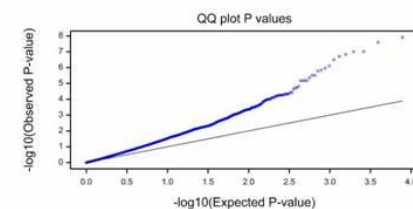
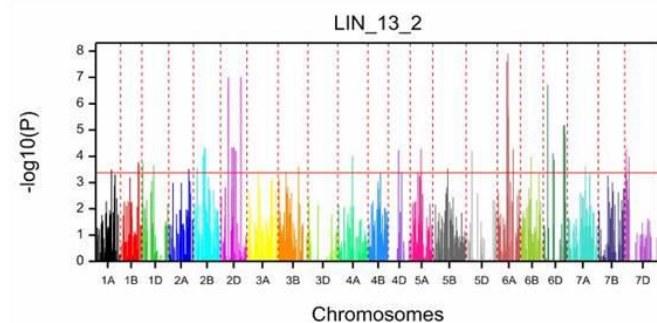
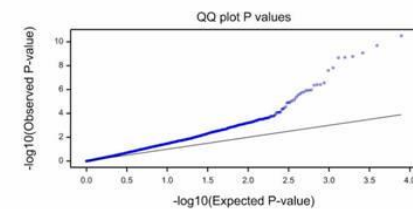
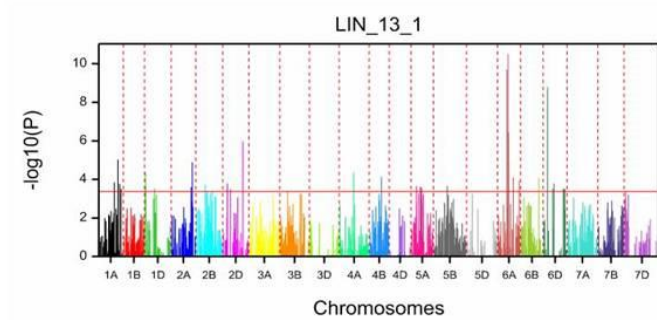
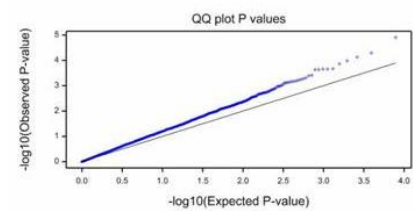
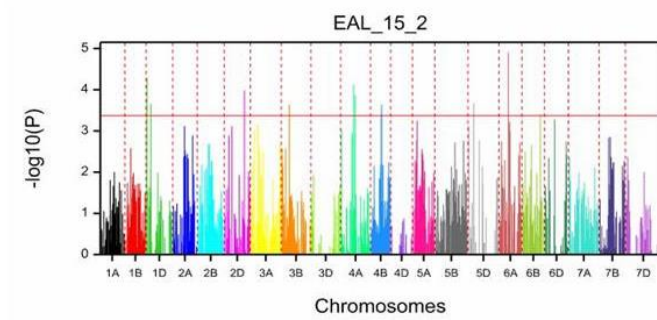
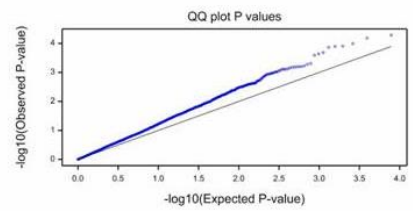
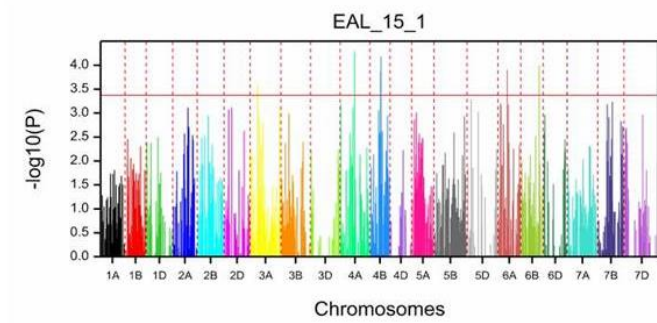
M18. Folytatás az előző oldalról



Megjegyzés:

EAL: főkálász hossza

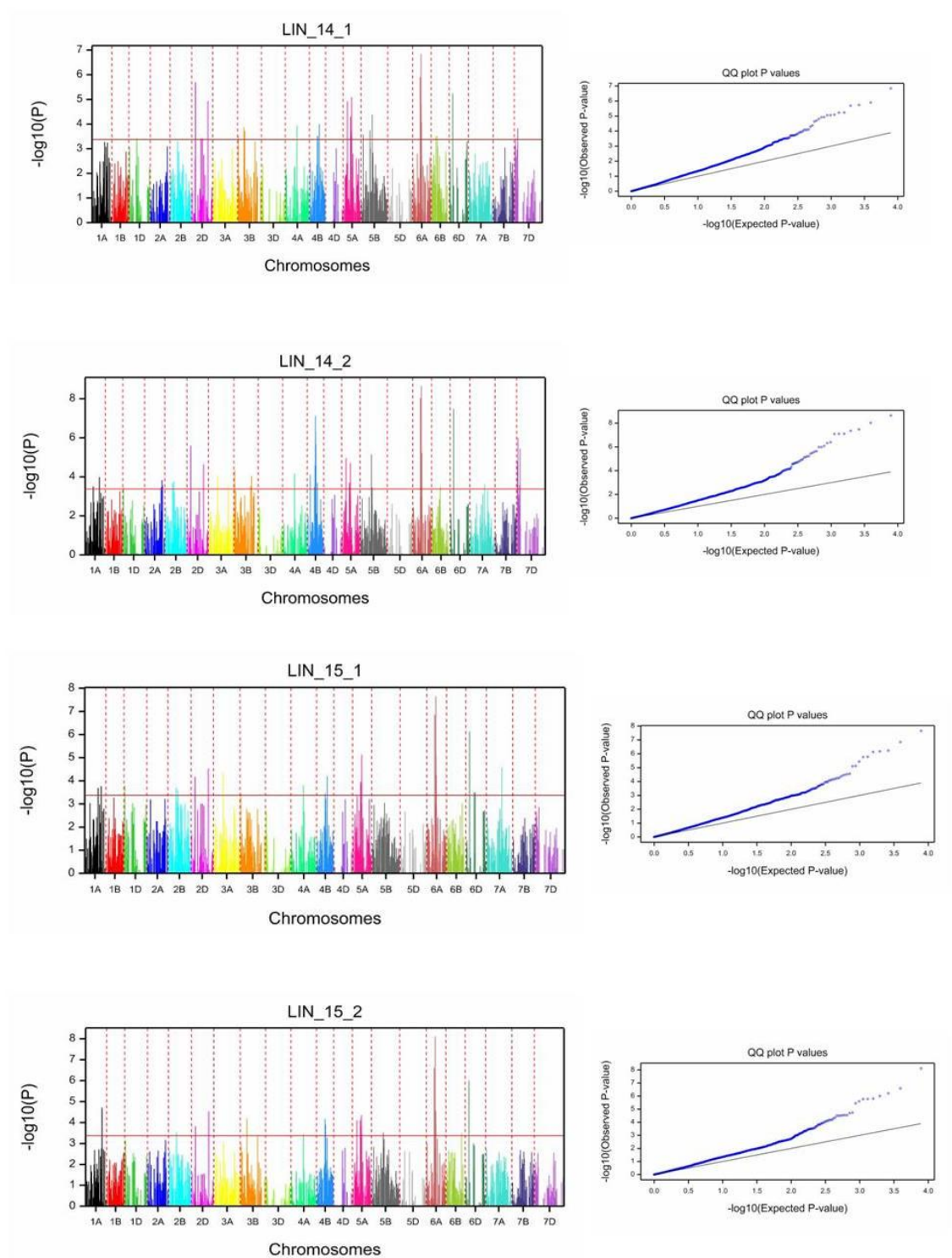
M18. Folytatás az előző oldalról



Megjegyzés:

EAL: főkalász hossza
 LIN: utolsó szártág hossza

M18. Folytatás az előző oldalról

**Megjegyzés:**

LIN: utolsó szártag hossza

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A kutatásaink elvégzéséhez szükséges anyagi támogatást az OTKA NK72913, az OTKA 80781, a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0064, az EU-FP7 ADAPTAWHEAT és az EU_BONUS_12-1-2012-0024 pályázatoknak köszönhetjük. A PhD dolgozatom elkészítéséhez és szakmai fejlődésem irányításáért köszönetemet és hálámat fejezem ki témavezetőmnek, Dr. Karsai Ildikónak. Köszönöm az MTA Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézet vezetőségének, különösen Dr. Balázs Ervin akadémikus, főigazgató úrnak, Dr. Veisz Ottó igazgató úrnak, Dr. Bedő Zoltán akadémikus, kutatóprofesszor úrnak (korábbi főigazgató), Dr. Vida Gyula osztályvezető úrnak, Dr. Láng László tudományos tanácsadó úrnak (korábbi osztályvezető), hogy támogatást nyújtottak munkámhoz, és PhD tanulmányaim elvégzéséhez.

Őszinte köszönet illeti a Kalászos Gabona Nemesítési Osztály és a Molekuláris Nemesítési Osztály valamennyi dolgozóját, akikre még a sokszor fizikailag is komoly megterhelést igénylő szántóföldi munkák során is számíthattam, és kitartottak mellettem.

Kiemelten köszönöm Illés Klára, Tóth Viola, Káposztás-Mészáros Ibolya, Egeresi Eleonóra, Dr. Balla Krisztina, Bányai Judit, Bertalan Adrienn, Kristin Péterné, Gál Mariann, Horváth Zita, Dr. Horváthné Dr. Uhrin Andrea, Károlyiné Dr. Cséplő Mónika, Mayer Marianna, Dr. Komáromi Judit, Dr. Puskás Katalin, Lados Demeter, Pántya Bertalan és Macsuga Joachim munkatársaimnak azt, hogy minden esetben számíthattam precíz és gyors munkájukra.

A Génmegőrzési és Organikus Nemesítési Osztály dolgozói közül külön köszönöm Ivanizs Lászlónak, aki egyes részmunkákhoz nyújtott segítséget.

Dr. Mészáros Klárának és Dr. Vida Gyulának köszönöm a dolgozattal kapcsolatos hasznos ötleteiket és megjegyzéseiket.

Végül, de nem utolsó sorban köszönöm Feleségemnek és családomnak a türelmet és a lelki támogatást, amire nagy szükségem volt a szántóföldi és a laboros munkák, illetve a dolgozat megírása alatt.