

SZENT ISTVÁN EGYETEM

**BÚZA GENOTÍPUSOK KALÁSZFUZÁRIUM-ELLENÁLLÓSÁGA
ÉS A REZISZTENCIA GENETIKAI HÁTTERÉNEK VIZSGÁLATA**

Doktori (PhD) értekezés

Puskás Katalin

**Martonvásár
2013.**

A doktori iskola

megnevezése: Növénytudományi Doktori Iskola

tudományága: Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok

vezetője: Dr. Heszky László
egyetemi tanár, az MTA rendes tagja
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Genetika és Biotechnológiai Intézet

Témavezetők: Dr. Vida Gyula
tudományos főmunkatárs, PhD
MTA Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézet
Kalászos Gabona Rezisztencia Nemesítési Osztály

Dr. Virányi Ferenc
egyetemi tanár, az MTA doktora
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Növényvédelmi Intézet

.....

Dr. Vida Gyula
témavezető

.....

Dr. Virányi Ferenc
témavezető

.....

Dr. Heszky László
iskolavezető

TARTALOMJEGYZÉK

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	7
1. BEVEZETÉS	9
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	11
2.1. A búza kalászfuzárium a kórokozó oldaláról	11
2.1.1. <i>A fuzáriumfajok rendszerének változásai a kezdetektől napjainkig</i>	11
2.1.2. <i>A Fusarium/Gibberella nemzetség morfológiai határozóbélyegei</i>	13
2.1.3. <i>A kalászfuzárium legfontosabb kórokozóinak jellemzése</i>	14
2.1.3.1. <i>Fusarium graminearum</i> Schwabe, teleomorfi alakja: <i>Gibberella zeae</i> (Schw.) Petch	14
2.1.3.2. <i>Fusarium culmorum</i> (W. G. Smith) Saccardo	16
2.1.4. <i>Mikotoxinok</i>	17
2.2. A búza kalászfuzárium jellemzése a gazdanövény és a kórokozó kapcsolatának tükrében	18
2.2.1. <i>A kalászfertőzést okozó Fusarium fajok</i>	18
2.2.2. <i>A fuzáriumgombák életsiklusa</i>	20
2.2.3. <i>Kalászosok fuzáriumbetegségei</i>	22
2.2.4. <i>A búzakaralászfuzárium fertőződésének tünetei</i>	24
2.2.5. <i>Környezeti tényezők szerepe a kalászfuzárium-fertőzésben, és a védekezés lehetőségei</i>	28
2.2.6. <i>A kalászfuzárium gazdasági jelentősége</i>	31
2.3. A búza kalászfuzárium-rezisztenciája	32
2.3.1. <i>Rezisztenciatípusok és inokulációs módszerek</i>	33
2.3.2. <i>Rezisztenciaforrások a búzanemesítésben</i>	34
2.3.3. <i>A kalászfuzárium-ellenállóság genetikai háttere</i>	35
2.3.3.1. <i>Legfontosabb kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek</i>	37
2.3.3.2. <i>A molekuláris marker technikák eredményeinek alkalmazási lehetőségei</i>	38
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	41
3.1. A fertőzőanyag előállítása	41
3.2. Szántóföldi kalászfuzárium-rezisztencia kísérletek	42
3.2.1. <i>Búzafajták és nemesítési törzsek szántóföldi ellenállóságának felmérése</i>	43
3.2.1.1. <i>A kísérlet növényi anyaga</i>	43
3.2.1.2. <i>A kísérlet elrendezése és a csokros permetezéssel inokulációs technika</i>	44
3.2.1.3. <i>A kalászfuzárium-fertőzöttség értékelése, statisztikai módszerek</i>	44
3.2.2. <i>Ismert és potenciális rezisztenciaforrások szántóföldi ellenállóságának vizsgálata</i>	45
3.2.2.1. <i>A kísérlet növényi anyaga</i>	45

3.2.2.2. A kísérlet elrendezése és az állománypermetezéssel inokulációs módszer	46
3.2.2.3. A kalászfuzárium-fertőzöttség értékelése, statisztikai módszerek	46
3.2.3. <i>A II. típusú kalászfuzárium-ellenállóság vizsgálata</i>	46
3.2.3.1. A kísérlet növényi anyaga	47
3.2.3.2. A kísérlet elrendezése és a kalászkainjektálásos inokulációs módszer	47
3.2.3.3. A fuzárium kalászban terjedésének értékelése, statisztikai módszerek	47
3.3. A kalászfuzárium-ellenállóság genetikai hátterének vizsgálata	48
3.3.1. <i>Genetikai vizsgálatok növényi anyaga</i>	48
3.3.2. <i>Szántóföldi kalászfuzárium-ellenállóság vizsgálata</i>	48
3.3.2.1. A kísérlet kivitelezése	48
3.3.2.2. A fertőzöttség értékelése, statisztikai módszerek	48
3.3.3. <i>A fuzárium kalászban való terjedésével szembeni ellenállóság vizsgálata</i>	49
3.3.3.1. Az üvegházi kísérlet körülményei és az inokuláció	49
3.3.3.2. A fertőzöttség értékelése, statisztika	49
3.3.4. <i>A Ning 8331/Martonvásári 17 populáció DNS-szintű vizsgálata</i>	49
3.3.4.1. DNS-izolálás	49
3.3.4.2. Mikroszatellit (SSR) primerek	50
3.3.4.3. AFLP primerek	51
3.3.4.4. PCR-termékek detektálása	53
3.3.5. <i>Kapcsoltsági térkép elkészítése, és QTL-elemzés a Ning 8331/Martonvásári 17 populációban</i>	53
4. EREDMÉNYEK	55
4.1. Szántóföldi kalászfuzárium-ellenállósági kísérletek	55
4.1.1. <i>Búzafajták és -törzsek kalászfuzárium-ellenállóságának vizsgálata</i>	55
4.1.2. <i>Kalászfuzárium rezisztenciaforrások vizsgálata és keresése</i>	60
4.1.2.1. Ismert és potenciális külföldi rezisztenciaforrások	60
4.1.2.2. Fejlett martonvásári búzatörzsek	61
4.1.2.3. Régi magyar fajták törzsei	63
4.1.3. <i>II. típusú kalászfuzárium-ellenállóság vizsgálata</i>	66
4.1.4. <i>A szántóföldi rezisztenciavizsgálatok eredményeinek összegzése</i>	69
4.1.5. <i>Szántóföldi rezisztenciavizsgálatok során tett egyéb megfigyelések</i>	72
4.2. A kalászfuzárium-ellenállóság genetikai hátterének vizsgálata	74
4.2.1. <i>Szántóföldi rezisztenciavizsgálatok</i>	74
4.2.2. <i>Üvegházi II. típusú kalászfuzárium-rezisztencia vizsgálat</i>	77
4.2.3. <i>A Ning 8331/Martonvásári 17 törzsek genotipizálása és kapcsoltsági csoportok kialakítása</i>	78
4.2.4. <i>QTL-elemzés a Ning 8331/Martonvásári 17 populációban</i>	80

5. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA, KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	85
5.1. Búza genotípusok kalászfuzárium-ellenállóságának vizsgálata	85
5.1.1. <i>Martonvásári búzafajták és nemesítési törzsek ellenállósága</i>	85
5.1.2. <i>Potenciális rezisztenciaforrások keresése</i>	86
5.1.2.1. Tavaszi búza genotípusok	87
5.1.2.2. Őszi búza genotípusok	88
5.2. A szántóföldi kalászfuzárium-kísérletek eredményét befolyásoló tényezők	90
5.2.1. <i>Környezeti tényezők hatása a kalászfuzárium-fertőzöttségre</i>	90
5.2.2. <i>Metodikai megfigyelések elemzése</i>	93
5.2.2.1. A kísérletekben alkalmazott inokulációs módszerek	93
5.2.2.2. A kalászfuzárium-fertőzöttség felmérésére vizsgált jellemzők	95
5.2.2.3. A kísérletekben használt <i>Fusarium</i> izolátumok	98
5.3. A kalászfuzárium-ellenállóság és genetikája a Ning 8331/Martonvásári 17 populációban	99
5.3.1. <i>Fenotípusos vizsgálatok</i>	99
5.3.2. <i>Kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek térképezése</i>	100
5.3.2.1. Nagy hatású kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek a Ning 8331 törzsből	100
5.3.2.2. További, kisebb hatású kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek	102
5.3.2.3. A QTL-térképezés eredményeinek értékelése	105
5.4. Új tudományos eredmények	107
ÖSSZEFOGLALÁS	109
SUMMARY	113
MELLÉKLETEK	117
M1. Irodalomjegyzék	117
M2. Több kísérletben vizsgált búza genotípusok	132
M3. A Ning 8331/Martonvásári 17 törzsek allélmintázatának vizsgálata során alkalmazott mikroszatellit primerek	135
M4. A Ning 8331/Martonvásári 17 populáció kapcsoltsági térképe	137
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	141

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

ADAMse, ADASse	– Mse- és Sse-adapter
AFLP	– amplifikált fragmentumhossz polimorfizmus (amplified fragment length polymorphism)
APS	– ammónium-perszulfát
ATP	– adenzin-trifoszfát
BME	– β -merkaptotanol
BSA	– szarvasmarha szérum albumin (bovine serum albumin)
CIMMYT	– Nemzetközi Kukorica- és Búzanemesítési Központ (Mexikó) (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo)
CTAB	– cetil-trimetil-ammónium-bromid
df	– szabadságfok (degree of freedom)
DMSO	– dimetil-szulfoxid
DON	– dezoxinivalenol
DNS	– dezoxiribonukleinsav
dNTP	– dezoxiribonukleotid-trifoszfát
EDTA	– etilén-diamin-tetraecetsav
EGT	– Európai Gazdasági Térség
EK	– Európai Közösség
F	– fogékony
F-primer	– a DNS értelmes szálához kapcsolódó indító szekvencia (forward primer)
IFA	– Agrobiotechnológiai Kutatóintézet (Ausztria) (Interuniversitäres Forschungsinstitut für Agrarbiotechnologie)
IM	– intervallum térképezés (interval mapping)
IRD	– infravörös festék (infrared dye)
LOD	– az esély 10-es alapú logaritmus (logarithm of odd)
MAS	– marker alapú szelekció (marker assisted selection)
MF	– mérsékelten fogékony
MQM	– többszörös QTL-modell (multiple QTL-model)
MR	– mérsékelten ellenálló (moderately resistant)
MS	– közepes négyzetes eltérés (mean square)
MV	– Martonvásár, martonvásári
NM	– Ning 8331/Martonvásári 17 keresztezésből származó

PCR	– polimeráz láncreakció (polymerase chain reaction)
QTL	– mennyiségi tulajdonságot meghatározó lokusz (quantitative trait locus)
R	– rezisztens
R-primer	– a DNS néma szálához kapcsolódó indító szekvencia (reverse primer)
RMF	– régi magyar fajta
SNA	– szintetikus alacsony tápanyagtartalmú agar (Synthetischer Nährstoffarmer Agar)
SRSN	– scab resistance screening nursery
SS	– eltérés-négyzetösszeg (sum of squares)
SSR	– mikroszatellit (simple sequence repeat)
Taq	– <i>Thermus aquaticus</i>
TBE	– TRIS–bórsav–EDTA
TE	– TRIS–EDTA
TEMED	– tetrametil-etilén-diamin
TRIS	– trisz-(hidroximetil)-aminometán

1. BEVEZETÉS

A kalászfuzáriózis világszerte a búza egyik legjelentősebb gazdasági- és termésveszteséget okozó betegsége. Kétségtelen, hogy a *Fusarium* fajok számára kedvező környezeti feltételek mellett, hazánkban is ez a legfontosabb és legkártékonyabb az őszi búza valamennyi betegsége közül.

A fuzáriumos kalászfertőződés következtében kialakuló mennyiségi és minőségi károk jelentősek lehetnek, de ezek önmagukban még nem szolgáltatnának elegendő indokot arra, hogy a kalászfuzárium ezt az „előkelő” helyet kiérdemlje. Mikotoxintermelő képessége sem kivételes a gombák között, hiszen számos raktári penészként ismert gombafaj szintén képes nagy mennyiségű és változatos számú mérget előállítani. A búzakaralászt fertőző fuzáriumfajokat e két jellemző együttesen teszi egyedülállóvá a kórokozók között. Mint fakultatív paraziták a növény teljes életciklusa során jelen vannak és fertőzhetik a gazdanövényt. Terméskárosító tevékenységüket már a szemképződés korai szakaszában megkezdik. A biotróf kórokozókkal ellentétben fennmaradásukhoz nincs szükségük élő növényi szövetekre, toxin- és enzintermelésükkel aktívan arra törekszenek, hogy a gazdaszervezetet gyorsan kolonizálják, és tápanyagait a maguk javára hasznosítsák. Már a búza érése során is rendkívül nagy koncentrációban szintetizálhatnak mikotoxinokat, ezt a tevékenységüket azonban a termés tárolása alatt is folytathatják, hatalmas gazdasági károkat okozva ezzel.

A búza kalászfuzárium-rezisztenciája kvantitatív tulajdonság, kialakításában több gén vesz részt. Ennek előnye, hogy amennyiben sikerül egy kiemelkedő ellenállóságú búzafajtát létrehozni, annak rezisztenciája feltehetően tartós lesz. Jó példa erre a Sumai 3 tavaszi búza, mely az 1970-es években kapott Kínában fajtaelismerést, és mai napig egyike a legjobb kalászfuzárium-ellenállóságú genotípusoknak. A mennyiségi jellegű genetikai tulajdonságok nyomán követése az utódgenerációkban nem egyszerű feladat. Bizonyíték erre az a tény, hogy bár az utóbbi évtizedekben világszerte széles körű és hatalmas mennyiségű erőforrást felemésztő kutatást folytattak a búza kalászfuzárium gazdanövény-kórokozó kapcsolat tanulmányozása területén, a nemesítési erőfeszítések ellenére a távol-keleti rezisztenciaforrásokét megközelítő kalászfuzárium-ellenállóságú minősített őszi búzafajtákat a mai napig sem sikerült létrehozni. Pedig az ellenálló fajták használatával csökkenthető lenne a környezetünk vegyszerterhelése, a termés szermaradvány-tartalma és a termesztés költsége. Ezért a búzanemesítés kiemelkedően fontos célja olyan fajták létrehozása, melyek a kalászfuzárium-fertőzés számára kedvező időjárási körülmények között is képesek – fungicidkezelés nélkül, kizárólag a rezisztenciájukkal – megakadályozni nagyobb kalászfertőzöttség kialakulását.

A mesterségesen fertőzött körülmények között végzett kalászfuzárium-ellenállósági vizsgálatokban a következő célokat tűztük ki:

1. A martonvásári őszi búza fajtaszortiment kalászfuzárium-rezisztenciájának felmérését több inokulációs és értékelési módszer alkalmazásával, melyek összehasonlító vizsgálata a fajták ellenállóságának alaposabb megismerését teszi lehetővé.
2. Potenciális rezisztenciaforrások keresését külföldi és hazai búza genotípusok körében, melyek a kalászfuzárium-ellenállóságra nemesítésben kiindulási alapanyagként szolgálhatnak a keresztezési programokban.
3. A kalászfuzárium-rezisztencia vizsgálatára alkalmazott inokulációs módszerek (permetezés és kaláskainjektálás) lehetőségeinek és korlátainak felmérését szántóföldi vizsgálatokban.
4. A kalászfuzáriummal szemben ellenálló Ning 8331 és a mérsékelten fogékony Martonvásári 17 keresztezéséből létrehozott térképező populáció utódtörzseinek fenó- és genotípusos vizsgálatát, és a rezisztencia meghatározásában jelentős QTL-ek azonosítását.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A búza kalászfuzárium a kórokozó oldaláról

A mai *Fusarium* nemzetséget Link (1809, idézi Summerell et al. 2010) írta le *Fusisporium*-ként, amely elnevezés a fuzáriumfajok legfőbb jellemzőjére, az „orsó alakú” (fusiform) konídi-umokra utal. A búza és más haszonnövények legfontosabb fuzáriumos megbetegedését okozó fajok közül az ivaros szaporodási ciklussal rendelkezők teleomorf alakja leggyakrabban a *Gibberella* nemzetségbe tartozik. Ez utóbbi taxon megalkotása Saccardo (1877, idézi Samuels et al. 2001) nevéhez köthető.

A gombák rendszertana több száz éves múltra tekint vissza. Az ismeretek és a vizsgálatokhoz használt eszközök fejlődésének következtében a fajok meghatározása és besorolása számos változáson ment át, és ez a mai napig folytatódik. A gombák között talán a *Fusarium* fajok rendszertana a legvitatottabb (Samuels és Seifert 1995), aminek több oka is van. Egyrészt a meghatározást nehezíti, hogy egy rendkívül formagazdag csoportot képeznek, a különböző fuzáriumok nagy változékonyságot mutatnak fajon belül, és környezeti hatások is befolyásolhatják megjelenési formájukat (Ubrizsy 1965). Másrészt többnyire széles gazdanövény-spektrumú csoportot alkotó kivételes növényi kórokozók. Gazdasági, élelmiszer- és takarmánybiztonsági okokból is foglalkozni kell velük. Jelentőségüket Leslie és Summerell (2006) leírása nagyon jól jellemzi: „Ha valami zöld, akkor ott biztosan van néhány *Fusarium* faj, amely rajta, benne, vagy vele együtt tenyészik.” Ezt az American Phytopathological Society által közölt adatokkal támasztják alá, mely szerint 101 gazdaságilag jelentős növény közül 81-nek biztosan van olyan betegsége, ami valamelyik *Fusarium* fajjal kapcsolatos.

Az alfejezetek megírásában főként Leslie és Summerell (2006) kézikönyve szolgált alapul, az ettől eltérő forrásokat külön jelezzük.

2.1.1. A fuzáriumfajok rendszerének változásai a kezdetektől napjainkig

A nemzetség több mint két évszázados rendszerezésének két nagyobb irányzata van, melyek fő jellemzői a felosztás és az összevonás (Nelson 1991). Az első évszázadra az adatok gyűjtése volt jellemző. Ebben az időszakban a tudósok, ha bármilyen eltérést – úgymint a különböző gazdanövényeken, vagy azok eltérő részein való előfordulást, a földrajzi elterjedést, vagy bármilyen határozó-bélyegben kismértékű különbséget – megfigyeltek, az adott tenyészetet külön fajként írták le. Ennek eredményeként a leírt fuzáriumfajok száma ezernél is több lett, így a rendszer kezelhetetlenné vált. Wollenweber és Reinking (1935, idézi Nelson 1991) megpróbáltak rendet tenni a kialakult kaotikus

helyzetben, a fajok számát jelentősen csökkentették, és ezeket szekciókba sorolták. Rendszerükben eltekintettek a gazdanövénytől, és kizárólag a gomba tulajdonságaira koncentrálva egy határozásra alkalmas fajbesorolást hoztak létre. Snyder és Hansen (1940, 1941, 1945) úgy vélték, hogy az említett felosztás még mindig nem eléggé használható a gyakorlatban. Ők voltak a legnagyobb „összevonók”, az addig leírt fajok számát ugyanis mindössze kilencre csökkentették. A fajok besorolása során sok tulajdonságot nem vettek figyelembe, és rendszerüket hosszú távon kevesen ismerték el. Az általuk leírt taxonok közül mindössze két faj (a *F. oxysporum* és a *F. solani*) maradt fenn napjainkig. A későbbi felosztások tulajdonképpen az 1935-ös rendszert veszik alapul, annak módosításai. Szerzőik Booth (1971), Gerlach és Nirenberg (1982), valamint Nelson et al. (1983) olyan osztályozási rendszert alakítottak ki, melyek a növénykórtanosok számára is hasznosak és könnyen alkalmazhatók voltak. Fontos, hogy a fajok felosztásánál a korábbi rendszerekhez képest további morfológiai tulajdonságokat is figyelembe vettek.

Az utóbbi évtizedekben a rendszertanra újból a felosztás lett jellemző. Ennek oka, hogy a molekuláris technikák fejlődésével lehetővé vált a *Fusarium* izolátumok kapcsolatának és leszármazásának alapos vizsgálata (O'Donnell et al. 2000). A filogenetikai fajfogalom értelmezésében a nemzetségben újra több százra tehető a leírt fajok száma, és ez valószínűleg még tovább fog növekedni a jövőben (Summerell et al. 2010). A filogenetikai fajok között morfológiai bélyegek alapján azonban sokszor nem lehet különbséget tenni, és ez megnehezíti az alkalmazásukat a növénykórtanban.

A *Gibberella* nemzetség rendszertani besorolása az egyik legfrissebbnek tekinthető magyar nyelvű forrásban, a Jakucs és Vajna szerkesztésében (2003) megjelent Mikológia című könyvben: *Ascomycota, Pyrenomycetes, Hypocreales, Nectriaceae*.

A gombák rendszertani besorolásának legfontosabb bélyege az ivaros szaporodás formája. A *Fusarium* nemzetségben a fajszerű azonosítás azonban gyakran nehézségekbe ütközik, hiszen sokuknál nem írtak le ivaros ciklust. A csak ivartalan szaporítóképlettel rendelkező fajokat (pl. *F. culmorum*) a mitospórás gombák csoportjába sorolják (szinonimák: *Deuteromycetes, Fungi imperfecti, konídiumos* vagy *anamorf gombák*), ebben az osztályban azonban a nemzetségek között nincsen valódi rokonság vagy filogenetikai kapcsolat (Szécsi et al. 2003). A molekuláris technikák alkalmazásának egyik előnye, hogy lehetővé teszi azon *Fusarium* fajok elhelyezését a tömlősgombák rendszerében, melyeknek csak az anamorf alakjuk ismert.

A hivatalos állásfoglalás szerint azon fajoknál, melyeknek ismert a perfekt alakja is, ez utóbbi nevét kell feltüntetni a faj megnevezésekor. A fuzáriumok esetében ennek ellenére sokkal elterjedtebb az anamorf alakra vonatkozó *Fusarium* elnevezés. Ennek oka egyrészt az, hogy sok fajnak nem ismert az ivaros ciklusa, vagy azt csak laboratóriumi körülmények között lehet előidézni, a természetben nem jellemző az ivaros alak megjelenése. Másrészt a növényen kialakuló betegség tünetek

jellemzően az ivartalan ciklussal vannak összefüggésben, az ivaros szaporítóképletek általában csak a már elhalt szöveteken kezdenek kialakulni (Ubrizsy 1965).

2.1.2. A *Fusarium/Gibberella* nemzetség morfológiai határozóbélyegei

Makrokonídiumok:

A fuzáriumfajok meghatározásának alapvető eleme a makrokonídiumok jellemzése. Vannak olyan fajok, melyek kizárólag a makrokonídiumok által is felismerhetők (Leslie és Summerell 2006), míg mások, bár hasonló spórákat képeznek (homoplázia jelensége), ennek ellenére mégsem ebbe a nemzetségbe tartoznak. Továbbá egyes fajok törzsei között szép számmal lehet találni olyanokat is, melyekre a makrokonídiumok termelése nem jellemző vagy szórványos (Seifert 2001).

A leginkább specifikus, és a fajok közötti különbségtételre alkalmas makrokonídiumok a sporodochiumokban képződnek. Ez egy ivartalan szaporítóképlet (áltermőtest), melyben a konídiumtartók csoportba rendeződve álszövetet hoznak létre (Kevei 2003). A fajok meghatározásában fontos információt nyújt a spórák átlagos mérete és alakja (egyenes vagy sarló módra görbült), szeptáltsága, az apikális és a talpsejt formája és nagysága.

A sporodochiumban képződő makrokonídiumok mellett egyes fajokra jellemző, hogy hasonló spórák termelődnek a légmicéliumban elszórtan kialakuló polifialidokon is. Pascoe (1990) ezeket mezokonídiumoknak nevezte. Megjelenésük fontos bélyeg, de alakjuk és méretük határozásra nem alkalmas.

Mikrokonídiumok és keletkezésük:

Nagy tömegben képződhetnek a légmicéliumokon, de vannak *Fusarium* fajok, melyekre a mikrokonídiumok teljes hiánya jellemző. A meghatározásban fontos tulajdonságaik a méretük, alakjuk és szeptáltságuk. Egy tenyészetben több típus is jelen lehet egyidejűleg. A spórák eddig felsorolt tulajdonságain kívül rendkívül fontos rendszertani bélyeg a keletkezésük módja. A konídiogén sejtek lehetnek mono- vagy polifialidok, rajtuk a mikrokonídiumok képződhetnek egyesével, vagy alkothatnak láncokat, illetve álfecskéket.

Klamidospórák:

Vastag falú kitartó képletek, melyek a micélium vagy a konídiumok sejtjeiből jönnek létre. A tenyészetben termelődésük általában csak több hét elteltével kezdődik meg, akkor is gyakran csak kis számban. Képződhetnek egyesével, párban, halmazokban vagy sorban is, interkalárisan illetve terminálisan. Előfordulásuk fajspecifikus.

Peritéciumok és aszkospórák:

Az ivaros szaporodásra képes fajok meghatározásában jelentős segítséget nyújtanak (Samuels et al. 2001), fontos bélyeg lehet az aszkospórák alakja és szeptáltsága.

A *Fusarium graminearum* (teleomorf: *Gibberella zeae*) az egyetlen fuzáriumfaj, mely tiszta tenyészetben is képes peritéciumok képzésére.

Egyéb jellemzők:

A meghatározásban számos olyan tulajdonság van, melyek önmagukban nem elegendők a fajok megkülönböztetésére, de támpontot jelenthetnek. Burgonya–dextróz–agar táptalajon segíthet a telepátmérő növekedési sebességének, a micélium szerkezetének (laza vagy sűrű, sok vagy kevés) és színének, valamint a táptalaj pigmentációjának megfigyelése. Egyes fajokra jellemző lehet a tenyészet speciális illata is.

2.1.3. A kalászfuzárium legfontosabb kórokozóinak jellemzése

Éghajlati körülményeink között a búzán – a fertőzés mértéke, valamint a fajon belül az agreszív törzsek nagy arányú előfordulása miatt – két *Fusarium* faj jelentős (2.2.1. fejezet): a *F. graminearum* és a *F. culmorum*.

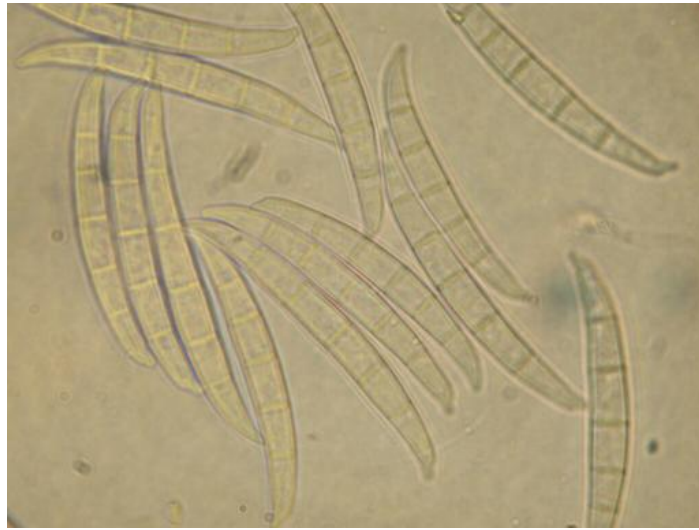
Néhány morfológiai tulajdonság mindkét faj esetén megegyezik. Egyaránt termelnek makrokonídiumokat, melyek többé-kevésbé hajlottak, sarló alakúak, leggyakrabban 5-6 sejt alkotja őket. Mikrokonídiumok tiszta tenyészeteikben nem fordulnak elő. Burgonya–dextróz–agar táptalajon növekedésük gyors, bőségesen képeznek légmicéliumot, mely a fehér–rózsaszín–sárga színek árnyalataiban játszik. A táptalajt pigmenttermelésükkel leggyakrabban sötét (kármin)vörösre változtatják. Csökkentett cukortartalmú táptalajokon néhány hét után megkezdődhet a klamidospórák kialakulása. Kozmopolita gombák, és számos gazdanövényen képesek súlyos betegséget előidézni. Mindkét gombafaj jelentős mikotoxin-termelő.

2.1.3.1. *Fusarium graminearum* Schwabe, teleomorf alakja: *Gibberella zeae* (Schw.) Petch

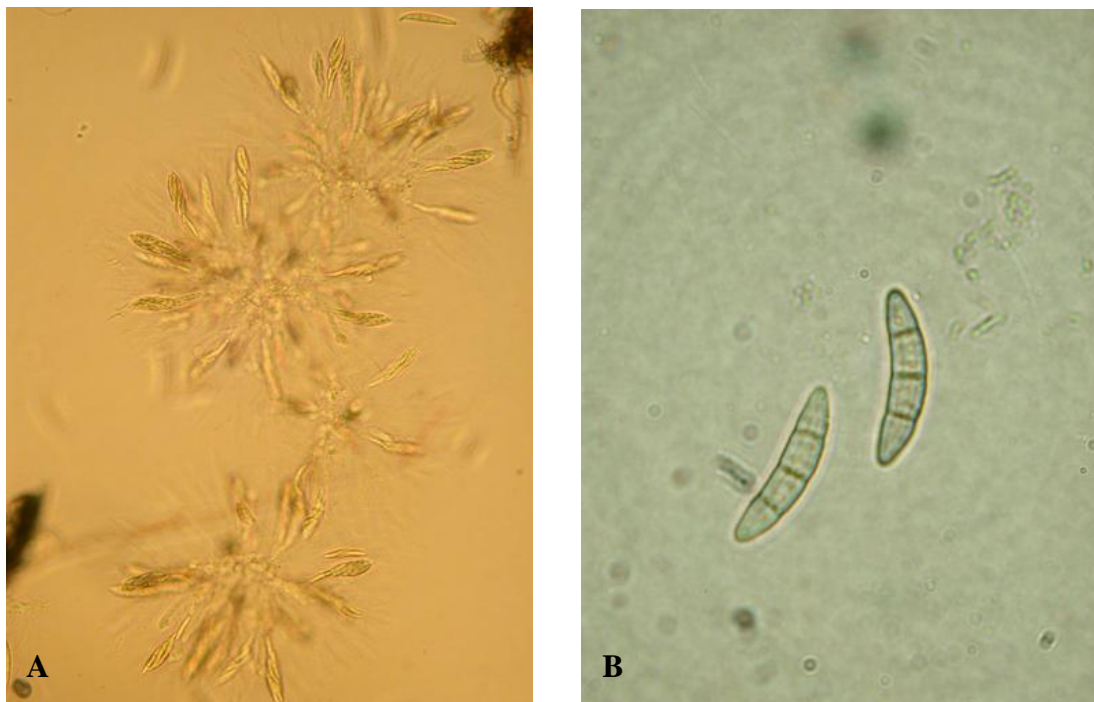
Tenyészetben a sporodochiumok lassan és szórványosan alakulnak ki, főként az agar felszínén, színük halvány narancssárga. A bennük képződő makrokonídiumok viszonylag vékonyak, közepes hosszúságúak, mérsékelten hajlottak, a hasi oldaluk egészen egyenes. Az apikális sejt kúp alakú, kissé hajlott, a bazális jól kifejezett lábsejt (vagy talpsejt). A konídiumok leggyakrabban 5-6 szeptummal tagoltak (1. ábra).

A nemzetségen belül kizárólag e faj jellemzője a homotallikus szaporodás (az ivaros ciklus lejátszódásához nincs szüksége kompatibilis partnerre). Tápanyagszegény táptalajon néhány hét után megjelennek az ivaros szaporító képletek, a szabad szemmel vizsgálva feketének tűnő (áteső fényben sötétbíbor/-kék) peritéciumok. Alakjuk tojásdad, majdnem gömbölyű, felszínük érdes. Az elhalt növényi szövet felületén elszórtan vagy csoportokban fejlődnek, aprók, nem feltűnőek. Az egyes peritéciumokban nagy tömegben keletkeznek a buzogány alakú aszkuszok (2/A. ábra), bennük 8-8

spórával. Az aszkospórák orsó alakúak, egyenesek, esetleg enyhén görbültek, csúcsban végződők, legtöbbször 3 harántfállal tagoltak (2/B. ábra). (Atanasoff 1920, Samuels et al. 2001)



1. ábra. *Fusarium graminearum* makrokonídiumok



2. ábra. *Gibberella zeae* aszkuszok (A) és aszkospórák (B)

A *Fusarium graminearum* faj felosztása több alvonatra (fajra) évtizedekkel ezelőtt megkezdődött. Francis és Burgess (1977) a faj két csoportra osztását javasolta, ami széles körben kedvező fogadtatásra talált. Az általuk azonosított heterotallikus *F. graminearum* 1-es csoport időközben már önálló faj lett, *F. pseudograminearum* néven (teleomorf alakja: *Gibberella coronicola*, Aoki és O'Donnell 1999). A *F. graminearum* fajon belül a későbbiekben további alvonalakokat (lineage) írtak le, melyek bár morfológiai bélyegek alapján nem választhatók el egymástól, a molekuláris módsze-

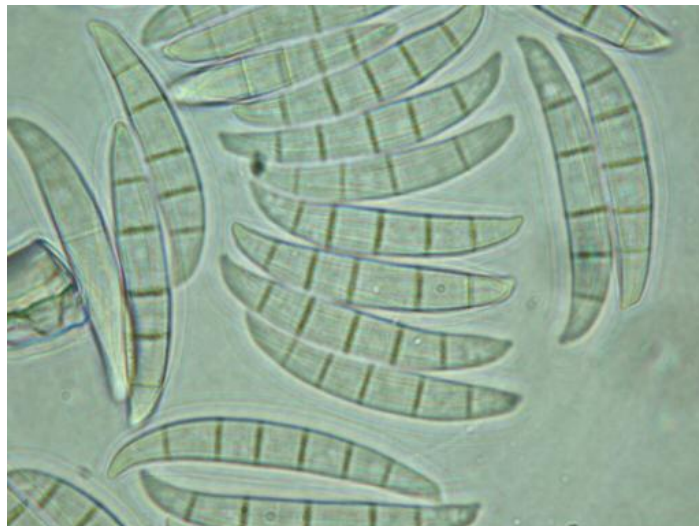
rek lehetővé tették megkülönböztetésüket (O'Donnell et al. 2000). A filogenetikai fajkoncepció elterjedése következtében egyre több fajra tagolják az addigi fajkomplexumot (O'Donnell et al. 2004, Starkey et al. 2007). A *F. graminearum sensu stricto* fajnév jelenleg a korábbi 7. alvonal (lineage 7) elnevezése. A fajok ily módon történő felosztásának vannak ellenzői is. Leslie és munkatársai (Leslie és Summerell 2006, Leslie és Bowden 2008, Summerell et al. 2010) úgy vélik, hogy mivel az alvonalak egymással keresztezhetők, a biológiai és morfológiai fajkoncepció alapján ezeket egy fajnak kell tekinteni.

A *F. graminearum* fajkomplexum felosztásának rezisztencianemesítési szempontból nincsen jelentősége (Tóth et al. 2008).

2.1.3.2. *Fusarium culmorum* (W. G. Smith) Saccardo

A faj egyike a *Fusarium* nemzetség legstabilabb és legegységesebb tagjainak (Wiese 1987). Táptalajon a fajra jellemző élénk narancssárga sporodochiumok jellemzően gyorsan és nagy számban kezdenek kialakulni. A bennük termelődő makrokonídiumok (3. ábra) rövidek és vaskosak, enyhén hajlottak, hasi oldaluk csaknem egyenes. Az apikális sejt csúcsa legömbölyített, az alapi sejt bevágott, de nem kifejezett lábsejt. A konídium legszélesebb része középtájon található. Általában 4-6 sejt alkotja. (Leslie és Summerell 2006)

A *F. culmorum* faj ivaros alakját még nem sikerült azonosítani, de a populáció rekombinációs mintázata és a párosodási típus génjeinek vizsgálata (Kerényi és Hornok 2002) alapján arra lehet következtetni, hogy az ivaros ciklus szerepet játszhatott a faj életében (Tóth et al. 2004).



3. ábra. *Fusarium culmorum* makrokonídiumok

2.1.4. Mikotoxinok

A fuzáriumok által termelt mérgező másodlagos anyagcseretermékekre a fertőzött gabonából készült ételek és takarmány fogyasztását követően fellépő mikotoxikózisok hívták fel a figyelmet. Mikotoxinok azok a mikroszkópikus gombák által termelt vegyületek, melyek a gerinces állatokra (és így az emberre is) mérgező hatásúak (Manczinger et al. 2003). A fuzariotoxinoknak sokáig csak az élelmiszereink és a takarmányok biztonságosságát veszélyeztető természete volt ismert. Az utóbbi évtizedek kutatásainak eredményei alapján azonban bebizonyosodott, hogy nem csak mellékesen termelődnek a fuzárium által megtámadott növényi szövetben; fitotoxinként fontos szerepük lehet a gomba virulenciájában (a fumonizin vegyületeknek, Desjardins et al. 1995), és a kalászban való továbbterjedésében (a dezoxinivalenolnak, Bai et al. 2001a).

1. táblázat. A fuzariotoxinok élelmiszerekben megengedett legnagyobb értékei (µg/kg)

	Dezoxinivalenol	Zearalenon	Fumonizinek (B ₁ +B ₂)
Feldolgozatlan gabona, kiv. durumbúza, zab, kukorica	1250	100	–
Feldolgozatlan durumbúza, zab	1750	100	–
Feldolgozatlan kukorica, kiv. nedves őrlésre szánt	1750	350	4000
Közvetlen emberi fogyasztásra szánt gabonafélék, liszt, korpá, csíra, kiv. kukoricaalapú élelmiszerek	750	75	–
Közvetlen emberi fogyasztásra szánt kukoricaalapú élelmiszerek	750	75	1000
Közvetlen emberi fogyasztásra szánt kukorica	750	100	1000
Száraztészta	750	–	–
Finomított kukoricaolaj	–	400	–
Kenyér, pékáru, tésztafélék, keksz, nem kukoricaalapú gabonaszeletek, -pelyhek	500	50	–
Kukoricaalapú gabonaszeletek, -pelyhek	500	100	800
Csecsemők, kisgyermek számára készült gabonaalapú élelmiszerek, bébiételek	200	20	200

A *Fusarium* nemzetségbe tartozó fajok a mikotoxinok rendkívül változatos formáit képesek előállítani, melyek több csoportba sorolhatók (Szécsi 1990, Desjardins és Proctor 2001). A búza kalászfuzáriózisa során ezek közül, a kórokozó fajok jelentősége (2.2.1. fejezet) és a metabolitok toxicitása ismeretében (Marasas et al. 1984), legfontosabb szerepe a zearalenonnak és a B-típusú trichotecéneknek, valamint ezek származékainak van (Szécsi és Bartók 1995). A zearalenon-származékok nemszteroid jellegű ösztrogének, a reprodukív szervek működését befolyásolják (Hagler et al. 2001). A trichotecének gátolják a fehérjeszintézist. A fogyasztásuk következtében fellépő tünetek

oka, hogy toxikus hatást fejtenek ki az ideg- és immunrendszerre (Berek et al. 2001, Miller et al. 2001).

Magyarországon 2006 óta a feldolgozatlan gabonára és a belőlük készült élelmiszerekre, valamint a takarmányokra vonatkozóan az Európai Unióban bevezetett mikotoxin-határértékek érvényesek (1881/2006/EK, 1126/2007/EK, 2006/576/EK). Valamennyi élelmiszer közül a csecsemők és kisgyermekek számára készült gabonaalapú termékek esetén legszigorúbbak a szabályok (1. táblázat).

2.2. A búza kalászfuzárium jellemzése a gazdanövény és a kórokozó kapcsolatának tükrében

2.2.1. A kalászfertőzést okozó *Fusarium* fajok

A kalászfuzárium megjelenéséért búzán egy egész fajkomplexum lehet felelős. Parry et al. (1995) összefoglalójukban a világ búzatermesztő területeiről 1970 óta gyűjtött adatok alapján 17 fajt neveztek meg, melyek közül három okozza nemzetközi szinten a legjelentősebb fertőzéseket: a *Fusarium graminearum*, a *F. culmorum* és a *F. avenaceum*. Előfordulásuk arányát a különböző országok hőmérsékleti viszonyaival hozzák összefüggésbe: a *F. graminearum* a melegebb, míg a *F. culmorum* a hűvösebb területeket részesíti előnyben. További két fajnak is nagyobb jelentőséget tulajdonítanak a kalászfertőzésben, ezek a *F. poae* és a *Microdochium nivale* (korábban: *F. nivale*).

Az 1970-es évektől hazánkban is egyre gyakrabban fellépő kalászfuzárium-járványok nyomán induló vizsgálatok egy része a természetes kalászfuzáriumos fertőződés során előforduló fajok azonosítására irányult. Békési és Hinfner (1971) beteg kalászok és búzaszemek 75%-án a *Fusarium graminearum*-ot azonosították, kisebb arányban a *F. culmorum*, *F. oxysporum*, *F. acuminatum* fajokat, és mindössze pár mintában volt kimutatható a *F. solani*, *F. moniliforme* (= *F. verticillioides*), *F. equiseti* és *F. avenaceum* faj. Szunics és Szunics (1981) szintén a *F. graminearum*, *F. oxysporum* és *F. culmorum* fajokat izolálták leggyakrabban, és a többi azonosított faj is nagyfokú hasonlóságot mutat az előzőekben ismertetettekkel, a különbség mindössze annyi, hogy vizsgálataikban a *F. sambucinum* is megjelent, a *F. acuminatum* faj azonban nem.

Mesterházy (1974a, 1984b) jellegzetes kalászfuzárium-tünetet mutató növényeket vizsgált. Nemesítési szempontból mindössze két fuzáriumfajt talált jelentősnek, melyek a vizsgált gombapopuláció kb. 90%-át tették ki. A fertőzött kalászkokról és szemekről leggyakrabban a *F. graminearum* fajt izolálta, a teljes növényen okozott fertőzés tekintetében azonban a *F. culmorum* volt kiemelkedő, melynek törzsei főként a kalászt, de emellett a szártövet is fertőzték. Kisebb arányban előforduló fajok voltak még: *F. avenaceum*, *F. acuminatum*, *F. equiseti*, *F. moniliforme* (= *F. verticillioides*), *F. poae*, *F. semitectum*, *F. fusarioides* (= *F. chlamydosporum*), *F. solani*, *F. oxysporum*, *F. tricinc-*

tum, *F. concolor*, *F. nivale* (= *M. nivale*), *F. arthrosporioides*, *F. sporotrichioides* és *F. sambucinum*.

Az 1980-as évek végétől Európa-szerte, de azon túl is a kalászfertőzésben részt vevő fajok dominanciaviszonyainak megváltozásáról számolnak be. Megemelkedett a fertőzött növényekben a *F. poae* aránya, míg a *F. culmorum* faj előfordulása lecsökkent. Enisz és Hornok (1989) leggyakrabban a *F. graminearum* fajt azonosították a búzaszemeken, ami után a *F. poae* és a *F. avenaceum* fajok következtek. Hasonló eredményről számolnak be Wilcoxson et al. (1988) is, eredményeik alapján a *F. graminearum* mellett legtöbbször a *F. poae* fertőzte a kalászokat.

Pest megyei búzaszemek vizsgálata során (Tóth et al. 1994) összesen 19 fuzáriumfajt azonosítottak, melyek közül leggyakrabban a *F. equiseti*, *F. poae*, *F. sporotrichioides* fajokat izolálták. Ezeknél ritkább volt a *F. graminearum* előfordulása (13%), ezt követte a *F. semitectum*, *F. chlamydosporum*, *F. culmorum*, *F. avenaceum*, *F. acuminatum*, és a *F. oxysporum*. További szórványosan előforduló fajok: *F. lateritium*, *F. sambucinum*, *F. subglutinans*, *F. tricinctum*, *F. moniliforme* (= *F. verticillioides*), *F. solani*, *F. ventricosum* és *F. graminum* (= *F. heterosporum*).

Tóth (1991) bizonyos fajok (*F. semitectum*, *F. avenaceum* és *F. chlamydosporum*) előretörését az időjárás felmelegedésével, esetleg termesztéstechnológiai változásokkal hozta összefüggésbe. Ugyanerre a következtetésre jutott Bateman (2005) is a *F. graminearum* nagyobb arányú előfordulásával kapcsolatban, a lehetséges okok közé sorolva a *F. graminearum* populáció genetikai változását. Olyan területeken, ahol korábban a *F. culmorum* volt a domináns kórokozó, egyre gyakrabban a *F. graminearum* okozza a kalászfertőzéseket. Erről számolnak be többek között az Egyesült Királyságból, Hollandiából és Németországból (Wagacha és Muthomi 2007).

Magyarország több körzetéből 2001 és 2004 között gyűjtött kalászokon Hornok et al. (2005) PCR-markerekkel vizsgálták egyes gombafajok jelenlétét. Leggyakrabban a *F. poae* (40%) és a *F. graminearum* faj volt jelen a mintákban, az eredményekből azonban arra következtettek, hogy a *F. poae* csak másodlagos kórokozóként fertőz, mivel szinte kizárólag érett kalászból mutatták ki. A *F. culmorum* ritkább előfordulását azzal magyarázzák, hogy nem képes versenyezni a *F. graminearum* nemzetségen belül kivételes homotallikus szaporodásával, és a *F. poae* száraz, meleg környezethez való rendkívüli alkalmazkodóképességével.

Érdemes azonban megjegyezni, hogy az eddig említett vizsgálatok során sokszor nem járványos években gyűjtötték a mintákat, esetleg tünetmentes kalászokat és termést vizsgáltak, vagy amennyiben a kórokozót láthatóan fertőzött kalászkáról is izolálták, az azonosított fuzáriumfajhoz nem kapcsolható, hogy az milyen mértékű kalászfertőzést okozott. Számos olyan fuzáriumfaj van, melyek képesek megfertőzni a búzakaralászt, de a nagy járványok kialakulásában nincsen jelentőségük, mivel törzseik agresszivitása messze elmarad más fajkéhoz képest. László et al. (2011) a 2010. járványos évben kizárólag kalászfuzáriózis tünetét mutató búzakaralászkokat gyűjtöttek virág-

zástól érésig Magyarország különböző területeiről. A fertőzött szemekről származó izolátumok 95%-a a *F. graminearum* fajkomplexumhoz tartozott, és mindössze pár mintában voltak jelen a *F. sambucinum*, a *F. culmorum* és a *F. verticillioides* fajok. *F. poae* fertőzést nem mutattak ki.

A gombafaj elenyésző előfordulása miatt úgy tűnhet, hogy a *F. culmorum* által okozott kalászfertőzéssel már nem érdemes foglalkozni, azonban nem szabad figyelmen kívül hagyni, hogy a fajon belül rendkívül magas arányban lehet agresszív törzseket izolálni (Miedaner et al. 1996). A fuzáriumfajok és törzseik agresszivitását mesterségesen fertőzött kísérletekben vizsgálták. Mesterházy (1974b, 1975) eredményei szerint a *F. graminearum* és a *F. culmorum* fajok a legjelentősebbek a búza kalászfuzáriumos fertőzésében, bár izolátumaik agresszivitása nagyon eltérő. Wilcoxson et al. (1988) is számos fuzáriumfajjal kezeltek búzakaralászatokat, melyek közül szintén a *F. graminearum* és a *F. culmorum* izolátumok kolonizálták a kalászt leginkább. Néhány faj (*F. poae*, *F. sambucinum*, *F. semitectum* és *F. sporotrichioides*) esetében az inokuláció pontjához közeli kalászkákból is kimutatták a kórokozót, míg a vizsgált fuzáriumfajok legnagyobb része csak a kezelt kalászska elhalását okozta, a kalászban azonban nem tudott továbbterjedni. Békési és Jakabné (1996) őszi búza genotípusok *F. culmorum*, *F. graminearum* és *F. poae* iránti fogékonyságát vizsgálva, a *F. poae* fajjal végzett inokuláció eredménytelenségéről számoltak be.

A kalászfuzárium-fertőzést okozó fajokról az eddigi ismereteinket összefoglalva azt állapíthatjuk meg, hogy éghajlati viszonyaink között a legfontosabb kórokozó faj a *Fusarium graminearum*, előfordulási gyakorisága és törzseinek agresszivitása kiemeli az összes többi faj közül. Annak ellenére, hogy a *F. culmorum* faj felbukkanása manapság egyre csökkenő tendenciát mutat, törzseinek agresszivitása alapján a kalászos gabona nemesítésben sokkal kiemeltebb helyen kezeljük, hiszen bár számos faj sokkal gyakrabban izolálható a kalászról és a gabonaszemekről, az általuk előidézett veszteségek és a fertőzés mértéke még nem közelítette meg az eddigi *F. culmorum* faj által okozott károkat.

A fejezetben a búzakaralászról vagy -szemekről leírt fuzáriumfajok nevét a hivatkozott cikknek megfelelően soroltuk fel, azonban amennyiben a Leslie és Summerell (2006) által megadott fajnév ettől eltérő, az általuk javasolt nevet is feltüntettük zárójelben.

2.2.2. A fuzáriumgombák élekciklusa

A kalászos gabonákat fertőző fuzáriumfajok élekciklusának leírásakor általánosan a *Fusarium graminearum* fajt választják modellként. Ennek oka, hogy a legfontosabb kórokozó fajok közül ez rendelkezik teljes élekciklussal, egyaránt képes ivartalan és ivaros szaporodásra. A fejezetben számos szemle cikk és könyv (Atanasoff 1920, Sutton 1982, Wiese 1987, Bai és Shaner 1994, Parry et al. 1995, Murray et al. 1998) legfontosabb eredményeit foglaljuk össze.

A gomba a talajban található élő növényeken, de főként szaprotrófként az előző évi vetésből származó szerves anyagon képes áttelelni, melyek közül a kalászos gabonák tarlóját, a kukorica szár- és csőmaradványokat tartják a legjelentősebbnek. Régebben fontos inokulumforrásként említették még a fertőzött vetőmagot is, a korszerű vetőmagtisztítási és csávázási eljárások alkalmazásával azonban ennek kockázata napjainkban már jelentősen csökkenthető. Az áttelelésre különböző gomba képletek szolgálhatnak: peritéciumok, konídiumok, klamidospórák és micélium, melyek a talajban lévő növénymaradványokon hónapokon vagy akár éveken keresztül is megőrzik fertőzőképességüket.

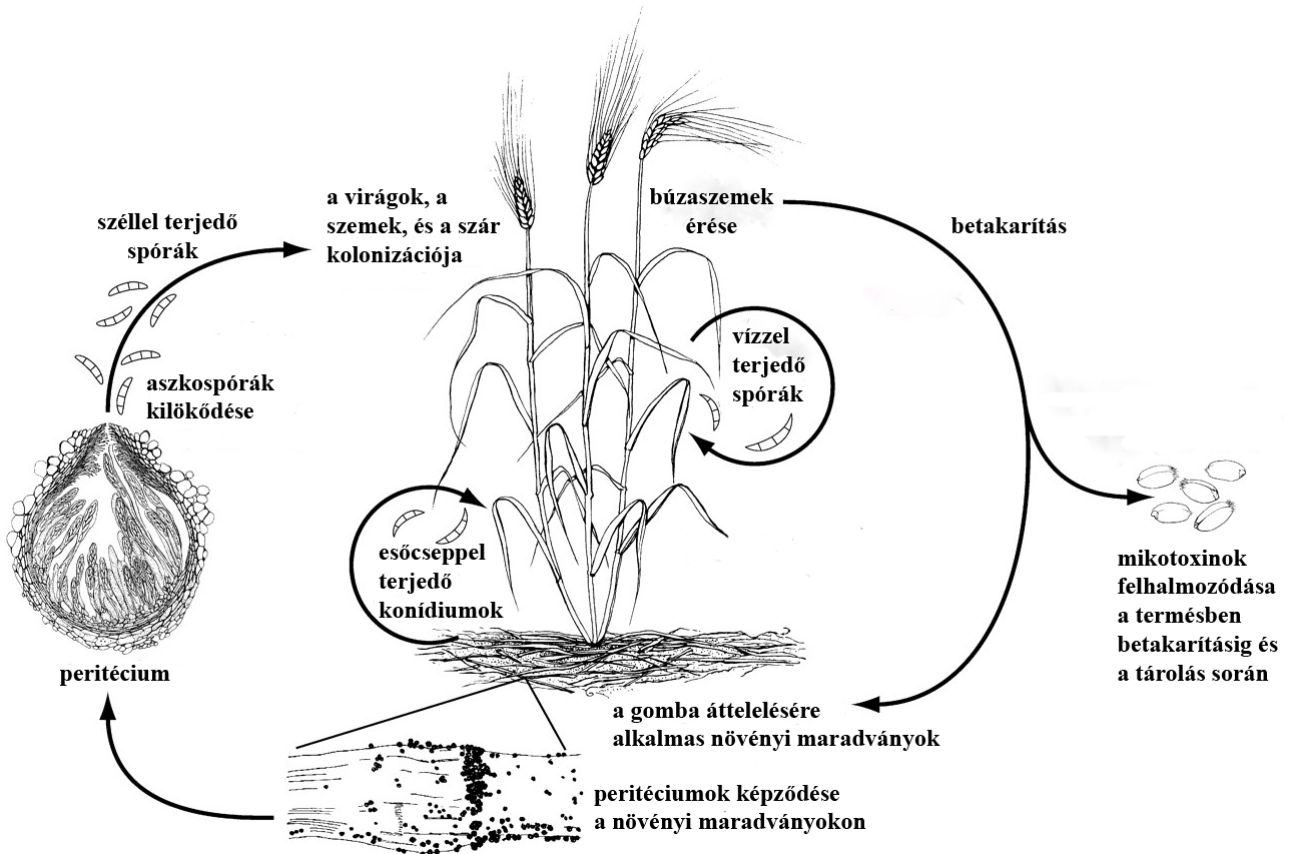
A talajban a fuzárium a növényt közvetlenül fertőzheti. Beszámoltak a fuzáriumgombák szisztemikus terjedéséről a növényben, a vizsgálatok többsége azonban nem támasztotta alá, hogy ennek jelentősége lenne a növény magasabban lévő részeinek fertőzésében (Snijders 1990c). A levelekre és a kalászokra a gomba sokkal inkább közvetve jut el. Fő szállítóközege a szél és a víz, de az ízeltlábúak és az emberi beavatkozások is szerepet játszhatnak a gomba terjedésében. A konídiumok a sporodochiumokban szorosan egymáshoz tapadnak, légmozgás hatására onnan nehezen szakadnak ki, vízcseppben azonban hirtelen eloszlanak, ezért valószínű, hogy elterjesztésükben a víznek van nagyobb szerepe. Jenkinson és Parry (1994b) szimulált esőcseppekkel bizonyította, hogy a *F. culmorum* faj, melynek ivaros szaporodása nem ismert, makrokonídiumok útján 60 cm magasra is feljuthat a föld szintjéről. A szántóföldi heves esőzések eredményeként a konídiumok pár vagy néhány lépésben akár a kalászig felcsapódhatnak a növénymaradványokról, melyek bőséges konídiumutánpótlást biztosítanak.

Az ivaros szaporodásra képes fajok, mint a *F. graminearum*, az elterjesztésnek egy sokkal hatékonyabb módjával élnek. A peritéciumok nagy számban vannak jelen az áttelelő növényi maradványokon, azonban még éretlen formában, ezért a kora tavaszi fertőzésekben nem vesznek részt. A peritéciumok érése körülbelül a kalászosok virágzásával egy időben történik. Az aszkospórák peritéciumból való kiszabadulásához szükséges a víz jelenléte, tömeges megjelenésükre esőzést vagy erős harmatképződést követően lehet számítani. Kilövődésük hatalmas erővel történik (Trail et al. 2005), mely lehetővé teszi a levegőbe jutásukat. A szél által szállított *Gibberella zae* aszkospórák szerepét a fertőzés forrásától távolabb lévő gabonátblák megbetegítésében már közel egy évszázada leírták (Atanasoff 1920).

A konídiumok és az aszkospórák a kalászt elérve szinte rögtön csírázásnak indulnak, és megkezdik a fertőzési folyamatot (Kang és Buchenauer 2000). Az első kalászfuzárium tünetek 3-7 napon belül megjelenhetnek, majd a gomba továbbterjed a kalászban és elpusztítja a megfertőzött kalászkákat, így kialakítva a jellegzetes „kalászfehéredést”.

A betegség kialakulásához kedvező feltételek (fogékony gazdanövény, agresszív kórokozó, párás és meleg időjárás) mellett a kalászkákon hamar megjelennek az újonnan képződő konídiu-

mok, melyek másodlagos fertőzések kiinduló anyagaként szolgálhatnak. Nem vesznek részt ebben a folyamatban a peritéciumokban termelődő aszkospórák, melyek csak hetekkel a fertőzést követően kezdenek kialakulni, azonban szélsőséges téli időjárási körülmények között is sokáig életképesek maradnak. Aratáskor a fertőzött szár- és kalászmadványok, valamint a súlyosan fertőzött apró és könnyű gabonaszemek visszakerülnek a földre, és a következő évben újra a fertőzés forrásaként szolgálnak (4. ábra).



4. ábra. A *Fusarium graminearum*/*Gibberella zae* faj életciklusa. A kép forrása: Trail (2009).

2.2.3. Kalászosok fuzáriumbetegségei

Szinte minden termesztett növényfajon leírtak már valamilyen fuzáriumgomba által okozott betegséget, ez alól a pászitfűfélék (*Poaceae*) családjába tartozó kultúrnövényeink közül egy sem jelent kivételt (Parry et al. 1995). Hazánk éghajlati és földrajzi körülményei a *Fusarium* fajok által okozott betegségek közül elsősorban a kalász fuzáriumos fertőződésének kedveznek, de rövid kitérés a többi betegségre is indokolt. A fejezet Husz (1925), Parry et al. (1995), Miedaner (1997), Murray et al. (1998), valamint Burgess et al. (2001) közleményei alapján készült.

A gyökérzet és a szár fuzáriumos fertőzését általános tünetek jellemzik, úgymint a szövetek barnulása, rothadása, micélium és sporodochiumok megjelenése, és a növény elpusztulása. A tünetek láthatóvá válásának ideje alapján azonban a betegségeket megkülönböztetjük.

A növény egyedfejlődési szakaszai közül legkorábban a csírákori fuzáriumfertőzés alakulhat ki. A betegség elsődleges forrása a fertőzött vetőmag, de a talajból is származhat. A csíranövény fertőződésének tüneteit Husz (1925) nagyon szemléletesen írta le. A súlyosan fertőzött gabona-szemből nem képes csíranövény fejlődni. Amennyiben a szem fertőződése enyhébb és csírázásnak indul, a rügyecske és a gyököcske nemsokára megbarnul és elrothad. Ha mégis túléli a fertőzést, „a rügyecskét borító első levél (koleoptil) a csíra övét mint barna hüvely veszi körül; a növényke levelei halványzöldek, ledőlnek, vagy elhervadnak, elszáradnak; sok esetben a csíra néhány centiméternyire megnő, de dugóhúzó módjára elgörbül, eltorzul és a talaj fölé vergődni nem tud.” Ha a gyökérzet viszonylag fejlett, a növény a betegséget akár teljesen kiheverheti azáltal, hogy az elpusztuló főhajtás helyett új sarjhajtásokat növeszt.

Azokon a területeken, ahol télen vastagabb a hótakaró, és ez az enyhébb idő beköszöntével sem olvad el rögtön a gabonatóblán, számítani lehet a fiatal növények tömeges fuzáriumos megbetegedésére. Ez az úgynevezett hópenész, melynek oka, hogy az összefüggő jégréteg alatt a vetés „befülled”, a magas páratartalom pedig kedvező feltételeket teremt egyes *Fusarium* fajok, de főként a hűvösebb környezetet kedvelő *Microdochium nivale* faj felszaporodásának. A növények és a talaj felületén a gomba micélium formájában jól látható, a fertőzés következtében foltokban kipusztulnak a növények. A hópenész előfordulásáról Magyarországon is születtek beszámolók (Szunics et al. 1997), de ez a betegség elsősorban az északabbra fekvő területeken jellemző (Parry et al. 1995).

A gyökérrothadás egy általános tünet, melynek kialakításában nem csak fuzáriumfajok vehetnek részt. Súlyos esetben a fertőzés következménye a teljes növény pusztulása, mivel a gomba a gyökérszöveteket károsítva meggátolja a tápanyagok és víz transzlokációját a növény föld feletti szerveibe. A növény gyökér-szártó tájékán jelentkező fuzáriumos fertőzéseket Miedaner (1997) járványtanilag különböző betegségeként írja le, közöttük azonban nehéz éles határvonalat vonni. Megkülönböztetésükben jelentős szerepe van annak, hogy a gomba hol hatol be a növénybe.

Ausztráliában a gabonafajok fuzáriumos megbetegedései közül nem a kalászfuzáriózis okozza a legnagyobb problémát és veszteségeket, hanem a szártó fertőződése (Burgess et al. 1981). A magyar szakirodalomban nehézséget okozott olyan megnevezést találni erre a betegségre, mely határozottan elkülönítené a következő bekezdésben ismertetett szártórothadástól, ennek oka valószínűleg az, hogy hazánkban egyáltalán nincs jelentősége. Simon et al. (2003) gyökérnyak-rothadásként nevezték. Az angol nyelvű szakirodalomban 'crown rot'-ként vagy 'dryland foot rot'-ként említik. Előbbi név híven tükrözi azt, hogy ebben a betegségben a bokrosodási csomó érintett elsődlegesen a fertőzésben, utóbbi pedig arra utal, hogy száraz éghajlati és talajkörülmények között okozhat nagyobb gondot. A kórokozók között leggyakrabban a *Fusarium pseudograminearum* fajt azonosították. A gomba a talajban a fejlődő gyökerek vagy bokrosodási csomó tájékán hatol be a növénybe. A betegség első tünetei nem jelentősek, kis nekrotikus léziók a koleoptilon, a bokrosodási csomó alatti

szártagon vagy a levélhüvelyen. Ezt követően a betegség hosszú ideig látens maradhat, és csak akkor válik láthatóvá, amikor a kifejlett növényt szárazság okozta stressz éri, általában virágzást követően. A szár barnulása az alapi részen kezdődik, majd a száron felfelé haladva a 4-5. szártagig terjedhet. A szárcsomókon, főként a levélhüvely takarásában sporodochiumok fejlődhetnek. A betegségre jellemző kép, hogy a zöld gabonatóblán az egészséges növények között elszórtan kivilágosodott, elhalt egyedek tűnnek ki. A beteg növényekben a szemek már nem képesek tovább fejlődni, így jelentős termésveszteség lehet a fertőzés eredménye.

A fuzáriumos szártő- és szárbetegségnek föld feletti forrás is lehet az oka ('brown foot rot'). Ez a betegség általában olyan területeken jelentkezik, ahol nagy a talaj nedvességtartalma (Cook 1981, Miedaner 1997). Kialakításában az előzőtől eltérően nem a *F. pseudograminearum*, hanem inkább a *F. graminearum* és *F. culmorum* fajok a jelentősek. A gomba a levélhüvelynél hatol a növénybe annak vegetatív fázisa során, majd innen terjed tovább a szárba, esetleg egészen az alsó szártagig, de nem fertőzi a bokrosodási csomót és a gyökereket. A betegség tünetei ugyanúgy a virágzás után jelentkezhetnek, mint a talajeredetű fertőzés esetében és ahhoz hasonlóak. A beteg szár miatt fokozottan lehet számítani a növények megdőlésére. Hazánkban Mesterházy et al. (2008b) számoltak be a búza legfelső szárcsomójának fuzáriumos fertőződéséről.

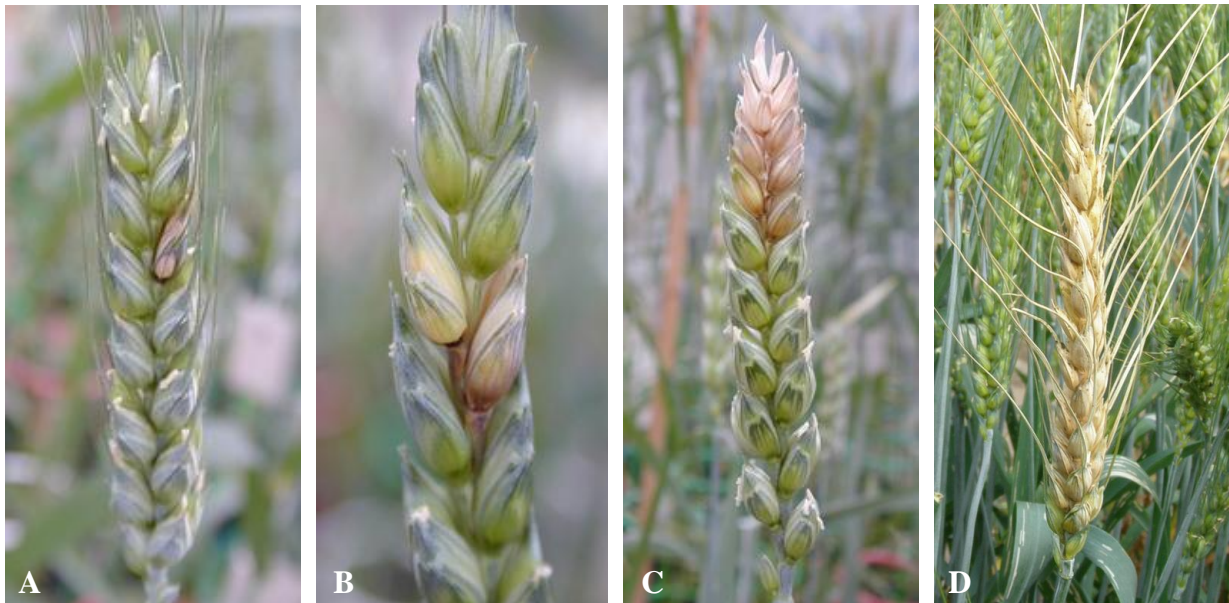
A fuzárium jelenléte a felsőbb levéllemezeken is kimutatható (Jenkinson és Parry 1994b), de azoknak nem elsődleges kórokozója. A fertőzés felléphet más gombák, ízeltlábúak által okozott, vagy mechanikai úton keletkezett sérüléseken keresztül (Miedaner 1997). Eredményeként a levélen, általában a levéllemez meghajlásánál, gyorsan növekvő szürkészöld, ovális–elliptikus léziók keletkeznek. Közepük gyakran kettéhasad vagy széttöredezik (Zillinsky 1983).

2.2.4. A búzkalász fuzáriumos fertőződésének tünetei

A kalászos gabonák *Fusarium* gombák által okozott betegségei közül hazánk éghajlati körülményei között a kalászfuzáriózis a legfontosabb. A betegség tüneteinek első részletes leírása Atanasoff (1920) nevéhez köthető, munkájának egyes részeit Husz (1925) tette elérhetővé a magyar olvasók számára.

A kalász kezdeti fertőződését követően, kedvező körülmények között, az első betegség tünetek már három napon belül láthatóvá válhatnak a pelyvaleveleken. Kezdetben mindössze pár milliméteres barna folt jelenik meg, és a fertőzött kalászká pelyvalevelén az erezet színe is hasonló barnás színűvé válhat, míg az erek közötti területek tovább zöldek maradnak. Parry et al. (1995) a kezdeti tüneteket sötétbarna szegéllyel határolt kifehéredett közepű léziókként írták le (5/A. ábra). Saját megfigyeléseink szerint mindkét megállapítás helytálló, de az Atanasoff (1920) által leírt tünet általánosabb. Fogékony gazdanövény esetén a gomba a teljes kalászká színét átváltoztatja, és ezzel egyidejűleg továbbhalad a kalászban. Ekkor a barnulás már a kalászsorsó fertőzött kalászkához kapcsol-

lódó részénél is látható (5/B. ábra). Ebből a pontból a fertőzés főként lefelé halad a kalászban. Újabb és újabb kalászkák kezdenek megbarnulni, vagy fakóbbak, világoszöldek, klorotikusak lesznek (Szepessy 1977).



5. ábra. A búza fuzáriumos kalászfertőződésének tünetei: a gomba behatolásának helyén a kalászkák elhal (A), majd a továbbhaladó fertőzés következtében a kalászsorsó megbarnul (B), a kalászcácsok elszárad (C). A kalászban lefelé terjedve a fuzárium a teljes kalászt megbetegítheti (D).



6. ábra. A zöld állományban feltűnő a kalászfuzárium-fertőzött búzkalász.

A korai tünetek azonban csak rövid ideig jellemzik a beteg növényt. A fertőzött kalászkák hamarosan elpusztulnak, kiszáradnak és az érett kalász színét veszik fel, így a még zöld növényállományban könnyen megkülönböztethetővé válnak (6. ábra) az egészséges kalászsoktól (Wiese 1987, Murray et al. 1998). A behatolás pontja alatt a kalászkák elszáradása szorosan követi a továbbhaladó fertőzést (5/D. ábra). A felette lévő kalászrész azonban gyakran közvetlen fertőzés nélkül pusztul el (5/C. és 6. ábra), ami annak a következménye, hogy a kalászsorsóban a fertőzés miatt megszűnik a tápanyag- és vízzállítás. A kalászsorsó fertőződése a szárban is továbbterjedhet, esetenként akár a legfelső szárcsomóig. A kalász alatti szárrész sötét barnulása (Parry et al. 1995) még aratás idején is szembetűnő.

A fertőződést követően időjárástól függően 1-2 héten belül már nem csak a fuzárium által kiváltott tünetek láthatóak, hanem maga a gomba is megjelenik. Ennek formája kezdetben lehet fehér–halványrózsaszín–halványsárga színű micéliumszövedék, azonban a fuzáriumos fertőzés legjellemzőbb bizonyítékát az elhalt kalászkákon megjelenő élénk narancs-, rózsaszínű sporodochiumok jelentik, melyekben nagy tömegben képződnek az ivartalan szaporítóképletek, a konídiumok. Kialakulásukra ott kell leginkább számítani, ahol az esőtől és harmattól származó nedvesség hosszabb ideig megmarad: a kalászkák alapjánál (7/A. ábra), illetve a pelyvalevelek és toklászkok érintkezésénél futó barázdákban (7/B. ábra).



7. ábra. Narancssárga sporodochiumok megjelenése a kalászka alapi részén (A), valamint a toklász és pelyvalevelek érintkezése menti barázdákban (B).



8. ábra. Peritéciumok a *Fusarium graminearum*/*Gibberella zea* fertőzött búzakaralászon.
(Az apró fekete pontok a másodlagosan fertőző korompenész szaporítóképletei.)

Amennyiben a kalászfertőzést olyan fuzáriumfaj okozta, melynek ivaros szaporodási ciklusa is van (pl. *Fusarium graminearum*), az aratás közeledtével a már elhalt, kiszáradt kalászon megjelenhetnek az aszkospórákat hordozó peritéciumok. Kicsik, gömbölyűek, színük szemmel láthatóan fekete (8. ábra), a kalászkák és szálkák felületén elszórtan helyezkednek el.

A virágzás idején, korán fertőződött kalászok további jellemzője, hogy a kalászka részei, a pelyvafelek és a toklászok összetapadnak (Smith 1884), a kalászsóhoz simulnak (Atanasoff 1920), és leáll a gabonaszem fejlődése. A szemeket azonban nem csak annyiban érinti a fertőződés, hogy nem tudnak normális méretet elérni, hanem a gomba átszövi őket (9. ábra), roncsolja a szöveteket, feléli a tápanyagokat, és mikotoxinokkal szennyezi a termést.



9. ábra. Kalászfuzárium (A: *Fusarium culmorum*, B: *F. graminearum*) okozta szemfertőzöttség búza termésben.

Atanasoff (1920) a fertőzés időpontja szerint különített el csoportokat a szemek fertőzésében:

1. Ha a fertőzés a virágzás körül éri a kalászt, a gomba behatolási helyéhez közel a szemek kicsik (az egészséges szemméret 2/3-át sem érik el), rendkívül aszottak, puha szemszerkezetűek, és nagyon könnyűek. Színüket halvány zöldesszürkének írja le, de sokkal inkább „krétaszerűek”. Színük (szürkés-)fehér, de egyes fertőzésekben halvány lilás vagy rózsaszínű is lehet. Erősen fertőzött szemekben a fuzárium az embrionális szöveteket is tönkreteszi, ami a szem csírázókéességének elvesztését okozza (Tóth 1970). Korai fertőzés esetén gyakran előfordul, hogy a virág nem termékenyül meg, és egyáltalán nem képződik gabonaszem (Lelley 1965).

2. A tejes érés idején bekövetkező fertőzés a szemek hosszúságát jelentősen már nem befolyásolja, de közöttük ugyanúgy lehetnek szürkésfehér, micéliummal borított, könnyű szemek, mint az előző csoportban. Rendszerint kissé aszottak és ráncosak a szemek, és ha nem is borítja őket a gomba szövedéke, akkor is az egészséges szemnél puhábbak, és lisztesebb a kinézetük.

3. A teljes érésben lévő kalászok fertőződése esetén a szemek a normálistól alig térnek el, a felületükön látható elszíneződések utalhatnak a betegségre.

2.2.5. Környezeti tényezők szerepe a kalászfuzárium-fertőzésben, és a védekezés lehetőségei

A búzagalász fuzáriumos fertőződését befolyásoló különböző környezeti tényezők közül a legkiemeltebb helyen az időjárást kell említeni. Kükedi (1988) szerint, ha minden más körülmény optimális is a gombának, de az időjárás nem kedvező számára, abban az esetben nem fog járvány fellépni. Amennyiben a virágzás idején gyakran éri eső a növényt, és főként akkor, ha a csapadékos időszak heteken át tart, biztosan lehet számítani kisebb-nagyobb fertőzésre a gabonátlán. Az elmúlt évtizedek nagyobb járványai szinte minden esetben a tavaszi vagy kora nyári esőzésekkel voltak összefüggésben (Pásti 1977b, McMullen et al. 1997, Aponyi et al. 1998, Halász és Tóth 2011). A fertőzés kialakulásához már az is megfelelő nedvességet biztosíthat, ha a búzátáblán kedvezőek a körülmények a magasabb páratartalom kialakulásához (pl. nyílt vízfelületek vannak a közelben), és a növények felületén gyakran képződik harmat (Atanasoff 1920, Aponyi et al. 1998). Jelentős lehet azonban a csapadék hatása akkor is, ha a már beérett kalászokat éri. Az aratás idején előforduló tartós esőzések következtében a legfontosabb kalászfuzáriumos megbetegedést előidéző fajok mellett a szaprotróf, másodlagos kórokozó fuzáriumfajok is megjelenhetnek (Hornok et al. 2005), melyek az aratás idejének kitolódása alatt a termést jelentősen kolonizálhatják (Sutton 1982).

A csapadékon kívül más időjárási tényezők is vannak, melyek elősegítik a fuzáriumos kalász-fertőzés elterjedését. A meleg hőmérséklet és magas páratartalom együttes jelenlétekor a szántóföldön szinte trópusi körülmények alakulhatnak ki, mely ideális feltételt teremt a gombák szaporodásához (Kükedi 1971). A 25 °C feletti meleg tavaszi időjárás főként a *Fusarium graminearum* fer-

tőzésének kedvez, de kissé hűvösebb körülmények között alacsonyabb hőoptimumú fajok (pl. a *F. culmorum*) is előfordulhatnak (Parry et al. 1995).

Fontos megemlíteni a szél szerepét is a fertőzés terjesztésében (2.2.2. fejezet).

A betegség kialakulásában szerepet játszó faktorok közül az időjárási tényezőket nem áll módunkban befolyásolni, azonban olyan körülmények is hozzájárulnak a fertőzéshez, melyeket agro-technikai eljárásokkal megváltoztathatunk. Ez az oka annak, hogy a dolgozat ezen fejezetében a környezeti tényezők és a védekezési eljárások együtt szerepelnek. A fuzáriumfertőzést elősegítő faktorok ismeretében célirányosan választhatjuk ki a védekezési stratégiát.

A növény betegségeivel szemben a megelőzés a legjobb védekezési módszer. A rendelkezésünkre álló eszközökkel arra kell törekedni, hogy megakadályozzuk, vagy legalábbis csökkentjük annak esélyét, hogy a búza és a kórokozó találkozzanak egymással (Szepessy 1977).

A betegség kialakulása szoros összefüggésben van a jelenlévő fertőzőanyag mennyiségével (Zadoks és Schein 1979, idézi Sutton 1982). A kalászfuzárium-fertőzés forrásául főként a talajban és a talajfelszínen található növényi maradványok szolgálnak, melyek akkor jelentik a legnagyobb veszélyt, ha olyan növényről származnak, mely az élete során a fuzáriumfertőzésre ugyancsak fogékony volt. A tarlómaradványok felhalmozódása a termőföldben a XX. század második felében vált tömegessé, miután csökkent az igény a szalma felhasználására az állattenyésztésben, majd később a tarlóégetést is betiltották (Kükedi 2001). Főként Észak-Amerikában terjedt el a csökkentett talajművelés, hogy minimalizálják a talajromlást és a termesztési költségeket, azonban ezzel tökéletes tápközeget biztosítottak a szaprotróf gombáknak (McMullen et al. 1997, Dill-Macky és Jones 2000). A nagy mennyiségű fertőzött növényi részek felhalmozódása a talajfelszínen többféle védekezési módszerrel is elkerülhető. A probléma meg is előzhető megfelelő vetésgörög kialakításával; búzavetés előtt mindenképp kerülendő a kukorica elővetemény, de a búza monokultúrás termesztése is (Kükedi 1988). Ellenkező esetben arra kell törekedni, hogy a növényi maradványok a föld felszínéről minél hamarabb lekerüljenek. Ha nem kivitelezhető az összegyűjtésük, olyan talajművelési módszert kell alkalmazni, mely a nagyobb szárdarabok felaprítását és talajba forgatását teszi lehetővé. Ezzel elősegíthetjük a lebontó mikroorganizmusok hatékonyabb működését (Burgess et al. 2001, Pereyra et al. 2004). Az elhalt növényeken kívül a fertőzés forrását jelenthetik a szántóföldön elszaporodó gyomnövények is, ezért irtásuk mindenféleképp javasolt (Sutton 1982, Jenkinson és Parry 1994a).

Amennyiben a kellő fertőzőanyag-mennyiség jelen van, további tényezők segíthetik elő a betegség kialakulását. Kükedi (1972) az 1970-es évektől egyre gyakoribb kalászfuzárium-fertőzésért részben az aránytalanul nagy, egyoldalú nitrogénadagolást tette felelőssé. Megoldásként azt javasolta, hogy a gazdák az összetett műtrágyát tavasszal és ősszel megosztva juttassák ki. Számos cikkben beszámoltak a nitrogén fuzáriumfertőzést fokozó hatásáról, melynek lehetséges oka a trágyázott nö-

vényállomány nagyobb sűrűsége (Pásti 1977a, Lemmens et al. 2004). A nitrogénforrások közül az ammónium-nitrát tartalmú műtrágyák nagyobb mértékben növelték a fertőződést, mint a karbamid hatóanyagúak (Edwards 2004).

Általában azok a tényezők, melyek kedvezően hatnak az állományban a magas páratartalmú mikroklíma kialakulására, elősegítik a betegség terjedését (Mesterházy 1987, 1995). Ilyenek a már említett nagyobb növény-sűrűség mellett a búza megdőlése (Atanasoff 1920, Szentkirályiné 1973, Kükedi 2001), a kalászköz szálkázottsága és tömörsége (Mesterházy 1995). A búzafajták magassága esetében kerülendő mindkét szélsőség; a magasabb, gyengébb szárszilárdságú fajták az állomány megdőlése miatt kockázatosabbak, az alacsonyabb fajták azonban azért kitettebbek a fertőzésnek, mert esetükben a földről származó fertőzőanyag az esőcseppek felverődésével könnyebben, kevesebb lépésben elérheti a kalászköz szintjét (Jenkinson és Parry 1994b). Kükedi (1972) megfigyelése szerint a ritka növényállományban szintén nagyobb kárt tehet a fuzárium.

A növényvédelemben nagyon fontos a technológiai elemek megfelelő időzítése is. Az egészséges növényállomány fejlődéséhez a búzaszemeket optimális időben kell elvetni, és a szaporítóanyagot előzőleg mindenféleképp csávázni szükséges, hogy a vetőmag ne lehessen a fertőzés forrása (Kükedi 1971, Martin és Johnston 1982). Ugyancsak nagyon fontos a beérett termés gyors betakarítása, így elkerülhető a másodlagos kórokozók által kiváltott fertőzés (Hornok et al. 2005).

A növényi betegségekkel szembeni védekezés legmegfelelőbb, hosszú távú megoldása az ellenálló fajták nemesítése (2.3. fejezet). Bár a kalászfuzárium-rezisztenciáról az ismereteink jelentősen bővültek az utóbbi évtizedekben, sajnos azt mind a mai napig nem sikerült megoldani, hogy kizárólag a rezisztenciával szabjunk határt a kalászfuzárium-fertőzéseknek. Egyelőre szükségünk van a vegyszeres növényvédelemre, bár a hozzá leggyakrabban kapcsolódó kifejezések mindenki számára ismerősen csengenek: környezeti terhelés, víz- és talajszennyezés, szermaradvány, élelmiszerbiztonsági kockázat. Emellett jelentős korlátozó tényezői is vannak a fungicid állománypermetezésnek. A kezelés akkor a leghatékonyabb, ha a virágzást közvetlenül megelőző időszakban történik, így amikor a búza a legfogékonyabb fejlődési szakaszába lép, a védelem már biztosított. A fertőzés kialakulásához legkedvezőbb csapadékos körülmények azonban – amikor feltétlenül szükség volna a vegyszeres védelemre – a talaj felázása révén akadályozzák a fungicidek kijuttatását (Kükedi 2001). A módszer gyengéje az is, hogy a növényvédő szerek nem nyújtanak tökéletes védelmet a kalászfuzáriummal szemben (Kászonyi et al 2008), sőt a hatóanyag-komponensek között található olyanok is, melyek a fogékony búzafajta termésének mikotoxintartalmát fokozhatják (Mesterházy et al. 2003). Hatékonyságuk nagyobb kalászborítottságot biztosító, horizontálisan permetező szórófejek alkalmazásával azonban jelentősen növelhető (Lehoczki-Krsjak 2010).

Kísérletek folynak a fuzárium megfékezésére biológiai módszerekkel, antagonista mikrobák alkalmazásával is, de hatékonyságuk nem kielégítő (Xu és Nicholson 2009), és a kalászfertőzéssel szembeni védelemben ugyancsak korlátozó tényező a szántóföldi kijuttatásuk (Snijders 2004).

2.2.6. *A kalászfuzárium gazdasági jelentősége*

A búza kalászfuzáriózisáról szóló első közlemény az Egyesült Királyságból származik (Smith 1884), néhány évvel később az Egyesült Államokban is leírták a betegséget (Arthur 1891, idézi Parry et al. 1995). A XX. század elején már számos beszámoló született a témában, melyek közül az első részletes tanulmány Atanasofftól (1920) származik. A magyar szakirodalomban elsőként Husz (1925) hívta fel a kalászfuzáriumra a figyelmet, és felvetette, hogy vizsgálni kellene a termés-csökkenésben játszott szerepét. Ezután azonban még évtizedekig nem okozott gondot ez a betegség hazánk gabonátláin, ezért sokáig csak külföldi cikkekben lehetett olvasni róla.

Lelley (1965) beszámolójában még azt írta róla, hogy éghajlati körülményeink között ritkán fertőzi a gabonaféléket a fuzárium, de felvetette annak a lehetőségét, hogy a gomba számára kedvező időjárás esetén a jövőben számolni kell majd ezzel a betegséggel. Ennek oka a rendkívül csapadékos 1965. év volt, melynek eredményeként országsszerte megjelent a fuzáriumos „kalászlakosság”. A betegséget a termesztők egy része valószínűleg fel sem ismerte, és valami más károsítónak tulajdonították a tüneteket.

Az 1970. évi magyarországi első nagy kalászfuzárium-járványról több szerző beszámolt (Hadnagy és Karlinszkiné 1970, Tóth 1970, Balogh 1971, Békési és Hinfner 1971, Deliné és Pásti 1971, Kükedi 1971, 1972), elemezték a károkat, és latolgatták, hogy mi okozhatta a betegség hirtelen előretörését. Ettől kezdve a kalászfuzárium a gabonátlákon rendszeresen megjelent (Kükedi 2001).

A fuzáriumfertőzés azonban nem csak hazánkban bukkant fel egyre gyakrabban. Észak-Amerikában és Európa-szerte az 1980-as évektől mind több leírás készült a kalászfuzárium-járványokról és az ennek nyomán jelentkező károkról (Sutton 1982, Parry et al. 1995). Az Egyesült Államokban és Kanadában (Gilbert és Tekauz 2000) a helyzet az 1990-es években vált kritikussá, amikor egymást követő években sorozatosan fuzáriumepidémia pusztította el a termést (McMullen et al. 1997, Windels 2000). A kártétel mértéke miatt a kalászfuzáriumot a XX. század második felének legköltségesebb és legnagyobb kihívást jelentő betegségének nyilvánították (Paulitz 1999).

A kalászfuzárium által okozott károknak több tényezője is van. Először is a fertőzés eredményeként jelentős termésveszteség alakulhat ki. Járványos években a betegség következtében a vetésterületen learatott termés tömege akár a felére csökkenhet (Pásti 1977a), mesterségesen fertőzött kísérletekben pedig ennél nagyobb (70-80%) hozamcsökkenés is könnyen előidézhető (Mesterházy 1977, Szunics et al. 1987). A termésveszteség közvetlen oka, hogy a virágok jelentős része nem termékenyül meg, vagy ha mégis, akkor a szemek alulfejlettek és könnyűek lesznek, melyek aratáskor

a kombájnból a tarlóra hullanak, vagy tisztításkor az ocsúba kerülnek (Bai és Shaner 1994). Azok a szemek, melyek csak a fejlődésük későbbi szakaszában fertőződnek, gyarapítják a hozamot, de csökkentik annak hektolitertömegét (Mesterházy 1974b). A mennyiségi veszteség különböző terméskomponensek változásában mutatható ki, úgymint az ezerszemtömeg, a hektolitertömeg, a kalásonkénti szemtömeg és a szemszám (Szunics és Szunics 1981, Szunics et al. 1987, Jones és Mirocha 1999).

A termésvesztésnél is fontosabb a fuzáriumos szemfertőzöttség, melynek súlyos következményei lehetnek. Először is a fertőzött szemeknek jelentősen csökkenhet a csírázási százaléka és erélye (Jakabné és Békési 1993, Murray et al. 1998). Amennyiben a vetőmag fuzáriumfertőzött, a következő évben ez újabb termésvesztést eredményezhet (Hadnagy és Karlinszkiné 1970). A szemfertőzöttség hatására a termés technológiai minőségi tulajdonságai is megváltoznak. Miközben a gomba a búzaszem endospermiumát átszővi, tönkreteszi a keményítőszemcséket, a tartalékfehérjéket (Bechtel et al. 1985), és megváltoztatja az aminosav-összetételt (Szunics et al. 1987, Beyer és Aumann 2008). A lebontó folyamatok eredményeként romolhat a liszt minősége, a tészta konzisztenciája és sütési tulajdonságai (Dexter et al. 1996).

Táplálkozási és takarmányozási szempontból a legfontosabb minőségi változás az, hogy a búzaszemekben nagy mennyiségben felhalmozódhatnak a fuzáriumfajok által termelt mikotoxinok. A termés toxinszennyezettsége esetén a közvetlen mennyiségi veszteségeken túl további járulékos költségekre számíthatnak a termelők és a felvásárlók egyaránt (McMullen et al. 1997). Többlet kiadást jelenthet a termés tisztítottatása, a mikotoxin-tartalom ellenőrzéséhez szükséges mérések elvégzése. De könnyen nettó veszteséghez vezethet az is, ha a termést leminősítik, és a termelő alacsonyabb áron tudja csak eladni. A legrosszabb eshetőség pedig az, ha a termés teljesen értékesíthetlenné válik. A felvásárlóknak szintén jelentős ráfordítási többletet jelenthet, ha a fertőzésmentes gabonát távolabbi területekről kell beszerezni és szállíttatni, valamint a termés tárolása is fokozottabb figyelmet követel a csapadékos években. Levegőtlen, magas nedvességtartalmú és hőmérsékletű tárolóhelyen a gomba a termésben felszaporodhat és fokozza mikotoxin-szennyezettségét (Veres et al. 2001).

2.3. A búza kalászfuzárium-rezisztenciája

A gabonával foglalkozó szakemberek (termesztők, nemesítők, kutatók) körében általánosan elfogadott nézet, hogy a növénybetegségekkel szembeni védekezés legideálisabb módja – költség- és környezetkímélő szempontból is – az ellenálló fajták előállítása és termesztése. A búzafajták kalászfuzárium-ellenállósága közötti különbségekről először Arthur írt 1891-ben (idézi Bai és Shaner 1994), a köztermesztésben lévő fajták fogékonyságának problémáját azonban a mai napig nem sikerült kielégítően megoldani (Lehoczki-Krsjak et al. 2010).

2.3.1. Rezisztenciatípusok és inokulációs módszerek

A fuzáriummal szemben a növény több módon is védekezhet. A rezisztenciatípusok közül a Schroeder és Christensen (1963) által először leírt két típust széles körben elismerik a búza kalászfuzárium-ellenállóságát kutatók (Horevaj et al. 2011). Az I. típusú rezisztencia a fuzárium kalászbba hatolásával szemben védi a növényt, a II. típus a gomba kalászbba való terjedése ellen hat.

A további rezisztenciatípusok elfogadása és elnevezése azonban változó. Miller et al. (1985) számoltak be első alkalommal arról, hogy az ellenálló búzafajtában az alacsonyabb fertőződés mellett megfigyelhető a dezoxinivalenol koncentrációjának csökkenése is. Ennek okát Miller és Arnison (1986) írták le: a brazil Frontana fajta képes a fitotoxinként is ható DON lebontására, ezt ők III. típusú rezisztenciának nevezték. Bai és Shaner (2004) szerint módszertani nehézségekbe ütközik megállapítani, hogy ez a típus függetlennek tekinthető-e a két előzőtől. Wang és Miller (1988) egy további rezisztenciatípus lehetőségét vetette fel, a nagy trichotecén-koncentráció tolerálását, melyet néha (Parry et al. 1995, Wiśniewska et al. 2004) IV. típusként említene. Más hivatkozásokban a rezisztenciatípusoknak egészen eltérő felsorolásával találkozhatunk. Mesterházy (1995) munkájára hivatkozva számos szerző (pl. Gilbert és Tekauz 2000, Rudd et al. 2001) az egyes rezisztenciatípusokat III-V-ig számozza, annak ellenére, hogy Mesterházy (1995) a hivatkozott típusokat valóban felsorolta, azonban számokat nem rendelt hozzájuk. Későbbi publikációiban a rezisztenciatípusok számozása megjelent, ez azonban vagy egyezett (Mesterházy 2002), vagy nem (Mesterházy et al. 1999) a mások által hivatkozott sorrenddel. Az említett felosztások eltérése a szakirodalomban zavart okozhat. Mesterházy et al. (1999) alapján a rezisztenciatípusok az alábbi betegségtünetekkel szemben nyújtanak védelmet: III. típus – dezoxinivalenol felhalmozódása, IV. típus – fuzáriumos szemfertőződés, V. típus – szemfertőzöttség következtében fellépő termésveszteség (ez más néven a tolerancia).

A legtöbb vizsgálat az első két rezisztenciatípus meghatározására irányul. A többi típus csak ezekkel összefüggésben vizsgálható, inokulációs és értékelési módszerekkel nem vagy csak korlátozottan különíthetők el. Ez a kitétel érvényes az I. típusú rezisztenciára is, melynek felmérésére Schroeder és Christensen (1963) a kalászspermetezési módszert javasolta. A szántóföldi vizsgálatok jelentős részében alkalmazzák ezt az inokulációs technikát, azonban a kalászfertőzöttség százalékos értéke inkább az úgynevezett szántóföldi rezisztenciáról nyújt információt, mely az I. és II. típusú ellenállóság együttes eredményeként jön létre (Miedaner et al. 2003). Az I. típusú ellenállóság felmérését gyakran az állományban látható fertőzött kalászok aránya alapján végzik (disease incidence; Steiner et al. 2004), míg mások az inokulációt követő néhány napon megjelenő tüneteket figyelik meg (Horevaj et al. 2011). Az I. típusú rezisztencia legjobban azonban úgy felvételezhető, ha az inokuláció során olyan *Fusarium* izolátumot használnak, mely nem képes továbbterjedni

a kalászsorsóban. Erre alkalmasak lehetnek például a búzakalászon enyhe tüneteket okozó *Fusarium* fajok (Puskás et al. 2002), vagy az erősen fertőző fajok olyan törzsei, melyek toxintermelő képessége korlátozott (Gosman et al. 2010).

A II. típusú kalászfuzárium-ellenállóság önmagában, más típusoktól függetlenül is jól vizsgálható, ezért sok kutatócsoport előnyben részesíti a többi rezisztenciatípussal szemben. Inokulációs módszere a kalászkainjektálás, melynek során a kalászban mindössze egyetlen kalászká virágjait kezelik (point/single spikelet/floret inoculation, Schroeder és Christensen 1963).

A provokációs kísérletek beállítása nem csak a különböző rezisztenciatípusok azonosítását tette lehetővé, hanem lehetőséget biztosított egy – nemesítési szempontból – nagyon fontos következtetésre. Több *Fusarium* fajjal és törzssel végeztek mesterséges fertőzést, melynek eredményeként megállapították, hogy a kalászfuzárium-rezisztencia horizontális, nem specifikus természetű (Mesterházy 1977, van Eeuwijk et al. 1995). Ez azt jelenti, hogy amennyiben a búzafajták nemesítése során sikerül kalászfuzárium-rezisztens genotípust szelektálni egy jelentős kalászfuzáriózist okozó *Fusarium* faj egyetlen agresszív törzsével szemben, az más – a nemzetségen belüli, és *Microdochium* – fajok ellen is fel fogja venni a küzdelmet.

2.3.2. Rezisztenciaforrások a búzanemesítésben

A kalászfuzáriummal szemben legjobb ellenállóságú búza genotípusok általában olyan területekről származnak, ahol az időjárási körülmények kedvezőek a járványok gyakori kialakulásához (Liu 1985, Mesterházy 1986). A rezisztens változatok a tájfajták populációiban is előtérbe kerülhetnek a nagy kórokozónyomást biztosító környezetben, jó példa erre a japán Nobeokabozu vagy a kínai Wangshuibai fajta (Bai és Shaner 2004). A búzanemesítésben a szelekció során is nagy segítséget jelentett a betegség természetes fellépése. Kínában, a Jangce folyó párás klímájú völgyében hozták létre a legismertebb kalászfuzárium-rezisztenciaforrást, a Sumai 3 búzafajtát.

A Távol-Keletről származó forrás genotípusoknak rendkívüli jelentősége volt a kalászfuzárium-rezisztencia javítására irányuló nemesítés első évtizedeiben. Az ellenállóság azonban ezekben a búza genotípusokban többnyire kedvezőtlen tulajdonságokkal kombináltan fordul elő. A tájfajtákra általánosan jellemző a magas, megdőlésre hajlamos állomány, a létrehozott törzsek nagy része pedig fogékonyak bizonyult a levéltetveségekkel szemben (Bai és Shaner 1994, Snijders 2004). A kiváló kalászfuzárium-ellenállóságot kapcsoltnak találták a szemek kipergésével (Zhang és Mergoum 2007), valamint a termés mennyiségi és technológiai minőségi jellemzőivel is (McCartney et al. 2007). A távol-keleti tavaszi források felhasználásával már sikerült létrehozni a szülői genotípushoz hasonló ellenállóságú őszi búzatörzseket is. Némelyikbe egyéb kedvező tulajdonságot is sikerült beépíteni (pl. más betegségekkel szembeni rezisztencia), agronómiai értékük

azonban továbbra is nagyon csekély, mindössze a források kissé továbbfejlesztett formáinak tekinthetők (Mesterházy et al. 1999).

A genetikai diverzitás fenntartása érdekében szükséges, hogy a nemesítésben alkalmazható alapanyagok változatos eredetűek legyenek, ezért a források keresése tovább folytatódik. A tavaszi búzák körében – a világszerte ismert kínai, japán, brazil fajtákon és törzseken kívül – beszámoltak újonnan azonosított rezisztenciaforrásokról is (Yu et al. 2008, Zhang et al. 2008). Az őszi búza termesztő övezetekben azonban a tavaszi genotípusok felhasználása a kalászfuzárium-rezisztencia-nemesítésben eddig nem járt átütő sikerrel (Liu et al. 2012). Ezért annak reményében, hogy a fajta-minősítés követelményeinek megfelelő, azaz nagy termőképességű, jó minőségű, és ugyanakkor megfelelő ellenállóságú búzát hozzanak létre, a nemesítő és kutatóintézetekben a források keresését kiterjesztették az őszi búzák és adaptálódott fajták, nemesítési törzsek vizsgálatára is (Snijders 1990a, Buerstmayr et al. 1996a, Badea et al. 2008). Bár kalászfuzárium-ellenállóságuk nem közelíti meg a tavaszi rezisztenciaforrásokét, utódtörzseik közül a transzgresszív szegregánsok kiválasztásával sikerülhet előrelépést elérni a kalászfuzárium-rezisztencianemesítésben.

Magyarországon az 1970-es években kezdődött kalászfuzárium-kutatás területén a fuzárium-fertőzés által okozott veszteségeken (2.2.6. fejezet), és a kórokozó-populáció részletes vizsgálatán (2.2.1. fejezet) túl a termesztett búzafajták rezisztenciájának felmérése is megkezdődött. A természetes járványok viszonylag ritka és kiszámíthatatlan előfordulása miatt mesterségesen fertőzött kísérleteket állítottak be, melyekben a gomba számára kedvező körülményeket teremtettek virágzás-kori inokulációval, és a levegő páratartalmának növelésével (Mesterházy 1974b, Jakabné és Békési 1992, Szunics és Szunics 1992). Az eredmények jelentős fogékonyságot tártak fel a vizsgált búzafajták körében. Mérsékelt fogékonynak bizonyult azonban több martonvásári fajta, melynek okát a genotípusok lassú fertőződési ütemével magyarázták. A részletesen ismertetett őszi búzafajták közül mind a permetezéssel, mind a kalászkainjektálásos inokuláció során a Bánkúti 1201 fajta kalászfuzáriumos fertőzöttsége volt a legkisebb (Szunics és Szunics 1992).

2.3.3. A kalászfuzárium-ellenállóság genetikai háttere

A kalászfuzárium-rezisztencia genetikájának kutatása az 1950-es években kezdődött. A korai elemzések alapján már arra a következtetésre jutottak, hogy az ellenállóságot több genetikai faktor határozza meg (Nakagawa 1955). Klasszikus genetikai módszerek alkalmazásával később számos vizsgálatban megerősítették, hogy a kalászfuzárium-rezisztencia – a tavaszi és őszi búza genotípusokban egyaránt – lehet monogénes, de legtöbbször poli- vagy oligogénes tulajdonság (Snijders 1990d, Buerstmayr et al. 1999a). A rezisztenciagének domináns öröklődésűek, közöttük főként additív hatás érvényesül, azonban az ellenállóság kialakításában szerepet játszhatnak nem additív

komponensek is (Snijders 1990d), és epizstatikus hatásról is beszámoltak (Bai et al. 2000, Häberle et al. 2009).

Az 1990-es években a kutatás már nem csak az ellenállóságot meghatározó gének számának megállapítására irányult, hanem azok kromoszómákon való elhelyezkedését is igyekeztek feltárni. Szubsztitúciós törzsekkel és monoszómás sorozatok létrehozásával (Yu 1982, Buerstmayr et al. 1999b) vizsgálták az egyes kromoszómák szerepét a rezisztencia kialakításában.

A búza kalászfuzárium-ellenállóságának tanulmányozása során jelentős eredmény volt, hogy egyes szülői genotípusok (akár két rezisztenciaforrás) keresztezéséből származó utódnövények között transzgresszív szegregáns, a szülői genotípusoknál jobb ellenállóságú egyedeket figyeltek meg (Snijders 1990b, van Ginkel et al. 1996). Ennek magyarázata, hogy a rezisztenciagének a különböző genotípusokban eltérőek lehetnek. A búzafajták és -törzsek genetikai háttérének diverzitása, és a kalászfuzárium-rezisztenciagének additív hatása megteremti a lehetőséget a rezisztenciagének akkumulálására (Snijders 1990b), melyeknek hatása az utódokban összeadódhat (Bai et al. 2000). A mai napig legsikeresebb kalászfuzárium-ellenálló Sumai 3 búzafajtát is két mérsékelt fogékony szülői genotípus keresztezéséből hozták létre (Liu 1985).

A molekuláris marker technikák térhódítása óta a kalászfuzárium témájában is rohamosan nő a genetikai kutatásokkal kapcsolatos közlemények száma. A módszerek alkalmazásával lehetőség nyílt arra, hogy a mennyiségi jellegként öröklődő tulajdonságok kialakításáért felelős QTL-eket részletesen elemezzék. Az elmúlt évtizedben világszerte számos kutatócsoport végzi a kalászfuzárium-rezisztencia genetikai háttérének feltérképezését. Eredményeik minden részletre kiterjedő összehasonlítása lehetetlen. Buerstmayr et al. (2009) szemle cikkükben száznál is több kalászfuzárium-rezisztencia QTL-t foglaltak össze. Összefoglalójuk elkészítésének időpontjáig mindössze egyetlen búza kromoszómán nem írtak le jelentős QTL-t, azonban ez sem váratott sokáig magára. A 7D kromoszómán a Haiyanzhong kínai tájfajtában azonosítottak kalászfuzárium-rezisztencia QTL-t (Li et al. 2011). Az ellenállóságért felelős kromoszómaszakaszok az eltérő eredetű (távol-keleti, európai és amerikai) rezisztenciaforrásokban jelentősen különbözhetnek. A búza genotípusok származásán kívül azonban más tényezők is hozzájárulnak ahhoz, hogy a QTL-térképezés eredményei nagyon változatosak. Az ellenállóság genetikai háttérének tanulmányozását a kalászfuzárium-rezisztencia fenotípusos vizsgálatát befolyásoló számos tényező nehezíti (2.2.5. fejezet), melyek a kísérletek ismételhetőségét jelentősen rontják. A molekuláris vizsgálatok során ráadásul beigazolódott Schroeder és Christensen (1963) feltevése, miszerint a különböző rezisztenciatípusokért eltérő faktorok lehetnek felelősek. Ezért az eredmények nagyban függenek az inokulációs technikától, a fertőzőtség felvételezésének módszerétől is, de a térképező populáció mérete, heterogenitása, és az elkészített genetikai térkép markerekkel való fedettsége is hatással lehet rájuk (Kolb et al. 2001, Bai és Shaner 2004, Buerstmayr et al. 2009, Szabó-Hevér et al. 2012).

2.3.3.1. Legfontosabb kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek

A kalászfuzárium-ellenállóság térképezésére létrehozott populációk szülői genotípusai kezdetben elsősorban az ázsiai tavaszi búzák közül kerültek ki, leggyakrabban az elemzésekben a kínai Sumai 3 fajtát, vagy annak utódtörzseit vizsgálták. A Sumai 3 kiváló kalászfuzárium-rezisztenciáját főként a 3B kromoszóma rövid karján azonosított lokusszal (*QFhs.ndsu-3BS*) találták kapcsoltnak Waldron et al. (1999), valamint Anderson et al. (2001). Az utódtörzsek fenotípusos vizsgálatában a kalászkainjektálásos inokulációs technikát választották, így eredményeik a II. típusú kalászfuzárium-rezisztencia öröklődésére szolgáltatottak információt. A fuzárium kalászban terjedésével szembeni ellenállóságban e jelentős lokusz hatását számos Sumai 3 eredetű növényben igazolták, többek között a Ning 7840 (Bai et al. 1999, Zhou et al. 2002), az ND2603 (Anderson et al. 2001), a CM82036 (Buerstmayr et al. 2002), és a Line 685 (Lu et al. 2011) törzsekben. A 3BS QTL esetenként a fenotípusos variáció több mint 50%-át magyarázta önmagában (Bai et al. 1999, Buerstmayr et al. 2002, Guo et al. 2003). Legkiemelkedőbb szerepét dezoxinivalenol-rezisztencia vizsgálattal mutatták ki, feltehetőleg a kromoszómaszakaszon a DON-glükoziltranszferáz enzim expressziójáért felelős gén található (Lemmens et al. 2005)

A QTL-analízist később kiterjesztették a szántóföldi rezisztencia vizsgálatára is. A 3BS kromoszómakaron azonosított QTL hatását ezekben az elemzésekben is kimutatták, de az általában kisebb volt, vagy nem minden évben jelent meg (Buerstmayr et al. 2003, Chen et al. 2006, Lu et al. 2011). Az eredmények alapján arra a következtetésre jutottak, hogy a lokusz elsősorban a II. típusú ellenállóság kialakításáért felelős. Ez volt az első kalászfuzárium-rezisztencia QTL, melyet az öröklődési vizsgálatok eredményei alapján átneveztek, *Fhb1* lokuszra (Cuthbert et al. 2006).

Az *Fhb1* hatását a kalászfuzárium-ellenállóságban olyan búza genotípusoknál is kimutatták, melyek a Sumai 3 fajttal nem állnak rokonságban, vagy származásuk ismeretlen. A legnagyobb hatású QTL-ként írták le a Ning 894037 törzsből (Shen et al. 2003b), mely a Yangmai 3 búzafajta szomaklonális variánsa, a nem tisztázott eredetű W14 (Chen et al. 2006) és CJ 9306 (Jiang et al. 2007) testvértörzsekben, valamint a Huapei 57-2 (Bourdoncle és Ohm 2003) és Nyubai búzában (Somers et al. 2003; a genotípus névkorrekciója: McCartney et al. 2007).

Az *Fhb1* lokusz mellett az 5A és a 6B kromoszóma rövid karján azonosított QTL-ek a leginkább ismételtelhetők (Buerstmayr et al. 2009). A 6BS QTL (*Fhb2*, Cuthbert et al. 2007) szerepét kezdetben a II. típusú ellenállóság kialakításában írták le a Sumai 3 fajttal (Waldron et al. 1999, Anderson et al. 2001). Jelentőségét utódtörzseiben, a DH181-ben is igazolták, melyben a fenotípusos variancia kialakításához az *Fhb1*-nél nagyobb arányban járult hozzá (Yang et al. 2003). Szántóföldi rezisztenciavizsgálatokban az I. típusú és a szemfertőzöttséggel szembeni ellenállóság kialakításában is fontosnak bizonyult (Yang et al. 2005).

A különböző inokulációs (permetezéses és kalászkainjektálásos) módszerek eredményeit összehasonlítva, az 5A kromoszóma rövid karján található QTL-t (*Fhb5*, Xue et al. 2011) elsősorban az I. típusú kalászfuzárium-ellenállósággal hozták összefüggésbe a Sumai 3-eredetű CM82036 (Buerstmayr et al. 2003) és az ismeretlen pedigrijű W14 törzsből (Chen et al. 2006), valamint a Wangshuibai kínai tájfajtában is (Lin et al. 2006). Az ellenállóságban betöltött szerepét a látható fertőzöttségi tünetek megjelenésén túl a termés DON-analízisének elvégzésével is igazolták (Somers et al. 2003). A lokusz hatása nem kizárólag a távol-keleti rezisztenciaforrásokban érvényesül, európai és amerikai búza genotípusok populációiban szintén leírták a kalászfuzárium-ellenállóság meghatározásában (Shen et al. 2003a, Steiner et al. 2004).

Számos térképezési kutatás eredményeit összesítve Buerstmayr et al. (2009) 16 kromoszómán összesen 22 kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ről számolt be, melyek hatékonyságát több populáció vizsgálatával igazolni tudták. Meta-analízissel szintén elvégezték a rezisztencia QTL-ek eredményeinek értékelését, mely 19 jelentős lokuszt tárt fel 12 kromoszómán (Löffler et al. 2009). A két összefoglaló elemzésben megegyező releváns QTL-ek 11 kromoszómán helyezkednek el. A fentebb jellemzettekén kívül még az 1B, 2A, 2B, 2D, 4B, 4D, 6A és 7B kromoszómákon azonosítottak gyakrabban a kalászfuzárium-rezisztenciát meghatározó régiókat. Ezek közül további vizsgálatokat követően a Wangshuibai fajta 4B kromoszómáján leírt QTL-t *Fhb4*-re nevezték át (Xue et al. 2010).

2.3.3.2. A molekuláris marker technikák eredményeinek alkalmazási lehetőségei

Egy tulajdonságot meghatározó gén, illetve gének közelében azonosított markerek segítségével, marker alapú szelekcióval lehetővé válhat, hogy – a növénynevelésben gyakran hosszan tartó fenotípusos vizsgálatok nélkül – kiválasszuk egy keresztezés utódnövényeiből a számunkra értékes tulajdonságokat hordozókat (Bürstmayr 2002). A MAS elsősorban monogénes jellemzőknél alkalmazható hatékonyan (pl. levélrozda-rezisztenciagének piramidálására, Vida et al. 2009). A mennyiségi öröklődésű tulajdonságok esetében azonban több tényező is hátráltatja a markerszelekciót, melyek közül legjelentősebb, hogy a különböző térképező populációkban egy QTL hatására vonatkozóan az eredmények nem egyeznek meg, esetleg ellentmondásosak (Anderson et al. 2007).

A legfőbb kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek önálló (Zhou et al. 2003, Pumphrey et al. 2007) és együttes hatékonyságát (Miedaner et al. 2006, McCartney et al. 2007, Kang et al. 2011) számos vizsgálatban igazolták. Az eredmények alapján arra következtettek, hogy már egy QTL is jelentősen növelheti a kalászfuzárium-ellenállóságot, azonban előnyösebb kettő, de még inkább három rezisztencia QTL-t nyomon követni az utódnövényekben. Ezáltal az ellenállóság tovább javítható, bár a rezisztens szülőben található egyéb kisebb hatású QTL-ek miatt a MAS-sal létrehozott utódok rezisztenciája általában a forrás genotípusát nem éri el (Miedaner et al. 2006).

A hagyományos, fenotípusos vizsgálatokon alapuló szelekciós módszer és a MAS hatékonyságát tavaszi (Wilde et al. 2007) és őszi életformájú búza genotípusoknál (Miedaner et al. 2009) is összehasonlították. A rezisztencia lokuszaihoz kapcsolt markerekre szelektálva gyorsabban választották ki az utódok közül azokat, melyek a kalászfuzárium-ellenálló szülőktől örökölték a QTL-t hordozó kromoszómaszakaszokat. Ráadásul ehhez nem szükséges rendkívül idő- és munkaigényes mesterségesen fertőzött kísérleteket beállítani, melyek eredménye – főként szántóföldi körülmények között – jelentős környezeti hatással terhelt. Vizsgálataik eredménye alapján azonban a fenotípusos szelekcióval az utódnövények között jobb ellenállóságot sikerült kialakítani, melynek szintje a rezisztens szülőét is elérhette (Wilde et al. 2007, Miedaner et al. 2008). A MAS módszerrel kiválasztott utódok körében a kalászfuzárium-rezisztencia nagyobb változatosságot mutat, ezért azt javasolják, hogy a markerszelekciót követően érdemes a növényeket fenotípusos vizsgálatban is ellenőrizni (Wilde et al. 2007). A mesterségesen fertőzött kísérletek arra is biztosítják a lehetőséget, hogy a kalászfuzárium-fertőződéssel egyidejűleg más nemesítési szempontból fontos tulajdonságokra is szelekciót végezzünk (Wilde et al. 2007, Miedaner et al. 2009).

Az utóbbi években több közleményben foglalkoztak a forrás genotípusok és búzafajták legfőbb kalászfuzárium-rezisztencia QTL-jeihez közeli kromoszómaszakaszok genetikai diverzitásának felmérésével (McCartney et al. 2004, Yang et al. 2006, Yu et al. 2006, Badea et al. 2008). A növények allélmintázatának ismeretében lehetőségünk nyílik arra, hogy a keresztezések szülői genotípusait úgy válasszuk ki, hogy az utódgenerációkban a rezisztencia QTL-ek öröklődését nyomon tudjuk követni. Másrészt e vizsgálatok feltárhatnak olyan kapcsolatokat is az ellenálló genotípusok között, melyek eredetéről napjainkban még hiányosak az ismereteink.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

A kalászfuzárium-rezisztencia vizsgálatára irányuló kísérleteinket a 2002/2003. és 2005/2006. tenyészidőszak közötti négy évben állítottuk be szántóföldi és üvegházi körülmények között a Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézetében. Kísérleteinkben a szántóföldi (I.+II. típusú) és a II. típusú kalászfuzárium-ellenállóságot vizsgáltuk kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.) genotípusokon, melyek között ismert és potenciális rezisztenciaforrások, továbbá martonvásári búzafajták és nemesítési törzsek voltak. Egy rezisztenciaforrás és egy martonvásári fajta keresztezési kombinációból származó utódpopulációban a kalászfuzárium-rezisztenciával kapcsolt genetikai faktorokat azonosítottunk.

3.1. A fertőzőanyag előállítása

A kísérletekben két fuzáriumfaj, a *Fusarium graminearum* 'IFA-65' és a *F. culmorum* 'IFA-104' izolátumait használtuk. A tiszta tenyészeteket hosszú távon hűtőszekrényben 4 °C-on, sterilizált föld-tőzeg-kvarchomok 1:1:1 térfogatarányú keverékén tároltuk. A fertőzőanyagok felszaporítását megelőzően a tenyészeteket Petri-csészébe SNA-táptalajra oltottuk át, melynek összetétele egy literre számítva:

KH ₂ PO ₄	1 g
KNO ₃	1 g
MgSO ₄ ×7H ₂ O	0,5 g
KCl	0,5 g
glükóz	0,2 g
szaharóz	0,2 g
1 N NaOH	0,6 ml
agar	22 g.

A *F. graminearum* inokulumot mungóbab folyékony táptalajban állítottuk elő (Buerstmayr et al. 2002). Öt liter forrásban lévő desztillált vízbe 100 gramm mungóbab (*Vigna radiata* L. Wilczek) termést öntöttünk, majd a főzetet 20 percig forraltuk. Ezt követően a táptalajt 6 literes gömblombikba szűrtük, és autoklávban 1 órán keresztül sterilizáltuk. A szűrlet lehűlését követően steril fülkében a lombikba juttattunk az SNA-táptalajon felszaporított tenyészetből kivágott kettő kis agardarabkát. A folyékony táptalajba egy üvegcsövet vezetünk, melyen keresztül akváriumpumpával steril levegőt áramoltattunk a tenyészetbe. Ez biztosította a gomba szaporodásához szükséges oxigént, és egyúttal folyamatosan keverte az oldatot (buboréktenyészet – Mesterházy 1975). A felszaporítás folyamata szobahőmérsékleten 5 napon át tartott, majd a táptalajt egy éjszakára 4 °C-ra helyeztük. A makrokonídiumok leülepedtek, a felülúszó eltávolítását követően a tömény spóraszuszpenziót felhasználásig hűtőszekrényben tároltuk.

A *F. culmorum* izolátum felszaporításához (Buerstmayr et al. 1999a) 250 ml-es üvegeket félig töltöttünk búza és zab 3:1 térfogatarányú keverékével, majd az üvegeket vízzel töltöttük fel, és a szemeket egy éjszakán át áztattuk. A fölösleges vizet másnap leöntöttük, és az üvegcséket autoklávban sterilizáltuk. Kihűlést követően a szemek közé a *F. culmorum* izolátum micéliumával átszőtt SNA-táptalajdarabkát helyeztünk, majd az üvegeket szobahőmérsékleten tartottuk két héten keresztül. Időnként rázással lazítottuk és homogenizáltuk a tenyészetet. Ezt követően hűtőszekrényben (4 °C-on) tároltuk felhasználásig. Ekkor a gabonaszemekről a makrokonídiumokat desztillált vízzel öblítettük le.

Az inokulációt megelőzően a konídiumszuszpenzió koncentrációját Bürker-kamrás számolással meghatároztuk, és desztillált vízzel a szükséges mértékben hígítottuk. A teljes kalászfelület permetezéséhez 5×10^4 , a kalászkainjektáláshoz 5×10^5 makrokonídium/ml koncentrációjú fertőzőanyagot készítettünk.

3.2. Szántóföldi kalászfuzárium-rezisztencia kísérletek

A búzafajták és -törzsek kalászfuzáriummal szembeni ellenállóságának szántóföldi vizsgálatát az MTA ATK Mezőgazdasági Intézet kalászfuzárium-tenyészkertjében végeztük (10. ábra). A növényi anyagokat (M2.1. és M2.2 táblázat) minden tenyészidőszakban ősszel (októberben) vetettük, az őszi és tavaszi genotípusokat egyaránt. Ennek oka az a korábbi tapasztalat volt, mely szerint a tavaszi vetésű anyagok állománya a gyenge bokrosodás miatt nem volt megfelelő a kísérlet kivitelezéséhez, benne a kalászkok későn és egyenetlenül virágoztak. A vetéshez Hege-90 függesztett, kazetás vetőgépet használtunk, mellyel parcellánként hat sort vethettünk, 20 cm-es sortávolsággal. A parcellák hossza egységesen 2 méter volt a szántóföldi vizsgálatokban, melyekbe soronként 50-60 búzaszemet vetettünk. A genotípusonként elvetett sorok száma kísérletenként változott.

A tenyészkertben a kalászfuzárium-fertőzéshez szükséges környezeti feltételeket lehetőség szerint optimalizáltuk. A levegő magas páratartalmának biztosításához a permetezéssel fertőzött területen automata mikroszórófejes öntözőberendezést üzemeltettünk. A búza virágzásától a szemek teljes éréséig naponta 2-3 alkalommal juttattunk vizet a növényállományra a délutántól hajnalig terjedő időszakban (16 és 6 óra között), amivel egy parcellában kb. egy órán át tartó öntözést biztosítottunk. Csapadékos napokon a készülék automatikusan lekapcsolt. Amennyiben az esőmentes időszakok szükségessé tették, manuálisan további öntözési programot indítottunk. Az öntözéssel a talajt állandóan nedvesen tartottuk, ennek párolgása napközben is biztosította a tenyészkertben a szükséges páratartalmat.

A kalászkainjektálással fertőzött kísérlet közvetlen öntözést nem kapott, hogy elkerüljük a fertőzőanyag lecsorgását a kalász felületén, azonban a tenyészkert elhelyezkedése folytán a gomba kalászból való terjedéséhez szükséges magas páratartalom ebben a vizsgálatban is biztosított volt.

A tenyészkertet szinte teljesen körülhatárolják természetes és mesterséges védősávok (domb, erdő és vasúti töltés), melyeknek köszönhetően az öntözött részről származó pára a területen megreked.



10. ábra. Mesterségesen fertőzött kalászfuzárium-tenyészkert. Martonvásár, 2006.

3.2.1. Búzafajták és nemesítési törzsek szántóföldi ellenállóságának felmérése

Az őszi búza nemesítése során számos jellemzőt szükséges megvizsgálni, hogy a nemesítési alapanyagból kiválaszthassák azokat a törzseket, amelyekben lehetőség rejlik arra, hogy állami fajtaelismerésben részesüljenek. Ezen tulajdonságok közé tartozik a különböző betegségekkel szembeni ellenállóság is. A kalászfuzárium-ellenállóságra történő nemesítés világszerte akadályokba ütközik, ezért a kiváló rezisztenciájú és ugyanakkor nagy termőképességű, jó lisztminőségű fajták napjainkig sem jellemzőek. Fontos azonban feltárni, hogy elismert búzafajtáink és potenciális fajtajelöltjeink milyen szintű kalászfuzárium-ellenállósággal rendelkeznek. Ennek ismeretében kiválaszthatók azok a genotípusok, melyek termesztése a betegségnek kedvező években kisebb kockázatot jelent.

3.2.1.1. A kísérlet növényi anyaga

Kísérletünk négy évében martonvásári őszi búzafajtákat, fajtajelölteket, fejlett nemesítési törzseket (F₇ és későbbi generációk), valamint kalászfuzáriummal szemben ellenállóként leírt külföldi őszi és tavaszi búza genotípusokat vizsgáltunk. Az évek során összesen 178 különböző búza genotípus kalászfertőződéséről gyűjtöttünk adatokat, melyek között 19 ismert külföldi rezisztenciaforrás

volt. A vizsgálat növényi anyaga évről évre változó volt, összetételét elsősorban az adott évben aktuális martonvásári őszi búza fajtaszortiment és a nemesítés folyamata határozta meg. Az elvetett búza genotípusok száma 105, 90, 67, illetve 76 volt az egyes években.

Huszonnyolc genotípus kalászfuzáriumos fertőződését mind a négy évben értékeltük, közöttük három rezisztenciaforrás volt: a CM82036 (CIMMYT, Mexikó) és a 136.16.7.4 törzs (Gabona-kutató Nonprofit Kft., Szeged), valamint a Nobeokabozu (Japán) búzafajta.

3.2.1.2. A kísérlet elrendezése és a csokros permetezési inokulációs technika

A kísérleti elrendezés és az inokulációs módszer alapjául Mesterházy (1995) és Mesterházy et al. (1999) kalászfuzárium-rezisztencia vizsgálatai szolgáltak. A búzafajtákat és nemesítési törzseket 1×2 méteres, 6-soros mikroparcellákba vetettük el a kísérleti évek (2002/2003–2005/2006) őszen. Az egyes genotípusok virágzásakor a parcellákban 9 darab csokrot kötöttünk, melyek mindegyike 15 darab – a virágzás kezdeti szakaszában lévő, a főkalással egyező méretű – kalászt tartalmazott. A csokrokat összefogó madzagokat címkével láttunk el a könnyű azonosítás érdekében. A permetezést a fertőzőanyaggal a délutáni órákban végeztük, amikor a napsugárzás szárító hatása már nem volt erős. A csokrokba kötött kalászok teljes felületére juttattunk konídiumszuszpenziót (csokronként kb. 50 ml-t), a *Fusarium graminearum* és *F. culmorum* fajok izolátumaiból 3-3 ismétlésben. A kezelést két nappal később megismételtük, majd a kalászokat összefogó madzagokat meglazítottuk, és a növények szárán lejjebb igazítottuk úgy, hogy továbbra is körülfogják a csokrokat, azonban az állomány elrendeződését és mikroklímáját ne befolyásolják. A kísérletben szereplő három kontroll csokrot kezeletlenül hagytuk.

3.2.1.3. A kalászfuzárium-fertőzöttség értékelése, statisztikai módszerek

A csokrokon belül a fertőzött kalászkák százalékos arányát az első permetezést követő 26. napon felvételeztük. Az aratás során minden csokorból kiválasztottunk tíz darab méretre és fertőzöttségre egységesnek tűnő kalászt, a kontroll csokrokból tünetmentes kalászokat szedtünk. A cséplést Wintersteiger kalászcséplővel alacsony fordulatszámra és nyitott szelelőnyílás mellett végeztük, hogy elkerüljük a szemek törését, és így a termésben a súlyosan fuzáriumfertőzött, könnyű szemek is benne maradtak. Ezt követően értékeltük a szemfertőzöttséget, megmértük a tíz kalászból származó termés tömegét és térfogatát, száz szemet leszámolva megállapítottuk a minta ezerszem-tömegét. A mérési eredményekből kiszámítottuk a kontrollhoz viszonyított kalásonkénti szem-tömeget, térfogattömeget, és a relatív ezerszem-tömeget.

A négy évben vizsgált 28 búza genotípus esetében varianciaanalízist végeztünk (MSTAT-C; Michigan State University, East Lansing, MI, USA). A kalászfertőzöttséget *Fusarium* izolátumon-

ként egyetlen csokron, ismétlések nélkül felvételeztük, ezért kéttényezős varianciaanalízissel végeztük az elemzést, melyben az éveket tekintettük ismétlésnek. A három ismétlésben felvételezett szemfertőzöttségi és termésveszteségi eredményeket kísérletsorozatként elemeztük, melyben egy tényező változatai kísérletenként részkísérleteket képeztek (Sváb 1981).

A különböző években a valamennyi búza genotípusra vonatkozó adatokat összefüggés- és regresszióanalízissel értékeltük (MS Excel XP, Microsoft Corp., Redmond, WA, USA).

3.2.2. *Ismert és potenciális rezisztenciaforrások szántóföldi ellenállóságának vizsgálata*

Világszerte számos rezisztenciaforrást alkalmaznak a kalászfuzárium-rezisztencianemesítésben. A legjobb ellenállóságú genotípusok általában távol-keleti tavaszi típusú búzák, melyek termőképessége és minősége a minősített magyar fajtákkal szemben támasztott elvárásokat nem közelíti meg. Nemesítésben való alkalmazhatóságukról és kalászfuzárium-ellenállóságukról hazai természeti körülmények között is szükséges meggyőződni.

Nem korlátoztuk azonban a forrás genotípusok vizsgálatát kizárólag külföldi búzafajtákra és -törzsekre. Ennek egyik oka, hogy a genetikai erózió elkerülése érdekében szükséges, hogy a rezisztenciaforrások gyűjteménye változatos eredetű genotípusokból álljon. Másrészt amennyiben a hazai környezethez adaptálódott és szelektált fajták, illetve törzsek között tudunk kalászfuzárium-ellenálló genotípusokat azonosítani, azok a külföldi anyagoknál könnyebben, hatékonyabban használhatók a búza rezisztencianemesítésében.

3.2.2.1. A kísérlet növényi anyaga

A vizsgálat növényi anyagát három csoport alkotta, az évenként vizsgált búza genotípusok mennyiségét a 2. táblázatban foglaltuk össze.

a. Főként külföldi búzafajták és -törzsek. Jelentős arányban voltak közöttük azok a fajták és törzsek, melyeket kiváló vagy mérsékelten kalászfuzárium-ellenálló genotípusként írtak le külföldi vizsgálatokban. A kísérlet részét képezték az adott évek SRSN-kísérletei is (CIMMYT), valamint külföldi potenciális rezisztenciaforrások. Négy Magyarországon létrehozott őszi búzatörzs ellenállóságát is vizsgáltuk a csoportban, ezek a szegedi Gabonakutató Nonprofit Kft.-ből származó 136.16.7.4, valamint három Martonvásáron a Bánkúti 1201 fajtából szelektált (BKT) törzs volt.

b. D-kísérletek törzsei. Valamennyi évben teszteltük a martonvásári búzanemesítési programból származó, fajtabejelentés előtt álló búzatörzseket (F₇-F₉ generáció). Közülük a kevésbé fertőződött törzsek ellenállóságát újabb vizsgálati években is ellenőriztük.

c. RMF-törzsek. Két tenyészidőszakban a kísérletben szerepeltek régi magyar fajtákból szelektált homogén törzsek, melyeket 9 fajta – elsősorban a Bánkúti 1201, valamint a Bánkúti 1205,

a Bánkúti 5, a Béta Bánkúti, a Székács 1055, a Székács 1242, a Diószegi 2, a Lovászpatonai 407 és a Fertődi 293 – tájfajtákhoz hasonlóan heterogén populációiból hoztak létre Martonvásáron az 1990-es években beltartalmi tulajdonságok vizsgálatára (Vida et al. 1998).

2. táblázat. A kalászfuzárium-rezisztencianemesítésben alkalmazható források keresését célzó kísérletekben tesztelt búza genotípusok száma.

	2003.	2004.	2005.	2006.
a. Külföldi genotípusok	42	96	83	133
b. D-kísérlet törzsei	87	33	66	66
c. RMF-törzsek	-	133	-	133

3.2.2.2. A kísérlet elrendezése és az állománypermetezési inokulációs módszer

A búza genotípusokat a tenyészidőszak őszén 2-2 sorba vetettük el ismétlés nélkül. Minden egyes fajtát és törzset virágzásának kezdetén mesterségesen fertőztünk. Inokulumként a *Fusarium culmorum* izolátumot használtuk, melynek szuszpenziójával a parcella első felén (1 méteres szakaszán) található kalászkák felületét egyenletesen bepermeteztük. A kezelést 2 és 4 nappal később megismételtük, hogy a később virágzó kalászkák és kalászkák se kerülhessék el a közvetlen inokulációt a fuzáriumfertőzésre legfogékonyabb fejlődési szakaszban.

3.2.2.3. A kalászfuzárium-fertőzöttség értékelése, statisztikai módszerek

A kalászkák fuzáriumos megbetegedését a búza genotípusok első inokulációját követő 26. napon felvételeztük. Aratáskor a parcella inokulált és kezeletlen kontroll feléből is 10-10 egységesen fejlett főkalászt gyűjtöttünk be és csépeztünk le a szemfertőzöttség meghatározásához. Az RMF-törzseken a 3.2.1.3. pontban közölt termésveszteség felmérésére szolgáló vizsgálatokat is elvégeztük.

Az RMF-törzsek kalászfuzárium-fertőzöttségi eredményeit összefüggés-vizsgálattal, regresszióanalízissel és ismétlés nélküli kéttényezős varianciaanalízissel értékeltük (MS Excel).

3.2.3. A II. típusú kalászfuzárium-ellenállóság vizsgálata

A búza kalászfuzárium-rezisztenciatípusai közül a gomba kalászon belüli terjedésével szembeni ellenállóság az egyetlen, amelyhez megfelelő inokulációs módszer áll rendelkezésünkre ahhoz, hogy önmagában, más rezisztenciatípusok hatásától függetlenül tanulmányozzuk. Az előzetes üvegházi vizsgálatainkat követően (Puskás et al. 2004), a 2003/2004. tenyészidőszaktól kezdtük meg a kalászkainjektálásos inokulációs módszer rutinszerű alkalmazását szántóföldi környezetben.

3.2.3.1. A kísérlet növényi anyaga

A kísérlet három évében 82, 58, illetve 88 búza genotípust, martonvásári és külföldi fajtákat, törzseket vetettünk el. A vizsgált MV búzafajták és fajtajelöltek megegyeztek az adott évben csokros permetezésű kísérletben is tesztelt anyagokkal. A kísérletbe választott ismert és potenciális rezisztenciaforrások szintén szerepeltek az azonos évben állománypermetezéses módszerrel inokulált vizsgálatban.

A kísérlet növényi anyagában az évek során 40 búza genotípus megegyezett.

3.2.3.2. A kísérlet elrendezése és a kalászkainjektálásos inokulációs módszer

A búza genotípusokat 1-1 sorba vetettük, gépaljanként összesen négy különböző anyagot, középen 2 üres sort hagyva, így injektáláskor és értékeléskor minden anyaghoz könnyen hozzáfértünk. Az inokulációt minden növényi anyagon virágzáskor végeztük. Soronként tíz, a virágzás kezdeti szakaszában lévő kalászt felcímkeztünk, majd 5 kalászt *Fusarium graminearum*, további 5 kalászt pedig *F. culmorum* izolátummal kezeltünk. Az injektálás során Nichiryo 8100 diszpenzerrel 2×5 µl konídiumszuszpenziót juttattunk egyetlen kalászkára két alsó virágába. Az általános gyakorlattal ellentétben nem kalászközépi kalászkát választottunk az inokulációhoz, hanem annál magasabban, a kalászcúcstól 2-3 cm távolságra elhelyezkedőt. Ezzel csökkentettük annak a lehetőségét, hogy az elhalt kalászkák között túl nagy legyen azok aránya, melyek a fuzárium közvetlen fertőzése nélkül, a kalászorsó inváziója következtében pusztultak el.

3.2.3.3. A fuzárium kalászban terjedésének értékelése, statisztikai módszerek

A kalászkák fertőzöttségét az inokulációt követő 21. napon felvételeztük. Az értékelést Xu és Fang bonitálási skálája szerint végeztük (idézi Bai és Shaner 1994), mely alkalmasabb az átlagosnál ellenállóbb búza genotípusok jobb elkülönítésére, azonban kevésbé differenciálja a fogékonyakat. Az egyes növényeket a fuzárium kalászon belüli terjedésének megfelelően 1-5-ig osztályoztuk:

- 1 – csak az inokulált kalászkán látható a betegség tünete,
- 2 – a kalászorsó elszíneződik, de másik kalászkára nem fertőződik,
- 3 – a kalászorsón átterjed a fertőződés egyetlen kalászkába, mely nem volt inokulálva,
- 4 – a kalászfuzárium-fertőzés kettő kalászkától a fél kalászig terjed,
- 5 – a kalászkák több mint felén látható fuzáriumos fertőzés tünete.

Egy adott genotípus rezisztensnek tekinthető, ha átlagos értéke 1-1,9-ig terjed, mérsékelten ellenállónak 2-2,9-es érték között.

Az évek és *Fusarium* izolátumok közötti összefüggést korrelációanalízissel vizsgáltuk (MS Excel). A mindhárom évben vizsgált negyven búza genotípus adatainak elemzését varianciaanalízissel végeztük a 3.2.1.3. fejezetben leírt feltételekkel (MSTAT-C).

3.3. A kalászfuzárium-ellenállóság genetikai hátterének vizsgálata

3.3.1. Genetikai vizsgálatok növényi anyaga

A martonvásári búzanemesítési programban 1998-ban a tavaszi Ning 8331 búzatörzs (kalászfuzáriummal szemben ellenálló) és a Martonvásári 17 őszi búzafajta (mérsékelten fogékony) szülői genotípusokat keresztezték. Az utódpopulációból 2002-ben 228 rekombináns beltenyésztett törzset hoztunk létre, melyek kalászfuzárium-ellenállóságát ismételt szántóföldi és üvegházi vizsgálatokban, genetikai összetételét laboratóriumban vizsgáltuk.

A kínai Ning 8331 a legismertebb rezisztenciaforrás, a Sumai 3 egy utódtörzse, pedigréje: Yangmai 4/(Aurora/Anhui 11//Sumai 3).

3.3.2. Szántóföldi kalászfuzárium-ellenállóság vizsgálata

3.3.2.1. A kísérlet kivitelezése

A kísérletet három egymást követő évben (2003/2004-től 2005/2006-ig) állítottuk be a kalászfuzárium-tenyészkertben. A vizsgálatban az állománypermetezéses inokulációt alkalmaztuk, melynek kivitelezése megegyezett a 3.2.2.2. fejezetben leírtakkal. Az egyetlen eltérés az volt, hogy a 2004/2005. évben a szülői genotípusokat és a 228 utódtörzset a tenyészkertben két helyen vetettük el, az ismétlésben (2005b) azonban törzsenként csak egysoros vetés beállítására volt lehetőség.

3.3.2.2. A fertőzöttség értékelése, statisztikai módszerek

A szülői genotípusok és utódtörzsek kalászfuzáriumos fertőzöttségének felmérése és statisztikai elemzése megegyezett az állománypermetezéses kísérletben leírtakkal (3.2.2.3. fejezet). Vizsgáltuk a törzsek kalász- és szemfertőzöttségét, valamint meghatároztuk a relatív (kezeletlen kontrollhoz viszonyított) kalásonkénti szemtömeget, térfogat- és ezerszemtömeget. Az utolsó kísérleti évben csak a kalászfertőzöttséget értékeltük, a learatott mintákat nem vizsgáltuk. Az adatok statisztikai feldolgozása során a 2005. év két adatsorát nem tekintettük valódi ismétlésnek.

3.3.3. *A fusárium kalászban való terjedésével szembeni ellenállóság vizsgálata*

3.3.3.1. Az üvegházi kísérlet körülményei és az inokuláció

A genetikai vizsgálat növényi anyagának II. típusú kalászfuzárium-rezisztenciáját üvegházban határoztuk meg három egymást követő évben (2004–2006). A búzaszemeket Petri-csészében nedves szűrőpapíron csíráztattuk. A gyökér- és hajtáskezdemények megjelenésekor a szemeket egyenként nedves, 3,8 mm átmérőjű Jiffy tőzegkorongokba helyeztük, majd szobahőmérsékleten neveltük addig, amíg a növények néhány centiméteres nagyságot értek el. Ekkor vernalizációs kamrába, 4 °C-ra helyeztük a tőzegkorongokat tartalmazó tálcákat. A hidegkezelés 6 héten át tartott. Ezt követően a növényeket 12 cm átmérőjű pálmacserepekbe ültettük, és teljesen véletlen elrendezésben üvegházi fülkébe helyeztük.

Utódtörzsenként 4-8 növényen a főkalászok virágzásakor végeztünk inokulációt. Fertőzőanyagként 2004-ben a *Fusarium graminearum*, 2005-ben és 2006-ban a *F. culmorum* faj izolátuma szolgált. Nichiryo 8100 diszpenzerrel 2×5 µl konídiumszuszpenziót juttattunk egy, a kalászcúcstól 2-3 cm távolságra lévő kalászska alsó virágaiba. Az inokulációt követően a cserepeket pára kamrába (95-100% relatív páratartalom, 25 °C) helyeztük 3 napra.

3.3.3.2. A fertőzöttség értékelése, statisztika

A kalászfertőzöttség felvételezését és értékelését a szántóföldi II. típusú rezisztenciavizsgálatnál (3.2.3.3. fejezet) leírt módon végeztük. Az ismétlések változó száma miatt kéttényezős varianciaanalízissel kiegyensúlyozatlan kísérletként elemeztük az adatokat (GenStat 14, VSN International Ltd.).

3.3.4. *A Ning 8331/Martonvásári 17 populáció DNS-szintű vizsgálata*

3.3.4.1. DNS-izolálás

A molekuláris vizsgálatok alapját jelentő DNS-minták izolálását CTAB-módszerrel végeztük (Hoisington et al. 1994). A szülők és a 228 utódtörzs növényeiből pár centiméteres levéldarabokat liofilizáltunk, majd néhány steril üvegyöngyöt tettünk az Eppendorf-csövekbe. Retsch vibrációs rázó golyósmalommal porrá törtük a növényi szövetet. Minden anyaghoz 0,9 ml 65 °C-os CTAB extrakciós puffert mértünk, melynek összetétele:

TRIS (pH=7,5)	100 mM
NaCl	700 mM
EDTA (pH=8)	50 mM
CTAB	1%
BME	140 mM.

A mintákat tartalmazó Eppendorf-csöveket 65 °C hőmérsékletű vízfürdőbe helyeztük. Egy óra múlva kloroform:izoamil-alkohol (24:1) elegyből 0,45 ml-t adtunk az anyagokhoz, majd 5 percen át óvatosan kevertük. Ezután 5-10 perces centrifugálás következett 13000/perc fordulatszámon, szobahőmérsékleten. A felülúszót újabb Eppendorf-csövekbe pipettáztuk át, melyekbe előzőleg 5 µl RNáz A (10 mg/ml) oldatot helyeztünk. Óvatos keverést követően szobahőmérsékleten fél órán át inkubáltuk a mintákat, majd 0,6 ml izopropanolt mértünk hozzájuk. Újabb óvatos keverés után a kicsapódott DNS-t 6 percen keresztül maximális fordulatszámon lecentrifugáltuk. A DNS-pellethez 200 µl mosóoldatot (76% EtOH, 10 mM NH₄OAc) adtunk, újra centrifugáltuk, és az oldatot leöntöttük. A mintákat nyitott tető mellett egy éjszakán át száradni hagytuk, másnap 0,2 ml TE-oldatban (10 mM TRIS pH=8, 1 mM EDTA pH=8) több órán át rázatva feloldottuk.

3.3.4.2. Mikroszatellit (SSR) primerek

A reakcióelegyek összeállításánál két módszer szerint dolgoztunk, melyeket Steiner et al. (2004) részletesen ismertettek. A vizsgálatok kezdetekor alkalmazott mikroszatellit primerek közül az F-primer közvetlenül jelölt volt az automatizált detektáláshoz szükséges festékkel (IRD700, ill. IRD800). Később az F-primerek 5' végére a festék helyére egy M13-szekvenciát építettek (Schuelke 2000), és a reakcióegyhez a festéket egy külön M13-primer 5' végéhez kapcsoltan adtuk hozzá.

Közvetlenül 5' végén jelölt F-primer esetén a reakcióegy összetétele (Röder et al. 1998 alapján, kisebb módosításokkal):

PCR-puffer	1×
MgCl ₂	1,5 mM
dNTP	0,2 mM
F-primer	0,12 µM
R-primer	0,2 µM
Taq-polimeráz	0,04 U/µl
DNS	2 ng/µl.

Az amplifikációhoz a PCR-program lépései:

3'	94 °C	} 35 ciklus
1'	94 °C	
1'	50/55/60 °C	
2'	72 °C	
10'	72 °C.	

A kiválasztott mikroszatellit primerek templát DNS-lánchoz kapcsolódásának legkedvezőbb (annealing) hőmérséklet beállításához Röder et al. (1998) munkája szolgált alapul.

M13-primer alkalmazásakor a reakcióelegy:

PCR-puffer	1×
MgCl ₂	1,5 mM
dNTP	0,2 mM
F-primer	0,02 μM
M13-primer	0,18 μM
R-primer	0,2 μM
Taq-polimeráz	0,05 U/μl
DNS	2,5 ng/μl.

A PCR-program beállításai:

2'	94 °C	} 30 ciklus, ramp: 0,5 °C/s
1'	94 °C	
0,5'	46/51/57/61 °C	
1'	73 °C	
5'	73 °C.	

A Ning 8331 törzsből és a Martonvásári 17 fajtaból kinyert DNS mintákat 2002–2006-ban 166 mikroszatellit primerpárral vizsgáltuk meg. A szülői genotípusokban polimorfizmust kimutatók közül 73 SSR primerpárt (M3. melléklet) jelöltünk ki a teljes utópopuláció vizsgálatára. Kiválasztásuknál figyeltünk arra, hogy – kromoszómákkal való kapcsoltságuk ismeretében (Röder et al. 1998) – lehetőség szerint legjobban fedjék a hexaploid búza genomot, és azokat a kromoszómaregiókat, melyek nagyobb valószínűséggel hordoznak a kalászfuzárium-rezisztencia kialakításában szerepet játszó QTL-eket.

3.3.4.3. AFLP primerek

A növényekből kinyert DNS emésztéséhez az MseI és Sse8387I restrikciós endonukleázokat használtuk (Buerstmayr et al. 2002, Hartl et al. 1999). Mintánként 20 μl restrikciós elegyet készítettünk, melyben az összetevők koncentrációja:

Sse8387I puffer	1×
MseI enzim	0,125 U/μl
Sse8387I enzim	0,125 U/μl
BSA	0,01%
DNS	12,5 ng/μl.

A mintákat 37 °C hőmérsékleten 90 percen át inkubáltuk, majd 5-5 μl ligációs elegyet mértünk hozzájuk, melynek összetétele:

Sse8387I puffer	1×
ADASse (1+2)	0,5 μM
ADAMse (1+2)	5 μM
ATP	1 mM
T4 ligáz	0,2 U/μl.

Három óras 37 °C-on történő inkubálást követően vízzel 100 µl-re hígítottuk a mintákat, ez szolgált a továbbiakban a preszelektív PCR-reakció kiindulási anyagaként.

A mintánként 20 µl végtérfogatú preszelektív reakcióelegy összeállítása során a ligált DNS-ből 5 µl-nyi mennyiséget mértünk hozzá a többi összetevőből előállított „master mix”-hez. A preszelektív minták tartalma a ligált DNS mellett:

PCR-puffer	1×
MgCl ₂	1,5 mM
dNTP	0,2 mM
PreSse-primer	0,3 µM
PreMse-primer	0,3 µM
Taq-polimeráz	0,025 U/µl.

A PCR-készülék beállításai:

2'	72 °C	} 20 ciklus, ramp: 1 °C/s
0,5'	94 °C	
1'	60 °C	
2'	72 °C.	

A preszelektív reakcióban előállított DNS mintákat vízzel hússzoros mennyiségre hígítottuk, majd -20 °C-on tároltuk.

Az amplifikáció utolsó lépésében az alkalmazott oligók (Sse- és Mse-primerek egyaránt) két szelektív nukleotiddal egészültek ki, közülük az Sse-primerek 5' vége volt IRD700 vagy IRD800 festékkel jelölt. Az NM-populáció vizsgálatára 17 AFLP primerkombinációt választottunk ki véletlenszerűen, melyeket a 25. táblázatban soroltunk fel tételesen. A reakcióelegy összetétele:

PCR-puffer	1×
MgCl ₂	1,5 mM
dNTP	0,2 mM
Sse-primer	0,1-0,5 µM
Mse-primer	0,3 µM
Taq-polimeráz	0,025 U/µl,

valamint 20 µl végtérfogatú elegyben 3 µl preszelektíven amplifikált DNS. A PCR-program lépései:

2'	94 °C	} 10 ciklus, ramp: 1 °C/s
0,5'	94 °C	
0,5'	63 °C (- 1 °C/ciklus)	
2'	72 °C	
0,5'	94 °C	} 23 ciklus, ramp: 1 °C/s
0,5'	54 °C	
2'	72 °C.	

3.3.4.4. PCR-termékek detektálása

A PCR-reakció során a termékeket fluoreszcens festékekkel (IRD700, ill. IRD800) jelöltük, így az amplifikált DNS-mintákat automata DNS-szekvenáló berendezéssel azonosíthattuk. A Li-Cor 4200, illetve 4300 DNA Analyzer készülékek fotodiódái egyidejűleg két sávon (685 és 785 nm-en) képesek jeldetektálásra, így párhuzamosan két sorozat mintát futtattunk, melyeket különböző festékekkel jelöltünk a PCR-reakció során. További előnye a készüléknek, hogy az elektroforézis során a gélképet közvetlenül digitálisan rögzíti. Ez lehetővé tette, hogy a géltre egymást követően több alkalommal is mintákat töltsünk fel.

Az elektroforézishez 25 cm-es, 0,25 mm vastagságú 7%-os poliakrilamid gélt készítettünk. A 25 ml-es oldat a 3,5 ml 50%-os akrilamid-törzsoldaton kívül még tartalmazott 10,5 g ureát és 2,5 ml 10× TBE-oldatot. Az urea feloldódása után szükség esetén az oldatot leszűrtük, majd elszívófülkében 250 ml DMSO-t, 175 µl 10%-os APS-t mértünk hozzá folyamatos kevertetés mellett. A 25 µl TEMED hozzáadását követően pár másodpercen belül az oldatot az előzetesen összeszerelt üveglapok közé öntöttük, és az esetlegesen keletkező légbuborékokat az akrilamid térhálósodását megelőzően eltávolítottuk. Fél óra múlva a berendezés előírásának megfelelően összeszereltük a futtatáshoz szükséges alkatrészeket.

A PCR-termékeket a poliakrilamid géltre juttatásuk előtt feltöltőpufferrel hígítottuk a szükséges (primerenként változó) mértékben, az eredeti térfogat 5-10-szeresére. A puffer egy millilitere 950 µl formamid és 50 µl 0,5 M EDTA (pH=8) mellett 3-5 µl metanolban oldott fukszint is tartalmazott, mely a minták feltöltését jól láthatóvá tette. Közvetlenül a géltre töltést megelőzően 95 °C-on denaturáltuk a mintákat, majd 8-sávos Hamilton-fecskendővel 0,6-0,8 µl-nyi mennyiséget helyeztünk a 64-es gélfésű fogai közé. Az elektroforézis során 1× TBE futtató puffert (134 mM TRIS, 45 mM bórsav, 2,5 mM EDTA) használtunk. A Li-Cor DNS-analizáló készülékeket a gyártó által javasolt beállításokkal üzemeltettük.

Az NM-törzsek allélmintázatáról készült képeket vizuálisan értékeltük.

3.3.5. Kapcsoltsági térkép elkészítése, és QTL-elemzés a Ning 8331/Martonvásári 17 populációban

Az NM rekombináns utódtörzsek mikroszatellit és AFLP markeradatait Microsoft Excel táblázatban összesítettük, majd az eredményeket JoinMap 4 szoftverrel (van Ooijen 2006) elemeztük, és kapcsoltsági csoportokat alakítottunk ki. A program beállításai az elemzés során: csoportosítási paraméter – LOD-érték, algoritmus – regressziós térképezés, Haldane térképfüggvény.

A kapcsoltsági térkép elkészítését követően mindhárom adatsort – a markeradatokat, a kapcsoltsági térképre vonatkozó információkat, és a kalászfuzárium-ellenállóság fenotípusos vizsgálata

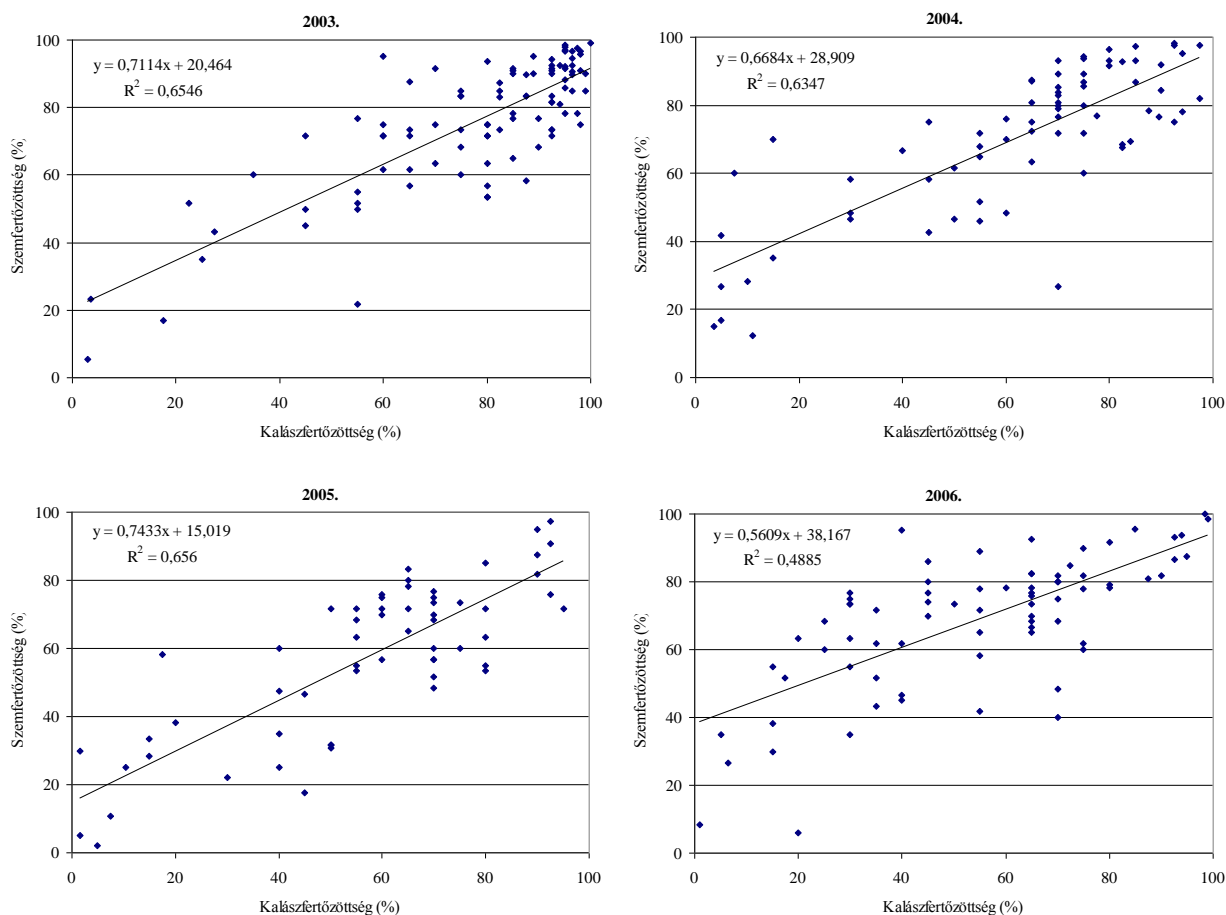
során kapott eredményeket egyaránt – a MapQTL 5 (van Ooijen 2004) programmal létrehozott fájlba importáltuk. A fertőzöttségi és termésveszteségi paramétereknek nem csak az átlagértékeivel dolgoztunk, hanem évenkénti (kísérletenkénti) felbontásban is meghatároztuk összefüggésüket a kapcsoltsági csoportokkal. Az elemzés során intervallum térképezéssel, majd kofaktor-szelekciót követően a többszörös QTL-modell térképezési módszerrel kerestük a kalászfuzárium-rezisztenciát meghatározó QTL-eket. A szignifikáns LOD-értékeket permutációs teszttel határoztuk meg 0,1%, 1% és 5%-os valószínűségi szinten.

4. EREDMÉNYEK

4.1. Szántóföldi kalászfuzárium-ellenállósági kísérletek

4.1.1. Búzafajták és -törzsek kalászfuzárium-ellenállóságának vizsgálata

A négy kísérleti év közül 2003-ban volt legerősebb a fertőződés, a vizsgált búza genotípusok 4/5-én legalább 60%-os kalász-, vagy szemfertőzöttséget figyeltünk meg. Az anyagok jelentős részénél mindkét érték meghaladta a 90%-ot. A következő években mérsékeltőbb fertőzést sikerült kiváltanunk. Számottevően csökkent a 90% feletti fertőződés aránya, de a kísérletben vizsgált fajták és törzsek legnagyobb része továbbra is a 60-90%-os fertőzöttségű tartományban helyezkedett el. A 2005. évben az 50-60%-ban fertőződött búza genotípusok a többi évhez viszonyítva nagyobb arányban fordultak elő (11. ábra). A kísérleti években vizsgált valamennyi búza genotípus eredményéből számított átlagos kalász-, illetve szemfertőzöttség 2003-ban 77,8% és 75,8%, 2004-ben 65,3% és 70,7%, 2005-ben 59,3% és 58,3%, 2006-ban 54,4% és 68,7% volt.



11. ábra. A kalász- és szemfertőzöttségi értékek regresszióanalízise a *Fusarium* izolátumok átlagában. Martonvásár, 2003–2006.

3. táblázat. A csokros permetezéssel inokulált kísérletben négy évben vizsgált búzafajták és -törzsek átlagos kalász- és szemfertőzöttsége, valamint relatív kalásonkénti szemtömege, térfogat- és ezerszemtömege. Martonvásár, 2003–2006.

Genotípus	Kalász- fertőzöttség (%)	Szem- fertőzöttség (%)	Szemtömeg/ kalász ^k (%)	Térfogat- tömeg ^k (%)	Ezerszem- tömeg ^k (%)
CM82036	6,38*	25,42*	84,93*	90,05*	89,18*
136.16.7.4	10,43*	6,38*	83,15*	93,10*	87,74*
BKT9086-95	18,75*	37,29*	-	-	-
BKT9158-95	26,88*	-	-	-	-
Mv Emese	36,88*	57,50*	42,25	72,06*	54,83
Bánkúti 1201	42,86*	57,13*	46,12	74,72*	62,18*
Mv Táltos	48,75*	66,88	37,31	68,99	60,79*
Mv Palotás	56,25	57,25*	47,37	70,07	60,96*
Nobeokabozu	-	57,92	64,22*	81,50*	67,64*
Mv Magdaléna	56,25	66,25	42,68	69,97	55,42
Mv Csárdás	61,25	65,42	45,91	72,08*	64,23*
Mv Mambó	62,50	70,21	31,22	60,06	49,15
BKT9120-95	63,57	66,46	43,44	67,14	51,29
Mv Matyó	68,75	85,00	39,02	60,21	49,48
Mv Hombár	68,75	82,29	33,65	60,84	49,07
Mv Béres	68,75	84,75	28,62	55,41	40,27
Bezostaja 1	74,38	78,42	29,15	57,20	38,55
Mv Marsall	75,38	81,38	23,24	56,66	45,29
Mv Suba	79,13	66,08	37,92	62,95	46,33
Mv Verbunkos	80,00	71,29	36,34	63,41	49,06
Mv Ködmön	83,75	72,50	36,01	61,59	48,72
Mv Süveges	84,13	82,13	28,63	57,00	43,54
Mv Regiment	84,38	77,50	25,82	52,57	36,76
Mv Toborzó	84,38	84,58	25,76	50,48	35,17
Jubilejnaja 50	85,43	71,79	32,11	60,01	41,79
Mv Walzer	88,29	83,46	27,70	55,94	41,52
Mv Pálma	88,38	82,33	23,36	49,76	34,68
Mv Magvas	94,43	80,33	24,11	51,11	37,23
Genotípusok átlaga	62,93	67,33	39,23	64,42	51,57
SzD _{5%}	10,24	9,61	8,48	5,91	6,80

Megjegyzés: *A búza genotípusok átlagától szignifikánsan (P=5%) jobb eredmények.

^kFertőzetlen kontrollhoz viszonyított adat.

A kísérletben 28 búza genotípust mind a négy évben vizsgáltunk (3. táblázat). A kalász- és szemfertőzöttség felvételezésénél egy-egy genotípust, a termésveszteség értékelésekor két Bánkúti-törzset kizártunk az elemzésből. A legjobb kalászfuzárium-ellenállóságú a mexikói CM82036 és a szegedi származású 136.16.7.4 törzs volt, valamennyi tulajdonság esetén statisztikailag igazolhatóan jobbnak bizonyultak az átlagnál. A kalászfuzáriummal szemben rezisztensként nyilvántartott japán Nobeokabozu fajta fertőződése a két legjobb anyagnál szignifikánsan erősebb volt. A Bánkúti 1201 fajta populációjából létrehozott törzseknél csak a fertőzöttségi adatokat elemeztük, azonban a háromból két törzs kalász- és szemfertőzöttsége a szignifikáns differencia értéket többszörösen meghaladó mértékben kisebb volt, mint a kísérleti átlag. Több olyan martonvásári fajtát is azonosítottunk, melyek ellenállósága átlag feletti volt. Ezek a legjobb rezisztenciaforrások gyenge fertőző-

désével és kis termésveszteségével nem voltak összevethetőek, azonban a kísérletben mérsékelten ellenállónak bizonyult Nobeokabozu fajtához hasonlóan fertőződtek. Az Mv Palotás, az Mv Csárdás, az Mv Táltos és a Bánkúti 1201 fajták termésnövekedése szignifikánsan kisebb volt a kísérleti átlagnál és e fajták mellett az Mv Emese szemfertőzöttsége is átlag alatti volt. Az elemzésben további búza genotípusokat is azonosítottunk, melyek fuzáriumos szemfertőződése szignifikanciahatáron belül megegyezett a Nobeokabozu fajtáéval (Mv Magdaléna, Mv Suba, BKT9120-95), a kísérleti átlagtól azonban statisztikailag igazolhatóan nem különböztek.

A szántóföldi és laboratóriumi feldolgozás eredményeit varianciaanalízissel elemeztük (4. táblázat). Az év×genotípus×izolátum kölcsönhatás minden vizsgált paraméter esetében szignifikánsnak bizonyult, ezért az F-értékek számításakor ennek MS-értékét tekintettük a hiba MS-nek (Sváb 1981). Valamennyi tulajdonság elemzése hasonló eredményekkel zárult. Mindhárom tényező (év, fajta, izolátum) hatása, és azok kölcsönhatása is szignifikánsnak bizonyult a kísérletben, egyetlen kivételtől eltekintve: a genotípus×izolátum kölcsönhatás egyetlen tulajdonság vizsgálatánál sem volt statisztikailag igazolható.

4. táblázat. A csokros permetezéssel inokulált kísérletben négy évben ismétlődő búza genotípusok varianciaanalízisének eredménye. Martonvásár, 2003–2006.

Tényező	Kalászfertőzöttség		Szemfertőzöttség		Ezerszemtömeg ^k	Térfogattömeg ^k	Kalászonkénti szemtömeg ^k	
	df	MS	df	MS				df
Év (A)	3	1234,09 ***	3	7597,49 ***	3	7774,89 ***	5781,66 ***	8481,98 ***
Genotípus (B)	26	4896,46 ***	26	8563,86 ***	25	4884,20 ***	3084,05 ***	6302,78 ***
Izolátum (C)	1	1134,37 **	1	5748,30 ***	1	10029,89 ***	4604,15 ***	11234,14 ***
A×B	78	238,27 ***	78	1185,78 ***	75	812,60 ***	548,07 ***	855,94 ***
A×C	3	2173,39 ***	3	5437,47 ***	3	4105,54 ***	3868,47 ***	6635,33 ***
B×C	26	120,16 ^{NS}	26	191,12 ^{NS}	25	168,37 ^{NS}	115,68 ^{NS}	221,43 ^{NS}
A×B×C			78	279,83 ***	75	139,71 ***	105,69 ***	217,17 ***
Hiba	78	105,89	424	79,43	408	57,96	39,73	85,61

Megjegyzés: ***, **A tényező hatása szignifikáns 0,1%, illetve 1%-os valószínűségi szinten, NS=nem szignifikáns. ^kFertőzetlen kontrollhoz viszonyított adatból számítva.

A kísérletben több olyan genotípust azonosítottunk, melyek a fertőzéssel szemben ellenállónak, mérsékelten ellenállónak bizonyultak, azonban nem szerepeltek minden vizsgálati évben, ezért a 3. táblázatban eredményeiket nem ismertettük. A kalászfuzárium-rezisztencia javítására irányuló nemesítésben e búzafajták, illetve -törzsek további vizsgálata azonban mindenképpen indokolt. Bemutatásukra a szántóföldi rezisztenciakísérletek összefoglaló (4.1.4.) fejezetében kerül sor.

A teljes növényi anyagra vonatkozóan korrelációanalízissel elemeztük az összefüggést a kalász- és szemfertőzöttség, illetve a kontrollhoz viszonyított termésmennyiségi értékek között. Az 5. táblázatban a vizsgálati évek szerinti felosztásban mutatjuk be az összefüggéseket. A korreláció minden tulajdonságra 0,1%-os valószínűségi szinten szignifikáns volt az éveken belül. Minden évben szoros korrelációt figyeltünk meg a fertőzöttségi és termésveszteségi paraméterek között. A

legsorosabb összefüggés a relatív termésmennyiségi jellemzők között állt fenn, és ezt nagyságrendben a termésveszteségi paraméterek és a szemfertőzöttség közötti korreláció követte. A csokros kísérletekben 2003-tól 2005-ig az azonos mintákban vizsgált szemfertőzöttségi és termésveszteségi értékek között még a legkisebb korrelációs együtthatók is a vizsgált tulajdonságok rendkívül szoros összefüggését bizonyították. A 2006. évben ezek az értékek csökkentek, és a *Fusarium graminearum* faj és az izolátumok átlaga esetén a kalászfertőzöttség függött össze a szemfertőzöttségnél kisebb szorosabban a termésnövekedéssel.

5. táblázat. A szántóföldi kalászfuzárium-rezisztencia felmérésére vizsgált tulajdonságok összefüggése a különböző években. Martonvásár, 2003–2006.

		<i>Fusarium graminearum</i>				<i>Fusarium culmorum</i>				Izolátumok átlaga			
		KF	SZF	KT	TT	KF	SZF	KT	TT	KF	SZF	KT	TT
2003.	SZF	0,83				0,70				0,81			
	KT	-0,84	-0,87			-0,75	-0,88			-0,83	-0,88		
	TT	-0,83	-0,90	0,93		-0,74	-0,89	0,95		-0,83	-0,90	0,95	
	ESZT	-0,85	-0,88	0,95	0,96	-0,74	-0,89	0,94	0,95	-0,85	-0,89	0,95	0,96
2004.	SZF	0,75				0,82				0,80			
	KT	-0,77	-0,90			-0,86	-0,89			-0,82	-0,89		
	TT	-0,76	-0,92	0,92		-0,83	-0,90	0,92		-0,83	-0,91	0,93	
	ESZT	-0,78	-0,90	0,95	0,96	-0,83	-0,91	0,95	0,96	-0,83	-0,90	0,95	0,97
2005.	SZF	0,77				0,79				0,81			
	KT	-0,76	-0,84			-0,75	-0,80			-0,75	-0,83		
	TT	-0,76	-0,92	0,92		-0,69	-0,84	0,84		-0,75	-0,90	0,89	
	ESZT	-0,78	-0,81	0,92	0,92	-0,80	-0,83	0,92	0,89	-0,82	-0,84	0,92	0,92
2006.	SZF	0,66				0,67				0,70			
	KT	-0,72	-0,70			-0,73	-0,75			-0,75	-0,74		
	TT	-0,75	-0,74	0,90		-0,77	-0,80	0,90		-0,79	-0,78	0,91	
	ESZT	-0,74	-0,73	0,91	0,94	-0,77	-0,79	0,92	0,95	-0,78	-0,77	0,92	0,95

Megjegyzés: Minden összefüggés szignifikáns 0,1%-os valószínűségi szinten.

Rövidítések: KF=kalászfertőzöttség, SZF=szemfertőzöttség, KT=relatív kalásonkénti szemtömeg, TT=relatív térfogattömeg, ESZT=relatív ezerszemtömeg.

A három termésveszteség mérésére szolgáló tulajdonság egyikéről sem állapítható meg, hogy a kalászfertőzöttség meghatározására alkalmasabb lenne, mint a másik tulajdonság. A korrelációs koefficiensek abszolút értéke közel azonos, sorrendjük változó volt. A szemfertőzöttséggel a relatív térfogattömeg mutatta általában a legsorosabb összefüggést.

A két fuzáriumfaj által okozott károk összefüggése szintén szoros–igen szoros volt minden évben (6. táblázat).

6. táblázat. A *Fusarium graminearum* és *F. culmorum* izolátumok által okozott károk közötti összefüggések korrelációs koefficiensei. Martonvásár, 2003–2006.

	2003.	2004.	2005.	2006.
Kalászfertőzöttség	0,81	0,78	0,87	0,83
Szemfertőzöttség	0,92	0,71	0,88	0,84
Szemtömeg/kalász	0,94	0,73	0,90	0,88
Térfogattömeg	0,92	0,73	0,85	0,88
Ezerszemtömeg	0,91	0,78	0,89	0,88

Megjegyzés: Minden összefüggés szignifikáns 0,1%-os valószínűségi szinten.

7. táblázat. A vizsgálati évek közötti összefüggések a *Fusarium* izolátumok átlagában. Martonvásár, 2003–2006.

		2003.	2004.	2005.
Kalászfertőzöttség	2004.	0,73***		
	2005.	0,73***	0,83***	
	2006.	0,82***	0,79***	0,80***
Szemfertőzöttség	2004.	0,43***		
	2005.	0,53***	0,71***	
	2006.	0,74***	0,64***	0,68***
Szemtömeg/kalász	2004.	0,52***		
	2005.	0,53***	0,71***	
	2006.	0,74***	0,64***	0,68***
Térfogattömeg	2004.	0,44***		
	2005.	0,49**	0,62***	
	2006.	0,71***	0,55***	0,64***
Ezerszemtömeg	2004.	0,52***		
	2005.	0,48**	0,67***	
	2006.	0,69***	0,56***	0,69***

Megjegyzés: ***, **, *A korrelációs koefficiens szignifikáns 0,1%, 1%, illetve 5%-os valószínűségi szinten.

A csokros permetezéssel kísérletünkben az évjáratától legkevésbé függő tulajdonság a kalászfertőzöttség volt (7. táblázat). E tulajdonság különböző évekből származó adatai között számított korrelációs koefficiensei minden egyéb tulajdonságénál nagyobbak voltak. A kalászfertőzöttség elemzése elsősorban a 2003. év eltérését bizonyítja. Ez a különbség még inkább érvényesült a szemtermésből vizsgált tulajdonságok esetében. A 2002/2003. évi tenyészidőszak időjárása elsősorban a rendkívüli aszály miatt tért el a többi évtől. Kalászolástól kezdődően ennek hatását már mérsékeltek az öntözőberendezés beüzemelésével. Így bár sikerült a környezeti feltételeket kedvezővé tenni a magas kórokozónyomás kialakításához és a kalászfertőzés létrejöttéhez, az eredményeink alapján megállapítható, hogy a szélsőséges időjárás hatását mégsem tudtuk teljesen kiküszöbölni a kísérletben.

4.1.2. Kalászfuzárium rezisztenciaforrások vizsgálata és keresése

4.1.2.1. Ismert és potenciális külföldi rezisztenciaforrások

A vizsgálati évek többségében a búzafajták és -törzsek többségének kalászsain a betegség enyhe tüneteit tapasztaltunk (8. táblázat). A kalász- és szemfertőzöttség eredményei azonban nagyon sok fajta és törzs esetében egymástól jelentősen eltértek. Főként az alacsony kalászfertőződésű genotípusoknál volt jellemző, hogy a szemfertőzöttségi értékek rendkívül széles skálán változtak. Valamennyi genotípus eredményeinek felsorolása helyett csak azokat emeltük ki, amelyeknél az adott évben kimagasló eredményt kaptunk a kalász- és szemfertőzöttség felmérése során egyaránt (9. táblázat). A vizsgálatban a legjobb genotípus a Futai 8711 törzs volt, melynek három év során az átlagos fertőzöttsége mindössze 1% volt. További fajták és törzsek eredményeit a szántóföldi vizsgálatok összefoglaló táblázatában mutatjuk be (4.1.4. fejezet)

8. táblázat. A rezisztenciaforrások keresésére irányuló vizsgálatban a különböző kalász-, illetve szemfertőzöttségi szinteken azonosított búza genotípusok száma. Martonvásár, 2003–2006.

Fertőzöttség	2003.		2004.		2005.		2006.	
	KF	SZF	KF	SZF	KF	SZF	KF	SZF
0-10%	31	11	41	9	16	13	56	14
20%	3	6	16	2	10	6	30	15
30%	1	5	14	10	14	14	19	14
40%	3	8	5	9	12	5	4	12
50%	2	5	6	14	10	12	4	7
60%	0	4	6	15	7	11	4	14
70%	0	3	6	17	8	7	7	17
80%	0	0	2	9	3	5	4	13
90%	0	0	0	11	0	6	6	15
100%	0	0	0	0	0	2	0	12
Genotípusok átlaga (%)	11,6	32,4	25,5	55,1	36,7	45,6	26,2	54,8

Rövidítések: KF=kalászfertőzöttség, SZF=szemfertőzöttség.

9. táblázat. Kalász- (KF) és szemfertőzöttség (SZF) alapján is kiváló búza genotípusok a főként külföldi potenciális rezisztenciaforrások vizsgálatában, a fertőzöttségi eredmények százalékos értékével. Martonvásár, 2003–2006.

2003.			2004.			2005.			2006.		
Genotípus	KF	SZF	Genotípus	KF	SZF	Genotípus	KF	SZF	Genotípus	KF	SZF
5.SRSN-18	0	5	Futai 8711	1	1	Futai 8711	1	1	Futai 8711	0	2
6.SRSN-2	0	10	Sumai 3	1	2	136.16.7.4	1	3	Nobeokabozu	1	1
SRSN98-39	0	20	Huamai 8	2	1	Ning 894013	2	10	W14	2	10
BVAL213149	2	1	CM82036	2	10	Wangshuibai	3	2	BVAL213142	3	10
SRSN98-6	2	5	Ning 7840	2	10	8.SRSN-38	5	20	P302	3	10
Lu95	2	10	Ning 894013	5	10	8.SRSN-39	10	2	Sumai 3	3	10
Ning8201/Kvz	2	10	SU9832912	5	10	Ning 7840	10	3	Wuhan 2	3	10
SRSN98-11	2	20	8.SRSN-39	5	20	Shenkang 2	10	5	Wangshuibai	3	20
6.SRSN-33	2	20	136.16.7.4	10	3	Sumai 3	10	5	136.16.7.4	5	5
6.SRSN-27	2	20	8.SRSN-37	10	20	Catbird	10	20	Shinchunaga	5	5
5.SRSN-39	2	20				8.SRSN-37	10	20	Frontana	5	10
6.SRSN-41	3	10				Shinchunaga	20	1	P306	5	10
SVPC8718-5	5	1				8.SRSN-36	20	20	9.SRSN-7	5	20
SVP72017-17	5	3				8.SRSN-48	20	20	9.SRSN-8	5	20
BVAL213142	5	5				8.SRSN-5	20	20	BKT9158-95	5	20
SRSN98-40	5	10							9.SRSN-12	5	20
									BVAL213149	5	20
									Catbird	5	20
									Ning 894013	5	20
									BVAL213064	10	20
									BVAL213123	10	20
									9.SRSN-31	10	20
									F201R	20	10
									F0329G1-1	20	20
									Goldfield	20	20
									9.SRSN-53	20	20

4.1.2.2. Fejlett martonvásári búzatörzsek

A martonvásári nemesítési törzsek vizsgálata során 2003-ban valamennyi parcellát learattuk, és a begyűjtött minták részletes vizsgálatát elvégeztük. A fertőzöttségi eredményeket elemezve megállapítottuk, hogy a törzsek közül már a kalásztünet alapján is jól kiválaszthatók voltak azok a genotípusok, melyek fogékonyságuk miatt a kalászfuzárium-rezisztenciára történő nemesítésre nem használhatók. Ezért a további években a szántóföldi adatok alapján előzetes szelekciót végeztünk, és csak a mérsékelt kalászfertőzöttségű törzsek szemtermését vizsgáltuk. Mivel a fertőződés erősségét a környezeti tényezők nagy mértékben befolyásolják, ezért nem lehet egyetlen fertőzöttségi értéket megadni, mely alapján minden évben egységesen végezhető el a fuzáriummal kevésbé fertőzött anyagok kiválasztása. Az évjáratra jellemző kalászfertőzöttség alapján állapítottunk meg egy értéket, és csak a legfeljebb ilyen mértékben megbetegedett búzatörzseket arattuk le a szemtermés vizsgálatához. Ez a határérték a 2004-től 2006-ig terjedő vizsgálati években 30%, 40%, majd újra 30% volt (10. táblázat).

10. táblázat. A különböző kalász- (KF), illetve szemfertőzöttségi (SZF) kategóriákba sorolható martonvásári nemesítési törzsek száma a rezisztenciaforrások keresésére irányuló kísérletben. Martonvásár, 2003–2006.

Fertőzöttség	2003.		2004.		2005.		2006.	
	KF	SZF	KF	SZF	KF	SZF	KF	SZF
0-10%	1	0	0	0	0	0	6	1
20%	1	0	1	1	0	0	11	2
30%	0	0	2	1	1	1	8	3
40%	2	0	3	1	6	0	8	1
50%	11	4	6	0	9	3	9	5
60%	16	9	9	0	23	0	6	4
70%	20	17	8	0	22	1	7	4
80%	16	27	2	0	5	1	9	4
90%	18	24	2	0	0	1	2	1
100%	2	6	0	0	0	0	0	0
Genotípusok átlaga (%)	70,8	79,3	58,9	30,0*	61,2	60,0*	46,0	54,4*

Megjegyzés: Félkövér betűtípussal jelöltük azokat a csoportokat, melyekben a mérsékelt fertőződés indokolta a törzsek további vizsgálatát.

*Mérsékelt kalászfertőzöttségű törzsek szemfertőződésének átlaga.

A D-törzsek vizsgálata során a genotípusok átlagos fertőzöttsége a 2003. évben volt a legerősebb (10. táblázat). A vizsgált nemesítési törzseknek csak kis részén azonosítottunk mérsékelt kalászfertőzöttséget, de ezek szemfertőzöttsége is nagy volt. A következő években kisebb átlagos fertőzödést figyeltünk meg. A kalászfertőzöttségi eredmények alapján 2004-ben 3, 2005-ben 7, 2006-ban 25 törzset jelöltünk ki betakarításra és a termés vizsgálatára. A szemfertőzöttség vizsgálataival a három évben összesen tíz anyagot választottunk ki (11. táblázat), melyek potenciális források lehetnek a martonvásári kalászfuzárium-rezisztencianemesítésben. Az ellenállóságuk igazolása azonban feltétlenül szükséges további kísérleti években.

A 2004–2006 közötti időszakban mindössze a 2004-ben szelektált törzsek kalászfuzárium-ellenállóságának igazolását végeztük el. A kiválasztott törzsek közül az Mv 114-04 az állomány-permetezési vizsgálatban 2005-től nem szerepelt, mert a nemesítés folyamata során a fajtabejelentés előtt álló törzsek közé került, így a csokros permetezési inokulációs kísérletben kapott helyet. Az Mv 117-04 és Mv 121-04 törzsek fertőződését 2005-ben és 2006-ban ismételtén megvizsgáltuk, és az őszi búzák között kiemelkedő kalászfuzárium-rezisztenciájukat mindhárom évben bizonyítottuk. Az Mv 117-04 legnagyobb fertőzöttségi értéke 40% volt a három év során, ami a tenyészkert mesterségesen fertőzött körülményei között nagyon jónak tekinthető. Az Mv 121-04 ennél is jobbnak bizonyult, legfeljebb 30%-os kalász- és szemfertőzöttséget határoztunk meg a törzs állományában és mintáiban.

11. táblázat. Az állománypermetezéssel inokulált vizsgálatban azonosított mérsékelt kalász- (KF) és szemfertőzöttségű (SZF) martonvásári nemesítési törzsek. Martonvásár, 2004–2006.

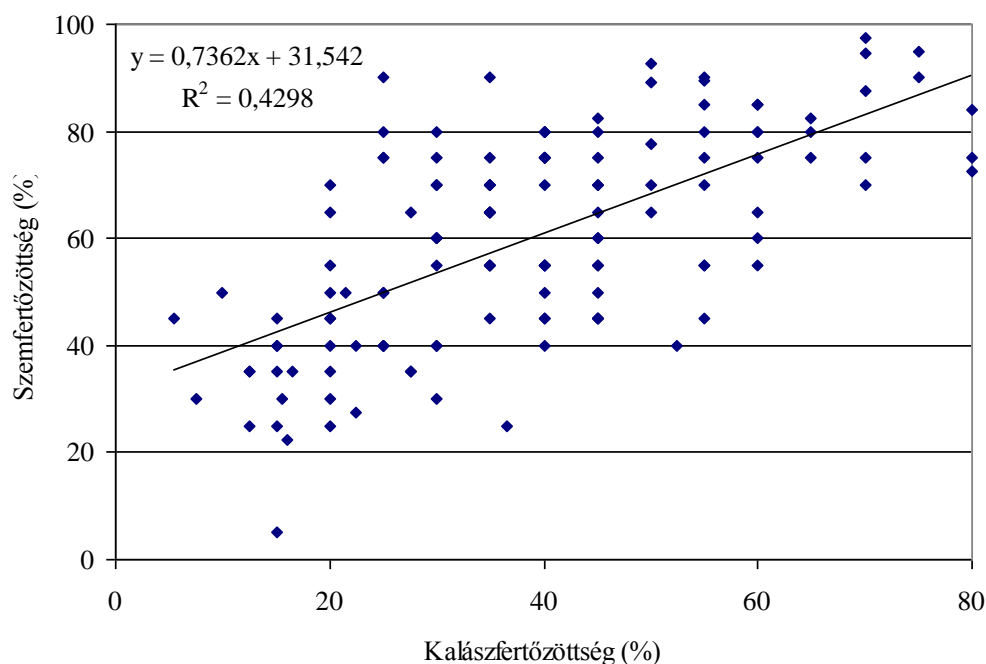
2004.			2005.			2006.		
Genotípus	KF	SZF	Genotípus	KF	SZF	Genotípus	KF	SZF
Mv 114-04 ^a	30	30	Mv 121-05	40	30	Mv 106-06	20	30
Mv 117-04	20	40				Mv 108-06 ^b	10	30
Mv 121-04	30	20				Mv 118-06	10	30
						Mv 132-06	5	20
						Mv 207-06	20	10
						Mv 221-06	30	20

Megjegyzés: Később állami fajtaelismerésben részesült törzsek:

^aMv Menüett (2009), ^bMv Kikelet (2010)

4.1.2.3. Régi magyar fajták törzsei

Az RMF-törzsekkel beállított kísérletben az évek átlagában a törzsek többségén csak 40%-nál kisebb kalászfertőzöttséget figyeltünk meg az inokulációt követő 26. napon. A szemfertőzöttség azonban ennél sokkal erősebb volt (12. ábra).



12. ábra. Régi magyar búzafajta törzsek fuzáriumos kalász- és szemfertőzöttségi eredményeinek regresszióanalízise. Martonvásár, 2004. és 2006.

A törzsek átlagához viszonyítva az egyes genotípusokat, a kalászfertőződés alapján szignifikánsan mindössze egy törzs ellenállósága bizonyult átlag felettinek, a szemfertőződés vizsgálata során hat átlagnál kevésbé megbetegedett genotípust azonosítottunk. Ennek nem az volt az oka, hogy az RMF-törzsek között sokkal több a fogékony, mint más eredetű búza genotípusokban, hanem az, hogy a kísérletet csak két évben állítottuk be, ismétlés nélkül, ezért a szignifikáns differencia értéke szokatlanul nagy volt. Számos törzs kalászfertőzöttsége a Bánkúti 1201 fajtáé alatt maradt az évek

átlagában (12. táblázat). Ezek között mind a kilenc vizsgált régi magyar fajta képviseltette magát. A szemfertőzöttség azonban a kis kalászfertőzöttségű törzseknél is széles skálán, 5-90%-ig változott. Az éveket összehasonlítva a búzafajták és -törzsek átlagában 2004-ben mutattunk ki erősebb fertőzést és nagyobb termésvesztéséget.

12. táblázat. Kalászfuzáriummal kevésbé fertőzött régi magyar búzafajta (RMF) törzsek.

Martonvásár, 2004. és 2006. évek átlaga.

Genotípus	Kalász- fertőzöttség (%)	Szem- fertőzöttség (%)	Genotípus	Kalász- fertőzöttség (%)	Szem- fertőzöttség (%)
Fertődi293-24-5	5,5*	45,0	BKT9154-95	25,0	75,0
BKT1201-7-3	7,5	30,0	BKT9131-95	25,0	80,0
Béta-Bánkúti	10,0	50,0	BKT9125-95	25,0	90,0
Bánkúti5-8-3	12,5	25,0*	Diószegi2-15-4	27,5	35,0
Fertődi293-23-1	12,5	35,0	Diószegi2-9-3	27,5	35,0
Székács1055-16-2	12,5	35,0	BKT9143-95	27,5	65,0
Bánkúti5-12-2	15,0	5,0*	Lovászipatonai407-5-4	30,0	30,0
Székács1055-26-3	15,0	25,0*	BKT9207-95	30,0	40,0
BKT9134-95	15,0	35,0	Székács1242-6-2	30,0	40,0
BKT9112-95	15,0	40,0	BKT9151-95	30,0	55,0
BKT9156-95	15,0	40,0	BKT9094-95	30,0	60,0
Lovászipatonai407-24-1	15,0	45,0	BKT9130-95	30,0	60,0
BKT9299-95	15,5	30,0	BKT9170-95	30,0	60,0
Lovászipatonai 407	16,0	22,5*	BKT9087-95	30,0	70,0
Lovászipatonai407-9-1	16,5	35,0	BKT9230-95	30,0	70,0
Bánkúti 5	20,0	25,0*	BKT9161-95	30,0	75,0
BKT9097-95	20,0	30,0	BKT9167-95	30,0	80,0
Bánkúti5-11-1	20,0	35,0	BKT9089-95	35,0	-
BKT9196-95	20,0	40,0	Fertődi293-12-2	35,0	45,0
BKT1201-10-4	20,0	45,0	Bánkúti 1205	35,0	55,0
BKT9168-95	20,0	45,0	Béta-Bánkúti-10-2	35,0	55,0
BKT1201-24-5	20,0	50,0	BKT1205-5-2	35,0	55,0
BKT9116-95	20,0	55,0	BKT9090-95	35,0	65,0
BKT9153-95	20,0	65,0	BKT9093-95	35,0	65,0
BKT9248-95	20,0	70,0	BKT9132-95	35,0	65,0
Diószegi2-13-1	21,5	50,0	BKT9287-95	35,0	65,0
BKT1201-8-2	22,5	27,5	BKT9091-95	35,0	70,0
Marquis	22,5	40,0	BKT9092-95	35,0	70,0
BKT9240-95	25,0	40,0	BKT9261-95	35,0	70,0
Fertődi 293	25,0	40,0	BKT9171-95	35,0	75,0
Székács1055-25-4	25,0	40,0	Lovászipatonai407-15-5	36,5	25,0*
BKT1205-16-1	25,0	50,0	SzD _{5%}	32,8	35,0
BKT9222-95	25,0	50,0	RMF-törzsek átlaga	39,0	60,1

Megjegyzés: *Az átlagnál szignifikánsan jobb kalászfuzárium-ellenállóságú törzsek.

13. táblázat. A régi magyar búzafajták törzseinek kísérletében vizsgált tulajdonságok varianciaanalízise. Martonvásár, 2004. és 2006.

Tényező	Kalászfertőzöttség		Szemfertőzöttség		Kalászonkénti szemtömeg ^k		Térfogattömeg ^k		Ezerszemtömeg ^k	
	df	MS	df	MS	df	MS	df	MS	df	MS
Genotípus	132	612,37***	130	765,12***	96	978,59**	98	198,53***	98	442,29***
Év	1	18812,67***	1	7794,05***	1	966,50	1	1140,86***	1	3178,27***
Hiba	132	274,31	130	311,87	96	568,82	98	74,21	98	212,02

Megjegyzés: ***, **A tényező hatása 0,1%, illetve 1%-os valószínűségi szinten szignifikáns.

^kFertőzetlen kontrollhoz viszonyított adatból számítva.

A kísérlet kivitelezése során adódott problémákat a 4.1.5. fejezetben ismertetjük. A felsorolt okok miatt a számítások alapadatait szolgáltató RMF-törzsek száma tulajdonságonként eltérő volt, főként a termésveszteséggel összefüggő tulajdonságok esetén csökkent le. A varianciaanalízis a genotípusok között statisztikailag kimutatható különbségek meglétét bizonyította valamennyi tulajdonság esetén (13. táblázat). Az évjárat hatása a kontrollhoz viszonyított kalászonkénti szemtömeget kivéve szintén kimutatható volt.

Az évenkénti adatsorok korrelációanalízisét a 14. táblázat tartalmazza. Minden összefüggés szignifikáns volt 0,1%-os valószínűségi szinten. Legszorosabb kapcsolatot a szemfertőzöttség és a kontrollhoz viszonyított termésnövekedési paraméterek között figyeltünk meg. A kalászfertőzöttség összefüggésének szorossága más tulajdonságokkal közepes volt.

14. táblázat. A kalászfuzárium-rezisztencia mérésére használt tulajdonságok összefüggés-vizsgálatának eredménye a régi magyar búzafajták törzseinek kísérletében. Martonvásár, 2004. és 2006.

	Kalász- fertőzöttség	Szem- fertőzöttség	Szemtömeg /kalász ^k	Térfogat- tömeg ^k
2004.				
Szemfertőzöttség	0,63			
Szemtömeg/kalász ^k	-0,46	-0,64		
Térfogattömeg ^k	-0,63	-0,80	0,79	
Ezerszemtömeg ^k	-0,58	-0,79	0,77	0,89
2006.				
Szemfertőzöttség	0,53			
Szemtömeg/kalász ^k	-0,49	-0,61		
Térfogattömeg ^k	-0,59	-0,76	0,80	
Ezerszemtömeg ^k	-0,48	-0,64	0,77	0,83

Megjegyzés: Minden összefüggés szignifikáns 0,1%-os valószínűségi szinten.

^kFertőzetlen kontrollhoz viszonyított adatból számítva.

4.1.3. II. típusú kalászfuzárium-ellenállóság vizsgálata

Az évek közül 2004-ben volt legerősebb az átlagos kalászfertőződés. A Xu és Fang bonitálási skála alapján (izolátumonként és az izolátumok átlagában) rezisztens, illetve mérsékelten ellenálló kategóriákba tartozó búza genotípusok számát a 15. táblázatban foglaltuk össze. Ezek legnagyobb része azon anyagok közé tartozott, melyek mindhárom évben szerepeltek a kísérletben (16. táblázat).

15. táblázat. Mérsékelten fertőződő búza genotípusok száma a kalászkainjektálásos kísérlet három évében a Xu és Fang által felállított ellenállósági kategóriák szerint. Martonvásár, 2004–2006.

	2004.			2005.			2006.		
	<i>Fg</i>	<i>Fc</i>	Izolátumok átlaga	<i>Fg</i>	<i>Fc</i>	Izolátumok átlaga	<i>Fg</i>	<i>Fc</i>	Izolátumok átlaga
R (1-1,9)	6	7	7	11	16	14	16	19	16
MR (2-2,9)	12	14	10	16	22	17	23	19	20
Genotípusok átlaga	3,6	3,4	3,5	3,0	2,6	2,8	2,9	2,9	2,9

Rövidítések: *Fg*=*Fusarium graminearum*, *Fc*=*Fusarium culmorum*,
R=ellenálló, MR=mérsékelten ellenálló

A Xu–Fang skála alapján meghatározott fertőzöttségi értékek 1-5-ig terjedtek. Legjobb II. típusú kalászfuzárium-ellenállóságot a kínai (vagy azok keresztezéseiből származó) genotípusokban azonosítottuk. Azok a fajták és törzsek, melyek ellenállósága kiváló volt, az évek során sem fertőzöttek jelentősen. Az őszi életformájú búzák között mindössze egyetlen kimagaslóan jó II. típusú kalászfuzárium-rezisztenciával bíró anyagot azonosítottunk, a Szegeden létrehozott 136.16.7.4 törzset.

Az MR vagy MF búzafajták esetében sokkal nagyobb különbségeket figyeltünk meg a fertőzöttségi eredményekben az eltérő években. Közülük a korai fertőzésű csoportból például a Ning 8331, a Frontana, az F201R és a Wuhan 2 kalászfertőzöttsége 2005-ben jelentősen megnőtt, míg a kísérletben náluk kissé későbbi virágzású martonvásári fajták többsége gyengébben fertőződött, mint a másik két évben. Az évek során a japán Nobeokabozu búzával közel azonos II. típusú rezisztenciát találtunk az Mv Marsall, Mv Kolo, Mv Csárdás, Mv Mambó és Mv Matyó fajtákban, de szignifikanciahatáron belül volt több más fajta kalászfertőzöttségi adata is. Ez sajnálatos módon nem a martonvásári búzák rendkívüli ellenállóságának tulajdonítható, hanem annak, hogy a japán Nobeokabozu ellenállóképessége az injektálásos kísérletünkben nem volt annyira kiemelkedő, mint a kínai rezisztenciaforrásoké. E búzafajta azonban nem teljesen fogékony, a fuzárium kaláson belüli terjedésével szemben mérsékelten ellenállónak bizonyult. Az, hogy a felsorolt martonvásári búzafajták nem tértek el szignifikánsan a Nobeokabozu fertőzöttségétől azt bizonyítja, hogy a hazai búzafajták között is található II. típusú kalászfuzárium-rezisztenciájukat tekintve mérsékelten

fogékony genotípusok. A kísérletben megvizsgáltunk három Bánkúti 1201 eredetű búzatörzset is, melyek a martonvásári búzanemesítési programban keresztezési partnerekként szerepeltek a korábbi években. Közülük a BKT9086-95 és BKT9158-95 törzsek az évek átlagában II. típusú kalászfuzárium-ellenállóságuk alapján a mérsékelt ellenálló anyagok között helyezkedtek el.

16. táblázat. Három évben vizsgált búza genotípusok fertőzöttségi értékei a II. típusú rezisztencia vizsgálatában (a *Fusarium* izolátumok átlagában). Martonvásár, 2004–2006.

Genotípus	Fertőzés napja (május)			Xu–Fang bonitálási érték (1-5)			
	2004.	2005.	2006.	2004.	2005.	2006.	Évek átlaga
W14	22	26	23	1,2	1,4	1,0	1,2
CM82036	20	24	18	1,5	1,0	1,3	1,3
Sumai 3	20	24	18	1,0	1,1	1,8	1,3
136.16.7.4	30	31	25	1,6	1,2	1,5	1,4
Catbird	22	26	19	1,7	1,5	2,3	1,8
Ning 7840	20	24	18	1,9	1,5	2,1	1,8
Wuhan 2	25	26	23	1,7	3,4	1,2	2,1
F201R	22	26	23	2,1	3,1	1,5	2,2
BKT9158-95	30	31	25	3,7	1,9	2,0	2,5
BKT9086-95	30	31	23	3,6	1,6	2,6	2,6
Mv Marsall	22	31	23	3,4	1,9	3,2	2,8
Ning 8331	20	24	23	2,6	3,6	2,3	2,8
Frontana	22	26	23	2,0	4,6	2,1	2,9
Mv Kolo	30	31	23	2,6	2,4	3,8	2,9
Mv Csárdás	30	31	25	3,5	2,2	3,2	3,0
Mv Táltos	25	31	23	3,7	1,6	3,7	3,0
Mv Mambó	22	26	23	2,9	3,9	2,2	3,0
Mv Matyó	22	31	23	3,2	2,5	3,5	3,1
Nobeokabozu	30	31	25	3,9	2,0	3,3	3,1
Bánkúti 1201	30	31	25	3,1	3,0	3,2	3,1
Mv Palotás	25	31	23	3,8	2,5	3,1	3,1
Martonvásári 17	30	31	25	4,4	2,8	2,7	3,3
Mv Walzer	30	31	30	4,1	2,6	3,3	3,3
Bezostaja 1	22	31	23	3,9	2,7	3,6	3,4
Mv Hombár	30	31	25	3,9	3,2	3,1	3,4
Mv Magdaléna	30	31	25	3,1	3,4	4,0	3,5
Mv Verbunkos	30	31	25	3,9	2,6	4,0	3,5
Mv Béres	25	31	25	3,5	3,0	4,2	3,6
BKT9120-95	30	31	25	4,2	3,8	3,0	3,7
Mv Emese	20	26	23	3,9	4,4	2,7	3,7
Mv Pálma	25	31	23	4,6	2,8	3,6	3,7
Mv Suba	25	31	23	4,5	2,5	4,0	3,7
Mv Ködmön	30	31	25	4,3	2,7	4,1	3,7
Goldfield	22	26	19	3,8	3,7	3,9	3,8
Jubilejnaja 50	22	31	23	3,9	4,1	3,5	3,8
Mv Regiment	20	26	23	4,3	3,7	3,5	3,8
Mv Mazurka	30	31	25	4,4	3,2	4,0	3,9
Mv Süveges	25	31	23	4,7	3,0	4,3	4,0
Mv Magvas	30	31	23	4,6	3,7	4,3	4,2
Mv Toborzó	20	24	18	4,8	4,9	4,7	4,8
SzD _{5%}							0,52

A 15. táblázat R és MR anyagai között olyanok is voltak, melyeket a kalászkainjektálásos kísérletnek csak egy-egy évében vizsgáltuk. Az ismert rezisztenciaforrások közül 2004-ben több európai és egyesült államokbeli őszi búza genotípust teszteltünk (M2.2. táblázat). Közülük a német Petrus volt az egyetlen, melynek növényeiben nagyon mérsékelt volt a fuzárium terjedése, a kalászok többségén az inokulált kalászkán kívül csak a kalászorsót érintette a fertőzés. A 2005. évben kerültek a vizsgálati növényanyagba a Ning 02Y14 és Futai 8711 törzsek, valamint a Wangshuibai kínai tájfajta, melyek ebben és a következő évben is bizonyították kiváló ellenállóságukat. A Futai 8711 törzs rendkívül jól szerepelt a kísérletben, a két év során mindössze egyetlen kalászában figyeltük meg a kalászorsó barnulását. Számos újonnan beszerzett távol-keleti genotípust vetettünk el a 2006. évi kísérletben, melyek között többnél a fuzáriumnak csak kismértékű terjedését figyeltük meg. Legjobbak a Ning 894013 (1,0), SU9832912 (1,2), Ning 894037 (1,4), Shenkang 1 (1,7) és Shenkang 2 (1,9) kínai törzsek, valamint a japán Shinchunaga (1,5) fajta voltak. A vizsgálatok utolsó évében egy martonvásári fajta, az Mv Vekni fertőződése is rendkívül alacsony volt (1,8). Az eredmények ellenőrzése miatt ezen genotípusok további vizsgálata indokolt.

17. táblázat. A fuzárium kalászban terjedésével szembeni (II. típusú) rezisztencia varianciaanalízise. Martonvásár, 2004–2006.

Tényező	df	SS	MS	F-érték	P
Év (A)	2	64,670	32,335	30,3089	***
Genotípus (B)	39	849,411	21,780	20,4150	***
Izolátum (C)	1	13,760	13,760	12,8980	***
A×B	78	365,022	4,680	4,3865	***
A×C	2	9,120	4,560	4,2743	*
B×C	39	35,644	0,914	0,8567	NS
A×B×C	78	79,388	1,018	0,9540	NS
Hiba	480	512,087	1,031		
Összes	1199	1929,102			

Megjegyzés: ***,*A tényező hatása 0,1%, illetve 5%-os valószínűségi szinten szignifikáns, NS=nem szignifikáns.

A három évben vizsgált 40 búzafajta és -törzs varianciaanalízisének eredménye (17. táblázat) valamennyi főtenyező, valamint az év×genotípus és az év×izolátum kölcsönhatás szignifikanciáját bizonyította. Genotípus×izolátum kölcsönhatás a kísérletben nem volt kimutatható, így eredményeink itt is alátámasztották a különböző *Fusarium* fajokkal szembeni ellenállóság genetikai szabályozásának hasonlóságát.

Az adatsorokat összefüggés-analízissel vizsgáltuk tovább (18. táblázat). Eredményeink alapján a kísérleti éveken belül a búza genotípusokon a különböző *Fusarium* izolátumok által előidézett fertőzés adatai között szignifikáns korreláció állt fenn, és szoros volt az összefüggés a 2004. és 2006. években okozott fertőzések között is. A 2005. évi kísérlet adatai eltértek a másik két évtől. Bár az összefüggés a legtöbb esetben szignifikánsnak bizonyult, a korrelációs koefficiensek alapján

csak közepes–laza kapcsolat volt kimutatható. Ez elsősorban a 2005. év szélsőséges időjárási körülményeivel magyarázható, ami éppen az inokuláció és kezdeti fertőzés időszakában tért el jelentősen a másik két évről. A 16. táblázatban részletesen ismertettük a fajták kalászkainjektálásának időpontját is. A korai fajtákon 2005-ben más éveknél gyakran erősebb fertőzést felvételeztünk a kivételesen meleg májusi időjárás következtében. A később inokulált genotípusokon a betegség terjedését a júniusi hőmérséklet jelentős csökkenése azonban visszavetette, így e búzafajtákon és -törzseken – közöttük az MV fajták legnagyobb részén – a tünetek a másik két évhez képest általában kisebb mértékben jelentek meg.

18. táblázat. A II. típusú kalászfuzárium-ellenállósági vizsgálat korrelációanalízisének eredménye. Martonvásár, 2004–2006.

	<i>Fg</i> 2004.	<i>Fc</i> 2004.	<i>Fg</i> 2005.	<i>Fc</i> 2005.	<i>Fg</i> 2006.
<i>Fc</i> 2004.	0,87***				
<i>Fg</i> 2005.	0,44**	0,42*			
<i>Fc</i> 2005.	0,36*	0,42**	0,80***		
<i>Fg</i> 2006.	0,68***	0,74***	0,35*	0,23	
<i>Fc</i> 2006.	0,75***	0,82***	0,49**	0,26	0,82***

Megjegyzés: ***, **, *A korrelációs koefficiens szignifikáns 0,1%, 1%, illetve 5%-os valószínűségi szinten.

Rövidítések: *Fg*=*Fusarium graminearum*, *Fc*=*Fusarium culmorum*

4.1.4. A szántóföldi rezisztenciavizsgálatok eredményeinek összegzése

A vizsgált genotípusokat kategóriákba sorolni a kalászfuzárium-érzékenységük szerint nem egyszerű, hiszen a fertőződés alakulására a különböző években változó mértékben hatnak a külső tényezők, és az éveken belül is különbözhetnek az eredmények többek között az alkalmazott inokulációs technikától függően. Konkrét határokat az ellenállósági kategóriák számára kísérleteinkben nem állítottunk fel, de az évek során kapott kalászfertőzöttségi értékek, egy általános kép alapján (melyben lehetőség szerint figyelembe vettük a kísérleteket befolyásoló tényezőket) csoportokba soroltuk a vizsgált búza genotípusokat. A 19. táblázatban összefoglaltuk azoknak a fajtáknak és törzseknek (forrásoknak és jobb kalászfuzárium-ellenállóságú MV búzafajtáknak) a jellemzőit, melyeket több kísérletben is vizsgáltunk, így lehetőségünk volt arra, hogy az egyes inokulációs technikák közötti összefüggéseket és különbségeket feltárjuk, és egyben a vizsgált genotípusokról átfogó értékelést készíthessünk.

A táblázatban azoknál a búza genotípusoknál, melyeken az évek során következetesen hasonló mértékben fertőződtek, az egyes cellákban csak egyetlen rezisztenciakategória megjelölése szerepel. Amelyek fertőződése jelentősen eltért a különböző években, azoknál több kategóriát is feltüntettünk.

19. táblázat. Különböző kalászfuzárium inokulációs módszerek vizsgálati eredményeinek összefoglalása. Martonvásár, 2003–2006.

Ellenállóság	Búza genotípus	Szántóföldi rezisztencia, csokros permetezés	Szántóföldi rezisztencia, állománypermetezés	II. típusú rezisztencia, kalászkainjektálás
R	Sumai 3	R ³	R ³	R ³
	136.16.7.4	R ⁴	R ³	R ³
	CM82036	R ⁴	R ^{*.2}	R ³
	Wangshuibai	R ¹	R ³	R ²
	W14	R ¹	R ¹	R ³
	Futai 8711	-	R ³	R ²
	SU9832912	-	R ³	R ¹
	Ning 894013	-	R ³	R ¹
	Ning 894037	-	R ^{*.2}	R ¹
	Shenkang 2	-	R ^{*.2}	R ¹
R – MR	Ning 7840	R ²	R ^{*.3}	R-MR ³
	Ning 02Y14	R ²	R*-MR ³	R ²
	Catbird	R ^{*.2}	R ^{*.3}	R-MR ³
	LU95	MR ¹	R*-MR ³	MR ¹
	Petrus	MR ¹	R ^{*.1}	MR ¹
	Senjuan 3	-	R-MR ²	MR ¹
	Shenkang 1	-	R*-MR ²	R ¹
	Fan 60096	-	R*-MR ²	MR ¹
	Shinchunaga	-	R-MR ²	R ¹
	Huamai 8	-	R ^{*.2}	R-MR ²
R – MF	Wuhan 2	R-MR ²	R*-MR ³	R-MF ³
	BKT9086-95	R-MR ⁴	R ^{*.2}	R-MR-MF ³
	BKT9158-95	R*-MR ⁴	R ^{*.2}	R-MR-MF ³
	Ning 8331	R*-MR ²	MR ^{*.2}	MR-MF ³
	Nobeokabozu	MR-MF ⁴	R-MR ²	MR-MF ³
	F201R	MF ¹	MR ^{*.3}	R-MR-MF ³
	Mayoor	MR ¹	R*-MR ³	MF ¹
	Praag 8	MF ¹	R ^{*.2}	MF ¹
	Shengxuan 3	-	R*-MF ^{*.2}	MR ¹
	Mv Táltos	MR*-MF ⁴	-	R-MF ³
	Mv Vekni	MF ¹	MF ¹	R ¹
R – F	Frontana	R*-MR ²	R ²	MR-F ³
	Goldfield	R-MR-F ³	MR ²	MF ³
MR – MF	Arina	MF ²	MR ^{*.1}	MF ¹
	Bánkúti 1201	MR*-MF ⁴	-	MF ³
	Mv Kolo	MR-MF ³	-	MR-MF ³
	Mv Magdaléna	MR-MF ⁴	-	MF ³
MR – F	81-F3-79	MF ²	MR ¹	F ¹
	Mv Emese	MR ⁴	-	MR-MF-F ³
	Mv Palotás	MR-MF-F ⁴	-	MR-MF ³

Megjegyzés: Felső indexben 1-4-ig jelöltük az évek számát, melyekben adatot gyűjtöttünk az adott törzsrre, illetve fajtára vonatkozóan.

*-gal jeleztük, ha egyes kalászfertőzöttségi értékekhez vagy kategóriához képest a szemfertőzöttség túl magas volt.

Rövidítések: R=rezisztens, MR=mérsékelten rezisztens, MF=mérsékelten fogékony, F=fogékony

A különböző inokulációs módszerek és rezisztenciatípusok összefoglalásával kísérleti körülményeink között is alátámasztottuk, hogy a távol-keleti genotípusok (és azok keresztezéseiből létrehozott utódtörzsek) között kiváló kalászfuzárium-ellenállósággal rendelkező anyagok találhatóak. Az évek során és több inokulációs technikával is ellenőrzött búzafajták és -törzsek közül a kizárólag rezisztens kategóriába sorolt anyagok is csak e csoportból kerültek ki, és az R–MR genotípusok többsége is távol-keleti eredetű. E két csoport búzafajtaiban és -törzseiben a kalászfuzárium-ellenállóság olyan mértékű, mely valószínűleg természetes körülmények között szinte tökéletes védelmet biztosíthat a fertőzéssel szemben. A legjobb kalászfuzárium-rezisztenciájú genotípusok között azonban rendkívül kevés az őszi búza. Az R kategóriában mindössze a szegedi Gabonakutató Nonprofit Kft.-ben a Ságvári/Nobeokabozu//Minimanó/Sumai3 keresztezésből szelektált 136.16.7.4 törzs nem tavaszi típusú. Bár e nemesítési törzsnek a többi rezisztenciaforráshoz hasonlóan vannak kedvezőtlen tulajdonságai, télállósága lehetővé tette, hogy a tavaszi búzákkal ellentétben a kísérletekben állandó, megbízható kontrollként szerepeljen. A különböző kísérletekben tanúsított rezisztenciája alapján a következő (R–MR) csoportba is csak egyetlen őszi búzafajta, a német Petrus került.

A 19. táblázatban feltüntetett további kategóriákba sorolt genotípusok kalászfuzárium-fertőződését jelentősen befolyásolta az év vagy az inokulációs módszer. Néhány martonvásári búzafajta mellett számos ismert külföldi – rezisztensként, vagy mérsékelt ellenállóként leírt – búzafajtát vagy -törzset is ezekbe a kategóriákba soroltunk a fertőzöttségi eredmények összegzésekor. A legszélsőségesebb fogékonyságbeli különbségeket a brazil Frontana és az amerikai Goldfield fajták mutatták (R–F). Kísérleti eredményeink alapján a Nobeokabozu, a Praag 8 vagy az Arina búzafajták teljes kalászfuzárium-ellenállóságának kialakításában kisebb szerepet játszhat a II. típusú rezisztencia, főként a kórokozó növényi szövetekbe hatolásával szemben védettek. Ez sem nyújtott azonban elegendő védelmet ahhoz, hogy a legnagyobb kórokozónyomású csokros permetezéses kísérletben meggátolja a jelentős betegség tünetek kialakulását.

A tenyészkertben kialakított nagy kórokozónyomás más rezisztenciaforrásokat is próbára tett. A genetikai vizsgálatra létrehozott NM-törzsek kínai szülői genotípusa, a Ning 8331 sem bizonyult kiemelkedő ellenállóságúnak vizsgálati körülményeink között. Bár a permetezéses inokulációval megbízhatóan jó rezisztenciát tapasztaltunk éveken át, a kalászkainjektálásos kísérletben változó mértékben betegedett meg. Gyengébb évben a kalászfertőzöttsége alapján csak a mérsékelt fogékony kategória szintjét érte el, de hasonló eredményeket tapasztaltunk a román F201R-nél is.

Annak ellenére, hogy a martonvásári fajták és törzsek között kiemelkedő kalászfuzárium-ellenállóságút nem sikerült azonosítanunk, több búzafajta és -törzs rezisztenciája is a kísérleti átlagnál jobbnak bizonyult. A részletesen vizsgált Bánkúti 1201 törzsek közül a BKT9086-95 és BKT9158-95 ellenállósága minden szempontból versenyképes volt számos külföldi forrásként ismert genotípusával, azok rezisztenciáját gyakran felülmúlták. A II. típusú ellenállóságuk jónak

bizonyult, ugyanakkor a különböző évekből származó adataik alapján stabilitása megkérdőjelezhető. A fuzárium kalászbba hatolásával szemben ezek a genotípusok következetesen védettek voltak (R–MR). A 2006-ban köztermesztésben lévő martonvásári búzafajták közül az Mv Emese kalászfuzárium-ellenállósága volt a legkiemelkedőbb. Bár a kalászkainjektálásos fertőződése alapján csak a mérsékelten fogékony szintet érte el, permetezési inokulációt követően éveken keresztül megbízhatóan mérsékelten ellenállónak bizonyult, mely a külföldi forrás genotípusok rezisztenciaszintjét is gyakran elérte.

4.1.5. Szántóföldi rezisztenciavizsgálatok során tett egyéb megfigyelések

A kísérletek kivitelezése során felmerülő gondok elsősorban abból adódtak, hogy az ismert és potenciális rezisztenciaforrások elsősorban külföldi genotípusok, melyek fenotípusa a Magyarországon napjainkban termesztett őszi búzafajtákétól a legtöbb esetben jelentősen eltért.

A legismertebb és legkiválóbb kalászfuzárium-rezisztenciájú búzák tavaszi életformájúak. Ezeket tenyészkertünkben valamennyi inokulációs módszerrel végzett kísérletben vizsgáltuk, így a problémák is általánosak voltak az értékeléskor. A tavaszi genotípusokban kisebb fagykár szinte minden évben előfordult, ritkán azonban ennél súlyosabb következmények is felléptek. A dolgozatban tárgyalt évek közül a 2002/2003. tenyészidőszak tele volt szokatlanul hideg, aminek következtében az ősszel elvetett tavaszi búza genotípusok jelentős hányada részben vagy teljesen kifagyott. A rezisztenciaforrások parcellái esetenként olyannyira kiritkultak, hogy a megmaradt hiányos állományt ki kellett zárni a kísérlet értékeléséből. A kifagyott genotípusokat tavaszi vetésben pótoltuk, de ezek állománya nem bizonyult megfelelő fejlettségűnek a kalászfertőzéshez.

A rendkívüli hideg azonban nem csak közvetlenül okozott kárt. A nem télálló búzafajták és -törzsek esetében, még ha a növények életben is maradtak, gyakran megfigyeltük a vitalitásuk jelentős csökkenését. A tavaszi búzák parcelláiban jellemző volt a növények alulfejlettsége, aminek következtében a virágzás elhúzódott. Ez a jelenség az inokuláció egységes kivitelezését megnehezítette. A szemtelítődés szakaszában az egészséges és gyengült egyedek közötti különbség még egyértelműbbé vált. Utóbbiakon jellemző volt a levelek antociános elszíneződése (ami a vírusfertőzöttség tünete is lehet) és korai leszáradása. A teljes növény koraéretté vált, melyen az öntözőberendezés biztosította magas páratartalom jelentősen hozzájárult a gyengültségi paraziták, a korompenész megjelenéséhez. Ugyanakkor az inokulációhoz használt *Fusarium* fajok is fokozottan kolonizálhatták a beteg állomány kalászeit.

A növények megdőlése szintén jelentős volt, bár mértéke nagyon eltért a kísérletekben. A legnagyobb problémát a régi magyar fajtáknál okozta. Ezek öntözött tenyészkerti vizsgálata során nem az volt a kérdéses, hogy lesz-e megdőlés, hanem az, hogy ez mikor következik be. Növényeik a mai búzafajtáknál sokkal magasabbak, a kizárólag RMF-törzsek vizsgálatára irányuló kísérletben álló-

mányuk aratásig szinte teljesen megdőlt. Az inokulált rész gyakran összeborult a kezeletlen kontrollal, és azt is megbetegítette. A magas páratartalmú mikroklíma hozzájárult ahhoz, hogy gyakran volt látható „penészgyep” a kalászok felületén. A fokozott fertőződés egyes törzseken már a kalászfertőződés értékelésekor is szembetűnő volt, de főleg a szemtermés vizsgálata során vált nyilvánvalóvá. Az RMF-törzsek átlagában a kalász- és szemfertőzöttség különbsége meghaladta a 20%-ot (12. táblázat), míg a főként MV búzát tartalmazó kísérletben a fajták átlagában az 5%-ot sem érte el (3. táblázat). Az erősebb fertőződés az ellenállóság meghatározásában jelentett gondot. A megdőlés emellett azonban fizikai akadályokat is képezett előttünk mind a kalászfertőzöttség felvételezésében, mind a betakarítás során. Nehezen tudtuk megoldani, hogy hasonló méretű és fejlettségű kalászokat szedjünk a kontrollhoz viszonyított termésveszteség felmérésére, ami hozzájárulhatott a kalászfertőzöttség és termésveszteségi jellemzők más kísérletekhez képest kevésbé szoros összefüggéséhez (14. táblázat). Még a hatsoros vetésű csokros vizsgálatban szereplő három BKT-törzs esetében is gondot okozott az egységes kalászok aratása, ahol pedig a megdőlés kisebb mértékű volt.

Kisebb arányban és nem minden évben fordult elő a parcellák megdőlése a külföldi rezisztenciaforrásoknál. Egy-egy évben a tavaszi genotípusokat is érintette (pl. a Frontana vagy a Nobeokabozu fajtát), azonban ezeknél érzékenyebbnek bizonyult a kísérletekben több európai őszi búzafajta. Viharos szellőkések fordultak elő 2005 tavaszán, aminek következtében a későn virágzó holland SVP- és osztrák BVAL-törzsek kivétel nélkül megdőltek. A főként nyugat-európai anyagoknál (pl. Arina, Petrus, Praag 8) azonban nem ez volt a legfőbb gond. A magyar búzafajtákhoz képest e rezisztenciaforrások nagyon későiek, inokulációjuk az MV fajtáknál 2 héttel később is történhetett. A hosszabb vegetációs periódus szinte mindig együtt járt az állományuk egyenetlen kalászosulásával is. A főkalászok virágzása gyakran olyannyira elhúzódott, hogy az már nehezítette az inokuláció egységes kivitelezését az állományban, majd ennek következtében a kalászfertőzöttség pontos meghatározását. A kísérlet körülményeinek egységes beállítása sem volt megoldható ezeknél a genotípusoknál. Amennyivel később kezdtük meg a növények inokulációját, annyival rövidebb ideig volt a gomba fejlődéséhez szükséges magas páratartalom állományukban biztosított, hiszen az öntözőberendezést a korai búzák érése miatt ekkorra már szükséges volt lekapcsolni.

A problémák kisebb része az alkalmazott inokulációs technikával összefüggésben fordult elő. A csokros kísérletben 2005-ben az erős szél az egy alkalommal permetezett (második inokulációra váró) anyagokban, a kalászokat szorosan együtt tartó madzagokat a növények egy részéről letépte, ezért több parcellában egy-egy csokor ismételt kezelését nem tudtuk kivitelezni. A kalászcsokok a betegség tünetek kialakulásával leggyakrabban azonosíthatóvá váltak, így az értékelést és a betakarítást elvégezhetjük. Az esetenként hiányzó adatok pótlására lehetőséget biztosított, hogy a kísérletben ismétlésekkel dolgoztunk.

Ezzel a lehetőséggel ismétlések hiányában nem tudtunk élni az állománypermetezési kísérletekben. Mind az RMF-, mind a genetikai vizsgálatra létrehozott NM-törzsek értékelése során több adatot is ki kellett zárunk a termésveszteség elemzéséből. Az RMF-ek fentebb ismertetett megdőlése az NM-utópopulációban nem volt jellemző, így a kezeletlen kontroll kalászek fertőződése is elhanyagolható volt. A kísérletek egy évében (2004-ben) azonban számos törzs kontroll termésében a szemek bár láthatóan fuzáriummentesek, de aszottak voltak, így adataikat a relatív termésmennyiség meghatározására nem tudtuk felhasználni (4.2.1. fejezet).

4.2. A kalászfuzárium-ellenállóság genetikai hátterének vizsgálata

4.2.1. Szántóföldi rezisztenciavizsgálatok

A Ning 8331/Martonvásári 17 populáció állománypermetezési inokulációs vizsgálatában (a kísérletek átlagából számított eredmények alapján) 25 utódtörzset azonosítottunk, melyek valamely tulajdonság tekintetében a törzsek átlagánál jobbnak bizonyultak (20. táblázat). Többségük a kalász- és szemfertőződéssel szemben is kiválóan ellenálló volt. A felvételezett tulajdonságok közül mindössze a kalászfertőzöttség bizonyult alkalmasnak a szülői genotípusok közötti különbség kimutatására. Ennek oka elsősorban az volt, hogy korábbi megfigyeléseinkkel ellentétben a Ning 8331 törzs szántóföldi ellenállóságát kísérleti körülményeink között csak mérsékelten határoztuk meg, ugyanakkor a Martonvásári 17 fajta sem bizonyult rendkívül fogékonyak. Az eltérés a relatív kalászönkénti szemtömeg meghatározása során volt a legkisebb.

Valamennyi vizsgált tulajdonság esetében megfigyeltünk transzgresszív szegregációt a populációban. Számos utódtörzset azonosítottunk, melyek jobb ellenállóságúak voltak a Ning 8331 törzsnél, és olyanokat is, melyek fertőződése és termésvesztesége a Martonvásári 17 fajtánál volt nagyobb (13. és 14. ábra).

A szántóföldi tenyészkertben valamennyi utódtörzset elvetettük minden évben, közülük hiányzó adatok miatt a számításnál néhányat nem vettünk figyelembe. Jelentős részüket a termésveszteség értékelése során volt szükséges kizárni (4.1.5. fejezet), ami a statisztikai elemzések eredményeinek bemutatásánál látható (21. táblázat). Minden tulajdonság vizsgálatában jelentős volt az NM-törzsek hatása, az év hatása azonban csak két vizsgált paraméternél volt szignifikáns.

20. táblázat. A Ning 8331/Martonvásári 17 (NM) populáció szántóföldi kalászfuzárium-vizsgálatában a kísérleti átlagnál szignifikánsan ellenállóbb törzsek. Martonvásár, 2004–2006 átlaga.

Törzs	Kalászfertőzöttség	Szemfertőzöttség	Kalászonkénti szemtömeg ^k	Térfogattömeg ^k	Ezerszemtömeg ^k
NM229	3,75*	26,67	101,91*	90,56	93,73
NM181	10,00*	40,00	96,68	83,78	88,19
NM95	10,25*	27,50	86,00	97,47*	98,28*
NM33	11,67*	30,00	85,93	94,16	92,01
NM56	12,50*	13,33*	93,56	94,30	93,18
NM226	13,25*	36,67	96,24	88,35	88,52
NM210	13,75*	36,67	88,57	89,61	85,46
NM14	13,75*	20,00*	82,48	95,37	87,38
NM24	13,75*	12,00*	87,06	97,67*	88,21
NM84	15,00	25,00*	87,71	91,72	84,41
NM147	15,00	20,00*	80,19	84,58	78,43
NM70	15,75	26,67	98,21*	92,08	88,32
NM137	15,75	21,67*	84,80	92,08	85,95
NM72	16,25	26,67	102,32*	89,93	94,59
NM191	17,50	17,00*	93,89	94,90	91,14
NM113	18,75	23,33*	90,10	94,07	88,03
NM218	20,00	43,33	96,26	92,38	96,44*
NM48	20,00	26,67	96,67	90,03	97,90*
NM186	20,00	25,00*	78,95	93,78	89,15
NM148	20,00	25,00*	96,69	92,69	95,65
NM82	21,25	20,00*	94,43	95,18	89,85
NM120	21,25	20,00*	83,87	93,25	91,20
NM100	22,50	20,00*	84,86	92,51	95,65
NM60	25,00	15,00*	84,28	94,13	98,28*
NM101	27,50	33,33	83,78	93,64	100,24*
NM-törzsek átlaga	33,43	52,17	71,48	83,26	75,60
Legfogékonyabb törzs	77,50	98,00	34,40	57,65	40,38
Ning 8331	27,00	40,67	69,88	88,80	78,59
Martonvásári 17	57,00	59,33	64,42	79,55	66,15
SzD _{5%}	18,89	25,59	25,29	12,90	20,52

Megjegyzés: *Az átlagnál szignifikánsan jobb érték.

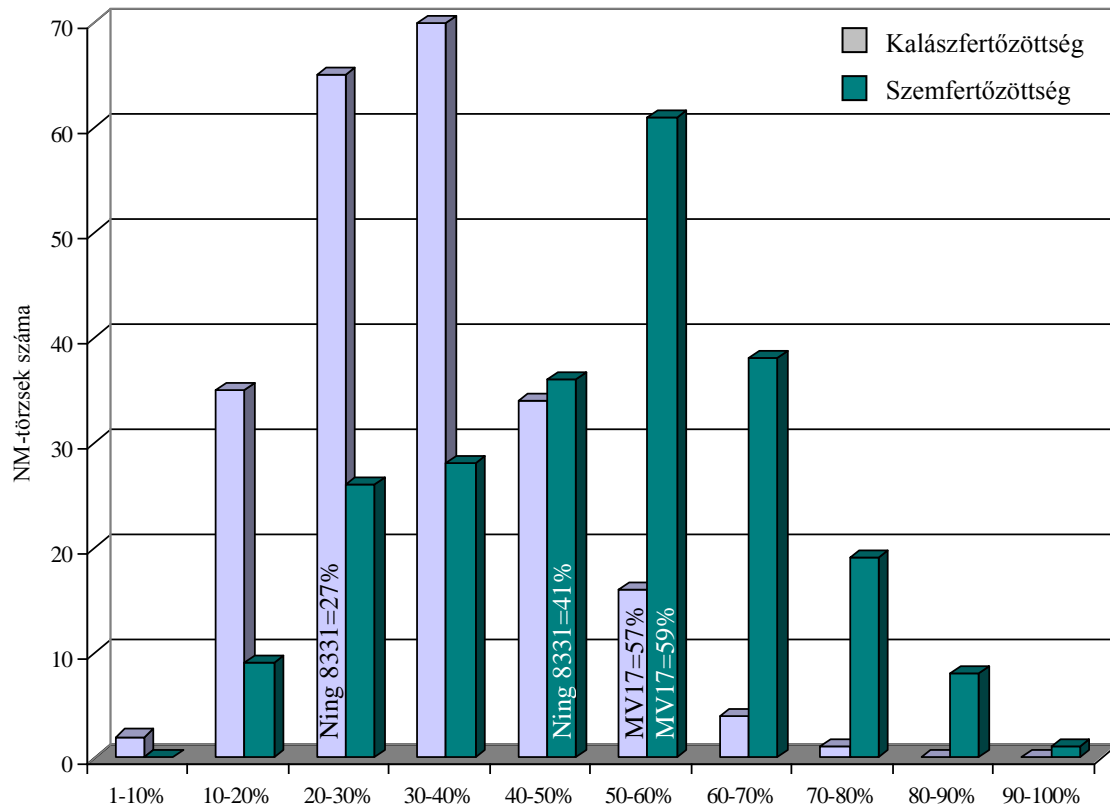
^kFertőzetlen kontrollhoz viszonyított adat.

21. táblázat. A szántóföldi kalászfuzárium-ellenállóság varianciaanalízisének eredménye a Ning 8331/Martonvásári 17 utódtörzsek vizsgálatában. Martonvásár, 2004–2006.

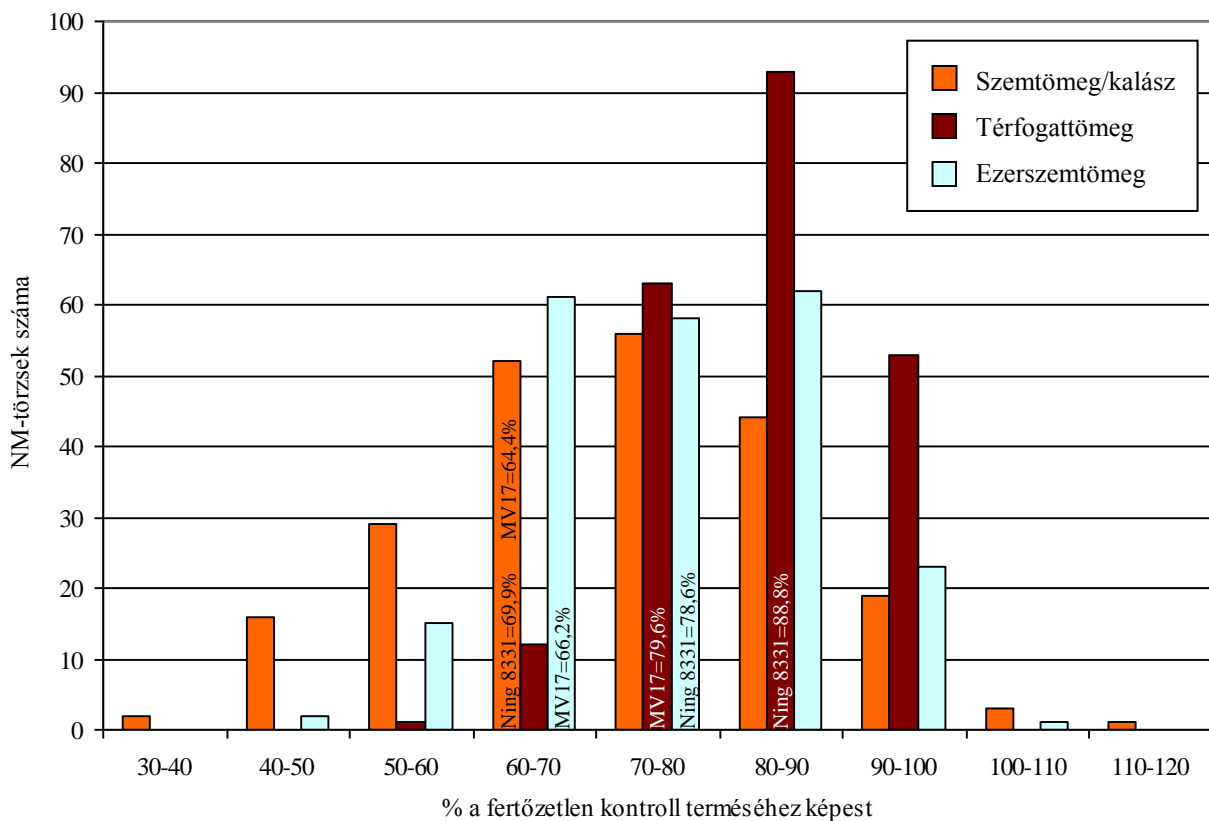
Tényezők	Kalászfertőzöttség		Szemfertőzöttség		Kalászonkénti szemtömeg ^k		Térfogattömeg ^k		Ezerszemtömeg ^k	
	df	MS	df	MS	df	MS	df	MS	df	MS
Genotípus	212	630,18***	203	817,44***	148	496,96***	153	151,61***	153	381,82***
Év	3	15781,40***	2	14,56	2	5227,58***	2	44,11	2	477,05
Hiba	636	185,84	406	253,13	296	249,73	306	64,36	306	162,73

Megjegyzés: ***A tényező hatása szignifikáns 0,1%-os valószínűségi szinten.

^kFertőzetlen kontrollhoz viszonyított adatból számítva.



13. ábra. A Ning 8331/Martonvásári 17 utódtörzsek fuzáriumos kalász- és szemfertőzöttségének megoszlása szántóföldi kísérletek adatai alapján. Martonvásár, 2004–2006 átlaga.



14. ábra. A Ning 8331/Martonvásári 17 utódtörzsek megoszlása a kontrollhoz viszonyított termés-komponensek alapján szántóföldi kalászfuzárium-kísérletben. Martonvásár, 2004–2006 átlaga.

A Ning 8331/Martonvásári 17 utódtörzsek kalászfuzárium-ellenállóságát a szántóföldi perme-
tezással inokulált kísérletben részletesen elemeztük. A rezisztencia mérésére szolgáló paraméterek
minden évben és valamennyi helyen szoros összefüggésben voltak egymással, és hasonlóan
bizonyultak, ezért csak a vizsgált tulajdonságok átlagértékeinek korrelációanalízisét mutatjuk be
(22. táblázat). A legszorosabb kapcsolat a termésveszteséggel összefüggő tulajdonságok, közülük is
a relatív ezerszemtömeg és térfogattömeg között volt.

22. táblázat. A Ning 8331/Martonvásári 17 utódtörzsek kalászfuzárium-ellenállóságának meghatá-
rozására vizsgált tulajdonságok korrelációanalízisének eredménye. Martonvásár, 2004–2006.

	Kalász- fertőzöttség	Szem- fertőzöttség	Kalászonkénti szemtömeg ^k	Térfogat- tömeg ^k
Szemfertőzöttség	0,68			
Kalászonkénti szemtömeg ^k	-0,67	-0,67		
Térfogattömeg ^k	-0,66	-0,81	0,76	
Ezerszemtömeg ^k	-0,66	-0,79	0,82	0,85

Megjegyzés: Minden összefüggés szignifikáns 0,1%-os valószínűségi szinten.

^kFertőzetlen kontrollhoz viszonyított adatból számítva.

4.2.2. Üvegházi II. típusú kalászfuzárium-rezisztencia vizsgálat

Az NM-törzseket a Xu–Fang bonitálási skála szerint meghatározott kalászfuzárium-fertőző-
désük alapján kategóriákba soroltuk (23. táblázat). A legerősebb átlagos fertőzést a 2006. évben ér-
tük el, azonban a fuzáriumgomba a törzsek többségének kalászában ekkor is csak minimális mérték-
ben terjedt tovább. A vizsgálatban három olyan törzset is azonosítottunk (NM14, 36 és 71), melyek
egyetlen növényének kalászorsójába sem terjedt tovább a fuzárium a három év során. Ugyanebben a
táblázatban látható még a szülői genotípusok átlagos kalászfertőződése is. A Ning 8331 törzs ellen-
állósága a fuzárium kaláson belüli terjedésével szemben minden évben jobbnak bizonyult, mint a
Martonvásári 17 fajtáé, bár a fertőződése alapján ez utóbbi is a mérsékelt ellenálló kategóriába
került.

Az NM-populáció üvegházi kalászkainjektációs inokulációja során 2004-ben 160 törzssel
dolgoztunk, a 2005. és 2006. évben a teljes térképező populáció ellenállóságát teszteltük. A mind-
három évben vizsgált 160 törzs és a két utolsó évben kibővített kísérleti anyag adatait külön-külön
is elemeztük (24. táblázat). Néhány törzset hiányzó adatok miatt kizártunk az elemzésből. A geno-
típus és az év hatása, és azok kölcsönhatása is szignifikáns volt mindkét elemzés alapján.

23. táblázat. A Ning 8331/Martonvásári 17 (NM) törzsek kalászfuzárium-fertőzöttsége (1-5, Xu–Fang skála és kategóriák szerint) a kalászkainjektálásos kísérletben. Martonvásár, 2004–2006.

	2004.	2005.	2006.
	NM-törzsek száma		
R (1-1,9)	96	150	98
MR (1,9< ; ≤2,9)	45	57	74
MF,F (2,9<)	27	5	54
	Kalászfertőzöttség		
NM-törzsek átlaga	1,86	1,67	2,20
Ning 8331	1,50	1,00	2,00
Martonvásári 17	2,50	2,75	2,71

Rövidítések: R=rezisztens, MR=mérsékelten rezisztens, MF=mérsékelten fogékony, F=fogékony

24. táblázat. A Ning 8331/Martonvásári 17 populáció üvegházi II. típusú kalászfuzárium-fertőzöttségi adatainak varianciaanalízise. Martonvásár, 2004–2006.

Tényezők	2004–2006.		2005–2006.	
	df	MS	df	MS
Genotípus (A)	159	5,20***	211	4,59***
Ismétlés	7	2,67 ^{NS}	7	4,17***
Év (B)	2	71,36***	1	160,10***
A×B	318	2,18***	211	2,23***
Hiba	2112	1,69	2098	1,54

Megjegyzés: A tényező hatása szignifikáns ***0,1%-os valószínűségi szinten, ^{NS}nem szignifikáns.

4.2.3. A Ning 8331/Martonvásári 17 törzsek genotipizálása és kapcsoltsági csoportok kialakítása

A Ning 8331/Martonvásári 17 populáció térképezéshez létrehozott 228 törzsének DNS-mintáit 73 mikroszatellit primerpárral vizsgáltuk meg (M3. melléklet). A poliakrilamid gélek alapján összesen 97 polimorfizmust mutattunk ki, melyek közül 81 kodomináns volt.

A törzsek DNS-mintáit 2011-ben AFLP-primerekkel vizsgáltuk. A DNS-amplifikációhoz 17 primerkombinációt választottunk, melyekkel a teljes populációt teszteltük. A PCR-reakció és a poliakrilamid gélen történő futtatást követően 366 polimorf markert azonosítottunk (25. táblázat).

A kapcsoltsági csoportok kialakítása során szükségessé vált egyes markerek törlése az elemzésből, így végül összesen 441 polimorf markert használtunk fel a kapcsoltsági térkép elkészítéséhez.

25. táblázat. A Ning 8331/Martonvásári 17 populációban azonosított polimorf AFLP-markerek száma. Martonvásár, 2011.

Primer-kombináció	Primer nómenklatúra szerinti elnevezés*	Polimorf markerek száma		
		összesen	domináns	kodomináns
SseAG-MseAT	S13M14	22	20	2
SseAG-MseGA	S13M19	18	17	1
SseAG-MseTC	S13M24	24	16	8
SseAT-MseCG	S14M17	8	8	-
SseAT-MseTC	S14M24	16	15	1
SseCA-MseGT	S15M22	19	16	3
SseCT-MseAC	S18M12	18	18	-
SseGA-MseTA	S19M23	28	25	3
SseGA-MseTC	S19M24	34	28	6
SseGA-MseTG	S19M25	25	25	-
SseGC-MseAT	S20M14	26	24	2
SseGC-MseGA	S20M19	28	27	1
SseGC-MseTC	S20M24	18	16	2
SseGT-MseCA	S22M15	15	14	1
SseTC-MseGT	S24M22	20	19	1
SseTC-MseTC	S24M24	21	20	1
SseTG-MseCA	S25M15	26	23	3

Megjegyzés: *<http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/keygeneAFLPs.html>

26. táblázat. Az SSR- és AFLP-markerekből kialakított kapcsoltsági térkép jellemzői.

Kromoszóma	Fedettség (cM)	Kapcsoltsági csoportok száma	Markerek száma
1A	116,22	2	28
1B	32,88	1	4
1D	43,03	1	7
2A	98,74	1	18
2B	94,16	1	43
2D	62,87	1	8
3A	28,14	1	9
3B	89,78	3	27
3D	56,39	1	8
4A	39,60	2	8
4B	6,35	1	8
4D	-	-	-
5A	24,09	1	16
5B	83,30	1	28
5D	-	-	-
6A	65,97	1	8
6B	70,15	1	32
6D	-	-	-
7A	97,31	3	36
7B	85,14	2	43
7D	-	-	-
Nem azonosítható kromoszomális helyzetű csoport		20	98
Nem kapcsolt SSR-marker		-	12
Összesen		44	441

A kapcsoltsági csoportok kromoszómákhoz rendelését Röder et al. (1998), valamint a Grain-genes internetes adatbázisban (<http://wheat.pw.usda.gov>) a mikroszatellit primerek lokalizációjára vonatkozó információk alapján végeztük el. A kapcsoltsági térkép (M4. melléklet) jellemzőit a 26. táblázatban foglaltuk össze, melyben feltüntettük a kromoszómák markerekkel való fedettségét is. A D genom 4–7 kromoszómáihoz kapcsolódó, szülői genotípusokra polimorf SSR primereket is azonosítottunk, melyekkel megvizsgáltuk az NM-törzsek allélmintázatát (M3. melléklet). A térképezés során kialakított kapcsoltsági csoportokhoz azonban az azonosított markerek nem illeszkedtek.

4.2.4. QTL-elemzés a Ning 8331/Martonvásári 17 populációban

A MapQTL 5 szoftverrel a szántóföldi és üvegházi kalászfuzárium-fertőzöttségi adatokat minden kísérletben külön-külön, és azok átlagában is elemeztük. A szántóföldi kísérletek 2005. évi két adatsorának átlagértékeire is elvégeztük a QTL-analízist.

A szántóföldi permetezéssel inokuláció következtében fellépő kalászfertőzöttség, és a learatott minták szemfertőzöttségéhez, továbbá a fertőzetlen kontrollhoz viszonyított kalásonkénti szem-, térfogat- és ezerszemtömeghez kapcsolódó QTL-analízis eredményét a 27. táblázatban mutatjuk be. Az elemzés során nyolc kapcsoltsági csoport és egy magában álló (kapcsoltsági csoportba nem illeszkedő) mikroszatellit marker mutatott összefüggést egyes vizsgált tulajdonságokkal. Az intervallum térképezés eredményét csak annál a lokusznál (*Xgwm497.3*) tüntettük fel, amelynek összefüggését az IM-elemzés során kimutattuk a fenotípusos adatsorral, azonban az MQM-térképezését nem tudtuk kivitelezni, mert nem tartozott egy kapcsoltsági csoporthoz sem. Az összes kapcsoltsági csoport esetében az MQM-analízis eredményét foglaltuk össze. A táblázat fejlécében – amennyiben az SSR-markerekkel azonosítható volt – feltüntettük a kapcsoltsági csoportok kromoszomális helyzetét. Az AFLP-markerek megnevezésének végén feltüntetett számok a felszaporított DNS-szakasz méretét jelzik.

A Ning 8331 legjelentősebb szántóföldi kalászfuzárium-ellenállóság QTL-jét a 3B kromoszóma rövid karján azonosítottuk (15. ábra). Ennek hatása, bár változó mértékben, de minden évben, illetve valamennyi vizsgált tulajdonság esetében kimutatható volt. A 2005. évi kísérletekben (és azok átlagában) a kromoszómaszakasznak nem találtuk szignifikáns összefüggését a szántóföldi kalászfertőzöttséggel, azonban a szemfertőzöttség és a relatív termésmennyiség vizsgálata jelentős QTL-hatást tárt fel. A 3BS QTL az évek átlagában a kalászfuzárium-rezisztencia fenotípusos varianciáját 10,2-től 19,5%-ig terjedő intervallumban magyarázta az egyes tulajdonságok esetén.

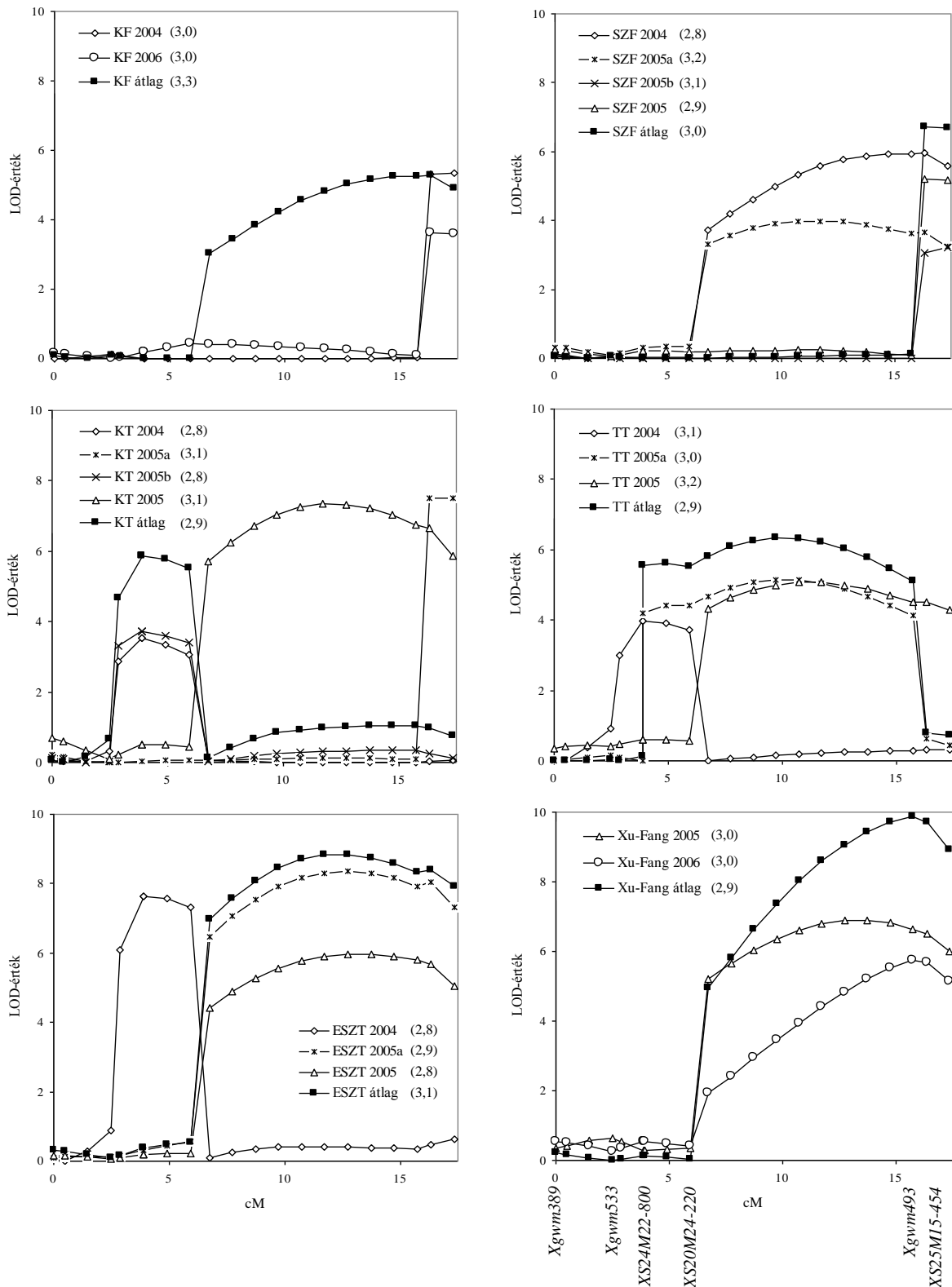
27. táblázat. A szántóföldi kalászfuzárium-rezisztencia QTL-elemzésének eredménye a Ning 8331/Martonvásári 17 populációban.

Kromoszóma	Év	3BS		4B		IAS		7BL		7BS		?		-		5AL (Mv17)		? (Mv17)	
		Xgwm533- XS25M15-454	LOD R ² (%)	Xgwm540.2- Xgwm165.3	LOD R ² (%)	XS19M25-56- XS24M22-59	LOD R ² (%)	XS22M15-60- XS19M25-226	LOD R ² (%)	XS13M14- Xgwm537	LOD R ² (%)	XS13M14-141- XS19M23-235	LOD R ² (%)	Xgwm497.3 (IM alapján)	LOD R ² (%)	Xgwm156.4- Xgwm186	LOD R ² (%)	XS13M19-70- XS13M19-830	LOD R ² (%)
Tulajdonosság	2004.	5,35***	9,9	-	-	-	-	4,01***	8,0	3,79***	7,1	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,80*	5,7	-	-	-	-	-	-
	2005b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005. átlag	-	-	-	-	3,34*	6,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2006.	3,63*	7,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	átlag	5,31***	10,2	-	-	-	3,54*	6,1	-	-	-	-	-	-	3,32*	5,6	-	-	-
Szemfertozőttség	2004.	5,96***	12,3	-	-	4,08***	8,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005a	3,99*	9,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005b	3,23*	6,1	6,92***	13,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005. átlag	5,19**	9,6	6,00***	10,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	átlag	6,71***	11,7	4,29***	7,2	3,95***	6,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2004.	3,54*	7,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,95*
2005a	7,52***	15,0	3,85**	7,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2005b	3,71***	8,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2005. átlag	7,34***	17,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
átlag	5,86***	11,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Térfoföttömég ^k	2004.	3,99***	9,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005a	5,15***	13,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005b	-	-	6,21***	14,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005. átlag	5,07***	11,3	5,31***	9,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	átlag	6,33***	13,8	4,83***	8,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2004.	7,62***	16,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2005a	8,36***	19,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2005b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2005. átlag	5,96***	14,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
átlag	8,84***	19,5	-	-	3,05*	5,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Megjegyzés: ***, **, * A LOD-érték 0,1%, 1%, illetve 5%-os valószínűségi szinten szignifikáns.

2005a – kétsoros vetés, 2005b – egysoros vetés.

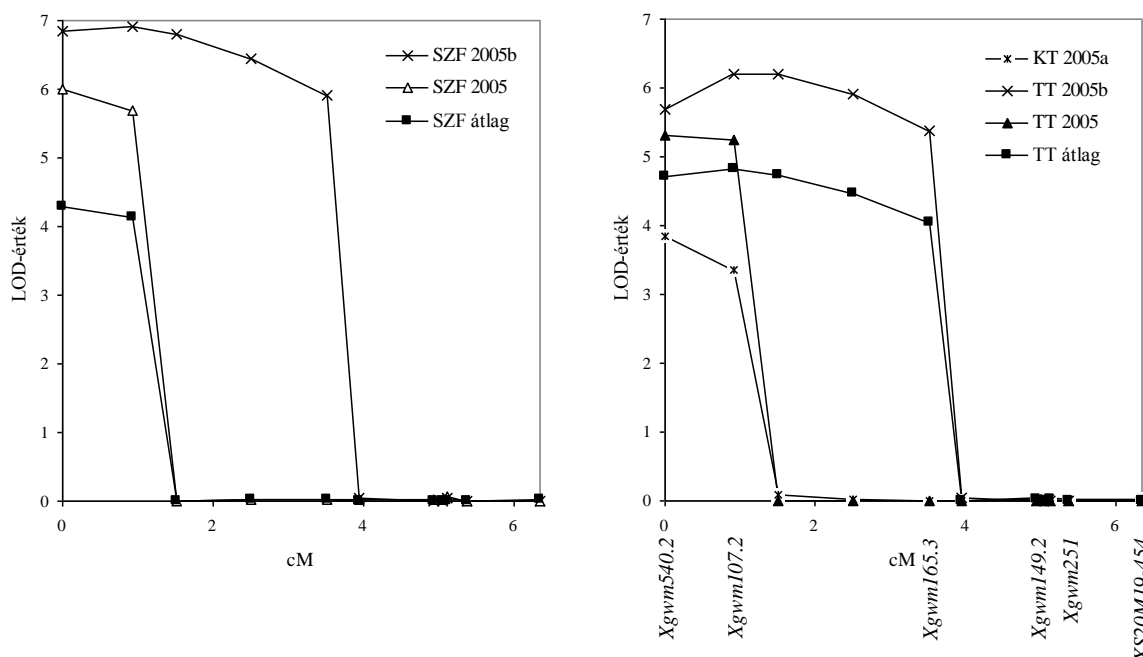
^kFertőzetlen kontrollhoz viszonyított adatból számítva.



15. ábra. A 3BS kapcsoltság csoporton azonosított kalászfuzárium-rezisztencia QTL LOD-értékei MQM-térképezést követően a fertőzöttség megállapítására vizsgált tulajdonságok szerint.

Megjegyzés: A vizsgált tulajdonságok mellett zárójelben a LOD szignifikancia határértékeit ($P=5\%$) tüntettük fel.
 Rövidítések: KF=kalászfertőzöttség, SZF=szemfertőzöttség, KT=relatív kalásonkénti szemtömeg, TT=relatív térfogattömeg, ESZT=relatív ezerszemtömeg.

A rezisztenciaforrás egy további nagyobb hatású QTL-jét a 4B kromoszóma centromérához közeli szakaszán azonosítottuk (16. ábra). A lokusz kapcsolata a kalászfuzárium-ellenállósággal a learatott termés több vizsgált paramétere esetében is megjelent, hatását elsősorban a szemfertőzöttség és térfogattömeg-csökkenés vizsgálata során mutattuk ki. A kalászfertőzöttség meghatározásában azonban egyetlen évben sem volt jelentős. Főként a 2005. év egysoros kísérletében (2005b) adott az elemzés magasabb LOD- és R^2 -értékeket.



16. ábra. A 4B kromoszóma kapcsoltsági csoportján azonosított kalászfuzárium-rezisztencia QTL LOD-értékei MQM-térképezést követően.

Rövidítések és szignifikancia határértékek ($P=5\%$): SZF=szemfertőzöttség, 3,1 (2005b), 2,9 (2005 átlaga), 3,0 (átlag); KT=relatív kalássonkénti szemtömeg, 3,1 (2005a); TT=relatív térfogattömeg, 3,0 (2005b), 3,2 (2005 átlaga), 2,9 (átlag).

A Ning 8331 szülőben további kis hatású QTL-eket is találtunk, melyek hatása azonban csak egy-egy évben és vizsgált tulajdonság esetén jelentkezett. Az 1AS kromoszómakar QTL-jének hatását a 2004. évi szemfertőzöttségre, az évenkénti adatokból számított átlagos szemfertőzöttségre, illetve az ezerszemtömeg-csökkenés átlagos értékére mutattuk ki az elemzés során. A kalászfertőzöttséggel szembeni rezisztenciával a 7B kromoszóma mindkét karján mutattunk ki kapcsolt régiót, amivel egy azonosítatlan kromoszomális helyzetű csoport, továbbá egy kapcsoltsági csoportba nem sorolható mikroszatellit marker jelenléte szintén összefüggött.

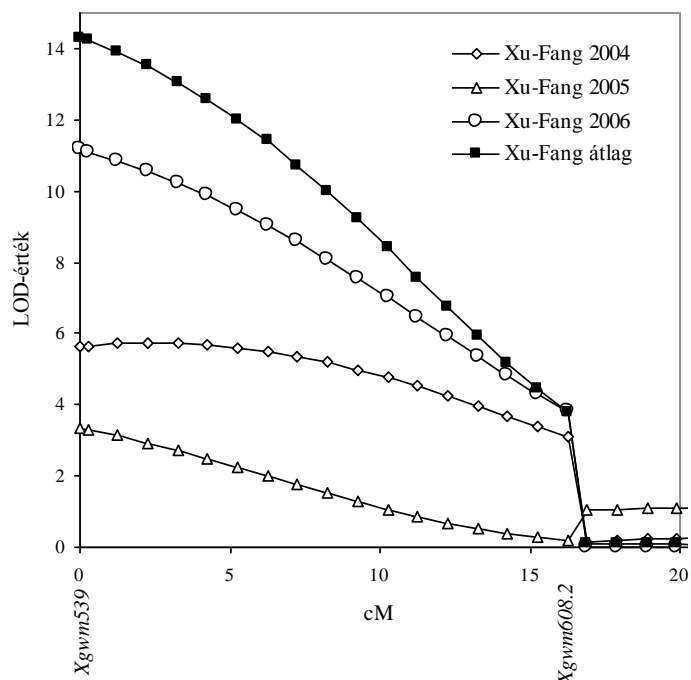
Kisebb hatású kalászfuzárium-rezisztencia QTL-eket a mérsékelten fogékony Martonvásári 17 fajtában is azonosítottunk. Az 5A kromoszóma hosszú karján lévő lokusz az átlagos kalászfertőzöttséget befolyásolta. Egy, az MV szülő allélját hordozó, nem ismert kromoszomális helyzetű csoport és a relatív kalássonkénti szemtömeg kapcsoltsága egy évben volt kimutatható.

A II. típusú kalászfuzárium-rezisztencia QTL-térképezése során az NM-törzsek évenkénti átlagos fertőzöttségét és az évek átlagában számított eredményeit is vizsgáltuk. A QTL-elemzés során négy kromoszómaszakaszt azonosítottunk, melyek kapcsolatosak voltak a II. típusú ellenállósággal a Ning 8331 szülői genotípusban (28. táblázat). Egy-egy évben kisebb hatású QTL-eket térképeztünk a 3B kromoszóma hosszú, illetve az 5A kromoszóma rövid karján. Ez utóbbit az évek átlagos eredményének elemzése során is kimutattuk. Nagyobb hatású QTL-ek a Ning 8331 3B kromoszómájának rövid karján (15. ábra), és a 2D kromoszóma hosszú karján találhatóak (17. ábra), melyek hatását több évben is bizonyítottuk. A 2DL kromoszóma lokuszának hatását mindhárom évben, a 3BS-ét két évben igazoltuk, melyek az évek átlagos fertőzöttsége alapján a II. típusú kalászfuzárium-ellenállóság fenotípusos variációjának 22,0, illetve 14,2%-át magyarázták.

28. táblázat. A II. típusú kalászfuzárium-ellenállósági vizsgálatban felmért kalászfertőzöttség QTL-elemzésének eredménye a Ning 8331/Martonvásári 17 populációban.

Kromoszóma Rezisztencia QTL legvalószínűbb helyét határoló markerek	2DL		3BS		3BL		5AS	
	<i>Xgwm539– Xgwm608.2</i>		<i>XS20M24-220– XS25M15-454</i>		<i>Xgwm181– Xgwm247</i>		<i>Xgwm293– Xgwm304</i>	
Év	LOD	R ² (%)	LOD	R ² (%)	LOD	R ² (%)	LOD	R ² (%)
2004.	5,74***	17,9	-	-	-	-	-	-
2005.	3,35*	5,7	6,90***	14,0	3,25*	5,5	-	-
2006.	11,17***	18,2	5,76***	8,6	-	-	3,11*	4,5
Évek átlaga	14,30***	22,0	9,87***	14,2	-	-	2,90*	3,7

Megjegyzés: ***,*A LOD-érték 0,1%, illetve 5%-os valószínűségi szinten szignifikáns.



17. ábra. A 2DL kapcsolttsági csoporton azonosított II. típusú kalászfuzárium-rezisztencia QTL LOD-értékei MQM-térképezést követően.

Szignifikancia határértékek (P=5%): 3,2 (2004), 3,0 (2005, 2006), 2,9 (átlag).

5. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA, KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

5.1. Búza genotípusok kalászfuzárium-ellenállóságának vizsgálata

Az utóbbi évtizedekben gyakrabban fellépő kalászfuzárium-járványok kialakulásáért részben a köztermesztésben lévő búzafajták fogékonyságát tették felelőssé (Mesterházy 2002). Az elmúlt 40 évben világszerte kiterjedt kutatás kezdődött a kalászfuzárium-rezisztencia területén, és e tevékenység napjainkban is kiemelt jelentőséggel bír. Bár a rezisztencia javítása terén már születtek biztató eredmények, kiváló kalászfuzárium-ellenállóságú, ugyanakkor megfelelő agronómiai értékű és technológiai minőségű, továbbá más kórokozókval szemben is rezisztens elismert búzafajta előállítása a világon még egyetlen nemesítőnek sem sikerült.

A kalászfuzáriummal szemben ellenálló búza genotípusok agronómiai értéke legtöbbször olyannyira csekély, hogy a rezisztenciaforrásokban bővelkedő Kínában sincs jelentőségük a búza-termesztésben (Liu és Wang 1991). A rezisztencianemesítés sikertelenségének oka részben az, hogy a rezisztenciafaktorok és a hozzájuk kötődő nemkívánatos tulajdonságok kapcsoltságának megszüntetése nehézségekbe ütközik (Bai és Shaner 2004).

5.1.1. Martonvásári búzafajták és nemesítési törzsek ellenállósága

A legnagyobb nemesítési siker az lenne, ha fajtáinkban a legjobb rezisztenciaforrásokéhoz hasonló ellenállóságot lehetne kialakítani, amíg azonban ez nem kivitelezhető, addig is törekednünk kell a fajtasortiment átlagos fogékonyságának csökkentésére. Szunics és Szunics (1992) vizsgálataik alapján arra a következtetésre jutottak, hogy az 1990-es évek elején és ennél korábban termesztett martonvásári búzafajták nagyobb része inkább a mérsékelt fogékony csoportba volt sorolható. Kísérleteink minden évében nagyszámú búzafajta és fejlett nemesítési törzs kalászfuzárium-fertőződését mértük fel. Eredményeink igazolták, hogy a jó minőséggel és termőképességgel rendelkező martonvásári búzák kalászfuzárium-ellenállósága általában jelentősen elmarad a távol-keleti tavaszi rezisztenciaforrásokétól. A minősített búzafajták vizsgálata során azonban más országokban is hasonló következtetésre jutottak, a növényi anyagnak csak töredékében sikerült mérsékelt kalászfuzárium-fertőződést kimutatni (Gosman et al. 2007, Chrpová et al. 2010).

Több európai őszi búzát is bevontunk a kalászfuzárium vizsgálatainkba, melyeket fertőződésük alapján ellenálló (Praag 8 – Snijders 1990a, 81-F3-79 – Buerstmayr et al. 1996b) és mérsékelt ellenálló (Petrus, Arina – Šip et al. 2007) genotípusként írtak le. Hozzájuk hasonlítva anyagainkat megállapítottuk, hogy kísérleteinkben több olyan martonvásári őszi búzafajtát is azonosítottunk (pl.

Mv Emese, Mv Kolo), melyek kalászfuzárium-ellenállósága e rezisztenciaforrásokéhoz hasonlóan bizonyult. Kísérleteinkben az Mv Emese szántóföldi rezisztenciája statisztikailag igazolhatóan jobb volt, mint a svájci Arina fajtáé, melyet külföldi kalászfuzárium-ellenállósági vizsgálatok eredményei alapján a legrosszabb esetben is az MR kategóriába soroltak (II. típusú rezisztencia – Badea et al. 2008, szántóföldi rezisztencia – Šíp et al. 2008).

Összehasonlító vizsgálataink eredménye alapján megállapítottuk, hogy a magyar búzafajtákban az I. és II. típusú kalászfuzárium-rezisztencia is – bár nem nagy arányban, de – jelen van. A permetezéssel inokulált kísérletben éveken át stabilan mérsékelt ellenállóságúnak bizonyult Mv Emese búzafajta a kalászkainjektálásos vizsgálat alapján inkább mérsékeltlen fogékony volt, ezért arra a következtetésre jutottunk, hogy szántóföldi rezisztenciája kialakításában az I. típusú kalászfuzárium-ellenállóságnak van nagyobb szerepe. E megfigyelésünk bizonyítékul szolgál arra nézve, hogy ez a rezisztenciatípus a hazai termesztési körülményekhez alkalmazkodott búzafajtákba hatékonyan beépíthető. Egyetértünk Mesterházy et al. (2008a) megállapításával, mely szerint a búzanevelési alapanyag vizsgálatára legalkalmasabb a permetezéssel inokulációs módszer, mellyel egyidejűleg mindkét fő kalászfuzárium-rezisztenciatípusra szelektálhatunk. Eredményeink alapján azonban megállapítottuk, hogy a martonvásári nevelési programból származó búza genotípusok II. típusú (a fuzárium kalászban terjedésével szembeni) rezisztenciája még javítható, ezért szükségesnek tartjuk folytatni a kalászkainjektálásos vizsgálatainkat is. A két módszer együttes alkalmazásával remélhetőleg sikerül előrelépést elérnünk a fajták II. típusú rezisztenciájának javításában is. Így közelíthetünk a kitűzött végső célhoz, miszerint az intézetünkben nevelített búzafajták a rezisztenciatípusok összességével felvértezve, minden szempontból (kalász- és szemfertőzöttség, mikotoxin-tartalom) védetté váljanak a kalászfuzáriummal szemben.

5.1.2. Potenciális rezisztenciaforrások keresése

A rezisztencianemesítés kiemelkedően fontos feladata az új rezisztenciaforrások azonosítása. Amennyiben a búza genotípusok ellenállósága egyező eredetű, az növeli a genetikai sebezhetőséget. Ez azt jelenti, hogy a kórokozó populációban megjelenő virulens patotípusok a gazdanövény ellenállóságának „letörését” követően gyorsan elszaporodhatnak, és az azonos genetikai hátterű fajtákat akadálytalanul fertőzhetik (Miedaner et al. 2001b, Ruckebauer et al. 2001). Bár ennek a veszélye főként a vertikális, monogénes típusú rezisztenciák (pl. liztharmat- és levélrozda-ellenállóság) esetében áll fenn (Komáromi et al. 2006, Vida et al. 2009), nem zárható ki a lehetősége a poligénes, horizontális rezisztenciánál sem (McDonald és Linde 2002). Ezért a rezisztenciaforrások keresése folyamatos, szükségszerű tevékenység a búzanevelésben.

5.1.2.1. Tavaszi búza genotípusok

A legjobb kalászfuzárium-ellenállóságú búzafajták és -törzsek szinte kivétel nélkül tavaszi életformájúak (Bai et al. 2001b), ezt eredményeink is alátámasztották. Rezisztenciájuk különböző környezeti feltételek között is megbízható védelmet biztosít a fertőzéssel szemben (Buerstmayr et al. 2008). Valamennyi inokulációs módszer körülményei között, minden évben kiemelkedő volt a Sumai 3 búzafajta rezisztenciája, melyet a kalász- és a szemfertőződés vizsgálatával egyaránt kimutattunk. Fertőződését az sem növelte, hogy minden évben részlegesen kipusztult a téli hideg időjárás következtében.

Liu és Wang (1991) közleményükben fontos tényezőként említették a külföldi genotípusok adaptációját a származási helytől eltérő környezethez, mely a növény ellenállóképességét is rendkívüli módon befolyásolhatja. Kínában az olasz fajták jó alkalmazkodásáról, míg a mexikói búza genotípusokkal kapcsolatban adaptációs problémáról számoltak be. Dardis és Walsh (2002) szintén a CIMMYT-től érkezett anyagok fogékonyságát tapasztalta Írországbán. Valószínűleg az adaptációs problémák az általunk beállított kísérletekben is nagyban hozzájárulhattak ahhoz, hogy egyes genotípusok fertőződésében jelentős eltérést tapasztaltunk a vizsgálati években, vagy azonos évben a kalász és a termés értékelésével.

Az eredményeket az inokulációs módszer is befolyásolta, amire jó példa a brazil Frontana. Bár Schroeder és Christensen (1963) mindkét fő kalászfuzárium-rezisztenciatípust leírta a fajtában, közülük kísérleti körülményeink között csak a jó I. típusú ellenállóságot tudtuk igazolni permetezéses inokulációs vizsgálatokban. A kalászkainjektálásos kísérletben fertőződése az évek során rendkívül változó volt. Ez megerősíti azt a többek (pl. Bai és Shaner 2004, Badea et al. 2008) által tett megállapítást, mely szerint a Frontana II. típusú ellenállósága jelentősen korlátozott, annak ellenére, hogy a DON-lebontó képességet éppen ebben a fajtában azonosították (Miller és Arnison 1986). Az F201R és a Ning 8331 törzseknek elsősorban a fuzárium kalászban való terjedésével szembeni rezisztenciáját írták le (Ittu et al. 2000, Yang et al. 2003), bár eredményeinkhez hasonló kissé erősebb fertőződésükről is több szerző beszámolt, mely alapján inkább csak mérsékelt ellenálló genotípusoknak tekinthetők (Bai és Shaner 1996, Shen et al. 2003a).

A rezisztenciaforrások szakirodalomban olvasottaknál erősebb fertőződésének más oka is lehet: a rezisztenciaforrások heterogenitása. Ez utóbbi igazolására egyes kísérletekben ugyanannak a fajtának (pl. Nobeokabozu és Sumai 3) több helyről származó anyagát is megvizsgálták fenotípusosan (Snijders 1990a, Yang et al. 2006), de valójában csak a molekuláris technikák biztosították annak a lehetőségét, hogy a heterogenitást genomi szinten is bizonyítsák (Liu és Anderson 2003, Gosman et al. 2007).

A tavaszi búzák vizsgálata során számos jó kalászfuzárium-rezisztenciájú genotípust azonosítottunk, és ez lehetővé tette, hogy kiválasszthassuk azokat, melyeknek ellenállóképességét a nemesítés során a hazai termesztési körülmények között leginkább hasznosítani tudjuk. Az elmúlt 10 évben martonvásári búzafajtákat több külföldi rezisztens genotípussal is kereszteztünk, többek között a Futai 8711, a Ning 02Y14, a Wangshuibai és a P306 forrásokkal.

5.1.2.2. Őszi búza genotípusok

A rezisztenciaforrások keresése során nem kizárólag tavaszi, kiváló ellenállóságúnak leírt fajtákat és törzseket teszteltünk, melyek a hazai termesztési körülmények között több szempontból sem megfelelőek, hanem európai őszi búzákat is. Ezek előnye az egzotikus genotípusokkal szemben az lehet, hogy bár kalászfuzárium-ellenállóságuk mérsékeltebb, a rezisztenciagének már adaptálódott anyagokban vannak jelen, ami nagyban megkönnyíti alkalmazásukat a nemesítésben (Häberle et al. 2009). Kísérleteinkben a külföldi őszi búza genotípusok közül több BVAL- és SVP-törzs az évek során bizonyította átlagosnál jobb szántóföldi kalászfuzárium-ellenállóságát, Buerstmayr et al. (1996a), valamint Snijders (1990a) eredményeihez hasonlóan. A cseh Praag 8, és a német Petrus fajták szintén mérsékelten fertőződtek. Az ismert rezisztenciaforrások jelentős részénél (pl. Arina, Praag 8, 81-F3-79, Goldfield) elsősorban a szántóföldi, vagy a gomba kalászbba való behatolásával szembeni (I. típusú) kalászfuzárium-rezisztenciáról számoltak be a kutatók (Snijders 1990a, Lemmens et al. 1993, Buerstmayr et al. 1996a, Gilsinger et al. 2005). A csokros permetezéssel, valamint a II. típusú ellenállóságot vizsgáló kísérletünkben azonban a külföldi őszi búzák többsége jóval fogékonyabbnak bizonyult.

A Martonvásáron létrehozott nemesítési törzsek között a jó kalászfuzárium-ellenállóságú anyagok aránya sokkal kisebbnek bizonyult, nemesítési szempontból azonban e búza genotípusok sokkal jelentősebbek. Ezeket a törzseket Magyarország természeti adottságaihoz szelektálták, a nemesítési munka során minőségi, agronómiai tulajdonságaikat, és betegségekkel szembeni ellenállóképességüket ismételt vizsgálatokban ellenőrizték. Kalászfuzárium-rezisztenciájuk vizsgálata során nem kell számolnunk olyan kalászfertőződést befolyásoló tényezőkkel, mint a külföldi búzafajták és -törzsek esetén; télállóságuk megfelelő, állományuk egységesen fejlett, szárszilárdságuk jó, a kalászolás nem húzódik el. Emellett a vizsgálatba vonható genotípusok száma is jóval meghaladja az ismert rezisztenciaforrásokét.

A 11. táblázatban felsorolt MV törzsek közül az elmúlt évek során több is szerepelt szülői genotípusként a Kalászos Gabona Nemesítési Osztály keresztezési programjában, ennek eredményeként száznál több utódpopulációt hoztak létre. A létrehozott kombinációkból jó eséllyel válogathatók ki agronómiai és technológiai minőségi tulajdonságaik alapján megfelelő, és ugyanakkor az átlagosnál jobb kalászfuzárium-ellenállóságú utódok.

A régi magyar fajták kísérletével a potenciális források felkutatásán kívül az is célunk volt, hogy kiderítsük, vajon ezeknek a II. világháború előtt nemesített búzafajtáknak a kalászfuzárium-ellenállósága magyarázatul szolgálhat-e arra, hogy a termesztésük időszakában nem voltak jelentős fuzáriumjárványok. Több szerző is (Lelley 1965, Szunics és Szunics 1992) arról számolt be, hogy összehasonlító vizsgálatokban a Bánkúti 1201 fajta kevésbé fertőződött kalászfuzáriummal, mint az akkoriban elterjedt szovjet búzafajták. A Bánkúti 1201 fajta a csokros permetezéssel vizsgálatban bizonyította, hogy szántóföldi kalászfuzárium-rezisztenciája általában jobb, mint napjaink martonvásári őszi búzafajtáié. A populációjából létrehozott több törzsben azonban ennél is jobb szintű kalászfuzárium-ellenállóságot azonosítottunk. Többéves eredményei alapján megállapítható, hogy a Bánkúti 1201 kalászfuzárium-rezisztenciája genetikailag kódolt, így a tájfajtákhoz hasonlóan heterogén populációjának jelentős szerepe lehetett abban, hogy a modern búzafajták elterjedését megelőzően nem alakultak ki nagyobb kalászfuzárium-járványok.

A kísérletünkben számos RMF-törzs mérsékelten fertőződött. Ezeket a jövőben mindenképpen érdemes részletesebb vizsgálatnak alávetni, melyben felmérjük a szántóföldi és külön a II. típusú kalászfuzárium-rezisztenciájukat. Az újabb kísérletek megtervezésénél azonban fokozottan kell ügyelnünk arra, hogy megakadályozzuk az állomány megdőlését. Erre részben megoldást biztosíthat az, ha a törzseket nem egymás közvetlen szomszédságába vetjük. Ezt bizonyítja az a megfigyelés, hogy ugyanazon Bánkúti-törzsek (BKT9086-95, BKT9120-95 és BKT9158-95) fertőzöttsége a különböző kísérletekben jelentősen eltért. Míg az RMF-törzsek vizsgálatában mindhárom fertőzöttsége felülmúlta a 40%-ot, addig a csokros és a főként külföldi rezisztenciaforrásokat tartalmazó permetezéssel készült kísérletekben (más fajtánál éppen ebben volt erősebb a fertőződés), melyekben az állománydőlés csak mérsékelt volt, rezisztenciájuk jobban kifejeződhetett. A BKT9086-95 és BKT9158-95 törzsek kalászfuzárium-fertőződésük alapján számos külföldi rezisztenciaforrásnál jobbnak, mérsékelten ellenálló genotípusoknak bizonyultak.

Bár a régi magyar fajták is több – a külföldi rezisztenciaforrásokhoz hasonló – hátrányos tulajdonsággal rendelkeznek (megdőlés veszélye, levéltetveségekkel szembeni fogékonyság), agronómiai szempontból azoknál ideálisabb keresztezési partnerekké válhatnának a rezisztencianemesítésben, hiszen a hazai környezethez adaptálódtak, ezért tél- és fagyállóságuk, valamint szárazságtűrésük jó (Lelley és Rajháthy 1955), a Bánkúti 1201 fajtának pedig még a sütőipari minősége is kiváló (Juhász et al. 2003). Reményeink szerint amennyiben a keresztezéseikből létrehozott utódtörzsekben sikerül a növénymagasságot csökkenteni, a genetikailag meghatározott kalászfuzárium-ellenállóság sokkal inkább kifejeződhet. Példa erre a mérsékelten fertőződött BKT9086-95 törzs keresztezéséből származó, 2009-ben állami elismerésben részesült Mv Karizma búzafajta, melynek kalászfuzárium-ellenállósága más köztermesztésben lévő fajtákhoz képest kiemelkedően jó. (A dolgozatban tárgyalt években még nem vizsgáltuk a tenyészkertben.)

5.2. A szántóföldi kalászfuzárium-kísérletek eredményét befolyásoló tényezők

5.2.1. Környezeti tényezők hatása a kalászfuzárium-fertőzöttségre

A kalászfuzárium-ellenállóság megnyilvánulását – még a többi mennyiségi öröklődésű tulajdonságnál is fokozottabban – a környezeti körülmények nagymértékben meghatározzák, ezért ugyanolyan eredményeket eltérő években és helyszíneken nagyon ritkán lehet megfigyelni (Dill-Macky 2003). A martonvásári kalászfuzárium-tenyészkert ismétléses kísérleteinek statisztikai elemzése során, mind a permetezéssel, mind a kalászkainjektálásos vizsgálatban az évjárat és a genotípus tényezőt találtuk a leginkább meghatározónak a fenotípus kialakításában, emellett azonban jelentős volt a genotípus \times év kölcsönhatás is. Miedaner et al. (2001a) arra a következtetésre jutottak, hogy az eltérő eredményekért a különböző termőhelyeken mindössze néhány búzafajta felelős, míg a vizsgálat növényi anyagának jelentős része különböző területeken és időszakokban is stabil kalászfuzárium-ellenállóságot mutat. A rezisztenciaforrások keresésére irányuló vizsgálatokban azonban számos rendkívül változatos megjelenésű és származású búzafajtaival és -törzsszel dolgozunk, így a genotípusok és a környezeti tényezők kölcsönhatása is jelentősebb lehet.

A kísérleteink kivitelezése során előfordultak olyan körülmények, melyek fuzáriumfertőzésre gyakorolt hatására előre számíthatunk, úgymint a 2005 tavaszán fellépő jelentős hőmérsékletváltozás, vagy a magasabb növények megdőlése. A betegség kialakulását azonban számos más körülmény is befolyásolhatja, melyeknek esetleg nem tulajdonítunk jelentőséget, hatásuk mégis észrevehető az adatsorok elemzésekor.

A búza kalászfuzárium-járványainak kialakulását elősegítő főbb időjárási tényezők már az 1970-es évek óta ismertek. Több tudományos közleményben is beszámoltak arról, hogy a langyos tavaszi esők hatására a *Fusarium* fajok a szokásosnál nagyobb károkat okoztak (Lelley 1965, Pásti 1977b, McMullen et al. 1997, Aponyi et al. 1998). A környezeti tényezők hatása azonban nem csak abban nyilvánul meg, hogy a hőmérséklet és a páratartalom az egyes években eltérően alakul. Ha így volna, akkor a kísérletek különböző éveiben hol erősebb, hol enyhébb lenne a kalászfuzáriumos fertőződés, melynek mértéke a búza genotípusok rezisztenciájának függvényében változhatna, azonban az egyes évjáratokban a búzafajta azonos sorrendben szereplnének. Azaz a genotípus \times környezet kölcsönhatás nem létezne, vagy csak elenyészően csekély hatású volna. A gyakorlatban azonban ez az eset nagyon ritkán fordul elő. Az időjárási tényezők ugyanis nem önmagukban, hanem a búza különböző tulajdonságaival együttesen alkotják azt a komplex rendszert, mely felelős a rezisztenciakísérletek rossz ismételtetéséért. Ennek elemeit feltérképezni nem volt célunk a munkánk során, csak szeretnénk kiemelni közülük azokat, melyek megfigyelésünk szerint jelentős hatással bírtak kísérleti körülményeink között a kalászfuzárium-fertőzöttség alakulásában. A növények ezen jellemzői mind genetikailag kódoltak, azonban a kalászfuzárium-fertőzésre csak akkor

fejtik ki hatásukat, ha a környezeti faktorok úgy alakulnak, hogy ezek a tulajdonságok kifejeződnek, és a vizsgált búza genotípusokban eltérő mértékben nyilvánulnak meg.

A környezet és a búza genotípusok virágzási idejének együttes hatása a fertőződésre

Az egyik gyakran felvetődő probléma a kalászfuzárium-ellenállósági vizsgálatok során az, hogy a búza genotípusok kalászolása, valamint virágzása nem azonos időpontban történik. Ennek azért van jelentősége, mivel a gomba kalászban való megtelepedésére a búza legfogékonyabb időszaka a virágzás (Atanasoff 1920). Amennyiben minden növényi anyagot azonos időpontban fertőznek, akkor a még nem virágzó, vagy esetleg már a szemtelítődési szakaszban lévő genotípusok elkerülhetik a fuzárium kalászbba jutását, és így genetikailag fogékony növények is ellenállóbbnak tűnhetnek. A vizsgálati anyag egységes fertőzésének problémája megoldott, ha a kezelés időpontja minden búza genotípusnál alkalmazkodik annak fejlődési szakaszához (Mesterházy 1983). Vizsgálatainkban az inokulációt mi is ennek megfelelően végeztük. A különböző fajták fertőzési időpontja között így azonban több hetes különbség is előfordult, ami (főként) egy szántóföldi vizsgálat során általában együtt jár a környezeti tényezők jelentős eltéréseivel is. Ez felveti azt a problémát, hogy a korai és késői fajták összehasonlításakor a környezetnek sokkal nagyobb a hatása, mint a hasonló virágzási idejű növények vizsgálatakor (Ban és Suenaga 2000).

Az inokulációs módszerek közül a kalászkainjektálást – bár sokkal munka- és időigényesebb – azért tartják kedvezőbbnek, mert a II. típusú ellenállóság stabilabb, jobban ismételhető, környezeti tényezőktől kevésbé befolyásolt tulajdonság (Bai és Shaner 1996). Szántóföldi kísérleti körülményeink között ezt a megfigyelést nem tudtuk igazolni. Sokkal valószínűbb, hogy a II. típusú kalászfuzárium-ellenállóság megbízhatósága csak kontrollált (üvegházi) körülmények között kiemelkedő (Gilbert és Tekauz 2000). Míg a kalászspermetezéses inokulációt követően a szélsőséges időjárású 2005. év eredményei nem különböztek markánsan más évektől, addig a II. típusú rezisztencia vizsgálatában a korai genotípusokon a fertőzés fokozódását, a későn virágzókon pedig éppen a mérséklődését figyeltük meg más évekhöz képest (16. táblázat). Munkájuk során Szunics és Szunics (1992) szintén a kalászkainjektálásos kísérlet alacsonyabb reprodukálhatóságáról számoltak be.

A környezet és a búza genotípusok magasságának együttes hatása a fertőződésre

Az intenzív termesztéstechnológia számára alkalmas búzafajták nemesítése során a magas, gyenge szárszilárdságú genotípusok kiszorultak a növénytermesztésből, és ennek következtében a szél és a viharok által okozott károk is jelentősen lecsökkentek. A martonvásári búzafajták és nemesítési törzsek kalászfuzárium-ellenállóságának tesztelése során megdőlést nem figyeltünk meg, így ennek a fertőződésre gyakorolt hatásával nem kellett számolnunk.

A potenciális kalászfuzárium-források keresése során azonban számos olyan genotípussal dolgoztunk, melyekre ez nem érvényes. Szántóföldi kísérleteinkben öntözőberendezést üzemeltettünk,

melynek elsődleges célja az volt, hogy a fuzárium fertőzéséhez megfelelő páratartalmat biztosítsunk. Emellett azonban a búzát is elláttuk az optimális fejlődéshez szükséges vízmennyiséggel, aminek eredményeként az állományban a növények magassága a genetikai potenciáljuk szerint alakult (Lelley és Rajháthy 1955). A hosszú szár, és ezzel összefüggően a szélnek való kitettség általános a tájfajtáknál (Bedő et al. 2001, Konvalina et al. 2010), így a japán Nobeokabozu vagy a kínai Wangshuibai fajtánál is. A régi magyar fajtákra szintén rendkívül jellemző a magas állomány (Lelley és Rajháthy 1955).

A megdőlés nem egységesen jelentkezik minden évben, és a mértéke is változó az állományban (Groth et al. 1999). Gyakran csak részlegesen érint egy sort, és a növények különböző fejlődési szakaszaiban lép fel a probléma, ezért pontosan nem lehet felmérni, hogy milyen erős hatással van a fertőzésre.

A növénymagasság összefüggését a kalászfuzáriumos fertőzéssel az teszi igazán komplikálttá, hogy éppen ellentétes irányban befolyásolhatja a fertőzés alakulását attól függően, hogy van-e megdőlés. Ha van, az növelheti a fertőzés elterjedését, hiszen a károsodott állományban a talaj közelében tovább megmarad a páras mikroklíma, ami a kalász- (Atanasoff 1920, Kükedi 2001) és szemfertőzöttség jelentős megemelkedéséhez vezethet (Groth et al 1999). Az álló magas növényekre azonban éppen az enyhébb kalászfuzáriumos fertőzés lehet jellemző. Genetikai vizsgálatokkal is igazolták, hogy a rezisztencia QTL-ek több forrás genotípusban is a magasság meghatározásában szerepet játszó *Rht*-génekkel szorosan összefüggenek (Mao et al. 2010)

A környezet és a búza genotípusok télállóságának együttes hatása a fertőzésre

A szántóföldi vizsgálatokban szinte minden évben megfigyelhető volt egyes búza genotípusok kiritkulása vagy teljes kipusztulása. Ennek oka elsősorban a kifagyás volt, mely főként a tavaszi életformájú genotípusokat érintette, kisebb mértékben azonban a nyugat-európai búzafajtákon is kifejtette hatását. Hasonló megfigyelésről számoltak be Bai et al. (2001b) is. A telet átvészelő genotípusok sem mindig tudtak azonban egységesen fejlett állományt nevelni. A gyengébb télállóságú búzafajtákon és -törzseken gyakran fokozottabban jelentek meg tavasszal vírusfertőzés tünetei: a levelek antociános elszíneződése, sárgulása, majd a teljes növény idő előtti elszáradása.

A kiritkult, legyengült állományban többször azt tapasztaltuk, hogy az egyébként (egyenletesen fejlett állományban) rendkívül jó kalászfuzárium-ellenállóságú fajták és törzsek is erőteljesen fertőződhetnek. Ez Kükedi (1972) megfigyeléseivel megegyezik, miszerint a ritka állományokban fertőződnek. Ennek lehetséges magyarázata, hogy a fagy következtében a kevésbé télálló búza már jelentős stressznek volt kitéve, és az így legyengült növénynek a betegségekkel szemben is csökkent az ellenállóképessége. A fagy és más patogének által legyengített, koraérett növények, valamint az öntözőberendezéssel biztosított magas páratartalom ideális környezetet teremtenek a

fuzárium szaporodásának. Ennek oka, hogy a szaprofita fejlődési szakaszba lépve a beteg és elhalt növényi részek tápanyagforrásként szolgálhatnak a *Fusarium* fajoknak (Schroeder és Christensen 1963). Vírusfertőzött búzában kimutatták, hogy a kalászfuzáriummal szembeni védekezési mechanizmusok, úgymint a sejtfal megvastagodása, valamint a kitinázok és a β -1,3-glükánázok termelése jelentősen csökkenhet (Liu et al. 2006).

5.2.2. Metodikai megfigyelések elemzése

5.2.2.1. A kísérletekben alkalmazott inokulációs módszerek

A búza kalászfuzárium-ellenállóságának két fő típusát – a fuzárium kalászba hatolásával és a kalászban terjedésével szembeni rezisztenciát (Schroeder és Christensen 1963) – világszerte elismerték, vizsgálatokra számos inokulációs és értékelési módszert dolgoztak ki (Szunics és Szunics 1992, Bekele et al. 1994, Engle et al. 2003). A nagy mennyiségű növényi anyag rezisztenciájának rutinszerű tesztelésére a permetezéssel inokulációt tartják jobbnak (Snijders 1990a, Miedaner et al. 2003), ennek azonban a hátránya az, hogy az értékelés során a két rezisztenciatípus nem vizsgálható egymástól függetlenül (Rudd et al. 2001). Ezért más kutatóhelyeken a kalászkainjektálásos inokulációt részesítik előnyben (Ittu et al. 1997), mellyel kizárólag a II. típusú kalászfuzárium-ellenállásgról szerezhető információ.

Nehéz eldönteni, hogy a két fő rezisztenciatípus közül melyik felelős és meghatározó inkább egy búzafajta kalászfuzárium-ellenállóságában. Snijders és Krechting (1992) szerint a komplex rezisztencia kialakításában a II. típusnak sokkal jelentősebb a szerepe. Bai és Shaner (2004) azonban ennél összetettebbnek írja le a helyzetet. Véleményük szerint azon fajták, melyeknek akár az I., akár a II. típusú ellenállása gyenge, bizonyos körülmények között egyaránt fogékonyak bizonyulhatnak. Amennyiben a fertőzést okozó spórák nagy mennyiségben vannak jelen virágzás idején, a kizárólag II. típusú ellenállással rendelkező fajták kalászában számos kalászkáján idézhetnek elő tüneteket. Ám ha a növény kizárólag a gomba behatolásával szemben védett, egy enyhe kezdeti fertőződést követően is a teljes kalászra áttérjedhet a kórokozó. Mindkettő eredményeként súlyos tünetek alakulhatnak ki az állományban, ezért a jó szintű kalászfuzárium-rezisztencia eléréséhez a búzafajtának mindkét fő ellenállási típussal kell rendelkeznie. Munkánk során a permetezéssel és kalászkainjektálásos technikát is alkalmaztuk a növényi anyag ellenállóságának tesztelésére. Az inokulációs módszerek kombinálásával részletesebben megismertük a vizsgált martonvásári búzafajták, -törzsek, és egyéb – nemesítési szempontból érdekes – genotípusok kalászfuzárium-rezisztenciáját.

A csokros permetezéssel készült kísérletnek, illetve a kalászkainjektálásos vizsgálatnak nagy előnye az volt, hogy az inokulációt ismétlésben, és mindkét *Fusarium* faj izolátumával elvégeztük. Így az

egyres búza genotípusokra vonatkozóan részletes adatsor állt rendelkezésünkre az elemzéséhez, ami az eredmények megbízhatóságát és pontosságát jelentősen növelte.

Számos ismert rezisztenciaforrás a szántóföldi ellenállóság vizsgálatára beállított csokros és állománypermetezéssel vizsgálatban egyaránt szerepelt (19. táblázat). Ez lehetővé tette, hogy a permetezéssel inokulációs technikán belül a két vizsgálati módszert is összehasonlítsuk. A kalászfuzárium-ellenállóság felmérésére mindkettő kiválóan alkalmasnak bizonyult, a búza genotípusok közötti különbség jól kifejeződött. A csokros módszer alkalmazása során az inokulációhoz kizárólag virágzásban lévő kalászokat kötöttünk össze, így az értékelés és aratás során nem keveredhettek a felvételezett anyagba olyan sarjkalászok, melyek elkerülték a fertőzést. A kiválogatott kalászok egységes virágzásának köszönhetően az inokulációt sem volt szükséges kettőnél több alkalommal ismételni. Nagy hátránya azonban e módszernek, hogy rendkívül munka- és időigényes, ráadásul a kórokozónyomás olyan nagy volt, hogy a jó ellenállóságúként leírt fajták és törzsek is jelentősen fertőződtek. A túl erős fertőződés eredményeként az ellenállóságbeli különbségek összemosódhatnak (Gilbert és Tekauz 2000), miközben alacsonyabb kórokozónyomás mellett a mérsékelt ellenállással rendelkező genotípusok is elkülöníthetők.

A rezisztenciaforrások keresése során nagy mennyiségű búza genotípus tesztelése szükséges, miközben az idő, a hely és a munkaerő gyakran csak korlátozottan áll rendelkezésre. A fajták és törzsek kalászfuzárium-ellenállóságának tömeges vizsgálatára ezért sok helyen bevett gyakorlat, hogy a genotípusokat ismétlés nélküli kísérletben, egyetlen *Fusarium* faj egy agresszív törzsével inokulálják mesterségesen fertőzött tenyészkertben (Snijders 2004, Zhang et al. 2008). Ehhez hasonló körülmények között végeztük a martonvásári tenyészkertben a keresztezési partnerként alkalmazható kalászfuzárium-ellenálló genotípusok keresését, és a rezisztencia genetikai hátterének vizsgálatára létrehozott térképezési populáció törzseit is így kezeltük. A módszer rendkívül alkalmasnak bizonyult a több száz genotípus kalászfuzárium-ellenállóságának gyors felmérésére, azonban kevésbé volt megbízható.

Az NM-utódtörzseket 2005-ben egysoros vetésben is teszteltük. Ez egy metodikai kísérlet volt, mellyel tisztázni kívántuk, hogy a vizsgált genotípusok kalászfuzárium-fertőződését így is meg tudjuk-e határozni. A parcellák sűrűbb elhelyezése lehetővé teszi, hogy egységnyi méretű kísérleti területen növeljük a vizsgálható anyagok vagy azok ismétléseinek számát. A kalászfertőzöttség értékelése kivitelezhető volt az egysoros parcellákban, azonban a szomszédos sorok kalászáinak keveredése rendkívüli módon nehezítette, lassította a felvételezést. A kétsoros parcellákban sokkal gyorsabbnak bizonyult, hogy az adott genotípus kalászáinak „tömegét” értékelhettük. Így annak ellenére, hogy genetikai vizsgálatok fenotípusos eredményeinek meghatározására egyes kutatásokban (Yang et al. 2005, Chen et al. 2006, Bonin és Kolb 2009) használták ezt az elrendezést, a martonvásári kalászfuzárium kísérletekben a továbbiakban nem alkalmaztuk.

A jövőben megfontolandó a szántóföldi (I.+II.) kalászfuzárium-rezisztencia vizsgálatára egy olyan kísérleti elrendezés alkalmazása, mely a dolgozatban ismertetett permetezési inokulációs módszerek előnyös tulajdonságait ötvözi: különböző *Fusarium* fajok izolátumai, ismétlés, gyorsaság, alacsonyabb kórokozónyomás. Megoldást biztosíthat erre, ha az inokulációt kizárólag kétsoros parcellákban állománypermetezési módszerrel végezzük. Az eddigi csokros kísérlet egységnyi területén így egy-egy genotípust három ismétlésben, véletlen blokk elrendezésben tesztelhetünk. A két méter hosszú parcellákban két *Fusarium* izolátum alkalmazása is kivitelezhető, azonban a kezeletlen kontroll parcellarész rovására, így ebben az esetben a relatív termésmennyiség meghatározása nem végezhető el.

5.2.2.2. A kalászfuzárium-fertőzöttség felmérésére vizsgált jellemzők

A permetezve inokulált szántóföldi kísérletek értékeléséhez öt tulajdonságot (fertőzöttségi és termésveszteségi jellemzőket) választottunk ki, melyek alkalmasak a kalászfuzárium-fertőzöttség felmérésére (Szunics és Szunics 1981, Mesterházy 1995, Buerstmayr et al. 1999b). Közülük a kalászfertőzöttséget az élő növényen, míg a többit a már beérett és learatott termésen határoztuk meg. A vizsgált tulajdonságok közül a termés tömegében bekövetkezett veszteség mérésére szolgáló adatsorok voltak legszorosabb összefüggésben, majd általában az e tulajdonságok és a szemfertőzöttség közötti korreláció következett. A kalászfertőzöttség és a szemtermés paramétereinek kapcsolatát általában kisebb korrelációs koefficiensek jellemezték, azonban az összefüggésük így is minden elemzésben statisztikailag igazolható volt. A felvételezett tulajdonságok közötti összefüggések vizsgálata során hasonló eredményt kaptak Mesterházy et al. (1999) a kalász-, a szemfertőzöttség és a termés mennyiségének elemzésével, valamint Lemmens et al. (1993), akik a kalászfertőzöttséget a relatív kalásztömeggel, terméssel, szemszámmal és ezerszemtömeggel vetették össze.

A fertőzöttségi és termésveszteségi adatsorok korrelációanalízisének eredménye nem meglepő. A learatott termés feldolgozása során ugyanabban a mintában felvételeztük a szemfertőzöttséget, amelynek tömeg- és térfogatoméréseit is végeztük, így várható volt, hogy ezek adatsorai jól korrelálnak egymással. A szemfertőzöttség és a kalászonkénti szemtömeg kissé alacsonyabb összefüggése azzal magyarázható, hogy utóbbira a szemfertőződésen kívül hatással lehetett a learatott kalászok mérete is. A térfogat- és ezerszemtömeg kalászmérettől független, elsősorban a szemek nagysága és állapota befolyásolja. Mindkét tulajdonság változása az erősebben fertőzött búzaszemekben figyelhető meg leginkább (Dill-Macky 2003).

A régi magyar fajták és az NM-utód törzsek kísérleteiben az összefüggések a vizsgált tulajdonságok között általában kevésbé voltak szorosak, mint a csokros vizsgálatban. Ebből azonban nem vonható le az a következtetés, hogy a termés vizsgálatával újabb fontos információk gyűjthetők a fuzárium okozta károkról. A lazább korreláció elsősorban annak következménye, hogy e kísérletek

kivitelezése (főként a régi magyar fajták törzseinek vizsgálata) során több olyan hibaforrás is volt, melynek hatását az adatainkra nem tudtuk kiküszöbölni.

Az eredményekből arra következtettünk, hogy bár a learatott termés részletes értékelésével árnyaltabb képet kaphatunk a búza genotípusok ellenállóságáról, nagy mintaszám esetén a szemfertőzöttség vizsgálatával is jól felmérhető a fajták és törzsek rezisztenciája. Ezt a megfigyelést szintén alátámasztotta a relatív termésmennyiségi adatok felhasználása a genetikai analízisben (27. táblázat). Ezen tulajdonságok adatait használva nem tudtunk olyan jelentős QTL-hatást kimutatni, melyet a kalász- és szemfertőzöttségi adatsorokkal ne azonosítottunk volna. Hasonló következtetésre jutottak Buerstmayr et al. (2003), akik a kalászfertőzöttség értékelésén kívül a relatív kalásztömeget használva igyekeztek feltárni a rezisztencia genetikai hátterét.

A világszerte végzett kalászfuzárium-rezisztencia vizsgálatok jelentős részénél a károk felvételezése kizárólag a szántóföldi adatokra korlátozódik. Ennek oka, hogy a búza genetikai rezisztenciájának felméréséhez leginkább a kalászfertőződés felvételezése megfelelő, amikor a növény még a betegséggel szemben aktív védekezésre képes. Vizsgálatainkban a különböző évek közötti összefüggés ennek megfelelően a kalászfertőzöttségi értékek között volt a legszorosabb (7. táblázat).

Mesterházy et al. (2005) szerint azonban mindenféleképpen javasolt a tesztekben a termés vizsgálata is valamilyen módon. Egyrészt azért, mert nem az éretlen kalászok, hanem a búzaszemek szolgálnak táplálékkul számunkra, így ezek fertőzöttsége van közvetlen hatással élelmiszereink biztonságosságára. Másrészt a DON-szennyezettség is főként a szemfertőzöttséggel függ össze (Paul et al. 2005), ezen belül is elsősorban a szemmel láthatóan beteg, nem pedig a kitenyésztés során fuzáriumfertőzöttnek bizonyuló szemek arányával (Polišenská és Tvarůžek 2007). A szemfertőzöttségi és termésveszteségi adatok a kalászfertőzöttségnél kevésbé ismételhetőnek bizonyultak kísérletünkben, a korrelációs koefficiensek kevésbé voltak szorosak a különböző évekből származó adatsorok közötti kapcsolatok elemzése során. A kalászfertőzöttségi értékeknek a szemfertőzöttségtől és a termésveszteség egyéb komponenseitől való különbözőségének számos oka lehetséges, melyeket az alábbiakban ismertettünk.

1. A beérett növényállományt érő csapadék hatalmas kárt okozhat, hiszen ekkor a már elhalt növényi szöveten olyan fuzáriumfajok is felszaporodhatnak, melyek főként szaprofitonként vannak jelen a búzatáblán (Hornok et al. 2005). A mesterségesen fertőzött kísérletben a késői esőzéseknek talán még ennél is nagyobb szerepük van, hiszen itt az inokulum mennyiségét már virágzás idején külsőleg biztosítjuk. Ráadásul olyan kórokozó fajokkal dolgozunk, melyek a növények megbetegítésében aktívan részt vesznek, és aratás idejére a kalászok jelentős részét kolonizálják, így az érés során a fertőzőanyag mennyisége folyamatosan magas szinten marad. A beérett állományt érő csapadék így ideális feltételeket teremt mind a búza kórokozói, mind pedig az érett, vagy elhalt növényi szöveteken megtelepülő gombafajoknak. A növény ellenállósága ebben a fejlettségi álla-

potban már nem nyújt aktív védelmet a fuzárium elterjedésével szemben, és ez a szemfertőzöttség jelentős növekedéséhez is vezethet. Mesterházy et al. (2005) azonos kalászfertőzöttség mellett nagy eltéréstől számoltak be a búzafajták szemfertőzöttsége között, aminek fő okaként a szántóföldi értékelések befejezése után kialakuló esetleges fertőződést említették.

2. A kalász- és szemfertőződés különbségének lehetséges oka az is, hogy a búza genotípusok érési folyamata nem azonos sebességű. Arthur már 1891-ben beszámolt arról, hogy a korábbi érési idejű fajták kevésbé fertőződtek (idézi Parry et al. 1995). A fertőzés értékelésénél szükséges, hogy a lehetőség szerinti legegységesebb értékelési módszert válasszuk, ezért minden anyagot az első permetezését követő 26. napon felvételezünk. Egyes fajták (főként a tavaszi rezisztenciaforrások) ekkor már az érés előrehaladott szakaszában vannak, ezek kalászában a gomba terjedése gátolt, csak a páradús környezet segítheti elő a további fertőződést. A később érő genotípusok kalászaiban azonban ekkor még teljesen zöldek lehetnek, és ezekben a fuzáriumnak hosszabb idő áll rendelkezésre a kalászok és a búzaszemek kolonizációjára, melyek következményét csak a termésben felvételezzük.

3. Az eltérések növeléséhez a környezeti, morfológiai és egyéb kórokozókkal szembeni rezisztenciával összefüggő tényezők (5. 2. 1. fejezet) is hozzájárulhatnak azáltal, hogy jelentős akadályt jelentenek a kalászfertőzöttség bonitálása során és/vagy befolyásolják a beérett termés aratását. A tavaszi búzák kiritkulása és gyakori vírusfertőzöttsége a kalászon megfigyelhető tünetek értékelésekor a legtöbb alkalommal korrigálható volt azzal, hogy kizárólag a jól fejlett növények nagyobb kalászaiban előforduló tüneteket vettük számításba. A beérett ritka állományokban azonban már nem mindig lehet megkülönböztetni a legyengült növényeket az egészségesektől, így az aratás során előfordulhatott, hogy a begyűjtött kalászok közé ezek nagyobb kalászaiban is bekerültek. A magas állományokban a megdőlés járulhat hozzá a fokozottabb szemfertőzöttséghez (Atanasoff 1920).

A betegség kialakulásában azonban nem csak olyan körülmények játszhatnak szerepet, melyek hatására a szemfertőzöttség növekszik a kalászon megjelenő tünetekhez képest. Nagy kalászfertőzöttségű parcellák mintáiban a fuzáriummal fertőzött szemek aránya viszonylag kicsi is lehet.

4. A búza kalászfuzáriózisának egyik jellemző tünete, hogy a kalászsorsóban a gomba elzárja a tápanyag és víz ellátásának útvonalát (Atanasoff 1920), ennek eredményeként a kalászcsőcs kivilágosodik és elpusztul. Ezt kalászfertőzöttségként értékeljük a szántóföldi felvételezés során, azonban a szemeket nem érinti közvetlenül a fertőzés. Megfigyeléseink szerint ez jelentősen hozzájárulhat ahhoz, hogy az Arina fajtában erősebb kalásztünetek mellett csak mérsékelt szemfertőződést azonosítottak (Mesterházy et al. 1999). A fajta ugyanis II. típusú rezisztencia kísérletünkben érzékenynek bizonyult a kalászcsőcs elhalására, azonban kalászaiban a fertőzési pontból a kalászsorsóban a szár irányába csak korlátozott volt a fuzárium terjedése.

5. Azokban a kísérletekben, melyekben az állományt a főkalászok virágzása idején egyetlen alkalommal permetezik (Békési és Jakabné 1996), majd éréskor a teljes termést learatják, számolni

kell azzal, hogy a begyűjtött mintákba olyan sarjkalászok is kerülnek, melyeket virágzásuk idején nem ért inokulum (Mesterházy 1995). Így a kalászfuzárium-fertőzésre legfogékonyabb szakaszukban elkerülhetik a betegség kialakulását, és ennek következtében a learatott mintában jelentősen csökkentik az átlagos szemfertőzöttséget. Kísérleteinkben többszörös inokulációval és aratáskori szelekcióval minimalizáltuk annak a lehetőségét, hogy a termésmintákba kezeletlen sarjkalászból származó szemek kerüljenek.

6. A kisebb szemfertőződés magyarázható azzal is, hogy egy búza genotípusban a szemfertőződéssel szembeni rezisztenciatípus is szerepet játszik a kalászfuzárium-ellenállóság meghatározásában (Mesterházy 1995). Az NM-populáció vizsgálata során olyan QTL-t azonosítottunk a 4B kromoszómán, mely a kalászfertőzöttséget nem befolyásolta, ugyanakkor a termés vizsgálata során meghatározott tulajdonságok alapján összefüggött az ellenállósággal.

5.2.2.3. A kísérletekben használt *Fusarium* izolátumok

A vizsgálataink során két kísérletben, a csokros permetezéssel és a kalászkainjektálásos módszernél, két *Fusarium* faj egy-egy izolátumával fertőztünk. Ez lehetőséget biztosított arra is, hogy megvizsgáljuk a búza genotípusok és az izolátumok kapcsolatát. A varianciaanalízis eredmények alapján mindkét inokulációs módszernél megállapítottuk, hogy külön vizsgálva a tényezőket a búza genotípusok és a *Fusarium* izolátumok is szignifikánsan különböztek egymástól, de kölcsönhatásuk nem volt jelentős. Ez kísérleti körülményeink között is megerősítette azt a széles körben elfogadott elméletet, mely szerint a búza kalászfuzárium-rezisztenciája horizontális természetű (van Eeuwijk et al. 1995), a fajták sorrendje a *F. graminearum* és *F. culmorum* fajokkal történő inokuláció hatására számottevően nem változik. Az eredmények alapján arra a következtetésre jutottak, hogy a kalászfuzárium-vizsgálatokban elég egy fuzáriumfaj egyetlen agresszív törzsét használni az ellenállóság felmérésére. Mesterházy (1984a) azonban fontosnak tartja a rezisztenciatesztekben több, különböző agresszivitású törzs alkalmazását. Így a búza genotípusok ellenállósága pontosabban felmérhető, és elkerülhető, hogy a növények ellenállósága összemosódjon egyetlen – túlságosan erős vagy éppen túl gyenge fertőzőképességű – törzs használatával. Az izolátumok agresszivitásán kívül a fertőzés erősségét jelentősen befolyásolhatják az előzőleg már ismertetett környezeti tényezők is, ezért a jövőben mindenképpen előnyösebb volna minden kísérletben mindkét, eltérő hőmérsékleti optimummal rendelkező *Fusarium* faj izolátumaival fertőzést végezni.

5.3. A kalászfuzárium-ellenállóság és genetikája a Ning 8331/Martonvásári 17 populációban

5.3.1. Fenotípusos vizsgálatok

A Ning 8331 törzset kiváló II. típusú kalászfuzárium-ellenállóságúnak írták le, a Sumai 3 fajtahoz hasonlóan (Yang et al. 2003). Ezt kísérleteinkben megerősíteni nem tudtuk, három év szántóföldi kalászkainjektálást követő fertőzöttsége alapján (16. táblázat) a kínai törzset a kalászfuzáriummal szemben mérsékelten ellenálló anyagok közé soroltuk. Üvegházi vizsgálataink során átlagosan ennél enyhébb fertőzést értünk el (23. táblázat), azonban a Ning 8331 törzs növényeinek kisebb részében a gomba képes volt a kalászsorsón keresztül továbbterjedni, és ezeket a kalászokat szinte teljesen kolonizálta. Bai és Shaner (1996) is hasonló megfigyelésekről számoltak be, a Ning 8331-et mérsékelt II. típusú ellenállóságú törzsként írták le.

A másik szülői genotípus, a Martonvásári 17 fajta fertőződése sem bizonyult az üvegházi kalászkainjektálást követően sokkal erősebbnek (mindhárom évben MR volt), és ennek következtében az utódtörzsek között szintén viszonylag kicsi volt a fogékonyak aránya (23. táblázat). Az üvegházi kísérlet eredményeinek ismertetése során éppen nagy számuk miatt nem soroltuk fel tételesen azokat a törzseket, melyek az átlagos fertőződésük alapján a rezisztens kategóriába kerültek a Xu-Fang skála szerint. Azon törzsek között, melyek ellenállósága a szántóföldi vizsgálat során kiemelkedőnek bizonyult (20. táblázat), mindössze kettő olyat azonosítottunk (NM181 és NM100), melyek II. típusú ellenállóságuk alapján nem a legjobb ellenállóságú (R) törzsek közé kerültek.

A szántóföldi rezisztencia vizsgálatának eredménye alapján is hasonló következtetést vonhatunk le. A szülői genotípusok között megfigyelhető volt a különbség, hiszen minden tulajdonság vizsgálatában az évek átlagában a Ning 8331 ellenállóbbnak bizonyult a Martonvásári 17 fajtánál. Az eltérés azonban mérsékelt volt, mint amire számítottunk, és amit más térképező populációkban leírtak (Buerstmayr et al. 2003, Szabó-Hevér et al. 2012). Az utódtörzsekben transzgresszív szegregációt figyeltünk meg, egy részük éveken át mindkét szülői genotípusnál jóval ellenállóbbnak bizonyult, de azoknál sokkal fogékonyabbakat is azonosítottunk. E megfigyelésünk nem egyedülálló, ugyanezt a jelenséget számos kalászfuzárium-rezisztencia térképezésre létrehozott populációban leírták (Anderson et al. 2001, Srinivasachary et al. 2008, Li et al. 2010). A világ legjobb rezisztenciaforrásának tartott Sumai 3 búzafajta is két kalászfuzáriummal szemben mérsékelten fogékony búzafajta (Funo és Taiwanmai) keresztezéséből származik (Liu és Wang 1991).

A kalászfuzárium-ellenállósági vizsgálatok eredményeit nem csak a QTL-térképezés során tudtuk felhasználni. Az NM-törzsek közül azokat, melyek több éven keresztül mérsékelten fertőződtek, ugyanakkor a szántóföldi vizsgálatok során fenotípusuk is a hazai búzafajtákéhoz hasonló volt, forrás genotípusként felhasználtuk a búzanemesítési programban.

5.3.2. Kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek térképezése

5.3.2.1. Nagy hatású kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek a Ning 8331 törzsből

QTL a 3B kromoszóma rövid karján

A kalászfuzárium-rezisztencia QTL-térképezésére általunk kiválasztott növényi anyag egyik szülői genotípusa a Ning 8331 törzs volt, mely a rendkívüli ellenállósággal bíró Sumai 3 fajta leszármazottja. Ezért utódpopulációja vizsgálatában, a mikroszatellit markerek kiválasztása során külön figyelmet fordítottunk azoknak a kromoszómaszakaszoknak a tanulmányozására, melyeken már számos esetben leírtak nagyobb hatású kalászfuzárium-ellenállóság QTL-eket a Sumai 3 fajtában és utódtörzseiben. Várakozásainknak megfelelően nagy hatású QTL-t mutattunk ki a 3B kromoszóma rövid karján. Az azonosított kalászfuzárium-ellenállóság QTL kromoszómális helyzete megegyezik az *Fhb1* QTL-ével (Cuthbert et al. 2006), melynek lokuszát már korábban is az *Xgwm533* és *Xgwm493* markerek által határolt szakaszra térképezték (Anderson et al. 2001, Buerstmayr et al. 2002 és 2003). A QTL a szántóföldi és az üvegházi (II. típusú) rezisztenciavizsgálatokban egyaránt egyike volt a legjelentősebbeknek. Az *Fhb1*-et az egyik legjobban ismételtető QTL-ként jellemzik (Buerstmayr et al. 2009), hatása azonban kísérleteinkben nem minden vizsgált tulajdonság esetén nyilvánult meg az évek során stabilan.

A szántóföldi (kombinált I. és II. típusú) kalászfuzárium-rezisztencia vizsgálatában minden évben igazoltuk az *Fhb1* hatását. A kalászfertőzöttség értékek és a QTL kapcsolata statisztikailag nem volt igazolható a 2005. évi kísérletekben, és azok átlagában sem mutattuk ki ellenállóságot növelő hatását az utódtörzsekben. Ugyanebben az évben a szemtermés értékelésével azonban hatása már szignifikánsnak bizonyult. A kisebb szemfertőzöttség kialakulásához valamennyi kísérletben jelentősen hozzájárult. Hatását nagyon jól ki lehetett mutatni a szemfertőzöttséggel összefüggő tulajdonságok vizsgálatával is, sőt több esetben annál magasabb LOD- és R^2 -értékeket kaptunk. A 2005. évi kétsoros kísérletben mért termésvesztéssel szembeni ellenállóságnál számítottuk a legnagyobb LOD-értékeket, a QTL a fenotípusos variáció 15,0%-át magyarázta a relatív kalásonkénti szemtömeg, 13,5%-át a relatív térfogattömeg és 19,8%-át a relatív ezerszemtömeg vizsgálata során. A termésvesztés mennyiségi mérésére szolgáló tulajdonságokat a kalászfuzárium-rezisztencia genetikai hátterének vizsgálatakor jellemzően nem szokták felvételezni, ettől csak ritkán térnek el. Buerstmayr et al. (2003) a 3BS kromoszómakaron elhelyezkedő QTL hatását a relatív kalástartalom meghatározásával nagyobb mértékben mutatták ki, mint a kalászfertőzöttség felmérésével.

A kalászkainjektálásos üvegházi kísérletben az *Fhb1* elsődleges hatását feltételeztük, hiszen elsősorban a II. típusú ellenállóság meghatározásában írták le jelentőségét (Buerstmayr et al. 2003). Ezt a három kísérleti évből csak 2005-ben sikerült igazolni ($R^2=14,0\%$). Ekkor, és az évek átlagában ($R^2=14,2\%$) a kalászfertőzöttség kialakításában nagyobb szerepét tudtuk kimutatni, mint a szán-

tóföldi rezisztencia vizsgálatában. A 2006. évben csak a második legjelentősebb hatású rezisztenciafaktor volt ($R^2=8,6\%$), míg 2004-ben a QTL-elemzés nem tárt fel kapcsolatot a kapcsoltsági csoport és az ellenállóság között. A három év kísérleteinek átlagában a Ning 8331 törzs 3B kromoszómájának rövid karján azonosított lokusz mindössze a második legjelentősebb II. típusú kalászfuzárium-rezisztenciafaktornak bizonyult.

QTL a 2D kromoszóma hosszú karján

A 2D kromoszóma szerepét a kalászfuzárium-rezisztencia kialakításában már a Sumai 3 fajta korai vizsgálataiban is kimutatták. A cikkekben azonban éppen arról számoltak be a szerzők, hogy a kromoszóma rövid karján lévő lokusz a fajta fogékonyságát növeli (Yu 1982, Handa et al. 2008, Basnet et al. 2012). A Ning 8331 törzsben ilyen jellegű kapcsolatot nem mutattunk ki a 2D kromoszóma és a kalász fertőződése között egyik inokulációs technikával sem. Kizárni sem tudjuk azonban a fogékonyság növelésének lehetőségét, mert a kromoszómakarhoz kapcsoltsági csoportot nem sikerült létrehoznunk, mindössze egyetlen, Röder et al. (1998) közleménye alapján a 2DS-hez kapcsolódó SSR-primerre vonatkozóan voltak adataink.

Jelentős kalászfuzárium-rezisztencia QTL-t azonosítottunk azonban a Ning 8331 törzs 2D kromoszóma hosszú karjának proximális részén, a centroméra közelében. A lokuszt a kapcsoltsági csoport *Xgwm539* markeréhez térképeztük legközelebb. Hatását kizárólag a II. típusú rezisztenciában tudtuk kimutatni, ebben azonban annyira meghatározó volt, hogy az *Fhb1* csak egyetlen évben bizonyult nála jelentősebbnek. Az NM-populáció valamennyi kalászfuzárium-rezisztencia QTL-je közül a 2DL kromoszómakaron azonosított volt a legnagyobb hatású, az évek átlagában a fenotípusos variáció 22,0%-át magyarázta.

A 2DL kromoszómakar szerepét a búza kalászfuzárium-ellenállóságának kialakításában már többször leírták, jelentőségét azonban általában kisebbnek találták más QTL-ekhez képest. Somers et al. (2003) számoltak be először a 2DL kromoszóma kalászfuzárium-rezisztencia QTL-jéről (GrainGenes: *Qfhs.crc-2D*), eredményeinkkel megegyezően kizárólag a II. típusú rezisztenciában mutatták ki a szerepét a Wuhan 1 fajtából, azonban csak a vizsgálataik egyetlen évében ($R^2=9\%$). A CJ 9306 búzatörzsben, melynek ugyanúgy tisztázatlanok a szülői genotípusai, mint a Wuhan 1-nek, a QTL nagyobb hatásáról számoltak be a kalászkainjektációs inokuláció során (Jiang et al. 2007). Nem minden évben tudták kimutatni a jelentőségét, de ugyanúgy a vizsgálataik egyikében az *Fhb1*-nél nagyobb szerepe volt ($R^2=28,4\%$) a rezisztencia kialakításában, azonban az évek átlagában alatta maradt annak. A 3BS kromoszómakar mellett szintén a 2D kromoszóma centromérához közeli szakaszán kimutatott QTL-t ismertetik Mardi et al. (2005), ők azonban kizárólag a szántóföldi ellenállóságot vizsgálták a kínai Wangshuibai tájfajtában.

A II. típusú kalászfuzárium-rezisztencia elemzésével a 2DL kromoszómakar legjelentősebb szerepét a CASS94 (Mayoor//TKSN1081/*Ae. tauschii*) búzatörzsből írták le (Lewis et al. 2004). A fertőzés terjedési folyamata során mindvégig kimutatták a QTL hatását, a legmagasabb R^2 -értékeket (60%) az injektálást követő 10. napi kalászfertőzöttség elemzésével kapták, ami a 21. napra 29%-ra csökkent, de még így is jelentős maradt. Más QTL-ek ennél jóval kisebb hatásúnak bizonyultak.

A Sumai 3 fajta vagy a keresztezéseiből származó törzsek kalászfuzárium-ellenállóságának QTL-térképezésében általában nem figyelték meg a 2D kromoszóma centromérához közeli lokusz hatását. A ritka kivételek közé tartozik a DH181 ($R^2=12,8\%$ a kísérletek átlagában; Yang et al. 2005) és a Line 685 törzs ($R^2=7\%$ egyetlen évben; Lu et al. 2011), melyekben a II. típusú ellenállóság kialakításában a második legfontosabb QTL-ként írták le. Yang et al. (2005) a permetezve inokulált kísérletük egyik évében ($R^2=8,5\%$) és a két év átlagában is ($R^2=11,1\%$) azonosították a kalászfertőzöttséggel szembeni rezisztencia kapcsoltságát az *Xgwm539* markerrel. A Sumai 3 fajtában a 2DL kromoszómakaron elhelyezkedő QTL a kalászfertőzöttséggel szembeni ellenállóságot mindössze Suzuki et al. (2012) természetes fertőződésű kísérletének egyetlen évében befolyásolta ($R^2=9\%$).

Bár a Ning 7840 törzs (mely ugyancsak Sumai 3 eredetű) térképező populációjában nem azonosították a *Qfhs.crc-2D* lokuszt (Zhou et al. 2002), marker alapú szelekció során Kang et al. (2011) a 3BS és 5AS kromoszómakarak QTL-jei mellett – nem publikált eredményekre hivatkozva – a 2DL kromoszómakar lokuszát is figyelemmel kísérték a Ning-törzs utódnövényeiben. Eredményeikkel igazolták a QTL kiemelkedő szerepét a kalászfuzárium-rezisztencia kialakításában. Jó ellenállóságot tudtak kimutatni az utódnövényekben, ha azok a 3BS és 2DL kromoszómák QTL-jeit egyaránt hordozták, míg együttes hatásukhoz képest az 5AS kromoszómakar már nem fokozta jelentősen a rezisztenciát.

Annak ellenére, hogy a *Qfhs.crc-2D* lokusz kalászfuzárium-ellenállóságban játszott szerepét már többször leírták különböző búzafajtákban és -törzsekben, az eredményeink mégis jelentősek. Jelen dolgozat az első közlemény, melyben QTL-térképezés során egy dokumentáltan Sumai 3 fajtától származó törzsből mutattuk ki a lokuszt, mint nagy hatású QTL kapcsoltságát a kalászfuzárium-rezisztenciával.

5.3.2.2. További, kisebb hatású kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek

A szántóföldi kalászfuzárium-ellenállósági vizsgálatokkal egy további lokuszt azonosítottunk a Ning 8331 törzs 4B kromoszómáján, mely több terméskomponens elemzésével is kimutatható volt. Hatása a 2005. év mindkét kísérletében, de főként az egysoros vetésben fejeződött ki, a szemfertőzöttséggel szembeni rezisztencia fenotípusos variációjának 13,5%-át magyarázta, a relatív térfogattömeg meghatározásával pedig még ennél is nagyobb értéket ($R^2=14,3\%$) számítottunk. Az

évek átlagadatainak elemzése során az NM-populációban a 3BS kromoszómakaron elhelyezkedő mellett a 4B-n található határoztuk meg a szántóföldi rezisztencia vizsgálatában a leghatékonyabb QTL-nek. A lokusz szignifikáns hatását azonban egyetlen évben és kísérletben sem lehetett kimutatni a kalászfertőzöttségi értékekre. Eredményeinkből arra következtettünk, hogy a kromoszómaszakasz elsősorban a szemfertőzöttséggel szembeni rezisztenciáért felelős QTL-t tartalmazhat, ellentétben a 3BS kromoszómarégióval, melynek QTL-je a kalász- és szemfertőzöttségi értékek elemzésével egyaránt kimutatható volt. Hasonló eredményekről számoltak be egy olyan térképező populációban is, melyet elsősorban a szemfertőzöttséggel szembeni rezisztencia tanulmányozására hoztak létre őszi búzák keresztezéséből (Bonin és Kolb 2009). A 4B kromoszóma centromérához közeli szakaszán azonosítottak szántóföldi kalászfuzárium-rezisztencia QTL-t a Wuhan 1 (Somers et al. 2003) és a Wangshuibai (Lin et al. 2006) fajtákban is. A Ning 8331 törzsben a 4B kromoszómán kimutatott lokusz helyzete nagy hasonlóságot mutatott a Wangshuibai *Fhb4* (Xue et al. 2010) rezisztencia QTL-jével, melyet a hosszú kar proximális szakaszára térképeztek. Vizsgálatainkban a QTL az *Xgwm107.2* markerhez volt legközelebb a kapcsoltsági csoportban. A Wuhan 1 fajta 4B QTL-jének rezisztenciában játszott szerepét MAS-vizsgálatban tanulmányozták (McCartney et al. 2007). Az eredmények alapján a hatékonysága jobbnak bizonyult az utódnövényekben, mint a Sumai 3 *Fhb1* QTL-é.

A 4B kromoszómán azonosított QTL – az *Rht*-gén kromoszómális helyzetének ismeretében – felvetette annak a lehetőségét, hogy a kalászfuzárium-ellenállóság a Ning 8331 törzsben a növény magasságával állhat összefüggésben. Hasonló kapcsolatot már számos cikkben leírtak. Az Arina fajtában a kalászfuzáriummal szembeni rezisztencia és az *Rht-D1* gén szoros kapcsolatáról számoltak be. Draeger et al. (2007) szerint nem a fenotípusos magasság az oka ennek az összefüggésnek, hanem úgy vélik, hogy a tulajdonságok kialakításáért felelős kromoszómaszakaszok vagy nagyon közel helyezkednek el egymáshoz, vagy egyetlen gén pleiotróp hatásáról van szó. Az NM-populációban mindössze egyetlen évben felvételeztük a törzsek magasságát, ezért a térképezés során nem vettük figyelembe ezt az adatsort, azonban a QTL-analízis eredménye alapján megvizsgáltuk a magasság összefüggését a kapcsoltsági csoportokkal. A növények magasságának meghatározásában a 4B kromoszómát találtuk a legjelentősebbnek ($R^2=32,8\%$), a növénymagasság QTL-hez a legközelebbi marker szintén az *Xgwm107.2* volt. Azon törzsek, melyek allélmintázata a Ning 8331-ével megegyezett, magasabbak voltak. Draeger et al. (2007) azért vetették el annak a lehetőségét, hogy a fenotípus befolyásolhatja az ellenállósági eredményeket, mert más rezisztencia QTL-ek és növénymagasságot meghatározó kromoszómaszakaszok között nem mutattak ki kapcsolatot. Térképező populációnkban azonban a növénymagasság meghatározásában szerepet játszott egy további szakasz, az 5A kromoszóma hosszú karján ($R^2=7,1\%$), melyen kis hatású kalászfertőződéssel szembeni rezisztencia QTL-t azonosítottunk az évek átlagában a Martonvásári 17 fajtában. Ezért nem zárhat-

juk ki azt a lehetőséget sem, hogy a növény magassága közvetlen hatással lehet a kalász fertőződésére, bár jelentősége kisebb, mint a nagyhatású QTL-eknek, melyek a magasságtól függetlennek bizonyultak. A növénymagasság és kalászfuzárium-ellenállóság kapcsolatának részletes elemzéséhez további fenotípusos adatsorok szükségesek.

A mikroszatellit primerek kiválasztásakor a 3B kromoszómán kívül további szakaszok markekkal való fedettségére is kiemelt figyelemet fordítottunk, melyeken korábbi munkákban kalászfuzárium-rezisztencia QTL-t írtak le. Az 5A kromoszóma rövid karján található QTL-t (*Fhb5*, Xue et al. 2011) elsősorban az I. típusú ellenállósággal hozták összefüggésbe (Buerstmayr et al. 2003, Lin et al. 2006, Chen et al. 2006). Szántóföldi permetezéssel inokuláció során a NM-populációban nem mutattuk ki a QTL hatását, az üvegházi II. típusú rezisztenciavizsgálatok egyik évében és a három év átlagában azonban szignifikáns volt.

A Sumai 3 fajtában (Anderson et al. 2001) és egyes utódtörzseiben (Häberle et al. 2009) jelentős a kalászfuzárium-rezisztencia meghatározásában a 6B kromoszóma rövid karján azonosított QTL is (*Fhb2*, Cuthbert et al. 2007). A 6B kromoszómához kialakított kapcsoltsági csoporttal szinte teljes fedettséget sikerült elérnünk (M4. melléklet), ennek ellenére semmilyen összefüggést nem mutattunk ki a QTL-elemzéssel a kromoszóma és az ellenállóság között. Az eredmény azért is meglepő, mert a rezisztenciaforrások genetikai diverzitásának vizsgálata során megállapították (Yang et al. 2006), hogy a Sumai 3 és a Ning 8331 allélmintázata az *Fhb1* és *Fhb2* QTL közelében található SSR-markerek esetében megegyezik, ami valószínűsíti, hogy az adott kromoszómaszakasz a rezisztens szülőtől származik. Az eredmények különbözőségének több magyarázata lehet. A Ning 8331 törzs többi szülői genotípusáról nincsen információnk az allélokra vonatkozóan, lehetséges, hogy a 6BS kromoszómaszakaszt más, Sumai 3 fajttal egyező allélméretű szülőtől örökölte. Előfordulhat az is, hogy a Martonvásári 17 fajtában ugyanitt található egy rezisztencia QTL, hiszen fertőzöttsége alapján csak mérsékelten fogékonyak bizonyult. Amennyiben mindkét szülői genotípusban azonos rezisztenciagén van jelen, az utódtörzsekben hatásuk kifejeződik, azonban nem okoz különbséget a törzsek között, ezért a QTL-térképezéssel nem kimutatható. Ennek kizárása további vizsgálatokat igényelne. A rezisztenciaforrások heterogenitásának ismeretében (Liu és Anderson 2003) annak lehetőségét sem vethetjük el, hogy a különböző kutatóhelyeken alkalmazott és vizsgált Ning 8331 törzsek nem teljesen egyezők.

A Ning 8331 eredetű 93FHB21 törzs populációjának vizsgálata során a 6B kromoszóma kalászfuzárium-rezisztencia QTL-lel kapcsolatban Yang et al. (2003) a mienkhez hasonló eredményekről számoltak be. Bár az *Fhb2* QTL-hez közeli marker (*Xgwm644*) esetében a Sumai 3 fajttal egyező allélméretet azonosítottak az általuk tanulmányozott búzatörzsekben, az ellenállósággal nem mutatták ki összefüggését. Ennek legvalószínűbb okaként azt írták le, hogy a marker és a QTL az utódnövényekben a rekombináció eredményeként egymástól függetlenül öröklődtek.

5.3.2.3. A QTL-térképezés eredményeinek értékelése

A Ning 8331 törzs és a Martonvásári 17 fajta keresztezésével létrehozott populációban azonosított kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek két kutatócsoport eredményeihez voltak leginkább hasonlóak. Somers et al. (2003) a QTL-térképezéshez a Wuhan 1 fajtát választották, mert Sumai 3 fajtától független alapanyagban szerették volna megvizsgálni az ellenállóság genetikai hátterét. A legnagyobb hatású QTL-eket a 2D (II. típusú rezisztencia) és a 4B kromoszómákra (szántóföldi rezisztencia) térképezték. A Wuhan 1 fajtában nem mutatták ki az *Fhb1* hatását, és a diverzitásvizsgálatok (McCartney et al. 2004, Badea et al. 2008) eredményei is azt bizonyították, hogy a 3B kromoszóma rövid karjának e szakasza eltér a Sumai 3-étól.

A Ning 8331 törzsben az allélek méretével kapcsolatban napjainkig kizárólag a 3BS és 6BS kromoszómakarokra vonatkozóan közöltek adatokat (Yang et al. 2006), melyek a Sumai 3 fajttal megegyeztek. McCartney et al. (2004), valamint Badea et al. (2008) vizsgálataikban azonban két törzssel is dolgoztak (HY644 és 93FHB37), melyek a Ning 8331 leszármazottai. Feltételezésünk szerint amennyiben e búzatörzsek allélmintázata azonos valamely Sumai 3 eredetű genotípusával, az valószínűsíti a Ning 8331 és a Sumai 3 hasonlóságát is. A kutatócsoportok a 2D kromoszómán a Gwm539 mikroszatellit primerpárral azonos méretű DNS-szakaszt szaporítottak fel a két Ning 8331 eredetű utódtörzsben és a Wuhan 1 fajtában, valamint ezekkel egyező volt a Sumai 3 allélmérete is. Ez felveti annak a lehetőségét, hogy a Wuhan 1 valamint a Sumai 3 (és így a Ning 8331) rokonságban állhatnak egymással. Ez magyarázná azt, hogy miként játszhat jelentős szerepet a II. típusú rezisztencia kialakításában a Wuhan 1 és a Ning 8331 genotípusokban ugyanaz a kromoszómaszakasz. Ugyanakkor elgondolkodtató, hogy milyen génkölcsonhatások alakíthatják a Sumai 3 búza-fajta kalászfuzárium-ellenállóságát, melynek eredményeként a 2D kromoszóma hosszú karjának rezisztencia QTL-jét a térképező populációkban, melynek egyik szülői genotípusa a Sumai 3 volt, nem tudták a fenotípussal kapcsolatba hozni, vagy csak kis hatását (Suzuki et al. 2012) mutatták ki. Adatok hiányában azonban az sem kizárható, hogy a Ning 8331 2D kromoszómájának e szakasza a törzs egy másik szülőjétől származhat, melynek allélmérete a Sumai 3-éval megegyező. Ez magyarázatul szolgálhatna arra is, hogy a hasonló eredetű Ning 7840 törzs (pedigréje: Aurora/Anhui1//Sumai3) 2DL QTL-jét rendkívül hatékonyan találták a MAS vizsgálatokban (Kang et al. 2011).

A másik térképező populációban, melyben az NM-populációban kimutatott eredményeinkhez hasonló QTL-eket írtak le, az ellenálló szülő a CJ 9306 volt (Jiang et al. 2007). A 2DL és 3BS kromoszómakar két nagyobb hatású lokusza mellett kalászkainjektálósos inokulációt követően több kisebb hatású QTL-t azonosítottak (az 1A, 7B és 5A kromoszómákon), melyek összefüggését mi is kimutattuk a kalászfuzárium-ellenállósággal, bár általában a szántóföldi rezisztenciához kapcsolódtak. A CJ 9306 törzs pontos származása ismeretlen (a Wuhan 1 fajtához hasonlóan), de a lehetséges

szülői genotípusok között van a Sumai 3 fajta és a Ning 7840 törzs is (Jiang et al. 2006), így genetikai kapcsolata a Ning 8331 törzssel sem kizárható.

A molekuláris markerszelekcióval elérhető, hogy a növénynemesítésben hosszan tartó fenotípusos vizsgálatok nélkül a keresztezések utódnövényeiből kiválasszuk azokat, melyek a számunkra értékes tulajdonságokat hordozzák (Xu és Croach 2008). Vizsgálataink során a Ning 8331 törzsben két nagy hatású kalászfuzárium-rezisztencia QTL-t azonosítottunk, melyek a fenotípus kialakításához nagymértékben hozzájárultak, ezért alkalmasak lehetnek marker alapú szelekcióra. A 3B kromoszóma rövid karján található QTL jelentőségét az ellenállóságban már számos közleményben leírták (Buerstmayr et al. 2009), vizsgálatainkban ezt a kalász- és szemfertőzőtség felvételezésén kívül a termésveszteség meghatározásával is igazoltuk. A Ning 8331 törzsben a II. típusú rezisztencia meghatározásában a 2DL kromoszómakar centromérához közeli szakaszán azonosított QTL-nek volt elsődleges szerepe.

5.4. Új tudományos eredmények

1. Magyarországon elsőként vezettük be a kalászkainjektálás módszerét a búzanemesítési alapanyag kalászfuzárium-ellenállóságának rutinszerű tesztelésére. Az inokuláció szántóföldi alkalmazásában évente legalább száz genotípus II. típusú rezisztenciájának vizsgálata kivitelezhető ismétléses kísérletben, két *Fusarium* izolátummal.
A szántóföldi permetezéses és kalászkainjektálásos inokulációs módszer egyidejű alkalmazása lehetőséget biztosít arra, hogy a kalászfuzárium-ellenállóság összetevőiről pontosabb képet kapjunk. A martonvásári őszi búzafajták és nemesítési törzsek vizsgálata során megállapítottuk, hogy közöttük vannak olyan genotípusok, melyek kalászfuzáriummal mérsékeltten fertőződnek. Több búzafajta a rezisztensként leírt európai őszi búzáknál is jobbnak bizonyult tenyészkertünkben, a legkisebb kalászfertőződést az Mv Emese fajta I. típusú kalászfuzárium-rezisztenciája biztosította. Ez azt bizonyítja, hogy a hazai termesztési körülményeknek megfelelő búzafajtákba a fuzárium kalászsövetbe hatolásával szembeni ellenállóság beépíthető.
2. Mesterséges fertőzéssel igazoltuk, hogy a Bánkúti 1201 fajta kalászfuzárium-ellenállósága általában jobb, mint a 2006-ig köztermesztésben lévő martonvásári búzafajtáké. További régi magyar búzafajták, és ezek törzseinek vizsgálata során is azonosítottunk olyan genotípusokat, melyek szántóföldi kalászfuzárium-ellenállósága jónak bizonyult. Ez valószínűsíti, hogy a genetikailag meghatározott ellenállóságnak is jelentős szerepe lehetett abban, hogy az 1970-es éveket megelőzően nem voltak gyakoriak a kalászfuzárium-járványok. A mérsékelt fertőződésű törzsek a rezisztencianemesítésben forrásként felhasználhatók.
3. Mikroszatellit és AFLP-primerek alkalmazásával elkészítettük a Ning 8331/Martonvásári 17 populáció kapcsoltsági térképét. Kialakításához 441 marker adatait használtuk fel, melynek eredményeként 44 kapcsoltsági csoportot hoztunk létre. A kapcsoltsági térkép a hexaploid búza genom közel 1400 cM-nyi szakaszát fedte le.
4. A kalászfuzárium-ellenállóság genetikai hátterét a Ning 8331/Martonvásári 17 populációban vizsgáltuk. Kimutattuk, hogy a Ning 8331 törzsben is kiemelkedő a 3BS kromoszómakaron található rezisztencia QTL hatása, melyet már több ellenálló fajtában leírtak. A szántóföldi permetezéses inokulációs módszer alkalmazásával a kalász- és szemfertőződéssel szembeni rezisztencia kialakításában is jelentős szerepe volt. A QTL hatását a termésveszteséggel összefüggő tulajdonságok (kalásonkénti szemtömeg, térfogat- és ezerszemtömeg) vizsgálatával is igazoltuk. A 3BS QTL hatását a Sumai 3 eredetű törzseknél általában a II. típusú kalászfuzárium-

ellenállóságban tartják inkább meghatározónak, ennek ellenére a kalászkainjektálásos kísérletben csak a második legjelentősebb lokuszként azonosítottuk.

A legnagyobb hatású II. típusú kalászfuzárium-rezisztencia QTL-t a Ning 8331 törzsben a 2D kromoszómára térképeztük. A QTL jelentőségét a fuzárium kalászban történő terjedésével szembeni ellenállóság kialakításában minden évben kimutattuk a kalászkainjektálással fertőzött kísérletben. Ez a QTL az évek átlagában a fenotípusos variáció 22%-át magyarázta.

ÖSSZEFOGLALÁS

Szántóföldi mesterségesen fertőzött tenyészertünkben három inokulációs módszerrel vizsgáltuk a búza genotípusok kalászfuzárium-ellenállóságát.

A két permetezési módszer közül a csokros kísérletben két *Fusarium* faj (*F. graminearum* és *F. culmorum*) egy-egy izolátumával végeztük az inokulációt. Ezzel az inokulációs technikával részletes adatsorok felvételezése vált lehetővé, azonban a kalász- és szemfertőződés gyakran túl erősnek bizonyult az öntözött környezetben, aminek hatására a közepes rezisztenciájú fajták közötti eltérés kevésbé volt kimutatható.

Az állománypermetezési inokulációs módszer alkalmas volt arra, hogy minden évben több száz búza genotípus (ismert és potenciális rezisztenciaforrások, nemesítési és RMF-törzsek, genetikai vizsgálat törzsei) kalászfuzárium-fertőződését teszteljünk gyorsan és egyszerűen. A kórokozónyomás alacsonyabb volt, mint a csokros vizsgálatnál, ezáltal a mérsékelt ellenállóságú és fogékonyságú genotípusok jobban megkülönböztethetővé váltak. Az alkalmazott kísérleti beállítás hátrányként említhető, hogy nem tudtunk több izolátummal és ismétlésekkel dolgozni.

A permetezési kísérletekben öt tulajdonságot vizsgáltunk a kalászfuzárium-fertőződés felmérésére: a kalász- és szemfertőzöttséget, illetve a fertőzetlen kontrollhoz viszonyított kalászonkénti szem-, térfogat- és ezerszemtömeget. A felvételezett jellemzők közötti korreláció szoros volt, főként a szemterméssel összefüggő tulajdonságoké. Ebből arra következtettünk, hogy a kalászfuzárium-ellenállóság felmérésére a kalász- és szemfertőzöttség meghatározása általában elegendő. Ezt a genetikai vizsgálatok eredménye is alátámasztotta, a relatív termés mennyiség mérésével nem azonosítottunk olyan jelentős rezisztencia QTL-t, melyet a kalász- és szemfertőzöttség elemzésével nem mutattunk volna ki. A kalász- és szemfertőzöttség között több búzafajta és -törzs esetén rendkívül nagy különbséget figyeltünk meg.

A permetezési inokulációs módszerekkel egyidejűleg kalászkainjektálással is vizsgáltunk kiválasztott búzafajtákat és -törzseket. Így lehetőségünk nyílt rá, hogy e genotípusok kalászfuzárium-ellenállóságát részletesebben megismerjük.

A martonvásári búzafajták vizsgálata során több olyan anyagot is azonosítottunk, melyek ellenállósága már elegendő lehet ahhoz, hogy egy átlagos évben megvédje az állományt a kalászfuzáriummal szemben. A szántóföldi és II. típusú rezisztencia vizsgálatában is csak mérsékeltlen fertőződött az Mv Kolo, az Mv Táltos és az Mv Magdaléna őszi búzafajta. A 2006. évig állami elismerésben részesült fajták közül az Mv Emese eredményei voltak a legkiválóbbak a permetezve inokulált kísérletben. Kalászfuzárium-rezisztenciája jobbnak bizonyult több európai őszi búzafajtánál, melyeket kiváló ellenállóságuként írtak le. Ugyanakkor a kalászkainjektálási inokulációs módszerrel e fajtában nem tudtunk kiemelkedően jó ellenállóságot kimutatni. Ebből arra következtettünk,

hogy az Mv Emese búzafajta kalászfuzárium-ellenállóságának kialakításában elsősorban az I. típusú rezisztenciának van szerepe.

A Bánkúti 1201 fajta átlagosnál jobb kalászfuzárium-rezisztenciáját igazoltuk kísérleteinkben. E régi magyar búzafajta ellenállósága – az Mv Emeséhez hasonlóan – főként a fuzárium kalászba hatolásával szemben nyilvánult meg. Valószínűleg a fajta genetikai hátterének is szerepe lehetett abban, hogy az intenzív búzatermesztés elterjedése előtt a fuzáriumjárványok nem voltak jelentősek hazánkban. A kiemelkedő ellenállóságot nem csak a Bánkúti 1201-ben, hanem más régi magyar fajtákban (Bánkúti 1205, Bánkúti 5, Béta-Bánkúti, Fertődi 293, Lovászpatonai 407) is kimutattuk, továbbá számos törzsből, melyeket, régi magyar fajták heterogén populációiból hoztak létre. Ezeknek és a mérsékelt ellenálló martonvásári őszi búzafajtáknak, -törzseknek a rezisztencianemesítésben is jelentőségük lehet. Ennek oka, hogy a kalászfuzárium-ellenállóság – ellentétben a külföldi (főként a távol-keleti tavaszi) rezisztenciaforrásokkal – már hazai környezethez adaptálódott genetikai háttérben van jelen, a nemkívánatos tulajdonságok száma esetükben jóval alacsonyabb.

A rezisztenciaforrások keresésére irányuló kísérletekben számos jó kalászfuzárium-ellenállóságú genotípust azonosítottunk, melyek az elmúlt években intézetünk búzanemesítési programjában keresztezési partnerként szerepeltek. E rezisztenciaforrásokkal a búzanemesítők napjainkig már több száz új keresztezési kombinációt hoztak létre.

Kísérleteinkben megfigyeltük, hogy melyek a búzának azon jellemzői, melyeknek hatása a kalászfuzárium okozta tünetekre környezeti tényezőktől függően változó mértékben fejeződik ki. E tulajdonságoknak valószínűleg nagy szerepe van abban, hogy a szántóföldi kalászfuzárium-vizsgálatok varianciaanalízisében gyakran jelentős év×genotípus kölcsönhatásról számolnak be. Megfigyeléseink szerint:

- a. a búza genotípusok virágzásának ideje abban az esetben meghatározó a kalászfertőződés szerinti fajtasorrendben, ha a korai búzák virágzásának kezdetétől a későn kalászolók tejes éréséig terjedő időszakban az időjárás jelentősen eltér a vizsgálati években, ezért a különböző években a korai és késői fajtákon a hatása nem egyformán érvényesül;
- b. a magasabb növények nem minden vizsgálati évben és nem azonos mértékben dőlnek meg, ezért a növényállomány megdőlésének kalászfertőződést fokozó hatása sem egyforma az eltérő években a különböző genotípusokon;
- c. a gyenge télállóságú és tavaszi búzafajták kemény telet követően kiritkulhatnak, a megmaradt állományukban a növények gyakran legyengültek, melyek kalászaiban a másodlagos kórokozók könnyen elszaporodnak. Szaprofita fejlődési szakaszuk miatt a *Fusarium* fajok is kolonizálhatják a szeneszcens növényi szöveteket. Enyhe tél után azonban ezek a búzafajták is egészséges állományt fejlesztenek, melyben a kalászfuzárium-rezisztencia kifejeződése nem ütközik akadályba, így fertőződésük a legjobb rezisztenciaforrásokéhoz hasonló lehet.

A kalászfuzárium-rezisztencia genetikai hátterének vizsgálatára a Ning 8331 tavaszi törzs és Martonvásári 17 őszi búzafajta keresztezéséből létrehozott populációban transzgresszív szegregáció eredményeként számos törzs rezisztenciája az ellenállóbb szülői genotípusénál jobbnak bizonyult. Ezt mindkét inokulációs módszerrel végzett kísérletekben megfigyeltük, amiből arra lehet következtetni, hogy a Martonvásári 17 fajtában is vannak jelentős rezisztenciafaktorok. A térképező populáció fenotípusos kísérletét szántóföldön (állománypermetezéssel inokuláció) és üvegházban (kalászkainjektálás) állítottuk be három évben. A törzsek allélmintázatát SSR- és AFLP-markerekkel vizsgáltuk. A kapcsoltsági térkép elkészítésében 441 marker adatait használtuk fel, melyek elemzésének eredményeként 44 kapcsoltsági csoportot alakítottunk ki.

Két nagyhatású kalászfuzárium-rezisztencia QTL-t azonosítottunk a Ning 8331 törzsben. A szántóföldi ellenállóság kialakításában a 3B kromoszóma rövid karján található QTL volt a legjelentősebb. A kalász- és szemfertőzöttség felvételezésén kívül igazoltuk a QTL és a kalászfuzárium-rezisztencia kapcsolatát a termésvesztéssel összefüggő tulajdonságok adataival is. Kalászkainjektálásos módszerrel kimutattuk hatását a II. típusú ellenállóság kialakításában is. Kromoszómális helyzete alapján valószínűleg megegyezik az *Fhb1* QTL-lel, melyet már több távol-keleti eredetű rezisztens genotípusban leírtak (többek között a Sumai 3-ban, melytől a Ning 8331 is örökölhette az ellenállóságát). A 2D kromoszóma hosszú karjának proximális szakaszán azonosított QTL hatása csak a II. típusú rezisztencia kialakításában volt jelentős. E rezisztenciatípus meghatározásában azonban minden évben igazolhatóan részt vett, sőt két évben és az évek átlagában a 3BS kromoszómán található QTL-nél is nagyobb volt a hatása.

Mindkét szülői genotípusban kisebb hatású rezisztencia QTL-eket is azonosítottunk. A szántóföldi ellenállósághoz kapcsolódtak a Ning 8331 törzsben a 4B, 1AS, 7BS és 7BL, valamint a Martonvásári 17-ben az 5AL kromoszómakarokon található QTL-ek. A Ning 8331-ben a 3BL és 5AS kromoszómakarokon is található II. típusú ellenállóságot meghatározó QTL-ek. A kis hatású kalászfuzárium-rezisztencia QTL-ek közül a 4B centromérához közeli lokuszt a szemtermés tulajdonságainak elemzése során mutattuk ki. Ez felveti annak lehetőségét, hogy e QTL elsősorban a szemfertőződéssel szembeni rezisztenciát befolyásolja. Az sem zárható ki azonban, hogy a termés kisebb fertőződése a nagyobb növénymagasság következménye, ennek bizonyítása azonban további vizsgálatokat igényel.

SUMMARY

Three inoculation methods were used to investigate the *Fusarium* head blight (FHB) resistance of wheat genotypes in an artificially inoculated field nursery.

Of the two spray inoculation methods, in the experiment where bunches of spikes were treated, one isolate each of two *Fusarium* species (*F. graminearum* and *F. culmorum*) were used. Using this technique it was possible to obtain detailed data series, but the spike and kernel infection was often too intense in the irrigated experiments, making it difficult to distinguish between varieties with moderate resistance.

The inoculation method in which the whole canopy sprayed allowed the degree of FHB infection of several hundred wheat genotypes (potential resistance sources, breeding lines, lines of old Hungarian wheat varieties and those intended for genetic analysis) to be tested simply and rapidly every year. The pathogen pressure was less intense than when using the bunched spikes technique, so the differences between moderately resistant and susceptible genotypes were more pronounced. This technique had the disadvantage, however, that it was not possible to test several isolates in a number of replications.

In the sprayed experiments, five traits were investigated for the scoring of FHB resistance: the extent of spike and kernel infection, the relative kernel weight per spike, test weight and thousand-kernel weight. Close correlations were found between these traits, especially for those evaluated in the grain. It was thus concluded that the determination of spike and kernel infection is generally sufficient for the scoring of FHB resistance. This was confirmed by the results of genetic analysis: the measurement of relative yield did not lead to the identification of any major resistance QTLs that could not be identified by analysing spike and kernel infection. For a number of wheat varieties and lines, very great differences were observed between the spike and kernel infection levels.

Selected wheat varieties and lines were included in both the single spikelet inoculation and spray inoculation treatments. This provided more thorough knowledge on the FHB resistance of these genotypes.

The analysis of Martonvásár wheat varieties identified a number of genotypes with resistance levels that can be sufficient to protect the stands from FHB in average years. The winter wheat varieties Mv Kolo, Mv Táltos and Mv Magdaléna exhibited only moderate infection in tests on both field and type II resistance. Among the varieties registered up to 2006, Mv Emese gave the best results in the experiments inoculated by spraying, exhibiting FHB resistance better than that of many European winter wheat varieties described as having excellent resistance. Using the single

spikelet inoculation technique, however, this variety did not exhibit outstanding resistance, suggesting that type I resistance is chiefly responsible for the FHB resistance of Mv Emese.

The above-average FHB resistance of the variety Bánkúti 1201 was verified in the present experiments. The resistance of this old Hungarian wheat variety, like that of Mv Emese, was chiefly manifested in preventing the penetration of the pathogen. The genetic background of this variety may well have played a role in the fact that *Fusarium* epidemics were not of great significance in Hungary before the introduction of intensive wheat production. Outstanding resistance was detected not only in Bánkúti 1201, but also in other old Hungarian varieties (Bánkúti 1205, Bánkúti 5, Béta-Bánkúti, Fertódi 293, Lovászpatonai 407) and in many lines developed from the heterogeneous populations of old Hungarian varieties. These could be of use in resistance breeding, together with Martonvásár winter wheat varieties and lines with moderate resistance. These have the advantage that FHB resistance is present in a genetic background adapted to the Hungarian environment and that they possess far fewer undesirable traits than resistance sources, which are mainly spring genotypes originating from the Far East.

Many genotypes with good FHB resistance were identified in experiments aimed at finding resistance sources, and these have been used as crossing partners in the institute's wheat breeding programme in recent years, resulting in the development of several hundred new crossing combinations.

It was observed in the experiments that wheat traits affecting the symptoms of FHB differed as a function of environmental factors. These traits probably play an important role in the substantial year \times genotype interaction frequently detected by analysis of variance on the results of field FHB studies. Observations showed that:

- a. The flowering date is decisive for the ranking of wheat genotypes on the basis of spike infection when the weather during the period from the start of flowering in early wheat genotypes to the milky ripe stage of late-heading varieties differs considerably in the years investigated, so its effect on early and late varieties is not manifested uniformly in different years;
- b. Taller plants do not always lodge and not to the same extent in each year, so the effect of lodging on spike infection is not the same for different genotypes in different years;
- c. Wheat varieties with spring habit or with poor winter hardiness may have thin stands after hard winters and the remaining plants are often weak, allowing secondary pathogens to multiply on the spikes. Due to their saprophytic development stage, *Fusarium* species may also colonise senescent plant tissues. After a mild winter, however, these wheat varieties develop healthy stands, with nothing to hinder the expression of FHB resistance, so their level of infection may be similar to that of the best resistance sources.

In the population developed by crossing the spring line Ning 8331 with the winter wheat variety Martonvásári 17 in order to analyse the genetic background of FHB resistance, numerous lines proved to have resistance better than that of the more resistant parental genotype, as a result of transgressive segregation. This was true of experiments performed using both inoculation methods, suggesting that the Martonvásári 17 variety also carries resistance factors. Phenotyping experiments were set up on the mapping population both in the field (spray inoculation) and in the greenhouse (single spikelet inoculation) over a period of three years. The allele patterns of the lines were analysed using SSR and AFLP markers. Data from 441 markers were used to construct a linkage map, which allowed a total of 44 linkage groups to be identified.

Two major QTLs for FHB resistance were detected in the Ning 8331 line, of which the QTL on the short arm of chromosome 3B was found to be more important for the development of field resistance. In addition to the scoring of spike and kernel infection, the link between this QTL and FHB resistance was also proved from data on traits related to yield losses. The use of the single spikelet inoculation method also demonstrated the effect of this QTL on type II resistance. Based on its chromosomal location, it is probably identical to the *Fhb1* QTL described for a number of resistant genotypes of Far-Eastern origin (including Sumai 3, from which Ning 8331 may have inherited its resistance). The QTL identified on the proximal region of the long arm of chromosome 2D only had a significant effect on the development of type II resistance. However, it was proved to have a major effect on the development of this type of resistance in all the years investigated, having an even greater influence than the QTL on the 3BS chromosome in two years, and when averaged over all three years.

Minor resistance QTLs were also identified in both parental genotypes. The QTLs found on the 4B, 1AS, 4BS and 7BL chromosome arms of Ning 8331 and on the 5AL chromosome arm of Martonvásári 17 were linked with field resistance, while QTLs responsible for type II resistance were identified on the chromosome arms 3BL and 5AS in Ning 8331. Among the minor QTLs for FHB resistance, the locus identified close to the 4B centromere was detected during the analysis of grain traits, suggesting that this QTL may primarily influence resistance to kernel infection. It is also possible that the lower rate of grain infection could be the consequence of greater plant height, but further work will be required to test this hypothesis.

MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

- ANDERSON J. A., CHAO S., LIU S. (2007): Molecular breeding using a major QTL for Fusarium head blight resistance in wheat. *Crop Sci.*, 47 (S3) S112–S119. p.
- ANDERSON J. A., STACK R. W., LIU S., WALDRON B. L., FJELD A. D., COYNE C., MORENO-SEVILLA B., MITCHELL FETCH J., SONG Q. J., CREGAN P. B., FROHBERG R. C. (2001): DNA markers for Fusarium head blight resistance QTLs in two wheat populations. *Theor. Appl. Genet.*, 102 1164–1168. p.
- AOKI T., O'DONNELL K. (1999): Morphological and molecular characterization of *Fusarium pseudograminearum* sp. nov., formerly recognized as the Group 1 population of *F. graminearum*. *Mycologia*, 91 (4) 597–609. p.
- APONYI I., NAGY G., PRINCZINGER G., KAJATI I. (1998): Fusarium infection of wheat seeds in Hungary between 1970 and 1997. *Cereal Res. Commun.*, 26 (3) 253–258. p.
- ARTHUR J. C. (1891): Wheat scab. *Indiana Agric. Exp. Sta. Bull.*, 36 129–132. p. Idézi: Bai és Shaner (1994), Parry et al. (1995)
- ATANASOFF D. (1920): Fusarium-blight (scab) of wheat and other cereals. *J. Agric. Res.*, 20 (1) 1–32. p.
- BADEA A., EUDES F., GRAF R. J., LAROCHE A., GAUDET D. A. SADASIVAIAH, R. S. (2008): Phenotypic and marker-assisted evaluation of spring and winter wheat germplasm for resistance to fusarium head blight. *Euphytica*, 164 803–819. p.
- BAI G.-H., DESJARDINS A. E., PLATTNER R. D. (2001a): Deoxynivalenol-nonproducing *Fusarium graminearum* causes initial infection, but does not cause disease spread in wheat spikes. *Mycopathologia*, 153 91–98. p.
- BAI G.-H., KOLB F. L., SHANER G., DOMIER L. L. (1999): Amplified fragment length polymorphism markers linked to a major quantitative trait locus controlling scab resistance in wheat. *Phytopathology*, 89 343–348. p.
- BAI G.-H., PLATTNER R., DESJARDINS A., KOLB F. (2001b): Resistance to Fusarium head blight and deoxynivalenol accumulation in wheat. *Plant Breeding*, 120 1–6. p.
- BAI G.-H., SHANER G. (1994): Scab of wheat: Prospects for control. *Plant Dis.*, 78 760–766. p.
- BAI G.-H., SHANER G. (1996): Variation in *Fusarium graminearum* and cultivar resistance to wheat scab. *Plant Dis.*, 80 975–979. p.
- BAI G.-H., SHANER G. (2004): Management and resistance in wheat and barley to Fusarium head blight. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 42 135–161. p.
- BAI G.-H., SHANER G., OHM H. (2000): Inheritance of resistance to *Fusarium graminearum* in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 100 1–8. p.
- BALOGH S. (1971): Még egyszer a kenyérgabonatermesztés 1970. évi problémáiról. *Növényvédelem*, 7 (6) 262–266. p.
- BAN T., SUENAGA K. (2000): Genetic analysis of resistance to Fusarium head blight caused by *Fusarium graminearum* in Chinese wheat cultivar Sumai 3 and the Japanese cultivar Saikai 165. *Euphytica*, 113 87–99. p.

- BASNET B. R., GLOVER K. D., IBRAHIM A. M. H., YEN Y., CHAO S. (2012): A QTL on chromosome 2DS of 'Sumai 3' increases susceptibility to *Fusarium* head blight in wheat. *Euphytica*, 186 91–101. p.
- BATEMAN G. L. (2005): The contribution of ground-level inoculum of *Fusarium culmorum* to ear blight of winter wheat. *Plant Pathol.*, 54 299–307. p.
- BECHTEL D. B., KALEIKAU L. A., GAINES R. L., SEITZ L. M. (1985): The effects of *Fusarium graminearum* infection on wheat kernels. *Cereal Chem.*, 62 191–197. p.
- BEDŐ Z., LÁNG L., SUTKA J., MOLNÁR-LÁNG M. (2001): Hungarian wheat pool. 193–218. p. In: Bonjean A. P., Angus W. J. (Szerk.): *The world wheat book, a history of wheat breeding*. Paris: Lavoisier, 1131 p.
- BEKELE G. T., WILCOXSON R. D., SUGANDA T., BUSCH R. R., WARNES D. D. (1994): Comparison of methods for estimating head blight reactions of spring wheat cultivars infected with *Fusarium graminearum*. *Int. J. Trop. Plant Dis.*, 12 89–100. p.
- BÉKÉSI P., HINFNER K. (1971): *Fusarium*-fajok előfordulása őszibúza-kalászon és az egyes fajták szemtermésén. *Növényvédelem*, 7 (8) 353–357. p.
- BÉKÉSI P., JAKABNÉ KONDOR M. (1996): Őszibúza-fajták magatartása néhány fuzáriumfajjal szemben. *Növényvédelem*, 32 (8) 401–405. p.
- BEREK L., PETRI I. B., MESTERHÁZY Á., TÉREN J., MOLNÁR J. (2001): Effects of mycotoxins on human immune functions in vitro. *Toxicol. in Vitro*, 15 25–30. p.
- BEYER M., AUMANN J. (2008): Effects of *Fusarium* infection on the amino acid composition of winter wheat grain. *Food Chem.*, 111 750–754. p.
- BONIN C. M., KOLB F. L. (2009): Resistance to *Fusarium* head blight and kernel damage in a winter wheat recombinant inbred line population. *Crop Sci.*, 49 1304–1312. p.
- BOOTH C. (1971): *The genus Fusarium*. London and Reading: Eastern Press, 237 p.
- BOURDONCLE W., OHM H. W. (2003): Quantitative trait loci for resistance to *Fusarium* head blight in recombinant inbred wheat lines from the cross Huapei 57-2 / Patterson. *Euphytica*, 131 131–136. p.
- BUERSTMAYR H., BAN T., ANDERSON J. A. (2009): QTL mapping and marker-assisted selection for *Fusarium* head blight resistance in wheat: a review. *Plant Breeding*, 128 1–26. p.
- BUERSTMAYR H., LEMMENS M., BERLAKOVICH S., RUCKENBAUER P. (1999a): Combining ability of resistance to head blight caused by *Fusarium culmorum* (W.G.Smith) in the F₁ of a seven parent diallel of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 110 199–206. p.
- BUERSTMAYR H., LEMMENS M., FEDAK G., RUCKENBAUER P. (1999b): Back-cross reciprocal monosomic analysis of *Fusarium* head blight resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 98 76–85. p.
- BUERSTMAYR H., LEMMENS M., GRAUSGRUBER H., RUCKENBAUER P. (1996a): Scab resistance of international wheat germplasm. *Cereal Res. Commun.*, 24 195–202. p.
- BUERSTMAYR H., LEMMENS M., HARTL L., DOLDI L., STEINER B., STIERSCHNEIDER M., RUCKENBAUER P. (2002): Molecular mapping of QTLs for *Fusarium* head blight resistance in spring wheat. I. Resistance to fungal spread (Type II resistance). *Theor. Appl. Genet.*, 104 84–91. p.
- BUERSTMAYR H., LEMMENS M., PATSCHKA G., GRAUSGRUBER H., RUCKENBAUER P. (1996b): Head blight (*Fusarium spp.*) resistance of wheat cultivars registered in Austria. *Die Bodenkultur*, 47 (3) 183–190. p.

- BUERSTMAYR H., LEMMENS M., SCHMOLKE M., ZIMMERMANN G., HARTL L., MASCHER F., TROTTET M., GOSMAN N. E., NICHOLSON P. (2008): Multi-environment evaluation of level and stability of FHB resistance among parental lines and selected offspring derived from several European winter wheat mapping populations. *Plant Breeding*, 127 325–332. p.
- BUERSTMAYR H., STEINER B., HARTL L., GRIESSER M., ANGERER N., LENGAUER D., MIEDANER T., SCHNEIDER B., LEMMENS M. (2003): Molecular mapping of QTLs for Fusarium head blight resistance in spring wheat. II. Resistance to fungal penetration and spread. *Theor. Appl. Genet.*, 107 503–508. p.
- BURGESS L. W., BACKHOUSE D., SUMMERELL B. A., SWAN L. J. (2001): Crown rot of wheat. 271–294. p. In: SUMMERELL B. A. et al. (Szerk.): *Fusarium – Paul E. Nelson Memorial Symposium*. St. Paul, MN, USA: APS Press, 392 p.
- BURGESS L. W., DODMAN R. L., PONT W., MAYERS P. (1981): Fusarium diseases of wheat, maize and grain sorghum in eastern Australia. 64–76. p. In: NELSON P. E. et al. (Szerk.): *Fusarium: diseases, biology, and taxonomy*. USA: Pennsylvania State University Press, 457 p.
- BÜRSTMAYR H. (2002): Marker-assisted breeding for the improvement of disease resistance in cereal crops. *Acta Agron. Hung.*, 50 (3) 275–281. p.
- CHEN J., GRIFFEY C. A., SAGHAI MAROOF M. A., STROMBERG E. L., BIYASHEV R. M., ZHAO W., CHAPPELL M. R., PRIDGEN T. H., DONG Y., ZENG Z. (2006): Validation of two major quantitative trait loci for fusarium head blight resistance in Chinese wheat line W14. *Plant Breeding*, 125 99–101. p.
- CHRPOVÁ J., ŠÍP V., ŠTOČKOVÁ L., MILEC Z., BOBKOVÁ L. (2010): Resistance of winter wheat varieties registered in the Czech Republic to Fusarium head blight in relation to the presence of specific *Rht* alleles. *Czech J. Genet. Plant Breed.*, 46 (3) 122–134. p.
- COOK R. J. (1981): Fusarium diseases of wheat and other small grains in North America. 39–52. p. In: NELSON P. E. et al. (Szerk.): *Fusarium: diseases, biology, and taxonomy*. USA: Pennsylvania State University Press, 457 p.
- CUTHBERT P. A., SOMERS D. J., BRULÉ-BABEL A. (2007): Mapping of *Fhb2* on chromosome 6BS: a gene controlling Fusarium head blight field resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 114 429–437. p.
- CUTHBERT P. A., SOMERS D. J., THOMAS J., CLOUTIER S., BRULÉ-BABEL A. (2006): Fine mapping *Fhb1*, a major gene controlling fusarium head blight resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 112 1465–1472. p.
- DARDIS J. V., WALSH E. J. (2002): Control of *Fusarium* head blight in wheat under irish growing conditions: current situation and future prospects. *Biol. Environ.*, 102B (2) 93–103. p.
- DELINÉ KONSZKY E., PÁSTI L. (1971): Adatok a gabonamagvak Fusarium-fertőzőttségéhez. *Növényvédelem*, 7 (9) 393–397. p.
- DESJARDINS A. E., PLATTNER R. D., NELSEN T. C., LESLIE J. F. (1995): Genetic analysis of fumonisin production and virulence of *Gibberella fujikuroi* mating population A (*Fusarium moniliforme*) on maize (*Zea mays*) seedlings. *Appl. Environ. Microbiol.*, 61 (1) 79–86. p.
- DESJARDINS A. E., PROCTOR R. H. (2001): Biochemistry and genetics of *Fusarium* toxins. 50–69. p. In: SUMMERELL B. A. et al. (Szerk.): *Fusarium – Paul E. Nelson Memorial Symposium*. St. Paul, MN, USA: APS Press, 392 p.
- DEXTER J. E., CLEAR R. M., PRESTON K. R. (1996): Fusarium head blight: effect on the milling and baking of some canadian wheats. *Cereal Chem.*, 73 695–701. p.

- DILL-MACKY R. (2003): Inoculation methods and evaluation of *Fusarium* head blight resistance in wheat. 184–210. p. In: LEONARD K. J., BUSHNELL W. R. (Szerk.): *Fusarium head blight of wheat and barley*. St. Paul, Minnesota: APS Press. 512 p.
- DILL-MACKY R., JONES R. K. (2000): The effect of previous crop residues and tillage on *Fusarium* head blight of wheat. *Plant Dis.*, 84 (1) 71–76. p.
- DRAEGER R., GOSMAN N., STEED A., CHANDLER E., THOMSETT M., SRINIVASACHARY, SCHONDELMAIER J., BUERSTMAYR H., LEMMENS M., SCHMOLKE M., MESTERHAZY A., NICHOLSON P. (2007): Identification of QTLs for resistance to *Fusarium* head blight, DON accumulation and associated traits in the winter wheat variety Arina. *Theor. Appl. Genet.*, 115 617–625. p.
- EDWARDS S. G. (2004): Influence of agricultural practices on fusarium infection of cereals and subsequent contamination of grain by trichothecene mycotoxins. *Toxicol. Lett.*, 153 29–35. p.
- ENGLE J. S., MADDEN L. V., LIPPS P. E. (2003): Evaluation of inoculation methods to determine resistance reactions of wheat to *Fusarium graminearum*. *Plant Dis.*, 87 (12) 1530–1535. p.
- ENISZ J., HORNOK L. (1989): Magyarországi búzamagminták belső fuzárium fertőzöttségét okozó *Fusarium* spp. spektruma. *Növényvédelem*, 25 (7) 307–308. p.
- EURÓPAI KÖZÖSSÉGEK BIZOTTSÁGA (2006): A Bizottság 1881/2006/EK rendelete (2006. december 19.) az élelmiszerekben előforduló egyes szennyező anyagok felső határértékeinek meghatározásáról (EGT vonatkozású szöveg). *Európai Unió Hivatalos Lapja* 2006. 12. 20., 5–24. p.
- EURÓPAI KÖZÖSSÉGEK BIZOTTSÁGA (2006): A Bizottság ajánlása (2006. augusztus 17.) a deoxinivalenol, a zearalenon, az ochratoxin-A, a T-2, a HT-2 és a fumonizinek állati takarmányozásra szánt termékekben való előfordulásáról (EGT vonatkozású szöveg) (2006/576/EK). *Európai Unió Hivatalos Lapja* 2006. 8. 23., 7–9. p.
- EURÓPAI KÖZÖSSÉGEK BIZOTTSÁGA (2007): A Bizottság 1126/2007/EK rendelete (2007. szeptember 28.) az élelmiszerekben előforduló egyes szennyező anyagok felső határértékeinek meghatározásáról szóló 1881/2006/EK rendeletnek a kukoricában és kukoricakészítményekben előforduló *Fusarium*-toxinok tekintetében történő módosításáról (EGT vonatkozású szöveg). *Európai Unió Hivatalos Lapja* 2007. 9. 29., 14–17. p.
- FRANCIS R. G., BURGESS L. W. (1977): Characteristics of two populations of *Fusarium roseum* 'Graminearum' in eastern Australia. *T. Brit. Mycol. Soc.*, 68 421–427. p.
- GERLACH W., NIRENBERG H. (1982): The genus *Fusarium*: a pictorial atlas. Berlin: Arno Brynda, 406 p.
- GILBERT J., TEKAUZ A. (2000): Review: recent developments in research on fusarium head blight of wheat in Canada. *Can. J. Plant Pathol.*, 22 1–8. p.
- GILSINGER J., KONG L., SHEN X., OHM H. (2005): DNA markers associated with low *Fusarium* head blight incidence and narrow flower opening in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 110 1218–1225. p.
- GOSMAN N., BAYLES R., JENNINGS P., KIRBY J., NICHOLSON P. (2007): Evaluation and characterization of resistance to fusarium head blight caused by *Fusarium culmorum* in UK winter wheat cultivars. *Plant Pathol.*, 56 264–276. p.
- GOSMAN N., SRINIVASACHARY, STEED A., CHANDLER E., THOMSETT M., NICHOLSON P. (2010): Evaluation of type I fusarium head blight resistance of wheat using non-deoxynivalenol-producing fungi. *Plant Pathol.*, 59 147–157. p.

- GROTH J. V., OZMON E. A., BUSCH R. H. (1999): Repeatability and relationship of incidence and severity measures of scab of wheat caused by *Fusarium graminearum* in inoculated nurseries. *Plant Dis.*, 83 1033–1038. p.
- GUO P.-G., BAI G.-H., SHANER G. E. (2003): AFLP and STS tagging of a major QTL for Fusarium head blight resistance in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 106 1011–1017. p.
- HÄBERLE J., SCHWEIZER G., SCHONDELMAIER J., ZIMMERMANN G., HARTL L. (2009): Mapping of QTL for resistance against Fusarium head blight in the winter wheat population Pelikan//Bussard/Ning8026. *Plant Breeding*, 128 (1) 27–35. p.
- HADNAGY Á., KARLINSZKI GY.-NÉ (1970): Az őszi kalászos vetőmagvak betakarításáról. *Magyar Mezőgazdaság*, 25 (31) 11. p.
- HAGLER W. M. Jr., TOWERS N. R., MIROCHA C. J., EPPLEY R. M., BRYDEN W. L. (2001): Zearalenone: mycotoxin or mycoestrogen? 321–331. p. In: SUMMERELL B. A. et al. (Szerk.): *Fusarium – Paul E. Nelson Memorial Symposium*. St. Paul, MN, USA: APS Press, 392 p.
- HALÁSZ Á., TÓTH Á. (2011): A hazai őszi búza tételek *Fusarium* fertőzöttsége 2010-ben. *Agrofórum extra*, 41 43–46. p.
- HANDA H., NAMIKI N., XU D., BAN T. (2008): Dissecting of the FHB resistance QTL on the short arm of wheat chromosome 2D using a comparative genomic approach: from QTL to candidate gene. *Mol. Breeding*, 22 71–84. p.
- HARTL L., MOHLER V., ZELLER F. J., HSAM S. L. K., SCHWEIZER G. (1999): Identification of AFLP markers closely linked to the powdery mildew resistance genes *Pm1c* and *Pm4a* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome*, 42 322–329. p.
- HOISINGTON D., KHAIRALLAH M., GONZALEZ-DE-LEON D. (1994): Laboratory protocols: CIMMYT applied molecular genetics laboratory. Mexico, D.F.: CIMMYT, 50 p.
- HOREVAJ P., GALE L. R., MILUS E. A. (2011): Resistance in winter wheat lines to initial infection and spread within spikes by deoxynivalenol and nivalenol chemotypes of *Fusarium graminearum*. *Plant Dis.*, 95 31–37. p.
- HORNOK L., BÉKÉSI P., GICZEY G., JENEY A., NICHOLSON, P., PARRY, D., RITIENI, A., XU, X. (2005): Kalászfuzáriózis-kórokozók előfordulása és a mikotoxin-szennyeződés mértéke magyarországi őszi búza-állományokban 2001–2004 között. *Növénytermelés*, 54 (4) 217–235. p.
- HUSZ B. (1925): Fusariumbeteg gabonaszemek és csirák. *Növényvédelem*, 1 172–174. p.
- ITTU M., GRABARKIEWICZ-SZCZESNA J., KOSTECKI M., GOLINSKI P. (2000): Deoxynivalenol accumulation and other scab symptoms in six Romanian wheat genotypes inoculated with *Fusarium graminearum*. *Mycotoxin Res.*, 16 15–22. p.
- ITTU M., SĂULESCU N. N., ITTU G. (1997): Breeding wheat for resistance to fusarium head blight in Romania. 87–92. p. In: BRAUN H.-J. et al. (Szerk.): *Wheat: Prospects for global improvement. Developments in plant breeding, vol. 6*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer, 582 p.
- JAKABNÉ KONDOR M., BÉKÉSI P. (1992): A *Fusarium culmorum* fertőzési idejének és inokulum-koncentrációjának hatása az őszi búza szemtermés fertőződésére. *Növénytermelés*, 41 (1) 19–23. p.
- JAKABNÉ KONDOR M., BÉKÉSI P. (1993): A *GK Zombor* őszi búzafajta kalászfuzáriózisának [*Fusarium culmorum* (W. G. Smith) Saccardo] hatása a szemtermés ezerszemtömegére, csirázóképességére és vigorára a fertőzés idejének függvényében. *Növénytermelés*, 42 (5) 439–446. p.

- JAKUCS E., VAJNA L. (Szerk.) (2003): Mikológia. Budapest: Agroinform Kiadó, 477 p.
- JENKINSON P., PARRY D. W. (1994a): Isolation of *Fusarium* species from common broad-leaved weeds and their pathogenicity to winter wheat. *Mycol. Res.*, 98 (7) 776–780. p.
- JENKINSON P., PARRY D. W. (1994b): Splash dispersal of conidia of *Fusarium culmorum* and *Fusarium avenaceum*. *Mycol. Res.*, 98 506–510. p.
- JIANG G.-L., HUANG D.-C., SHEN Q.-Q., YANG Z.-L., LU W.-Z., SHI J., ZHU H., CHEN Z.-X., WARD R. (2006): Registration of wheat germplasms CJ W14 and CJ 9306 highly resistant to Fusarium head blight. *Crop Sci.*, 46 2326–2328. p.
- JIANG G.-L., SHI J., WARD R. W. (2007): QTL analysis of resistance to Fusarium head blight in the novel wheat germplasm CJ 9306. I. Resistance to fungal spread. *Theor. Appl. Genet.*, 116 3–13. p.
- JONES R. K., MIROCHA C. J. (1999): Quality parameters in small grains from Minnesota affected by Fusarium head blight. *Plant Dis.*, 83 506–511. p.
- JUHÁSZ A., LARROQUE O. R., TAMÁS L., HSAM S. L. K., ZELLER F. J., BÉKÉS F., BEDŐ Z. (2003): Bánkúti 1201 – an old Hungarian wheat variety with special storage protein composition. *Theor. Appl. Genet.*, 107 697–704. p.
- KANG J., CLARK A., VAN SANFORD D., GRIFFEY C., BROWN-GUEDIRA G., DONG Y., MURPHY J. P., COSTA J. (2011): Exotic scab resistance quantitative trait loci effects on soft red winter wheat. *Crop Sci.*, 51 924–933. p.
- KANG Z., BUCHENAUER H. (2000): Cytology and ultrastructure of the infection of wheat spikes by *Fusarium culmorum*. *Mycol Res.*, 104 1083–1093. p.
- KÁSZONYI G., KÓTAI CS., MARTONOSI I., BARTÓK T., LEHOCZKI-KRSJAK SZ., SZABÓ-HEVÉR Á., TÓTH B., VÉHA A., MESTERHÁZY Á. (2008): Fungicidkijuttatási technológiafejlesztés és összehasonlítás a búza kalászfuzariózisa ellen. *Növényvédelem*, 44 (1) 39–45. p.
- KERÉNYI Z., HORNOK L. (2002): Structure and function of mating-type genes in *Fusarium* species. *Acta Microbiol. Imm. H.*, 49 313–314. p.
- KEVEI F. (2003): A gombák szerveződése és egyedfejlődése. 41–70. p. In: JAKUCS E., VAJNA L. (Szerk.): *Mikológia*. Budapest: Agroinform Kiadó, 477 p.
- KOLB F. L., BAI G.-H., MUEHLBAUER G. J., ANDERSON J. A., SMITH K. P., FEDAK G. (2001): Host plant resistance genes for Fusarium head blight: mapping and manipulation with molecular markers. *Crop Sci.*, 41 611–619. p.
- KOMÁROMI J., VIDA G., PUSKÁS K., SZUNICS L., VEISZ O. (2006): Identification of wheat genotypes with adult plant resistance to powdery mildew. *Cereal Res. Commun.* 34 (2-3) 1051–1058. p.
- KONVALINA P., CAPOUCHOVÁ I., STEHNO Z., MOUDRÝ J. (2010): Agronomic characteristics of the spring forms of the wheat landraces (einkorn, emmer, spelt, intermediate bread wheat) grown in organic farming. *J. Agrobiol.*, 27 (1) 9–17. p.
- KÜKEDI E. (1971): Tapasztalatok a gabonalegy- és Fusarium-fertőzöttségről. *Magyar Mezőgazdaság*, 26 (4) 8–9. p.
- KÜKEDI E. (1972): Újabb adatok az őszi búza 1970–71. évi fusariumos fertőzöttségéhez. *Növényvédelem*, 8 (7) 289–294. p.
- KÜKEDI E. (1988): Az őszi búza fuzariózisairól, különös tekintettel az időjárásra és a termesztés-technikára. *Növénytermelés*, 37 (1) 83–89. p.

- KÜKEDI E. (2001): A kalászfuzáriumról, különös tekintettel a befolyásoló faktorokra. *Gyakorlati Agroforum*, 12 (6) 6–11. p.
- LÁSZLÓ E., VARGA B., VEISZ O. (2011): Composition of *Fusarium* species causing natural spike infection in wheat. *Acta Agron. Hung.*, 59 (3) 255–260. p.
- LEHOCZKI-KRSJAK S., SZABÓ-HEVÉR Á., TÓTH B., KÓTAI C., BARTÓK T., VARGA M., FARÁDY L. (2010): Prevention of *Fusarium* mycotoxin contamination by breeding and fungicide application to wheat. *Food Addit. Contam.*, 27 (5) 616–628. p.
- LELLEY J. (1965): A búza tömeges fusariumos fertőzése. *Magyar Mezőgazdaság*, 20 (36) 14. p.
- LELLEY J., RAJHÁTHY T. (1955): A búza nemesítése. Budapest: Akadémiai Kiadó, 544 p.
- LEMMENS M., BÜRSTMAYR H., RUCKENBAUER P. (1993): Variation in *Fusarium* head blight susceptibility of international and Austrian wheat breeding material. *Die Bodenkultur*, 44 65–78. p.
- LEMMENS M., HAIM K., LEW H., RUCKENBAUER P. (2004): The effect of nitrogen fertilization on *Fusarium* head blight development and deoxynivalenol contamination in wheat. *J. Phytopathol.*, 152 1–8. p.
- LEMMENS M., SCHOLZ U., BERTHILLER F., DALL'ASTA C., KOUTNIK A., SCHUHMACHER R., ADAM G., BUERSTMAYR H., MESTERHÁZY Á., KRŠKA R., RUCKENBAUER P. (2005): The ability to detoxify the mycotoxin deoxynivalenol colocalizes with a major quantitative trait locus for *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 18 1318–1324. p.
- LESLIE J. F., BOWDEN R. L. (2008): *Fusarium graminearum*: when species concepts collide. *Cereal Res. Commun.*, 36 (Suppl. B) 609–615. p.
- LESLIE J. F., SUMMERELL B. A. (2006): *The Fusarium Laboratory Manual*. Ames, IA, USA: Blackwell Publishing, 388 p.
- LEWIS J. M., SUENAGA K., VAN GINKEL M., GILCHRIST L., SHI J. R., JIANG G. L., KRAVCHENKO S., MUJEEB-KAZI A., WARD R. W. (2004): Identification and mapping of a QTL for type II resistance to *Fusarium* head blight on chromosome arm 2DL of wheat. 89–92. p. In: CANTY S. M. et al. (Szerk.): *Proc. 2nd Int. Symp. Fusarium Head Blight, Vol. 1*. East Lansing, MI: Michigan State University, 280 p.
- LI H. B., XIE G. Q., MA J., LIU G. R., WEN S. M., BAN T., CHAKRABORTY S., LIU C. J. (2010): Genetic relationships between resistances to *Fusarium* head blight and crown rot in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 121 941–950. p.
- LI T., BAI G., WU S., GU S. (2011): Quantitative trait loci for resistance to *Fusarium* head blight in a Chinese wheat landrace Haiyanzhong. *Theor. Appl. Genet.*, 122: 1497–1502. p.
- LIN F., XUE S. L., ZHANG Z. Z., ZHANG C. Q., KONG Z. X., YAO G. Q., TIAN D. G., ZHU H. L., LI C. J., CAO Y., WEI J. B., LUO Q. Y., MA Z. Q. (2006): Mapping QTL associated with resistance to *Fusarium* head blight in the Nanda2419 × Wangshuibai population. II. Type I resistance. *Theor. Appl. Genet.*, 112 528–535. p.
- LINK H. F. (1809): Observationes in ordinibus plantarum naturales, Dissertatio I. *Mag. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin*, 3 3–42. p. Idézi: Summerell et al. (2010)
- LIU S., ANDERSON J. A. (2003): Marker assisted evaluation of *Fusarium* head blight resistant wheat germplasm. *Crop Sci.*, 43 760–766. p.
- LIU S., CHRISTOPHER M. D., GRIFFEY C. A., HALL M. D., GUNDRUM P. G., BROOKS W. S. (2012): Molecular characterization of resistance to *Fusarium* head blight in U.S. soft red winter wheat breeding line VA00W-38. *Crop Sci.*, 52 2283–2292. p.

- LIU Y., KANG Z., BUCHENAUER H. (2006): Ultrastructural and immunocytochemical studies on effects of barley yellow dwarf virus – infection on Fusarium head blight, caused by *Fusarium graminearum*, in wheat plants. *J. Phytopathol.*, 154 6–15. p.
- LIU Z. Z. (1985): Recent advances in research on wheat scab in China. 174–181. p. In: Villareal R. L., Klatt A. R. (Szerk.): *Wheats for More Tropical Environments*. Mexico, D.F.: CIMMYT, 354 p.
- LIU Z. Z., WANG Z. Y. (1991): Improved scab resistance in China: sources of resistance and problems. 178–188. p. In: SAUNDERS D. A. (Szerk.): *Wheat for Nontraditional Warm Areas, Proc. Int. Conf.* Mexico, D.F.: CIMMYT, 549 p.
- LÖFFLER M., SCHÖN C.-C., MIEDANER T. (2009): Revealing the genetic architecture of FHB resistance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) by QTL meta-analysis. *Mol. Breeding*, 23 473–488. p.
- LU Q., SZABO-HEVER A., BJØRNSTAD Å., LILLEMO M., SEMAGN K., MESTERHAZY A., JI F., SHI J., SKINNES H. (2011): Two major resistance quantitative trait loci are required to counteract the increased susceptibility to Fusarium head blight of the *Rht-D1b* dwarfing gene in wheat. *Crop Sci.*, 51 2430–2438. p.
- MANCZINGER L., PÓCSI I., VETTER J. (2003): Gombaélettan. 139–195. p. In: JAKUCS E., VAJNA L. (Szerk.): *Mikológia*. Budapest: Agroiinform Kiadó, 477 p.
- MAO S.-L., WEI Y.-M., CAO W., LAN X.-J., YU M., CHEN Z.-M., CHEN G.-Y., ZHENG Y.-L. (2010): Confirmation of the relationship between plant height and Fusarium head blight resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) by QTL meta-analysis. *Euphytica*, 174 343–356. p.
- MARASAS W. F. O., NELSON P. E., TOUSSOUN T. A. (1984): Toxigenic *Fusarium* species, identity and mycotoxicology. USA: Pennsylvania State University Press, 328 p.
- MARDI M., BUERSTMAYR H., GHAREYAZIE B., LEMMENS M., MOHAMMADI S. A., NOLZ R., RUCKENBAUER P. (2005): QTL analysis of resistance to Fusarium head blight in wheat using a ‘Wangshuibai’-derived population. *Plant Breeding*, 124 329–333. p.
- MARTIN R. A., JOHNSTON H. W. (1982): Effects and control of fusarium diseases of cereal grains in the Atlantic Provinces. *Can. J. Plant Pathol.*, 4 210–216. p.
- MCCARTNEY C. A., SOMERS D. J., FEDAK G., CAO W. (2004): Haplotype diversity at fusarium head blight resistance QTLs in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 109 261–271. p.
- MCCARTNEY C. A., SOMERS D. J., FEDAK G., DEPAUW R. M., THOMAS J., FOX S. L., HUMPHREYS D. G., LUKOW O., SAVARD M. E., MCCALLUM B. D., GILBERT J., CAO W. (2007): The evaluation of FHB resistance QTLs introgressed into elite Canadian spring wheat germplasm. *Mol. Breeding*, 20 209–221. p.
- MCDONALD B. A., LINDE C. (2002): Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 40 349–379. p.
- MCMULLEN M., JONES R., GALLENBERG D. (1997): Scab of wheat and barley: a re-emerging disease of devastating impact. *Plant Dis.*, 81 1340–1348. p.
- MESTERHÁZY Á. (1974a): Fusarium diseases of wheat and triticales in South-East Hungary. *Cereal Res. Commun.*, 2 (3) 167–173. p.
- MESTERHÁZY Á. (1974b): Rezisztenciavizsgálatok búzán és kukoricán a Fusarium gombákkal szemben. *Növényvédelem*, 10 (8) 340–347. p.
- MESTERHÁZY Á. (1975): Különböző Fusarium fajok hatása búzára csírákorban és virágzás után. *Növénytermelés*, 24 (4) 323–337. p.

- MESTERHÁZY Á. (1977): Reaction of winter wheat varieties to four *Fusarium* species. *Phytopathol. Z.*, 90 104–112. p.
- MESTERHÁZY Á. (1983): Breeding wheat for resistance to *Fusarium graminearum* and *Fusarium culmorum*. *Plant Breeding*, 91 295–311. p.
- MESTERHÁZY Á. (1984a): A laboratory method to predict pathogenicity of *Fusarium graminearum* in field and resistance of wheat to scab. *Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung.*, 19 (3–4) 205–218. p.
- MESTERHÁZY Á. (1984b): *Fusarium* species of wheat in South Hungary, 1970–1983. *Cereal Res. Commun.*, 12 (3–4) 167–170. p.
- MESTERHÁZY Á. (1986): Kalászfuzáriózissal szembeni ellenállóság őszi búzában. *Növénytermelés*, 35 (5) 407–417. p.
- MESTERHÁZY Á. (1987): Selection of head blight resistant wheats through improved seedling resistance. *Plant Breeding*, 98 (1) 25–36. p.
- MESTERHÁZY A. (1995): Types and components of resistance to *Fusarium* head blight of wheat. *Plant Breeding*, 114 377–386. p.
- MESTERHÁZY Á. (2002): Theory and practice of the breeding for *Fusarium* head blight resistance in wheat. *J. Appl. Genet.*, 43A 289–302. p.
- MESTERHÁZY Á., BARTÓK T., KÁSZONYI G., VARGA M., TÓTH B., VARGA J. (2005): Common resistance to different *Fusarium* spp. causing *Fusarium* head blight in wheat. *Eur. J. Plant Pathol.*, 112 267–281. p.
- MESTERHÁZY Á., BARTÓK T., LAMPER C. (2003): Influence of wheat cultivar, species of *Fusarium*, and isolate aggressiveness on the efficacy of fungicides for control of *Fusarium* head blight. *Plant Dis.*, 87 1107–1115. p.
- MESTERHÁZY Á., BARTÓK T., MIROCHA C. G., KOMORÓCZY R. (1999): Nature of wheat resistance to *Fusarium* head blight and the role of deoxynivalenol for breeding. *Plant Breeding*, 118 97–110. p.
- MESTERHÁZY Á., TÓTH B., BARTÓK T., VARGA M. (2008a): Breeding strategies against FHB in winter wheat and their relation to type I resistance. *Cereal Res. Commun.*, 36 (Suppl. B) 37–43. p.
- MESTERHÁZY Á., TÓTH B., SZABÓ-HEVÉR Á., VARGA J., LEHOCZKI-KRSJAK S. (2008b): Node infection caused by *Fusarium graminearum* in wheat. *Cereal Res. Commun.*, 36 (3) 471–475. p.
- MIEDANER T. (1997): Breeding wheat and rye for resistance to *Fusarium* diseases. *Plant Breeding*, 116 201–220. p.
- MIEDANER T., GANG G., GEIGER H. H. (1996): Quantitative-genetic basis of aggressiveness of 42 isolates of *Fusarium culmorum* for winter rye head blight. *Plant Dis.*, 80 500–504. p.
- MIEDANER T., MOLDOVAN M., ITTU M. (2003): Comparison of spray and point inoculation to assess resistance to *Fusarium* head blight in a multi-environment wheat trial. *Phytopathology*, 93 1068–1072. p.
- MIEDANER T., REINBRECHT C., LAUBER U., SCHOLLENBERGER M., GEIGER H. H. (2001a): Effects of genotype and genotype-environment interaction on deoxynivalenol accumulation and resistance to *Fusarium* head blight in rye, triticale, and wheat. *Plant Breeding*, 120 97–105. p.

- MIEDANER T., SCHILLING A. G., GEIGER H. H. (2001b): Molecular diversity and variation for aggressiveness in populations of *Fusarium graminearum* and *Fusarium culmorum* sampled from wheat fields in different countries. *J. Phytopathol.*, 149 641–648. p.
- MIEDANER T., WILDE F., KORZUN V., EBMEYER E. (2008): Phenotypic selection for high resistance to *Fusarium* head blight after introgression of quantitative trait loci (QTL) from exotic spring wheat and verification by simple sequence repeat markers *a posteriori*. *Plant Breeding*, 127 217–221. p.
- MIEDANER T., WILDE F., KORZUN V., EBMEYER E., SCHMOLKE M., HARTL L., SCHÖN C. C. (2009): Marker selection for *Fusarium* head blight resistance based on quantitative trait loci (QTL) from two European sources compared to phenotypic selection in winter wheat. *Euphytica*, 166 219–227. p.
- MIEDANER T., WILDE F., STEINER B., BUERSTMAYR H., KORZUN V., EBMEYER E. (2006): Stacking quantitative trait loci (QTL) for *Fusarium* head blight resistance from non-adapted sources in an European elite spring wheat background and assessing their effects on deoxynivalenol (DON) content and disease severity. *Theor. Appl. Genet.*, 112 562–569. p.
- MILLER J. D., APSIMON J. W., BLACKWELL B. A., GREENHALGH R., TAYLOR A. (2001): Deoxynivalenol: a 25 year perspective on a trichothecene of agricultural importance. 310–320. p. In: SUMMERELL B. A. et al. (Szerk.): *Fusarium – Paul E. Nelson Memorial Symposium*. St. Paul, MN, USA: APS Press, 392 p.
- MILLER J. D., ARNISON P. G. (1986): Degradation of deoxynivalenol by suspension cultures of the fusarium head blight resistant wheat cultivar Frontana. *Can. J. Plant Pathol.*, 8 (2) 147–150. p.
- MILLER J. D., YOUNG J. C., SAMPSON D. R. (1985): Deoxynivalenol and Fusarium head blight resistance in spring cereals. *Phytopathol. Z.*, 113 359–367. p.
- MURRAY T. D., PARRY D. W., CATTILIN N. D. (1998): A colour handbook of diseases of small grain cereal crops. London: Manson Publishing, 142 p.
- NAKAGAWA M.-O. (1955): Studies on Ear-Scab resistance of wheat plants. 2. Genetical factors affecting on the inheritance of Ear-Scab disease of wheat plants. *Jpn. J. Breed.*, 5 15–22. p.
- NELSON P. E. (1991): History of *Fusarium* systematics. *Phytopathology*, 81 1045–1048. p.
- NELSON P. E., TOUSSOUN T. A., MARASAS W. F. O. (1983): *Fusarium* species: an illustrated manual for identification. USA: Pennsylvania State University Press, 193 p.
- O'DONNELL K., KISTLER H. C., TACKE B. K., CASPER H. H. (2000): Gene genealogies reveal global phylogeographic structure and reproductive isolation among lineages of *Fusarium graminearum*, the fungus causing wheat scab. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 97 7905–7910. p.
- O'DONNELL K., WARD T. J., GEISER D. M., KISTLER H. C., AOKI T. (2004): Genealogical concordance between the mating type locus and seven other nuclear genes supports formal recognition of nine phylogenetically distinct species within the *Fusarium graminearum* clade. *Fungal Genet. Biol.*, 41 600–623. p.
- PARRY D. W., JENKINSON P., MCLEOD L. (1995): *Fusarium* ear blight (scab) in small grain cereals – a review. *Plant Pathol.*, 44 207–238. p.
- PASCOE I. G. (1990): *Fusarium* morphology I: Identification and characterization of a third conidial type, the mesoconidium. *Mycotaxon*, 37 121–160. p.
- PÁSTI L. (1977a): A búzamazvak *Fusarium* spp. fertőzőttségéről. *Növényvédelem*, 13 (5) 199–204. p.

- PÁSTI L. (1977b): Az éghajlati tényezők szerepe az őszi búza fuzáriumos kalászbetegségének (*Fusarium graminearum* Schw.) kialakulásában. *Növényvédelem*, 13 (6) 251–256. p.
- PAUL P. A., LIPPS P. E., MADDEN L. V. (2005): Relationship between visual estimates of *Fusarium* head blight intensity and deoxynivalenol accumulation in harvested wheat grain: a meta-analysis. *Phytopathology*, 95 1225–1236. p.
- PAULITZ T. C. (1999): *Fusarium* head blight: a re-emerging disease. *Phytoprotection*, 80 127–133. p.
- PEREYRA S. A., DILL-MACKY R., SIMS A. L. (2004): Survival and inoculum production of *Gibberella zeae* in wheat residue. *Plant Dis.*, 88 724–730. p.
- POLIŠENSKÁ I., TVARŮŽEK L. (2007): Relationships between deoxynivalenol content, presence of kernels infected by *Fusarium* spp. pathogens and visually scabby kernels in Czech wheat in 2003–2005. *Cereal Res. Commun.*, 35 (3) 1437–1448. p.
- PUMPHREY M. O., BERNARDO R., ANDERSON J. A. (2007): Validating the *Fhb1* QTL for *Fusarium* head blight resistance in near-isogenic wheat lines developed from breeding populations. *Crop Sci.*, 47 200–206. p.
- PUSKÁS K., GÁL M., VIDA GY., VEISZ O. (2004): Martonvásári őszi búzafajták ellenállósága a fuzárium kalászon belüli terjedésével szemben. 40. p. In: Sutka J. (Szerk.): *X. Növénytermesztési Tudományos Napok*. Budapest: Magyar Tudományos Akadémia. 171 p.
- PUSKÁS K., VIDA GY., CSÉPLŐ M., VEISZ O. (2002): Tünetmentes búzagalászok fuzáriumos szemfertőzöttsége. 269–274. p. In: SUTKA J., VEISZ O. (Szerk.): *A növénytermesztés szerepe a jövő multifunkcionális mezőgazdaságában. 50 éves az Acta Agronomica Hungarica*. Martonvásár, 376 p.
- RÖDER M. S., KORZUN V., WENDEHAKKE K., PLASCHKE J., TIXIER M.-H., LEROY P., GANAL M. W. (1998): A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 149 2007–2023. p.
- RUCKENBAUER P., BUERSTMAYR H., LEMMENS M. (2001): Present strategies in resistance breeding against scab (*Fusarium* spp.). *Euphytica*, 119 121–127. p.
- RUDD J. C., HORSLEY R. D., MCKENDRY A. L., ELIAS E. M. (2001): Host plant resistance genes for *Fusarium* head blight: sources, mechanisms, and utility in conventional breeding systems. *Crop Sci.*, 41 620–627. p.
- SACCARDO P. A. (1877): *Fungi veneti novi vel critici vel mycologiae venetae addendi*. Series VI. *Michelia*, 1 1–72. p. Idézi: Samuels et al. (2001)
- SAMUELS G. J., NIRENBERG H. I., SEIFERT K. A. (2001): Perithecial species of *Fusarium*. 1–14. p. In: SUMMERELL B. A. et al. (Szerk.): *Fusarium – Paul E. Nelson Memorial Symposium*. St. Paul, MN, USA: APS Press, 392 p.
- SAMUELS G. J., SEIFERT K. A. (1995): The impact of molecular characters on systematics of filamentous Ascomycetes. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 33 37–67. p.
- SCHROEDER H. W., CHRISTENSEN J. J. (1963): Factors affecting resistance of wheat to scab caused by *Gibberella zeae*. *Phytopathology*, 53 831–838. p.
- SCHUELKE M. (2000): An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nat. Biotechnol.*, 18 233–234. p.
- SEIFERT K. A. (2001): *Fusarium* and anamorph generic concepts. 15–28. p. In: SUMMERELL B. A. et al. (Szerk.): *Fusarium – Paul E. Nelson Memorial Symposium*. St. Paul, MN, USA: APS Press, 392 p.
- SHEN X., ITTU M., OHM H. W. (2003a): Quantitative trait loci conditioning resistance to *Fusarium* head blight in wheat line F201R. *Crop Sci.*, 43 850–857. p.

- SHEN X., ZHOU M., LU W., OHM H. (2003b): Detection of *Fusarium* head blight resistance QTL in a wheat population using bulked segregant analysis. *Theor. Appl. Genet.*, 106 1041–1047. p.
- SIMON GY., SZIGETI G., VIRÁNYI F., SZABÓ I., SZAKÁCS GY., PÓCSI I., VÁGVÖLGYI CS., BALÁZS S., SZEDLAY GY., TURÓCZI GY. (2003): Alkalmazott mikológia. 307–460. p. In: JAKUCS E., VAJNA L. (Szerk.): *Mikológia*. Budapest: Agroinform Kiadó, 477 p.
- ŠÍP V., CHRPOVÁ J., LEIŠOVÁ L., SÝKOROVÁ S., KUČERA L., OVESNÁ J. (2007): Effects of genotype, environment and fungicide treatment on development of *Fusarium* head blight and accumulation of DON in winter wheat grain. *Czech J. Genet. Plant Breed.*, 43 (1) 16–31. p.
- ŠÍP V., CHRPOVÁ J., SÝKOROVÁ S. (2008): Assessing resistance to head blight in wheat cultivars inoculated with different *Fusarium* isolates. *Czech J. Genet. Plant Breed.*, 44 (2) 43–59. p.
- SMITH W. G. (1884): Diseases of field and garden crops. London, UK: MacMillan, 353 p.
- SNIJDERS C. H. A. (1990a): Aspects of resistance to *Fusarium* head blight caused by *Fusarium culmorum* in wheat. PhD.-thesis. Wageningen: Agricultural University, 115 p.
- SNIJDERS C. H. A. (1990b): Response to selection in F₂ generations of winter wheat for resistance to head blight caused by *Fusarium culmorum*. *Euphytica*, 50 163–169. p.
- SNIJDERS C. H. A. (1990c): Systemic fungal growth of *Fusarium culmorum* in stems of winter wheat. *J. Phytopathol.*, 129 133–140. p.
- SNIJDERS C. H. A. (1990d): The inheritance of resistance to head blight caused by *Fusarium culmorum* in winter wheat. *Euphytica*, 50 11–18. p.
- SNIJDERS C. H. A. (2004): Resistance in wheat to *Fusarium* infection and trichothecene formation. *Toxicol. Lett.*, 153 37–46. p.
- SNIJDERS C. H. A., KRECHTING C. F. (1992): Inhibition of deoxynivalenol translocation and fungal colonization in *Fusarium* head blight resistant wheat. *Can. J. Bot.*, 70 1570–1576. p.
- SNYDER W. C., HANSEN H. N. (1940): The species concept in *Fusarium*. *Am. J. Bot.*, 27 (2) 64–67. p.
- SNYDER W. C., HANSEN H. N. (1941): The species concept in *Fusarium* with reference to section *Martiella*. *Am. J. Bot.*, 28 (9) 738–742. p.
- SNYDER W. C., HANSEN H. N. (1945): The species concept in *Fusarium* with reference to *Discolor* and other sections. *Am. J. Bot.*, 32 (10) 657–666. p.
- SOMERS D. J., FEDAK G., SAVARD M. (2003): Molecular mapping of novel genes controlling *Fusarium* head blight resistance and deoxynivalenol accumulation in spring wheat. *Genome*, 46 555–564. p.
- SRINIVASACHARY, GOSMAN N., STEED A., FAURE S., BAYLES R., JENNINGS P., NICHOLSON P. (2008): Mapping of QTL associated with *Fusarium* head blight in spring wheat RL4137. *Czech J. Genet. Plant Breed.*, 44 (4) 147–159. p.
- STARKEY D. E., WARD T. J., AOKI T., GALE L. R., KISTLER H. C., GEISER D. M., SUGA H., TÓTH B., VARGA J., O'DONNELL K. (2007): Global molecular surveillance reveals novel *Fusarium* head blight species and trichothecene toxin diversity. *Fungal Genet. Biol.*, 44 1191–1204. p.
- STEINER B., LEMMENS M., GRIESSER M., SCHOLZ U., SCHONDELMAIER J., BUERSTMAYR H. (2004): Molecular mapping of resistance to *Fusarium* head blight in the spring wheat cultivar *Frontana*. *Theor. Appl. Genet.*, 109 215–224. p.

- SUMMERELL B. A., LAURENCE M. H., LIEW E. C. Y., LESLIE J. F. (2010): Biogeography and phylogeography of *Fusarium*: a review. *Fungal Divers.*, 44 3–13. p.
- SUTTON J. C. (1982): Epidemiology of wheat head blight and maize ear rot caused by *Fusarium graminearum*. *Can. J. Plant Pathol.*, 4 195–209. p.
- SUZUKI T., SATO M., TAKEUCHI T. (2012): Evaluation of the effects of five QTL regions on *Fusarium* head blight resistance and agronomic traits in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Breeding Sci.*, 62 11–17. p.
- SVÁB J. (1981): Biometriai módszerek a kutatásban. Budapest: Mezőgazdasági Kiadó, 557 p.
- SZABÓ-HEVÉR Á., LEHOCZKI-KRSJAK S., TÓTH B., PURNHAUSER L., BUERSTMAYR H., STEINER B., MESTERHÁZY Á. (2012): Identification and validation of fusarium head blight and *Fusarium*-damaged kernel QTL in a Frontana/Remus DH mapping population. *Can. J. Plant Pathol.*, 34 (2): 224–238. p.
- SZÉCSI Á. (1990): Fuzáriotoxinok. *Növénytermelés*, 39 (4) 369–379. p.
- SZÉCSI Á., BARTÓK T. (1995): A magyarországi *Fusarium graminearum* populáció trichotecén kemotípusai. *Növényvédelem*, 31 (3) 103–109. p.
- SZÉCSI Á., ÉRSEK T., VARGA J. (2003): A gombák filogenetikai rendszere. 71–137. p. In: JAKUCS E., VAJNA L. (Szerk.): *Mikológia*. Budapest: Agroinform Kiadó, 477 p.
- SZENTKIRÁLYI Z.-NÉ (1973): Búzaminták vizsgálata fuzáriumos fertőzöttségre Komárom megyében. *Növényvédelem*, 9 (5) 219. p.
- SZEPESSY I. (1977): Növénybetegségek. Budapest: Mezőgazdasági Kiadó, 446 p.
- SZUNICS L., SZUNICS LU., VEISZ O., VIDA G. (1997): Sensitivity of cereal species to snow mould. *Cereal Res. Commun.*, 25 (3/2) 819–820. p.
- SZUNICS LU., SZUNICS L. (1981): A búzáról izolált mikroorganizmusok és kártételük ismertetése. III. Adatok a kártétel alakulásához. *Növénytermelés*, 30 (1) 47–55. p.
- SZUNICS LU., SZUNICS L. (1992): Búza kalászfuzárium fertőzési módszerek és a fajták fogékonysága. *Növénytermelés*, 41 (3) 201–210. p.
- SZUNICS LU., SZUNICS L., STÉHLI L. (1987): A búzáról izolált mikroorganizmusok és kártételük ismertetése. IV. Adatok a *Fusarium* okozta kártétel alakulásához. *Növénytermelés*, 36 (6) 421–429. p.
- TÓTH A. (1991): *Fusarium* fajok előfordulása Pest megyei búzamintákban. *Növényvédelem*, 27 (2) 66–71. p.
- TÓTH A., SZAKÁL M., PETRÓCZI I. (1994): Őszi búza szemtermésében előforduló *Fusarium* fajok dominancia-viszonyai Pest megyében. *Növényvédelem*, 30 (10) 455–460. p.
- TÓTH B., KÁSZONYI G., BARTÓK T., VARGA J., MESTERHÁZY Á. (2008): Common resistance of wheat to members of the *Fusarium graminearum* species complex and *F. culmorum*. *Plant Breeding*, 127 1–8. p.
- TÓTH B., MESTERHÁZY Á., NICHOLSON P., TÉREN J., VARGA J. (2004): Mycotoxin production and molecular variability of European and American isolates of *Fusarium culmorum*. *Eur. J. Plant Pathol.*, 110 587–599. p.
- TÓTH O. (1970): A gabonafélék fuzárium fertőzöttségéről. *Magyar Mezőgazdaság*, 25 (35) 11. p.
- TRAIL F. (2009): For blighted waves of grain: *Fusarium graminearum* in the postgenomics era. *Plant Physiol.*, 149 103–110. p.
- TRAIL F., GAFFOOR I., VOGEL S. (2005): Ejection mechanics and trajectory of the ascospores of *Gibberella zeae* (anamorph *Fusarium graminearum*). *Fungal Genet. Biol.*, 42 528–533. p.

- UBRIZSY G. (1965): Növénykórtan II. Budapest: Akadémiai Kiadó, 942 p.
- VAN EEUWIJK F. A., MESTERHAZY A., KLING CH. I., RUCKENBAUER P., SAUR L., BÜRSTMAYR H., LEMMENS M., KEIZER L. C. P., MAURIN N., SNIJDERS C. H. A. (1995): Assessing non-specificity of resistance in wheat to head blight caused by inoculation with European strains of *Fusarium culmorum*, *F. graminearum* and *F. nivale* using a multiplicative model for interaction. *Theor. Appl. Genet.*, 90 221–228. p.
- VAN GINKEL M., VAN DER SCHAAR W., ZHUPING Y., RAJARAM S. (1996): Inheritance of resistance to scab in two wheat cultivars from Brazil and China. *Plant Dis.*, 80 863–867. p.
- VAN OOIJEN J. W. (2004): MapQTL[®] 5, Software for the mapping of quantitative trait loci in experimental populations. Wageningen, Netherlands: Kyazma B. V., 57 p.
- VAN OOIJEN J. W. (2006): JoinMap[®] 4, Software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations. Wageningen, Netherlands: Kyazma B. V., 59 p.
- VERES E., KÁTAI J., GYÓRI Z. (2001): A betárolt gabona fuzárium fertőzöttségének és toxinszennyezettségének kérdése. *Növénytermelés*, 50 (4) 479–485. p.
- VIDA G., BEDŐ Z., LÁNG L., JUHÁSZ A. (1998): Analysis of the quality traits of a Bánkúti 1201 population. *Cereal Res. Commun.* 26 (3) 313–320. p.
- VIDA G., GÁL M., UHRIN A., VEISZ O., SYED N. H., FLAVELL A. J., WANG Z., BEDŐ Z. (2009): Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance. *Euphytica*, 170 67–76. p.
- WAGACHA J. M., MUTHOMI J. W. (2007): *Fusarium culmorum*: Infection process, mechanisms of mycotoxin production and their role in pathogenesis in wheat. *Crop Prot.*, 26 877–885. p.
- WALDRON B. L., MORENO-SEVILLA B., ANDERSON J. A., STACK R. W., FROHBERG R. C. (1999): RFLP mapping of QTL for *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Crop Sci.*, 39 805–811. p.
- WANG Y. Z., MILLER J. D. (1988): Effects of *Fusarium graminearum* metabolites on wheat tissue in relation to *Fusarium* head blight resistance. *J. Phytopathol.*, 122 118–125. p.
- WIESE M. V. (1987): Compendium of wheat diseases. St. Paul, MN, USA: APS Press, 112 p.
- WILCOXSON R. D., KOMMEDAHL T., OZMON E. A., WINDELS C. E. (1988): Occurrence of *Fusarium* species in scabby wheat from Minnesota and their pathogenicity to wheat. *Phytopathology*, 78 586–589. p.
- WILDE F., KORZUN V., EBMEYER E., GEIGER H. H., MIEDANER T. (2007): Comparison of phenotypic and marker-based selection for *Fusarium* head blight resistance and DON content in spring wheat. *Mol. Breeding*, 19 357–370. p.
- WINDELS C. E. (2000): Economic and social impacts of *Fusarium* head blight: changing farms and rural communities in the Northern Great Plains. *Phytopathology*, 90 17–21. p.
- WIŚNIEWSKA H., PERKOWSKI J., KACZMAREK Z. (2004): Scab response and deoxynivalenol accumulation in spring wheat kernels of different geographical origins following inoculation with *Fusarium culmorum*. *J. Phytopathol.*, 152 613–621. p.
- WOLLENWEBER H. W., REINKING O. A. (1935): Die Fusarien, ihre Beschreibung, Schadwirkung und Bekämpfung. Berlin: Paul Parey. 355 p. Idézi: Nelson (1991)
- XU X., NICHOLSON P. (2009): Community ecology of fungal pathogens causing wheat head blight. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 47 83–103. p.
- XU Y., CROUCH J. H. (2008): Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. *Crop Sci.*, 48 391–407. p.

- XU Y, FANG Z. (1982): Methods of testing the resistance of wheat varieties to the scab and the differentiation of the virulence of the casual organism. *Acta Phytopathol. Sin.*, 12 (4) 53–57. p. Idézi: Bai és Shaner (1994)
- XUE S., LI G., JIA H., XU F., LIN F., TANG M., WANG Y., AN X., XU H., ZHANG L., KONG Z., MA Z. (2010): Fine mapping *Fhb4*, a major QTL conditioning resistance to Fusarium infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 121 147–156. p.
- XUE S., XU F., TANG M., ZHOU Y., LI G., AN X., LIN F., XU H., JIA H., ZHANG L., KONG Z., MA Z. (2011): Precise mapping *Fhb5*, a major QTL conditioning resistance to *Fusarium* infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 123 1055–1063. p.
- YANG Z. P., GILBERT J., SOMERS D. J., FEDAK G., PROCUNIER J. D., MCKENZIE I. H. (2003): Marker assisted selection of Fusarium head blight resistance genes in two doubled haploid populations of wheat. *Mol. Breeding*, 12 309–317. p.
- YANG Z., GILBERT J., FEDAK G., SOMERS D. J. (2005): Genetic characterization of QTL associated with resistance to Fusarium head blight in a doubled-haploid spring wheat population. *Genome*, 48 187–196. p.
- YANG Z., GILBERT J., PROCUNIER J. D. (2006): Genetic diversity of resistance genes controlling fusarium head blight with simple sequence repeat markers in thirty-six wheat accessions from east asian origin. *Euphytica*, 148 345–352. p.
- YU J.-B., BAI G.-H., CAI S.-B., BAN T. (2006): Marker-assisted characterization of Asian wheat lines for resistance to *Fusarium* head blight. *Theor. Appl. Genet.*, 113 308–320. p.
- YU J.-B., BAI G.-H., CAI S.-B., DONG Y.-H., BAN T. (2008): New Fusarium head blight-resistant sources from asian wheat germplasm. *Crop Sci.*, 48 1090–1097. p.
- YU Y.-J. (1982): Monosomic analysis for scab resistance and yield components in the wheat cultivar Soo-mo 3. *Cereal Res. Commun.*, 10 185–189. p.
- ZADOKS J. C., SCHEIN R. D. (1979): Epidemiology and plant disease management. New York: Oxford University Press. 427 p. Idézi: Sutton (1982)
- ZHANG G., MERGOUM M. (2007): Molecular mapping of kernel shattering and its association with Fusarium head blight resistance in a Sumai3 derived population. *Theor. Appl. Genet.*, 115 757–766. p.
- ZHANG J. X., JIN Y., RUDD J. C., BOCKELMAN H. E. (2008): New Fusarium head blight resistant spring wheat germplasm identified in the USDA National Small Grains Collection. *Crop Sci.*, 48 223–235. p.
- ZHOU W., KOLB F. L., BAI G., SHANER G., DOMIER L. L. (2002): Genetic analysis of scab resistance QTL in wheat with microsatellite and AFLP markers. *Genome*, 45 719–727. p.
- ZHOU W.-C., KOLB F. L., BAI G.-H., DOMIER L. L., BOZE L. K., SMITH N. J. (2003): Validation of a major QTL for scab resistance with SSR markers and use of marker-assisted selection in wheat. *Plant Breeding*, 122 40–46. p.
- ZILLINSKY F. J. (1983): Common diseases of small grain cereals: a guide to identification. Mexico, D.F.: CIMMYT, 142. p.

M2. Több kísérletben vizsgált búza genotípusok

M2.1. táblázat. Martonvásári őszi búza fajtakísérlet és a kísérletekben vizsgált egyéb magyar búzafajták és nemesítési törzsek

Genotípus	Szántóföldi rezisztencia, csokros permetezéssel inokuláció				Szántóföldi rezisztencia, állománypermetezéssel inokuláció				II. típusú rezisztencia, kalászkainjektálás		
	2003.	2004.	2005.	2006.	2003.	2004.	2005.	2006.	2004.	2005.	2006.
Martonvásári 4	+	+							+		
Martonvásári 8	+	+							+		
Martonvásári 12	+	+							+		
Martonvásári 15	+	+							+		
Martonvásári 16	+	+							+		
Martonvásári 23	+	+							+		
Mv Amanda	+	+							+		
Mv Kucsma	+	+							+		
Mv Matild	+	+							+		
Mv Mezőföld	+	+							+		
Mv Panna	+	+							+		
Mv Prizma	+	+							+		
Mv Vilma	+	+							+		
Mv Emma	+	+							+		+
Mv Mariska	+	+							+		+
Mv Dalma	+	+	+						+	+	
Mv Garmada	+	+	+						+	+	
Mv Martina	+	+	+						+	+	
Mv Piroska	+	+	+						+	+	
Mv Tamara	+	+	+						+	+	
Mv08-03	+	+	+						+	+	
Mv13-03	+	+	+						+	+	
Mv Gorsium	+	+		+					+		+
Mv Kemence	+	+		+					+		+
Mv Béres	+	+	+	+					+	+	+
Mv Csárdás	+	+	+	+					+	+	+
Mv Emese	+	+	+	+					+	+	+
Mv Hombár	+	+	+	+					+	+	+
Mv Ködmön	+	+	+	+					+	+	+
Mv Magdaléna	+	+	+	+					+	+	+
Mv Magvas	+	+	+	+					+	+	+
Mv Mambó	+	+	+	+					+	+	+
Mv Marsall	+	+	+	+					+	+	+
Mv Matyó	+	+	+	+					+	+	+
Mv Pálma	+	+	+	+					+	+	+
Mv Palotás	+	+	+	+					+	+	+
Mv Regiment	+	+	+	+					+	+	+
Mv Suba	+	+	+	+					+	+	+
Mv Süveges	+	+	+	+					+	+	+
Mv Táltos	+	+	+	+					+	+	+
Mv Toborzó	+	+	+	+					+	+	+
Mv Verbunkos	+	+	+	+					+	+	+
Mv Walzer	+	+	+	+					+	+	+
Mv Kolo		+	+	+					+	+	+
Mv Mazurka		+	+	+					+	+	+

M2.1. táblázat. Folytatás az előző oldalról.

Genotípus	Szántóföldi rezisztencia, csokros permetezéssel inokuláció				Szántóföldi rezisztencia, állománypermetezéssel inokuláció				II. típusú rezisztencia, kalászkainjektálás		
	2003.	2004.	2005.	2006.	2003.	2004.	2005.	2006.	2004.	2005.	2006.
Mv Laura		+	+	+	+					+	+
Mv Lucilla		+	+	+	+					+	+
Mv Zelma		+	+	+	+					+	+
Mv09-04		+	+	+	+					+	+
Mv Menüett				+	+		+				+
Mv Bodri				+	+						+
Mv08-05				+	+		+				+
Mv10-05				+	+		+				+
Mv117-04							+	+	+		+
Mv121-04							+	+	+		+
Mv Vekni	+								+		+
Bánkúti 1201	+	+	+	+	+		+		+	+	+
BKT9086-95	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
BKT9120-95	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
BKT9158-95	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
136.16.7.4 (GK)	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
Martonvásári 17	+						+	+	+	+	+

Megjegyzés: + A genotípust az adott évben és kísérletben vizsgáltuk.

Rövidítés: GK=Gabonakutató Nonprofit Kft., Szeged

M2.2. táblázat. Külföldi ismert és potenciális rezisztenciaforrások

Genotípus	Szántóföldi rezisztencia, csokros permetezési inokuláció				Szántóföldi rezisztencia, állománypermetezési inokuláció				II. típusú rezisztencia, kalászkainjektálás			Származási ország
	2003.	2004.	2005.	2006.	2003.	2004.	2005.	2006.	2004.	2005.	2006.	
92145A2-4-6-5					+	+		+	+			USA
92227C5-1-1X					+	+		+	+			USA
INW9811					+	+		+	+			USA
INW9853					+	+		+	+			USA
Bucsányi 20					+	+		+	+			Szlovákia
LU95		+			+		+	+	+			Kína
Mayoor		+			+		+	+	+			Mexikó
81-F3-79	+	+						+	+			Franciaország
Arina	+	+						+	+			Svájc
Petrus		+						+	+			Németország
Praag 8		+			+			+	+			Csehország
Catbird		+	+		+		+	+	+	+		Mexikó
F201R			+		+	+		+	+	+		Románia
Goldfield	+	+	+				+	+	+	+		USA
Frontana	-	+	+			+		+	+	+		Brazília
CM82036	+	+	+	+		+		+	+	+		Mexikó
Nobeokabozu	+	+	+	+		+		+	+	+		Japán
Wuhan 2	-	+	+				+	+	+	+		Kína
Ning 7840	-	+	+			+	+	+	+	+		Kína
Ning 8331	-	+	+			+	+	+	+	+		Kína
Sumai 3	-	+	+	+		+	+	+	+	+		Kína
W14	-	+						+	+	+		Kína
Ning 02Y14			+	+		+	+	+		+	+	Kína
Wangshuibai			+			+	+	+		+	+	Kína
Futai 8711						+	+	+		+	+	Kína
Huamai 8						+		+		+	+	Kína
Shengxuan 3						+		+			+	Kína
SU9832912						+	+	+			+	Kína
Ning 894013						+	+	+			+	Kína
Ning 894037							+	+			+	Kína
Fan 60096							+	+			+	Kína
Senjuan 3							+	+			+	Kína
Shenkang 1							+	+			+	Kína
Shenkang 2							+	+			+	Kína
Shinchunaga							+	+			+	Japán

Megjegyzés: A genotípust az adott évben és kísérletben (+) vizsgáltuk, vagy (-) elvetettük, de az értékelésből az állomány jelentős kifagyása miatt kizártuk.

M3. A Ning 8331/Martonvásári 17 törzsek allélmintázatának vizsgálata során alkalmazott mikroszatellit primerek

SSR-primer	F-primer jelölése	Annealing hőm. (°C)	Lehetséges kromoszomális kapcsolat		
			Röder et al. (1998)	GrainGenes adatbázis* (wheat.pw.usda.gov)	Ning 8331/Mv 17 térképező populáció**
Gwm37	M13	51	7D	2D,7D	NA
Gwm46	IRD	60	7B	7B	7B
Gwm55	M13	57	2B,2B,6D	1D,2B,2B,6D	2B,NA
Gwm71	M13	46	2A,2A,3D	2A,2A,2B,2D,3D	2A,2A,2B
Gwm99	IRD	60	1A	1A,5D	1A
Gwm107	IRD	60	4B	3A,3B,4B,6B	2B,4B
Gwm108	IRD	60	3B	(2B),(3A),3B	3B
Gwm120	IRD	60	2B	2B,(5A)	2B
Gwm132	IRD	60	6B	2B,6A,6B,6D	6B
Gwm133	IRD	60	6B	1B,3A,4D,5B,6B,6D,7B	5B,6B,NA
Gwm136	IRD	60	1A	1A	1A
Gwm148	IRD	60	2B	2B	2B
Gwm149	IRD	55	4B	4B,4D	4B,NA
Gwm154	IRD	50	5A	(3B),5A,(7A)	5A
Gwm155	IRD	55	3A	1D,3A	3A
Gwm156	IRD	60	5A	3B,5A,(5B),6B	3B,5A,6B,NA
Gwm164	IRD	55	1A	1A	1A
Gwm165	M13	51	4A,4B,4D	4A,4B,4D	4A,4B,NA
Gwm169	IRD	60	6A	6A	(6A)
Gwm174	IRD	55	5D	5D	(5D)
Gwm181	M13	51	3B	3B	3B
Gwm186	M13	51	5A	5A	5A
Gwm194	M13	57	4D	4D	(4D)
Gwm205	IRD	60	5A,5D	5A,5D	5A,(5D)
Gwm219	IRD	60	6B	5B,6B	6B
Gwm233	IRD	50	7A	7A,7B	7A
Gwm234	M13	51	5B	(5A),5B	5B,7B
Gwm247	IRD	55	3B	1B,3A,3B	3B
Gwm251	M13	51	4B	4B,4D	4B
Gwm257	M13	51	2B	2B	2B
Gwm259	IRD	55	1B	1B	(1B)
Gwm260	IRD	60	7A	7A	(7A)
Gwm268	IRD	55	1B	1B	(1B)
Gwm282	IRD	60	7A	7A	7A
Gwm285	IRD	60	3B	3B	3B
Gwm292	IRD	60	5D	5D	(5D)
Gwm293	IRD	60	5A	5A,5A,5B,5D,7B	5A
Gwm299	IRD	55	3B	(2B),3B	(3B)
Gwm304	IRD	55	5A	2A,5A	5A
Gwm314	M13	51	3D	3D,4B	3D
Gwm325	IRD	60	6D	6B,6D	NA
Gwm337	IRD	55	1D	1B,1D	1D
Gwm344	M13	46	7B	7A,7B	7A
Gwm357	IRD	55	1A	1A	1A
Gwm371	IRD	60	5B	5B,5D	5B
Gwm372	IRD	55	2A	2A	2A
Gwm375	IRD	55	-	4B	4B
Gwm382	M13	51	2A,2B,2D	2A,2B,2D	NA
Gwm389	IRD	55	3B	3B	3B
Gwm429	IRD	50	2B	2B	2B
Gwm456	IRD	55	3D	1B,3D	3D
Gwm458	M13	51	1D	1D	NA
Gwm469	IRD	60	6D	1B,5D,6D	NA

M3. táblázat. Folytatás az előző oldalról.

SSR-primer	F-primer jelölése	Annealing hőm. (°C)	Lehetséges kromoszomális kapcsolat		
			Röder és mtsai (1998)	GrainGenes adatbázis* (wheat.pw.usda.gov)	Ning 8331/Mv 17 térképező populáció**
Gwm484	IRD	55	2D	2D	(2D)
Gwm493	IRD	60	3B	3B	3B
Gwm497	M13	51	1A,2A,3D	1A,2A,3A,3D,4D,5B,6A,6D	1A,2A,NA
Gwm526	IRD	55	2B	2A,2B,2D,7A,7B	NA
Gwm533	IRD	55	3B,3B	3B,3B,3D	3B
Gwm537	IRD	60	7B	(5B),7B	7B
Gwm539	IRD	60	2D	2D	2D
Gwm540	IRD	55	5B	4B,5B,7B	4B,5B
Gwm601	M13	57	4A	4A	4A
Gwm604	IRD	50	5B	1B,5B	5B
Gwm608	IRD	60	2D,4D	1B,1D,2D,4D,5B,6B	2D,6B
Gwm611	IRD	55	7B	7B	7B
Gwm614	IRD	60	2A	2A,2B,2D,(4A)	2A,NA
Gwm635	M13	51	7A,7D	7A,(7B),7D	7A,7A,NA
Gwm637	M13	51	4A	4A	(4A)
Gwm642	IRD	60	1D	1D	1D
Gwm666	M13	51	1A,3A,3A,5A,7A	1A,3A,3A,5A,7A	3A,7A,NA
Gwm750	IRD	60	-	(1A)	1A
Gwm793	IRD	55	-	1B	(1B)
Barc42	M13	51	-	3D	3D

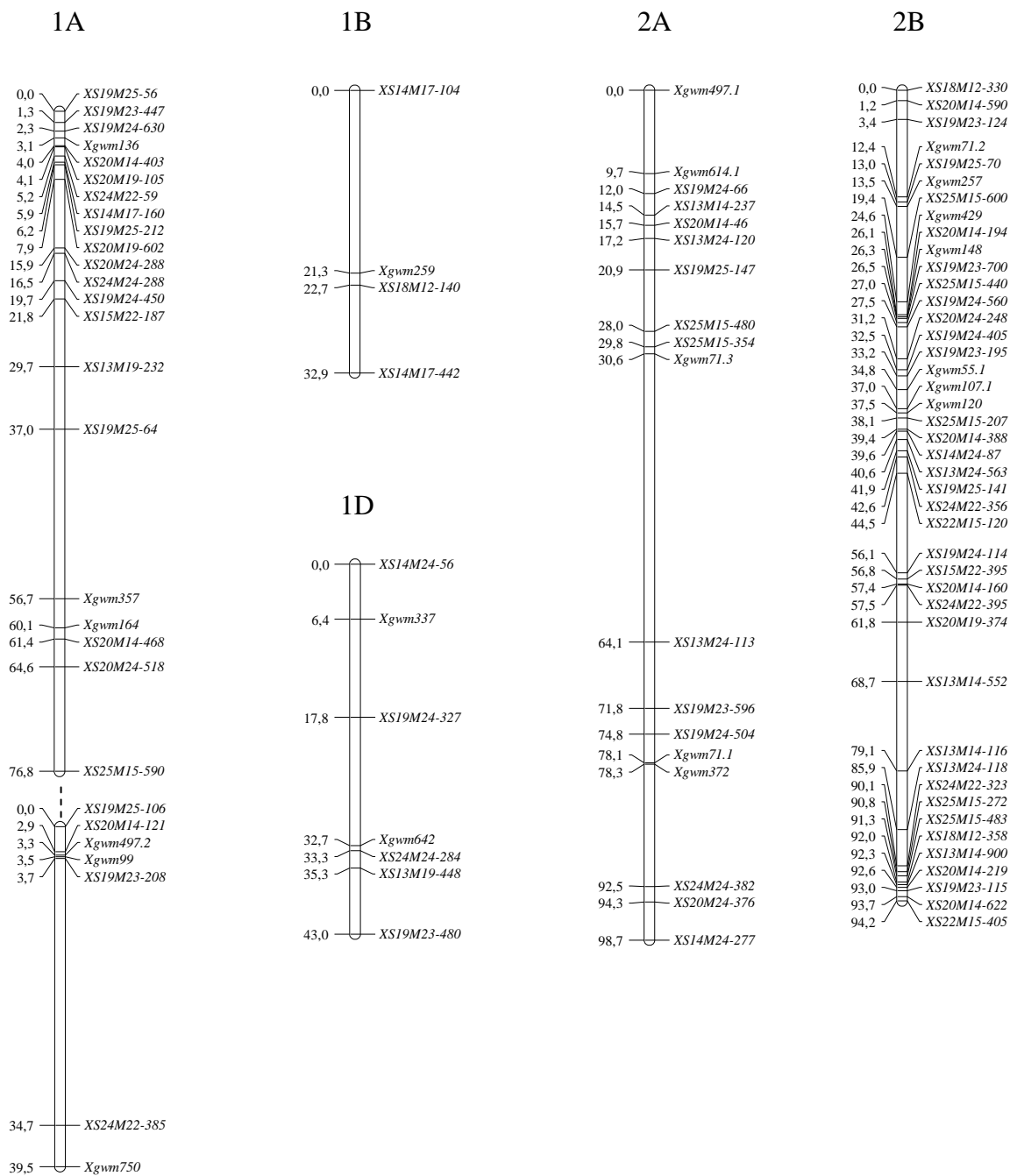
Megjegyzés: *Az SSR-primereknek a zárójelben feltüntetett kromoszomakapcsolatait kenyérbúzától eltérő búzafajban írták le.

**A térképező populációinkban azonosított polimorf markereknél zárójelben tüntettük fel azok lehetséges kromoszomális kapcsolatát, amennyiben azt nem tudtuk kapcsoltsági csoportban legalább kettő SSR-primerrel igazolni.

NA=nem azonosítható egyértelműen a marker kromoszomális helyzete, mert az irodalmi adatok szerint eltérő elhelyezkedésű markereket térképeztünk azonos kapcsoltsági csoportba, vagy irodalmi adatok alapján a primerek több kromoszómán is kapcsolódhatnak.

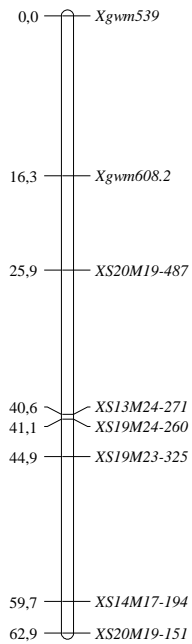
M4. A Ning 8331/Martonvásári 17 populáció kapcsoltsági térképe

A kapcsoltsági csoportok bal oldalán a genetikai távolságot cM-ben tüntettük fel.

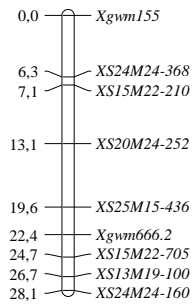


M4. Folytatás az előző oldalról

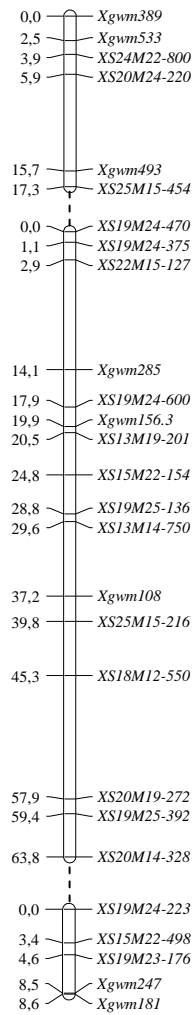
2D



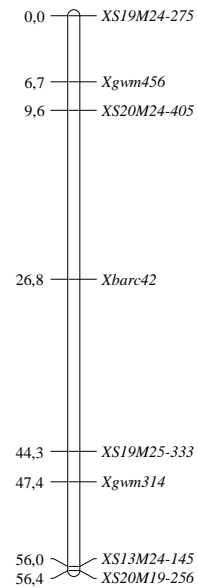
3A



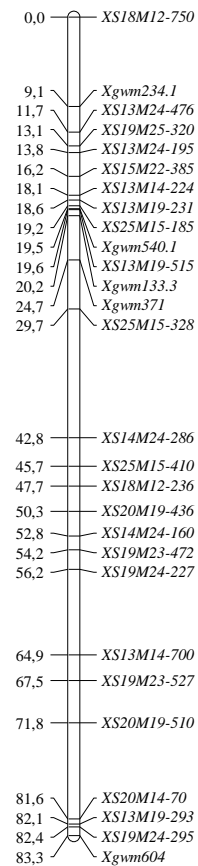
3B



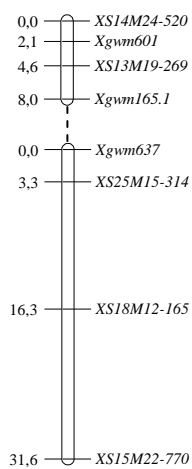
3D



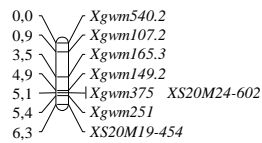
5B



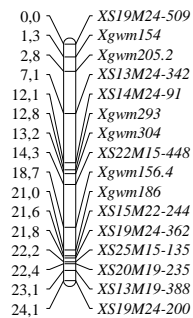
4A



4B

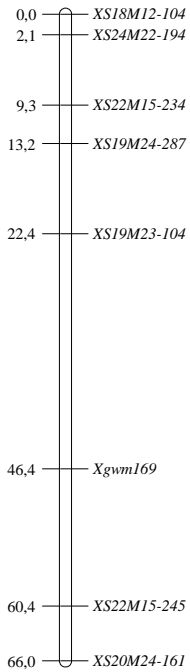


5A

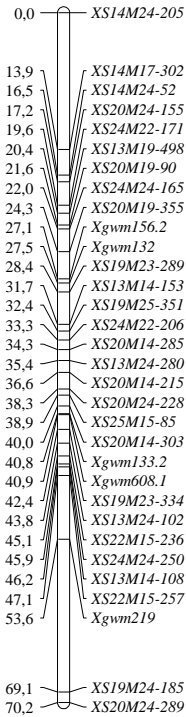


M4. Folytatás az előző oldalról

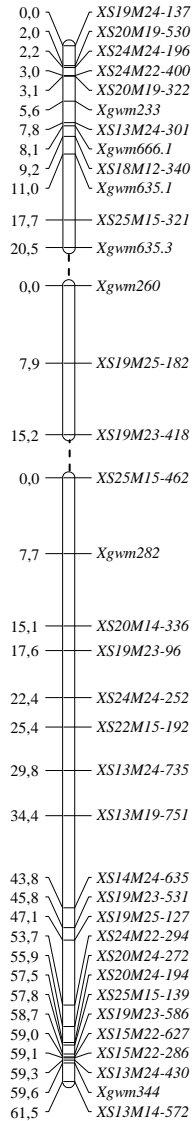
6A



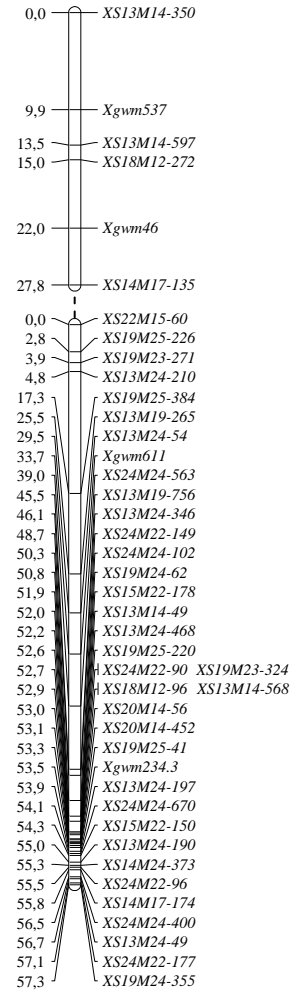
6B



7A



7B



KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretnék köszönetet mondani mindazoknak, akik hozzájárultak a Doktori értekezésem létrejöttéhez.

Mindenekelőtt szeretnék köszönetet mondani kedves munkatársamnak és konzulensemnek, Dr. Vida Gyulának. Ha a munkám során valamilyen problémával szembesültem, hozzá bármikor nyugodtan fordulhattam, és számíthattam rá, hogy segítséget nyújt együtt megtalálni a megoldásokat. Személyében egy olyan kollégát ismerhettem meg, aki mind szakmailag, mind emberileg követendő példát mutatott számomra.

Dr. Bedő Zoltán Főigazgató Úrnak köszönöm, hogy az MTA ATK Mezőgazdasági Intézetben rendelkezésemre álltak azok a szellemi, tárgyi és anyagi feltételek, melyek lehetővé tették a PhD dolgozatom elkészítését és a szakmai fejlődésemet.

Külön köszönöm Dr. Veisz Ottónak, a Kalászos Gabona Rezisztencia Nemesítési Osztály vezetőjének, hogy mindig azt érezhettem, hogy az elvégzett munkámnak értéke van. Köszönöm, hogy lehetőséget biztosított arra, hogy a kalászfuzárium-vizsgálatokkal összefüggő kísérleteket a saját elképzeléseim szerint valósítsam meg, így igazán magaménak érezhessem a témát.

A Kalászos Gabona Szekció, ezen belül is főként a Kalászos Gabona Rezisztencia Nemesítési Osztály valamennyi munkatársának köszönöm a segítségét, akik szellemi ismereteiket vagy gyakorlati tapasztalataikat megosztották velem. Közülük is szeretném kiemelni Dr. Karsai Ildikót, akinek tudására mindig számíthattam, ha a genetikai vizsgálatokkal kapcsolatban kérdések merültek fel bennem. Komáromi Juditnak, Horváth Zitának és Bertalan Adriennek elsősorban a kísérletek inokulációja és értékelése során nyújtott jelentős segítségért jár köszönet, Varga-László Emesének a 2006. évi szántóföldi kísérletek terméselemzéséért, valamint azért, hogy a távollétemben is folytatta azon anyagok tesztelését, melyek vizsgálatába 2006-ig jelentős energiát fektettünk. Végül, de nem utolsósorban hálával tartozom az osztály asszisztenseinek és fizikai állományának, hogy a sokszor erőt és türelmet próbára tevő feladatok elvégzésében segítségemre voltak. E munkák kivitelezésében nagy részt vállaltak: Kristin Péterné, valamint már jól megérdemelt nyugdíjas éveiket töltő kollégák: Bakos Istvánné, Márhoffer Lászlóné és Zsigmond Istvánné.

Dr. Mesterházy Ákosnak nagyon köszönöm, hogy diplomamunkám konzulenseként már egyetemi tanulmányaim során összeismertett a búza fuzáriumos megbetegedéseivel, az inokulációs és értékelési módszerekkel. A mellette szerzett tapasztalat nagy segítségemre volt az MTA ATK Mezőgazdasági Intézetben végzett kutatásaim során.

A tulli Agrobiotechnológiai Kutatóintézetben belül a Biotechnológia a Növénytermesztésben Intézet munkatársait a 10 hónapos Marie Curie ösztöndíj ideje alatt nyújtott segítségükért illeti köszönet. Dr. Marc Lemmens a *Fusarium* fajok meghatározásának rejtjelmeibe vezetett be, külön köszönet az izolátumokért, melyeket a mesterséges fertőzés során használunk. Dr. Hermann Bürstmayr irányításával a molekuláris marker technikákról gyarapodtak ismereteim. Dr. Barbara Steiner gyakorlati útmutatása a molekuláris laboratóriumi munkákban nélkülözhetetlen volt a genetikai vizsgálatok kivitelezésében. A térképező populáció mikroszatellit primerekkel végzett genotipizálásának jelentős részét a tulli intézetben végeztem el.

Köszönöm szüleimnek, hogy mindig mellettem álltak, szeretetükkel és támogatásukkal biztosították azt a családi háttérrel, ami lehetővé tette, hogy felnőttként azzá váljak, aki szerettem volna lenni.

Köszönöm a férjemnek és különösképpen két kislányomnak, Julcsinak és Natusnak, hogy amikor úgy éreztem, hogy elfogy a lendületem, szeretetük energiájával mindig sikerült újratölteniük.

Pályázatok és ösztöndíj, melyek a kísérletek kivitelezéséhez és a szakmai fejlődéshez szükséges anyagi körülmények megteremtéséhez hozzájárultak:

- OTKA K049080 pályázat: Régi magyar búzafajták kalászfuzárium ellenállóságának és minőségének vizsgálata
- FVM 43084 pályázat: Kalász- és csőfuzárium ellenállóság javítása rezisztencianemesítéssel
- Marie Curie Fellowship: Prevention and detection of Fusarium mycotoxins in cereals. IFA-Tulln, Ausztria