



Szent István Egyetem

A kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.) környezeti adaptációját meghatározó genetikai komponensek vizsgálata

Doktori (PhD) értekezés tézisei

**Kiss Tibor
Martonvásár
2016**

**A doktori iskola
megnevezése:**

Növénytudományi Doktori Iskola

Tudományága:

Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok

Vezetője:

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

Program:

Növénygenetika, növénynemesítés és
növénybiotechnológia

Témavezető:

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

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

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

1 A MUNKA ELŐZMÉNYEI, KITŰZÖTT CÉLOK

A kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.) népelelmezésben betöltött szerepéből fakadóan nemcsak a világ számos részén, hanem hazánkban is az egyik legfontosabb tárgya a mezőgazdasági növények genetikai kutatásának. E növényfaj széles környezeti elterjedéssel rendelkezik, amit a rendkívüli genetikai változatosságának köszönhet. Az adaptációs képesség tanulmányozásában az egyik leggyakrabban használt módszer a kalászolási folyamat vizsgálata. E folyamat meghatározásában a vegetatív-generatív életszakasz közötti átmenethez szükséges hidegkezelés, azaz a vernalizációs igényért (*VRN*), a nappalhossz-érzékenységért (*PPD*), a koraiság szabályozásáért (*EPS*) felelős, illetve a növénymagasság csökkentésében közreműködő (*RHT*) géncsoportok fő szerepet játszanak. Ezt a komplex folyamatot alapvetően befolyásolják a környezeti faktorok, úgymint a nappalhossz éves periodikus váltakozásai, az alacsony és magas hőmérsékleti időszakok, valamint a fény spektrális összetétele és intenzitása, amelyek közvetlenül befolyásolják az egyedfejlődést. E komplex szabályozási folyamatnak a főbb összetevőit már feltárták a búza és az árpa esetében, viszont a környezeti elemek széles skálájához való alkalmazkodásuk molekuláris-genetikai folyamatai még nem kellőképpen tisztázottak. Szántóföldi körülmények között, a különböző évjáratok eltérő környezeti hatásrendszerei következtében az egyedfejlődési gének különböző alléljainak fenotípusos hatásaiban jelentős variabilitás mutatkozik, sokszor ellentmondó eredményekhez vezetve. A környezet módosító hatásának kiküszöbölésére biztosít lehetőséget a molekuláris markerekre alapozott elemzés. A markerek segítségével genetikai térképek készíthetők, és az adott tulajdonságokhoz köthető QTL-ek (Quantitative Trait Locus: mennyiségi tulajdonságokért felelős lokusz) határozhatók meg. Az LD-alapú (Linkage Disequilibrium: kiegyensúlyozatlan kapcsoltság) asszociációs vizsgálat (GWAS: teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzés /Genome-Wide Association Study/) hatékony módszer arra, hogy megállapíthassuk egy nagyobb genotípus gyűjteményben lévő természetes genetikai változatosság összefüggését a fenotípusos tulajdonságokkal. Kutatómunkánk célja a búza kalászolási idejének fenomikai és molekuláris genetikai módszerekkel történő részletes tanulmányozása egy széles genetikai bázisú fajtacsoporton belül, amit a következő feladatok kidolgozásával kívántunk megvalósítani:

- A két legfontosabb, egyedfejlődést szabályozó géncsalád (*VRN1*, vernalizációs igény és *PPD1*, nappalhossz-érzékenység) lehetséges alléljainak szekvencia-

specifikus molekuláris markerekkel történő jellemzése egy 683 genotípust tartalmazó búzafajta körben a célból, hogy meghatározzuk a genotípusok alléloszlását és ezek kalászolásra kifejtett hatását szántóföldi körülmények között. Majd ezekből a kísérletekből származó információk alapján kialakítunk egy széles genetikai diverzitást képviselő asszociációs panelt az egyedfejlődés és a termésképzés összefüggéseinek részletesebb elemzésére.

- Az asszociációs panel genetikai diverzitásának jellemzése nagyhatékonyságú marker technológiák felhasználásával. A diverzitás vizsgálatokat kiterjesztjük a panelre jellemző populáció struktúra megállapítására, valamint több, egyedfejlődési, és növényhabitust meghatározó gén allél gyakoriságának elemzésére is.
- Az asszociációs panel LD markertérképének összeállítása a különböző nagyhatékonyságú markerező technológiákból származó, valamint a génspecifikus markerekből.
- Az asszociációs panel genotípusaira jellemző egyedfejlődési mintázatok, terméskomponensek, valamint e két tulajdonságcsoporthoz közti összefüggésrendszer részletes vizsgálata több évjáratban és vetésidőben kivitelezett szántóföldi kísérletekben.
- Az egyedfejlődési mintázatok és a termőképesség genetikai komponenseinek meghatározása az asszociációs panel LD markertérképére és a fenotípusos adatmátrixokra alapozott teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzésekkel.

2 ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1 Növényanyag

A teljes növényanyag (683) az MTA-ATK Mezőgazdasági Intézet őszi búza génbankjából származott, és nemesítési helyeik, illetve korábbi kísérletek virágzási adatai alapján kerültek kiválasztásra. A vizsgált genotípusok területi megoszlása a következő: 521 európai, 62 ázsiai, 6 afrikai, 90 amerikai és 4 ausztrál. Ezek között egyaránt található régi, a köztermesztésben egykor elterjedt fajták és újabb fajták, törzsek is, amelyeknek jelenleg is fontos szerepük van a nemesítésben. A célunk az volt, hogy egy heterogén genetikai állományt vonjunk be a kísérletekbe, amely hordozhatja a vizsgált gének főbb alléltípusait. Ezt követően a *PPD-D1* alléltípus alapján kiválasztottunk 94 nappalhossz-érzéketlen és 94 nappalhossz-érzékeny allélt hordozó genotípust oly módon, hogy származási helyük és kalászolásuk alapján lefedjék a teljes növényanyag gyakoriságait. Ezt a 188 genotípust (MTA ATK őszi búza GWA panel) részletes feno- és genotipizálási kísérletekben vizsgáltuk tovább.

2.2 Szántóföldi kísérletek

A vizsgált genotípusok szántóföldi fenológiai megfigyelése a következő években történtek Martonvásáron:

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

A GWA panel kísérleti elrendezése minden évben és vetésidőben azonos volt. 188 búza genotípust ismétlés nélkül, míg két genotípust ('Mv Toborzó', 'Mv Verbunkos') kontrollként a kísérleti területen egyenletesen elosztva, 7-7 ismétlésben vetettünk ki 0,4 × 2 méter alapterületű, 2 soros parcellákba, 20 cm-es sortávolsággal.

2.3 Fenotípusos megfigyelések

Minden parcellából 4-4 egészséges és közel egyforma növényt választottunk ki, amelyeken rendszeresen felvételeztük a genotípusok magasságát (hetente két alkalommal) és három egyedfejlődési fázist, amelyek a Zadoks-skálán a következők voltak: Z31 (az első szárcsomó megjelenése a főhajtás alapi részénél), Z49 (a kalász a zászlóslevél hüvelyének felső részében helyezkedik el) és Z59 (a kalász teljes mértékben kiemelkedett a levélhüvelyből). A Z31, Z49 és Z59-es fázisokat az adott év januárjának első napjától az adott egyedfejlődési szakasz eléréséig szükséges idő napokban kifejezett értékei alapján határoztuk meg, amelyeket a kiválasztott genotípusok esetében (188) kiegészítettünk a növények vernalizációs igényeinek átlagával és a nappalhossz értékekkel korrigált hőösszeg értékekkel (effektív hőösszeg) is. Az effektív hőösszeg ($SPTV = TT \times FV \times FP$, ahol TT: a napi összegyűjtött hőmennyiség; FV: a vernalizációs faktor; FP: a nappalhossz faktor) a vernalizációs igény telítődése után a napi átlag hőmérsékletek nappal hosszával módosított értékeinek összege, azaz a növényi szervezet által egy adott fejlődési stádiumig összegyűjtött hőmennyiség. Az általunk kifejlesztett objektív fenotipizálási módszer segítségével a rendszeres növénymagasság mérési adatokra illesztett regressziós egyenesek lehetővé tették az intenzív szárnövekedés kezdetének (Z30) és végének (ZSE), valamint az intenzív szárnövekedés intervallumának (LSE) meghatározását is. A fiziológiai érési fázis végén mértük meg az utolsó szártag hosszát, az átlagos növénymagasságot és a főkalász hosszát is. A növényeket a teljes érési fázisig felneveltük és számos termékkomponenst felvételeztünk, amelyek között szerepelt szemszám, szemtömeg és ezerszemtömeg paraméterek is.

2.4 Búza genotípusok genetikai jellemzése

A genomelemzés során használtunk egyrészt génspecifikus markereket, amelyek a *VRN1*, *VRN2*, *VRN3*, *PPD1* és *EPS* génekhez kapcsolódtak. Másrészt kópiaszám meghatározást alkalmaztunk a *VRN-A1* és a *PPD-B1* gének esetében. A kópiaszám meghatározását az úgynevezett multiplex TaqMan[®] assay módszerének segítségével hajtottuk végre, az IDna Genetics Ltd. (Norwich Research Park, Norwich, Egyesült Királyság) közreműködésével. Az elemzésekhez a *TaCO2* gént használták referenciagénként. A kiválasztott 188 búza genotípus DNS-mintáit nagy felbontóképességű SNP-eket detektáló módszerekkel is jellemeztük; a DArT és a 15K Infinium elemzéseket a Diversity Arrays Technology (Triticarte- Pty Ltd. CSIRO,

Yarralumla, Ausztrália), illetve a TraitGenetics GmbH (Gatersleben, Németország) végezték el, míg a KASP marker-rendszerrel végzett genomanalízist a John Innes Centre-ben (Norwich Research Park, Norwich, Egyesült Királyság) hajtottuk végre, a módszert kifejlesztő cég által megadott szempontok szerint. Egyrészt jellemeztük a 188 búza genotípust azokon a kromoszóma régiókon, amelyeken a DArT markerrendszerrel nem, vagy csak részben sikerült polimorfizmust kimutatni. Ennek keretében 103 markert vontunk be a vizsgálatba. Másrészt, 14 génhez kapcsolt KASP markerrel olyan génekre (*VRN*, *PPD*, *PHY*, *FT*, *RHT*) fókuszáltunk, amelyek jelentős mértékben befolyásolják a gabonafélék kalászolási idejét.

2.5 Adatelemzés

A rokonsági mátrixot és a dendrogramokat a TASSEL 3.0 UPGMA (unweighted pairgroup method using the arithmetic mean) módszerével határoztuk meg, míg a Structure program segítségével a populációszerkezetet állapítottuk meg.

A GWAS elemzést a GenStat[®] 18-as verziószámú statisztikai programmal végeztük el. A program által alkalmazott főkomponens-elemzésben szignifikáns értékeket mutató fajták úgynevezett Eigen-mátrixát használtuk a fals pozitív eredmények kiküszöbölésére. A program segítségével kapott „Q-Q plots” eredményekből határoztuk meg azokat a küszöbértékeket, amelyek alapján a szignifikáns szintű marker - tulajdonság kapcsolatokat (MTA: Marker-Trait Associations) kijelölhettük. A marker lokuszok és a fenotípusos tulajdonságok közötti kapcsolatrendszer (R^2 érték) regresszió számítással határoztuk meg. A fenotípusos adatok varianciaanalízisét a lineáris véletlen/vegyes hatás modell (LMM-linear mixed model) felhasználásával határoztuk meg. A vizsgált egyedfejlődési fázisok és az egyes alléltípusok közötti kölcsönhatások és összefüggések megállapításához főkomponens-elemzéseket (PCA), az egyedfejlődési paraméterek és az egyes gének közötti hatások vizsgálatához úgynevezett General Linear Model-t (GLM) és multiple regresszió számítást alkalmaztunk Statistica 6 szoftvercsomag felhasználásával.

3 EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

3.1 Genetikai diverzitás vizsgálatok molekuláris markerrendszerekkel

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

3.1.1 A Martonvásári őszi búza génbank jellemzése

Génspecifikus markerek alkalmazásával megvizsgáltuk a Martonvásári őszi búza génbank 683 tételét és meghatároztuk alléllösszetételüket a vernalizációs igény (*VRN-A1*, *VRN-B1* és *VRN-D1*) valamint a nappalhossz-érzékenység (*PPD-B1* és *PPD-D1*) génjeiben. Alátámasztottuk, hogy a génbankból kiválasztott és megvizsgált búza genotípusok döntő többsége őszi életformájú. Csupán néhány olyan nemesítési anyagot találtunk, amely fakultatív életformába sorolható. Ez megfelelt az elvárásainknak és alátámasztotta a más szerzők által közölt eredményeket, miszerint az őszi búza gyűjteményekben a domináns (tavaszi életforma) *Vrn* gén allélok csak alacsony gyakoriságban fordulnak elő; a mintacsoport 6-7%-át jellemzik. A vizsgált minták között a *PPD-D1* gén féldomináns nappalhossz-érzéketlen alléltípusának előfordulási aránya 57% volt. Ez az alléltípus leginkább a kelet-, délkelet- és dél-európai régiókra jellemző, míg Nyugat-Európában a gén nappalhossz-érzékeny allélja a legelterjedtebb. Közép-Európában a *PPD-D1* gén domináns és recesszív alléltípusai hasonló arányban fordulnak elő. A *PPD-B1* gén vonatkozásában csak kevés információ áll rendelkezésre. A dolgozatunkban megállapítottuk, hogy a nappalhossz-érzéketlen allél gyakorisága viszonylag magas volt az őszi búza genotípus gyűjteményünkben (22%), és főként az ázsiai és amerikai nemesítési anyagokat jellemzi. A *PPD-B1a* nappalhossz-érzéketlen alléltípus európai előfordulása csaknem egészében a közép- és délkelet-európai régiókra korlátozódik. Míg a *PPD-D1* és a *PPD-A1* gének esetében a nappalhossz-érzéketlen alléltípus genetikai hátterében a promóter régióban bekövetkezett viszonylag nagyméretű deléción áll, addig a *PPD-B1* gén nappalhossz-érzéketlen allélja a többlet génkópia szám következtében megnövekedett géntermék mennyiséggel hozható összefüggésbe. A *PPD-B1* lokusz a kópiaszám és a kópiák

közötti DNS szakaszok alapján meglehetősen változatos, amely feltételezhetően az egyenlőtlen „crossing over” eredménye. Az általunk vizsgált őszi búza genotípus gyűjteményben a nappalhossz-érzékeny minták között a két és a három kópiás változatok közel hasonló arányban fordultak elő (1/3), míg a négy kópiás változat kisebb arányban, a nappalhossz-érzékeny genotípusok közel 25%-át jellemezte. A négykópiás változat nagy többsége európai származású volt. Az általunk vizsgált őszi búza gyűjteményben nemcsak a kópiaszám változatokat hasonlítottuk össze, hanem a megtöbbszöröződött gének típusát, valamint a kópiák közti DNS szakaszok struktúráját is elemeztük. A kópiák közötti struktúra szemszögéből nézve az úgynevezett ‘Chinese Spring’ típus a *PPD-B1* nappalhossz-érzékeny genotípusoknak több mint 50%-át jellemezte, míg a ‘Récital’ típus (többnyire az európai fajtákban található) 26%-ban és a ‘Sonora’ típus (főleg az amerikai fajtákat jellemezte) pedig 23,3%-ban volt kimutatható. A kópiaszám és a kópiák közötti típusok eredményei alapján a nappalhossz-érzékeny allél kilenc különböző változatát írtuk le, két null variánssal egyetemben. Az általunk tapasztalt null allélvariáns előfordulási gyakoriságának alacsony szintje összhangban áll más szerző által tapasztalt eredményekkel. A dolgozatban megvizsgált gén-allél eloszlás fenotípusra kifejtett hatásainak statisztikai elemzése alapján igazoltuk, hogy a *PPD-D1*, a *PPD-B1* és a *VRN-D1* gének alléljai szántóföldi körülmények között szignifikáns szerepet játszanak a kalászolási idő meghatározásában. A különböző genetikai háttérrel rendelkező vizsgálati anyagokban a *PPD-D1* gén szignifikáns fenotípusos hatása a kalászolási folyamatra jól dokumentált. Martonvásár környékén uralkodó környezeti feltételek között a *PPD-D1* gén fejtette ki a legerősebb genetikai hatást a növényi egyedfejlődésre; a nappalhossz-érzékeny alléltípus jelenlétében ezek a folyamatok felgyorsultak mindkét vizsgálati évben. Szántóföldi kísérleteinkben szignifikáns összefüggéseket állapítottunk meg a *PPD-B1* gén és a kalászolási idő között. Megállapítottuk, hogy a második legerősebb fenotípusos hatást nemcsak e gén különböző alléltípusai és kópiaszám változatai fejtették ki, hanem a kópiák közötti struktúra és ezek egymásra gyakorolt hatásai is. Szántóföldi körülmények között a kópiák közötti struktúra erősebb kapcsolatot mutatott a kalászolással, mint a kópiaszám. A fajták átlagos értékei alapján a ‘Récital’ típusú kópiák közötti struktúrával jellemezhető minták mindkét vizsgálati évben a legkésőbb kalásztak, míg a ‘Sonora’ típusúak a legkorábban. A kópiaszám változatok szintén eltérő fenotípusos megnyilvánulásokat eredményeztek. Általában az érzékeny allél

háromkópiás változatának a jelenlétében a genotípusok korábban kalászoltak, amit a négykópiás változat követett. Legkésőbbi kalászolóval a két kópiával rendelkező minták rendelkeztek. Úgy tűnik, hogy a kópiaszám hatása a kalászolásra szoros kapcsolatban áll a gének közötti szakaszok struktúrájával, amelynek jobb megértése további alapos vizsgálatokat kíván. A közép-európai környezeti feltételek mellett az őszi búza genotípusok vernalizációs igénye teljes mértékben telítődik a téli időszak folyamán. Annak ellenére, hogy a *VRN-A1* és a *VRN-B1* gének alléltípusai fontos szerepet töltenek be a vernalizációs igény telítésében, a dolgozat eredményei alapján megállapítottuk, hogy ezeknek a géneknek nem volt szignifikáns szinten kimutatható hatása a Z49 és Z59 egyedfejlődési fázisokra, ami magyarázható a hidegkezelési igény teljes mértékű telítődésével is. Kísérleteinkben szignifikáns összefüggéseket állapítottunk meg a *VRN-D1* és két nappalhossz-érzékenységet felelős gén (*PPD-D1* és *PPD-B1*) között. A *PPD-B1* és a *PPD-D1* gének nappalhossz-érzékeny és érzékeny allélcsoportjainak kalászolási átlagértékei között 4 nap volt a különbség az őszi *VRN-D1* allél jelenlétében, míg ez az érték 7 napra növekedett a tavaszi *VRN-D1* allél jelenlétében, tehát a korábbi kalászolási érték majdnem kétszeresére nőtt, ami a gének episztatikus kapcsolatával is magyarázható. A *PPD-B1* gének száma és a *PPD-D1* gén nappalhossz-érzékeny alléljának hatását is hozzáadva az elemzéshez, a *VRN1* génekkel együtt a fenotípusos variancia 53%-át magyarázták meg. Az öt vizsgált egyedfejlődési gén két-két fő alléltípusának összetétele alapján azonosított 12 gyakoribb genotípus csoport átlagértékeinek összehasonításakor megállapítottuk, hogy a Z49 és Z59 fázisokat legkorábban azok a genotípusok érték el, amelyek a *VRN-A1* és a *VRN-B1* gén őszi allélját, a *VRN-D1* gén tavaszi allélját és a két *PPD1* gén nappalhossz-érzékeny alléltípusát hordozzák. A kései kalászolású genotípusok csoportjaira a *PPD-B1* és *PPD-D1* gének nappalhossz-érzékeny alléljainak jelenléte volt jellemző, a *VRN1* gének alléles összetételétől függetlenül.

3.1.2 MTA ATK őszi búza asszociációs panel genetikai jellemzése

Mivel szántóföldi körülmények között a *PPD-D1* gén egyedfejlődésre gyakorolt hatása bizonyult a legerősebbnek, így kiválasztottunk 94 *PPD-D1* nappalhossz-érzékeny és 94 nappalhossz-érzékeny allél hordozó genotípust. Ezt a 188 genotípust tartalmazó panelt többféle, nagyhatékonyságú marker rendszerrel vizsgáltuk, egyrészt a panel genetikai diverzitási viszonyainak pontos meghatározása, másrészt az LD alapú marker térkép összeállítása érdekében. Mindezek alapvető komponensei a teljes genomra

kiterjedő marker – tulajdonság asszociációs vizsgálatoknak. A nemesítési programok alapvető feltétele a megfelelő genetikai változatosság biztosítása, amely elősegítheti a minél kedvezőbb tulajdonság megnyilvánulásának esélyét, így biztosítva a jobb alkalmazkodó képességű törzsek szelekcióját. Ezért is fontos információt adhat a nemesítőknek a genetikai diverzitás mértékének az ismerete a különböző nemesítési törzsek között. Az asszociációs panel populációszerkezetének és genetikai diverzitásának vizsgálatát a DArT markerekre alapoztuk. A fajtakört négy alcsoportra tudtuk felosztani, amelyek elsősorban a földrajzi származás mentén szerveződtek. Így az első csoport zömében amerikai és ázsiai fajtákat, a 2. csoport többségében közép-európai fajtákat, a 3. csoport zömében magyar és dél-európai fajtákat, míg a 4. csoport főleg nyugat-európai fajtákat tartalmaz. A populáció struktúra egybeesése egyes gén allélokkal esetenként jelentősen torzíthatja az asszociációs elemzést, amit azzal tudunk kiküszöbölni, hogy az elemzéseknél a fajták rokonsági mátrixával, mint ko-faktoral módosítjuk a valószínűségi küszöböt. Mind a négy csoport mintái között megtalálhatóak a közép- és délkelet-európai nemesítési programok fajtái, ami alátámasztja más szerzők által leírt megállapításokat, miszerint Európa e régiójának búza genotípusai bizonyítottan nagyobb genetikai változatossággal rendelkeznek, mint a nyugat- és az észak európai fajták. Ez a jelenség megmagyarázható az eltérő környezeti körülményekkel, a különböző talajtani adottságokkal, illetve az eltérő nemesítési gyakorlatokkal is. Az európai genotípusok rokonsági kapcsolataikban mutatkozó nyugati és délkeleti irányú elkülönülésben fontos szerepet töltött be az Alpok és a Kárpátok hegyei által meghatározott izolációs vonal kialakulása is. A negyedik csoportba tartozó vizsgálati anyagok között jelentős számban mutattuk ki a *PPD-B1* és a *PPD-D1* gének nappalhossz-érzékeny alléltípusát (86% és 75%). Ugyanakkor az első és a harmadik csoport genotípusai között nagyobb arányban mutattuk ki a vizsgált két *PPD1* gén nappalhossz-érzéketlen allélját (30% és 43%, illetve 57% és 87%), amely jelentős mértékben csökkentette az egyedfejlődési fázisok eléréséhez szükséges időt. Az asszociációs elemzéshez szükséges LD térkép alapját a 15K SNP Infinium vizsgálatból származó 12368 polimorf marker jelentette. A ritka allélok és a teljes kapcsoltságot mutató markerek kihagyásával, valamint a DArT, a KASP és a génspecifikus markerek beépítésével az LD térkép teljes markerszáma 7851 lett. A térképünkre jellemző, hogy a markerben sűrű és nagyon sűrű kromoszóma szakaszokat marker szegény szakaszok váltogatják még a 15K SNP technológia használata mellett is. Ez a búza genom sajátosságaira, öntermékenyülő voltára,

valamint arra vezethető vissza, hogy a populációba vont búzafajták többségét a zöld forradalom után, 1970 és 2005 között nemesítették. Mivel az LD térkép marker távolságai több két-szülős populáció kapcsoltsági térképének meta-analíziséből származnak, feltételezhető, hogy a marker szegény régiókban a búzafajták többsége egyforma, így az emiatt kieső szakaszok nem korlátozzák a teljes genomra kiterjedő tulajdonság - marker asszociációs elemzéseket.

3.2 Évjárat és vetésidő hatása az őszi búza GWA panel egyedfejlődésére és termésképzésére

A GWA panelt szántóföldi kísérletekbe vontuk, amelynek során részletesen vizsgáltuk, hogy a vetésidő és az évjárat hogyan befolyásolta a vizsgált egyedfejlődési fázisokat és terméskomponenseket, illetve elemeztük a tulajdonság csoportok közti összefüggéseket is. A búza egyedfejlődési fázisai kezdetének és hosszának részletes fiziológiai és genetikai ismerete, illetve a terméskomponensekre kifejtett kapcsolatrendszer feltérképezése hozzásegítheti a nemesítőket ahhoz, hogy a nappalhossz-érzékenység és a hidegkezelés mértékének változtatásával befolyásolni tudják az egyes genotípusok vegetatív és generatív életszakaszainak a lefolyását, aminek a segítségével a nemesítési programokban lehetőség nyílhat olyan új fajták létrehozására, amelyek adaptációja sikeresebb lehet a jövő változó környezeti körülményeihez. Eredményeink alátámasztották, hogy a genotípus szinte az összes vizsgált tulajdonságot szignifikánsan meghatározta; a környezeti hatásokhoz viszonyított aránya a morfológiai paraméterek (a fenotípusos variancia 20-58%-át magyarázva meg) és a terméskomponensek (a fenotípusos variancia értéke 50-60% között volt) esetében volt különösen jelentős. Ez alól csak a produktív oldalhajtás szám és ezáltal a szemtermés jelentett kivételt, ami nagymértékben a produktív oldalhajtás szántóföldi körülmények közti pontos meghatározásának bizonytalanságaira és így a nagyobb hibalehetőségre vezethető vissza. Mivel a kísérletek ugyanazon a tenyésztéren lettek beállítva, a genotípus mellett két környezeti komponens hatását elemezhetjük részletesebben. E két környezeti tényező közül az évjáratnak általánosságban nagyobb hatása volt a vizsgált tulajdonságok többségére, mint a vetésidőnek. Különösen jelentősen befolyásolta az egyedfejlődés késői fázisait (a fenotípusos variancia 37-53%-át magyarázva meg), de fontos tényező volt a növénymagasság különböző paramétereinek kialakításában, valamint a kalászkaszám meghatározásában is. A vetésidő az egyedfejlődésnek az intenzív szárnövekedést

megelőző, korai fázisaira volt nagy hatással (a fenotípusos variancia 50%-át magyarázva meg), de emellett a terméskomponensek számos paramétere befolyásolta alapvetően; amelyek közül a kalászkánkénti és a mellékalásonkénti szemszám, és ennek következtében a szemtermés variált a legnagyobb mértékben a vetésidő következtében. Számos tanulmány foglalkozik az egyes egyedfejlődési fázisok hosszának és bekövetkezésük idejének a terméskomponensekre kifejtett hatásaival a nappalhossz és a hőmérséklet vonatkozásában. Ezzel szemben csak kevés információ áll rendelkezésünkre, hogy a szántóföldi vetésidő kísérletekben a búza vernalizációs igényének teljes telítődését követően a környezeti tényezők (nappalhossz és hőmérséklet) és az egyes terméskomponensek között milyen lehetséges összefüggések állhatnak fent. Eredményeink alapján megállapítható, hogy az egyes vetésidők a vizsgált genotípusok növekedési dinamikájában, egyedfejlődési és terméskomponens mintázataiban jelentős különbségeket okoztak. Mivel a termés kialakulása végső soron a növény által megtermelt asszimiláták mennyiségétől és annak a növény különböző részei között történő eloszlásától függ, érthető módon a különböző fejlődési fázisok hossza és egymáshoz viszonyított aránya meghatározó az egyes terméskomponensek szempontjából. Eredményeink is jól szemléltetik ezeket az összefüggéseket. Jelentős különbség mutatkozott a vegetatív fázis hosszában, amelyet közvetve a vetéstől az első szárcsomó megjelenéséig eltelt idő napokban kifejezett értékével, a kumulatív, illetve az effektív hőösszeggel is jellemeztünk. E fázis napokban és kumulatív hőösszegben megállapított tendenciái a két vetésidő kísérlet között hasonlóságot mutattak, viszont az effektív hőösszeg értékeiben a két vetésidő között fordított arányosság volt megfigyelhető. Ez a megállapítás rávilágít arra a fontos tényre, hogy a vernalizációs időszak alatti magas átlaghőmérsékleti értékek mellett a növények mindaddig nem képesek a generatív fázisba lépni, amíg nem telítődött a vernalizációs igényük, vagy a nappalhossz szempontjából nem induktív a környezet. Tehát az általunk alkalmazott effektív hőösszeg értékeknek az első vetésidő kísérletekben mért alacsonyabb értékei nem jelentik azt, hogy a vizsgált genotípusok rövidebb vegetatív fázissal rendelkeztek. A vegetatív fázis a normál vetésidőben volt a leghosszabb, jelentős bokrosodást eredményezve, amelynek nagy aránya a későbbiekben produktívnak bizonyult. Ezzel szemben a vegetatív fázis a késői vetésben jelentősen lerövidült, mivel a növények a vetést követően hamarabb kerültek induktív környezetbe. Ez viszonylag gyorsabb szárba induláshoz vezetett, amivel párhuzamosan a bokrosodás és ennek következtében a produktív oldalhajtások száma is jelentős mértékben lecsökkent. A korai

egyedfejlődési fázisok közül az intenzív szárnövekedés sebessége a főkalász számszámára (a fenotípusos variancia 21,6%-át magyarázva), a Z30 és Z31 fázisok pedig az átlagos ezerszemtömegre fejtettek ki jelentős fenotípusos hatást (15,4% és 11,8%). A kései egyedfejlődési fázisok hossza kisebb mértékben, de szignifikáns összefüggést mutatott a kalászkánkénti számszámmal.

3.3 Asszociációs elemzés

A főbb egyedfejlődési fázisok és agronómiai jellegek is poligénes öröklődést mutatnak. Az egyes gének szabályozó hatása ugyanakkor nagymértékben függ az adott genotípusban található egyes alléltípusok megoszlási arányaitól, a környezeti faktorok hatásmechanizmusaitól, illetve e tényezők egymásra gyakorolt hatásaitól is. Ezek a komplex jellegek genetikai komponensei QTL-ek által meghatározhatók.

A GWAS elemzés eredményeképpen a teljes adatmátrixon összesen 1374 QTL hatást (egyedi marker – tulajdonság kapcsolat) mutattunk ki, amely legalább egy környezetben szignifikánsnak bizonyult. Ezek közül 10 kromoszóma régiót emeltünk ki, amelyeket részletesebb marker regresszió elemzésbe is vontunk. Az 1A kromoszómán a 84 cM és 100 cM közötti régióval szoros kapcsoltságot mutatott a Z31 és a Z49 egyedfejlődési fázis, illetve az utolsó szártaghossz és a növénymagassági paraméterek. Az 1B kromoszóma 40 cM és 70 cM közötti szakasza és több terméskomponenst meghatározó paraméter között szoros kapcsoltságot mutattunk ki. A 2B kromoszóma 50 cM és 64 cM közötti régiója szoros összefüggésben állt a *PPD-B1* génnel és főleg egyedfejlődési tulajdonságokat meghatározó QTL-eket mutattunk ki ebben a szegmensben. A 2D kromoszóma 40 cM-os régiója a *PPD-D1* génnel mutatott szoros kapcsoltságot. Ehhez a szegmenshez is főleg egyedfejlődési tulajdonságok köthetők. A 4A kromoszóma 64 cM és 70 cM közötti szakasza főleg morfológiai tulajdonságokkal mutatott szoros összefüggést. A 4B kromoszóma 53 cM és 69 cM közötti szegmense morfológiai paraméterekkel és terméskomponensekkel mutatott szoros összefüggést. Ehhez a régióhoz kapcsolts az *RHT-B1* gén is. A 4D kromoszómán a növénymagasságot meghatározó tulajdonságokhoz köthető QTL hatásokat mutattunk ki 70 cM távolságban. Ehhez a szakaszhoz kapcsolódik az *RHT-D1* gén is. A 4B és 4D kromoszómák általunk kiemelt szakaszain kimutatott *RHT-B1* és *RHT-D1* gének pleiotróp hatásait a növénymagasságot meghatározó tulajdonságokra már más szerzők is bizonyították. Az 5A kromoszóma 40 cM és 60 cM közötti szakaszával a *VRN-A1* gén mutatott kapcsoltsot. Ebben a szegmensben kimutattunk mind egyedfejlődési és

morfológiai paraméterekhez, mind terméskomponensekhez tartozó QTL csúcsokat is. A 6A kromoszóma 50 cM és 56 cM közötti régiója főleg morfológiai tulajdonságokkal volt szoros kapcsolatban. A 6B kromoszóma 40 cM és 50 cM közötti szakasza pedig főleg terméskomponensekhez köthető QTL-ekkel mutattak kapcsolatot. Az általunk azonosított 5, már ismert egyedfejlődési gén a módszer hatékonyságát bizonyítja. Ez az öt gén a *PPD-B1* (2B), *PPD-D1* (2D) nappalhossz-érzékenységi gének, az *RHT-B1* (4B) és *RHT-D1* (4D) törpeségi gének, valamint a *VRN-A1* (5A) vernalizációs igény génje. Ezekhez a génekhez szignifikáns szinten kapcsolt SNP-markerek magas LOD és magas összesített R^2 értékekkel rendelkeznek.

3.4 Új tudományos eredmények

1. Összeállítottuk a Martonvásári Kutatóintézet őszi búza génbank gyűjteményének reprezentatív mintaszámán (683) a vernalizációs igényért (*VRN-A1*, *VRN-B1*, *VRN-D1*) és nappalhossz-érzékenységért felelős (*PPD-B1*, *PPD-D1*) főbb gének alléltípusainak katalógusát, illetve információt gyűjtöttünk e genotípusok vernalizációs igényéről és nappalhossz-érzékenységéről is.
2. Igazoltuk, hogy a *PPD-D1*, a *PPD-B1* és a *VRN-D1* gének alléljai szántóföldi körülmények között is szignifikáns szerepet játszanak a kalászolási idő megnyilvánulásában. A *PPD-D1* gén fenotípusos hatása volt a legerősebb, ezt követte a *PPD-B1* és a *VRN-D1* gén.
3. Kimutattuk, hogy a *PPD-B1* gén nappalhossz-érzéketlen allélja variábilis; a kópiaszám variációk, a megduplázódott gének szerkezete és a köztük lévő szakasz struktúrája alapján 9 érzéketlen alléltípust azonosítottunk, amelyek kalászolásra gyakorolt fenotípusos hatása szántóföldi körülmények között is bizonyítható volt. A kópiák közötti szerkezet erősebb kapcsolatot mutatott a kalászolással, mint a kópiaszám.
4. Kialakítottuk a 188 genotípust magába foglaló MTA ATK őszi búza GWA panelt, amelynek meghatároztuk a populáció struktúráját, a genotípusok genetikai diverzitását, valamint összeállítottuk a 7851 markerből álló LD térképét nagyfelbontású genetikai markerrendszerek (KASP, DArT, 15K SNP Infinium) alkalmazásával.

5. Az intenzív szárnövekedés jellemzésére kidolgoztunk egy nem destruktív módszert, amellyel pontosítani tudtuk a széles körben használt Zadoks-féle fenotipizálási skálát. A módszerrel nemcsak az intenzív szárnövekedési fázis kezdete és vége számszerűsíthető, hanem a szárnövekedés sebessége is.
6. Az őszi búza GWA panel 3 évjárat \times 2 vetésidő faktoriális szántóföldi kísérletében meghatároztuk az egyedfejlődési mintázat, és a morfológiai paraméterek genotípus és környezetfüggő összefüggéseit a termésképzéssel.
7. A teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzéssel számos kromoszóma régiót sikerült azonosítanunk, amelyek szerepet játszanak az egyedfejlődési, morfológiai paraméterek és terméskomponensek sokszor átfedő szabályozásában. QTL hatásokat mutattunk ki az általunk vizsgált egyedfejlődési fázisokkal, morfológiai paraméterekkel és terméskomponensekkel kapcsolatban az 1A, 1B, a 2B, 2D, a 4A, 4B, 4D, az 5A, a 6A és 6B kromoszómákon.
8. A GWAS elemzésekkel öt, már ismert egyedfejlődési gént is azonosítottunk, mint szignifikáns tényezőt, alátámasztva a GWAS alkalmazhatóságát. Ez az öt gén a *PPD-B1* (2B), *PPD-D1* (2D) nappalhossz-érzékenységi gének, az *RHT-B1* (4B) és *RHT-D1* (4D) törpeségi gének, valamint a *VRN-A1* (5A) vernalizációs igény génje. E gének a funkciójukból adódó specifikus hatások mellett egyéb tulajdonságokat is szignifikánsan befolyásoltak.

4 KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

4.1 Genetikai diverzitás vizsgálatok molekuláris markerrendszerekkel

A Martonvásári génbank őszi búza tétéleinek vizsgálata alapján létrehoztuk a búzafajták génkatalógusát, amely minden egyes fajtára tartalmazza a pontos allél összetételét a vernalizációs igény (*VRN-A1*, *VRN-B1*, *VRN-D1*) és a nappalhossz-érzékenység (*PPD-B1*, *PPD-D1*) génjeiben. A fajtákra nemcsak e gének alléltípusait határoztuk meg, de megvizsgáltuk azt is, hogy milyen mértékben befolyásolja az egyes allél a kalászolást szántóföldi körülmények között, Martonvásáron. A *PPD-D1*, *PPD-B1* és a *VRN-D1* gének szignifikáns hatását igazoltuk, amely egyrészt az egyedi génhatásokból, másrészt a köztük azonosított episztatikus kölcsönhatásokból tevődött össze. Mindezek együttesen a kalászolási idő fenotípusos variációjának 40%-át magyarázták. A *PPD-B1* és a *PPD-D1* gének nappalhossz-érzéketlen alléljainak hatása szignifikáns szinten majdnem kétszeresére fokozódott, amikor a *VRN-D1* gén tavaszi allélja is jelen volt a mintákban. Kísérleteink eredményei alapján megállapítottuk, hogy a második legerősebb fenotípusos hatást nemcsak a *PPD-B1* gén különböző alléltípusai és kópiaszám változatai fejtették ki, hanem a kópiák közötti struktúra típus és ezek egymásra gyakorolt hatásai is. Szántóföldi körülmények között a kópiák közötti típus erősebb kapcsolatot mutatott a kalászolással, mint a kópiaszám. Az elkészített és folyamatosan bővíthető génkatalógus lehetővé teszi az irányított keresztezések kivitelezését olyan fajták között, amelyek allél összetételét pontosan ismerjük, így felhasználható olyan új genotípusok nemesítése során, amelyek jobban képesek alkalmazkodni a jövőbeni szélsőséges időjárási körülményekhez. Ehhez a munkához nyújthat segítséget a *PPD-B1*, a *PPD-D1* és a *VRN-D1* gének fenotípusos hatása kapcsán leírt új eredményeink is. Az általunk összeállított őszi búza GWA panel határozott populáció struktúrával rendelkezik, a kimutatott négy alcsoport a földrajzi eredettel mutat szoros összefüggést. Egy csoport zömében az amerikai és ázsia fajtákat tartalmaz, egy a közép-európai fajtákat, egy a magyar és délkelet-európai fajtákat, míg egy csoport a nyugat-európai fajtákat. E belső struktúra ismeretében képesek vagyunk szétválasztani a valós QTL-eket a fals QTL-ektől, amelyek az alcsoportokra specifikusan jellemző fenotípusos bélyegek és az alcsoportot a többitől elkülönítő genetikai komponensek téves összekapcsolásából származhatnak. Elemzéseinkben azt tapasztaltuk, hogy a fajták között páronként kalkulált rokonsági viszonyokat magába foglaló mátrix használatával az eredmények megbízhatósága jelentősen fokozható. Az

őszi búza LD térképünkre jellemző, hogy a markerben sűrű és nagyon sűrű kromoszóma szakaszokat marker szegény szakaszok váltogatják, ami a búza genom sajátosságaira, öntermékenyülő voltára vezethető vissza. Mivel az LD térkép marker távolságai több két-szülős populáció kapcsoltsági térképének meta-analíziséből származnak, feltételezhető, hogy a marker szegény régiókban a búzafajták többsége egyforma, így az emiatt kieső szakaszok nem korlátozzák a teljes genomra kiterjedő tulajdonság - marker asszociációs elemzéseket. Az így kialakított GWA panel bármilyen tulajdonság genetikai komponensének vizsgálatára alkalmas. Mi a kísérleteinkben az egyedfejlődés és egyes terméskomponens genetikai elemzésére fektettük a hangsúlyt, de a panel ugyanígy felhasználható abiotikus, biotikus stressz tolerancia, vagy akár minőségi paraméterek vizsgálatára. Mivel a panel LD térképének összeállításához egy standard, nagyhatékonyságú marker rendszert használtunk (15K SNP Infinium platform), így bármikor tovább bővíthető újabb fajták, genotípusok bevonásával. Az asszociációs elemzés egyik fontos előnye a hagyományos kétszülős genetikai térképező populáción alapuló vizsgálati módszerrel szemben az, hogy sokkal nagyobb és reprezentatívabb genetikai alanyagot lehet megvizsgálni egyszerre, amely jelentősen megnöveli a vizsgált tulajdonság szabályozásában szerepet játszó genetikai komponensek lokuszainak azonosítását. Mivel ezekben a lokuszokban pontosan meg tudjuk állapítani az egyes fajták allél összetételét, a további vizsgálatokat (verifikálás, jelölt gének azonosítása stb.) ezekre az információkra alapozott irányított keresztezésben előállított kétszülős populációkban tudatosabban és nagyobb hatékonysággal folytathatjuk.

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

A szántóföldi vizsgálatokat minden évben ugyanazon a termőhelyen állítottuk be. Így a környezeti elemek közül elsősorban az évjárat és a vetésidő hatásait tudtuk részletesebben elemezni. Megállapítottuk, hogy az egyes tulajdonságcsoporthoz e két környezeti elem eltérő hatást gyakorolt. A morfológiai paramétereket az évjárat befolyásolta jelentősebben, míg a terméskomponensek többségére a vetésidő volt nagyobb hatással. Hatásuk a fejlődési fázisokra az egyedfejlődés előrehaladtával jelentősen megváltozott; az intenzív szárnövekedést megelőző korai fázisokat a vetésidő, míg a későbbi fázisokat az évjárat befolyásolta sokkal nagyobb arányban. További célunk közé tartozik az is, hogy az őszi búza panelünk fejlődési, morfológiai

és termésképzési reakcióját jelentősebben eltérő környezetekben is elemezzük. Ennek érdekében az elmúlt két évben a panelt nemcsak Martonvásáron vetettük el, de külföldi együttműködés keretében Európa három eltérő szélességi övezete mentén is, Spanyolországban, Németországban és Angliában. A négy helyről összegyűjtött adatmátrixok elemzését megkezdtük.

4.3 Asszociációs elemzés

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

A GWAS elemzéssel számos kromoszóma régiót sikerült azonosítanunk, amelyek szerepet játszanak az egyedfejlődési, morfológiai paraméterek és terméskomponensek sokszor átfedő szabályozásában. Jellemző volt az is, hogy egy - egy szignifikáns kromoszóma régió több tulajdonság meghatározásában is szerepet játszott, amely alátámasztotta a fenotípusos mátrixokban kimutatott tulajdonság összefüggéseket. Ezek az elemzések öt, már ismert egyedfejlődési gént is azonosítottak mint szignifikáns tényezőt, igazolva a GWAS alkalmazhatóságát. Ez az öt gén a *PPD-B1* (2B), *PPD-D1* (2D) nappalhossz-érzékenységi gének, az *RHT-B1* (4B), *RHT-D1* (4D) törpeségi gének, valamint a *VRN-A1* (5A) vernalizációs igény génje. Az egyedfejlődési géneket tartalmazó lokuszok mellett öt másik nagyobb hatású lokuszt is

azonosítottunk, amelyek az 1A, 1B, 4A, 6A és 6B kromoszómákon helyezkednek el. Ezek közül néhány egyedfejlődési fázis szabályozása mellett az 1A és 6A lokuszok főleg a növénymagasságot meghatározó komponensekkel álltak összefüggésben, míg a 4A és a 6B lokuszok a terméskomponensekkel. A későbbiekben célunk e lokuszok szerepének részletesebb vizsgálata irányított keresztezésekkel.

A SZERZŐ FONTOSABB PUBLIKÁCIÓI

Tudományos publikációk:

Nemzetközi tudományos folyóiratokban megjelent publikációk:

Kiss T., Balla K., Veisz O., Láng L., Bedő Z., Griffiths S., Isaac P., Karsai I. (2014): Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 34(2): 297-310.

Karsai I., Igartua E., Casas A.M., **Kiss T.**, Soós V., Balla K., Bedő Z., Veisz O. (2013): Developmental patterns of a large set of barley (*Hordeum vulgare*) cultivars in response to ambient temperature. *Annals of Applied Biology*, 162(3): 309-323.

Hazai tudományos folyóiratokban megjelent publikációk:

Kiss T., Veisz O., Karsai I. (2016): A kenyérbúza kalászolási idejét meghatározó főbb genetikai komponensei. *Növénytermelés*, 65(1): 57-80.

Kiss T., Balla K., Bányai J., Veisz O., Karsai I. (2014): Effect of different sowing times on the plant developmental parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cereal Research Communications*, 42(2): 239-251.

Kiss T., Balla K., Veisz O., Karsai I. (2011): Elaboration of a non-destructive methodology for establishing plant developmental patterns in cereals. *Acta Agronomica Hungarica*, 59(4): 293-301.

Egyéb tudományos művek:

Konferencia kiadványok (Proceedings):

Kiss T., Láng L., Bedő Z., Veisz O., Karsai I. (2014): Genetikai diverzitás vizsgálata búza (*Triticum aestivum* L.) fajtakörben. In: Veisz Ottó (szerk.) Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban: XX. Növénynevelési Tudományos Nap, 2014.03.18. Budapest: MTA Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Bizottsága, 235-239.

Kiss T., Balla K., Bányai J., Veisz O., Karsai I. (2013): Eltérő vetésidő hatása a búza (*Triticum aestivum* L.) egyedfejlődésére. In: Janda T (szerk.) II. ATK Tudományos Nap: Velünk Élő Tudomány (A Magyar Tudomány Ünnepe alkalmából) Martonvásár, 2013.11.08. MTA Agrártudományi Kutatóközpont, 213-216.

Karsai I., **Kiss T.**, Balla K., Tóth V., Mayer M., Veisz O. (2013): Hőmérséklet hatása a búzafajták (*Triticum aestivum* L.) egyedfejlődésére. In: Janda T (szerk.) II. ATK Tudományos Nap: Velünk Élő Tudomány (A Magyar Tudomány Ünnepe alkalmából) Martonvásár, 2013.11.08. MTA Agrártudományi Kutatóközpont, 209-212.

Karsai I., Casas A., Igartua E., **Kiss T.**, Veisz O. (2012): Application of phenomics and genome wide association mapping for studying the ambient temperature sensing in barley In: Bedő Z, Láng L (szerk.) Plant Breeding for Future Generations: Proceedings of the 19th EUCARPIA General Congress, Budapest, Hungary, 21-24. 05. 2012. Martonvásár: Agricultural Institute, Centre for Agricultural Research, Hungarian Academy of Sciences, 118-121.

Konferencia absztraktok:

- Kiss T.,** Balla K., Veisz O., Láng L., Bedő Z., Griffith S., Isaac P., Karsai I. (2016): A *ppd-b1* nappalhossz érzékenységi gén allél változatai és hatásuk a kalászolási időre a búzában (*Triticum aestivum* L.). In: Veisz Ottó, Polgár Zsolt (szerk.) XXII. Növénynevelési Tudományos Nap. Konferencia helye, ideje: Budapest, Magyarország, 2016.03.10 Budapest: Magyar Tudományos Akadémia, 2016. p. 93.
- Kiss T.,** Balla K., Veisz O., Karsai I. (2015): Eltérő vetésidő és tőszám hatása a búza (*Triticum aestivum* L.) egyedfejlődési fázisaira és terméskomponenseire. In: Veisz Ottó (szerk.) XXI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglalók. 155 p. Konferencia helye, ideje: Martonvásár, Magyarország, 2015.03.11-2015.03.12. Martonvásár: MTA ATK, 2015. p. 91.
- Karsai I., **Kiss T.,** Mészáros K., Veisz O., Hayes P.M., Casas A., Igartua E. (2015): Nappalhossz szerepe a kalászos gabonafélék egyedfejlődésének szabályozásában: Fény a mezőgazdasági növények kutatásában: „Fény Éve” program. In: Veisz Ottó (szerk.) XXI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglalók. 155 p. Konferencia helye, ideje: Martonvásár, Magyarország, 2015.03.11-2015.03.12. Martonvásár: MTA ATK, 2015. p. 142.
- Karsai I., **Kiss T.,** Soltész A., Balla K., Veisz O. (2014): Effects of ambient temperature on the plant developmental patterns of wheat (*Triticum aestivum* L.) In: Lohwasser U, Börner A (szerk.) Cereals for Food, Feed and Fuel, Challenge for Global Improvement: Eucarpia Cereals Section - ITMI Joint Conference, Book of Abstract. Wernigerode, Németország, 359.
- Kiss T.,** Balla K., Veisz O., Láng L., Bedő Z., Griffiths S., Isaac P., Karsai I. (2013): Allele variations in PPD-B1 photoperiod sensitivity locus, and their effects on heading in wheat (*Triticum aestivum* L.). In: 2nd Conference of Cereal Biotechnology and Breeding: Book of Abstracts. Budapest, Hungary, 05-07. 11. 2013. Akadémiai Kiadó, 37-38.
- Kiss T.,** Balla K., Veisz O., Láng L., Bedő Z., Karsai I. (2013): Kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.) vernalizációs igényét és nappalhossz érzékenységét meghatározó gének területi alléloszlása és a kalászolásra kifejtett hatásuk. In: Hoffmann B, Kollaricsné Horváth M (szerk.) XIX. Növénynevelési Tudományos Nap: Összefoglalók, Keszthely, Magyarország, 2013.03.07. Budapest: MTA Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Bizottsága, 53.
- Kiss T.,** Balla K., Veisz O., Láng L., Bedő Z., Karsai I. (2012): Allele frequencies in the *VRN-B1* and *VRN-D1* (vernalization response) and *PPD-D1* (Photoperiod sensitivity) genes, and their interactive effects on flowering in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes In: Bedő Z, Láng L (szerk.) Plant Breeding for Future Generations: Proceedings of the 19th EUCARPIA General Congress, Budapest, Hungary, 21-24. 05. 2012. Martonvásár: Agricultural Institute, Centre for Agricultural Research, Hungarian Academy of Sciences, 311.
- Kiss T.,** Balla K., Veisz O., Láng L., Bedő Z., Karsai I. (2012): A *Vrn-B1*, *Vrn-D1* és a *Ppd-D1* gének alléljainak területi eloszlása és a kalászolásra kifejtett hatása búzában. In: Veisz Ottó (szerk.) XVIII. Növénynevelési Tudományos Napok, Budapest, Magyarország, 2012. 03. 06.: Összefoglalók Budapest: MTA Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Bizottsága, 97.
- Kiss T.,** Balla K., Veisz O., Láng L., Bedő Z., Karsai I. (2012): A *Vrn-B1*, *Vrn-D1* és a *Ppd-D1* gének alléljainak területi eloszlása és a kalászolásra kifejtett hatása búzában In: Janda T (szerk.) I. ATK Tudományos Nap, Felfedező kutatások az Agrártudományi Kutatóközpontban: Összefoglalók. 70.