



**SZENT ISTVÁN EGYETEM
MEZŐGAZDASÁG- ÉS KÖRNYEZETTUDOMÁNYI KAR**

**ÁRPA SZÁRAZSÁGTŰRÉSÉT BEFOLYÁSOLÓ LÓKUSZOK AZONOSÍTÁSA ÉS
MARKER ALAPÚ SZELEKCIÓRA VALÓ ALKALMASSÁGUK VIZSGÁLATA**

DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

Szira Fruzsina

Gödöllő
2010

A doktori iskola

megnevezése: Növénytudományi Doktori Iskola

tudományága: Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok

vezetője: Dr. Heszky László
Egyetemi tanár, az MTA rendes tagja
Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Genetika és Biotechnológiai Intézet

Témavezetők: Dr. Galiba Gábor
Tudományos osztályvezető, egyetemi tanár, az MTA doktora
Magyar Tudományos Akadémia Mezőgazdasági Kutatóintézet,
Növényi Molekuláris Biológia Osztály

Dr. Bálint András Ferenc
Csoportvezető, Ph. D.
Magyar Tudományos Akadémia Mezőgazdasági Kutatóintézet,
Növényi Molekuláris Biológia Osztály,
Kvantitatív Genetikai és Géntérképezési csoport

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezetők jóváhagyása

1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI, A KITŰZÖTT CÉLOK

A szárazság és a vízhiány világszerte az egyik legfontosabb termés-csökkentő tényező. Magyarország, mint mérsékelt éghajlati övezetbe tartozó kontinentális éghajlatú terület, nem tartozik a szélsőségesen száraz területek közé, azonban a csapadék mennyisége az egyes években jelentősen eltérhet. 2003-ban 476 mm, míg az azt követő évben 686 mm volt az évi csapadék mennyisége, amely az őszi búza termésátlagában is jelentős különbséget okozott (Cseuz 2009). A változó csapadékmennyiségen kívül a csapadék éves eloszlása sem egyenletes. Gyakran tapasztalható nyáron, a gabonafélék fő vegetációs periódusában csapadékhiány, illetve magas hőmérséklettel párosulva aszály. Mindezek mellett az elmúlt 100 évben a tavasszal hullott csapadék mennyisége is jelentős csökkenést mutatott. A fentiekből következik, hogy hazai viszonyok mellett olyan mezőgazdasági növények nemesítése a cél, amelyek bármelyik életszakaszban jól túrik a csapadékhiányt és termésük a lehető legkisebb mértékben csökken szárazságstressz hatására (Lelley 1963). A szárazságtűrés hazánkban a gabonafélék terméshozamának meghatározó eleme, de ellentétben a sivatagos országokkal nálunk a termés mennyiségének megtartása, és nem a növények túlélésének biztosítása az elsődleges cél.

A széles genetikai bázissal rendelkező gabonafélék rokonságába tartozó vad fajok fontos génforrást jelentenek a nemesítők számára. Az új, környezeti tényezőkkel szemben toleránsabb fajták előállításához szintén fontos kiindulási vagy keresztezési alapanyagot biztosítanak a különböző génbankokban tárolt tájfajták, vagy természetből már kivont fajták. A rendelkezésre álló alapanyagok aktuális célnak megfelelő szelektálását jelentősen lerövidítheti és nagyban segítheti a marker alapú szelekció (MAS – *marker assisted selection*): a genotípusok hosszas tesztelése helyett elég csak egy, illetve néhány, a szelektálni kívánt jelleggel kapcsolt markert megvizsgálni, mely alapján megjósolható, hogy az adott genotípus a kívánt jelleget hordozza-e, vagy sem. A MAS alkalmazásának azonban feltétele a megfelelő genetikai markerek azonosítása. Egyes agronómiai szempontból fontos fenotípusos jellegek, vagy biotikus rezisztencia esetében a MAS bizonyítottan hatékony. Komplex jellegek esetében - ilyen a szárazságtűrés is - a kapcsolt markerek hiánya, korlátozott száma vagy a kis fenotípusos hatás miatt a marker alapú szelekciót a nemesítők még nem alkalmazzák.

A szárazságtűrés mennyiségi, azaz kvantitatív jelleg, amelynek kialakításában számos gén játszik szerepet, és a jelleg megnyilvánulását a környezet is nagyban befolyásolja (Ceccarelli 1987). Az alap és alkalmazott kutatás területén elért számos eredmény ellenére a jelleg genetikai és élettani háttere részleteiben egyelőre még kevésbé ismert. A szárazságtűrést meghatározó gének és azok funkciójának bizonyítása így a modern genetika egyik nagy kihívása (Luo *et al.* 2002).

Az árpa (*Hordeum vulgare* L.), amellet, hogy fontos termesztett növényünk a gabonafélék ideális genetikai modellnövénye. A búzához képest jóval kisebb genommal rendelkező diploid faj eredete miatt általánosságban jó szárazságtűréssel rendelkezik. A *Triticeae* tribuszba tartozó fajok egyes kromoszómái között meglévő homeológia miatt (Feuillet és Keller 2002) az árpán elért eredmények más, közeli rokon fajok (pl. búza) esetében is segíthetik a szárazságtűrés komplex folyamatának megértését.

Munkánk elsődleges célja az árpa szárazságtűrését befolyásoló lókuszok azonosítása, és az azonosított lókuszok szerepének vizsgálata volt. Mivel a vízhiány és a szárazság a növény bármely egyedfejlődési fázisában bekövetkezhet, több fejlődési fázisban is szükséges a toleranciáért felelős lókuszok meghatározása. Ezáltal válik lehetővé az általános és az egyedfejlődés specifikus QTL-ek (*quantitative trait loci* - mennyiségi jelleget meghatározó lókuszok) elkülönítése. Ezekhez a lókuszokhoz kapcsolt markerek alkalmasak lehetnek a szárazságtűrés marker alapú szelekciójára. Ezen eredmények elérése érdekében a következő feladatok elvégzését tűztük ki célul:

1. Szárazságtűrés vizsgálatára alkalmas térképezési populáció kiválasztása árpa térképezési populációk szülői vonalaival végzett előkísérletek alapján.
2. A kiválasztott populáció vonalainak tesztelése több egyedfejlődési fázisban csíra- és fiatalnövény korban, valamint érésig nevelt növényekkel.
3. Különböző ozmotikus stressz- és szárazságtűrés tesztelési rendszerek párhuzamos alkalmazása és összevetése. Hangsúlyt fektetve a nagy számú genotípus tesztelésére alkalmas egyszerű és gyors, valamint a nehezebben kivitelezhető, de természetszerű tesztelési rendszerekre egyaránt.
4. Szárazságtűrést befolyásoló lókuszok azonosítása különböző egyedfejlődési fázisokban.
5. Az általunk azonosított QTL-ek szétválasztása egyedfejlődési fázis specifikus és általános hatású lókuszokra.
6. A QTL-ekhez kapcsolt EST (*expressed sequence tag* – expresszált szekvencia szakasz) markerek szekvenciájának összevetése szekvencia adatbázisokkal és ezáltal jelölt gének azonosítása.
7. Az azonosított szárazságtűrést befolyásoló lókuszokhoz kapcsolt markerek marker alapú szelekcióra való felhasználhatóságának vizsgálata egy eltérő származású genotípusokat tartalmazó fajtagyűjteményen.

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1. Kísérletbe vont növényi anyagok

2.1.1. Szárazságtűrés térképezésére alkalmas populáció kiválasztása

Előkísérleteink során négy árpa térképezési populáció ('DOM'×'REC', 'Steptoe'×'Morex', 'Brenda'×'HS213', 'Brenda'×'HS584') hét szülői vonalát teszteltük csíranövény és fiatalnövény tesztekben abból a célból, hogy eldöntsük melyik szülőpár ozmotikus stressztűrése különbözik a legjobban, és ezáltal melyik populáció a legalkalmasabb a térképezési vizsgálatokra. A 'Tadmor' és 'Er/Apm' tavaszi árpa genotípusokat referenciaként használtuk, mivel ezekből a vonalakból származó keresztezési populáción számos szárazságtűréssel kapcsolatos jelleget térképeztek korábban.

2.1.2. Az Oregon Wolfe Barley (OWB) populáció

A szárazságtűrés részletes vizsgálatára előkísérleteink eredményei alapján az OWB populációt választottuk ki. Az OWB populáció egy 94 DH vonalból álló doubled-haploid (DH) populáció, amelyet eredetileg morfológiai jellegek térképezésére fejlesztettek ki. A populációt a genetikai térképezés egyik referenciapopulációjának tekintik. A populáció szülői vonalait adó kizárólag domináns ('DOM'), illetve recesszív ('REC') morfológiai jellegeket hordozó genotípusokat Bob Wolfe kanadai genetikus következetes visszakereszteзésekkel állította elő (Wolfe és Franckowiak 1991).

2.1.3. Az árpa gyűjtemény

A kétszülős keresztezési populáció felhasználásával kapott eredményeinket egy nagyobb genetikai variabilitással rendelkező anyagon is szeretnénk volna megerősíteni. Ezekhez a vizsgálatokhoz az ICARDA (*The International Center for Agricultural Research in the Dry Areas*, Aleppo, Szíria) által összeállított asszociációs gyűjteményből származó 39 agronómiailag értékes fajtát és tájfajtát tartalmazó válogatást használtuk fel.

2.2. Kísérleti módszerek

A térképezési populációk szülői vonalait csíranövény és fiatalnövénykorban, az OWB populáció szülői vonalait pedig egy felnőttkori tesztben vizsgáltuk. A teljes OWB populációt három fejlődési fázisban összesen kilenc kísérleti beállítást alkalmazva vizsgáltuk (*1-9. kísérlet*).

2.2.1. Csíranövény teszt

A szemeket nedvesített szűrőpapíron, átlátszó műanyag dobozban (23 cm × 29 cm) csíráztattuk. Egy dobozban hét genotípust, genotípusonként pedig tíz szemet helyeztünk el. A szemeket kontroll körülmények között csapvízzel, az ozmotikus stressz kezelés esetében 15 w/v %-os poli-etilén-glikol (PEG) 6000 (Merck, Darmstadt, Németország) oldattal nedvesítettük. A kísérletet kontrollált körülmények között 20 °C-on, 12 órás megvilágítás mellett, G-30 típusú növénynevelő kamrában

(Conviron, Manitoba, Kanada) végeztük. A hét szülői vonalat és az árpagyűjteményt két-két, az OWB populációt (*1. kísérlet*) hét független ismétlésben teszteltük. Ismétlésenként és kezelésenként minden genotípusból tíz növényt vizsgáltunk. A 8. napon a növények hajtás- és gyökérhosszát határoztuk meg.

2.2.2. Fiatalnövény teszt

Az előcsíráztatott szemeket tápoldatra helyeztük (kb. egy hetes korban) és vízkultúras kísérleti rendszerben növénynevelő kamrában (PGR-15, Conviron, Manitoba, Kanada) 7 napig 14 órás megvilágítás, 18/13 °C (éjszaka/nappal) hőmérsékleten neveltük. Tápoldatként Hoagland-oldatot használtunk.

Az ozmotikus stresszt 15 w/v %-os, illetve 18 w/v %-os PEG 6000-et (Merck, Darmstadt, Németország) tartalmazó tápoldattal idéztük elő. A stresszkezelést a tápoldatra rakást követő nyolcadik napon kezdtük, és a PEG koncentrációját hét napos ciklusokban növeltük. A 15%-os PEG kezelést követően a növények hajtáshosszát mértük, míg a 18 %-os PEG kezelés után, a kísérlet végén meghatároztuk a növények hajtás száraztömegét is. A stresszkezelés mellett minden esetben normál tápoldaton nevelt növényeket alkalmaztunk kontrollként. Minden genotípusból kísérlettípustól függően 8-15 növényt neveltünk. A hét szülői vonalat, valamint az OWB populációt is két független ismétlésben teszteltük. A teljes OWB populáció kísérletében (*2. kísérlet*) a biomassza produkciót (hajtáshossz és hajtás száraztömeg) jelző paramétereket határoztuk meg, míg a szülői vonalakban a relatív víztartalmat (RWC - *relative water content*), ozmotikus potenciált (OP) és az ozmotikus adaptáció (OA) mértékét is.

A növények relatív víztartalmát az $RWC = (FW-DW) / (SW-DW) \times 100$ képlet alapján számoltuk ki (Barrs és Watherley 1962) (FW = friss tömeg, DW = száraz tömeg, SW = telített tömeg). Az ozmotikus potenciált ozmométerrel (Osmomat 030-D, Gonotec, Németország) fagyáspont változás alapján határoztuk meg Bajji *et al.* (2001) módszere alapján.

A fentiek mellett a teljes OWB populációval (*3. kísérlet*) és az árpagyűjteménnyel is elvégeztük a két lépcsős PEG-es kísérlet rövidített, hét nap 15 w/v %-os PEG kezelést tartalmazó módosított változatát is. A kísérleteket temperált üvegházban (IPK, Gatersleben, Németország) végeztük, szükség esetén kiegészítő világítással. Ezt a kísérlettípust az OWB populáció esetében három az árpagyűjtemény esetében pedig két független ismétlésben végeztük el. A kísérlet végén a kontroll és a kezelt növények hajtás száraztömegét határoztuk meg.

2.2.3. Az OWB populáció szülői vonalainak felnőttkori tesztje

Az OWB populáció előcsíráztatott szeit 4 kg földkeveréket tartalmazó cserepekbe (2 növény / cserép) ültettük és PGB-36 típusú (Conviron, Manitoba, Kanada) növénynevelő kamrában neveltük. Genotípusonként és kezelésenként hat növényt ültettünk el három ismétlésben. A növényeket a kalász megjelenéséig normál vízellátottság mellett neveltük (talaj maximális

vízkapacitásának 80 % -a). A kalászolást követő napon genotípusonként három-három cseréptől megvontuk a vizet és a talaj maximális vízkapacitásának 40 % -áig szárítottuk. A kezelt növényeket érésig ezen a víztartalom értéken, a kontroll növényeket ideális vízellátottság mellett neveltük. 12 nappal a stressz kezelés kezdete után meghatároztuk a zászlóslevelek relatív víztartalmát. A teljes érést követően a növények magasságát, össztermését, ezerszemtömegét és növényenkénti kalászszerkezetét határoztuk meg.

2.2.4. Fóliasátras teszt (4. kísérlet)

A gaterslebeni IPK kísérleti területén (Gatersleben, Németország) található 6 m × 30 m alapterületű fóliasátorban 2005 márciusában kezdtük el a kísérletet. Az OWB populáció 94 vonalát három ismétlésben, véletlen blokk elrendezésben vetettük el. A kalászok megjelenéséig minden parcellát öntöztünk. Amikor a genotípusok 50 %-a kalászkodni kezdett két parcellában abbahagytuk az öntözést. Sajnos a vízmegvonás túl gyengének, és a talaj feltételezett víztartalékai miatt túl későnek bizonyult. A vízhiány a terméseredményekben nem okozott szignifikáns változást csak a növénymagasságot csökkentette. Emiatt ebből a kísérletből csak a növénymagasságra vonatkozó adatok kerültek feldolgozásra.

2.2.5. Üvegházi teszt (5. kísérlet)

A gabonaszemeket 2005 márciusában ültettük 2 kg kerti talajt tartalmazó cserepekbe. Egy cserépbe egy növény került. Genotípusonként nyolc növényt ültettünk és kalászkodásig ideális vízellátottság mellett neveltük őket. Tíz nappal a kalászkodás kezdete után a genotípusonként párba rendezett cserepek egyikén vízmegvonást alkalmaztunk és a kezelt növényeket a talaj maximális vízkapacitásának 40 %-áig szárítottuk. A locsolást a cserepek tömegének mérésével szabályoztuk. A kontroll növényeket érésig ideális vízellátottság mellett neveltük. Aratáskor a növények magasságát, össztermését és ezerszemtömegét határoztuk meg.

2.2.6. Fitotron teszt (6. kísérlet)

A teszt során az OWB populáció vonalait hidegkezelés után egyesével 2 kg földkeveréket tartalmazó cserepekbe ültettük, és a martonvásári fitotronban neveltük tovább. Egy genotípusból tíz növényt vizsgáltunk, ötismétléses random blokk elrendezésben. A növényeket két hétig 18/14 °C, két hétig 20/16 °C majd 22/20 °C-on neveltük. Minden növényt a kalász megjelenéséig normál vízellátottság mellett neveltünk. A szárazságstresszt a kalász megjelenését követő 5. napon kezdtük. Ekkor a kezelt növények öntözését abbahagytuk, amíg a talaj térfogategységre vonatkoztatott víztartalma (VSMC - *volumetric soil moisture content*) $7,0 \pm 0,5$ % -ra csökkent. A kezelt növényeket érésig ilyen víztartalom mellett neveltük. Hét nappal a vízmegvonás kezdete után mintát vettünk a zászlóslevélből az RWC és az ozmotikus paraméterek meghatározásához. A kísérlet során felvételeztük a virágzási időt, majd a teljes érést követően a növénymagasságot, az össztermést és az ezerszemtömeget határoztuk meg.

2.2.7. Kontrollált vízellátású szántóföldi tesztrendszer

A kísérletet a martonvásári elhúzható esővédő fóliatetővel rendelkező kísérleti terület alatt végeztük el. A fóliatető csak eső esetén tartózkodik a parcellák fölött és a külső csapadékot teljesen kizárja. A területre jutó vízmennyiséget automata csepegtető öntözőrendszer szabályozza. A fóliasátor alatt található hat kísérleti parcella (3,4 m × 5 m) egyedileg öntözhető. A hat kísérleti parcellából háromnál normál öntözéssel ideális vízellátottságot, három parcellán pedig szárazságstresszt idéztünk elő.

Az OWB populációt 2007 márciusában vetettük el a kísérleti parcellákba. Egy genotípusból 6 szemet vetettünk parcellánként, 15 cm sortávolsággal, soronként négy genotípussal, három ismétléses random blokk elrendezésben. Amikor a genotípusok 50 %-a kalászolni kezdett három parcellánál az öntözést megszüntettük. Aratáskor a kezelt parcellák nedvességtartalma 10 cm mélységben 6 VSMC % a kontroll parcelláké 28 VSMC % volt. Aratáskor a tőszámot, növénymagasságot, növényenkénti össztermést és az ezerszemtömeget határoztuk meg.

2.2.8. Szántóföldi kísérlet (8. kísérlet)

2007-ben a kontrollált vízellátású szántóföldi kísérlet mellett beállítottunk egy háromismétléses random blokk elrendezésű szántóföldi kísérletet is. A blokkok méretei, a növények elrendezése és a kísérlet körülményei - a vízellátás kivételével - megegyezett a 7. kísérletben leírtakkal. A talaj nedvességtartalma 10 cm-es mélységben aratáskor 8 VSMC % volt.

2.2.9. Kémiai deszikkáció szántóföldön (9. kísérlet) Az OWB populáció kémiai deszikkációs tesztjét az IPK (Gatersleben, Németország) kísérleti területén hajtottuk végre 2006-ban. Minden genotípust négy, 1 m hosszú sorba vetettük el 20 cm-es sortávolsággal. 14 nappal a kalászolást követően genotípusonként két sort kálium-jodid (KI) (0,5 w/w %) vizes oldatával permeteztük le. A deszikkált és a kontroll növények főkalászának termését aratás és cséplés után határoztuk meg. Az árpagyűjtemény tesztjét két független ismétlésben végeztük el azzal a különbséggel, hogy a KI koncentrációja ebben az esetben 1,5 % volt.

2.3. EST homológia keresés

A több jelleget befolyásoló és legalább két fejlődési fázisban is azonosított QTL-ek csúcsrégiójába eső EST markerek szekvenciáit fehérje alapú homológia összehasonlításnak vetettük alá. Az EST markerhez tartozó szekvenciát a GrainGenes adatbázisból (<http://wheat.pw.usda.gov/>) töltöttük le. Az összerendezett egy lókuszhhoz tartozó EST-k konszenzus szekvenciáit (*unigene*) az NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) és a HarvEST (<http://www.harvest-web.org>, barley, 1.72 #35) adatbázisokból töltöttük le. A fehérje alapú összehasonlítást BLASTX 2.2.19 program segítségével az NCBI *non redundant* adatbázissal szemben végeztük. A szekvencia feltételezett funkcióját a legjobb egyezést mutató rizs ortológ alapján valószínűsítettük.

2.4. Marker analízis

Az árpagyűjtemény genotípusaiból teljes genomi DNS-t izoláltunk Plaschke *et al.* (1995) módszere szerint. A mikroszatellit markerek primer szekvenciáit a GrainGenes adatbázisból (<http://wheat.pw.usda.gov/>) töltöttük le és a polimeráz láncreakciót (PCR) Röder *et al.* (1993) módszere szerint végeztük. A PCR termékek méretét a QIAxcel System (Qiagen GmbH, Hilden, Németország) fragmentanalizáló készülékkel határoztuk meg.

2.5. Statisztikai analízis

A fenotípusos adatok variancia analízisét és a korrelációs számításokat az SPSS 16.0 statisztikai programmal végeztük. A kezelt és kontroll körülmények között mért paraméterek hányadosából minden jellegre tolerancia indexet (TI) számoltunk. Az adott fenotípusos jellegre vonatkozó TI-eket, mint a tolerancia mértékét jelző paramétert térképeztük.

A QTL analízishez elsődlegesen a QTLNetwork V2.0 programot (Yang és Zhu 2005) használtuk, amely a vegyes modellen alapuló összetett intervallum térképezés módszerét (MCIM - *mixed-model based composite interval mapping*) alkalmazza.

Az irodalomban eddig leírt és az általunk azonosított szárazságtűréshez kapcsolható főbb árpa QTL-ek összevetéséhez a GrainGenes 'Cmap' funkcióját használva Marcel *et al.* (2007) által készített konszenzus térképet használtuk.

3. EREDMÉNYEK

3.1. A térképezési populáció kiválasztása

3.1.1. Szülői vonalak csíranövény tesztje

Az öt térképezési populáció szülői vonalainak ozmotikus stressztűrését elsőként csíranövény tesztekben vizsgáltuk. A PEG kezelés minden genotípus esetében a kontrollhoz viszonyítva hajtáshossz csökkenést idézett elő. Ozmotikus stressz alatt a legkisebb hajtáshosszt a 'DOM' és 'Tadmor' genotípusok esetében mértük.

A hajtáshosszból számított tolerancia index (TI) nagy különbséget mutatott az egyes genotípusok között. A legalacsonyabb tolerancia indexszel a 'Tadmor' (0,23) rendelkezett a legtoleránsabbnak pedig a 'REC' (0,82) mutatkozott (TI=1 abszolút toleráns, TI=0 abszolút szenzitív). Ebben a fejlődési fázisban a gyökérhosszak mérete erős korrelációt mutatott a hajtáshossz értékekkel (kontroll hajtáshossz és kontroll gyökérhossz: $r=0,82$ kezelt hajtáshossz és kezelt gyökérhossz : $r=0,77$ tolerancia index hajtáshossz és tolerancia index gyökérhossz: $r=0,83$ szignifikáns $P \leq 0,01$ szinten).

A térképezési populációk szülői vonalainak egymáshoz viszonyított összehasonlításakor a 'DOM' és 'REC', valamint a 'Tadmor' és az 'Er/Apm' genotípusok között találtunk szignifikáns különbséget.

3.1.2. Szülői vonalak fiatalnövénykori tesztje

A szülői vonalak kétlépcsős ozmotikus kezelést alkalmazó kísérletében a növények részletes vizsgálatát a 18 % PEG kezelését követően végeztük el. Az ozmotikus stressz alatt a növények hajtáshossz növekedése és a biomassza gyarapodása a kontrollhoz viszonyítva jelentősen lassult. A kilenc genotípus közül a 'Steptoe' rendelkezett a legnagyobb hajtáshosszal és hajtás száraztömeggel a kezelést követően, a tolerancia index azonban a 'DOM' genotípus esetében volt a legnagyobb.

A növények relatív víztartalmát vizsgálva azt tapasztaltuk, hogy ozmotikus stressz hatására a 'Morex' és az 'Er/Apm' relatív víztartalma csökkent a legkifejezettebben, míg a 'DOM' és a 'REC' genotípus esetében csak mérsékeltebben. A legnagyobb ozmotikus adaptációs képességet (OA) az 'Er/Apm' genotípusnál figyeltük meg.

A térképezési populációk szülői vonalainak egymáshoz viszonyított összehasonlításakor a hajtáshossz tolerancia indexei alapján a 'DOM' és 'REC' között találtuk egyedül szignifikáns különbséget. A száraztömeg értékek hasonló tendenciát mutatnak.

Figyelembe véve a csíranövény és a fiatalnövény teszt eredményeit, valamint a populációkra vonatkozó genetikai térképek elérhetőségét a 'DOM' és a 'REC' keresztezéséből származó OWB populációt találtuk legalkalmasabbnak a további térképezési vizsgálatokra.

3.1.3. Az OWB populáció szülői vonalainak felnőttkori vizsgálata

Az OWB populáció vizsgálatát megelőzően a szülői vonalak felnőttkori toleranciájáról is szeretnénk volna információt szerezni, így a korai fejlődési fázisokat követően elvégeztük a két vonal felnőttkori vizsgálatát.

A 'DOM' és a 'REC' fenotípusa jelentősen különbözik egymástól: az előbbi genotípus zömökebb, kisebb kalászu, de jobban bokrosodó, míg a 'REC' nagyobb termetű, kevésbé bokrosodó és nagyobb kalászu. A virágzást követően kezdett szárazságstressz mindkét genotípus esetében szignifikáns termésnövekedést idézett elő, azonban a 'DOM' genotípus valamivel nagyobb termést hozott. Az ezerszemtömeg csak a 'REC' esetében csökkent szignifikánsan. A két genotípus virágzási ideje között 11 nap különbséget találtunk.

3.2. Csíranövény tesztek az OWB populáción

3.2.1. Az OWB populáció csíranövénykori fenotípusos jellemzői

Az OWB populáció vonalait csíranövénykorban hét független ismétlésben teszteltük (*1. kísérlet*). A kezelés szignifikánsan csökkentette a hajtás és gyökérhossz növekedést, de ennek mértéke az egyes vonalakban jelentős különbségeket mutatott: a legkisebb és a legnagyobb

genotípusok között a hajtás és gyökérhossz esetében egyaránt 10 cm-nél is nagyobb különbséget találtunk.

3.2.2. Az OWB populáción csíranövénykorban azonosított lókuszok

Csíranövénykorban hat különböző jelleget vizsgáltunk: kontroll hajtáshossz, kezelt hajtáshossz, hajtáshossz tolerancia index, kontroll gyökérhossz, kezelt gyökérhossz és gyökérhossz tolerancia index. Ebben a fejlődési fázisban minden jelleget figyelembe véve összesen nyolc QTL-t azonosítottunk, amelyek négy különböző lókuszban helyezkednek el. Jellegenként általában egy, két esetben pedig kettő QTL-t találtunk, melyek a 2H, 5H és a 7H kromoszómákon foglalnak helyet.

3.3. Fiatalnövénykori tesztek az OWB populáción

3.3.1. Az OWB populáció fiatalnövénykori fenotípusos jellemzői

Az OWB populáció vonalait fiatalnövény korban kétféle kísérletben vizsgáltuk (*2. kísérlet*: 7 nap nevelés, 7 nap 15 %-os PEG és 7 nap 18 %-os PEG kezelés, *3. kísérlet*: 7 nap nevelés, 7 nap 15 %-os PEG kezelés,). Ebben az életszakaszban kontroll körülmények között intenzív növekedést figyelhettünk meg. A két különböző időtartamú független kísérlet (*2. és 3. kísérlet*) kontroll adatait összevetve azt találtuk, hogy a növények a harmadik héten átlagosan 1,5-szeresére növelték száraztömegüket az egy héttel korábban mért értékekhez képest. Az erősebb ozmotikus kezelés hatására (18 %-os PEG) a száraztömeg értékekből számított populáció átlagok alacsonyabbak voltak, mint az egy héttel korábban mért 15 %-os kezelést követően. A két különböző erősségű kezelés során mért adatok különböző kísérletből származnak, de ezt az eltérést feltehetően a hosszabb ideig tartó stressz kezelés okozhatta. Általánosságban elmondható, hogy a tápoldathoz adott 18 % PEG erős ozmotikus stresszt okozott és ilyen körülmények között a növények egyáltalán nem vagy csak csekély mértékben voltak képesek növekedésre.

3.3.2. Az OWB populáción fiatalnövény korban azonosított lókuszok

Fiatalnövény korban a QTL analízist hajtáshossz és hajtás száraztömeg esetében mért adatokon, valamint a jellegekre vonatkozó tolerancia indexekkel végeztük el. Összesen 7 QTL-t tudtunk azonosítani, amelyek négy lókuszban az 5H, 6H és a 7H kromoszómákon helyezkednek el. A hajtás száraztömeg kivételével jellegenként egy-egy szignifikáns QTL-t tudtunk azonosítani.

3.4. Felnőttkori tesztek az OWB populáción

3.4.1. Az OWB populáció felnőttkori fenotípusos jellemzői

Az OWB populáció vonalainak szárazságtűrését összesen hat különböző beállítású felnőttkori tesztben vizsgáltuk. A korai fejlődési fázisoktól eltérően, a felnőtt korban alkalmazott szárazságstressz nem okozott minden jelleg esetében szignifikáns csökkenést. A fóliasátras kísérlet

(4. kísérlet) során az alkalmazott stressz túl gyengének bizonyult és nem okozott szignifikáns változást a termésparaméterekben, ezért ebből a kísérletből csak a hajtáshossz adatok kerültek feldolgozásra. Ezzel ellentétben az üvegház (5. kísérlet) kísérletben a vízelvonás a hajtáshosszt nem, azonban a termést és az ezerszemtömeget szignifikánsan csökkentette. Ezt feltehetően a tavasz végi-nyár eleji túl meleg üvegházi nevelési körülmények okozták, amely a kontroll növények hajtáshossz növekedését az ideális vízellátottság ellenére is visszavetették. A fitotronos (6. kísérlet) kísérletben stressz hatására a populáció termésátlagában megfigyelt szignifikáns csökkenés ellenére az ezerszemtömeg nem mutatott változást, amíg az esősátras (7. kísérlet) kísérletben ennek ellenkezőjét tapasztaltuk. Feltételezéseink szerint ennek az az oka, hogy a cserépben történő növénynevelés során a fertilis hajtások száma általában alacsony (gyakran csak 2-3) és egy erős, virágzást követő stressz a kalászonként kifejlődő kis szemszám miatt okoz termésnövekedést. Nagyon alacsony szemszám esetén a kifejlődött szemek telítődése azonban normális maradhat és ennek következtében az ezerszemtömeg nem jelzi a stressz által okozott negatív hatást. Szántóföldi körülmények között ezzel szemben a növények jobban bokrosodnak és egy gyengébb késői vízhiány a termés helyett elsősorban az ezerszemtömeget befolyásolja, ha a további bokrosodás nem korlátozott (pl.: magas hőmérséklet által). A fitotronban végzett kísérlet során (6. kísérlet) azt tapasztaltuk, hogy a vízelvonás szignifikánsan csökkentette a növények víztartalmát, valamint ozmotikus potenciálját, azonban ennek a mértéke az egyes genotípusok között nagy különbségeket mutatott.

3.4.2. Az OWB populáción felnőtt korban azonosított lókusok

A felnőttkori vizsgálatok során összesen 20 QTL-t azonosítottunk, amelyek külön-külön az általunk vizsgált 16 jelleg valamelyikét befolyásolja. Ezek közül egyetlen olyan lókuszt találtunk, amely csak egy környezetben volt szignifikáns hatással a vizsgált jellegre. Ez a fitotronos kísérletben azonosított 7H kromoszómán található QTL a növényenkénti termést befolyásolja és átfedést mutat a fiatalnövény korban azonosított QTL-ekkel. A másik 19 QTL az összes felnőttkori kísérletben szignifikáns hatást mutatott.

A legnagyobb additív hatással rendelkező QTL-ek, amelyek az ezerszemtömeget, növényenkénti termést és a hajtáshossz befolyásolják a 2H kromoszómán 132,7- 145,7 cM között helyezkednek el. Az összes vízháztartással kapcsolatos jelleg a 7H kromoszómára térképeződött (50,3-55,9 cM) és egybeesett a csíranövénykori gyökernövekedést befolyásoló lókusokkal. Ezen kívül még az 1H, 6H, és 7H kromoszómákon (utóbbi a másik, 7H kromoszómán azonosított lókusztól disztálisan helyezkedik el) azonosítottunk olyan lókusokat, amelyek termést és a növénymagasságot befolyásolják.

3.5. Az OWB populáción több fejlődési fázisban azonosított átfedő régiók

Az általunk azonosított összes QTL-t figyelembe véve öt olyan régiót azonosítottunk, amelyek több jelleget befolyásolnak és legalább két fejlődési fázisban is szerepet játszanak. Ezek a régiók a 2H (*QDr.ari-2H*), 5H (*QDr.ari-5H*), 6H (*QDr.ari-6H*) és 7H (*QDr1.ari-7H* és *QDr2.ari-7H*) kromoszómákon helyezkednek el. Az 5H és 6H kromoszómákon azonosított régiók a *GBS0318* és *GBR1052* markerek közelében helyezkednek el. Ezt a két régiót csak stressz körülmények között, és tolerancia indexek esetében azonosítottuk. A *QDr.ari-5H* régió hajtás és gyökérhossz növekedést befolyásol csíranövény korban és hajtás száraztömeget fiatalnövény korban, a *QDr.ari-6H* pedig hajtáshossz tolerancia indexet fiatalnövény és felnőtt korban. A másik három régió kontroll és stressz körülmények között egyaránt szerepet játszik. Az öt régió közül a *QDr2.ari-7H* QTL klaszter volt az egyetlen, amely mind a három fejlődési fázisban szignifikáns hatást gyakorolt egyes vizsgált jellegekre.

3.6. Az EST szekvenciák funkcionális fehérjékkel mutatott homológiája

Az általunk azonosított öt QTL klaszter feltételezéseink szerint egyedi gének hatásának köszönhető. Ezek szerint a QTL-ek / gének legvalószínűbb előfordulási pozíciójába (csúcspozíció) eső EST markerek szekvenciáit felhasználva az azonosított régiók funkciójára is következtethetünk. Az öt régió jelölt génjeiként többek között azonosítottunk DREB2F (*Dehydration responsive element binding protein 2F*) proteint, papain-szerű cisztein proteinázt, aldehyd-dehidrogenázt, trehalóz-6-foszfát szintázt és egy szerin/threonin protein foszfatáz alegységet is.

3.7. Az árpagyűjtemény tesztelése

3.7.1. Az árpagyűjtemény fenotípusos adatai

Az árpagyűjtemény vizsgálatával az OWB populáción azonosított, szárazságtűréssel kapcsolatos régiók független genetikai háttérben történő ellenőrzését tűztük ki célul. A 39 genotípust az OWB populációnál alkalmazott kísérleti beállításokhoz hasonló körülmények között csíranövény tesztben, fiatalnövény tesztben valamint felnőtt korban kémiai deszikkációt alkalmazva vizsgáltuk. A kezelések hatása minden kísérletben szignifikáns volt.

3.7.2. Kiválasztott markerek tesztelése az árpagyűjteményen

Marker alapú szelekcióra elsősorban olyan típusú marker használható, amely nagy számú genotípus vizsgálatára alkalmas, egyszerű és költséghatékony. Ezeket a feltételeket a mikroszatellit markerek teljes mértékben kielégítik, ezért marker alapú szelekcióra, ha lehetséges ilyen markereket érdemes használni. Az általunk azonosított öt QTL-klaszter csúcsrégiójába eső EST szekvenciák közül a 2H (*QDr.OWB-2H*) és a 7H (*QDr2.OWB-7H*) kromoszómán található *GBM1359* és *GBM1498* markerek mikroszatellit polimorfizmuson alapulnak. A másik három esetben, ahol nem

volt mikroszatellit a QTL klaszter csúcsrégiójában a szegélyező 2,5 cM-t is megvizsgáltuk. A 6H kromoszómán található klaszter esetében (*QDr.ari-6H*) sikerült találni egy közel eső GBM markert, az 5H (*QDr.ari-5H*) és 7H (*QDrI.ari-7H*) kromoszómákon azonosított régiók esetében azonban nem. Az árpagyűjtemény genetikai háttere és a fenotípusos eloszlás közötti kapcsolat erősségének vizsgálatára ezért a *GBM1359*, *GBM1404* és a *GBM1498* mikroszatellit markereket használtuk fel.

A *GBM1359* és *GBM1404* markerek esetében kettő a *GBM1498* esetében pedig három alléltípust (két homozigóta és egy heterozigóta egyed) azonosítottunk. A *GBM1498* markerre heterozigóta genotípusokat a statisztikai analízisből kizártuk. Az árpagyűjteményen belüli alléltípusok eloszlása nem függött össze a vizsgált genotípusok eredetével és azzal sem, hogy tájfajta vagy fajta-e.

A 39 árpa genotípus különböző alléljai alapján képzett csoportok fenotípusos értékeit mindhárom fejlődési fázisban összehasonlítottuk, és az egyes csoportok között hat esetben szignifikáns ($p \leq 0,05$) különbséget találtunk. Mindhárom marker esetében különbözött egymástól az eltérő allélt hordozó genotípusok stressz alatt mért termésmennyisége, a legnagyobb szignifikáns hatást azonban *GBM1359* markernél találtuk. Ebben az esetben a két csoport kalászonkénti termése között 36 % különbség volt. A *GBM1498* és a *GBM1359* markereknél csíranövénykorban mért hajtáshossz értékek az allélcsoportok között szintén szignifikáns különbséget mutattak.

3.8. Új tudományos eredmények

1. Árpa ozmotikus stressz és szárazságtűrését több egyedfejlődési fázisban befolyásoló lókuszek azonosítása

A megfelelő térképezési populáció kiválasztása után a növényi egyedfejlődés három különböző fázisában: csíranövény, fiatalnövény és felnőtt korban több független ismétlésben és különböző vízhiányt modellező kísérleti beállítások mellett vizsgáltuk az OWB populáció 94 DH vonalát. A fenotípusos adatokat felhasználva QTL analízist végeztünk és összesen 38 QTL-t azonosítottunk, amelyek a hajtás és gyökérhosszt, hajtás száraztömeget, termésparamétereket és fiziológiai jellegeket befolyásolnak. Az egyedi QTL-ek összevetését követően öt olyan régiót tudtunk elkülöníteni, amelyeket legalább két egyedfejlődési fázisban is azonosítottunk és több, szárazságtűréssel kapcsolatos jelleget befolyásolnak. Ez az öt régió a 2H, 5H, 6H és a 7H kromoszómákon helyezkedik el. Ehhez kapcsolódóan igazoltuk, hogy bizonyos QTL-ek hatása a különböző egyedfejlődési fázisokban eltérő lehet, ami alátámasztja a szárazságtűrés egyedfejlődési fázis-specifikus jellegét.

2. Az azonosított QTL-ekhez tartozó kandidált gének meghatározása EST alapú térkép segítségével

Az általunk azonosított régiókban elhelyezkedő EST markerek szekvenciaadatainak felhasználásával megkerestük a legnagyobb egyezést mutató rizs homológokat. A jobban annotált rizs gének alapján következtetni tudunk a QTL régiókba eső és jelenleg ismert gének / EST szekvenciák lehetséges funkciójára. Vizsgálataink alapján az öt régió legvalószínűbb jelölt génjeinek listáját határoztuk meg, amelyek pontos szerepének igazolásához további vizsgálatokat tervezünk a jövőben.

3. Szárazságtűrő árpa genotípusok marker alapú szelekciójára felhasználható markerek azonosítása

Szárazságtűrési vizsgálatokat végeztünk egy 39 genotípusból álló fajtagyűjteményen abból a célból, hogy az OWB populáción kapott eredményeinket független genetikai háttérben is ellenőrizhessük. A három kiválasztott mikroszatellit markert genotipizáltuk a fajtagyűjteményen és kapcsolatot kerestünk a vizsgált markerek alléltípusa és a fenotípusos értékek eloszlása között. Mindhárom vizsgált marker esetében szignifikáns különbséget találtunk a különböző alléltípusba tartozó genotípusok kalászonkénti terméseredményeiben stressz körülmények között. Eredményeink alapján a *GBM1404*, *GBM1498* és a *GBM1359* markerek alkalmasak lehetnek szárazságtűrő genotípusok marker alapú szelekciójára, azonban az eredmények nagyobb genetikai alpanyagon való megerősítését szükségesnek tartjuk.

4. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Szárazságtűrési kísérleteink eredményei alapján a csíranövény és fiatalnövény korban kapott eredmények nem minden esetben vágnak egybe a felnőttkori tesztek eredményeivel. Mindebből következik, hogy az ozmotikus- és szárazságstessztűrés fejlődési fázis specifikus jelleg, és a stressztoleranciát befolyásoló lókuszok azonosításához több egyedfejlődési fázis és kísérleti beállítás vizsgálatára is szükség van.

A kétszülős térképezési populáción azonosított, szárazságtűréssel összefüggő régiók hatása eltérő genetikai háttérben, agronómiailag értékes vonalak esetén is igazolható volt. Ezek az eredmények véleményünk szerint elősegíthetik a marker alapú szelekció gyakorlati alkalmazhatóságát olyan komplex jelleg esetében is, mint a szárazságtűrés. Ahhoz azonban, hogy a jelen vizsgálatok eredményeképpen kiválasztott három mikroszatellit marker széleskörű

felhasználhatóságát ténylegesen igazoljuk, nagyobb mennyiségű, agronómiailag is értékes árpa vonal vizsgálatát tartjuk szükségesnek.

Az OWB populáció genetikai térképén a markerek átlagos távolsága 1,8 cM és az azonosított lókuszok legvalószínűbb elhelyezkedését 0,0-5,9 cM pontossággal tudtuk megadni. Ez a tartomány az általunk azonosított jelölt géneken kívül még számos másik gént tartalmazhat, amelyek szintén felelősek lehetnek az általunk detektált fenotípusos hatásokért. Ezen kívül lehetséges, hogy az általunk azonosított, több jelleget befolyásoló QTL-ek hatása nem azonos gének pleiotróp megnyilvánulásának, hanem szorosan kapcsolt különböző gének hatásának köszönhető. Ezen potenciális gének / lókuszok szétválasztása, illetve annak meghatározása, hogy az általunk azonosított régiók pontosan mekkora fizikai távolságot jelentenek és hány gént tartalmaznak, az árpa fizikai térképének elkészülte után lehetséges.

IRODALOMJEGYZÉK

BAJJI M., LUTTS S., KINET J.M. (2001): Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Science*, (160) 669-681. p.

BARRS H.D., WATHERLEY P.E. (1962): A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Australian Journal of Biological Science* (15) 413-428. p.

CECCARELLI S. (1987): Yield potential and drought tolerance of segregating populations of barley in contrasting environments. *Euphytica*, (36) 265-273. p.

CSEUZ L. (2009): A szárazságtűrő őszi búza (*Triticum aestivum* L.) nemesítésének lehetőségei és korlátai. Doktori értekezés, Szent István Egyetem

FEUILLET C., KELLER B. (2002): Comparative genomics in the grass family: Molecular characterization of grass genome structure and evolution. *Annals of Botany*, (89) 3-10. p.

LELLEY J. (1963): A nemesítés módszerei. In.: LELLEY Y., MÁNDY GY. (Szerk.): *A búza-Triticum aestivum* L. Kultúrflóra sorozat 19. Budapest: Akadémiai Kiadó, pp. 233-240.

LUO Z.W., WU C.I., KEARSEY M.J. (2002): Precision and high-resolution mapping of quantitative trait loci by use of recurrent selection, backcross or intercross schemes. *Genetics*, (161) 915-929. p.

MARCEL T.C., VARSHNEY R.K., BARBIERI M., JAFARY H., DE KOCK M.J.D., GRANER A., NIKS R.E. (2007): A high-density consensus map of barley to compare the distribution of QTLs for partial resistance to *Puccinia hordei* and of defence gene homologues. *Theoretical and Applied Genetics*, (114) 487-500. p.

PLASCHKE J., GANAL M.W., RÖDER M.S. (1995): Detection of genetic diversity in closely-related bread wheat using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, (91) 1001-1007. p.

RÖDER M.S., LAPITAN N.L.V., SORRELLS M.E., TANKSLEY S.D. (1993): Genetic and physical mapping of barley telomeres. *Molecular & General Genetics*, (238) 294-303. p

WOLFE R.I., FRANCKOWIAK J.D. (1991): Multiple dominant and recessive marker stocks in spring barley. *Barley Genetic Newsletter*, (20) 117-121. p.

YANG J., ZHU J. (2005): Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on qtl effects. *Theoretical and Applied Genetics*, (110) 1268-1274. p.

SZIRA FRUZZSINA TUDOMÁNYOS TEVÉKENYSÉGE

A dolgozat témájához szorosan kapcsolódó publikációk

Cikkek

Angol

SZIRA F., BÁLINT A.F., BÖRNER A., GALIBA G. (2008): Evaluation of drought-related traits and screening methods at different developmental stages in spring barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, (194) 334-342. p. (IF: 1.515)

SZIRA F., BÁLINT A.F., GALIBA G., VARSNHEY R. K., BÖRNER A. (2006): Mapping of QTLs for drought tolerance in barley at different developmental stages. *Vortrage für Pflanzenzüchtung*, (70) 113-115. p. ISSN 0723-7812.

BÁLINT A.F., SZIRA F., BÖRNER A., GALIBA G. (2008): Segregation- and association based mapping of loci influencing osmotic tolerance in barley. *Acta Biologica Szegediensis*, (52) 101-102. p.

Bírálat alatt:

SZIRA F., BÖRNER A., NEUMANN K., ZAYNALI NEZHAD K., GALIBA G., BÁLINT A.F.: EST-based markers associated with drought-related QTLs in barley (*Hordeum vulgare*) could be used for marker-assisted selection?

Egyéb tudományos publikációk

Könyvfejezet:

BÁLINT A.F., SZIRA F., GALIBA G., JAGER K., FÁBIÁN A., BARNABÁS B. (2009): Szárazságtűrési vizsgálatok gabonaféléken. 43-48. p. In: VEISZ O. (Szerk) *A martonvásári agrárkutatók hatodik évtizede - Martonvásár 1949-2009*, MTA MGKI 240 p. ISBN: 978-963-8351-35-7

Konferencia kiadványok (Proceedings):

Angol

BÁLINT A.F., VÁGÚJFALVI A., SZIRA F., BÖRNER A., CATTIVELLI L., DUBCOVSKY J., GALIBA G. (2008): QTLs and genes for abiotic stress tolerance in cereals: their general role in the

environmental adaptation and their developmental-stage specificity. In: Molina Cano J.L. (Ed.) *Cereal Science and Technology for Feeding 10 Billion People: Genomics Era and Beyond*. 197-200. p. ISSN: 1016-121-X-ISBN: 2-85352-404-3.

Magyar

BÁLINT A.F., SZIRA F., BÖRNER A., NEUMANN K., GOTTWALD S., STEIN N., GALIBA G. (2009): Az árpa szárazságtűrésének vizsgálata: QTL- és asszociációs analízis, marker alapú szelekció, TILLING. 16-20.p. In: VEISZ O. (Szerk.) *XV. Növénynevelési Tudományos Napok 2009: Hagomány és haladás a növénynevelésben*. MTA 551 p.

Konferencia összefoglalók (Abstract):

Angol

SZIRA F., BÖRNER A., NEUMANN K., NEZHAD K.Z., GALIBA G., BÁLINT A.F. (2009): From QTL analysis to marker assisted selection of drought tolerant barley. *The 3rd International Conference of Genetic Engineering and Biotechnology Division: Biotechnology for better life*. Abstract book 39. p.

SZIRA F., BÁLINT A.F., BÖRNER A., GALIBA G. (2008): From QTLs to candidate genes EST-based mapping of drought tolerance loci in spring barley. *Proceedings of the 2nd Workshop TritiGenCOST action FA0604*. 4. p.

BÁLINT A.F., SZIRA F., VARSHNEY R., BÖRNER A., GALIBA G. (2007): Mapping of QTLs for drought tolerance in barley at different developmental stages. *Proceedings of the 1st Workshop on TritiGenCOST action FA0604: Triticeae genomics for the advancement of essential European crops* 34. p.

BÁLINT A.F., VÁGÚJFALVI A., SZIRA F., BÖRNER A., CATTIVELLI L., DUBCOVSKY J., GALIBA G. (2006): QTLs and genes for abiotic stress tolerance in cereals: their general role in the environmental adaptation and their developmental-stage specificity. *Eucarpia – Cereal Section*, Abstracts, p. 57.

NEUMANN K., BÁLINT A.F., SZIRA F., BÖRNER A. (2006): Identifizierung von QTLs, verantwortlich für die Toleranz gegenüber Trockenstress in zwei *Hordeum*-populationen., *Vortage für Pflanzenzüchtung*. (68) 31.

BÁLINT A.F., SZIRA F., GALIBA G., VARSHNEY R. K., BÖRNER A. (2005): Mapping of QTLs for drought tolerance in barley at different developmental stages. *Interdrought-II. The 2nd International Conference on Integrated Approaches to Sustain and Improve Plant Production Under Drought Stress*, Abstract Book P8.04.

GALIBA G., MOLNÁR I., BÁLINT A.F., SZIRA F., MOLNÁR-LÁNG M. (2005): *Aegilops biuncialis* as a potential gene source for improving drought tolerance of wheat. *Interdrought-II. The 2nd International Conference on Integrated Approaches to Sustain and Improve Plant Production Under Drought Stress*, Abstract Book P5.26.

Magyar

BÁLINT, A.F., SZIRA, F., BÖRNER, A., GALIBA, G. (2007): Árpa ozmotikus stressz és

szárazságtűrést befolyásoló lókuszok térképezése több egyedfejlődési fázisban. *VII. Magyar Genetikai Kongresszus – XIV. Sejt-és Fejlődésbiológiai Napok*, 84. p.

SZIRA F., NEUMANN K., BÖRNER A., GALIBA G., BÁLINT A.F. (2007): Szárazságtűrés térképezésére alkalmas árpa populáció kiválasztása több egyedfejlődési fázisban történő teszteléssel. *VII. Magyar Genetikai Kongresszus – XIV. Sejt-és Fejlődésbiológiai Napok*, Balatonfüred, 172. p.

SZIRA F., NEUMANN K., BÖRNER A., GALIBA G., BÁLINT A.F. (2007): Szárazságtűrés térképezésére alkalmas árpa populáció kiválasztása és tesztelése több fejlődési fázisban. *XIII. Növénynevelési Tudományos Napok, Összefoglalók*. 31. p.

SZIRA F., BÁLINT A.F., BÖRNER A., GALIBA G. (2006): Az árpa szárazságtűrését befolyásoló QTL-ek térképezése különböző fejlődési fázisokban. *XII. Növénynevelési Tudományos Napok, Összefoglalók*. 163. p.

SZIRA F., BÁLINT A.F., GALIBA G. (2010): Molekuláris módszerek felhasználása a szárazságtűrés fokozására. *Martonvásár* (2) 21-22.

BÁLINT A.F., **SZIRA F.**, GALIBA G. (2008): Szárazságtűrő búza és árpa nemesítése Martonvásáron egy újonnan kifejlesztett tesztelési rendszerben. *Martonvásár* (1) 19.

A dolgozat témájához nem szorosan kapcsolódó publikációk

Cikkek

BÁLINT A.F., **SZIRA F.**, RÖDER M.S., GALIBA G., BÖRNER A. (2009): Mapping of loci affecting copper tolerance in wheat - The possible impact of the vernalization gene Vrn-A1. *Environmental and Experimental Botany*, (65) 369-375. p. (IF: 2.301)

SÁGI L., RAKSZEGI M., SPITKÓ T., MÉSZÁROS K., NÉMETH-KISGYÖRGY B., SOLTÉSZ A., **SZIRA F.**, AMBRUS H., MÉSZÁROS A., GALIBA G., VÁGÚJFALVI A., BARNABÁS B., MARTON L. (2008): Genetic modification of cereals in the Agricultural Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences. *Acta Agronomica Hungarica*, (56) 443-448. p.

SZIRA F., BÁLINT A.F., VÁGÚJFALVI A., GALIBA, G (2008): Are *Cbf* genes involved in copper tolerance? *Acta Biologica Szegediensis*, (52) 205-207. p

BAKONYI, G., **SZIRA, F.**, KISS, I., VILLÁNYI, I., SERES, A., SZÉKÁCS, A. (2006) Preference tests with collembolas on isogenic and Bt-maize. *European Journal of Soil Biology* 42: 132-135. (IF: 0.875)

Konferencia összefoglalók (Abstract):

BÁLINT A.F., **SZIRA F.**, BÖRNER A., NEUMANN K., GALIBA G. (2010) Mapping of loci affecting grain micronutrient contents in wheat and barley. *9th European Young Cereal Scientists and Technologists Workshop*. Book of Abstracts. p. 67.

BÁLINT A. F., **SZIRA, F.**, GALIBA, G., BÖRNER, A. (2010) Szemtermés mikroelemtartalom variabilitásának vizsgálata árpában és búzában. *XVI. Növénynevelési Tudományos Napok, Összefoglalók*. p. 55.