10.14751/SZIE.2019.056

SZENT ISTVÁN EGYETEM

Búza szárazságtűrési térképezési populáció feno- és genotipizálási eredményei

Doktori (PhD) értekezés

Nagy Éva

Szeged
2019

10.14751/SZIE.2019.056

10.14751/SZIE.2019.056

A doktori iskola megnevezése: Növénytudományi Doktori Iskola

Tudományága: Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok

Vezetője: **Dr. Helyes Lajos**
MTA doktora, egyetemi tanár
SZIE Mezőgazdaság-és Környezettudományi Kar
Kertészeti technológiai tanszék, Gödöllő

Program: Növénygenetika, növénynemesítés és növénybiotechnológia

Témavezető: **Dr. Pauk János**
MTA doktora, egyetemi magántanár
Gabonakutató Non-profit Kft, Szeged

Dr. Kiss Erzsébet
professor emeritus
SZIE Genetikai, Mikrobiológiai és
Biotechnológiai Intézet, Gödöllő

……
Dr. Helyes Lajos
Iskolavezető jóváhagyása

…….. ……
Dr. Pauk János **Dr. Kiss Erzsébet**
A témavezető jóváhagyása A témavezető jóváhagyása

10.14751/SZIE.2019.056

TARTALOM

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE 8
1. BEVEZETÉS 9
1.1. Célkitűzések 10
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS 11
2.1. A Föld éghajlat változása napjainkban 11
2.1.1. A vízhiány hatása a világ mezőgazdaságára 14
2.2. Mikor beszélünk szárazságstresszről? 15
2.2.1. A növények és a szárazság kapcsolata 16
2.3. A szárazsággal szembeni ellenállóság fokozásának lehetőségei 19
2.4. Fenotipizálás a szárazságtűrés tesztelésére 20
2.4.1. Üvegházi tesztelés jelentősége 25
2.4.2. Szántóföldi tesztelési módszerek 26
2.4.3. Búza szárazságtűrési kísérletekben alkalmazott víznormák 27
2.4.4. A Plainsman V és a Cappelle Desprez búza fajták a szárazságtűrés tesztelésében 29
2.5. A szárazságtűrés genetikai hátterének megismerési lehetősége, a térképezés 30
3. ANYAG ÉS MÓDSZER 37
3.1. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populáció előállítása 37
3.2. Az üvegházi szárazságtűrési kísérletben vizsgált fajták 37
3.3. Az üvegházi fenotipizálási kísérletek körülményei 38
3.4. Térképezési populációval végzett fenotipizálási kísérletek kezelései 38
3.5. A fajtákkal végzett fenotipizálási kísérlet 40
3.6. A kísérletek során vizsgált tulajdonságok 40
3.7. Tenyészkerti szárazságtűrési kísérlet 2015-ben 41
3.8. Statisztikai értékelés 42
3.9. Szárazságtűrés genetikai térképezése 43
3.9.1. Mintavétel és DNS kivonás 43
3.9.2. Genotípus meghatározása DArT markerekkel 43
3.9.3. Molekuláris térképezés és QTL analízis 44
4. EREDMÉNYEK 45
4.1. Fenotipizálási kísérletek 45
4.1.1. A 2014-es üvegházi szárazságtűrési fenotipizálási kísérlet 45
4.1.2. A 2015-ös üvegházi kísérlet 49
4.1.3. A 2015-ös tenyészkerti kísérlet 58
4.1.4. A 2016-os üvegházi kísérlet 63
4.1.5. Üvegházi adatok közötti összefüggés vizsgálat 66

4.1.6. Az ellenálló - és érzékeny genotípusok jellemzése ... 70
4.1.7. Fajtákkal végzett fenotipizálási kísérlet ... 75
4.2. Molekuláris térkép készítése ... 82
4.3. QTL-ek azonosítása ... 82
4.3.1. Optimális körülmények között azonosított QTL-ek ... 82
4.3.2. Vízmegvonás hatására azonosított QTL-ek ... 85
5. MEGVITATÁS ... 88
5.1. Térképezési populáció fenotipizálási eredményei ... 88
5.1.1. A kiválogatott toleráns és érzékeny DH genotípusok jelentősége ... 91
5.2. Fajtákkal végzett fenotipizálási kísérlet eredményei ... 92
5.3. A QTL analízis eredményei ... 95
5.4. Új tudományos eredmények ... 103
6. KÖVETKEZTETÉSEK, JAVASLATOK ... 104
7. ÖSSZEFOGLALÁS ... 106
8. SUMMARY ... 108
9. MELLÉKLETEK ... 110
M 1. Irodalom jegyzék ... 110
M 2. Plainsman V/Cappelle Desprez in vitro androgenezis indukcióval előállított szűkített szárazságtűrési populáció egyedenkénti kalászképei ... 125
M 3. A térképezési populáció genotípusai, valamit a meghatározott vízigényük öntözött 2 kezelés mellett, 2015-ben ... 126
M 4. A Plainsman V/Cappelle Desprez populáció fenotípusos tulajdonságainak adataival végzett kéttényezős varianciaanalízis eredményei 2014-ben. ... 127
M 5. A Plainsman V/Cappelle Desprez populáció fenotípusos tulajdonságainak adataival végzett kéttényezős varianciaanalízis eredményei 2015-ben tenyészkerti körülmények között ... 128
M 6. A Plainsman V/Cappelle Desprez populáció fenotípusos tulajdonságainak adataival végzett kéttényezős varianciaanalízis eredményei, 2016-ban ... 129
M 7/A. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. ... 130
M 7/B. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. ... 131
M 7/C. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. ... 132
M 7/D. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. ... 133
M 7/E. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. ... 134
M 7/F. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. ... 135
M 7/G. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. ... 136

M 8. Kéttényezős varianciaanalízis eredményei a vizsgált fajták esetében 137

M 9. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populáció kapcsoltsági térképe DArT markerekkel..... 138

M 10. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populációban optimális öntözés és vízmegvonás mellett azonosított QTL-ek..... 143

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS..... 149

10.14751/SZIE.2019.056

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

CD	Cappelle Desprez
DH	Dihaploid (Doubled Haploid)
EST	Ezerszemtömeg
GY	Szemtermés
HI	Harvest index (a szemtermés és a földfeletti biomassza tömeg hányadosa)
Pl	Plainsman V
QTL	Quantitative Trait Loci (mennyiségi tulajdonságot meghatározó lokusz)
STI	Stressz tolerancia index
TK	Tenyészkerti kísérlet
ÜH	Üvegházi kísérlet

10.14751/SZIE.2019.056

1. BEVEZETÉS

A növénynemesítés feladata, stabilan nagy termőképességű fajták, hibridek előállítása, melyek biotikus- és abiotikus stressztűrő képessége is kiemelkedő. A népesség-növekedés és a klímaváltozás kapcsán, ennek jelentősége egyre jelentősebbé vált.

Az abiotikus tényezők közül a szárazságstressz az egyik legaktuálisabb, a vele szembeni ellenállóság növelése rendkívül fontos. A szárazságtűrés kvantitatív jelleg, amely a környezeti tényezők és több gén együttes hatására nyilvánul meg, ezért kialakítása komplex megközelítést igényel, melyben a biológiai, genetikai és nemesítési ismeretek együttes alkalmazása lehet célravezető. Olyan növények nemesítése a cél, amelyek bármely életszakaszban jól tűrik a csapadékhiányt, és száraz körülmények között is jól teljesítenek.

A szárazságtűrés, hazai viszonyok között is, a gabonafélék termésbiztonságának egyik meghatározó eleme. Számos alap és alkalmazott kutatásban elért eredmény ellenére, a szárazságstressz élettani és genetikai háttere még nincsen teljesen feltárva. A meghatározó gének felkutatása a modern genetika egyik kihívása. Egy genotípus vízhiányra adott válasza számos tényezőtől függ, ezért megbízhatóan toleráns genotípusok kialakítása nagy körültekintést és komplex megközelítést igényel. A genotípusok szárazságtűrésének megismerésére üvegházi és szántóföldi kísérletek együttes alkalmazása ad lehetőséget. Napjainkban a fenotípusos ismereteken túl genetikai megközelítések segítik a nemesítőket a probléma megoldásában. Mennyiségi tulajdonságokért felelős kromoszóma régiók azonosítása, a szárazságtűrés genetikai hátterének bővebb ismeretét teszik lehetővé.

A szegedi Gabonakutató Non-profit Kft-ben a szárazságtűrési kutatásoknak több évtizedes múltja van. PhD képzésem alatt, ebbe a kutatómunkába kapcsolódtam be. A hároméves kísérleti időszakban (2014-2016) 135 DH genotípus és 29 fajta vízmegvonásra adott válaszát teszteltük, üvegházi, tenyészedényes kísérletben. Emellett a térképező populációt tenyészkerti szárazságtűrési kísérletben vizsgáltuk. Célunk - a fenotipizálás mellett - toleráns és érzékeny genotípusok kiválogatása és a szárazságtűréssel kapcsolt QTL régiók azonosítása volt. Ezek alapján, öt célkitűzési pontot fogalmaztunk meg.

1.1. Célkitűzések

Munkánk kezdetén az alábbi célokat fogalmaztuk meg:

- A Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképező populáció üvegházi fenotipizálása vízmegvonás hatására és optimális körülmények között, az utódtörzsek szárazságtűrésének meghatározására.
- Szárazságot tűrő és érzékeny genotípusok kiválogatása a populációból, a vízmegvonás hatására bekövetkező terméscsökkenés alapján. A szárazságot jól toleráló genotípusok azonosítása.
- Szegedi nemesítésű és külföldi eredetű, búza genotípusok üvegházi szárazságtűrési tesztjének elvégzése. A köztermesztésben elterjedt búzafajták és rezisztenciaforrások szárazsággal szembeni ellenállóságának felmérésére.
- A Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populáció természetes- és csökkentett vízellátás melletti tenyészkerti tesztje, az üvegházi tesztek eredményeinek megerősítéséhez.

  QTL-régiók azonosítása, a felvételezett fenotípusos és genotípusos tulajdonságok alapján, a szárazságtűrési térképezési populációban.

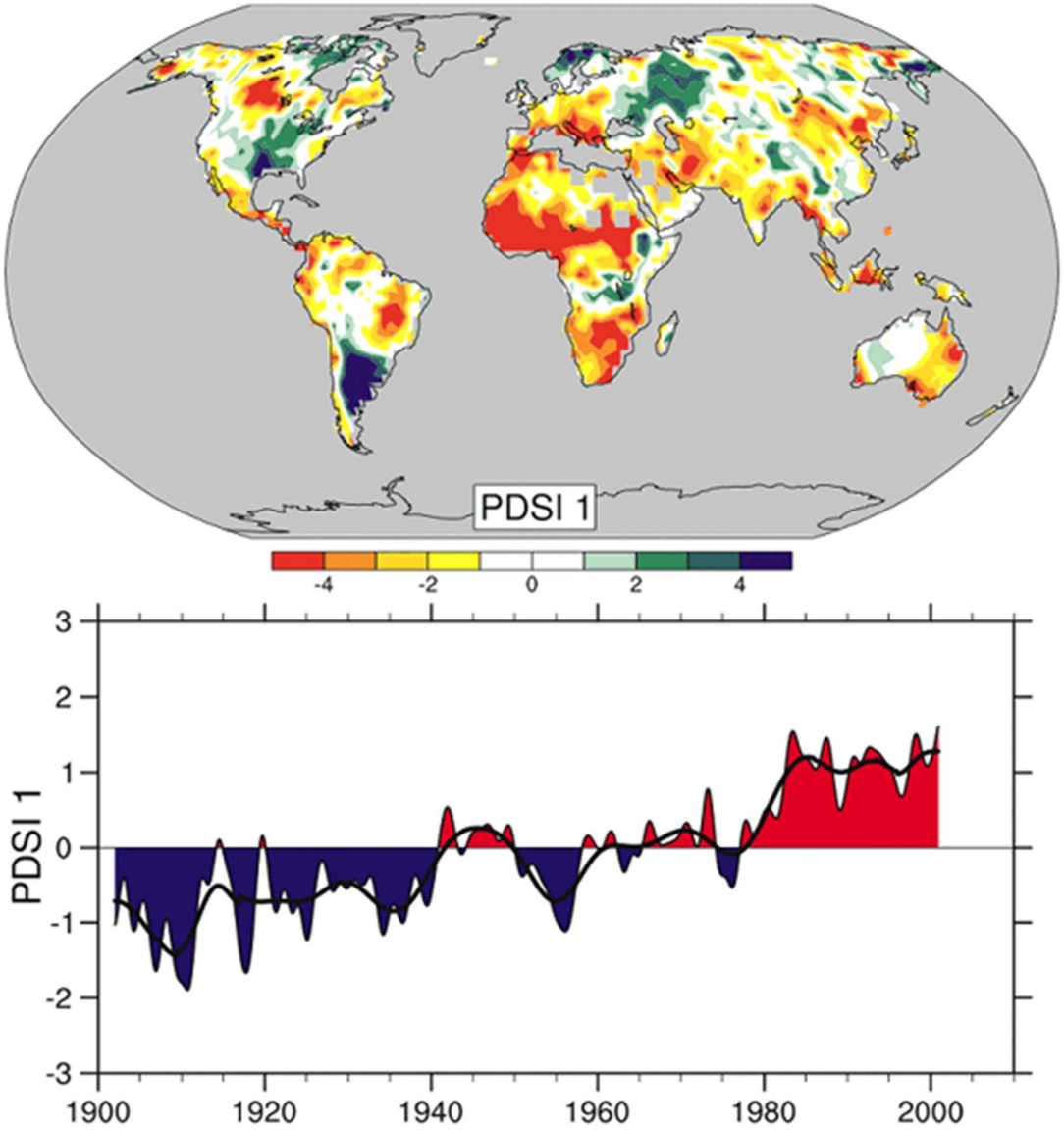
10.14751/SZIE.2019.056

1. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A Föld éghajlat változása napjainkban

A mezőgazdaságnak számtalan nehézséggel kell szembenéznie világszerte. Ezek közül az egyik legjelentősebb a népesség növekedése. A FAO előrejelzése szerint a globális élelmiszer igény kétszeresére nőhet 2050-re (COBB et al. 2013). A mezőgazdasági termelés fokozásának egyik korlátozó tényezője a rendelkezésre álló víz, melynek hozzáférhetősége a klímaváltozás következtében tovább csökken.

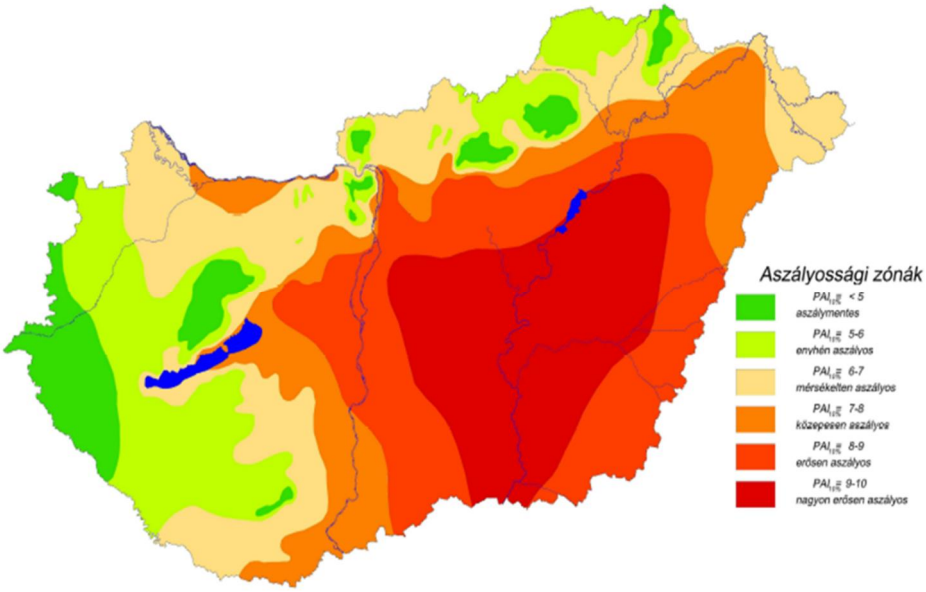
A Föld éghajlata a kezdetektől fogva változott, jelenleg is változik. 1906-2005 között az átlagos hőmérséklet a bolygón +0,74°C-kal emelkedett.



1. ábra. A Palmer-féle Aszályindex (PDSI) alakulása 1900 és 2002 között a kontinenseken (felső ábra). Az alacsonyabb érték az aszályosabb viszonyokat jelöli. A Globális átlag alakulása az alsó ábrán a magasabb érték az aszályosabb viszonyokat jelöli. Forrás: OMSZ (2018).

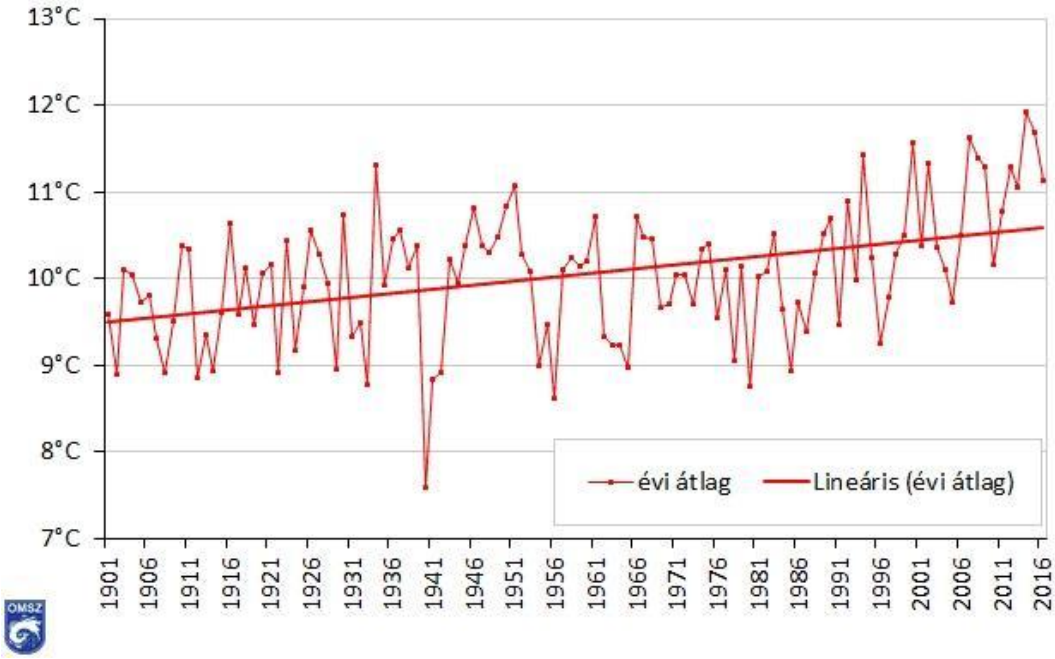
Emellett a csapadék időbeni eloszlása a mérsékelt égövi területeken előnytelenül alakult. Megnövekedett a vízhiányos időszakok, illetve az egyedi nagy csapadékmennyiségek gyakorisága (OMSZ 2018). Egy térség vízmérlegének alakulását a csapadékhozam mellett a párolgás is alakítja, amely összefügg a hőmérséklettel, így a fent említett két változás együttesen nehezíti a mezőgazdaság helyzetét. A hőmérséklet majdnem minden szárazföldi területen évszakonként emelkedik, ami a csökkenő csapadékhozamú területeken jelentős problémákat okoz (1. ábra). A vízhiány következtében a Föld egyes területein lehetetlenné válik a mezőgazdasági termelés (elsivatagosodás), illetve a művelésbe vont területeken nagymértékű termésingadozás várható, már napjainkban is (OMSZ 2018).

Hazánk nem tartozik a szélsőségesen aszályos területek közé, viszont az szárazság megjelenési formái változatosak és országszerte eltérnek. Az országban a közepesen aszályos területek mellett, aszálymentes, enyhén, mérsékelten és nagyon erősen száraz területek (2. ábra) is megtalálhatóak (PÁLFAI 2004).



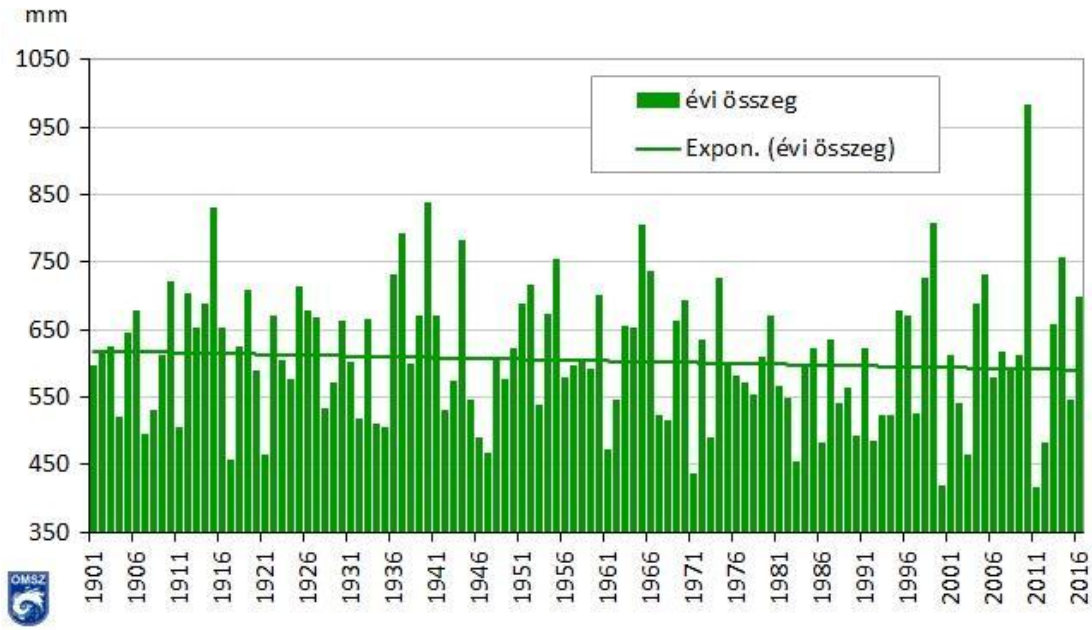
2. ábra. Magyarország aszály térképe (PÁLFAI 2004)

Magyarország évi átlaghőmérséklete 1°C-kal emelkedett a múlt század elejéhez képest (3. ábra), mely az átlagosan 7%-os csapadékmennyiség csökkenéssel együtt, évenként eltérő problémákat okoz (OMSZ 2018).



3. ábra. Magyarország évi középhőmérséklete 1901-2016 között (OMSZ 2016).

Az elmúlt évtizedekben a vízellátási helyzet romlott, az aszályhelyzetek gyakoriságának, időtartamának és erősségének növekedésének következtében. Az évi csapadékmennyiség az országos átlagot tekintve nagyon változatos képet mutat (4. ábra). A csapadék mennyiségén kívül, annak eloszlása is évenként eltérő. A csökkenő tendencia mellett (trendvonal a 4. ábrán) szembetűnő az évről-évre jelentkező nagymértékű mennyiségi különbség. Egyes években feleannyi csapadék hullott, mint a rákövetkezőben.



4. ábra. Magyarország éves csapadékösszegei 1901-2016 között (OMSZ, 2016).

1.1.1. A vízhiány hatása a világ mezőgazdaságára

A rendelkezésre álló víz mennyisége a világ egyes részein komoly problémát jelent a mezőgazdaság számára. Az évről-évre kiszámíthatatlanul jelentkező időjárási események csökkentik a mezőgazdasági termelés biztonságosságát. Az aszályos időszakok megjelenése súlyos terméscsökkenéssel jár, mely anyagi veszteségeket von maga után (AZADI et al. 2018).

Vízhiányos időszakok minden kontinensen előfordulnak, melyek intenzitása és kiterjedése eltérő, ennek következtében a mezőgazdasági veszteség mértéke különböző lehet.

A búza termésátlagát Ausztráliában 2006-ban az aszály 46%-kal csökkentette (MOHAMMADI 2018).

Az Amerikai Egyesült Államokban, Texas-ban 2011- 2013 között súlyos aszállyal álltak szemben. A legkitettebb év 2011 volt, amikor 7,62 milliárd USD veszteséget szenvedett az agrárágazat (RAY et al. 2018).

A mezőgazdasági művelésbe vont területek évente 12 millió hektárral csökkennek a vízhiány, valamint az elsivatagodás miatt (AZADI et al. 2018). Indiában a termőterületek 2%-a használhatatlanná vált szikesedés következtében, mely a rizstermesztés drasztikus csökkenésével járt (22%). Az extrém időjárási körülmények miatt 2080-ra a fejlődő országokban a mezőgazdasági termelés várhatóan 10-25%-kal csökken. India esetében a visszaesés a 40%-ot is elérheti (AZADI et al. 2018).

A búza a világon a harmadik legnagyobb területen termesztett gabonanövény, az emberiség egyik legfontosabb szénhidrát forrása. Szerteágazó felhasználási módja, magas kalóriatartalma, viszonylag olcsó előállíthatósága nélkülözhetetlenné teszi a Föld népességének táplálásában. Az évi termésmennyiség 728 millió tonna körül alakul. Az optimális termésmennyiség 2050-re 900 milló tonna lenne (LÜTTGER és FEIKE 2018). Ennek oka, hogy a Föld népessége a jelenlegi 7,3 milliárd főről, 2050-re 9,7 milliárdra nő várhatóan, mely 2100-ra elérheti a 11,2 milliárdot (AZADI et al. 2018).

Az élelmiszer-biztonság szempontjából a stabil termés meghatározó jelentőségű. A helyzetet nehezíti, hogy az átlagos búzatermés növekedés folyamatosan csökken. A 2000-2008 közötti időszakban a növekedés kevesebb, mint 1% volt. Európa búzatermő régióiban a termés mennyisége stagnált, melynek oka összetett, de a klímaváltozás biztosan hatással van rá (LÜTTGER és FEIKE 2018).

A fentiek tükrében a növénynemesítők egyik legfontosabb kihívása a szárazsággal szemben ellenálló, nagy termőképességű fajták létrehozása.

2.2. Mikor beszélünk szárazságstresszről?

A növényeket - helyhez kötöttségük következtében - életük során számos stresszhatás éri, amelyek befolyással vannak a növekedésükre és a termésmennyiségükre (MOHAMMADI 2018). Ezen hatások szélsőséges vagy együttes megjelenését a növény stresszként éli meg.

A stressz a szervezet túlerőltetett állapota, mely nem specifikus válaszokat idéz elő (SELYE 1976). A szárazságstressz az egyik legelterjedtebb abiotikus tényező, amely nagyban befolyásolja a mezőgazdasági termelést (NEZHADAHMADI et al. 2013). A szárazság fogalmára többféle megközelítés létezik. Az aszály fogalmára a jelenség összetettsége miatt általánosan elfogadható meghatározás nincs és definíciója a vizsgálandó területtel együtt változik. Meteorológiai értelemben aszályról akkor beszélünk, amikor csapadékhiány lép föl a sokéves átlaghoz viszonyítva. A hidrológiai aszály a felszíni és felszínalatti víz hiányára utal, a vízfolyások hozamának, illetve a felszín alatti víztározók szempontjából. Társadalmi-gazdasági aszály akkor lép fel, amikor a csökkenő vízellátás korlátozza az ivóvízellátást, illetve veszélyezteti az egészséget, jólétet (FÖLDMŰVELÉSÜGYI MINISZTÉRIUM 2012). Mezőgazdasági értelemben vízhiányról akkor beszélünk, amikor a növények számára nincs elegendő felvehető víz a talajban (LIPIEC et al. 2013), vagyis a növény vízigénye nagyobb, mint a környezet vízszolgáltató képessége (BLUM 1988).

A vízhiány a növény szempontjából lehet abszolút, amikor a növény-környezet kapcsolatban nem található elegendő víz, illetve relatív, amikor a növény valami egyéb oknál fogva a külső vízutánpótlás ellenére sem képes a belső vízegyensúlyát megőrizni (HESZKY 2008).

Számos környezeti tényező együttesen befolyásolja a növény vízfelvevő képességét. Vízhiány kialakulhat a növényben akkor is, amikor elegendő víz áll rendelkezésére, de más környezeti tényező gátolja a vízfelvételt. A kevés csapadék és a magas hőmérséklet együttesen nagyobb termés kiesést okoznak, mint a két stressztényező külön-külön (LIPIEC et al. 2013). Az alacsony hőmérséklet szintén eredményezhet vízhiányt a növényben (BRAY et al. 2000). A hőmérsékleten kívül a talajban felhalmozódó sótartalom is befolyásolni tudja a növény vízfelvételét. Annak ellenére, hogy a növényben kialakuló vízhiányt számos abiotikus tényező kiválthatja a legintenzívebb hatása a szárazságstressznek van (MOHAMMADI 2018).

A szárazságstressz fő jellemzői a következők: az aszály kezdete és időtartama, a levegő hőmérséklete, páratartalma és mozgása, a napsugárzás erőssége, a hőségnapok száma (napi maximum hőmérséklet > 30°C), a csapadék mennyisége és eloszlása, a talaj állapota, víztartalma, hőmérséklete és a talajvíz magassága melyek évenként eltérnek (HESZKY 2008). A növény oldaláról meghatározó a termesztett növény faja és fajtája, a növényállomány fejlődési állapota, sűrűsége, a tenyészidő hossza (BÁNYAI 2017).

A szárazság egyes elemei változatos formában és kombinációban érhetik a növényeket. Ebből következik, hogy a szárazsággal szembeni ellenállóság rendkívül összetett tulajdonság, melynek kialakulásában morfológiai adottságok, biokémiai és molekuláris adaptációs mechanizmusok, illetve sejt- és szervezet szintű válaszreakciók együttesen vesznek részt (PASSIOURA 1996).

2.2.1. A növények és a szárazság kapcsolata

A növények változatos módon védekeznek a szárazsággal szemben. A stressz hatására különböző fiziológiai, biokémiai és morfológiai változások következnek be. A növény fejlettségi állapota, ellenálló képessége, valamint a vízhiány mértéke és időtartama befolyásolja a változásokat (BÁNYAI 2017). A szárazságstresszt a növény vízfelvétele és párologtatása közötti egyensúly felbomlásának tekintik (MOOREA et al. 2008). Ezért az összefüggéseket a talaj és növény (gyökér és hajtás), valamint a légkör között vizsgálják (NEZHADAHMADI et al. 2013; MOHAMMADI 2018).

A növény vízháztartását a talajvíz és a gyökér közötti egyensúly nagyban befolyásolja (MONNEVEUX és BELHASSEN 1996). A hosszútávon fellépő vízhiány a gyökér növekedés lassulását eredményezi a száraz talajrétegekben, míg a mélyebb talajrétegek felé gyökérnövekedést figyeltek meg (HUANG és EISSENSTAT 2000). A talajvízkészletének hatása a gyökérre növényfaj és gyökérmélység függő (VADEZ et al. 2012). Vízhiány esetében a tápanyag- és vízfelvétel szignifikánsan csökken. A növények a megváltozott környezeti tényezőkre a gyökér és szár közötti jelrendszer segítségével reagálnak. Amikor a vízhiány hatására a gyökérnövekedés csökken, a hajtásnövekedés szintén lelassul (LIPIEC et al. 2013).

A csökkenő vízfelvétel a turgor változásával jár, amely a sztómák zárásához, csökkentett párologtatáshoz vezet (MOHAMMADI 2018). Az élettani folyamatban növényi hormonok vesznek részt, melyek közül az abszcizinsav (ABA) szintjének növekedése eredményezi a sztómák zárását, mielőtt változna a levelek víz- és

tápanyagtartalma. A sztómák zárásának következtében csökken a fotoszintetikus aktivitás, valamint növekszik a levél felületének hőmérséklete (ZHANG et al. 2010). A fotoszintézis aktivitásának csökkenése a CO_2 szint süllyedéséhez, illetve az ATP-szintézis csökkenéséhez vezet. E folyamatok következtében a növény növekedése lelassul, a hosszú távú szárazság biomassza csökkenéshez és terméskieséshez vezet. A növények a növekedésük csökkentésével alkalmazkodnak a vízhiányos környezethez (ROLLINS et al. 2013).

A szárazságstressz a növény biokémiai és metabolikus válaszaira is szignifikáns hatással van (MOHAMMADI 2018). A klorofill tartalom csökkenésével az öregedési folyamatok felgyorsulnak, mely csökkent növekedéshez és kevesebb terméshez vezet.

Az abszcizinsav és a cukrok részt vesznek az öregedési folyamatok szabályozásában (DOLFERUS 2014). A sejtszintű sérülések elkerülésének érdekében a növények antioxidáns anyagokat termelnek, enzimeket, fenolokat, flavonoidokat, antocianinokat és más fontos vegyületeket (ZLATEV és LIDON 2012). Emellett a növényben megemelkedik a prolintartalom, mely a fiatalabb levelekben a normál körülmények közötti 100-szorosára is nőhet. A gyökerekben a legkisebb a prolin felhalmozódás. A prolin számos enzim aktivitásának növelése mellett a fehérjék stabilitásának fenntartásában és a növekedés szabályozásában játszik szerepet (LIPIEC et al. 2013).

A földfeletti hajtásrészek viaszoltsága a szárazság stresszel szembeni ellenállóságot növeli (LEE és SUH 2013).

A vízhiány hatására a növények fejlődési fázisai lerövidülnek, mely a tenyészidőszak rövidüléséhez és terméscsökkenéshez vezet (BARNABÁS et al. 2008). A szárazság csökkentett biomassza akkumulációval is jár, mely a rövidebb internódiumok és a korai öregedés következménye.

Az ivarsejtek kialakulásakor bekövetkező vízhiány hatására létrejövő strukturális és fiziológiai változások következnek be, melyek következtében funkcióképtelen hím- és női gametofitonok keletkeznek, ami negatívan befolyásolja a megtermékenyülés sikerességét. A virágzást követő 6-14 nap alatt lejátszódó folyamatok döntően meghatározzák a terméspotenciált (BOYER és WESTGATE 2004).

Amikor a növények környezeti stresszel találják szemben magukat, különböző védelmi funkciókat kapcsolnak be, hogy túléljék a stresszes periódust. A stressz által kiváltott reakciók hatékonysága alapján két csoportot különböztetünk meg: az egyik a

stressz-érzékeny, a másik a stresszel szemben ellenálló. A szárazsággal szembeni ellenállóság és érzékenység rendkívül összetett tulajdonság. Az ellenállósággal kapcsolatba hozható tulajdonságokat több gén határozza meg (VALLIYODAN és NGUYEN 2006).

A vízhiányra adott válasz alapján három csoportot különböztetünk meg, melyek a (1) menekülők vagy álrezisztensek, a (2) vízvesztést elkerülők és a (3) vízvesztést tűrők csoportja (LEVITT 1980). Az első csoportba tartozó növények valójában nem szárazságtűrők, mivel rövid tenyészidejüknek köszönhetően elkerülik a vízhiányos időszakokat. A gazdálkodók ebből adódóan, a szárazságnak kitett területeken általában szélsőségesen korai fajtákat termesztenek. A koraiságra történő szelekció Magyarországon is előnyös, pl. búza esetében is. Azok a fajták, amelyeknek fényszakasza rövid, tavasszal gyorsan szárba indulnak, ezáltal kevésbé szenvednek a tavaszi szárazságtól. A korán érő, gyors szemtelítődésű fajták többnyire toleránsak a késői szárazságstresszre. A korai genotípusok hátránya, hogy kisebb a biológiai termőképességük, a rövidebb tenyészidőszak miatt (HOFFMANN et al. 2006).

A vízvesztést elkerülő növények csoportját, további két alcsoportra oszthatjuk; a víztartalékolókra és a vízvesztőkre (BLUM et al. 1981). A víztartalékoló növények a sztómák zárásával igyekeznek átvészelni a vízhiányos időszakot. A víz tartalékolást több tényező együttesen befolyásolja, ezek a levélmérete és a levél orientációja, a sztómák elhelyezkedése, a levél viaszoltsága és szőrözöttsége. Száraz körülmények között a viaszoltság előnyt jelenthet a növényeknek (MONEVEUX és BELHASSEN 1996).

A vízvesztő csoportba tartozó növények kiszáradás elleni védekező stratégiája a gyökérzet fejlesztésében ezáltal a fokozottabb vízfelvételben mutatkozik meg. Az elkerülés stratégiája a növény szempontjából a túlélést jelentheti a rövid ideig tartó szárazságstresszel szemben, viszont minden esetben terméskieséssel jár (HESZKY 2012).

A harmadik csoportba a vízvesztést tűrő növények tartoznak. Amikor a száraz időszak hosszúsága és erőssége miatt az elkerülés stratégiája már nem elegendő, megindul a szövetek vízvesztése. Ekkor a sejtekben különböző biokémiai változások következnek be, amelyeknek célja, hogy a sejt képes legyen túlélni a vízvesztést (MONNEVEUX és BELHASSEN 1996). A vízvesztés sejtszinten a sejtmembránok károsodását okozza. Ennek mértéke genotípusfüggő. A káros folyamatok elkerülése érdekében a sejtekben ozmotikumok (prolin, poliaminok), védőfehérjék, detoxifikáló fehérjék, növekedés szabályozók (ABA) termelése indulhat be. Az új molekulák

szintézise energia veszteséggel jár, annak ellenére, hogy a túlélést szolgálja. Az ebbe a típusba tartozó növények az ozmoregulációjuk révén fenntartják a sejtek ozmotikus nyomását, turgorát és a végsőkig képesek a fotoszintézisre. Az ilyen típusú növények képesek megőrizni élet- és termőképességüket tartós aszály esetében is, de ilyenkor nagymértékű terméskieséssel kell számolni (MOOREA et al. 2008). A szárazságtűrésre történő nemesítés egyik nagy kihívása a vízhiány túlélése mellett a termésszint viszonylagos stabilitásával rendelkező genotípusok felkutatása.

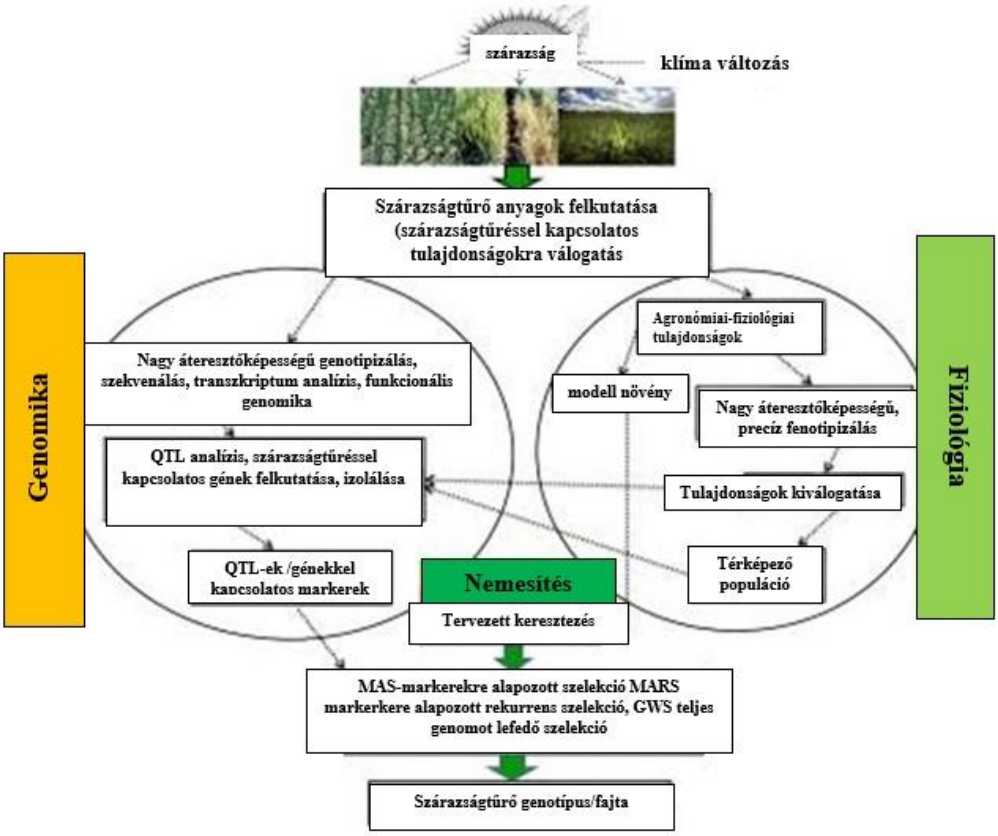
2.3. A szárazsággal szembeni ellenállóság fokozásának lehetőségei

A szárazságtűrés összetett tulajdonság, mely együttesen függ a környezeti tényezőktől és a genetikai háttértől. Ennek következtében a nemesítés e- tulajdonságra számos problémába ütközik, viszont napjainkban elengedhetetlen feladat (BÁNYAI 2017).

A hagyományos nemesítés lényegi előrehaladást nem tudott felmutatni, ennek oka egyrészt az aszály változatos megjelenési formáiban másrészt a növény sokféle válaszreakciójában keresendő (HESZKY 2012). A nemesítés helyzetét számos tényező nehezíti, ezek közül a legfontosabbak egyike, hogy a szárazságtűrés és a termőképesség negatív korrelációban van egymással (PANTUWAN et al. 2002; OBER et al. 2004; RIZZA et al. 2004; PIGEON et al. 2006; ASHRAF 2010). A szárazság megjelenése kiszámíthatatlan, így a szántóföldi kísérletek eredményeinek megbízhatósága nem elegendő a megfelelő szelekció elvégzéséhez.

A helyzetet nehezíti, hogy az ellenálló genotípusok többnyire kis termőképességűek. Így az intenzív nagy hozamú fajtákhoz és hibridekhez képest gyakran még aszályos körülmények között is kevesebbet teremnek (MIR et al. 2012). A szárazság gyakran jelentkezik hőstresszel, mely nehezíti a szelekciót (DOLFERUS 2014).

A szárazságtűrés komplex genetikai tulajdonság, ezért egy-egy bélyegre történő szelekció nem hozhat tartós sikert. Ezenkívül a szárazságtűrés öröklődésével kapcsolatos ismeretek hiányosak. A szárazságtűréssel kapcsolatba hozható gének kölcsönhatásai nincsenek teljesen tisztázva. A nemesítők kezében nincsen olyan megbízható morfológiai bélyeg, fenológiai, biokémiai, vagy élettani teszt, amely egyszerűen alkalmazható lenne egy genotípus aszálytűrésének tesztelésére (HESZKY 2012).



5. ábra. Szárazságtűrő genotípus előállításának lehetősége, fiziológiai, genomikai és nemesítési módszerek együttes alkalmazása mellett (MIR et al. 2012).

Az elmúlt évtizedekben a növényélettani és növénygenetikai kutatások egyre átfogóbb képet adnak a szárazsággal szembeni ellenállóságról, amellyel segítik a növénynemesítőket, új módszerek kidolgozásában (CATTIVELLI et al. 2008). A szárazságtűrő, de gazdasági jelentőséggel nem rendelkező növények szárazságstresszre adott válaszainak megismerése fontos, mivel a megfigyelési adatok segítséget nyújthatnak gazdasági növényeink toleranciájának mélyebb megismeréséhez (BHARGAVA és SAWANT 2013). Megbízhatóan szárazságtűrő fajta létrehozása komplex megközelítést igényel, melyben a fenotípusos tulajdonságok mellett, a genomika módszereit felhasználva, jó nemesítői stratégiával lehet eredményt elérni (5. ábra).

2.4. Fenotipizálás a szárazságtűrés tesztelésére

A múlt században a klasszikus nemesítési módszerekkel sikeresen növelték a gazdasági növényeink termőképességét úgy, hogy nagyon kevés (főleg közvetett) ismerettel rendelkeztek a genetikai háttérről (COLLINS et al. 2008). A növekvő igények megjelenésével az élelmiszerek iránt, valamint a klímaváltozás miatt az abiotikus stresszekkel szembeni ellenállóság kulcskérdéssé vált.

A nemesítési anyag tesztelése szárazságtűrése vizuális felvételezésekből, fiziológiai tesztekből, laboratórium tesztekből és a több termőhelyes kísérletek értékeléséből áll (CSEUZ 2009).

A termésmennyiség növelésének egyik nagy lehetősége a fenotípusból genetikai képességre következtetés gyors fejlődése. A fenotipizálás segítséget nyújt a szárazságtűrő genotípusok szelekciójában, valamint elősegíti növényi stresszválaszok hátterének pontos megismerését. Az ilyen irányú vizsgálatok agronómiai és biológiai szempontból értékes információt jelentenek (MONNEVEUX et al. 2012a). A genotípus fenotípushoz kapcsolásával, nagy termőképességű, stressz tűrő növények nemesítése gyorsabban és hatékonyabban valósulhat meg, mint jelenleg. A genotipizálás költsége a módszer fejlődésével évről- évre költséghatékonyabb lett. Viszont a szárazságtűrésre fenotipizálás csak az elmúlt 20 évben kezdett el gyorsan fejlődni, egyedi növények esetében problémákba ütközik, az elmúlt néhány évben jelentős fejlesztések történtek (WHITE et al. 2012).

Hatványozottan igaz ez az abiotikus stressz tolerancia és a terméspotenciál esetében. Azt a kutatási területet, mely a fenotipizálási technológiák fejlesztésére irányul fenomikának nevezzük. A korábbi módszerek korlátait felismerve a figyelem a nagy áteresztőképességű (high-throughput) megoldásokra irányult, melyekkel egyszerre nagyszámú genotípus gyorsan és viszonylag olcsón vizsgálható egyszerre több tulajdonság esetében is. (COOPER et al. 2009; MUNNS et al. 2010; HUANG et al. 2013).

A leképező technológiák a fenomika kulcselmei, melyek célja olyan tulajdonságok vizsgálata, melyek a növény és fény kapcsolatát vizsgálják. Fénnyel kapcsolatos berendezések a következők: látható fény, infravörös fény, fluorescens, spektroszkópia, 3D tomográfia (RAHAMAN et al. 2015).

Az elmúlt években nagyszámú tulajdonságot vizsgáltak a kutatók és a növénynemesítők, melyek jó megközelítést adhatnak a szárazságtűrésről (CATTIVELLI et al. 2008). A kezdeti gyors fejlődés alacsony evapotranszspirációs környezetben jó lehetőséget ad a növényeknek a vízfelvevő képességük optimalizálására és vízvesztésük csökkentésére vízhiányos környezetben (RICHARDS 2006; REBETZKE et al. 2007). A kezdeti gyors fejlődési erély búza esetében jó összefüggést mutat a termésmennyiséggel (ASSENG et al. 2003; REBETZKE et al. 2007). A korai vigor vizsgálatának kiegészítő lehetősége a búzanövények csírázási képességének vizsgálata (SPIELMEYER et al. 2007).

A gyökér morfológiája meghatározó szerepet játszik a növények alkalmazkodó képességében a különböző környezeti hatásokkal szemben (BACON et al. 2002). A gyökérméret és morfológia hatása a termésre nagyban függ a talaj minőségétől, víztartalmától (KING et al. 2009). Ezért, amennyiben a talaj mélyebb rétegeiben található víz a mélyre hatoló, gyorsan fejlődő gyökérre történő szelekció célra vezető lehet a növények szárazságtűrésének fokozásában. A mélyre hatoló gyökérrendszer szerepét a termésnövelésben több növényfaj esetében is bizonyították. Ilyen fajok a bab (MOHAMED et al. 2002), szója (SADOK és SINCLAIR 2011), csicseriborsó (VARSHNEY et al. 2011), kukorica (TUBEROSA et al. 2003), árpa (FORSTER et al. 2005), búza (MANSCHADI et al. 2006; 2010; WASSON et al. 2012) és rizs (HENRY et al. 2011). A gyökérrel kapcsolatos tulajdonságok vizsgálta szántóföldi körülmények között rendkívül nehéz és időigényes, amely nehezíti a felhasználását szelekciós tényezőként (RICHARDS 2008). Alternatív megoldásként a rhizotronok használata lehetőséget biztosít a gyökérfejlődés vizsgálatára (JOHNSON et al. 2001). Cserepes kísérletekben, jól mérhető a gyökértömeg, habár a gyökér kapcsolatát a mélyebb talajrétegekkel nem tudja modellezni (CAIRNS et al. 2004).

A virágzási idő az egyik legfontosabb tulajdonság a szárazságtűrés szempontjából, a termésen kívül. A termés és a virágzási idő közötti pozitív összefüggéseket, eltérő vízmennyiségek mellett, több növény esetében is igazolták (SADRAS et al. 2009) már.

Másik fontos tulajdonság a lombfelszín hőmérséklete, ami infravörös távhőmérővel mérhető. Ez a paraméter több biokémiai, morfológiai és fiziológiai folyamat eredményeképpen jön létre, melyre hat a sztómák zárásának gyorsasága, a gyökértömeg és a levelek mérete. Szántóföldi és kontrollált körülmények között is jól mérhető, a növényre nem ártalmas mérési forma (REYNOLDS et al. 2007 és 2009). Szántóföldi körülmények között a kisebb lombfelszín hőmérséklet az előnyösebb, melyből a jobb vízhasznosítási képességre lehet következtetni szárazság esetén (BLUM et al. 1982).

Teljes földfeletti biomassza tömeg könnyen mérhető paraméter betakarítás után (PARENT et al. 2015). A biomassza és a termés között optimális körülmények között erős az összefüggés. Vízhiányos környezetben azonban a biomassza és a termés közötti összefüggés megváltozik, a biomassza produktum mennyiségéből jól lehet következtetni a növény stresszel szembeni stratégiájára (PARENT et al. 2015). A biomassza és a termés hányadosa a harvest index (HI), mely szintén jól mérhető és

használható tulajdonság vízhiányos környezetben. Amikor a termés mennyisége nő a szalmához képest, akkor a HI növekszik (DONALD 1962).

Minthogy a búzanemesítésben a legfontosabb értékmérő tulajdonság a termésmennyiség, ennek vizsgálata kontrollált körülmények között elkerülhetetlen (VOLTAS et al. 2005). A terméshez kapcsolódó paraméterek a következők: sarjkalász-szám, kalászhosszúság, kalászkaszám, szemszám/főkalász, összes szemtermés tömege, ezerszemtömeg (PARENT et al. 2015).

A termés növelésének lehetősége vízhiányos körülmények között nem a szárazság túlélését segítő tulajdonságokra történő szelekcióval érhető el, hanem a nagyobb terméssel összefüggésbe hozható paraméterekre (BARTELS et al. 2006). Azok a tulajdonságok jó szelekciós értékmérők, melyek szoros összefüggést mutatnak a terméssel, eltérő környezeti tényezők mellett is, valamint jobban az öröklődnek (MONNEVEUX és RIBAUT 2006; BLUM 2011,).

A szárazságtűréssel foglalkozó kutatók különböző mutatókat alkalmaznak a szárazságtűrés számszerűsítésére. Ezek közül a stressz tolerancia index (STI) a genotípus stresszelt és optimális termés tömegének és az optimálisan öntözött populáció termésének négyzetének a hányadosa (MOHAMMADI 2016). A vízhasznosító képesség (Water Use Efficiency; WUE) két különböző módszer szerint határozható meg. Agronómiai értelmezésben a termés és a vegetációs idő során felhasznált összes víz hányadosa (FISCHER és SANCHEZ 1979). Fiziológiai értelemben a WUE a CO_2-asszimiláció és a transzspiráció hányadosa (FARQUHAR és SHARKEY 1982). A vízhasznosításnak kritikus szerepe van a szemképzésben (PASSIOURA 1977), ami a következő képlettel számolható ki: GY=W*WUE*HI (GY = termés; W = a növény által felhasznált összes víz, WUE = vízhasznosító képesség, HI=harvest index).

A levágott zászlóslevelek vízvesztő képességének mérése viszonylag gyors és nagyszámú genotípus esetében alkalmazható módszer (SCHONFELD et al. 1988). A levágott levelekben a gyors turgorváltozás miatt a sztómák bezáródnak, így a vízvesztést a bőrszövet minősége befolyásolja. A tulajdonság kapcsolatban áll a sejttérfogattal, tükrözheti a vízellátás, valamint a párolgás mértékét. A vizsgálatok bármely fenofázisban elvégezhetők és gyors eredményt szolgáltatnak (CSEUZ 2009).

Az 1. táblázatban feltüntetettük a szárazságtűrés szempontjából fontos tulajdonságokat (MONNEVEUX et al. 2012a; CATTIVELLI et al. 2008 nyomán), azok összefüggését a szárazságtűréssel, illetve alkalmazhatóságuk mértékét.

1. táblázat. Fontosabb mérhető tulajdonságok a szárazságtűrés növelésében búzán, mechanizmusok melyekkel összefüggést mutatnak, irodalmi forrás, alkalmazhatóság (+; nehezen kivitelezhető; ++; közepesen nehezen kivitelezhető; +++; könnyen használható) MONNEVEUX et al. (2012a) és CATTIVELLI et al. (2008) nyomán

Másodlagos tulajdonság	**Összefüggést mutat**	**Irodalom**	**Alkalmazhatóság**
nagy szem méret	megjelenés, kezdeti talajtakarás, kezdeti biomassza	MIAN és NAFZIGER 1994	+++
hosszú koleoptil	mélyre vetéssel szembeni ellenállóság	RADFORD 1987	+++
gyors talajborítás (vizuális)	csökkentet párologtatás, talajnedvességtartalmának jobb megörzése	HAFID et al. 1998; RICHARDS 1996	+++
levél száraztömeg	vékonyabb/vastagabb levélméret	MERAH et al. 2001	++
növekedési típus (vizuális)	alacsonyabb talaj evaporáció, magasabb víztartó képesség	RICHARDS et al. 2002	+++
hosszú, vastag internodiumok	jobb szén megkötés	LOSS és SIDDIQUE 1994	+++
vegetációs index	zöld biomassza	ROYO et al. 2003	+
koraiság	megszökés	BLUM 1988; MONNEVEUX et al. 2005	+++
szemszám/kalász	kalász sterilitás	HAFSI et al. 2006	++
sztómakonduktancia	vízfelvevő képesség	FARQUHAR és SHARKEY 1982	+
lombfelszín hőmérésklet	sztómakonduktancia, vízfelvevő képesség	REYNOLDS et al. 2000	++
kalász fotoszintetikus aktivitás	termékenyülés	EVANS et al. 1972	+
levélszín (SPAD, vizuális)	későbbi öregedés, fotoszintetkius aktivitás	ARAUS et al. 1997	+++
levél viaszoltsága	alacsonyabb transzspiráció, csökkent fényelnyelés	RICHARDS 1996	+++
levél fejlettség	alacsonyabb transzspiráció, csökkent fényelnyelés	RICHARDS 1996	+++
levél állás, vastagság	alacsonyabb transzspiráció, csökkent fényelnyelés	REYNOLDS et al. 2000	+++
levél száradás	alacsonyabb transzspiráció, csökkent fényelnyelés	REYNOLDS et al. 2001	+++
késleltetett öregedés	jobb vízhasznosító képesség	HAFSI et al. 2006	++
ABA szintézis	csökkent sztómakonduktancia	INNES et al. 1984	+
fotoszintetikus aktivitás	csökkent termés vízhiány esetében	LAWLOR és CORNIC 2002	+
a fenológiai fázisok	korai/kései virágzás, érésig eltelt napok száma,	SLAFER et al. 2005; RICHARDS 2006	+++
gyökér mélység	vízfelvevő képesség	HOAD et al. 2001; SHARP et al. 2004	+
stressz fehérjék termelése	sejt szintű ellenállóképesség	CATTIVELLI et al. 2002; RAMANJULU és BARTELS 2002	+

2.4.1. Üvegházi tesztelés jelentősége

Napjainkban a növénynemesítés egyik legnagyobb kihívása a szárazságstresszel szembeni ellenállóság javítása, stabilan nagy termőképességű fajták és hibridek kiválogatása. A kontrollált körülmények között végzett kísérletek számos hasznos információt biztosítanak a fajták/genotípusok válaszreakcióiról.

Üvegházi körülmények között, talajban végzett cserepes vízelvonást vizsgáló kísérletek kiegészítést nyújtanak a szántóföldi kísérleteknek. Ezek előnye, hogy kontrollált körülmények között viszonylag nagyszámú genotípus tesztelhető a szántóföldhöz viszonyítva rövidebb idő alatt (RAJANNA et al. 2016). Az ellenőrzött körülmények között végzett kísérlettípus ideális feltételeket biztosít a szárazságtűréshez kapcsolódó molekuláris és élettani vizsgálatok elvégzéséhez (COBB et al. 2013).

Ugyanakkor az üvegházi vizsgálatok ritkán mutatnak szoros összefüggést szántóföldi eredményekkel. Egyes publikációkban találtak összefüggést. CHAPUIS et al. (2012) kukorica szárazságtűrési kísérletében erős pozitív korrelációt talált a szemszám csökkenése szántóföldön, valamint a korai levélnövekedés esetében üvegházi körülmények között. PARDO et al. (2015) szója terméskomponensek üvegházi és szántóföldi eredményei közötti összefüggést mutatott ki.

A kontrollált körülmények között végzett kísérletek lehetőséget adnak a vizsgált genotípusok csoportokba sorolására, mellyel a nem megfelelő tulajdonsággal bíró törzseket eleve kizárhatjuk a szántóföldi tesztelés előtt (PIERONE et al. 2018).

Az üvegházi kísérletek nagy előnye, hogy a kísérleti célnak megfelelő szárazságstressz alkalmazása lehetővé válik. Ezt a módszert alkalmazva eltérő fejlődési fázisokban megkezdett szárazság hatása is vizsgálható, a kijutatott vízmennyiségekkel a szárazság mértékét is befolyásolhatjuk. Üvegházi körülmények között több abiotikus stressz együttes megjelenésének hatása is vizsgálható, pl. hő-, só stressz (TUBEROSA 2012).

Az elmúlt évtizedekben a technológia fejlődésének következtében, valamint az egyre nagyobb igény megjelenésével a kontrollált körülmények között végezhető kísérletek iránt, számos üvegház alapú fenotipizálási felületet fejlesztettek (PRASHAR et al. 2013). A különböző rendszerek legtöbbször képesek a növények mozgatására, illetve szenzorok segítségével a növekedést és a növények funkcióit vizsgálják. Alkalmasak a korai fenofázisban mérhető tulajdonságok tesztelésére. A

beépített szenzoroknak köszönhetően számos kiegészítő információhoz juthatunk (GHANEM et al. 2015).

Az egyedi növényeket vizsgáló berendezések korlátozó tényezője a rendelkezésre álló üvegház mérete és felszereltsége. További hátránya a nagy áteresztőképességű fenotipizálási rendszereknek, hogy beszerelésük rendkívül költséges és az adatok feldolgozása külön informatikai hátteret igényel.

A fenotipizálás fő célja a növénynemesítés szempontjából a termőképesség meghatározása esetleges előrejelzése, amely az üvegházi kísérletek esetében a cserepekben lévő valóságtól távol álló körülmények miatt megkérdőjelezhető (PEIRONE et al. 2018). Ezért az üvegházi vizsgálatokat fontos szántóföldi tesztekkel kiegészíteni.

2.4.2. Szántóföldi tesztelési módszerek

A szárazságtűrés részjelenségeinek modellezésére számos megközelítés létezik, azonban megbízható eredményekhez szántóföldi kísérleti körülmények között juthatunk. Ezt azonban nehezíti a környezet változékonysága (talaj heterogenitás, páratartalom, hőmérséklet, fény intenzitás). Szántóföldi körülmények között gyakori a stressz tényezők együttes megjelenése (TUBEROSA 2012).

Alternatívát jelenthet a kísérletek öntözhetőségének megoldása, mellyel stressz esetén az öntözött kezelést kontrollként használva információt kapunk a vizsgált populáció szárazságtűréséről (WINTER et al. 1988).

A szárazságtűrés vizsgálatának másik megoldása, esőárnyékoló sátrak működtetése, melyekkel mesterségesen idézhetünk elő aszályos körülményeket (CSEUZ et al. 2008). Az esőárnyékoló sátor előnye, hogy csak a vizsgálni kívánt parcellák felett záródik, amikor a szenzorok csapadékot érzékelnek. Ezzel a megoldással a szántóföldi kísérleteket gyakran befolyásoló tényezők nagy részét kizárhatjuk (talajfoltok, kiszámíthatatlan esőzés) (MWADZINGENI et al. 2016a).

A kémiai desszikáció szántóföldi körülmények között, a termésképzés szempontjából kiemelkedő fontosságú tápanyag mobilizációs képesség vizsgálatára alkalmas módszer. A virágzást követően a kémiai szerek alkalmazásával történő desszikkálás a fotoszintetizáló szövetek károsodását, illetve a levelek leszáradását okozza. Ezzel a módszerrel a virágzáskor bekövetkező vízhiányos állapotot lehet modellezni, amikor a szemtelítődés elsősorban a szárban raktározott mobilizálható tápanyagok felhasználásával mehet végbe (CSEUZ 2009).

A növénynemesítők a termőképesség vizsgálatára több éves több termőhelyen beállított kísérleti rendszerben dolgoznak, melyben a vizsgált törzsek termőképességének stabilitását tudják vizsgálni (CSEUZ 2009).

A szántóföldi fenotipizálási rendszerek fejlesztése is megkezdődött az elmúlt években. Ezek lehetővé teszik a növények monitorozását a teljes tenyészidőszakban, ami számos kiegészítő információt nyújt a vizsgált növények szárazságtűréséről (SU et al. 2019).

A felszínhez közeli leképező rendszerek megjelenése, nagy hatékonyságú és biztonságos alkalmazása miatt lehetőséget biztosít a nagy felbontású fenotipizálásra. A multispektrális/hiperspektrális képekből számolt vegetációs indexek szoros összefüggést mutatnak a biomassza, hozam és egyes növényélettani tulajdonságokkal (SU et al. 2019). A leképező rendszerek biztonságos működését a fényviszonyok befolyásolják. Ezért a lézer alapú távérzékelés biztonságosabban alkalmazható szántóföldi körülmények között. A módszer jelenleg fejlesztés alatt áll (SU et al. 2019).

2.4.3. Búza szárazságtűrési kísérletekben alkalmazott víznormák

A szárazságstressz modellezésére elvégzett kísérletek sokfélék. A vizsgálatok meghatározó kérdése a víznorma megválasztása és a stressz kezelés megkezdésének időpontja (MONNEVEUX et al. 2012b). Ezért a növényélettani kutatók és a nemesítők több különböző víznormát alkalmaztak kísérleteik során.

GRZESIAK et al. (2014) az optimális víznormának a talaj vízkapacitás 65-70%-ára öntözést tekintette, míg szárazság stressz esetén a 30-35%-ra öntözést javasolta.

Más kísérletben a vízmegvonás 35%-ra való öntözést jelentett, ami az ismételt optimális öntözést előzte meg, ezzel modellezve a természetes körülményeket (MWADZINGENI et al. 2016b).

Enyhe szárazságstressz modellezésére alkalmas ABID et al. (2016) megközelítése, mely szerint a vízmegvonás a vízkapacitás 55–60%-a talaj vízkapacitásnak, míg az optimális a 80%.

CSERI et al. (2013) kísérletében 20%-ra öntözést tekintett szárazság stressznek, míg 60%-ot optimálisnak.

PAUL et al. (2016) szárazságtűrési tesztjében a növények a 4-5 leveles állapot elérését követően 35 napig a talajvízkapacitás 10%-nak megfelelő vízmennyiséget kapták. Kontrollnak a 60%-ra öntözést választotta.

BALLA et al. (2011) szárazságstressz kezelésnek a 40%-ra, míg kontrollnak a talajvízkapacitás 60-70%-ra öntözését tekintette.

A vízmegvonásos kísérletében GALLÉ et al. (2013) a talajvízkapacitás 25%-ára, míg optimális körülményeket teremtve 60%-ra végezte az öntözést minden másnap.

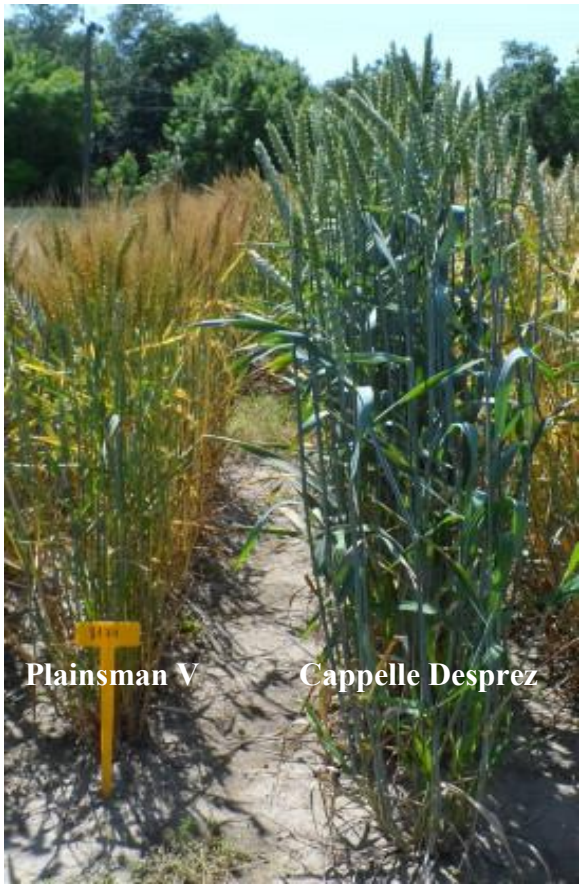
VARGA et al. (2015) heti három alkalommal öntözte a vizsgált fajtákat vízigényüknek megfelelően a talajvízkapacitás 60%-ára. Kísérletében a stressz kezelés a teljes vízelvonást jelentette 7-10 napig három fenofázisban alkalmazva.

FÁBIÁN et al. (2011) a szárazságstresszt a beporzást követő 5. naptól a 9. napig történő teljes vízelvonással érte el. A növény egyedeket kontroll körülmények között napi 150 ml vízzel öntözte.

A fenti irodalmi forrásokat figyelembe véve kísérleteinkben a talajvízkapacitás 20%-ra öntözést tekintettük vízmegvonásnak, és 60%-ra öntöztük a kontroll növényeket.

2.4.4. A Plainsman V és a Cappelle Desprez búza fajták a szárazságtűrés tesztelésében

A fenotipizálási kísérletekben rendkívül fontos a vizsgált paraméterek és a kísérleti körülmények megválasztása mellett, a kontroll fajták/genotípusok kiválasztása. Kísérleteinkben a Plainsman V és a Cappelle Desprez őszibúza fajtákat választottuk kontrollnak, melyek közül a Plainsman V ellenálló, míg a Cappelle Desprez érzékeny a szárazságstresszre. A vizsgálatainkban szereplő térképezési populáció a két fajta keresztezését követően az F1 generáció, *in vitro* androgenezissel létrehozott DH törzseiből áll. A fajtákat számos publikációban vizsgálták, melyek alapján bizonyított eltérő szárazságtűrési képességük, illetve számos tulajdonságban különböznek egymástól (SIMON-SARKADI és GALIBA 1996; BALLA et al. 2011; FÁBIÁN et al. 2011; FÁBIÁN et al. 2013; GALLÉ et al. 2013; VARGA et al 2015; PAUL et al. 2016; NAGY et al. 2017a). A fajták közötti fenotípusos eltéréseket a 6. ábra is szemlélteti.



6. ábra. A Plainsman V, valamint a Cappelle Desprez őszibúzafajták tenyészkerti képe (fotó: Pauk János, 2013 június, Kecskéstelep)

Vízigényben szintén nagy eltérést mutatnak egymáshoz képest ezek a fajták. A Cappelle Desprez vízigénye nagyobb, emellett hosszabb a tenyészideje ennél fogva nagyobb a termőképessége, mint a Plainsman V-nek (BALLA et al. 2011). Ezentúl nagyobb biomasszatömeg, és kisebb termésstabilitás jellemezi a Cappelle Desprezt a Plainsman V-höz képest (PAUL et al. 2016)

FÁBIÁN et al. (2013) különbséget talált a Plainsman V és Cappelle Desprez fajták fotoszintetikus aktivitásában, meiozis fázisban bekövetkező szárazságstressz hatására. A Plainsman V esetében 40%-os, míg a Cappelle Desprez esetében 70%-os visszaesést figyeltek meg.

Csírakori gyökértesztben a Plainsman V. a stresszre fejlettebb gyökérrel reagált, mint a kísérletben szárazságra érzékeny Kobomugi fajta (SECENJI et al. 2010).

2.5. A szárazságtűrés genetikai hátterének megismerési lehetősége, a térképezés

A növények tulajdonságainak kialakításért felelős génekről az ismeretek napjainkban még mindig hiányosak, pedig az elmúlt három évtizedben a világ a növényi genommal kapcsolatos ismeretek terén gyors változásnak lehetett szemtanúja. A gének fiziológiai és molekuláris szerepének megismerése mind a növény genetikai kutatók, mind a növénynemesítők közös érdeke (NADEEM et al. 2018).

Az egyes gének hatása lehet additív, illetve eltérő mértékben járulhatnak hozzá a tulajdonság kialakításához. A több gén által kialakított, folyamatos eloszlást mutató tulajdonságokat mennyiségi tulajdonságoknak nevezzük, jellemző rájuk, hogy poligénesek és a környezet hatást gyakorol megnyilvánulásukra. Poligénes tulajdonságok esetében a fenotípus folyamatos átmenetet képez a populáció egyedein belül. A kialakulásukért felelős DNS régió neve QTL (KISS 1999; COLLARD et al. 2005).

A szárazságtűrésre nemesítés napjainkban főként hagyományos nemesítési módszerekkel zajlik, mivel nem állnak rendelkezésre jól alkalmazható szárazságtűréssel kapcsolatos markerek (CATTIVELLI et al. 2008; MIR et al. 2012). A QTL-ek molekuláris markerekkel térképező populációk törzseiben, vagy eltérő genetikai háttérrel rendelkező populációkban vizsgálhatók.

Attól függően, hogy az azonosított QTL az adott tulajdonsághoz mennyiben járul hozzá, megkülönböztethető kis-, közepes- és nagyhatású QTL. A szárazságtűréssel kapcsolatos QTL-ek a fenotípusos varianciának többnyire csak 10-

20%-át magyarázzák meg precíz fenotipizálás mellett is, és az erős környezeti hatás miatt gyengén öröklődnek (CATTIVELLI et al. 2008). A kvantitatív, poligénes tulajdonságok esetében a fenotípust több gén és a környezet együtt határozza meg, így a fenotípusos variáció csak részlegesen magyarázza a felelős gének hasadását (SZIRA 2010).

A QTL térképezés első lépése a térképezési populáció létrehozása (MIR et al. 2012). A térképező populáció előállítása többnyire munkaigényes folyamat, mely több évig tart. Fontos, hogy a szülői genotípusok a szárazságtűréssel kapcsolatos tulajdonságokban eltérjenek egymástól, de ne legyen a genetikai távolság túl nagy. A térképező populáció lehet back cross populáció, ahol az F_1 növényeket a rekurrens szülővel visszakeresztezve kapjuk a populációt. F_2 populációt az F_1 növények öntermékenyítésével nyerhetünk. A RIL (Recombinant Inberd Lines) populáció előállításának módja az F_2 növények és utódainak öntermékenyítése, amíg homozigóta vonalakat nem kapunk. Ez általában a 8. generációban teljesül. A DH populáció előállítása laboratóriumi hátteret igénylő folyamat. Az F_1 növényekből *in vitro* androgenezis módszerével hozható létre ez a típus (COLLARD et al. 2005).

A QTL térképezéshez elengedhetetlenek a molekuláris markerek. A genetikai markerek olyan nukleotid sorrendek, amelyekkel az egyedek közötti különbségek kimutathatóak. Az ideális DNS markerek kodomináns öröklődésűek, egyenletes eloszlásúak a genomban, jól ismételhetőek, valamint nagyfokú polimorfizmus kimutatására alkalmasak. Az elmúlt évek során számos DNS markert fejlesztettek és alkalmaztak a genetikai és nemesítési munkák során. A leggyakrabban alkalmazott molekuláris markereket a 2. táblázatban mutatjuk be (NADEEM et al. 2018).

2. táblázat. A leggyakrabban alkalmazott molekuláris markerek tulajdonságai NADEEM et al. (2018) munkája alapján

Marker név	**RFLP**	**RAPD**	**AFLP**	**ISSR**	**SSR**	**SNP**	**DArT**
Ko-domináns/domináns	ko-domináns	domináns	domináns	domináns	ko-domináns	ko-domináns	domináns
Reprodukálhatóság	magas	alacsony	közepes	magas	magas	magas	magas
polimorfizmus mértéke	közepes	nagyon magas	magas	magas	magas	magas	magas
szükséges DNS minősége	magas	magas	magas	alacsony	alacsony	magas	magas
költsége	magas	kevesebb	magas	magas	magas	változó	olcsó
Szekvenálás szükséges	igen	nem	nem	nem	igen	igen	igen
PCR igény	nem	igen	igen	igen	igen	igen	igen
Kimutatható	radioaktiv	agaróz gél	poliakrilamid gél	poliakrilamid-agaróz gél	agaróz gél	SNP-Vista	Microarray
Szükséges DNS mennyisége (ng)	10000	20	500-1000	50	50	50	50-100

A genetikai markerek jelentősége, hogy kapcsoltság alpján megkereshetőek velük agronómiailag fontos tulajdonságokat kódoló géneket hordozó lokuszok. A térképezés első lépése, hasadó nemzedék előállítása és fenotipizálása. A térképezés következő lépése az eltérő fenotípusok genotipizálása molekuláris markerekkel, amelynek alapján a (kívánt) fenotípus és a marker-genotípus koszegregációja bizonyítható. A marker allélok értékelése származás szerint, anyai vagy beporzói eredetű. A következő lépés a genetikai térkép elkészítése.

A QTL térképezéshez nélkülözhetetlen az előző fejezetben kifejtett fenotipizálás, melyet elvégezhetünk laboratóriumi tesztekkel, üvegházi kísérletekben, illetve szántóföldön. A legjobb eredményeket a felsorolt módszerek együttes alkalmazásával érhető el (MIR et al. 2012). Az utolsó lépés maga a QTL analízis a genotípusos és fenotípusos adatok együttes értékelésével statisztikai úton (MIR et al. 2012). A QTL térképezés a markerek és a QTL közötti kapcsoltság vizsgálatát jelenti.

Alkalmazható módszerek: egy marker analízis/asszociációs térképezés, intervallum térképezés (BROMAN 2001). Az asszociációs térképezés előnye, hogy egyszerű, a felhasznált statisztikai módszerek a t-teszt és az ANOVA. Hátránya, hogy nem megbízható, nem kapunk információt a QTL pozíciójáról, illetve a QTL-ek hatását nem tudjuk becsülni (COLLARD et al. 2005). Intervallum térképezéskor az egész genomot lefedő QTL valószínűségi térképet készítünk, ahol a QTL-ek pontos lokalizációja megadható a határoló markerekkel. Ezzel a módszerrel megbecsülhető a QTL hatása, viszont a számításokhoz speciális szoftver szükséges. Ilyen programok a QTL Cartographer, Mapmaker, QTL Network, RQTL, JoinMap & MAP QTL (BROMAN 2001).

A térképezés másik módja az asszociációs térképezés (Genome Wide Association Study, GWAS). Alap megközelítése, minden marker és fenotípusos tulajdonság közötti kapcsolat értékelése nagy egyedszámú populációban. Ezzel a módszerrel széles genetikai háttérrel rendelkező fajtakör kiválasztásával egy lokuszban több allél fenotípusos hatását jellemezhetjük. Nagyobb felbontású térképpel növelhetjük a gének detektálásának valószínűségét. A módszer nagy szerepet játszott az elmúlt tíz évben a humángenetikában (VISSCHER et al. 2017).

Az elmúlt években számos publikáció jelent meg búzában és más növényekben, szárazságtűrési kísérletek eredményei alapján azonosított QTL-ekről (NEZHADAHMADI et al. 2013). A QTL-ek azonosításával a szárazságtűrés növelése számos akadályba ütközik, ami a tulajdonság kialakításáért felelős gének nagy száma

mellett, a QTL-ek instabilitásával és a búzagenom nagy méretével magyarázható (MWADZINGENI et al. 2016b).

A továbbiakban a búza szárazságtűrésével kapcsolatos kutatások eredményeit foglaljuk össze. A 3. táblázatban több, vízhiány stressz során azonosított QTL-t tüntettünk fel. Az elmúlt években szinte az összes kromoszómán azonosítottak szárazságtűréssel kapcsolt QTL-eket. Néhány kromoszómán több tulajdonsággal kapcsolatban is.

3. táblázat. Szárazságstressz alatt azonosított búza QTL-ek (tulajdonság, QTL-ek száma, fenotípusos variancia, publikáció) GUPTA et al. (2017) nyomán

Tulajdonság	**QTL-ek száma**	**Kromoszóma**	**Magyarázott fenotípusos variancia**	**Publikáció**
agronómiai tulajdonságok	104	1A,1B,1D,2B,3A,4A,4B,4D,5A,5B,6A,6B,7A,7B	11,2-33,5	PINTO et al. 2010
biomassza	2	2D,5D		OSIPOVA et al. 2016
ezerszemtömeg	10	2B,4A,7A	39	HILL et al. 2013
ezerszemtömeg	8	1B,4A,4B,7A,7D	8,93-21,04	NEZHAD et al. 2012
fehérje tartalom	6	2B,2D,3A,4A,6A,7A		MAPHOSA et al. 2013
fotoszintetikus aktivitás	1	7D		OSIPOVA et al. 2016
gyökér hossz	4	1A,3B,5B	6,25-14,23	LIU et al. 2013
gyökér szám	3	2B,3B,7A	6,68-11,43	LIU et al. 2013
gyökérömeg	3	2D,3A,5B	8,08-11,95	LIU et al. 2013
gyökérszám	2	4A,6A		CHRISTOPHER et al. 2013
harvest index	2	2D,4B,5A	6,66-14,54	KADAM et al. 2012
növénymagasság	1	4B	8,67	KADAM et al. 2012
tartalék tápanyagok mozgósítása	3	2D,5D,7D	21,1-42,3	SALEM et al. 2007
termés	9	1A,1B,2A,2B,2D,3A,4D,6D,7A		BENNETT et al. 2012b
termés	4	2D,3D,4B,5A	5,31-11,09	KADAM et al. 2012
termés	4	1A,1B,5A,6A	5,50-10,81	LIU et al. 2013
termés	42	1A, 1B, 2A, 2B, 3A, 3B, 4A, 4B, 5A, 6B, 7A, 7B	3,4-53,9	MACCAFERRI et al. 2008
termés	16	1B,1D,2B,3A,4A,4B,4D,5A,5B,6A,6B,6D,7A,7B		MATHEWS et al. 2008
termés komponensek	116	minden kromoszóma, kivéve 7D	25	BENNETT et al. 2012a
termés komponensek	1	4A	12,0-41,0	KIRIGWI et al. 2007
transzspirációs ráta	2	2D		OSIPOVA et al. 2016
vízoldható szénhidrátok	48	minden kromoszóma, kivéve 2B,3D,4D,5D,6D	1,1-7,6	YANG et al. 2007

Az egyes QTL-eket különböző térképező populációkban azonosították. Termés mennyiséggel kapcsolatos QTL-eket a következő kromoszómákra térképeztek; 1A, 1B, 2A, 2B, 2D, 3A, 3D, 4B, 4D, 5A, 6A, 6D, 7A (MACCAFERRI et al. 2008; MATHEWS et al. 2008; BENNETT et al. 2012b; KADAM et al. 2012; LIU et al. 2013).

Munkánk során a Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési DH populáció QTL térképezésével a szárazságtűrés genetikai hátterének megismeréséhez járultunk hozzá. Intézetünkben ehhez hasonló munkának van előzménye kalászfuzárium ellenállóság vizsgálat területén (SZABÓ-HEVÉR 2013).

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populáció előállítása

A vizsgált térképezési populáció az amerikai származású Plainsman V (♀) szárazság toleráns, valamint a Cappelle Desprez (♂) francia nemesítésű szárazságra érzékeny nagy termőképességű őszi búzafajta keresztezését követően, az F_1 populációból létrehozott DH genotípusokból állt. A növényeket a Gabonakutató Kft Biotechnológia Laboratóriumában hozták létre (több mint 400 törzs) kollégáim, portoktenyésztés módszerével (PAUK et al. 2003). A populációt, ezt követően a szárazságtűrési kísérletek elvégzéséhez a nagy méret miatt szűkítettük. Kizártuk a növénymagasság illetve kalászolási idő szempontjából kiugró genotípusokat (NAGY és PAUK 2014). Ezt követően, a fenotipizálási kísérletekhez a populáció 135 DH genotípusból és a két szülőből állt (M2. melléklet).

3.2. Az üvegházi szárazságtűrési kísérletben vizsgált fajták

A szárazságtűrési vizsgálatokra beállított kísérletek második részét huszonkilenc fajtával végeztük, amelyből huszonegy szegedi nemesítésű, valamint nyolc külföldi eredetű fajta volt (NAGY et al. 2018). A kísérletben kontrollként itt is, a Plainsman V valamint a Cappelle Desprez fajták szerepeltek (4. táblázat).

4. táblázat. A kísérletben szereplő fajták, kódszámaik, eredetük és éréscsoportjuk

Fajta név (kód szám)	Eredet	Érés csoport	Fajta név (kód szám)	Eredet	Érés csoport
Plainsman V (1.)	USA	korai	**GK Vitorlás (16.)**	HU	korai
Cappelle Desprez (2.)	FR	kései	**GK Futár (17.)**	HU	korai
GK Körös (3.)	HU	korai	**CM-82036 (18.)**	MEX	korai
Sumai 3 (4.)	CN	korai	**Jamestown (19.)**	USA	korai
GK Berény (5.)	HU	korai	**Coker (20.)**	USA	korai
GK Csillag (6.)	HU	korai	**GK Tisza (21.)**	HU	korai
GK Verecke (7.)	HU	korai	**GK Rozi (22.)**	HU	korai
GK Garaboly (8.)	HU	korai	**GK Pilis (23.)**	HU	korai
GK Petur (9.)	HU	közép	**GK Csongrád (24.)**	HU	közép
GK Angéla (10.)	HU	korai	**GK Zsuzsanna (25.)**	HU	korai
GK Piacos (11.)	HU	közép	**GK Hattyú (26.)**	HU	közép
GK Holló (12.)	HU	korai	**Arina (27.)**	CH	kései
Midas (13.)	AT	kései	**GK Kapos (28.)**	HU	közép
GK Szala (14.)	HU	közép	**GK Pilis (29.)**	HU	korai
GK Aranka (15.)	HU	korai			

3.3. Az üvegházi fenotipizálási kísérletek körülményei

Az üvegházi fenotipizálási kísérleteket a Gabonakutató Kft szegedi üvegházában állítottuk be három évben. Minden kísérletet a 2010-ben, a Gabonakutató Kft és az MTA Szegedi Biológiai Kutatóközpont közös projektben (GVOP) létrehozott fél-automata fenotipizálási berendezéssel végeztünk (NAGY et al. 2017a).

A genotípusokat és fajtákat Marosi homok és Terra kereskedelmi forgalomban kapható tőzeg 1:1 arányú keverékével töltött 2 cm átmérőjű műanyag Bergman csövekbe vetettük. A csíranövényeket 6 hétig vernalizáltuk, 4 °C-on 24 órás alacsony intenzitású megvilágítás mellett. Ezt követően a növényeket cserepekbe ültettük, melyekbe egyedileg mértük a földkeveréket és a tápanyagot: 526 g Terra tőzeget, 1340 g száraz homokot és 4 g lassú tápanyagleadású műtrágyát (Osmocote Exact, Scotts Company, N16+P9+K12+2,5gMgO), elektronikus mérleg segítségével (NAGY et al. 2017a; 2017b).

A 2014-es évben két-két növényt ültettünk genotípusonként a cserepekbe, 2015-ben és 2016-ban pedig három-három növényt. A növényeket ismétlésként fogtuk fel és ennek megfelelően kezeltük. Genotípusonként és kezelésenként 2-2 cseréppel dolgoztunk. A növényeket zárt rendszerű fél-automata (Henssler Gmbh & Co Kg., Beilstein, Germany) üvegházban, búzára kidolgozott növénynevelési protokoll alapján neveltük. Körülményei: hőmérséklet 20°C nappali és 15°C éjszakai megvilágítás, a természetes fény kiegészítéseként 3 h/nap (reggel) volt. A tápanyagutánpótlást – a már említett - Osmocote lassú feltáródású műtrágya biztosította. A növényvédelmet a gombabetegségek és rovarkártevők ellen heti rendszereséggel végeztük, a GK üvegházi növénynevelési protokoll szerint.

A kísérleteket minden évben február-június hónapban végeztük, annak érdekében, hogy minél inkább a természetes körülményeket (megvilágítás, hőmérséklet) biztosítsuk kísérleti anyagunknak.

3.4. Térképezési populációval végzett fenotipizálási kísérletek kezelései

A kísérletet a talaj vízkapacitásának meghatározásával kezdtük (CSERI et al. 2013). A kísérletek során két víznormával dolgoztunk (7. ábra), amelyeket szárítószekrényben tömegállandóságig szárított talaj tömegének, valamint a víztelített talaj tömegének különbségéből számítottuk ki. Az optimálisan öntözött növényeket a talaj vízkapacitás 60%-ára öntöztük tömegmérés alapján. A vízmegvonás a talaj vízkapacitás 20% -ára történő öntözést jelentett. Az öntözést

akkor kezdtük meg, amikor a talaj vízkapacitása 20%-ra csökkent, így a stressz a kiültetést követően kezdődött. Az öntözést hetente két alkalommal végeztük, a cserepek tömegmérése alapján. A napi öntözési norma megállapításához öt Plainsman V és öt Cappelle Desprez cserepet mértünk és átlagoltunk, így minden növény ugyan annyi vizet kapott, amit egyedileg szabályozottan juttattunk ki.

2014-es kísérletben az optimálisan öntözött növények 1575 ml vizet, a vízmegvonásos növények 575 ml vizet kaptak a teljes tenyészidőszak alatt.

7. ábra. Üvegházi fenotipizálási kísérlet 2015-ben. Balról jobbra haladva, a függőleges sorokban, 20- és 60%-os vízkapacitásra öntözött sorok láthatók. Vízszintes elrendezésben pedig, kettesével a genotípusok foglalnak helyet, tükörkép elhelyezésben (vízmegvonás, optimálisan öntözött).

A 2015-ös évben a DH genotípusok, a kísérlet során 1125 ml vizet kaptak az optimálisan öntözött növények, illetve 275 ml-et a vízmegvonásos kezelésben részesülők. Emellett 2015-ben teszteltük a populáció vízigényét, melyet ’öntözött2’ kezelésnek neveztünk. Ebben a kísérletben genotípusonként 5 cseréppel dolgoztunk, minden cserépbe egy növényt ültettünk, és egyedi tömegmérés alapján öntöztük őket, a talaj vízkapacitás 60%-ára. A komplex stressz diagnosztikai rendszer, öntözést végző eleme alkalmas arra, hogy a fejlődő növények számára a teljes tenyészidőszak alatt állandó talajnedvességet biztosítson, illetve folyamatosan regisztrálja a növények vízfelhasználásának mértékét is. A növények a kiültetést követően számítógéphez kapcsolt automata öntöző berendezéshez tartozó mérleg (GSE modell 350, 6000±1 g) segítségével hetente kétszer tömeg alapján kerültek öntözésre. Így meghatároztuk, a növényegyed által felhasznált vízmennyiséget, melyet számítógép vezérelt perisztaltikus pumpával (Gilson

Minipuls 3) pótoltunk. A növények azonosítása szintén automatikusan, a cserépre helyezett egyedi rádiófrekvenciás azonosító elemekkel (RF 44 proximity TAG) történt. Az egyes növényekhez tartozó vízfelhasználási adatokat a rendszer automatikusan tárolta. Ebben a kísérletben, a pótolt vízmennyiség cserepenként 899 -1870 ml értékek közé esett.

A 2016-os évben az optimálisan öntözött növények a kísérlet végén történt összegzés alapján 1070 ml vizet kaptak, a vízmegvonásnak kitett növények pedig 259 ml-t.

3.5. A fajtákkal végzett fenotipizálási kísérlet

A fajtákkal végzett kísérlet a 2015-ös üvegházi fenotipizálási kísérlet része volt, így a térképezési populációval megegyezett a vetési, kiültetési eljárás.

A kísérletben két víznormával dolgoztunk. Az optimálisan öntözött növényeket a talaj vízkapacitás 60%-ára öntöztük tömegmérés alapján. A vízmegvonás a talaj vízkapacitás 20% -ára történő öntözést jelentett. Az öntözést akkor kezdtük meg, amikor a talaj vízkapacitása 20%-ra csökkent, így a stressz a kiültetést követően kezdődött. Az öntözést hetente két alkalommal végeztük, a cserepek tömegmérése alapján. A napi öntözési norma megállapításához öt Plainsman V és öt Cappelle Desprez cserepet mértünk és átlagoltunk, így minden növény ugyan annyi vizet kapott, melyet egyedileg szabályozottan juttattunk ki. A kísérlet során 1125 ml vizet kaptak az optimálisan öntözött növények, illetve 275 ml-et a vízmegvonásos kezelésben részesülők.

A kísérlet során a cserepekbe 3-3 növényt ültettünk (összesen 6 növény). A növényeket ismétlésként fogtuk fel és ennek megfelelően kezeltük (6 ismétlés). Fajtánként és kezelésenként 2-2 cseréppel dolgoztunk. A kísérletben felvételezett tulajdonságok megegyeztek a térképezési populáción mért jellemzőkkel.

3.6. A kísérletek során vizsgált tulajdonságok

A kalászolási időt minden kísérletben feljegyeztük, azon a napon, amikor genotípusok főkalásza teljes egészében elhagyta a levélhüvelyt.

A növénymagasságot betakarításkor mértük, a talajtól a kalászcsúcsig, szálkás genotípusok esetében a szálka hosszát nem mértük bele a magasságba.

Betakarításkor a növény talaj feletti részét feldarabolva, papírtasakban szárítószekrénybe helyeztük, majd 40°C-on tömegállandóságig szárítottuk. Ezt követően növényenként megmértük a talajfeletti biomassza tömegét.

Feldolgozáskor - miután a szalma részt eltávolítottuk - megmértük a főkalász tömegét, majd a főkalász hosszát és megszámoltuk a kalászkák számát.

A kézi cséplést követően a főkalászban lévő szemeket megszámoltuk, majd a tömegüket megmértük analitikai mérleggel.

A kalászkák számából és a szemszámból termékenyülési százalékot számoltunk.

2015 évben a teljes populáció gyökértömegét meghatároztuk. Betakarítást követően néhány hétig száradni hagytuk a cserepeket, majd egyesével kiöntöttük belőle a földkeveréket, vigyázva, hogy a gyökérrendszer egyben maradjon. Ezt az igényt jól szolgálta a földkeverék minősége. Ezt követően a gyökereket folyóvíz alatt többször és nagyon óvatosan kimostuk. Majd 40°C-on tömegállandóságig papírtasakban szárítottuk, és analitikai mérlegen megmértük. Ugyanezt 2016-ban a kiválogatott toleráns- és érzékeny genotípus csoporttal, valamint a fajtákkal végzett kísérlet esetében is elvégeztük.

Meghatároztuk a genotípusok harvest indexét (HI), a termés mennyiség és a biomassza hányadosát (DONALD 1962), valamint a stressz tolerancia indexet FERNANDEZ (1993) útmutatása alapján, az alábbi képlet szerint:

$STI = (Ys_i \times Yp_i) / (\bar{Y}p)^2$

Ys_i = az“i”genotípus vízmegvonás alatt mért termése

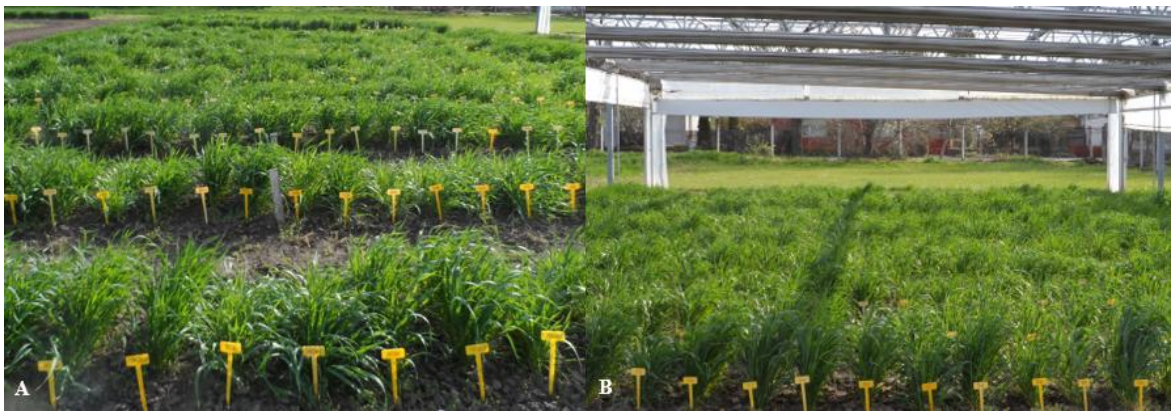
Yp_i = az “i”genotípus optimális öntözési körülmény alatt mért termése

$\bar{Y}p$ = a vizsgált genotípusok termésének átlaga, optimális körülmények között.

A 2015-ben mért vízigény értékeket felhasználva meghatároztuk a DH genotípusok vízhasznosítási együtthatóját (WUE) a következő módon: WUE (kg m^{-3}) = termés / tenyészidőszak során felhasznált víz (DOORENBOS és PRUIT 1977).

3.7. Tenyészkerti szárazságtűrési kísérlet 2015-ben

A térképezési populációt, a Gabonakutató Kft tenyészkertjében (Szeged, Kecskés-telep) működő esőárnyékoló sátor alatt vetettük el, 2014 őszén (8. ábra).



8. ábra. A 2015-ös tenyészkerti kísérlet elrendezése. (A. kontroll kísérlet, B. esőárnyékoló alatti kísérlet (szárazságstressz).

A kontroll kísérlet a tenyészidőszak során 274 mm csapadékot kapott eső formájában. Az esőárnyékoló sátor március hónaptól működött (a természetes csapadékot kizárta), így a szárazságstressznek kitett kísérlet 141 mm csapadékhoz jutott eső formájában októbertől februárig. A genotípusokat ősszel, október közepén kézzel vetettük 1,2 m-es parcellákba, genotípusonként 60 szemet vetve, három ismétlésben. A kísérletekben felvételeztük a növénymagasságot, kalászolási időt, majd betakarítást követően a termésmennyiséget és az ezerszemtömeget.

3.8. Statisztikai értékelés

Az összegyűjtött adatokat az IBM SPSS Statistics 22 szoftverrel elemeztük. A ‘Descriptive statistics’ funkcióval számoltuk ki az átlagokat, a minimum, maximum értékeket, a percentilist és a szórást, a fenotípusos adatainkon (HUZSVAI és VINCZE (2012).

Minden kísérlet és tulajdonság esetében teszteltük az adatok normál eloszlását Kolmogorov-Smirnov teszttel. Melyet az IBM SPSS Statistics 22 szoftver ’Descriptive statistics, Explore, Normality plots with tests’ funkcióval számoltuk.

A ‘General Linear Model’ (GLM) funkciót a kéttényezős ANOVA elvégzéséhez használtuk, mellyel a genotípus-kezelés, valamint a kettő interakciójának hatását vizsgáltuk.

A ’General Linear Model’ (GLM) funkcióval a kezelést, genotípust fix tényezőnek véve az évet random tényezőnek véve vizsgáltuk a kísérletek esetében az év hatását. Az összes tényezőt randomnak véve a variancia komponenseket számoltuk ki (TAYLOR 2011).

Az IBM SPSS Statistics 22 szoftver 'Univariate' parancsát a 2015-ben alkalmazott három kezelés egymáshoz való viszonyát vizsgáltuk. A genotípust fix, a kezelést random faktornak véve Tukey-teszttet végeztünk.

A korreláció analízist kezelésenként végeztük (optimális öntözés-vízmegvonás adatpárokat használva) a különböző mért paraméterek esetében (az összes növény átlagával dolgoztunk) a Microsoft Excel 2016 szoftvert alkalmazva. Az üvegházi kísérletek közötti összefüggés vizsgálathoz a három év átlagával is elvégeztük a korreláció analízist.

A fő komponens analízist a Minitab18 statisztikai szoftver 'Multivariate', 'Principal Components1' funkcióval végeztük.

Az örökölhetőségi értéket a következő módon számoltuk kísérleteinkben (WRIGHT 1920): $h^2 = \sigma g^2 / \sigma p^2$, ahol σg^2= genetikai variancia, σp^2=fenotípusos variancia, h^2=örökölhetőség.

3.9. Szárazságtűrés genetikai térképezése

3.9.1. Mintavétel és DNS kivonás

A genomi DNS-t fiatal levelekből vontuk ki CTAB módszerrel (ROGERS és BENDICH 1985). A DNS mennyiségét és minőségét NanoDrop 1000 Spectrophotometerrel (Thermo Scientific Company, Waltham, Massachusetts, USA) mértük és ellenőriztük.

3.9.2. Genotípus meghatározása DArT markerekkel

A DArT analízis eredménye a Diversity Arrays Technology Pty Limited ausztrál cégtől származik. Az Excel eredményfájl tartalmazta a marker neveket, statisztikai információkat, valamint azt, hogy egy adott marker egy adott genotípus DNS-ével hibridizált (jelölése: 1), vagy sem (jelölése: 0).

A statisztikai információk közül a „Reproducibility" (a marker adatok reprodukálhatósága), a „Call Rate" (hiányzó adatok aránya), és a „PIC" (Polymorphism Information Content = polimorfizmus információ tartalom, ami megmutatja a 0 és 1 értékek arányát) voltak a legfontosabbak.

A QTL analízishez 897 olyan polimorf markert választottunk ki a DArT markeres adatbázisunkból, melyeknek a PIC értéke magas volt, valamint a reprodukálhatóság és a hiányzó adatok aránya szerint megbízhatóak voltak.

3.9.3. Molekuláris térképezés és QTL analízis

A kapcsoltsági csoportok meghatározásához a JoinMap® 3.0 (VAN OOIJEN és VOORRIPS 2001), térképezéshez a MapQTL® 5 (VAN OOIJEN 2004) szoftvereket használtuk.

A DArT markerek sorrendjének maghatározásánál a Diversity Arrays Technology Pty Ltd honlapján fellelhető Triticarte adatbázis volt segítségünkre (http://www.triticarte.com.au/content/further_development.html).

Intervallum térképezést (IM: Interval Mapping) alkalmaztunk minden kezelés átlagával. A kapcsoltság meghatározásához a megadott minimum LOD érték 2,0 volt (VAN OOIJEN 1999).

10.14751/SZIE.2019.056

4. EREDMÉNYEK

4.1. Fenotipizálási kísérletek

A szárazságstressz hatása a növényekre nagyon különböző lehet. A szárazságtűrés ebből adódóan összetett tulajdonság, ezért kísérleteinkben igyekeztünk számos fenotípusos tulajdonságot vizsgálni, valamint a stressz toleranciával kapcsolatos mutatót, stressz tolerancia indexet meghatározni.

A Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáción kívül üvegházi vizsgálatainkba 29 fajtát vontunk be, melyeknek a vízmegvonással szembeni ellenállóságát vizsgáltuk. Üvegházi kísérleteinket tenyészkerti teszteléssel egészítettük ki, a térképezési populáció fenotipizálása érdekében.

4.1.1. A 2014-es üvegházi szárazságtűrési fenotipizálási kísérlet

A növénynemesítők egyik legnagyobb kihívása napjainkban a szárazságstresszel szembeni ellenállóság növelése. A kontorollált körülmények között végzett kísérletek számos információt biztosítanak a genotípusok, valamint fajták válaszreakcióiról, ideális feltételeket teremtenek a szárazságtűréshez kapcsolódó molekuláris vizsgálatok elvégzéséhez. Cserepekben végzett üvegházi vízmegvonásos kísérleteink a későbbi QTL analízis elvégzéséhez szolgáltattak információt. A normál eloszlást mutató adatsorokat a későbbiekben megfelelőnek tartottuk a QTL térképezési munkákhoz. Minden kísérlet kiértékelését a normális eloszlás ellenőrzésével kezdtük.

Az 5. táblázatban a normál eloszlás bizonyítására elvégzett Kolmogorov-Smirnov teszt eredményét mutatjuk be. A teszt eredménye alapján elmondható, hogy az adataink a vizsgált tulajdonságok esetében normál eloszlásúak voltak, a 2014-es üvegházi kísérletünkben, mind öntözött, mind vízmegvonásos (stresszelt) körülmények között. Ezeket a QTL analízis elvégzéséhez a későbbiekben alkalmasnak találtuk.

5. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció vizsgált tulajdonságaival elvégzett Kolmogorov-Smirnov teszt eredményei, két víznorma mellett (Sig.**>0,05**, teljesül a normál eloszlás)

		Kolmogorov-Smirnov teszt		
Tulajdonság	**Kezelés**	**Statisztika**	**Szabadságfok**	**Sig.**
Ezerszemtömeg (g)	optimális öntözés	0,019	548	0,2
	vízmegvonás	0,033	548	0,2
Földfeletti biomassza (g/növény)	optimális öntözés	0,033	548	0,2
	vízmegvonás	0,027	548	0,2
Harvest Index	optimális öntözés	0,073	548	0,11
	vízmegvonás	0,075	548	0,08
Kalászhosszúság (cm)	optimális öntözés	0,104	548	0,14
	vízmegvonás	0,115	548	0,06
Kalászolási idő (nap)	optimális öntözés	0,16	548	0,052
	vízmegvonás	0,161	548	0,058
Kalásztömeg (g)	optimális öntözés	0,063	548	0,21
	vízmegvonás	0,058	548	0,17
Növénymagasság (cm)	optimális öntözés	0,046	548	0,08
	vízmegvonás	0,054	548	0,07
Szemszám (db)	optimális öntözés	0,046	548	0,08
	vízmegvonás	0,054	548	0,06
Termés (g/növény)	optimális öntözés	0,033	548	0,2
	vízmegvonás	0,036	548	0,089

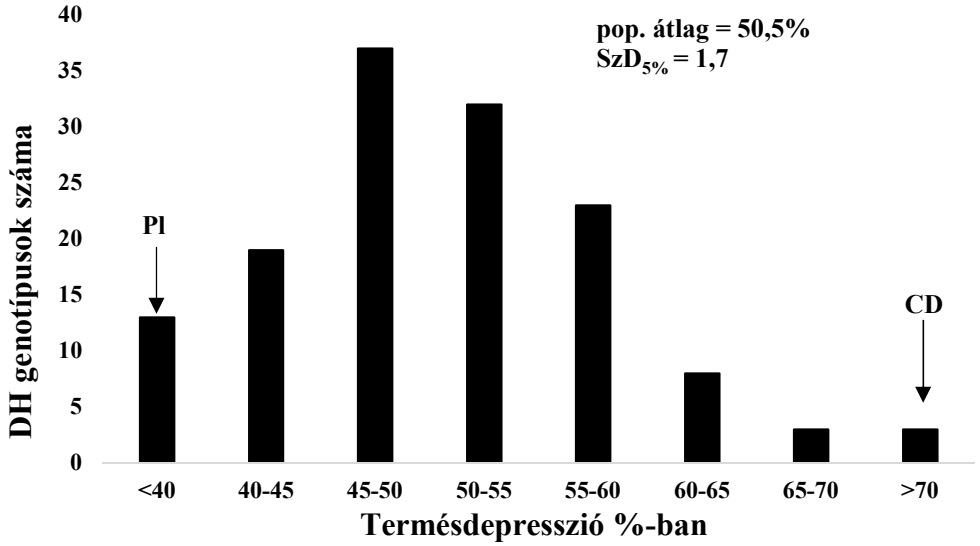
A 6. táblázatban a Plainsman V/Cappelle Desprez szárazságtűrési térképezési populáció fenotipizálási adatait tüntettük fel a 2014-es évben. A 6. táblázatban megfigyelhető, hogy a vízmegvonás kezelés a tulajdonságok többségénél csökkenést eredményezett az optimális öntözéshez (mely a talaj vízkapacitás 60%-ra öntözést jelenti) képest. A szárazságtűrő Plainsman V, valamint az érzékeny Cappelle Desprez közötti különbség a vízmegvonásra adott válaszban kiolvasható a 6. táblázatból.

A melléklet 4. táblázatban a térképezési populáció fenotípusos adatainak kéttényezős varianciaanalízis eredményeit mutatjuk be. A vízmegvonás minden tulajdonság esetében szignifikáns különbséget okozott az optimális öntözéshez képest. A genotípus és kezelés interakció esetében minden tulajdonság tekintetében szignifikáns különbséget számoltunk.

6. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció - növénymagasság, kalászolási idő, földfeletti biomassza, kalásztömeg, szemszám, termés, harvest index, stressz tolerancia index (STI), ezerszemtömeg- optimális öntözés és vízmegvonás hatására mért adatai. Az ellenálló (Pl) és az érzékeny (CD) szülő értékei, populáció átlag (Pop. átlag), szórás, standard hiba (Std. hiba), minimum (Min), maximum (Max), variancia (Var)

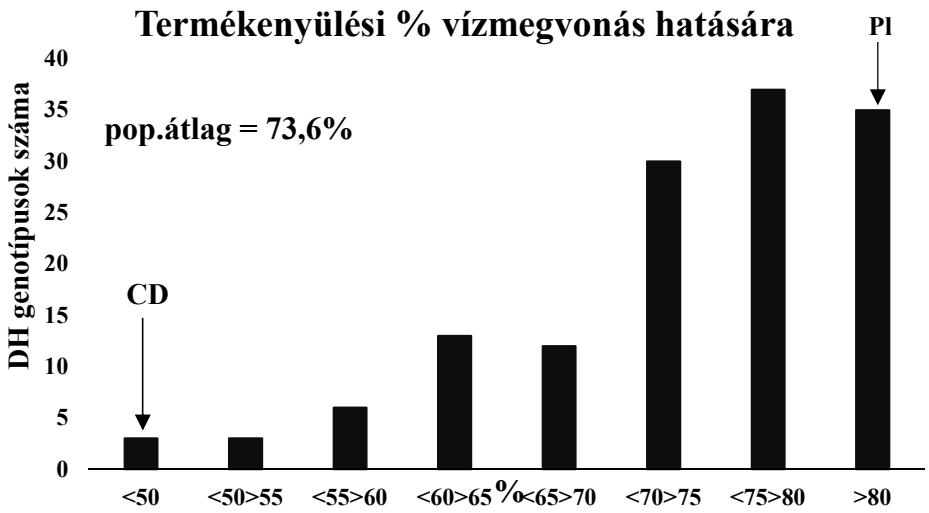
Tulajdonság	Kezelés	Pl	CD	Pop.átlag	Szórás	Std. hiba	Min	Max	Var
Ezerszemtömeg (g)	optimális öntözés	35,6	36,1	32,85	4,49	0,38	19,13	46,11	20,14
	vízmegvonás	23,8	25,1	25,91	3,63	0,31	24,33	35,7	13,15
Földfeletti biomassza (g/növény)	optimális öntözés	4,9	6,8	5,16	0,58	0,05	3,52	7,56	0,34
	vízmegvonás	2,3	2,2	2,65	0,22	0,02	2,13	3,19	0,05
Harvest Index	optimális öntözés	0,46	0,48	0,45	0,04	0	0,34	0,52	0
	vízmegvonás	0,47	0,36	0,43	0,06	0	0,21	0,54	0
Kalászhosszúság (cm)	optimális öntözés	8,2	7,2	8,51	1,2	0,1	5,88	12,55	1,44
	vízmegvonás	6,6	7,2	7,33	1,09	0,09	5,25	10,88	1,19
Kalászolási idő (nap)	optimális öntözés	79	91	94,94	4,17	0,35	88	118	17,42
	vízmegvonás	77	90	92,69	4,33	0,37	84,5	119	18,76
Kalásztömeg (g)	optimális öntözés	1,8	2,97	2,06	0,35	0,03	1,46	3,37	0,12
	vízmegvonás	1,5	1,58	1,36	0,19	0,02	0,86	1,95	0,04
Növénymagasság (cm)	optimális öntözés	71	86	76,3	7,87	0,67	57,5	97,25	61,89
	vízmegvonás	59	72	65,16	5,95	0,5	48	84,25	35,42
STI		0,46	0,35	0,49	0,1	0,01	0,28	0,94	0,01
Szemszám (db)	optimális öntözés	33	31	45,25	7,27	0,62	30,75	67,75	52,79
	vízmegvonás	27	24	31,89	5,26	0,45	20	45,75	27,71
Termés (g/ növény)	optimális öntözés	2,37	2,87	2,34	0,29	0,02	1,52	3,21	0,09
	vízmegvonás	1,06	0,59	1,15	0,16	0,01	0,59	1,59	0,03

A termés a búzanemesítés/termesztés szempontjából a legfontosabb tulajdonság, ezért vizsgálata a szárazságstressz alatt nagy jelentőségű volt. A 9. ábrán a vízmegvonás hatására mért terméseredményeket az optimális öntözés terméseredményhez viszonyítva százalékban megadva mutatjuk be. A Plainsman V a legkevesebb termésveszteséget mutató genotípusok egyike 35% terméscsökkenéssel az optimális öntözéshez képest, míg a Cappelle Desprez a legnagyobb 78%-os termésveszteséggel reagált a vízmegvonásra.



9. ábra. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció DH törzseinek termésvesztesége az optimális öntözéshez képest százalékban kifejezve, 2014-ben.

A termésmennyiség szempontjából az egyik legfontosabb tényező a termékenyülés, mely a 2014-es kísérletünkben a 10. ábra szerint alakult. A szárazságra érzékeny Cappelle Desprez 48 %-os termékenyüléssel reagált a vízmegvonásra az optimális öntözéshez képest, míg a Plainsman V szárazságtűrő fajta 83%-ban termékenyült vízhiányos környezetben. A DH populáció átlag 73,6% volt.



10. ábra. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció DH törzseinek termékenyülése az optimális öntözéshez képest százalékban kifejezve, 2014-ben.

Az első üvegházi kísérletünkben a vizsgált fenotípusos tulajdonságok mindkét kezelés esetében normál eloszlást mutattak, így a QTL térképezéshez felhasználhatóak. Minden mért tulajdonság esetében szignifikáns különbséget kaptunk a genotípusok esetében a vízmegvonás hatására. A populáció terméscsökkenése vízmegvonás hatására 32-78% volt, az optimális öntözéshez viszonyítva.

4.1.2. A 2015-ös üvegházi kísérlet

A 7. táblázatban a normál eloszlás vizsgálatára elvégzett Kolmogorov-Smirnov teszt eredményét ismertetjük. A 2015-ös kísérletben optimális öntözés körülményei között a földfeletti biomassza és a kalászolási idő adatsorai esetében nem valósult meg a normál eloszlás. Vízmegvonás körülményei között a kalászhosszúság, kalászolási idő és a stressz tolerancia index adatsora nem volt normáleloszlású. Ezeket az adatsorokat a térképezési munkához nem használtuk fel.

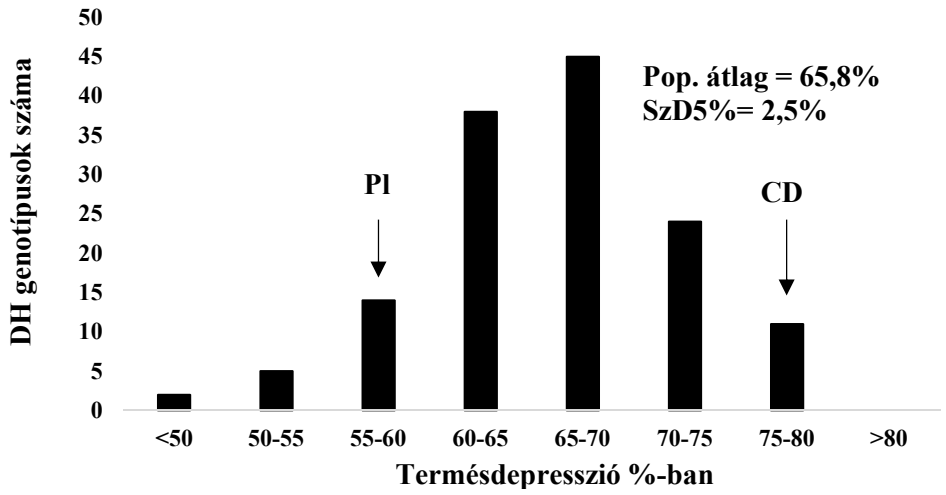
7. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció vizsgált tulajdonságaival elvégzett Kolmogorov-Smirnov teszt eredményei a két víznorma mellett 2015-ben. (Sig **>0,05**, teljesül a normál eloszlás)

Tulajdonság		Statisztika	Szabadságfok	Sig
Földfeletti biomassza (g/növény)	optimális öntözés	0,09	822	**0,02**
	vízmegvonás	0,04	822	0,20
Harvest Index	optimális öntözés	0,04	822	0,20
	vízmegvonás	0,07	822	0,06
Kalászhosszúság (cm)	optimális öntözés	0,05	822	0,20
	vízmegvonás	0,14	822	**0,01**
Kalászolási idő (nap)	optimális öntözés	0,15	822	**0,02**
	vízmegvonás	0,18	822	**0,03**
Kalásztömeg (g)	optimális öntözés	0,07	822	0,07
	vízmegvonás	0,06	822	0,20
Növénymagasság (cm)	optimális öntözés	0,05	822	0,20
	vízmegvonás	0,04	822	0,20
STI		0,08	822	**0,02**
Szemszám (db)	optimális öntözés	0,06	822	0,20
	vízmegvonás	0,07	822	0,06
Termés (g/növény)	optimális öntözés	0,05	822	0,20
	vízmegvonás	0,07	822	0,08

A 8. táblázatban a 2015-ös kísérletben vizsgált tulajdonságok esetében a populáció átlagokat, az ellenálló Plainsman V és az érzékeny Cappelle Desprez értékeit, a szórást, standard hibát, a minimum, maximum értékeket és a varianciát mutatjuk be, optimális és vízmegvonás körülményei között. A 8. táblázatban megfigyelhető, hogy a vizsgált tulajdonságok esetében a vízhiány következtében csökkenést figyeltünk meg.

8. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció - növénymagasság, kalászolási idő, földfeletti biomassza, kalásztömeg, szemszám, termés, harvest index, stressz tolerancia index (STI), ezerszemtömeg- optimális öntözés és szárazságstressz hatására mért adatai 2015-ben. Az ellenálló (Pl) és az érzékeny (CD) szülő értékei, populáció átlag (Pop. átlag), szórás, standard hiba (Std. hiba), minimum (Min), maximum (Max), variancia (Var)

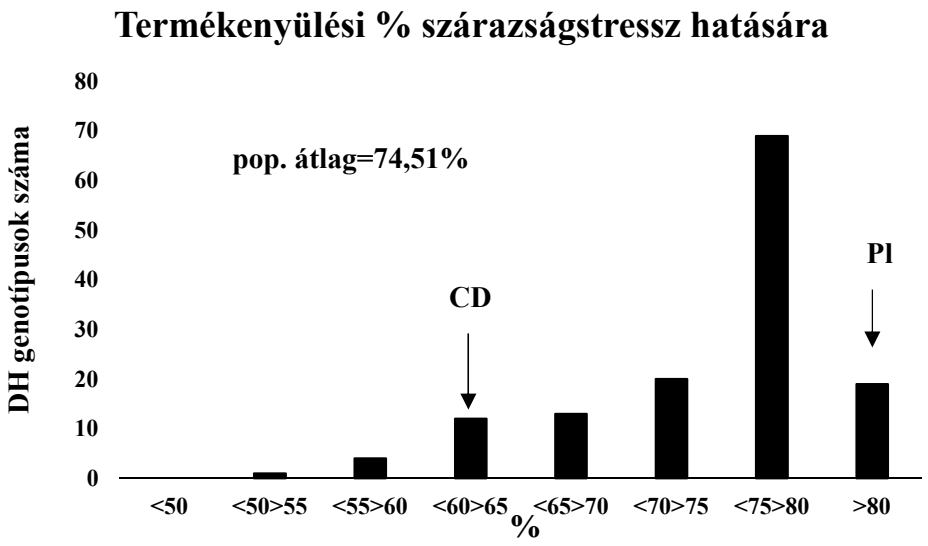
Tulajdonság	Kezelés	PL	CD	Pop. átlag	Szórás	Std. hiba	Min	Max	Var
Növénymagasság (cm)	optimális öntözés	69,30	76,70	77,46	8,17	0,69	60,00	94,33	66,73
	vízmegvonás	53,30	53,80	61,46	6,48	0,55	46,83	76,50	41,95
Kalászolási idő (nap)	optimális öntözés	109	128	115	4,16	0,35	107	129	17,26
	vízmegvonás	107	128	113	4,51	0,38	104	129	20,34
Földfeletti biomassza (g/növény)	optimális öntözés	3,80	4,60	4,24	0,29	0,02	2,76	5,02	0,09
	vízmegvonás	1,20	1,50	1,45	0,20	0,02	0,95	1,97	0,04
Kalásztömeg (g)	optimális öntözés	1,45	1,96	1,58	0,29	0,02	1,11	2,63	0,06
	vízmegvonás	0,70	0,70	0,78	0,10	0,01	0,56	1,01	0,01
Kalászhosszúság (cm)	optimális öntözés	6,90	11,50	8,42	1,17	0,10	5,38	11,50	1,37
	vízmegvonás	5,10	8,50	6,20	1,40	0,12	4,25	8,92	1,95
Szemszám (db)	optimális öntözés	28,00	45,00	39,15	6,14	0,52	23,67	53,67	37,74
	vízmegvonás	17,00	20,00	21,85	3,76	0,32	13,67	33,20	14,14
Termés (g/növény)	optimális öntözés	1,61	2,15	1,66	0,18	0,02	1,22	2,23	0,03
	vízmegvonás	0,53	0,51	0,56	0,09	0,01	0,33	0,81	0,01
Harvest Index	optimális öntözés	0,41	0,48	0,39	0,04	0,00	0,29	0,48	0,00
	vízmegvonás	0,46	0,34	0,39	0,04	0,00	0,29	0,47	0,00
Gyökérhosszúság (cm)	optimális öntözés	13,00	26,00	22,31	10,00	36,50	5,96	0,51	35,48
	vízmegvonás	28,00	24,00	22,78	9,50	36,00	4,86	0,41	23,57
Gyökér-száraztömeg (g/ növény)	optimális öntözés	0,14	0,49	0,21	0,06	0,54	0,08	0,01	0,01
	vízmegvonás	0,07	0,08	0,08	0,04	0,14	0,02	0,00	0,00
STI		0,30	0,40	0,34	0,17	0,62	0,07	0,01	0,01
Ezerszemtömeg (g)	optimális öntözés	39,30	38,60	25,88	16,35	38,97	4,25	0,36	18,04
	vízmegvonás	29,90	25,70	30,96	19,93	43,94	5,04	0,43	25,40



11. ábra. Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció DH törzseiben a vízmegvonás hatása a terméscsökkenésre, százalékban kifejezve, 2015-ben.

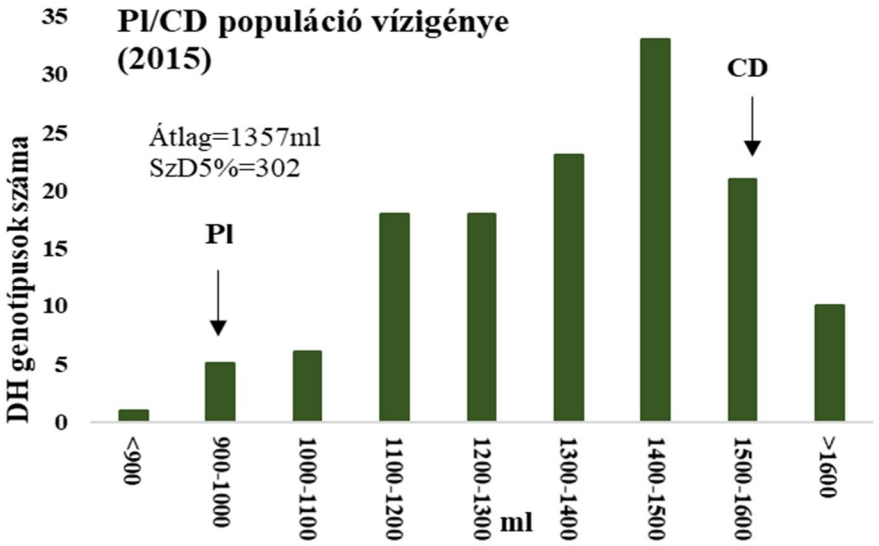
2015-ben a térképezési populáció átlagosan 65,8%-os termésveszteséggel reagált a szárazságstresszre (11. ábra). A populáció egészét nézve a termésveszteség 48-78% közötti volt. A szülők ebben az évben is a szárazságtűrési képességüknek megfelelő helyet foglalták el a populációban.

A terméscsökkenés egyik meghatározó tényezője a termékenyülés mértéke. Ebben az évben a kísérlet során a vízhiányra (stresszre) a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáció genotípusai 54% és 83% közötti termékenyüléssel reagáltak, az optimális vízellátáshoz képest. A Cappelle Desprez 62%-os termékenyülésre, míg a Plainsman V 82%-os termékenyülésre volt képest, a talajvízkapacitás 20%-ára öntözés mellett. A populáció átlag 74,5 % -os termékenyülés volt (12.ábra).



12. ábra. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció DH törzseinek termékenyülése az optimális öntözéshez viszonyítva százalékban kifejezve, 2015-ben.

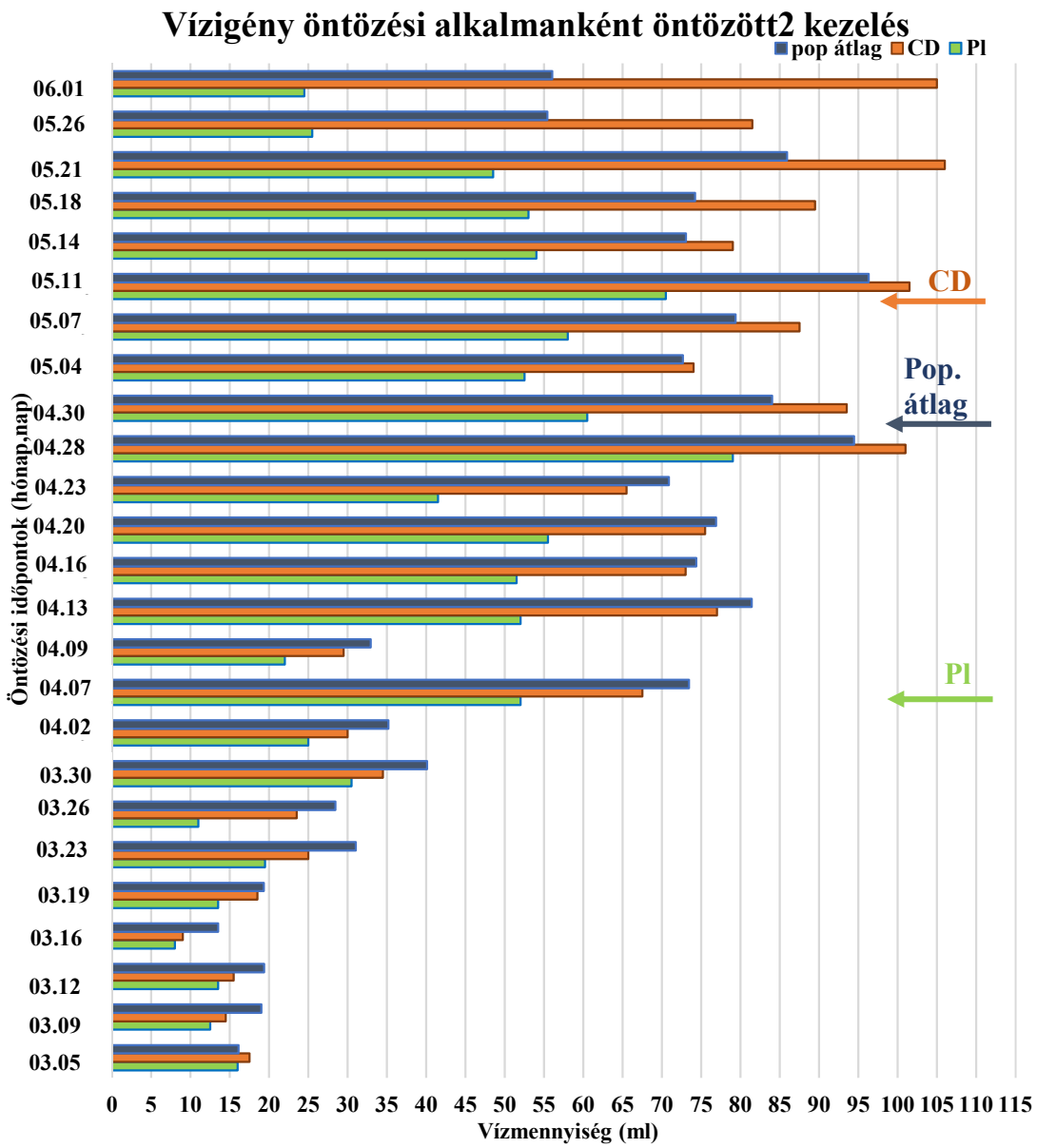
A 2015-ös üvegházi kísérletben a genotípusok egységes vízmennyiséggel történő öntözése mellett meghatároztuk a populáció genotípusainak vízigényét. Az egyedi vízfogyasztás mérésével újabb információhoz jutottunk a DH populációról. Az öntözött2 kezelés alkalmazása a genotípusok minden öntözési időpontban történő egyedi tömegmérés alapján kijuttatott vízmennyiségeket jelentette. A 13. ábrán megfigyelhető, hogy a DH törzsek vízigényében nagy eltérés mutatkozott. A vízigényük 899 ml - 1870 ml között volt, így a legkevésbé vízigényes és a legvízigényesebb genotípus esetén az eltérés több mint kétszeres volt.



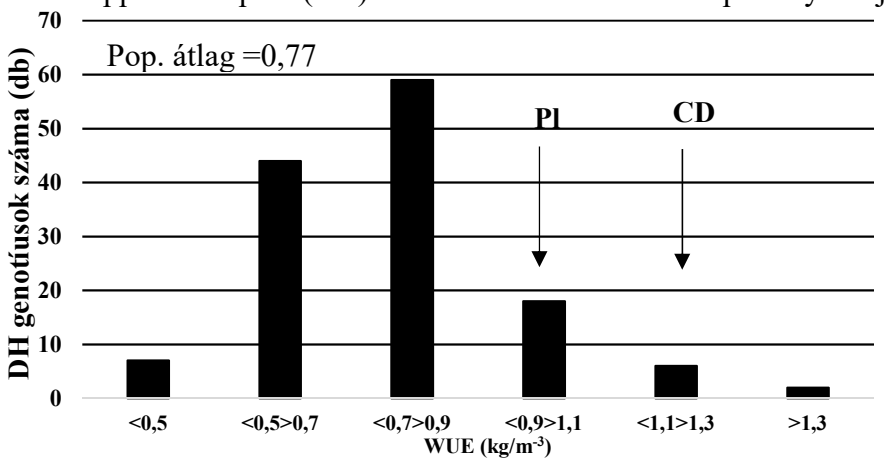
13. ábra. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populáció vízigénye, 2015-ös üvegházi kísérletben optimális öntözés 2 kezelés esetében (optimális öntözés 2= a genotípusok a vízigényüknek megfelelő vízmennyiséggel öntözve).

A 14. ábrán a térképezési populáció átlagának, valamint a Plainsman V és a Cappelle Desprez fajták vízigényét tüntettük fel öntözési időpontonként. Az ábrán jól látszik, hogy kalászoláskor minden esetben megnövekedett vízigényt tapasztaltunk. Látható, hogy a Plainsman V vízigénye a Cappelle Desprezhez és a populáció átlaghoz viszonyítva kisebb. A Cappelle Desprez virágzásától az öntözés befejezéséig jóval rövidebb idő telt el, mint a Plainsman V esetében. Az M3. táblázatban a térképezési populáció vízigényét tüntettük fel, genotípusonként.

A populáció DH genotípusainak a vízhasznosítási hatékonysági mutatója 0,27 kg/m^{-3}-1,41 kg/m^{-3} közé esett. A populáció átlaga 0,77 kg/m^{-3} volt az optimális öntözés2 kezelés esetében (15. ábra).



14. ábra. A 2015-ben optimális körülmények között mért vízmennyiségek öntözési időpontonként a térképezési populáció átlaga, a Plainsman V (Pl) és a Cappelle Desprez (CD) esetében. A kalászolási időpont nyíllal jelölve.



15. ábra. A Plainsman V/Cappelle Desprez vízhasznosítási hatékonysági (WUE) értékei optimális öntözés 2 kezelés esetében 2015-ben üvegházi körülmények között.

9. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáció 2015-ös üvegházi kísérletben alkalmazott kezelései – (optimális öntözés) öntözött1, öntözött2, vízmegvonás -közötti összefüggések a vizsgált tulajdonságok esetében Tukey-teszttel. (p<0,05 szignifikáns)

Növénymagasság (cm)				95% -os konfidencia intervallum	
Kezelés 1	Átlag	Kezelés 2	Sig.	Alsó korlát	Felső korlát
öntözött1	77,97[a]	vízmegvonás	**0,00**	14,64	17,56
öntözött2	80,16[a]	öntözött1	0,17	0,73	3,65
vízmegvonás	61,87[b]	öntözött2	**0,00**	-19,75	-16,83
SzD5%=7,66					
Kalászolási idő (nap)					
öntözött1	109,02[a]	vízmegvonás	**0,00**	-3,01	-1,29
öntözött2	108,63[a]	öntözött1	0,39	-1,24	0,47
vízmegvonás	111,17[b]	öntözött2	**0,00**	1,68	3,39
SzD5%=1,54					
Földfeletti biomassza (g/növény)					
öntözött1	3,94[a]	vízmegvonás	**0,00**	2,36	2,62
öntözött2	4,22[a]	öntözött1	0,45	0,15	0,41
vízmegvonás	1,45[b]	öntözött2	**0,00**	2,64	2,90
SzD5%=1,22					
Kalásztömeg (g)					
öntözött1	1,359[a]	vízmegvonás	**0,00**	0,53	0,63
öntözött2	1,72[b]	öntözött1	**0,00**	0,19	0,38
vízmegvonás	0,779[c]	öntözött2	**0,00**	0,77	0,86
SzD5%=0,35					
Termés (g/növény)					
öntözött1	1,66[a]	vízmegvonás	**0,00**	1,04	1,16
öntözött2	1,67[a]	öntözött1	0,98	-0,06	0,07
vízmegvonás	0,57[b]	öntözött2	**0,00**	1,04	1,16
SzD5%=0,56					
Kalászhosszúság (cm)					
öntözött1	7,83[a]	vízmegvonás	**0,00**	1,51	1,90
öntözött2	8,42[b]	öntözött1	**0,00**	-0,79	-0,40
vízmegvonás	6,13[c]	öntözött2	**0,00**	2,10	2,49
SzD5%=0,68					
Szemszám (db)					
öntözött1	34,75[a]	vízmegvonás	**0,00**	11,82	14,26
öntözött2	39,25[a]	öntözött1	0,51	3,28	5,72
vízmegvonás	21,71[b]	öntözött2	**0,00**	16,32	18,76
SzD5%=8,54					
Ezerszemtömeg (g)					
öntözött1	34,29[a]	vízmegvonás	**0,00**	15,66	19,06
öntözött2	44,15[b]	öntözött1	**0,00**	-5,20	-1,79
vízmegvonás	24,79[c]	öntözött2	**0,00**	12,17	15,57
SzD5%=9,62					

A 9. táblázatban az üvegházi kísérlet egyes kezelései közötti eltéréseket ismertettük. A növénymagasság, kalászolási idő, földfeletti biomassza, termés és a szemszám tulajdonságok esetében az optimális öntözés1, valamint az optimális öntözés2 kezelés között nem volt kimutatható különbség. Ezen tulajdonságok esetében az öntözött1 és öntözött2 kezelés szignifikánsan különbözött a vízmegvonásos (vízmegvonás) kezeléstől. A kalásztömeg, kalászhosszúság és ezerszemtömeg tulajdonságok esetében mindhárom kezelés szignifikánsan eltért egymástól.

Az optimális öntözés2 kezelésben felvételezett tulajdonságok közötti korrelációs koefficienseket mutatja be a 10. táblázat. A vízigény statisztikailag igazolhatóan pozitívan összefüggött a szemszámmal, terméssel és földfeletti biomasszával 1%-os hibaszinten. A kalásztömeg, kalászkák száma, gyökérhosszúság, és a gyökérszáraztömeg a vízigénnyel pozitív összefüggést mutatott 5%-os hibaszinten. A biomassza és a vízigény között számolt korrelációs koefficiens 0,12-al nagyobb volt, mint a termés és vízigény közötti. A gyökérszáraztömeg a vízigényen kívül a terméssel és a biomasszával is pozitívan korrelált. A vízhasznosító képesség negatív összefüggést mutatott a vízigénnyel. A WUE pozitívan korrelált a növénymagassággal, kalásztömeggel, kalászhossz, kalászkák számával, terméssel és a harvest indexel 1%-os hibaszinten.

A második üvegházi kísérletünkben meghatároztuk a DH genotípusok vízigényét. A legvízigényesebb és a legkevésbé vízigényes genotípus közötti eltérés kétszeres volt. A vízigény szoros pozitív összefüggést mutatott a szemszámmal, a terméssel és a földfeletti biomasszával.

10. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáció optimális öntözés 2 kezelés hatására mért fenotípusos tulajdonságok közötti korreláció vizsgálat 2015-ben. **P=1%, * P=5%

	növény-magasság	**föld feletti biomassza**	**kalásztömeg**	**kalász hosszúság**	**kalászka**	**termés**	**szemszám**	**kalászolási idő**	**gyökér hossz**	**gyökér-száraztömeg**	**vízigény**	**harvest index**
föld feletti biomassza	0,175*											
kalásztömeg	0,292**	0,423**										
kalász hosszúság	0,444**	0,362**	0,491**									
kalászka	0,349**	0,391**	0,569**	0,717**								
szemszám	0,257**	0,483**	0,707**	0,687**	0,671**							
termés	0,064	0,889**	0,542**	0,280**	0,316**	0,532**						
kalászolási idő	0,136	0,036	0,182*	0,270**	0,411**	0,072	0,058					
gyökér hossz	0,013	0,157	0,168*	0,144	0,219*	0,097	0,100	0,300**				
gyökér-száraztömeg	0,012	0,200*	0,128	0,081	0,079	0,134	0,205*	0,061	0,027			
vízigény	-0,035	0,801**	0,192*	0,162	0,190*	0,275**	0,682**	0,027	0,196*	0,192*		
harvest index	-0,262**	-0,255**	0,230**	-0,175*	-0,173*	0,095	0,208*	0,047	-0,126	0,013	-0,265**	
WUE	0,292**	-0,161	0,749**	0,278**	0,332**	0,412**	0,059	0,199*	0,056	-0,008	-0,446**	0,460**

4.1.3. A 2015-ös tenyészkerti kísérlet

A 2015-ös, tenyészkertben mért adatokat bemutató 11. táblázatban megfigyelhető, hogy az esőárnyékoló sátor alatt nevelt növények (továbbiakban vízmegvonás) minden felvételezett tulajdonság esetében csökkenést mutattak az optimális öntözéshez képest.

A melléklet 5. táblázatban a tenyészkerti adatokkal végzett kéttényezős varianciaanalízis eredményeit tüntettük fel. A növénymagasság esetében mind a kezelés, mind a genotípus, mind a genotípus x kezelés interakció szignifikánsnak mutatkozott. A kalászolási idő esetében is hasonlóan szignifikáns különbség adódott, mind a kezelés, mind a genotípus, mind a genotípus x kezelés interakciót tekintve. A termés és az ezerszemtömeg esetében szintén szignifikáns különbséget figyeltünk meg a kezelés a genotípus, valamint a kettő interakcióját nézve. A stressz tolerancia index genotípusonként szignifikáns mértékű eltérést mutatott.

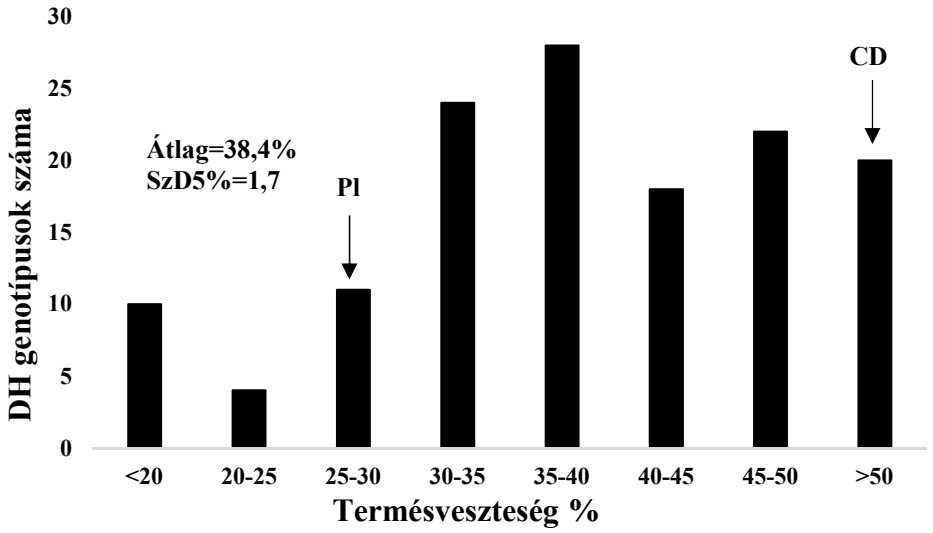
11. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció - növénymagasság, kalászolási idő, termés, ezerszemtömeg STI- optimális öntözés és szárazságstressz hatására mért adatai: az ellenálló (Pl) és az érzékeny (CD) szülő értékei, populáció átlag (Pop. átlag), szórás, standard hiba (Std. hiba), minimum (Min), maximum (Max), variancia (Var)

Tulajdonság	**Kezelés**	**Pl**	**CD**	**Pop. átlag**	**Szórás**	**Std. hiba**	**Min**	**Max**	**Var**
Növénymagasság (cm)	optimális öntözés	92	111	96,40	8,88	0,76	75,00	121,67	78,80
	vízmegvonás	87	104	97,88	9,84	0,84	75,67	125,00	96,88
Kalászolási idő (nap)	optimális öntözés	126	141	130,78	2,36	0,20	125,67	140,67	5,56
	vízmegvonás	127	137	130,25	2,25	0,19	124,33	138,33	5,08
Termés (g/parcella)	optimális öntözés	118	205	191,49	37,09	3,17	95,69	290,35	1375,87
	vízmegvonás	94	57	116,98	23,93	2,04	57,21	186,01	572,77
Ezerszemtömeg (g)	optimális öntözés	35	44	40,01	4,09	0,35	30,20	50,97	16,76
	vízmegvonás	32	41	34,94	4,44	0,38	24,73	47,10	19,69
STI		0,48	0,39	0,62	0,22	0,02	0,21	0,58	0,05

A 12. táblázat alapján elmondható, hogy 2015-ben tenyészkerti körülmények között erős pozitív összefüggést találtunk az optimálisan öntözött kalászolási idő és a vízmegvonásos kalászolási idő, vízmegvonásos és az optimálisan öntözött növénymagasság között. Az optimálisan öntözött termés és a kalászolási idő (optimális öntözés, vízmegvonás) között pozitív korrelációt számoltunk. A vízmegvonásos és az optimálisan öntözött termés között szintén erős pozitív összefüggést mutattunk ki. Az ezerszemtömeg pozitívan összefüggött a növénymagassággal és a terméssel a két kezelés hatására. Valamint az ezerszemtömeg negatív összefüggést mutatott a kalászolási idővel vízmegvonás körülményei között. A stressz tolerancia index a kalászolási idő kivételével minden mért paraméterrel pozitívan korrelált.

12. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció tenyészkerti adatai közötti korreláció vizsgálat 2015-ben. (**P=1%, * P=5%)

	Kalászolás ***optimális öntözés***	**Kalászolás** ***vízmegvonás***	**Növénymagasság** ***optimális öntözés***	**Növénymagasság** ***vízmegvonás***	**Termés** ***optimális öntözés***	**Termés** ***vízmegvonás***	**Ezerszemtömeg** ***optimális öntözés***	**Ezerszemtömeg** ***vízmegvonás***
Kalászolsi idő ***vízmegvonás***	0,886**							
Növénymagasság ***optimális öntözés***	0,416**	0,427**						
Növénymagasság ***vízmegvonás***	-0,450**	-0,430**	0,794**					
Termés ***optimális öntözés***	0,269*	0,221*	0,153	0,067				
Termés ***vízmegvonás***	0,018	0,044	0,295*	0,322**	0,468**			
Ezerszemtömeg ***optimális öntözés***	-0,161	-0,164	0,305**	0,358**	0,128	0,237*		
Ezerszemtömeg ***vízmegvonás***	-0,370**	-0,570**	0,531**	0,573**	0,096	0,344**	0,838**	
Stressz tolerancia Index	0,161	0,161	0,287*	0,244*	0,834**	0,863**	0,225*	0,276*



16. ábra. A szárazságstressz hatása a Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció DH törzseinek a terméscsökkenésére százalékban kifejezve 2015-ben tenyészkerti körülmények között.

A 16. ábrán megfigyelhető, hogy a tenyészkerti kísérletben a populáció átlagos termésvesztesége 38,4% volt a szárazságstressz hatására. A populációban a termésveszteség 20-60% között alakult. A Plainsman V és a Cappelle Desprez ebben a kísérletben is a szárazságtűrési képességüknek megfelelő helyet foglalták el a termésveszteséget tekintve.

Tenyészkerti kísérletünkben pozitív összefüggést mutattunk ki a termés és a kalászolási idő között optimális és vízmegvonásos körülmények között. A Stressz Tolerancia Index a kalászolási időn kívül minden tulajdonsággal pozitívan korrelált.

4.1.4. A 2016-os üvegházi kísérlet

A 2016-os üvegházi kísérlet eredményeit a.13. táblázat mutatja be. Az adatok az előző két évhez hasonlóan alakultak. A 2016-os évben öntöztük a növényeket a három kísérlet közül a legkisebb víznormával a tenyészidőszak alatt, mely összesen optimális öntözés esetében 1070 ml-t jelentett. Ez, az eredmények alakulásában is megmutatkozott. A korábbi évekhez képest kisebb földfeletti biomassza adatokat, valamint terméseredményeket mértünk. A populáción belül a genotípusok közötti különbség azonban változatlan maradt.

13. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció - növénymagasság, kalászolási idő, földfeletti biomassza, kalásztömeg, szemszám, termés, harvest index, stressz tolerancia index (STI), ezerszemtömeg- optimális öntözés és szárazságstressz hatására mért adatai (az ellenálló (Pl) és az érzékeny (CD) szülő értékei, populáció átlag (Pop. átlag), szórás, standard hiba (Std. hiba), minimum (Min), maximum (Max), variancia (Var).) 2016-ban

Tulajdonság	Kezelés	Pl	CD	Pop.Átlag	Std hiba	Szórás	Min	Max	Var
Növénymagasság (cm)	optimális öntözés	70	81	76,88	0,61	7,22	61,50	95,25	52,07
	vízmegvonás	56	63	63,31	0,46	5,40	50,75	75,46	29,14
Kalászolási idő (nap)	optimális öntözés	97	116	105,34	0,30	3,59	98,00	122,00	12,91
	vízmegvonás	99	110	103,18	0,33	3,83	97,00	124,00	14,70
Földfeletti biomassza (g/növény)	optimális öntözés	3,3	4,7	3,38	0,02	0,25	2,95	4,66	0,06
	vízmegvonás	0,98	1,27	1,12	0,01	0,12	0,74	1,80	0,01
Kalásztömeg (g)	optimális öntözés	1,02	2,7	1,73	0,02	0,20	1,08	2,30	0,04
	vízmegvonás	0,57	0,38	0,59	0,01	0,10	0,20	1,10	0,01
Kalászhosszúság (cm)	optimális öntözés	7,3	7,7	8,30	0,08	0,96	6,08	11,15	0,91
	vízmegvonás	4,9	4,8	5,65	0,06	0,68	3,37	7,68	0,46
Szemszám (db)	optimális öntözés	38	31	42,30	0,61	7,24	25,50	59,83	52,44
	vízmegvonás	20	14	16,63	0,32	3,75	1,50	25,17	14,07
Termés (g/növény	optimális öntözés	0,98	1,29	1,47	0,01	0,17	0,57	1,90	0,03
	vízmegvonás	0,36	0,28	0,43	0,01	0,09	0,05	0,57	0,01
Harvest index	optimális öntözés	0,41	0,38	0,44	0,00	0,04	0,18	0,52	0,00
	vízmegvonás	0,36	0,18	0,38	0,01	0,07	0,05	0,49	0,01
STI		0,59	0,28	0,63	0,01	0,13	0,08	0,88	0,02
Ezerszemtömeg (g)	optimális öntözés	33,1	32,1	26,60	0,41	4,88	7,69	40,00	23,78
	vízmegvonás	28,8	24,1	31,64	0,38	4,45	20,36	44,23	19,76

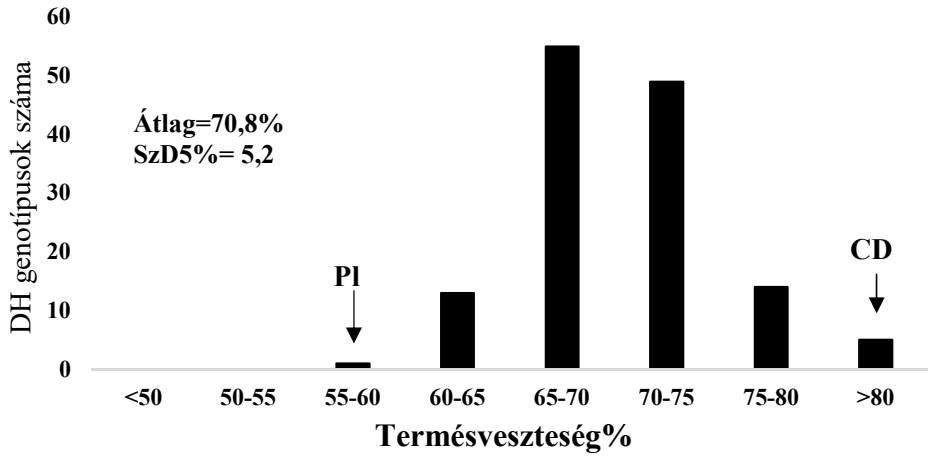
A 14. táblázat a 2016-os adatokkal elvégzett normalitás vizsgálat eredményeit tartalmazza, amelyeknek az alapján elmondható, hogy a kalászolási idő esetében egyik kezelésnél sem normális eloszlású a populáció, illetve vízmegvonás körülmények között a kalásztömeg adatok nem normál eloszlásúak. A térképezést ezekkel a tulajdonságokkal nem végeztük el.

14. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció vizsgált tulajdonságaival elvégzett Kolmogorov-Smirnov teszt eredményei a két víznorma mellett. (Sig.**>0,05**, teljesül a normál eloszlás)

		Kolmogorov-Smirnov teszt		
Tulajdonság		**Statisztika**	**Szabadságfok**	**Sig.**
Ezerszemtömeg (g)	optimális öntözés	0,049	822	0,200
	Vízmegvonás	0,067	822	0,200
Föld feletti biomassza (g/növény)	optimális öntözés	0,067	822	0,200
	Vízmegvonás	0,073	822	0,071
Harvest index	optimális öntözés	0,126	822	0,17
	vízmegvonás	0,189	822	0,26
Kalászhosszúság (cm)	optimális öntözés	0,046	822	0,200
	vízmegvonás	0,049	822	0,200
Kalászolási idő (nap)	optimális öntözés	0,146	822	**0,016**
	vízmegvonás	0,176	822	**0,030**
Kalásztömeg (g)	optimális öntözés	0,056	822	0,200
	vízmegvonás	0,103	822	**0,001**
Növénymagasság (cm)	optimális öntözés	0,054	822	0,200
	vízmegvonás	0,043	822	0,200
Stressz tolerancia index		0,093	822	0,06
Szemszám (db)	optimális öntözés	0,044	822	0,200
	vízmegvonás	0,056	822	0,200
Termés (g/növény)	optimális öntözés	0,074	822	0,067
	vízmegvonás	0,153	822	0,058

A 2016. évben a korábbiakhoz hasonlóan minden tulajdonságra szignifikáns hatással volt a vízmegvonás (melléklet 6.). A földfeletti biomassza produktumon kívül minden tulajdonság esetében a genotípushatás szignifikáns volt. A földfeletti biomassza produktumon és a kalászhosszúságon kívül a genotípus x kezelés interakció szignifikánsnak bizonyult.

A 17. ábrán a termésveszteség 2016-os alakulása figyelhető meg. A vizsgált évek közül ebben az évben mértük a legnagyobb terméscsökkenést, mely a populáció átlagát nézve 70,8% volt. A termésveszteség 55-85% között mutatkozott, mely igen jelentős különbség.



17. ábra. Vízmegvonás hatása a Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció DH törzseinek terméscsökkenésére, százalékban kifejezve, 2016-ban.

A 2016-os kísérletben a termékenyülés vízmegvonás körülmények között a DH populációban 21% és 81% között adódott, a Cappelle Desprez 39% termékenyüléssel, míg a Plainsman V 63%-os termékenyüléssel reagált a vízmegvonásra. A populáció átlag 56,68%-nak adódott 2016-ban (18. ábra).

18. ábra. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populáció DH törzseinek termékenyülése az optimális öntözéshez képest százalékban kifejezve, 2014-ben.

A harmadik üvegházi kísérletünkben az előző kettőhöz hasonló eredményeket kaptunk a DH populáció fenotipizálása során. A kevesebb öntözött víz miatt a biomassza és termés eredményeink a korábbiaknál kisebbek voltak. A kalászolási idő és a vízmegvonásos kalásztömeg adatokat a térképezési munkákhoz a normál eloszlás hiányában nem használtuk fel.

4.1.5. Üvegházi adatok közötti összefüggés vizsgálat

A három üvegházi kísérletet együtt vizsgálva a genotípust és a kezelést fix faktornak véve, az évet randomnak véve a 15. táblázatban közölt eredményt kaptuk. Az év szignifikáns hatással volt a földfeletti biomasszára.

15. táblázat. A három évben elvégzett üvegházi kísérlet felvételezett tulajdonságainak összefüggés vizsgálata a kalászolási idő, növénymagasság, földfeletti biomassza és a Harvest index esetében

Tulajdonság	**Növénymagasság (cm)**	**Eltérés négyzetösszeg**	**df**	**MS**	**F**	**Sig.**
kezelés		145006,67	1	145006,67	98,02	**0,01**
genotípus		87921,12	135	651,27	5,41	**0,00**
év		625,51	2	312,76	0,20	0,83
kezelés * genotípus		19342,28	135	143,28	3,25	**0,00**
kezelés * év		2958,77	2	1479,39	33,58	**0,00**
genotípus * év		32481,3	270	120,3	2,73	**0,00**
kezelés * genotípus * év		11894,62	270	44,05	1,70	**0,00**
Tulajdonság	**Föld feletti száraztömeg (g/növény)**	**Eltérés négyzetösszeg**	**df**	**MS**	**F**	**Sig.**
kezelés		5161,91	1	5161,91	231,52	**0,00**
genotípus		91,7	135	0,68	1,37	**0,01**
év		1576,69	2	788,35	35,15	**0,03**
kezelés * genotípus		48,02	135	0,36	0,98	0,56
kezelés * év		44,59	2	22,3	61,21	**0,00**
genotípus * év		133,4	270	0,49	1,36	**0,01**
kezelés * genotípus * év		98,35	270	0,36	0,74	1,00
Tulajdonság	**Harvest Index**	**Eltérés négyzetösszeg**	**df**	**MS**	**F**	**Sig.**
kezelés		1,17	1	1,17	3,48	0,20
genotípus		4,32	135	0,03	2,85	**0,00**
év		1,48	2	0,74	2,19	0,31
kezelés * genotípus		1,35	135	0,01	1,11	0,23
kezelés * év		0,67	2	0,34	37,45	**0,00**
genotípus * év		3,04	270	0,01	1,25	**0,03**
kezelés * genotípus * év		2,43	270	0,01	1,42	**0,00**

16. táblázat. A három évben elvégzett üvegházi kísérlet felvételezett tulajdonságainak összefüggés vizsgálata a termés, kalásztömeg, kalászhosszúság, szemszám, ezerszemtömeg esetében

Tulajdonság	Termés (g/növény)	Eltérés négyzetösszeg	df	MS	F	Sig.
kezelés		1027,54	1	1027,54	1075,31	**0,00**
genotípus		31,39	135	0,23	1,95	**0,00**
év		400,86	2	200,43	212,14	**0,01**
kezelés * genotípus		17,69	135	0,13	1,01	0,47
kezelés * év		1,91	2	0,96	7,36	**0,00**
genotípus * év		32,13	270	0,12	0,92	0,76
kezelés * genotípus * év		35,04	270	0,13	1,15	0,06
Tulajdonság	**Kalásztömeg (g)**	**Eltérés négyzetösszeg**	**df**	**MS**	**F**	**Sig.**
kezelés		633,71	1	633,71	44,80	**0,02**
genotípus		51,16	135	0,38	2,09	**0,00**
év		206,3	2	103,15	7,26	0,12
kezelés * genotípus		26,15	135	0,19	1,73	**0,00**
kezelés * év		28,29	2	14,15	126,15	**0,00**
genotípus * év		49,01	270	0,18	1,62	**0,00**
kezelés * genotípus * év		30,28	270	0,11	1,52	**0,00**
Tulajdonság	**Kalászhossz (cm)**	**Eltérés négyzetösszeg**	**df**	**MS**	**F**	**Sig.**
kezelés		3203,68	1	3203,68	21,74	**0,04**
genotípus		2660,28	135	19,71	6,22	**0,00**
év		471,79	2	235,9	1,60	0,38
kezelés * genotípus		411,04	135	3,04	1,09	0,28
kezelés * év		294,74	2	147,37	52,61	**0,00**
genotípus * év		855,02	270	3,17	1,13	0,16
kezelés * genotípus * év		756,28	270	2,8	1,25	**0,01**
Tulajdonság	**Szemszám (db)**	**Eltérés négyzetösszeg**	**df**	**MS**	**F**	**Sig.**
kezelés		289317,68	1	289317,68	25,41	**0,04**
genotípus		57995,44	135	429,6	5,15	**0,00**
év		56501,69	2	28250,84	2,48	0,29
kezelés * genotípus		13742,66	135	101,8	1,38	**0,01**
kezelés * év		22772,58	2	11386,29	154,32	**0,00**
genotípus * év		22505,98	270	83,36	1,13	0,16
kezelés * genotípus * év		19922,09	270	73,79	1,59	**0,00**
Tulajdonság	**Ezerszemtömeg (g)**	**Eltérés négyzetösszeg**	**df**	**MS**	**F**	**Sig.**
kezelés		60560,53	1	60560,53	3,81	0,19
genotípus		46179,4	135	342,07	2,71	**0,00**
év		28122,08	2	14061,04	0,88	0,53
kezelés * genotípus		9713,25	135	71,95	0,86	0,84
kezelés * év		31767,39	2	15883,69	189,29	**0,00**
genotípus * év		34052,76	270	126,12	1,50	**0,00**
kezelés * genotípus * év		22656,39	270	83,91	1,75	**0,00**

A 16. táblázatban a terméskomponensek alakulását mutatjuk be a három év adatai alapján. A termés esetében figyeltünk meg évhatást a kísérleteinkben, mely köszönhető a 2016-os évi alacsonyabb kijuttatott vízmennyiségnek.

A 17. táblázatban a három kísérlet átlagaival elvégzett korreláció analízis eredményeit mutatjuk be. A melléklet 7 táblázatai részletesen az évenkénti adatokkal elvégzett analízist tartalmazzák. A 17. táblázatból a vízigénnyel illetve a terméssel kapcsolatos összefüggéseket emeljük ki. A vízigény statisztikailag igazolhatóan pozitívan összefüggött a kalászolási idővel, földfeletti biomasszával, kalászhosszúsággal és gyökérszáraztömeggel, mind optimális öntözés, mind vízmegvonás körülményei között. Az ezerszemtömeg és a vízigény között számolt korrelációs koefficiens csak vízmegvonás kezelés esetében volt szignifikáns, mely negatív volt.

Optimális öntözés körülményei között a termés pozitívan összefüggött a biomasszával, kalászhosszúsággal, kalásztömeggel, szemszámmal, valamint a vízmegvonásos terméssel. A három év átlagát véve a termés mennyisége vízhiányos környezetben (vízmegvonás kezelés) a vízmegvonás növénymagassággal, kalászolási idővel, biomasszával, kalásztömeggel és szemszámmal korrelált pozitívan. A vízmegvonás hatására mért termés pozitívan összefüggött az optimális öntözés során regisztrált kalászolási idővel, és szemszámmal.

17. táblázat. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év átlag adataival számolva. (Ph=növénymagasság. Ht=kalászolási idő, Bm= földfeletti biomassza, Kw = főkalász tömeg, Kl = főkalász hossz, Gn = kalászonkénti szemszám a főkalászban, Gy = termés, TKW = ezerszemtömeg, Rdm=gyökérszáraztömeg, Wn= vízigény ww = optimális öntözés, ds = vízmegvonásos (*: p=1%, **: p=5% ns=nem szignifikáns)

	PHds	**PHww**	**HTds**	**HTww**	**BMds**	**BMww**	**KWds**	**KWww**	**KLds**	**KLww**	**GNds**	**GNww**	**GYds**	**TKWds**	**RDMds**	**RDMww**
PHww	**0,795****															
HTds	Ns	**0,237****														
HTww	Ns	**0,214***	**0,795****													
BMds	Ns	ns	**0,391****	**0,469****												
BMww	Ns	ns	**0,392****	**0,401****	**0,510****											
KWds	Ns	ns	ns	ns	**0,538****	ns										
KWww	Ns	ns	**0,387****	**0,363****	**0,428****	**0,422****	**0,433****									
KLds	Ns	ns	**0,383****	**0,396****	**0,266****	**0,300****	**ns**	**0,229****								
KLww	Ns	**0,215***	**0,466****	**0,484****	**0,296****	**0,424****	**ns**	**0,444****	**0,815****							
GNds	Ns	ns	ns	ns	**0,322****	ns	**0,539****	**0,232****	**0,395****	**0,371****						
GNww	Ns	ns	**0,286****	**0,272****	**0,341****	**0,287****	**0,370****	**0,590****	**0,452****	**0,580****	**0,762****					
GYds	**0,175***	ns	**-0,185***	**-0,184***	**0,428****	ns	**0,758****	ns	ns	ns	**0,540****	**0,256****				
GYww	Ns	ns	ns	ns	**0,241****	**0,573****	**0,206***	**0,439****	**0,203***	ns	**0,298****	**0,360****	**0,302****			
TKWds	Ns	**0,249****	ns	ns	ns	ns	ns	**0,219****	**-0,349****	**-0,358****	**-0,554****	**-0,563****	ns			
TKWww	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	**0,210***	ns	**-0,396****	**-0,411**	**-0,586****	**-0,535****	**0,193***	**0,753****		
RDMds	Ns	ns	**0,418****	**0,385****	**0,380****	**0,254****	ns	ns	**0,276****	**0,342****	ns	**0,195***	ns	**-0,169***		
RDMww	**-0,212***	ns	**0,512****	**0,422****	**0,228****	**0,445****	ns	ns	**0,310****	**0,295****	ns	ns	**-0,262****	ns	**0,455****	
WNww	Ns	ns	**0,246****	**0,230***	**0,315***	**0,336****	ns	ns	**0,201***	**0,228****	ns	ns	ns	**-0,197***	**0,431****	**0,388****

A három kísérleti év fenotípusos adataival elvégzett elemzés alapján, melyben mind a genotípust, kezelési évet random hatásnak vettünk, meghatároztuk a variancia komponenseket, melyekből kiszámoltuk az ismételhetőségi értékeket. (18. táblázat). A legmagasabb értéket a növénymagasság, a legalacsonyabbat a biomassza és a termés esetében kaptuk.

18. táblázat. A három kísérleti év variancia komponenseiből számolt ismételhetőségi értékszámok a fenotípusos tulajdonságok esetében

Tulajdonság	h^2
földfeletti biomassza	0,107
termés	0,123
kalásztömeg	0,229
ezerszemtömeg	0,445
szemszám	0,456
kalászhosszúság	0,521
harvest index	0,543
növénymagasság	0,565

A három üvegházi kísérletet összehasonlító vizsgálat eredményeképpen a földfeletti biomassza esetében évhatást tapasztaltunk. Az ismételhetőségi együttható a legalacsonyabb a földfeletti biomassza, a legmagasabb a növénymagasság esetében volt.

4.1.6. Az ellenálló - és érzékeny genotípusok jellemzése

A szárazságtűrés komplexitása miatt, egy genotípus adott évben valamely tulajdonság esetében mutatott jó teljesítménye, nem jelent ellenállóságot. Kísérleteinkben igyekeztünk megtalálni azokat a genotípusokat a populációban, melyek több évben, több tulajdonságra nézve kisebb veszteséget szenvedtek el vízhiányos környezetben, a populáció átlagához képest. Az ilyen genotípusokat ellenállónak tekintettük vízmegvonással (szárazság) szemben.

A 19. táblázatban az első csoportot ezek a genotípusok képezik, a második csoport az érzékenyeké, amelyek a populáció átlagához képest nagyobb veszteséggel reagáltak a szárazságstresszre. A 19. táblázatban a genotípusok terméseredményeit tüntettük föl kísérleteinkben, mindkét kezelés mellett. A 19. táblázat alapján elmondható, hogy az ellenálló genotípusok optimális körülmények között kisebb terméspotenciállal rendelkeznek, mint az érzékenyek. Vízhiányos körülmények között hasonló a két csoport termésmennyisége.

19. táblázat. Termésmennyiségek alakulása kiválogatott ellenálló (Pl, PC27, PC110, PC145, PC159, PC332) és érzékeny (CD, PC30, PC64, PC74, PC287, PC352, PC357) genotípusok esetében a négy kísérletben optimálisan optimális öntözés (optimális öntözés) és vízmegvonásos körülmények között (vízmegvonás)

	Termés							
	2014 üvegház (g/növény)		2015 üvegház (g/növény)		2015 tenyészkert (g/parcella)		2016 üvegház (g/növény)	
	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás
Pl	2,3	1,46	1,61	0,53	152	118	1,39	0,51
PC27	2,4	1,43	1,4	0,53	132	117	1,55	0,39
PC110	2,51	1,49	1,57	0,54	169	113	1,22	0,4
PC145	2,34	1,26	1,72	0,69	105	79	1,47	0,41
PC159	2,89	1,24	1,63	0,54	163	102	1,44	0,38
PC332	2,66	1,37	1,5	0,81	151	106	1,53	0,49
átlag	**2,52**	**1,38**	**1,57**	**0,61**	**145,33**	**122,50**	**1,43**	**0,43**
CD	2,8	0,59	2,14	0,51	258	57	1,91	0,21
PC30	2,8	0,7	1,28	0,45	285	178	1,57	0,27
PC64	2,6	1,67	1,73	0,62	216	149	1,68	0,51
PC74	3,26	1,88	1,45	0,56	213	169	1,05	0,09
PC287	3,69	1,9	1,54	0,57	204	186	1,44	0,38
PC352	3,24	1,62	1,47	0,55	144	86	1,06	0,34
PC357	2,66	1,62	1,6	0,75	235	107	1,69	0,45
Átlag	**3,01**	**1,43**	**1,60**	**0,57**	**222,14**	**133,14**	**1,49**	**0,32**

A 20/1.-20/3. táblázatban feltüntettük a genotípusok növénymagasság, kalászolási idő, biomassza, ezerszemtömeg, gyökértömeg és vízigény eredményeit.

20/1 táblázat. A kiválogatott toleráns és érzékeny genotípusok növénymagasságának, kalászolási idejének, biomassza tömegének, ezerszemtömegének, gyökér-száraztömegének, vízigényének alakulása a kísérletek során, a két kezelés hatására

	Kalászolási idő (nap)							
	2014 üvegház		2015 üvegház		2015 tenyészkert		2016 üvegház	
	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás
Pl	89	87	109	107	126	127	99	97
PC27	94	106	111	113	132	131	104	109
PC110	93	92	110	108	133	131	100	101
PC145	92	95	115	117	131	129	104	105
PC159	95	91	118	118	130	105	106	105
PC332	93	93	117	118	131	130	106	105
átlag	**92,67**	**94,00**	**113,33**	**113,50**	**130,50**	**125,50**	**103,17**	**103,67**
CD	115	103	129	128	141	137	122	116
PC30	108	89	126	125	138	138	117	108
PC64	92	92	112	113	127	127	103	102
PC74	101	91	125	125	137	138	113	108
PC287	105	100	117	117	130	132	111	108
PC352	100	100	122	123	133	135	111	111
PC357	97	97	120	122	133	132	109	110
átlag	**102,57**	**96,00**	**121,57**	**121,86**	**134,14**	**134,14**	**112,29**	**109,00**

20/2 táblázat. A kiválogatott toleráns és érzékeny genotípusok növénymagasságának, kalászolási idejének, biomassza tömegének, ezerszemtömegének, gyökérszáraztömegének, vízigényének alakulása a kísérletek során, a két kezelés hatására

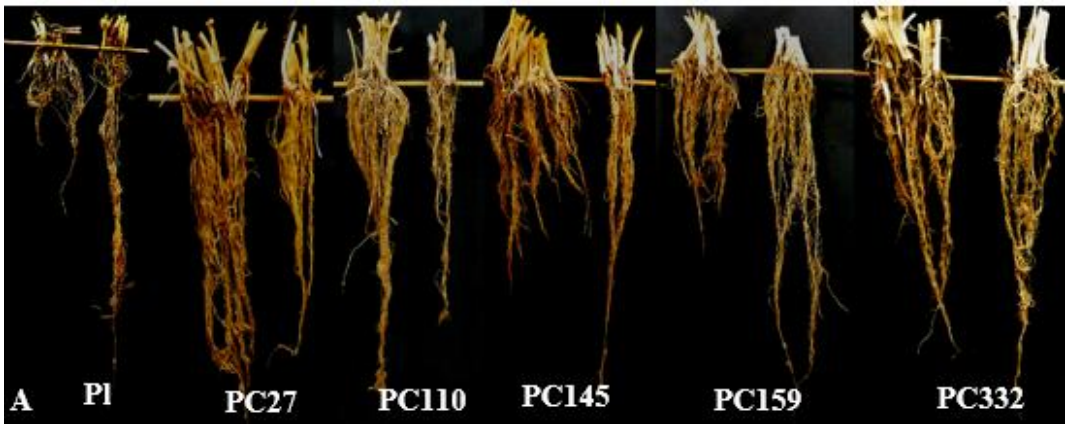
	Növénymagasság (cm)							
	2014 üvegház		2015 üvegház		2015 tenyészkert		2016 üvegház	
	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás
Pl	71	59	69	53	92	87	70	59
PC27	97	66	86	68	112	102	92	67
PC110	51	59	67	52	95	91	63	52
PC145	77	65	88	63	107	98	83	64
PC159	88	74	92	72	129	105	90	72
PC332	75	69	85	67	96	94	80	68
átlag	**76,50**	**65,33**	**81,17**	**62,50**	**105,17**	**96,17**	**79,67**	**63,67**
CD	91	56	76	53	111	107	82	63
PC30	87	68	83	57	121	118	86	62
PC64	82	73	86	65	104	104	84	69
PC74	92	79	84	57	115	112	88	68
PC287	83	65	90	63	125	109	87	64
PC352	70	56	68	48	90	89	69	52
PC357	79	60	76	63	105	103	77	61
átlag	**82,5**	**65,14**	**80,43**	**58,00**	**110,14**	**106,00**	**81,86**	**62,71**

	Biomassza (g/növény)					
	2014 üvegház		2015 üvegház		2016 üvegház	
	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás
Pl	4,9	2,3	3,96	1,95	3,38	0,98
PC27	4,9	3,2	3,78	1,25	3,7	1,1
PC110	4,25	2,37	4,01	1,26	3,2	1,08
PC145	4,29	2,5	4,16	1,6	3,26	1,11
PC159	5,08	2,46	4,24	1,44	3,32	1,03
PC332	5,36	2,72	4,17	1,97	3,33	1,1
átlag	**4,80**	**2,59**	**4,05**	**1,58**	**3,37**	**1,07**
CD	7,5	2,7	4,67	1,63	3,9	1,6
PC30	7,04	2,88	4,37	1,41	3,17	1,13
PC64	5,2	2,92	4,24	1,22	3,49	1,18
PC74	5,5	2,97	4,65	1,46	3,69	0,97
PC287	5,71	2,67	4,21	1,8	3,38	1,05
PC352	5,52	2,32	4,64	1,72	3,18	1,14
PC357	5,04	2,94	4,65	1,82	3,49	1,11
átlag	**5,93**	**2,77**	**4,49**	**1,58**	**3,47**	**1,17**

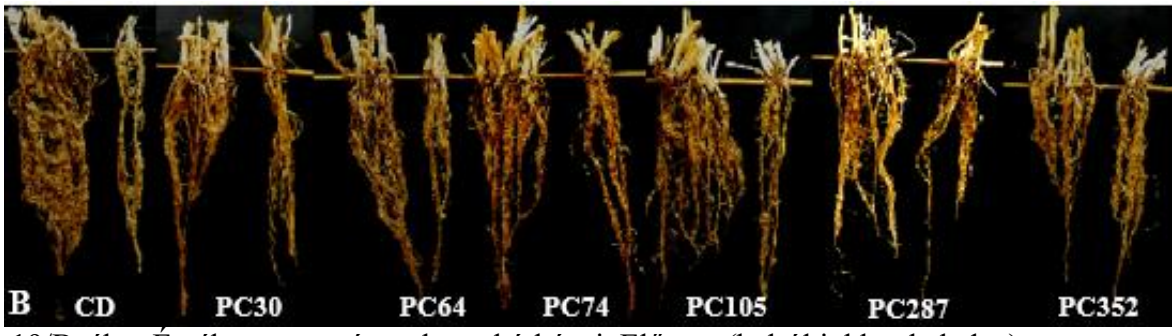
20/3. táblázat. A kiválogatott toleráns és érzékeny genotípusok növénymagasságának, kalászolási idejének, biomassza tömegének, ezerszemtömegének, gyökér-száraztömegének, vízigényének alakulása a kísérletek során, a két kezelés hatására

	gyökér-száraztömeg (g/növény)		**ezerszemtömeg (g)**		**vízigény (ml)**	**WUE (kg/m^3)**
	2015 üvegház		2015 tenyészkert		2015 üh	2015 üh
	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés	vízmegvonás	optimális öntözés2	optimális öntözés2
Pl	0,14	0,07	36	32	910	1,03
PC27	0,24	0,07	46	42	1139	0,95
PC110	0,17	0,06	38	35	1096	0,69
PC145	0,14	0,06	39	36	1289	0,70
PC159	0,19	0,07	38	37	1197	0,64
PC332	0,22	0,1	35	31	1200	0,71
átlag	**0,18**	**0,07**	**38,67**	**35,50**	**1138,50**	**0,78**
CD	0,46	0,08	44	42	1424	0,98
PC30	0,54	0,13	43	42	1624	0,88
PC64	0,16	0,07	51	40	1235	0,96
PC74	0,06	0,13	38	35	1540	0,67
PC287	0,19	0,11	45	41	1517	0,91
PC352	0,3	0,11	39	33	1668	0,57
PC357	0,28	0,11	38	34	1522	0,81
átlag	**0,28**	**0,11**	**42,57**	**38,14**	**1504,29**	**0,82**

Ezek alapján elmondható, hogy az ellenálló genotípusok korábban kalászoltak, kisebb volt a biomassza tömegük, és alacsonyabbak voltak. Valamint kevesebb volt a vízigényük, illetve a gyökértömegük optimális körülmények között. Az ellenálló genotípusok átlagos vízigénye kísérletünkben 400 ml-rel kevesebb volt, mint az érzékeny genotípusoké.



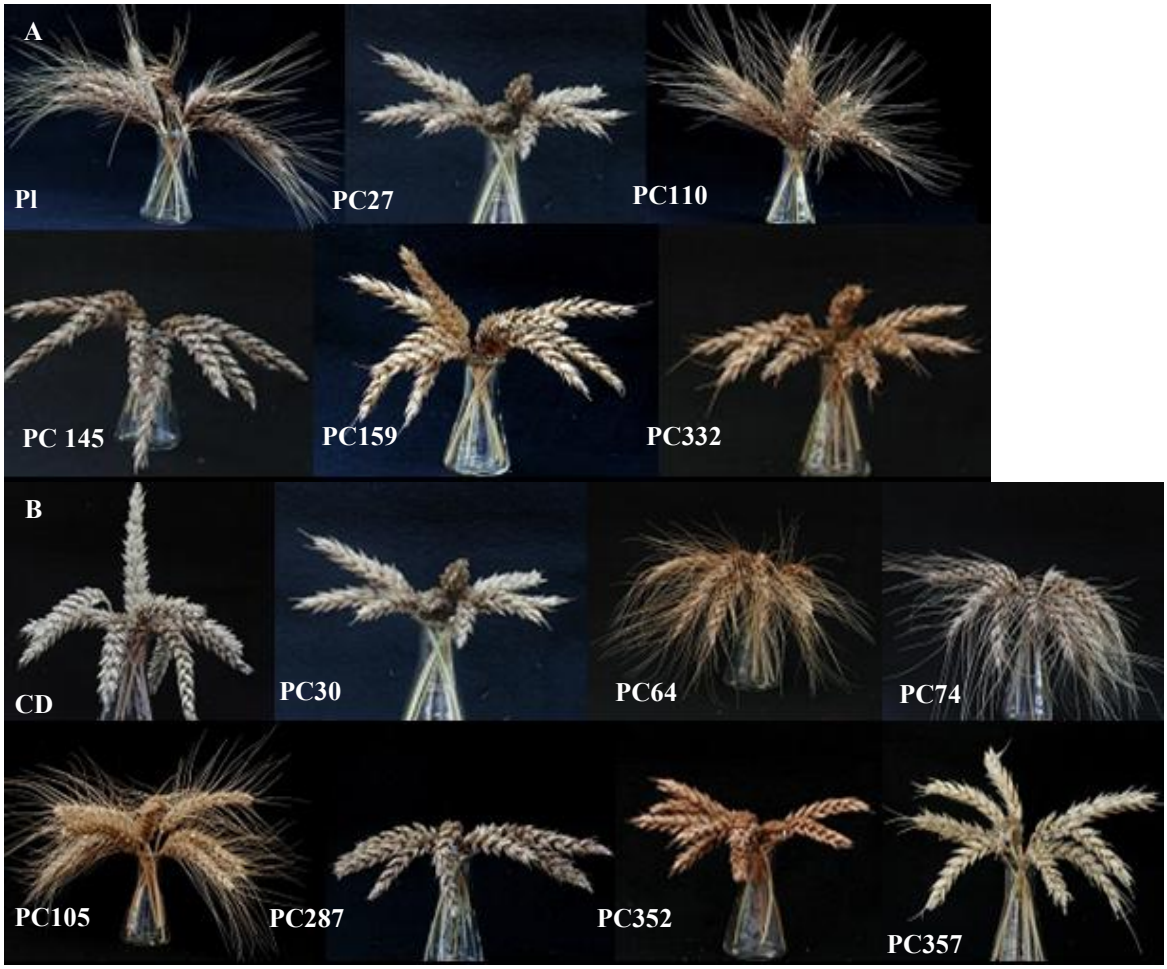
19/A. ábra. Ellenálló genotípusok gyökérképei. Először (balról jobbra haladva) az optimálisan öntözött növények cserépből kimosott gyökérképei, majd a vízmegvonásos kezelés növényeinek gyökerei.



19/B. ábra Érzékeny genotípusok gyökérképei. Először (balról jobbra haladva) az optimálisan öntözött növények cserépből kimosott gyökérképei, majd a vízmegvonásos kezelés növényeinek gyökerei.

A 19.A és B ábrán, és a 20.táblázat alapján megfigyelhető, hogy az érzékeny genotípusok optimális körülmények között nagyobb gyökértömeget fejlesztenek, amely vízmegvonás hatására nagymértékben lecsökken. Az ellenálló genotípusok viszonylag kis gyökértömeget fejlesztenek mind két kezelés hatására

A 20. ábrán a kiválogatott genotípusok kalászképeit mutatjuk be, mely alapján látható, hogy mind a két csoportban megtalálhatók tar és szálkás kalászú genotípusok is.



20. ábra. Ellenálló (A) és érzékeny (B) genotípusok kalászképei.

Az ellenálló genotípusok esetében pozitív korrelációt találtunk az optimális öntözés termése és a biomassza között. A vízmegvonásos kísérletből származó termés adatok pozitívan korreláltak mindkét kezelésben mért biomasszával és a vízigénnyel. A vízigény pozitív összefüggést mutatott az optimális öntözés alatt kapott biomasszával (21. táblázat).

21. táblázat. Összefüggés vizsgálat a kiválogatott ellenálló genotípusok termés, biomassza és vízigény adatai között a kezelések hatására, 2015-ös kísérleti évben (optimális öntözés =optimális öntözés, vízmegvonásos =vízmegvonás) (*= P=5% **=P=1%)

	termés optimális öntözés	termés vízmegvonás	biomassza optimális öntözés	biomassza vízmegvonás
termés vízmegvonás	0,065			
biomassza optimális öntözés	**0,654****	**0,512***		
biomassza vízmegvonás	0,214	**0,573****	0,331	
vízigény	0,175	**0,545****	**0,518***	-0,250

Az érzékeny genotípusok termésének, földfeletti biomassza adatainak és vízigényének korrelációs koefficienseit a 22. táblázatban ismertetjük. A vízigény az érzékeny genotípus csoportban negatívan korrelált a terméssel. Mindkét kezelés esetében a földfeletti biomassza és a vízigény pozitív összefüggést mutatott.

22. táblázat. Összefüggés vizsgálat a kiválogatott érzékeny genotípusok termés, földfeletti biomassza (biomassza) és vízigény adatai között, a kezelések hatására, 2015-ös kísérleti évben (optimális öntözés =optimális öntözés, vízmegvonásos =vízmegvonás) (*= P=5% **=P=1%)

	termés optimális öntözés	termés vízmegvonás	biomassza optimális öntözés	biomassza vízmegvonás
termés vízmegvonás	0,106			
biomassza optimális öntözés	0,222	0,130		
biomassza vízmegvonás	0,057	0,324	0,349	
Vízigény	**-0,613****	-0,291	**0,381***	**0,513****

4.1.7. Fajtákkal végzett fenotipizálási kísérlet

Az üvegházi szárazságtűrési kísérletet 29 fajtával végeztük el, melyben kezelésként a térképezési populációhoz hasonlóan két víznormát alkalmaztunk, melyek az optimális öntözés (optimális öntözés) és a vízmegvonás (vízmegvonás) voltak.

A melléklet 8. táblázatban a vizsgált agronómiai tulajdonságokkal végzett kéttényezős varianciaanalízis eredményeit mutatjuk be. A kezelés és a genotípus minden tulajdonság esetében szignifikáns különbséget eredményezett. A termés kivételével a többi tulajdonság estében a genotípus és kezelés interakciója is szignifikáns volt (szignifikancia<0,05).

A 21. ábrán a vizsgált 29 búzafajta agronómiai tulajdonságainak eredményeit mutattuk be, két víznorma alkalmazása mellett. A kalászolási időt nézve (21. ábra A) két különböző genptípus reakciót figyeltünk meg a vizsgált populációban. Az optimális öntözés mellett a fajták 94-130. napon kalászoltak ami a vízmegvonás hatására 92-143. napra változott. A 13.; 14. fajta 13 napos kalászolási idő eltolódással reagált a szárazságstreszre, a tenyészideje tehát nagyon meghosszabbodott. A hosszú tenyészidejű fajták esetében a vízmegvonás a kalászolást megnehezítette. A szárazságtűrő kontroll 3 napos kalászolási idő növekedéssel reagált a szárazságstresszre.

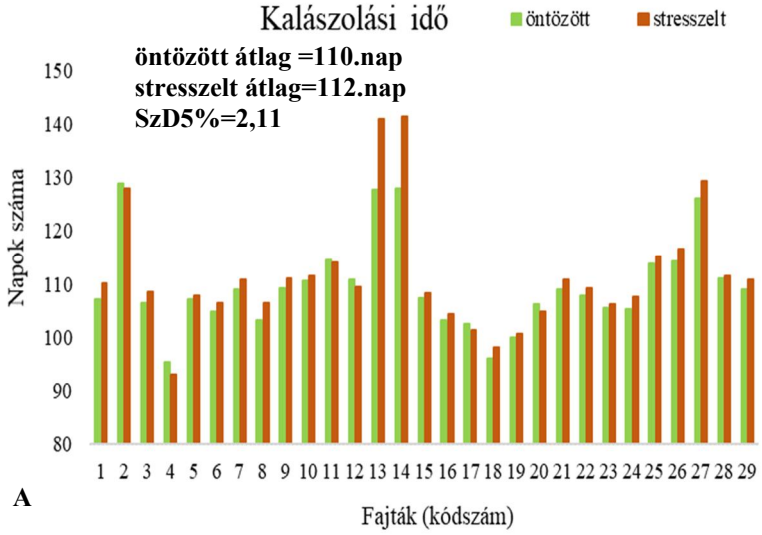
A földfeletti biomassza (21/B ábra). átlagosan a vízmegvonás hatására az optimális öntözés egyharmadára esett vissza. A vízmegvonás minden genotípusnál szignifikáns növénymagasság csökkenéssel járt (21. ábra /C.).

A gyökér-száraztömeg 25 fajta esetében szignifikánsan csökkent a vízmegvonás hatására (21. ábra/D). A 3., 4., 6. és a 8. fajta esetében a gyökértömeg csökkenése nem volt szignifikáns mértékű. A vízmegvonás a legnagyobb negatív hatást a 2., 26. és a 28. fajtára gyakorolta.

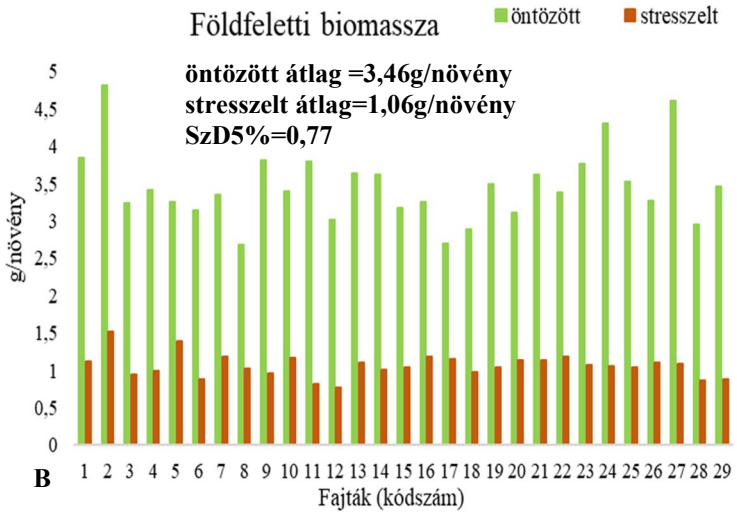
A 22. ábrán az érzékeny kontroll Cappelle Desprez, az ellenálló kontroll Plainsman V, és a GK Berény fajták gyökérképeit mutatjuk be a kezelések hatására. A képeken szembetűnő a gyökértömeg-csökkenés vízmegvonás hatására a Cappelle Desprez esetében. A Plainsman V a vízmegvonásra hosszabb gyökérrel reagált. A GK Berény esetében szignifikáns gyökértömeg csökkenést figyeltünk meg, viszont vízmegvonás körülmények között az egyik legnagyobb gyökértömeggel rendelkezett a vizsgált fajták között.

A 21. ábra E-F részén a termés vátozását figyelhetjük meg a szárazságstressz hatására. A kísérletben optimális öntözés mellett a fajták átlagosan 1,48 g szemtermést produkáltak növényenként, míg vízmegvonás hatására ez 0,41g-ra csökkent. A vízmegvonás a legnagyobb hatással a 13., 14. és a 28. fajtára volt, melyek a teljes termésüket elvesztették. A kísérletben a legjobban az 5. fajta szerepelt, mely 59,4%-os termésveszteséggel reagált a vízmegvonás hatására.

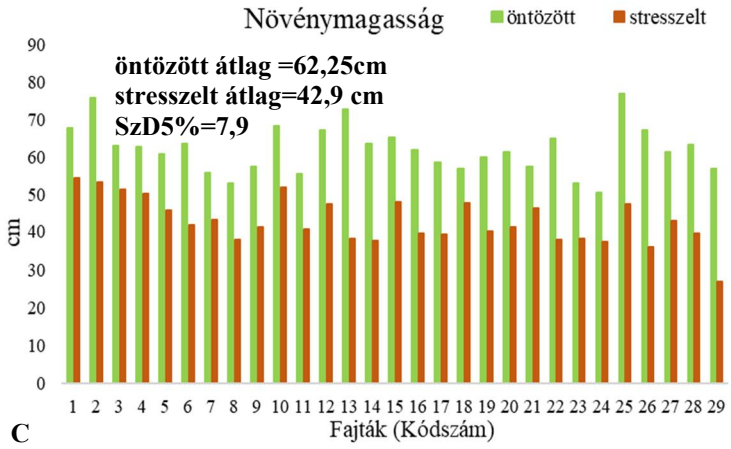
10.14751/SZIE.2019.056



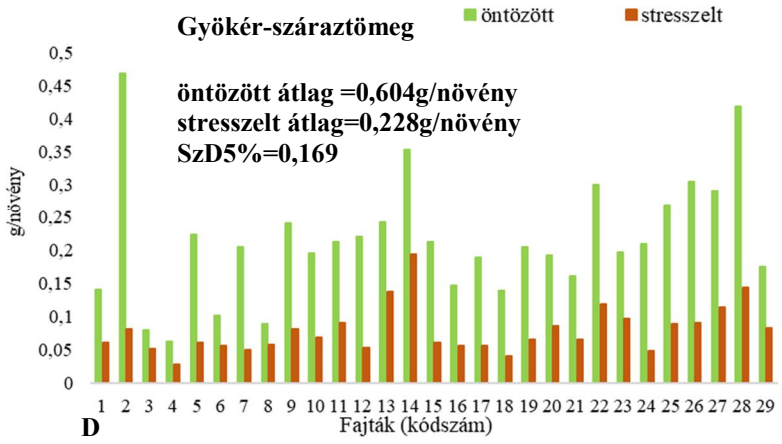
A



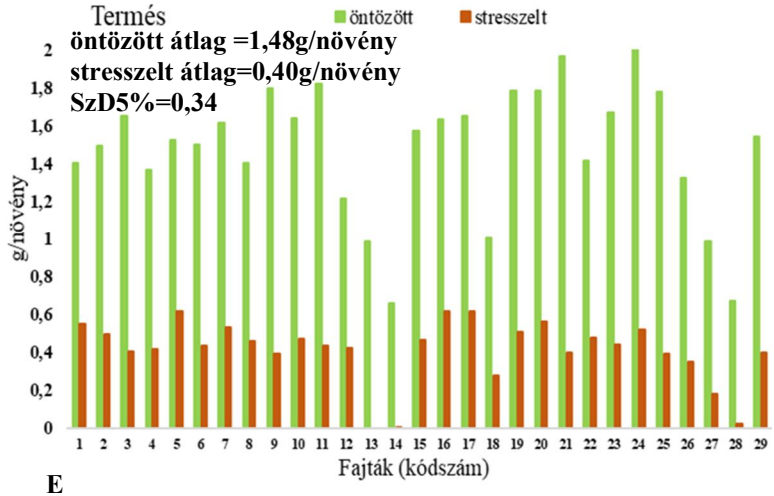
B



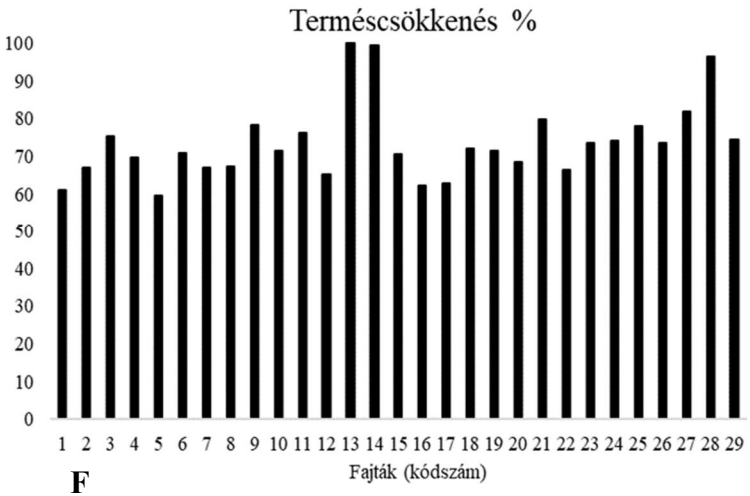
C



D

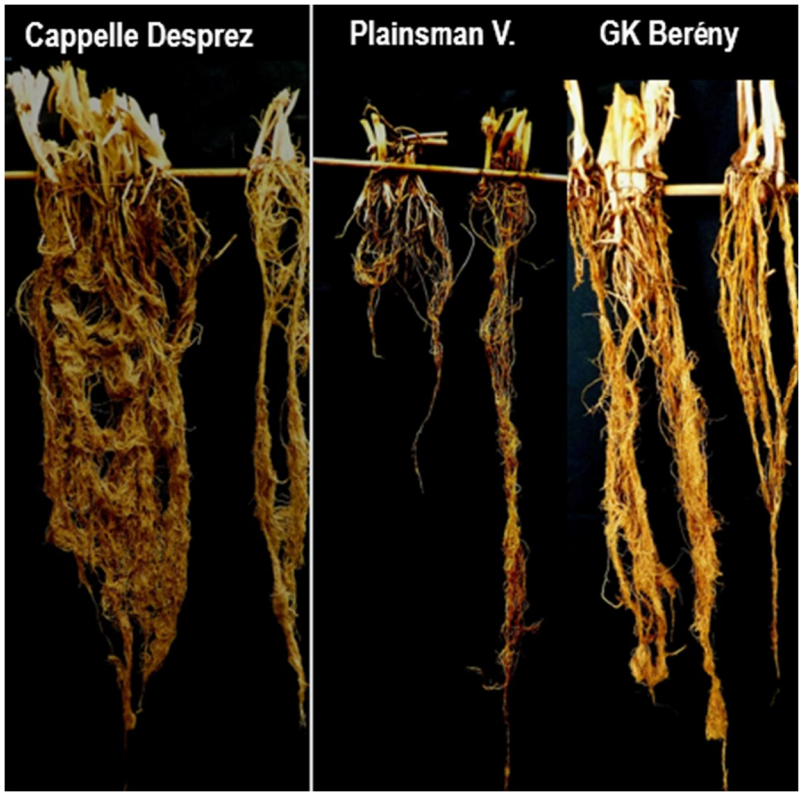


E



F

21. A-F. A vizsgált fajták teljesítménye optimális öntözés (optimális öntözés) és vízmegvonás (vízmegvonás) hatására a vizsgált agronómiai tulajdonságok tekintetében (A-kalászolási idő; B-földfeletti biomassza; C-növénymagasság; D-gyökér-száraztömeg; E-termés; F-terméscsökkenés a szárazságstressz hatására az optimálisan optimális öntözéshöz viszonyítva %-ban kifejezve).



22. ábra. A Cappelle Desprez (2. kódszám), Plainsman V (1. kódszám), GK Berény (5. kódszám) fajták gyökérképei (6 növény együtt fényképezve) (első kép optimális öntözés, második kép vízmegvonás).

A 23. táblázat a termést meghatározó tulajdonságok szárazságstresszre bekövetkezett csökkenésének összefüggését tartalmazza. Pozitív korrelációt számítottunk a termés depresszió, valamint a szemszám/főkalász és az ezerszemtömeg depressziója között, továbbá az ezerszemtömeg és a szemszám/főkalász csökkenés között.

23. táblázat. Korreláció a termésdepresszió, sarjkalász depresszió, szemszám/főkalász depresszió, ezerszemtömeg depresszió között (P=1%**)

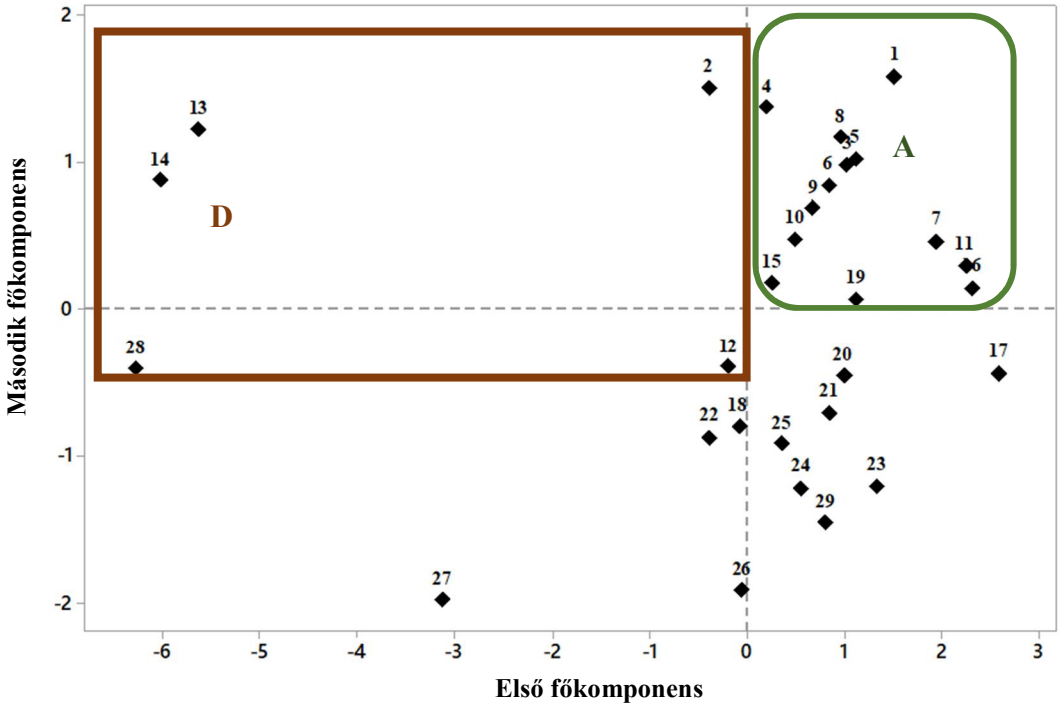
	Termés depresszió	**Sarjkalász depresszió**	**Szemszám/főkalász depresszió**
Sarjkalász depresszió	ns		
Szemszám/főkalász depresszió	0,562**	ns	
Ezerszemtömeg depresszió	0,500**	ns	0,656**

A 24. táblázatban a vizsgált tulajdonságok közötti korrelációt mutatjuk be, két víznorma hatására. Szignifikáns pozitív összefüggést mutattunk ki az optimális öntözés kezelésben a növénymagasság és a kalászolási idő között, illetve az földfeletti biomassza és a kalászolási idő között. A termés a kalászolási idővel mindkét víznorma esetében negatívan korrelált. A vízmegvonás kezelésben a gyökér-száraztömeg pozitív összefüggést mutatott a kalászolási idővel, illetve negatívan korrelált a terméssel.

24. táblázat. A vizsgált tulajdonságok korrelációja optimális öntözés (optimális öntözés), valamint szárazságstressz (vízmegvonás) kezelésekben. (*: P=5%, **: P=1%, ns: nem szignifikáns)

	Kalászolási idő optimális öntözés	Kalászolási idő vízmegvonás	Növénymagasság optimális öntözés	Növénymagasság vízmegvonás	Földfeletti biomassza optimális öntözés	Földfeletti biomassza vízmegvonás	Termés optimális öntözés	Termés vízmegvonás	Gyökér száraztömeg optimális öntözés
Kalászolási idő vízmegvonás	**0,965****								
Növénymagasság optimális öntözés	**0,495***	**0,440***							
Növénymagasság vízmegvonás	**ns**	**ns**	**0,447***						
Földfeletti biomassza optimális öntözés	**0,579***	**0,497***	**ns**	**ns**					
Földfeletti biomassza vízmegvonás	**ns**	**ns**	**ns**	**ns**	**ns**				
Termés optimális öntözés	**-0,457***	**-0,551***	**ns**	**ns**	**ns**	**ns**			
Termés vízmegvonás	**-0,533***	**-0,625****	**ns**	**ns**	**ns**	**ns**	**0,769****		
Gyökér száraztömeg optimális öntözés	**0,710****	**0,614****	**0,417***	**ns**	**0,427***	**ns**	**ns**	**ns**	
Gyökér száraztömeg vízmegvonás	**0,714****	**0,767****	**ns**	**ns**	**ns**	**ns**	**-0,594***	**-0,629****	**0,677****

Főkomponens analízist a fajták két víznorma hatására mutatott termés, stressz tolerancia index, harvest index és ezerszemtömeg adatai alapján végeztük el. Az első főkomponens az összes összefüggés 67,67 %-át magyarázta, a második főkomponens pedig a 13,46 %-ot. A 23. ábrán A-val jelölt csoportba a stabilabb termésszinttel rendelkező fajták kerültek, melyek viszonylag jól reagáltak a vízmegvonásra, ezek a kódszámot tekintve a 16, 11, 7, 1, 19, 5, 3, 8, 6, 9, 10, 15, 4 fajták voltak a kísérletünkben, név szerint a GK Vitorlás, GK Piacos, GK Verecke, Plainsman V, GK Berény, GK Körös, GK Garaboly, GK Csillag, GK Petur, GK Angéla, GK Aranka, Sumai 3 fajták név szerint. A D csoportba a 2, 12, 13, 14, 28 kódszámú fajták tartoznak, melyek a Cappelle Desprez, GK Holó, Midas, GK Szala, GK Kapos voltak, melyek drasztikus terméscsökkenéssel reagáltak a vízmegvonásra.



23.ábra Főkomponens analízis a vizsgált fajták (kódszám 1-29) termés, stressz tolerancia index, harvest index, valamint ezerszemtömeg adatai alapján szárazságstressz hatására (főkomponens-változók) (A: vízmegvonással szemben ellenállóbb fajták, D: vízmegvonásra érzékeny fajták).

4.2. Molekuláris térkép készítése

A kapcsoltsági térkép elkészítéséhez 897 polimorf molekuláris marker állt rendelkezésünkre. Az analízis során 36 kapcsoltsági csoportba 810 markert térképeztünk, majd a kapcsoltsági csoportokat kromoszómánként azonosítottuk. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populációval kapott kapcsoltsági térképet a M9. számú melléklet tartalmazza.

4.3. QTL-ek azonosítása

A QTL analízist minden évben, minden kezelés és tulajdonság esetében átlag-adatokkal végeztük el, az optimális öntözés- (kontroll) és a vízmegvonás fenotípusos eredményeit külön kezelve.

4.3.1. Optimális körülmények között azonosított QTL-ek

Az optimális körülmények között kapott eredményeket a 25. táblázatban foglaltuk össze. Az azonosított QTL-ek (M10. melléklet) közül, a növénymagassággal kapcsolatos 4B és 6B kromoszómára térképezetteket minden évben azonosítottuk. Ez az eredmény egybevág a M7 táblázatban bemutatottakkal, miszerint különböző években és kezelésekben mért növénymagasság értékek szorosan, vagy közepes erősséggel korreláltak. A növénymagassággal kapcsolt QTL-ek a fenotípusos variancia 9,3-23,9 %-át magyarázták.

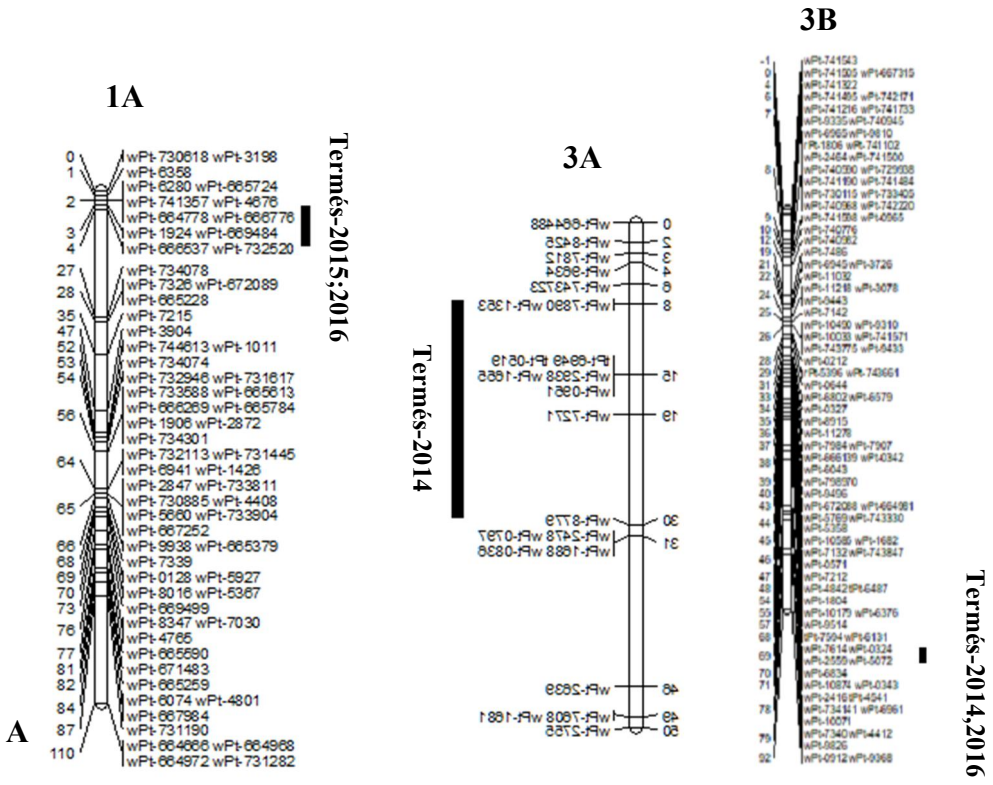
A másik tulajdonság, amellyel minden évben sikeresen detektáltunk a 3B és a 6A kromoszómán QTL-t, a kalászhosszúság volt. Az 1A kromoszómán elhelyezkedő, harvest index-szel kapcsolt régió is kimutatható volt valamennyi évben. A kalászhosszúsággal kapcsolt QTL-ek a fenotípusos variancia 7,5-8,5%-át magyarázták. Optimális vízellátású körülmények között az 1A, 1B, 2A, 3A, 3B, 4B, 5B, 6A, 6B, 7A kromoszómákon 33 QTL-t azonosítottunk, melyek a következő fenotípusos tulajdonságokkal kapcsolatosak; termés, szemszám, növénymagasság, kalásztömeg, kalászolási idő, harvest index, gyökér-száraztömeg, földfeletti biomassza, ezerszemtömeg.

25. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populációban a fenotípusos tulajdonságok (GY=termés, GN=szemszám, PH=növénymagasság, KW=kalásztömeg, HT=kalászolási idő, KL=kalász hosszúság, HI=harvest index, RDM=gyökér-száraztömeg, BM=biomassza, EST=ezerszemtömeg) adataival optimális öntözés melletti QTL analízis eredménye (üh=üvegházi kísérlet, tk=tenyészkerti kísérlet. A vastagon szedett LOD értékek szignifikánsak (p=5%) voltak a permutációs teszt alapján. (Krom=kromoszóma, V_F%= magyarázott fenotípusos variancia)

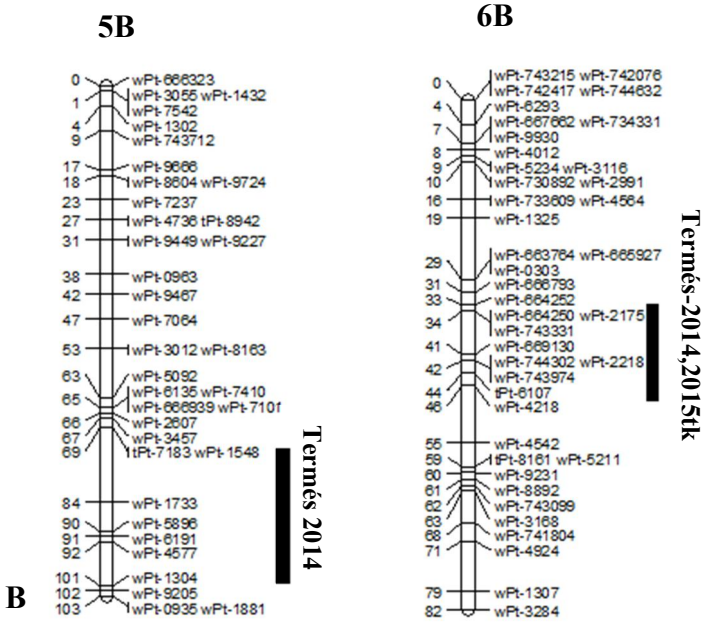
	marker intervallum	**Krom**	**V_F%**	**2014 üh** LOD	**2015 üh** LOD	**2015 tk** LOD	**2016 üh** LOD
GY	wPt-666776-wPt-669484	1A	8	0,94	**3,12**	2,5	**2,53**
GY	wPt-1353-wPt-8779	3A	10,6	**3,15**	0,52	0,59	0,2
GY	wPt-7486-wPt-11032	3B	8,8	**2,46**	1,4	2,08	**3,23**
GY	wPt-1548-wPt-1304	5B	12,4	**3,3**	0,37	0,92	0,79
GY	tPt-6107-wPt-664252	6B	12,2	**2,95**	0,81	**2,24**	0,8
GN	wPt-1722-wPt-3896	2A	9,9	1,38	**3,04**		0,93
GN	wPt-6376-wPt-9514	3B	7,8	**2,31**	1,88		**3,85**
GN	wPt731854-wPt-6468	6A	7,5	1,86	**2,29**		**5,02**
PH	wPt-744613-tPt-1012	1A	10,9	1,63	**2,82**	1,02	**2,71**
PH	wPt-3726-wPt-6579	3B	11,7	**3,61**	0,63	1,35	2,01
PH	wPt-1849-wPt-730303	4B	23,9	**8,36**	**9,71**	**9,36**	**9,79**
PH	wPt-4564-wPt-664250	6B	9,3	**2,7**	**2,42**	**2,93**	**3,04**
KW	tPt-6091-wPt-1770	1B	8,6	**2,68**	**2,92**		1,87
KW	wPt-6487-wPt-9514	3B	18,7	**4,07**	1,5		**2,8**
KW	tPt-8942-wPt-0963	5B	8,2	1,54	1,03		**2,52**
HT	wPt-3590-wPt-1770	1B	9,1	**2,82**		1,8	
HT	tPt-6487-wPt-9514	3B	24,5	**7,97**		**2,66**	
KL	wPt-666776-wPt-6280	1A	7,91	**3,21**	**2,63**		**2,71**
KL	wPt-1722-wPt-731381	2A	8,9	**2,66**	**2,96**		1,81
KL	wPt-0644-wPt-3726	3B	8,5	**2,39**	**3,26**		**3,12**
KL	wPt-9449-wPt-9467	5B	8,4	**3,9**	1,83		**2,62**
KL	tPt-7399-wPt-733976	6A	7,5	**2,28**	**2,29**		**3,44**
KL	wPt-8377-wPt-3992	7A	10,6	1,81	**2,91**		**3,64**
HI	wPt-744613-wPt-4065	1A	9,2	**2,22**	**3,17**		**2,85**
HI	wPt-9443-wPt-10033	3B	11,6	1,75	1,1		**3,01**
HI	wPt-4270-wPt-667405	6A	10,5	**3,06**	0,74		**2,6**
RDM	wPt-1353-wPt-8779	3A	12,5		**3,81**		
BM	wPt-6945-rPt-5396	3B	8,4	**3,39**	**2,56**		1,47
EST	wPt-734074-wPt-2847	1A	15,1	1,53	1,08	**3,71**	0,69
EST	wPt-1682-wPt-4842	3B	6,3	1,68	1,97	**2,93**	1,64
EST	wPt-1849-wPt-4243	4B	24,5	1,05	**2,2**	**5,9**	0,37
EST	wPt-744632-wPt-4564	6B	9,8	1,88	**2,75**	1,9	**2,05**
EST	wPt-8377-wPt-3992	7A	10,5	**2,89**	1,18	**2,06**	0,71

A 24/A, B. ábrán a termésmennyiséggel kapcsolt QTL-eket ismertetjük. Az 1A kromoszómára térképezett QTL-t 2015-2016-ban azonosítottuk üvegházi körülmények között, a fenotípusos variancia 8%-át magyarázta. A 3A kromoszómán

lévő QTL-t 2014-ben üvegházban térképeztük, mely a fenotípusos variancia 10,6%-át határozta meg. A 2014, 2016-os kísérletben a 3B kromoszómára térképeztünk terméssel kapcsolatos QTL-t, mely a fenotípusos variancia 8,8%-át, az 5B kromoszómán 2014-ben pedig olyan QTL-t azonosítottunk, mely a fenotípusos variancia 12,4%-át magyarázta. A 6B kromoszómára 2014-ben és 2015-ben tenyészkerti kísérletünkben térképezett QTL a fenotípusos variancia 12,2%-áért volt felelős.



24/A. ábra. Optimális öntözési körülmények között a Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképező populáción azonosított terméssel kapcsolt QTL-ek.



24/B. ábra. Optimális öntözési körülmények között a Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképező populációban azonosított terméssel kapcsolt QTL-ek.

4.3.2. Vízmegvonás hatására azonosított QTL-ek

A szárazságstressz (vízmegvonás) kezelés eredményeivel kapott QTL-eket a 26. táblázat foglalja össze. Az optimális körülményekhez hasonlóan az azonosított QTL-ek (M10. melléklet) közül a növénymagassággal kapcsolatos 6B, és 4B kromoszómán azonosított QTL-ek minden kísérletben megtalálhatóak. Szárazságstressz hatására azonban a fenotípusos variancia 7,6-13,2 %-át magyarázták.

Az ezerszemtömeggel kapcsolt 4B kromoszómán található QTL-t szintén sikerült minden kísérletben azonosítani, mely a fenotípusos variancia 10,1%-áért volt felelős.

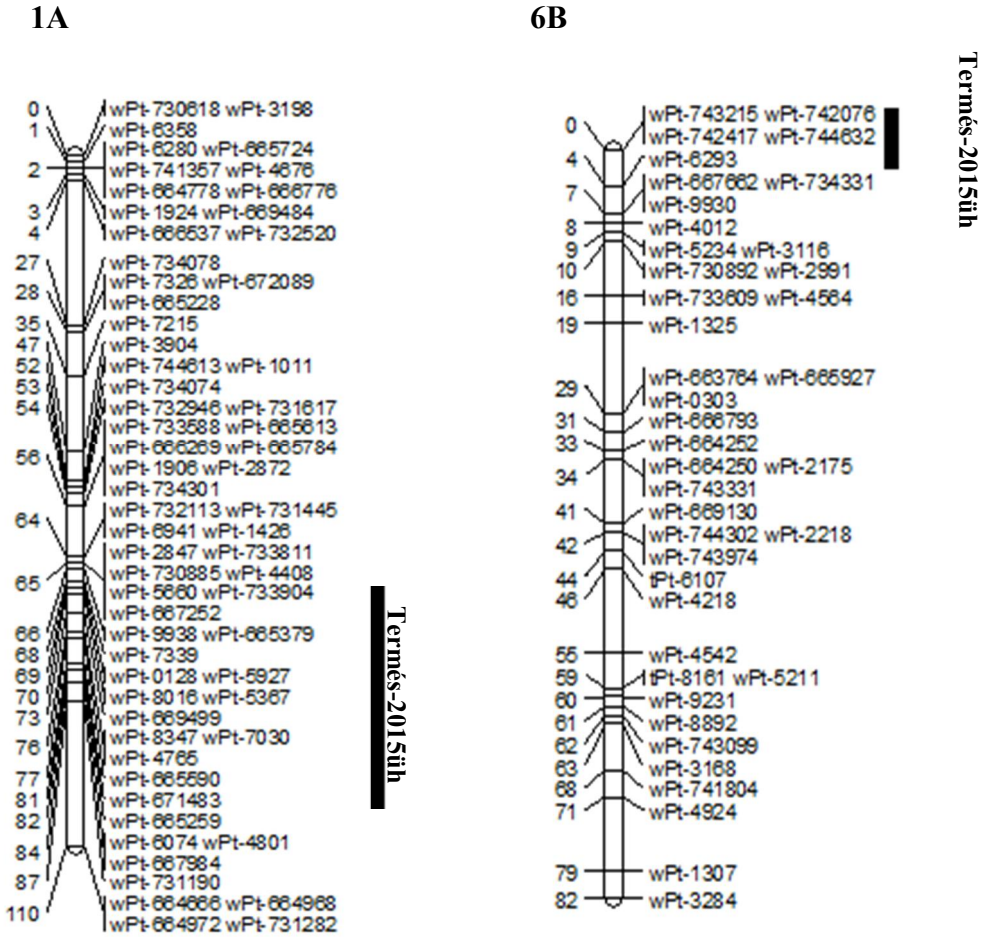
Vízmegvonás alatt a következő fenotípusos tulajdonságokkal kapcsolatos QTL-eket azonosítottunk; termés, szemszám, stressz tolerancia index, növénymagasság, kalásztömeg, kalász hosszúság, harvest index, gyökér-száraztömeg, földfeletti biomassza, ezerszemtömeg.

A QTL-eket a következő kromoszómákra térképeztük, 1A, 1B, 2A, 2B, 3A, 3B, 4B, 5B, 6A, 6B, 7A, 7D. A száraz körülmények között azonosított QTL-ek a fenotípusos variancia 7,4% (6A EST) - 24%-át (1A termés) magyarázták.

26. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez térképezési populációban a fenotípusos tulajdonságok (GY=termés, GN=szemszám, PH=növénymagasság, KW=kalásztömeg, HT= kalászolási idő, KL=kalász hosszúság, HI=harvest index, RDM=gyökér-száraztömeg, BM=biomassza, EST=ezerszemtömeg) adataival vízmegvonás (szárazságstressz) melletti QTL analízis eredménye. A vastagon szedett LOD értékek szignifikánsak (p=5%) voltak a permutációs teszt alapján. (Krom=kromoszóma, V_F%= magyarázott fenotípusos variancia)

	marker intervallum	**Krom**	**V_F%**	**2014 üh**	**2015 üh**	**2015 tk**	**2016 üh**
				LOD	LOD	LOD	LOD
GY	wPt-664666-wPt-734301	1A	24	1,54	**3,45**	0,49	1,16
GY	wPt-743215-wPt-6293	6B	9,1	1,14	**2,56**	0,72	1,14
GN	wPt-1682-wPt-743330	3B	9,7	0,79	**2,89**		0,87
GN	wPt-0696-wPt6696	6A	9,1	1,64	**3,24**		**2,02**
STI	wPt-7840-wPt-729806	6A	15	1,58		**3,5**	0,93
PH	wPt-9423-wPt-4301	2B	10,7	1,06	**2,07**	**2,54**	0,54
PH	wPt-740982-wPt-11278	3B	8,4	**2,03**	1,2	**2,51**	1,5
PH	wPt-1849-wPt-4243	4B	13,2	**2,69**	**3,48**	**12,18**	**4,09**
PH	wPt-743712-wPt9666	5B	9,2	**2,87**	1,18	1,64	1,41
PH	wPt-743215-wPt-6293	6B	7,6	**2,95**	**2,86**	**2,49**	**3,07**
PH	wPt-0303-wPt-744346	7D	9,5	0,46	**3,39**	1,29	**2,06**
KW	wPt-664666-wPt-666269	1A	21,8	0,64	**3,07**		0,97
KW	wPt-6945-rPt-5396	3B	6,9	0,59	**2,1**		**3,17**
KL	wPt-741357-wPt-6280	1A	12,3	**3,97**			
KL	wPt-1722-wPt-731381	2A	10,4	**2,97**			
KL	wPt-5250-wPt-744643	2B	9,4	**3,45**			
KL	wPt-5358-wPt-667315	3B	12,4	**2,99**			
KL	wPt-1381-wPt-3992	7A	12,8	**3,67**			
HI	wPt-734074-wPt-2847	1A	10,2		**3,81**		
RDM	wPt-1722-wPt-731381	2A	7,6		**2,28**		
RDM	wPt-7715-wPt-0863	2B	13,1		**4,84**		
RDM	wPt-9368-wPt6131	3B	11,2		**2,59**		
RDM	wPt-6209-wPt-4243	4B	10,8		**3,27**		
RDM	wPt-741971-wPt-7267	7A	9,6		**2,77**		
BM	wPt-6107-wPt-1307	6B	11,4	0,45	1,59		**2,45**
EST	wPt-5367-wPt-8016	1A	12,7	0,35	**3,36**	**3,16**	**4,66**
EST	tPt-5675-wPt-0320	1B	12,8	0,73	**2,37**	0,79	**3,58**
EST	wPt-8693-wPt-8957	2B	15,5	0,63	**3,68**	**3,13**	1,9
EST	wPt-1655-wPt-2755	3A	8,6	**2,67**	**2,6**	0,8	1,35
EST	wPt-5358-wPt-667315	3B	19,52	1,58	0,98	**3,3**	1,65
EST	wPt-9838-wPt-5334	4B	10,1	**2,42**	**4,21**	**12,22**	**3,35**
EST	wPt-1733-wPt-1881	5B	10,7	0,84	**3,08**	**2,34**	**2,16**
EST	wPt-9048-wPt-7329	6A	7,4	1,89	**2,24**	**3,32**	**3,94**
EST	wPt-743215-wPt-4564	6B	13,9	**2,44**	**4,42**	**2,09**	**3,57**
EST	wPt741971-wPt-7276	7A	7,9	1,63	1,77	1,51	**2,33**

A 25. ábrán a vízmegvonásos kísérleteinkben a terméssel kapcsolt QTL-eket tüntettük fel. Az 1A kromoszómára 2015-ös üvegházi kísérletünkben térképeztünk QTL-t, mely a fenotípusos variancia 24%-át magyarázta. A 6B kromoszómán azonosított QTL a fenotípusos variancia 9,1%-át határozta meg, a 2015-ben végzett üvegházi szárazságtűrési kísérletben.



25. ábra. Vízmegvonás (szárazságstressz) hatására a Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképező populációban azonosított, terméssel kapcsolt QTL-ek.

Az 1A kromoszómára 2015-ös üvegházi kísérletünkben térképeztünk QTL-t, mely a fenotípusos variancia 24%-át magyarázta. A 6B kromoszómán azonosított QTL a fenotípusos variancia 9,1%-át határozta meg a 2015-ben végzett üvegházi szárazságtűrési kísérletben.

5. MEGVITATÁS

5.1. Térképezési populáció fenotipizálási eredményei

A vízhiány, a szárazságstressz, a búzatermesztésben az egyik legmeghatározóbb abiotikus stressz tényező világszerte. Ezért a nemesítés fontos feladata ellenálló genotípusok kiválogatása. Munkánk során célul tűztük ki a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáció fenotipizálását optimális öntözés és vízmegvonás mellett, illetve toleráns és érzékeny genotípusok kiválogatását.

A térképezési populáció DH törzsei (genotípusai) között minden évben különbséget tapasztaltunk a szárazságra adott válaszreakcióban. A kalászolási idő fontos tulajdonság a növények alkalmazkodó képességének vizsgálatában (ABDOLSHAHI et al. 2015). YANG et al. (2003) kísérletében a növények korábbi kalászolással reagáltak a szárazságstresszre. A térképező populációt vizsgálva a 2014-es üvegházi kísérletben a DH törzsek átlagát tekintve két nappal korábbi kalászolást figyeltünk meg, míg tenyészkertben ez a különbség átlagosan csak fél nap volt. Ez is mutatja, hogy a kontrollált üvegházi körülmények (komplex stressz diagnosztikai megközelítés), genetikai kutatásban, előnyösen használható.

A növények jól alkalmazkodnak a megváltozott környezeti feltételekhez. Irodalmi ismeretek alapján várható eredmény volt, hogy fenotipizálási kísérleteinkben a genotípusok növénymagassága lecsökkent a vízmegvonás hatására (NEZHADAHMADI et al. 2013; THAPA et al. 2018; MUJTABA et al. 2018). ZHANG et al. (2011) kísérletében az általuk vizsgált 154 búzagenotípus növénymagassága vízmegvonás hatására depressziót mutatott, megállapításukkal kísérleti eredményeink megegyeznek. Az üvegházi kísérletekben a populáció átlagához viszonyítva a növények 15-19%-kal alacsonyabbak voltak, míg ugyanez a tulajdonság tenyészkertben mindössze 5%-kal csökkent. Ez az eredmény valószínűleg a kontrollált üvegházi körülményeknek köszönhető. Ez a tény rámutat arra, hogy a zárt fenotipizálási rendszerek, jó eredménnyel használhatók a kutatásban.

A földfeletti biomassza szoros pozitív összefüggést mutatott mind a növénymagassággal, mind a terméssel ZHANG et al. (2013) vizsgálatában. Üvegházi kísérleteinkben minden genotípus esetében a biomassza csökkenését figyeltük meg, melynek mértéke genotípus függő volt. Ez a megállapítás megegyezett INAGAKI et al. (2010) publikált eredményeivel. EL-HENDAWY et al. (2005) több fenofázisban vizsgálta a biomassza alakulását, vízmegvonás mellett és minden esetben depressziót figyelt meg kísérletei során. TOMAR et al. (2016) szerint a földfeletti biomassza jó

szelekciós tényező a szárazságtűrésre történő nemesítésben, amit a mi vizsgálataink is alátámasztanak.

A 2015. évi üvegházi kísérletünkben vizsgáltuk a térképezési populáció genotípusainak vízigényét. A nagyobb vízigény nem minden esetben jelentett nagyobb termésmennyiséget, a kevesebb vizet felhasználó genotípusokhoz képest. Ez a megfigyelésünk megegyezett AYAD et al. (2010) valamint, MUJTABA et al. (2018) által közöltekkel. A DH populációban találtunk példát nagy vízigényű, kis termőképességű genotípusra, melyek a felhasznált vizet a szár és a levélzet növelésére fordították (vegetatív típus). Kísérletünkkel igazoltuk, hogy a vízigény meghatározása, lehetőséget ad azon genotípusok kiszűrésére, melyek a vizet vegetatív növekedésre fordítják. A búza nemesítése során elsősorban azok törzsek/genotípusok érdekesek, amelyek a felvett vizet a szemtermés gyarapítására használják fel (SENAPATI et al. 2018).

A vízhasznosító képesség megadja, hogy egy ml víz mennyi biomassza produktumhoz járul hozzá, mely a harvest indexel együtt segít a generatív genotípusok kiszűrésében (CONDON et al. 2014; VARGA et al. 2015). A vízhasznosító képességet 2015-ös kísérletünkben vizsgáltuk optimális körülmények között. Az általunk vizsgált 137 genotípus esetében a WUE 0,27-1,41 kg/m^{-3} között alakult, mely igen nagy változatosságot jelent a térképezési populációban. Ezt a változatosságot a genetika produkálta, hiszen egymástól nagyon eltérő két szülőt kereszteztünk. A vízhasznosító képesség vizsgálatára irányuló kutatások a különböző fajták és genotípusok vizsgálata során hozzánk hasonlóan nagy mértékű különbségeket figyeltek meg (VARGA et al. 2015). VARGA et al. (2015) az általuk vizsgált öt fajta esetében a vízhasznosító képesség 0,7-1,6 kg/m^{-3} -nek adódott. QIU et al. (2008) 1,1-2,1 kg/m^{-3} WUE értékekről számol be őszibúzánál.

A termés esetében, a vízmegvonás hatására, minden kísérletben a DH genotípusoknál csökkenést figyeltünk meg, mely a különböző években eltérő mértékűnek adódott. A szárazságstressz hatására a kontrollhoz képest az üvegházi kísérletekben a termésveszteség populáció átlagot nézve 50,5%, 65,8% valamint 70,8% volt, míg tenyészkertben 38,4%. Eredményünk megerősíti, hogy kutatási célra a GK Kft-ben működő stressz diagnosztikai rendszer jól használható a búza genotípusok szárazságtűrésének jellemzésére. VARGA et al. (2015) üvegházi kísérleteikben szintén nagymértékű termésveszteséget figyelt meg a vizsgált búzafajtáknál. Szárazság stressz hatásásra őszibúza esetében CZYCZYLO-MYSZA et al. (2018) kísérletükben 10-71% termésveszteségről számolnak be. THAPA et al.

(2018) szerint az általuk megfigyelt termésveszteség a növénymagasság és kalászkaszám csökkenés következménye volt. A vizsgált búza növények esetében DARYANTO et al. (2016) szárazság stressz hatására szintén terméskiesést mért. WANG et al. (2018) vizsgálataikban a szárazságstressz következménye termésveszteség volt búza esetében. A tenyészkerti kísérletünkben az üvegházi kísérlethez képest kisebb mértékű depressziót figyeltünk meg, a populáció átlaga 38,4% volt. Ennek oka, hogy a tenyészkerti kísérletben a talajban lévő víztartalékokat a növények felhasználhatták, míg üvegházi körülmények között csak az általunk kijuttatott víz állt rendelkezésükre a növényeknek. Ezen felül az üvegházi környezet (kis tenyészedény, nincs kapilláris víz, a természeteshez viszonyított mesterséges környezet stb.), már eleve abiotikus stressz faktornak számít.

A vízfelvétel miatt, a növények földfelszín alatti része (gyökérzet) szintén fontos szerepet játszik élettani szempontból, ezért a gyökérzet jelentősége a szárazságtűrésben kiemelkedő fontosságú (MWADZINGENI et al. 2016a). A gyökérzet mérete, nehezen mérhető paraméter, különösen kritikus ez, nagy populációméret esetében, valamint szántóföldön (MOHAMMADI 2018). A 2015-ös üvegházi kísérletünkben vizsgáltuk a térképezési populáció gyökértömegét, vízmegvonás és optimális víztáplálási körülmények között. A kísérletben a vízmegvonás minden genotípus esetében szignifikáns gyökértömeg csökkenést eredményezett. BECKER et al. (2016) vizsgálatában a genotípusok eltérő mértékű gyökértömeg változással reagáltak a vízmegvonásra.

Kísérletünkben mindkét kezelés mellett pozitív összefüggést találtunk a biomassza- és a gyökértömeg között. ELAZAB et al. (2016) ezzel szemben durum búza esetében negatív összefüggést talált, amit a mi eredményeink nem erősítettek meg. MATHEW et al. (2018) szerint a termés és a gyökértömeg közötti kapcsolat összetett, melyet a témában megjelent publikációk közötti ellentmondások is megerősítenek. A legtöbb szántóföldi kísérletben, az irodalomban nagyobb gyökértömeg, nagyobb terméshez vezetett (MANSCHADI et al. 2006; WATT et al. 2008; TUBEROSA 2012; LOPES és REYNOLDS 2011). ZHU és ZHANG (2013) véleménye ezzel szemben, hogy a nagyobb gyökérbiomassza nem volt előnyös tulajdonság a nagyobb termés képzéséhez száraz körülmények között. Üvegházi vizsgálatainkban pozitív közepes erősségű összefüggést mutattunk ki a gyökértömeg és a termés között. Ez a tény (gyökértömeg növelése) fontos stratégia lehet a növények számára, aszályos körülmények között.

A szárazságstressz következményeinek megismerésére irányuló vizsgálatok központi kérdése a termés mennyiség alakulása. Számos publikáció számol be a termés és egyéb agronómia tulajdonságok közötti összefüggések vizsgálatáról. KHAN et al. 2005 száraz körülmények között negatív korrelációt mutatott ki a növénymagasság és a termés között. Ezzel szemben 2015-ös üvegházi és tenyészkerti kísérletünkben pozitív összefüggést számoltunk a két tulajdonság között vízmegvonás hatására. KUMAR et al. (2008) és EL-FEKI et al. (2018) kísérleteiben a két tulajdonság száraz körülmények között, hozzánk hasonlóan, közepes erősséggel pozitívan korrelált.

A kalászolási idő és a termés kapcsolatát száraz körülmények között vizsgálva, EL-FEKI et al. (2018) negatív értéket kapott. Üvegházi vizsgálatunk során pozitív korrelációt számoltunk.

A szemszám és a termés esetében vízmegvonás hatására erős pozitív korrelációt mutattunk ki, mely megegyezett a KUMAR et al. (2018) által közöltekkel.

Az ezerszemtömeg és termés közötti korreláció kísérleteinkben mind üvegházban, mind tenyészkertben pozitív volt, hasonlóan a korábban megjelent publikációkhoz (KHAN et al. 2005; EL-FEKI et al. 2018; KUMAR et al. 2018; WANG et al. 2018).

Fenotipizálási kísérleteink során vizsgált tulajdonságok alapján igyekeztünk kiválogatni az ellenálló és érzékeny genotípusokat. A vizsgálatok eredményeinek nagy része alkalmasnak bizonyult a térképezési munka elvégzéséhez.

5.1.1. A kiválogatott toleráns és érzékeny DH genotípusok jelentősége

A kísérletek alapján a Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populációból toleráns és érzékeny genotípusokat válogattunk ki. Ezzel egyik célunk a gyökérvizsgálatok tovább folytatása volt, másrészt a genotípusok nemesítési felhasználását terveztük. A négy kísérlet alapján, igyekeztünk azokat a genotípusokat kiválogatni, melyek több évben több tulajdonság esetében jobban teljesítettek, mint a populáció átlaga. Az így kiválogatott ellenálló csoportba a Plainsman V szárazságtűrő szülőn kívül öt DH genotípus került, az érzékeny csoportba pedig a Cappelle Desprezen kívül hat genotípus.

Az ellenálló csoport optimális öntözési körülmények között kisebb termőképességű volt, mint az érzékeny csoport. Szárazságstressz hatására az elszenvedett termésveszteség kisebb mértékű volt. Optimális körülmények között a toleráns genotípusok alacsonyabbak, korábbiak, kisebb biomassza- és gyökértömeggel

rendelkeztek, mint az érzékeny (MWADZINGENI et al. 2016b; MOHAMMADI et al. 2016) genotípusok.

ABDOLSHAHI et al. (2015) kísérleteiben a toleráns genotípusok a gyökér szerkezetében tértek el az érzékeny genotípusoktól száraz körülmények között. Kísérletünkben optimális vízellátás mellett az érzékeny genotípus csoport nagyobb gyökértömeggel rendelkezett, mint az ellenálló, mely megfigyelés megegyezett LYNCH et al. (2014) által közöltekkel. Vízmegvonás hatására viszont az ellenálló genotípusok kisebb gyökértömeg veszteséggel reagáltak, így a rendelkezésre álló vízhez továbbra is hozzájutottak, míg az érzékeny genotípusok a szárazságra gyökértömegük több, mint 80%-át elveszítették.

Az ellenálló genotípusok esetében, vízmegvonás alatt a gyökér-száraztömeg pozitív összefüggést mutatott a terméssel, míg az érzékeny csoportban nem találtunk összefüggést.

A kiválogatott genotípusok között, a legnagyobb különbség a vízigényben volt. Az ellenálló genotípus csoport 400 ml-rel kevesebb vizet használt a tenyészidőszak során, mint az érzékeny. Az ellenálló genotípus csoportban pozitív összefüggést mutattunk ki a termés és a vízigény között optimális körülmények között, ezzel szemben az érzékeny csoportban negatív összefüggés mutatkozott a két tulajdonság között. Az érzékeny genotípusok a felhasznált vízmennyiséget részben a nagyobb biomassza előállítására és nem a termésnövelésre fordították.

Kísérleteink során kiválogatott genotípusok jellemzése alátámasztotta azt a gyakorlati megfigyelést, miszerint a nagyobb termőképességű genotípusok vízhiányos környezetben is nagyobb termésre képesek, mint a szárazságtűrő, kisebb termésveszteséggel reagáló genotípusok. Az általunk kiválogatott genotípusok hasznosíthatók lehetnek további szárazságtűrési kísérletekben.

5.2. Fajtákkal végzett fenotipizálási kísérlet eredményei

Az üvegházi kísérletünkben a vizsgált fajták között a tulajdonságokban jól elkülöníthető különbségeket tapasztaltunk, szárazságtűrésük eltérő volt.

A kalászolási idő a búza alkalmazkodóképességének vizsgálatában fontos tulajdonság (ABDOLSHAHI et al. 2015). YANG et al. (2003) kísérleteiben a szárazságstressznek kitett rizs növények korábban bugáztak. Ezzel korábbra hozták az érésidőt is, így a rövidebb tenyészidőszakkal segítettek elkerülni a szárazságstressz káros hatását. BLUM (2010) szerint a korai kalászolás előnyt jelent a szárazság

elkerülésében. Amennyiben a tenyészidő túlzottan lerövidül, termésveszteség következik be (MWADZINGENI et al. 2016b).

Kísérletünkben a fentebb említettekhez hasonlóan a korábbi fajták jobban teljesítettek vízhiányos körülmények között, mint a későbbiek. Ennek egyik oka, hogy az öntözést minden fajta esetében egyszerre kezdtük el és fejeztük be. A kalászolási időbeni eltérés optimális körülmények között 30 nap, míg szárazság kezelés hatására 45 nap volt a vizsgált fajták között.

Vízmegvonásos körülmények között a legnagyobb termésmennyiséget korai genotípusok esetében mértük, ezek az 5 (GK Berény), 16 (GK Vitorlás), 17-es (GK Futár) kódszámú fajták voltak. A kísérletben legkorábbi fajták a 4 (Sumai 3), 18-as (CM-82036) optimális körülmények között is kis termőképességű volt, így esetükben a korai kalászolás nem jelentett előnyt vízmegvonás hatására. Azok a genotípusok, amelyek szignifikáns kalászolási idő növekedéssel reagáltak a vízmegvonásra, teljes termésüket elveszítették. A kalászolási idő 13 napos elhúzódása, túl hosszúnak bizonyult és a 159 ml víz/növény víz utánpótlás nem volt elegendő. A kései genotípusok hosszabb ideig voltak vízmegvonás alatt, mint a koraiak, ami megegyezik BENNET et al. (2012b) eredményeivel.

Szárazságstressz alatt a növények megváltoztatják a növekedési tulajdonságukat (TOMAR et al. 2016). A növénymagasság könnyen mérhető tulajdonság, mely virágzás után állandó marad, így fontos a szárazságtűrés tesztelésének szemszögéből is (ZHANG et al. 2011). MWADZINGENI et al. (2016b) szerint a kései magas genotípusoknak elegendő idő és tápanyagforrás áll rendelkezésre, ami magasabb hozamhoz vezet optimális vízellátás alatt. Kísérletünkben, a magas genotípusok reagáltak a legnagyobb termés- és gyökértömeg veszteséggel a vízmegvonásra. A termésveszteségen kívül a növénymagasság is szignifikánsan csökkent (18-53%), saját optimális öntözési körülmény között mért növénymagasságukhoz képest.

A növények víz- és tápanyagfelvevő képessége nagy hatással van a földfeletti biomassza alakulására (ELAZAB et al. 2016). Vízmegvonás hatására, a növények kevésbé növekedtek, mint optimális öntözési körülmények között, ami 57-75%-os földfeletti biomassza depresszióval járt.

A termés növelése a nemesítési programok legfőbb célja (MASON et al. 2013). Mivel a termés mennyisége számos tényezőtől – ezen belül jelentős mértékben a környezettől is – függ, nehéz olyan genotípust szelektálni, mely minden körülmény között nagy hozamra képes (GAO et al. 2015; MATHEW et al. 2018; SENAPATI et

al. 2018). A szárazságstresszel szembeni ellenállóság növelésének egyik lehetősége a nagyobb hozamra történő szelekció mind vízmegvonás, mind optimális körülmények között (MWADZINGENI et al. 2016b). MOHAMMADI (2016) kísérletében 89%-os termésveszteséget figyelt meg száraz körülmények között a vizsgált növényeken. Kísérletünkben a vizsgált fajták 59-100% termésveszteséggel reagáltak a vízmegvonásra. Az 5. (GK Berény),10. (GK Angéla) fajta reagált a legkisebb termésveszteséggel, jobb teljesítményt nyújtva a szárazságtűrő kontroll Plainsman V-nél. Az 5-ös kódszámú fajta, a GK Berény, hazai száraz termesztési körülmények között jól teljesít. Kísérletünkben a 14 (GK Szala), 15 (GK Aranka), 28-as (GK Kapos) fajta vízmegvonás hatására teljes termésdepresszióval reagált. Ezek a kései genotípusok igen érzékenynek bizonyultak a vízmegvonásra.

A termésmennyiség pozitív korrelációban állt az ezerszemtömeggel. A termésveszteség az ezerszemtömeg és az egyedi szemszám csökkenés következménye volt, ez az eredmény egybevág DEL POZO et al. (2016); KUMAR et al. (2018) közleményében leírtakkal.

A legtöbb nemesítési program a búza földfeletti részeinek vizsgálatával foglalkozik, kiemelt célja a harvest index javításán keresztül a termésmennyiség növelése (KABIR et al. 2015). A nagyobb harvest indexre irányuló szelekció hatással van a termésmennyiségére is vízmegvonásos körülmények között (VARGA et al. 2015). Kísérletünkben a Plainsman V fajtán kívül minden vizsgált fajta harvest index csökkenéssel reagált a vízmegvonásra.

Azok a genotípusok, melyek jó termőképességgel rendelkeznek mindkét kezelés mellett, nagyobb stressz tolerancia index-szel rendelkeznek. MWADZINGENI et al. (2016a) szerint ez a paraméter jó szelekciós tényező a szárazságtűrő genotípusok kiválogatása során. Kísérletünkben az 5. (GK Berény) és a 10. (GK Angéla) fajta stabil termőképességgel rendelkezik, mind optimális, mind vízhiányos környezetben.

A növény gyökere fontos szerepet játszik a szárazsággal szembeni ellenállóság kialakításában (ABDOLSHAHI et al. 2015). A gyökér jelentősége a víz- és tápanyagfelvétel miatt nagy (TOMAR et al. 2016). Nagy genotípus számmal rendelkező populációban, a kifejlett növények gyökérzetének vizsgálata igen nehéz feladat (KABIR et al. 2015). BECKER et al. (2016) üvegházi körülmények között a genotípus és a kezelés között a gyökértömeg esetében összefüggést figyelt meg, kísérletükben a vizsgált növények eltérően reagáltak a vízhiányra.

TOMAR et al. (2016) PVC csövekben kivitelezett kísérleteiben a búzanövények gyökértömege és földfeletti száraztömege között szoros pozitív összefüggést mutatott ki. Vizsgálatai során a nagyobb gyökértömeggel együtt növekedett a víz és tápanyagfelvétel, mely optimális vízellátás alatt nagyobb terméshez vezetett. Ezen kívül száraz körülmények között a gyökértömeg és a termés között pozitív korrelációt talált. Ezzel szemben cserepes kísérletünkben negatív összefüggést figyeltünk meg a termés és a gyökértömeg között vízmegvonásos körülmények között, melynek magyarázata lehet, hogy a nagyobb gyökértömeggel járó előnyök tenyészedényben nem tudtak érvényesülni. ELAZAB et al. (2016) vízmegvonás hatására gyökértömeg csökkenést tapasztalt, az általa vizsgált genotípusoknál. Száraz körülmények között a gyökértömeg és a földfeletti száraztömeg között negatív összefüggést találtak. Ezzel megegyezően a vízelvonással kezelt kísérletben negatív összefüggést figyeltünk meg, a termés és a gyökértömeg között.

Az optimális körülmények között nagyobb gyökértömeget fejlesztő fajták vízmegvonás körülmények között is nagyobb gyökérrel rendelkeztek. A nagyobb gyökértömeg az egyenlően kijutatott vízmennyiségek miatt, nem jelentett előnyt, vízmegvonásos körülmények között. A későbbi tenyészidejű fajták esetében, nagyobb gyökértömeget mértünk, melyek a vízelvonásra nagymértékű termésdepresszióval reagáltak.

A termésveszteség az ezerszemtömeg és a szemszám csökkenésével magyarázható, mely megegyezik a KHAN et al. (2005); EL-FEKI et al. (2018); KUMAR et al. (2008); WANG et al. (2018) által közöltekkel.

A termés és a terméskomponensek alapján végzett főkomponens analízissel elkülönítettük, az ellenálló és az érzékeny búzafajták csoportját. A kísérletben vízmegvonás hatására a 7 (GK Verecke), 11 (GK Piacos), 16-os (GK Vitorlás) kódszámú fajta volt jobb teljesítményű, mint a szárazságtűrő kontroll Plainsman V. Ezeknek a fajtáknak a termésstabilitása száraz körülmények között is biztonságos termesztést tesz lehetővé.

5.3. A QTL analízis eredményei

Az elmúlt években számtalan, búza szárazságtűréssel kapcsolatos QTL térképezési közlemény jelent meg (GUPTA et al. 2017). A QTL régiók azonosítása elengedhetetlen feltétele a későbbi markerekre alapozott szelekciónak. A

szárazságtűrés komplex voltából adódóan az azonosított QTL-ek gyakran populáció függők (HILL et al. 2013). Kísérleti munkánk során a Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populáció fenotípusos eredményeit alapul véve végeztük el a QTL analízist.

Optimális öntözési körülmények között, 33 QTL-t azonosítottunk, tíz agronómiai tulajdonsággal kapcsolatban. A vízmegvonásos kísérleteinkben 35 QTL régiót detektáltunk 12 tulajdonságra.

A kalászolási idővel kapcsolatos QTL-ek kísérleteinkben optimális öntözés körülmények között az 1B, 3B kromoszómákon helyezkedtek el (27. táblázat). MARZA et al. (2006) térképezési munkájuk során velünk megegyezően optimális öntözés körülmények között az 1B, 3B kromoszómákra térképeztek kalászolási idővel kapcsolt QTL régiót. A 3B QTL-t MCCARTNEY et al. (2005) szintén azonosították búzában optimális öntözési körülmények között.

TAHMASEBI et al. (2017) szerint búza RIL populációjában kalászolási idővel kapcsolt QTL régiók közül a legfontosabbak az 1D, 7D kromoszómán lokalizálódtak. LOPES et al. (2013) a 7D QTL-t több környezetben azonosította kalászolási idővel kapcsolatban. Tőlük eltérően, kísérletünkben a fentiek közül egyik QTL-t sem térképeztük.

Búza esetében növénymagassággal kapcsolatban számos QTL-t publikáltak (BÖRNER et al. 2002; CAMPBELL et al. 2003; HUANG et al. 2004; MCCARTNEY et al. 2005; MARZA et al. 2006; REBETZKE et al. 2008; HEIDARI et al. 2011) Növénymagassággal kapcsolt QTL-eket optimális öntözési körülmények között az 1A, 3B, 4B, 6B kromoszómákra térképeztünk (27. táblázat). Az 1A QTL-t hozzánk hasonlóan CADALEN et al. (1998), BÖRNER et el. (2002), valamint HUANG et al. (2004) azonosította optimális öntözés mellett. SHUKLA et al. (2014), több környezetben azonosított QTL-t ezzel a tulajdonsággal kapcsolatban a 3B, 3D, 4B kromoszómákon. EL-FEKI et al. (2018) a 3A, 4D, 5A, 5B, 6A, 7B, 7D kromoszómán térképezett QTL-t optimális körülmények között növénymagassággal kapcsoltan.

A Plainsman V/Cappelle Desprez DH populációban száraz körülmények között növénymagassággal kapcsoltan hat QTL-t azonosítottunk, melyek a 2B, 3B,4B, 5B, 6B és 7D kromoszómákon helyezkedtek el (27. táblázat). A 2B kromoszómán számos közleményben írtak le QTL-t, száraz körülmények között, növénymagassággal kapcsolatban (MARZA et al. 2006; MATHEWS et al. 2008, PINTO et al. 2010; TAHMASEBI et al. 2017; EL-FEKI et al. 2018). A 3B QTL egybevág a HUANG et al. (2004); MARZA et al. (2006); SHUKLA et al. (2014) által közöltekkel. A 4B

kromoszómán minden kísérletben mindkét kezelés mellett azonosított kromoszóma régió számos korábbi irodalomban megjelenik (CADALEN et al. 1998; HUANG et al. 2004, MARZA et al. 2006; MATHEWS et al. 2008; REBETZKE et al. 2008; SHUKLA et al. 2014, XU et al. 2017; TAHMASEBI et al. 2017). EL-FEKI et al. (2017) az 5B kromoszómán hozzánk hasonlóan azonosított QTL-t vízmegvonás körülményei között. A 6B kromoszómán, általunk minden évben mind vízmegvonás, mind optimális öntözési körülmények között azonosított QTL régiót, irodalmi ismereteink alapján ezt korábban nem közölték. A 7D kromoszómán XU et al. (2017); TAHMASEBI et al. (2017); EL-FEKI et al. (2018) száraz körülmények között szintén azonosított növénymagassággal kapcsolt QTL régiót.

OSIPOVA et al. (2016) munkájuk során a 2D és az 5D kromoszómára térképeztek földfeletti biomasszával kapcsolatos QTL régiókat, száraz növénynevelési körülmények között. SHUKLA et al. (2014) száraz körülmények között a 3B, 3D, 6A kromoszómákon azonosított földfeletti biomassza tulajdonsággal kapcsolt QTL-t. XU et al. (2017) az 1B kromoszómán lokalizált QTL-t, ezzel a tulajdonsággal. KADAM et al. (2012) a 4B kromoszómán azonosított QTL-t biomasszával kapcsolatban. Ezzel ellentétben, a fentiek közül egyik QTL-t sem azonosítottuk vizsgálatainkban. Kísérleteinkben vízmegvonás mellett a 6B, optimális körülmények között a 3B kromoszómára térképeztük ezt a tulajdonságot (27. táblázat).

A gyökérrel kapcsolatos fenotipizálási adatok felvételezése, felnőtt növények esetében számos akadályba ütközik. A publikációk nagy része csírakori gyökérvizsgálatokra, vagy hidropóniás megoldásokra alapozta térképező munkáit. LIU et al. (2013) a Hanxuan10/Lumai DH populációban a 2B, 3B, 4A, 4B, 5B, 7D kromoszómán száraz körülmények, valamint a 2B, és 3B kromoszómán optimális öntözési körülmények között is azonosított kromoszómarégiókat. CHRISTOPHER et al. (2013) munkája során számos QTL-t írt le. A 3B kromoszómán szárazságstressz mellett azonosított, gyökér-száraztömeggel kapcsolt QTL hasonló pozícióban helyezkedett el a kísérletünkben a gyökér-száraztömeggel kapcsolt QTL-lel. Ezen kívül vízhiányos környezetben gyökér-száraztömeggel kapcsolatos QTL-t azonosítottunk a 2A, 2B, 3B, 4B, 7A, illetve optimális körülmények között a 3A kromoszómákon (27. táblázat). KADAM et al. (2012) szerint a 2D és 4B kromoszómán helyezkednek el gyökér-száraztömeggel kapcsolatos QTL-ek.

27. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH populációban agronómiai tulajdonságokkal kapcsolatban azonosított QTL-ek (Krom=kromoszóma, üh =üvegházi kísérlet, tk =tenyészkerti kísérlet)

Tulajdonság	Krom	Kezelés	Kísérlet	Kezelés	Kísérlet
Kalászolási idő	1B	optimális öntözés	14üh		
Kalászolási idő	3B	optimális öntözés	14üh,15tk,		
Növénymagasság	1A	optimális öntözés	15üh,16üh		
Növénymagasság	2B	vízmegvonás	15üh,15tk		
Növénymagasság	**3B**	**optimális öntözés**	**14üh**	**vízmegvonás**	**14üh,15tk**
Növénymagasság	**4B**	**optimális öntözés**	**14üh,15üh,15tk,16üh**	**vízmegvonás**	**14üh,15üh,15tk,16üh**
Növénymagasság	5B	vízmegvonás	14üh		
Növénymagasság	**6B**	**optimális öntözés**	**14üh,15üh,15tk,16üh**	**vízmegvonás**	**14üh,15üh,15tk,16üh**
Növénymagasság	7D	vízmegvonás	15üh,16üh		
Földfeletti biomassza	3A	optimális öntözés	14üh,15üh		
Földfeletti biomassza	6B	vízmegvonás	16üh		
Gyökér-száraztömeg	2A	vízmegvonás	15üh		
Gyökér-száraztömeg	2B	vízmegvonás	15üh		
Gyökér-száraztömeg	3A	optimális öntözés	15üh		
Gyökér-száraztömeg	3B	vízmegvonás	15üh		
Gyökér-száraztömeg	4B	vízmegvonás	15üh		
Gyökér-száraztömeg	7A	vízmegvonás	15üh		
Harvest index	**1A**	**optimális öntözés**	**14üh,15üh,16üh**	**vízmegvonás**	**15üh**
Harvest index	3B	optimális öntözés	16üh		
Harvest index	6A	optimális öntözés	14üh,16üh		

Kísérleteink során a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populációban optimális öntözés körülményei között, harvest indexel kapcsolt kromoszóma régiót az 1A, 3B, 6A kromoszómán azonosítottunk. Vízelvonással kezelt vizsgálatainkban az 1A kromoszómára térképeztük ezt a tulajdonságot. KADAM et al. (2012) az 1B, 2D, 4B, 5A kromoszómákon azonosított QTL-t, ezzel a jellemzővel szárazságstressz hatására. SHUKLA et al. (2014) a 2B, 3B, 3D kromoszómákon azonosított QTL-t harvest indexel kapcsolatban száraz körülmények között. EL-FEKI et al. (2018) QTL-t térképezett az 1B, 2B -re száraz körülmények között és a 6B kromoszómára száraz és optimális öntözési körülmények között.

A terméskomponensek térképezése széleskörű irodalmi háttérrel rendelkezik. A szemtömeg (ARAKI et al. 1999; KATO et al. 2000; MCCARTNEY et al. 2005; MARZA et al. 2006), a szemszám (CAMPBELL et al. 2003; KIRIGWI et al. 2007) és az ezerszemtömeg (KUCHEL et al. 2007; YANG et al. 2007; REBETZKE et al. 2008) számos publikációban közölt tulajdonság.

Ezerszemtömeg tulajdonsággal kapcsolatban számos kromoszómára térképeztek QTL-t búza esetében száraz körülmények között. Az 1B, 1D, 2A, 2B, 3A, 3D, 4A, 4D, 5A, 6A, 6D, 7A, 7B kromoszómán azonosított QTL-ek megtalálhatóak az irodalomban (QUARRIE et al. 2005; DASHTI et al. 2007; YANG et al. 2007; TAHMASEBI et al. 2017; XU et al. 2017).

Az ezerszemtömeggel kapcsolatban a legtöbb irodalmi forrás a virágzás előtti szárazságstressz hatásáról számol be. Munkánk során optimális körülmények között öt QTL-t azonosítottunk (1A, 3B, 4B, 6B, 7A), melyek közül a 4B kromoszómán található QTL-t NEZHAD et al. (2012) is leírta. DASHTI et al. (2007) optimális öntözés körülmények között a 2A, 4A, 7A kromoszómára térképezte ezt a tulajdonságot.

Vízmegvonás körülmények között tíz kromoszómára térképeztünk ezerszemtömeggel kapcsolt QTL-t a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populációban, melyek közül a 2B (KORDENAEEJ et al. 2008; MACCAFERRI et al. 2008), a 3B (KORDANEEJ et al. 2008; PINTO et al. 2010; SHUKLA et al. 2014), az 5B (MACCAFERRI et al. 2008), a 6B (MACCAFERRI et al. 2008) és a 7A (BÖRNER et al. 2002; HUANG et al. 2004) QTL-ek mások által is azonosítottak. Az 1A kromoszómán mindkét kezelés esetében azonosított QTL nem szerepel az általunk ismert irodalomban.

DASHTI et al. (2007) szemszámmal kapcsolatos QTL-eket közölt optimális öntözési körülmények között az 1B, 4A, 5B kromoszómákon, száraz kezelés esetében

az 5B 7A kromoszómákon lokalizált. TAHMASEBI et al. (2017) az 1B, 5B, 7D kromoszómára térképezte ezt a tulajdonságot száraz körülmények között, míg SHUKLA et al. (2014) a 2D, 3B, 4B QTL-eket lokalizálta. Szemszámmal kapcsolatban a 2A (HUANG et al. 2004), 3B (MARZA et al. 2006; SHUKLA et al. 2014), 6A (HUANG et al. 2004; MARZA et al. 2006; KUCHEL et al. 2007) kromoszómákon azonosított QTL régiókat mi is sikeresen lokalizáltuk, az adott kromoszómán a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populációban (28. táblázat).

A legtöbb szárazságtűréssel kapcsolatos kutatás meghatározó kérdése a termésmennyiség alakulása. A termés mintegy összegzi az összes agronómiai tulajdonság, valamint fiziológiai tulajdonság hatását a növény élete folyamán. Habár szignifikáns összefüggések a QTL régiók és a különböző környezetben mért termések között nehezen azonosíthatók – különösen vízmegvonásos körülmények között – így felhasználhatóságuk a szelekcióban megkérdőjelezhető (PINTO et al. 2010). Amennyiben egy QTL régiót az adott populációt használva minél több eltérő környezetben sikerül azonosítani, megbízhatósága annál jobb lesz.

28. táblázat. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH populációban terméshez kapcsolódó tulajdonságokkal azonosított QTL-ek. (Krom=kromoszóma, opt önt= otimális öntözés, vízm= vízmegvonás, üh =üvegházi kísérlet, tk =tenyészkerti kísérlet)

Tulajdonság	Krom	Kezelés	Kísérlet	Kezelés	Kísérlet
Ezerszemtömeg	**1A**	**opt önt**	**15tk**	**vízm**	**15üh,15tk,16üh**
Ezerszemtömeg	1B	vízm	15üh,16üh		
Ezerszemtömeg	2B	vízm	15üh,15tk		
Ezerszemtömeg	3A	vízm	14üh		
Ezerszemtömeg	**3B**	**opt önt**	**15tk**	**vízm**	**15üh,15tk**
Ezerszemtömeg	**4B**	**opt önt**	**15üh,15tk**	**vízm**	**14üh,15üh,15tk,16üh**
Ezerszemtömeg	5B	vízm	15üh,15tk,16üh		
Ezerszemtömeg	6A	vízm	15üh,15tk,16üh		
Ezerszemtömeg	**6B**	**opt önt**	**15üh,16üh**	**vízm**	**14üh,15üh,16üh**
Ezerszemtömeg	**7A**	**opt önt**	**14üh,15tk**	**vízm**	**16üh**
Kalászhosszúság	**1A**	**opt önt**	**14üh,15üh,16üh**	**vízm**	**14üh**
Kalászhosszúság	**2A**	**opt önt**	**14üh,15üh**	**vízm**	**14üh**
Kalászhosszúság	2B	vízm	14üh,16üh		
Kalászhosszúság	**3B**	**opt önt**	**14üh,15üh,16üh**	**vízm**	**14üh,**
Kalászhosszúság	5B	opt önt	14üh,16üh		
Kalászhosszúság	6A	opt önt	14üh,15üh,16üh		
Kalászhosszúság	**7A**	**opt önt**	**15üh,16üh**	**vízm**	**14üh**
Kalásztömeg	1A	vízm	15üh		
Kalásztömeg	1B	opt önt	14üh,15üh		
Kalásztömeg	**3B**	**opt önt**	**14üh,16üh**	**vízm**	**15üh,16üh**
Kalásztömeg	5B	opt önt	16üh		
Szemszám	2A	opt önt	15üh		
Szemszám	**3B**	**opt önt**	**14üh,16üh**	**vízm**	**15üh**
Szemszám	**6A**	**opt önt**	**15üh,16üh**	**vízm**	**15üh,16üh**
Termés	**1A**	**opt önt**	**15üh,16üh**	**vízm**	**15üh**
Termés	3A	opt önt	14üh		
Termés	3B	opt önt	14üh,16üh		
Termés	5B	opt önt	14üh		
Termés	**6B**	**opt önt**	**14üh,15tk**	**vízm**	**15üh**

Termés mennyiséggel kapcsolt QTL-t a következő kromoszómákon írtak le száraz körülmények között; **1A** (BENNETT et al. 2012b), **1B** (PINTO et al. 2010; LOPES et al. 2013), **2D** (HAMZA et al. 2017; EL-FEKI et al. 2018), **3A** (HAMZA et al. 2017), **3D** (KUCHEL et al. 2007), **4A** (KIRGIVI et al. 2007; PINTO et al. 2010; LOPES et al. 2013; SHUKLA et al. 2014; TAHMASEBI et al. 2017), **4B** (PINTO et al. 2010; LOPES et al. 2013), **4D** (PINTO et al. 2010; LOPES et al. 2013), **5A** (HAMZA et al. 2017; EL-FEKI et al. 2018), **5B** (KUCHEL et al. 2007; EL-FEKI et al. 2018), **5D** (KADAM et al. 2012), **6B** (PINTO et al. 2010; LOPES et al. 2013), **6D** (QUARRIE et al. 2005), **7A** (HAMZA et al. 2017), **7B** (KUCHEL et al. 2007; EL-FEKI et al. 2018) **7D** (PINTO et al. 2010; LOPES et al. 2013).

BENNETT et al. (2012a) munkája során hőstressz kezelést követően a RAC875/Kukri DH populációban a 3B kromoszómán azonosított termés mennyiséggel kapcsolt QTL-t, ezt a tulajdonságot erre a kromoszómára optimális öntözési körülmény között térképeztük. ZHANG et al. (2011) ugyan erre a kromoszómára terméssel kapcsolatos közepes hatású QTL-t térképezett vízmegvonásos kísérletben vizsgálva.

A fent említett QTL-ek közül a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populációban az 1A és 6B QTL-t azonosítottuk vízmegvonás kezelés hatására (28.táblázat).

5.4. Új tudományos eredmények

1. A vízigény, mint szelekciós paraméter gyakorlati hasznosságát ismertük fel, mellyel azok a genotípusok, amelyek a vizet a generatív részek növelésére fordítják kiválogathatók A DH populációból kiválogatott érzékeny genotípusok esetében optimális öntözési körülmények között negatív korrelációt mutattunk ki a vízigény és a termés között. Az ellenálló genotípusok esetében pozitív összefüggést kaptunk. Az adatok rámutatnak arra, hogy a szelektált genotípusok, bekapcsolhatók a szárazságtűrésre történő nemesítésbe.

2. Térképezési eredményeink a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáción hozzájárulnak a szárazságtűrési kutatások genetikai ismereteinek bővítéséhez (optimális körülmények között 33, vízmegvonás 35 QTL régió). Számos korábban leírt QTL régiót lokalizáltunk mellyel korábbi - szakirodalomban publikált - helyüket megerősítettük. A növénymagassággal kapcsolt régiók a 4B és 6B kromoszómákon minden kísérletben mindkét kezelés mellett kimutatható nagyhatású QTL-nek bizonyultak. A 3B kromoszómán gyökértömeggel kapcsolt QTL régiót korábban gyökérsűrűséggel kapcsolatban mutatták ki száraz nevelési körülmények között. Nagy valószínűséggel ebben a régióban gyökértulajdonságokkal kapcsolt QTL régió is van. A 4B kromoszómán ezerszemtömeggel kapcsolt QTL régió minden vízmegvonásos kísérletünkben kimutatható volt.

3. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáción végzett térképezési munkánk során, termést meghatározó QTL régiót optimális körülmények között az 1A, 3A, 3B, 5B, 6B kromoszómákra, vízmegvonás mellett pedig az 1A és 6B kromoszómákra térképeztünk, melyek megegyeztek a szakirodalomban közölt eredményekkel.

4. Az 1A kromoszómán - a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populációban - ezerszemtömeggel kapcsolt QTL-régiót azonosítottunk, mely nem szerepelt az általunk feldolgozott irodalomban.

6. KÖVETKEZTETÉSEK, JAVASLATOK

A szárazságstressz a növények fejlődésében számos változást idéz elő. Ezekre a változásokra a genotípusok érzékenysége és válaszreakciója különböző. A mezőgazdaság szempontjából ezek közül a legfontosabb a terméskiesés. A nemesítés egyik legfontosabb feladata a termés stabilitás elérése az előállított fajták esetében. Ennek megvalósításához a szárazságtűréssel és terméssel kapcsolatos tulajdonságok megismerése elengedhetetlen.

Többéves kísérleti munkánk során bizonyítottuk, hogy a szárazságtűrésre történő fenotipizálás (komplex stressz diagnosztikai szemlélettel), alkalmas szárazságtűrési kísérletek elvégzésére. Az ebből származó genetikai és nemesítési előnyök és ismeretek, jól hasznosíthatók a kutatásban és a nemesítésben.

Szárazságtűrési kísérletek esetében fontos olyan fenológiai tulajdonságok vizsgálata, melyek befolyásolják a termés alakulását, hiszen a különböző nemesítési programok fókuszában ez áll. Az elmúlt évtizedekben a fenotipizálási módszerek és berendezések nagymértékű fejlődésnek indultak. A Gabonakutató Kft. üvegházában kialakított komplex stresszdiagnosztikai rendszer ennek szellemében készült, teljesen hazai fejlesztésre alapozva. Többéves kísérleti munkánk során bizonyítottuk, hogy a rendelkezésünkre álló stressz diagnosztikai rendszer jól használható szárazságtűréssel kapcsolatos alap- és alkalmazott kutatási eredmények kimunkálására.

A rendszer megkönnyíti nagyszámú genotípus vízigényének meghatározását, mely kísérletünk alapján fontos tulajdonság a szárazsággal szembeni ellenállóság szempontjából. A vízigény meghatározásával azokat a genotípusokat, melyek a vizet a generatív részek növelésére használják, ki tudjuk válogatni Kísérletünkben a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáció esetében a legkisebb és legnagyobb vízigényű genotípusok között kétszeres különbséget mértünk.

Kísérletünkben, melyben a fajtákat azonos víznormával öntöztük, a vízmegvonást egyszerre kezdtük meg, nagymértékű termésdepressziót figyeltünk meg abban az esetben, amikor a szárazságstresszre későbbi kalászolással reagáltak a fajták.

A szárazságtűrés vizsgálatában a gyökérfejlődés tanulmányozása meghatározó jelentőségű. Nehezen mérhető, nagy genotípus szám esetében munkaigényes. Kísérleti módszereink további fejlesztésre szorulnak e tulajdonság esetében. A

kísérleteinkben kiválogatott ellenálló és érzékeny genotípusok eltérő gyökér válaszreakciói jó lehetőséget adnak további vizsgálatok, szelekció elvégzésére.

A hároméves kísérleti időszakban felvételezett tulajdonságok nagyszámú fenotípusos adatot biztosítottak. Ennek jelentősége nagy, mivel a megbízható fenotípusos adatok elengedhetetlenek a genetikai elemzésekhez. A térképezés során azonosított QTL-ek többnyire populáció- és környezet függők.

A Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáció térképezésekor optimális körülmények között hat QTL-t azonosítottunk mely minden kísérletben megtalálható volt. Ezek növénymagassággal, kalászhosszúsággal és harvest index-szel kapcsolatos kis és közepes hatású QTL-ek. Száraz körülmények között öt QTL volt kimutatható minden kísérletben, melyek növénymagassággal és ezerszemtömeggel kapcsoltak. A növénymagassággal kapcsolt QTL régiók a 4B és 6A kromoszómákon mindkét kezelésből származó mintákban azonosíthatók voltak. A 3B kromoszómán gyökértömeggel kapcsolt QTL régiót korábban gyökérsűrűséggel kapcsolatban mutatták ki száraz körülmények között. Nagy valószínűséggel ebben a régióban gyökértulajdonságokkal kapcsolt QTL régió is van.

Termést meghatározó QTL régiót optimális körülmények között az 1A, 3A, 3B, 5B, 6B kromoszómákra, vízmegvonás mellett pedig az 1A és 6B kromoszómákra térképeztünk.

Az 1A kromoszómán ezerszemtömeggel kapcsolt QTL régiót azonosítottunk, melyet az általunk ismert irodalomban korábban nem közöltek.

10.14751/SZIE.2019.056

7. ÖSSZEFOGLALÁS

Munkánk célja a térképezési populáció fenotipizálásával a szárazságtűrés szempontjából fontos tulajdonságok azonosítása mellett ellenálló és érzékeny genotípusok kiválogatása volt. Ennek érdekében Szegeden 2014-2016 közötti években üvegházi vízmegvonásos, tenyészedényes kísérleteket végeztünk. Tenyészkerti körülmények között, 2015-ben vizsgáltuk a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populáció 135 törzsét a két szülővel kiegészítve. A kísérletet a Kecskés-telepi esőárnyékoló sátor alatt, illetve természetes csapadékellátás mellett végeztük.

Összes üvegházi kísérletünkben a populáció átlagot nézve két nappal korábbi kalászolást figyeltünk meg vízmegvonás hatására az optimális öntözési körülményekhez képest. Tenyészkerti körülmények között ez fél napra csökkent. Üvegházi körülmények között a növénymagasság 15-19%-kal volt alacsonyabb, míg tenyészkertben 5%-kal csökkent az átlagos növénymagasság vízmegvonás hatására. Üvegházi kísérleteinkben minden évben 50% feletti termésdepressziót mértünk vízmegvonás hatására. Ezek az adatok jól alátámasztják, hogy kontrollált (üvegházi) körülmények között, pontos és abiotikus stresszre nézve jól értékelhető kísérleteket lehet végezni.

A 2015-ös üvegházi kísérletben vizsgáltuk a DH populáció vízigényét. A legkisebb vízigényű és leginkább vízigényes genotípusok között kétszeres különbséget mértünk. A genotípusok vízigénye kalászoláskor és az ezt követő négy hétben volt a legnagyobb. Kísérletünkben a nagyobb vízigény nem minden esetben jelentett nagyobb termést a kisebb vízigényű genotípusokhoz képest. A vízigény a terméssel együtt hasznos szelekciós tulajdonság szárazságtűrésben, mivel azok a genotípusok, melyek a több vizet a vegetatív részek növelésére fordítják, kiszűrhetők. Ennek fényében, amelyek a generatív részre használják a vizet, izolálhatók és megismerhetők, a későbbi nemesítési felhasználás érdekében.

Munkánk során kiválogatott ellenálló és érzékeny genotípusokkal egyrészt nemesítési felhasználás, valamint a gyökérvizsgálatok folytatása volt a célunk.

A búzafajtákkal végzett kísérletünkben a korábbi fajták jobban teljesítettek vízhiányos körülmények között, mint a későbbiek. Üvegházi eredményeink alapján a GK Berény kiváló szárazságtűrési képességét bizonyítottuk.

Munkánk során célul tűztük ki a Plainsman V/Cappelle Desprez DH populációban szárazságtűrésért felelős lókuszok azonosítását intervallum térképezéssel. Optimális körülmények között 33 QTL-t azonosítottunk tíz agronómiai

tulajdonsággal kapcsolatban. Az azonosított QTL-ek közül számos csak egyes kísérletekben jelent meg. A növénymagassággal kapcsolatos 4B, 6B kromoszómán azonosított QTL-ek minden kísérletben szignifikánsan kimutathatók voltak. Kalászhosszúságot meghatározó QTL-ek az 1A, 3B, 6A kromoszómákon minden kísérletben kimutathatók voltak. Az 1A kromoszómán detektált harvest index-szel kapcsolt QTL-t minden kísérletben sikeresen azonosítottuk. Terméssel kapcsolt QTL régiókat optimális körülmények között az 1A, 3A, 3B, 5B, 6B kromoszómákra térképeztünk.

Vízmegvonásos kísérleteinkben 35 QTL-t azonosítottunk tizenkét agronómiai tulajdonsággal kapcsolatban. Az azonosított QTL-ek többsége csak az egyes kísérletekben jelent meg. Növénymagassággal kapcsolt QTL-ek a 4B és 6B kromoszómákon minden évben azonosíthatók voltak. Ezentúl ezerszemtömeggel kapcsolt QTL-eket az 1A, 4B, 6B kromoszómákon lokalizáltuk minden évben. Vízmegvonásos kísérleteinkben terméssel kapcsolt QTL-t az 1A és 6B kromoszómákra térképeztünk.

Eredményeink szerint az üvegházi komplex stresszdiagnosztikai rendszer hasznos kiegészítő információt nyújt a genotípusok szárazságtűrő képességéről. A nemesítési programok szántóföldi tesztjeinek hasznos kiegészítő lehetősége.

Munkánk során a vízigény és a gyökértulajdonságok vizsgálatának jelentőségét bizonyítottuk a szárazságtűrő genotípusok kiválogatásában, üvegházi kísérletünkben. A szárazságtűrés komplex kvantitatív volta miatt azonban többéves szántóföldi tesztek elvégzése nélkülözhetetlen a szelekciós folyamatban.

8. SUMMARY

The aim of our study was to phenotype the Plainsman V/Cappelle Desprez (Pl/CD) DH population under drought stress and optimum water supply conditions, to carry out QTL analysis and to select tolerant and sensitive lines. For this purpose, glasshouse water withdrawal experiments were carried out during 2014-2016. In 2015 the Pl/CD mapping population was phenotyped in field under rain shelter and irrigated conditions. Heading time, plant height, yield, thousand grain yield, harvest index, stress tolerance index, were evaluated in the experiments.

Heading time under drought stress conditions was two days earlier compared to optimal conditions in all our glasshouse experiments. While under field conditions the difference was only one day. The decrease in plant height was 15-19% under drought stress in the glasshouse experiments, while under field conditions the difference was only 5 %. Furthermore, in the glasshouse experiments more than 50 % yield loss was measured under drought conditions compared to optimal irrigation.

In 2015 the water uptake of the DH population was evaluated. The difference in water uptake was two times between the genotypes with highest and lowest water uptake. The highest water uptake was measured at the time of heading and the next four weeks. In the experiments the higher water uptake was not always related to higher yield. The water uptake with grain yield could be good selection criteria for drought tolerance, because genotypes using the water to increase biomass could be selected.

The selected tolerant and sensitive genotypes can be used in drought related breeding programs and will be the fundamental part of our root research project. The tolerant genotypes had less water uptake compared to sensitive ones.

In the second experiment the earlier wheat varieties had better performance under drought conditions. In addition, the excellent drought tolerance of GK Berény was demonstrated in the experiment.

Further aim of the work was to identify drought tolerance related loci in the Pl/CD population by interval mapping. Under optimum conditions 33 QTLs were mapped for ten agronomic traits. Most of the identified QTLs appeared only in one of the experiments. The plant height related QTLs were mapped on chromosomes 4B, 6B significantly appeared in all our experiments. The QTLs on chromosomes 1A, 3B, 6A related to ear length were detected in all cases under optimal conditions. A harvest

index related QTL was located on chromosome 1A. Yield related QTLs were detected on chromosomes 1A, 3A, 3B, 5B, 6B.

In total 35 QTLs were detected under drought stress conditions related to twelve agronomic traits. Some of the mapped QTLs appeared in only one experiment. Plant height related QTLs detected on chromosome 4B, 6B appeared in all experiments. Moreover, the thousand-kernel weight related QTLs were identified on chromosomes 1A, 4B, 6B, while yield related QTLs were identified on chromosomes 1A, 6B.

The results of our work pointed out, that the complex stress diagnostic system provides additional information on the drought tolerance of wheat genotypes. It could also be a complementary technique to field trials in a breeding program. Furthermore, the importance of measuring the water uptake and root traits in drought tolerance experiment were enhanced in our experiment. However, due to the complex agronomic nature of drought tolerance, further field trials are needed in the forthcoming years.

9. MELLÉKLETEK

M 1. Irodalom jegyzék

ABDOLSHAHI, R., NAZARI, M., SAFARIAN, A., SADATHOSSINI, TS., SALARPOUR, M., AMIRI, H (2015): Integrated selection criteria for drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding programs using discriminant analysis. *Field Crops Research*, 174, 20–29. p.

ABID, M., TIAN, Z., KARIM, S., LIU, Y., CUI, Y., ZAHOOR, R., JIANG, D., DAI, T. (2016): Improved tolerance to post-anthesis drought stress by predrought priming at vegetative stages in drought tolerant and sensitive wheat cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 106, 218–227. p.

ARAKI, E., MIURA, H., SAWADA, S (1999): Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 98, 977–984. p.

ARAUS, J.L., AMARO, T., ZUHAIR, Y., NACHIT, M.M. (1997): Effect of leaf structure and water status on carbon isotope discrimination in field-grown durum wheat. *Plant, Cell & Environment,* 20(1), 484–1494. p.

ASHRAF, M. (2010): Inducing drought tolerance in plants: Recent advances. *Biotechnology Advances,* 28, 169–183. p.

ASSENG, S., TURNER, N.C., BOTWRIGHT, Y., CONDON, A.G. (2003): Evaluating the impact of a trait for increased specific leaf area on wheat yields using a crop simulation model. *Agronomy Journal,* 95, 1019. p.

AYAD, JY., AL-ABDALLAT, AM., SAOUB, HM (2010): Variation in root water and nitrogen uptake and their interactive effects on growth and yield of spring wheat and barley genotypes. *International Journal of Botany,* 6, 404–413. p.

AZADI, H., KERAMATI, P., TAHERI, F., RAFIAANI, P., TEKLEMARIAM, D., GEBREHIWOT, K., HOSSEININIA, G., VAN PASSEL, S., LEBAILLY, P., WILTOX, F., (2018): Agricultural land conversion: reviewing drought impacts and coping strategies. *International Journal of Disaster Risk Reduction*, 31,184-195. p.

BACON, M.A., DAVIES, W.J., MINGO, D., WILKINSON, S. (2002): Root signals. 404–413. p., In: WAISEL, A., ESHEL, A., KAFKAFI, U. (Szerk.) *Plant roots: the hidden half, 3rd edition.* Monticello, NY: Marcel Dekker Inc. 1120 p.

BALLA, K., RAKSZEGI, M., LI, Z., BÉKÉS, F., BENCZE, S., VEISZ, O., (2011): Quality of winter wheat in relation to heat and drought shock after anthesis. *Czech Journal of Food Sciences*, 29, 117–128. p.

BARTELS, D., DITZER, A., FURINI, A. (2006): What can we learn from resurrection plants? 599–562 p. In: RIBAUT J.M. (Szerk.) *Drought adaptation in cereals.* Binghamton, NY: The Haworth Press Inc., 682 p.

BARNABÁS, B., JAGER, K., FEHÉR, A. (2008): The effect of drought and heat stress on reproductive process in cereals. *Plant, Cell & Environment,* 31, 11–38.

BÁNYAI, J. (2017): A szárazságstressz morfológiai, fiziológiai és termésbiológiai hatásának tanulmányozása durumbúzában. *Doktori (PhD) értekezés*, Szent István Egyetem, Gödöllő, 167 p.

BECKER, SR., BYRNE, PF., REID, SD., BAUERLE, WL., MCKAY, JK., HALEY, SD (2016): Root traits contributing to drought tolerance of synthetic hexaploid wheat in a greenhouse study. *Euphytica*, 207, 213–224. p.

BENNETT, D., REYNOLDS, M., MULLAN, D., IZANLOO, A., KUCHEL, H., LANGRIGE, P., SCHNURBUSCH, T. (2012a): Detection of two major grain yield QTL in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under heat, drought and high yield potential environments. *Theoretical and Applied Genetics,* 125, 1473–1485. p.

BENNETT, D., IZANLOO, A., REYNOLDS, M., KUCHEL, H., LANGRIDGE, P., SCHNURBUSCH, T. (2012b): Genetic dissection of grain yield and physical grain quality in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under water-limited environments. *Theoretical and Applied Genetics,* 125, 255–271. p.

BHARGAVA, S., SAWANT. K. (2013): Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding,* 132, 21–32. p.

BLUM, A. (1988): Drought resistance. 43–77 p. In: BLUM, A. (Szerk.) *Plant breeding for stress environments*., Boca Raton, FL: C.R.C. Press, 223 p.

BLUM, A. (2010): Plant breeding for water-limited environments. London: Springer, 272. p.

BLUM, A. (2011): Phenotyping and selection. 153-216. p. In: BLUM, A. (Szerk.) *Plant breeding for water-limited environments*. New York: Springer-Verlag, 255 p.

BLUM, A., GOZLAN, G., MAYER, J. (1981): The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. *Crop Science,* 21, 495–499. p.

BLUM, A., MAYER, J., GOZLAN, G. (1982): Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. *Field Crops Research,* 5, 137–146. p.

BÖRNER, A., SCHUMANN, E., FÜRSTE, A., COSTER, H., LEITHOLD, B., RÖDER, MS., WEBER, WE (2002): Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics,* 105, 921–936. p.

BOYER, J.S., WESTGATE, M.E. (2004): Grain yields with limited water. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2385-2394. p.

BRAY, E.A., BALEY-SERRES, J., WERETILNYIK, E.A. (2000): Responses to Abiotic Stresses. In: BUCHAN, B.B., GRUISSEM W., JONES R.L. (ed): *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, 1408 p., 1158-1177.

BROMAN, K.W. (2001): Review of statistical methods for QTL mapping in experimental crosses. *Lab Animal*, 30(7), 44-52. p.

CADALEN, T., SOURDILLE, P., CHARMET, G., TIXIER, MH., GAY, G., BOEUF, C., BERNARD, S., LEROY, P., BERNARD, M. (1998): Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a doubled-haploid population. *Theoretical and Applied Genetics*, 6, 933-940. p.

CAIRNS, J.E., AUDEBERT, A., TOWEND, J., PRICE, A.H., MULLINS, C.E. (2004): Effect of soil mechanical impedance on root growth of two rice varieties under field drought stress. *Plant and Soil*, 267, 309-318. p.

CAMPBELL, BT., BAENZINGER, PS., GILL, KS., ESKRIDGE, KM., BUDAK, H., ERAYMAN, M., DWEIKAT, I., YEN, Y (2003): Identification of QTLs and environmental interactions associated with agronomic traits on chromosome 3A of wheat. *Crop Science*, 43, 1493-1505. p.

CATTIVELLI, L., BALDI, P., CROSATTI, C., DI FONZO, N., FACCIOLI, P., GROSSI, M., MASTRANGELO, A.M., PECCHIONI, N., STANCA, A.M. (2002): Chromosome regions and stress-related sequences involved in resistance to abiotic stress in *Triticeae*. *Plant Molecular Biology*, 48, 649-665. p.

CATTIVELLI, L., RIZZA, F., BADECK, F.W., MAZZUCOTELLI, E., MASTRANGELO, M.A., FRANCIA, E., MARÉ, C., TONDELLI, A., STANCIA, M.A. (2008): Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*, 105, (1-2),1-14. p.

CHAPUIS, R., DELLUC, C., DEBEUF, R., TARDIEU, F., WELCKER, C. (2012). Resiliences to water deficit in a phenotyping platform and in the field: how related are they in maize? *European Journal of Agronomy*, 42, 59–67. p.

CHRISTOPHER, J., CHRISTOPHER, M., JENNINGS, R., JONES, S., FLETCHER, S., BORRELL, A., MANSCHADI, A.M., JORDAN, D., MACE, E., HAMMER, G. (2013): QTL for root angle and number in a population developed from bread wheats (*Triticum aestivum*) with contrasting adaptation to water-limited environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 126, 1563-1574. p.

COBB, J.N., DECLERK, G., GREENBERG, A., CLARK, R., MCCOUCH, S. (2013): Next-generation phenotyping: requirements and strategies for enhancing our understanding of genotype-phenotype relationships and its relevance to crop improvement. *Theoretical and Applied Genetics*, 126, 867-887. p.

COLLARD, B.C.Y., JAHUFER, M.Z.Z., BROUWER, J.B., PANG, E.C.K. (2005): An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica*, 142, 169-196. p.

COLLINS, N.C., TARDIEU, F., TUBEROSA, R. (2008): Quantitative Trait Loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand? *Plant Physiology*, 147, 469-486. p.

CONDON, A.G., RICHARDS, R.A., REBETZKE, G.J., FARQUHAR, G.D. (2004): Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55(407), 2447-2460. p.

COOPER, M., VAN EEUWIJK, F.A., HAMMER, G.L., PODLICH, D.W., MESSINA, C. (2009): Modeling QTL for complex traits: detection and context for plant breeding. *Current Opinion in Plant Biology*, 12, 231-240. p.

CSERI, A., SASS, L., TÖRJÉK, O., PAUK, J., VASS, I., DUDITS, D. (2013): Monitoring drought responses of barley genotypes with semi-robotic phenotyping platform and association analysis between recorded traits and allelic variants of some stress genes. *Australian Journal of Crop Science,* 7, 1560–1570. p.

CSEUZ, L. (2009): A szárazságtűrő őszi búza (*Triticum aestivum* L.) nemesítésének lehetőségei és korlátai. *Doktori (PhD) értekezés*, Szent István Egyetem, Gödöllő, 125. p.

CSEUZ, L., PAUK, J., FÓNAD, P., KOVÁCS, E., MATUZ, J. (2008): Field selection of winter wheat genotypes tolerant to water shortages with a mobile automatic rain shelter (MARS) and chemical desiccation. *11th International Wheat Genetics Symposium, 2008*, 3, 882-884. p.

CZYCZYLO-MYSZA. I.M., MARCINSKA, I., SKRIZIPEK, E., BOCIANOSKI, J. (2018): Genetic analysis of water loss of excised leaves associated with drought tolerance in wheat. *Peer J*, DOI: 10.7717/peerj-5063.

DARYANTO, S., WANG, L., JACINTE, P.A. (2016): Global Synthesis of Drought Effects on Maize and Wheat Production. *Plos One*, DOI, 10.1371/ journal.pone.0156362

DASHTI, H., YAZDISAMADI, B., BIHAMTA NAGHAVI, M.R., QUARRIE, S. (2007): QTL analysis for drought resistance in wheat using doubled haploid lines. *International Journal of Agriculture and Biolog*y, 9, 98–101. p.

DEL POZO, A., YANEZ, A., MATUS, I.A., TAPIA, G., CASTILLO, D., SANCHEZ-JARDÓN, L., ARAUS, J.L. (2016): Physiological traits associated with wheat yield potential and performance under water-stress in a Mediterranean environment. *Frontiers in Plant Science,* 7 (987), 1-25. p.

DOLFERUS, R. (2014): To grow or not to grow: A stressful decision for plants. *Plant Science*, 229, 247-261. p.

DONALD, C.M. (1962): In search of yield. *Journal of the Australian Institute of Agriculture Science*, 28, 171–178. p.

DOORENBOS, J., PRUIT, W.O, (1977): Crop water requirements. *FAO Irrigation and Drainage Paper*, 24, Rome, Italy, 144. p.

ELAZAB, A., SERRET, MD., ARAUS, JL (2016): Interactive effect of water and nitrogen regimes on plant growth, root traits and water status of old and modern durum wheat genotypes. *Planta*, 244, 125–144. p.

EL-FEKI, W.M., BYRNE, P.E., REID, S.D., HALLEY, S.D. (2018): Mapping quantitative trait locifor agronomic traits in winter wheat under different soil moisture levels. *Agronomy*, 8(133), 1-20. p.

EL-HENDAWY, S., HU, Y., YAKOUT, G. M., AWAD, A. M., HAFIZ, S. E., SCHMIDHALTER, U. (2005): Evaluating salt tolerance of wheat genotypes using multiple parameters. *European Journal of Agronomy*, 22, 243–253. p.

EVANS, L.T., BINGHAM, J., JOHNSON, P., SUTHERLANDS, J. (1972): Effect of awns and drought on the supply of photosynthate and its distribution within ears. *Annals of Applied Biology*,70, 67-76. p.

FÁBIÁN, A., JÄGER, K., RAKSZEGI, M., BARNABÁS, B. (2011): Embryo and endosperm development in wheat (*Triticum aestivum* L.) kernels subjected to drought stress. *Plant Cell Reports*, 30, 551-563. p.

FÁBIÁN, A., JÄGER, K., BARNABÁS, B. (2013): Developmental stage dependency of the effect of drought stress on photosynthesis in winter wheat varieties. *Acta Agronomica Hungarica,* 61(1), 13–21. p.

FARQUHAR, G.D., SHARKEY, T.D. (1982): Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317-345. p.

FERNANDEZ, G.C.J. (1993): Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. 257-270 p. In: KUO, C.G. (Szerk.) *Adaptation of food crops to temperature and water stress: Proceedings of an international symposium, Taiwan, 13-18 August 1992*. Asian Vegetable Research and Development Center, Shanhua, 531 p.

FISCHER, R.A., SANCHEZ, M. (1979): Drought resistance in spring wheat cultivars. II. Effects on plant water relations. *Journal of Australian Institute of Agriculture Science*, 30, 897-912. p.

FORSTER, B.P., THOMAS, W.T.B., CHOUPEK, O. (2005): Genetic controls of barley root systems and their associations with plant performance. *Aspects of Applied Biology*, 73, 199-204. p.

FÖLDMŰVELÉSÜGYI MINISZTÉRIUM (2012): Aszálystratégia. http://2010-2014.kormany.hu/download/7/0a/90000/Aszalystrategia. pdf Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: aszály, Magyarország. Lekérdezés időpontja: 2018.08.07.

GALLÉ, Á., CSISZÁR, J., BENYÓ, D., LASKAY, G., LEVICZKY, T., ERDEI, L., TARI, I. (2013): Isohydric and anisohydric strategies of wheat genotypes under osmotic stress: Biosynthesis and function of ABA in stress responses. *Journal of Plant Physiology*, 170(16), 1389-1399. p.

GAO, F., WEN, W., LIU, J., RAHEED, A., YIN, G., XIA, X., WU, X., HE, Z. (2015): Genome-wide linkage mapping of QTL for yield components, plant height and yield-related physiological traits in the Chinese wheat cross Zhou 8425B/Chinese Spring. *Frontiers in Plant Science,* 6 (1099), 1-20. p.

GHANEM, M.E., MARROU, H., SINCLAIR, T.M. (2015): Physiological phenotyping of plants for crop improvement. *Trends in Plant Science*, 20(3), 139-144. p.

GRZESIAK, M.T., OSTROWSKA, A., HURA, K., RUT, G., JANOWIAK, F., RZEPKA, A., HURA, T., GRZESIAK, S. (2014): Interspecific differences in root architecture among maize and triticale genotypes grown under drought, waterlogging and soil compaction. *Acta Physiologiae Plantarum,* 36, 3249.

GUPTA, P.K., BALYAN, H.S., GAHLAUT, V., (2017): QTL analysis for drought tolerance in wheat: Present status and future possibilities. *Agronomy*, 7(1), 5, 1-21. p.

HAFID, R.E., SMITH, D.H., KARROU, M., SAMIR, K. (1998): Morphological attributes associated with early-season drought tolerance in spring durum wheat in a Mediterranean environment. *Euphytica*, 101, 273-282. p.

HAFSI, M., AKHTER, J., MONNEVEUX, P. (2006): Leaf senescence and carbon isotope discrimination in durum wheat (*Triticum durum* Desf) under severe drought conditions. *Cereal Research Communications*, 35, 71-80. p.

HAMZA, H., ASGHARI, A., MOHAMMADI, S. A., SOFALIAN, O., MOHAMMADI, S. (2017): Multifactorial mapping of QTL for yield and yield component in wheat (*Triticum aestivum*) in normal and drought conditions. *Applied Ecology and Environmental Research*, 16(1), 441-453. p.

HEIDARI, B., SAYED-TABATABAEI, B.E., SAEIDI, G., KEARSEY, M., SUENAGA, K. (2011): Mapping QTL for grain yield, yield components, and spike features in a doubled haploid population of bread wheat. *Genome*, 54, 517–527. p.

HENRY, A., GOWDA, V.R.P., TORRES, R.O., MCNALLY, K.L., SERRAJ, R. (2011): Variation in root system architecture and drought response in rice (*Oryza sativa* L.): phenotyping of the *Oryza* SNP panel in rainfed lowland fields. *Field Crops Research*, 120, 205-214. p.

HESZKY, L. (2008): Miért nincsenek szárazságtűrő növényfajtáink? *Agro Napló*, 2008 (3), 38-39. p.

HESZKY, L. (2012): Miért nincsenek szárazságtűrő növényfajtáink? (2) *Agrofórum*, 23(10),6-10. p.

HILL, C.B., TAYLOR, J.D., EDWARDS, J., MATHER, D., BACIC, A., LANGRIDGE, P., ROESSNER, U. (2013): Whole-genome mapping of agronomic and metabolic traits to identify novel quantitative trait loci in bread wheat grown in a water-limited environment. *Plant Physiology*, 162, 1266-1281. p.

HOAD, S.P., RUSSEL, G., LUCAS, M.E., BINGHAM, I.J. (2001): The management of wheat, barley and oat root systems. *Advanced Agronomy*, 74, 193-246. p.

HOFFMANN, B., CSEUZ, L., PAUK, J. (2006): Az őszi búza szárazságtűrésre történő nemesítésének lehetőségei és korlátai. In: DUDITS, D. (szerk): *A búza nemesbítésének tudománya*. MTA Szegedi Biológiai Központ-Witer fair kft., Szeged, 334, 191-217. p.

HUANG, B., EISSENSTAT, D.M. (2000): Root plasticity in exploiting water and nutrient heterogeneity. In WILKINSON, R.E. (ed). *Plant-Environment Interactions*. Dekker Press, New York, 111-132. p.

HUANG, B.E., CLIFFORD, D., CAVANAGH, C. (2013): Selecting subset of genotyped experimental populations for phenotyping to maximize genetic diversity. *Theoretical and Applied Genetics*, 126, 379-388. p.

HUANG, XQ., KEMPF, H., GANAL, MW., RÖDER, MS. (2004): Advanced back-cross QTL analysis in progenies derived from cross between a German elite winter wheat variety and synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 109, 933-943. p.

HUZSVAI, L., VINCZE, SZ., (2012): SPSS-könyv. Online. Seneca books, 333.p.

INAGAKI, MN., MORI, M., NACHIT, M. (2010): Yield comparison for synthetic-derived bread wheat genotypes with different water uptake abilities under increasing soil water deficits. *Cereal Research Communications*. 38(4), 497–505. p.

INNES, P., BLACKWELL, R.D., QUARRIE, S.A. (1984): Some effects of genetic variation in drought-induced abscisic acid accumulation on the yield and water-use of spring wheat. *The Journal of Agricultural Science*, 102, 341-346. p.

JOHNSON, M.G., TINGEY, D.T., PHILIPS, D.L., STORM, M.J. (2001): Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environmental and Experimental Botany,* 45, 263-289.

KABIR, M.R., LIU, G., GUAN, P., WANG, F., KHAN, A.A., NI, Z., YAO, Y., HU, Z., XIN, M., PENG, H., SUN, Q. (2015): Mapping QTLs associated with root traits using two different populations in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 206, 175–190. p.

KADAM, S., SINGH, K., SHUKA, S., GOEL, S., VIKRAM, P., PAWAR, V., GAIKWAD, K., KHANNA-CHOPRA, R., SINGH, N. (2012): Genomic associations for drought tolerance on the short arm of wheat choromosome 4B. *Functional and Integrative Genomics*, 12, 447-464. p.

KATO, K., MIURA, H., SAWADA, S (2000): Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 101, 1114-1121. p.

KHAN, A.J., AZAM, F., ALI, A., TARIG, M., AMIN, M. (2005): Inter-relationship and path coefficient analysis for biometric traits in drought tolerant wheat (*Triticum Aestivum* L.). *Asian Journal of Plant Sciences*, 4(5), 540-543. p.

KING, C.A., PURCELL, L.C., BRYE, K.R. (2009): Differential wilting among soybean genotypes in response to water deficit. *Crop Science*, 49, 290-298. p.

KIRIGWI, F.M., GINKEL, M.V., BROWN-GUEDIRA, G., GILL, B.S., PAULSEN, G.M., FRITZ, A.K. (2007): Markers associated with QTL for grain yield in wheat under drought. *Molecular Breeding*, 20, 401-413. p.

KISS, E. (1999): Növényi molekuláris genetika I. *Egyetemi jegyzet*. SZIE Genetika és Növénynemesítés Tanszék, Gödöllő, 118. p.

KORDENAEEJ, A., NASROLLAH-NEJAD, A., SHOJAEIAN, A., LELlEY, T (2008): Mapping QTLs related to yield and yield components under drought in bread wheat. In: APPELS, R., EASTWOOD, R., LAGUDAH, E., LANGRIDGE, P., LYNNE, MM (edd) *The 11th international wheat genetics symposium proceedings*. Sydney University Press, Sydney.

KUCHEL, H., WILLIAMS, K.J., LANGRIDGE, P., EAGLES, H.A., JEFFERIES, S.P. (2007): Genetic dissection of grain yield in bread wheat. I. QTL analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 115, 1029-1041. p.

KUMAR, A., BERNIER, J., VERULKAR, S., LAFITTE, H.R., ATLIN, G.N. (2008): Breeding for drought tolerance: direct selection for yield, response to selection and use of drought-tolerant donors in upland and lowland-adapted populations. *Field Crop Research*, 107, 221-231. p.

KUMAR, S., KUMARI, J., BANSAL, R., KURI, B.R., UPADHYAY, D., (2018): Multi-environmental evaluation of wheat genotypes for drought tolerance. *Indian Journal of Genetics,* 78(1), 26-35. p.

LAWLOR, D.W., CORNIC, G. (2002): Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell & Environment*, 25, 275-294. p.

LEE, S.B., SUH, M.C. (2013): Recent advances in cuticular wax biosynthesis and its regulation in Arabidopsis. *Molecular Plant*, 6(2), 246-249. p.

LEVITT, J (1980): Responses of plants to environmental stresses. Water, radiation, salt and other stresses. Academic Press, New York, pp 93–128.

LIPIEC, J., DOUSSAN, C., NOSALEWICZ, A., KONDRACKA, K. (2013): Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *International Agrophysics,* 27, 463-477. p.

LIU, X., LI, R., CHANG, X., JING, R. (2013): Mapping QTLs for seedling root traits in a doubled haploid wheat population under different water regimes. *Euphytica*, 189, 51-66. p.

LOPES, MS., REYNOLDS, M. P. (2011): Drought adaptive traits and wide adaptation in elite lines derived from resynthesized hexaploidy wheat. *Crop Science*, 51, 1617–1626. p.

LOPES, M.S., REYNOLDS, M.P., MCINTYRE, C.L., MATHEWS, K.L., AND JALAL KAMALI, M.R., et al. (2013): QTL for yield and associated traits in the SeriM82/Babax population grown across several environments in Mexico, in the West Asia, North Africa, and South Asia regions. *Theoretical and Applied Genetics*, 126, 971‑984. p.

LOSS, S.P., SIDDIQUE, K.H.M. (1994): Morphological and physiological traits associated with wheat yield increases in Mediterranean environments. *Advances in Agronomy*, 52, 229-276. p.

LÜTTGER, A.B., FEIKE, T. (2018): Development of heat and drought related extreme weather events and their effect on winter wheat yields in Germany. *Theoretical and Applied Climatology,* 132, (1-2),15-29. p.

LYNCH, J. P., CHIMUNGU, J. G., BROWN, K. M. (2014): Root anatomical phenes associated with water acquisition from drying soil: targets for crop improvement. *Journal of Experimental Botany*,65, 6155–6166. p.

MACCAFERRI, M., SANGUINETI, M.C., CORNETI, S., ORTEGA, J.L., SALEM, M.B., BORT, J., DEAMBORGIO, E., DEL MORAL, L.F., DEMONTIS, A., EL-AHMED, A., MAALOUF, F., MACHLAB, H., MARTOS, V., MORAGUES, M., MOTAWAJ, J., NACHIT, M., NSERALLAH, N., OUABBOU, H., ROYO, C., SLAMA, A., TUBEROSA, R. (2008): Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf) across a wide range of water availability. *Genetics*, 178, 489-511. p.

MANSCHADI, A.M., CHRISTOPHER, J., DEVOIL, P., HAMMER, G.L. (2006): The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Functional Plant Biology*, 33(9), 823-837. p.

MANSCHADI, A.M., CHRISTOPHER, J.T., HAMMER, G.L., DEVOIL, P. (2010): Experimental and modelling studies of drought-adaptive root architectural traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Biosystem*, 144, 458-462. p.

MAPHOSA, L., LANGRIDGE, P., TAYLOR, H., CHALMERS, K.J., BENNETT, D., KUCHEL, H., MATHER, D.E. (2013): Genetic control of processing quality in bread wheat mapping population grown in water-limited environments. *Journal of Cereal Science*, 57, 304-311. p.

MARZA, F., BAI, GH., CARVER, BF., ZHOU, WC (2006): Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 X Clark. *Theoretical Applied Genetics*, 112, 688-698. p.

MASON, R.E., HAYS, D.B., MONDAL, S., IBRAHIM, A.M.H., BASNET, B.R. (2013): QTL for yield components and canopy temperature depression in wheat under late sown field conditions. *Euphytica*, 194, 243–259. p.

MATHEW, I., SHIMELIS, H., MWADZINGENI, L., ZENGENI, R., MUTEMA, M., CHAPLOT, V. (2018): Variance components and heritability of traits related to root: shoot biomass allocation and drought tolerance in wheat. *Euphytica*, 214, 225.

MATHEWS, K.L., MALOSETTI, M., CHAPMAN, S., MCINTYRE, L., REYNOLDS, M., SHORTER, R., VAN EEUWIJK, F. (2008): Multi-environmental QTL mixed models for drought stress adaptation in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 117, 1077-1109. p.

MCCARTNEY, C.A., SOMERS, DJ., HUMPHREYS, DG., LUKOW, O., AMES, N., NOLL, J., CLOUTIER, S., MCCALLUM, BD (2005): Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in spring wheat cross RL4452 X 'AC Domain'. *Genome*, 48, 870-883. p.

MERAH, O., DELÉENS, E., MONNEVEUX, P. (2001): Relationships between flag leaf carbon isotope discrimination and several morphophysiological traits in durum wheat under Mediterranean conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 45, 63-71. p.

MIAN, M.A.R., NAFZIGER, E.D. (1994): Seed size and water potential effects on germination and seedling growth of winter wheat. *Crop Science*, 34, 169-171. p.

MIR, R.R. ZAMAN-ALLAH, M., SREENIVASULU, N., TRETHOWAN, R., VARSHNEY, R.K. (2012): Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. *Theoretical and Applied Genetics*, 125, 625-645. p.

MOHAMED, M.F., KEUTGEN, N., TAWFIK, A.A., NOGA, G. (2002): Dehydration-avoidance responses of tepary bean lines differing in drought resistance. *Journal of Plant Physiology*, 159, 31-38. p.

MOHAMMADI, R. (2016): Efficiency of yield-based drought tolerance indices to identify tolerant genotypes in durum wheat. *Euphytica*, 211, 71–89. p.

MOHAMMADI, R. (2018): Breeding for increased drought tolerance in wheat: a review. *Crop & Pasture Science,* 69, 223-241. p.

MONNEVEUX, P., BELHASSEN, E. (1996): The diversity of drought adaptation in the wide. *Plant Growth Regulation*, 20, 85-92. p.

MONNEVEUX, P., REYNOLDS, M.P., TRETHOWAN, R., GONZÁLEZ-SANTOYO, H., PENA, R.J. ZAPATA, F. (2005): Relationship between grain yield and carbon isotope discrimination in bread wheat under four water regimes. *European Journal of Agronomy*, 22, 231-242. p.

MONNEVEUX, P., RIBAUT, J.M. (2006): Secondary traits for drought tolerance improvement in cereals. 97-143 p. In: RIBAUT J.M. (Szerk.) *Drought adaptation in cereals*. Binghampton, NY: Food Products Press, 682 p.

MONNEVEUX, P., JING, R., MISRA, S. (2012a): II.1.2. Phenotyping wheat for adaptation to drought using physiological traits. *Frontiers in Physiology Biochemistry*, 49.

MONNEVEUX, P., JING, R., SATISH, C.M. (2012b): Phenotyping for drought adaptation in wheat using physiological traits. *Frontiers in Physiology,* 3, 429.

MOOREA, J.P., VICRE-GIBOUINB, M., FARRANTC, J.M., DRIOUICHB, A. (2008): Adaptations of higher plant cell walls to water loss: drought vs desiccation. *Physiologia Plantarum*, 134(2), 237-245. p.

MUJATABA, S.M., FAISAL, S., KHAN, A., SHIRAZI, M.U., KHAN, M.A. (2018): Evaluation of drought tolerant wheat genotypes using morpho-physiological indices as screening tools. *Pakistan Journal of Botany*, 50(1), 51-58. p.

MUNNS, R., JAMES, R.A., SIRAULT, X.R., FURBANK, R.T., JONES, H.G. (2010): New phenotyping methods for screening wheat and barley for beneficial responses to water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 61, 3499-3507. p.

MWADZINGENI, L., SHIMELIS, H., TESFAY, S., TSILO, T.I. (2016a): Screening of bread wheat genotypes for drought tolerance using phenotypic and proline analysis. *Frontiers in Plant Science*, 7 (1276), 1-20. p.

MWADZINGENI, L., SHIMELIS, H., DUBE, E., LAING, M.D., TSILO, T.J. (2016b): Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies. *Journal of Integrative Agriculture*, 15(5), 935–943. p.

NADEEM, M.A., NAWAZ, M.A., SHAHID, M.Q., DOĞAN, Y., COMERTPAY, G., YILDIZ, M., HATIPOĞLU, R., AHMAD, F., ALSALEH, A., LABHANE, N., ÖZKAN, H., CHUNG, G., BALOCH, F.S. (2018): DNA molecular markers in plant breeding: current status and recent advancements in genomic selection and genome editing. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*,32(2), 261-285. p.

NAGY, É., PAUK, J. (2014): A 'Plainsman V./Cappelle Desprez' őszi búza szárazságtűrési DH térképezési populáció fenológiai vizsgálata és méretének szűkítése. *Növénytermelés*, 63 (3), 57-72. p.

NAGY, É., KENNY, P., KONDIC-SPIKA, A., GRAUSGRUBER, H., ALLAHVERDIYEV, T., SASS, L., VASS, I., PAUK, J. (2017a): A szárazság- és sóstressz hatásának vizsgálata búza fajtákon üvegházi fenotipizálási kísérletben. *Növénytermelés*, 66 (2), 69-87. p.

NAGY, É., LANTOS, C., PAUK, J. (2017b): Selection of drought tolerant and sensitive genotypes from wheat DH population. *Acta Physiology Plantarum*, 39(12), 261.

NAGY, É., LEHOCZKI-KRSJAK, S., LANTOS, C., PAUK, J. (2018): Phenotyping for testing drought tolerance on wheat varieties of different origins. *South African Journal of Botany*. 116, 216–221. p.

NEZHAD, Z.K., WEBER, W.E., RÖDER, M.S., SHARMA, S., LOHWASSER, U., MEYER, R.C., SAAL, B., BÖRNER, A. (2012): QTL analysis for thousand-grain weight under terminal drought stress in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 186, 127-138. p.

NEZHADAHMADI, A., HOSSIAN, Z., PRODHAN H., FARUQ, G. (2013): Drought tolerance in wheat. Hindawi Publishing Corporation, *The Scientific World Journal*, Article ID 610721, 12 p.

OBER, E.S., CLARK, C.J.A., LE BLOA, M., ROYAL, A., JAGGAD, K., PIGEON, J.D. (2004): Assessing the genetic resources to improve drought tolerance in sugar beet, agronomic traits to diverse genotypes under drought and irrigated conditions. *Filed Crops Research*, 90:(2-3), 213-234. p.

OMSZ (2016): A 2016-os évi éghajlat értékelése. https://www.met.hu/omsz/OMSZ_hirek/index.php?id=1809&hir=A_2016-os_ev_eghajlati_ertekelese. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: 2016, Magyarország, Éghajlat. Lekérdezés időpontja: 2018.08.07.

OMSZ (2018): Megfigyelt változások a Föld éghajlatában. https://www.met.hu/eghajlat/eghajlatvaltozas/megfigyeltvaltozasok/Fold/. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: éghajlatváltozás. Lekérdezés időpontja: 2018.08.07.

OSIPOVA, S., PERMYAKOV, A., PERMYAKOVA, M., PSHENICHNIKOVA, T., VERKHOTUROV, V., RUDIKOVSKY, A., RUDIKOVSAKYA, E., SHISHPARENOK, A., DOROSHKOV, A., BÖRNER, A. (2016): Regions of the bread wheat D genome associated with variation in key photosynthesis traits and shoot biomass under both well-watered and water deficit conditions. *Journal of Applied Genetics*, 57, 151-163. p.

PÁLFAI, I. 2004: Az aszály definíciói, befolyásoló tényezői és mérőszámai. In: PÁLFAI I. (edd) *Belvizek és aszályok Magyarországon*. Hidrológiai Tanulmányok: Közlekedési Dokumentációs Kft., Budapest. pp. 255–263.

PANTUWAN, G., FUKAI, S., COOPER, M., RAJATASEREEKUL, S., O'TOLLE, J.C. (2002): Yield response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to different types of drought under rainfed lowlands. Part 1. Grain yield and yield components. *Field Crops Research*, 73(2), 153-165. p.

PARDO, E. M., VELLICE, G. R., PEREYRA-IRUJO, G. A., PRIETTO, S., AGUIRREZABAL, L. A. N., CASTAGNARO, A., et al. (2015). Drought tolerance screening under controlled conditions predicts ranking of water-limited yield of field-grown soybean genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 201, 95–105. p.

PARENT, B., SHAHINNIA, F., MAPHOSA, L., BERGER, B., RABIE, H., CHALMERS, K., KOVALUCH, A., LANGRIDGE, P., FLEURY, D (2015): Combining field performance with controlled environment plant imaging to identify the genetic control of growth and transpiration underlying yield response to water-deficit stress in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 66, (18), 5481–5492. p.

PASSIOURA, J.B. (1977): Grain yield, harvest index, and water use of wheat. *Journal of Australian Institute of Agriculture Science*, 43, 117-121. p.

PASSIOURA, J.B. (1996): Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation*, 20(2), 79-83. p.

PAUK, J., MIHÁLY, R., PUOLIMATKA, M (2003): Protocol for wheat (*Triticum aestivum* L.) anther culture. In: Kasha K, Maluszynski M (edd) *Doubled haploid production in crop plants.* Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Boston, London, pp 59–64.

PAUL, K., PAUK, J., DEÁK, Z.S., SASS, L., VASS, I. (2016): Contrasting response of biomass and grain yield to severe drought in Cappelle Desprez and Plainsman V. wheat cultivars. *PeerJ*, doi.org/10.7717/peerj.1708.

PIERONE, LS, PEREYRA IRUJO GA, BOLTON A, ERREGUERENA I., AGUIRREZÁBAL L.A.N. (2018) Assessing the Efficiency of Phenotyping Early Traits in a Greenhouse Automated Platform for Predicting Drought Tolerance of Soybean in the Field. *Frontiers in Plant Science*, 9, 587, 1-14. p.

PIGEON, J.D., OBER, E.S., QI, A., CLARK, C.J., ROYAL, A., JAGGARD, K.W. (2006): Using multi-environment sugar beet variety to screen drought tolerance. *Field Crops Research*, 95(2-3), 268-279. p.

PINTO, R.S., REYNOLDS, M.P., MATHEWS, K.L., MCINTYRE, C.L., OLIVARES-VILLEGAS, J.J., CHAPMAN, S.C. (2010): Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theoretical and Applied Genetics*, 121, 1001-1021. p.

PRASHAR, A., YILDIZ, J., MCNICOL, J.W., BRYAN, G.J., JONES, H.G. (2013): Infra-red Thermography for High Throughput Field Phenotyping in Solanum tuberosum. *PLoS ONE*, 8(6), 1-9. p.

QIU, G.Y., WANG, L., HE, X., ZHANG, X., CHEN, S., CHEN, J, ZHANG, Y. (2008): Water use efficiency and evapotranspiration of winter wheat and its response to irrigation regime in the North China Plain. *Agricultural and Forest Meterology*, 148, 1848-1859. p.

QUARRIE, SA., STEED, A., CALESTANI, C., SEMIKHODSKII, A., LEBERTON, C., CHINOY, C et al. (2005): A high density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring x SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 110, 865-880. p.

RADFORD, B.J. (1987): Effect of constant and fluctuating temperature regimes and seed source on the coleoptile length of tall and semidwarf wheats. *Australian Jounal of Experimental Agriculture*, 27, 113-117. p.

RAHAMAN, M.M., CHEN, D., GILLANI, Z., KLUKAS, C., CHEN, M. (2015): Advanced phenotyping and phenotype data analysis for the study of plant growth and development. *Frontiers in Plant Science*, 6, 619.

RAJANNA, G.A., DHINDWAL, A.S., NANWAL, R.K. (2016): Effect of irrigation schedules on plant water relations, root, grain yield and water productivity of wheat [*Triticum aestivum* (L.) emend Fkori & Paol] under various crop establishment techniques. *Cereal Research Comunications,* DOI:10.1556/ 080644.2016.051

RAMANJULU, S., BARTELS, D. (2002): Drought -and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell & Environment*, 25, 141-151. p.

RAY, R.L., FARES, A., RISCH, E. (2018): Effects of drought on crop production and cropping areas in Texas. *Agricultural and Environmental Letters,* 3: (170037): 1-5. p.

REBETZKE, G.J., ELLIS, M.H., BONNETT, D.G., RICHARDS, R.A. (2007): Molecular mapping of genes for coleoptile growth in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 114, 1173-1183. p.

REBETZKE, G., CONDON, A., FARQUHAR, G., APPELS, R., RICHARDS, R. (2008): Quantitative trait loci for carbon isotope discrimination are repetable across environments and wheat mapping populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 118, 123-137. p.

REYNOLDS, M.P., SKOVMAND, B., TRETHOWAN, R., PFEIFFER, W. (2000): Evaluating a conceptual model for drought tolerance. In: RIBAUT, J.M., POLAND, D. (edd). *Molecular Approaches for Genetic Improvement of Cereals of Stable Production in Water-Limited Environments*. (Mexiko, CIMMYT) 49-53. p.

REYNOLDS, M.P., TRETHOWAN, R., GINKEL, M., RAJARAM, S. (2001): Application of physiology in wheat breeding. In: REYNOLDS, M.P., ORTIZ-MONASTERIO, J.I., MCNAB, A. (edd) *Application of Physiology in Wheat Breeding*, (Mexiko, CIMMYT), 2-10. p.

REYNOLDS, M.P., SAINT PIERRE, C., ABU, S.I.S., VARGAS, M., CONDON, A.G. (2007): Evaluating potential genetic gains in wheat associated with stress-adaptive trait expression in diverse germplasm under drought and heat stress. *Crop Science*, 47, 172-189. p.

REYNOLDS, M.P., MANES, Y., IZANLOO, A., LANGRIDGE, P. (2009): Phenotyoing for physiological breeding and gene discovery in wheat. *Annals of Applied Biology,* 155, 309-320. p.

RICHARDS, R.A. (1996): Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth and Regulations*, 20, 157-166. p.

RICHARDS, R.A. (2006): Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scare environment. *Agricultural Water Management,* 80, 197-211. p.

RICHARDS, R.A. (2008): Genetic opportunities to improve cereal root systems for dryland agriculture. *Plant Production Science*, 11, 12-16. p.

RICHARDS, R.A., REBETZKE, G.J., CONDON, A.G., VAN HERWAARDEN, A.F. (2002): Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Science*, 42, 111-121. p.

RIZZA, F., BADECK, F.W., CATTIVELLI, C., DESTRI, O.D., FONZO, N., SANCA, A.M. (2004): Use of water stress index to identify barley genotypes adapted to rainfed and irrigated conditions. *Crop Science*, 44(6), 2127-2137. p.

ROGERS, SO., BENDICH, A.J. (1985): Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant Molecular Biology*, 5(2), 69-76. p.

ROLLINS, J.A., HABTE, E., TEMPLER, S.E., COLBY, T., SCHMIDT, J., KORFF, M. (2013): Leaf proteome alterations in the context of physiological and morphological responses to drought and heat stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Botany*, 64(11), 3201-3212. p.

ROYO, C., APARICIO, N., VILLEGAS, D., CASADESÚS, J., MONNEVEUX, P., ARAUS, J.L. (2003): Usefulness of spectral reflectance indices as durum wheat yield predictors under contrasting Mediterranean conditions. *International Journal of Remote Sensing*, 24, 4403-4419. p.

SADOK, W., SINCLAIR, T.R. (2011): Crops yield increase under water-limited conditions: review of recent physiological advances for soybean genetic improvement. *Advanced Agronomy*, 113, 313-337. p.

SADRAS, V.O., REYNOLDS, M.P., DE LA VEGA, A.J., PETRIE, P.R., ROBINSON, R. (2009): Phenotypic plasticity of yield and phenology in wheat, sunflower and grapevine. *Filed Crops Research*, 110, 242-250. p.

SALEM, K.F.M., RODER, M.S., BORNER, A. (2007): Identification and mapping quantitative trait loci for stem reserve mobilization in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cereal Research Communications*, 35, 1367-1374. p.

SCHONFELD, M.P., RICHARD, J.C., CARVER, B. F., MORNHI, N.W. (1988): Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science*, 28(3), 526-531. p.

SECENJI, M., LENDVAI, Á., MISKOLCZI, P., KOCSY, G., GALLÉ. Á., SZŰCS, A., HOFFMANN, B., SÁRVÁRI, É., SCHWEIZER, P., STEIN, N., DUDITS, D., GYÖRGYEY, J. (2010): Differences in root functions during long-term drought adaptation: comparison of active gene sets of two wheat genotypes. *Plant Biology*, 12, 871–882. p.

SELYE, J. (1976): Stressz distressz nélkül. Korunk tudománya, Akadémiai Kiadó. Budapest. 23–27.

SENAPATI, N., STRATONOVITCH, P., MATTHEW, J., SEMENOV, P., SEMENOV, M.S. (2018): Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under climate change in Europe. *Journal of Experimental Botany,* doi:10.1093/jxb/ery226

SHARP, R.E., POROYKO, V., HEJLEK, L.G., SPOLLEN, W.G., SPRINGER, G.K., BOHNERT, H.J., NGUYEN, T. (2004): Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2343-2351. p.

SHUKLA, S., SINGH, K., PATIL, R.V., KADAM, S., BHARTI, S., PRASAD, P., KUMAR SINGH, N., HANNA-CHOPRA, R. (2015): Genomic regions associated with grain yield under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 203(2), 449-467. p.

SIMON-SARKADI, L., GALIBA, G. (1996): Reflection of environmental stresses ont he amino acid composition of wheat. *Periodica Polytechnica Chemical Engineering*, 40(1-2), 79-86. p

SLAFER, G.A., ARAUS, J.L., ROYO, C. GARCÍA DEL MORAL, L.F. (2005): Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yields in Mediterranenan environments. *Annals of Applied Biology*, 146, 61-70. p.

SPIELMEYER, W., HYLES, J., JOAQUIM, P., AZANZA, F., BONNETT, D., ELLIS, M.E., MOORE, C., RICHARDS, R.A. (2007): A QTL on chromosome 6A in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is associated with longer coleoptiles, greater seedling vigour and final plant height. *Theoretical and Applied Genetics*, 155,59-66. p.

SU, Y., Wu, F., AO, Z., JIN, S., QIN, F., LIU, B., PANG, S., LIU, L., GUO, Q. (2019): Evaluating maize phenotype dynamics under drought stress using terrestrial lidar. *Plant Methods,*15, 11.

SZABÓ-HEVÉR, Á. (2013): A kalászfuzárium rezisztencia molekuláris hátterének vizsgálata a Frontana eredetű térképező búzapopulációkban. *Doktori (PhD) értekezés*, Szent István Egyetem, Gödöllő, 141 p.

SZIRA, F. (2010): Árpa szárazságtűrését befolyásoló lókuszok azonosítása és marker alapú szelekcióra való alkalmasságuk vizsgálata. *Doktori (PhD) értekezés*, Szent István Egyetem, Gödöllő, 96. p.

TAHMASEBI, S., HEIDARI, B., PAKNIYAT, H., MCINTYRE, C. L. (2017). Mapping QTLs associated with agronomic and physiological traits under terminal drought and heat stress conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome*, 60(1), 26–45. p.

TAYLOR, A. (2011): Using the GLM procedure in SPSS. (S.l.), (s. n.), 143.p.

THAPA, S., REDDY, S.K., FUENTEALBA, M.P., XUE, Q., RUDD, J.C., JESSUP, K.E., DEVKOTA, R.N., LIU, S. (2018): Physiological responses to water stress and yield of winter wheat cultivars differing in drought tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 204(4), 347-358. p.

TOMAR, R., TIWARI, S., VINOD, NAIK, B., CHAND, S., DESHMUKH, R., MALLICK, N., SINGH, S., KUMAR SINGH, N., TOMAR, S. (2016): Molecular and morpho-agronomical characterization of root architecture at seedling and reproductive stages for drought tolerance in wheat. *PLoS ONE,* 11(6), e0156528.

TUBEROSA, R. (2012): Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Frontiers in Physiology*, 3(347), 1-26. p.

TUBEROSA, R., SALVI, S., SANGUINETI, M.C., MACCAFERRI, M., GIULIANI, S., LANDI, P. (2003): Searching for quantitative trait loci controlling root traits in maize: a critical appraisal. *Plant and Soil*, 255, 35-54. p.

VADEZ, V., BERGER, J.D., WARKENTIN, T., ASSENG, S., RATNAKUMAR, P., RAO, K.P.C., GAUR, P.M., MUNIER-JOLAIN, N., LARMURE, A., VOISIN, A.S., SHARMA, H.C., PANDLE, S., SHARMA, M., KRISHNAMURTHY, L., ZAMAN, M.A., (2012): Adaptation of grain legumes to climate change: a review. *Argonomy for Sustainable Development*, 32, 31-44. p.

VALLIYODAN, B., NGUYEN, T.H. (2006): Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 9, 189-195. p.

VAN OOIJEN, J.W. (2004) MapQTL® 5. Software for the mapping of quantitative trait loci in experimental populations. Wageningen: Kyazma B.V., Plant Research International, Wageningen, the Netherlands. 45.

VAN OOIJEN, J.W. (1999): LOD significance thresholds for QTL analysis in experimental populations of diploid species. *Heredity*, 83, 613-624. p.

VAN OOIJEN, J.W., VOORRIPS, R.E. (2001): JoinMap Version 3.0: Software for the calculation of genetic linkage maps. Kyazma B.V., Plant Research International, Wageningen, the Netherlands. 51.

VARGA, B., VIDA, G., VARGA-LÁSZLÓ, E., BENCZE, S. VEISZ, O. (2015): Effect of simulating drought in various phenophases on the water use efficiency of Winter Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 201, 1–9. p.

VARSHNEY, R.K., PAZHAMALA, L., KASHIWAGI, J., GAUR, P.M., KRISHNAMURTHY, L., HOISINGTON, D. (2011): Genomics and physiological approaches for root trait breeding to improve drought tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.). In COSTA DE OLIVEIRA, A., VARSHNEY, R.K. (edd) *Root Genomics*. Springer, 233-250.

VISSCHER, P.M., WRAY, N.R., ZHANG, Q., SKLAR, P., MCCARTHY, M.I., BROWN, MA., YANG, J. (2017) 10 years of GWAS Discovery: Biology, Function and Translation. *The American Journal of Human Genetics*, 101(1), 5-22. p.

VOLTAS, J., LÓPEZ-CÓRCOLES, H., BORRÁS, G. (2005): Use of biplot analysis and factorial regression for the investigation of superior genotypes in multi environmental trails. *European Journal of Agronomy*, 22(3), 309-324. p.

WANG, X., ZHANG, X., CHEN, J., WANG, X., CAI, J., ZHOU, Q., DAI, T., CAO, W., JIANG, D. (2018): Parental Drought-Priming Enhances Tolerance to Post-anthesis Drought in Offspring of Wheat. *Frontiers in Plant Science*, 9, 261

WASSON, A.P., RICHARDS, R.A., CHATRATH, R., MISRA, S.C., KIRKEGAARD, J.A., CHRISTOPHER, J., WATT, M. (2012): Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany*, 63, 3485-3498. p.

WATT, M., MAGEE, LJ., MCCULLY, ME (2008): Types, structure and potential for axial water flow in the deepest roots of field-grown cereals. *New Phytologist*, 178(1), 135–146. p.

WHITE, J.W., ANDRADE-SANCHEZ, P., GORE, M.A., BRONSON, K.F., COFFELT, T.A., CONLEY, M.M., FELDMANN, K.A., FRENCH, A.N., HEUN, J.T., HUNSAKER, D.J., JENKS, M.A., KIMBALL, B.A., ROTH, L.R., STRAND, J.R., THORP, K.R., WALL, G.W., WANG, G. (2012): Field-based phenomics for plant genetics research. *Field Crops Research*, 133,101-112. p.

WINTER, S.R., MUSICK, J.T., PORTER K.B. (1988): Evaluation of screening techniques for breeding drought-resistant winter wheat. *Crop Science*, 28, 512-516. p.

WRIGHT, S. (1920): The relative importance of heredity and environment in determining the Piebald pattern of Guinea-pigs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 6(6), 320-332. p.

XU, Y.F., LI, S.S., LI, L.H., MA, F.F., FU, X.Y., SHI, Z.L., XU, H.X., MA, P.T., AN, D.G. (2017): QTL mapping for yield and photosynthetic related traits under different water regimes in wheat. *Molecular Breeding,* 37, 34-42. p.

YANG, J., ZHANG, J., WANG, Z., LIU, L., ZHU, Q (2003): Postanthesis water deficits enhance grain filling in two-line hybrid rice. *Crop Science,* 43(6), 2099–2108. p.

YANG, D.L., JING, R.L., CHANG, X.P., LI, W. (2007): Identification of quantitative trait loci and environmental interactions for accumulation and remobilization of water-soluble carbonhydrates in wheat (*Triticum aestivum* L.) stems. *Genetics*, 176, 571-584. p.

ZHANG, B., LIU, W., CHANG, S.X., ANYIA, A.O. (2010): Water deficit and high temperature affected water use efficiency and arabinoxylan concentration in spring wheat. *Journal of Cereal Science*, 52, 263-269. p.

ZHANG, J., HAO, C., REN, Q., CHANG, X., LIU, G., JING, R. (2011): Association mapping of dynamic developmental plant height in common wheat. *Planta,* 234(5), 891–902. p.

ZHANG, X., WANG, Y., SUN, H., CHEN, S., SHAO, L (2013): Optimizing the yield of winter wheat by regulating water consumption during vegetative and reproductive stages under limited water supply. *Irrigation Science*, 31, 1103-1112. p.

ZHU L., ZHANG D. Y. (2013): Donald's Ideotype and growth redundancy: a pot experimental test using an old and a modern spring wheat cultivar. *PLoS ONE,* DOI:8:e70006

ZLATEV, Z., LIDON, F.C. (2012): An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. *Emirates Journal of Food Agriculture*, 24, 57-72. p.

M 2. Plainsman V/Cappelle Desprez in vitro androgenezis indukcióval előállított szűkített szárazságtűrési populáció egyedenkénti kalászképei

10.14751/SZIE.2019.056

M 3. A térképezési populáció genotípusai, valamit a meghatározott vízigényük öntözött 2 kezelés mellett, 2015-ben

Genotípus	Vízigény ml	Genotípus	Vízigény ml	Genotípus	Vízigény ml	Genotípus	Vízigény ml	Genotípus	Vízigény ml	Genotípus	Vízigény ml
PL	910	PC59	889	PC96	1362	PC138	1445	PC181	1454	PC272	1199
CD	1425	PC61	1148	PC100	1225	PC139	1207	PC183	1307	PC279	1434
CP3	1410	PC64	1235	PC103	1317	PC141	1345	PC185	1385	PC286	1117
CP4	1460	PC65	1157	PC104	1420	PC142	1302	PC191	1512	PC287	1517
CP6	1564	PC67	1074	PC105	1178	PC144	1151	PC192	1456	PC292	1391
CP7	1420	PC68	1159	PC106	1334	PC145	1489	PC193	1463	PC295	1208
CP12	1454	PC72	1372	PC107	1586	PC146	1116	PC196	1420	PC296	1672
CP21	1372	PC74	1540	PC108	1562	PC147	914	PC199	1453	PC300	1146
PC23	1231	PC75	1263	PC109	1124	PC149	1266	PC204	1179	PC310	1143
PC26	1308	PC76	1561	PC110	1096	PC152	1183	PC205	1404	PC322	1067
PC27	1139	PC78	1418	PC111	1518	PC153	1419	PC207	1317	PC330	1403
PC30	1624	PC80	1314	PC113	1498	PC158	1506	PC208	1151	PC331	1531
PC31	1099	PC81	1504	PC116	1303	PC159	1197	PC210	1441	PC332	1400
PC32	1546	PC82	1398	PC117	1392	PC161	1176	PC211	1425	PC333	1488
PC35	1464	PC84	1495	PC119	1347	PC162	1275	PC215	1336	PC336	1444
PC37	1227	PC86	1489	PC120	1356	PC164	1470	PC216	1606	PC340	1422
PC41	1327	PC88	1326	PC121	1603	PC167	1507	PC226	1516	PC341	1645
PC43	1085	PC89	1680	PC123	1273	PC171	1028	PC229	1377	PC349	1328
PC48	1429	PC91	1538	PC129	1539	PC172	1299	PC232	1218	PC350	1410
PC50	1482	PC92	1594	PC130	1640	PC174	1624	PC237	1212	PC352	1668
PC52	1256	PC93	1271	PC133	1576	PC176	1156	PC248	960	PC357	1522
PC56	1615	PC94	1528	PC135	1415	PC177	1214	PC261	1870	PC359	1465
PC58	991	PC95	1589	PC137	1283	PC179	952	PC270	1230		

M. 4. A Plainsman V/Cappelle Desprez populáció fenotípusos tulajdonságainak adataival végzett kéttényezős varianciaanalízis eredményei 2014-ben

	Df	MS	F	Sig.
Növénymagasság (cm)				
kezelés	1	33242,058	1305,104	**0,000**
genotípus	136	341,700	13,415	**0,000**
kezelés x genotípus	136	57,987	2,277	**0,000**
hiba	822	25,471		
Földfeletti biomassza (g/növény)				
kezelés	1	1783,445	2841,336	**0,000**
genotípus	136	0,956	1,523	**0,000**
kezelés x genotípus	136	0,522	0,831	**0,012**
hiba	822	0,628		
Kalásztömeg (g)				
kezelés	1	134,561	1493,529	**0,000**
genotípus	136	0,410	4,547	**0,000**
kezelés x genotípus	136	0,210	2,328	**0,000**
hiba	822	0,090		
Kalászhosszúság (cm)				
kezelés	1	376,531	663,199	**0,000**
genotípus	136	8,832	15,557	**0,000**
kezelés x genotípus	136	0,896	1,578	**0,000**
hiba	822	0,568		
Szemszám (db)				
kezelés	1	46631,570	1125,607	**0,000**
genotípus	136	214,804	5,185	**0,000**
kezelés x genotípus	136	85,158	2,056	**0,000**
hiba	822	41,428		
Termés (g/növény)				
kezelés	1	383,905	2879,240	**0,000**
genotípus	136	0,216	1,618	**0,000**
kezelés x genotípus	136	0,200	1,499	**0,001**
hiba	822	0,133		
Ezerszemtömeg (g)				
kezelés	1	2590,061	237,150	**0,000**
genotípus	136	112,942	10,341	**0,000**
kezelés x genotípus	136	23,742	2,174	**0,000**
hiba	822	10,922		
Harvest Index				
kezelés	1	0,091	67,915	**0,000**
genotípus	136	0,011	8,383	**0,000**
kezelés x genotípus	136	0,005	3,730	**0,000**
hiba	822	0,001		
Kalászolási idő (nap)				
kezelés	1	1432,490	490,066	**0,000**
genotípus	136	87,229	29,842	**0,000**
kezelés x genotípus	136	22,747	7,782	**0,000**
hiba	822	2,923		

M. 5. A Plainsman V/Cappelle Desprez populáció fenotípusos tulajdonságainak adataival végzett kéttényezős varianciaanalízis eredményei 2015-ben tenyészkerti körülmények között

	df	MS	F	Sig.
Növénymagasság (cm)				
kezelés	1	539,956	16,224	**0,000**
genotípus	136	628,940	18,897	**0,000**
kezelés x genotípus	136	73,769	2,216	**0,000**
hiba	822	33,282		
Kalászolási idő (nap)				
kezelés	1	80,483	66,472	**0,000**
genotípus	136	40,021	33,054	**0,000**
kezelés x genotípus	136	2,420	1,999	**0,000**
hiba	822	1,211		
Termés (g/parcella)				
kezelés	1	1520971,892	1940,069	**0,000**
genotípus	136	5558,589	7,090	**0,000**
kezelés x genotípus	136	2235,967	2,852	**0,000**
hiba	822	783,978		
Ezerszemtömeg (g)				
kezelés	1	6653,480	959,442	**0,000**
genotípus	136	137,879	19,882	**0,000**
kezelés x genotípus	136	13,972	2,015	**0,000**
hiba	822	6,935		
STI				
Csoportok között	136	0,190	9,098	**0,000**
Csoporton belül	411	0,021		
Összes	547			

M. 6. A Plainsman V/Cappelle Desprez populáció fenotípusos tulajdonságainak adataival végzett kéttényezős varianciaanalízis eredményei, 2016-ban

	df	MS	F	Sig.
Növénymagasság (cm)				
kezelés	1	33242,058	1305,104	**0,0**
genotípus	136	341,7	13,415	**0,0**
kezelés x genotípus	136	57,987	2,277	**0,0**
hiba	1370	25,471		
Földfeletti biomassza (g/növény)				
kezelés	1	2046,890	5664,764	**0,000**
genotípus	136	0,207	0,571	1,000
kezelés x genotípus	136	0,132	0,366	1,000
hiba	1370	0,361		
Kalászhosszúság (cm)				
kezelés	1	469,657	5138,659	**0,000**
genotípus	136	0,159	1,736	**0,000**
kezelés x genotípus	136	0,076	0,834	0,912
hiba	1370	0,091		
Szemszám (db)				
kezelés	1	2882,697	2038,315	**0,000**
genotípus	136	6,165	4,359	**0,000**
kezelés x genotípus	136	2,082	1,472	**0,001**
hiba	1370	1,414		
Termés (g/növény)				
kezelés	1	383,905	2879,24	**0,0**
genotípus	136	0,216	1,618	**0,0**
kezelés x genotípus	136	0,2	1,499	**0,001**
hiba	1370	0,133		
Ezerszemtömeg (g)				
kezelés	1	2,378	276,373	**0,000**
genotípus	136	0,039	4,510	**0,000**
kezelés x genotípus	136	0,017	2,015	**0,000**
hiba	1370	0,009		
Harvest Index				
kezelés	1	272955,414	4202,785	**0,000**
genotípus	136	294,216	4,530	**0,000**
kezelésxgenotípus	136	103,452	1,593	**0,000**
hiba	1370	64,946		
STI				
kezelés	1	1332416,666	29103,724	**0,000**
genotípus	136	262,416	5,732	**0,000**
hiba	821	45,782		

M 7/A. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. (Ph=növénymagasság. Ht=kalászolási idő, Bm= földfeletti biomassza, Kw = főkalász tömeg, Kl = főkalász hossz, Gn = kalászonkénti szemszám a főkalászban, Gy = termés, TKW = ezerszemtömeg, Rdm=gyökérszáraztömeg, Wn= vízigény ww = optimális öntözés, ds = vízmegvonásos (*: p=1%, **: p=5% ns=nem szignifikáns)

	14PHs	15PHs	16PHs	14PHw	15PHw	16PHw	14HTs	15HTs	16HTs	14HTw	15HTw	16HTw
15PHs	0,511**											
16PHs	0,856**	0,881**										
14PHw	0,706**	0,398**	0,627**									
15PHw	0,621**	0,765**	0,801**	0,621**								
16PHw	0,736**	0,650**	0,795**	0,896**	0,904**							
14HTs	ns	ns	ns	0,309**	ns	0,219*						
15HTs	ns	-0,206*	ns	0,320**	ns	ns	0,475**					
16HTs	ns	ns	ns	0,367**	ns	0,237*	0,853**	0,864**				
14HTw	ns	ns	ns	0,351**	ns	0,214*	0,689**	0,643**	0,775**			
15HTw	ns	ns	ns	0,278**	ns	ns	0,286**	0,687**	0,571**	0,453**		
16HTw	ns	ns	ns	0,369**	ns	0,213*	0,574**	0,780**	0,791**	0,856**	0,849**	
15BMs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,232*	0,466**	0,409**	0,305**	0,486**	0,462**
16BMs	ns	ns	-0,223*	ns	-0,271**	-0,213*	0,263**	0,251*	0,299**	0,284**	ns	0,201*
14BMw	ns	ns	ns	0,339**	ns	ns	ns	0,379**	0,320**	0,434**	ns	0,331**
15BMw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,360**	0,284**	0,276**	0,241*	0,304**
16BMw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,234*	ns	ns
14KWs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
15KWs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,342**	0,251*	ns	0,439**	0,340**
16KWs	ns	ns	ns	-0,454**	-0,291**	-0,412**	-0,210*	-0,367**	-0,337**	-0,433**	-0,265**	-0,411**
14KWw	ns	ns	ns	0,248**	ns	ns	0,272**	0,422**	0,406**	0,424**	0,228*	0,384**
15KWw	ns	ns	ns	ns	0,216*	0,213*	0,196*	0,413**	0,357**	0,318**	0,319**	0,374**
16KWw	-0,205*	ns	ns	-0,206*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

M 7/B. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. (Ph=növénymagasság. Ht=kalászolási idő, Bm= földfeletti biomassza, Kw = főkalász tömeg, Kl = főkalász hossz, Gn = kalászonkénti szemszám a főkalászban, Gy = termés, TKW = ezerszemtömeg, Rdm=gyökérszáraztömeg, Wn= vízigény ww = optimális öntözés, ds = vízmegvonásos (*: p=1%, **: p=5% ns=nem szignifikáns)

	14PHs	15PHs	16PHs	14PHw	15PHw	16PHw	14HTs	15HTs	16HTs	14HTw	15HTw	16HTw
14KLs	0,273**	ns	ns	ns	ns	0,196*	0,277**	0,467**	0,435**	0,451**	0,346**	0,468**
15KLs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,288**	0,257**	0,229*	0,274**	0,295**
16KLs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,299**	0,214*	ns	0,218*	ns
14KLw	0,259**	ns	ns	0,329**	ns	0,249*	0,352**	0,535**	0,518**	0,550**	0,375**	0,544**
15KLw	0,251*	ns	ns	0,243*	ns	0,215*	0,297**	0,593**	0,522**	0,441**	0,434**	0,513**
16KLw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,240*	ns	ns	ns	ns
14GNs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
15GNs	ns	ns	ns	-0,224*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
16GNs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
14GNw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,351**	0,419**	0,449**	0,453**	0,287**	0,435**
15GNw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,242*	ns	ns	ns	ns
16GNw	ns	ns	ns	-0,216*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
14GYs	ns	0,200*	ns	ns	ns	ns	ns	-0,259**	-0,243*	-0,300**	ns	-0,289**
15GYs	ns	0,202*	ns	ns	ns	ns	ns	0,304**	0,242*		0,420**	0,320**
16GYs	ns	ns	ns	-0,335**	ns	-0,280**	-0,228*	-0,380**	-0,355**	-0,432**	ns	-0,343**
14GYw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
15GYw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
16GYw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,231*	ns
14TKWs	ns	ns	ns	0,238*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
15TKWs	ns	ns	ns	0,233*	0,271**	0,280**	ns	ns	ns	ns	0,195*	ns

10.14751/SZIE.2019.056

M 7/C. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. (Ph=növénymagasság. Ht=kalászolási idő, Bm= földfeletti biomassza, Kw = főkalász tömeg, Kl = főkalász hossz, Gn = kalászonkénti szemszám a főkalászban, Gy = termés, TKW = ezerszemtömeg, Rdm=gyökérszáraztömeg, Wn= vízigény ww = optimális öntözés, ds = vízmegvonásos (*: p=1%, **: p=5% ns=nem szignifikáns)

	14PHs	15PHs	16PHs	14PHw	15PHw	16PHw	14HTs	15HTs	16HTs	14HTw	15HTw	16HTw
16TKWs	ns	0,232*	ns	ns	ns	ns	ns	-0,298**	-0,252*	-0,279**	-0,286**	-0,331**
14TKWw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,199*	-0,201*	-0,234*
15TKWw	ns	ns	ns	0,220*	ns	0,201*	ns	0,211*	0,219*		0,252*	0,261**
16TKWw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,304**	-0,252*	-0,250*	-0,275**	-0,308**
15RDMs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,503**	0,403**	0,248*	0,388**	0,372**
15RDMw	ns	-0,325**	-0,215*	ns	-0,269**	ns	0,324**	0,550**	0,511**	0,405**	0,306**	0,418**
15RDLs	ns	-0,270**	-0,204*	ns	-0,219*	ns	ns	0,359**	0,295**	ns	0,292**	0,273**
15RDLw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,263**	0,374**	0,372**	0,250**	0,282**	0,312**
15WNw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,271**	0,247*	0,227*	ns	0,233*

	14BMs	15BMs	16BMs	14BMw	15BMw	16BMw	14KWs	15KWs	16KWs	14KWw	15KWw	16KWw
16BMs	ns	0,275**										
14BMw	0,328**	ns	0,312**									
15BMw	ns	0,444**	0,296**	0,272**								
16BMw	0,250*	ns	0,353**	0,233*	0,329**							
14KWs	0,350**	ns	ns	ns	ns	ns						
15KWs	ns	0,819**	0,202*	ns	0,411**	ns	0,307**					
16KWs	ns	ns	0,435**	-0,241*	ns	ns	ns	ns				
14KWw	0,254*	0,206*	0,373**	0,484**	0,302**	ns	0,405**	ns	ns			
15KWw	ns	0,359**	ns	ns	0,385**	ns	0,341**	0,458**	ns	0,443**		
16KWw	ns	ns	ns	ns	ns	0,254**	0,315**	ns	0,241*	0,360**	0,326**	

10.14751/SZIE.2019.056

M 7/D. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. (Ph=növénymagasság. Ht=kalászolási idő, Bm= földfeletti biomassza, Kw = főkalász tömeg, Kl = főkalász hossz, Gn = kalászonkénti szemszám a főkalászban, Gy = termés, TKW = ezerszemtömeg, Rdm=gyökérszáraztömeg, Wn= vízigény ww = optimális öntözés, ds = vízmegvonásos (*: p=1%, **: p=5% ns=nem szignifikáns)

	14BMs	15BMs	16BMs	14BMw	15BMw	16BMw	14KWs	15KWs	16KWs	14KWw	15KWw	16KWw
14KLs	ns	0,225*	ns	0,310**	0,240*	ns	ns	ns	ns	0,340**	0,197*	ns
15KLs	ns	0,221*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
16KLs	ns	0,274**	0,475**	ns	0,235*	ns	ns	0,224*	0,325**	ns	ns	ns
14KLw	ns	0,222*	0,254*	0,405**	0,286**	ns	ns	ns	-0,248*	0,590**	0,250*	ns
15KLw	ns	0,399**	0,263**	0,329**	0,387**	ns	ns	0,332**	ns	0,389**	0,435**	ns
16KLw	ns	ns	ns	ns	0,217*	ns	ns	ns	ns	0,196*	ns	0,259**
14GNs	0,243*	0,242*	ns	ns	ns	ns	0,620**	0,328**	ns	ns	ns	0,204*
15GNs	ns	0,473**	ns	ns	0,206*	ns	ns	0,524**	0,277**	ns	ns	0,210*
16GNs	ns	0,345**	0,369**	ns	ns	0,240*	ns	0,291**	0,471**	ns	ns	0,275**
14GNw	ns	0,298**	0,279**	0,315**	0,243*	ns	0,301**	0,230*	ns	0,781**	0,318**	0,274**
15GNw	ns	0,245*	0,249*	ns	0,286**	ns	0,269*	0,318**	ns	0,309**	0,558**	0,349**
16GNw	ns	0,270**	ns	ns	ns	0,309**	ns	0,285**	0,237*	ns	ns	0,525**
14GYs	0,428**	ns	ns	ns	ns	ns	0,678**	ns	0,272**	ns	ns	ns
15GYs	ns	0,802**	ns	ns	0,340**	ns	0,240*	0,856**	ns	ns	0,348**	ns
16GYs	ns	ns	0,291**	-0,255**	ns	ns	ns	ns	0,907**	ns	ns	0,208*
14GYw	0,251*	ns	ns	0,759**	ns	ns	ns	ns	ns	0,368**	ns	ns
15GYw	ns	ns	ns	ns	0,473**	0,213*	ns	ns	ns	ns	0,420**	0,364**
16GYw	ns	ns	0,218*	ns	ns	0,537**	ns	ns	0,337**	ns	ns	0,617**
14TKWs	0,196*	ns	ns	0,262**	ns	ns	ns	ns	ns	0,360**	0,216*	ns

M 7/E. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. (Ph=növénymagasság. Ht=kalászolási idő, Bm= földfeletti biomassza, Kw = főkalász tömeg, Kl = főkalász hossz, Gn = kalászonkénti szemszám a főkalászban, Gy = termés, TKW = ezerszemtömeg, Rdm=gyökérszáraztömeg, Wn= vízigény ww = optimális öntözés, ds = vízmegvonásos (*: p=1%, **: p=5% ns=nem szignifikáns)

	14BMs	15BMs	16BMs	14BMw	15BMw	16BMw	14KWs	15KWs	16KWs	14KWw	15KWw	16KWw
15TKWs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,418**	ns
16TKWs	ns	-0,207*	ns	ns	ns	-0,212*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
14TKWw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,342**		ns	ns	ns	ns
15TKWw	ns	0,314**	ns	ns	ns	ns	ns	0,347**	ns	ns	0,215*	ns
16TKWw	ns	-0,268**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,317**	ns	ns	ns
15RDMs	ns	0,460**	ns	ns	0,315**	ns	ns	0,315**	ns	ns	ns	ns
15RDMw	ns	ns	0,334**	0,462**	0,237*	ns	ns	ns	ns	0,226*	ns	ns
15RDLs	ns	0,288**	ns	0,251*	0,199*	ns	ns	0,198*	ns	ns	ns	ns
15RDLw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,224**	ns	ns	ns	ns
15WNw	ns	0,279**	0,231*	0,246*	0,308**	ns	ns	ns	ns	0,223*	ns	ns

	14KLs	15KLs	16KLs	14KLw	15KLw	16KLw	14GNs	15GNs	16GNs	14GNw	15GNw	16GNw
15KLs	0,535**											
16KLs	0,459**	0,478**										
14KLw	0,836**	0,477**	0,437**									
15KLw	0,826**	0,579**	0,553**	0,774**								
16KLw	0,614**	0,462**	0,527**	0,563**	0,702**							
14GNs	0,400**	ns	ns	0,246**	0,339**	0,301**						
15GNs	0,234*	0,359**	0,332**	ns	0,367**	0,261**	0,489**					
16GNs	0,230*	0,258**	0,375**	ns	0,336**	ns	0,374**	0,621**				
14GNw	0,496**	0,286**	0,244*	0,676**	0,516**	0,301**	0,457**	0,360**	0,379**			

M 7/F. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. (Ph=növénymagasság. Ht=kalászolási idő, Bm= földfeletti biomassza, Kw = főkalász tömeg, Kl = főkalász hossz, Gn = kalászonkénti szemszám a főkalászban, Gy = termés, TKW = ezerszemtömeg, Rdm=gyökérszáraztömeg, Wn= vízigény ww = optimális öntözés, ds = vízmegvonásos (*: p=1%, **: p=5% ns=nem szignifikáns)

	14KLs	15KLs	16KLs	14KLw	15KLw	16KLw	14GNs	15GNs	16GNs	14GNw	15GNw	16GNw
15GNw	0,332**	0,310**	0,326**	0,307**	0,575**	0,371**	0,470**	0,615**	0,473**	0,474**		
16GNw	0,203*	ns	0,328**	ns	0,291**	0,517**	0,539**	0,631**	0,513**	0,371**	0,523**	
14GYs	ns	-0,239*	ns	ns	ns	ns	0,469**	ns	ns	ns	ns	ns
15GYs	ns	ns	0,232*	ns	0,232*	ns	0,319**	0,519**	0,348**	0,247*	0,226*	0,275**
16GYs	ns	ns	ns	-0,264**	ns	ns	ns	0,351**	0,572**	ns	ns	0,272**
14GYw	0,197*	ns	ns	ns	0,215*	ns	ns	ns	ns	0,293**	ns	ns
15GYw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,244*	ns	0,252*	ns
16GYw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,218*	0,399**	0,485**	0,208*	0,300**	0,471**
14TKWs	-0,204*	-0,221*	ns	ns	ns	ns	-0,425**	-0,464**	-0,305**	-0,216*	ns	-0,414**
15TKWs	ns	-0,197*	-0,250*	ns	-0,207*	-0,358**	-0,338**	-0,427**	-0,330**	-0,213*	-0,441**	-0,458**
16TKWs	-0,322**	-0,305**	-0,345**	-0,322**	ns	-0,473**	-0,324**	-0,417**	-0,347**	-0,362**	-0,359**	-0,605**
14TKWw	-0,422**	-0,310**	-0,196*	-0,292**	-0,334**	-0,266**	-0,383**	-0,313**	-0,273**	-0,221*	-0,233*	-0,393**
15TKWw	ns	-0,223*	ns	ns	ns	-0,207*	ns	-0,493**	-0,331**	ns	-0,376**	-0,392**
16TKWw	-0,363**	ns	-0,223*	-0,340**	-0,440**	-0,452**	-0,402**	-0,365**	-0,454**	-0,304**	-0,363**	-0,435**
15RDMs	0,243*	0,210*	0,241*	0,214*	0,375**	0,311**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
15RDMw	0,272*	0,263**		0,298**	0,317**	ns	ns	ns	ns	0,196*	ns	ns
15RDLs	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
15RDLw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,195*	ns	ns
15WNw	ns	ns	ns	ns	0,226*	0,229*	ns	ns	ns	ns	ns	ns

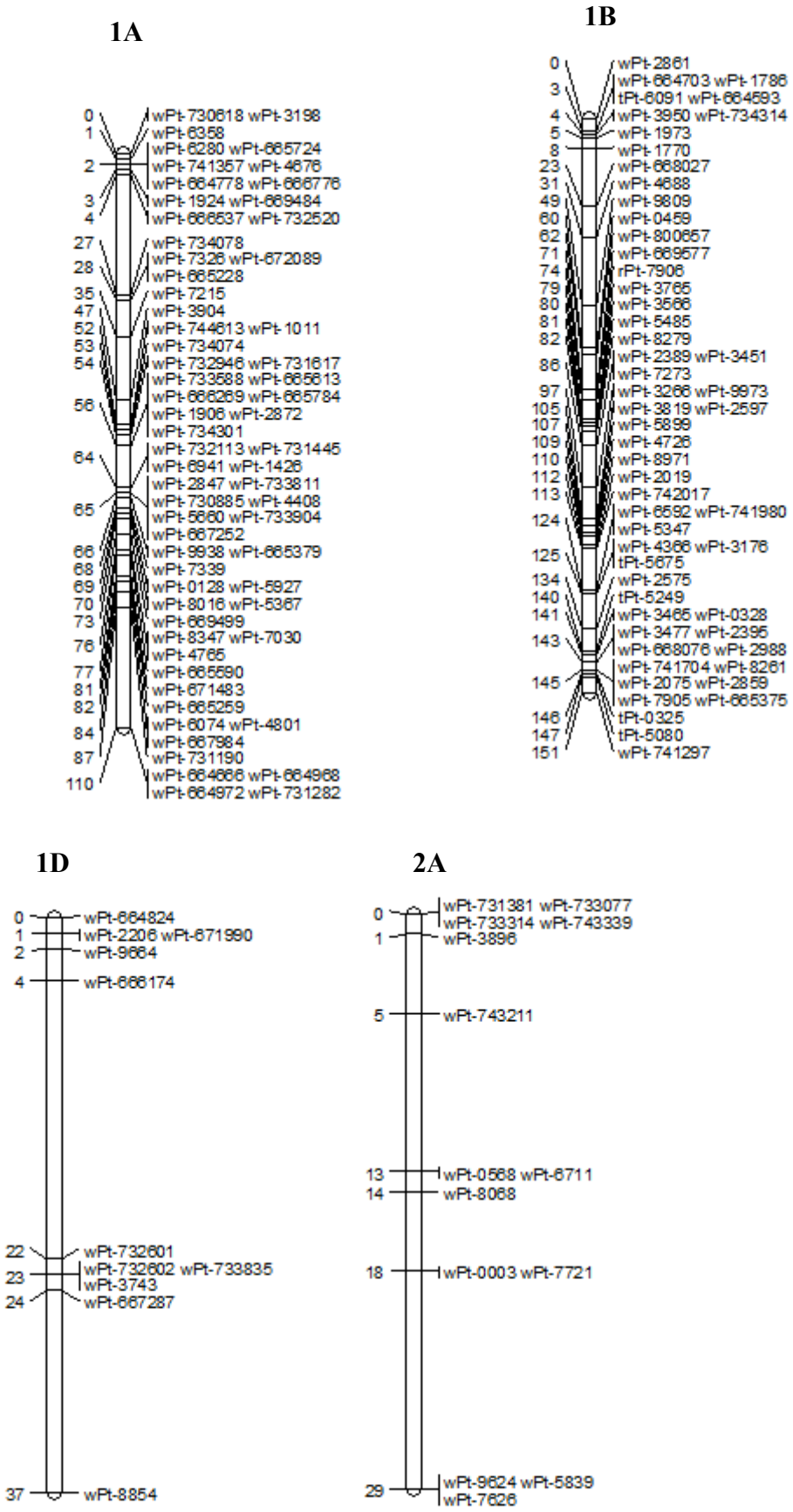
M 7/G. Korreláció analízis az üvegházi terméskomponensek között a három év adataival. (Ph=növénymagasság. Ht=kalászolási idő, Bm= földfeletti biomassza, Kw = főkalász tömeg, Kl = főkalász hossz, Gn = kalászonkénti szemszám a főkalászban, Gy = termés, TKW = ezerszemtömeg, Rdm=gyökérszáraztömeg, Wn= vízigény ww = optimális öntözés, ds = vízmegvonásos (*: p=1%, **: p=5% ns=nem szignifikáns)

	14GYs	15GYs	16Gys	14GYw	15GYw	16GYw	14TKWs	15TKWs	16TKWs	14TKWw	15TKWw	16TKWw	15RDMs	15RDMw	15RDLs
15GYs	0,228*														
16GYs	0,269**	0,229*													
14GYw	ns	ns	ns												
15GYw	ns	ns	ns	ns											
16GYw	0,244*	0,215*	0,368**	ns	0,445**										
14TKWs	ns	ns	ns	0,255**	ns	ns									
15TKWs	ns	0,196*	ns	ns	0,262**	ns	0,374**								
16TKWs	0,265**	ns	ns	ns	ns	ns	0,492**	0,585**							
14TKWw	0,319**	ns	ns	ns	ns	ns	0,643**	0,369**	0,560**						
15TKWw	ns	0,442	ns	ns	ns	-0,241*	0,360**	0,624**	0,364**	0,276**					
16TKWw	ns	ns	0,280**	ns	ns	ns	0,368**	0,311**	0,514**	0,425**	0,216*				
15RDMs	-0,288**	0,230*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,349**	ns	ns	ns			
15RDMw	-0,331**	ns	ns	0,235*	ns	ns	ns	ns	-0,306**	ns	ns	ns	ns		
15RDLs	-0,196*	ns	ns	ns	ns	-0,226*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,490**	0,286**	
15RDLw	ns	0,270**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,251*	ns	ns	-0,298**	ns	0,328**	0,246**
15WNw	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,211*	-0,276**	ns	ns	ns	0,431**	0,388**	ns

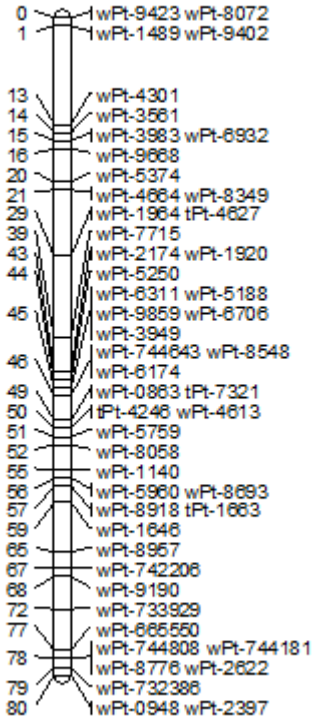
M. 8. Kéttényezős varianciaanalízis eredményei a kalászolási idő, növénymagasság, földfeletti biomassza, termés, gyökér-száraztömeg, szemszám, ezerszemtömeg és a harvest index esetében a vizsgált fajták esetében (szignifikancia<0,05)

Kalászolási idő (nap)	**df**	**MS**	**F**	**Sig.**
Kezelés	1	202,97	65,68	**0,00**
Genotípus	28	759,96	245,90	**0,00**
Kezelésxgenotípus	28	24,34	7,87	**0,00**
Hiba	174	3,09		
Növénymagasság (cm)				
Kezelés	1	21704,90	499,39	**0,00**
Genotípus	28	232,11	5,34	**0,00**
Kezelésxgenotípus	28	88,65	2,04	**0,00**
Hiba	174	43,46		
Földfeletti biomassza (g/növény)				
Kezelés	1	334,37	2922,51	**0,00**
Genotípus	28	0,65	823,28	**0,00**
Kezelésxgenotípus	28	0,44	1,60	**0,04**
Hiba	174	0,41		
Termés (g/növény)				
Kezelés	1	66,49	830,23	**0,00**
Genotípus	28	0,48	5,94	**0,00**
Kezelésxgenotípus	28	0,12	1,47	0,07
Hiba	174	0,08		
Gyökér-száraztömeg (g/növény)				
Kezelés	1	8,23	4168,61	**0,00**
Genotípus	28	0,25	125,66	**0,00**
Kezelésxgenotípus	28	0,06	31,04	**0,00**
Hiba	174	0,00		
Szemszám (db)				
Kezelés	1	32786,91	519,22	**0,00**
Genotípus	28	235,57	3,73	**0,00**
Kezelésxgenotípus	28	111,43	1,77	**0,02**
Hiba	174	63,15		
Ezerszemtömeg (g)				
Kezelés	1	4687,83	150,84	**0,00**
Genotípus	28	423,66	13,63	**0,00**
Kezelésxgenotípus	28	64,16	2,07	**0,00**
Hiba	174	31,08		
Harvest Index				
Kezelés	1	0,17	42,51	**0,00**
Genotípus	28	0,12	28,81	**0,00**
Kezelésxgenotípus	28	0,01	3,33	**0,00**
Hiba	174	0,00		

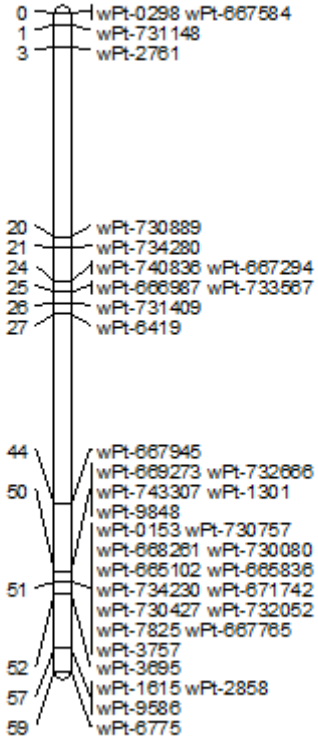
M 9. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populáció kapcsoltsági térképe DArT markerekkel



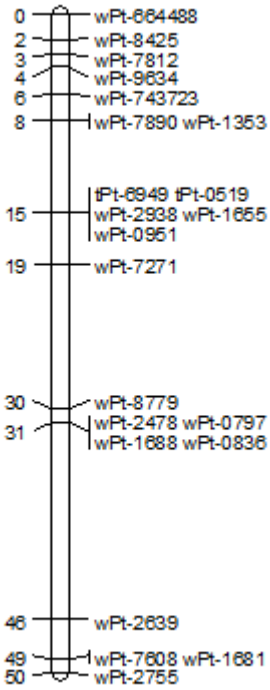
2B


0 wPt-9423 wPt-8072
1 wPt-1489 wPt-9402
13 wPt-4301
14 wPt-3561
15 wPt-3983 wPt-6932
16 wPt-9668
20 wPt-5374
21 wPt-4664 wPt-8349
29 wPt-1964 tPt-4627
39 wPt-7715
43 wPt-2174 wPt-1920
44 wPt-5250
wPt-6311 wPt-5188
45 wPt-9859 wPt-6706
wPt-3949
46 wPt-744643 wPt-8548
wPt-6174
49 wPt-0863 tPt-7321
50 tPt-4246 wPt-4613
51 wPt-5759
52 wPt-8058
55 wPt-1140
56 wPt-5960 wPt-8693
57 wPt-8918 tPt-1663
59 wPt-1646
65 wPt-8957
67 wPt-742206
68 wPt-9190
72 wPt-733929
77 wPt-665550
78 wPt-744808 wPt-744181
wPt-8776 wPt-2622
79 wPt-732386
80 wPt-0948 wPt-2397

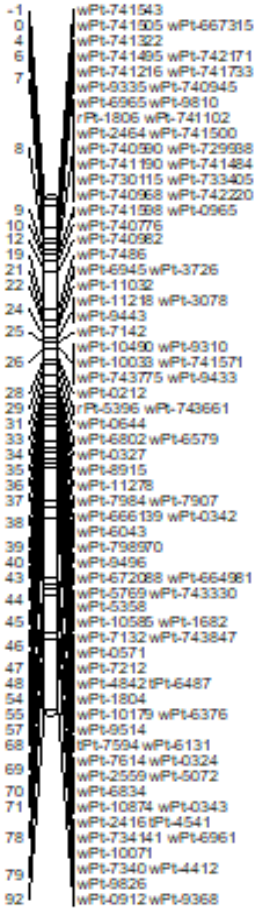
2D


0 wPt-0298 wPt-667584
1 wPt-731148
3 wPt-2761
20 wPt-730889
21 wPt-734280
24 wPt-740836 wPt-667294
25 wPt-666987 wPt-733567
26 wPt-731409
27 wPt-6419
44 wPt-667945
wPt-669273 wPt-732666
50 wPt-743307 wPt-1301
wPt-9848
wPt-0153 wPt-730757
wPt-668261 wPt-730080
wPt-665102 wPt-665836
51 wPt-734230 wPt-671742
wPt-730427 wPt-732052
wPt-7825 wPt-667765
wPt-3757
52 wPt-3695
57 wPt-1615 wPt-2858
wPt-9586
59 wPt-6775

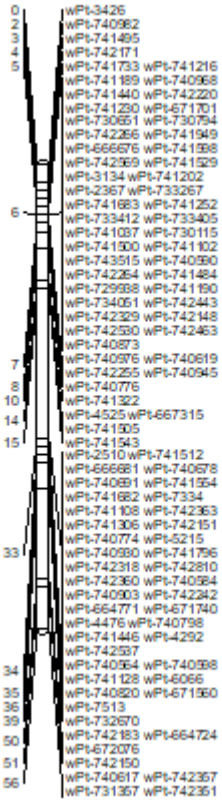
3A


0 wPt-664488
2 wPt-8425
3 wPt-7812
4 wPt-9634
6 wPt-743723
8 wPt-7890 wPt-1353
tPt-6949 tPt-0519
15 wPt-2938 wPt-1655
wPt-0951
19 wPt-7271
30 wPt-8779
31 wPt-2478 wPt-0797
wPt-1688 wPt-0836
46 wPt-2639
49 wPt-7608 wPt-1681
50 wPt-2755

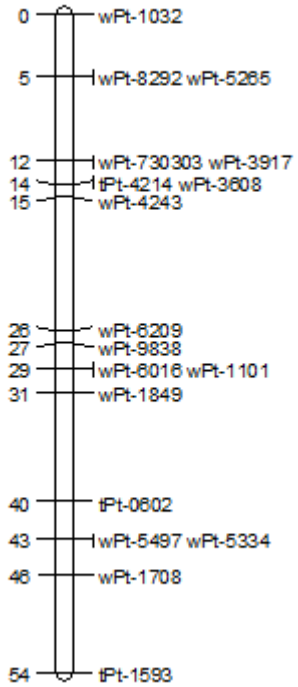
3B


-1 wPt-741543
0 wPt-741505 wPt-667315
4 wPt-741322
6 wPt-741495 wPt-742171
7 wPt-741216 wPt-741733
wPt-9335 wPt-740945
wPt-6965 wPt-9810
rPt-1806 wPt-741102
wPt-2464 wPt-741500
8 wPt-740590 wPt-729988
wPt-741190 wPt-741484
wPt-730115 wPt-733405
wPt-740968 wPt-742220
9 wPt-741598 wPt-0965
10 wPt-740776
12 wPt-740982
19 wPt-7486
21 wPt-6945 wPt-3726
22 wPt-11032
24 wPt-11218 wPt-3078
wPt-9443
25 wPt-7142
wPt-10490 wPt-9310
26 wPt-10033 wPt-741571
wPt-743775 wPt-9433
28 wPt-0212
29 rPt-5396 wPt-743661
31 wPt-0644
33 wPt-6802 wPt-6579
34 wPt-0327
35 wPt-8915
36 wPt-11278
37 wPt-7984 wPt-7907
38 wPt-666139 wPt-0342
wPt-6043
39 wPt-798970
40 wPt-9496
43 wPt-672088 wPt-664981
44 wPt-5769 wPt-743330
wPt-5358
45 wPt-10585 wPt-1682
46 wPt-7132 wPt-743847
wPt-0571
47 wPt-7212
48 wPt-4842 tPt-6487
54 wPt-1804
55 wPt-10179 wPt-6376
57 wPt-9514
68 tPt-7594 wPt-6131
wPt-7614 wPt-0324
69 wPt-2559 wPt-5072
70 wPt-6834
71 wPt-10874 wPt-0343
wPt-2416 tPt-4541
78 wPt-734141 wPt-6961
wPt-10071
79 wPt-7340 wPt-4412
wPt-9826
92 wPt-0912 wPt-9368

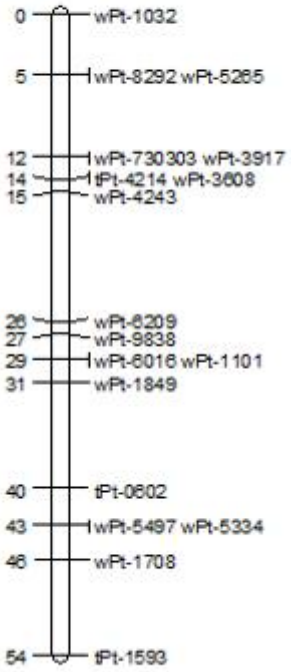
3D


0 wPt-3426
2 wPt-740982
3 wPt-741495
4 wPt-742171
5 wPt-741733 wPt-741216
wPt-741189 wPt-740968
wPt-741440 wPt-742220
wPt-741230 wPt-671701
wPt-730651 wPt-730794
wPt-742266 wPt-741949
wPt-666676 wPt-741598
wPt-742569 wPt-741529
wPt-3134 wPt-741202
wPt-2367 wPt-733267
wPt-741683 wPt-741252
6 wPt-733412 wPt-733405
wPt-741037 wPt-730115
wPt-741500 wPt-741102
wPt-743515 wPt-740590
wPt-742264 wPt-741484
wPt-729938 wPt-741190
wPt-734051 wPt-742443
wPt-742329 wPt-742148
wPt-742530 wPt-742463
wPt-740873
7 wPt-740976 wPt-740619
wPt-742255 wPt-740945
8 wPt-740776
10 wPt-741322
14 wPt-4525 wPt-667315
wPt-741505
15 wPt-741543
wPt-2510 wPt-741512
wPt-666681 wPt-740678
wPt-740691 wPt-741554
wPt-741662 wPt-7334
wPt-741108 wPt-742363
wPt-741306 wPt-742151
wPt-740774 wPt-5215
33 wPt-740930 wPt-741796
wPt-742318 wPt-742810
wPt-742360 wPt-740584
wPt-740903 wPt-742242
wPt-664771 wPt-671740
wPt-4476 wPt-740798
wPt-741446 wPt-4292
wPt-742537
34 wPt-740564 wPt-740598
wPt-741128 wPt-6066
35 wPt-740820 wPt-671560
36 wPt-7513
39 wPt-732670
50 wPt-742183 wPt-664724
wPt-672076
51 wPt-742150
56 wPt-740617 wPt-742357
wPt-731357 wPt-742351

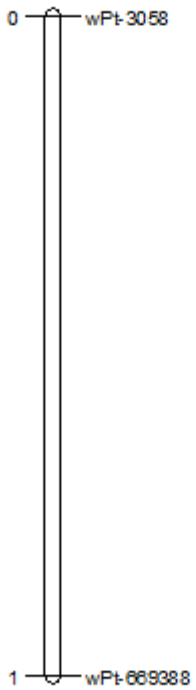
4A


0 wPt-1032
5 wPt-8292 wPt-5265
12 wPt-730303 wPt-3917
14 tPt-4214 wPt-3608
15 wPt-4243
26 wPt-6209
27 wPt-9838
29 wPt-6016 wPt-1101
31 wPt-1849
40 tPt-0602
43 wPt-5497 wPt-5334
46 wPt-1708
54 tPt-1593

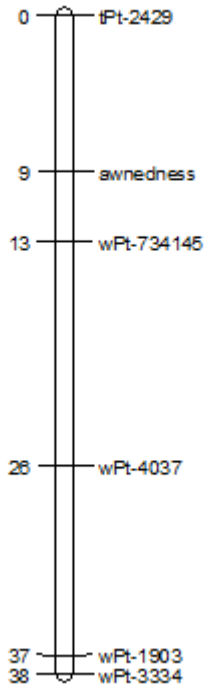
4B


0 wPt-1032
5 wPt-8292 wPt-5265
12 wPt-730303 wPt-3917
14 tPt-4214 wPt-3608
15 wPt-4243
26 wPt-6209
27 wPt-9838
29 wPt-6016 wPt-1101
31 wPt-1849
40 tPt-0602
43 wPt-5497 wPt-5334
46 wPt-1708
54 tPt-1593

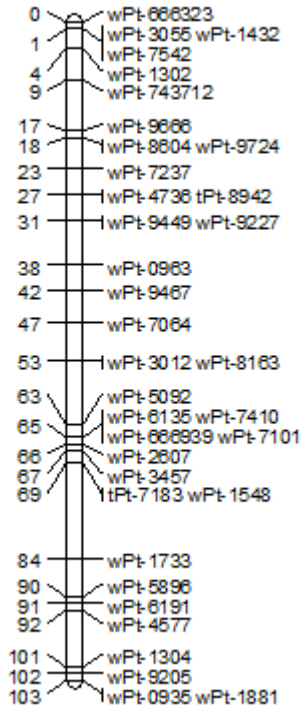
4D


0 wPt-3058
1 wPt-669388

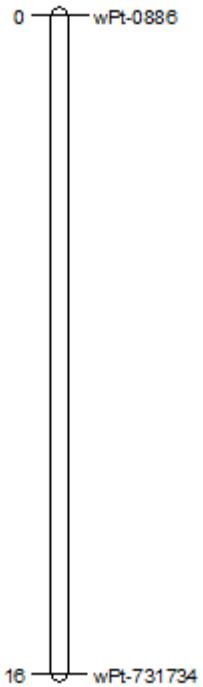
5A


0 tPt-2429
9 awnedness
13 wPt-734145
26 wPt-4037
37 wPt-1903
38 wPt-3334

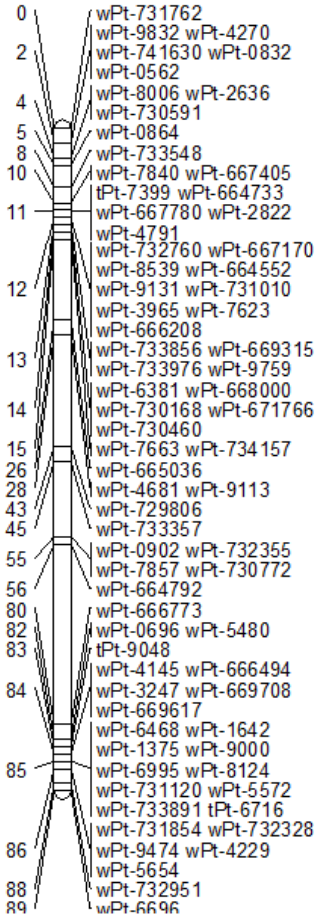
5B


0 wPt-666323
1 wPt-3055 wPt-1432
wPt-7542
4 wPt-1302
9 wPt-743712
17 wPt-9666
18 wPt-8604 wPt-9724
23 wPt-7237
27 wPt-4736 tPt-8942
31 wPt-9449 wPt-9227
38 wPt-0963
42 wPt-9467
47 wPt-7064
53 wPt-3012 wPt-8163
63 wPt-5092
65 wPt-6135 wPt-7410
wPt-666939 wPt-7101
66 wPt-2607
67 wPt-3457
69 tPt-7183 wPt-1548
84 wPt-1733
90 wPt-5896
91 wPt-6191
92 wPt-4577
101 wPt-1304
102 wPt-9205
103 wPt-0935 wPt-1881

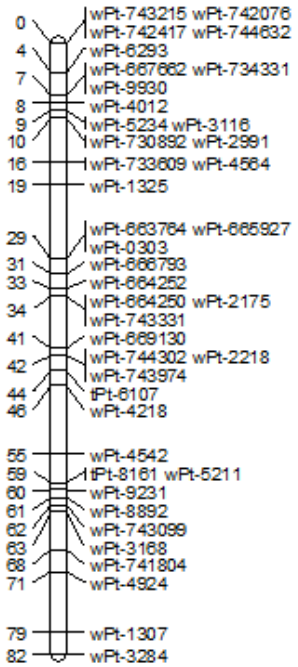
5D


0 wPt-0886
16 wPt-731734

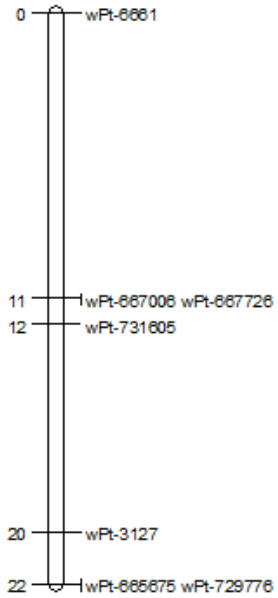
6A


0 wPt-731762
wPt-9832 wPt-4270
2 wPt-741630 wPt-0832
wPt-0562
4 wPt-8006 wPt-2636
wPt-730591
5 wPt-0864
8 wPt-733548
10 wPt-7840 wPt-667405
tPt-7399 wPt-664733
11 wPt-667780 wPt-2822
wPt-4791
wPt-732760 wPt-667170
wPt-8539 wPt-664552
12 wPt-9131 wPt-731010
wPt-3965 wPt-7623
wPt-666208
13 wPt-733856 wPt-669315
wPt-733976 wPt-9759
wPt-6381 wPt-668000
14 wPt-730168 wPt-671766
wPt-730460
15 wPt-7663 wPt-734157
26 wPt-665036
28 wPt-4681 wPt-9113
43 wPt-729806
45 wPt-733357
55 wPt-0902 wPt-732355
wPt-7857 wPt-730772
56 wPt-664792
80 wPt-666773
82 wPt-0696 wPt-5480
83 tPt-9048
wPt-4145 wPt-666494
84 wPt-3247 wPt-669708
wPt-669617
wPt-6468 wPt-1642
wPt-1375 wPt-9000
85 wPt-6995 wPt-8124
wPt-731120 wPt-5572
wPt-733891 tPt-6716
wPt-731854 wPt-732328
86 wPt-9474 wPt-4229
wPt-5654
88 wPt-732951
89 wPt-6696

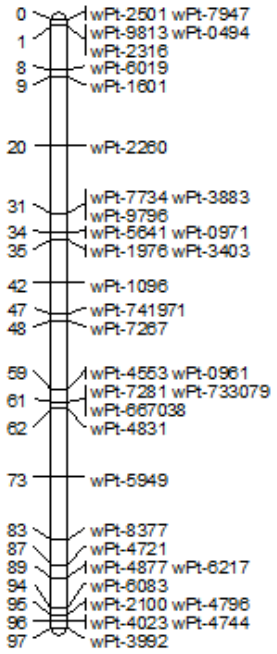
6B


0 wPt-743215 wPt-742076
wPt-742417 wPt-744632
4 wPt-6293
7 wPt-667662 wPt-734331
wPt-9930
8 wPt-4012
9 wPt-5234 wPt-3116
10 wPt-730892 wPt-2991
16 wPt-733609 wPt-4564
19 wPt-1325
29 wPt-663764 wPt-665927
wPt-0303
31 wPt-666793
33 wPt-664252
34 wPt-664250 wPt-2175
wPt-743331
41 wPt-669130
42 wPt-744302 wPt-2218
wPt-743974
44 tPt-6107
46 wPt-4218
55 wPt-4542
59 tPt-8161 wPt-5211
60 wPt-9231
61 wPt-8892
62 wPt-743099
63 wPt-3168
68 wPt-741804
71 wPt-4924
79 wPt-1307
82 wPt-3284

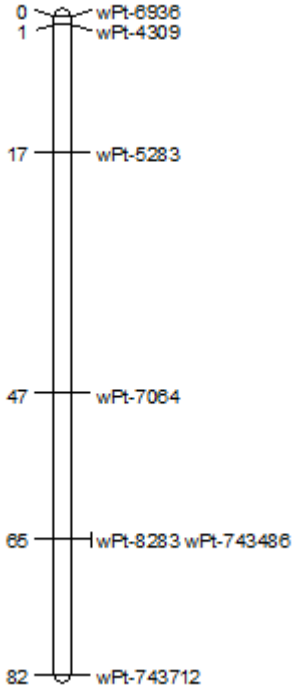
6D


0 wPt-6661
11 wPt-667006 wPt-667726
12 wPt-731605
20 wPt-3127
22 wPt-665675 wPt-729776

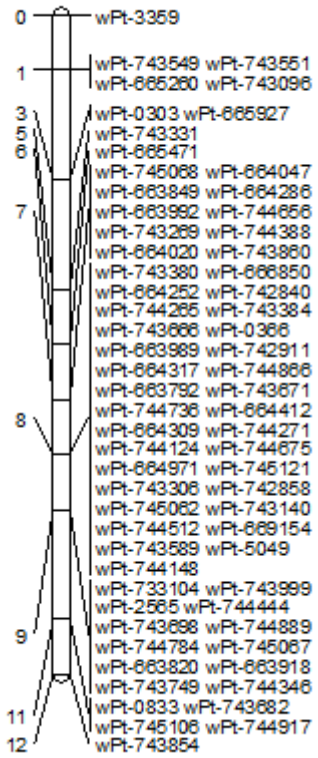
7A


0 wPt-2501 wPt-7947
1 wPt-9813 wPt-0494
wPt-2316
8 wPt-6019
9 wPt-1601
20 wPt-2260
31 wPt-7734 wPt-3883
wPt-9796
34 wPt-5641 wPt-0971
35 wPt-1976 wPt-3403
42 wPt-1096
47 wPt-741971
48 wPt-7267
59 wPt-4553 wPt-0961
61 wPt-7281 wPt-733079
wPt-667038
62 wPt-4831
73 wPt-5949
83 wPt-8377
87 wPt-4721
89 wPt-4877 wPt-6217
94 wPt-6083
95 wPt-2100 wPt-4796
96 wPt-4023 wPt-4744
97 wPt-3992

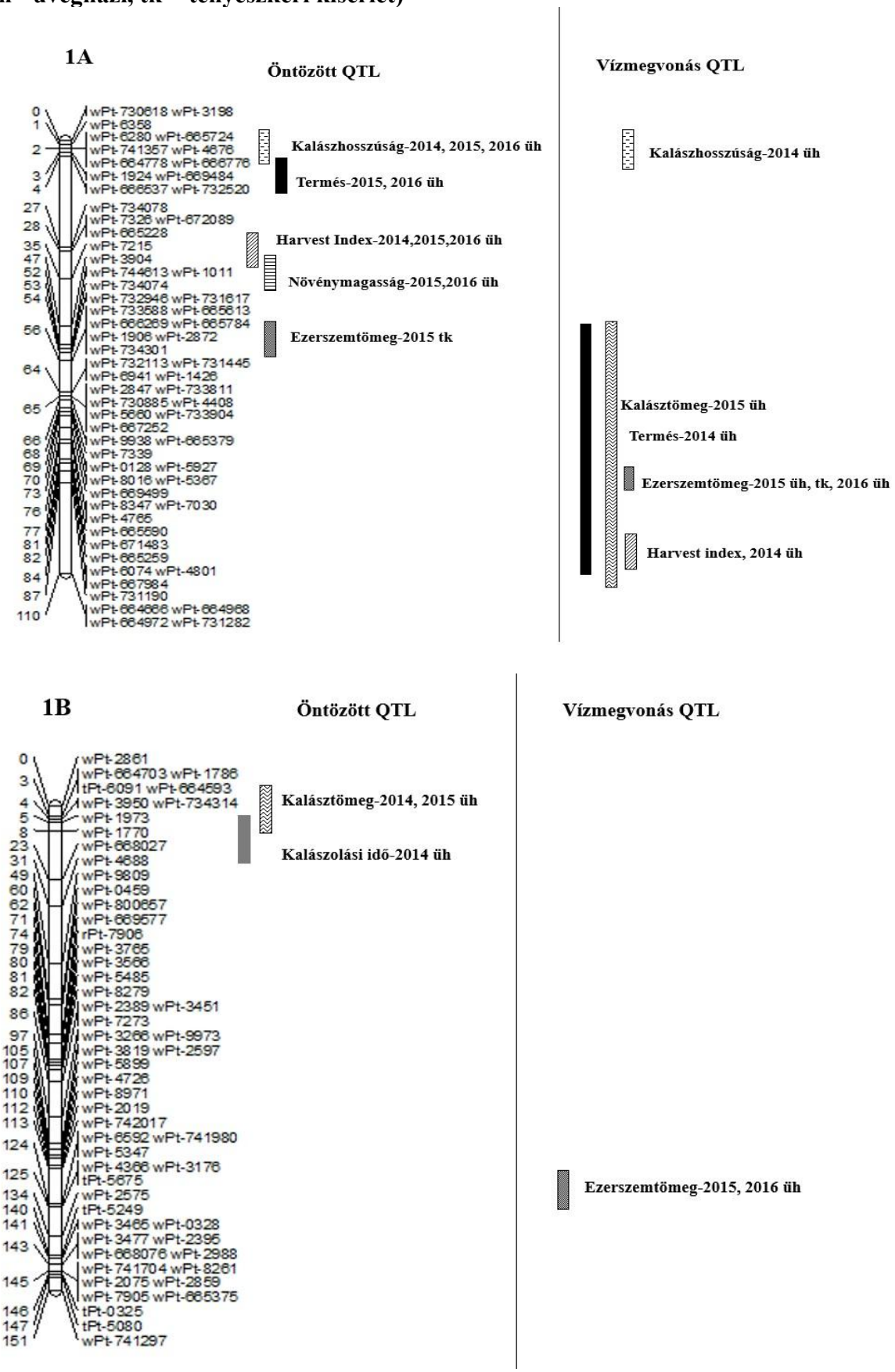
7B

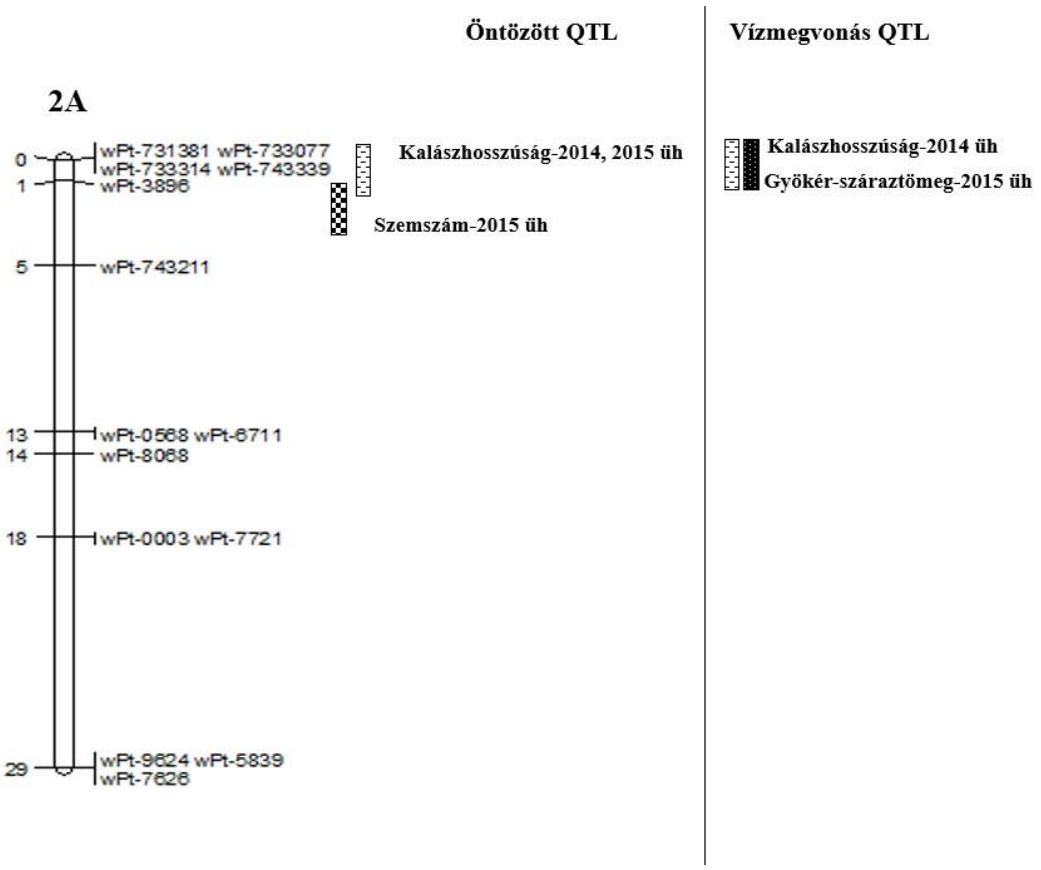

0 wPt-6936
1 wPt-4309
17 wPt-5283
47 wPt-7064
65 wPt-8283 wPt-743486
82 wPt-743712

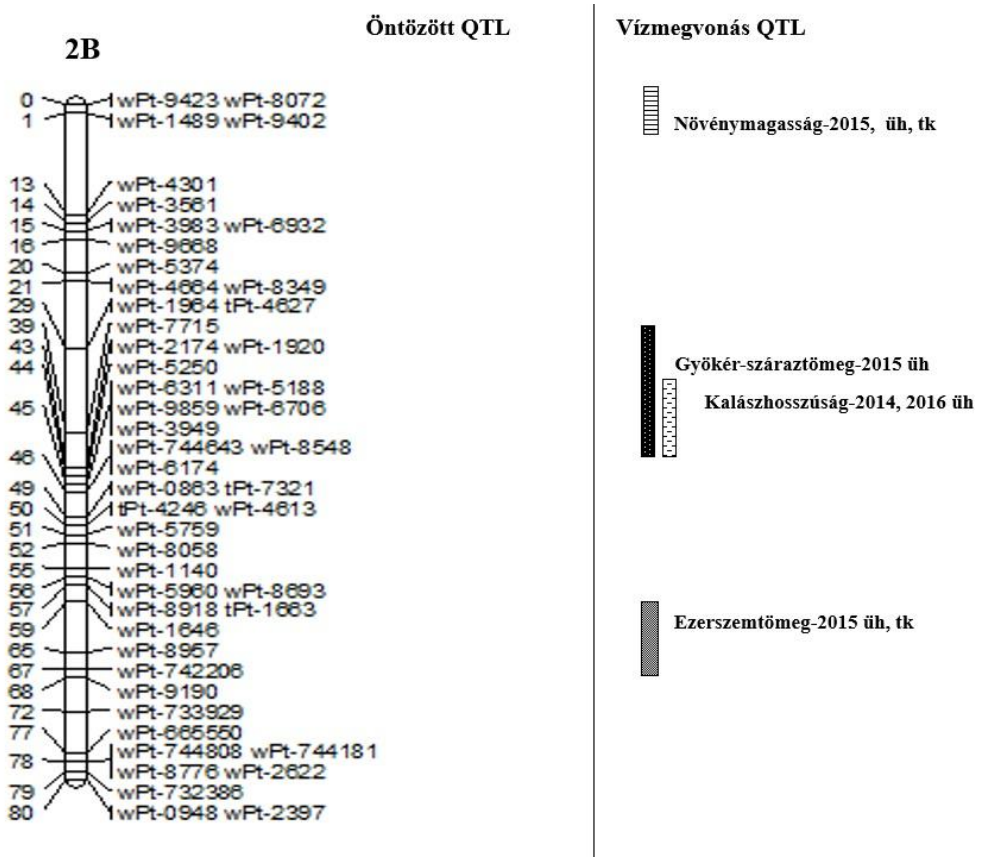
7D


0 wPt-3359
1 wPt-743549 wPt-743551
wPt-665260 wPt-743096
3 wPt-0303 wPt-665927
5 wPt-743331
6 wPt-665471
wPt-745068 wPt-664047
wPt-663849 wPt-664286
7 wPt-663992 wPt-744656
wPt-743269 wPt-744388
wPt-664020 wPt-743860
wPt-743380 wPt-666850
wPt-664252 wPt-742840
wPt-744265 wPt-743384
wPt-743666 wPt-0366
wPt-663989 wPt-742911
wPt-664317 wPt-744866
wPt-663792 wPt-743671
wPt-744736 wPt-664412
8 wPt-664309 wPt-744271
wPt-744124 wPt-744675
wPt-664971 wPt-745121
wPt-743306 wPt-742858
wPt-745062 wPt-743140
wPt-744512 wPt-669154
wPt-743589 wPt-5049
wPt-744148
wPt-733104 wPt-743999
wPt-2565 wPt-744444
9 wPt-743698 wPt-744889
wPt-744784 wPt-745067
wPt-663820 wPt-663918
wPt-743749 wPt-744346
11 wPt-0833 wPt-743682
wPt-745106 wPt-744917
12 wPt-743854

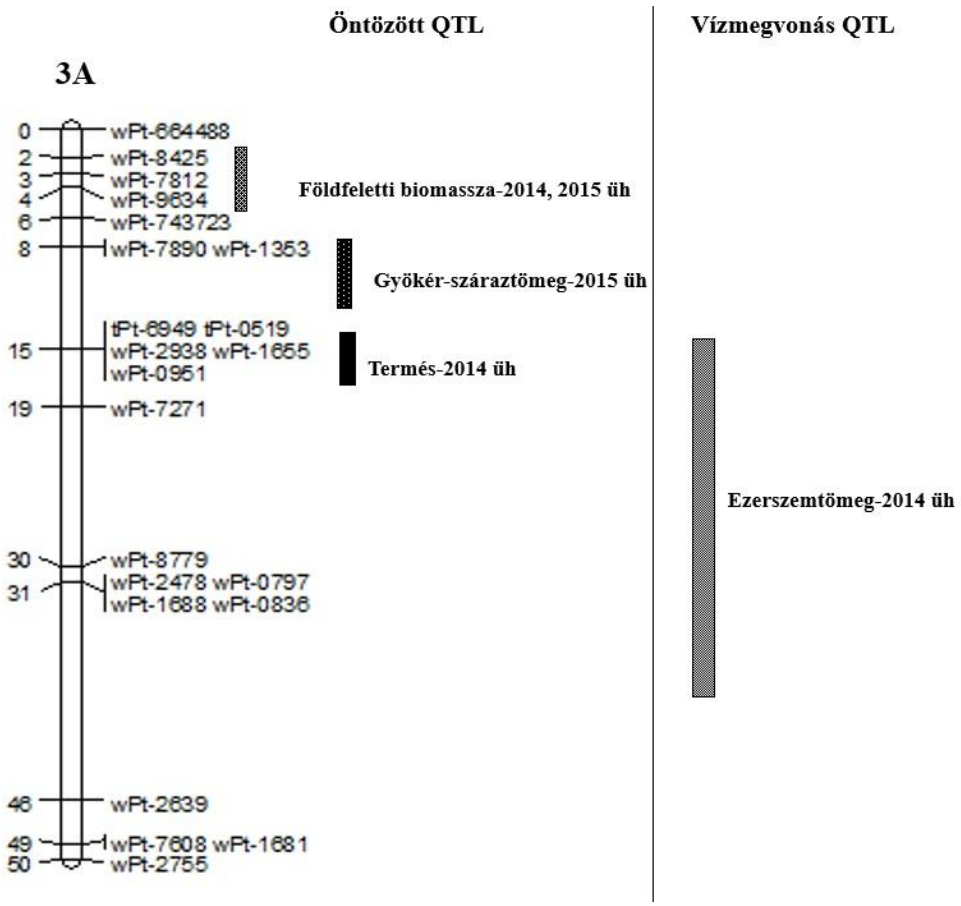
M 10. A Plainsman V/Cappelle Desprez DH térképezési populációban optimális öntözés és vízmegvonás mellett azonosított QTL-ek (üh =üvegházi, tk = tenyészkeri kísérlet)

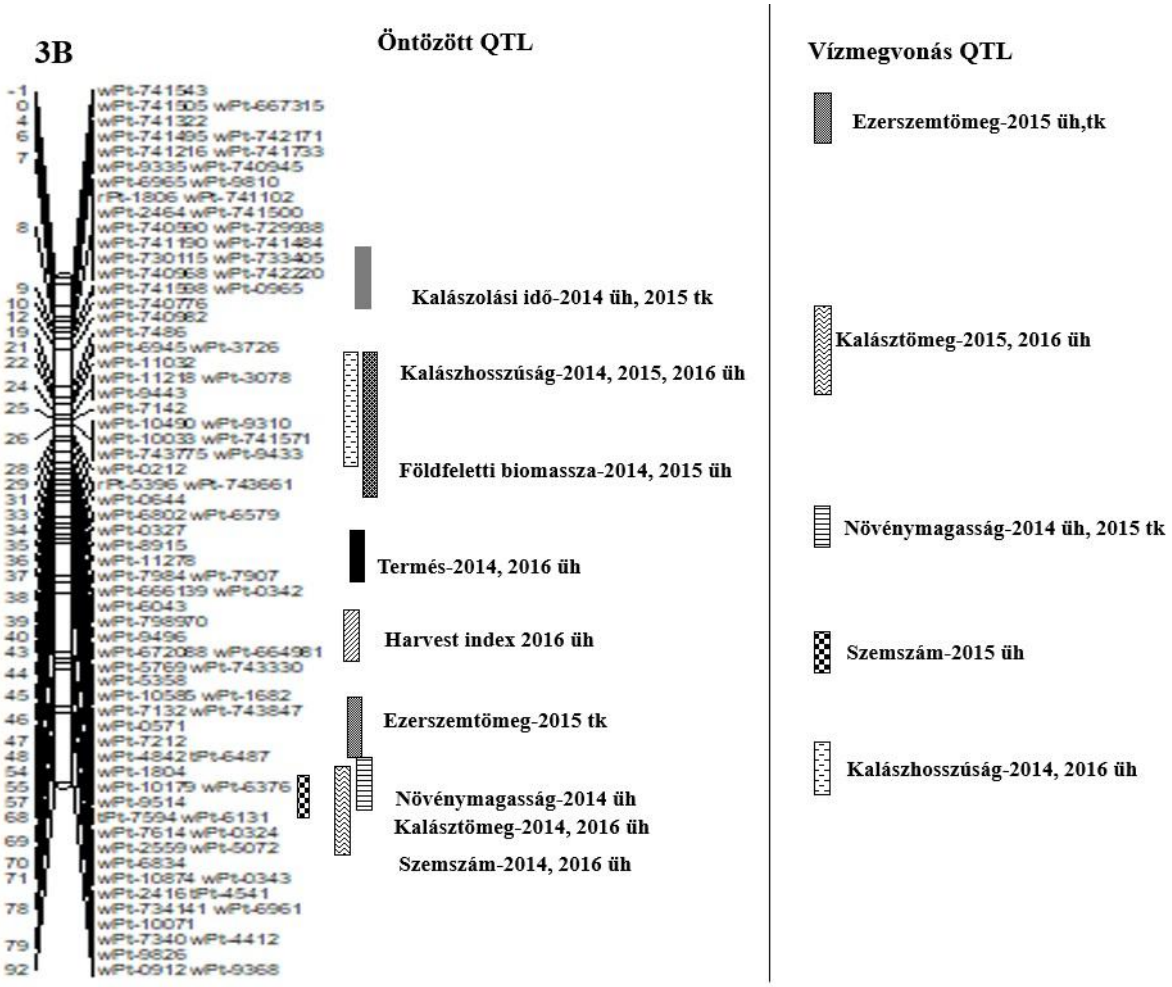


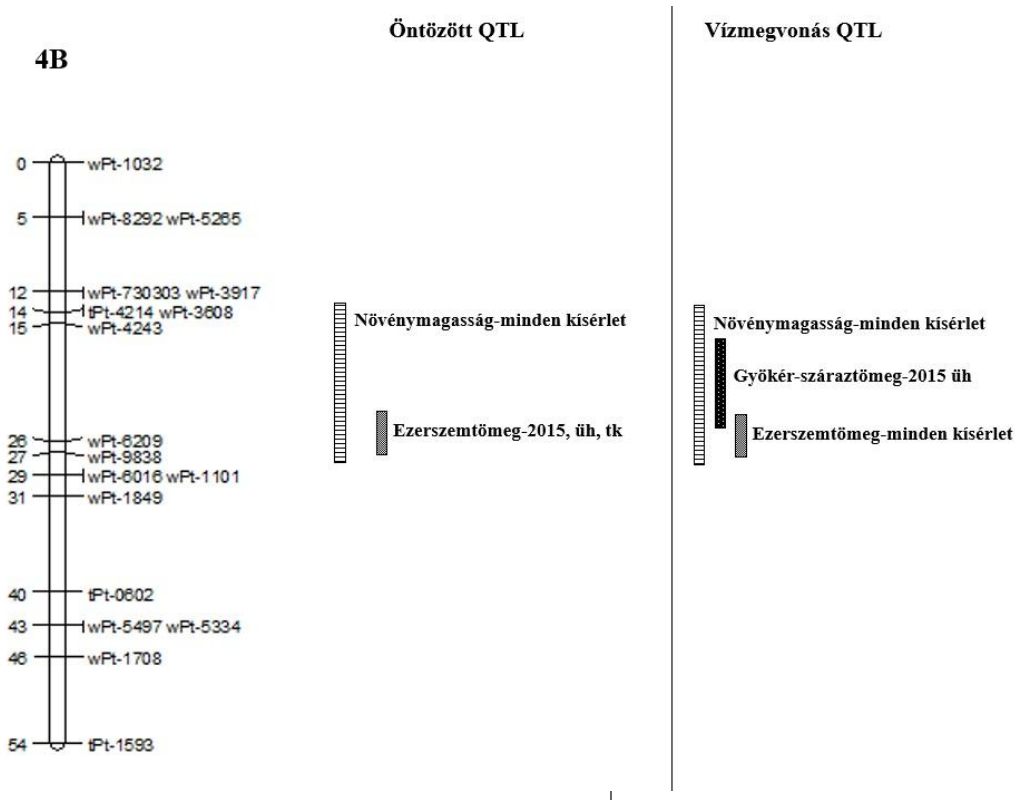

Öntözött QTL
Vízmegvonás QTL
2A
0
1
5
13
14
18
29
wPt-731381 wPt-733077
wPt-733314 wPt-743339
wPt-3896
wPt-743211
wPt-0568 wPt-6711
wPt-8068
wPt-0003 wPt-7721
wPt-9624 wPt-5839
wPt-7626
Kalászhosszúság-2014, 2015 üh
Szemszám-2015 üh
Kalászhosszúság-2014 üh
Gyökér-száraztömeg-2015 üh

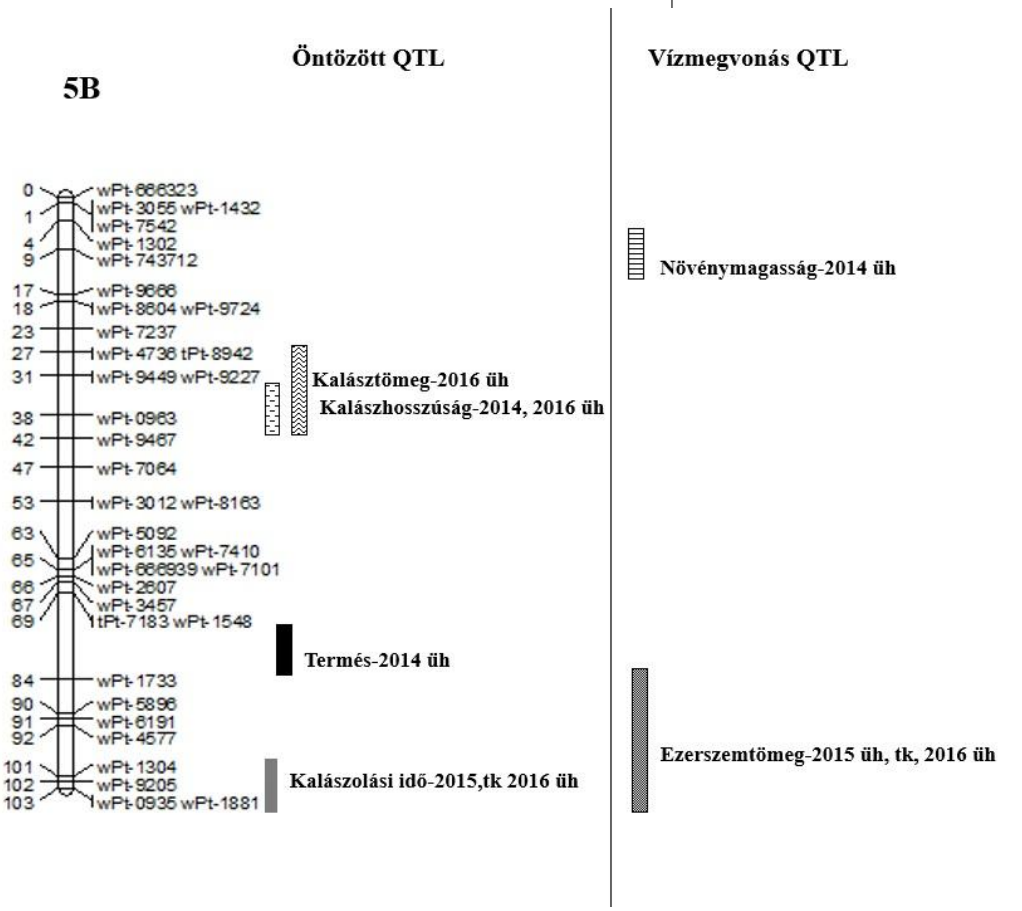

Öntözött QTL
Vízmegvonás QTL
2B
0
1
13
14
15
16
20
21
29
39
43
44
45
46
49
50
51
52
55
56
57
59
65
67
68
72
77
78
79
80
wPt-9423 wPt-8072
wPt-1489 wPt-9402
wPt-4301
wPt-3561
wPt-3983 wPt-6932
wPt-9668
wPt-5374
wPt-4664 wPt-8349
wPt-1964 tPt-4627
wPt-7715
wPt-2174 wPt-1920
wPt-5250
wPt-6311 wPt-5188
wPt-9859 wPt-6706
wPt-3949
wPt-744643 wPt-8548
wPt-6174
wPt-0863 tPt-7321
tPt-4246 wPt-4613
wPt-5759
wPt-8058
wPt-1140
wPt-5960 wPt-8693
wPt-8918 tPt-1663
wPt-1646
wPt-8957
wPt-742206
wPt-9190
wPt-733929
wPt-666550
wPt-744808 wPt-744181
wPt-8776 wPt-2622
wPt-732386
wPt-0948 wPt-2397
Növénymagasság-2015, üh, tk
Gyökér-száraztömeg-2015 üh
Kalászhosszúság-2014, 2016 üh
Ezerszemtömeg-2015 üh, tk

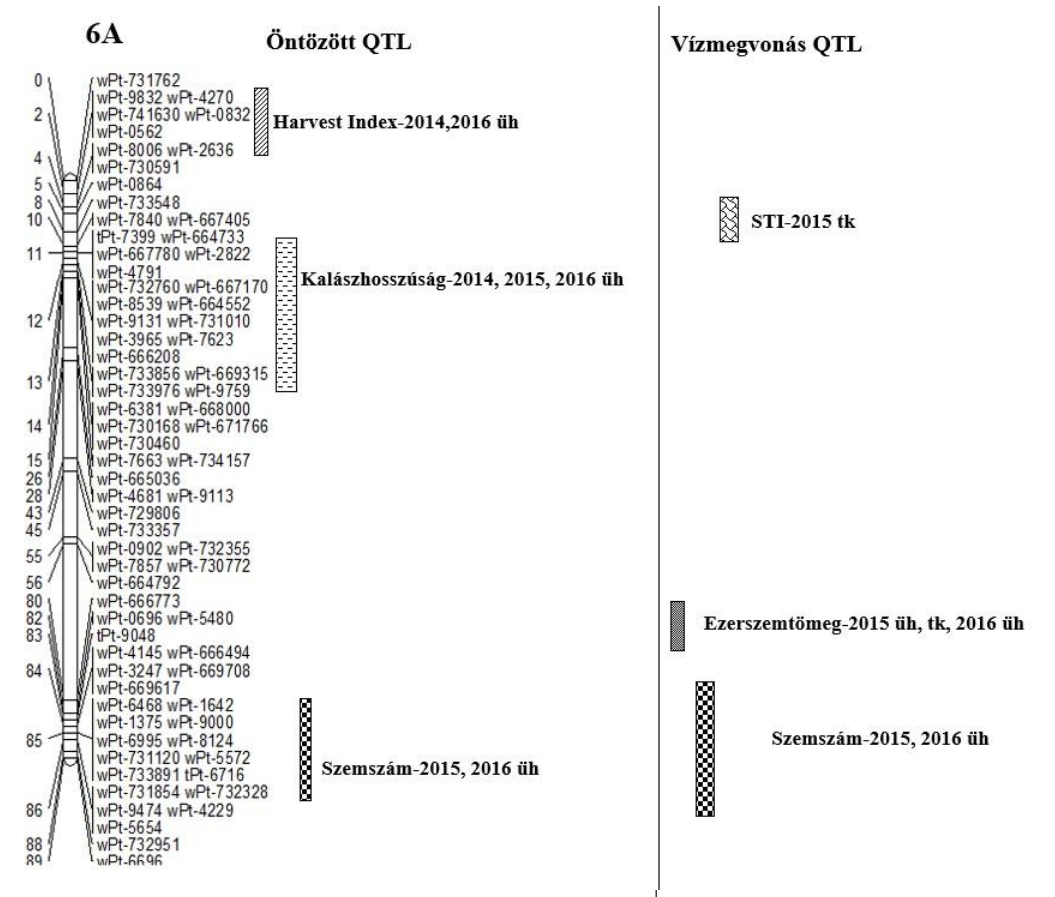
10.14751/SZIE.2019.056

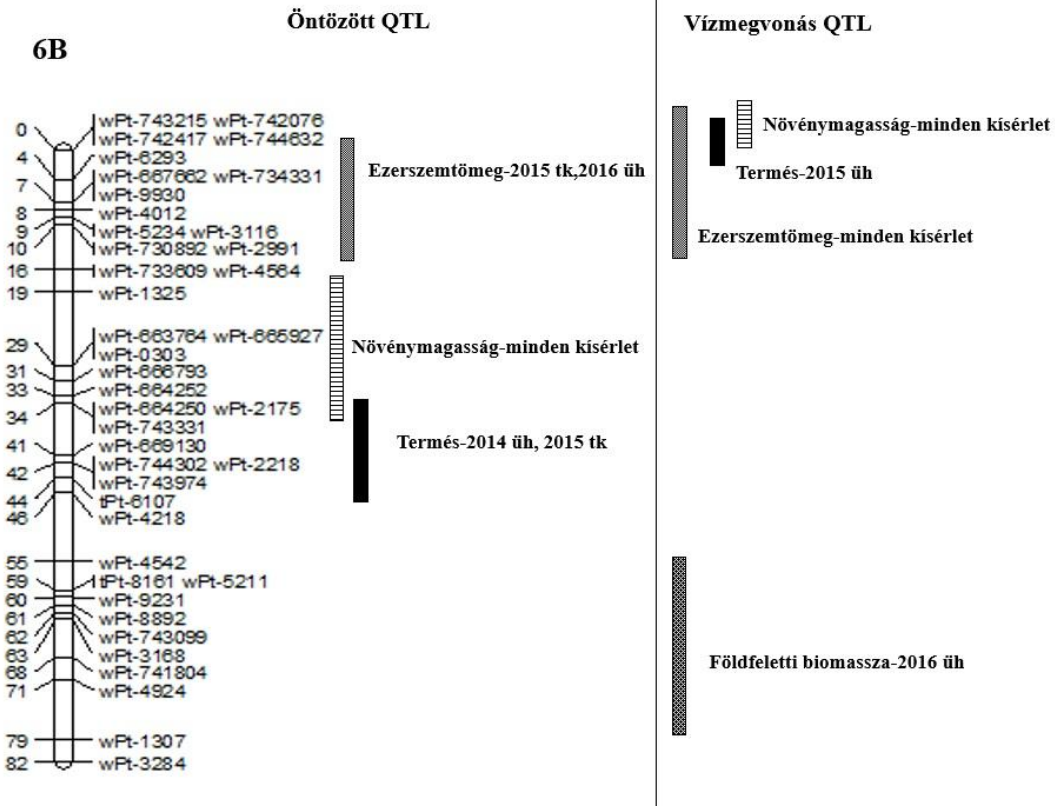


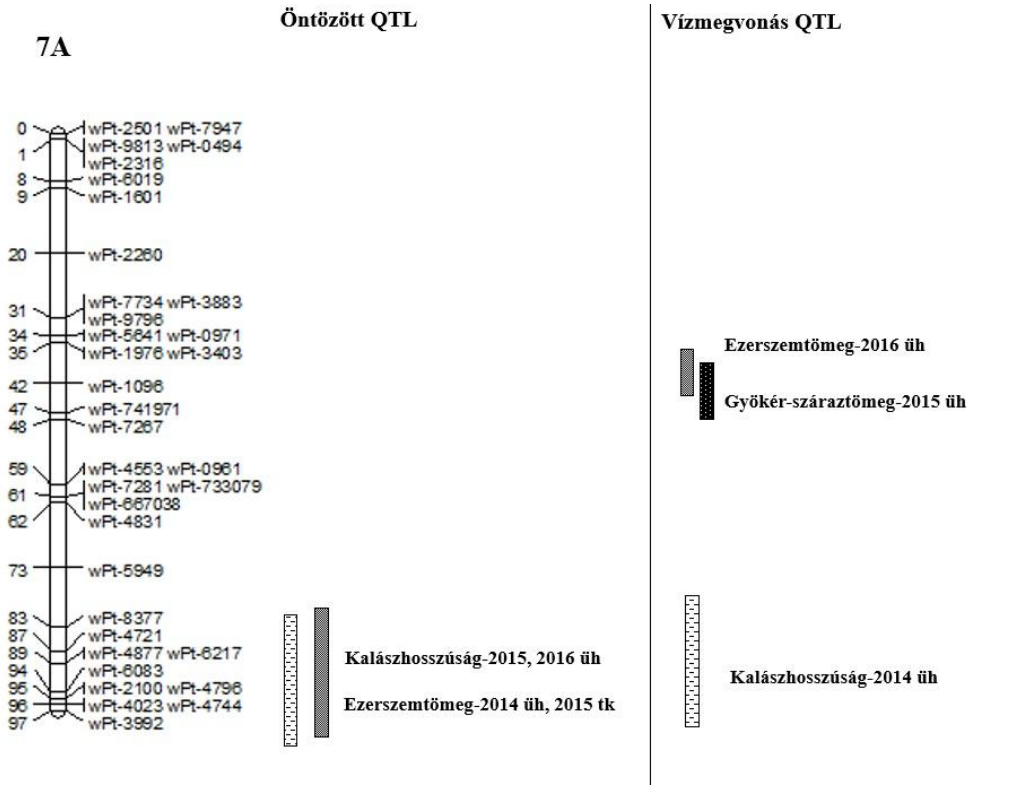


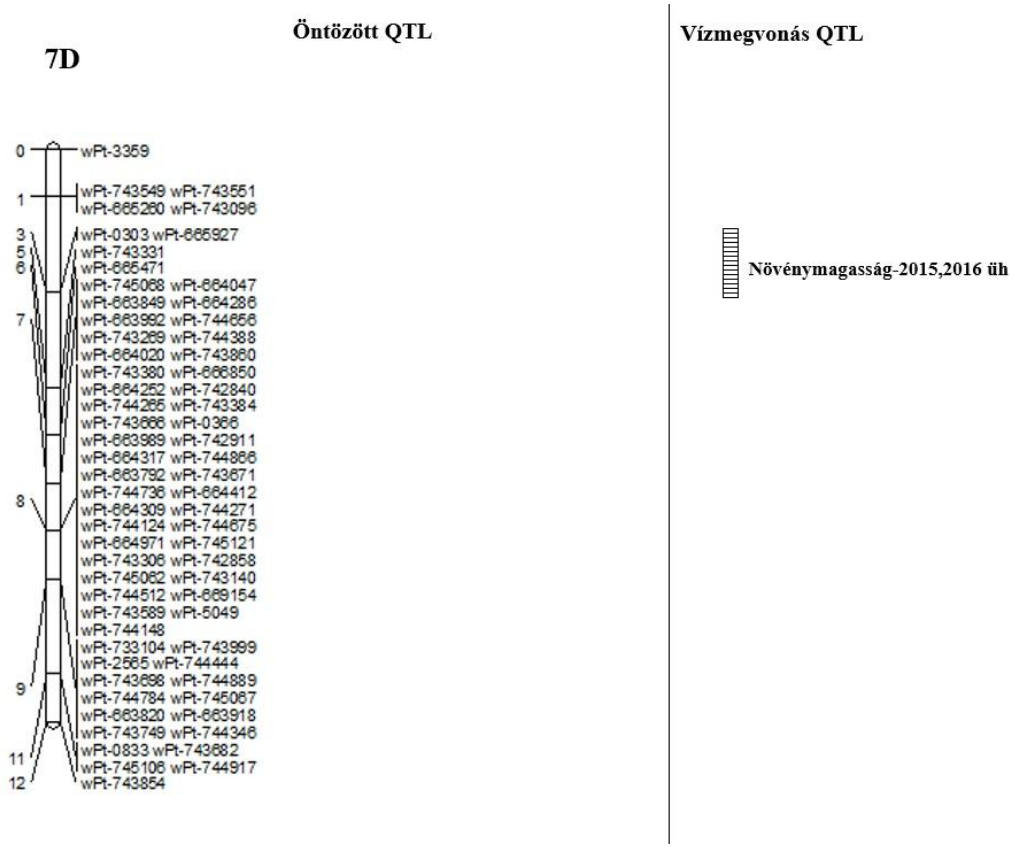

4B
Öntözött QTL
Vízmegvonás QTL
0 wPt-1032
5 wPt-8292 wPt-5265
12 wPt-730303 wPt-3917
14 tPt-4214 wPt-3608
15 wPt-4243
26 wPt-6209
27 wPt-9838
29 wPt-6016 wPt-1101
31 wPt-1849
40 tPt-0602
43 wPt-5497 wPt-5334
46 wPt-1708
54 tPt-1593
Növénymagasság-minden kísérlet
Ezerszemtömeg-2015, üh, tk
Növénymagasság-minden kísérlet
Gyökér-száraztömeg-2015 üh
Ezerszemtömeg-minden kísérlet


5B
Öntözött QTL
Vízmegvonás QTL
0 wPt-666323
1 wPt-3055 wPt-1432
wPt-7542
4 wPt-1302
9 wPt-743712
17 wPt-9666
18 wPt-8604 wPt-9724
23 wPt-7237
27 wPt-4736 tPt-8942
31 wPt-9449 wPt-9227
38 wPt-0963
42 wPt-9467
47 wPt-7064
53 wPt-3012 wPt-8163
63 wPt-5092
65 wPt-6135 wPt-7410
wPt-666939 wPt-7101
66 wPt-2607
67 wPt-3457
69 tPt-7183 wPt-1548
84 wPt-1733
90 wPt-5896
91 wPt-6191
92 wPt-4577
101 wPt-1304
102 wPt-9205
103 wPt-0935 wPt-1881
Kalásztömeg-2016 üh
Kalászhosszúság-2014, 2016 üh
Termés-2014 üh
Kalászolási idő-2015,tk 2016 üh
Növénymagasság-2014 üh
Ezerszemtömeg-2015 üh, tk, 2016 üh


6A
Öntözött QTL
Vízmegvonás QTL
Harvest Index-2014,2016 üh
STI-2015 tk
Kalászhosszúság-2014, 2015, 2016 üh
Ezerszemtömeg-2015 üh, tk, 2016 üh
Szemszám-2015, 2016 üh
Szemszám-2015, 2016 üh


6B
Öntözött QTL
Vízmegvonás QTL
Ezerszemtömeg-2015 tk,2016 üh
Növénymagasság-minden kísérlet
Termés-2015 üh
Ezerszemtömeg-minden kísérlet
Növénymagasság-minden kísérlet
Termés-2014 üh, 2015 tk
Földfeletti biomassza-2016 üh


7A
Öntözött QTL
Vízmegvonás QTL
0 wPt-2501 wPt-7947
1 wPt-9813 wPt-0494
wPt-2316
8 wPt-6019
9 wPt-1601
20 wPt-2260
31 wPt-7734 wPt-3883
wPt-9796
34 wPt-5641 wPt-0971
35 wPt-1976 wPt-3403
42 wPt-1096
47 wPt-741971
48 wPt-7267
59 wPt-4553 wPt-0961
61 wPt-7281 wPt-733079
wPt-667038
62 wPt-4831
73 wPt-5949
83 wPt-8377
87 wPt-4721
89 wPt-4877 wPt-6217
94 wPt-6083
95 wPt-2100 wPt-4796
96 wPt-4023 wPt-4744
97 wPt-3992
Kalászhosszúság-2015, 2016 üh
Ezerszemtömeg-2014 üh, 2015 tk
Ezerszemtömeg-2016 üh
Gyökér-száraztömeg-2015 üh
Kalászhosszúság-2014 üh


7D
Öntözött QTL
Vízmegvonás QTL
0 wPt-3359
1 wPt-743549 wPt-743551
wPt-665260 wPt-743096
3 wPt-0303 wPt-665927
5 wPt-743331
6 wPt-665471
wPt-745068 wPt-664047
wPt-663849 wPt-664286
7 wPt-663992 wPt-744656
wPt-743269 wPt-744388
wPt-664020 wPt-743860
wPt-743380 wPt-666850
wPt-664252 wPt-742840
wPt-744265 wPt-743384
wPt-743666 wPt-0366
wPt-663989 wPt-742911
wPt-664317 wPt-744866
wPt-663792 wPt-743671
wPt-744736 wPt-664412
8 wPt-664309 wPt-744271
wPt-744124 wPt-744675
wPt-664971 wPt-745121
wPt-743306 wPt-742858
wPt-745062 wPt-743140
wPt-744512 wPt-669154
wPt-743589 wPt-5049
wPt-744148
wPt-733104 wPt-743999
wPt-2565 wPt-744444
9 wPt-743698 wPt-744889
wPt-744784 wPt-745067
wPt-663820 wPt-663918
wPt-743749 wPt-744346
11 wPt-0833 wPt-743682
12 wPt-745106 wPt-744917
wPt-743854
Növénymagasság-2015,2016 üh

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretném köszönetemet kifejezni Dr. Pauk Jánosnak, aki lehetővé tette a PhD disszertációm elkészítését. Biztosította az ehhez szükséges szakmai feltételeket, hasznos tanácsaival, illetve külföldi és hazai konferenciákon való részvételi lehetőségekkel segítette munkámat és szakmai fejlődésemet.

Köszönetet szeretnék mondani Dr. Kiss Erzsébet tanárnőnek – aki nemcsak témavezetőként, hanem - a Szent István Egyetem Genetikai, Mikrobiológiai és Biotechnológiai Intézetének korábbi igazgatójaként is segítette munkámat.

.Köszönöm Szilágyi László, Dr. Bóna Lajos és Dr. Szarka Béla ügyvezető igazgató uraknak, akik támogatták ösztöndíjam és munkám a Gabonakutató Non-profit Közhasznú Kft-nél

Köszönetet mondok a GK Kft., Biotechnológia Laboratórium valamennyi munkatársának – Dr. Lantos Csaba, Markó Ferenc, Palaticki Szilvia –, akik szakmai és baráti segítséggel támogattak. Szeretném megköszönni Vajasdi-Nagy Sándor, és Vizi Sándor munkáját, akik a kísérletek ápolása során voltak segítségemre.

Szeretnék köszönetet mondani Dr. Varga Mónikának, aki folyamatosan bíztatott és szakmai valamit baráti tanácsokkal látott el. Szeretném megköszönni Dr. Lehoczki-Krsjak Szabolcsnak hasznos tanácsait, valamint Dr. Szabó-Hevér Ágnesnek, a térképezésben nyújtott segítséget.

Köszönet illeti a Gabonakutató Non-profit Kft. Kalászos Gabona Osztály munkatársait, a kísérletek kivitelezése során nyújtott segítségükért. Hálával tartozom a Kukorica Osztály munkatársainak is, akiknél ösztöndíjam után dolgozhattam és támogattak a dolgozatírás időszakában.

Hálával tartozom Szüleimnek, valamint családom többi tagjának, akik tanulmányaim és munkám során szeretetükkel körülvettek és mindenben támogattak.