



MAGYAR AGRÁR- ÉS
ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

Nitrogén-hasznosítási hatékonyság és genetikai
komponenseinek vizsgálata őszi búzában asszociációs
elemzéssel

Monostori István

Gödöllő
2021

A doktori iskola

megnevezése: Növénytudományi Doktori Iskola

tudományága: Növénytermesztési és kertészeti tudományok

vezetője: Dr. Helyes Lajos
egyetemi tanár, az MTA doktora
Szent István Egyetem,
Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Kertészeti technológiai tanszék

Témavezető: Dr. Vágújfalvi Attila
tudományos főmunkatárs, PhD
Agrártudományi Kutatóközpont

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

.....
Dr. Vágújfalvi Attila
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1	BEVEZETÉS	5
2	IRODALMI ÁTTEKINTÉS	7
2.1	<i>A búza származása</i>	7
2.2	<i>Az őszi búza gazdasági és élelmezési jelentősége</i>	8
2.3	<i>Az őszi búza éghajlatigénye</i>	9
2.4	<i>Az őszi búza talaj, tápanyagigénye és tápanyagellátása</i>	10
2.5	<i>A nitrogénműtrágyázás hatása az őszi búza terméshozamára és a termés minőségére</i>	12
2.6	<i>A búza nitrogén műtrágyázásának környezeti és gazdasági vonatkozásai</i>	13
2.7	<i>A talaj nitrogénforrásai, a talaj nitrogén körforgása</i>	14
2.8	<i>A N hasznosítási hatékonyság fogalmai, elemei és számításuk</i>	16
2.9	<i>A nitrogén hasznosítási hatékonyság fejlesztésének lehetőségei</i>	16
2.9.1	Agrotechnikai lehetőségek	16
2.9.2	Hagyományos nemesítési lehetőségek	17
2.9.3	Molekuláris nemesítési lehetőségek	20
2.10	<i>Kvantitatív jellegek vizsgálatának molekuláris eszközei</i>	21
2.10.1	Molekuláris markerek	22
2.10.1.1	Hibridizáción alapuló marker technika	22
2.10.1.2	Főbb PCR-alapú marker technikák	22
2.10.1.3	Egypontos nukleotid polimorfizmus, DNS chip technológia alapú markerek	23
2.10.2	Szekvenáláson alapuló genotipizálás (GBS)	23
2.10.3	Genetikai térképek	24
2.10.3.1	Kapcsoltsági-térképezés	25
2.10.3.2	Asszociációs/ linkage disequilibrium térképezés	26
2.10.3.3	Kapcsoltsági egyensúlytalanság, populáció struktúra jelentősége, kezelése	28
2.10.3.4	Marker – tulajdonság asszociációk szignifikancia határértékének meghatározása	29
2.10.3.5	A kenyérbúza genetikai térképezése	30
2.11	<i>A nitrogén hasznosítási hatékonyság genetikai hátterének feltárása gabonafélékben</i>	30
3	ANYAG ÉS MÓDSZER	34
3.1	<i>A tenyésztési kísérletek jellemzése</i>	34
3.1.1	A kísérlet helye, elrendezése, a kezelések módja, ideje és kivitelezése	34
3.1.2	A tenyészterületi kísérlet talajviszonyai és a kísérleti területek tápanyagellátottsága	35
3.1.3	A kísérleti évek meteorológiai adatai	35
3.1.4	A kísérletbe vont genotípusok kiválasztásának szempontjai és jellemzésük	38
3.2	<i>Fenotípusos megfigyelések, mérések, paraméterek számítása, nitrogéntartalom meghatározás és az alkalmazott statisztika</i>	38
3.3	<i>Genotipizálás</i>	40
3.4	<i>Populáció struktúra analízis, rokonsági viszonyok vizsgálata</i>	40
3.5	<i>Kapcsoltsági egyensúlytalanság vizsgálata</i>	41
3.6	<i>Asszociációs elemzés</i>	42
4	EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK	43
4.1	<i>Az évjárat és a nitrogén-kezelés hatása a búza egyes agronómiai jellemzőire</i>	43
4.1.1	Kalászolási idő 44	
4.1.2	Növénymagasság, szalmatömeg és harvest-index	44
4.1.3	Termés, terméskomponensek és a szemtermés fehérjetartalma	45
4.1.4	Nitrogénhasznosítási hatékonyság, és az azzal kapcsolatos jellegek	46

4.1.5	A vizsgált fenotípusos paraméterek egymásra gyakorolt hatása	46
4.1.6	A fenotípusos eredmények megvitatása	48
4.2	<i>Kromoszómák marker lefedettsége, kapcsoltsági egyensúlytalanság mértéke, eloszlása</i>	<i>52</i>
4.3	<i>A térképezési populáció genetikai diverzitása és populáció struktúra jellemzése</i>	<i>56</i>
4.4	<i>A genetikai diverzitás, populáció struktúra és a kapcsoltsági egyensúlytalanság eredményeinek megvitatása</i> <i>60</i>	
4.5	<i>Asszociációs elemzés</i>	<i>63</i>
4.5.1	<i>Asszociációs elemzés eredményei</i>	<i>64</i>
4.5.2	<i>Termőképességet és komponenseit jellemző marker-tulajdonság asszociációk</i>	<i>70</i>
4.5.3	<i>Nitrogén hasznosítási hatékonyságot, annak komponenseit és nitrogén felvételt jellemző marker – tulajdonság asszociációk</i>	<i>71</i>
4.5.4	<i>N reakciót jellemző marker – tulajdonság asszociációk</i>	<i>73</i>
4.5.5	<i>Az asszociációs analízis eredményeinek megvitatása</i>	<i>74</i>
4.6	<i>Új tudományos eredmények</i>	<i>78</i>
5	KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	79
6	ÖSSZEFOGLALÁS	81
7	SUMMARY	83
8	MELLÉKLETEK	85
M1.	Irodalomjegyzék	85
M2.	A búza nitrogén hasznosítási hatékonyságát elemző kvantitatív genetikai vizsgálatok listája.	107
M3.	A martonvásári kísérletek művelt rétegének főbb agrokémiai paraméterei, azok értékelése	108
M4.	A kísérletben vizsgált növényanyag listája, főbb adatai.....	109
M5.	A fenotípusos paraméterek definíciója, azok számítása.....	111
M6.	A fenotipizált jellegek átlagértékei a populációban	112
M7.	A felvételezett tulajdonságok többtényezős varianciaanalízise.	116
M8.	A termésmennyiség varianciájának megoszlása az egyes terméskomponensekre vonatkozóan a 2012/2013-es évjáratban NO és N120 kezelésénél.....	119
M10.	A harvest index és a nitrogen harvest index hatása a nitrogén hasznosulás hatékonyságának varianciájára	128
M12.	A kromoszómákon belüli markerpárok kapcsoltsági egyensúlytalanságának áttekintése	130
M13.	A teljes búzagenomot lefedő LD térkép	131
M14.	Az Evanno módszerrel számított delta K értékek ábrázolása különféle számú alpopulációkra (K) a populáció legvalószínűbb elkülönülésének meghatározására	132
M15.	A kísérletben vizsgált genotípusok pedigréje és a populációstruktúra analízis alapján az alpopulációkba sorolásuk	133
M16.	A Ppd-B1 és Ppd-D1 gének alléljainak eloszlása a populációban (Kiss 2016) alapján.	137
M17.	A 93 őszi búza genotípus marker adatain alapuló főkoordináta analízis Jaccard indexel számított hasonlósági mátrix alapján.	140
M18.	A genom szintű asszociációs analízis által azonosított szignifikáns MTA-k felsorolása jellegenként (A) nitrogénműtrágyázás nélküli (NO) és N műtrágyával kezelt (N120) körülmények között a kísérlet három évjáratában, illetve (B) 8 jelleg nitrogén-reakcióval kapcsolatos szignifikáns MTA jellemzése.	142
M19.	Több tulajdonsággal is szignifikáns asszociációt mutató markerek	147
9	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	149

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

- AFLP** (amplified fragment length polymorphism): amplifikált fragmenthossz polimorfizmus
- AMOVA** (Analysis of molecular variance): molekuláris variancia analízis
- DArT**: Diversity Arrays Technology
- EMMA**: efficient mixed-model association
- FDR** (false discovery rate): hamis találati arány
- GBS** (Genotyping By Sequencing): szekvenáláson alapuló genotipizálás
- GDH**: glutamát-dehidrogenáz
- GLM** (General Linear Model): általános lineáris modell
- GN** (grain number): kalásonkénti szemszám
- GN_RN**: kalásonkénti szemszám változás
- GNACE** (grain nitrogen accumulation efficiency): szemtermés nitrogén felhalmozási hatékonyság
- GOGAT**: glutamát-szintáz
- GPC** (grain protein content): szemtermés fehérjetartalom
- GPC_RN**: szemtermés fehérjetartalom változás
- GS**: glutamin-szintáz
- GY** (grain yield): szemtermés terméshozam
- GY_RN**: termésmennyiség változás
- HD** (Heading Date): kalászolási idő
- HI**: harvest-index
- LD** (linkage disequilibrium): kapcsoltsági egyensúlytalanság
- MLM** (Mixed Linear Modell): vegyes lineáris modell
- N**: nitrogén
- NHI**: nitrogén harvest index
- NHI_RN**: nitrogen harvest-index változás
- NiR**: nitrit reduktáz
- NR**: nitrát reduktáz
- NUE** (Nitrogen Use Efficiency): nitrogén hasznosítási hatékonyság
- NU_pE** (Nitrogen Uptake Efficiency): nitrogén felvételének hatékonysága
- NU_{full}_RN**: a növény által felvett összes N mennyiségének változás
- NU_{full}**: a föld feletti növényi részekben megtalálható N összmenyisége

NU_pgrain_RN: a szemterméssel betakarított N mennyiségének változás

NU_pgrain: a szemterméssel betakarított N mennyisége

NUtE (Nitrogen Utilization Efficiency): felvett nitrogén hasznosulásának hatékonysága

NUtE_RN: a N hasznosulási hatékonyság változás

PH (Plant height): növénymagasság

QTL: Quantitative Trait Locus: mennyiségi jelleg kialakításában szerepet játszó lókus

RAPD (randomly amplified polymorphic DNA): véletlenszerűen felszaporított polimorf DNS

RFLP (restriction fragment length polymorphism): restrikciós fragmentum hossz polimorfizmus

SCAR (sequence characterized amplified region): szekvencia-jellemzett amplifikált régió

SN: folyóméterenkénti kalászsám

SN_RN: kalászsám változás

SNP (single nucleotide polymorphism): egy pontos nukleotid-polimorfizmus

SSR (simple sequence repeats): egyszerű tandem elrendezésű szekvencia ismétlődések

SY: szalma hozam (föld feletti biomassa – termésmennyiség)

TGW (Thousand Grain Weight): ezerszemtömeg

1 BEVEZETÉS

Világviszonylatban a búza a legnagyobb területen, és ugyanakkor (a kukorica és a rizs mellett) az egyik legnagyobb mennyiségben is termesztett gabonanövényünk. Széles körű termesztetőségének, valamint jól tárolható termésének köszönhetően az őszi búza az emberiség ételmezésében kiemelt szerepet tölt be: egyaránt fontos növényi fehérje és keményítőforrás (FAO 2016; SHEWRY és HEY 2015). Figyelembe véve a világ népességének növekedését, valamint az egyre jutó élelmiszerfogyasztás várható alakulását, illetve az egyre nagyobb mennyiségű állati fehérjét tartalmazó étrendet, 2050-re a mezőgazdaságnak várhatóan 60%-kal nagyobb mennyiségű ételmelet és takarmányt kell majd előállítania - azonos nagyságú mezőgazdasági területen, ráadásul környezetet és közegészséget nem (vagy minél kisebb mértékben) veszélyeztető módon.

A gabonafélék, így a búza esetében is, a megfelelő terméshozam és minőség biztosításában kulcsfontosságú szerepet játszik a nitrogén (N) műtrágyák használata, mivel a makroelemek közül a N elérhetősége gyakorolja a legnagyobb hatást a növények vegetatív és generatív fejlődésére. Ennélfogva a vízellátottság mellett a N elérhetősége a búza növekedésének és termőképességének egyik leggyakoribb környezeti limitáló tényezője (PAN ET AL. 2006; SINCLAIR ET AL. 2019). Már a jelenlegi termelésszintek biztosításához is nagymértékű műtrágya-felhasználás szükséges.

A termelékenység fokozása iránti igények a N műtrágyák felhasználásának világ szinten legalább további kétszeres növekedését vetítik elő 2050-ig, hacsak a növények N hasznosítási hatékonysága nem növekszik jelentősen (ALEXANDRATOS és BRUINSMA 2012; FAO 2011; TILMAN 2001; TILMAN ET AL. 1988). A kijuttatott N műtrágyák hasznosulása már jelenleg sem megfelelő: a kijuttatott mennyiség 50-70%-a - elveszve a növény-talaj rendszerből - szennyezi az atmoszférát, a felszíni és talajvizet (GOOD ET AL. 2004). A N műtrágyaadagok növelése a környezeti és gazdasági károk további növekedéséhez vezethet, hiszen a műtrágyázás költségei a mezőgazdaság termelési költségeinek már most is jelentős részét teszik ki, ráadásul költségük a jövőben tovább növekedhet, mivel előállításuk, szállításuk és kijuttatásuk nagy mennyiségű fosszilis tüzelőanyag felhasználását igényli.

A mezőgazdasági termelékenység fokozása, a termelés gazdaságossága és a környezetünk védelme a N műtrágyák hatékony felhasználását követeli meg. Ennek megvalósításához magas szintű, a növény igényeit jól kiszolgáló agrotechnikai módszerek alkalmazása szükséges (HAWKESFORD és GRIFFITHS 2019; TILMAN ET AL. 1988). Ezenkívül, hagyományos nemesítési és biotechnológiai módszerek segítségével olyan, jobb nitrogén hasznosító képességű vonalak nemesítése a cél, melyek gyenge N ellátottság esetén is képesek megfelelő termésmennyiség elérésére, ráadásul jó műtrágya reakcióval rendelkeznek (SIMONS-SENFTLE ET AL. 2018).

Búza esetében viszonylag kevés információ áll rendelkezésre a nitrogén hasznosítási hatékonyság genetikai hátteréről, a génkifejeződés összetett szabályozásáról, mivel az úttörő munkákat az *Arabidopsis thaliana* L. modellnövényen, illetve más gabonanövényeken - főként kukoricán (*Zea mays* L.) és rizsen (*Oryza sativa* L.) - végezték. A nitrogén hasznosítási hatékonysággal kapcsolatban azonosított gének számában, a N felvételében és szállításában résztvevő enzimek szerkezetében és funkciójában, illetve szabályozásukban az egy és kétszikű fajok között alapvető különbségek figyelhetők meg. Emiatt a modellnövényekben felfedezett ortológ gének funkciója nem extrapolálható csupán szekvencia homológiák alapján (PLETT ET AL. 2018). Ráadásul, a különféle gabonafélék tápanyagfelvételében, annak dinamikájában és asszimilációjában lévő különbségek miatt a nitrogén hasznosítási hatékonyságot meghatározó genetikai komponensek különbözhetnek. Mindemellett a nitrogén hasznosítási hatékonyság komplex folyamatát a környezeti faktorok és a genotípus \times környezet kölcsönhatás is nagymértékben befolyásolja. Mindezen tényezők

miatt a búza nitrogén hasznosítási hatékonyságának molekuláris-genetikai folyamatai még nem kellőképpen tisztázottak. Továbbá a Magyarországon termesztett őszi búzafajták és nemesítési alapanyagok nitrogén hasznosítási hatékonyságát korábban részletekbe menően még nem vizsgálták.

Ennek felderítésére összeállítottunk egy közép-európai fajtasortimentet és nemesítési anyagot képviselő 93 őszi búza genotípusból álló gyűjteményt, mely reprezentálja a régióban termesztett őszi búza vonalak genetikai diverzitását. Ezt a gyűjteményt szántóföldi körülmények között, egymást követő három évjáratban, egy fejtrágyázás nélküli és egy optimális nitrogén ellátást biztosító kezelés segítségével tanulmányoztuk.

Munkánk tervezésekor az alábbi célkitűzéseket fogalmaztuk meg:

- A N műtrágya kezelés hatásának jellemzése a nitrogén hasznosítási hatékonyságra és komponenseire, valamint a búza fejlődését és termőképességét meghatározó agronómiai jellegre több évjáratú tenyészkerti kísérletekben
- A vizsgált jellegek kapcsolatainak, összefüggéseinek vizsgálata a nitrogén hasznosítás kialakításában résztvevő kulcsfontosságú jellegek azonosítása érdekében
- Környezeti tényezők és a genetikai különbségek hatásának tanulmányozása a vizsgált jellegek kifejeződésére
- Az asszociációs analízishez használt gyűjtemény genetikai diverzitásának, populáció struktúrájának jellemzése, a kapcsoltsági egyensúlytalanság felmérése
- Nitrogén hasznosítási hatékonyság genetikai hátterének vizsgálata őszi búzában, asszociációs elemzés segítségével

2 IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1 A búza származása

Rendszertanilag a közönséges, avagy kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.) a számos termesztett fajt is tartalmazó pászitfűfélék (*Poaceae*) családjába, azon belül a jórészt öntermékenyülő fajokból álló *Triticeae* nemzetségcsoportba tartozik (FEUILLET ET AL. 2008; RADICS ET AL. 2007). A *Triticeae* fajok mindegyikének hét ($x=7$) az alap-kromoszómaszáma. Az ide tartozó fajok - ploidszintjük alapján - három csoportba sorolhatók (ANTAL ET AL. 2005; GONCHAROV 2011; SHEWRY 2009):

1. diploid (alakor) sorozat $n=7$; genom: A
2. tetraploid (tönke) sorozat $n=14$; genom: BA vagy GA
3. hexaploid (tönköly) sorozat $n=21$; genom: BAD vagy BAG

A természetes populációik szelektálásával, „nemesítésével” először az alakor (*Triticum monococcum* L.), a tönke búza (*Triticum turgidum* Schrank ex Schübler) és az árpa (*Hordeum vulgare* L.) került termesztésbe – mintegy 10-12 ezer évvel ezelőtt.

A hexaploid búza több spontán hibridizációs folyamat eredményeképpen jöhetett létre (PEPÓ és SÁRVÁRI 2011; SHEWRY 2009), természetes vad őse nem ismert. Legvalószínűbb, hogy a B genom vad őse a ma ismert fajok közül az *Aegilops speltoides* Tausch-hez ($2n=2x=14$, SS) áll a legközelebb. Ezen ősi faj és a vad *Triticum urartu* Thumanjan ex Gandilyan ($2n=2x=14$, AA) közötti spontán hibridizációs esemény eredményeként jöhetett létre a tetraploid vad emmer búza (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* Koern. ex Asch. & Graebn. / $2n = 4x = 28$, BBAA)/, ami a modern tetraploid és hexaploid genotípusok BA genomjának feltételezett őse. A *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* domesztikációjával jött létre a házasított emmer (*T. turgidum* subsp. *dicoccum* Schrank, BBAA) és a durum búza (*T. turgidum* subsp. *durum* Desf., BBAA). A jelenleg legvalószínűbb hipotézisek szerint valahol a Közel-Keleten, i.e. 8000 körül egy második hibridizációs esemény is történt a *T. turgidum* subsp. *durum* vagy a *T. turgidum* subsp. *dicoccum* és az *Aegilops tauschii* Coss. ($2n = 2x = 14$, DD) közeli rokonai között. Ennek eredményeként jött létre az allohexaploid kenyérbúza (*Triticum aestivum* L., $2n = 6x = 42$, BBAADD) (EL BAIDOURI ET AL. 2017; FEUILLET ET AL. 2008; PONT ET AL. 2019; SHEWRY 2009; VASIL 2007). A mitokondriális és plasztisz DNS analízisek azt is kimutatták, hogy a tetraploid és hexaploid búzafajok anyai szülőpartnere az *Aegilops speltoides* őse lehetett (WANG ET AL. 1994; WANG ET AL. 1997). Az allohexaploid kenyérbúza Kis-Ázsián keresztül jutott el a mai Görögország területére (i.e. 8000 körül); a Balkánon keresztül észak-felé (i.e. 7000) terjedt, majd Olaszország, Franciaország és Spanyolország területén keresztül érte el az Egyesült Királyság és Skandinávia területét (i.e. 5000) (SHEWRY 2009).

2.2 Az őszi búza gazdasági és élelmezési jelentősége

A *Triticeae* nemzetségcsoportba tartozó gabonaféléket elsősorban kenyérgabonaként hasznosítjuk, de az állatok takarmányozásában takarmánygabonaként is fontos a szerepük (PEPÓ és SÁRVÁRI 2011; RADICS ET AL. 2007). A gabonaféléket világszerte több mint 700 millió hektárnyi területen, a világ szántóterületének közel felén, mintegy 2,5 milliárd tonna mennyiségben termesztik (FAO 2018). Kiemelkedő jelentőségüknek egyik fő oka, hogy a gabonanövények terményei hosszú ideig eltarthatók, továbbá, hogy termesztésük jól gépesíthető. Napjainkban a búza a legnagyobb területen termesztett növényfaj, a szántóföldi művelésre alkalmas területek 15%-án, 220 millió ha-on termesztik. Több, mint 700 millió tonnás termésmennyiségével a kukorica és a rizs mellett a legnagyobb mennyiségben termesztett gabonanövények közé tartozik (FAO 2018; SINCLAIR ET AL. 2019). Mennyiségileg a nyugat-európai (33,4%), indiai (12,5%) és kínai (17,6%) búzatermesztés képviseli a világ búzatermesztésének jelentős részét. Jelentős még az Oroszországi Föderáció és az Amerikai Egyesült Államok búzatermesztése (SWARBRECK ET AL. 2019). Hazánkban is a gabonafélék foglalják el a szántóföldi termőterületek legnagyobb részét. Az őszi búza vetésterülete 1,0-1,1 millió ha között változik hazánkban, ezzel (a kukoricával együtt) a legnagyobb területen termesztett gabonanövényeink egyike. Hazánkban a búza éves termésmennyisége átlagosan 5 millió tonna, tehát termésátlaga 4-5 t ha⁻¹ között alakul (KÖZPONTI STATISZTIKAI HIVATAL 2019).

Egy jó termőképességű őszi búza terméshozama Magyarországon, kedvező időjárás esetén, jó tápanyagellátottság és magas színvonalú termesztéstechnológia mellett elérheti 10 t ha⁻¹-t (SHEWRY 2009). Szemtermését elsősorban élelmiszerként (66,1%) hasznosítják. Jelentős mennyiséget használnak még takarmányozásra (20,9%), a vetőmagelőállítás, feldolgozás 9,9%-ot, míg a nem élelmezési célú hasznosítás (ipari nyersanyagok, bioüzemanyag előállítás, stb.) 3,1%-ot tesz ki (KÖZPONTI STATISZTIKAI HIVATAL 2014). A sikerképző fehérjéket tartalmazó gabonákból leginkább kenyeret készítenek, azonban a különböző búzafajtáknak számos más sütő-, tészta- és cukrászipari felhasználási módja van. Habár a búza önmagában is jó minőségű abraktakarmány, az őrléskor keletkező melléktermékét, a fehérjében és ásványi anyagokban gazdag búzakorpát is szokták abraktakarmányként használni (RADICS ET AL. 2007; SHEWRY 2009).

A búza fontos szerepet tölt be a világ lakosságának táplálkozásában, az emberiség kalóriaszükségletének mintegy 20%-át fedezi. Mindamelllett, hogy magas az ásványi elem tartalma, az egyik legnagyobb mennyiségben fogyasztott nem állati fehérje forrás is. Az éves fogyasztás mennyisége a fejlettebb országokban 60-70 kg fő⁻¹, míg a fejlődő országokban ennek a mennyiségnek a többszöröse is lehet (ALI ET AL. 2014; SHEWRY és HEY 2015). Manapság a termesztett búzafajták körülbelül 90-95%-át a hexaploid kenyérbúza teszi ki (FEUILLET ET AL. 2008; SHEWRY 2009). Elterjedtségének egyik fő oka, hogy valamennyi gabonaféle közül, víz és dagasztás hatására, csak a kenyérbúza tartalékfehérjéiből alakul ki megfelelő minőségű siker (GIANIBELLI ET AL. 2001). Ennek köszönhetően a tészta a kelesztésnél keletkező gázok feszítő hatásának képes ellenállni, így laza állományú, könnyen emészthető sütőipari termékek készíthetők búzalisztből (RADICS ET AL. 2007; SHEWRY 2009).

A búza táplálkozásbeli jelentőségét a szemtermésében felhalmozott nagy mennyiségű tartalék tápanyagok (fehérjék, keményítő és lipidek) adják. A búza lisztjének nagy energiatartalmát a benne lévő keményítő adja, mivel a búzaliszt legnagyobb részét kitevő endospermium túlnyomórészt (~70-75%) keményítőből áll. Az étkezési célra termesztett búza szemtermésének fehérje tartalma magas, szárazanyagra vetítve 8-18% között változik (általában 11-15%). A búzaliszt biológiai értékét (avagy fehérje hasznosulását) az alacsony lizin és treonin aminosav tartalma korlátozza; összfehérjéinek 80-90%-a glutén fehérjék, míg 10-20%-át az albuminok és globulinok teszi ki (ALI ET AL. 2014; SHEWRY és HEY 2015; VASIL 2007; ZÖRB ET AL. 2018). Nyersrost tartalma kicsi, körülbelül 2-3%, ám

szemtermése számos vitaminnak és ásványi anyagnak (vas, cink, szelén) kiváló forrása; csíraolajában sok az E-vitamin, míg aleuron rétegében jelentős mennyiségben megtalálhatók az ásványi elemeken kívül a B-csoportbeli vitaminok is (SHEWRY és HEY 2015). Az őrlési folyamat során az aleuron réteget és a csírárt általában eltávolítják, aminek következtében a liszt vitamin, ásványi anyag és nyersrost tartalom jelentősen csökken. Táplálkozási szempontból ezért előnyösebb a teljes kiőrlésű termékek, a búzadara és a búzakorpa fogyasztása (SHEWRY 2009).

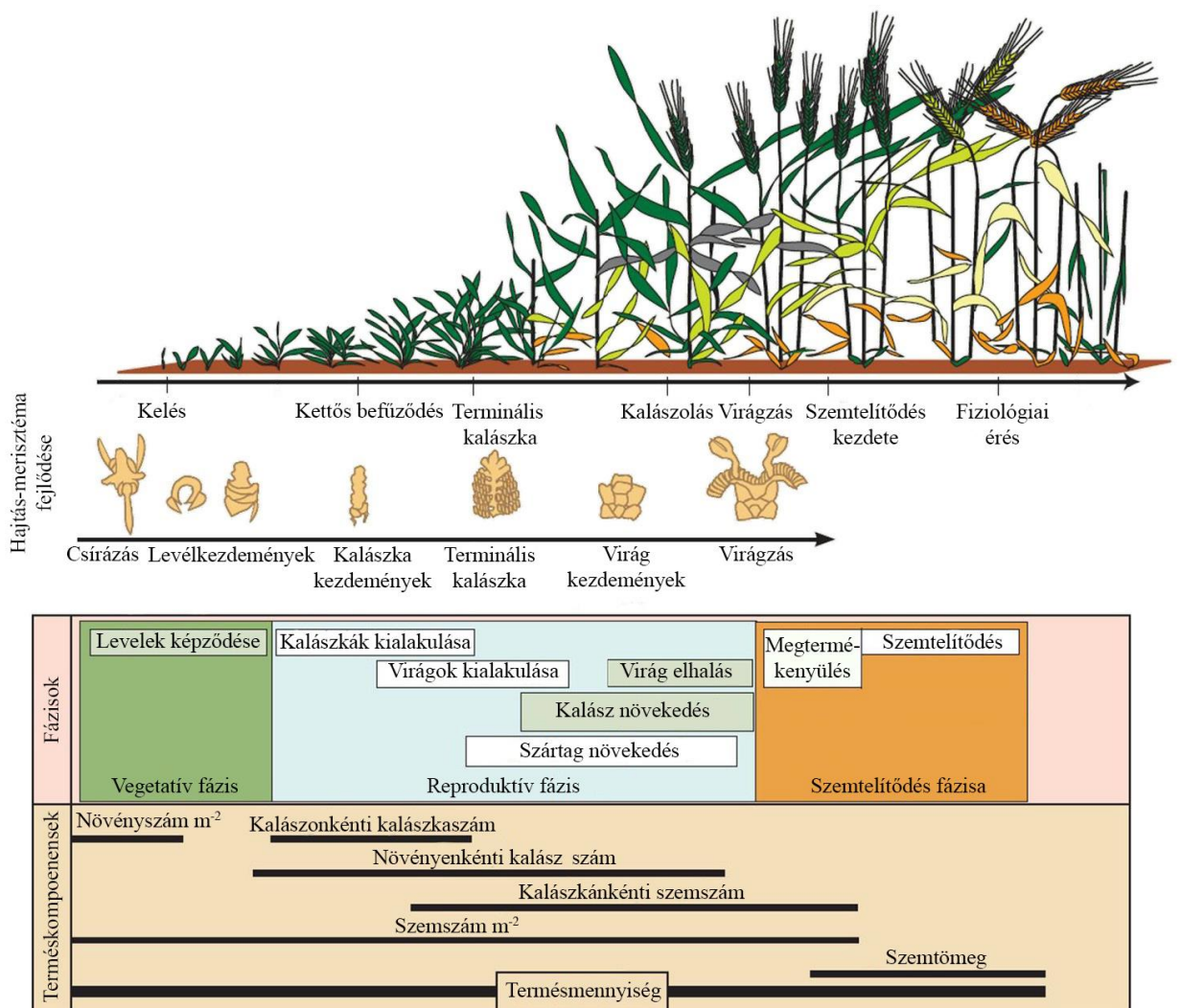
2.3 Az őszi búza éghajlatigénye

Bár a környezeti tényezők nagymértékben meghatározzák a búza termőképességét, a búza mind az éghajlati, mind a talajtani feltételeket illetően alapvetően jó adaptációs képességekkel rendelkező növényfaj. Ez teszi lehetővé, hogy a legkülönbözőbb éghajlati és talajtani körülmények között termesztessük: a trópusok, a sivatagok és a sarkvidékek kivételével szinte mindenütt termesztik is (ANTAL ET AL. 2005; PEPÓ és SÁRVÁRI 2011; RADICS ET AL. 2007). Termesztési területe az északi szélesség 67. fokától a déli szélesség 45. fokáig terjed, ám termesztésének a mérsékelt égöv hőmérsékleti és csapadékviszonyai felelnek meg a legjobban (CAVANAGH ET AL. 2013; NUTTONSON 1957; RADICS ET AL. 2007).

A búza termőképességét nagymértékben meghatározza életciklusának hossza: a hosszabb vegetációs periódussal rendelkező őszi búza termőképessége 20-50%-kal nagyobb, mint a tavaszi búzáé (ANTAL ET AL. 2005; RADICS ET AL. 2007). Ezért ahol a klimatikus viszonyok lehetővé teszik, leginkább őszi búzát termesztünk. Az életciklusbeli különbségek fontos szerepet játszanak a különböző környezeti körülményekhez való alkalmazkodásban (GONCHAROV 2003). A mérsékelt égöv déli részén a fakultatív, vagy a tavaszi búza termesztető, mivel ezeken a területeken a tél túlságosan enyhe az őszi életformájú búzafajták vernalizációs igényének kielégítéséhez (KONOPATSKAIA ET AL. 2016). A mérsékelt égöv északi részein is csak addig termesztető az őszi búza, míg a téli hőmérséklet nem túl alacsony számára. A tavaszi búza ezen a határon túl is termesztető, egészen addig, amíg a fagymentes tenyészidőszak hőösszege kielégíti a fajta minimális szükségletét (RADICS ET AL. 2007). A környezeti körülményekhez való adaptációban nagy jelentősége van a virágzás és szemtelítődés időpontjának. A búza virágzásának időpontját nem csak a hőmérséklet, hanem a nappalhossz is meghatározza, emiatt a búza életciklusát befolyásoló géncsaládok (*VRN*, *PPD*) jelenleg is a genetikai kutatások középpontjában állnak (KISS ET AL. 2014). A fajtaválasztásnál az egyik legfontosabb szempont, hogy akkor és olyan fajtát vessenek, amelynek optimális körülmények között következik be a virágzása az adott környezetben, majd a szemfejlődése megfelelő idő áll rendelkezésre.

Az olyan meteorológiai elemek, mint a hőmérséklet, a csapadék és a napsütötte órák száma meghatározzák a búza egyes fenológiai fázisainak hosszát, egyedfejlődésének ütemét, ezáltal a növény által felvett tápanyagok és a megtermelt asszimilátumok mennyiségén keresztül befolyásolják a termőképességet és a sütőipari minőséget is. A búzanövény különböző fenológiai fázisaiban a környezeti tényezők a termés különböző komponenseit (területegységre jutó kalászszaám, a kalásonkénti szemszaám és az ezerszemtömeg) módosíthatják (1. ábra).

Gyakorlatban a búza termésingadozásait az abiotikus tényezők közül elsősorban a csapadékhiány, illetve a nem megfelelő csapadékeloszlás okozza. A búza relatíve mérsékelt vízigényű növény. A legtöbb területen termesztető, ahol az éves csapadékmennyiség eléri 250 mm-t, és nem haladja meg az 1750 mm mennyiséget (LEONARD ÉS MARTIN 1963; VASIL 2007). Hosszú tenyészideje alatt (260-290 nap) mindössze 480-550 mm csapadék is elegendő az optimális fejlődéséhez. A tenyészidő során hullott csapadék eloszlásának azonban meghatározó szerepe van a termés mennyiségére és minőségére (ESER ET AL. 2017).



1. ábra: A búza növekedésének és fejlődésének vázlatos ábrája Reynolds et al. (2012) nyomán. A fenológiai fázisok alatt a hajtás-merisztéma fejlődése látható. Az ábra alján a különböző növényi szervek kialakulása, növekedése, valamint a terméskomponensek kialakulásának időszakai láthatók.

2.4 Az őszi búza talaj, tápanyagigénye és tápanyagellátása

A búza legjobban a mély termőrétegű, nagy humusztartalmú, jó szerkezetű, kedvező víz-, tápanyag-, hő- és levegőgazdálkodású talajokat kedveli, mint a közép-kötött mezőségi talajok (csernozjom talajok) vagy a közép-kötött erdőtalajok. Jó adaptációs képességének köszönhetően azonban, megfelelő agrotechnikával, a kevésbé kedvező barna erdő, réti és öntés talajokon is hatékonyan termeszthető (PEPÓ és SÁRVÁRI 2011).

A gabonafélék termőképességét nagymértékben a tápanyagok és a víz elérhetősége, illetve felvételének hatékonysága határozza meg (SINCLAIR ET AL. 2019). A magas terméshozam és megfelelő minőség elérése érdekében a búzának fejlődése minden szakaszában a tápanyagok harmonikus elérhetőségére van szüksége.

A búza tápanyagigényes növény, tápanyagigényét a talaj természetes tápanyag-szolgáltató képessége csak részben tudja fedezni. A gabonafélék termésszintjének nagymértékű növekedése az elmúlt évszázad során elsősorban az új, intenzív termesztéstechnológia körülményeihez optimalizált fajták előállításának, a nagymennyiségű műtrágyahasználatnak és a növényvédő szereknek köszönhető (LÓPEZ-ARREDONDO ET AL. 2013; SCHOLTEN 1994; TILMAN ET AL. 1988). A

búzatermesztés technológiai elemei között a tápanyag-gazdálkodás különösen fontos helyet foglal el, ugyanis a tápanyagellátás direkt és indirekt módon is befolyásolja a többi agrotechnikai elem érvényesülését, segít fenntartani a talaj termőképességét és megelőzni a talaj leromlását (CAKMAK 2002; PEPÓ és SÁRVÁRI 2011).

A talajok termékenységének fenntartása érdekében előre biztosítjuk a termesztéshez szükséges tápanyagokat, javítjuk a talaj aktuális tápanyag ellátottságát, helyreállítjuk a tápelemek egyensúlyát, ezzel megelőzve a talaj tápanyagkészleteinek kimerülését, leromlását (CAKMAK 2002). Mivel Magyarországon az állattenyésztő ágazat visszaszorulása miatt az istállótrágyázás, hígtrágyázás kevésbé jellemző, a búza trágyázási rendszerében napjainkban a műtrágyáknak van kiemelkedő szerepük (ANTAL ET AL. 2005).

A kijuttatandó tápanyagmennyiség meghatározásához a szántóföldi termőhely, ökológiai adottságok ismeretében és a korábbi évek tapasztalatai alapján meghatározzák a tervezett termésszintet, majd a talaj tápanyag szolgáltató képességének és a kiválasztott fajta tápanyagreakciójának, fajlagos tápanyagigényének ismeretében meghatározzák, hogy pontosan mennyi tápanyagot érdemes kijuttatni a tervezett termésszint eléréséhez. Legnagyobb mennyiségben három makroelem (nitrogén, foszfor, kálium) utánpótlására kerül sor.

Mivel a N nélkülözhetetlen alkotórésze aminosavaknak, nukleinsavaknak, fehérjéknek, klorofillnak és másodlagos metabolitoknak, a makroelemek közül legnagyobb mennyiségben a növényeknek a nitrogénre van szüksége (SIMONS-SENFTLE ET AL. 2018). Magyarországon a talaj N szolgáltató képességét a humusztartalom alapján szokták becsülni a termőhelyi kategóriák és a kötöttség figyelembe vételével, illetve a talaj összes N tartalma alapján becsülhető a növények számára pillanatnyilag elérhető N mennyisége. A talaj összes N tartalmát Kjeldahl vagy Dumas módszerrel határozzák meg, míg az ásványi N formák mennyiségét híg sósavoldattal vizsgálják. A jó szerkezetű aerob talajok legjelentősebb nitrogénforrása a nitrát, ugyanis az ammónium koncentrációja a gyors nitrifikáció és az ammónium fixáció miatt alacsony, tehát a búzatermesztésre használt talajokban a nitrát elérhetősége dominál. A talajoldatban nitrátot és ammóniumot egyaránt szolgáltató talajokból az ammóniumot nagyobb mennyiségben veszik fel a növények, mivel energiaigényes redukciós lépések nélkül egyből használni tudják a glutamin-szintáz enzim segítségével glutamin előállítására (KANT 2018; KRAPP 2015; LÓPEZ-ARREDONDO ET AL. 2013; PLETT ET AL. 2018).

Az ásványi nitrogén műtrágya általánosan használt formái az ammónia, az ammónium szulfát, az ammónium nitrát és a karbamid (CORMIER ET AL. 2016). A nitrogén műtrágyák adagolása funkcionálisan eltér a többi makroelemétől, mert mobilis elemként nem juttatható ki egyszerre, azaz egy adagban, előre. A nagy veszteségek elkerülése érdekében a talajtani körülményekhez (kémhatás, mésztartalom, pufferkapacitás) és a növény tápanyagfelvételének dinamikájához igazítva, több részletben érdemes kijuttatni. Búzánál a kelés után a mag körülbelül 6 mg-nyi fehérje tartaléka a csírázáshoz és az első levél megjelenéséig elegendő (ZÖRB ET AL. 2018).

Kezdetben a kelő-bokrosodó állomány N felvétele még kis mértékű, a vetéskor kijutatott kisebb mennyiségű starter trágyának nagy jelentősége lehet a gyökerek által könnyen felvehető tápanyagok biztosításában, ezáltal a bokrosodás elősegítésében, az asszimiláló felületek kialakulásában, ami megalapozhatja az elérhető terméshozamot (LÓPEZ-BELLIDO ET AL. 2005; PÁLMAI és HORVÁTH 2016). A búza a teljes N tartalmának 15-20 %-át a bokrosodásig, 40-50 %-át a szárbaindulásig, míg a 90 %-át a kalászosulásig veszi fel (DELOGU ET AL. 1998).

A búza legintenzívebb N felvételére a bokrosodás végén – szárbaindulás során kerül sor (MALHI ET AL. 2006). Ezt figyelembe véve, a tavasszal kijuttatandó N műtrágya mennyiségét

megosztva (tél végén, a vegetáció indulását követően, majd a szárbaindulás kezdetén) érdemes kijuttatni, így igazodva a növényi N felvételének dinamikájához (RAHMAN ET AL. 1970; SZENTPÉTERY ET AL. 2005). A később kijuttatott N műtrágya hasznosulása kétséges, mivel kalászolás után a gyökerek N felvétele jelentősen csökken. Ezt igazolja, hogy aratáskor a búza szemtermésében található N 50-95%-át a vegetatív szervekből - remobilizáció útján - felszabaduló N adja (KICHEY ET AL. 2007; PALTA és FILLERY 1993; PASK ET AL. 2012; ZÖRB ET AL. 2018).

A foszfor és kálium rendszeres utánpótlásáról is gondoskodni kell, mivel talajaink felvehető foszfor és kálium mennyisége a termesztett bőtermő fajták szükségletéhez mérten nem elegendő. A búza termőképességére a N után a foszfornak van a legnagyobb hatása. A foszfor- és káliumtartalmú műtrágyák a N tartalmú műtrágyákkal ellentétben kevésbé mobilis elemek, kilúgozódásuk nem jellemző. A megfelelő elérhetőségük nagymértékben hozzájárul a jó bokrosodáshoz, ezért a fejlődő növények számára fontos, hogy már ősszel megfelelő legyen a talaj felvehető foszfor és kálium tartalma is. Ezért már az őszi talajmunkákkal egy menetben, alaptrágyázás során ki szokták juttatni őket, abba a talajrétegbe, ahol a gyökérszövet zöme el fog helyezkedni (ANTAL ET AL. 2005).

2.5 A nitrogénműtrágyázás hatása az őszi búza terméshozamára és a termés minőségére

A világ termőterületeinek közel 60%-kán a tápelemek hiányos elérhetőségére (N, P, K, S, Fe és Zn) vezethető vissza az alacsony termőképesség. A makroelemek közül a N elérhetősége gyakorolja a legnagyobb hatást a búza fejlődésére. Befolyásolja a csíranövények fejlődését, a bokrosodást, a levélfelület kialakulását, a búzanövény vegetatív és generatív fejlődését (HAWKESFORD 2014). Meghatározza az asszimiláló felület kiterjedésének mértékét, a levélfelület időtartamot, így az asszimilátumok termelését is alapvetően befolyásolja. A növények N hiányos állapota kisebb levélfelülettel, csökkent levélfelület időtartammal, a fotoszintetizáló szövetek csökkent klorofilltartalmával jár, ami limitálja a biomassza és termés mennyiségét is (CORMIER ET AL. 2016; VERES ET AL. 2018). A növények vegetatív és generatív fejlődése és a N elérhetősége között fennálló kapcsolat, illetve maga a N felvétel kulcsfontosságú szerepe a termésmennyiség meghatározásában rávilágít arra, hogy gyakran a N elérhetősége a búza növekedésének és termőképességének egyik fő limitáló tényezője (PAN ET AL. 2006; THOMAS R. SINCLAIR ET AL. 2019). Műtrágyákat már a 19. század óta használ a mezőgazdaság, a N műtrágyák nagymértékű előállása a Habere-Bosch eljárás felfedezése után vált elérhetővé.

A zöld forradalom hatására nemcsak a felhasznált N műtrágyák mennyisége növekedett, fejlettebb agrotechnikai módszerek és új, magas harvest-indexű (a gazdaságilag hasznos termés és a növény biomasszájának hányadosa) fajták is bevezetésre kerültek, melyek nagyobb N dózisok kijuttatását tették lehetővé a megdőlés kockázata nélkül (HAWKESFORD 2014). A zöld forradalom hatására a búza termesztési rendszerében a N trágya használat 6,9-szeresére-, a foszfor trágyázás 3,5-szeres növekedett, melynek hatására a búza termőképessége megháromszorozódott (CAKMAK 2002; HAWKESFORD 2014).

A növény N ellátottsága nemcsak a szemtermés mennyiségét, de annak fehérje tartalmát és összetételét – ezáltal bizonyos mértékig a liszt minőségét is meghatározza. A szemtermés fehérjetartalmának az élelmiszcélú gabonák esetében a jó sütőipari minőség elérésében van nagy jelentősége, ugyanis ez utóbbi meghatározza a termény felvásárlási árát, ezáltal a termesztés jövedelmezőségét is. Emellett magas fehérjetartalmú (sikértartalmú) lisztből nagy térfogatú, laza bélezetű kenyér, illetve könnyű, jól nyújtható tészta készíthető (HAWKESFORD 2014; ZÖRB ET AL. 2018). A N műtrágyahasználat és a búza termőképessége között erős pozitív korreláció mutatható ki (ZÖRB ET AL. 2018). A kijuttatott N műtrágya adag és a termésmennyiség viszonya egy telítési

görbével jellemezhető a legjobban. A termelők sokszor a gazdaságilag optimális mennyiségnél több N műtrágyát juttatnak ki, mert a környezeti hatás miatt nehéz megbecsülni az optimális mennyiséget (SWARBRECK ET AL. 2019; TILMAN ET AL. 1988). A N műtrágyák hasznosulását az évjáráthatás, különösen a csapadék mennyisége és eloszlása nagymértékben befolyásolja. A fajták között tápanyagigényben és műtrágyareakcióban jelentkező különbségek lehetőséget nyújtanak jobb tápanyag hasznosító képességű és jobb tápanyagreakciójú vonalak nemesítésére. Mivel a búza a tápanyagok kiegyensúlyozott ellátását igényli, ezért a genetikai és időjárás tényezők mellett a N műtrágya adagok termésmenővelő hatása jelentősen függ a többi makroelem elérhetőségétől (különösen a foszforétól) is; bizonyos termésmenő felett pedig már elengedhetetlen a mezoelemek (Ca, Mg, S), valamint a mikroelemek (Cu, Fe, Zn, Mn, Mo) harmonikus egyensúlyának fenntartása is. A N műtrágya adag gazdasági optimuma ún. „műtrágya dózis-válasz görbe” segítségével határozható meg, amely jelentősen változik a fajták és a környezeti feltételek függvényében (HAWKESFORD és GRIFFITHS 2019; SWARBRECK ET AL. 2019).

2.6 A búza nitrogén műtrágyázásának környezeti és gazdasági vonatkozásai

A magas terméshozamokkal nagymennyiségű tápelemet távolítunk el a talajból, a növények számára szükséges tápanyagokat túlnyomórészt műtrágyákkal biztosítjuk. A világ N műtrágya felhasználásának több mint a fele jelenleg is gabonafélék termesztésére fordítódik. Az előrejelzések szerint az élelmiszerek utáni növekvő igények következtében a 2005-ös mennyiségnél 60%-kal több búzát kellene termesztetni 2050-re, ráadásul a termesztésbe vonható területek nagysága érdemileg már nem növelhető. Ezek a predikciók a N műtrágyák felhasználásának legalább további kétszeres növekedését vetítik elő 2050-ig, hacsak a N hasznosítási hatékonyság nem növekszik jelentősen (ALEXANDRATOS és BRUINSMA 2012; TILMAN 2001; UNITED NATIONS, DEPARTMENT OF ECONOMIC AND SOCIAL AFFAIRS 2017), pedig a kijuttatott N műtrágyák hasznosulása már jelenleg sem megfelelő. A kijuttatott mennyiség 50-70%-a elvész a növény-talaj rendszerből, szennyezve az atmoszférát, a felszíni- és talajvizet (GOOD ET AL. 2004).

Ha a gabonatermesztés N hasznosítási hatékonyságát nem sikerül lényegesen növelni, akkor a N műtrágyaadagok növekedése a környezeti és gazdasági károk további növekedéséhez vezethet. A növények által fel nem használt N műtrágya számos módon szennyezheti a környezetet. A kimosódó nitrát a felszíni vizekben az eutrofizációhoz járul hozzá, az ivóvízbe kerülve pedig súlyos mérgezést okozhat (NÉMETH 2002). A felesleges N a talajban a denitrifikáció folyamata során gáz halmazállapotú N vegyületekké redukálódik. Ez nem csak a talaj N tartalmát csökkenti, de a légkörbe illanó nitrogén-monoxid az ózonképződést is gátolja, míg a dinitrogén-oxid 296-szor nagyobb üvegházhatással rendelkezik, mint a CO₂. Így a mezőgazdaság által kibocsájtott üvegházhatású gázok harmadáért a N műtrágyák a felelősek. A volatilizáció az ammónium-ionok ammóniává alakulása és gáz halmazállapotú elillanása, az ilyen módon a légkörbe jutó ammónium savas esőként felelős (DONEY 2010; GODO 2011; MCALLISTER ET AL. 2012; SIMONS-SENFLE ET AL. 2018). Az intenzív műtrágyahasználat talajsavanyodást, így a talajok termékenységének csökkenését idézheti elő, mivel a legtöbb N műtrágya közvetlen vagy közvetett módon talajsavanyító hatású. A N műtrágyák rossz hasznosulásához köthető környezeti károk egyre jelentősebbek, nem csak regionális, de globális mértékben is (DOBERMANN és CASSMAN 2005). Ezt felismerve a N műtrágyák használatát törvényileg korlátozzák környezetvédelmi okokból a világ számos országában. A környezeti károk mellett a gazdasági veszteségek is jelentősek. Csak a nitrogén műtrágyák előállítására a világ energiafelhasználásának körülbelül 1%-át fordítják Haber–Bosch eljárás formájában (MCALLISTER ET AL. 2012). A mezőgazdaság termésmenő költségeinek jelentős részét teszik ki a műtrágyák. Mivel előállításuk, szállításuk és kijuttatásuk nagy mennyiségű fosszilis tüzelőanyag felhasználását igényli,

ezért a jövőben a műtrágyázás költségei tovább nőhetnek. A mezőgazdasági termékek iránti növekvő igények kielégítése és a mezőgazdasági termelés fenntarthatósága a műtrágyák hatékony felhasználását követeli meg.

Takarékos, a növény igényeit jól kiszolgáló agronómiai módszerek alkalmazásával nemcsak a nitrogén, de a foszfor és a vízfelhasználás hatékonysága is jelentősen növelhető (HAWKESFORD és GRIFFITHS 2019; TILMAN ET AL. 1988). Emellett hagyományos nemesítési és biotechnológiai módszerek segítségével a növények nitrogén hasznosítási hatékonyságának és nitrogén reakciójának fejlesztése is nagymértékben hozzájárulhat a probléma mérsékléséhez (SIMONS-SENFTLE ET AL. 2018).

2.7 A talaj nitrogénforrásai, a talaj nitrogén körforgása

A globális nitrogénkészlet legnagyobb részét (78%) az atmoszférában az elemi állapotban található kétatomos nitrogéngáz teszi ki (BORSODI ET AL. 2013). Az elemi N azonban a legtöbb élő szervezet számára nem hasznosítható. Szervetlen N vegyületek asszimilálására az eukarióta szervezetek közül a növények és egyes gombák képesek (KRAPP 2015). A növények elsősorban nitrát (NO_3^-) és ammónium (NH_4^+) formájában veszik fel a nitrogént, de kisebb mértékben képesek a szerves nitrogénforrások (aminosavak, amidok, karbamid) felvételére és hasznosítására is (HOFFMANN 2011; KRAPP 2015).

A N a talaj-növény rendszerbe a következő természetes módokon juthat:

(1) Az atmoszférikus N fixáció során az elemi N egy része fotokémiai reakciók (UV-sugárzás) illetve elektromos oxidáció (villámlás) révén átalakul és a csapadékkal a talajba mosódik. A fosszilis tüzelőanyagok égetése következtében légkörbe kerülő N formák egy része és a talajfelszínről elillanó ammónia is visszajuthat csapadék formájában a talajba (BLOOM 2015; BORSODI ET AL. 2013; STEFANOVITCS ET AL. 1999).

(2) A legnagyobb mértékű N transzformációs folyamatok azonban a biológiai nitrogénkötésnek köszönhetők (BORSODI ET AL. 2013). Ennek során a diazotróf (nitrogénfixáló) mikroorganizmusok a nitrogenáz enzimrendszerük segítségével képesek a kétatomos nitrogéngázt ammóniává, vagy ammóniummá redukálni. A nitrogén fixáló szervezetek közül a endoszimbiózisban élő *Rhizobium* baktériumok játsszák a legfontosabb szerepet az eukarióták számára hasznosítható nitrogénformák előállításában.

A feltalajban található N többsége szerves kötésben (~95%) van jelen, kis része különböző szervetlen formában, ásványokhoz kötve és általában csak 2-3% található a növények számára könnyen felvehető - szervetlen formában (DECHORGNAT ET AL. 2011; NÉMETH 2002; SCHOLTEN 1994). A szerves kötésben lévő N állandó N forrásként szolgál, ugyanis mérsékelt éghajlaton a talajok szervesanyag tartalmának évente 1-5%-a mineralizáció folyamán átalakul a növény számára hasznosítható szervetlen formákká (SINCLAIR ET AL. 2019). A talajban a szervetlen N formák közül a nitrát és az ammónium található meg legnagyobb mértékben, míg a nitrit csak intermedierként, rövid ideig fordul elő (CASSMAN ET AL. 2002; NÉMETH 2002).

Az ammonifikáció során a szaprotróf baktériumok és gombák a talajban található szerves anyagokat, elpusztult élőlények fehérjéit és nukleinsavait ammóniává vagy ammóniummá redukálják. A mikroorganizmusok a számukra felesleges ammóniát/ammóniumot környezetükbe bocsátják, illetve elpusztulásuk után a talajba kerül, ahol a növények, mikroorganizmusok közvetlenül fel tudják azt venni, vagy az ammonifikáció során képződött ammónia egy része a légkörben elvész (GALLOWAY ET AL. 2004; STROCK 2008; TISCHNER 2000).

A nitrifikáció aerob körülmények között lejátszódó oxidációs folyamat, az ammónium nitráttá történő mikrobiális átalakítása. A nitrifikáció intenzitása szabályozza, hogy a talajban a N ammónium vagy nitrát formájában van nagyobb arányban jelen (BORSODI ET AL. 2013; GODO 2011; KÁTAI 2011).

A mineralizációs folyamat fordítottja a nitrogén immobilizációja, vagyis a szerves N formák szerves N formákba történő átalakulása, például a szerves nitrogén mikrobiális megkötése (JAKAB ÉS NOSTICZIUS 2004; NÉMETH 1996). A talajban lévő N egy része ilyen módon ideiglenesen kikerül a N körforgalomból, mivel ezeket az anyagokat a mikrobák a saját szervezetükbe beépítik és az anyagcseréjük során hasznosítják őket. A mikrobák elpusztulása után a N a mineralizációs folyamatoknak köszönhetően újra elérhetővé válik.

2.8 A N hasznosítási hatékonyság fogalmai, elemei és számításuk

A N hasznosítási hatékonyságnak számos definíciója létezik. Régi, alacsony termőképességű, kis harvest-indexű gabona fajták esetében, továbbá *Arabidopsis thaliana* L. és egyéb modell növények esetén a N hasznosítási hatékonyság azon definíciója a legelfogadottabb, mely a növény számára elérhető (azaz a talaj természetes N szolgáltató képességéből és a trágyázással kijutatott N-ből) N mennyiség arányában előállított biomassza mennyiségét fejezi ki (MASCLAUX-DAUBRESSE ET AL. 2010). A modern, nagy termőképességű gabonafélék esetében a N hasznosítási hatékonyságnak az a definíciója elterjedt, amely azt tükrözi, hogy a növény számára rendelkezésre álló nitrogénből milyen arányban tud a növény gazdaságilag hasznos termést (azaz szemtermést) képezni (MOLL ET AL. 1982).

A N hasznosítási hatékonyság két alkotórésze bontható. Ezek egyike a N felvételének hatékonysága (NUpE: N Uptake Efficiency), mely a föld feletti növényi rész által felvett N mennyiségének és a növény számára rendelkezésre álló N mennyiségének hányadosa. Míg a második komponense a felvett nitrogén hasznosulásának hatékonysága (NUtE: Nitrogen Utilization Efficiency), azaz búza esetében a szemtermés mennyiségének és a föld feletti növényi rész által felvett N mennyiségének a hányadosa. Ez utóbbi paraméter a növény azon képességet tükrözi, hogy milyen hatékonyan tudja a növény a felvett N-t termésképzésre fordítani.

A két tényező szorzata adja a N hasznosítási hatékonyság mértékegység nélküli értékét - vagyis egy egyenletbe foglalva: $NUE = NUpE \times NUtE$ (FOULKES ET AL. 2009). Termesztett fajtáknál, azonos N elérhetőség mellett, a nagyobb termőképesség magasabb NUE értékkel jár együtt, ugyanakkor a NUE értéke jelentősen függ a növény számára rendelkezésre álló N tartalmától (SWARBRECK ET AL. 2019).

A növény által felvett N mennyiségét a föld feletti részek N tartalmából határozzák meg. A gyökerek N tartalmát a nehéz kivitelezhetőség miatt nem szokták meghatározni, bár a gyökerek N tartalmának figyelmen kívül hagyása kismértékben növeli a NUtE, és csökkenti NUpE értékét. Mivel a növény teljes N tartalmának mindösszesen körülbelül 4% található éréskor a gyökerekben, ezért figyelmen kívül hagyása érdemileg nem torzítja az eredményeket (CORMIER ET AL. 2016). A NUpE pontos meghatározása feltételezi a növény számára elérhető N mennyiség ismeretét is. A növény számára elérhető N mennyiség pontos meghatározása túlságosan költséges, idő- és munkaigényes eljárás. Aminek egy teljes szezonon át tartó folyamatnak kéne lennie. Mivel a kijuttatott nitrogéntrágya feltáródásának üteme mellett a N elérhetősége függ még a talajban zajló mineralizációs, immobilizációs folyamatoktól is, amelyek önmaguk is jelentős mértékben függenek a külső, időben változó feltételektől (DAWSON ET AL. 2008). Ezért a növény számára elérhető N mennyiség becsléhez a kijutatott N műtrágya mennyiségét összegzik a talajmintavételezéskor megállapított felvehető ásványi-N-formák mennyiségével (CORMIER ET AL. 2016).

2.9 A nitrogén hasznosítási hatékonyság fejlesztésének lehetőségei

2.9.1 Agrotechnikai lehetőségek

Míg a produkciót meghatározó tényezők közül a klimatikus tényezők adottak, addig az olyan agrotechnikai tényezőkkel, mint a talajművelés, vetésváltás, öntözés, tápanyag-gazdálkodás, továbbá a megfelelő fajtahasználattal hatékonyan lehet alkalmazkodni a termőhely adottságaihoz (CAKMAK 2002; MUELLER ET AL. 2012). A N felvételének hatékonysága a talajban található és a műtrágya formájában kijutatott N össz mennyiségén kívül nagymértékben függ a technológiai elemek közül a talajművelés módjától és a tápanyagutánpótlási stratégiától, ami magába foglalja a kijuttatandó N

műtrágya adagjainak időzítését, az adagok közötti megosztás mértékét, valamint a műtrágyaforma megválasztását.

Megfelelő talajművelési rendszer megválasztásával a talajba jutott csapadékvíz nagyobb hányada hasznosulhat, így csökkenthető a talaj nedvességtartalmának vesztesége, valamint növelhető a talaj szervesanyag-tartalma, ami pozitív irányba befolyásolja a talajéletet, ezzel együtt a tápanyaghasznosulási folyamatokat (BIRKÁS ET AL. 2007; HAWKESFORD 2017; TILMAN ET AL. 1988). A búza tápanyagfelvételének dinamikájához igazodó, megfelelő dózisokban adagolt N műtrágya kijuttatás nemcsak a tápanyaghiány kialakulásának elkerüléséhez, de a jobb tápanyaghasznosulás által a műtrágyafeleslegek környezetszennyező hatásának csökkentéséhez is hozzájárul (CASSMAN ET AL. 2002; THENG 2012).

Az optimálisan kijuttatandó műtrágya hatóanyag mennyiség meghatározása céljából a növény tápanyagellátottságáról, a talajtulajdonságokról és a talaj tápanyag szolgáltató képességéről információt nyújtó diagnosztikai módszerek használata minden esetben indokolt a fenntartható mezőgazdaság szempontjából. A tábla- vagy tápanyagtérképek alapján végzett precíziós, helyspecifikus kijuttatási technikák alkalmazásával a szántóföldi táblák heterogenitása kiegyensúlyozható, ami által a tápanyag-felhasználás hatékonysága növelhető a kijuttatott tápanyag mennyiségének optimalizálásával párhuzamosan. A növények aktuális tápanyagellátottságát - a növényi gyorsteszteken és roncsolás mentes módszereken kívül - már optikai távérzékelési módszerekkel segítségével is megállapíthatjuk (JUSTES 1994; PENG ET AL. 1996; RAUN ET AL. 2002).

A lassú vagy a szabályozott tápanyagleadású műtrágyák hatékonyabb tápanyag-felhasználást biztosítanak, mivel N hatóanyaguk fokozatosan válik felvehetővé, így a tápanyagveszteségek csökkennek, a NUE növekszik (ZHAO ET AL. 2013). Az előbbi csoportba azok a műtrágyák tartoznak melyeknél mikrobiológiai folyamatok általi átalakulása saját kémiai összetételük következtében nagyon lassú. Míg a szabályozott tápanyagleadású műtrágyák csoportjába tartoznak azok a műtrágyák, amelyekben a tápanyagot egy víz számára csak korlátozottan átjárható anyaggal burkolják be, így a feloldott tápanyagok, ozmózis révén, csak lassan szabadulnak fel (CAKMAK 2002; OMBÓDI ET AL. 2012; SÁRDI ÉS FÜLEKY 2014).

Az ureáz inhibitorokat, illetve a nitrifikációt gátló vegyületeket tartalmazó műtrágyák a karbamid hidrolízisét és az ammónia nitrifikációját lassítják. Ezáltal csökkentik a nagyobb mennyiségben kijuttatott karbamid műtrágya elillanásos veszteségeit, illetve a nitrát kimosódás általi veszteséget (CAKMAK 2002). Mivel a világszerte alkalmazott N műtrágyák nagy része ebben a két formában kerül kijuttatásra, az ureáz inhibitorok és nitrifikációs inhibitorok alkalmazása a NUE növelésének jó eszközei lehetnek (HAWKESFORD 2014).

2.9.2 Hagyományos nemesítési lehetőségek

A nitrogén hasznosítási hatékonyság fejlesztése érdekében olyan fajták nemesítése szükséges, melyek a talaj tápanyagkészletét hatékonyabban aknázzák ki, és a felvett nitrogént hatékonyabban fordítják termésképzésre. A N hasznosítási hatékonyság specifikus, célzott szelekcióját csak a közelmúltban kezdték el a nemesítők (FOULKES ET AL. 2009). Mivel a gabonanemesítési programok egyik fő célkitűzése a hozamra történő szelekció az adott környezetben, ezért a jobb N hasznosító képességű vonalak közvetett (indirekt) szelekciója már régóta folyamatban van. Az ipari mértékű műtrágyahasználat elterjedése óta általánosságban jó tápanyagellátottsági körülmények között történik a nemesítői szelekció, ami azt jelenti, hogy a növény nemesítők olyan fajtákat szelektáltak, melyek a bőséges tápanyagellátottsághoz alkalmazkodtak (CORMIER ET AL. 2016).

Jó példa a nagy N műtrágya adagok alkalmazásához való alkalmazkodásra a törpésítő gének (*Rht*) nemesítésbe vonása, melynek hatására nemcsak a harvest-index növekedett, de a szár szilárdságának és szerkezetének megváltozásával lehetővé vált magasabb N műtrágya dózisok használata - a megdőlés kockázatának növekedése nélkül, aminek következtében nagy termőképességű feltörpe változatok jöhettek létre (GOOD ÉS BEATTY 2011; HAN ET AL. 2015).

A búzánál számos tanulmány jelentős genotípus \times nitrogénszint kölcsönhatást mutatott ki, ami azt jelenti, hogy a bőséges N ellátottsághoz kiválóan adaptálódott fajták nem feltétlenül teljesítenek jól N hiányos környezetben (CORMIER ET AL. 2016). A szerényebb N ellátottság mellett végzett direkt szelekció hatékonyabbnak bizonyult alacsonyabb N műtrágya igényű, megfelelő termőképességű fajták szelektálásához. A fajták műtrágya reakciója arról nyújt információt, hogy milyen mértékben növekszik a növény termőképessége a N elérhetőség növelésének hatására, vagyis mennyire hatékonyan használja fel az adott fajta a kijutatott műtrágyát (HAWKESFORD ÉS GRIFFITHS 2019). Az ideális genotípus nemcsak megfelelő N hasznosítási hatékonysággal, de jó N tápanyag reakcióval is rendelkezik, vagyis a N elérhetőség növekedésének hatására olyan morfológiai és élettani változások következnek be a növényben, melyek elősegítik a megnövekedett N mennyiség felvételét és asszimilációját (SWARBRECK ET AL. 2019).

A növény számára elérhető N mennyiségének függvényében a NUE két fő komponensének (NUpE, NUtE) jelentősége változó, ugyanis bőséges, vagy éppen hiányos N ellátás mellett a növényi anyagcserében eltérő tényezők határozzák meg a NUE-t (G. XU ET AL. 2012). Korábbi tanulmányok búzán azt igazolták, hogy hiányos N ellátottság esetén a genotípusok között a NUpE-beli különbségek járulnak nagyobb mértékben hozzá a NUE-ben megmutatkozó változékonysághoz, míg bőséges N ellátottság esetén a NUE-ben megmutatkozó különbségekért inkább a NUtE-ban lévő változékonyság felelős (HAN ET AL. 2015; G. XU ET AL. 2012). A NUE hatékony fejlesztéséhez mind a NUpE, mind a NUtE koordinált fejlesztése szükséges. A termés felhasználási módjától függetlenül a NUE fejlesztésének legcélravezetőbb módja a NUpE-nak és a N harvest-indexnek (a növény által felvett N termésbe remobilizálásának hatékonysága) a párhuzamos fejlesztése (DAWSON ET AL. 2008; LIANG ET AL. 2014).

A N felvétel fokozásában a legfontosabb paraméterek a megfelelő mélységbe lehatoló gyökérszövet, a nagy gyökérhossz-sűrűség és a virágzás utáni N felvétel mértéke (KIBA ÉS KRAPP 2016). A gyökérfejlődés és nitrogénfelvétel korai megindulása, majd a gyorsan növekedő gyökérszövet elősegíti, hogy a növény azelőtt felvegye a talajban elérhető N formákat, mielőtt azok a gyökérszövet alá mosódnának. A N formák felvételének korai megindulása a növény fejlődése folyamán nagy jelentőségű, mert a növény N tartalékai, főleg a fejlődés kezdeti szakaszaiban, aránylag kicsik (LAMMERTS VAN BUEREN ÉS STRUIK 2017; SINCLAIR ET AL. 2019). A N felvétel maximalizálása érdekében a tápanyagban gazdag talajrétegben elhelyezkedő nagy gyökértömeg és a virágzás utánig elhúzódó N felvétel nagy jelentőségű. WAINES ÉS EHDAIE (2012) megfigyelései szerint az 1RS.1AL rozs transzlokáció megnövekedett gyökértömeget eredményez, ami elősegítheti a talajban mélyebben elhelyezkedő tápanyagok elérését. A *Triticum tauschii* D genom donorú szintetikus búza vonalaknál mélyebben elhelyezkedő gyökérrendszert figyeltek meg - ezek a szintetikus vonalak felhasználhatók lehetnek mélyebben gyökerező búzavonalak nemesítésére (CORMIER ET AL. 2016).

Mivel a rendelkezésre álló N raktárak is limitálhatják a N felvételét, ezért a virágzás előtti intenzív tápanyagfelvételi időszakban a szár nagy N abszorpciós kapacitása előnyös a N felvétel maximalizálása szempontjából, különösen nedves, meleg időjárási körülmények esetén, amikor a gyors mineralizáció miatt nagymértékű a N elérhetősége (FOULKES ET AL. 2009; HAWKESFORD 2014).

A felvett N hasznosulásának hatékonyságát az asszimilációs folyamatok hatékonysága, az asszimilátumok raktározásának módja és a tápanyagok remobilizációja határozza meg. A

szeneszcencia folyamán a vegetatív szervekből a szemtermésbe történő N remobilizáció mértéke, vagyis a NHI mértéke meghatározza leginkább a szemtermés fehérjetartalmát (HAN ET AL. 2015; HAWKESFORD 2017).

Virágzáskor, optimális tápanyagellátás esetén, a növények N tartalékainak körülbelül 44%-a a szárban található (PASK ET AL. 2012). A fotoszintetikus tevékenységet érdemileg nem mutató szár tápanyagraktáraiból a virágzás után meginduló nagymértékű remobilizáció az optimális, mivel a szárból nagy mennyiségű N remobilizálható - szállítási és anyagcsere funkciók károsodása nélkül. Ezért a szár N raktárainak virágzás utáni nagymértékű remobilizációja kulcsfontosságú a NHI fejlesztése szempontjából (CORMIER ET AL. 2016). Ezzel szemben, a fotoszintetizáló szövetek esetében a csökkent, vagy késleltetett remobilizációjú (az úgynevezett „stay green” fenotípusú) genotípusok nemesítése célszerű, mivel a hosszabb szemtelítődési fázis nagyobb mennyiségű asszimilátum felhalmozódására ad lehetőséget, ami által egységnyi felvett N-re vetítve nagyobb termésmennyiség (megnövekedett NUtE) elérése válik lehetővé (BOGARD ET AL. 2011; ZÖRB ET AL. 2018).

A NUtE fejlesztésekor érdemes figyelembe venni, hogy a szemtelítődés mértéke meghatározza a végfelhasználás módját, mivel változatlan NHI mellett, a NUtE növelése a szemtermés fehérjetartalom csökkenéséhez vezet (FOULKES ET AL. 2009). A takarmány, vagy bioüzemanyag felhasználási célú genotípusoknál a terméshozam maximalizálása a cél, ellenben a kenyér búzáknál a megfelelő szemtermés fehérjetartalom elérése érdekében a fotoszintetizáló szövetek nagymértékű N remobilizációja a nagyobb jelentőségű (FOULKES ET AL. 2009; HAN ET AL. 2015). A NUtE fejlesztésének lehetőségét hordozza, hogy a nagy- és a kis molekulású gluténin fehérjeegységek megfelelő aránya esetén valamivel alacsonyabb szemtermés fehérjetartalom esetén is megfelelő sütőipari minőség érhető el (HAWKESFORD 2014; ZÖRB ET AL. 2018).

A NUtE fejleszthetésének további módja az egységnyi felvett N-re vonatkoztatott fotoszintézis növelése. A C3-as növények maximális fotoszintetikus kapacitása megközelítőleg 2 g N m^{-2} levéllemezfelületre vonatkoztatott N koncentráció esetén figyelhető meg, de a megfelelő fotoszintetikus funkció ellátásához $1,5 \text{ g N m}^{-2}$ is elegendő (CORMIER ET AL. 2016; JAMIESON AND SEMENOV 2000; SINCLAIR AND HORIE 1989). Mivel CRITCHLEY (2001) a modern búzafajták leveleiben 2 g N m^{-2} -nél magasabb N koncentrációt is megfigyelt, ezért az optimális levéllemezfelületre vonatkoztatott N koncentrációra történő szelekció a NUtE növekedését eredményezheti, főleg N hiányos körülmények között.

A biológiai nitrifikációs inhibitorok kibocsájtására képes növények természetbe vonása a nitrát kimosódás és a denitrifikációs veszteségek csökkentése révén a N hasznosítási hatékonyság növekedéséhez vezethet. A biológiai nitrifikáció gátlás folyamán a növények korlátozzák a veszteségeket olyan másodlagos anyagcsere vegyületeik felszabadításával, melyek a nitrifikációs aktivitás csökkenéséhez vezetnek. Egyes *Triticum turgidum* és *Aegilops tauchii* keresztezésével előállított szintetikus hexaploid búza genotípusok biológiai nitrifikációs inhibitor kapacitást mutatnak; ezek keresztezési partnerként szolgálhatnak nemesítési programok számára (CORMIER ET AL. 2016; SUBBARAO ET AL. 2007, 2009, 2015).

2.9.3 Molekuláris nemesítési lehetőségek

A hagyományos nemesítési módszerek mellett a molekuláris, transzgénikus megközelítések használata is lehetőséget nyújt a NUE fejlesztésére. Számos próbálkozás történt már a N felvétel, transzport és asszimiláció kulcsfontosságú génjeinek manipulációjára, melyek vélhetően a N anyagcsere korlátozó tényezői lehetnek (GOOD és BEATTY 2011; LÓPEZ-ARREDONDO ET AL. 2013).

A növények a változékony N elérhetőséghez való alkalmazkodás érdekében különböző affinitású transzport rendszereket fejlesztettek ki, melyek összehangolt munkájukkal biztosítják a növény igényének megfelelő mennyiségű nitrát és ammónium felvételét és növényen belüli szállítását - széles koncentráció tartományban (BAJGAIN ET AL. 2018). Ezért a NUE hatékonyságát meghatározó kulcselemeknek kezdetben az elsődleges nitrát felvételben résztvevő transzportereket gondolták, mivel a N felvételi kapacitás nagymértékben függ a gyökerekben található transzporterek aktivitásától (HUA LI ET AL. 2017). Kiderült azonban, hogy az egyes transzporterek túlexpresszállatása nem jár a NUE fejlesztésével (GOJON 2017; HUA LI ET AL. 2017; MASCLAUX-DAUBRESSE ET AL. 2010). Ennek oka, hogy a nitrát és ammónium felvételben résztvevő transzporterek általánosságban poszt-transzlációs szabályozás alatt is állnak, ezért expressziójuk megváltoztatása nem törvényszerűen vezet a NUE növekedéséhez (SIMONS-SENFTLE ET AL. 2018).

A N asszimilációban résztvevő enzimeket is kiváló célpontoknak gondolták a NUE fejlesztéséhez, mivel ezek a poszt-transzkripció által feltételezhetően kevésbé szabályozottak. Ezért a N asszimilációban elfoglalt fontos szerepük miatt a nitrát reduktáz (NR), nitrit reduktáz (NiR), glutamin-szintáz (GS) és glutamát-szintáz (GOGAT) enzimek génjei is a vizsgálatok középpontjába kerültek. A nitrát reduktáz és nitrit reduktáz gének túlexpresszállása egyes esetekben a N felvétel növekedését eredményezte, valamint bizonyos metabolitok és aminosavak koncentrációjának változását idézte elő, azonban a NUE fejlesztésének szempontjából eredménytelennek bizonyult (LÓPEZ-ARREDONDO ET AL. 2013; MASCLAUX-DAUBRESSE ET AL. 2010; THENG 2012). Feltehetően a N asszimiláció nem a NR és NiR enzimek által korlátozott, mivel mindkét enzim hatalmas feleslegben érhető el a növényekben, 90%-al csökkentett enzimszinttel rendelkező mutánsok se mutatnak elkülönült fenotípust a vad fenotípushoz képest (SIMONS-SENFTLE ET AL. 2018).

A glutamin-szintáz és glutamát-szintáz gének túlexpresszállása megfelelő allél és promóter kombináció használata esetén növelni tudta a termés fehérjetartalmát, a biomassza- vagy a termés-mennyiségét (CORMIER ET AL. 2016; LÓPEZ-ARREDONDO ET AL. 2013). A glutamin-szintáz és glutamát-szintáz izoformák szabályozása genetikai manipulációval vagy előnyös allélok szelekciójával a NUE fejlesztésének egyik lehetőségét nyújtja (CORMIER ET AL. 2016; FOULKES ET AL. 2009). Az alanin amino transferáz expressziójának módosítása megfelelő promóterrel szintén megnövekedett biomassza és szemtermés mennyiséghez vezethet főleg N hiányos körülmények között (MASCLAUX-DAUBRESSE ET AL. 2010; MCALLISTER és GOOD 2015).

Az eddigi vizsgálatok eredményei arra világítanak rá, hogy az említett enzimek egyedüli befolyásolása nem bizonyult elég hatékonynak a NUE fejlesztése szempontjából. Ennek oka abban keresendő, hogy a N anyagcsere olyan összetett folyamat, melyet nehéz anélkül manipulálni, hogy limitáló tényezők vagy pleiotróp negatív hatások lépnének fel (SIMONS-SENFTLE et al. 2018). Jobb megközelítésnek tűnik N felvételért, transzportjáért, asszimilációjáért és remobilizációért felelős gének láncolatainak koordinált manipulációja (GOOD és BEATTY 2011; KANT 2018).

A transzkripció faktorok expressziójának módosítása ígéretes megközelítés, mivel számos gén expressziójának egyidejű koordinált módosítására ad lehetőséget. Már több olyan transzkripció faktorot találtak, melyek alkalmasak lehetnek a NUE fejlesztésére (SIMONS-SENFTLE ET AL. 2018). A nagy NF-Y transzkripció faktor családba tartozó TaNFYA-B1 stimulálja a búza gyökér növekedését

és indukálja néhány nitrát és foszfor felvételben résztvevő transzporter expresszióját a gyökérben (QU ET AL. 2015). Egy másik NF-Y transzkripció faktor a TaNF-YB4 konstitutív túlexpressziálása szintén pozitív hatással volt a búza biomassza mennyiségére, kalászsámára és termés mennyiségre a N felvételi kapacitás fokozása révén (YADAV ET AL. 2015). Míg az NAM-B1 transzkripció faktor növeli a szemtermés irányú remobilizációt az asszimiláló szövetekből, ezáltal hatással van a szemtermés N és mikroelem tartalmára (Fe, Zn) vad emmer búzában. A funkcionális allél a domesztikáció folyamán egy nukleotid inkszerció miatt elveszett. A vad tetraploidokból történt introgresszióval azonban helyreállították a funkcionális allélt olyan vonalakban mint Lillian, Burnside és a Somerset (EAGLES ET AL. 2014; CRISTOBAL UAUY ET AL. 2006). Transzgenikus búza vonalakban megfelelő promóterrel szabályozott Dof1 és TaNAC2-5A transzkripció faktorok hatására szintén megnövekedett N hasznosítási hatékonyságot figyeltek meg (X. HE ET AL. 2015; PEÑA ET AL. 2017).

A fotorespiráció mértékének csökkentésével a búza - mint C3-as növény - fotoszintézisének hatékonysága javítható, ami a N hasznosítási hatékonyság fejlesztésére ad lehetőséget. A fotorespiráció csökkentésének egyik módja a RuBisCo enzim CO₂ specifitásának javítása. Ha a búza RuBisCo enzime *Galderia partita* RuBisCo enzimének két és félszer nagyobb CO₂ specifitásával rendelkezne, akkor a nettó CO₂ fixáció körülbelül 20%-al növekedne a fotorespiráció csökkenése miatt (AUSTIN 2010). Másik megoldásként a RuBisCo oxidációs reakciójának glikolát melléktermékét transzgenikusan létrehozott fotorespirációs útvonalon hasznosították újra, emellett a kloroplasztisz eredeti glikolát transzportét elcsendesítették. Az így létrehozott transzgenikus dohány növények szántóföldi körülmények között akár 40%-al nagyobb biomassza mennyiséget értek el (SOUTH ET AL. 2019). A fotorespirációs veszteségek csökkentésének egy további lehetősége a C4-es szén fixációs út megvalósítása C3-as növényekben, ami a fotorespirációs veszteségek jelentős csökkenésével járna (CASSMAN ET AL. 2002; ÖRDÖG ÉS MOLNÁR 2011).

A NUE-nek egy további fejlesztési lehetősége a biológiai nitrogén fixáció hasznosítása, mellyel kapcsolatos kutatások jelenleg is folynak. Az egyik megközelítés a szimbiózis képességének megteremtése rizobiális diazotróf baktériumokkal. A másik módszer pedig magába foglalja a nitrogénáz enzimrendszer fehérjéit és kofaktorait kódoló szekvenciák transzformálását és működtetését a gazdaságilag hasznos növényekben, így a növény képes lenne közvetlenül a légköri N₂ fixálására (SIMONS-SENFLE ET AL. 2018).

2.10 Kvantitatív jellegek vizsgálatának molekuláris eszközei

A fenotípusos különbségért a DNS polimorfizmusa, az epigenetikus hatások (DNS metiláció, kis RNS-ek, hisztonok kémiai módosulása) és a kifejeződést befolyásoló környezeti hatások felelősek. A mezőgazdasági szempontból jelentős tulajdonságok kifejeződését befolyásoló gének felkutatását molekuláris markerek, genotipizálási technikák és kapcsolódó statisztikai módszerek fejlődése tette lehetővé (KORTE ÉS FARLOW 2013; VELICH ET AL. 2001).

2.10.1 Molekuláris markerek

A genom, vagy a genomok polimorfizmusának jellemzésére leggyakrabban DNS-szintű molekuláris markereket használnak. Széleskörű elterjedtségük egyik fő oka, hogy környezeti-fiziológiai hatásoktól, fejlődési fázistól függetlenek. Használatukkal a fenotípusos változással nem járó eltérések is kimutathatók, továbbá előnyük, hogy a genom kódoló és nem kódoló régióiban jelentkező eltéréseket egyaránt jelzik. A DNS alapú molekuláris markerek tették lehetővé a megfelelő sűrűségű genetikai térképek készítését és a mennyiségi tulajdonságok térképezését is (COLLARD ET AL. 2005; MÁTYÁS 2002; B. D. SINGH ÉS SINGH 2015; VELICH ET AL. 2001).

2.10.1.1 Hibridizáción alapuló marker technika

A tradicionális hibridizáción alapuló marker technika a **restrikciós fragmentum hossz polimorfizmus (RFLP: restriction fragment length polymorphism)** módszer a restrikciós endonukleázzal történő emésztéssel nyert DNS fragmentumok elektroforézises elválasztásán és egy jelölt hibridizációs próbával történő Southern-hibridizációján alapul. Régebben az RFLP-markereket használták kapcsoltsági térképek készítéséhez. Bár a módszer nem igényel előzetes szekvenciaismeretet és jól ismételhető, ugyanakkor nagy mennyiségű DNS-t igényel, lassú, bonyolult és jelölt DNS-próba szükséges hozzá, ami veszélyes radioaktív izotópos, kémiai vagy fluoreszcens jelölést igényel (DEVOS ET AL. 1993; SEMAGN ET AL. 2006).

2.10.1.2 Főbb PCR-alapú marker technikák

A **véletlenszerűen felszaporított polimorf DNS (RAPD: randomly amplified polymorphic DNA)** módszer lényege, hogy egy vagy kettő szabadon választott szekvenciájú 10-15 nukleotid hosszúságú primerrel indítanak polimeráz láncreakciót, a vonalak közötti polimorfizmust a DNS fragmentumok eltérő száma és mérete mutatja (PALARETI ET AL. 2016). Az eredmények ismételhetőségének problematikája, és a markerek domináns volta miatt kapcsoltsági térképek készítésére kevésbé alkalmas a technika (SEMAGN ET AL. 2006).

A **mikroszatellitek** vagy **egyszerű tandem elrendeződésű szekvencia ismétlődések (SSR: simple sequence repeats)** módszere a magasabb rendű szervezetek genomjában elszórtan, egyenletesen elhelyezkedő rövid (2-5 nukleotid) ismétlődő motívumok számából adódó hosszpolimorfizmuson alapszik. A mikroszatellitek határoló szekvenciákra specifikus PCR primerek tervezhetők. A mikroszatellit-markerek rendkívül nagy allélváltozékonyságuknak köszönhetően informatívak, többnyire a genom nem kódoló régióiból származnak és túlnyomó részt kodomináns mendeli szabályok szerint öröklődnek. Előnyük továbbá, hogy alkalmazásuk leegyszerűsíti a kapcsoltsági csoportok azonosítását molekuláris térképek készítésekor, mivel a legtöbb esetben genom és kromoszóma-specifikusak (AHN ET AL. 1993; PALARETI ET AL. 2016; SEMAGN ET AL. 2006).

Az **amplifikált fragmenthossz polimorfizmus (AFLP: amplified fragment length polymorphism)** módszer során a genomi DNS-t egy ritkán és egy gyakran vágó restrikciós enzimmel emésztik, az így kapott restrikciós fragmentumokat vágóhely-specifikus adapterekkel ligálják. Az adapterek szekvenciáira és a hasított végre tervezett primerekkel a restrikciós fragmentumok egy részét szelektíven felszaporítják PCR reakcióval, a ritkán vágó primert általában fluoreszcensen vagy radioaktívan jelölik. A felszaporított fragmentumokat nagy felbontású gélen választják el, majd a mintázatot kiértékelik. Habár az AFLP markerek többsége domináns, a restrikciós enzimek specifikus kapcsolódása miatt az eredmények megbízhatósága és reprodukálhatósága kedvező. Ezek miatt, valamint az egy reakcióban azonosítható viszonylag nagy markerszám miatt is a nagy áteresztő képességű módszerek elterjedése előtgyakrabban használták nagy felbontású genetikai térképek készítésére (B. D. SINGH AND SINGH 2015).

2.10.1.3 Egy pontos nukleotid polimorfizmus, DNS chip technológia alapú markerek

Egy pontos nukleotid-polimorfizmusnak (single nucleotide polymorphism, SNP) nevezünk az egy nukleotid megváltozásával létrejött DNS-szekvencia változatokat, melyek előfordulhatnak a genom kódoló és nem kódoló régióiban is. Mendeli módon öröklődnek, kodomináns markerek, mutációs rátájuk alacsony; további előnyük, hogy alkalmazásukkal kiválóan ismételtető eredményeket kapunk (FÉSÜS ET AL. 2005; TÓTH ENDRE ET AL. 2015). A teljes genomot lefedő elhelyezkedésük és a nagy marker sűrűségük miatt genotipizálásra, genetikai térképek elkészítéséhez a leggyakrabban használt markerek. Mára már több mint 30 módszert fejlesztettek ki az egy pontos nukleotid-polimorfizmusok kimutatására, azonosítására, melyek mind áteresztőképességben, mind pontosságban jelentősen eltérnek egymástól (LI ET AL. 2015; MCCOUCH ET AL. 2010; XU ET AL. 2014).

A modern hibridizáción alapuló SNP genotipizálási rendszerek (pl.: GoldenGate™-, Infinium-próba, GenomeLab SNPstream®, MegAllele, GeneChip®) közül a tézisemben a Diversity Arrays Technology (DArT) microarray hibridizáción alapuló módszert ismertetem, mivel az általam alkalmazott genotipizálási technika ennek a továbbfejlesztett változata. A DArT módszer nagyszámú polimorf lókuszt kimutatását teszi lehetővé, jól ismételtető és további előnye, hogy nem igényel pontos szekvencia ismeretet, továbbá poliploid genomokon is jól alkalmazható (AKBARI ET AL. 2006; JACCOUD 2001). A DArT markerek a teljes genomot lefedik, a metiláció-érzékeny restriktív enzimek használatának köszönhetően pedig főként a genetikailag aktív régiókat reprezentálják (VINET és ZHEDANOV 2010).

A DArT technológia két fő lépésből áll: (1) a vizsgálandó faj genetikai diverzitását reprezentáló microarray (discovery array) készítése a polimorf mintázatot mutató fragmentumok azonosítása céljából. Majd a polimorfoknak bizonyult DNS fragmentumok gyűjteményéből állítják össze a „diversity” vagy „genotyping” array-t a klónkönyvtárban „tárolt” DNS inzertek segítségével (GUPTA ET AL. 2008; SINGH AND SINGH 2015; VINET és ZHEDANOV 2010). A továbbiakban (2) az adott faj vonalainak genotipizálása a „diversity array”-en történik. A vonalak genotipizálásához genomi DNS-üket AFLP technikához hasonlóan kétféle, az adott fajra optimalizált restriktív enzimmal emésztik. Ezután a ligált adapter szekvenciára tervezett primerek segítségével felszaporítják a DNS fragmentumokat, majd a fragmentumokat fluoreszcens festékkel jelölik. Ezt követően a jelölt fragmentumokat a „diversity arrayre” hibridizálják (AKBARI ET AL. 2006; KILIAN ET AL. 2005; WENZL ET AL. 2004). A vizsgált vonal DNS fragmentumainak jelenlétét vagy hiányát fluoreszcens jel alapján vizsgálják a „diversity arrayen”. A restriktív fragmentum jelenlétének hiányáért a restriktív hasítóhelyen bekövetkező egy pontos nukleotid polimorfizmus, inszerció vagy delécio felelős (SINGH AND SINGH 2015; VINET és ZHEDANOV 2010).

2.10.2 Szekvenáláson alapuló genotipizálás (GBS)

Az előre elkészített, megvásárolható SNP array-ek megfelelő marker lefedettséget biztosítanak ugyan, azonban az array fejlesztés és készítés idő és költségigényes folyamat, ezért jelentőségük a szekvenálási technikák fejlődésével csökkent (SCHEBEN ET AL. 2017). A genom szekvenálási projektek és EST adatbázisok vizsgálata, a szekvenálási technikák és bioinformatika eljárások gyors fejlődését idézték elő (DESCHAMPS ET AL. 2012). Az új generációs szekvenálási eljárások kevés mintaelőkészítést igényelnek, párhuzamosan sok minta szekvencia analízisének elvégzésére alkalmasak, a leolvasás gyors és automatizált (CHUNG ET AL. 2017; DESCHAMPS ET AL. 2012). Az ugyanahhoz a fajhoz tartozó nagyszámú egyed DNS-ének gyors és költséghatékony szekvenálása, ennek következtében a szekvencia variánsok hatékony azonosítása tette lehetővé a szekvenáláson alapuló genotipizálás (GBS: genotyping-by-sequencing) módszerének elterjedését. A

szekvenáláson alapuló genotipizálás módszere során a szegregáló, vagy mutáns populációk vizsgálatából származó szekvencia különbségeket közvetlenül használják markerként, így a polimorf markerek specifikusan a vizsgálat tárgyát képező populációtól származnak (DESCHAMPS ET AL. 2012). A csökkentett genomi reprezentáció szekvenálásán alapuló technikát (restriction site associated DNA) a teljes genom szekvenálásának egy olcsó alternatívájaként használják - főleg a nagy, diverz genommal rendelkező fajok populációinak genotipizálására. A GBS nagy mennyiségű és megfelelő minőségű eredményt szolgáltat konszenzus térképek készítéséhez, genom szintű asszociációs vizsgálatok, haplotípus analízisek elvégzéséhez, genetikai diverzitás vizsgálatához és molekuláris markerek felfedezéséhez egyaránt (DESCHAMPS ET AL. 2012; ELSHIRE ET AL. 2011; HE ET AL. 2014).

Az általunk igénybe vett wheat DArTseq™ GBS analízisnél a könyvtárkészítés céljából a vizsgált genotípusok DNS-ét (megegyezően a DArT hibridizáción alapuló módszerrel) kétféle, búzára optimalizált restriktív endonukleázzal emésztik. A restriktív fragmentumok vágóhelyeihez a szekvenáló lemezre kötött primerek szekvenciáival komplementer szekvenciájú adaptereket ligálnak. A ritkán vágó restriktív vágóhelyhez ligált adapter genotípusonként eltérő egyedi DNS azonosítót úgynevezett „barcode”-ot tartalmaz, ezáltal a különböző genotípusok mintái a szekvenálás további lépéseiben már együtt kezelhetők (multiplex sequencing) (DESCHAMPS ET AL. 2012; KUMAR ET AL. 2012; C. LI ET AL. 2015; SCHEBEN ET AL. 2017). Ezt követően az egyszerűsített templátokat klonáris amplifikáció céljából véletlenszerűen szekvenáló lemezre (flow cell) horgonyzott primerekhez hibridizálják. Jelerősítés céljából a szekvenáló lemezen addig ismétlik a hídképzés–másolás–denaturálás ciklusokat, míg a kialakuló klaszterek kellő méretűek és sűrűségűek nem lesznek. Az ilyen módon felszaporított klaszterek szekvenálása egyszerre négy különböző fluoreszcens festékkel jelölt reverzibilis terminátor nukleotid segítségével történik a HiSeq 2500 (Illumina, USA) készüléken (RAMAN ET AL. 2014). A nukleotidok beépülését jelző fluoreszcens jelek színéből az egyes DNS fragmentumok szekvenciái megállapíthatók (ANTAL ET AL. 2014; KUMAR ET AL. 2012). Az így módon meghatározott szekvenciákat (read)minőségi paraméterek alapján szűrik, majd barcodok alapján a megfelelő genotípushoz hozzárendelik (RAMAN ET AL. 2014). Az így kapott szekvenciákat a referencia genomhoz illesztik, majd az eredményképpen kapott nagymennyiségű adat feldolgozását az erre a célra kifejlesztett DArTsoft-seq analitikai programcsomag segítségével végzik el (SANSALONI ET AL. 2011).

2.10.3 Genetikai térképek

A genetikai térképek készítésekor az adott faj teljes genomszekvenciájának ismerete nélkül, a markerpárok közötti rekombinációs gyakoriság alapján határozzák meg a markerek egymáshoz viszonyított elhelyezkedését, a közöttük lévő kapcsoltsági genetikai távolságot. Ennek alapja, hogy egy kromoszómán az egymástól távolabb elhelyezkedő lókuszek között nagyobb valószínűséggel következik be rekombináció a meiózis során, míg a közelebb elhelyezkedő lókuszek között a rekombináció valószínűsége kisebb, azaz ez utóbbi esetben erősebb kapcsoltság mutatható ki a két lókuszek között (MÁTYÁS 2002; NORDBORG és WEIGEL 2008). A kapcsoltsági térképet az azonosított polimorf markerek rekombinációs gyakoriságai alapján készítik el. A markerek közötti relatív genetikai távolságot markerpáronkénti rekombinációs gyakoriságból, térképfüggvények segítségével számítják ki, majd hárompontos térképezéssel határozzák meg a markerek egymáshoz viszonyított elhelyezkedését az adott kromoszómán. Az így készült kapcsoltsági térképek nagyvonalakban ábrázolják a gének elhelyezkedését a kromoszómán, a genetikai távolságot centiMorgan-ban (cM) fejezve ki (1 cM = 1%-os rekombinációs gyakoriság) (ZHU ET AL. 2008).

A markerpárok közötti rekombinációs gyakoriság ún. térképezési populáció analízisével állapítható meg. A térképezési populáció típusát a tanulmány célja, a vizsgált növényfaj és az alkalmazandó markerrendszer határozza meg. A genetikai térképek az öröklődő tulajdonságok nyomon követésére alkalmas genetikai markerek genombeli pozícióját állapítják meg. Ennek ismerete azért fontos, mert a növényneveléssel javítandó tulajdonságok kifejeződéséért felelős gének kromoszomális lokalizációjának meghatározása elősegíti a gének izolálását, funkcionális elemzését és marker alapú szelekcióját (ABDURAKHMONOV AND ABDUKARIMOV 2008; JONES ET AL. 1997; KANG 2002). A minőségi (kvalitatív) tulajdonságok kifejeződését általában kevés gén szabályozza, az általuk meghatározott fenotípusra a környezeti tényezők nem, vagy csak kis mértékben gyakorolnak hatást. A minőségi tulajdonságok fenotípusa általában kontrasztos alternatívákban jelenik meg, a jelleg eloszlása diszkontinuus. Ezzel szemben a legtöbb mezőgazdasági szempontból fontos jelleg mennyiségi, avagy kvantitatív jelleg (quantitative trait), melyek poligénes öröklődésűek. Az általuk meghatározott fenotípusos jellegek folytonos eloszlásúak. A fenotípusos megnyilvánulásuk nagymértékben függ a környezet módosító hatásaitól; a fenotípus kifejeződését számos, egyenként kis hatású gén befolyásolja, melyeknek azonosítása komplikált (KORTE és FARLOW 2013; VELICH ET AL. 2001). Ezért a nevelés a mennyiségi tulajdonságok fejlesztése érdekében jelenleg még elsősorban a szántóföldön nyújtott teljesítmény alapján szelektál. A géntérképezés és funkcionális genomikai technológiák gyors fejlődése azonban egyre inkább elősegíti a mennyiségi tulajdonságok marker alapú szelekcióját. A mennyiségi tulajdonságok kialakításáért felelős gén(ek)e)t tartalmazó kromoszómaregiót Quantitative Trait Locus-nak (QTL) nevezzük (NORDBORG és WEIGEL 2008; ZHU ET AL. 2008).

A mennyiségi tulajdonságok kialakításáért felelős lókuszok / gének azonosításának alapvetően két fő módszere ismert (NADEEM ET AL. 2018):

A (1) kapcsoltsági térképezésen alapuló QTL emelést (family mapping, linkage mapping) kétszülős kísérleti térképezési populáción végzik. Míg az (2) LD térképezésen alapuló teljes genomra kiterjedő asszociációs elemzést (linkage disequilibrium térképezés, population mapping) nagyobb genetikai diverzitást felölelő, természetes, vagy nevelői populációkon alkalmazzák (ABDURAKHMONOV és ABDUKARIMOV 2008; SINGH és SINGH 2015). Az asszociációs elemzés két fő változata a kandidáns (vagy jelölt) génasszociációs vizsgálat, illetve a teljes genomra kiterjedő asszociációs vizsgálat (Genome Wide Association Study), vagy más néven egész genom szűrés (Whole Genome Scan) (ÁLVAREZ ET AL. 2014; RAFALSKI 2010).

A sokszülős keresztezéses populáción végzett asszociációs elemzés a kapcsoltsági és LD (asszociációs) térképezés előnyeit kombináló módszer. Ilyen módszerek a ún. beágyazott asszociációs térképezés (NAM: Nested Association Mapping) és az ún. multiparent advanced generation intercrosses (MAGIC) módszer. Ezeknél a módszereknél a pedigré és a genetikai struktúra jól ismert, ugyanakkor a szülők és a rekombinációs események magas száma nagyobb genetikai felbontást és többalél vizsgálatát tesz lehetővé, a kétszülős populációkhoz viszonyítva (HUIHUI LI ET AL. 2015; NORDBORG és WEIGEL 2008).

2.10.3.1 Kapcsoltsági-térképezés

A kapcsoltsági térképezés hagyományos módja a minőségi és mennyiségi tulajdonságok térképezésnek. A kapcsoltsági analízis céljából készített térképező populációk homozigóta szülőit a vizsgálandó tulajdonság(ok)ban való markáns eltérésük alapján választják ki. A kísérleti populáció származhat rekombináns beltenyésztett, dihaploid, közel izogén vonalakból, illetve backcross és F2 populációkból is (ABDURAKHMONOV és ABDUKARIMOV 2008; DESCHAMPS ET AL. 2012; PARAN és

ZAMIR 2003). A kapcsoltsági térképezés folyamata magában foglalja a térképező populáció kialakítását, a populáció genotipizálását, minél több polimorf marker azonosítását, majd segítségükkel a kapcsoltsági térkép elkészítését, a térképező populáció precíz fenotipizálását, és végül a QTL analízis elvégzését (COLLARD ET AL. 2005; FÉSÜS ET AL. 2005). A kapcsoltsági térképezés pontossága változó (általában 5-30 cM), e módszer a marker alapú szelekcióhoz még megfelelő lehet, azonban a kétszülős populációkban a meiotikus rekombinációk száma túl alacsony a nagy felbontású QTL térképek készítéséhez, pláne az adott tulajdonsáért felelős gének azonosításához, mivel az azonosított QTL régiók akár több száz gént is magukba foglalhatnak (ZHU ET AL. 2008). A QTL analízis során a polimorf markerek és a fenotípusos felvételezések adatainak statisztikai elemzésével (single marker analízis; egyszerű intervallum analízis; összetett intervallum analízis; többszörös intervallum térképezés) a genotípusos és fenotípusos variancia közötti statisztikai összefüggés mutatható ki (COLLARD ET AL. 2005; ZHU ET AL. 2008).

2.10.3.2 Asszociációs/ linkage disequilibrium térképezés

Szemben a kétszülős kapcsoltsági térképezéssel, ami a rekombinációs gyakoriságot veszi figyelembe, az LD (asszociációs) térképezés a kapcsoltsági egyensúlytalanságot használja a marker – tulajdonság asszociációk kimutatására (ÁLVAREZ ET AL. 2014).

A genom szintű LD térképezés hipotézismentes vizsgálatának célja, hogy a teljes genomot sűrűn lefedő markerek segítségével minőségi és/vagy mennyiségi jellegek kialakításáért felelős genetikai régiókat fedezzen fel a teljes genomban - bárhol (ORAGUZIE ET AL. 2007). Az LD térképezés módszerével csökkenthetjük a kétszülős térképező populációkra jellemző korlátozó tényezőket, mivel az alapanyagául szolgáló természetes populációk, rokon vadfajok, tájfajták vagy nemesítés számára releváns fajták genetikai variabilitása közvetlenül kiaknázzható (ÁLVAREZ ET AL. 2014; NORDBORG AND WEIGEL 2008; J. A. RAFALSKI 2010). Míg a kapcsoltsági térképezés csak a térképezési populációk előállításánál történik - relatíve kevés - rekombinációs eseményt tanulmányozza, addig az LD térképezés a vizsgált populáció vonalainak hosszadalmas evolúciója és/vagy a nemesítése során rögzült nagyszámú rekombinációs eseményt hasznosítja. Az ennek köszönhetően kellően diverz populációt - megfelelő marker lefedettséggel vizsgálva - nagyobb mértékű polimorfizmus tárható fel, ezáltal nagyobb felbontás érhető el LD térképezéssel, mint kapcsoltsági térképezés esetén (NORDBORG és WEIGEL 2008; ORAGUZIE ET AL. 2007; SINGH és SINGH 2015).

Az LD térképezésnek számos előnye, de ugyanakkor néhány hátránya is van a kapcsoltsági térképezéssel szemben (COMADRAN ET AL. 2011; DESCHAMPS ET AL. 2012; ORAGUZIE ET AL. 2007; RAFALSKI 2010):

- Míg a kapcsoltsági térképezés elvégzéséhez viszonylag alacsony számú marker elegendő a relatív kevés rekombinációs esemény miatt, addig az LD térképezésnél jelentősen nagyobb marker lefedettség szükséges.
- Míg a kapcsoltsági térképezésnél lókuszonként csak a két szülőben megtalálható allélok hatásának tanulmányozására van lehetőség, addig az LD térképezés esetében a térképező populációban előforduló összes allél vizsgálható, fenotípusos hatásuk azonosítható. A ritka allélok vizsgálatára viszont a kapcsoltsági térképezés alkalmasabb módszer, mivel az asszociációs analízis során a térképező populációban alacsony gyakorisággal előforduló allélok vizsgálata fals eredményekhez vezethet.
- Míg az LD térképezés a komplex genetikai háttérű mennyiségi tulajdonságokat befolyásoló kis hatású géneknek azonosítására is alkalmazható, addig a kapcsoltsági térképezés közepes és nagy hatású QTL-ek kimutatására alkalmasabb.
- Asszociációs analízis elvégzéséhez nincs szükség a kísérleti populáció költséges és időigényes előállítására. A már létező diverz populációk számos fenotípusos jelleg egyidejű vizsgálatára alkalmasak, továbbá lehetőség van régebbi fenotípusos vizsgálatok eredményeinek hasznosítására is.
- Ha az asszociációs elemzéshez alkalmazott populáció a nemesítés által használt vonalakat tartalmazza, akkor az azonosított marker – tulajdonság asszociációk közvetlen módon hasznosíthatók lehetnek marker alapú szelekcióra.

Az asszociációs analízis célja, hogy (a legmegfelelőbb statisztikai modell segítségével) kapcsolatot találjon a populációban felelhető genotípusos variabilitás és fenotípusos variancia között, úgy, hogy mindeközben a fals asszociációk azonosításának esélyét minimalizálja (XIAO ET AL. 2017). Az asszociációs analízis főbb lépései a következők (ÁLVAREZ ET AL. 2014; BURGHARDT ET AL. 2017; SINGH ÉS SINGH 2015):

1. Széles genetikai bázist felölelő, minél nagyobb genetikai diverzitást mutató populáció (association mapping-panel, -population) összeállítása, ami lehetőleg minél egyszerűbb populáció struktúrával rendelkezik.
2. A vizsgált populáció precíz fenotípusos felvételezése, a mérési hibák és környezeti hatás minimalizálása érdekében lehetőség szerint több ismétléssel, több környezetben, több éven keresztül.
3. A populáció genotipizálása a kromoszómákat sűrűn és egyenletesen lefedő molekuláris markerrendszerrel.
4. A populációban található kapcsoltsági egyensúlytalanság mértékének, mintázatának meghatározása. A genom megfelelő lefedéséhez szükséges markersűrűség megállapítása.
5. A populáció struktúra és a rokonsági viszonyok meghatározása.
6. Marker – tulajdonság asszociációk azonosítása: a genotípusos és a fenotípusos variancia kapcsolatának modell alapú analízise; a populáció struktúra és a rokonsági fokok kovariánskénti bevonása a modellbe (a megfelelő statisztikai módszer segítségével) a fals asszociációk minimalizálása érdekében.

2.10.3.3 Kapcsoltsági egyensúlytalanság, populáció struktúra jelentősége, kezelése

Az LD térképezés az ún. kapcsoltsági egyensúlytalanságot használja a marker – tulajdonság asszociációk kimutatására. A kapcsoltsági egyensúlyozatlanság két vagy több lókuszon elhelyezkedő allélok egymástól nem független öröklődését jelenti. Tehát a lókuszek akkor nincsenek kapcsoltsági egyensúlyban, ha bizonyos allélkombinációk gyakrabban öröklődnek együtt, mint ahogy az statisztikailag várható lenne (ÁLVAREZ ET AL. 2014; ORAGUZIE ET AL. 2007). A kapcsoltsági egyensúlytalanság, a „linkage disequilibrium” (LD) mértéke fordítottan arányos a genetikai távolsággal, mivel a lókuszek között bekövetkező rekombinációk csökkentik az LD mértékét. Bár a lókuszek közötti kapcsoltság, azaz két gén közeli lokalizáltsága LD-t okoz, az LD azonban nem feltétlenül azonos a kapcsoltsággal, mivel a genomon egymástól távol levő lókuszek között is fennállhat. A Hardy–Weinberg szabálytól való eltérés okai olyan események is lehetnek, mint a mutáció, migráció, genetikai sodródás, szelekció, beltenyésztés és a populáció struktúra. Az LD térképezés kulcsa a vizsgált tulajdonság kialakításáért felelős lókuszt és a marker közötti LD megléte. Az LD mértéke meghatározza a genom különböző régióiban a térkép felbontóképességét, valamint az asszociációs analízis elvégzéséhez szükséges markersűrűséget. Olyan események, mint a szelekció, genetikai sodródás, önbeporzás, populáció struktúra és rokonsági fokok növelik, míg a magas rekombinációs és mutációs ráta csökkenti az LD mértékét (ERSOZ ET AL. 2007; FLINT-GARCIA ET AL. 2003; SINGH és SINGH 2015). Az LD mértéke a genomon nem egyenletes, egyes kromoszóma régióiban (rendkívül) gyakoriak a rekombinációs események („hot-spotok”), míg más kromoszóma régiókban olyan LD blokkok találhatók, melyeken belül rekombinációk rendkívül ritkán fordulnak elő. Általánosságban elmondható, hogy az idegenmegtermékenyülő és vadfajok vizsgálatához nagyobb marker sűrűség szükséges az LD kisebb mértéke miatt. Ezzel szemben a nemesített fajtákra és az öntermékenyülő fajokra nagyobb LD jellemző, tehát kevesebb marker is elegendő az asszociációs elemzésük kivitelezéséhez. Így kevesebb vonalat tartalmazó populációval is megfelelő statisztikai erő érhető el, viszont ennek az a hátránya, hogy csökken az elemzés felbontóképessége (ÁLVAREZ ET AL. 2014; GAUT és LONG 2003).

Az asszociációs analízishez használt populációk struktúrája, illetve az elkülönült populációk keveredése (admixture) az azonos kromoszómákon lévő, de egymástól távol elhelyezkedő lókuszek között, vagy a különböző kromoszómákon elhelyezkedő lókuszek között LD kialakulásához vezethetnek (ORAGUZIE ET AL. 2007; RAFALSKI 2002; SINGH és SINGH 2015). A távoli lókuszpárok közötti LD statisztikailag szignifikáns marker – tulajdonság asszociációt okozhat annak ellenére, hogy a marker nincsen kapcsolatban a fenotipikus variáció kialakításáért felelős génnel. Téves, fals asszociációkhoz vezethet továbbá, ha egy vizsgált jelleg értékei szignifikánsan különböznek az elkülönült alpopulációk között. Mivel ez esetben bármely lókuszt, melynek allélikus eloszlása az alpopulációk között különbözik, asszociálni fog a jelleggel (TUBEROSA ET AL. 2014; YU és BUCKLER 2006). Ilyen esetekben a marker valójában a populáció struktúrával korrelál, nem a vizsgált jelleggel. Ezért fontos az asszociációs analízis elvégzésekor a populáció struktúra megismerése és hatásának megfelelő korrekciója, mivel így kiküszöböljük (vagy jelentősen csökkentjük) a fals asszociációk mértékét (ÁLVAREZ ET AL. 2014; KANG 2002; SINGH és SINGH 2015). Ezért a populáció struktúra és rokonsági viszony hatásának csökkentésének érdekében kovariánsokat vonnak be az analízisbe, hogy a populáció struktúra és fenotípusos variancia közötti asszociációt statisztikailag kiküszöböljék (BURGHARDT ET AL. 2017; ERSOZ ET AL. 2007; SINGH és SINGH 2015).

Az ún. „structured association” modell egy kétlépcsős eljárás keretein belül a Bayesi statisztika segítségével a térképezési populáción belül fellelhető homogén csoportok (alpopulációk) számát határozza meg, majd egy csoportosítási mátrixot (Q-mátrix) generál, ami a genotípusok

különböző putatív alpopulációkhoz való tartozásának esélyét tartalmazza. Ezt a csoportosítási mátrixot vonják be kovariánsként a marker – tulajdonság asszociációk teszteléséhez használt általános lineáris modellbe (General Linear Model, GLM) a fals asszociációk elkerülése érdekében. A Q-mátrix helyett - hasonlóképpen kovariánsként - használhatók a marker adatok főkomponens analíziséből származtatott főkomponensek is. Az általános lineáris modell a nem normál eloszlású fenotípusos adatok használatát is lehetővé teszi. A „structured association” megközelítés azonban nem elég hatékony olyan erősen strukturált populációk elemzésére, melyek rokon genotípusokat is tartalmaznak (ABDURAKHMONOV ÉS ABDUKARIMOV 2008; BURGHARDT ET AL. 2017; FALUSH ET AL. 2007; PRITCHARD ET AL. 2000).

A „mixed linear modell” (MLM) a populáció struktúra és a páronkénti rokonsági viszonyok („kinship”, K-mátrix) meghatározásához a teljes genomot lefedő, nagyszámú markert használ, majd kovariánsként építi be őket a modellbe. A populáció struktúra és a rokonsági viszonyok hatásának egyidejű korrekciója legtöbbször nagyobb statisztikai erővel bír, mint azok a megközelítések, melyek csak az egyiket, vagy csak a másikat veszik figyelembe. Bizonyos esetekben azonban ez a megközelítés fals negatívok megnövekedett arányához vezethet a populáció struktúra és a rokonsági viszonyok túlkompensálása miatt. A populáció struktúra korrekciójának céljából Q-mátrix helyett egyéb olyan statisztikai módszerek is bevonhatók a modellbe, melyek genetikai hasonlóság alapján csoportosítják a vizsgált genotípusokat, ilyenek a klaszterező algoritmusok és ordinációs módszerek (KRAAKMAN ET AL. 2004; PRICE ET AL. 2006; SINGH és SINGH 2015).

Az EMMA („efficient mixed-model association”) a „mixed linear model” egy továbbfejlesztett verziója, ahhoz hasonlóan a populáció struktúra és a rokonsági viszonyok hatását korrigálja. A statisztikai teszt optimalizációjának, illetve az iterációk jelentősen csökkentett számítás kapacitásigényének köszönhetően nagyságrendekkel gyorsabb mint az MLM. Az EMMA algoritmus a teljes genomot lefedő nagyszámú markert használja a kinship rokonsági mátrix meghatározásához, melynek segítségével a populáció struktúra hatását korrigálja, e módszer a beltenyészett populációk esetén is hatékonyan használható (H. M. KANG ET AL. 2008; SCHERER és CHRISTENSEN 2016; SINGH AND SINGH 2015).

2.10.3.4 Marker – tulajdonság asszociációk szignifikancia határértékének meghatározása

Az asszociációs analízisek során nagyszámú hipotézisvizsgálatot végzünk, így a statisztikai próbák számának növekedésével a döntési hibák összeadódnak. Tehát véletlenszerűen előfordulhat, hogy olyan markert minősítünk szignifikáns hatásúnak (nullhipotézis elvetése), amelyik valójában nem felelős a vizsgált fenotípusos tulajdonság kialakulásáért: az ilyen találatokat fals pozitívnak („false discovery”) nevezzük. A marker – tulajdonság asszociációk szignifikancia határértékének tesztelésére kétféle megközelítés létezik: a Bayes faktor számítás és a p-érték becslés. A Bayes faktor a null- és egy alternatív hipotézis valószínűségnek az arányát mutatja meg, míg a klasszikus statisztikai megközelítés a statisztikai teszt p-értékét használja annak a valószínűségének a kifejezésére, hogy a nullhipotézist tévesen vettük el (ERSOZ ET AL. 2007; SINGH és SINGH 2015).

A többszörös tesztelés okozta hibák kiküszöbölésére alkalmazott Bonferroni eljárás megfelelően kezeli az elsőfajú hiba bekövetkezésének valószínűségét, vagyis alacsonyan tartja a tévesen szignifikánsnak ítélt eltérések számát. Viszont túlságosan konzervatív eljárás, ezáltal a statisztikai erő csökkenéséhez vezet, emiatt nem széleskörűen alkalmazott módszer (ERSOZ ET AL. 2007; SINGH és SINGH 2015). Mivel az LD térképezés inkább felderítő jellegű, mintsem megerősítő jellegű tanulmány, ezért kevésbé konzervatív eljárást szoktak használni. A Benjamini és Hochberg féle un. „hamis találati arány” („false discovery rate” - FDR) módszer a statisztikailag szignifikánsnak

talált eredmények között a hibás eredmények arányát (azaz a hibás találati arányt) vizsgálja. Egy adott fals találati arányhoz megállapítható egy küszöbérték, melynél kisebb p-értékű marker – tulajdonság asszociációk szignifikánsnak tekinthetők (BENJAMINI és HOCHBERG 1995; ERSOZ ET AL. 2007; SINGH és SINGH 2015).

2.10.3.5 A kenyérbúza genetikai térképezése

Kiemelkedő jelentőségéből adódóan a búza a növénygenetikai kutatások egyik legfontosabb tárgya. Mivel a kenyérbúza allohexaploid faj, ezért a gének többségének három pár homeoallélja van, melyek sokszor funkcionálisan kompenzálhatják egymást. Genetikai analizisét tovább nehezítik a különböző búzagenomokon lokalizált homeológ génekópiák között előforduló kis mértékű szekvenciakülönbségek (2%–4%), valamint az azonos genomon található paralógok előfordulása is (WANG ET AL. 2014). Az első búza genetikai térképek RFLP markerek segítségével készültek (CHAO ET AL. 1989). Később a véletlenszerűen felszaporított polimorf DNS markereket (J. SINGH ET AL. 1993), AFLP markereket (HARTL ET AL. 1999) és a mikroszatelit markereket (AHN ET AL. 1993) használtak.

Kenyérbúzára először SOMERS ET AL. (2004) készített mikroszatelit marker alapú kapcsoltsági térképekből konszenzus térképet, melyet referenciaként több mint egy évtizedig használtak. A nagy áteresztőképességű microarray technikák használata, mint a DArT (SEMAGN ET AL. 2006), később az SNP markerek (CABRAL ET AL. 2014) és a szekvenáláson alapuló genotipizálás módszere (LI ET AL. 2015) polimorf adatpontok millióit tették elérhetővé. A nagy teljesítményű genotipizálási módszerek használatának következtében több nagy sűrűségű konszenzus térkép vált elérhetővé (CAVANAGH ET AL. 2013; GARDNER ET AL. 2016; MACCAFERRI ET AL. 2015; WANG ET AL. 2014; WINFIELD ET AL. 2016). Míg más növényeknél, mint a rizsnél (*Oryza sativa* L.) és a kukoricánál (*Zea mays* L.) a sorba rendezett, annotált szekvenciák már évek óta elősegítették az agronómiai szempontból jelentős jellegek genetikai hátterének feltárását, addig a teljes búzagenom szekvenálása és egy referencia genom építése sokáig szinte lehetetlen feladatnak tűnt, mivel az emberi genomnál ötször nagyobb genommérete (~16 Gbp), allohexaploid genomjának komplexitása (melyben a repetitív szekvenciák aránya meghaladja a 85%-ot) rendkívül megnehezítette a feladatot (APPELS ET AL. 2018; ARUMUGANATHAN és EARLE 1991; VASIL 2007). Végül a hagyományos fizikai térképezési módszerek és a korszerű szekvenálási technikáknak köszönhetően, 13 éves kutatómunka eredményeként elérhetővé vált a búza első referenciagenomja (APPELS ET AL. 2018). A 21 kromoszóma sorba rendezett és annotált szekvenciáinak adatbázisa 107 891 kandidáns gént tartalmaz, a hozzájuk tartozó szabályozó régiókkal. Ez a referencia genom felgyorsítja az agronómiai szempontból fontos kvantitatív jellegek genetikai alapjának feltárását a következő évtizedekben (APPELS ET AL. 2018).

2.11 A nitrogén hasznosítási hatékonyság genetikai hátterének feltárása gabonafélékben

A mezőgazdasági termékek iránti növekvő igények kielégítéséhez, a gabonafélék tápanyaghasznosítás hatékonyságának olyan ütemű fejlesztése szükséges, amit kizárólag hagyományos nemesítési módszerek alkalmazásával már nehézkesen megvalósítható (HAN ET AL. 2016). A nitrogén hasznosítással kapcsolatos ismeretek bővítése szükséges a nemesítés marker alapú szelekcióval való felgyorsításához és a NUE tranzgénikus fejlesztéséhez. A NUE-ben és annak fő komponenseiben számos tanulmány tárt fel nagymértékű genetikai variabilitást a főbb gabonanövények nemesítési anyagában még alacsony N elérhetőség esetén is, ami alapvető feltétele a jellegek hatékony fejlesztésének. A vadfajok és tájfajták főként gyenge N elérhetőséghez való

alkalmazkodáshoz hordozhatnak további hasznos allélokat (BARRACLOUGH ET AL. 2010; HIREL ET AL. 2001; LAPERCHE ET AL. 2007; LE GOUIS ET AL. 2000; ORTIZ-MONASTERIO ET AL. 1997; VAN SANFORD és MACKOWN 1986).

A NUE-t vizsgáló tanulmányok a legnagyobb kihívását a NUpE precíz meghatározása jelenti. A N felvételt meghatározó gyökérmorfológia vizsgálata és a növény számára a vegetációs szezonban elérhető N mennyiségének pontos meghatározása rendkívül idő- és költségigényes, ami a kvantitatív jellegekre jellemző nagy horderejű tanulmányok kivitelezését nagymértékben megnehezíti. A nagy áteresztőképességű fenotipizálási technikák elterjedésének hiányában a gyökérmorfológiához köthető QTL-ek száma még limitált (HAN ET AL. 2015; HAWKESFORD és GRIFFITHS 2019).

A NUE fenotípusos megnyilvánulása a talaj N tartalmán kívül nagymértékben függ egyéb környezeti tényezők módosító hatásaitól is, továbbá a tanulmányok többségében nagymértékű genotípus-környezet kölcsönhatás is megfigyelhető. A tanulmányokban azonosított lókuszok hatása többnyire környezetfüggő, ezért az eredmények validálása szükséges évjáratokon és környezeteken keresztül. Ennek megfelelően kevés nemesítési programokba bevonható stabil QTL mutattak ki, inkább az adott fajra és környezeti körülményre jellemző variációkat sikerült azonosítani. Általánosságban kijelenthető hogy a jó N ellátottságú körülmények között több QTL-t sikerült kimutatni, mint N hiány esetén (GALLAIS és HIREL 2004; HAN ET AL. 2015; KINDU ET AL. 2014; RANJAN és YADAV 2019). A növények módosítják a N formák felvételében, növényen belüli szállításában és az asszimilációban résztvevő gének kifejeződését, ami lehetővé teszi a gyökér N felvételének szabályozását, a szén és a N anyagcsere közötti egyensúly fenntartását a környezeti feltételekhez való alkalmazkodás érdekében (HACHIYA és SAKAKIBARA 2016; O'BRIEN ET AL. 2016; R.-R. C. WANG ET AL. 1994). Ennek mértékét jól szemlélteti, hogy egyes transzkriptom analízisek szerint a génkészlet körülbelül 10%-nak expressziója a nitrát koncentrációja által szabályozott (NACRY ET AL. 2013).

Számos tanulmányban kimutatták a *Ppd*, *Vrn* és *Rht* géncsaládok korrelációját a NUE alkomponenseivel. A jelenség háttérében többek között az áll hogy ezek a jellegek meghatározzák a növekedésének, fejlődésének ütemét, továbbá a HI és a gyökérnövekedés közvetítő hatását feltételezik. Azonban a teljes kapcsolatrendszer még pontosan nem tisztázott. Ezért érdemes az eredmények értelmezésekor az előbbi géncsaládok lehetséges módosító hatását figyelembe venni (HABASH ET AL. 2007; HAWKESFORD és GRIFFITHS 2019; ANNE LAPERCHE ET AL. 2007; QURASHI ET AL. 2011).

Különbféle molekuláris markertechnológiákkal és térképezési populációkkal számos kvantitatív genetikai tanulmány vizsgálta a búza NUE-nak a genetikai háttérét, a lényegesebb tanulmányokat a 2. mellékletben foglaltam össze. Búzánál és kukoricánál a hangsúlyt főleg kétszülős térképezési populációk vizsgálatára fektették, mint a dihaploid populációk (AN ET AL. 2006; BOGARD ET AL. 2011, 2013; FONTAINE ET AL. 2009; HABASH ET AL. 2007; LAPERCHE ET AL. 2006, 2007; LI ET AL. 2011; QUARRIE ET AL. 2005; ZHENG ET AL. 2010) illetve rekombináns beltenyésztett vonalak (GARCÍA-SUÁREZ ET AL. 2010; GUO ET AL. 2012; LI ET AL. 2011; SUN ET AL. 2013; XU ET AL. 2014).

Ilyen populáció például a búza a Arche × Recital populáció, amivel hidrokultúrában alacsony N ellátottságú körülmények közötton végztek N hasznosítási hatékonysággal és N felvétellel kapcsolatos vizsgálatokat aminek eredményeként 32 QTL-t sikerült azonosítani (A. LAPERCHE ET AL. 2006). Majd hét környezetben, alacsony és bőséges N ellátottságnál terméskomponensek és a szemtermés fehérjetartalom vizsgálatokor összesen 233 QTL-t sikerült azonosítani, melyek közül néhány *Rht-B1* és a *Ppd-D1* lókuszok közelében helyezkedett el (ANNE LAPERCHE ET AL. 2007).

Végül szántóföldi körülmények között 3 évjáraton keresztül glutamin-szintáz, glutamát-dehidrogenáz enzimaktivitás, ammonium, aminosav és fehérjetartalom méréseket végeztek különböző fenológiai fázisokban. A tanulmány folyamán összesen 148 QTL-t azonosítottak, melyek közül 26 a glutamát-dehidrogenáz aktivitással, míg 25 a glutamát szintáz aktivitással volt összefüggésbe hozható (FONTAINE ET AL. 2009).

Egy másik populációnál 182 őszibúza rekombináns beltenyésztett vonal hat környezetben végzett vizsgálatokor 21 N felvétellel, hasznosítással, növénymagassággal, terméshozammal, szemtermés N felvétellel és tartalommal kapcsolatos QTL-t sikerült azonosítani. Melyekből 3 QTL-t a *Rht8*, az *Rht-B1b* és a *TaGW2* gének közelében azonosítottak (Y. Xu et al. 2014). Különböző ammonium, nitrát tartalmú oldatokat használó hidrokultúras kísérletben 131 rekombináns beltenyésztett őszibúza vonalak vizsgálatokor 147 gyökér és hajtástömeghez köthető QTL-t sikerült azonosítani (SUN ET AL. 2013). Azonos számú rekombináns beltenyésztett vonalon végzett hirdukultúras vizsgálatokor 380 gyökérmorfológiával, tápanyaghasznosítással és felvétellel kapcsolatos QTL-t azonosítottak (GUO ET AL. 2012).

Egy dupla haploid populációnál öt kalással kapcsolatos jelleget vizsgáltak négy különböző N ellátottság mellett, két évjáraton keresztül. A vizsgálatok eredményeként összesen 70 QTL-t azonosítottak, melyből 16 stabil QTL-re a N kezelésnek csak kis hatása volt (DENG ET AL. 2017).

Egy 114 rekombináns beltenyésztett vonalból álló őszi búza populációban két évjáraton keresztül vizsgálta a virágzási időt és a terméskomponenseket. A vizsgálatok eredményeképpen összesen 138 QTL-t azonosítottak (GARCÍA-SUÁREZ ET AL. 2010). CUI ET AL. (2014) 188 rekombináns beltenyésztett őszibúza vonalból álló populáció segítségével állítottak össze egy genetikai térképet, amin 36 terméshozammal és műtrágya reakcióval kapcsolatos QTL-t azonosítottak. Végül hidrokultúras kísérletben különböző N és foszfor ellátottság mellett, egy rekombináns beltenyésztett vonalokból álló populációt használtak hogy maximális gyökér hosszúság és száraz gyökér és szár tömeggel kapcsolatos QTL-k kimutatására. A vizsgálatok eredményeként 11 kromoszómán összesen 17 QTL-t azonosítottak (REN ET AL. 2017).

Míg a tanulmányok egy része a terméskomponensekre és a termés minőségére összpontosított, addig más tanulmányok a már ismert N anyagcserében szerepet játszó enzimek aktivitását vagy a növény különböző szerveiben található N anyagcsere termékeinek koncentrációbeli változatosságát vizsgálták (AN ET AL. 2006; HABASH ET AL. 2007; LAPERCHÉ ET AL. 2006; LAPERCHÉ ET AL. 2007, 2008). Szántóföldi körülmények között 3 éven keresztül a glutamin szintáz és a glutamát-dehidrogenáz aktivitását vizsgálták egy dupla haploid populációban. Melynek eredményeként összesen 13 glutamát-dehidrogenáz és 15 glutamin szintázhoz köthető QTL-t azonosítottak, melyek közül 4, illetve 3 évjáratokon keresztül azonosítható volt (J ET AL. 2008).

A NUE-vel kapcsolatos tanulmányokban nagyszámú QTL-t azonosítottak a N felvétel és asszimiláció génjeinek közelében (GARNETT ET AL. 2015). Például egy tanulmányban 21 növekedéshez, terméshozamhoz és N asszimilációhoz köthető jelleget vizsgáltak őszibúza dupla haploid vonalakon. A vizsgálatok eredményeként 164 QTL-t azonosítottak melyből egy glutamin-szintáz aktivitáshoz köthető *GS2* lókuszt közelében térképeződött a 2A kromoszómán, míg egy másik a *GSr* lókuszt közelében a 4A kromoszómán. A glutamin-szintáz aktivitással és szemtermés N tartalommal kapcsolatos QTL-ek többnyire azonos régióba térképeződtek (HABASH ET AL. 2007).

Több tanulmánynál arra a következtetésre jutottak hogy a N felvétel és asszimiláció génjei, illetve szabályozó régiói a NUE fejlesztésének fontos jelöltjei lehetnek. Azonban a legtöbb enzimet

kódoló génhez köthető QTL kis hatással rendelkezik és a gentikai térkép alacsonyabb felbontása miatt további finom térképezés szükséges. A nitrát reduktáz a legtöbb növénynél két gén kontrollja alatt áll (RANJAN és YADAV 2019). Búzánál a nitrát reduktáz 1 (*TaNRI*) gént a 6. homeológ kromoszóma csoport rövidkarjain azonosították, míg a nitrit reduktáz (*TaNIR*) gént a 6. homeológ kromoszóma csoport hosszúkarjain található (BUCHNER és HAWKESFORD 2014; CUI ET AL. 2016).

A növények többségében két géncsalád a *GLN1* és *GLN2* felelős a glutamin szintáz kifejeződésért. A *GLN1* géncsaládnak a szenescencia során felszabaduló ammónium újrahassznosításában van jelentős szerepe. Míg a *GLN2* géncsalád a nitrát redukció és a fotorespiráció során keletkező ammónium (újra)asszimilációját szabályozza C3-as növényekben (RANJAN AND YADAV 2019). Búzánál a glutamin szintáz a szekvenencia- és filogenetikai-analízisek alapján 4 géncsaládba sorolták: *GS2*, *GSI*, *GSr* és *GSe* (SCHOLTEN 1994; ZHANG ET AL. 2017). Búzában a citoplazmatikus *TaGSI* gént a 6. homeológ kromoszóma csoport hosszúkarjára térképezték. A másik két citoplazmatikus glutamin szintáz izoforma (*TaGSe*, *TaGSr*) génjeit pedig a 4. homeológ kromoszóma csoport rövidkarján azonosították. A glutamin szintáz leginkább kloroplasztisban lokalizálódó izoformájának (*TaGS2*) génjei búzánál a 2. homeológ kromoszóma csoport hosszúkarján helyezkednek el (BUCHNER és HAWKESFORD 2014; CUI ET AL. 2016). Búzánál és rizsnél számos tanulmány (BINGHAM és WU 2011; FONTAINE ET AL. 2009; HABASH ET AL. 2007; LAPERCHE ET AL. 2007; OBARA ET AL. 2001; PRASAD ET AL. 1999; YAMAYA ET AL. 2002; D. YANG ET AL. 2007) termésmennyiséghez és N hasznosításhoz köthető QTL-eket azonosított a *GS2*-t tartalmazó genetikai régióban, kiemelve ezen régió jelentőségét.

Búzában a ferredoxin-függő glutamát-szintáz izoformához köthető *TaFd-GOGAT* géneket a 2-es homeológ kromoszóma csoport tagjain, míg a NADH-függő glutamát-szintáz izoforma enzimaktivitásáért felelős *TaNADH-GOGAT* géneket a 3-as homeológ kromoszóma csoport tagjain azonosították (BOISSON ET AL. 2005; HUA LI ET AL. 2017; J. YANG ET AL. 2019; YONEYAMA és SUZUKI 2019). A glutamát-dehidrogenáz (GDH) izoformáit közül a glutamát dehidrogenáz 2 (*TaGDH2*) enzim génjeit azonosították a 2. homeológ kromoszóma csoport hosszúkarján (BUCHNER és HAWKESFORD 2014; CUI ET AL. 2016; SIMONS-SENFTLE ET AL. 2018).

Több tanulmány kiemelte hogy a N felvétel és anyagcsere szabályozó fehérjéi job jelöltjei lehetnek a NUE szabályozásának (GARNETT ET AL. 2015). A búzában és árpában azonosított *Gpc-B1* lókusznak fontos szerepe van a szemtermés irányú N allokációban, tehát a NHI szabályozásában és a GPC kialakításában (HEIDLEBAUGH ET AL. 2008; C. UAUY ET AL. 2006; CRISTOBAL UAUY ET AL. 2006). A gént a NAM-B1 transzkripció faktor szabályozza, a funkcionális allélt Skandináv populációkban mutatták ki, ahol felgyorsította a szenescenciát, ezáltal elősegíti a remobilizációs folyamatokat (EAGLES ET AL. 2014; HAGENBLAD ET AL. 2012; CRISTOBAL UAUY ET AL. 2006). Egy másik tanulmányban a vad emmer és durum búzában a szenescenciát késleltető NAC transzkripció faktor és a szemtermés N, cink és vastartalma között szoros összfüggést sikerült kimutatni (CRISTOBAL UAUY ET AL. 2006).

Mivel a nitrogen hasznosítási hatékonyság egy komplex poligénes tulajdonság ezért diverz populációk használata alkalmasabb lehet genetikai háttérének feltárására. A környezethez jól adaptálódott vonalakat tartalmazó nagy, diverz asszociációs paneleket (BORDES ET AL. 2013; CORMIER ET AL. 2014; GARCÍA-SUÁREZ ET AL. 2010; LI ET AL. 2011) és sokszülős kísérleti populációkat (HUANG ET AL. 2012; WINGEN ET AL. 2017) jelentősen kevesebb tanulmány vizsgált genom szintű asszociációs analízis segítségével.

3 ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1 A tenyészeti kísérletek jellemzése

A kísérleti rendszer leírását az alábbi pontokban ismertetem.

3.1.1 A kísérlet helye, elrendezése, a kezelések módja, ideje és kivitelezése

A nitrogén hasznosítási hatékonyság vizsgálatára irányuló kisparcellás szántóföldi kísérleteinket a Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézet (2019. szeptember 1-je óta Agrártudományi Kutatóközpont) agrotechnikai kísérleti területein végeztük három egymást követő (2012-2015) évjáratban. A kísérleti területek erdőmaradványos csernozjom talajon, 105 m-es tengerszint feletti magasságban helyezkedtek el, melyek földrajzi koordinátái: 47°18' É, 18°48' K. A kísérleteket minden évben három ismétléssel állítottuk be, kéttényezős, osztott parcellás („split-plot”) elrendezésben. Az alparcellákban összesen 93 őszi búzafajtát vizsgáltunk. A főparcellákban a két műtrágyakezelés hatását tanulmányoztuk:

- N_0 : 0 kg ha⁻¹, azaz nitrogénműtrágya kijuttatás nélkül (extenzív technológia)
- N_{120} : 120 kg ha⁻¹ mennyiségű N hatóanyag egymenetes kijuttatása bokrosodáskor fejtrágya formájában (a mezőgazdasági gyakorlatnak megfelelően).

Az N_0 kezelésnél csak a talajoldatban lévő és a talajban mineralizálódó N volt a növények számára elérhető. Az N_{120} kezelés esetén a bokrosodás fenológiai fázisban (Zadoks 21-24) 120 kg ha⁻¹ N hatóanyag mennyiségű fejtrágyát jutattunk ki tavasszal, egy menetben, repítőtárcsás műtrágyaszóróval.

Az évjárathatás következtében a fenológiai fázishoz kötött fejtrágya kijuttatás időpontjai és a műtrágya-formák a következők voltak:

- 2013.04.17. 353 kg ha⁻¹ ammónium-nitrát (NH₄NO₃; 34% N)
- 2014.03.07. 445 kg ha⁻¹ péthisó (NH₄NO₃+ CaMg(CO₃)₂; 27% N)
- 2015.03.17. 445 kg ha⁻¹ péthisó (NH₄NO₃+ CaMg(CO₃)₂; 27% N)

Az első két kísérleti évben az elővetemény szeptember közepén betakarított napraforgó, míg a harmadik évben szeptember közepén betakarított kukorica volt. Az elővetemény betakarítását szárzúzás, tárcsázás és annak lezárása követte. Az ezt követő alaptrágyázás megtervezése a talaj tápanyag szolgáltató képességének figyelembevételével történt. A területek tápanyag szolgáltató képessége nem indokolta alaptrágyázáskor N műtrágya kijuttatását. A többi makroelemet pedig olyan mennyiségben juttattuk ki, hogy - a várható termésszint mellett - kálium vagy foszfor hiány ne korlátozza a növények termőképességét. A repítőtárcsás alaptrágya kiszórását szántás és annak lezárása követte. A 2012-es alaptrágyázás alkalmával 250 kg ha⁻¹ szuperfoszfát (Ca(H₂PO₄)₂ + CaSO₄; 18% P₂O₅) és 150 kg ha⁻¹ kálisó (KCl; 60% K₂O) került kijuttatásra. A 2013 őszén a talaj jó tápanyag szolgáltató képessége miatt nem volt indokolt az alaptrágyázás. A talajvizsgálati adatok alapján a 2014-es alaptrágyázáskor 350 kg ha⁻¹ szuperfoszfát és 150 kg ha⁻¹ kálisó kijuttatása volt indokolt. A magágykészítés minden esetben kompaktorral történt. A vetést 0,12 m sortávolsággal, hektáronként 5 millió csírával számolva végeztük, 12 soros parcellavetőgép segítségével; a parcellák nettó mérete 3×1,44 m volt. A vetési időpontok a következők voltak: 2012.10.19., 2013.10.21. és 2014.10.02. A tenyészidőszak alatt a gyomok, a kórokozók és a kártevők ellen a mezőgazdasági gyakorlatnak megfelelően védekeztünk. Szárrövidítő regulátor vegyszereket nem alkalmaztunk.

Teljes éréskor, a parcellák fenotípusos felvételezése után, a betakarítást kisparcella kombájnnal végeztük. A betakarítógép működéséből adódóan (minden kisparcella termése külön vászonzsákba került) minden egyes kisparcella termésmennyisége pontosan meghatározható volt. A betakarítások időpontjai a következők voltak: 2013.07.18., 2014.07.21. és 2015.07.14.

3.1.2 A tenyészkerti kísérlet talajviszonyai és a kísérleti területek tápanyagellátottsága

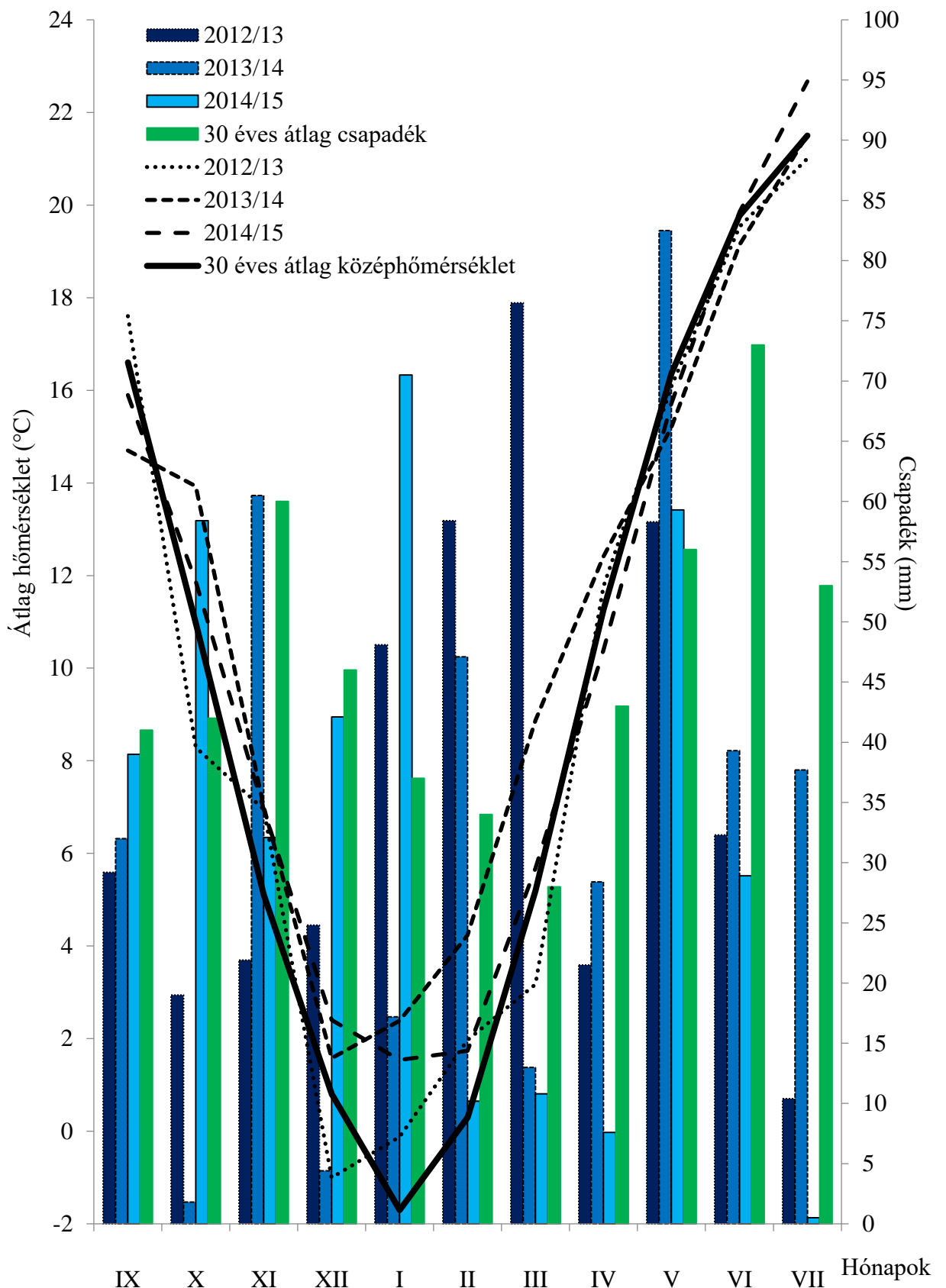
A kísérleti területek Martonvásár határában találhatók, talajuk mély termőrétegű, erdőmaradványos csernozjom. Minden évjáratban a művelt rétegből vett minták akkreditált talajvizsgálatára került sor. Így a talajok agrokémiai jellemzőinek (3. melléklet) ismeretében állapítottuk meg a kijuttatandó alaptrágya mennyiségét. A területek talaja humuszban gazdag, morzsalékos szerkezetű, viszont művelt rétegük CaCO_3 tartalma, tápanyag ellátottságuk változatos volt. A talaj induló N tőkéjének megállapítása céljából kora tavasszal a kísérleti parcellák talajából kézi talajfúró segítségével 0-30 és 30-60 cm mélységből pontmintákat vettünk, kezelésenként, rétegenként és ismétlésenként négy átlagmintából összeállított mintákat küldtünk szűkített talajvizsgálatra a NÉBIH NTAI Velencei Talajvédelmi Laboratóriumába. A növények számára a tavasszal rendelkezésre álló N mennyiségét, azok formáját az 1. táblázat foglalja össze.

1. táblázat. A martonvásári kísérleti területeken elérhető nitrogénformák mennyisége talajrétegenként 2012, 2013 és 2014 tavaszán

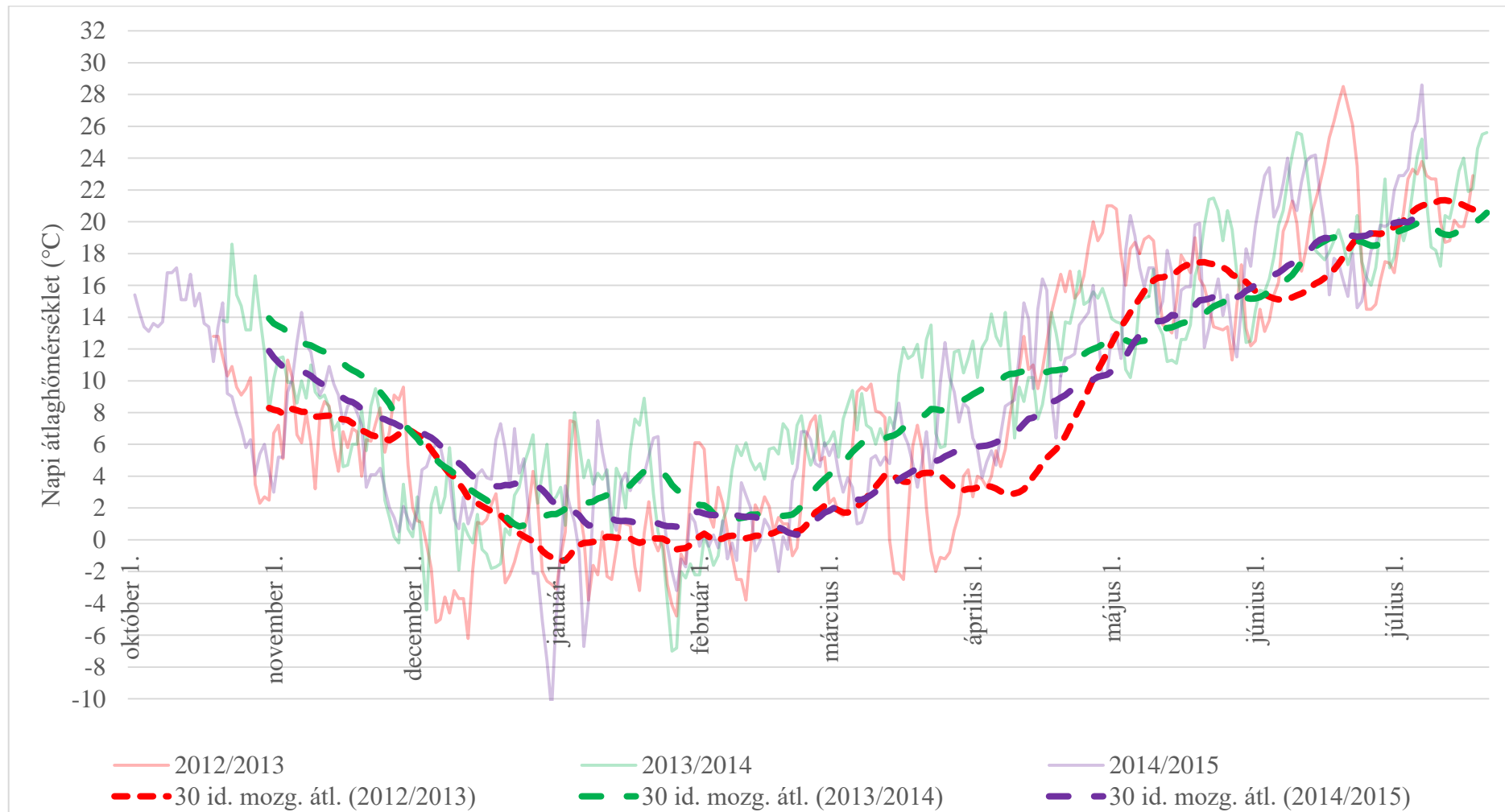
Vetés éve	Vizsgált talajréteg (m)	$\text{NO}_3+\text{NO}_2\text{-N}$ (mg kg^{-1})	$\text{NH}_4\text{-N}$ (mg kg^{-1})	N_{min} (kg ha^{-1})	pH	Humusz tartalom (%)
2012	0-0,3	1,9±0,51	0,9±0,55	21	6,64	2,24
	0,3-0,6	1,3±0,36	0,7±0,19			
2013	0-0,3	4,4±1,82	0,5±0,16	494	7,22	3,02
	0,3-0,6	87,5±56,90	65,5±53,83			
2014	0-0,3	7,5±3,46	0,4±0,00	78	7,02	2,75
	0,3-0,6	6,8±1,50	2,1±2,42			

3.1.3 A kísérleti évek meteorológiai adatai

A kísérleti területeket általában napsütéses és aszályra hajlamos nyári időjárás jellemzi. Az évi középhőmérséklet 9-11°C, a nyári hónapok középhőmérséklete 19-22°C, a lehullott éves csapadék mennyisége átlagosan 559 mm körül alakul. A szántóföldi kísérletek meteorológiai adatait az Agrártudományi Kutatóközpont Mezőgazdasági Intézet területén elhelyezett meteorológiai állomás szolgáltatta. A kísérleti területek átlaghőmérsékletének és csapadék viszonyainak havi alakulását a 2. ábra, a napi átlaghőmérsékletek alakulását a három vizsgált évjáratban vetéstől aratásig a 3. ábra mutatja be.



2. ábra. A kísérletek átlaghőmérsékletének és csapadék viszonyainak alakulása szeptembertől aratásig a három kísérleti évben és 30 év átlagában (Martonvásár, ATK MGKI Meteorológiai Állomás). Az ábrán a vonaldiagram az átlaghőmérsékletet az oszlopdiaagram pedig a lehullott csapadék mennyiségét ábrázolja hónapokénti felosztásban.



3. ábra. A kísérletek napi középhőmérsékletének alakulása és 30 napos mozgó átlaga vetéstől aratásig a három vizsgált évjáratban.

A három évjárat vetéstől kalászosításig számított hasznos hőösszege 906°C, 1068°C és 1196°C volt. A hasznos hőösszeg számításához az őszi búza bázishőmérsékletét 2°C-nak vettük. A hőségnapok száma a három év során 12, 15 és 13 nap volt, míg forró napot 2012/2013-as évjáratban egyet, a 2014/2015-ös évjáratban kettőt regisztráltak.

3.1.4 A kísérletbe vont genotípusok kiválasztásának szempontjai és jellemzésük

A fajták kiválasztásánál a fő szempont az volt, hogy a gyűjtemény reprezentálja a Közép-Európában termesztett őszi búzafajták diverzitását. Ezért a kísérletben vizsgált 93 őszi búza genotípus legnagyobb része a közép-európai fajtasortimentet képviseli, azaz olyan elit fajtákat és nemesítési anyagokat választottunk, melyek a közép-európai klimatikus viszonyokhoz és termesztési körülményekhez, tehát a kísérlet körülményeihez megfelelően adaptálódtak. A gyűjtemény tartalmaz nagy terméshozamú, magas fehérjetartalom elérésére alkalmas, jó tápanyagreakciójú és kiváló alkalmazkodó képességű genotípusokat is. A gyűjteményben megtalálható néhány régi, a köztermesztésben egykor elterjedt és a nemesítésben később felhasznált (pl.: 'Bezostaja 1', 'Bánkúti 1201'), valamint néhány olyan nem közép-európai fajta (pl.: 'Nudakota') is, amelyeknek a magyarországi nemesítésben jelentős szerepük van. A kísérletben vizsgált búzafajták listáját, fő tulajdonságaikat a 4. mellékletben foglaltuk össze.

3.2 Fenotípusos megfigyelések, mérések, paraméterek számítása, nitrogéntartalom meghatározás és az alkalmazott statisztika

A hat környezetben (3 évjárat x 2 N ellátottsági szint) számos agronómiai szempontból jelentős vagy nitrogén hasznosítási hatékonysággal kapcsolatos jelleg felvételezésére került sor. A felvételezések időpontját a búza egyedfejlődési stádiumaihoz kötöttük, melyek meghatározásához a Zadok féle fenológiai kódrendszert (ZADOKS ET AL. 1974) használtuk.

A termésmennyiséget (GY) a teljes kisparcella anyagából határoztuk meg. A vetés időpontjától a kisparcella 50%-ának kikalászosításig (Zadoks 59) eltelt időt napokban kifejezett kalászosítási időként (HD) jegyeztük fel. Az átlagos növénymagasság (PH) felvételezésére a teljes érés (Zadoks 92) stádiumában került sor. Növénymagasságként a kisparcellákat jól reprezentáló három növénynél a talajfelszíntől a növények kalász tetejéig (szálka nélkül) mért átlagos távolságát jegyeztük fel.

A parcellákat kisparcella kombájn segítségével teljes éréskor takarítottuk be. Minden egyes kisparcella termését pontosan lemértük, majd a parcellánként betakarított termésmennyiségből a hektáronkénti termésmennyiséget (GY) számoltuk. Még a kombájnos betakarítás előtt minden egyes parcellából egy reprezentatív sor egy méteréről az összes növényt tövestől begyűjtöttük. Ezeket a mintákat szárítószekrényben 70°C-on, tömegállandóságig szárítottuk. Szárítás után eltávolítottuk a gyökereket, majd analitikai mérleg segítségével lemértük a föld feletti biomassza tömegét. Ezt követően eltávolítottuk a kalászokat, meghatároztuk a folyóméterenkénti kalászszámot (SN) és lemértük a szalma tömegét (SY). A kalászok cséplése és tisztítása után a kalászokból származó szemeket Condator magszámoló készülékkel (Pfeuffer & Co GmbH) leszámoltuk, majd tömegüket analitikai mérleg segítségével lemértük. A szemtermés és föld feletti biomassza tömegének hányadosából harvest-indexet (HI) számítottunk; a szemszám és a kalászszám hányadosából pedig meghatároztuk a kalázonkénti szemszámot (GN). Az ezerszemtömeget (TGW) a magok számának és tömegének ismeretében számítottuk ki.

A szemtermés és szalma N tartalmának méréséhez a légszáraz szalmát és szemtermés mintákat Retsch ZM 200 centrifugális malom segítségével homogenizáltuk. Az örölt minták N

tartalmának meghatározását Elementar Rapid N III (Elementar Analysensysteme GmbH) készülékekkel végeztük el, mely analizátor működése a Dumas féle módszeren alapul. A szemtermésben (NUp_{grain}) és a szalmában lévő N mennyiségét a szemtermés és a szalma N tartalmának illetve tömegének ismeretében számítottuk ki és kg ha⁻¹ mértékegységben fejeztük ki. A szemtermés fehérje tartalmának (GPC) kiszámításához a szemtermés N tartalmát, 5,7-tel szoroztuk LOPEZ-BELLIDO ET AL. (2004) ajánlásai alapján.

A nitrogén hasznosítási hatékonyság (NUE) kiszámításához Moll et al. (1982) definícióját használtuk, miszerint a NUE a szemtermés mennyiségének és a növény számára elérhető (talajban elérhető N + műtrágya N) N mennyiségének a hányadosa. Aratáskor a föld feletti növényi részekben megtalálható N mennyiségét azonosnak tekintettük a növény által felvett N mennyiségével. Ennek megfelelően a felvett nitrogén hasznosulásának hatékonyságát (NUtE) a termésmennyiség (GY) és a föld feletti növényi részekben megtalálható összes N mennyiségének (NUp_{full}) a hányadosaként számoltuk, ahol az NUp_{full}-t a szemterméssel és a szalmával betakarított N össz mennyiségnek definiáltuk és kg ha⁻¹-ben fejeztük ki. A nitrogén felvételének hatékonyságát (NUpE) a föld feletti növényi részekben megtalálható összes N (NUp_{full}) és a növény számára elérhető N mennyiségének hányadosaként határoztuk meg. A nitrogén harvest-indexet (NHI) a szemterméssel betakarított N (NUp_{grain}) mennyiségének és a növény által felvett összes N (NUp_{full}) mennyiségének hányadosaként számítottuk ki, ahol az NUp_{grain} a szemterméssel betakarított N össz mennyisége (N kg ha⁻¹). A szemtermés nitrogén felhalmozási hatékonyság (GNACE: grain N accumulation efficiency) a szemterméssel betakarított N (NUp_{grain}) és a növény számára elérhető nitrogén mennyiségének hányadosa. A megfigyelt és számított fenotípusos paraméterek listája és kiszámításuk módja az 5. mellékletben található.

A felvételezett jellegek adatainak statisztikai elemzését és kiértékelését az SPSS v. 22.0 (IBM, Statistical Package for the Social Sciences) statisztikai szoftverrel végeztük. A torzító adatpontok (outlierek) kereséséhez Cook-féle D-statisztikát használtunk. A parametrikusság feltételeinek ellenőrzéséhez Levene tesztet és Kolmogorov-Smirnov próbát végeztünk, nagyszámú minta esetén figyelembe vettük a központi határeloszlás tétel (WILCOX 2010) törvényszerűségeit. A vizsgált jellegek többváltozós regressziós elemzéséhez általános lineáris modellt használtunk.

A vizsgált jellegek összefüggéseinek vizsgálatához Pearson-féle korrelációt használtunk. A genotípus-, környezeti- és kezelés-hatás között fennálló kapcsolatot általános lineáris modellel vizsgáltuk. A környezeti hatás minimalizálása érdekében a felvételezett jellegek különböző ismétlésekből származó adatait genotípusonként átlagoltuk, majd az átlagértékeket használtuk fel az asszociációs analízishez. A kezeléshatás kimutatására variancia analízist végeztünk. A dolgozatban a szignifikáns eltérések jelölése: *: p<0,05; **: p<0,01; ***: p<0,001.

Meghatároztuk a vizsgált jellegek tágabb értelemben vett örökölhetőségi/ismételhetőségi (broad-sense heritability) értékszámát is. Ami a teljes fenotípusos varianciájának genetikai komponensekkel meghatározható hányadát jelenti: $H^2 = \frac{V(G)}{V(P)} = \frac{V(G)}{V(G)+V(E)}$. Ahol a fenotípusos (VP) variancia a genetikai (VG) és a környezeti variancia (VK) összege.

3.3 Genotipizálás

A kísérletben vizsgált 93 vonal genomi DNS-ét fajtánként 4 fiatal növény leveléből a Qiagen cég DNeasy® Plant Mini Kit-jével izoláltuk, a gyártó által megadott protokoll alapján. Az izolált DNS mennyiségét és minőségét NanoDrop™ ND-1000 (NanoDrop, Thermo Scientific, Wilmington, DE, USA) készülékkel ellenőriztük. PCR lemezen (plate) 100 µl mennyiségű, 50 ng µl⁻¹ koncentrációjú DNS mintákat küldtük el a Diversity Array Technology cég (Canberra, Australia; <http://diversityarrays.com/>) részére, ahol a DNS minták GBS analízisét „wheat DArTseq™ 1.0” búzára optimalizált platformon végezték el, SANSALONI ET AL. (2011) által leírt protokoll szerint. A kapott szekvenciákat, pozíciójuk meghatározása érdekében a „wheat_ChineseSpring” referencia genomhoz illesztették.

A genotipizálás eredménye két típusú marker adatot tartalmaz: domináns, úgynevezett „silicoDArT markerek”-et, melyek hasonlóképpen a microarray hibridizáción alapuló DArT markerekhez, a restriktív fragmentumok jelenlétéről vagy hiányáról nyújtanak információt, míg a másik típus, a kodomináns SNP markerek a restriktív fragmentumok szekvenált végeiben fellelhető egypontos nukleotid polimorfizmusokat írták le (HUIHUI LI ET AL. 2015).

A marker adatok szűréséhez három fő marker minőséget jellemző paramétert számítottunk: (1) „call rate”: a marker sikeres genotipizálási arányát mutatja meg a genotípusok között (ANDERSON ET AL. 2010); (2) „reproducibility” (reprodukálhatóság) azt jelzi, hogy az adott marker technikai ismétlései milyen arányban mutattak azonos eredményt. A minimális küszöbérték mindkét paraméternél 95% volt. Végül (3): a „minor allele frequency” (ritka allél előfordulási gyakorisága) alapján az 5%-nál ritkább allélfrekvenciájú markereket zártuk ki a további analízisekből.

A mindkét SNP allélt hordozó lókuszt (azaz a heterozigóták aránya) aránya rendkívül alacsony volt. Ezért, a hasonló esetekben bevált gyakorlatnak megfelelően, a heterozigóta lókuszt „hiányzó adatnak” tekinthettük és az SNP markereket „kétallélos domináns marker”-ként kezeltük, melyek így már alkalmasak voltak Bayesi statisztikai analízishez és kinship rokonsági együttható számításához is (SINGH és SINGH 2015).

A markerminőséget jellemző paraméterekkel történő szűrés után kigyűjtöttük azokat a markereket, melyeknek a referencia genom alapján ismert volt a kromoszomális pozíciója, mivel az ismeretlen kromoszomális elhelyezkedésű markereket nem használtuk fel a kapcsoltsági egyensúlytalanság vizsgálatához és asszociációs analízishez.

3.4 Populáció struktúra analízis, rokonsági viszonyok vizsgálata

A vizsgált gyűjtemény populáció struktúráját több különböző módszerrel vizsgáltuk, majd a módszerek eredményeinek következetességét is meghatároztuk. A 93 genotípus legvalószínűbb elkülönülését a STRUCTURE 2.3.4 szoftver csomag úgynevezett Bayes statisztikai megközelítés segítségével határoztuk meg (FALUSH ET AL. 2007). A szoftver a vizsgált genotípusokat az allélmintázatuk alapján azonos, illetve különböző csoportokba (alpopulációkba) sorolja, - mindenféle előfeltételezés nélkül - úgy, hogy a genetikai mintázatuk alapján hasonló egyedek kerüljenek azonos csoportba. A szoftver az összes lehetséges csoportosítás elvégzése közben meghatározza az adatsoron belül képezhető részhalmazok számának valószínűségét is. A szoftver futtatását két markerszettel is elvégeztük, egy több információt hordozó 4 201 markerből álló szettel és egy mindössze 300 markerből álló szett segítségével is, melyben a markerek egymástól teljesen függetlenül öröklődtek. Az elemzésben feltételeztük, hogy a vizsgált vonalak származása

kevert (admixture) lehet, illetve a korreláló allélgyakoriságok beállítás mellett 100 000 iteráció úgynevezett „burn-in periódus” után az MCMC (Markov Chain Monte Carlo) algoritmust további 100 000 lépésben alkalmaztuk mintavételezésre minden egyes független ciklusban, Pritchard et al. (2010) ajánlásai alapján. Az alpopulációk számának valószínűségét (K) 1-7-ig teszteltük, az analízist 5 független futtatással végeztük - a becslések konzisztenciájának biztosítása céljából. Az analízis eredményeit az Evanno módszert használó Structure Harvester online szoftverrel elemeztük (EARL és VONHOLDT 2012; EVANNO ET AL. 2005). A két markerszettel végzett analízis eredményeit összehasonlítottuk. A vizsgált vonalakat az alpopulációhoz való tartozás valószínűsége (Q) alapján az egyes alpopulációkhoz soroltuk.

A vizsgált genotípusok rokonsági viszonyait filogenetikai- és főkoordináta analízissel is vizsgáltuk, PAST v.3.12 (PAleontological STatistics) szoftver segítségével (KOT és DANIEL 2008). A filogenetikai kapcsolat vizsgálatához a genotípusok genetikai hasonlóságát Jaccard-indexekkel határoztuk meg, majd az eredményeket egy 0-tól 1-ig terjedő skálán hasonlósági mátrixba rendeztük (ahol az 1 a teljes azonosságot, a 0 pedig a teljes különbözőséget jelenti). A hasonlósági mátrix alapjául szolgált a szomszéd összevonó (Neighbour-joining) klaszterező analízisnek, mellyel filogenetikai rekonstrukciót végeztük és dendrogramot hoztunk létre PAVLOPOULOS ET AL. (2010) ajánlásai alapján. A dendrogram csomópontjainak megbízhatóságát bootstrap eljárás (1,000 ismétlés) alkalmazásával ellenőriztük.

A rokonsági viszonyok vizualizálásához metrikus többdimenziós skálázást, azon belül főkoordináta analízist (PCoA, principal coordinates analysis) alkalmaztunk. A főkoordináta analízishez a Jaccard-index segítségével létrehozott genetikai hasonlósági mátrixban lévő információkat használtuk fel, majd az eredményeket ponttérkép formájában jelenítettük meg.

A filogenetikai rekonstrukció és a főkoordináta analízis eredményét nyilvánosan elérhető pedigré adatbázisok segítségével - „Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale” (<http://www.wheatpedigree.net/>), “Current List of Wheats with Rye and Alien Introgression” (<http://www.rye-gene-map.de/rye-introgression/index.html>), “Wheat Pedigree On Line” (<http://genbank.vurv.cz/wheat/pedigree/pedigree.asp>) - validáltuk.

A teljes genetikai diverzitás komponenseinek meghatározásához molekuláris variancia analízist (Analysis of Molecular Variance, AMOVA) végeztünk Arlequin 3.5.2.2 szoftver segítségével (VINET és ZHEDANOV 2010). Az Arlequin szoftver F_{ST} értékére és annak szignifikanciájára irányuló teszt permutációjának száma 1000 volt.

3.5 Kapcsoltsági egyensúlytalanság vizsgálata

A kapcsoltsági egyensúlytól való eltérést a TASSEL 5.0 szoftver LD funkciójával vizsgáltuk (BRADBURY ET AL. 2007). A szoftver által meghatározott paraméterek közül az r^2 értéket mint a két lókuszt alléljai közti korrelációs koefficienszt használtuk az LD jellemzésére. Az r^2 0 értéket akkor vesz fel, ha a két gén alléljai függetlenül szegregálódnak. Míg az 1 érték a tökéletes kapcsoltságot jelenti, ami csak akkor következik be, ha a két gént vizsgálva csak két haplotípus található, vagyis nem történt a két gén között rekombináció (ABDURAKHMONOV és ABDUKARIMOV 2008; FLINT-GARCIA ET AL. 2003; ZHU ET AL. 2008).

Az LD kiterjedésének vizualizálásához a szignifikáns r^2 értékeket pontdiagramon ábráztuk az azonos kromoszómán lévő lókusztokpárok közötti genetikai távolság függvényében, majd az adatokra másodfokú lokális polinomiális regresszióval (Loess, Locally weighted polynomial regression) függvényt illesztettünk SPSS 22.0. szoftver segítségével. Az LD átlagos

kiterjedésének a Loess görbe és kritikus r^2 érték metszési pontját tekintettük. A kritikus r^2 érték meghatározásához BRESEGHELLO és SORRELLS (2006a) által publikált módszert használtuk, azzal a feltevéssel, hogy az 50 cM-nál nagyobb távolságra lévő lókuszpárok nem kapcsolnak tekintendők. Az 50 cM-nál távolabb elhelyezkedő lókuszpárok r^2 értékeiből négyzetgyököt vontunk, majd az így kapott új változó eloszlásának 95-ös percentiliséét tekintettük annak az értéknek, amin túl az LD-t valószínűleg genetikai kapcsoltóság okozza (NEUMANN ET AL. 2011; NIELSEN ET AL. 2014). Az LD mintázatát TASSEL 5.0 szoftverrel szerkesztett, genomot/kromoszómákat lefedő LD térképpel (color-code triangle plot/ disequilibrium matrix) jellemeztük.

3.6 Asszociációs elemzés

Tizenegy N hasznosítási hatékonyság szempontjából jelentős fenotípusos jelleg (GY; SN; GN; GNACE; GPC; NHI; NUE; NUpE; NUtE; NUp_{grain}; NUp_{full}) genetikai komponenseinek meghatározásához genom szintű asszociációs analízist végeztünk TASSEL 5.0 szoftver segítségével (BRADBURY ET AL. 2007). Továbbá nyolc fenotípusos jellegnél (GY, SN, GN, GPC, NHI, NUp_{full}, NUp_{grain} és NUtE) a nitrogén reakció hatását a kezelt és kezelés nélküli fenotípusos értékek hányadosaként határoztuk meg; az így számított fenotípusos jellegek asszociációs analízisét évről-évre végeztük el. Az asszociációs analízisnél az egyes vonalak fenotípusos értékeit a három ismétlés súlyozott átlaga képviselte minden környezetben.

A fals asszociációk elkerülése érdekében négy különböző statisztikai modellt alkalmaztunk a marker – tulajdonság asszociációk p-értékének kiszámításához (FALUSH ET AL. 2007; YU ET AL. 2006):

- (1) általános lineáris modell (GLM) - kovariánsként Q-mátrixot alkalmazva,
- (2) általános lineáris modell (GLM) - kovariánsként főkomponens analízist (PCA) alkalmazva,
- (3) vegyes lineáris modell (MLM) - kovariánsként kinship-mátrixot (K-matrix) alkalmazva (MLM+K),
- (4) vegyes lineáris modell (MLM) - kovariánsként Q- és K-mátrixot alkalmazva (MLM+Q+K).

A vegyes lineáris modellt ZHANG ET AL. (2010) ajánlásai alapján „without compression” és “population parameters previously determined” beállításokkal futattuk. A főkomponens elemzést és a kinship-mátrix számítását PATTERSON ET AL. (2006) ajánlásait figyelembe véve TASSEL 5.0 szoftverrel végeztük. A marker – tulajdonság asszociációs analízisnél a többszörös összehasonlítás korrekcióját a Benjamini–Hochberg-féle 5%-os fals találati arány (false discovery rate) segítségével végeztük, külön-külön, minden környezetben (BENJAMINI és HOCHBERG 1995). Egy marker – tulajdonság asszociációt akkor definiáltunk szignifikánsnak, ha annak a számított q-értéke mind a négy modell esetében kisebbnek bizonyult az FDR küszöbértéknél. Amikor egy adott környezetben egy jelleg több, mint egy markerrel mutatott szignifikáns asszociációt egy adott kromoszóma 5cM szakaszán belül, akkor azt a marker – tulajdonság asszociációt vettük figyelembe, amely a legalacsonyabb p-értékűnek bizonyult.

4 EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

4.1 Az évjárat és a nitrogén-kezelés hatása a búza egyes agronómiai jellemzőire

Hároméves szántóföldi kísérletben részletesen analizáltuk a genotípusok egyedfejlődési-, morfológiai-, terméskomponenseivel kapcsolatos mért és számított mutatóit, illetve a fajták nitrogén hasznosítási hatékonyságát, az azzal kapcsolatos paramétereket. A vizsgált populáció fenotípusos eredményeit a 6. melléklet foglalja össze. Az összes felvételezett jellegnél nagymértékű fenotípusos variabilitás volt megfigyelhető. A N műtrágya kezelés szignifikáns hatást gyakorolt az összes vizsgált évjáratban a legtöbb vizsgált jellegre. A N kezelés a legnagyobb mértékben a termésmennyiséget, illetve a biomasszában (NU_{pfull}) és szemtermésben (NU_{pgrain}) felhalmozott N mennyiségét növelte. A különböző évjáratok közötti legnagyobb mértékű eltérés a NUE, NU_{pE} és a GNACE jellegeknél volt megfigyelhető.

Vizsgáltuk, hogy a fenotípusos variabilitás mekkora része köszönhető a genetikai különbségeknek, s mekkora részért felelős a környezeti hatás, illetve mekkora része a N-kezelés eredetű variancia. A többtényezős variancia analízise feltárta, hogy a vizsgált jellegek többségénél fenotípusos változatosságának legnagyobb részét a környezeti hatás magyarázza (7. melléklet). Az időjárási adatok összehasonlítása alapján elmondhatjuk, a három évjárat időjárása jelentősen különbözött egymástól, megtestesítve a vizsgált területen előforduló fő időjárási ingadozásokat (2, 3 ábra). Nem csak az időjárási körülmények tértek el a különböző évjáratok között, hanem a szántóföldi kísérletek talajának N szolgáltató képessége is (1. táblázat). Bár a kísérleti területek talajtípusa minden esetben erdőmaradványos csernozjom talaj volt és a művelt rétegének főbb agrokémiai jellemzői hasonlóak voltak, a talajok tavasszal elérhető ásványi N tartalma jelentősen különbözött az egyes évjáratok között: 21, 494 és 78 kg ha⁻¹ volt a 2013, 2014 és 2015-ös években (3. melléklet, 1 táblázat). A talajoldatban lévő, növények számára közvetlenül elérhető N formák mennyisége a talaj tavaszi nitrogén szolgáltató képességéről fontos információt nyújt, azonban csak egy aktuális állapotot tükröz. Mértéke gyorsan ingadozhat a kimosódás, mikroszervezetek tevékenysége következtében. A tavasszal elérhető ásványi N tartalomban fellelhető különbségek részben a területek tápanyag ellátottságát, részben pedig az időjárási körülmények hatását tükrözik:

A 2012/2013-as évjáratot átlagosnál hűvösebb ősz, majd sokáig elhúzódó, a többi évjáratnál hidegebb, csapadékos tél követte (2., 3. ábra). A heves záporok formájában érkező téli végi csapadék a talajmintavétel időpontjára a talajoldatban lévő N formák kimosódását okozta. A 2012/2013-as évjáratban mért alacsony tavaszi talaj N tartalomért főként a kimosódás felelős. A 2013/2014-es évjáratot a magasabb őszi átlaghőmérséklet, enyhe tél, korábbi kitavaszkodás jellemezte (2., 3. ábra). A kísérleti terület humusz tartalma és tápanyag ellátottsága jelentősen magasabb volt, mint tanulmányunk másik két évjáratában (3. melléklet). A klimatikus viszonyok is kedvezőbbek voltak a talaj szervesanyag tartalmának mineralizációjához. Feltételezésünk szerint elérhető N formák magas mennyisége ezzel magyarázható.

A kísérletünkben a legtöbb vizsgált jelleg fenotípusos összváltozatosságának nagyobb részét magyarázta a környezeti hatás (ami magába foglalja a kísérleti területek talajának eltérő N szolgáltató képességét is) mint maga a N kezelés hatása (120 kg ha⁻¹ N műtrágya hatóanyag), vagy a genetikai különbségek (6.A, 7. melléklet). A jelentős környezeti hatás ellenére 13 vizsgált jelleg a fenotípusos változatosságát genetikai különbségek hatása is szignifikánsan magyarázta. A kivételt képező NU_{pE} és GNACE jellegek évjáratokra szétbontott többtényezős variancia analízise pedig azt mutatta, hogy genetikai különbségek hatása csak a 2012/2013-as évjáratban nem volt szignifikáns, mely évjáratot alacsony tápanyag ellátottság, kedvezőtlen csapadékeloszlás jellemezte.

4.1.1 Kalászolási idő

A 2012/2013-as évjáratot átlagosan $209 \pm 2,68$ napos kalászolási idő jellemezte. Mivel a 2013/2014-es évjáratra meleg ősz, korai kitavasodás és kedvező csapadékeloszlás volt jellemző, már $196 \pm 3,93$ napos korban regisztráltuk a kalászoltást. Ugyanakkor a 2014/2015-ös évjáratban mértük a leghosszabb kalászolási időt, ami populáció átlagban $225 \pm 3,07$ nap volt.

A töbttényezős variancia analízis kimutatta, hogy a kalászolási idő összváltozatosságának legnagyobb részét a környezeti hatás magyarázta (7. melléklet). Az analízis azt mutatta, hogy a környezeti hatás után a kalászolási idő összváltozatosságát második legnagyobb mértékben genetikai különbségek határozták meg, míg kísérletünkben a N kezelésnek nem volt szignifikáns hatása a kalászolási időre (6. A, 7. melléklet). Az általunk vizsgált változatos összetételű populációban a legkorábban és legkésőbb kalászó genotípus között 2012/2013-as és 2014/2015-ös évjáratban 15 nap különbséget, míg a 2013/2014-es évjáratban 21 nap különbséget mértünk. Kimutattuk, hogy kísérletünkben a kalászolási idő nem gyakorolt jelentős hatást a termőképességre. A különböző évjáratokban mért Pearson korreláció korrelációs együtthatói: 2013: $r=0,034$, $p=0,64$; 2014: $r=0,305$, $p<0,05$; 2015: $r=-0,125$, $p=0,095$.

4.1.2 Növénymagasság, szalmatömeg és harvest-index

A populációban a legnagyobb növényt magasságot a kiváló tápanyagellátottságot biztosító, kedvező időjárású 2013/2014-es évjáratban mértük, amikor a kontrol növények magassága átlagosan 92,8 cm, míg a N műtrágyával kezelt genotípusoknál 95,7 cm volt. A 2012/2013-as évjáratban, amit gyenge tápanyag ellátottság és száraz tavaszi időjárás jellemezett, a növényt magasság átlagosan 51,6 cm és 54,8 cm volt az N0, illetve az N120 kezelésnél. A 2014/2015-ös évjáratban 74,9 cm-es és 78,3 cm-es átlagos magasságot mértünk a kontrol, illetve N műtrágyával kezelt növényeknél (6. A melléklet). A növényt magasság és a termés hozam között évjáratfüggő, gyenge kapcsolatot tudtunk kimutatni. A különböző évjáratokban és kezeléseken mért Pearson korreláció korrelációs együtthatói: 2013 N0: $r=0,098$, $p=0,352$; 2013 N120: $r=0,243$, $p=0,019$; 2014 N0: $r=0,008$, $p=0,943$; 2014 N120: $r=-0,197$, $p=0,059$; 2015 N0: $r=0,060$, $p=0,575$; 2015 N120: $r=-0,013$, $p=0,904$.

A legnagyobb harvest-indexet (46) a gyenge tápanyagellátottságú 2012/2013-as évjáratban mértük a N műtrágyával kezelt növényeknél. Míg a legalacsonyabb harvest-index (35,1) a 2014/2015-ös évjáratra N0 kezelésére volt jellemző, amikor az erős bokrosodást és a vegetatív fejlődést követően a szemtelítődés - csapadék hiányában - erősen korlátozott volt. A harvest-indexet a 2012/2013-as és a 2014/2015-ös évjáratban szignifikánsan növelte N műtrágya kezelés (6. A melléklet). A kiváló tápanyagellátottságú és kedvező csapadékeloszlású 2013/2014-es évjáratban a harvest-index érték már nem mutatott szignifikáns növekedést a N műtrágya kezelés hatására. A szalma tömege (biomassza – termés mennyiség) és a termés hozam között pozitív lineáris korreláció figyelhető meg, aminek mértéke erősen évjáratfüggő. A különböző évjáratokban mért Pearson korreláció korrelációs együtthatója: 2013: $r=0,707$, $p<0,05$; 2014: $r=0,178$, $p=0,015$; 2015: $r=0,216$, $p=0,004$

A növényt magasság és a szalmatömeg jellegek összváltozatosságának legnagyobb részét a környezet hatása magyarázta (7. melléklet). A harvest index változatosságáért leginkább a genetikai különbségek voltak felelősek. A N kezelés az összes évjáratban szignifikánsan növelte a növényt magasságot és a szalma tömegét (6. A melléklet); ám megdőlést egyik évjáratban sem tapasztaltunk.

4.1.3 Termés, terméskomponensek és a szemtermés fehérjetartalma

A N kezelés az összes évjáratban szignifikánsan növelte a termésmennyiséget, a kalászszaámot, a kalásonkénti szemszaámot és a szemtermés fehérje tartalmát is (6. A melléklet). A N kezelés hatása az ezerszemtömege évjáratfüggő volt. A 2012/2013-as évjáratban szignifikánsan növelte az ezerszemtömeget, míg a 2013/2014-es évjáratban az ezerszemtömeg szignifikáns csökkenését idézte elő; a 2014/2015-ös évjáratban viszont az ezerszemtömege nem volt szignifikáns hatása a N kezelésnek.

A kiváló tápanyagellátottságú és kedvező csapadékeloszlású 2013/2014-es évjáratban mértük a legmagasabb termésmennyiségeket, ami a populáció átlagában 4887 kg ha⁻¹ és 6656 kg ha⁻¹ volt a N0 és N120 kezeléseknél. A legalacsonyabb termésmennyiség a 2012/2013-as évjáratban volt megfigyelhető, a populáció átlagában 2338 kg ha⁻¹ és 3951 kg ha⁻¹ volt a termésmennyiség az N0 és N120 kezeléseknél (6. A melléklet). A 2014/2015-ös évjáratban a N0 és N120 kezeléseknél 3802 kg ha⁻¹ és 5139 kg ha⁻¹ termésmennyiséget mértünk a populáció átlagában.

A legalacsonyabb szemtermés fehérje tartalmakat populáció szinten a 2012/2013-as évjáratban mértük, mely évjáratot gyenge N elérhetőség és kedvezőtlen csapadékeloszlás jellemzett, a populáció átlaga 8,7% és 10,8% volt a két kezelésnél (N0 és N120). A szemtermés fehérjetartalma nagyon hasonló volt a 2013/2014-es és a 2014/2015-ös évjáratban, azonban a legmagasabb szemtermés fehérjetartalom értékeket a 2014/2015-ös évjáratban, a 120 kg ha⁻¹ N kezelésénél mértük. A 2012/2013-as évjárat N0 kezelésénél mértük a legkisebb kalászszaámokat a populációban (6. A melléklet). Míg a három évjárat közül a legmagasabb kalászszaámok a 2014/2015-ös évjárat N120 kezelésénél voltak megfigyelhetők. A kalásonkénti szemszaám legalacsonyabb értékeit populáció szinten a 2012/2013-as évjáratban, a legmagasabbat pedig a 2013/2014-es évjáratban mértük. A legmagasabb ezerszemtömegek a 2013/2014-es évjárat kontrol kezelésénél voltak megfigyelhetők a populációban, míg a legalacsonyabbak a 2014/2015-ös évjárat kontrol kezelésénél.

A töbttényezős varianciaanalízis kimutatta, hogy a fenotípusos változatosság legnagyobb részéért a környezeti hatás felelős a termésmennyiség, a terméskomponensek és a szemtermés fehérjetartalom esetén (7. melléklet). Az öszváltozatosság második részét a genetikai különbségek magyarázzák a termésmennyiség, kalászszaám és kalásonkénti szemszaám jellegeknél. Az ezerszemtömeg értékeinek alakulására ellenben a genetikai különbségek gyakorolják a legnagyobb hatást.

A terméskomponensek Pearson-féle korrelációs- és variancia–kovariancia elemzése azt mutatta, hogy a kalászszaám és a kalásonkénti szemszaám közötti különbségek határozták meg a termésmennyiség öszváltozatosságának legnagyobb részét az összes évjáratban (8. melléklet); az ezerszemtömeg szerepe csekélynek bizonyult. A 2012/2013-as évjáratban a termésmennyiség öszváltozatosságára a kalásonkénti szemszaámnak volt legnagyobb hatása, míg 2013/2014-s és 2014/2015-ös évjáratban a kalászszaám és a kalásonkénti szemszaám körülbelül azonos részét magyarázta termésmennyiséget öszváltozatosságának.

4.1.4 Nitrogénhasznosítási hatékonyság, és az azzal kapcsolatos jellegek

A nitrogén hasznosítási hatékonyság nagymértékű variabilitása volt megfigyelhető az összes környezetben (9. melléklet). A N kezelés hatása szignifikánsnak bizonyult a NUE, NUpE, NUp_{grain}, NUp_{full} és GNACE jellegeknél az összes vizsgált évjáratban, míg a NUtE és N harvest-index esetében a N kezelés hatása évjáratfüggő volt (6. A melléklet). A NUE értéke nagymértékben csökkent a N kezelés hatására a kiszámításához alkalmazott képlet jellegéből ($NUE = \text{szemtermés mennyisége} / \text{növény számára elérhető N mennyisége}$) adódóan, kivéve a 2013/2014-es évjáratban, amikor a NUE értékének növekedése volt megfigyelhető. Ugyanez a tendencia volt megfigyelhető a NUpE és GNACE jellegeknél.

A N harvest-index értéke a 2012/2013-as és 2014/2015-ös évjáratban a N kezelés hatására szignifikánsan növekedett, míg a kiváló tápanyagellátottságú 2013/2014-es évjáratban nem volt kimutatható különbség a két kezelés között. Ezzel szemben a nitrogén hasznosulás hatékonysága mindhárom évjáratban a N kezelés hatására csökkent.

A többtényezős variancia analízis kimutatta hogy a környezeti hatása játszott a legnagyobb szerepet a NUtE, N harvest index, NUp_{grain} és a NUp_{full} jellegek fenotípusos öszváltozatosságának kialakításában.

4.1.5 A vizsgált fenotípusos paraméterek egymásra gyakorolt hatása

A fenotípusos paraméterek egymásra gyakorolt hatását Pearson-féle korrelációs analízissel vizsgáltuk mindhárom évjárat mindkét kezelésénél, melynek eredményeképpen számos szignifikáns korrelációt találtunk $p < 0,01$ szinten (2. táblázat). Mivel a nitrogén hasznosítási hatékonyságot a termésmennyiség és a növény számára elérhető N mennyiségének hányadosaként számoltuk, ebből adódóan a nitrogén hasznosítási hatékonyság és a termésmennyiség korrelációs analízise bármely más jelleggel ugyanazt az eredményt adja, ezért az áttekinthetőség miatt a korrelációs mátrixban csak a nitrogén hasznosítási hatékonyságot (NUE) jelenítettük meg.

A NUE, és ezáltal a termésmennyiség, erőteljesebben korrelált a NUpE-vel mint a NUtE-vel az összes vizsgált környezetben. A NUtE szignifikáns korrelációt mutatott a NUE-val a 2013/2014-es és 2014/2015-ös évjáratokban, mely évjáratokban a NHI-el és a HI-el is pozitív korrelációja volt megfigyelhető. Lineáris regresszió analízissel megerősítettük, hogy a HI és a NHI a NUtE varianciájának jelentős részét magyarázza a 2013/2014 és 2014/2015-ös évjáratban (10. melléklet).

A szemtermés nitrogén felhalmozási hatékonysága (GNACE) erős korrelációt mutatott a NUE-vel és a NUpE-vel. Míg a szemtermés fehérje tartalma az évjáratok többségében negatív korrelációt mutatott a NUE-vel és a NUtE-vel, kivéve a 2012/2013-as évjáratot, amikor a szemtermés fehérjetartalma nem mutatott szignifikáns kapcsolatot a nitrogén hasznosítási hatékonysággal (2. táblázat).

2. táblázat. A főbb vizsgált jellegek közötti összefüggésvizsgálat Pearson-féle korrelációs mátrixa a 2012/2013-as (A), 2013/2014-es (B), a 2014/2015-ös (C) évjáratokban

A											
T	NUE	NU _p E	NU _t E	NHI	HD	SN	TGW	GN	PH	GPC	GNACE
NUE		0,779	NS	0,274	NS	0,305	NS	0,686	NS	NS	0,812
NU _p E	0,831		-0,424	NS	NS	NS	NS	0,537	0,319	0,548	0,953
NU _t E	NS	-0,482		0,384	NS	NS	NS	NS	NS	-0,733	-0,276
NHI	NS	NS	NS		NS	NS	NS	0,412	NS	NS	NS
HD	0,292	NS	NS	NS		NS	NS	NS	NS	NS	NS
SN	0,389	0,34	NS	-0,352	NS		-0,304	-0,342	NS	NS	NS
TGW	NS	NS	NS	NS	NS	-0,292		-0,283	NS	NS	NS
GN	0,704	0,542	NS	NS	0,461	NS	NS		NS	NS	0,624
PH	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS		NS	NS
GPC	NS	0,386	-0,931	0,282	-0,332	NS	NS	NS	NS		0,54
GNACE	0,834	0,981	-0,491	NS	NS	0,289	NS	0,563	NS	0,413	
B											
	NUE	NU _p E	NU _t E	NHI	HD	SN	TGW	GN	PH	GPC	GNACE
NUE		0,716	0,286	0,582	0,277	0,658	NS	0,665	NS	-0,278	0,85
NU _p E	0,671		-0,37	NS	NS	0,501	NS	0,439	NS	0,414	0,931
NU _t E	0,549	NS		0,618	0,294	NS	NS	NS	NS	-0,772	NS
NHI	0,611	NS	0,763		0,473	0,314	NS	0,546	NS	-0,478	0,425
HD	0,309	NS	0,381	0,48		NS	NS	0,404	0,305	NS	NS
SN	0,574	0,486	NS	NS	NS		-0,389	NS	NS	NS	0,553
TGW	NS	NS	NS	NS	-0,295	-0,462		NS	NS	NS	NS
GN	0,509	NS	0,5	0,557	0,621	NS	-0,3		NS	NS	0,574
PH	NS	NS	NS	NS	0,393	NS	NS	NS		0,387	NS
GPC	-0,442	0,305	-0,93	-0,525	NS	NS	NS	-0,36	NS		NS
GNACE	0,809	0,929	NS	0,362	NS	0,466	NS	0,36	NS	NS	
C											
	NUE	NU _p E	NU _t E	NHI	HD	SN	TGW	GN	PH	GPC	GNACE
NUE		0,898	0,401	NS	NS	0,575	NS	0,687	NS	-0,327	0,939
NU _p E	0,897		NS	NS	NS	0,64	NS	0,486	NS	NS	0,948
NU _t E	0,58	NS		0,659	NS	NS	NS	0,527	NS	-0,738	NS
NHI	0,569	0,28	0,774		NS	NS	NS	0,499	NS	NS	0,282
HD	NS	NS	NS	NS		NS	NS	-0,275	NS	NS	NS
SN	0,494	0,567	NS	NS	NS		-0,327	NS	0,316	NS	0,523
TGW	NS	NS	NS	NS	NS	NS		-0,369	NS	NS	NS
GN	0,695	0,51	0,622	0,527	NS	NS	NS		NS	NS	0,623
PH	NS	NS	NS	NS	NS	0,331	NS	NS		NS	0,255
GPC	-0,275	NS	-0,694	NS	NS	NS	NS	-0,378	NS		-0,02
GNACE	0,957	0,94	0,407	0,576	NS	0,527	NS	0,62	NS	NS	

Az átló felett a kontrol kezelés (N0) korrelációs koefficiensei, míg az átló alatt a N kezelés (N120) korrelációs koefficiensei láthatók. (NS: nem szignifikáns).

4.1.6 A fenotípusos eredmények megvitatása

Hasonlóképpen, számos korábbi elit búza vonalakon végzett tanulmány eredményéhez nagymértékű variabilitás volt megfigyelhető a nitrogén hasznosítási hatékonyságában, annak fő komponenseiben és egyéb, a növény adaptációs képességét meghatározó agronómiai jellegekben amely eredmények alapján az előbbi jellegek fejlesztése válik lehetővé (BARRACLOUGH ET AL. 2010, 2014; CORMIER ET AL. 2013; GAJU ET AL. 2011; GUTTIERI ET AL. 2017). A kísérletek három évjáratának időjárása, a terület tápanyagellátottsága jelentősen különbözött. Nagymértékű környezeti hatás volt megfigyelhető a legtöbb vizsgált jellemnél (ami a különböző időjárású évjáratokon kívül magába foglalta a kísérleti területek talajának eltérő N ellátottságát is), és ez a fenotípusos variabilitás nagyobb részét befolyásolta, mint maga a N kezelés (120 kg ha^{-1} N műtrágya hatóanyag). Ugyanakkor a N műtrágya kezelés szignifikáns hatást gyakorolt a legtöbb vizsgált jellegre az összes vizsgált évjáratban. Legnagyobb mértékben a növények termésmennyiségét, illetve a növények által a talajból felvett és terméssel learatott N mennyiségét növelte. A NUE, a NUpE és a GNACE jellegek értékei jelentős eltérést mutattak a különböző évjáratok között, mivel számításukból adódóan az értékeket nagymértékben befolyásolja a talaj ásványi N tartalma, ami 21, 494 és 78 kg ha^{-1} volt a három egymást követő évjáratban.

Kísérletünkben a legtöbb vizsgált tulajdonság kifejeződését szignifikánsan befolyásolták a genetikai különbségek, ami a jellegek fejlesztésére ad lehetőséget. A felvételezett jellegek örökölhetőségi értékszámát a 11. melléklet mutatja be. Az örökölhetőségi értékszám az adott környezetben vizsgált adott populációra sajátos, mert mind a genetikai, mind a fenotípusos varianciát tükrözik. Ezért kiegyenlítettebb környezetekben magasabb H^2 értékeket tapasztalható, mert a populációban megmutatkozik a környezeti hatások változatossága is (BURGHARDT ET AL. 2017). Több szerző (CORMIER ET AL. 2016; M. S. KANG 2002) is megfigyelte hogy NUE genetikai hátterének feltárását nehezíti az a jelenség hogy alacsonyabb N ellátottságú mellett általában nagyobb környezeti variabilitás figyelhető meg, ami csökkenti a termésmennyiség örökölhetőségi értékszámát. A különböző évjáratok elkülönített vizsgálatánál ugyanezt a jelenséget figyeltük meg, a 2014-es évjáratban a vizsgált jellegek többségénél jelentősen magasabb örökölhetőségi értékszám volt megfigyelhető.

Az eredményeinkhez képest magasabb örökölhetőségi értékszámokat publikált több szerző (CORMIER ET AL. 2013; GUTTIERI ET AL. 2017) a NUE-hez köthető jellegeknél őszi búza vonalak vizsgálatakor, viszont kutatásukban jelentősen több genotípust vizsgáltak. Vizsgálataikban ugyanazt a jelenséget figyelték meg hogy a NUpE örökölhetősége magasabbnak bizonyult a NUpE örökölhetőségénél.

HAWKESFORD AND GRIFFITHS (2019) arra a következtetésre jutottak, hogy a NUE-vel kapcsolatos jelleget viszonylag alacsony örökölhetőség jellemzi, tehát a környezeti tényezők jelentősen befolyásolják kifejeződésüket. A legtöbb nitrogén hasznosítási hatékonyságot vizsgáló tanulmányt alacsony N ellátottság mellett végezték. Mivel hosszú ideig az az elképzelés volt elfogadott hogy alacsony N ellátottság esetén hatékonyabban lehet a nitrogén hasznosítással kapcsolatos genetikai elemeket kimutatni. Ugyanakkor az alacsonyabb N ellátottságú környezet meg is nehezíti a N hasznosítással kapcsolatos genetikai elemek azonosítását mivel ilyen környezetben nagyobb környezeti variabilitás figyelhető meg. A mennyiségi jellegek bonyolult környezeti és genetikai kontrol alatt állnak, ezért az örökölhetőségük még ideális környezeti feltételek mellett is alacsony fokú. Megfigyelték, hogy a nitrogénhasznosítással kapcsolatos jellegek kölcsönhathatnak a növénymagasságért és nappalhossz érzékenységért felelős főbb gének alléljainak hatásával, mely zavaró hatás tovább nehezítheti az érintett genetikai régiók azonosítását (LAPERCHÉ ET AL. 2007; LOPES ET AL. 2015; SCHOLTEN 1994). A stressz szintű N hiány hatására

megfigyelhető fenotípusos variancia csökkenése és a környezeti variancia növekedése szintén nehezítheti a nitrogénhasznosításért felelős QTL-ek azonosítását (BRANCOURT-HULMEL ET AL. 2005; LAPERCHE ET AL. 2006, 2008). A környezeti hatás ily nagymértékű jelentősége komoly kihívást jelent a N hasznosítással kapcsolatos jellegek fejlesztése szempontjából (GORJANOVIĆ ET AL. 2010).

A tenyészkerti kísérleteink során tapasztalt nagymértékű környezeti hatásért elsősorban a három évjárat időjárási körülményeinek markáns különbségei felelősek. A 2012/2013-as évjáratot átlagosnál hűvösebb ősz, majd sokáig elhúzódó, a többi évjáratnál hidegebb, csapadékos tél követte. A heves záporok formájában érkező tél végi csapadék tavaszra a talajoldatban lévő N formák kimosódását okozta. A késői kitavaszkodást hirtelen felmelegedés követte, ami hozzájárult az élettani folyamatok felgyorsulásához. A csapadékszegény április és május eleje megnehezítette a fejtrágya hasznosulását: mindkét kezelésnél N hiány volt tapasztalható. A vegetációs időszakot általánosságban kedvezőtlen eloszlású csapadék és a tápanyaghiány jellemezte, ami korlátozta az állomány vegetatív és generatív fejlődését.

A 2013/2014-es évjáratot a magasabb őszi átlaghőmérséklet, enyhe tél, korábbi kitavaszkodás és kiváló tápanyagellátás jellemezte. A csapadékeloszlás a növények számára kedvezőbb volt, a nagyobb áprilisi, májusi csapadékmennyiség elősegítette az állomány vegetatív és generatív fejlődését. A 2014/2015-ös évjáratot csapadékos őszi-tél jellemezte, mely tavaszra feltöltötte a talaj víztartalékait. Az enyhe telet csapadékszegény tavasz követte. A vegetációs periódus további részét viszonylag egyenletes felmelegedés és kedvezőtlen csapadékeloszlás követte. A nagymértékű környezeti hatáshoz az is hozzájárult hogy, bár a kísérleti területek talajtípusa minden esetben erdőmaradványos csernozjom talaj volt és a művelt rétegének főbb agrokémiai jellemzői hasonlóak voltak, a kísérleti területek talajának ásványi N tartalma nagymértékben eltért a különböző évjáratok között (például nitrát kimosódás miatt) a tavaszi talajmintavételi adatok alapján. Továbbá, a talaj N szolgáltató képességét a különböző évjáratok eltérő talaj-nedvességtartalma és hőmérsékleti viszonyai befolyásolhatták. Mindezen tényezőket figyelembe véve, a három vizsgált évjárat tulajdonképpen három különböző környezetnek tekinthető, így kísérletünkben összesen hatféle (3 környezet x 2 N-szint) kísérleti „beállítás” vizsgálatára volt lehetőség.

A vetéstől kalászosulásig eltelt időszak hosszában a különböző évjáratok között szignifikáns különbség mutatkozott, ami annak a következménye, hogy a növények fejlődésének sebessége környezetfüggő szabályozás alatt áll, mivel a virágzás és kalászosulás időpontjának szabályozása az adott környezeti körülményekhez történő adaptációnak az egyik legfontosabb eleme. A kísérletünkben a kalászosulási idő nagymértékű változatosságáért leginkább a környezeti hatás (évjárathatás) volt felelős, míg a fenotípusos változatosság második legnagyobb része a genetikai különbségekre vezethető vissza. A vizsgált vonalak főként a közép-európai klimatikus körülményekhez optimalizált kalászosulási és érési idejük, átlagosan 3-4 napos fenotípusos változatosság volt a populáció kalászosulási idejében megfigyelhető. Ilyen mértékű változatosság érhető, hiszen KISS (2016) kimutatta, hogy a hazánk különféle tájegységein termesztendő fajták között különbség van a vernalizációs igényben, valamint a nappalhossz érzékenységben is. Azon túlmenően, hogy a kalászosulási idő a termesztés körülményeihez való adaptáció fő eleme, annak variabilitása fontos az aratási idő kiterjesztése szempontjából is.

A gyűjteményünk kalászosulási idejében nagymértékű különbség volt megfigyelhető. Kísérletünkben a kalászosulási idő hatása a vizsgált fajták termőkészségére évjáratfüggő és általában kismértékű volt. Ennek egyik oka az lehet, hogy bár nagymértékű változatosság figyelhető meg a közép-európai klimatikus körülményekhez adaptálódott fajták kalászosulási idejében, az érési

időben, így a tenyészidőszak hosszában csak néhány napos eltérés figyelhető meg. Másrészt, ahogy BÁNYAI (2017) is rámutatott, a kalászolási idő elsősorban a fajták adaptációs mechanizmusára utal, a hozammal való összefüggése csak viszonylagos és környezetfüggő. A későbbi kalászolási idő olyan környezetekben vezet magasabb hozamhoz, ahol az alacsonyabb hőmérséklet és optimális talajnedvesség áll rendelkezésre az asszimilátumok előállításához, raktározásához és mobilizálásához. A korai kalászolási idő, majd az életrajz korai befejezése pedig olyan környezetben előnyös, ahol a hosszabb tenyészidejű fajtáknál a szárazság és/vagy hőstressz következtében bekövetkező kényszerérés miatt a szenescencia és szemtelítődés ideje lerövidülhet. Kísérletünkben a N kezelés nem gyakorolt szignifikáns hatást a vizsgált genotípusok kalászolási idejére, ami nem meglepő, hiszen a termesztési gyakorlatban a kalászolási időt csak jelentős mennyiségű műtrágya adagok alkalmazása, illetve a nitrogén műtrágya késői kijuttatása módosíthatja.

A növénymagasság és szalma tömeg jellegek fenotípusos összváltozatosságát szintén a környezeti hatás határozta meg legjelentősebben. A búza levélfelületének kialakulását, illetve a szár növekedését a március végétől kalászolásig tartó időszak időjárása, főként ezen időszak alatti víz és tápanyag elérhetőség határozza meg a legnagyobb mértékben. Ennek megfelelően a különböző évjáratokban meteorológiai és tápanyagellátásban megfigyelt különbségeknek megfelelően változott a növények magassága és a szalma tömege. Kísérletünkben a vizsgált környezetek többségében nem tudtunk statisztikailag szignifikáns összefüggést kimutatni a növénymagasság és a hozam között. Ennek az lehet az oka, hogy az általunk vizsgált populáció (néhány kivétellel) féltörpe genotípusokat tartalmaz, melyek a *Rht-B1*, *Rht-D1* és *Rht8* gének törpésítő variánsait hordozzák (BOGNÁR ET AL. 2007; GULYÁS ET AL. 2011). A legnagyobb harvest index értékek a 2012/2013-as évjárat két kezelésénél voltak megfigyelhetőek, mivel a biomassa növekedése a N hiány és a kedvezőtlen csapadék eloszlás miatt korlátozott volt. A legalacsonyabb harvest index értékeket mutató 2014/2015-ös évjáratban jelentős bokrosodás és zöldtömeg növekedés volt megfigyelhető, azonban a vegetációs időszak kedvezőtlen csapadékeloszlása miatt a magas termésmennyiség kialakulása gátolt volt. A harvest index értéke a kezelés hatására mindhárom évjáratban nőtt, ami azt jelzi, hogy a N kezelés a nagy tápanyagigényű időszakban növelte a virágok, kalászkák és kalászkák túlélési arányát, ezáltal növelte a termésmennyiséget.

A három vizsgált évjárat közül a 2012/2013-as évjáratban tapasztaltuk a legalacsonyabb kalászszaámot. Az alacsony kalászszaám részben arra vezethető vissza, hogy a többi évjárhoz képest ebben az évjáratban a hűvösebb ősz és az elhúzódó telet egy hirtelen kitavaszkodás követte, aminek következtében a bokrosodási fázis lerövidült, és így a produktív oldalhajtások száma is jelentős mértékben csökkent, a tápanyaghiány pedig a kalászképződés túlélési arányának további csökkenéséhez vezetett. A legmagasabb kalászszaámot a 2014/2015-ös évjáratban rögzítettük; a meleg, csapadékos ősz és a lassú tavaszi felmelegedés elősegítette a bokrosodást és a kalászképződés túlélését. Ehhez képest a 2013/2014-es évjáratban alacsonyabb kalászszaámot figyeltünk meg. A szárbaindulástól kalászolásig tartó időszak (április első - május második dekádja) környezeti körülményei a búza terméspotenciálját nagymértékben meghatározzák, mivel ebben az időszakban az asszimilátumokért folyó versengés növeli a növények környezeti stresszekkel (pl.: vízhiány, N hiány) szembeni érzékenységét; ebben az időszakban dől el a kalászképződés túlélési aránya és a kalásonkénti kalászkaszám is (ERDÉLYI 2008; REYNOLDS ET AL. 2012). A 2013/2014-es évjáratban a kalásonkénti számszám magas volt a bőséges tápanyagellátásnak, a kedvező csapadékeloszlásnak és a virágzási időszak alatti enyhébb hőmérsékletnek köszönhetően. Ez azzal magyarázható, hogy a kalászkákon belül a túlélő virágok száma a kalász hasban fázistól a virágzás befejeződéséig dől el. A virágszerveknek a magas hőmérsékletre és/vagy az elégtelen víz-, tápanyag-ellátásra bekövetkező elhalála a kalásonkénti

szemszám csökkenéséhez vezet (REYNOLDS ET AL. 2012). Pontosan ez volt megfigyelhető a 2012/2013-as és a 2014/2015-ös évjáratban, amikor a kedvezőtlenebb csapadékeloszlás és a szerényebb tápanyag elérhetőség jelentősen csökkentette a kalászonkénti szemszámot.

Ezerszemtömeg növekedés volt megfigyelhető a N kezelés hatására a 2012/2013-as és 2014/2015-ös évjáratokban, ami nem csak a megnövekedett asszimiláló felület általi nagyobb mértékű szentelítődésnek, de a szignifikánsan megnövekedett NHI-nek is tulajdonítható (6. A melléklet). A legmagasabb ezerszemtömeg a 2013/2014-es évjárat kezeléseinél volt megfigyelhető, ebben az évjáratban kiugróan magas kalászsorszám nem, de magas kalászonkénti szemszám és ezerszemtömeg volt megfigyelhető, ami tükrözi a növények kiváló tápanyagellátottságát és a kedvező csapadékeloszlást. A N műtrágyával kezelt növényeknél nagymértékű kalászsorszám és kalászonkénti szemszám növekedés volt megfigyelhető a kontrolhoz képest, ezért az asszimilátumokért folyó versengés kisebb ezerszemtömeghez vezetett. A 2014/2015-ös évjárat kedvezett a bokrosodásnak és kalászok túlélésének, azonban a szentelítődést a rossz csapadékeloszlású tenyészidőszak hátráltatta, ami az asszimilátumok megoszlása által alacsony ezerszemtömeghez vezetett. Az összes terméskomponens közül a termésmennyiség fenotípusos varianciájának csupán csekély részét magyarázta az ezerszemtömeg a három vizsgált évjáratban, ez az eredmény egybevágg azzal a megfigyeléssel miszerint a terméskomponensek közül az ezerszemtömeg genetikai determináltsága a legjelentősebb (11. melléklet).

A 2014/2015-ös évjáratban megfigyelt kimagasló szemtermés fehérjetartalom arra vezethető vissza, hogy a növények átlagos N felvétele ($N_{Up_{full}}$) a populációban csak kismértékben marad el az előző kiváló tápanyag ellátottságú évjáratától (6. A melléklet), viszont a kedvezőtlen csapadék eloszlású tenyészidőszak miatt a szentelítődés gátolt volt, tehát a szemtermés fehérje tartalma „nem hígult ki” a nagymértékű szentelítődés miatt. Ez megerősíti KICHEY ET AL. (2007) megfigyeléseit, miszerint a szentelítődés a gyakorlatban elsősorban a szénhidrátok, és nem a N elérhetősége által limitált folyamat. A 2013/2014-es évjáratban a nagy termésmennyiség ellenére hasonlóan magas szemtermés fehérjetartalmat mértünk, mint a 2014/2015-ös évjáratban, mivel a kiváló N ellátottság és a kedvező csapadékeloszlás nagy mennyiségű N felvételéhez vezetett, amit a növények a magas NHI alapján kiválóan remobilizálni is tudtak mindkét kezelésben. A három évjárat közül a 2012/2013-as évjáratban volt a legalacsonyabb N felvétel megfigyelhető, ekkor rögzítettük a legalacsonyabb szemtermés fehérje tartalmakat is, továbbá a NHI is alacsony volt a kontrol kezelésnél. A nitrogénnel kezelt növényeknél viszont a tápanyaghiány mérséklődött, ezért mind a NHI, mind a szemtermés fehérjetartalom szignifikáns növekedése volt megfigyelhető.

A populációban a nitrogén hasznosítási hatékonyság nagymértékű variabilitása volt megfigyelhető az összes környezetben (9. melléklet), ami azt bizonyítja, hogy a populáció megfelelő potenciállal rendelkezik a nitrogén hasznosítási hatékonyság fejlesztéséhez. A korábbi tanulmányok eredményeivel összhangban a NUE értékét nagymértékben befolyásolta a N elérhetősége, a legmagasabb NUE értékeket a (N_0 : 61 – 159; N_{120} : 12-51) a 2012/2013-as évjáratban rögzítettük, melyben a legalacsonyabb N elérhetőség volt megfigyelhető. A legalacsonyabb NUE értékeket (N_0 : 3-17; N_{120} : 4-16) a kiváló N ellátottságú 2013/2014-es évjáratban rögzítettünk. Míg a 2014/2015-ös évjáratban közepes NUE értékeket (N_0 : 19-83; N_{120} : 11-41) számítottunk. A búzán végzett korábbi kutatások eredményeihez hasonlóan a N_{UpE} és a N_{UtE} hozzájárulása a nitrogén hasznosítási hatékonysághoz főként a talajban elérhető N mennyiségének függvényében változott. Kísérletünkben az összes vizsgált évjáratban a nitrogén hasznosítási hatékonyságban lévő különbségeket nagyobb mértékben határozta meg a N felvételének hatékonysága, mint a felvett N hasznosulásának hatékonysága. A legnagyobb jelentősége a N_{UtE} -nek a 2013/2014-es évjáratban volt, mely évjáratot rendkívül jó N ellátottság jellemzett, de még ekkor is a N_{UpE} volt a NUE-t meghatározó fő tényező. Ennek alapján gyengébb

N ellátottság esetén a NUpE határozza meg legnagyobb mértékben a termőképességet, a NUtE jelentősége növekvő N elérhetőség esetén fokozódik. A HI és NHI mint a remobilizációt mértékét jellemző paraméterek a NUtE varianciájának jelentős részét magyarázzák a 2013/2014 és 2014/2015-ös évjáratokban. Ez azt jelzi, hogy még az általunk vizsgált gyűjteményben is nagy jelentősége van a magas HI és NHI a NUtE fejlesztése szempontjából.

Korábbi tanulmányok (DOBERMANN és CASSMAN 2005; HAWKESFORD 2014; LIANG ET AL. 2014; SWARBRECK ET AL. 2019) eredményeihez hasonlóan, nem csak a NUE, de a NUpE és a GNACE jellegek értékei a magasabb N elérhetőség hatására csökkentek. Ennek oka, hogy a búza termésmennyisége, a felvett N mennyisége vagy a szemtermés N tartalma és a N elérhetősége között nem lineáris az összefüggés. Ezért a tendenciáért a növények N igénye, N felvételi-dinamikája, a talaj N szolgáltató képessége és a talaj–növény rendszerben kialakuló N veszteségek a felelősek.

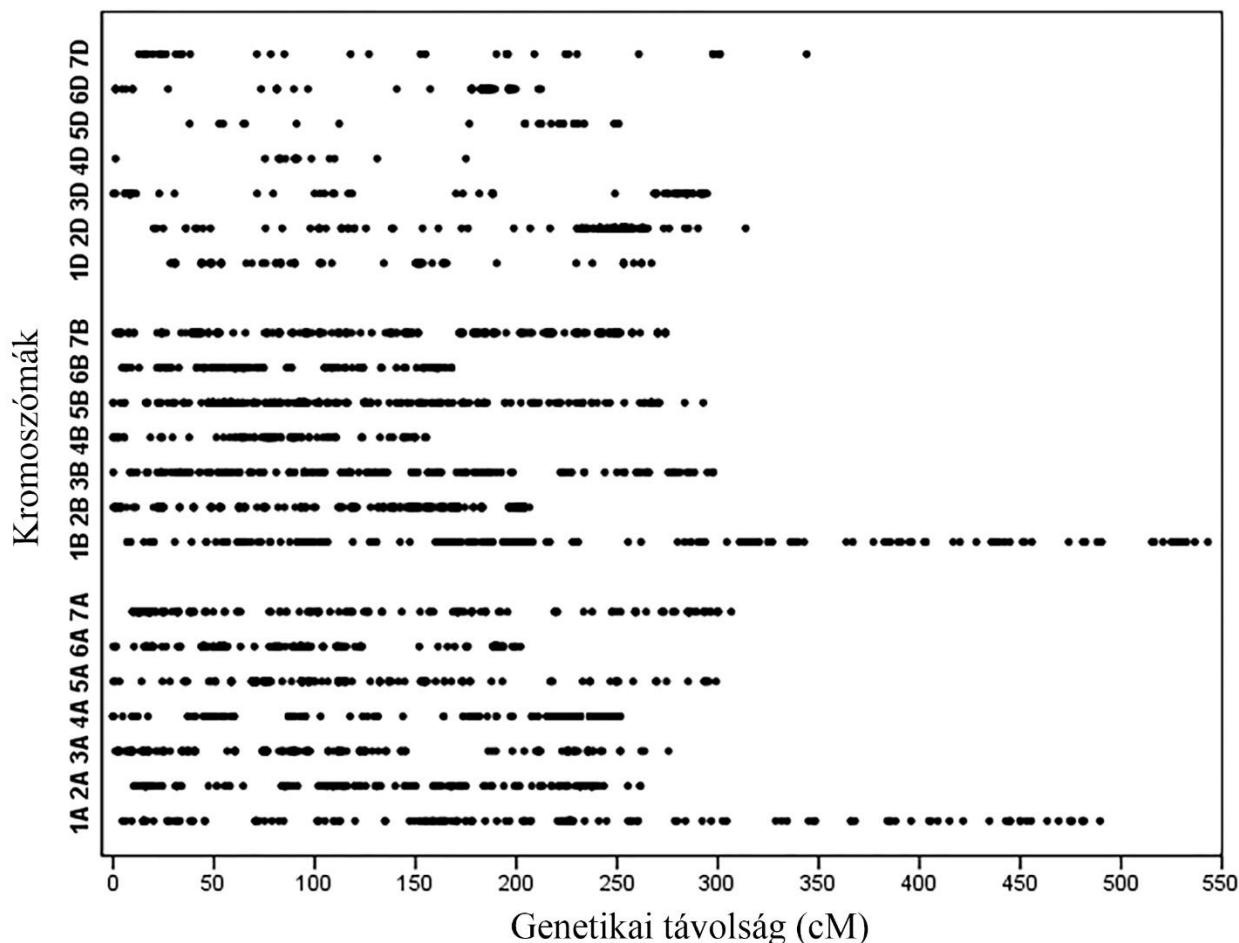
A szemterméssel betakarított N mennyiségét adott N elérhetőség mellett, vagyis a szemtermés nitrogén felhalmozási hatékonyságot (GNACE) a populációban legnagyobb mértékben a nitrogén felvételének hatékonyság határozza meg. Kísérletünkben - korábbi tanulmányok eredményeivel összhangban - a szemtermés fehérjetartalom és NUtE közötti fordított kapcsolat volt kimutatható, ami nehezítheti a NUE fejlesztését, mivel N felvételének változatlan hatékonysága mellett a termésmennyiség növekedése a szemtermés fehérjetartalmának csökkenéséhez vezet (hacsak nem nő a N harvest index) (BARRACLOUGH ET AL. 2010). Sajnos, a gyakorlatban a N harvest index és a termésmennyiség egyidejű fejlesztése nehéz. Ugyanis a minél nagyobb mértékű virágzás utáni N remobilizáció kulcsfontosságú a N harvest index növeléséhez, azonban a fotoszintetizáló szövetek remobilizációjának mértéke és üteme határozza meg a szemtelítődést. Tehát a termésmennyiség és szemtermés fehérjetartalmának egyidejű növeléséhez a nitrogén felvétel hatékonyságának fejlesztése mellett a szenescencia precíz időzítése – az úgynevezett „stay green” jelleg fejlesztése – és ugyanakkor a remobilizáció fokozása kulcsfontosságú. Tehát a szár tápanyagraktárainak korai, nagymértékű, majd a fotoszintetizáló szövetek késleltetett remobilizációja a nemesítési cél.

4.2 Kromoszómák marker lefedettsége, kapcsoltsági egyensúlytalanság mértéke, eloszlása

A marker-minőséget jellemző paraméterekkel történő szűrés 4201 polimorf markert eredményezett. Az ismert kromoszómális pozícióval rendelkező 3290 markert használtuk fel kapcsoltsági egyensúlytalanság vizsgálatához és asszociációs analízishez. Az ismert pozíciójú markerek genomok közötti eloszlása egyenetlen: 1631 marker (49,6%) lokalizálódott a B genomon, az A genomon 1210 marker (36,8%), míg a D genomon összesen 449 marker (13,6%) volt megtalálható. Ezekkel a markerekkel készített genetikai térkép összesen 5880 cM genetikai távolságot fed le. A teljes genomon a markerek átlagos távolsága 1,79 cM, míg az A, B és D genomokon 1,75 cM, 1,22 cM és 5,77 cM volt.

A legtöbb homeológ kromoszóma csoport markeres lefedettsége hasonlóan bizonyult, kivételt képezett a 2. és 4. homeológ kromoszóma csoport. A 2.-nél nagyobb marker lefedettséget (20%), míg a 4.-nél alacsony szintű lefedettséget (8,4%) találtunk. A búza homeológ csoportjainak hasonló marker lefedettségét már több szerző leírta (KISS ET AL. 2016; WEN ET AL. 2017). Kísérleti rendszerünkben a markerek kromoszómális eloszlását a 4. ábra mutatja be. A legnagyobb marker lefedettséget a B genom 1-es (344 marker) és 2-es kromoszómái (285 marker) esetében tapasztaltuk, míg a legkevesebbet a D genom 4-es kromoszómáján, ahol csak 15 marker található.

A markerek közötti távolságok nem haladták meg sem az A, sem a B genomon az 50 cM távolságot. A legnagyobb markerek közötti távolságok a 3D, 4D és 5D kromoszómákon voltak megtalálhatók (60,42 cM, 74,21 cM és 64,55 cM). A 3D, 5D és főként a 4D kromoszómák alacsony marker lefedettségét már számos szerző leírta (BENSON ET AL. 2012; NIELSEN ET AL. 2014).



4. ábra. A kromoszómák marker lefedettsége

A kapcsolási egyensúlytalanság (LD) különféle aspektusait a teljes genomon, valamint a három búza genomon külön-külön is vizsgáltuk. A kromoszómán belüli markerpárok, a szignifikáns marker párok számát, a markerpárok közötti r^2 átlagos értékét és a kritikus r^2 értéket a 3. táblázat foglalja össze, míg a kapcsolási egyensúlytalanságban fellelhető kromoszómák közötti különbségeket a 12. mellékletben foglaltuk össze.

3. táblázat. A kromoszómákon belüli markerpárok kapcsoltsági egyensúlytalanságának áttekintése a teljes genomban, valamint a három búza genomban külön-külön.

	Markerpárok száma	A szignifikáns ($p < 0,05$) markerpárok száma és aránya ^a (%)	Markerpárok közötti r^2 átlagos értéke	Kritikus r^2	A kapcsoltságban lévő markerpárok száma és aránya ^b (%)	Tökéletes kapcsoltságban lévő markerpárok száma
A genom	106384	29405 (27,6%)	0,062	0,342	3604 (12,2%)	971
B genom	209186	78450 (37,5%)	0,102	0,389	14476 (18,5%)	3785
D genom	21010	10543 (50,2%)	0,221	0,335	5295 (50,2%)	855
Teljes genom	336580	118398 (35,2%)	0,097	0,372	23084 (19,5%)	5611

kapcsoltságban lévő markerpárok: $r^2 >$ kritikus r^2 ;

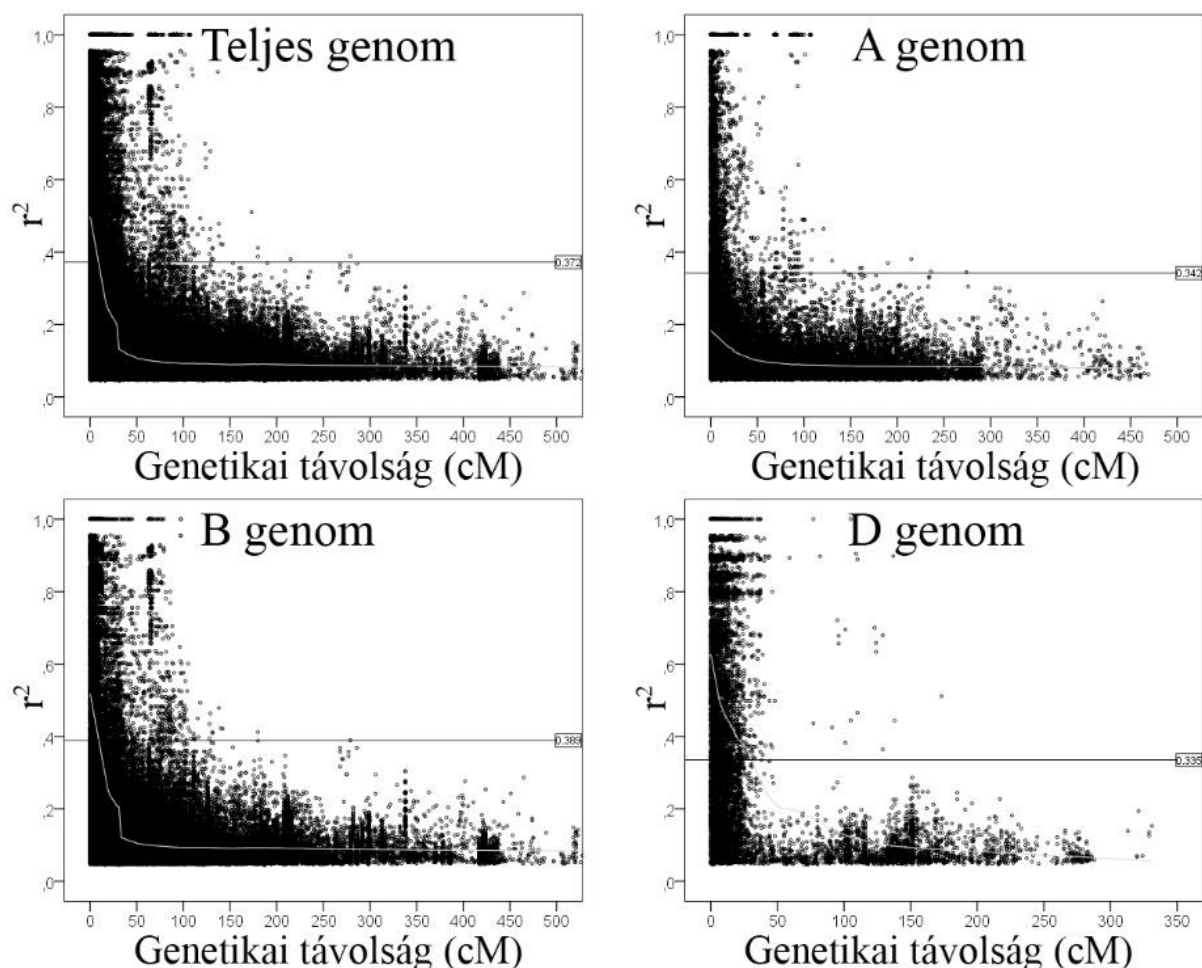
tökéletes kapcsoltságban lévő markerpárok: $r^2 = 1$ és $D' = 1$

^a a szignifikáns kapcsoltságban álló markerpárok százalékos aránya ($p < 0,05$)

^b a kritikus értéknél magasabb r^2 értékkel rendelkező szignifikáns markerpárok százalékos aránya

A teljes genomban 118398 (35,2%) kromoszómán belüli markerpár mutatott szignifikáns LD-t (3. táblázat). A három genom analízise kimutatta, hogy a legtöbb kromoszómán belüli markerpár, szignifikáns markerpár és tökéletes kapcsoltságban lévő markerpár a B genomon található. A kisebb marker lefedettségnek köszönhetően a D genomon található a legkevesebb kromoszómán belüli markerpár, szignifikáns markerpár és tökéletes kapcsoltságban lévő markerpár. Ezzel párhuzamosan azonban a D genomon a szignifikáns és kapcsoltságban lévő markerpárok aránya jelentősen magasabb, mint az A és a B genomon. A markerpárok közötti átlagos r^2 értékek összehasonlítása azt mutatta, hogy a D genomon a markerpárok közötti átlagos r^2 érték (0,221) magasabb, mint a B (0,102) és az A (0,062) genomon. Az egyes kromoszómák összehasonlításánál a legnagyobb átlagos r^2 értékeket a 2D és 1B kromoszómákon találtuk, míg a legkisebbeket a 3A, a 7A, a 3B és a 7B kromoszómák esetében számítottuk. A kritikus r^2 értékek meglehetősen hasonlóan bizonyultak a mindhárom búza genomnál, az egyes kromoszómák független összehasonlító vizsgálatakor a legnagyobb (0,437) és legkisebb (0,214) értéket a 1B és 4D kromoszómákon találtuk.

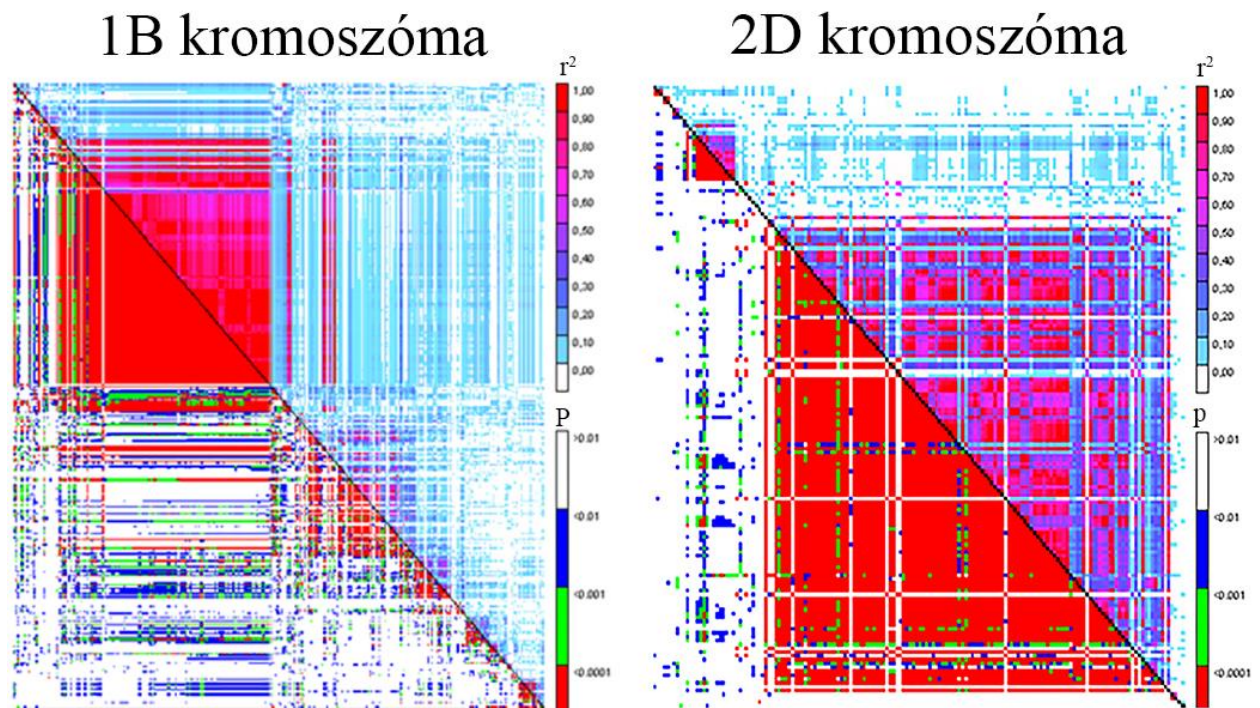
A kapcsoltsági egyensúlytalanság kiterjedésének, avagy az LD csökkenésének átlagos mértékét a teljes genomban és a három búza genomban a 5. ábra mutatja be. Az LD csökkenés átlagos értékének a másodfokú LOESS-görbe és a kritikus r^2 érték metszéspontját tekintettük, ami azt a genetikai távolságot tükrözi, ahol a kapcsoltsági egyensúlytalanság megszűnik. A teljes genomra viszonyított átlagos LD csökkenés 9 cM, a B és D búza genomokon 9 és 30,5 cM volt. Az A genom esetében az LD rendkívül gyors csökkenése miatt a LOESS-görbe láthatóan nem metszette a kritikus r^2 értéket.



5. ábra. Az LD átlagos csökkenése a teljes genomban, illetve a három búza genomban a markerpárok közötti genetikai távolság (cM) függvényében.

A vízszintes vonal a kritikus r^2 értéket jelzi. A kritikus r^2 érték és a másodfokú lokális polinomiális regresszióval illesztett függvény (LOESS /szürke/ görbe) metszéspontja tekinthető az LD csökkenés átlagos értékének.

A kromoszómánkénti genetikai diverzitás, rekombinációs sivatagok, az együtt mozgó marker blokkok meghatározása érdekében az LD mintázatát LD térképpel is jellemeztük (13. melléklet). Az LD mértéke és kiterjedése eltérést mutatott a genom különböző régióiban: az LD térképen számos kisebb-nagyobb LD blokk látható. A kromoszómák többségén azonosítottunk különböző méretű és mintázatú rekombinációs sivatagokat. A legnagyobb kiterjedésű LD blokkok az 1B és a 2D kromoszómákon találhatóak (6. ábra).

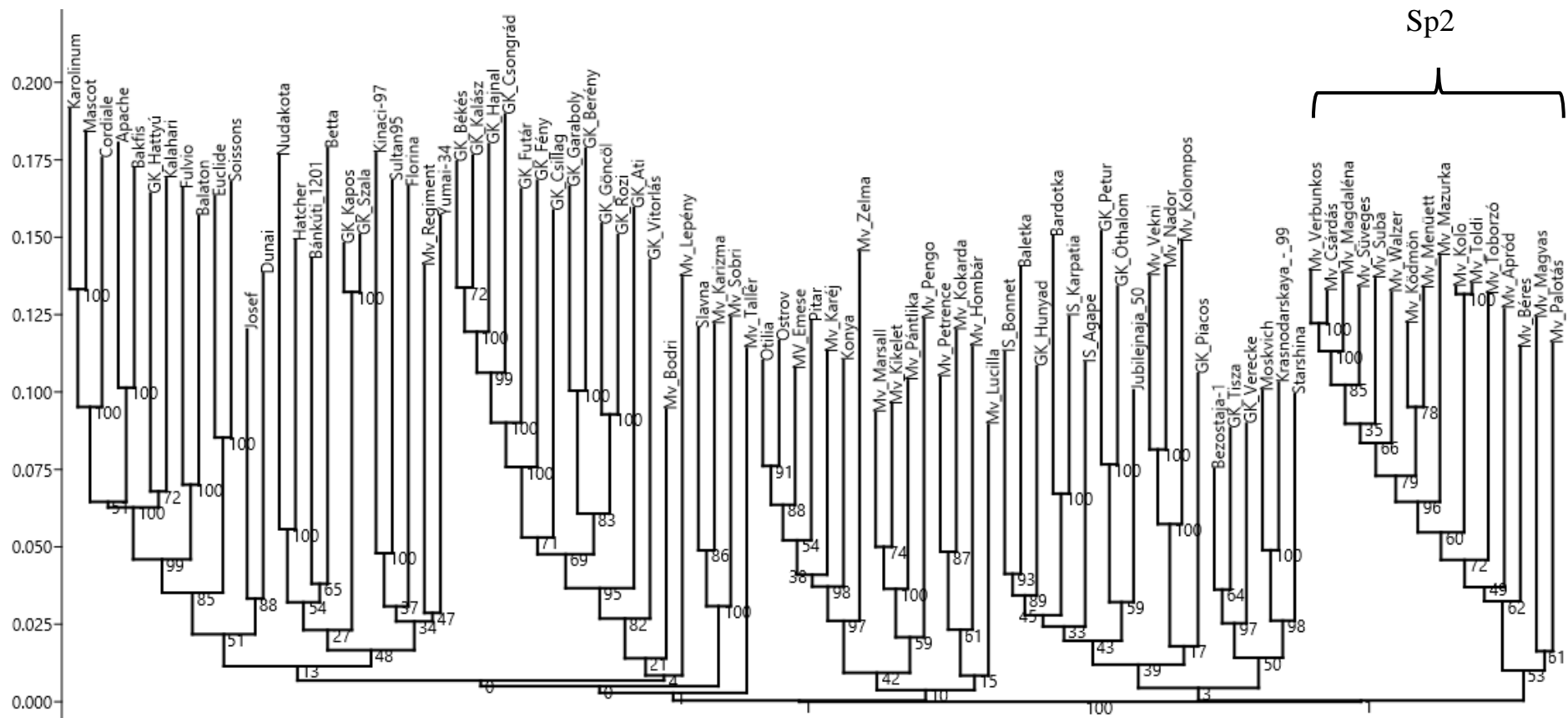


6. ábra. Az 1B és 2D kromoszómák LD térképe. Az átló felett a markerpárok közötti r^2 értékek, míg az átló alatt a megfelelő Fisher-egzakt tesztből származó p-értékek láthatók. A cellák színe az r^2 értékre, illetve a p-értékre utal, melyek a színkód alapján, az ábra jobb oldalán olvashatók le.

4.3 A térképezési populáció genetikai diverzitása és populáció struktúra jellemzése

Az őszi búza genotípusból álló térképezési populáció struktúráját először Bayes statisztikai megközelítéssel vizsgáltuk, STRUCTURE 2.3.4 szoftver csomag segítségével (FALUSH ET AL. 2007). Az analízis eredményeit Evanno módszerrel (EVANNO ET AL. 2005) dolgoztuk fel, Structure Harvester (EARL és VONHOLDT 2012) szoftverrel - a genotípusok legvalószínűbb csoportosításának meghatározása érdekében. Mindkét marker-szett vizsgálata esetén a legnagyobb ΔK paramétert $K=2$ esetben tapasztaltuk, tehát az analízisek alapján a 93 genotípus két alpopulációba történő elkülönülése a legvalószínűbb populációszerkezet (14. melléklet). A genotípusok két alpopulációhoz (Sp1 és Sp2) rendelését az analízis által számított Q csoportosítási mátrix (membership probability coefficient) alapján végeztük, mely a genotípusok egyes alpopulációkhoz tartozásnak valószínűségét mutatja meg. Az Sp1-es alpopuláció tartalmazza a genotípusok többségét (79 genotípus), míg az Sp2 alpopuláció a fennmaradó 14 genotípust tartalmazza (4. melléklet).

A genotípusok rokonsági viszonyainak és a populáció struktúrájának további tanulmányozása és vizualizálása érdekében a genotípusok genetikai hasonlóságát Jaccard-indexszel meghatároztuk, az eredményként kapott hasonlósági mátrixban lévő információkat főkoordináta analízissel (PCoA, principal coordinates analysis) ponttérkép formájában, a 7. ábrán jelenítjük meg. Az első két koordináta (PCo1 és PCo2) a genetikai variancia 15,2% és 11,2%-át magyarázza. A 93 genotípusból álló őszi búza gyűjtemény határozott struktúrával rendelkezik, két jól elkülönülő csoport figyelhető meg, melyek megegyeznek a Bayes-i módszer által azonosított alpopulációkkal (Sp1 és Sp2).



7. ábra: A 93 őszi búza genotípus filogenetikai kapcsolatát bemutató szomszéd összevonó klaszter analízis, ami Jaccard hasonlósági indexel számolt genetikai távolságokon alapul. A dendrogram elágazásainak megbízhatóságát 1000 ismétlésben számított bootstrap érték mutatja. Az Sp2 alpopulációba tartozó genotípusokat kapcsos zárójel jelöli.

4 táblázat. A populáció struktúra analízis által azonosított két alpopuláció (Sp1 és Sp2) szignifikánsan (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$) eltérő fenotípusos jellegeinek átlagértékei a (A) 2013/2014-es és 2014/2015-ös, illetve a (B) 2012/2013-as és 2014/2015-ös évjárat két kezelésénél.

A

Évjárat Kezelés Alpopuláció	2013/2014 N0 Sp1	2013/2014 N0 Sp2	2013/2014 N120 Sp1	2013/2014 N120 Sp2	2014/2015 N0 Sp1	2014/2015 N0 Sp2	2014/2015 N120 Sp1	2014/2015 N120 Sp2
Kalászoslási idő	195,648***	198,251	196,00***	198,904	224,873***	227,13	224,974***	227,524
Kalászonkénti szemszám	25,04*	26,69	28,55**	30,31	19,08***	15,22	21,58***	16,84
NU _{pE}	0,25*	0,29	0,29**	0,33	1,56***	1,30	0,85*	0,74
NU _{pgrain}	100,887*	113,629	142,258**	161,924	84,97***	68,95	122,388**	99,33
NU _{pfull}	127,517*	142,535	176,872**	201,892	122,375***	101,463	168,065*	146,684
GNACE	0,21*	0,23	0,23**	0,26	1,09***	0,88	0,62*	0,50
Szemtermés fehérjetartalom	12,00**	13,41	12,54**	13,91	12,54***	13,56	13,24**	14,35

B

Évjárat Kezelés Alpopuláció	2012/2013 N0 Sp1	2012/2013 N0 Sp2	2012/2013 N120 Sp1	2012/2013 N120 Sp2	2014/2015 N0 Sp1	2014/2015 N0 Sp2	2014/2015 N120 Sp1	2014/2015 N120 Sp2
NUE	112,847**	90,0880	28,815**	24,0670	50,8***	37,9090	27,0571***	20,2990
Harvest-index	40,865**	37,1150	46,693**	43,3520	35,888***	31,2900	39,609***	33,9240

4.4 A genetikai diverzitás, populáció struktúra és a kapcsoltsági egyensúlytalanság eredményeinek megvitatása

A markerek genomok közötti eloszlása megegyezik korábbi tanulmányok eredményeivel. Számos, elit vonalak és tájfajták genetikai diverzitását vizsgáló tanulmányban a markerek nagyon hasonló eloszlását figyelték meg a három genom között az alkalmazott marker rendszertől függetlenül (RFLP: (LIU és TSUNEWAKI 1991), mikroszatellit: (PESTSOVA ET AL. 2000), DArT: (BELLUCCI ET AL. 2015; BENSON ET AL. 2012; NIELSEN ET AL. 2014; WHITE ET AL. 2008), SNP: (ALIPOUR ET AL. 2017; BALFOURIER ET AL. 2019; CAVANAGH ET AL. 2013; ELTAHER ET AL. 2018; HUIHUI LI ET AL. 2015; LOPES ET AL. 2015; RUFO ET AL. 2019; S. WANG ET AL. 2014; WINGEN ET AL. 2017). Az őszi búzát vizsgáló tanulmányokban az A és B genomokon azonosított polimorf markerek száma hasonló (általában a B genomon némileg magasabb), míg a D genomon jelentősen alacsonyabb, mindössze fele-ötöde, mint az A és B genomokon. Hasonlóképpen, vizsgálatunkban a B genom marker lefedettsége a legnagyobb, az A genomé hasonló mértékű, míg a D genom polimorf marker lefedettsége (tehát genetikai diverzitása) jelentősen kisebb mértékű. Több korábbi tanulmány vonta már le azt a következtetést, hogy a kenyérbúza genetikai diverzitásának nagyobb része származik a tetraploid őstől, mint az *Aegilops tauschii*-től (DUBCOVSKY és DVORAK 2007). A D genom alacsonyabb genetikai diverzitása több okra vezethető vissza. A D genom introgressója mindössze 8000-10000 éve következett be, ami kevesebb rekombinációs esemény bekövetkezésére adott lehetőséget (SHIAOMAN CHAO ET AL. 2010; LOPES ET AL. 2015). Valószínűsíthető továbbá, hogy korai génáramlás következett be a *T. aestivum* és a tetraploid őse között, ami a D genomot nem érintette (ALIPOUR ET AL. 2017; BERKMAN ET AL. 2013). ALIPOUR ET AL. (2017) arra is felhívták a figyelmet, hogy az A és B genomban megfigyelhető nagyszámú génduplikációs és mutációs esemény géndózisbeli különbségeket okozott a búza poliploid természete miatt. A szintetikus hexaploid búzavonalakban azonban a D genom hasonló genetikai diverzitással rendelkezik, mint az A és B genom BHATTA ET AL. (2018) szerint, ezért a szintetikus búza vonalak alkalmas keresztezési partnerek lehetnek a D genom genetikai diverzitásának növelésére (MOLNÁR-LÁNG ET AL. 2015).

A kapcsoltsági egyensúlytalanság vizsgálata során a markerpárok közötti legnagyobb átlagos r^2 értéket a D genomnál (0,221) mutattuk ki, míg jelentősen kisebb értékek voltak megfigyelhetők a B (0,102) és az A (0,062) genomnál. Az r^2 érték a markerpárok között bekövetkező rekombináció valószínűségével fordítottan arányos. Az LD legnagyobb átlagos kiterjedése a D genom esetén volt tapasztalható. A teljes genomra viszonyított átlagos LD csökkenés 9 cM volt. Figyelembe véve a genom – marker telítettséget, a D genom néhány kromoszómájának kivételével a legtöbb kromoszóma marker lefedettsége megfelelő a marker – tulajdonság asszociációk kimutatásához. A búza kapcsoltsági egyensúlytalanságával foglalkozó tanulmányok az LD kiterjedésében nagy különbségeket figyeltek meg a populáció méretétől, genetikai diverzitásától és a vizsgált populáció összetételétől függően. BELLUCCI ET AL. (2015) egy hasonló méretű, főként észak-európai őszi búza genotípusokból álló gyűjteményt vizsgáltak SNP és DArT markerek segítségével. Az SNP markerek esetén átlagosan 9,51 cM-os, míg a DArT markerek alkalmazásánál 20,59 cM-os LD csökkenést figyeltek meg a teljes genomban. Egy, főként európai genotípusokat tartalmazó, 94 vonalból álló fajtagyűjtemény DArT markerekkel végzett vizsgálatok NIELSEN ET AL. (2014) 23 cM-os LD csökkenést mértek, míg egy nagyobb, 251 őszi búza genotípust felölelő, szintén DArT markereket használó tanulmány 9,9 cM-os LD csökkenést mutatott ki a teljes genomban (BENSON ET AL. 2012).

Az általunk vizsgált (viszonylag kisméretű) populációban aránylag gyors LD csökkenés, vagyis átlagosan kis kiterjedésű LD volt megfigyelhető, ami különösen meglepő, ha figyelembe vesszük, hogy főként közép-európai ökológiai körülményekre nemesített, minősített fajtákat tartalmaz a gyűjtemény. Ez azzal magyarázható hogy a közép-európai fajtasortimentet és nemesítési alapanyagot képviselő gyűjteményünk aránylag nagy genetikai diverzitást hordoz. Tájfajtákat és egzotikus vonalakat tartalmazó génbanki gyűjtemények vizsgálata nagyobb genetikai diverzitást eredményezhetett volna, azonban a vizsgálat környezetéhez és annak betegségeihez rosszul adaptálódó fajták tanulmányozása egyben félrevezető eredményeket is eredményezhetett volna. Az alacsony örökölhetőségű mennyiségi tulajdonságok (mint pl. a termőképesség) asszociációs vizsgálatához a fejlett törzsek, vagy a minősített fajták jobban megfelelnek, mivel genetikailag stabilabbak és jól alkalmazkodtak a termesztési körülményekhez (BRESEGHELLO és SORRELLS 2006b; MOLNÁR-LÁNG ET AL. 2015).

A genom különböző régióiban az LD kiterjedése nagymértékű variabilitást mutatott (13. melléklet). A kromoszómákon számos rekombinációs „sivatag” volt megfigyelhető, nagy együtt mozgó marker blokkokat azonosítottunk: a legnagyobb kiterjedésű LD blokkok az 1B és a 2D kromoszómákon voltak találhatóak. A nagy távolságokat áthidaló LD erős szelektív nyomásnak kitett genetikai régiókban figyelhető meg, de lehet a populáció sajátossága is. Egyrészt azok a génkombinációk vannak szelektív nyomásnak kitéve, melyeknek a helyi klimatikus feltételekhez való alkalmazkodásban van szerepük, másrészt a nemesítés - a kedvező tulajdonságokra történő szelekcióval - megőrzi a kedvező haplotípusokat, így olyan LD blokkokat képez, melyek a nemesítés számára releváns tulajdonságok kifejeződéséért felelős génegyütteseket tartalmaznak (BRESEGHELLO és SORRELLS 2006b; FRADGLEY ET AL. 2019).

Az 1B kromoszómán a teljes kapcsoltságban lévő markerpárok nagy száma és a nagy távolságot áthidaló LD blokk azzal hozhatóak összefüggésbe, hogy a magyarországi nemesítési programok különböző rezisztenciaforrásokat használtak a búza fő betegségeivel szemben. Az 1BL.1RS transzlokáció használata sokáig elterjedt volt, főleg a martonvásári nemesítési programokban, mivel az hatékony *Sr31* (szárrozda, *Puccinia graminis*), *Lr26* (levélrozda, *P. recondita*), *Yr9* (sárgarozda, *P. striiformis*), *Pm8* (lisztharmit, *Erysiphe graminis*) rezisztencia géneket hordoz. Ráadásul, szemben sok más transzlokációval, a nagyfokú homeológia miatt az 1RS kromoszómakar jól kompenzálja az elveszett 1BS kromoszómakar hiányát (LÁNGNÉ MOLNÁR 2006). A 1BL.1RS transzlokáció Magyarországon az Avrora, Kavkaz és Bezostaja-1 genotípusok termesztésbe és nemesítésbe vonásával jelent meg. Az ezredforduló óta az 1BL.1RS transzlokáció használata kevésbé jellemző, mivel az 1RS kromoszómakaron található rezisztencia gének többsége mára már kevésbé hatékony az újabb kórokozó rasszok ellen; mi több, az 1BL.1RS transzlokáció bizonyos genetikai környezetben hátrányosan befolyásolhatja a búza sütőipari minőségét (BALLA és FITOSNÉ 2009; BEDŐ ET AL. 2017; LÁNGNÉ MOLNÁR 2006; PURNHAUSER ET AL. 2011b). A vizsgált genotípus közül a következő genotípusok biztos hordozzák az 1BL.1RS búza-rozs transzlokációt: Mv Apród; Mv Béres; Mv Csárdás; Mv Magdaléna; Mv Verbunkos; Mv Walzer; Bezostaja-1; GK Göncöl; GK Rozi; Karolinum; Mv Kikelet; Mv Kokárda; Mv Kolompos; Mv Marsall; Mv Nádor; Mv Tallér (BENKOVICS ET AL. 2010; BRADOVÁ és ŠAŠEK 2012; BRAUN ET AL. 1997; KŐSZEGI ET AL. 2000; MAYER ET AL. 2014; MOLNÁR-LÁNG ET AL. 2010; PURNHAUSER ET AL. 2011b; SCHNEIDER és MOLNÁR-LÁNG 2009; SZAKÁCS ET AL. 2004).

A 2B kromoszómán szintén magas kritikus r^2 értékeket határoztunk meg, mely részben hasonló okra vezethető vissza. A 2B kromoszómán az LD blokkok egy részét az magyarázhatja, hogy - főleg a szegedi nemesítési programokban- a szároztsda és lisztharmat elleni rezisztenciát a *Sr36/Pm6* rezisztenciagén-klasztert biztosította. A populációban a következő genotípusoknál biztos megtalálható a *Triticum timopheevii*-ből származó *Sr36/Pm6* génklaszter: GK Ati; GK Békés; GK Berény; GK Csongrád; GK Garaboly; GK Kalász (PURNHAUSER ET AL. 2011a, 2011b).

A 2D kromoszómán azonosított LD blokkok egy része valószínűleg ahhoz köthető, hogy a magyarországi nemesítési programokban használt Avrora, Bezostaja-1 és Kavkaz genotípusok nem csak az 1BL.1RS transzlokációt, de a *Rht8* gén törpísítő allélját is hordozzák (WORLAND ET AL. 1998). Az *Rht8* mutáns alléljainak használata - az *Rht-B1* és *Rht-D1* mellett - a mai napig gyakori a magyarországi minősítésű fajtáknál, mivel a magyarországi klimatikus viszonyok között az *Rht8* törpísítő allél használatának nem ismertek negatív hatásai (BEDŐ ET AL. 2017; BOGNÁR ET AL. 2007). Az *Rht8* génnel, a nappalhossz-érzékenység szabályozásában résztvevő *Ppd-D1* gén szoros kapcsolatban van (BOGNÁR ET AL. 2007; KORZUN ET AL. 1998; NIELSEN ET AL. 2014; WORLAND ET AL. 1998). Mivel kontinentális klimatikus körülmények között a virágzás és szemtelítődés időpontjának időzítése kulcsfontosságú a termésmennyiség maximalizálása szempontjából, ezért a kalászosítás időpontját legnagyobb mértékben befolyásoló *Ppd-D1* és *Ppd-B1* géneknek kiemelten fontos szerepük van a termesztési körülményekhez való alkalmazkodásban (KISS ET AL. 2016; KISS, ET AL. 2014). A nemesítői szelekció ily módon járulhatott a 2B és 2D kromoszómán lévő LD kialakulásához.

A populációstruktúra analízise a vizsgált genotípusokat a legvalószínűbb elkülönülés alapján két alpopulációra választotta ketté. A nagyobb alpopuláció (Sp1) összesen 79 genotípust tartalmaz, míg az Sp2 alpopuláció a maradék 14 genotípust tartalmazza (4. melléklet). A két alpopuláció elkülönülése a genotípusok eltérő származását, valamint a különböző nemesítési programok eltérő céljait tükrözi. A kisebb alpopulációba (Sp2) az egyik magyarországi nemesítő cég egy nemesítési programjából származó genotípusok tartoznak. A genotípusok pedigréjének vizsgálata feltárta az alpopulációba tartozó genotípusok közös jellemzőjét, miszerint a pedigréjükben megtalálható a Mironovskaya genotípus (vagy annak valamelyik utódja - pl.: Mv Magdaléna), ahogy az a 15. mellékletben is látható. Az Sp1 populáción belül jelentősen nagyobb genetikai variabilitás figyelhető meg, mivel az több nemesítő cég eltérő nemesítési célú elit vonalait és nemesítési alapanyagait is magába foglalja. Az Sp1 populációba tartozó genotípusok további populáció struktúra vizsgálata a legvalószínűbb populációszerkezetnek vonalak 3 alpopulációra, illetve ezek keverékére való elkülönülését tartja.

Az Sp1 alpopuláció abban is különbözik az Sp2 alpopulációtól, hogy nem csak kiváló minőségű, magas sikértartalmú javító fajták, illetve jó minőségi stabilitással rendelkező fajták találhatók meg benne, hanem más nemesítési prioritású (pl.: bőtermő, kiváló alkalmazkodóképességű) vonalak is. A populáció struktúra analízis által azonosított két alpopuláció kalászosítási ideje, kalászonkénti szemszáma, N felvétele, szemtermés nitrogén felhalmozási hatékonysága és szemtermés fehérjetartalma szignifikáns eltérést mutatott a 2013/2014 és 2014/2015-ös évjárat mindkét kezelésénél (6. B melléklet. 4 táblázat). A 2013/2014 és 2014/2015-ös évjárat mindkét kezelésénél az Sp2 alpopuláció kalászosult később és a szemtermés fehérje tartalma is magasabbnak bizonyult az Sp1 populációhoz képest. Míg a 2013/2014-as évjáratban a kalászonkénti szemszám, a N felvétel hatékonysága és a szemtermés nitrogén felhalmozási hatékonyság az Sp2-es populáció kezeléseknél mutatott szignifikánsan magasabb értéket, addig a 2014/2015-ös évjáratban két kezelésénél ellenkező tendenciát figyeltünk meg (4. A táblázat). Az Sp1 populáció nitrogén hasznosítási hatékonyság és harvest-index értékei a

2012/2013-as és 2014/2015-ös évjáratok kezeléseknél mutatott szignifikánsan magasabb értékeket az Sp2 populációhoz képest.

A két alpopuláció elkülönülésének okait keresve, irodalmi adatok alapján megvizsgáltuk a búza adaptációs képességében szerepet játszó főbb géncsaládok alléljainak eloszlását a két alpopulációban. Mind Magyarországon, mind világviszonylatban a növénymagasság mérséklését leginkább az *Rht-B1*, *Rht-D1* és az *Rht8* gének törpísítő alléljainak használata határozza meg (ZHAI ET AL. 2016). Több tanulmány is vizsgálta magyarországi gyűjteményekben az *Rht-B1b*; *Rht-D1b* törpísítő allélok (GULYÁS ET AL. 2011) és az *Rht8* gén (BOGNÁR ET AL. 2007) alléljainak eloszlását. Ezen adatok alapján a törpísítő allélok eloszlása nem korrelál a kísérletünkben feltárt populáció struktúrával. Ezt erősíti meg, hogy a kísérletünk fenotípusos adatainak vizsgálatakor nem figyeltünk meg szignifikáns különbséget a két alpopuláció növénymagassága között egyik környezetben sem (6. B melléklet). A vernalizációs igényt nagymértékben meghatározó *VRN1* géncsalád génjeit (*VRN-A1*, *VRN-B1*, *VRN-D1*) génspecifikus markerekkel (KISS 2016; KISS, ET AL. 2014a; KISS ET AL. 2014b) vizsgálta. Számos a mi populációnkban egyaránt vizsgált genotípust tanulmányoztak, eredményeik alapján kijelenthető, hogy az általunk azonosított két alpopuláció elkülönüléséért valószínűleg a *VRN1* géncsalád génjei sem felelősek. Ezt alátámasztja az a tény is, hogy néhány kivételtől eltekintve, a *VRN1* géncsalád recesszív alléljai találhatóak meg az őszi életformájú búza genotípusoknál. A nappalhossz-érzékenység szabályozásában részt vevő legfontosabb gének (*PPD-B1*; *PPD-D1*) allélikus eloszlását (KISS 2016; KISS, ET AL. 2014a; KISS ET AL. 2014b) szintén vizsgálták. A mindkét tanulmányban egyaránt vizsgált genotípusok alapján valószínűsíthető, hogy a *Ppd-B1* génnek csak a nappalhossz-érzékeny alléljai találhatóak meg az Sp2 alpopulációnkban, míg az Sp1 populációnkban mind a nappalhossz-érzékeny, mind a nappalhossz-érzéketlen allélok előfordulnak (16. és 17. melléklet). Ezzel szemben a *Ppd-D1* gén mind a nappalhossz-érzékeny, mind a nappalhossz-érzéketlen alléltípusai megtalálhatóak mindkét alpopulációban. A későbbiekben érdemesnek tartjuk megvizsgálni a populáció összes genotípusának *Ppd-B1* gén allél eloszlását allél specifikus markerekkel, ugyanis a 17. melléklet alapján úgy tűnik, hogy a *Ppd-B1* gén alléljai közötti különbség a genetikai variabilitás egy részét magyarázhatja.

4.5 Asszociációs elemzés

A tanulmányunk fő célja a N hasznosítási hatékonyság, e paraméter komponenseinek, valamint a hozzájuk köthető jellegek genetikai hátterének vizsgálata volt, genom szintű asszociációs elemzés segítségével.

Ennek érdekében hat környezetben (3 évjárat \times 2 N kezelés) vizsgált 11 jelleg fenotípusos adatmátrixát használtunk fel a GWAS analízishez, illetve további 8 jelleg (GY, SN, GN, GPC, NHI, NUP_{full}, NUP_{grain} és NUtE) esetében az adott jelleg N reakcióját meghatározó genetikai régiók azonosítására is kísérletet tettünk.

4.5.1 Asszociációs elemzés eredményei

Az asszociációs elemzés eredményei alapján 130 marker asszociált legalább egy jelleggel, összesen 183 marker – tulajdonság asszociációt azonosítottunk a hat vizsgált környezetben, mivel számos marker több jelleggel asszociált.

A genom szintű asszociációs analízis során az 1D és a 3D kromoszómák kivételével az összes kromoszómán azonosítottunk legalább egy marker - tulajdonság asszociációt. Figyelembe véve a tanulmányunkban megfigyelt LD átlagos kiterjedését, általánosságban elmondhatjuk, hogy a tulajdonság kifejeződéséért felelős lókuszt a szignifikáns asszociációt jelző marker ~9 cM-os közelségében helyezkedhet el, így ezen a távolságon belül található további szignifikáns markerek ugyanazt az asszociációt tükrözhetik. Számos esetben a különböző jellegekkel asszociáló markerek LD régiói részben átfedtek egymást, így egyes kromoszómaregiók több jelleg meghatározásában is szerepet játszhattak. Ez esetben több tulajdonság kialakulására is ható lókusztól, vagy olyan genetikai régiótól lehet szó, melyben olyan genetikai elemek találhatók, amelyek több általunk vizsgált tulajdonság kifejeződését is befolyásolják.

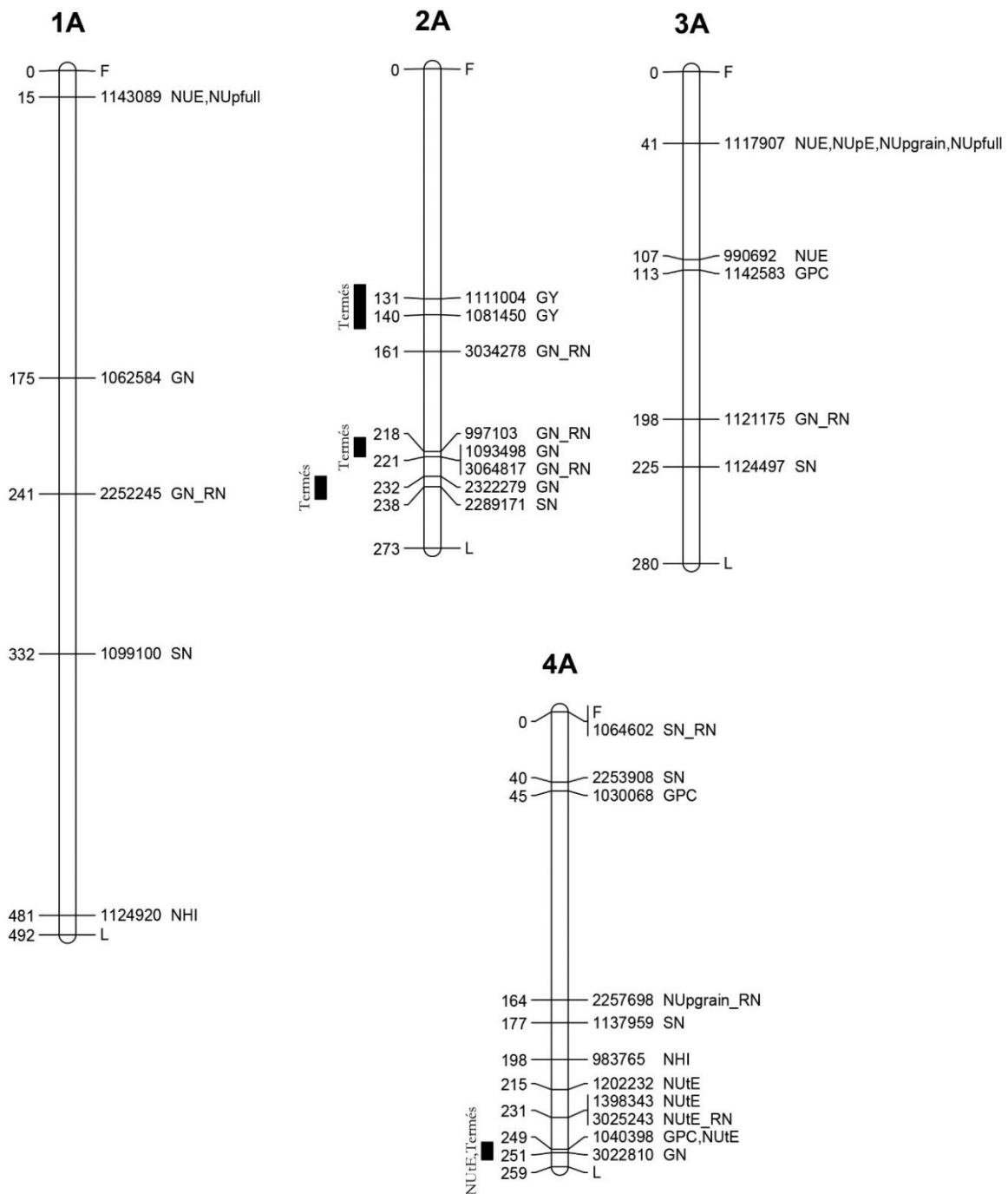
A genom szintű asszociációs analízissel számos olyan kromoszóma régiót sikerült azonosítani, amelyek szerepet játszhatnak a búza nitrogén hasznosítási hatékonyságának, komponenseinek és a termésmennyiséget meghatározó agronómiailag fontos jellegek genetikai szabályozásában. A 11 vizsgált jelleg esetében azonosított marker – tulajdonság asszociációk jellemzőit a 18. mellékletben összegeztük, míg azok kromoszómális elhelyezkedését a 9. ábra szemlélteti. Az eredmények egyszerűbb áttekinthetősége érdekében a 10 vizsgált jelleget három csoportba soroltuk: N felvételi hatékonysággal (NupE), a felvett N hasznosulásának hatékonyságával (NutE), illetve terméskomponensekkel kapcsolatos jellegek. Ennek a csoportosításnak a segítségével a teljes genomra viszonyított átlagos LD csökkenés (9 cM) távolságán belüli elhelyezkedő marker – tulajdonság asszociációkat “szignifikáns kromoszóma régióként” is megjelenítettük.

A hat vizsgált környezet eredményeit összesítve elmondhatjuk, hogy a B genomon azonosítottuk a legtöbb vizsgált jellegekkel összefüggő marker – tulajdonság asszociációt, összesen 93-at, amit az A genom követett (75 MTA), míg a D genomon csak 15 MTA-t tudtunk kimutatni. A homeológ kromoszóma csoportokat összehasonlítva a 2-es, 5-ös és 1-es homeológ kromoszómákon azonosítottuk a legtöbb (34, 33 és 21) szignifikáns MTA-t, a legkevesebbet (18-at) pedig a 4-es és 6-os homeológ kromoszómákon találtuk. Az egyes kromoszómákat tekintve a legtöbb szignifikáns asszociációt (25 és 19 MTA) az 1B és 7A kromoszómákon azonosítottunk. Kísérletünkben a vizsgált jellegek közül a kalászszámmal köthető a legtöbb MTA (17), míg a szemtermés fehérjetartalomhoz 16, ám a GY_RN és NHI_RN nitrogén reakció jellegekkel kapcsolatban csupán csak 2-2 MTA-t találtunk.

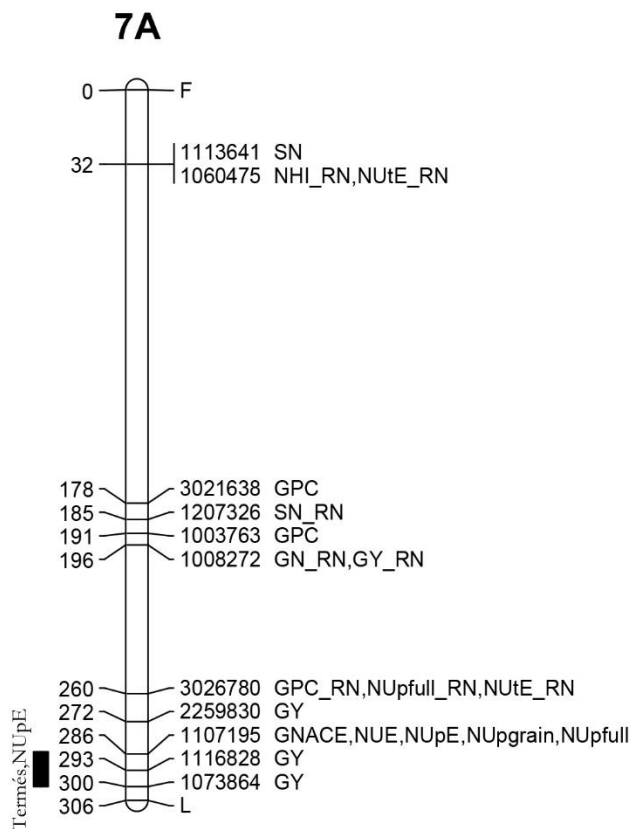
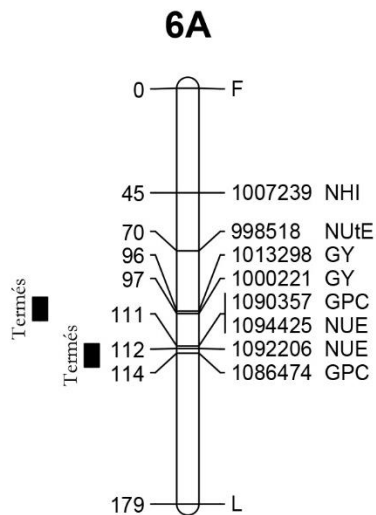
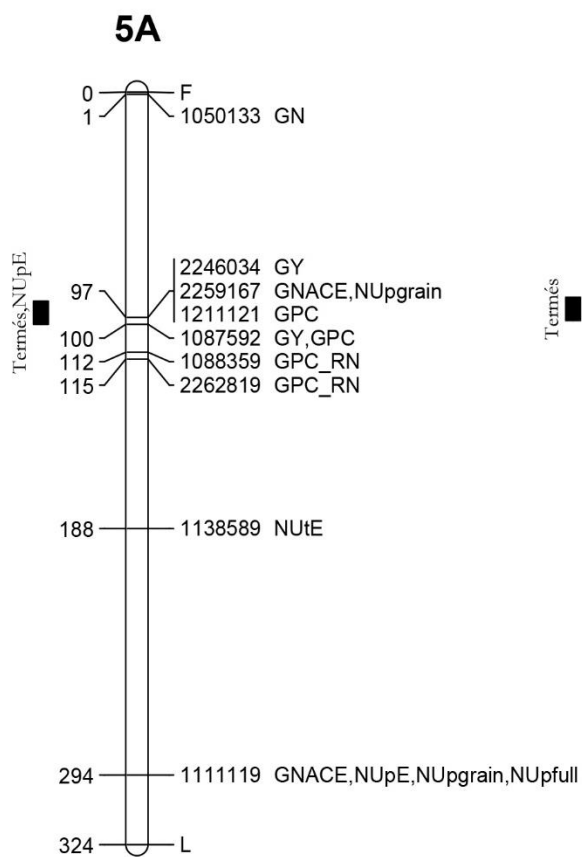
Az egyes évjáratok során eltérő számú marker – tulajdonság asszociációt azonosítottunk (18. melléklet). Mivel a három évjárat időjárása, talajának N tartalma (1. táblázat) és csapadékeloszlása (2., 3. ábra) jelentősen különbözött, ezért a kísérlet évjáratok különböző környezetnek tekinthetők. Korábbi tanulmányok eredményeihez hasonlóan a legtöbb jellegnél jobb N ellátottságú esetén több marker – tulajdonság asszociációt azonosítottunk (GALLAIS ÉS HIREL 2004). Az általunk vizsgált jellegek többségének fenotípusos megnyilvánulása erősen környezetfüggőnek bizonyult (7. melléklet).

Ennek megfelelően az MTA-k többsége csak valamelyik évjárat valamely N kezelésénél, vagyis környezettől függően volt szignifikáns szinten kimutatható (18. melléklet). A környezeti variabilitás ellenére 4 marker (azonosító: 1087592; 1035639; 1139663; 1121033) szignifikánsnak

bizonyult két különböző évjáratban is. Az azonosított 130 szignifikáns MTA közül 27 marker játszott szerepet egyidejűleg több tulajdonság meghatározásában, amelyek tehát nem bizonyultak jellegspecifikusnak (19. melléklet); továbbá 17 kromoszóma régiót azonosítunk, ahol a szignifikáns asszociációt jelző markerek LD régiói átfedik egymást (9. ábra).

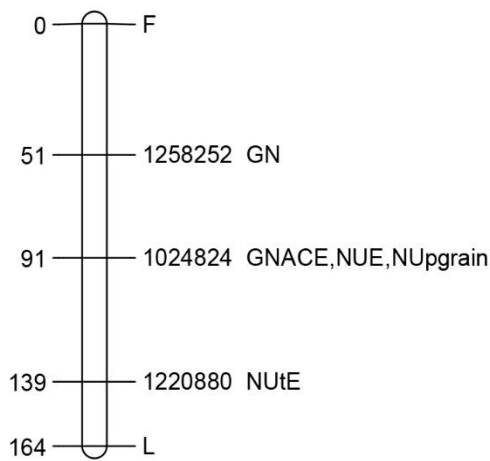


9. ábra. A kromoszómákon azonosított QTL-ek elhelyezkedését bemutató genetikai térkép. A kromoszóma bal oldalán a cM-ban kifejezett térképtávolság és a szignifikáns kromoszóma régiók, míg a jobb oldalon a marker azonosítója és a vele asszociációban lévő jelleg rövidítése látható.

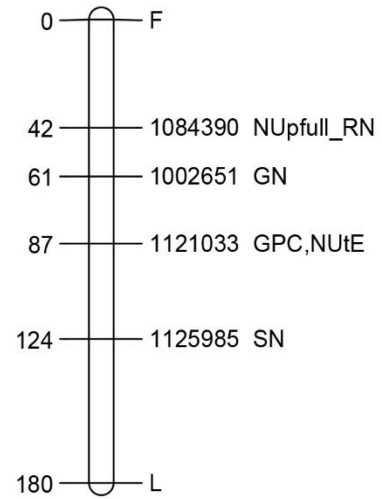


A 9. ábra folytatása.

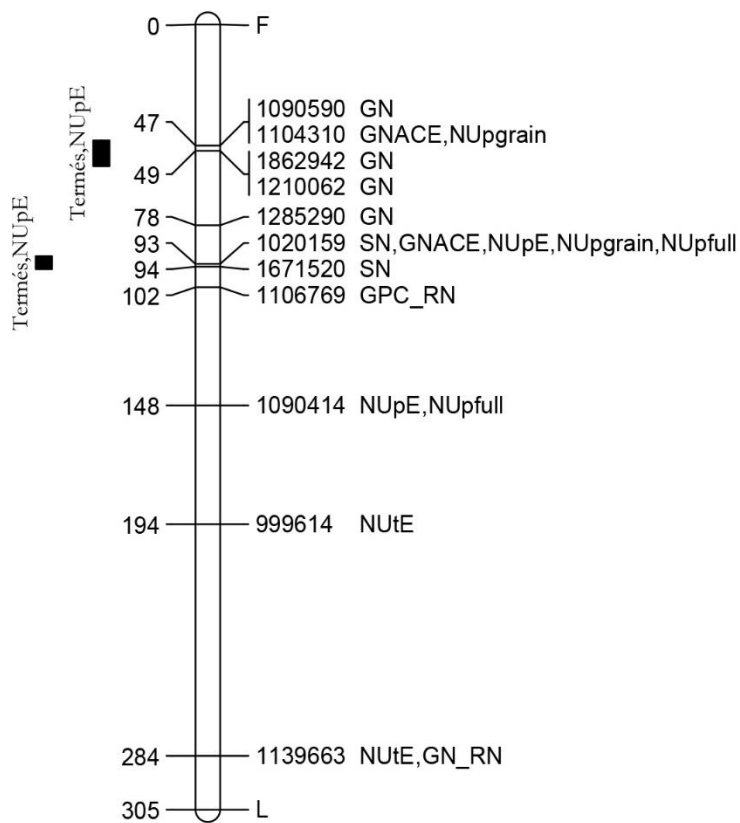
4B



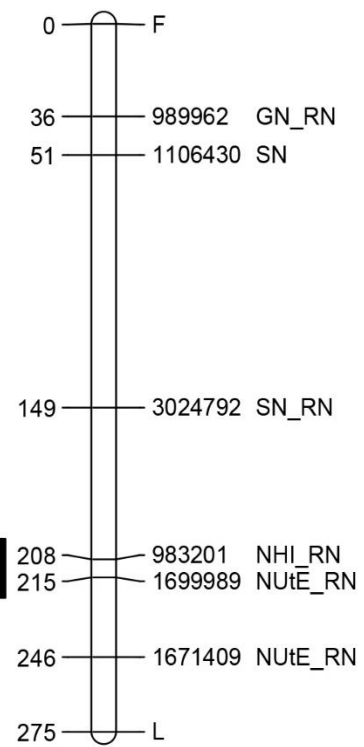
6B



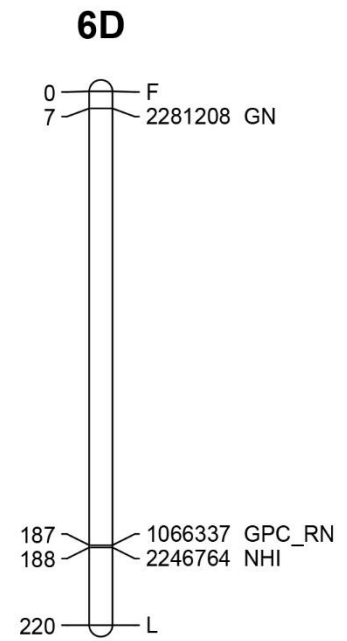
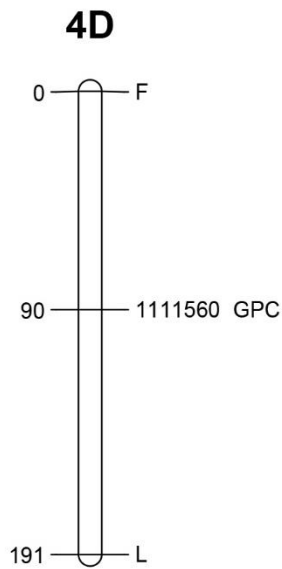
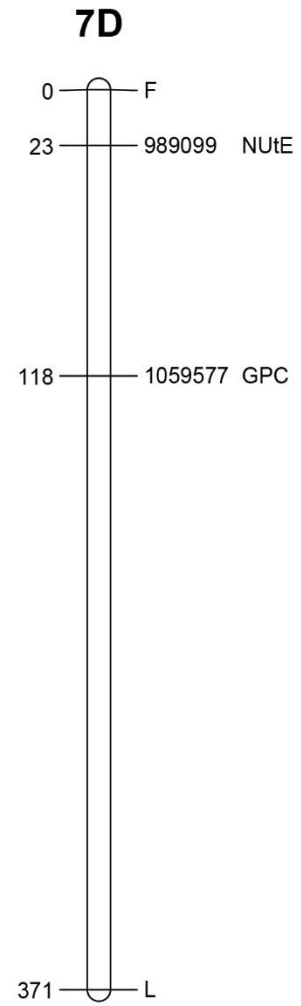
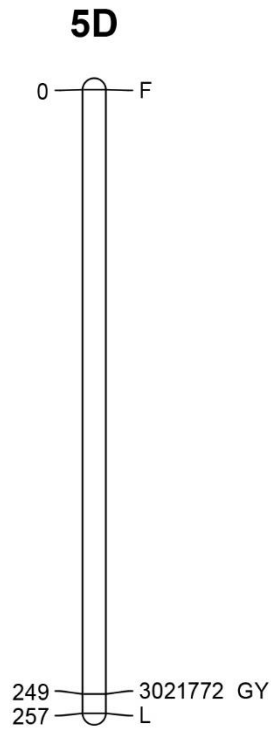
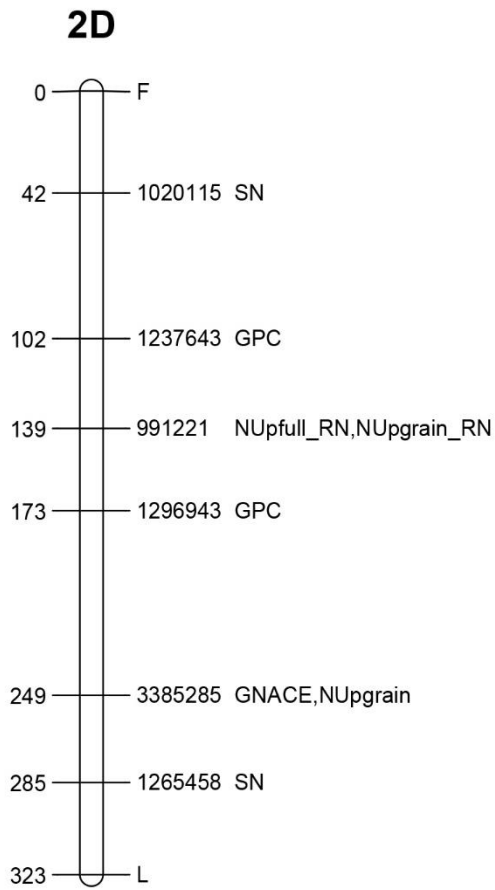
5B



7B



A 9. ábra folytatása.



A 9. ábra folytatása.

4.5.2 Termőképességet és komponenseit jellemző marker – tulajdonság asszociációk

A termőképességgel, a kalászszámmal és a kalásonkénti szemszámmal asszociáló markereket hét, tizenegy, illetve tíz kromoszómán azonosítottunk, mely kromoszóma régiók a búza termőképességének fokozását célzó nemesítési programok jó jelöltjei lehetnek.

Tanulmányunkban összesen 12 termésmennyiséggel kapcsolt markert azonosítottunk (18. melléklet), a legtöbbet, összesen 7-at a 2013/2014 évjáratban. A markerek többségét olyan kromoszóma régiókban azonosítottuk melyekben több termésmennyiséggel kapcsolatos QTL-t is leírtak korábbi tanulmányokban. Az 1B kromoszóma hosszú karján mindkét N kezelésnél egy termésmennyiséggel kapcsolatos MTA-t (azonosító: 3021826) azonosítottunk a 2013/2014-es évjáratban. Két termésmennyiséggel asszociáló marker (azonosító: 1081450 és 1111004), melyeket a 2014/2015-ös évjárat N120 kezelésénél azonosítottunk, a 2A kromoszómán egy szignifikáns kromoszóma régiót alkotott. Analízisük során a 3B kromoszómán lokalizált, termésmennyiséggel asszociáló marker (azonosító: 1241817) kromoszomális pozíciója megegyezett egy N reakcióval kapcsolatos MTA (azonosító: 1265489) kromoszomális helyzetével.

A 2012/2013-as évjárat N120-as kezelésénél az 5A kromoszómán két korábbi tanulmányban még nem publikált, egymáshoz közeli kromoszomális elhelyezkedésű termésmennyiséggel kapcsolatos MTA (azonosító: 2246034 és 1087592), több N felvételhez és szemtetrés N tartalomhoz köthető MTA-val együtt, egy szignifikáns kromoszóma régiót alkot. Az 5D kromoszómán csupán egy MTA-t (azonosító: 3021772) azonosítottunk tanulmányunk során, ami a termés hozamhoz volt köthető. A 6A kromoszómán mindkét N kezelésénél azonosítottunk termésmennyiséghez köthető MTA-kat (azonosító: 1013298 és 1000221), 1 cM távolságon belül, melyek így egy eddig nem publikált szignifikáns kromoszóma régiót alkotnak. Míg a 7A kromoszóma hosszú karján azonosított szignifikáns kromoszóma régió termésmennyiséggel és N felvételi hatékonysággal asszociáló markereket foglal magába.

Kísérletünkben 16, kalászszámmal szignifikánsan asszociáló markert találtunk 11 kromoszómán; ezek mindegyike - egyetlen kivétel az 5B kromoszómán - csak jelleg specifikus volt (18. melléklet). A legtöbb marker (9) a kalászszámmal abban a 2014/2015-ös évjáratban mutatott asszociációt, amelyben a legmagasabb kalásszámot figyeltük meg a populációban. Korábbi tanulmányok által eddig még nem azonosított, kalászszámmal szignifikánsan asszociáló markert (azonosító: 1099100) találtunk az 1A kromoszómán, míg az 1B kromoszómán két szignifikáns kromoszóma régióban is található kalászszámmal köthető MTA-k (azonosító: 1123955; 2291619; 1092189), NUE és NUpE jellegekhez köthető MTA-k közvetlen közelében. A 2A kromoszómán, abban a szignifikáns kromoszóma régióban, ahol a jelen vizsgálatban kalásonkénti szemszámmal asszociáló MTA-t azonosítottunk, kalászszámmal asszociáló markert (azonosító: 2289171) is találtunk. A 2D kromoszómán két kalászszámmal asszociáló markert (azonosító: 1020115; 1265458) is kimutattunk. A 4A kromoszómán N120-as kezelés esetén két kalászszámmal asszociáló markert (azonosító: 2253908 és 1137959) is leírtak. Az 5B kromoszómán két kalászszámmal asszociáló (azonosító: 1020159; 1671520) marker, N felvételéhez köthető markerekkel együtt egy szignifikáns kromoszóma régiót alkotott. Egy másik kalászszámmal asszociáló marker (azonosító: 1113641) a 7A kromoszómának ugyanabban a régiójában volt található, ahol N reakcióval kapcsolatos MTA-t azonosítottak.

Tanulmányunkban a kalászonkénti számszámmal kapcsolatban 10 kromoszómán 15 markert azonosítottunk. Korábbi tanulmányok által le nem írt, kalászonkénti számszámmal asszociáló markereket (azonosító: 1062584 és 985289) azonosítottunk az 1A és 1B kromoszómákon. A 2A kromoszómán két szignifikáns kromoszóma régiót is azonosítottunk, melyek kalászonkénti számszámmal asszociáló markereket (azonosító: 1093498 és 2322279) is tartalmaztak, nitrogén reakcióval és kalásszámmal asszociáló markerek mellett. Az 2B kromoszómán szintén két kalászonkénti számszámmal asszociáló markert (azonosító: 1084234; 3021490) azonosítottunk. A 4A kromoszómán elhelyezkedő szignifikáns kromoszóma régió kalászonkénti számszámmal asszociáló markeren kívül szemtermés fehérjetartalomhoz és N hasznosítási hatékonysághoz köthető MTA-kat is tartalmazott. Az 5B kromoszómán szignifikáns kromoszóma régiót azonosítottunk, ami három kalászonkénti számszámmal asszociáló markert (azonosító: 1090590; 1210062; 1862942) tartalmazott a 2014/2015-ös évjárat N0 kezelésénél.

4.5.3 Nitrogén hasznosítási hatékonyságot, annak komponenseit és nitrogén felvételt jellemző marker – tulajdonság asszociációk

A nitrogén hasznosítási hatékonyságot befolyásoló minden anyagcsere folyamat, így a N felvétele, asszimilációja, transzlokációja és remobilizációja is számos genetikai és környezeti faktor által szabályozott. Ennek megfelelően, asszociációs analízisünk eredményei is azt mutatták, hogy a legtöbb nitrogén hasznosítási hatékonysággal (és komponenseivel) kapcsolt marker környezet specifikus (18. melléklet). Összesen 12 nitrogén hasznosítási hatékonysággal kapcsolt markert azonosítottunk az 1A (azonosító: 1143089), az 1B (2321290; 2322599), a 2B (1120906; 2257090), a 3A (1117907; 990692), a 3B (1862716), 4B (1024824), a 6A (1094425; 1092206) és a 7A (1107195) kromoszómákon. A 1B kromoszómán található NUE-vel asszociáló marker (azonosító: 2322599) két közeli kromoszomális elhelyezkedésű kalásszámmal asszociáló markerrel alkot szignifikáns kromoszóma régiót. A 2B kromoszómán két szignifikáns kromoszóma régió is tartalmazott NUE-hez köthető MTA-kat, mely régiók szemtermés N felhalmozási hatékonysággal és N reakcióval asszociáló markereket is tartalmaztak. Míg egy 4B kromoszómán található marker (azonosító: 1024824) szintén nem csak NUE-vel, de szemtermés N felhalmozási hatékonysággal is asszociált, míg a 3A és a 7A kromoszómán NUE-al asszociáló markerek (azonosító: 1117907 és 1107195) egyéb N felvétellel kapcsolatos jellegekkel is szignifikáns asszociációt mutatnak. Végül a 6A kromoszómán egy szignifikáns kromoszóma régió nem csak NUE-vel, de szemtermés fehérjetartalommal asszociáló markereket is tartalmaz. A 2013/2014-es évjáratban a 2257090-es azonosítóval rendelkező marker mindkét N kezelés esetén szignifikánsnak bizonyult a NUE-val kapcsolatban, tehát, meglepő módon, N kezeléstől független volt.

A tanulmányuk során a N felvételének hatékonyságával (NUpE) asszociáló 11 marker 5 kromoszómán helyezkedik el (18. melléklet). A 2013/2014-es évjáratban 5 NUpE-vel szignifikánsan asszociáló markert azonosítottunk, melyek közül 4 további N felvétellel kapcsolatos jellegekkel is asszociációt mutatott, egy pedig szignifikáns kromoszóma régió tagja volt. A 2B kromoszómán egy NUpE-vel asszociáló marker szintén egy szignifikáns kromoszóma régió részeseként számos N felvétellel kapcsolatos jelleggel kapcsolatba hozható. A 3A és 5A kromoszómán is olyan NUpE-vel asszociáló markereket (azonosító: 1117907 és 1111119) azonosítottunk, melyek egyéb N-hez köthető jellegekkel is asszociálnak. Egy szignifikáns kromoszóma régió az 5B kromoszómán olyan markert tartalmazott, mely a NUpE-vel és a kalásszámmal is asszociált. Végül a 7A kromoszómán egy NUpE-vel asszociáló marker (azonosító: 1107195) N felvétellel kapcsolatos jellegekkel (NUpfull, a NUpgrain és a GNACE) és NUE-vel is szignifikáns asszociációt mutatott. Az összes kromoszómán 8 nitrogén felvételi

hatékonysághoz köthető szignifikáns kromoszóma régiót azonosítottunk az 1B, 2B, 3B, 5A, 5B és 7A kromoszómákon (9. ábra).

A genom szintű asszociációs analízissel 12 $NU_{p_{full}}$ -al asszociáló markert azonosítottunk az 1A (azonosító: 1143089), az 1B (1089620; 1103430; 1724416; 1235415), a 2B (1245384), 3A (1117907), a 3B (1113201), 5A (1111119), az 5B (1090414; 1020159) és a 7A (1107195) kromoszómákon. A 2B kromoszómán $NU_{p_{full}}$ -al asszociáló marker egy olyan szignifikáns kromoszóma régióban található, ahol számos N felvétellel kapcsolatos jelleggel kapcsolatos asszociációt is kimutattak. Azonban általánosságban is elmondhatjuk, hogy azok a markerek, melyek a $NU_{p_{full}}$ -al asszociáltak, más nitrogén felvételi hatékonysággal kapcsolatos jellegekkel, mint a NU_{pE} és a GNACE is szignifikáns asszociációt mutattak (9. ábra). A legtöbb marker - tulajdonság asszociációt a 2013/2014-es évjáratban találtuk. A N fejtrágyázás nélküli kontroll kezelésnél 8 marker, míg a N-nel fejtrágyázott növényeknél 4 asszociált a $NU_{p_{full}}$ -al (18. melléklet).

Tanulmányunkban 7 kromoszómán 10 nitrogén hasznosulási hatékonysággal (NU_{tE}) szignifikánsan asszociáló markert azonosítottunk (18. melléklet). A 4A kromoszómán három (azonosító: 1202232, 1398343, 1040398), a 4B kromoszómán egy (1220880), az 5A kromoszómán egy (1138589), az 5B kromoszómán kettő (999614, 1139663), a 6A és 6B kromoszómán egy-egy (998518 és 1121033) és a 7D kromoszómán egy (989099) marker asszociált szignifikánsan a N hasznosulási hatékonysággal. A legtöbb marker jelleg-specifikusnak bizonyult, néhány marker pedig szignifikánsan asszociált volt a szemtermés fehérjetartalommal is (18. melléklet; 9 ábra). Az egyik 4A kromoszómán azonosított marker (azonosító: 1040398) a N hasznosulási hatékonyságon kívül a szemtermés fehérjetartalommal is asszociált. Hasonlóképpen, a 6A kromoszómán azonosított NU_{tE} -vel asszociáló marker (azonosító: 1121033) a szemtermés fehérjetartalommal is statisztikailag szignifikáns együttjárást mutatott. A N hasznosulási hatékonysággal kapcsolatos MTA-k többségét a legjobb tápanyag-ellátottságú 2013/2014-es évjáratban azonosítottuk; kivéve két markert (azonosító: 1139663 és 998518), melyeket a 2014/2015-ös évjáratban is sikerült azonosítani.

A N harvest-indexszel összefüggésben 7 kromoszómán 8 markert azonosítottunk a 2013/2014 és 2014/2015-ös évjáratokban, melyekben a nitrogén harvest-index a NU_{tE} varianciájának jelentős részét magyarázta. A NHI-vel szignifikánsan asszociáló markerek az 1A (azonosító: 1124920), az 1B (1100879), a 2B (1128281), a 3B (3029380; 1104615), a 4A (983765), a 6A (1007239) és a 6D (2246764) kromoszómákon voltak megfigyelhetők, melyek - egy kivétellel - jelleg-specifikusnak bizonyultak (9. ábra). A 3B kromoszómán N harvest-indexszel asszociáló marker (azonosító: 1104615) a szemterméssel betakarított N mennyiségével is összefüggést mutatott.

Tanulmányunkban az összes vizsgált környezetben 15 szemtermés fehérjetartalommal kapcsolt markert azonosítottunk a 2D (1237643; 1296943), a 3A (1142583), a 3B (1088625), a 4A (1030068; 1040398), a 4D (1111560), az 5A (1211121; 1087592), a 6A (1090357; 1086474), a 6B (1121033), a 7A (3021638; 1003763) és a 7D (1059577) kromoszómákon. Legtöbb esetben a szemtermés fehérjetartalommal asszociáló markereket a 2014/2015-ös évjáratban azonosítottuk, amikor kimagaslóan magas szemtermés fehérjetartalom volt megfigyelhető. Az azonosított markerek általában jelleg-specifikusnak bizonyultak. Ez alól kivételt 3 marker jelentett, a 4A kromoszómán található szignifikáns kromoszóma régióban az egyik marker nemcsak a szemtermés fehérjetartalommal asszociál, de a N hasznosulás hatékonyságával is. Az 5A kromoszómán található szignifikáns kromoszóma régióban található markerek a szemtermés fehérje tartalommal kívül a termés hozammal, a szemtermés N felhalmozási hatékonysággal és az

$N_{Up_{grain}}$ -el is asszociálnak. A 6B kromoszómán található szemtermés fehérjetartalommal asszociáló marker a N hasznosulási hatékonyságával ($NUtE$) is asszociál.

Tanulmányunkban a szemtermés fehérje tartalmán kívül a szemterméssel betakarított N mennyiségét ($N_{Up_{grain}}$) is vizsgáltuk. Összesen 9 kromoszómán 15 $N_{Up_{grain}}$ -el asszociáló markert azonosítottunk, többségüket a 2013/2014-es évjáratban. A jelleggel asszociáló markereket az 1B (azonosító: 1103430, 1724416, 1235415), a 2B (1035639, 1245384, 1120906), a 2D (3385285), a 3A (1117907), a 3B (1104615), a 4B (1024824), az 5A (2259167, 1111119), az 5B (1104310, 1020159) és a 7A (1107195) kromoszómákon azonosítottuk (18. melléklet). Az azonosított markerek kivétel nélkül más N felvétellel kapcsolatos jelleggel is asszociáltak. A 2B kromoszómán két szignifikáns kromoszóma régió tartalmazott $N_{Up_{grain}}$ -el és egyéb N felvétellel asszociáló markert. Ugyanez igaz a 5A és 5B kromoszómákon található szignifikáns kromoszóma régióra is.

Vizsgáltuk továbbá a növény számára elérhető N (talaj N + műtrágya N) arányában a N felvétel, szállítás és remobilizáció együttes hatékonyságát tükröző paramétert, az ún. „szemtermés nitrogén felhalmozási hatékonyság”-ot ($GNACE$) is. A $GNACE$ -vel asszociáló 15 markert az 1B (azonosító: 1103430, 1724416), a 2B (1035639, 1138588, 1120906, 1245384, 1254797), a 2D (3385285), a 3B (1113201), a 4B (1024824), az 5A (2259167, 1111119), az 5B (1104310, 1020159) és a 7A (1107195) kromoszómákon azonosítottuk, mely markerek legtöbbször egyidejűleg más N felvétellel kapcsolatos jelleggel is asszociáltak.

4.5.4 N reakciót jellemző marker – tulajdonság asszociációk

A jelen tanulmányban a fejtrágyázás nélküli és az optimális ellátást biztosító kezelés segítségével mért fenotípusos eredmények összevetése lehetőséget nyújtott a N reakciók tanulmányozására. Ily módon 8 jellegnél (GY, SN, GN, GPC, NHI, $N_{Up_{full}}$, $N_{Up_{grain}}$ és $NUtE$) a N reakcióval kapcsolt markereket is meghatároztunk. A három évjárat alatt összesen 38 N reakcióval összefüggő markert azonosítottunk 14 kromoszómán (18. melléklet); a legtöbbet a 7A, a 7B és a 3B kromoszómákon. A N kezelés hatására bekövetkező kalásonkénti szemszám változással összefüggésben (GN_{RN}) 9, a $NUtE_{RN}$ esetén 6, a GPC_{RN} , $N_{Up_{full}}_{RN}$ és az SN_{RN} paraméterekkel kapcsolatosan 5, míg a $N_{Up_{grain}}_{RN}$ esetén 4, végül a GY_{RN} és NHI_{RN} paraméterekkel 2-2 kapcsolt markert azonosítottunk. Huszonhat N reakcióval összefüggő marker jelleg-specifikusnak bizonyult, míg a többi marker több tulajdonság kialakulására is ható lókusznak bizonyult. Az utóbbi markerek legtöbbször több jelleg N reakciójával szignifikáns asszociációt mutattak. A 3B és 7B kromoszómán található szignifikáns kromoszóma régiókat N reakciójával szignifikáns asszociációt mutató markerek alkotják. A 2A és 2B kromoszómán azonosított N reakcióval asszociáló markerek (azonosító: 997103; 3064817 és 1082485) szintén két szignifikáns kromoszóma régió részét képezik, a kalásonkénti szemszám és a nitrogen hasznosítási hatékonysággal asszociáló markerek mellett. Kutatásunkban csak két olyan N reakcióval asszociáló markert azonosítottunk, melyek más agronómiai paraméterekkel is összefüggésbe hozhatók voltak (1089620 és 1139663).

4.5.5 Az asszociációs analízis eredményeinek megvitatása

A hat vizsgált környezetben végzett asszociációs elemzés eredményei alapján összesen 183 olyan marker-tulajdonság asszociációt azonosítottunk, amelyek szerepet játszhatnak a búza nitrogén hasznosítási hatékonyságának, e jelleg komponenseinek, valamint a termésmennyiséget meghatározó agronómiailag fontos jellegek genetikai szabályozásában. Tizenhét olyan kromoszómaregiót azonosítottunk ahol különböző jellegekkel asszociáló markerek LD régiói átfedik egymást, tehát több jelleg meghatározásában is szerepet játszanak (9. ábra).

A tanulmányunkban azonosított marker – tulajdonság asszociációk genomok közötti eloszlása a polimorf markerek genomok közötti eloszlását követte, tehát a B genomon azonosítottuk a legtöbb vizsgált jellegekkel összefüggő marker – tulajdonság asszociációt. Mivel kísérletünk mindhárom évének időjárása, talajának N tartalma (1. táblázat) és csapadékeloszlása (2., 3. ábra) jelentősen különbözött, ezért más szerzők (GALLAIS és HIREL 2004; HAN ET AL. 2015; KINDU ET AL. 2014; RANJAN és YADAV 2019) eredményeihez hasonlóan - a kísérleti évjáratoktól és környezeti feltételektől függően eltérő számú marker-tulajdonság asszociációt azonosítottunk. A legtöbb jelleg esetében általánosságban kijelenthető, hogy jobb N ellátottságú, kedvezőbb körülmények között több marker tulajdonság asszociációt azonosítottunk, mint N hiány, kedvezőtelen környezeti feltételek esetén.

Az általunk azonosított lókuszok hatása többnyire környezetfüggőnek bizonyult, azaz az MTA-k többsége csak valamelyik évjárat valamely N kezelésénél volt szignifikáns szinten kimutatható (18. melléklet). Ez arra enged következtetni, hogy a tulajdonságok kialakulásáért felelős gének, bizonyos környezeti feltételek között fejtik ki hatásukat, kifejeződésük a környezeti tényezők egyedi módon befolyásolják, tehát környezetfüggő genetikai szabályozás alatt állnak. Ezeknek a környezet-specifikus marker – tulajdonság asszociációknak szerepe lehet az adott környezethez való alkalmazkodásban.

A környezeti variabilitás ellenére 4 marker (azonosító: 1087592; 1035639; 1139663; 1121033) szignifikánsnak bizonyult két különböző évjáratban is. Ezek a QTL-ek a legjobb jelöltjei a további vizsgálatoknak, mivel szerepük lehet agronómiai szempontból fontos jellegek környezettől kevésbé függő kialakításában. Az egy évjáraton belül mindkét N kezelésnél asszociáló markerek (marker azonosító: 3021826, 2257090 és 1125985) pedig olyan lókuszokat jelölhetnek, melyeket a N elérhetőségének változása nem, vagy csak kis mértékben befolyásol.

Összesen 27 marker játszott szerepet egyidejűleg több tulajdonság meghatározásában, amelyek tehát nem bizonyultak jellegspecifikusnak (19. melléklet). Több jelleggel egy marker akkor asszociálhat, ha a marker a különböző jellegek kialakításáért felelős lókuszokkal erős LD-ben van, vagy ha a pleiotrópia a jellegek közötti genetikai korreláció fő oka. A több jelleg meghatározásában szerepet játszó genetikai régiók azonosítása segíthet megérteni ezen jellegek összetett szabályozási mechanizmusait.

A termőképességgel és komponenseivel asszociáló markerek a búza termőképességének fokozásán keresztül a NUE növelésének megfelelő jelöltjei lehetnek. Tanulmányunkban összesen 12 termésmennyiséggel kapcsolt markert azonosítottunk (18. melléklet), a legtöbbet, összesen 7-et a 2013/2014 évjáratban. A markerek többségét olyan kromoszoma régiókban azonosítottuk, melyekben több termésmennyiséggel kapcsolatos QTL-t is leírtak korábbi tanulmányokban., melyeket az alábbiakban ismertettünk.

Az 1B kromoszóma hosszú karján mindkét N kezelésnél egy termésmennyiséggel kapcsolatos MTA-t (azonosító: 3021826) azonosítottunk a 2013/2014-es évjáratban. Az általunk leírttal megegyező kromoszóma régióban HILL ET AL. (2013) egy dihaploid populáció analízise során egy termőképességgel kapcsolatos QTL-t (*QYld-1B*) mutattak ki az 1B kromoszómán. ECHEVERRY-SOLARTE ET AL. (2015) rekombináns beltenyésztett vonalokból álló populáció vizsgálatakor két termésmennyiséggel kapcsolatos QTL-t (*QGY.ndsu.2A.1* és *QGY.ndsu.2A.2*) azonosítottak a 2A kromoszómán, azonos kromoszomális pozícióban azzal a szignifikáns kromoszóma régióval, ami két termésmennyiséggel asszociáló markert (azonosító: 1081450 és 1111004) foglal magába; ezeket mi a 2014/2015-ös évjárat N120 kezelésénél azonosítottuk. Ez a szignifikáns kromoszóma régió átfedésben van a nagy kiterjedésű QTL-régióval, amiben BOGARD ET AL. (2013) 3 termőképességgel és 10 szemtermés fehérjetartalommal kapcsolatos QTL-t írtak le. Egy másik szignifikáns kromoszóma régió, ami két terméskomponenssel (kalásonkénti szemszám és kalászszám) asszociáló markert (azonosító: 2322279 és 2289171) határol, megegyező kromoszóma régióban található a 2A kromoszómán a CROSSA ET AL. (2007) által azonosított két termésmennyiséggel asszociáló markerrel (*wPt-7901* és *wPt-6687*).

Analízisük során a 3B kromoszómán lokalizált, termésmennyiséggel asszociáló marker (azonosító: 1241817) kromoszomális pozíciója megegyezett a CROSSA ET AL. (2007) és a BOGARD ET AL. (2013) által azonosított termőképességgel kapcsolatos QTL-k kromoszomális helyzetével. A 7A kromoszóma hosszú karján található szignifikáns kromoszóma régió termésmennyiséggel és N felvételi hatékonysággal asszociáló markereket foglal magába; ugyanebben a régióban CROSSA ET AL. (2007) termésmennyiséggel szignifikánsan asszociáló markert (*wPt-6495*) azonosítottak.

A kalászszámmal szignifikánsan asszociáló markerek egyetlen kivételtől eltekintve jelleg specifikusak voltak (18. melléklet). Az azonosított markerek közül több olyan kromoszóma régióban található, melyeket korábbi tanulmányok már összefüggésbe hoztak a kalászszám szabályozásával. NEUMANN ET AL. (2011) egy kalászszámmal erősen asszociáló markert (*wPt-9277*) azonosítottak a 2A kromoszómán, abban a régióban, ahol a jelen vizsgálatban szintén kalászszámmal asszociáló markert (azonosító: 2289171) találtunk. Az előbbi tanulmányban a 4A kromoszómán is azonosítottak egy kalászszámmal asszociáló markert (*wPt-0817*), mely azonos kromoszóma régióban helyezkedik el az általunk 2012/2013-as évjáratban kalászszámmal kapcsolatban azonosított markerrel (azonosító: 1137959). Egy másik kalászszámmal asszociáló marker (azonosító: 1113641) a 7A kromoszómának ugyanabban a régiójában található, ahol több korábbi tanulmány (ECHEVERRY-SOLARTE ET AL. 2015; NEUMANN ET AL. 2011) is e jelleggel kapcsolatos QTL-t (*QNS.ndsu.7A*) azonosított. Korábbi tanulmányok által nem azonosított, kalászszámmal kapcsolt markereket azonosítottunk az 1A (azonosító: 1099100), az 1B (1123955; 2291619; 1092189), a 2D (1020115; 1265458), a 3A (1124497), a 3B (991168), a 4A (2253908), az 5B (1020159; 1671520), a 6B (1125985) és végül a 7B (1106430) kromoszómákon a 6 vizsgált környezetben (18. melléklet). A legtöbb kalászszámmal asszociáló marker környezettől függően volt kimutatható, viszont a 2014/2015-ös évjáratban a 1125985 azonosítójú marker N kezeléstől függetlenül asszociált a kalászszámmal.

Kísérletünkben a kalásonkénti szemszámmal kapcsolatban azonosított markerek nem bizonyultak konzisztensnek a különböző évjáratok és kezelések között, ami a környezet jelentős hatására utal (18. melléklet). Ennek ellenére korábbi tanulmányok eredményeivel egyező kromoszóma régiókat is sikerült azonosítanunk. Tanulmányunkban a kalásonkénti szemszámmal kapcsolatban 10 kromoszómán 15 markert azonosítottunk. A 2A kromoszómán egy szignifikáns kromoszóma régiót találtunk, mely kalásonkénti szemszámmal asszociáló markert (azonosító: 2322279) is tartalmazott, abban a kromoszóma régióban, melyben NEUMANN ET AL. (2011) egy szintén azonos jelleggel szignifikánsan asszociáló markert (*wPt-9793*) mutattak ki. CAMILLA B

HILL ET AL. (2015) azonos kromoszóma régióban azonosítottak négyzetméterenkénti számszámmal kapcsolatos QTL-t az 5B kromoszómán, a *wPt-8604* és *wPt-5175* markerek közötti intervallumban, ott, ahol mi is szignifikáns kromoszóma régiót azonosítottunk, ami három kalászonkénti számszámmal asszociáló markert (azonosító: 1090590; 1210062; 1862942) tartalmazott a 2014/2015-ös évjárat N0 kezelésénél. További 11, korábbi tanulmányok által le nem írt, kalászonkénti számszámmal asszociáló markert azonosítottunk az 1A (azonosító: 1062584), az 1B (985289), a 2A (1093498), a 2B (1084234; 3021490), a 4A (3022810), a 4B (1258252), az 5A (1050133), az 5B (1285290), a 6B (1002651) és a 6D (2281208) kromoszómákon (18. melléklet).

Asszociációs analízisünk eredményei alapján a legtöbb nitrogén hasznosítási hatékonysággal (és komponenseivel) kapcsolt marker környezet specifikusnak bizonyult (18. melléklet). Összesen 12 nitrogén hasznosítási hatékonysággal kapcsolt markert azonosítottunk, a legtöbb N hasznosítási hatékonysággal asszociáló markert a 2013/2014-es évjáratban. Megfigyeltük hogy a legtöbb nitrogén hasznosítási hatékonysággal asszociáló marker N felvétellel és/vagy N felhalmozási hatékonysággal is asszociált vagy előbbi jellegeket is reprezentáló szignifikáns kromoszóma régió tagja. Ezek a nitrogén hasznosítási hatékonysággal környezet specifikusan asszociáló markerek elősegíthetik a NUE-t meghatározó strukturális és regulátor gének azonosítását különböző, specifikus környezeti körülmények között.

Korábbi tanulmányok már vizsgálták a N felvétel hatékonyságának jelentőségét a NUE fejleszthetőségében, különösen N hiányos körülmények esetén (HAN ET AL. 2015; LIANG ET AL. 2014). Azt figyeltük meg hogy a NUpE-vel asszociáló markerek többsége további N felvétellel kapcsolatos jellegekkel (NUp_{full}, a NUp_{grain} és a GNACE) is szignifikáns asszociációt mutatott, hiszen a föld feletti biomaszában akkumulálódó N mennyisége, a szemtermésben akkumulálódó N mennyisége és a GNACE erősen korrelál a NUpE-vel (2. táblázat). Ennek megfelelően 8 nitrogén felvételi hatékonysághoz köthető szignifikáns kromoszóma régiót azonosítottunk az 1B, 2B, 3B, 5A, 5B és 7A kromoszómákon (9. ábra).

A tanulmányunkban vizsgált föld feletti biomaszában akkumulálódó N mennyiségét (NUp_{full}) csupán csak néhány korábbi tanulmány vizsgálta (AN ET AL. 2006; XU ET AL. 2014). A genom szintű asszociációs analízissel 12 NUp_{full}-al asszociáló markert azonosítottunk, a legtöbb marker-tulajdonság asszociációt a 2013/2014-es évjáratban találtuk. A N-fejtrágyázás nélküli kontroll kezelésnél 8 marker, míg a N-nel fejtrágyázott növényeknél 4 asszociált a NUp_{full} paraméterrel (18. melléklet). Azok a markerek, melyek a NUp_{full}-al asszociáltak, más nitrogén felvételi hatékonysággal kapcsolatos jellegekkel, mint a NUpE és a GNACE is szignifikáns asszociációt mutattak (9. ábra). Eredményeink összehasonlítását korábbi N felvétellel vizsgáló tanulmányok eredményeivel az nehezíti (vagy teszi egyelőre lehetetlenné), hogy azokat az analíziseket eltérő marker rendszer használatával végezték.

A NUE másik fő komponensét, a N hasznosulási hatékonyságot (NUE), leginkább az asszimilációs folyamatok hatékonysága és a N remobilizáció mértéke, időzítése határozza meg (BORDES ET AL. 2013). Tanulmányunkban 7 kromoszómán 10 nitrogén hasznosulási hatékonysággal szignifikánsan asszociáló markert azonosítottunk (18. melléklet). A N hasznosulási hatékonysággal kapcsolatos MTA-k többségét a legjobb tápanyag-ellátottságú 2013/2014-es évjáratban azonosítottuk, ami nem meglepő, hiszen a NUE-nek jobb N elérhetőség esetén növekszik a jelentősége - két markert (azonosító: 1139663 és 998518) kivéve, melyeket a 2014/2015-ös évjáratban is sikerült azonosítani. A legtöbb marker jelleg-specifikusnak bizonyult; néhány marker pedig szignifikánsan asszociált a szemtermés fehérjetartalmával is (18. melléklet; 9 ábra). Ezt az eredményt megerősíti, hogy a NUE általánosságban negatívan korrelál a GPC-vel.

A szemtermés nitrogén felhalmozási hatékonyság és a NUp_{grain} jellegekkel asszociáló markerek a NUp_E -vel és a NUp_{full} -al is asszociációt mutattak (18. melléklet). Ezen eredmények megerősítik azt a megállapítást, mely szerint a szemtermésben felhalmozódó N mennyiségét leginkább a N felvétel hatékonysága határozza meg. A 2D kromoszómának abban a régiójában azonosítottunk GNACE-vel és NUp_{grain} -nel asszociáló markert, melyben a glutamin szintáz plasztiszokban előforduló formáját kódoló gént (*GS2*) azonosították BORDES ET AL. (2013). Mivel a *GS2* enzim az elsődleges N asszimilációban és a fotorespirációból származó ammónium asszimilációban is szerepet játszik, ezért szerepet játszhat az előbbi jellegek kialakításában.

Számos NUE-vel és komponenseivel összefüggő QTL-t azonosítottak őszi búzánál N hiányos, vagy N-nel gyengén ellátott környezetben, vagy éppen ideális N ellátottság esetén is (AN ET AL. 2006; MAHJOURIMAJD ET AL. 2016), azonban csak néhány kvantitatív genetikai tanulmány (ANNE LAPERCHE ET AL. 2007; Y. XU ET AL. 2014) vizsgálta az agronómiailag jelentős jellegek N reakcióját (azaz a N elérhetőség függvényében bekövetkező változások mértékét). A jelen kísérlet lehetőséget nyújtott a N reakciók tanulmányozására is. Az azonosított markerek többsége jelleg-specifikusnak bizonyult, míg a többi marker több tulajdonság kialakításáért is felelősnek bizonyult. Annak ellenére hogy csak néhány tanulmányban azonosítottak agronómiailag jelentős jellegek N reakcióját, egyes megállapításaikkal azonos eredményre jutottunk. BORDES ET AL. (2013) egy N reakcióval összefüggő markert (*wPt-8330*) azonosítottak a 2D kromoszómán, abban a kromoszóma régióban, melyben egy $NUp_{\text{full_RN}}$ és egy $NUp_{\text{grain_RN}}$ jelleggel szignifikánsan asszociáló markereket azonosítottunk. Az idézett tanulmányban két N reakcióval szignifikánsan asszociáló markert (*wPt-1250* és *wPt-5153*) azonosítottak az 5B és a 7A kromoszómákon is, mely markerek közelségében *GPC_RN*-nel és *NHI_RN*-nel összefüggő markereket (azonosító: 1106769 és 1060475) mutattunk ki jelen munkánkban. Végül, a BORDES ET AL. (2013) által leírt, termésmennyiséggel és szemtermés fehérjetartalommal összefüggő QTL régióban (*MQTL7B_1*) azonosítottunk egy kalászszaám N reakcióval összefüggő újabb markert (azonosító: 3024792).

Kísérletünkben jónéhány, már korábban leírt MTA-t azonosítottunk, ami alátámasztja kutatásunk eredményeit. Ezentúl számos új, még nem azonosított QTL-t, kromoszóma régiót írtunk le, melyek közül néhány olyan is felfedezésre került, mely a nitrogénhasznosítási hatékonyság növelésére irányuló nemesítési munka genetikai alapjául szolgálhat a jövőben.

4.6 Új tudományos eredmények

1. Egy a közép-európai fajtasortimentet és nemesítési anyagot képviselő 93 genotípusból álló őszi búza gyűjteményben a nitrogén hasznosítási hatékonyság genetikai analízise során megállapítottuk, az általunk alkalmazott nitrogén műtrágya kezelés a legnagyobb mértékben a termésmennyiséget, illetve a növény által felvett és szemtermésbe remobilizált nitrogén mennyiségét növelte. Munkánk során igazoltuk, hogy a N kezelésnek nem volt szignifikáns hatása a kalászolási időre, míg az ezerszemtömegre, a nitrogén hasznosulásának hatékonyságára és a nitrogén harvest-indexre a kezelés hatása évjáratfüggő volt.

2. Kimutattuk, hogy az összes vizsgált környezetben a nitrogén hasznosítási hatékonyságot fő komponensei közül a N felvételének hatékonysága határozta meg legnagyobb mértékben. Igazoltuk, jó nitrogén ellátottság esetén a nitrogén hasznosulás hatékonyságának jelentősége növekedett, melyet legnagyobb mértékben a harvest-index és a nitrogén harvest-index határozott meg.

3. A legtöbb jelleg fenotípusos variabilitását a legnagyobb mértékben a környezeti faktorok határozták meg, míg a nitrogén hasznosítási hatékonyság, a nitrogén felvételének hatékonysága és a szemtermés nitrogén felhalmozási hatékonyság jellegek esetében a kezelés eredetű variancia bizonyult a legnagyobb mértékűnek.

4. Genetikai térképet készítettünk 3290 marker segítségével, mely 5880 cM genetikai távolságot fedett le. A teljes genomon a markerek átlagos távolsága 1,79 cM, míg az A, B és D genomokon 1,75 cM, 1,22 cM és 5,77 cM volt. A genomban az kapcsoltsági kiegyensúlyozatlanság kiterjedésének nagymértékű variabilitását tártuk fel, a legnagyobb rekombinációs sivatagokat az 1B és 2D kromoszómákon azonosította. Meghatároztuk a vizsgált populációra jellemző populációstruktúrát és rokonsági viszonyokat, a legvalószínűbb populációszerkezetnek a vizsgált vonalak két alpopulációba történő elkülönülése bizonyult.

5. A genom szintű asszociációs analízissel 130 marker szignifikáns asszociációját mutattuk ki legkevesebb egy vizsgált jelleggel, legalább egy környezetben. Összesen 183 olyan marker-tulajdonság asszociációt azonosítottunk, melyek szerepet játszanak a nitrogén hasznosítási hatékonyság és komponenseinek, valamint egyes agronómiailag fontos jellegek környezetfüggő szabályozásában. Tizenhét szignifikáns kromoszóma régiót találtunk, ahol az átlagos kapcsoltsági kiegyensúlyozatlanság csökkenés távolságán belül több marker - tulajdonság asszociációt is kimutattunk. Feltártunk 8 agronómiai jellegnél a nitrogén reakciót meghatározó genetikai komponenseket is.

5 KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Az őszi búza iránti növekvő igények a termés hozamok és termésstabilitás növelésének szükségességét vetítik elő. A magas termés hozamokkal nagy mennyiségű tápelemet távolítunk el a talajból, ezért leggyakrabban nagy mennyiségű műtrágya használatával biztosíthatjuk a növények megfelelő tápanyagellátottságát. A nitrogén műtrágya dózisok további jelentős növelése a talaj-növény rendszer fokozódó veszteségei miatt környezetvédelmi és gazdaságossági szempontból nem megengedhető. A növény igényeit jól kiszolgáló agrotechnikai módszerek alkalmazásával, kiváltképp a búza tápanyagfelvételi dinamikájához igazodó modern tápanyag-utánpótlási stratégiával a műtrágyák hasznosulása növelendő. Jelentősen csökkenthetik a veszteségeket az információgyűjtési technológiákon alapuló, a növény tápanyagellátottságát, tápanyagreakcióját és a tábla inhomogenitásait figyelembe vevő helyspecifikus kijuttatási technikák, illetve a modern szabályozott tápanyagleadású műtrágyák alkalmazása.

A nitrogén hasznosítási hatékonyság növelésének másik lehetőségét a hagyományos nemesítési és biotechnológiai módszerek segítségével előállított, a talaj tápanyagkészletét hatékonyabban kiaknázó genotípusok nyújtják. Ezek a genotípusok viszonylag nagy hozamok elérésére képesek alacsonyabb nitrogén elérhetőség esetén is, ugyanakkor jó műtrágya reakcióval rendelkeznek, vagyis jól hasznosítják a kijuttatott nitrogén műtrágyát.

Noha a nitrogén hasznosítási hatékonyság fejlesztése jelentős kihívást jelent, mindazonáltal óriási jelentőségű terület. Ezért tanulmányunkban az őszi búza nitrogén hasznosítási hatékonyságnak kialakításában résztvevő kulcsfontosságú jellegek és a genetikai szabályozásában szerepet játszó komponensek azonosítását tűztük ki célul, egy a közép-európai fajtasortimentet és nemesítési anyagot képviselő gyűjteményen.

E munka során megerősítettük, hogy a termesztési gyakorlatban a nitrogén hasznosítási hatékonyságot (így a termésmennyiséget is) a fő komponensei közül a NUpE határozta meg a legnagyobb mértékben. A NUE hatékony fejlesztéséhez azonban mind a felvétel, mind a hasznosulás koordinált fejlesztése szükséges. Ennélfogva a nitrogén hasznosítási hatékonyság fejlesztésére történő szelekció során elsősorban a nagy gyökérsűrűségekre és a virágzás utáni elhúzódó N felvételre kell fektetni a hangsúlyt. Emellett a nitrogén remobilizáció hatékonysága, annak módja, vagyis a szár nagymértékű és a fotoszintetizáló szövetek késleltetett remobilizációja szintén nagy jelentőséggel bír a NUE hatékonyságának fejlesztése szempontjából.

Szántóföldi kísérleteink során a vizsgált jellegek nagymértékű fenotípusos variabilitását figyeltük meg, ami azt bizonyítja, hogy van genetikai potenciál a nitrogén hasznosítási hatékonyság fejlesztésére. A nitrogén hasznosítási hatékonyság és komponensei genetikai hátterének feltárását nehezíti, hogy a környezeti faktorok, illetve a genotípus \times környezet kölcsönhatás nagymértékben befolyásolják kifejeződésüket. Emellett a N felvétel, és transzport bonyolult genetikai szabályozás alatt áll, nem csak transzkripcionálisan, de poszt-transzkripcionális és poszt-transzlációs szinten is, így vizsgálata és az eredmények értékelése bonyolult.

Szekvenáláson alapuló genotipizálás módszerét választottuk a megfelelő marker sűrűség biztosításához. Tanulmányunkban genom szintű asszociációs analízissel 130 olyan MTA azonosítottunk, melyek szántóföldi körülmények között szerepet játszanak a N hasznosítási hatékonyság, annak komponenseinek, valamint jelentős agronómiailag jellegek környezetfüggő szabályozásában. Számos általunk azonosított régiót már korábban is lokalizáltak, megerősítve ezen eredményeket és felhívva ezen régiók fontosságára a figyelmet. Azonosítottunk olyan

kromoszóma régiókat is, melyeket korábban még nem publikáltak. A vizsgált tulajdonsággal asszociáló markerek többségét egyedi környezetben azonosítottuk, aminek háttérében az eltérő nitrogén elérhetőségnek és időjárásnak köszönhető nagymértékű környezeti hatás és szignifikáns genotípus \times környezet kölcsönhatás áll a legtöbb vizsgált jellemnél. Több jelleg meghatározásában 27 MTA játszott szerepet, melyek különböző jellegek kialakításáért felelős lókuszekbe csoportosulhatnak, vagy szabályozó régiót reprezentálhatnak, vagy az azonosított SNP markerekhez kapcsolódó gén pleiotróp hatású. A több környezetben is megfigyelt marker-tulajdonság asszociációk a marker alapú szelekció legjobb jelöltjei lehetnek.

Eredményeinket további vizsgálatokkal érdemes alátámasztani, több genotípust, tehát nagyobb genetikai bázist felölelő gyűjtemény segítségével. Ez esetben a térkép felbontó képessége javul és - amennyiben a hipotézis helyes - az asszociáció erősege is növekedhet. Jelenleg a genetikai térképünk felbontásából adódóan a tulajdonsággal asszociáló marker akár több cM távolságra is elhelyezkedhet a funkcionális gén(ek)től. Munkánk további lépéseként a funkcionális gének helyzetének pontosabb meghatározása érdekében finom térképezéssel (pozicionális klónozás) az asszociált genomrégiókat újabb markerekkel tovább szűkítjük. Ideális esetben néhány génjelöltre/nyitott leolvasási keretre lehet leszűkíteni a keresést, majd génexpressziós és funkcionális vizsgálatokkal azonosíthatjuk a tulajdonság kialakításában szerepet játszó géneket. A NUE-t szabályozó lókuszekhez szorosan kapcsolódó molekuláris markerek felfedezése, lehetővé tenné a NUE-t meghatározó gének szelekcióját költséges és időigényes fenotipizálás nélkül.

Az eddigi vizsgálatok eredményei azt mutatták, hogy a nitrogén anyagcsere egyes génjeinek egyedüli befolyásolása nem elég hatékony a NUE fejlesztése szempontjából. Jobb megközelítésnek tűnik a nitrogén felvételért, transzportjáért, asszimilációjáért és remobilizációért felelős gének hálózatának egyidejű, koordinált szabályozása. Ezért a transzkripció faktorok lehetnek (a N anyagcsere számos génjének egyidejű szabályozásával) a nitrogén hasznosítási hatékonyság fejlesztése szempontjából kulcsfontosságúak. A DNS szekvencia variációk és transzkriptumok mennyisége közötti kapcsolatot vizsgáló eQTL elemzések megfelelő eszközök lehetnek a nitrogén hasznosítási hatékonyság biológiai útvonalainak azonosítására és a transzkripció szabályozás jobb megértésére.

6 ÖSSZEFOGLALÁS

A búza a legnagyobb területen és az egyik legnagyobb mennyiségben termesztett gabonaféle; az emberiség ételmezésében főként mint szénhidrát (keményítő), és mint növényi fehérje forrás jelentős szerepet tölt be. Figyelembe véve a világ népességének növekedését, az egy főre jutó ételmeiszterfogyasztás várható alakulását, valamint a nagyobb mennyiségű állati fehérjét tartalmazó étrendet, 2050-re a mezőgazdaságnak várhatóan 60%-kal nagyobb mennyiségű ételmeit és takarmányt kell majd előállítania - azonos nagyságú mezőgazdasági területen, ráadásul környezetet és közegészséget nem veszélyeztető módon.

A makroelemek közül a nitrogén elérhetősége gyakorolja a legnagyobb hatást a növények vegetatív és generatív fejlődésére, ezért termőképességüknek ez az egyik fő limitáló tényezője. A jelenlegi termésszintek biztosításához is jelentős mennyiségű nitrogén műtrágya kijuttatása szükséges, mivel a nagy termőképességű fajták magas tápanyagigényét a talaj természetes tápanyag-szolgáltató képessége csak részben tudja fedezni. A mezőgazdasági termékek iránt növekvő igények a N műtrágyák felhasználásának legalább további kétszeres növekedését vetítik elő 2050-ig. Ugyanakkor a kijuttatott N műtrágyák hasznosulása már jelenleg sem megfelelő, a kijuttatott mennyiség 50-70%-a szennyezi az atmoszférát, a felszíni és talajvizet. A N műtrágyaadagok növelése a környezeti és gazdasági károk további növekedéséhez vezethet, ezért a termesztés hatékonyságának növelése és a környezetünk védelme a nitrogén műtrágyák hatékony felhasználását követeli meg.

A növény igényeit jól kiszolgáló agrotechnikai módszerek alkalmazásával, kiváltképp a búza tápanyagfelvételi dinamikájához igazodó, a növény tápanyagellátottságát és a tábla inhomogenitását figyelembe vevő precíziós tápanyag-utánpótlási stratégiákkal a műtrágyák hasznosulása növelendő. A nitrogén hasznosítási hatékonyság növelésének másik lehetőségét a talaj tápanyagkészletét hatékonyabban kiaknázó genotípusok nyújtják, melyek megfelelő hozamot biztosítanak alacsonyabb nitrogén elérhetőség esetén is, egyidejűleg jó műtrágya reakcióval rendelkeznek, vagyis jól hasznosítják a kijuttatott nitrogén műtrágyát.

A nitrogén hasznosítási hatékonyság mint mennyiségi tulajdonság, bonyolult genetikai szabályozás alatt áll; meglehetősen komplex jelleg, melyet a környezeti faktorok és a genotípus \times környezet kölcsönhatás nagymértékben befolyásol, ezért vizsgálata és értékelése bonyolult. A búza nitrogén hasznosítási hatékonyságának molekuláris-genetikai folyamatai még nem kellőképpen tisztázottak, viszonylag kevés információ áll rendelkezésre a nitrogén hasznosítási hatékonyság genetikai hátteréről, a génkifejeződés összetett szabályozásáról

Tanulmányunkban az őszi búza nitrogén hasznosítási hatékonyságnak kialakításában résztvevő kulcsfontosságú jellegek és a genetikai szabályozásában szerepet játszó komponensek azonosítását tűztük ki célul. Ennek érdekében összeállítottunk egy közép-európai fajtaszortimentet és nemesítési anyagot képviselő 93 őszi búza genotípusból álló gyűjteményt. E gyűjteményben, szántóföldi kísérletekben, három egymást követő évjáratban felmértük a nitrogén hasznosítási hatékonyság és komponenseinek, valamint a búza fejlődését és termőképességét meghatározó agronómiai jellegek fenotípusos variabilitását.

Egy fejtrágyázás nélküli és egy optimális ellátást biztosító nitrogén kezelés segítségével meghatároztuk a nitrogén műtrágyázás hatását, az egyes jellegekben bekövetkező változás mértékét, nitrogén reakcióját.

Vizsgáltuk a jellegek egymásra gyakorolt hatását és kapcsolatrendszerüket a nitrogén hasznosítás kialakításában résztvevő kulcsfontosságú jellegek azonosításának céljából. Megállapítottuk, hogy a nitrogén hasznosítási hatékonyságot és így a termésmennyiséget is mindhárom évjáratban a NUE fő komponensei közül a N felvételének hatékonysága határozta meg nagyobb mértékben. Kimutattuk, hogy javuló N elérhetőség esetén a N hasznosulás hatékonyságának jelentősége növekszik, ebből adódóan a NUE hatékony fejlesztéséhez a N hasznosulás hatékonyságának fejlesztése is szükséges.

Kísérletünk folyamán - a környezeti hatás minimalizálása érdekében - közel azonos éghajlati tényezők és talajtani tulajdonságok mellett vizsgáltuk a három évjárat folyamán a növényeket. Mindezek ellenére, mikor meghatároztuk a környezeti tényezőket, a nitrogén kezelés és a genetikai komponensek hatását a vizsgált jellegek fenotípusos kifejeződésére, azt tapasztaltuk, hogy a vizsgált jellegek többségénél a környezeti tényezők hatása bizonyult a legjelentősebbnek.

Meghatároztuk a genetikai diverzitás mértékét, jellemeztük a populáció struktúrát és felmértük a kapcsoltsági egyensúlytalanság mértékét. Megállapítottuk, hogy a markerek genomok közötti eloszlása megegyezik korábbi tanulmányok eredményeivel, miszerint a legtöbb polimorf markert a B, majd az A genomon azonosítottunk, míg a D genomon jelentősen kevesebbet. A teljes genomon a markerek átlagos távolsága 1,79 cM, míg az A, B és D genomokon 1,75 cM, 1,22 cM és 5,77 cM volt. Az általunk vizsgált közép-európai ökológiai körülményekre nemesített, minősített fajtákat tartalmazó populációban aránylag gyors LD csökkenés volt megfigyelhető. Figyelembe véve a genom – marker telítettséget, a D genom néhány kromoszómájának kivételével a legtöbb kromoszóma marker lefedettsége megfelelőnek bizonyult a marker – tulajdonság asszociációk kimutatásához. A populációstruktúra vizsgálata a genotípusokat két alpopulációra különítette el, a fajták származása, valamint a magyarországi nemesítési programok eltérő céljai szerint.

Munkánk fő célja a nitrogénhasznosítási hatékonyságért felelős lókuszek azonosítása volt, genom szintű asszociációs analízissel. Összesen 183 olyan marker– tulajdonság asszociációt azonosítottunk, amelyek egyedi környezetben, évjárattól vagy kezeléstől függően szignifikánsak voltak. A szignifikáns markereket tartalmazó kromoszóma régiók vélhetően szerepet játszanak a N hasznosítási hatékonyság és komponenseinek, valamint egyes agronómiaailag fontos jellegek környezetfüggő szabályozásában. Eredményeinket megerősíti, hogy számos, korábban publikált kromoszóma régiót lokalizáltunk, de leírtunk olyanokat is, melyeket még nem publikáltak. Ennek alapján elmondhatjuk, eredményeink hozzájárulnak a nitrogénhasznosítási hatékonyság genetikai ismereteinek bővítéséhez.

7 SUMMARY

Wheat is grown on more land area than any other crop, moreover it is one of the highest extent produced cereal. It has a major role as staple crop in providing carbohydrate (starch) and also provides plant-based protein for human diet. Considering the intense growth rate of the human population and the global shift towards greater consumption of calorie and meat intensive diets, agriculture is expected to increase food and forage production with 60 percent until 2050, however, more land will probably not be available for agricultural production. Most importantly, the increase of yield should happen without endangering the environment and public health.

Among the macronutrients, nitrogen availability has the greatest influence on the plants' vegetative and generative development, therefore its availability significantly limits plant productivity. To ensure high yields, it is necessary to apply a significant amount of nitrogen fertilizer, since the large nutrient requirements of high-yielding varieties can only be partially covered by soil nutrient availability. The growing demand for agricultural products predicts at least a further double increase in the use of N fertilisers by 2050. The utilization of nitrogen fertilizers is already insufficient: 50-70% of the fertilizers is lost from the plant-soil system contaminating the atmosphere, surface and ground waters. Further increase of using nitrogen fertilisers will lead to additional environmental and economic damage. The increase in the effectiveness of the cultivation and the protection of the environment both require the efficient use of nitrogen fertilizers.

The utilization of nitrogen fertilizers should be increased using agrotechnical methods that serve the needs of plants well, in particular the use of precision nutrient resupply strategies adapted to the nutrient uptake dynamics of wheat, which takes into account the plants' nutrient supply and the inhomogeneities of the land. Another option for increasing nitrogen use efficiency is breeding genotypes that effectively exploit the soil's nutrient supply. Therefore, they provide an adequate yield under low nitrogen availability, meanwhile, they have a good fertilizer reaction so they utilize the applied nitrogen fertilizer well.

Nitrogen use efficiency is a rather complex quantitative trait, controlled by a complex genetic regulation system, and which is greatly influenced by environmental factors and genotype \times environment interaction as well. Therefore, its examination and evaluation are quite complicated. The molecular-genetic processes behind the nitrogen use efficiency, especially in wheat, are not yet sufficiently understood. Relatively little information is available on the genetic background of nitrogen use efficiency and the complex regulation of gene expression. Until now, the nitrogen use efficiency of Hungarian winter wheat varieties and breeding materials has not been studied in details.

The aim of our study was to identify key traits determining the nitrogen use efficiency of winter wheat and genetic components involved in molecular genetic regulation. Therefore we have gathered a collection of 93 winter wheat genotypes representing central European varieties and breeding materials. Using our collection in field experiments in three consecutive years, we have characterized the phenotypic variability of nitrogen use efficiency and its components, as well as agronomic traits that determine the development and productivity of wheat.

The effect of nitrogen fertilisation has been determined at two nitrogen fertiliser input rates, (1) without fertilizer application, when only the naturally occurring nitrogen was available in the soil; (2) top dressing according to standard agricultural practice. We compared the differences between treatments to examine the degree of change in each examined trait due to nitrogen fertilisation.

In order to identify key traits involved in nitrogen use efficiency, we assessed the relationship between traits. It was found that nitrogen use efficiency (and thus grain yield) was more determined in all three years by nitrogen uptake efficiency amongst NUE components. We've shown that, in case of good nitrogen availability, the importance of the nitrogen utilization efficiency is increased. Consequently, the effective development of NUE requires the development of both nitrogen uptake efficiency and nitrogen utilization efficiency.

In order to minimize the environmental impact, we examined the plants under nearly identical climatic factors and soil conditions over the three years. Nevertheless, when we identified the effects of the environmental factors, the nitrogen treatment and the genetic components on the examined traits, it was found that the environmental impact is the most significant for the majority of the examined traits. On the other hand, the variance of nitrogen treatment has been shown to be the highest in case of nitrogen use efficiency, nitrogen uptake efficiency and grain nitrogen accumulation efficiency traits.

We determined the degree of genetic diversity, characterized the population structure and assessed the extent of linkage disequilibrium. We found that the distribution of markers between wheat genomes is the same as it was found in previous studies. Consequently, most polymorphic markers have been identified on B and then on A genome, while D genome marker coverage was lower.

The average distance between markers on the entire genome was 1, 79 cM, while it was 1.75 cM, 1.22 cM and 5.77 cM in the A, B and D genome. Considering the fact that the studied population contains varieties, bred for Central-European climatic condition, a relatively rapid LD decay was observed. The genome marker coverage was sufficient to identify marker-trait associations - with the exception of some chromosome regions of the D genome. The analysis of the population structure identified two subpopulations; the genotypes were separated based on their origin and the different breeding goals of the Hungarian breeding programmes.

The main objective of our study was to identify loci affecting nitrogen use efficiency using genome-wide study approach. Altogether, 183 marker trait associations were identified, which were detected at a significant level in specific environments, depending on year or treatment. The identified chromosome regions are likely to play a role in the environment dependent regulation of nitrogen use efficiency and its components, and certain agronomically important traits.

Our results confirm a number of previously published chromosome regions. However, we have also identified chromosome regions that have not yet been published, therefore, we can state that our results will facilitate the understanding of the genetic basis of nitrogen use efficiency.

M1. Irodalomjegyzék

Abdurakhmonov, I. Y., Abdukarimov, A. (2008): Application of Association Mapping to Understanding the Genetic Diversity of Plant Germplasm Resources. *International Journal of Plant Genomics*, 2008, 1–18. <https://doi.org/10.1155/2008/574927>

Ahn, S., Anderson, J. A., Sorrells, M. E., Tanksley, S. D. (1993): Homoeologous relationships of rice, wheat and maize chromosomes. *Molecular and General Genetics* MGG, 241–241(5–6), 483–490. <https://doi.org/10.1007/BF00279889>

Akbari, M., Wenzl, P., Caig, V., Carling, J., Xia, L., Yang, S., Uszynski, G., Mohler, V., Lehmensiek, A., Kuchel, H., Hayden, M. J., Howes, N., Sharp, P., Vaughan, P., Rathmell, B., Huttner, E., Kilian, A. (2006): Diversity arrays technology (DArT) for high-throughput profiling of the hexaploid wheat genome. *Theoretical and Applied Genetics*, 113(8), 1409–1420. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0365-4>

Alexandratos, N., Bruinsma, J. (2012): World agriculture towards 2030/2050: the 2012 revision. In *ESA Working paper*, FAO.

Ali, E., Khan, M. S., Ali, S., Hussain, F. (2014): Assessment of essential amino acids in wheat proteins : a case study. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences*, 4(6), 185–189.

Alipour, H., Bihanta, M. R., Mohammadi, V., Peyghambari, S. A., Bai, G., Zhang, G. (2017): Genotyping-by-Sequencing (GBS) Revealed Molecular Genetic Diversity of Iranian Wheat Landraces and Cultivars. *Frontiers in Plant Science*, 8(1293), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01293>

Álvarez, M. F., Mosquera, T., Blair, M. W. (2014): The Use of Association Genetics Approaches in Plant Breeding. In *Plant Breeding Reviews: Volume 38 (Vol. 38, pp. 17–68)*. John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9781118916865.ch02>

An, D., Su, J., Liu, Q., Zhu, Y., Tong, Y., Li, J., Jing, R., Li, B., Li, Z. (2006): Mapping QTLs for nitrogen uptake in relation to the early growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil*, 284(1–2), 73–84. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-0030-3>

Anderson, C. A., Pettersson, F. H., Clarke, G. M., Cardon, L. R., Morris, A. P., Zondervan, K. T. (2010): Data quality control in genetic case-control association studies. *Nature Protocols*, 5(9), 1564–1573. <https://doi.org/10.1038/nprot.2010.116>

Antal J., Berzsenyi, Z., Birkás, M., Bocz, E. (2005): *Növénytermesztés tan 1. Mezőgazda Kiadó.*

Antal, P., Arany, Á., Bolgár, B., Gézsi, A., Hajós, G., Hullám, G., Marx, P., Millinghoff, A., Poppe, L., Sárközy, P. (2014): *Bioinformatika : Molekuláris Méréstechnikától Az Orvosi Döntéstámogatig.* Typotex Kiadó. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1203.3125>

Appels, R., Eversole, K., Stein, N., Feuillet, C., Keller, B., Rogers, J., Pozniak, C. J., Choulet, F., Distelfeld, A., Poland, J., Ronen, G., Sharpe, A. G., Barad, O., Baruch, K., Keeble-Gagnère, G., Mascher, M., Ben-Zvi, G., ... Wang, L. (2018): Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*, 361(6403), 1–13. <https://doi.org/10.1126/science.aar7191>

- Arumuganathan, K., Earle, E. D. (1991): Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Molecular Biology Reporter*, 9(4), 415–415. <https://doi.org/10.1007/BF02672016>
- Austin, R. B. (2010): Yield of Wheat in the United Kingdom. *Crop Science*, 39(6), 1604. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961604x>
- Bajgain, P., Russell, B., Mohammadi, M. (2018): Phylogenetic analyses and in-seedling expression of ammonium and nitrate transporters in wheat. *Scientific Reports*, 8(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25430-8>
- Balfourier, F., Bouchet, S., Robert, S., De Oliveira, R., Rimbart, H., Kitt, J., Choulet, F., Paux, E. (2019): Worldwide phylogeography and history of wheat genetic diversity. *Science Advances*, 5(5), 1–10. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav0536>
- Balla, L., Fitosné, M. H. (2009): The biological basis as resource in the sustainable development. *Analele Universității Din Oradea*, 14, 2–7.
- Bányai, J. (2017): A szárazságstressz morfológiai, fiziológiai és termésbiológiai hatásának tanulmányozása durumbúzában. Szent István Egyetem.
- Barracough, P. B., Howarth, J. R., Jones, J., Lopez-Bellido, R., Parmar, S., Shepherd, C. E., Hawkesford, M. J. (2010): Nitrogen efficiency of wheat: Genotypic and environmental variation and prospects for improvement. *European Journal of Agronomy*, 33(1), 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.01.005>
- Barracough, P. B., Lopez-Bellido, R., Hawkesford, M. J. (2014): Genotypic variation in the uptake, partitioning and remobilisation of nitrogen during grain-filling in wheat. *Field Crops Research*, 156, 242–248. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.10.004>
- Bedő, Z., Láng, L., Vida, G., Márta, M.-L., Ottó, V. (2017): Breeding for Adaptation Traits of Wheat in Eastern European Environments the Hungarian Example. *Ekin Journal of Crop Breeding and Genetics*, 3(1), 1–11.
- Bellucci, A., Torp, A. M., Bruun, S., Magid, J., Andersen, S. B., Rasmussen, S. K. (2015): Association Mapping in Scandinavian Winter Wheat for Yield, Plant Height, and Traits Important for Second-Generation Bioethanol Production. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01046>
- Benjamini, Y., Hochberg, Y. (1995): Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 57(1), 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Benkovics, A. H., Vida, G., Nelson, D., Veisz, O., Bedford, I., Silhavy, D., Boulton, M. I. (2010): Partial resistance to Wheat dwarf virus in winter wheat cultivars. *Plant Pathology*, 59(6), 1144–1151. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02318.x>
- Benson, J., Brown-Guedira, G., Paul Murphy, J., Sneller, C. (2012): Population Structure, Linkage Disequilibrium, and Genetic Diversity in Soft Winter Wheat Enriched for Fusarium Head Blight Resistance. *The Plant Genome*, 5(2), 71–80. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2011.11.0027>
- Berkman, P. J., Visendi, P., Lee, H. C., Stiller, J., Manoli, S., Lorenc, M. T., Lai, K., Batley, J., Fleury, D., Šimková, H., Kubaláková, M., Weining, S., Doležel, J., Edwards, D. (2013): Dispersion and domestication shaped the genome of bread wheat. *Plant Biotechnology Journal*, 11(5), 564–571. <https://doi.org/10.1111/pbi.12044>

Bhatta, M., Morgounov, A., Belamkar, V., Poland, J., Baenziger, P. S. (2018): Unlocking the novel genetic diversity and population structure of synthetic Hexaploid wheat. *BMC Genomics*, 19(1), 591. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4969-2>

Bingham, I. J., Wu, L. (2011): Simulation of wheat growth using the 3D root architecture model SPACSYS: Validation and sensitivity analysis. *European Journal of Agronomy*, 34(3), 181–189. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.01.003>

Birkás, M., Antos, G., Árendás, T., Blaskó, L., Cserni, L., Farkas, I., Gyuricza, C., Jakab, C., Kadlicsk, C., Mesterh, A. (2007): *Földművelés és földhasználat*. Mezőgazda Kiadó, 482.

Bloom, A. J. (2015): The increasing importance of distinguishing among plant nitrogen sources. *Current Opinion in Plant Biology*, 25(2), 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.03.002>

Bogard, M., Allard, V., Martre, P., Heumez, E., Snape, J. W., Orford, S., Griffiths, S., Gaju, O., Foulkes, J., Le Gouis, J. (2013): Identifying wheat genomic regions for improving grain protein concentration independently of grain yield using multiple inter-related populations. *Molecular Breeding*, 31(3), 587–599. <https://doi.org/10.1007/s11032-012-9817-5>

Bogard, M., Jourdan, M., Allard, V., Martre, P., Perretant, M. R., Ravel, C., Heumez, E., Orford, S., Snape, J., Griffiths, S., Gaju, O., Foulkes, J., Le Gouis, J. (2011): Anthesis date mainly explained correlations between post-anthesis leaf senescence, grain yield, and grain protein concentration in a winter wheat population segregating for flowering time QTLs. *Journal of Experimental Botany*, 62(10), 3621–3636. <https://doi.org/10.1093/jxb/err061>

Bognár, Z., Láng, L., Bedő, Z. (2007): Effect of environment on the plant height of wheat germplasm. *Cereal Research Communications*, 35(2), 281–284. <https://doi.org/10.1556/CRC.35.2007.2.29>

Boisson, M., Mondon, K., Torney, V., Nicot, N., Laine, A.-L., Bahrman, N., Gouy, A., Daniel-Vedele, F., Hirel, B., Sourdille, P., Dardevet, M., Ravel, C., Le Gouis, J. (2005): Partial sequences of nitrogen metabolism genes in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 110(5), 932–940. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1913-4>

Bordes, J., Ravel, C., Jaubertie, J. P., Duperrier, B., Gardet, O., Heumez, E., Pissavy, A. L., Charmet, G., Le Gouis, J., Balfourier, F. (2013): Genomic regions associated with the nitrogen limitation response revealed in a global wheat core collection. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(3), 805–822. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-2019-z>

Borsodi, A., Felföldi, T., Jáger, K., Makk, J., Márialigeti, K., Romsics, C., Toth, E., Bánfi, R., Pohner, Z., Vajna, B. (2013): *Bevezetés a prokarióták világába*. Eötvös Loránd Tudományegyetem.

Bradbury, P. J., Zhang, Z., Kroon, D. E., Casstevens, T. M., Ramdoss, Y., Buckler, E. S. (2007): TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*, 23(19), 2633–2635. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm308>

Bradová, J., Šašek, A. (2012): Diversity of gliadins and HMW glutenin subunits in Czech registered wheat varieties. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 41(Special Issue), 160–163. <https://doi.org/10.17221/6159-CJGPB>

Brancourt-Hulmel, M., Heumez, E., Pluchard, P., Beghin, D., Depatureaux, C., Giraud, A., Le Gouis, J. (2005): Indirect versus Direct Selection of Winter Wheat for Low-Input or High-Input Levels. *Crop Science*, 45(4), 1427–1431. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.0343>

Braun, H.-J., Altay, F., Kronstad, W. E., Beniwal, S. P., McNab, A. (1997): Wheat: Prospects for Global Improvement (Vol. 6). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-4896-2>

Breseghello, F., Sorrells, M. E. (2006a): Association Mapping of Kernel Size and Milling Quality in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Cultivars. *Genetics*, 172(2), 1165–1177. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.044586>

Breseghello, F., Sorrells, M. E. (2006b): Association Analysis as a Strategy for Improvement of Quantitative Traits in Plants. *Crop Science*, 46(3), 1323–1330. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.09-0305>

Buchner, P., Hawkesford, M. J. (2014): Complex phylogeny and gene expression patterns of members of the NITRATE TRANSPORTER 1/PEPTIDE TRANSPORTER family (NPF) in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 65(19), 5697–5710. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru231>

Burghardt, L. T., Young, N. D., Tiffin, P. (2017): A Guide to Genome-Wide Association Mapping in Plants. *Current Protocols in Plant Biology*, 2(1), 22–38. <https://doi.org/10.1002/cppb.20041>

Cabral, A. L., Jordan, M. C., McCartney, C. A., You, F. M., Humphreys, D. G., MacLachlan, R., Pozniak, C. J. (2014): Identification of candidate genes, regions and markers for pre-harvest sprouting resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology*, 14(1), 340. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0340-1>

Cakmak, I. (2002): Plant nutrition research: Priorities to meet human needs for food in sustainable ways. In *Progress in Plant Nutrition: Plenary Lectures of the XIV International Plant Nutrition Colloquium* (Vol. 247, Issue 1, pp. 3–24). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2789-1_1

Cassman, K. G., Dobermann, A., Walters, D. T. (2002): Agroecosystems, Nitrogen-use Efficiency, and Nitrogen Management. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 31(2), 132–140. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.2.132>

Cavanagh, C. R., Chao, S., Wang, S., Huang, B. E., Stephen, S., Kiani, S., Forrest, K., Saintenac, C., Brown-Guedira, G. L., Akhunova, A., See, D., Bai, G., Pumphrey, M., Tomar, L., Wong, D., Kong, S., Reynolds, M., ... Akhunov, E. (2013): Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(20), 8057–8062. <https://doi.org/10.1073/pnas.1217133110>

Chao, S., Sharp, P. J., Worland, A. J., Warham, E. J., Koebner, R. M. D., Gale, M. D. (1989): RFLP-based genetic maps of wheat homoeologous group 7 chromosomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 78(4), 495–504. <https://doi.org/10.1007/BF00290833>

Chao, Shiaoman, Dubcovsky, J., Dvorak, J., Luo, M.-C., Baenziger, S. P., Matnyazov, R., Clark, D. R., Talbert, L. E., Anderson, J. A., Dreisigacker, S., Glover, K., Chen, J., Campbell, K., Bruckner, P. L., Rudd, J. C., Haley, S., Carver, B. F., ... Akhunov, E. D. (2010): Population- and genome-specific patterns of linkage disequilibrium and SNP variation in spring and winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genomics*, 11(1), 727. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-727>

Chung, Y. S., Choi, S. C., Jun, T.-H., Kim, C. (2017): Genotyping-by-sequencing: a promising tool for plant genetics research and breeding. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 58(5), 425–431. <https://doi.org/10.1007/s13580-017-0297-8>

Collard, B. C. Y., Jahufer, M. Z. Z., Brouwer, J. B., Pang, E. C. K. (2005): An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica*, 142(1–2), 169–196. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-1681-5>

Comadran, J., Russell, J. R., Booth, A., Pswarayi, A., Ceccarelli, S., Grando, S., Stanca, A. M., Pecchioni, N., Akar, T., Al-Yassin, A., Benbelkacem, A., Ouabbou, H., Bort, J., van Eeuwijk, F. A., Thomas, W. T. B., Romagosa, I. (2011): Mixed model association scans of multi-environmental trial data reveal major loci controlling yield and yield related traits in *Hordeum vulgare* in Mediterranean environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 122(7), 1363–1373. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1537-4>

Cormier, F., Faure, S., Dubreuil, P., Heumez, E., Beauchêne, K., Lafarge, S., Praud, S., Le Gouis, J. (2013): A multi-environmental study of recent breeding progress on nitrogen use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 126(12), 3035–3048. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2191-9>

Cormier, F., Foulkes, J., Hirel, B., Gouache, D., Moëne-Loccoz, Y., Le Gouis, J. (2016): Breeding for increased nitrogen-use efficiency: a review for wheat (*T. aestivum* L.). *Plant Breeding*, 135(3), 255–278. <https://doi.org/10.1111/pbr.12371>

Cormier, F., Le Gouis, J., Dubreuil, P., Lafarge, S., Praud, S. (2014): A genome-wide identification of chromosomal regions determining nitrogen use efficiency components in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 127(12), 2679–2693. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2407-7>

Critchley, C. S. (2001): A physiological explanation for the canopy nitrogen requirement of winter wheat. PhD. In University of Nottingham.

Crossa, J., Burgueño, J., Dreisigacker, S., Vargas, M., Herrera-Foessel, S. A., Lillemo, M., Singh, R. P., Trethowan, R., Warburton, M., Franco, J., Reynolds, M., Crouch, J. H., Ortiz, R. (2007): Association Analysis of Historical Bread Wheat Germplasm Using Additive Genetic Covariance of Relatives and Population Structure. *Genetics*, 177(3), 1889–1913. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.078659>

Cui, F., Fan, X., Chen, M., Zhang, N., Zhao, C., Zhang, W., Han, J., Ji, J., Zhao, X., Yang, L., Zhao, Z., Tong, Y., Wang, T., Li, J. (2016): QTL detection for wheat kernel size and quality and the responses of these traits to low nitrogen stress. *Theoretical and Applied Genetics*, 129(3), 469–484. <https://doi.org/10.1007/s00122-015-2641-7>

Cui, F., Fan, X., Zhao, C., Zhang, W., Chen, M., Ji, J., Li, J. (2014): A novel genetic map of wheat: utility for mapping QTL for yield under different nitrogen treatments. *BMC Genetics*, 15(57), 1–17. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-15-57>

Dawson, J. C., Huggins, D. R., Jones, S. S. (2008): Characterizing nitrogen use efficiency in natural and agricultural ecosystems to improve the performance of cereal crops in low-input and organic agricultural systems. *Field Crops Research*, 107(2), 89–101. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.01.001>

Dechorgnat, J., Nguyen, C. T., Armengaud, P., Jossier, M., Diatloff, E., Filleur, S., Daniel-Vedele, F. (2011): From the soil to the seeds: the long journey of nitrate in plants. *Journal of Experimental Botany*, 62(4), 1349–1359. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq409>

Delogu, G., Cattivelli, L., Pecchioni, N., De Falcis, D., Maggiore, T., Stanca, A. . (1998): Uptake and agronomic efficiency of nitrogen in winter barley and winter wheat. *European Journal of Agronomy*, 9(1), 11–20. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(98\)00019-7](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(98)00019-7)

Deng, Z., Cui, Y., Han, Q., Fang, W., Li, J., Tian, J. (2017): Discovery of Consistent QTLs of Wheat Spike-Related Traits under Nitrogen Treatment at Different Development Stages. *Frontiers in Plant Science*, 8(2120), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02120>

Deschamps, S., Llaca, V., May, G. D. (2012): Genotyping-by-Sequencing in Plants. *Biology*, 1(3), 460–483. <https://doi.org/10.3390/biology1030460>

Devos, K. M., Millan, T., Gale, M. D. (1993): Comparative RFLP maps of the homoeologous group-2 chromosomes of wheat, rye and barley. *Theoretical and Applied Genetics*, 85–85(6–7), 784–792. <https://doi.org/10.1007/BF00225020>

Dobermann, A., Cassman, K. G. (2005): Cereal area and nitrogen use efficiency are drivers of future nitrogen fertilizer consumption. *Science in China. Series C, Life Sciences*, 48 Suppl 2(745), 745–758. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20549431>

Doney, S. C. (2010): The Growing Human Footprint on Coastal and Open-Ocean Biogeochemistry. *Science*, 328(5985), 1512–1516. <https://doi.org/10.1126/science.1185198>

Dubcovsky, J., Dvorak, J. (2007): Genome Plasticity a Key Factor in the Success of Polyploid Wheat Under Domestication. *Science*, 316(5833), 1862–1866. <https://doi.org/10.1126/science.1143986>

Eagles, H. A., McLean, R., Eastwood, R. F., Appelbee, M.-J., Cane, K., Martin, P. J., Wallwork, H. (2014): High-yielding lines of wheat carrying Gpc-B1 adapted to Mediterranean-type environments of the south and west of Australia. *Crop and Pasture Science*, 65(9), 854. <https://doi.org/10.1071/CP14106>

Earl, D. A., VonHoldt, B. M. (2012): STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>

Echeverry-Solarte, M., Kumar, A., Kianian, S., Mantovani, E. E., McClean, P. E., Deckard, E. L., Elias, E., Simsek, S., Alamri, M. S., Hegstad, J., Schatz, B., Mergoum, M. (2015): Genome-Wide Mapping of Spike-Related and Agronomic Traits in a Common Wheat Population Derived from a Supernumerary Spikelet Parent and an Elite Parent. *The Plant Genome*, 8(2), 1–20. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2014.12.0089>

El Baidouri, M., Murat, F., Veyssiere, M., Molinier, M., Flores, R., Burlot, L., Alaux, M., Quesneville, H., Pont, C., Salse, J. (2017): Reconciling the evolutionary origin of bread wheat (*Triticum aestivum*). *New Phytologist*, 213(3), 1477–1486. <https://doi.org/10.1111/nph.14113>

Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., Mitchell, S. E. (2011): A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLoS ONE*, 6(5), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>

Eltaher, S., Sallam, A., Belamkar, V., Emara, H. A., Nower, A. A., Salem, K. F. M., Poland, J., Baenziger, P. S. (2018): Genetic Diversity and Population Structure of F3:6 Nebraska Winter Wheat Genotypes Using Genotyping-By-Sequencing. *Frontiers in Genetics*, 9(76), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00076>

Erdélyi, É. (2008): Az őszi búza termesztetőségi feltételei az éghajlatváltozás függvényében. *Budapesti Corvinus Egyetem*.

Ersoz, E. S., Yu, J., Buckler, E. S. (2007): Applications of Linkage Disequilibrium and Association Mapping in Crop Plants. In *Genomics-Assisted Crop Improvement* (Vol. 1, pp. 97–119). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6295-7_5

Eser, A., KASSAI, K. M., TARNAWA, Á., NYÁRAI, F. H., Márton, J. (2017): Impact of crop year and nitrogen topdressing on the quantity and quality of wheat yield. *Columella*, 4(1), 265–270. <https://doi.org/10.18380/SZIE.COLUM.2017.4.1>

Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. (2005): Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>

Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J. K. (2007): Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes*, 7(4), 574–578. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x>

FAO. (2011): Current world fertilizer trends and outlooks to 2015. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/3/a-av252e.pdf>

FAO. (2016): Faostat statistics database. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/en/>

FAO. (2018): Faostat statistics database. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Fésüs, L., Heszky, L., Hornok, L. (2005): Mezőgazdasági biotechnológia. *Agroinform kiadó*.

Feuillet, C., Langridge, P., Waugh, R. (2008): Cereal breeding takes a walk on the wild side. *Trends in Genetics*, 24(1), 24–32. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.11.001>

Flint-Garcia, S. A., Thornsberry, J. M., Buckler, E. S. (2003): Structure of Linkage Disequilibrium in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 54(1), 357–374. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.031902.134907>

Fontaine, J.-X., Ravel, C., Pageau, K., Heumez, E., Dubois, F., Hirel, B., Le Gouis, J. (2009): A quantitative genetic study for elucidating the contribution of glutamine synthetase, glutamate dehydrogenase and other nitrogen-related physiological traits to the agronomic performance of common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 119(4), 645–662. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1076-4>

Foulkes, M. J., Hawkesford, M. J., Barraclough, P. B., Holdsworth, M. J., Kerr, S., Kightley, S., Shewry, P. R. (2009): Identifying traits to improve the nitrogen economy of wheat: Recent advances and future prospects. *Field Crops Research*, 114(3), 329–342. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.09.005>

Fradgley, N., Gardner, K. A., Cockram, J., Elderfield, J., Hickey, J. M., Howell, P., Jackson, R., Mackay, I. J. (2019): A large-scale pedigree resource of wheat reveals evidence for adaptation and selection by breeders. *PLOS Biology*, 17(2), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000071>

Gaju, O., Allard, V., Martre, P., Snape, J. W., Heumez, E., LeGouis, J., Moreau, D., Bogard, M., Griffiths, S., Orford, S., Hubbart, S., Foulkes, M. J. (2011): Identification of traits to improve the nitrogen-use efficiency of wheat genotypes. *Field Crops Research*, 123(2), 139–152. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.05.010>

Gallais, A., Hirel, B. (2004): An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize. *Journal of Experimental Botany*, 55(396), 295–306. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh006>

Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., Asner, G. P., Cleveland, C. C., Green, P. A., Holland, E. A., Karl, D. M., Michaels, A. F.,

Porter, J. H., Townsend, A. R., Vörösmarty, C. J. (2004): Nitrogen Cycles: Past, Present, and Future. *Biogeochemistry*, 70(2), 153–226. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-0370-0>

García-Suárez, J., Röder, M., Díaz de León, J. (2010): Identification of QTLs and associated molecular markers of agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under two conditions of nitrogen fertilization. *Cereal Research Communications*, 38(4), 459–470. <https://doi.org/10.1556/CRC.38.2010.4.2>

Gardner, K. A., Wittern, L. M., Mackay, I. J. (2016): A highly recombined, high-density, eight-founder wheat MAGIC map reveals extensive segregation distortion and genomic locations of introgression segments. *Plant Biotechnology Journal*, 14(6), 1406–1417. <https://doi.org/10.1111/pbi.12504>

Garnett, T., Plett, D., Heuer, S., Okamoto, M. (2015): Genetic approaches to enhancing nitrogen-use efficiency (NUE) in cereals: challenges and future directions. *Functional Plant Biology*, 42, 921–941. <https://doi.org/doi.org/10.1071/FP15025>

Gaut, B. S., Long, A. D. (2003): The Lowdown on Linkage Disequilibrium. *The Plant Cell*, 15(7), 1502–1506. <https://doi.org/10.1105/tpc.150730>

Gianibelli, M. C., Larroque, O. R., MacRitchie, F., Wrigley, C. W. (2001): Biochemical, Genetic, and Molecular Characterization of Wheat Glutenin and Its Component Subunits. *Cereal Chemistry Journal*, 78(6), 635–646. <https://doi.org/10.1094/CCHEM.2001.78.6.635>

Godo, Z. (2011): Agro-ökológia. https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/0021_Agro-okologia/ch03.html

Gojon, A. (2017): Nitrogen nutrition in plants: rapid progress and new challenges. *Journal of Experimental Botany*, 68(10), 2457–2462. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx171>

Goncharov, N. P. (2003): Genetic resources of wheat related species: the *Vrn* genes controlling growth habit (spring vs winter). *Euphytica*, 100, 371–376.

Goncharov, N. P. (2011): Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future. *Plant Systematics and Evolution*, 295(1–4), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0480-9>

Good, A. G., Beatty, P. H. (2011): Biotechnological Approaches to Improving Nitrogen Use Efficiency in Plants: Alanine Aminotransferase as a Case Study. In *The Molecular and Physiological Basis of Nutrient Use Efficiency in Crops* (pp. 165–191). Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9780470960707.ch9>

Good, A. G., Shrawat, A. K., Muench, D. G. (2004): Can less yield more? Is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production? *Trends in Plant Science*, 9(12), 597–605. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.10.008>

Gorjanović, B., Kraljević-Balalić, M., Janković, S. (2010): Environmental effects on associations among nitrogen use efficiency traits in wheat. *Cereal Research Communications*, 38(1), 146–153. <https://doi.org/10.1556/CRC.38.2010.1.15>

Gulyás, G., Bognár, Z., Láng, L., Rakszegi, M., Bedő, Z. (2011): Distribution of dwarfing genes (*Rht-B1b* and *Rht-D1b*) in Martonvásár wheat breeding materials. *Acta Agronomica Hungarica*, 59(3), 249–254. <https://doi.org/10.1556/AAgr.59.2011.3.8>

Guo, Y., Kong, F., Xu, Y., Zhao, Y., Liang, X., Wang, Y., An, D., Li, S. (2012): QTL mapping for seedling traits in wheat grown under varying concentrations of N, P and K nutrients. *Theoretical and Applied Genetics*, 124(5), 851–865. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1749-7>

Gupta, P. K., Rustgi, S., Mir, R. R. (2008): Array-based high-throughput DNA markers for crop improvement. *Heredity*, 101(1), 5–18. <https://doi.org/10.1038/hdy.2008.35>

- Guttieri, M. J., Frels, K., Regassa, T., Waters, B. M., Baenziger, P. S. (2017): Variation for nitrogen use efficiency traits in current and historical great plains hard winter wheat. *Euphytica*, 213(4), 1–16. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1869-5>
- Habash, D. Z., Bernard, S., Schondelmaier, J., Weyen, J., Quarrie, S. A. (2007): The genetics of nitrogen use in hexaploid wheat: N utilisation, development and yield. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(3), 403–419. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0429-5>
- Hachiya, T., Sakakibara, H. (2016): Interactions between nitrate and ammonium in their uptake, allocation, assimilation, and signaling in plants. *Journal of Experimental Botany*, 68(10), erw449. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw449>
- Hagenblad, J., Asplund, L., Balfourier, F., Ravel, C., Leino, M. W. (2012): Strong presence of the high grain protein content allele of NAM - B1 in Fennoscandian wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 125, 1677–1686. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1943-2>
- Han, M., Okamoto, M., Beatty, P. H., Rothstein, S. J., Good, A. G. (2015): The Genetics of Nitrogen Use Efficiency in Crop Plants. *Annual Review of Genetics*, 49(1), 269–289. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-112414-055037>
- Han, M., Wong, J., Su, T., Beatty, P. H., Good, A. G. (2016): Identification of Nitrogen Use Efficiency Genes in Barley: Searching for QTLs Controlling Complex Physiological Traits. *Frontiers in Plant Science*, 7(October), 1–17. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01587>
- Hartl, L., Mohler, V., Zeller, F. J., Hsam, S. L., Schweizer, G. (1999): Identification of AFLP markers closely linked to the powdery mildew resistance genes Pm1c and Pm4a in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome*, 42(2), 322–329. <https://doi.org/10.1139/g98-129>
- Hawkesford, M. J. (2014): Reducing the reliance on nitrogen fertilizer for wheat production. *Journal of Cereal Science*, 59(3), 276–283. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2013.12.001>
- Hawkesford, M. J. (2017): Genetic variation in traits for nitrogen use efficiency in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 68(10), 2627–2632. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx079>
- Hawkesford, M. J., Griffiths, S. (2019): Exploiting genetic variation in nitrogen use efficiency for cereal crop improvement. *Current Opinion in Plant Biology*, 49, 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.05.003>
- He, J., Zhao, X., Laroche, A., Lu, Z.-X., Liu, H., Li, Z. (2014): Genotyping-by-sequencing (GBS), an ultimate marker-assisted selection (MAS) tool to accelerate plant breeding. *Frontiers in Plant Science*, 5, 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00484>
- He, X., Qu, B., Li, W., Zhao, X., Teng, W., Ma, W., Ren, Y., Li, B., Li, Z., Tong, Y. (2015): The nitrate inducible NAC transcription factor TaNAC2-5A controls nitrate response and increases wheat yield. *Plant Physiology*, 169, 1991–2005. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00568>
- Heidlebaugh, N. M., Trethewey, B. R., Jukanti, A. K., Parrott, D. L., Martin, J. M., Fischer, A. M. (2008): Effects of a barley (*Hordeum vulgare*) chromosome 6 grain protein content locus on whole-plant nitrogen reallocation under two different fertilisation regimes. *Functional Plant Biology*, 35(7), 619. <https://doi.org/10.1071/FP07247>
- 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(3), 1266–1281. <https://doi.org/10.1104/pp.113.217851>
- Hill, Camilla B, Taylor, J. D., Edwards, J., Mather, D., Langridge, P., Bacic, A., Roessner, U. (2015): Detection of QTL for metabolic and agronomic traits in wheat with adjustments for

variation at genetic loci that affect plant phenology. *Plant Science*, 233, 143–154. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.01.008>

Hirel, B., Bertin, P., Quilleré, I., Bourdoncle, W., Attagnant, C., Delley, C., Gouy, A., Cadiou, S., Retalliau, C., Falque, M., Gallais, A. (2001): Towards a Better Understanding of the Genetic and Physiological Basis for Nitrogen Use Efficiency in Maize. *Plant Physiology*, 125(3), 1258–1270. <https://doi.org/10.1104/pp.125.3.1258>

Hoffmann, B. (2011): *Növénygenetika*. Debreceni Egyetem.

Huang, B. E., George, A. W., Forrest, K. L., Kilian, A., Hayden, M. J., Morell, M. K., Cavanagh, C. R. (2012): A multiparent advanced generation inter-cross population for genetic analysis in wheat. *Plant Biotechnology Journal*, 10(7), 826–839. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00702.x>

J, L. G., J-X, F., Laperche, A., Heumez, E., Dubois, F., Hirel, B. (2008): Genetic analysis of wheat nitrogen use efficiency : coincidence between QTL for agronomical and physiological traits. *Proceedings of the 11th International Wheat Genetics Symposium*, January, 1–3.

Jaccoud, D. (2001): Diversity Arrays: a solid state technology for sequence information independent genotyping. *Nucleic Acids Research*, 29(4), 1–7. <https://doi.org/10.1093/nar/29.4.e25>

Jakab, N., Nosticzius, Á. (2004): *Agrokémia és növényvédelmi kémia*. Mezőgazda Kiadó.

Jamieson, P. D., Semenov, M. A. (2000): Modelling nitrogen uptake and redistribution in wheat. *Field Crops Research*, 68(1), 21–29. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00103-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00103-9)

Jones, N., Ougham, H., Thomas, H. (1997): Markers and mapping: we are all geneticists now. *New Phytologist*, 137(1), 165–177. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00826.x>

Justes, E. (1994): Determination of a Critical Nitrogen Dilution Curve for Winter Wheat Crops. *Annals of Botany*, 74(4), 397–407. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1133>

Kang, H. M., Zaitlen, N. A., Wade, C. M., Kirby, A., Heckerman, D., Daly, M. J., Eskin, E. (2008): Efficient Control of Population Structure in Model Organism Association Mapping. *Genetics*, 178(3), 1709–1723. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.080101>

Kang, M. S. (2002): Summary for Policymakers. In *Climate Change 2013 - The Physical Science Basis* (pp. 1–30). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Kant, S. (2018): Understanding nitrate uptake, signaling and remobilisation for improving plant nitrogen use efficiency. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 74, 89–96. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.08.034>

Káta, J. (2011): *Talajökológia*. Debreceni Egyetem.

Kiba, T., Krapp, A. (2016): Plant Nitrogen Acquisition Under Low Availability: Regulation of Uptake and Root Architecture. *Plant and Cell Physiology*, 57(4), 707–714. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcw052>

Kichey, T., Hirel, B., Heumez, E., Dubois, F., Le Gouis, J. (2007): In winter wheat (*Triticum aestivum* L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilisation to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers. *Field Crops Research*, 102(1), 22–32. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.01.002>

Kilian, A., Huttner, E., Wenzl, P., Jaccoud, D., Carling, J., Caig, V., Evers, M., Heller-Uszynska, K., Uszynski, G., Cayla, C., Patararapuwadol, S., Xia, L., Yang, S., Thomson, B. (2005): The fast and the cheap: SNP and DArT-based whole genome profiling for crop

improvement. "In the Wake of the Double Helix: From the Green Revolution to the Gene Revolution", May 2003, 443–461.

Kindu, G. A., Tang, J., Yin, X., Struik, P. C. (2014): Quantitative trait locus analysis of nitrogen use efficiency in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Euphytica*, 199(1–2), 207–221. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1138-9>

Kiss, T. (2016): A kenyérbúza (*Triticum aestivum* L.) környezeti adaptációját meghatározó genetikai komponensek vizsgálata. Szent István Egyetem.

Kiss, T., Balla, K., Bányai, J., Veisz, O., Karsai, I. (2014a): Effect of different sowing times on the plant developmental parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cereal Research Communications*, 42(2), 239–251. <https://doi.org/10.1556/CRC.2013.0064>

Kiss, T., Balla, K., Veisz, O., Láng, L., Bedő, Z., Griffiths, S., Isaac, P., Karsai, I. (2014b): Allele frequencies in the VRN-A1, VRN-B1 and VRN-D1 vernalization response and PPD-B1 and PPD-D1 photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 34(2), 297–310. <https://doi.org/10.1007/s11032-014-0034-2>

Konopatskaia, I., Vavilova, V., Kondratenko, E. Y., Blinov, A., Goncharov, N. P. (2016): VRN1 genes variability in tetraploid wheat species with a spring growth habit. *BMC Plant Biology*, 16(S3), 93–106. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0924-z>

Korte, A., Farlow, A. (2013): The advantages and limitations of trait analysis with GWAS: a review. *Plant Methods*, 9(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-9-29>

Korzun, V., Röder, M. S., Ganal, M. W., Worland, A. J., Law, C. N. (1998): Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 96(8), 1104–1109. <https://doi.org/10.1007/s001220050845>

Kőszegi, B., Linc, G., Juhász, L., Láng, L., Molnár-Láng, M. (2000): OCCURRENCE OF THE 1RS/1BL WHEAT–RYE TRANSLOCATION IN HUNGARIAN WHEAT VARIETIES. *Acta Agronomica Hungarica*, 48(3), 227–236. <https://doi.org/10.1556/AAgr.48.2000.3.2>

Kot, M., Daniel, W. A. (2008): The relative contribution of human cytochrome P450 isoforms to the four caffeine oxidation pathways: An in vitro comparative study with cDNA-expressed P450s including CYP2C isoforms. *Biochemical Pharmacology*, 76(4), 543–551. <https://doi.org/10.1016/j.bcp.2008.05.025>

Központi Statisztikai Hivatal. (2014): A búza és a kukorica termesztése, kereskedelme és felhasználása a világon. *Statisztikai Tükör*, 132.

Központi Statisztikai Hivatal. (2019): Főbb növénykultúrák terméseredményei, 2018. *Statisztikai Tükör*.

Kraakman, A. T. W., Niks, R. E., Van den Berg, P. M. M. M., Stam, P., Van Eeuwijk, F. A. (2004): Linkage Disequilibrium Mapping of Yield and Yield Stability in Modern Spring Barley Cultivars. *Genetics*, 168(1), 435–446. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.026831>

Krapp, A. (2015): Plant nitrogen assimilation and its regulation: a complex puzzle with missing pieces. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 115–122. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.05.010>

Kumar, S., Banks, T. W., Cloutier, S. (2012): SNP Discovery through Next-Generation Sequencing and Its Applications. *International Journal of Plant Genomics*, 2012, 1–15. <https://doi.org/10.1155/2012/831460>

Lammerts van Bueren, E. T., Struik, P. C. (2017): Diverse concepts of breeding for nitrogen use efficiency. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(5), 1–24. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0457-3>

Lángné Molnár, M. (2006): Fajidegen génátvitel klasszikus genetikai módszerekkel a búzába és az utódok molekuláris citogenetikai elemzése. (Akadémiai nagydoktori tézis). MTA Mezőgazdasági Kutatóintézete.

Laperche, A., Devienne-Barret, F., Maury, O., Le Gouis, J., Ney, B. (2006a): A simplified conceptual model of carbon/nitrogen functioning for QTL analysis of winter wheat adaptation to nitrogen deficiency. *Theoretical and Applied Genetics*, 113(6), 1131–1146. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0373-4>

Laperche, A., Brancourt-Hulmel, M., Heumez, E., Gardet, O., Gouis, J. Le. (2006b): Estimation of genetic parameters of a DH wheat population grown at different N stress levels characterized by probe genotypes. *Theoretical and Applied Genetics*, 112(5), 797–807. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0176-z>

Laperche, A., Brancourt-Hulmel, M., Heumez, E., Gardet, O., Hanocq, E., Devienne-Barret, F., Le Gouis, J. (2007): Using genotype × nitrogen interaction variables to evaluate the QTL involved in wheat tolerance to nitrogen constraints. *Theoretical and Applied Genetics*, 115(3), 399–415. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0575-4>

Laperche, A., Le Gouis, J., Hanocq, E., Brancourt-Hulmel, M. (2008): Modelling nitrogen stress with probe genotypes to assess genetic parameters and genetic determinism of winter wheat tolerance to nitrogen constraint. *Euphytica*, 161(1–2), 259–271. <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9433-3>

Le Gouis, J., Béghin, D., Heumez, E., Pluchard, P. (2000): Genetic differences for nitrogen uptake and nitrogen utilisation efficiencies in winter wheat. *European Journal of Agronomy*, 12(3–4), 163–173. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00045-9](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00045-9)

Leonard, W. H., Martin, J. H. (1963): *Cereal crops*. MacMillan Publishing.

Li, C., Bai, G., Chao, S., Wang, Z. (2015): A High-Density SNP and SSR Consensus Map Reveals Segregation Distortion Regions in Wheat. *BioMed Research International*, 2015, 1–10. <https://doi.org/10.1155/2015/830618>

Li, Hua, Hu, B., Chu, C. (2017): Nitrogen use efficiency in crops: lessons from Arabidopsis and rice. *Journal of Experimental Botany*, 68(10), 2477–2488. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx101>

Li, Huihui, Vikram, P., Singh, R. P., Kilian, A., Carling, J., Song, J., Burgueno-Ferreira, J. A., Bhavani, S., Huerta-Espino, J., Payne, T., Sehgal, D., Wenzl, P., Singh, S. (2015): A high density GBS map of bread wheat and its application for dissecting complex disease resistance traits. *BMC Genomics*, 16(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1424-5>

Li, X.-P., Zhao, X.-Q., He, X., Zhao, G.-Y., Li, B., Liu, D.-C., Zhang, A.-M., Zhang, X.-Y., Tong, Y.-P., Li, Z.-S. (2011): Haplotype analysis of the genes encoding glutamine synthetase plastic isoforms and their association with nitrogen-use- and yield-related traits in bread wheat. *New Phytologist*, 189(2), 449–458. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03490.x>

Liang, Z., Bronson, K. F., Thorp, K. R., Mon, J., Badaruddin, M., Wang, G. (2014): Cultivar and N Fertilizer Rate Affect Yield and N use Efficiency in Irrigated Durum Wheat. *Crop Science*, 54(3), 1175–1183. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.03.0159>

Liu, Y.-G., Tsunewaki, K. (1991): Restriction Fragment Length Polymorphism(RFLP) Analysis in Wheat. II. Linkage Maps of the RFLP Sites in Common Wheat. *The Japanese Journal of Genetics*, 66(5), 617–633. <https://doi.org/10.1266/jjg.66.617>

Lopes, M. S., Dreisigacker, S., Peña, R. J., Sukumaran, S., Reynolds, M. P. (2015): Genetic characterization of the wheat association mapping initiative (WAMI) panel for dissection of complex traits in spring wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 128(3), 453–464. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2444-2>

López-Arredondo, D. L., Leyva-González, M. A., Alatorre-Cobos, F., Herrera-Estrella, L. (2013): Biotechnology of nutrient uptake and assimilation in plants. *The International Journal of Developmental Biology*, 57(6-7-8), 595–610. <https://doi.org/10.1387/ijdb.130268lh>

López-Bellido, L., López-Bellido, R. J., Redondo, R. (2005): Nitrogen efficiency in wheat under rainfed Mediterranean conditions as affected by split nitrogen application. *Field Crops Research*, 94(1), 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.11.004>

Lopez-Bellido, R. J., Shepherd, C. E., Barraclough, P. B. (2004): Predicting post-anthesis N requirements of bread wheat with a Minolta SPAD meter. *European Journal of Agronomy*, 20(3), 313–320. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(03\)00025-X](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(03)00025-X)

Maccaferri, M., Ricci, A., Salvi, S., Milner, S. G., Noli, E., Martelli, P. L., Casadio, R., Akhunov, E., Scalabrin, S., Vendramin, V., Ammar, K., Blanco, A., Desiderio, F., Distelfeld, A., Dubcovsky, J., Fahima, T., Faris, J., ... Tuberosa, R. (2015): A high-density, SNP-based consensus map of tetraploid wheat as a bridge to integrate durum and bread wheat genomics and breeding. *Plant Biotechnology Journal*, 13(5), 648–663. <https://doi.org/10.1111/pbi.12288>

Mahjourimajd, S., Taylor, J., Sznajder, B., Timmins, A., Shahinnia, F., Rengel, Z., Khabaz-Saberi, H., Kuchel, H., Okamoto, M., Langridge, P. (2016): Genetic Basis for Variation in Wheat Grain Yield in Response to Varying Nitrogen Application. *PLOS ONE*, 11(7), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159374>

Malhi, S. S., Johnston, A. M., Schoenau, J. J., Wang, Z. L., Vera, C. L. (2006): Seasonal biomass accumulation and nutrient uptake of wheat, barley and oat on a Black Chernozem Soil in Saskatchewan. *Canadian Journal of Plant Science*, 86(4), 1005–1014. <https://doi.org/10.4141/P05-116>

Masclaux-Daubresse, C., Daniel-Vedele, F., Dechorgnat, J., Chardon, F., Gaufichon, L., Suzuki, A. (2010): Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany*, 105(7), 1141–1157. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq028>

Mátyás, C. (2002): Erdészeti - természetvédelmi genetika. Mezőgazda Lap- és Könyvkiadó Kft.

Mayer, M., Tóth, V., Kuti, C., Vida, G., Láng, L., Zoltán, B. (2014): Búza- rozs transzlokációk azonosítása molekuláris markerekkel martonvásári búzafajtákban. *Növénynevelés a Megújuló Mezőgazdaságban*, 294–298.

McAllister, C. H., Beatty, P. H., Good, A. G. (2012): Engineering nitrogen use efficient crop plants: the current status. *Plant Biotechnology Journal*, 10(9), 1011–1025. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00700.x>

McAllister, C. H., Good, A. G. (2015): Alanine Aminotransferase Variants Conferring Diverse NUE Phenotypes in *Arabidopsis thaliana*. PLOS ONE, 10(4), 1–27. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121830>

McCouch, S. R., Zhao, K., Wright, M., Tung, C.-W., Ebana, K., Thomson, M., Reynolds, A., Wang, D., DeClerck, G., Ali, M. L., McClung, A., Eizenga, G., Bustamante, C. (2010): Development of genome-wide SNP assays for rice. *Breeding Science*, 60(5), 524–535. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.60.524>

Moll, R. H., Kamprath, E. J., Jackson, W. A. (1982): Analysis and Interpretation of Factors Which Contribute to Efficiency of Nitrogen Utilization 1. *Agronomy Journal*, 74(3), 562–564. <https://doi.org/10.2134/agronj1982.00021962007400030037x>

Molnár-Láng, M., Ceoloni, C., Doležel, J. (2015): Alien Introgression in Wheat. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-23494-6>

Molnár-Láng, M., Cseh, A., Szakács, É., Molnár, I. (2010): Development of a wheat genotype combining the recessive crossability alleles *kr1kr1kr2kr2* and the 1BL.1RS translocation, for the rapid enrichment of 1RS with new allelic variation. *Theoretical and Applied Genetics*, 120(8), 1535–1545. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1274-0>

Mueller, N. D., Gerber, J. S., Johnston, M., Ray, D. K., Ramankutty, N., Foley, J. A. (2012): Closing yield gaps through nutrient and water management. *Nature*, 490(7419), 254–257. <https://doi.org/10.1038/nature11420>

Nacry, P., Bouguyon, E., Gojon, A. (2013): Nitrogen acquisition by roots: physiological and developmental mechanisms ensuring plant adaptation to a fluctuating resource. *Plant and Soil*, 370(1–2), 1–29. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1645-9>

Nadeem, M. A., Nawaz, M. A., Shahid, M. Q., Doğan, Y., Comertpay, G., Yıldız, 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. <https://doi.org/10.1080/13102818.2017.1400401>

Németh, T. (1996): Talajaink szervesanyag tartalma és nitrogén forgalma. MTA Talajtani és Agrokémiai Kutató Intézete.

Németh, T. (2002): Nitrogén a talaj-növény rendszerben. In Székfoglalók. Élettudományok. (pp. 155–175).

Neumann, K., Kobiljski, B., Denčić, S., Varshney, R. K., Börner, A. (2011): Genome-wide association mapping: a case study in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 27(1), 37–58. <https://doi.org/10.1007/s11032-010-9411-7>

Nielsen, N. H., Backes, G., Stougaard, J., Andersen, S. U., Jahoor, A. (2014): Genetic Diversity and Population Structure Analysis of European Hexaploid Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) Varieties. PLoS ONE, 9(4), e94000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094000>

Nordborg, M., Weigel, D. (2008): Next-generation genetics in plants. *Nature*, 456(7223), 720–723. <https://doi.org/10.1038/nature07629>

Nuttonson, M. Y. (1957): Wheat-Climate Relationships and the Use of Phenology in Ascertaining the Thermal and Photo-thermal Requirements of Wheat. *AIBS Bulletin*, 7(1), 39. <https://doi.org/10.2307/1292056>

O'Brien, J. A., Vega, A., Bouguyon, E., Krouk, G., Gojon, A., Coruzzi, G., Gutiérrez, R. A. (2016): Nitrate Transport, Sensing, and Responses in Plants. *Molecular Plant*, 9(6), 837–856. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.05.004>

Obara, M., Kajiura, M., Fukuta, Y., Yano, M., Hayashi, M., Yamaya, T., Sato, T. (2001): Mapping of QTLs associated with cytosolic glutamine synthetase and NADH-glutamate synthase in rice (*Oryza sativa* L.). In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 52, Issue 359, pp. 1209–1217). <https://doi.org/10.1093/jxb/52.359.1209>

Ombódi, A., Pesti, R., Balogh, A., Dimény, J., Morikawa, C. K., Saigusa, M. (2012): Reducing nitrate accumulation of different vegetables by controlled-release fertilizer and chloride application. *Acta Horticulturae*, 938(938), 195–202. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.938.25>

Oraguzie, C. N., Rikkerink, E. H. A. A., Gardiner, E. S., Nihal, DeSilva, H., Oraguzie, N. C., Rikkerink, E. H. A. A., Gardiner, S. E., Oraguzie, A. C., Rikkerink, E. H. A. A., Gardiner, S. E., De Silva, H. N. (2007): Association Mapping in Plants. In N. C. Oraguzie, E. H. A. Rikkerink, S. E. Gardiner, et al. (Eds.), North. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-36011-9>

Ördög, V., Molnár, Z. (2011): *Növényélettan*. Debreceni egyetem.

Ortiz-Monasterio, J. I., Sayre, K. D., Rajaram, S., McMahon, M. (1997): Genetic Progress in Wheat Yield and Nitrogen Use Efficiency under Four Nitrogen Rates. *Crop Science*, 37(3), 898–904. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700030033x>

Palareti, G., Legnani, C., Cosmi, B., Antonucci, E., Erba, N., Poli, D., Testa, S., Tosetto, A. (2016): Comparison between different D-Dimer cutoff values to assess the individual risk of recurrent venous thromboembolism: analysis of results obtained in the DULCIS study. *International Journal of Laboratory Hematology*, 38(1), 42–49. <https://doi.org/10.1111/ijlh.12426>

Pálmai, O., Horváth, J. (2016): Az őszi búza tápanyag-utánpótlása, különös tekintettel a környezetkímélő nitrogénellátásra. *Agrofórum*, 1, 62–65.

Palta, J. A., Fillery, I. R. P. (1993): Postanthesis remobilisation and losses of nitrogen in wheat in relation to applied nitrogen. *Plant and Soil*, 155–156(1), 179–181. <https://doi.org/10.1007/BF00025013>

Pan, J., Zhu, Y., Jiang, D., Dai, T., Li, Y., Cao, W. (2006): Modeling plant nitrogen uptake and grain nitrogen accumulation in wheat. *Field Crops Research*, 97(2–3), 322–336. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.11.006>

Paran, I., Zamir, D. (2003): Quantitative traits in plants: beyond the QTL. *Trends in Genetics*, 19(6), 303–306. [https://doi.org/10.1016/S0168-9525\(03\)00117-3](https://doi.org/10.1016/S0168-9525(03)00117-3)

Pask, A. J. D., Sylvester-Bradley, R., Jamieson, P. D., Foulkes, M. J. (2012): Quantifying how winter wheat crops accumulate and use nitrogen reserves during growth. *Field Crops Research*, 126, 104–118. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.09.021>

Patterson, N., Price, A. L., Reich, D. (2006): Population Structure and Eigenanalysis. *PLoS Genetics*, 2(12), e190. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020190>

Pavlopoulos, G. A., Soldatos, T. G., Barbosa-Silva, A., Schneider, R. (2010): A reference guide for tree analysis and visualization. *BioData Mining*, 3(1), 1–24. <https://doi.org/10.1186/1756-0381-3-1>

Peña, P. A., Quach, T., Sato, S., Ge, Z., Nersesian, N., Changa, T., Dweikat, I., Soundararajan, M., Clemente, T. E. (2017): Expression of the Maize Dof1 Transcription Factor in Wheat and Sorghum. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1–13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00434>

Peng, S., Garcia, F. V., Laza, R. C., Sanico, A. L., Visperas, R. M., Cassman, K. G. (1996): Increased N-use efficiency using a chlorophyll meter on high-yielding irrigated rice. *Field Crops Research*, 47(2–3), 243–252. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00018-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00018-4)

Pepó, P., Sárvári, M. (2011): Gabonanövények termesztése. Debreceni egyetem.

Pestsova, E., Ganal, M. W., Röder, M. S. (2000): Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. *Genome*, 43(4), 689–697. <https://doi.org/10.1139/g00-042>

Plett, D. C., Holtham, L. R., Okamoto, M., Garnett, T. P. (2018): Nitrate uptake and its regulation in relation to improving nitrogen use efficiency in cereals. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 74, 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.08.027>

Pont, C., Leroy, T., Seidel, M., Tondelli, A., Duchemin, W., Armisen, D., Lang, D., Bustos-Korts, D., Goué, N., Balfourier, F., Molnár-Láng, M., Lage, J., Kilian, B., Özkan, H., Waite, D., Dyer, S., Letellier, T., ... Salse, J. (2019): Tracing the ancestry of modern bread wheats. *Nature Genetics*, 51(5), 905–911. <https://doi.org/10.1038/s41588-019-0393-z>

Prasad, M., Varshney, R. K., Kumar, A., Balyan, H. S., Sharma, P. C., Edwards, K. J., Dhaliwal, H. S., Roy, J. K., Gupta, P. K. (1999): A microsatellite marker associated with a QTL for grain protein content on chromosome arm 2DL of bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 99, 341–345. <https://doi.org/10.1007/s001220051242>

Price, A. L., Patterson, N. J., Plenge, R. M., Weinblatt, M. E., Shadick, N. A., Reich, D. (2006): Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. *Nature Genetics*, 38(8), 904–909. <https://doi.org/10.1038/ng1847>

Pritchard, J. K., Stephens, M., Rosenberg, N. A., Donnelly, P. (2000): Association Mapping in Structured Populations. *The American Journal of Human Genetics*, 67(1), 170–181. <https://doi.org/10.1086/302959>

Pritchard, J. K., Wen, X., Falush, D. (2010): Documentation for structure software: Version 2.3.

Purnhauser, L., Bóna, L., Láng, L. (2011a): Identification of Sr31 and Sr36 stem rust resistance genes in wheat cultivars registered in Hungary. *Cereal Research Communications*, 39(1), 53–66. <https://doi.org/10.1556/CRC.39.2011.1.6>

Purnhauser, L., Bóna, L., Láng, L. (2011b): Occurrence of 1BL.1RS wheat-rye chromosome translocation and of Sr36/Pm6 resistance gene cluster in wheat cultivars registered in Hungary. *Euphytica*, 179(2), 287–295. <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0312-y>

Qu, B., He, X., Wang, J., Zhao, Y., Teng, W., Shao, A., Zhao, X., Ma, W., Wang, J., Li, B., Li, Z., Tong, Y. (2015): A Wheat CCAAT Box-Binding Transcription Factor Increases the Grain Yield of Wheat with Less Fertilizer Input. *Plant Physiology*, 167(2), 411–423. <https://doi.org/10.1104/pp.114.246959>

Quarrie, S. A., Steed, A., Calestani, C., Semikhodskii, A., Lebreton, C., Chinoy, C., Steele, N., Pljevljakusić, D., Waterman, E., Weyen, J., Schondelmaier, J., Habash, D. Z., Farmer, P., Saker, L., Clarkson, D. T., Abugalieva, A., Yessimbekova, M., ... Dodig, D. (2005): A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 110(5), 865–880. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1902-7>

Quraishi, U. M., Abrouk, M., Murat, F., Pont, C., Foucrier, S., Desmaizieres, G., Confolent, C., Rivière, N., Charmet, G., Paux, E., Murigneux, A., Guerreiro, L., Lafarge, S., Le Gouis, J., Feuillet, C., Salse, J. (2011): Cross-genome map based dissection of a nitrogen use efficiency ortho-metaQTL in bread wheat unravels concerted cereal genome evolution. *The Plant Journal*, 65(5), 745–756. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04461.x>

Radics, L., Borsos, J., Pusztai, P., Szemán, L., Tomposné, L. V. (2007): Szántóföldi növénytermesztés. Szaktudás Kiadó ház.

Rafalski, A. (2002): Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(2), 94–100. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00240-6](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00240-6)

Rafalski, J. A. (2010): Association genetics in crop improvement. *Current Opinion in Plant Biology*, 13(2), 174–180. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.12.004>

Rahman, M. A., Sarker, M., Amin, M., Jahan, A., Akhter, M. (1970): Yield Response And Nitrogen Use Efficiency Of Wheat Under Different Doses And Split Application Of Nitrogen Fertilizer. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 36(2), 231–240. <https://doi.org/10.3329/bjar.v36i2.9249>

Raman, H., Raman, R., Kilian, A., Detering, F., Carling, J., Coombes, N., Diffey, S., Kadkol, G., Edwards, D., McCully, M., Ruperao, P., Parkin, I. A. P., Batley, J., Lockett, D. J., Wratten, N. (2014): Genome-Wide Delineation of Natural Variation for Pod Shatter Resistance in *Brassica napus*. *PLoS ONE*, 9(7), e101673. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101673>

Ranjan, R., Yadav, R. (2019): Targeting nitrogen use efficiency for sustained production of cereal crops. *Journal of Plant Nutrition*, 0(0), 1–28. <https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1589497>

Raun, W. R., Solie, J. B., Johnson, G. V., Stone, M. L., Mullen, R. W., Freeman, K. W., Thomason, W. E., Lukina, E. V. (2002): Improving Nitrogen Use Efficiency in Cereal Grain Production with Optical Sensing and Variable Rate Application. *Agronomy Journal*, 94(4), 815–820. <https://doi.org/10.2134/agronj2002.0815>

Ren, Y., Qian, Y., Xu, Y., Zou, C., Liu, D. (2017): Characterization of QTLs for Root Traits of Wheat Grown under Different Nitrogen and Phosphorus Supply Levels. *Frontiers in Plant Science*, 8(2096), 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02096>

Reynolds, M. hew, Pask, A., Mullan, D. (2012): Physiological breeding i: ainterdisciplinary approaches to improve crop adaptation. *CIMMYT*.

Rufo, R., Alvaro, F., Royo, C., Soriano, J. M. (2019): From landraces to improved cultivars: Assessment of genetic diversity and population structure of Mediterranean wheat using SNP markers. *PLOS ONE*, 14(7), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219867>

Sansaloni, C., Petrolí, C., Jaccoud, D., Carling, J., Detering, F., Grattapaglia, D., Kilian, A. (2011): Diversity Arrays Technology (DArT) and next-generation sequencing combined: genome-wide, high throughput, highly informative genotyping for molecular breeding of *Eucalyptus*. *BMC Proceedings*, 5(S7), 55–56. <https://doi.org/10.1186/1753-6561-5-S7-P54>

Sárdi, K., Füleky, G. (2014): Tápanyag-gazdálkozás mezőgazdasági mérnököknek. *Mezőgazda Kiadó*.

Scheben, A., Batley, J., Edwards, D. (2017): Genotyping-by-sequencing approaches to characterize crop genomes: choosing the right tool for the right application. *Plant Biotechnology Journal*, 15(2), 149–161. <https://doi.org/10.1111/pbi.12645>

- Scherer, A., Christensen, G. B. (2016): Concepts and Relevance of Genome-Wide Association Studies. *Science Progress*, 99(1), 59–67. <https://doi.org/10.3184/003685016X14558068452913>
- Schneider, A., Molnár-Láng, M. (2009): Detection of the 1RS chromosome arm in Martonvásár wheat genotypes containing 1Bl.1Rs or 1Al.1Rs translocations using SSR and STS markers. *Acta Agronomica Hungarica*, 57(4), 409–416. <https://doi.org/10.1556/AAgr.57.2009.4.3>
- Scholten, H. (1994): Plant breeding reviews, volume 10. *Scientia Horticulturae*, 57(1–2), 173–174. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(94\)90045-0](https://doi.org/10.1016/0304-4238(94)90045-0)
- Semagn, K., Bjornstad, A., Ndjioudjop, M. N. (2006a): An overview of molecular marker methods for plants. *African Journal of Biotechnology*, 5(25), 2540–2568.
- Semagn, Kassa, Bjørnstad, Å., Skinnes, H., Marøy, A. G., Tarkegne, Y., William, M. (2006b): Distribution of DArT, AFLP, and SSR markers in a genetic linkage map of a doubled-haploid hexaploid wheat population. *Genome*, 49(5), 545–555. <https://doi.org/10.1139/g06-002>
- Shewry, P. R. (2009): Wheat. *Journal of Experimental Botany*, 60(6), 1537–1553. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp058>
- Shewry, P. R., Hey, S. J. (2015): The contribution of wheat to human diet and health. *Food and Energy Security*, 4(3), 178–202. <https://doi.org/10.1002/fes3.64>
- Simons-Senftle, M. N., Sarkar, D., Maranas, C. D. (2018): Engineering Nitrogen Utilization in Crop Plants. In A. Shrawat, A. Zayed, & D. A. Lightfoot (Eds.), *Engineering Nitrogen Utilization in Crop Plants*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-92958-3>
- Sinclair, T. R., Horie, T. (1989): Leaf Nitrogen, Photosynthesis, and Crop Radiation Use Efficiency: A Review. *Crop Science*, 29(1), 90–98. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900010023x>
- Sinclair, T. R., Rufty, T. W., Lewis, R. S. (2019): Increasing Photosynthesis: Unlikely Solution For World Food Problem. *Trends in Plant Science*, 24(11), 1032–1039. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.07.008>
- Singh, B. D., Singh, A. K. (2015): Marker-Assisted Plant Breeding: Principles and Practices. In *Marker-Assisted Plant Breeding: Principles and Practices*. Springer India. <https://doi.org/10.1007/978-81-322-2316-0>
- Singh, J., Kamboj, K. K., Kamboj, S. s., Sandhu, R. S., Shangary, S. (1993): Affinity purification and characterization of lectins from two *Amaranthus* species. *Plant Science*, 94(1–2), 47–53. [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(93\)90005-K](https://doi.org/10.1016/0168-9452(93)90005-K)
- Somers, D. J., Isaac, P., Edwards, K. (2004): A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 109(6), 1105–1114. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1740-7>
- South, P. F., Cavanagh, A. P., Liu, H. W., Ort, D. R. (2019): Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field. *Science*, 363(6422), 1–9. <https://doi.org/10.1126/science.aat9077>
- Stefanovitcs, P., Filep, G., Füleky, G. (1999): *Talajtan. Mezőgazda Kiadó*.
- Strock, J. S. (2008): Ammonification. In *Encyclopedia of Ecology* (pp. 162–165). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00256-1>

Subbarao, G. V., Kishii, M., Nakahara, K., Ishikawa, T., Ban, T., Tsujimoto, H., George, T. S., Berry, W. L., Hash, C. T., Ito, O. (2009): Biological nitrification inhibition (BNI)-Is there potential for genetic interventions in the Triticeae? *Breeding Science*, 59(5), 529–545. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.59.529>

Subbarao, G. V., Yoshihashi, T., Worthington, M., Nakahara, K., Ando, Y., Sahrawat, K. L., Rao, I. M., Lata, J.-C., Kishii, M., Braun, H.-J. (2015): Suppression of soil nitrification by plants. *Plant Science*, 233, 155–164. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.01.012>

Subbarao, G. V., Rondon, M., Ito, O., Ishikawa, T., Rao, I. M., Nakahara, K., Lascano, C., Berry, W. L. (2007): Biological nitrification inhibition (BNI)—is it a widespread phenomenon? *Plant and Soil*, 294(1–2), 5–18. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9159-3>

Sun, J., Guo, Y., Zhang, G., Gao, M., Zhang, G., Kong, F., Zhao, Y., Li, S. (2013): QTL mapping for seedling traits under different nitrogen forms in wheat. *Euphytica*, 191(3), 317–331. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0834-6>

Swarbreck, S. M., Wang, M., Wang, Y., Kindred, D., Sylvester-Bradley, R., Shi, W., Varinderpal-Singh, Bentley, A. R., Griffiths, H. (2019): A Roadmap for Lowering Crop Nitrogen Requirement. *Trends in Plant Science*, 24(10), 892–904. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.06.006>

Szakács, É., Linc, G., Láng, L., Lángné Molnár, M. (2004): Az 1A/1R és az 1B/1R búza/rozs transzlokáció kimutatása az új martonvásári búzafajtákban és fajtajelöltekben in situ hibridizációval. *Novenytermeles*, 53(6), 527–534.

Szentpétery, Z., Kleinheincz, C., Szöllösi, G., Jolánkai, M. (2005): Effect of nitrogen top-dressing on winter wheat yield, quantity and quality. *Acta Alimentaria*, 34(2), 177–185. <https://doi.org/10.1556/AAlim.34.2005.2.11>

Theng, B. K. G. (2012): The Clay Minerals. In *Current Science* (Vol. 94, Issue 11, pp. 3–45). <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53354-8.00001-3>

Tilman, D. (2001): Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. *Science*, 292(5515), 281–284. <https://doi.org/10.1126/science.1057544>

Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., Polasky, S. (1988): Sezione B Principali Linee Di Ricerca. *Giornale Botanico Italiano*, 122, 190–239. <https://doi.org/10.1080/11263508809430602>

Tischner, R. (2000): Nitrate uptake and reduction in higher and lower plants. *Plant, Cell & Environment*, 23(10), 1005–1024. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00595.x>

Tóth Endre, G., Köbölkuti Zoltán, A., Pedryc, A., Höhn, M. (2015): SNP markerek és használatuk fenyőfajok molekuláris genetikai vizsgálatainál. *Kertgazdaság*, 47(2), 79–87.

Tuberosa, R., Graner, A., Frison, E. (2014): Genomics of Plant Genetic Resources. In R. Tuberosa, A. Graner, & E. Frison (Eds.), *Genomics of Plant Genetic Resources: Volume 1. Managing, Sequencing and Mining Genetic Resources*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7572-5>

Uauy, C., Brevis, J. C., Dubcovsky, J. (2006): The high grain protein content gene Gpc-B1 accelerates senescence and has pleiotropic effects on protein content in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 57(11), 2785–2794. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl047>

Uauy, C., Distelfeld, A., Fahima, T., Blechl, A., Dubcovsky, J. (2006): A NAC Gene Regulating Senescence Improves Grain Protein, Zinc, and Iron Content in Wheat. *Science*, 314(5803), 1298–1301. <https://doi.org/10.1126/science.1133649>

United Nations, Department of Economic and Social Affairs, P. D. (2017): World Population Prospects: The 2017 Revision, Methodology of the United Nations Population Estimates and Projections.

Van Sanford, D. A., MacKown, C. T. (1986): Variation in nitrogen use efficiency among soft red winter wheat genotypes. *Theoretical and Applied Genetics*, 72(2), 158–163. <https://doi.org/10.1007/BF00266987>

Vasil, I. K. (2007): Molecular genetic improvement of cereals: transgenic wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Cell Reports*, 26(8), 1133–1154. <https://doi.org/10.1007/s00299-007-0338-3>

Velich, I., Bisztray, G., Csizmadia, L., Medgyesy, P., Pedryc, A., Sutka, J., Velich, I., Vida, G. (2001): *Növénygenetika. Mezőgazda Kiadó.*

Veres, S., Ondrasek, G., Zsombik, L. (2018): Wheat Sensitivity to Nitrogen Supply under Different Climatic Conditions. In *Global Wheat Production*. InTech. <https://doi.org/10.5772/intechopen.76154>

Vinet, L., Zhedanov, A. (2010): A “missing” family of classical orthogonal polynomials. *Molecular Ecology Resources*, 10(3), 564–567. <https://doi.org/10.1088/1751-8113/44/8/085201>

Waines, J. G., Ehdaie, B. (2012): Breeding for root characters and grain yield in wheat. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 41(Special Issue), 326–330. <https://doi.org/10.17221/6212-CJGPB>

Wang, G.-Z., Miyashita, N. T., Tsunewaki, K. (1997): Plasmon analyses of *Triticum* (wheat) and *Aegilops*: PCR-single-strand conformational polymorphism (PCR-SSCP) analyses of organellar DNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(26), 14570–14577. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.26.14570>

Wang, R.-R. C., Bothmer, R., Dvořák, J., Fedak, G., Linde-Laursen, I., Muramatsu, M. (1994): Genome symbols in the Triticeae (Poaceae). *Proceedings of the 2nd International Triticeae Symposium, 1994*, 29–34.

Wang, S., Wong, D., Forrest, K., Allen, A., Chao, S., Huang, B. E., Maccaferri, M., Salvi, S., Milner, S. G., Cattivelli, L., Mastrangelo, A. M., Whan, A., Stephen, S., Barker, G., Wieseke, R., Plieske, J., Lillemo, M., ... Akhunov, E. (2014): Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90 000 single nucleotide polymorphism array. *Plant Biotechnology Journal*, 12(6), 787–796. <https://doi.org/10.1111/pbi.12183>

Wen, W., He, Z., Gao, F., Liu, J., Jin, H., Zhai, S., Qu, Y., Xia, X. (2017): A High-Density Consensus Map of Common Wheat Integrating Four Mapping Populations Scanned by the 90K SNP Array. *Frontiers in Plant Science*, 8(August), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01389>

Wenzl, P., Carling, J., Kudrna, D., Jaccoud, D., Huttner, E., Kleinhofs, A., Kilian, A. (2004): Diversity Arrays Technology (DArT) for whole-genome profiling of barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(26), 9915–9920. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401076101>

White, J., Law, J. R., MacKay, I., Chalmers, K. J., Smith, J. S. C., Kilian, A., Powell, W. (2008): The genetic diversity of UK, US and Australian cultivars of *Triticum aestivum* measured by DArT markers and considered by genome. *Theoretical and Applied Genetics*, 116(3), 439–453. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0681-3>

Wilcox, R. R. (2010): *Fundamentals of Modern Statistical Methods* (2nd ed.). Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-5525-8>

Winfield, M. O., Allen, A. M., Burridge, A. J., Barker, G. L. A., Benbow, H. R., Wilkinson, P. A., Coghill, J., Waterfall, C., Davassi, A., Scopes, G., Pirani, A., Webster, T., Brew, F., Bloor, C., King, J., West, C., Griffiths, S., ... Edwards, K. J. (2016): High-density SNP genotyping array for hexaploid wheat and its secondary and tertiary gene pool. *Plant Biotechnology Journal*, 14(5), 1195–1206. <https://doi.org/10.1111/pbi.12485>

Wingen, L. U., West, C., Leverington-Waite, M., Collier, S., Orford, S., Goram, R., Yang, C., King, J., Allen, A. M., Burridge, A., Edwards, K. J., Griffiths, S. (2017): Wheat Landrace Genome Diversity. *Genetics*, 205(4), 1657–1676. <https://doi.org/10.1534/genetics.116.194688>

Worland, A. J., Korzun, V., Röder, M. S., Ganal, M. W., Law, C. N. (1998): Genetic analysis of the dwarfing gene Rht8 in wheat. Part II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the Rht8 locus of wheat as revealed by microsatellite screening. *Theoretical and Applied Genetics*, 96(8), 1110–1120. <https://doi.org/10.1007/s001220050846>

Xiao, Y., Liu, H., Wu, L., Warburton, M., Yan, J. (2017): Genome-wide Association Studies in Maize: Praise and Stargaze. *Molecular Plant*, 10(3), 359–374. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.12.008>

Xu, G., Fan, X., Miller, A. J. (2012): Plant Nitrogen Assimilation and Use Efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 63(1), 153–182. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105532>

Xu, Y., Wang, R., Tong, Y., Zhao, H., Xie, Q., Liu, D., Zhang, A., Li, B., Xu, H., An, D. (2014): Mapping QTLs for yield and nitrogen-related traits in wheat: influence of nitrogen and phosphorus fertilization on QTL expression. *Theoretical and Applied Genetics*, 127(1), 59–72. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2201-y>

Yadav, D., Shavrukoy, Y., Bazanova, N., Chirkova, L., Borisjuk, N., Kovalchuk, N., Ismagul, A., Parent, B., Langridge, P., Hrmova, M., Lopato, S. (2015): Constitutive overexpression of the TaNF-YB4 gene in transgenic wheat significantly improves grain yield. *Journal of Experimental Botany*, 66(21), 6635–6650. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv370>

Yamaya, T., Obara, M., Nakajima, H., Sasaki, S. (2002): Genetic manipulation and quantitative-trait loci mapping for nitrogen recycling in rice. *53(370)*, 917–925. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.370.917>

Yang, D., Jing, R., Chang, X., Li, W. (2007): Identification of Quantitative Trait loci and Environmental Interactions for Accumulation and Remobilization of Water-Soluble Carbohydrates in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Stems. *Genomics Society of America*, 176, 571–584. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.068361>

Yang, J., Wang, M., Li, W., He, X., Teng, W., Ma, W., Zhao, X., Hu, M., Li, H., Zhang, Y., Tong, Y. (2019): Reducing expression of a nitrate-responsive bZIP transcription factor increases grain yield and N use in wheat. *Plant Biotechnology Journal*, pbi.13103. <https://doi.org/10.1111/pbi.13103>

Yoneyama, T., Suzuki, A. (2019): Exploration of nitrate-to-glutamate assimilation in non-photosynthetic roots of higher plants by studies of ¹⁵N-tracing, enzymes involved, reductant supply, and nitrate signaling: A review and synthesis. *Plant Physiology and Biochemistry*, 136, 245–254. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.12.011>

Yu, J., Buckler, E. S. (2006): Genetic association mapping and genome organization of maize. *Current Opinion in Biotechnology*, 17(2), 155–160. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2006.02.003>

Yu, J., Pressoir, G., Briggs, W. H., Vroh Bi, I., Yamasaki, M., Doebley, J. F., McMullen, M. D., Gaut, B. S., Nielsen, D. M., Holland, J. B., Kresovich, S., Buckler, E. S. (2006): A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nature Genetics*, 38(2), 203–208. <https://doi.org/10.1038/ng1702>

Zadoks, C. J., Chang, T. T., Konzak, C. F. (1974): A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14(6), 415–421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>

Zhai, H., Feng, Z., Li, J., Liu, X., Xiao, S., Ni, Z., Sun, Q. (2016): QTL Analysis of Spike Morphological Traits and Plant Height in Winter Wheat (*Triticum aestivum* L.) Using a High-Density SNP and SSR-Based Linkage Map. *Frontiers in Plant Science*, 1–13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01617>

Zhang, Zhiwu, Ersoz, E., Lai, C.-Q., Todhunter, R. J., Tiwari, H. K., Gore, M. A., Bradbury, P. J., Yu, J., Arnett, D. K., Ordovas, J. M., Buckler, E. S. (2010): Mixed linear model approach adapted for genome-wide association studies. *Nature Genetics*, 42(4), 355–360. <https://doi.org/10.1038/ng.546>

Zhang, Zhiyong, Xiong, S., Wei, Y., Meng, X., Wang, X., Ma, X. (2017): The role of glutamine synthetase isozymes in enhancing nitrogen use efficiency of N-efficient winter wheat. *Scientific Reports*, 7(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01071-1>

Zhao, B., Dong, S., Zhang, J., Liu, P. (2013): Effects of Controlled-Release Fertiliser on Nitrogen Use Efficiency in Summer Maize. *PLoS ONE*, 8(8), e70569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070569>

Zheng, B. S., Le Gouis, J., Leflon, M., Rong, W. Y., Laperche, A., Brancourt-Hulmel, M. (2010): Using probe genotypes to dissect QTL × environment interactions for grain yield components in winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 121(8), 1501–1517. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1406-6>

Zhu, C., Gore, M., Buckler, E. S., Yu, J. (2008): Status and Prospects of Association Mapping in Plants. *The Plant Genome*, 1(1), 5–20. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2008.02.0089>

Zörb, C., Ludewig, U., Hawkesford, M. J. (2018): Perspective on Wheat Yield and Quality with Reduced Nitrogen Supply. *Trends in Plant Science*, 23(11), 1029–1037. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.08.012>

M2. A búza nitrogén hasznosítási hatékonyságát elemző kvantitatív genetikai vizsgálatok listája.

Referencia	Vizsgált populáció	Vizsgált genotípusok száma	Vizsgálathoz használt markerrendszerek, markerek száma, vizsgált gének	Térképtávolság (cM)
An et al. 2006	DH	120	összesen 395 (AFLP, SSR és EST)	3904
Li et al. 2010	Panel +DH +RIL	260 +120 +142	3 <i>TaGS2</i>	
Guo et al. 2012	RIL	131	összesen 719 (DArT, SSR és EST)	4008
Sun et al. 2013	RIL	131	összesen 719 (DArT, SSR és EST)	4008
Xu et al. 2013	RIL	182	összesen 555 (SRR, EST és <i>Glu</i> lókuszt)	
Laperche et al. 2007	DH	222	összesen 190 (SSR, <i>GLU-1A/1D</i> , <i>Rht-1B1</i> , <i>SPA</i> , <i>Fd-gogat-D1</i> és <i>VRN-1A1, 1B1</i>)	2164
Laperche et al. 2006a	DH	120	összesen 190 (SSR, <i>GLU-1A/1D</i> , <i>Rht-1B1</i> , <i>SPA</i> , <i>Fd-gogat-D1</i> és <i>VRN-1A1, 1B1</i>)	2164
Laperche et al. 2008	DH	222	182 SSR	2164
Zheng et al. 2010	DH	222		2164
Fontaine et al. 2009	DH	137-221	197 SSR	3285
Habash et al. 2007	DH	91	összesen 449 (SSR és <i>GS loci</i>)	3522
Bogard et al. 2011	DH	140	összesen 475 (DArT, SSR és SNP)	2344
Bogard et al. 2013	3 DH	80 +80 +140	összesen 741 (DArT, SSR és SNP)	2510
Bordes et al. 2013	Diverz populáció	196	összesen 899 (DArT, SSR és SNP)	
Cormier et al. 2014	Diverz populáció	214	23603 SNP	3167

DH: dihaploidokból álló populáció; RIL: rekombináns beltenyésztett vonalokból álló populáció

M3. A martonvásári kísérletek művelt rétegének főbb agrokémiai paraméterei, azok értékelése

Vetés éve/kezelés	2012*		2013 N0		2013 N120		2014 N0		2014 N120	
pH _{KCl}	6,64	gyengén savanyú	7,22	gyengén lúgos	7,19	semleges	6.89	semleges	7.02	semleges
K _A	39	vályog	45	agyagos vályog	46	agyagos vályog	45	agyagos vályog	47	agyagos vályog
Sótartalom (m m ⁻¹ %)	0,04	kis sótartalmú	0,02	kis sótartalmú	< 0,02	kis sótartalmú	0.04	kis sótartalmú	0.03	kis sótartalmú
CaCO ₃ (m m ⁻¹ %)	0	mészhiányos	6	közepesen meszes	4,6	közepesen meszes	2.3	gyengén meszes	6	közepesen meszes
Humusz tartalom (m m ⁻¹ %)	2,24	közepes	3,02	jó	3,51	jó	2.75	közepes	2.75	közepes
P ₂ O ₅ (mg kg ⁻¹)	54,3	gyenge	411	igen jó	657	igen jó	156	jó	164	jó
K ₂ O (mg kg ⁻¹)	198	közepes	311	jó	418	igen jó	201	közepes	193	közepes
Na (mg kg ⁻¹)	53,5	enyhén magas	85,5	magas	96,6	magas	37.6	enyhén magas	41.8	enyhén magas
Mg (mg kg ⁻¹)	265	jó	247	jó	242	jó	277	jó	241	jó
Cu (mg kg ⁻¹)	4,98	kielégítő	1,09	nem kielégítő	1,48	nem kielégítő	2.99	kielégítő	2.17	kielégítő
Zn (mg kg ⁻¹)	1,45	nem kielégítő	0,947	nem kielégítő	1,28	nem kielégítő	2.76	kielégítő	1.1	nem kielégítő
Mn (mg kg ⁻¹)	4,16	nem kielégítő	37,8	kielégítő	54,2	kielégítő	205	kielégítő	80.1	kielégítő

*A 2012-es év őszén a területről egy átlagminta laboratóriumi vizsgálatára került sor. A 2013-as és a 2014-es évek őszén mindkét nitrogén kezelés átlagmintáinak laboratóriumi analízise megtörtént.

M4. A kísérletben vizsgált növényanyag listája, főbb adatai

Genotípus	Származási ország	Életforma	Kibocsájtás éve	Alpopuláció*
Apache	Franciaország	őszi	1998	Sp1
Bakfis	Csehország	őszi	2007	Sp1
Balaton	Ausztria	őszi	2006	Sp1
Baletka	Csehország	őszi	2007	Sp1
Bánkúti 1201	Magyarország, ATK	őszi	1931	Sp1
Bardotka	Csehország	őszi	2004	Sp1
Betta	Franciaország	őszi	1994	Sp1
Cordiale	Németország	őszi	2005	Sp1
Dunai	Ausztria	őszi	2003	Sp1
Euclide	Franciaország	őszi	2007	Sp1
Florina	Németország	őszi	NA	Sp1
Fulvio	Ausztria	őszi	2009	Sp1
GK Ati	Magyarország, GK ^a	őszi	2001	Sp1
GK Békés	Magyarország, GK	őszi	2005	Sp1
GK Berény	Magyarország, GK	őszi	2010	Sp1
GK Csillag	Magyarország, GK	őszi	2005	Sp1
GK Csongrád	Magyarország, GK	őszi	2001	Sp1
GK Fény	Magyarország, GK	őszi	2005	Sp1
GK Futár	Magyarország, GK	őszi	2011	Sp1
GK Garaboly	Magyarország, GK	őszi	1998	Sp1
GK Göncöl	Magyarország, GK	őszi	2009	Sp1
GK Hajnal	Magyarország, GK	őszi	2010	Sp1
GK Hattyú	Magyarország, GK	őszi	2002	Sp1
GK Hunyad	Magyarország, GK	őszi	2005	Sp1
GK Kalász	Magyarország, GK	őszi	1996	Sp1
GK Kapos	Magyarország, GK	őszi	2003	Sp1
GK Öthalom	Magyarország, GK	őszi	1985	Sp1
GK Petur	Magyarország, GK	őszi	1999	Sp1
GK Piacos	Magyarország, GK	őszi	2003	Sp1
GK Rozi	Magyarország, GK	őszi	2010	Sp1
GK Szala	Magyarország, GK	őszi	2005	Sp1
GK Tisza	Magyarország, GK	őszi	2003	Sp1
GK Verecke	Magyarország, GK	őszi	1999	Sp1
GK Vitorlás	Magyarország, GK	őszi	2010	Sp1
Josef	Ausztria	őszi	1994	Sp1
Kalahari	Franciaország	őszi	2010	Sp1
Mascot	Franciaország	őszi	1977	Sp1
Mv Apród	Magyarország, ATK ^b	őszi	2010	Sp2

M4. folytatása

Genotípus	Származási ország	Életforma	Kibocsájtás éve	Alpopuláció
Mv Béres	Magyarország, ATK	őszi	2003	Sp2
Mv Bodri	Magyarország, ATK	őszi	2008	Sp1
Mv Csárdás	Magyarország, ATK	őszi	1999	Sp2
Mv Emese	Magyarország, ATK	őszi	2000	Sp1
Mv Hombár	Magyarország, ATK	őszi	2004	Sp1
Mv Karéj	Magyarország, ATK	őszi	2011	Sp1
Mv Karizma	Magyarország, ATK	járó	2009	Sp1
Mv Kikelet	Magyarország, ATK	járó	2010	Sp1
Mv Kolo	Magyarország, ATK	őszi	2006	Sp2
Mv Kolompos	Magyarország, ATK	őszi	2009	Sp1
Mv Ködmön	Magyarország, ATK	őszi	2002	Sp2
Mv Lepény	Magyarország, ATK	őszi	2011	Sp1
Mv Lucilla	Magyarország, ATK	őszi	2007	Sp1
Mv Magdaléna	Magyarország, ATK	őszi	1996	Sp2
Mv Magvas	Magyarország, ATK	őszi	1998	Sp1
Mv Marsall	Magyarország, ATK	őszi	2001	Sp1
Mv Mazurka	Magyarország, ATK	őszi	2003	Sp2
Mv Menüett	Magyarország, ATK	őszi	2009	Sp2
Mv Nádor	Magyarország, ATK	őszi	2012	Sp1
Mv Palotás	Magyarország, ATK	őszi	2000	Sp1
Mv Pántlika	Magyarország, ATK	őszi	2012	Sp1
Mv Pengő	Magyarország, ATK	őszi	2012	Sp1
Mv Petrence	Magyarország, ATK	őszi	2009	Sp1
Mv Regiment	Magyarország, ATK	őszi	2004	Sp1
Mv Sobri	Magyarország, ATK	őszi	2011	Sp1
Mv Suba	Magyarország, ATK	őszi	2002	Sp2
Mv Süveges	Magyarország, ATK	őszi	2002	Sp2
Mv Tallér	Magyarország, ATK	őszi	2010	Sp1
Mv Toborzó	Magyarország, ATK	őszi	2003	Sp2
Mv Toldi	Magyarország, ATK	őszi	2008	Sp2
Mv Vekni	Magyarország, ATK	őszi	2006	Sp1
Mv Verbunkos	Magyarország, ATK	őszi	2001	Sp2
Mv Walzer	Magyarország, ATK	őszi	2003	Sp2
Mv Zelma	Magyarország, ATK	őszi	2008	Sp1
Soissons	Franciaország	őszi	1988	Sp1
Yumai-34	Kína	őszi	1998	Sp1

*A vizsgálatba vont búza genotípusokat a populáció struktúra analízis alapján soroltuk be alpopulációkba

^a GK: Gabonakutató Nonprofit Közhasznú Kft.

^b ATK: az Elitmag Kft, illetve az ATK MGI fajtagyűjteménye

M5. A fenotípusos paraméterek definíciója, azok számítása

GN (grain number) = kalásonkénti szemszám (db kalász⁻¹)

GNACE (szemtermés N felhalmozási hatékonyság) = $\frac{\text{szemterméssel betakarított N mennyisége (kg)}}{\text{növény számára elérhető N mennyisége (kg)}}$

GPC (grain protein content) = szemtermés N tartalma (%) * 5,7

GY (grain yield) = szemtermés mennyisége (kg ha⁻¹)

HD (heading date) = a növények vetésének időpontjától kikalászolásukig eltelt idő (nap)

HI (harvest-index) = $\frac{\text{szemtermés mennyisége (kg)}}{\text{biomassza mennyisége (kg)}}$

NHI (nitrogén harvest-index) = $\frac{\text{szemterméssel betakarított N mennyisége (kg)}}{\text{föld feletti növényi részekben lévő összes N mennyisége (kg)}}$

NUE (nitrogén hasznosítási hatékonyság) = $\frac{\text{szemtermés mennyisége (kg)}}{\text{növény számára elérhető N mennyisége (kg)}}$

NU_pE (N felvételének hatékonysága) = $\frac{\text{föld feletti növényi részekben lévő összes N mennyisége (kg)}}{\text{növény számára elérhető N mennyisége (kg)}}$

NU_p_{full} (föld feletti növényi részekben megtalálható N mennyisége) = (szalma mennyisége [kg] * szalma N tartalma [%]) + (szemtermés mennyisége [kg] * szemtermés N tartalma [%])

NU_p_{grain} (szemterméssel betakarított N mennyisége) = (szemtermés mennyisége [kg] * szemtermés N tartalma [%])

NU_tE (N hasznosulásának hatékonysága) = $\frac{\text{szemtermés mennyisége (kg)}}{\text{föld feletti növényi részekben lévő összes N mennyisége (kg)}}$

SN (spike number) = egy folyóméteren megtalálható kalászok száma (kalász fm⁻¹)

SY (straw yield) = biomassza mennyisége – szemtermés mennyisége (kg ha⁻¹)

TGW (thousand grain weight) = szemtermés ezerszemtömege (g)

M6. A fenotipizált jellegek átlagértékei a populációban, illetve a populáció struktúra analízis által meghatározott két alpopulációban (Sp1 és Sp2) a két N kezelés esetén (N0: 0 kg ha⁻¹ N és N120: 120 kg ha⁻¹). Az adott jellegnél a két kezelés (A) és a két alpopuláció közötti (B) szignifikáns különbségeket jeleztük (* p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001; NS: nem szignifikáns).

A

Jelleg	Csoport	2012-2013		2013-2014		2014-2015	
		N0	N120	N0	N120	N0	N120
Termésmennyiség (kg ha ⁻¹)	Populáció	2338***	3951	4887***	6656	3802***	5139
	Sp1	2387***	4032	4842***	6597	3953***	5300
	Sp2	2012***	3420	5157***	7020	2882***	4157
Szalma tömege (kg ha ⁻¹)	Populáció	3451***	4536	7380***	9013	6962***	8034
	Sp1	3491***	4582	7330***	8889	7083***	8087
	Sp2	3182***	4235	7681***	9764	6227**	7708
Ezerszemtömeg (g)	Populáció	38,1*	39,8	44,0***	42,6	35,1	35,8
	Sp1	37,7**	39,6	43,7***	42,4	34,9	35,7
	Sp2	41,4	41,2	45,5*	43,5	36,3	36,6
NUp _{grain} (szemterméssel betakarított N; kg N)	Populáció	35,6***	74,0	102,5***	145,7	83,0***	119,1
	Sp1	35,8***	75,3	100,2***	142,9	85,7***	122,1
	Sp2	34,6***	65,2	116,2***	162,7	66,0***	101,2
NUp _{full} (föld feletti növényi részekkel betakarított N; kg N)	Populáció	49,6***	91,6	129,8***	181,6	119,6***	164,5
	Sp1	50,0***	93,3	127,3***	178,3	123,1***	167,2
	Sp2	47,4***	80,5	144,4***	201,5	97,3***	147,6

M6. melléklet folytatása

Jelleg	Csoport	2012-2013		2013-2014		2014-2015	
		N0	N120	N0	N120	N0	N120
NUE	Populáció	111,3****	28,0	9,9**	10,8	48,7****	26,0
	Sp1	113,7****	28,6	9,8**	10,7	50,7****	26,8
	Sp2	95,8****	24,3	10,4	11,4	36,9****	21,0
NUpE	Populáció	2,35****	0,64	0,26****	0,30	1,53****	0,83
	Sp1	2,36****	0,66	0,25****	0,29	1,57****	0,85
	Sp2	2,26****	0,56	0,29	0,33	1,25****	0,75
NUtE	Populáció	49,8****	45,5	39,9**	37,0	31,7	31,1
	Sp1	50,7****	45,5	40,5**	37,3	32,2	31,7
	Sp2	44,5	45,4	36,3	35,4	28,9	27,9
Nitrogén Harvest index	Populáció	0,72****	0,81	0,80	0,80	0,70**	0,72
	Sp1	0,72****	0,81	0,79	0,80	0,70****	0,72
	Sp2	0,72****	0,82	0,80	0,81	0,68	0,68
Kalászolási idő (nap)	Populáció	209,2	208,7	195,8	196,2	225,3	225,4
	Sp1	209,1	208,6	195,4	195,7	225,0	225,0
	Sp2	209,9	209,7	199,7	199,1	227,2	227,5
Növénymagasság (cm)	Populáció	51,6*	54,8	92,8****	95,7	74,9****	78,3
	Sp1	51,5*	54,8	92,5**	95,4	75,2**	78,4
	Sp2	52,2	54,5	94,5**	97,5	73,3**	78,0

M6. melléklet folytatása

Jelleg	Csoport	2012-2013		2013-2014		2014-2015	
		N0	N120	N0	N120	N0	N120
Kalászsorszám (db m ⁻¹)	Populáció	51,4**	57,8	53,9***	66,8	71,0*	82,9
	Sp1	53,4**	58,7	54,5**	67,2	72,4*	83,6
	Sp2	44,8	51,5	50,3*	63,5	61,8	78,7
Kalásonkénti szemszám (db)	Populáció	14,4***	21,0	25,1***	28,7*	18,6**	21,0
	Sp1	14,6***	21,2	24,7***	28,3	19,0**	21,6
	Sp2	13,0***	19,2	27,0*	31,2	15,8	17,4
Harvest index	Populáció	40,2***	46,0	39,5	42,4	35,1***	38,7
	Sp1	40,5***	46,4	39,4	42,5	35,7***	39,4
	Sp2	37,8***	43,5	39,9	42,0	31,4*	34,5
Szemtermés fehérjetartalma (m m ⁻¹ %)	Populáció	8,7***	10,8	12,2***	12,8	12,8***	13,5
	Sp1	8,5***	10,8	12,0**	12,7	12,7***	13,4
	Sp2	9,6**	11,2	13,1	13,5	13,6	14,1
GNACE	Populáció	1,70***	0,52	0,21***	0,24	1,06***	0,60
	Sp1	1,71***	0,53	0,20***	0,23	1,1***	0,62
	Sp2	1,62***	0,47	0,24	0,27	0,85***	0,51

M6. melléklet folytatása

B

Jelleg	2012-2013		2013-2014		2014-2015	
	N0	N120	N0	N120	N0	N120
Termésmennyiség	**	**	NS	NS	***	***
Szalma tömege	NS	NS	NS	*	*	NS
Ezerszemtömeg	***	NS	NS	NS	NS	NS
NU _{pgrain}	NS	NS	*	**	***	**
NU _{pfull}	NS	NS	*	**	***	*
NUE	**	**	NS	NS	***	***
NU _{pE}	NS	*	*	**	***	*
NU _{tE}	**	NS	NS	NS	***	***
Nitrogén Harvest index	NS	NS	NS	NS	NS	***
Kalászolási idő	NS	NS	***	***	***	***
Növénymagasság	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Kalásszám	***	**	NS	NS	**	NS
Kalászonkénti szemszám	NS	NS	*	**	***	***
Harvest-index	**	**	NS	NS	***	***
Szemtermés fehérje tartalma	***	NS	**	**	***	**
GNACE	NS	NS	*	**	***	**

M7. A felvételezett tulajdonságok többtényezős varianciaanalízise. A Genotípus (G), a N kezelés (N), az évjárathatás (E) szignifikanciája és magyarázóereje (r^2) a felvételezett jellegekre.

Jelleg	forrás	sum of squares	df	mean square	F	p	r^2
Termésmennyiség	Model	19871151638	96	206991163	284,07	0,00	0,98
	G	306147754	92	3327693	4,57	0,00	0,48
	N	149926515	1	149926515	205,76	0,00	0,31
	E	1587840652	2	793920326	1089,57	0,00	0,83
	Error	332265441	456	728652			
	Total	20203417079	552				
Szalmatömeg	Model	26025353540	96	271097433	222,02	0,00	0,98
	G	240318103	92	2612153	2,14	0,00	0,30
	N	232627447	1	232627447	190,51	0,00	0,29
	E	1938403033	2	969201516	793,73	0,00	0,78
	Error	556810701	456	1221076			
	Total	26582164240	552				
Ezerszemtömeg	Model	867288	96	9034	1164,53	0,00	1,00
	G	6126	92	67	8,58	0,00	0,63
	N	9	1	9	1,12	0,29	0,00
	E	5506	2	2753	354,87	0,00	0,61
	Error	3538	456	8			
	Total	870826	552				
NUpgrain	Model	5529276	96	57597	143,14	0,00	0,97
	G	77697	92	845	2,10	0,00	0,30
	N	214681	1	214681	533,52	0,00	0,54
	E	463551	2	231775	576,00	0,00	0,72
	Error	183488	456	402			
	Total	5712764	552				
NUpfull	Model	9353239	96	97430	157,45	0,00	0,97
	G	101676	92	1105	1,79	0,00	0,27
	N	297383	1	297383	480,58	0,00	0,51
	E	776107	2	388054	627,10	0,00	0,73
	Error	280318	453	619			
	Total	9633557	549				
NUE	Model	1334796	96	13904	30,32	0,00	0,86
	G	18953	92	206	0,45	1,00	0,08
	N	164540	1	164540	358,82	0,00	0,44
	E	317266	2	158633	345,94	0,00	0,60
	Error	209101	456	459			
	Total	1543897	552				
NUpE	Model	754	96	8	35,70	0,00	0,88
	G	10	92	0	0,51	1,00	0,09
	N	81	1	81	367,28	0,00	0,45
	E	143	2	71	324,63	0,00	0,59
	Error	100	456	0			
	Total	854	552				

M7. melléklet folytatása

Jelleg	forrás	sum of squares	df	mean square	F	p	r ²
NUtE	Model	893833	96	9311	296,39	0,00	0,98
	G	8500	92	92	2,94	0,00	0,37
	N	1039	1	1039	33,06	0,00	0,07
	E	24663	2	12332	392,55	0,00	0,63
	Error	14325	456	31			
	Total	908158	552				
Nitrogén Harvest index	Model	316	96	3	1209,57	0,00	1,00
	G	0	92	0	1,30	0,04	0,21
	N	0	1	0	87,16	0,00	0,16
	E	1	2	0	160,13	0,00	0,41
	Error	1	453	0			
	Total	318	549				
Kalászolási idő	Model	24425658	96	254434	140505,76	0,00	1,00
	G	5035	92	55	30,22	0,00	0,86
	N	0	1	0	0,05	0,82	0,00
	E	76812	2	38406	21208,76	0,00	0,99
	Error	826	456	2			
	Total	24426484	552				
Növénymagasság	Model	3285109	96	34220	1889,98	0,00	1,00
	G	26178	92	285	15,72	0,00	0,76
	N	1497	1	1497	82,68	0,00	0,15
	E	164377	2	82189	4539,33	0,00	0,95
	Error	8256	456	18			
	Total	3293366	552				
Méterenkénti kalászs szám	Model	2344991	96	24427	248,26	0,00	0,98
	G	34126	92	371	3,77	0,00	0,43
	N	15129	1	15129	153,76	0,00	0,25
	E	55050	2	27525	279,74	0,00	0,55
	Error	44867	456	98			
	Total	2389859	552				
Kalászonkénti szemszám	Model	271657	96	2830	250,40	0,00	0,98
	G	4822	92	52	4,64	0,00	0,48
	N	2518	1	2518	222,77	0,00	0,33
	E	8874	2	4437	392,60	0,00	0,63
	Error	5142	455	11			
	Total	276799	551				
Harvest index	Model	915222	96	9534	722,66	0,00	0,99
	G	5892	92	64	4,85	0,00	0,49
	N	2331	1	2331	176,69	0,00	0,28
	E	3758	2	1879	142,43	0,00	0,38
	Error	6016	456	13			
	Total	921238	552				

M7. melléklet folytatása

Jelleg	forrás	sum of squares	df	mean square	F	p	r ²
	Model	77922	96	812	696,86	0,00	0,99
	G	452	92	5	4,22	0,00	0,46
Szemtermés fehérjetartalma	N	186	1	186	159,36	0,00	0,26
	E	1149	2	574	493,05	0,00	0,68
	Error	531	456	1			
	Total	78453	552				
	Model	399	96	4	37,92	0,00	0,89
	G	6	92	0	0,60	1,00	0,11
GNACE	N	38	1	38	343,41	0,00	0,43
	E	74	2	37	338,79	0,00	0,60
	Error	50	456	0			
	Total	449	552				

M8. A termésmennyiség varianciájának megoszlása az egyes terméskomponensekre vonatkozóan a 2012/2013-es évjáratban N0 és N120 kezelésénél.

2012/2013-as évjárat N0 kezelés					2012/2013-as évjárat N120 kezelés				
Függő változó:		Termés			Függő változó:		Termés		
	df	Mean Square	F	Sig.		df	Mean Square	F	Sig.
Intercept	1	3094417	178	0	Intercept	1	24101993	600	0
Kalásszám	1	7534027	435	0	Kalásszám	1	36573588	911	0
Ezerszemtömeg	1	1987635	114	0	Ezerszemtömeg	1	14810711	369	0
Kalászonkénti szemszám	1	14088212	814	0	Kalászonkénti szemszám	1	66894225	1667	0
Error	88	17305			Error	89	40119		

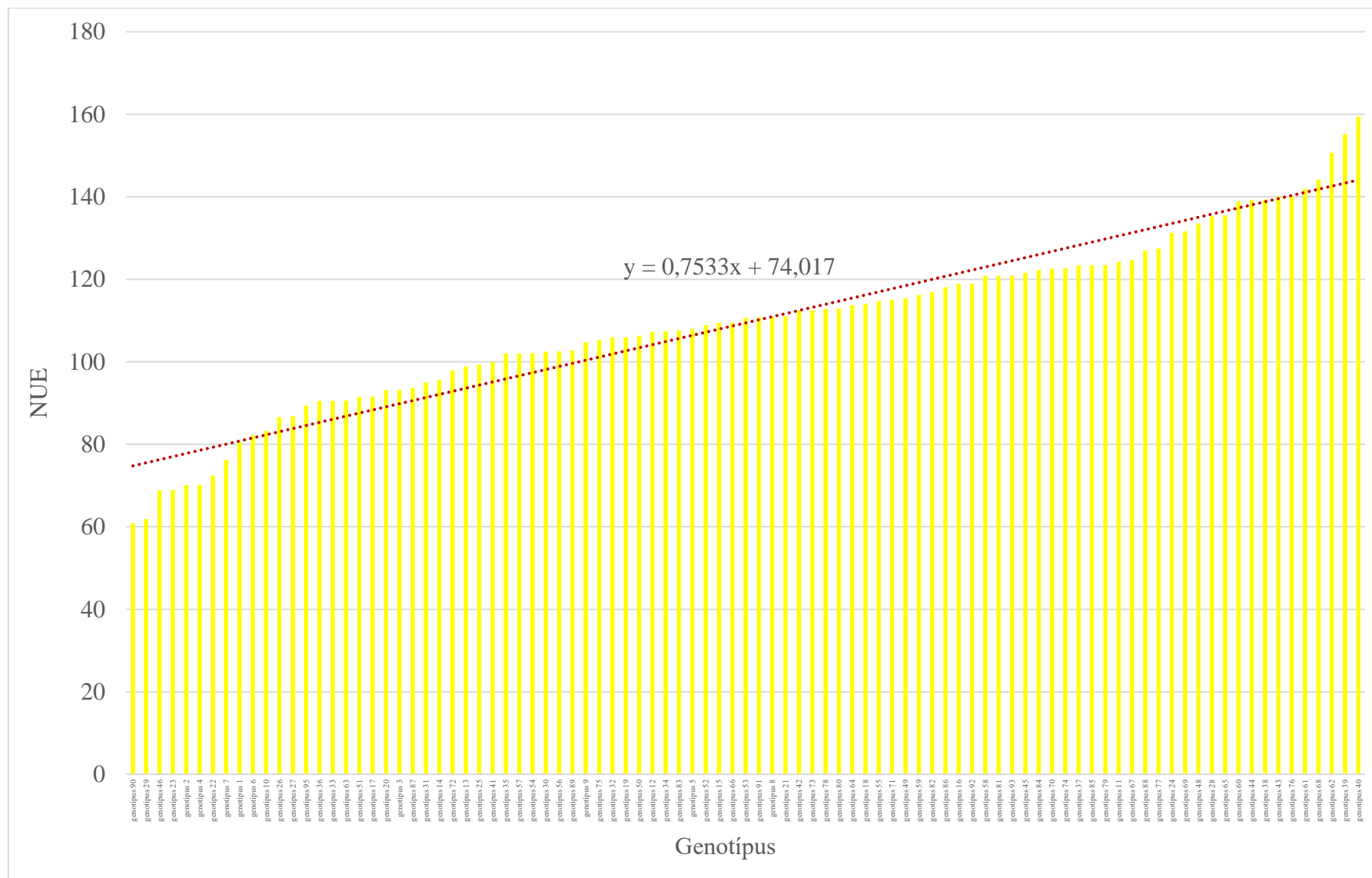
M8 folytatása. A termésmennyiség varianciájának megoszlása az egyes terméskomponensekre vonatkozóan a 2013/2014-es évjáratban N0 és N120 kezelésénél.

2013/2014-es évjárat N0 kezelés					2013/2014-es évjárat N120 kezelés				
Függő változó:		Termés			Függő változó:		Termés		
	df	Mean Square	F	Sig.		df	Mean Square	F	Sig.
Intercept	1	30551807	940	0	Intercept	1	36317574	391	0
Kalásszám	1	63872552	1965	0	Kalásszám	1	88300562	952	0
Ezerszemtömeg	1	18322868	563	0	Ezerszemtömeg	1	29607374	319	0
Kalászonkénti szemszám	1	59325156	1825	0	Kalászonkénti szemszám	1	75871128	818	0
Error	89	32497			Error	89	92750		

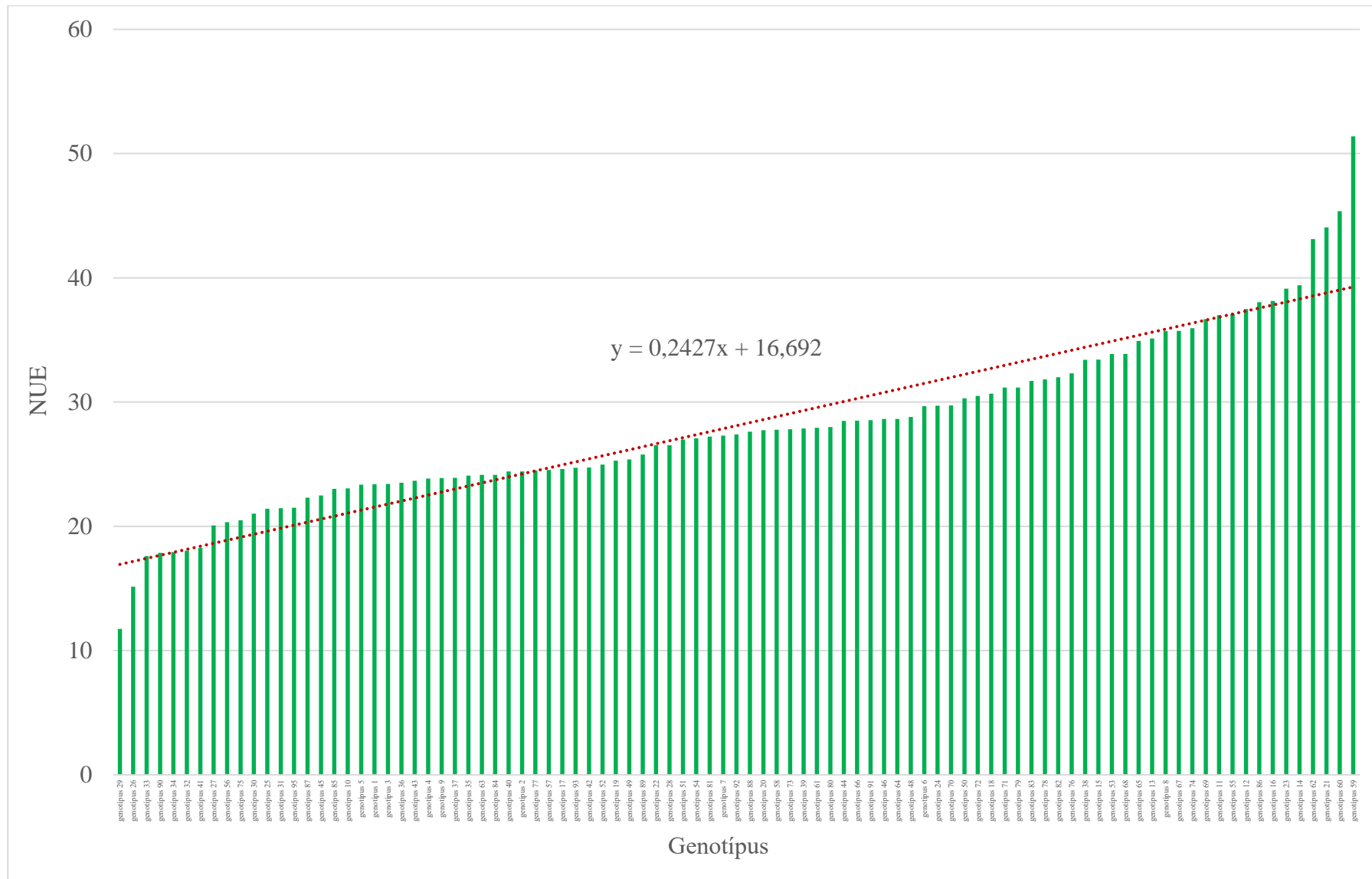
M8. folytatása A termésmennyiség varianciájának megoszlása az egyes terméskomponensekre vonatkozóan a 2014/2015-es évjáratban N0 és N120 kezelésénél.

2014/2015-ös évjárat N0 kezelés					2014/2015-ös évjárat N120 kezelés				
Függő változó:		Termés			Függő változó:		Termés		
	df	Mean Square	F	Sig.		df	Mean Square	F	Sig.
Intercept	1	17833842	541	0	Intercept	1	37044562	645	0
Kalásszám	1	36889748	1120	0	Kalásszám	1	60350129	1051	0
Ezerszemtömeg	1	10838237	329	0	Ezerszemtömeg	1	21319172	371	0
Kalászonkénti szemszám	1	48901384	1485	0	Kalászonkénti szemszám	1	95492981	1663	0
Error	86	32920			Error	86	57400		

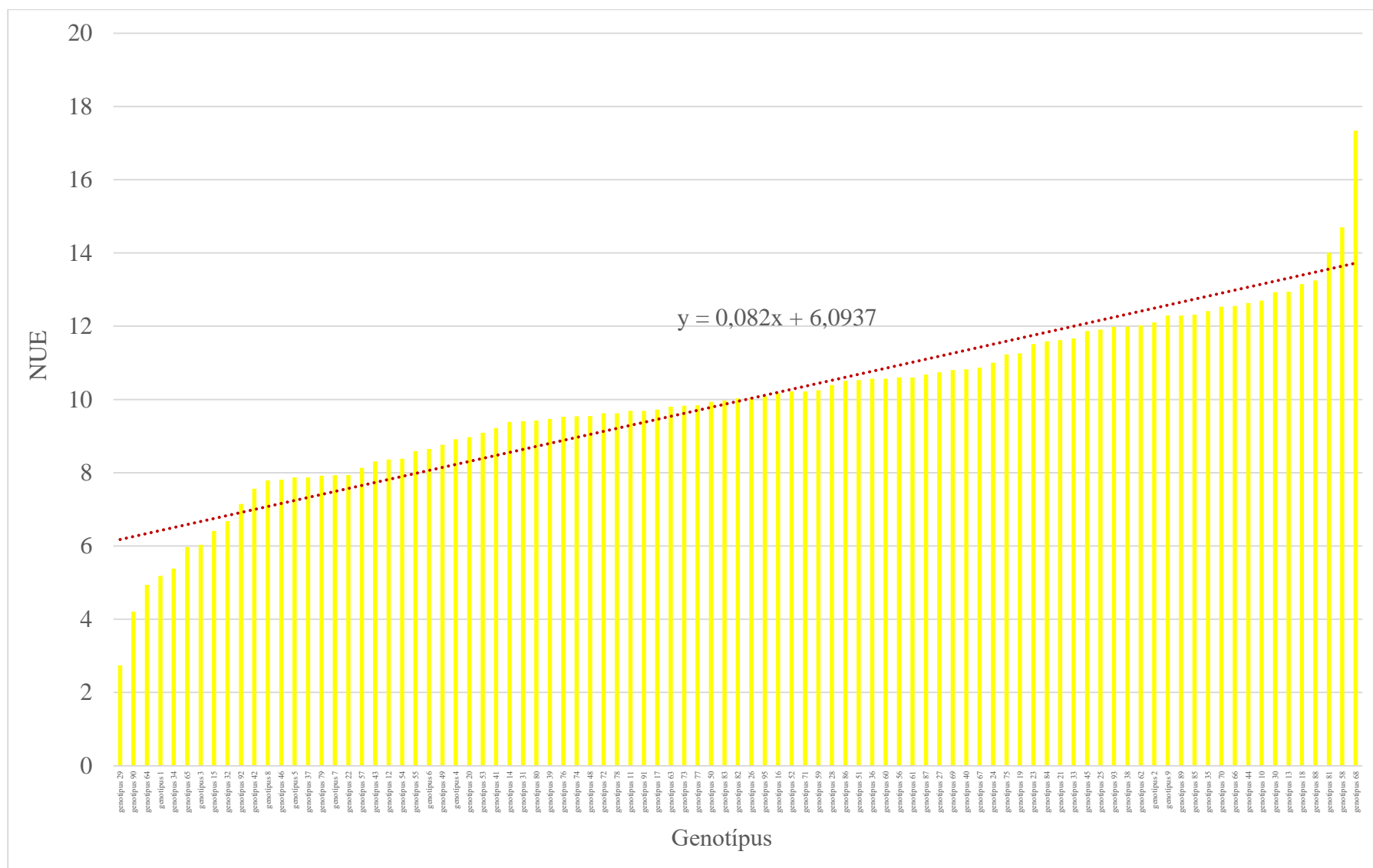
M9. A nitrogén hasznosítási hatékonyság fenotipikus eloszlása 2012-2013-as évjáratban N0 kezelés esetén



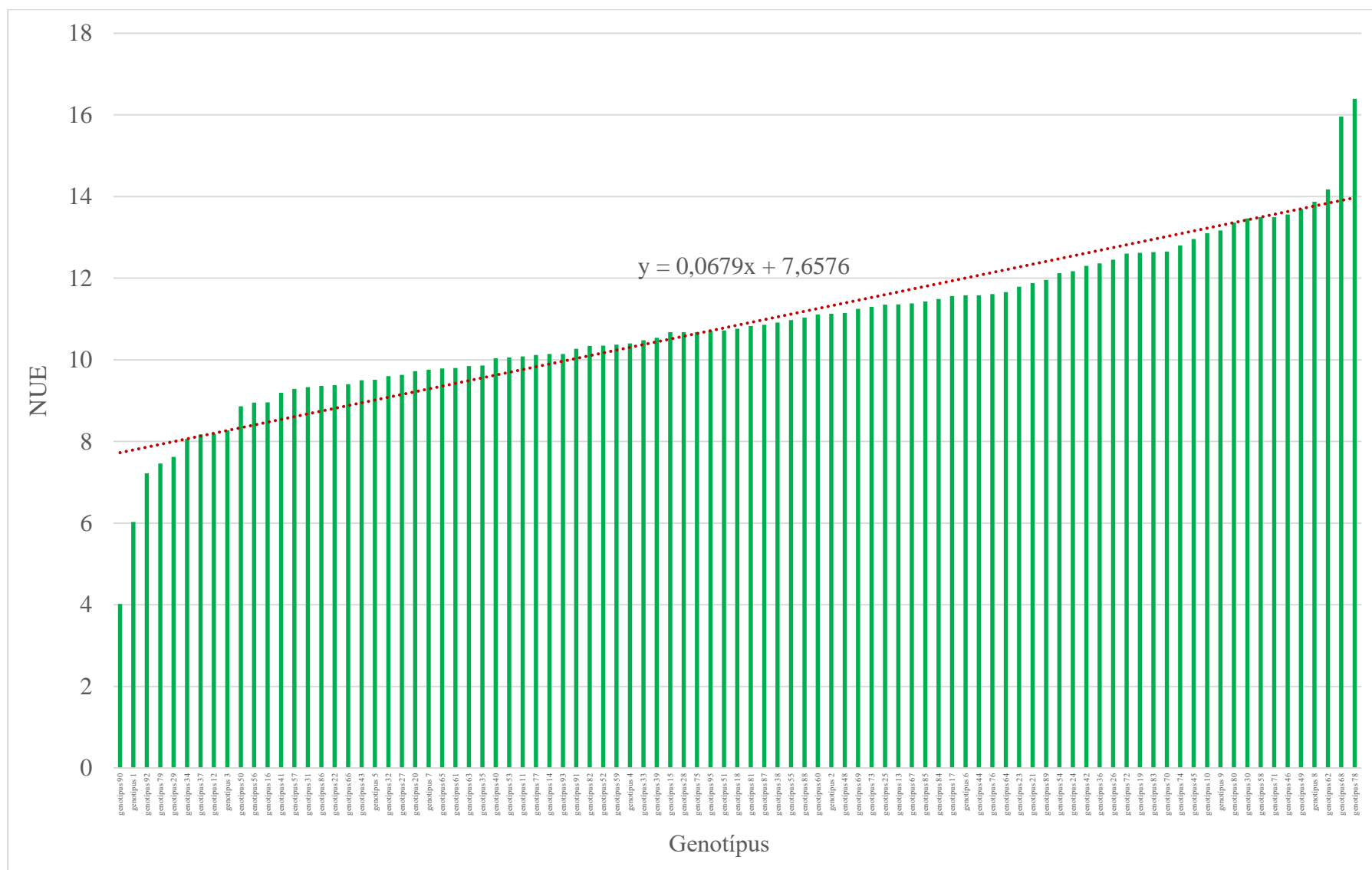
M9 folytatása: A nitrogén hasznosítási hatékonyság fenotipikus eloszlása 2012-2013-as évjáratban N120 kezelés esetén



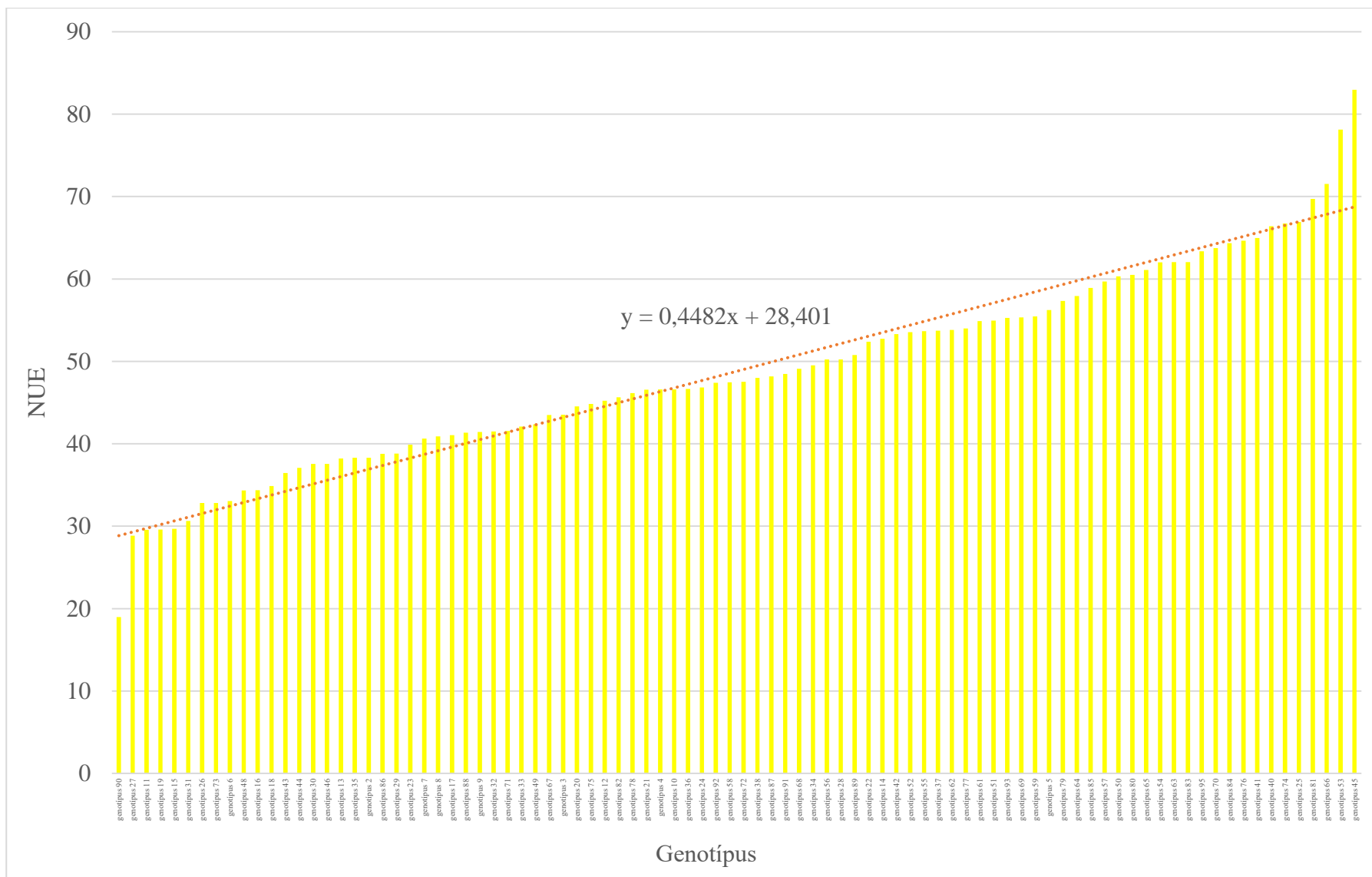
M9 folytatása: A nitrogén hasznosítási hatékonyság fenotipikus eloszlása 2013-2014-es évjáratban N0 kezelés esetén



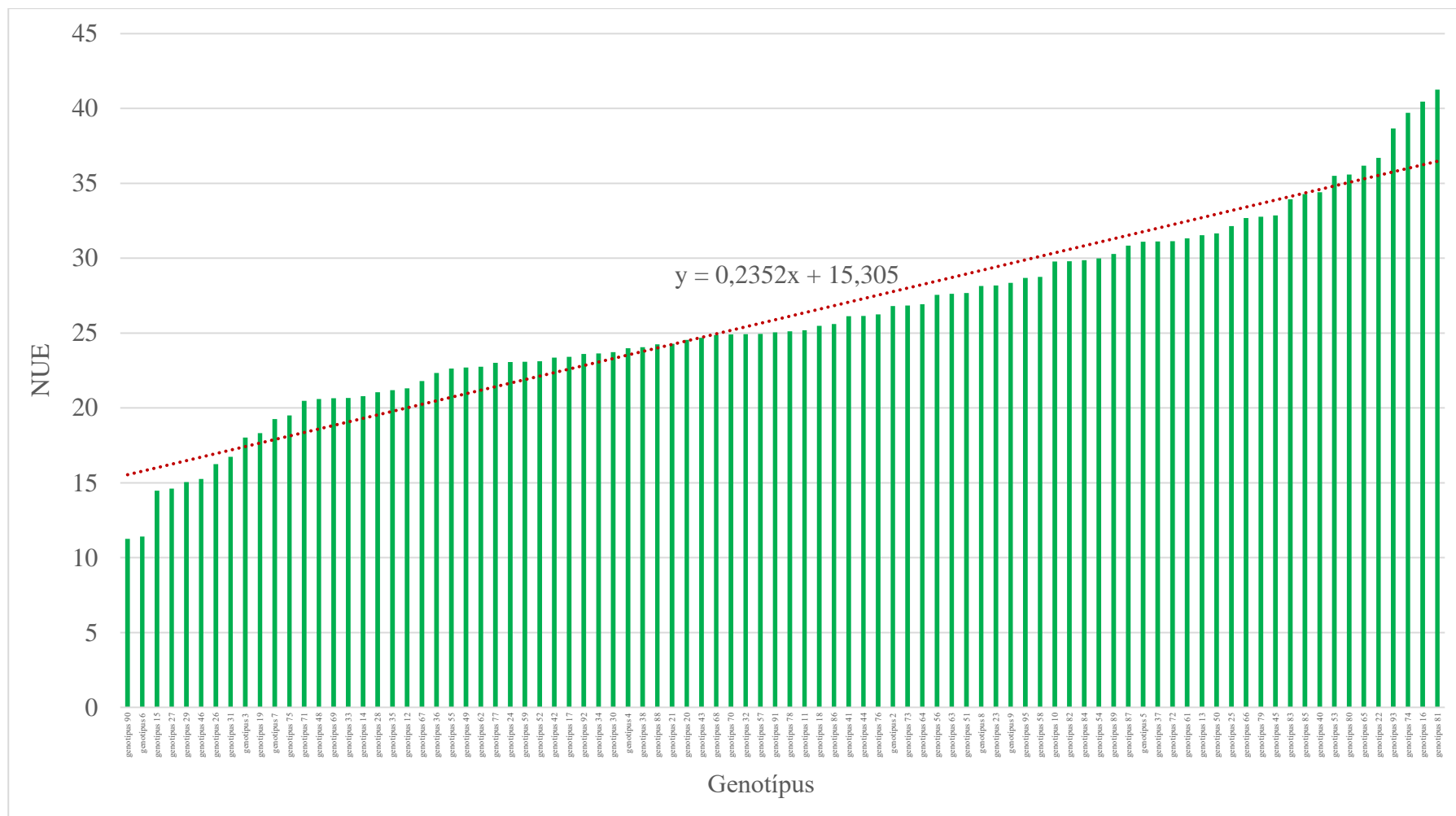
M9 folytatása: A nitrogén hasznosítási hatékonyság fenotipikus eloszlása 2013-2014-es évjáratban N120 kezelés esetén



M9 folytatása: A nitrogén hasznosítási hatékonyság fenotipikus eloszlása 2014-2015-as évjáratban N0 kezelés esetén



M9 folytatása: A nitrogén hasznosítási hatékonyság fenotipikus eloszlása 2014-2015-as évjáratban N120 kezelés esetén



M10. A harvest index és a nitrogen harvest index hatása a nitrogén hasznosulás hatékonyságának varianciájára

Évjárat	Kezelés	Változó	r	R ²	Korrigált R ²
2012/2013	N0	nitrogén harvest index	0,388	0,151	0,147
		harvest index	0,404	0,163	0,156
2013/2014	N0	nitrogén harvest index	0,687	0,472	0,470
		harvest index	0,691	0,477	0,471
2014/2015	N0	nitrogén harvest index	0,627	0,393	0,390
		harvest index	0,727	0,529	0,524
2012/2013	N120	nitrogén harvest index	0,017	0,001	0,004
		harvest index	0,051	0,003	0,006
2013/2014	N120	nitrogén harvest index	0,728	0,530	0,528
		harvest index	0,738	0,544	0,539
2014/2015	N120	nitrogén harvest index	0,701	0,492	0,489
		harvest index	0,718	0,515	0,510

M11. A 93 őszi búza genotípuson felvételezett jellegek örökölhetőségi értékszám (H²), három évjáraton keresztül mért és számított fenotípusos adatok alapján

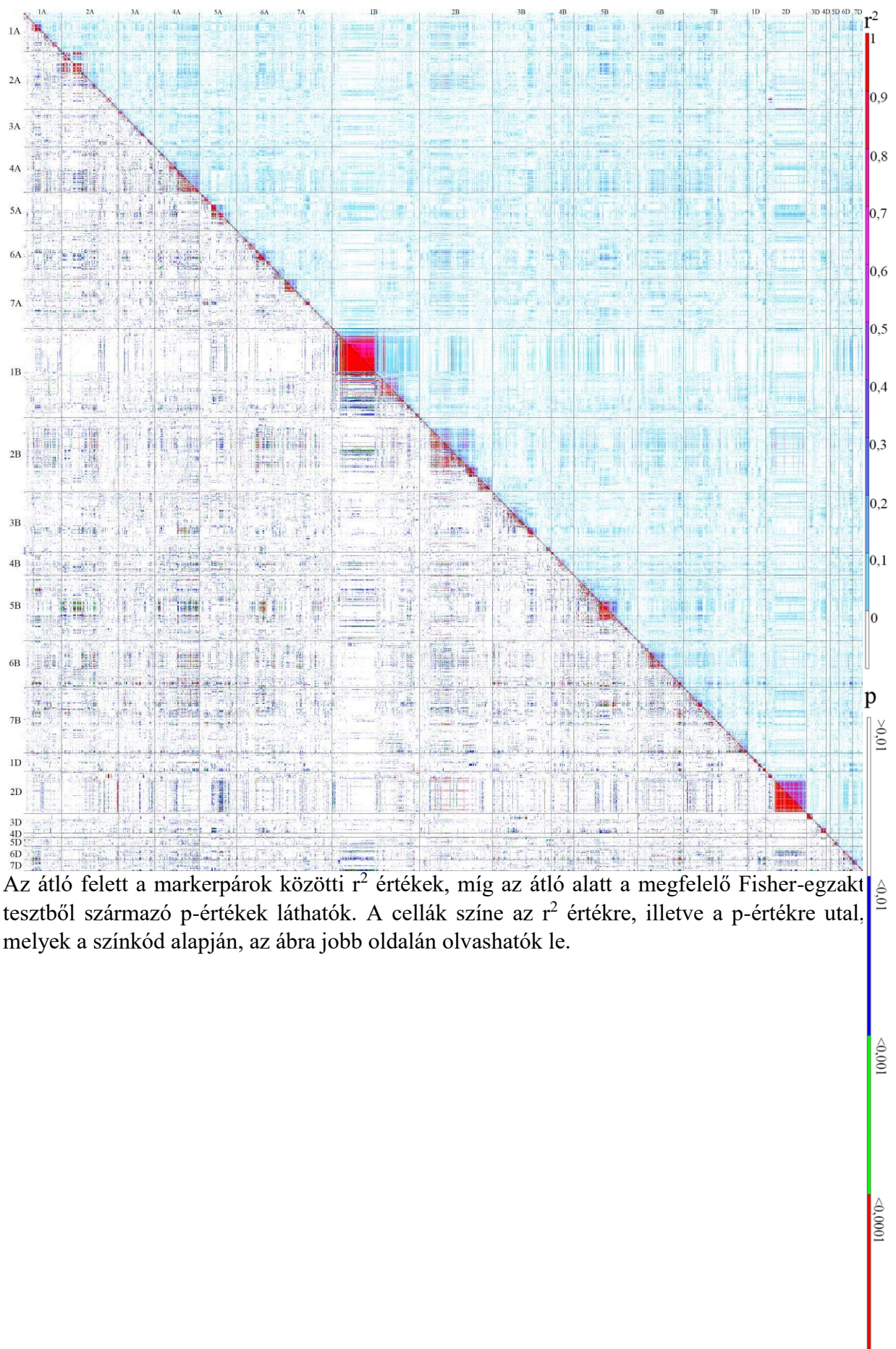
Vizsgált jelleg	H ²
Termésmennyiség	12,9%
NUpE	3,1%
NUtE	17,8%
Nitrogén Harvest index	11,9%
Nupgrain	8,4%
NUp összes	7,0%
GNACE	3,6%
Méterenkénti kalászsám	23,2%
Kalászonkénti szemszám	22,6%
Ezerszemtömeg	40,4%
Harvest index	32,6%
Szemtermés fehérjetartalma	19,8%
Kalászolási idő	6,9%
Növénymagasság	13,1%
Szalmatömeg	8,2%

M12. A kromoszómákon belüli markerpárok kapcsoltsági egyensúlytalanságának áttekintése

Kromoszóma	Markerpárok száma	Markerpárok közötti r^2 átlagos értéke	Kritikus r^2	Tökéletes kapcsoltságban lévő markerpárok száma
1A	11175	0,058	0,3628	31
2A	24531	0,070	0,3823	657
3A	10153	0,044	0,304	21
4A	15051	0,081	0,3865	50
5A	10878	0,070	0,3089	92
6A	17205	0,059	0,3188	61
7A	17391	0,048	0,2887	59
1B	58996	0,197	0,4371	3068
2B	40470	0,075	0,3905	219
3B	26796	0,051	0,3091	86
4B	3741	0,068	0,351	26
5B	31626	0,072	0,3709	248
6B	15931	0,072	0,3692	53
7B	31626	0,052	0,3405	85
1D	2415	0,092	0,3202	85
2D	13041	0,294	0,3645	619
3D	2701	0,113	0,2788	102
4D	105	0,083	0,2137	0
5D	561	0,108	0,2862	10
6D	1326	0,097	0,3208	21
7D	861	0,110	0,3486	18

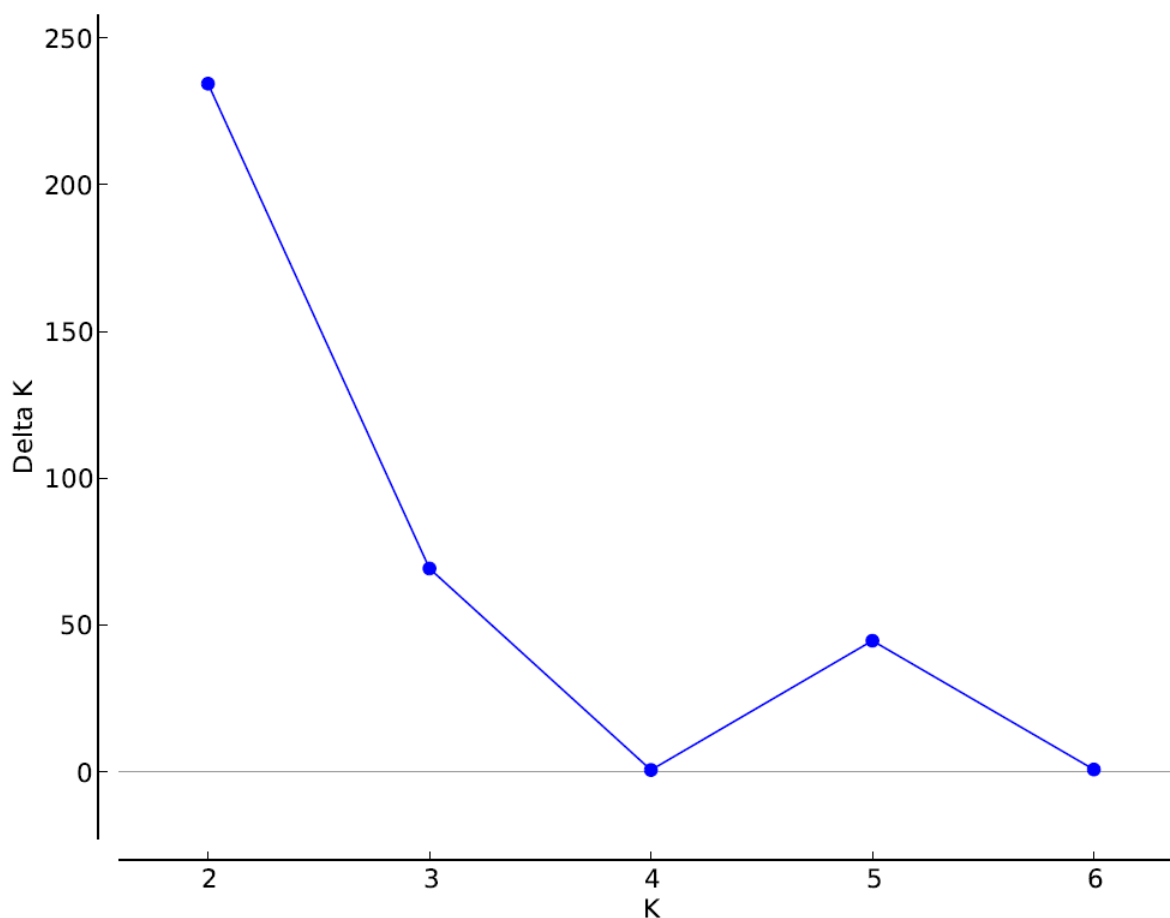
tökéletes kapcsoltság: $r^2=1$ és $D'=1$

M13. A teljes búzagenomot lefedő LD térkép.



Az átló felett a markerpárok közötti r^2 értékek, míg az átló alatt a megfelelő Fisher-egzakt tesztből származó p-értékek láthatók. A cellák színe az r^2 értékre, illetve a p-értékre utal, melyek a színek alapján, az ábra jobb oldalán olvashatók le.

M14. Az Evanno módszerrel számított delta K értékek ábrázolása különféle számú alpopulációkra (K) a populáció legvalószínűbb elkülönülésének meghatározására



Az Evanno módszer eredményei, legvalószínűbb csoportosítás sárgával kiemelve

K	Mean LnP(K)	Stdev LnP(K)	Ln'(K)	Ln''(K)	Delta K
1	-125059.100000	12.738524	—	—	—
2	-116374.033333	11.088883	8685.066667	2599.600000	234.432983
3	-110288.566667	32.246912	6085.466667	2234.333333	69.288288
4	-106437.433333	1161.640432	3851.133333	746.866667	0.642941
5	-103333.166667	32.222094	3104.266667	1439.966667	44.688799
6	-101668.866667	154.926768	1664.300000	125.866667	0.812427
7	-99878.700000	205.865684	1790.166667	—	—

M15. A kísérletben vizsgált genotípusok pedigréje és a populációstruktúra analízis alapján az alpopulációkba sorolásuk

Alpopuláció	Genotípus név	Pedigré
2	Mv Apród	Pálma/Kaláka//Pálma/Fatima/3/Mv Magdaléna
2	Mv Béres	Erythrospermum-352/Mv Magdaléna
2	Mv Csárdás	Mironovskaya-Yubileinaya-50/Fundulea-29//MV-MA
2	Mv Kolo	Mironovskaya-Ostistaya/ATA Y-85/Alföld
2	Mv Ködmön	Mironovskaya-29/2*Mv Magdaléna
2	Mv Magdaléna	Mironovskaya-Yubileinaya-50/Fundulea-29//MV-MA
2	Mv Mazurka	MVM-53-91/Mv Magdaléna
2	Mv Menüett	F-1959-W-1-2/Mv-22
2	Mv Suba	Erythrospermum-1778-87/2*Mv Magdaléna
2	Mv Süveges	Mironovskaya-29/2*Mv Magdaléna
2	Mv Toborzó	Erythrospermum-336/Mv Magdaléna
2	Mv Toldi	Mironovskaya-Ostistaya/ATA Y-85//Alföld
2	Mv Verbunkos	GT-2412-12/Mv-15//Fatima
2	Mv Walzer	Mv Magdaléna//MV-MA/BIPE/3/Mv Magdaléna
1	Apache	Axial/NRPB-84-4233
1	Bakfis	Pegassos/Vlasta
1	Balaton	NA
1	Baletka	Alka/Astella
1	Bánkúti 1201	MARQUIS/Bánkúti-5
1	Bardotka	Ina//Viginta/Hana
1	Betta	Klein-Lucero/Klein-157//Klein-157/Klein-Orgullo
1	Bezostaja-1	Lutescens 17//Skorospelka 2
1	Cordiale	Reaper/Cadenza//Malacca
1	Dunai	NA
1	Euclide	NA
1	Florina	NA

M15. folytatása

Alpopuláció	Genotípus név	Pedigré
1	Fulvio	NA
1	GK Ati	2*Mv4/3/Jkm/Rna2//Gm/D1/4/Mv4/5/MM
1	GK Békés	GK Garaboly/GK Kalász
1	GK Berény	GK Garaboly/GK Szálka
1	GK Csillag	GK Véka/GK Kalász
1	GK Csongrád	GK Kincső/2*GK Mini-Manó/GK Kincső/GK István
1	GK Fény	GK Bence/GK Répce//GK Kalász
1	GK Futár	GK Smaragd/GK Kalász
1	GK Garaboly	D-12/GK Mini-Manó
1	GK Göncöl	2*Gk Kincső/GK Mini-Manó//GK Kaláka
1	GK Hajnal	Sonja/Zlatna-Dolina; GK Kincső; MM/GK Kincső//Ibis
1	GK Hattyú	GK Góbé//GK Öthalom/GK Mini-Manó
1	GK Hunyad	GK Mura/GK Kende
1	GK Kalász	GK Góbé//LOVRIN-24/GK-Korány
1	GK Kapos	GKT5//Sz1500/Ttj/3/4470
1	GK Öthalom	GK Szeged/Yubileinaya-50//GK Szeged
1	GK Petur	Thesee/GK Öthalom
1	GK Piacos	Mv-15/BLFA-8
1	GK Rozi	Jászság/Martina//Martina/FUS 123 R t
1	GK Szala	GKT5/Sz1500//Ttj/3/4470
1	GK Tisza	LEUCOMELAN-2/GK-Minarete
1	GK Verecke	Bezostaya 1/GK Pusztaszer
1	GK Vitorlás	Forrás/GK Bagoly
1	Hatcher	Yumai/T-57//TAM-200/3/4*Yumai/4/KS-91-H-184/Vista
1	IS Agape	Axis/Yubileinaya-50//Axis
1	IS Bonnet	NA

M15. folytatása

Alpopuláció	Genotípus név	Pedigré
1	IS Karpatia	NA
1	Josef	Extrem/HP35719//Pokal/3/Perlo
1	Jubilejnaja 50	Mironovszkaja 808/Bezostaya 1
1	Kalahari	NA
1	Karolinum	Cerco-16/Rialto
1	Kinaci-97	Yamhill/Tobari-66//Mcdermid/3/Lira
1	Konya	Kanred/Tenmarq//P-211-6/3/2183/CO-652643/Lancer
1	Krasnodarskaya - 99	Lutescens-2665-G-10233/Erythropermum-4695-h-449//Lutescens-2621-h-24-82
1	Mascot	Champlein/Professeur-Marchal
1	Moskvich	Lutescens-2621-h-24-82/Olimpiya-2
1	Mv Bodri	GT-6687-12-K/Erythropermum-162
1	MV Emese	Mv-MA/Mv-12//F-2098-W-2-21
1	Mv Hombár	GA-90078-I/Mv Matador; Fleming/Mv Matador
1	Mv Karéj	F-29-K-4-22211/F-30-K-2/3/Mv-MA/Mv-12//F-2098-W-2
1	Mv Karizma	Bánkúti-1201/Ukrainka//Ukrainka
1	Mv Kikelet	Mv Marsall/Tamara
1	Mv Kokarda	Fleming/Mv Amanda
1	Mv Kolompos	Eureka/MV Vekni
1	Mv Lepény	MMS
1	Mv Lucilla	NA
1	Mv Magvas	F-26-70/MACVANKA-2//Mv-MA
1	Mv Marsall	Mv-15-91/GK Kaláka//Mv-15-91/Fatima
1	Mv Nádor	DI9812/Mv Vekni
1	Mv Palotás	Mv-MA/Mv-8//F-2098-W-2-21
1	Mv Pántlika	Mv10-2000/Mv Marsall
1	Mv Pengő	Mv Marsall/CF621
1	Mv Petrence	Mv Amanda/Mv Vilma

M15. folytatása

Alpopuláció	Genotípus név	Pedigré
1	Mv Regiment	GA-901273-46-I/F-6038-W-12-1
1	Mv Sobri	Mv-111-88/F-2076//KARL-92/3/Mv-MA/Mv-8//F-2098-W-2-21/4/Ukrainka
1	Mv Tallér	ANDY-2/F-15//Gore/3/Mambo
1	Mv Vekni	Renan/Mv-15
1	Mv Zelma	C-30-2-3-5/Mv Magvas
1	Nudakota	Jagger/Romanian
1	Ostrov	Izvor/F-95272-G-1-11
1	Otilia	F-96052-G-16-2/Faur
1	Pitar	02555-GP-2/00099-GP-2
1	Slavna	NA
1	Soissons	Iena(Jena)/HN-35
1	Starshina	Colt/Spartanka
1	Sultan95	Agri/Nacozari-76
1	Yumai-34	Aifeng-3//Mengxian-201/Neuzucht/3/Yumai-2

NA: nincs információ

M16. A *Ppd-B1* és *Ppd-D1* gének alléljainak eloszlása a populációban (KISS 2016) alapján. A + jel zöld háttérrel a nappalhossz-érzékeny, míg a – jel sárga háttérrel a nappalhossz-érzékeny allélt jelöli. Az üresen hagyott négyzet azt jelzi, hogy az adott jelleg allélja nem ismert.

Genotípus név	Alpopuláció	<i>Ppd-B1</i>	<i>Ppd-D1</i>
Mv Apród	2		+
Mv Béres	2	-	+
Mv Csárdás	2	-	-
Mv Kolo	2		
Mv Ködmön	2	-	-
Mv Magdaléna	2		-
Mv Mazurka	2	-	-
Mv Menüett	2	-	-
Mv Suba	2		
Mv Süveges	2	-	-
Mv Toborzó	2	-	+
Mv Toldi	2	-	+
Mv Verbunkos	2	-	-
Mv Walzer	2	-	-
Bezostaja-1	1		+
Bánkúti 1201	1		-
Mv Bodri	1	-	+
Mv Emese	1		
Mv Hombár	1	-	-
Mv Karéj	1		
Mv Kolompos	1	-	+
Mv Lepény	1		
Mv Lucilla	1	-	-
Mv Magvas	1		
Mv Marsall	1	-	+
Mv Palotás	1	-	-
Mv Pántlika	1		
Mv Pengő	1		
Mv Petrence	1		
Mv Regiment	1		
Mv Sobri	1		
Mv Tallér	1	-	+
Mv Vekni	1	-	+
Mv Nádor	1		
Jubilejnaja 50	1	-	+
Mv Zelma	1		
GK Ati	1		+
GK Békés	1	+	+

M16. folytatása

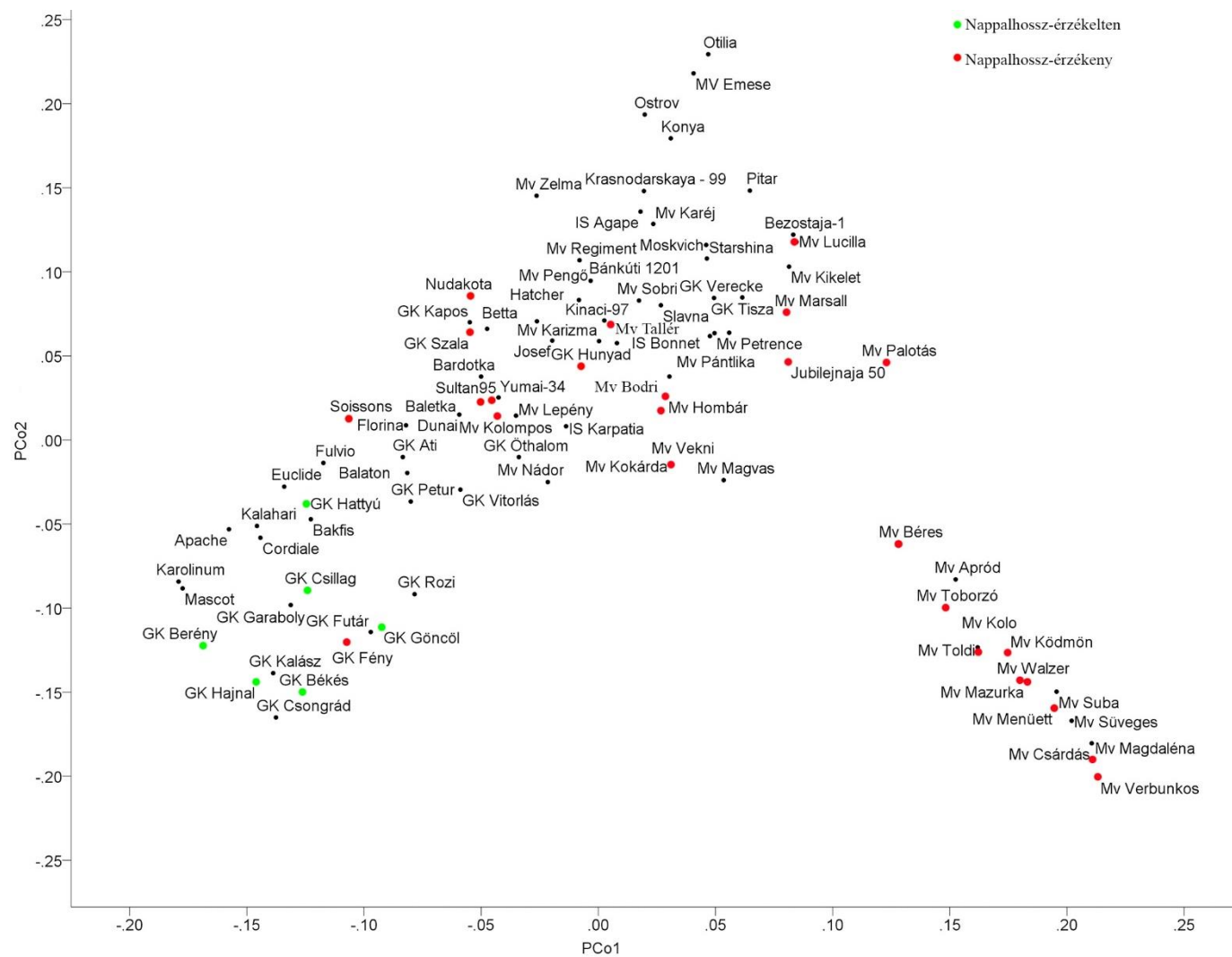
Genotípus név	Alpopuláció	<i>Ppd-B1</i>	<i>Ppd-D1</i>
GK Csillag	1	+	+
GK Fény	1	-	+
GK Futár	1		-
GK Garaboly	1		+
GK Göncöl	1	+	+
GK Hajnal	1	+	+
GK Hattyú	1	+	-
GK Kalász	1		+
GK Petúr	1		+
GK Piacos	1		+
GK Rozi	1		+
GK Tisza	1		
GK Verecke	1		+
GK Vitorlás	1		-
GK Berény	1	+	-
GK Kapos	1		-
GK Szala	1	-	-
GK Öthalom	1		+
GK Csongrád	1		+
GK Hunyad	1	-	+
Euclide	1		
Soissons	1	-	+
Apache	1		
Karolinum	1		
IS Agape	1		
IS Bonnet	1		
Bakfis	1		
Baletka	1	-	+
Bardotka	1		
IS Karpatia	1		
Fulvio	1		
Josef	1		
Balaton	1		
Dunai	1		
Kalahari	1		
Kinaci-97	1		
Sultan95	1	-	-
Nudakota	1	-	-
Moskvich	1		
Starshina	1		
Cordiale	1		
Mascot	1		

M16. folytatása

Genotípus név	Alpopuláció	<i>Ppd-B1</i>	<i>Ppd-D1</i>
Slavna	1		
Hatcher	1		
Otilia	1		
Ostrov	1		+
Betta	1		
Mv Kikelet	1	-	-
Mv Kokárda	1	-	-
Yumai-34	1	-	+
Florina	1		
Krasnodarskaya - 99	1		
Konya	1		
Pitar	1		
Mv Karizma	1	-	+

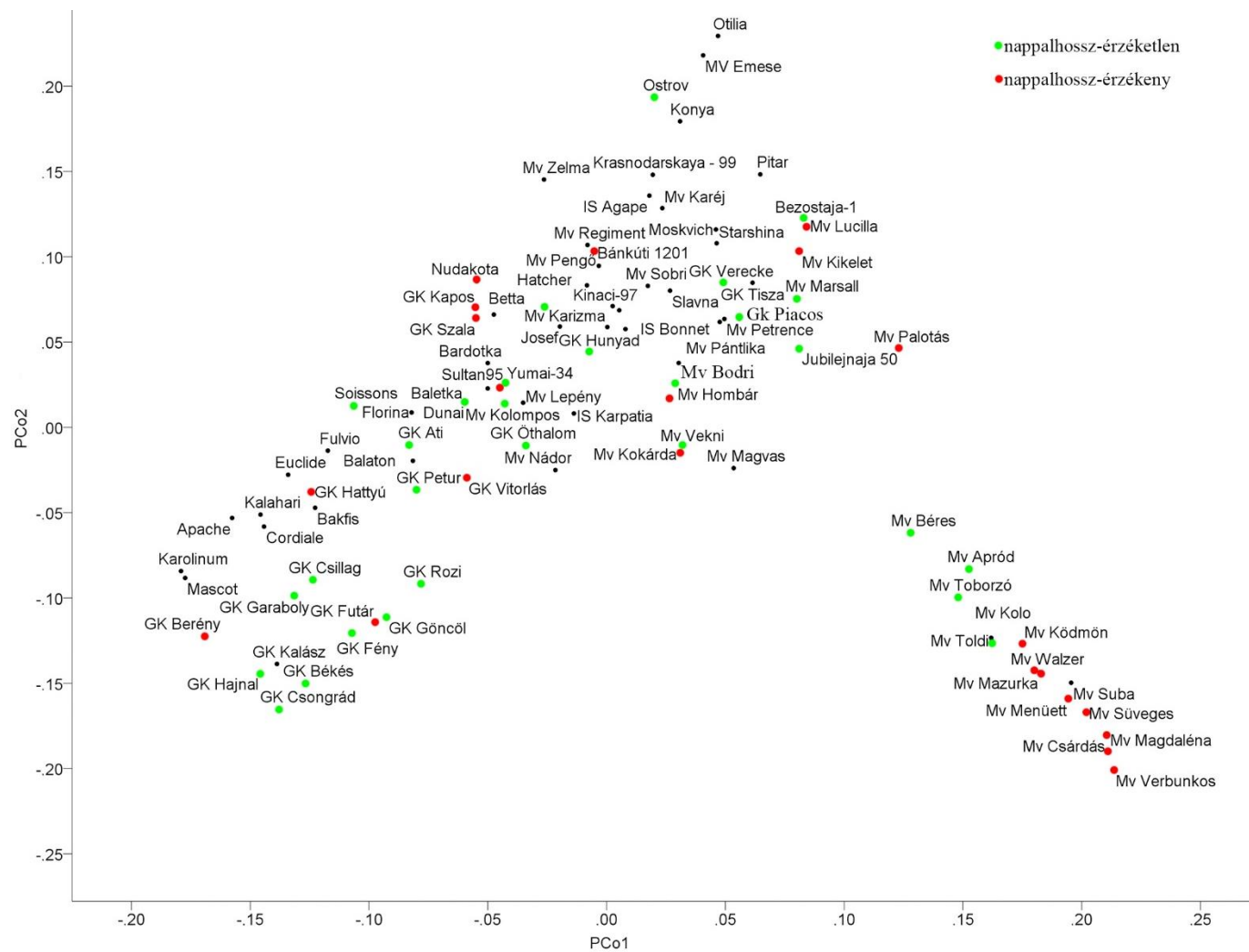
M17. A 93 őszi búza genotípus marker adatain alapuló főkoordináta analízis Jaccard indexel számított hasonlósági mátrix alapján.

A. A PCo 1 és PCo 2 a legtöbb genotípusos variáciát hordozó koordináta tengelyek. Zöld és piros szín a *Ppd-B1* gén nappalhossz-érzékeny és nappalhossz-érzékenlen alléljait jelöli KISS ET AL (2016) alapján.



M17. folytatása

A PCo 1 és PCo 2 a legtöbb genotípusos variáciát hordozó koordináta tengelyek. Zöld és piros szín a *Ppd-D1* gén nappalhossz-érzékeny és nappalhossz-érzékeny alléljait jelöli KISS ET AL (2016) alapján.



M18. A genom szintű asszociációs analízis által azonosított szignifikáns MTA-k felsorolása jellegenként (A) nitrogénműtrágyázás nélküli (N0) és N műtrágyával kezelt (N120) körülmények között a kísérlet három évjáratában, illetve (B) 8 jelleg nitrogén-reakcióval kapcsolatos szignifikáns MTA jellemzése.

A						
Vizsgált jelleg	Évjárat	Kromoszóma	Pozíció (cM)	Marker azonosító	$-\log_{10}$ (p-érték)	N kezelés
Termés- mennyiség	2014	1B	445	3021826	4,66	0
	2014	1B	445	3021826	2,96	120
	2015	2A	131	1111004	3,28	120
	2015	2A	140	1081450	3,40	120
	2014	3B	95	1241817	3,13	0
	2013	5A	97	2246034	3,08	120
	2013	5A	100	1087592	2,71	120
	2013	5D	249	3021772	3,21	120
	2014	6A	96	1013298	2,62	0
	2014	6A	97	1000221	2,76	120
	2014	7A	272	2259830	2,88	120
	2014	7A	293	1116828	2,86	0
	2014	7A	300	1073864	3,48	120
	Kalászsám	2015	1A	332	1099100	3,09
2015		1B	106	1123955	2,88	120
2013		1B	166	2291619	3,07	0
2014		1B	183	1092189	3,63	0
2014		2A	238	2289171	3,64	120
2014		2D	42	1020115	2,80	0
2015		2D	285	1265458	2,88	120
2013		3A	225	1124497	3,31	120
2015		3B	286	991168	2,92	0
2015		4A	40	2253908	3,24	120
2013		4A	177	1137959	2,91	120
2015		5B	93	1020159	3,39	0
2015		5B	94	1671520	3,03	120
2015		6B	124	1125985	3,11	0
2015		6B	124	1125985	3,31	120
2014		7A	32	1113641	2,66	0
2014		7B	51	1106430	2,82	120

M18. folytatása

Vizsgált jelleg	Évjárat	Kromoszóma	Pozíció (cM)	Marker azonosító	$-\log_{10}$ (p-érték)	N kezelés
Kalászonkénti szemszám	2014	1A	175	1062584	2,62	0
	2014	1B	364	985289	2,73	120
	2015	2A	221	1093498	2,68	120
	2014	2A	232	2322279	3,03	0
	2013	2B	74	1084234	3,03	120
	2014	2B	151	3021490	2,83	120
	2013	4A	251	3022810	3,29	120
	2014	4B	51	1258252	3,72	120
	2013	5A	1	1050133	3,05	120
	2015	5B	47	1090590	2,86	0
	2015	5B	49	1210062	3,02	0
	2015	5B	49	1862942	3,53	0
	2013	5B	78	1285290	4,11	120
	2013	6B	61	1002651	2,72	120
	2014	6D	7	2281208	2,76	0
GNACE	2014	1B	18	1103430	2,96	0
	2014	1B	130	1724416	3,12	0
	2013	2B	1	1035639	3,47	0
	2013	2B	20	1138588	3,05	0
	2015	2B	25	1120906	3,23	120
	2013	2B	198	1245384	2,78	120
	2014	2B	202	1254797	3,01	120
	2015	2D	249	3385285	3,04	0
	2014	3B	298	1113201	2,74	0
	2014	4B	91	1024824	2,70	120
	2014	5A	97	2259167	2,65	0
	2014	5A	294	1111119	3,58	0
	2014	5B	47	1104310	2,63	120
	2015	5B	93	1020159	2,64	0
	2015	7A	286	1107195	3,17	120
Szemtermés fehérjetartalma	2015	2D	102	1237643	3,14	120
	2013	2D	173	1296943	2,74	120
	2014	3A	113	1142583	3,65	0
	2013	3B	133	1088625	2,70	120
	2015	4A	45	1030068	3,13	120
	2014	4A	249	1040398	2,81	0
	2013	4D	90	1111560	2,83	120
	2015	5A	97	1211121	3,28	0
	2015	5A	100	1087592	3,49	0
	2015	6A	111	1090357	2,75	0
	2015	6A	114	1086474	2,65	0
	2014	6B	87	1121033	3,45	120
	2015	6B	87	1121033	2,76	120

M18. folytatása

Vizsgált jelleg	Évjárat	Kromoszóma	Pozíció (cM)	Marker azonosító	$-\log_{10}$ (p-érték)	N kezelés
Szemtermés fehérjetartalma	2015	7A	178	3021638	3,02	120
	2015	7A	191	1003763	2,70	0
	2015	7D	118	1059577	3,02	120
Nitrogén harvest index	2015	1A	481	1124920	2,93	0
	2014	1B	93	1100879	3,25	0
	2015	2B	170	1128281	2,90	120
	2014	3B	57	3029380	2,73	0
	2014	3B	172	1104615	3,62	0
	2015	4A	198	983765	3,06	0
	2015	6A	45	1007239	3,10	0
	2014	6D	188	2246764	2,85	0
NUE	2013	1A	15	1143089	3,85	120
	2014	1B	64	2321290	3,22	0
	2014	1B	173	2322599	2,68	120
	2015	2B	25	1120906	3,35	120
	2014	2B	134	2257090	3,47	0
	2014	2B	134	2257090	2,75	120
	2014	3A	41	1117907	2,98	0
	2014	3A	107	990692	2,67	0
	2013	3B	156	1862716	2,86	0
	2014	4B	91	1024824	2,91	120
	2015	6A	111	1094425	3,59	0
	2015	6A	112	1092206	3,53	0
	2015	7A	286	1107195	2,91	120
NU _p E	2014	1B	8	1089620	3,44	0
	2014	1B	18	1103430	3,39	0
	2014	1B	104	2293347	3,02	0
	2014	1B	130	1724416	3,41	0
	2014	1B	147	1235415	3,38	0
	2013	2B	198	1245384	2,92	120
	2014	3A	41	1117907	3,20	0
	2014	5A	294	1111119	3,31	0
	2015	5B	93	1020159	3,06	0
	2014	5B	148	1090414	2,71	120
	2015	7A	286	1107195	3,15	120
NU _t E	2014	4A	215	1202232	2,77	0
	2014	4A	231	1398343	3,48	0
	2014	4A	249	1040398	3,04	120
	2014	4B	139	1220880	3,04	0
	2014	5A	188	1138589	3,44	120
	2014	5B	194	999614	3,10	120
	2014	6B	87	1121033	3,02	120
	2014	7D	23	989099	2,80	0
	2015	5B	284	1139663	2,64	120
	2015	6A	70	998518	3,00	0

M18. folytatása

Vizsgált jelleg	Évjárat	Kromoszóma	Pozíció (cM)	Marker azonosító	$-\log_{10}$ (p-érték)	N kezelés
NU _p _{grain}	2013	2B	1	1035639	3,06	0
	2013	2B	198	1245384	2,78	120
	2014	1B	18	1103430	3,03	0
	2014	1B	130	1724416	3,16	0
	2014	1B	147	1235415	3,06	0
	2014	3A	41	1117907	3,19	0
	2014	3B	172	1104615	2,69	120
	2014	4B	91	1024824	2,69	120
	2014	5A	97	2259167	2,63	0
	2014	5A	294	1111119	3,65	0
	2014	5B	47	1104310	2,66	120
	2015	2B	25	1120906	3,23	120
	2015	2D	249	3385285	3,04	0
	2015	5B	93	1020159	2,64	0
	2015	7A	286	1107195	3,17	120
NU _p _{full}	2013	1A	15	1143089	2,66	120
	2013	2B	198	1245384	2,80	120
	2014	1B	8	1089620	3,28	0
	2014	1B	18	1103430	3,28	0
	2014	1B	130	1724416	3,50	0
	2014	1B	147	1235415	3,43	0
	2014	3A	41	1117907	3,09	0
	2014	3B	298	1113201	3,04	0
	2014	5A	294	1111119	3,33	0
	2014	5B	148	1090414	2,69	120
	2015	5B	93	1020159	3,06	0
	2015	7A	286	1107195	3,14	120

M18. folytatása

B					
Vizsgált jelleg	Évjárat	Kromoszóma	Pozíció (cM)	Marker azonosító	$-\log_{10}$ (p-érték)
GN_RN	2013	2A	221	3064817	3,13
	2014	2A	161	3034278	3,02
	2014	2A	218	997103	4,39
	2014	3B	183	1016436	2,97
	2014	5B	284	1139663	4,21
	2015	1A	241	2252245	2,69
	2015	3A	198	1121175	3,32
	2015	7A	196	1008272	2,82
	2015	7B	36	989962	3,26
GPC_RN	2013	7A	260	3026780	2,77
	2014	5A	112	1088359	3,79
	2014	5A	115	2262819	3,12
	2014	6D	187	1066337	2,96
	2015	5B	102	1106769	2,89
GY_RN	2014	3B	261	994423	2,98
	2015	7A	196	1008272	3,04
NHI_RN	2014	7B	208	983201	3,02
	2015	7A	32	1060475	3,05
NU _{pfull} _RN	2013	3B	95	1265489	2,67
	2013	7A	260	3026780	2,92
	2014	1B	8	1089620	2,85
	2014	6B	42	1084390	2,74
	2015	2D	139	991221	3,02
NU _{pgrain} _RN	2013	4A	164	2257698	2,81
	2014	3B	261	994423	3,03
	2014	3B	266	3023081	3,27
	2015	2D	139	991221	2,87
NU _{tE} _RN	2013	7A	260	3026780	4,58
	2014	1B	314	978671	2,94
	2014	7B	215	1699989	3,04
	2015	4A	231	3025243	3,05
	2015	7A	32	1060475	3,68
	2015	7B	246	1671409	2,70
SN_RN	2013	2B	113	1074340	2,76
	2013	2B	140	1082485	3,08
	2015	4A	0	1064602	2,88
	2015	7A	185	1207326	3,64
	2015	7B	149	3024792	3,15

M19. Több tulajdonsággal is szignifikáns asszociációt mutató markerek

Marker azonosító	Jelleg	Évjárat	Kezelés
1143089	NUE	2013	120
1143089	NU _p full	2013	120
1117907	NUE	2014	0
1117907	NU _p E	2014	0
1117907	NU _p grain	2014	0
1117907	NU _p full	2014	0
1040398	GPC	2014	0
1040398	NU _t E	2014	120
2259167	GNACE	2014	0
2259167	NU _p grain	2014	0
1087592	GY	2013	120
1087592	GPC	2015	0
1111119	GNACE	2014	0
1111119	NU _p E	2014	0
1111119	NU _p grain	2014	0
1111119	NU _p full	2014	0
1060475	NHI_RN	2015	
1060475	NU _t E_RN	2015	
1008272	GN_RN	2015	
1008272	GY_RN	2015	
3026780	GPC_RN	2013	
3026780	NU _p full_RN	2013	
3026780	NU _t E_RN	2013	
1107195	GNACE	2015	120
1107195	NUE	2015	120
1107195	NU _p E	2015	120
1107195	NU _p grain	2015	120
1107195	NU _p full	2015	120
1089620	NU _p E	2014	0
1089620	NU _p full	2014	0
1089620	NU _p full_RN	2014	
1103430	GNACE	2014	0
1103430	NU _p E	2014	0
1103430	NU _p grain	2014	0
1103430	NU _p full	2014	0
1724416	GNACE	2014	0
1724416	NU _p E	2014	0
1724416	NU _p grain	2014	0
1724416	NU _p full	2014	0

M18. Folytatása

Marker azonosító	Jelleg	Évjárat	Kezelés
1235415	NUpE	2014	0
1235415	NUpgrain	2014	0
1235415	NUpfull	2014	0
1035639	GNACE	2013	0
1035639	NUpgrain	2013	0
1120906	GNACE	2015	120
1120906	NUE	2015	120
1120906	NUpgrain	2015	120
1245384	GNACE	2013	120
1245384	NUpE	2013	120
1245384	NUpgrain	2013	120
1245384	NUpfull	2013	120
1104615	NHI	2014	0
1104615	NUpgrain	2014	120
994423	GY_RN	2014	
994423	NUpgrain_RN	2014	
1113201	GNACE	2014	0
1113201	NUpfull	2014	0
1024824	GNACE	2014	120
1024824	NUE	2014	120
1024824	NUpgrain	2014	120
1104310	GNACE	2014	120
1104310	NUpgrain	2014	120
1020159	SN	2015	0
1020159	GNACE	2015	0
1020159	NUpE	2015	0
1020159	NUpgrain	2015	0
1020159	NUpfull	2015	0
1090414	NUpE	2014	120
1090414	NUpfull	2014	120
1139663	NUtE	2015	120
1139663	GN_RN	2014	
1121033	GPC	2014	120
1121033	GPC	2015	120
1121033	NUtE	2014	120
991221	NUpfull_RN	2015	
991221	NUpgrain_RN	2015	
3385285	GNACE	2015	0
3385285	NUpgrain	2015	0

A két különböző évjáratban szignifikánsnak bizonyuló markereket félkövér betűvel jelöltük.

9 KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretném köszönetemet kifejezni az Agrártudományi Kutatóközpont jelenlegi főigazgatójának Dr. Balázs Ervin akadémikus úrnak, az intézet volt főigazgatójának Dr. Bedő Zoltán akadémikus úrnak és az intézet igazgatójának Dr. Veisz Ottó az MTA levelező tagjának hogy biztosították mindazon szellemi, tárgyi és anyagi feltételeket, amelyek elengedhetetlenek voltak szakmai fejlődésemhez és PhD munkám elvégzéséhez. Köszönöm az intézet összes dolgozójának kedvességét, barátságos és segítőkész hozzáállását munkámhoz és tanulmányaimhoz.

Köszönet illeti a Molekuláris Biológia Osztály tudományos osztályvezetőjét, Dr. Galiba Gábort, aki lehetőséget biztosított számomra, hogy bekapcsolódhassak az osztályán folyó számos, változatos munkába, projektbe és hogy támogatott a dolgozatírás időszakában.

Köszönöm a Molekuláris Biológia Osztály korábbi és jelenlegi munkatársainak, hogy kutatómunkám során segítségemre voltak, és hogy családi hangulatban dolgozhattunk együtt. Külön köszönet illeti Horváth Imrénét, Fehér Erzsébet Mónikát, Gierczik Krisztiánt, akikre még a komoly megterhelést jelentő tenyészkerti kísérletek és hosszadalmas feldolgozások, monoton laboratóriumi analízisek során is minden esetben számíthattam.

Köszönettel tartozom korábbi témavezetőimnek, Dr. Bálint András Ferencnek és Dr. Szira Fruzsínának kezdeti témavezetésükért, hogy támogatást nyújtottak munkámhoz, és PhD tanulmányaim elvégzéséhez. Továbbá, hogy lehetővé tették disszertációm elkészítését, mivel az általuk megírt K101794 sz. pályázat biztosította kutatásaim anyagi háttérét, eszközigényét.

Kiemelten köszönöm Dr. Vágújfalvi Attila témavezetőmnek, hogy vállalta témavezetésemet és a PhD disszertáció alapjául szolgáló OTKA pályázat vezetését, az ezzel járó rengeteg munkát. Köszönetemet és hálámat fejezem ki, hogy a rá jellemző alapossággal és igényességgel irányította kutatómunkámat, segítette szakmai fejlődésemet. Köszönöm, hogy időt és energiát nem kímélve számtalanszor átnézte PhD disszertációm. Továbbá szeretném köszönetemet kifejezni szakmai észrevételeiért, tanácsaiért, segítőkészségéért, folyamatos támogatásáért és példaértékű hozzáállásáért.

Köszönöm Luigi Cattivellinek (Research Centre for Genomics and Bioinformatics, Fiorenzuola d'Arda, Olaszország) hogy lehetővé tette olaszországi tanulmányaimat. Az intézet dolgozói közül külön köszönöm Alessandro Tondellinek, hogy segítséget nyújtott a kvantitatív genetikai tudásom megalapozásában, az asszociációs analízis módszereinek elsajátításában, ezzel jelentősen hozzájárulva ezen disszertáció elkészüléséhez.

Köszönöm Dr. Árendás Tamás és Dr. Bónis Péter támogatását és a tenyészkerti kísérletek során nyújtott szakmai segítségét, hogy ismereteiket vagy tapasztalataikat megosztották velem. Továbbá köszönöm a Növénytermesztési Osztály valamennyi munkatársának a tenyészkerti kísérletek kivitelezése, mintavételezések és a mintafeldolgozások folyamán nyújtott segítségét.

Nagyon köszönöm Dr. Bedő Zoltán akadémikus úrnak és Dr. Láng László tudományos tanácsadó úrnak a rendelkezésemre bocsátott genetikai alapanyagokat. Továbbá köszönöm a Gabonakutató Nonprofit Közhasznú Kft.-nek; a Mitemag Kft.-nek; az Agromag Kft.-nek; a Karintia Kft.-nek; Limagrain Central Europe Kft.-nek hogy kutatásomhoz szükséges növényanyagot a rendelkezésemre bocsátották

Köszönetemet fejezem ki Dr. Karsai Ildikónak szakmai útmutatásáért, tanácsaiért.

Köszönöm Dr. Hoffmann Borbála segítőkészségét, szakmai tanácsait a Pannon Egyetem és az Agrártudományi Kutatóközpont közötti együttműködés során.

Továbbá köszönetemet fejezem ki a Szent István Egyetem Növénytudományi Doktori Iskola vezetőjének, Dr. Helyes Lajos professzor úrnak, hogy részt vehettem a Növénygenetika és Biotechnológia Programban.

Végezetül, megkülönböztetett köszönet illeti Kedvesemet és Családomat, a hosszú éveken át tartó támogatásért, hogy mindig mellettem álltak munkám, tanulmányaim valamint a disszertációm megírása alatt.