

**Kedvező agronómiai tulajdonságok átvitele rokon fajokból a termesztett
búzába és az utódok molekuláris citogenetikai elemzése**

Doktori (PhD) értekezés

Schneider Annamária

Veszprémi Egyetem Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar
Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok Doktori Iskola
Növénytermesztési és Kertészeti Doktori Program
A Doktori Iskola vezetője: Dr. Gáborjányi Richard

Témavezetők:

Dr. Lángné Dr. Molnár Márta tudományos osztályvezető
Magyar Tudományos Akadémia
Mezőgazdasági Kutatóintézete
Martonvásár

Dr. Hoffmann Borbála egyetemi docens
Veszprémi Egyetem
Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar
Genetika és Növénynevelés Tanszék
Keszthely

Keszthely
2006

AZ ÉRTEKEZÉS CÍME:
Kedvező agronómiai tulajdonságok átvitele rokon fajokból a termesztett
búzába és az utódok molekuláris citogenetikai elemzése

Írta:
Schneider Annamária

Készült a Veszprémi Egyetem Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok Doktori
iskolája keretében

Témavezetők:

Dr. Lángné Dr. Molnár Márta

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

Dr. Lángné Dr. Molnár Márta

Dr. Hoffmann Borbála

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

Dr. Hoffmann Borbála

A jelölt a doktori szigorlaton % -ot ért el,

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom:

Bíráló neve: Dr. Pauk János igen /nem

.....
(aláírás)

Bíráló neve: Mázikné Dr. Tőkei Katalin igen /nem

.....
(aláírás)

Bíráló neve: igen /nem

.....
(aláírás)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján% - ot ért el

Veszprém/Keszthely,

.....
a Bíráló Bizottság elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése.....

.....
Az EDT elnöke

Tartalomjegyzék

Kivonatok	5
Alkalmazott rövidítések	8
1. Bevezetés és kutatási célok	9
2. Irodalmi áttekintés	11
2. 1. Az <i>Aegilops</i> fajok taxonómiája	11
2. 2. A termesztett búza (<i>Triticum aestivum</i> L.) génforrásai	11
2. 3. A <i>Triticum</i> és <i>Aegilops</i> fajok genetikai felépítése	12
2. 4. Az <i>Aegilops</i> fajok és az <i>Aegilops biuncialis</i> jelentősége	15
2. 5. A különböző molekuláris citogenetikai módszerek kialakulása és felhasználásuk az <i>Aegilops</i> fajok vizsgálatára	16
2. 6. <i>Triticum</i> - <i>Aegilops</i> fajhibridek, addíciós vonalak előállítása és molekuláris citogenetikai elemzése	21
2. 7. Agronómiailag hasznos gének átvitele az <i>Aegilops</i> fajokból a termesztett búzába	24
3. Anyagok és módszerek	28
3. 1 Növényi anyagok	28
3. 2. Módszerek	30
3. 2. 1. Citológiai preparátum készítése <i>in situ</i> hibridizációhoz	30
3. 2. 2. Kromoszómaszám megállapítása Feulgen módszer segítségével gyökércsúcsokban és pollenanyasejtekben	31
3. 2. 3. Az <i>in situ</i> hibridizáció (ISH) főbb lépései	32
3. 2. 4. A fluoreszcens <i>in situ</i> hibridizációhoz felhasznált DNS próbák	32
3. 2. 5. Plazmid DNS izolálása fluoreszcens <i>in situ</i> hibridizációhoz	33
3. 2. 6. Próba DNS jelölése nick transzlációval	34
3. 2. 7. Fluoreszcens <i>in situ</i> hibridizáció (FISH)	35
3. 2. 8. A <i>Triticum aestivum</i> - <i>Aegilops biuncialis</i> addíciós vonalak felnevelésének körülményei és a növények morfológiai tulajdonságainak statisztikai értékelése	37
4. Eredmények és megvitatásuk	38
4. 1. A szülőpartnerek genomjának azonosítása fluoreszcens <i>in situ</i> hibridizációval	38

4. 1. 1. Eltérő származású búzafajták FISH hibridizációs mintázatának elemzése pSc119.2 és pAs1 DNS próbákkal	38
4. 1. 2. Az Mv9kr1 búzatörzs hibridizációs mintázata a GAA trinukleotidokat tartalmazó DNS próbával és a pTa71 riboszomális DNS klónnal	42
4. 1. 3. Az <i>Aegilops biuncialis</i> és diploid őseinek elemzése fluoreszcens <i>in situ</i> hibridizációval	45
4. 2. A <i>Triticum aestivum</i> - <i>Aegilops biuncialis</i> addíciós vonalak vizsgálata molekuláris citogenetikai módszerekkel	51
4. 2. 1. Az előállított <i>Triticum aestivum</i> - <i>Aegilops biuncialis</i> diszómás addíciós vonalak kromoszómaszámának ellenőrzése Feulgen módszerrel	51
4. 2. 2. A <i>Triticum aestivum</i> - <i>Aegilops biuncialis</i> addíciós vonalak azonosítása fluoreszcens <i>in situ</i> hibridizációval	52
4. 2. 3. Az azonosított <i>Triticum aestivum</i> - <i>Aegilops biuncialis</i> diszómás addíciós vonalak morfológiai jellemzői	57
4. 3. Új <i>Triticum aestivum</i> - <i>Aegilops biuncialis</i> addíciós vonalak előállítása	60
4. 3. 1. Az 5U, 6U dupla diszómás addíciós vonal vizsgálata	60
4. 3. 2. Új <i>Aegilops biuncialis</i> kromoszómák keresése a BC ₂ és BC ₃ nemzedékekben	63
5. Új tudományos eredmények	65
New scientific results	66
6. Következtetések és javaslatok	67
7. Összefoglalás	69
Summary	70
Irodalomjegyzék	71
Köszönetnyilvánítás	86
1. melléklet	87
2. melléklet	89

Kivonatok

Kedvező agronómiai tulajdonságok átvitele rokon fajokból a termesztett búzába és az utódok molekuláris citogenetikai elemzése

Az *Aegilops biuncialis* ($2n=4x=28$, $U^bU^bM^bM^b$) a termesztett búzával szoros rokonsági kapcsolatban álló vad faj, amely számos olyan agronómiailag értékes tulajdonsággal (só- és szárazságtűrés, betegség-rezisztencia) rendelkezik, melyek hagyományos keresztezési módszerekkel a búza genomjába átvihetők. Ennek első lépéseként az MTA Mezőgazdasági Kutatóintézetében, Martonvásáron, a Molekuláris Citogenetika Csoport *Triticum aestivum*–*Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonalakat állított elő. Kísérleteinkben célul tűztük ki az előállított *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonalakban az idegen kromoszómák azonosítását fluoreszcens *in situ* hibridizációval (FISH) pSc119.2 és pAs1 repetitív DNS klónok segítségével. Eddig a 2M, 3M, 7M, 3U és 5U addíciós vonalakat azonosítottuk FISH-sel az általunk kidolgozott *T. aestivum* és *Ae. biuncialis* FISH kariotípusok alapján. Az addíciós vonalak morfológiai tulajdonságait fitotronban és tenyészkertben is vizsgáltuk, betegség-rezisztenciájukat tenyészkertben tanulmányoztuk.

Transfer of favourable agronomic traits from related species into cultivated wheat, and the molecular cytogenetic analysis of the progeny

Aegilops biuncialis ($2n=4x=28$, $U^bU^bM^bM^b$) is a wild species closely related to wheat and possessing numerous agronomically valuable traits (salt and drought tolerance, disease resistance) that can be transferred into the wheat genome using conventional crossing methods. As the first step in this process, *Triticum aestivum* – *Aegilops biuncialis* disomic addition lines were developed by the Molecular Cytogenetics Team at the Agricultural Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences, Martonvásár. The aim of the experiments was to identify the alien chromosomes in the *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addition lines by means of fluorescence *in situ* hybridisation (FISH) using the repetitive DNA clones pSc119.2 and pAs1. Up till now the 2M, 3M, 7M, 3U and 5U addition lines have been identified with FISH on the basis of the *T. aestivum* and *Ae. biuncialis* FISH karyotypes elaborated in our laboratory. The morphological traits of the addition lines were investigated in the phytotron and nursery, while disease resistance was studied in the nursery.

Die Übertragung günstiger agronomischen Eigenschaften aus verwandten Arten in den angebauten Weizen und die molekularzytogenetische Analyse der Nachwüchse

Das *Aegilops biuncialis* ($2n=4x=28$, $U^bU^bM^bM^b$) ist eine Wildart, die in engem verwandtschaftlichen Kontakt mit dem angebauten Weizen steht, die über zahlreiche solche agronomisch wertvolle Eigenschaften (Salz- und Trockenheitstoleranz, Krankheitsresistenz) verfügt, die mithilfe traditionaler Kreuzungsmethoden ins Weizengenom übertragbar sind. Als erster Versuch das zu analysieren, stellte die molekularzytogenetische Gruppe im Landwirtschaftlichen Forschungsinstitut der Ungarischen Akademie der Wissenschaften in Martonvásár *Triticum aestivum* – *Aegilops biuncialis* disomatische additionalen Linien auf. In unseren Experimenten haben wir uns das Ziel gesetzt, in den aufgestellten *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* additionalen Linien die fremden Chromosomen mit fluoreszenz *in situ* Hybridisierung (FISH), mithilfe pSc119.2 und pAs1 repetitiv DNA Klonen zu analysieren. Bis jetzt haben wir 2M, 3M, 7M, 3U und 5U additionalen Linien mit FISH identifiziert auf grund von uns entworfener *T. aestivum* und *Ae. biuncialis* Karyotypen. Die morphologischen Eigenschaften der additionalen Linien forschten wir in Fitotron und im Zuchtgarten, ihre Krankheitsresistenz im Zuchtgarten.

Alkalmazott rövidítések

DAPI: 4',6' - diamidino-2-phenilindole

EDTA: etilén-diamin -tetraecetsav

FISH: fluoreszcens *in situ* hibridizáció

GISH: genomi *in situ* hibridizáció

ISH: *in situ* hibridizáció

KAc: kálium-acetát

LB táptalaj: Luria-Bertani táptalaj

RFLP: restriction fragment length polymorphism, restrikciós fragmenthossz polimorfizmus

SDS: nátrium dodecil szulfát

SSC: sodium citrate, sodium chlorid

TE: Trisz- EDTA

Trisz HCl: Triasma Base, sósav

Tween: polioxietilén- szorbitán- monolaurát

1. Bevezetés és kutatási célok

A termesztett búza (*Triticum aestivum* ssp. *aestivum* L., $2n=6x=42$, AABBDD) kiemelkedő szerepet játszik a világ- és Magyarország élelmiszer ellátásában. Napjainkban számos betegség-rezisztencia gént hordozó búzafajtát termesztenek, azonban egyre nagyobb kihívást jelent az egyre változatosabb betegségek és kórokozó rasszok megjelenése, illetve az ellenük történő rezisztencia-nemesítés. A termesztett búza genetikai variabilitása növelhető a vad fajok géntartalékainak felhasználásával. A hexaploid búza rokonsági körébe tartozó fajok (*Triticum*, *Aegilops*, *Secale*, *Hordeum*, *Agropyron*) számos agronómiai szempontból értékes tulajdonsággal rendelkeznek.

A búzával rokon *Aegilops* fajokban található hasznos agronómiai tulajdonságok (betegség-ellenállóság, só- és szárazságtűrés) faj- és nemzetségkeresztezések révén a búza genomjába beépíthetők. Ez kromoszóma addíciós- és szubsztitúciós vonalak előállításával valósítható meg, melyekből transzlokációs vonalak állíthatók elő. Transzlokációk létrehozásával lehetővé válik az idegen kromoszóma egy szegmentumának átvitele a búza genomba. Ezeket a genetikailag rendkívül értékes alapanyagokat a nemesítés hatékonyan fel tudja használni új búzafajták előállításához. A számos eddig előállított *Aegilops* kromoszómákat tartalmazó genetikai anyag ellenére az *Aegilops* fajok hasznos tulajdonságainak átvitele a termesztett búzába még nem tekinthető befejezettnek. Sok értékes gént napjainkig sem hasznosítottak, nem építettek be többek között az *Aegilops biuncialis* Vis. ($2n=4x=28$, $U^bU^bM^bM^b$) genomjából agronómiailag hasznos tulajdonságokat a termesztett búzába. Az *Ae. biuncialis* a termesztett búzával szoros rokonsági kapcsolatban álló vad faj, amely számos olyan agronómiailag értékes tulajdonsággal rendelkezik, melyek hagyományos keresztezési módszerekkel a búza genomjába átvihetők. Ennek első lépéseként az MTA Mezőgazdasági Kutatóintézetében, Martonvásáron, a Molekuláris Citogenetika Csoport *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* diszómás addíciós vonalakat állított elő. A kromoszóma addíciós, szubsztitúciós és transzlokációs vonalak előállítása során rendkívül fontos az idegen kromoszómák és kromoszóma-szegmentumok nyomon követése, melyet többek közt a modern molekuláris citogenetikai módszerek (genomi *in situ* hibridizáció, GISH; fluoreszcens *in situ* hibridizáció; FISH) tesznek lehetővé.

A *Triticum* és az *Aegilops* fajok genetikai változatossága alapján feltételezhető, hogy a repetitív szekvenciák elhelyezkedésében és mennyiségében eltérések figyelhetők meg az egyes búzafajták, ill. az *Ae. biuncialis* különböző származású génbanki tételei között,

amely a fluoreszcens *in situ* hibridizációs mintázatokban különbségeket (polimorfizmust) okozhatnak. A kromoszómák hibridizációs mintázatában megfigyelhető polimorfizmus nehezebbé teszi a termesztett búza és az *Ae. biuncialis* kromoszómainak azonosítását. Így a molekuláris citogenetikai módszerek (*in situ* hibridizáció) hatékony alkalmazásához a szülőpartnerek kromoszóma- és genomstruktúrájának részletes ismerete szükséges.

Vizsgálataink során célul tűztük ki a különböző származású búzafajták, az *Ae. biuncialis* és diploid őseinek FISH összehasonlító vizsgálatát pSc119.2 és pAs1 repetitív szekvenciákat tartalmazó DNS klónokkal. Az *Ae. biuncialis* kromoszómain megfigyelhető nagymértékű FISH polimorfizmus megnehezítheti a *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciókban az idegen kromoszómapár azonosítását, így először feltétlenül szükséges a szülőpartnerek (*T. aestivum*, *Ae. biuncialis*) FISH azonosítása.

Kutatásaink során célunk volt az általunk kidolgozott kariotípusok alapján a *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* diszómás addíciós vonalakban az *Ae. biuncialis* kromoszómák azonosítása. A kidolgozott kariotípusok a FISH mintázatok polimorfizmusa ellenére felhasználhatók az addíciós vonalakban az *Ae. biuncialis* kromoszómák pontos azonosítására.

Fontosnak tartjuk az addíciós vonalak morfológiai tulajdonságainak és betegség-ellenállóságának megfigyelését is, így tanulmányozhatjuk az idegen kromoszómapár hatását a búza genomra. Meghatározhatjuk, hogy az *Ae. biuncialis* kedvező tulajdonságaiért felelős gének mely kromoszómákon lokalizáltak.

2. Irodalmi áttekintés

2. 1. Az *Aegilops* fajok taxonómiája

Az *Aegilops* és *Triticum* fajok közeli rokonsága miatt több kutató (Bowden 1959, Morris és Sears 1967, Kimber és Sears 1987) javasolta az *Aegilops* fajoknak a *Triticum* nemzetségbe való besorolását, azonban ez nem általánosan elfogadott (Van Slageren 1994). A két nemzetség egyesítése a gyakorlatban is sok problémát okoz. Az *Aegilops* fajok neveit *Triticum* nevekre kellett változtatni, ezért a korábbi munkákra való hivatkozásoknál fel kellett tüntetni az *Aegilops* és a *Triticum* fajneveket is az egyértelmű megnevezés érdekében. Így az egy nemzetségbe való sorolás ahelyett, hogy egyszerűsítette volna az *Aegilops* fajok taxonómiai rendszerét, még bonyolultabbá tette azt. A nemzetségen belül több osztályozási rendszer is napvilágot látott az elmúlt 50 év során. Bowden (1959) és Morris és Sears (1967) kivételével általában csak kisebb eltérések vannak az *Aegilops* fajok nevezéktanában, eltekintve az egyes fajok egyesítésétől ill. különválasztásától (Zhukovsky 1928, Eig 1929, Kihara 1954, Mackey 1966, Kimber és Sears 1987). Az *Aegilops* fajok nevezéktana van Slageren (1994), Kimber és Sears (1987), Witcombe (1983), Hammer (1980) és Kihara (1954) szerint az 1. mellékletben látható. A dolgozat a legújabb, van Slageren (1994) által leírt nevezéktant követi (1. melléklet).

2. 2. A termesztett búza (*Triticum aestivum* L.) génforrásai

A *Triticeae* nemzetségbe tartozó fajok igen jelentős géntartalékokkal rendelkeznek, amelyek nagyobb hányada máig kiaknázatlan. Ezeknek a fajoknak a többsége a termesztett búzával természetes úton keresztezhető, ezért a búzanemesítésben felhasználható. A búza elsődleges géntartalékaihoz soroljuk azokat a fajokat, melyek a búzával homológ genomot tartalmaznak. Így ide tartoznak a *T. aestivum* L. tájfajták ($2n=6x=42$, AABBDD), a *T. turgidum* L. ($2n=4x=28$, AABB), a *T. urartu* L. ($2n=2x=14$, A^uA^u) és a termesztett búza D genomjának donorja, az *Ae. tauschii* Coss. ($2n=2x=14$, DD). Ezekből a fajokból több betegség-ellenállósági gént sikerült a búza genomjába átvinni (McIntosh 1991, Friebe és mtsai 2001).

A búza másodlagos génforrásai közé tartoznak azok a poliploid *Triticum* és *Aegilops* fajok, melyeknek legalább egy homológ genomjuk van a termesztett búzával. Ide sorolható a tetraploid *T. timopheevi* (Zhuk.) Zhuk. ($2n=4x=28$, AAGG) és a *T. araraticum* Jakubz. ($2n=4x=28$, AAGG), továbbá azok az *Aegilops* fajok, melyek a búza B genomjával rokon

S genomot hordoznak (1. melléklet). Ezek a fajok szintén értékes rezisztenciaforrások (Friebe és mtsai 2001).

A harmadlagos génforráshoz tartozó fajok nem rendelkeznek a termesztett búzával homológ genomokkal, tehát a két faj kromoszómái nem párosodnak a meiózis során, így nem jöhet létre rekombináció. A harmadlagos génforrást alkotó fajok és a búza közötti génátvitelhez ezért más módszereket kellett kidolgozni.

2. 3. A *Triticum* és *Aegilops* fajok genetikai felépítése

Termesztett búzafajtáink hexaploidok, melyek három különböző őstől származnak. Az A genom a *T. urartu* Tum. ex Gand. ($2n=2x=14$, A^uA^u) vad diploid fajból (Feldman, 2001) származtatható. Az izoenzimek és a fehérjék összetételének tanulmányozása lehetővé tette a genomok rokonsági kapcsolatainak részletesebb elemzését. Ezek a vizsgálatok kimutatták, hogy a termesztett búza B genomja az *Aegilops speltoides* Tausch. ($2n=2x=14$, SS) S genomjával áll a legközelebbi rokonságban (Jaaska 1978, Jaaska 1980, Dvorak 1998). Molekuláris citogenetikai vizsgálatok igazolták, hogy az *Ae. speltoides* S genomja tulajdonképpen azonos a *Triticum timopheevi* G genomjával (Dvorak 1998). A búza B genomjának azonban az *Ae. speltoides* S genomja nem közvetlen donorja (Kiss 1968, Belea és mtsai 1991, Bálint és mtsai 2000, Feldman 2001). A B genom közvetlen donorját eddig nem sikerült megtalálni. Ennek többféle magyarázata lehetséges: (i) az eredeti donor faj már nem létezik, (ii) a B genomnak nem csak egy donorja volt, hanem több forrásból származik, (iii) a donor faj genomstruktúrája nagymértékben megváltozott. Először Pathak (1940) feltételezte, hogy a D genom donorja az *Ae. tauschii*, ezt a későbbi vizsgálatok is alátámasztották (McFadden és Sears 1946, Riley és Chapman 1960). RFLP vizsgálattal is igazolták, hogy az U genom homeológ a búza D genomjával (Zhang és mtsai 1998), azonban a búza genomhoz képest különböző kromoszóma-átrendeződések figyelhetők meg.

A *Triticum* és *Aegilops* nemzetségek genomjainak rokonságát először Kihara (1954, 1963) vizsgálta; minden poliploid *Aegilops* faj genomját elnevezte, azonban az egyes genomok eredetéről alkotott elképzelése ma már nem állja meg teljesen a helyét. Kihara (1954) interspecifikus keresztezések segítségével kilenc diploid ($2n=2x=14$) fajt különített el: *Ae. caudata* (CC), *Ae. umbellulata* (C^UC^U , ma már UU), *Ae. comosa* (MM), *Ae. uniaristata* (M^UM^U , ma már NN), *Ae. mutica* (M^tM^t , ma már TT), *Ae. tauschii* (DD), *Ae. bicornis*

(S^bS^b), *Ae. longissima* (S^lS^l), *Ae. speltoides* (SS) (1. melléklet). Az *Ae. uniaristata* és az *Ae. umbellulata* genomja jobban elkülönül az *Ae. comosa* és az *Ae. caudata* genomjától, mint azt Kihara (1963) feltételezte, ezért az *Ae. uniaristata* és az *Ae. umbellulata* genomjának jelölését N-re ill. U-ra változtatták (Kimber és Abu Baker 1981, Miller 1981). Minden poliploid *Aegilops* faj amfiploid, a kilenc diploid fajból származik, továbbá többségük rendelkezik U genommal, amely az *Ae. umbellulata*-tól származik (Kihara 1954). Az U genom többféle genommal kombinálódott, ezért alakult ki az *Aegilops* fajok sokfélesége, változatossága. Az egyes genomok rokonságának jobb megértését elősegítette az a felismerés, hogy az *Ae. uniaristata* N genomja jelen van az *Ae. ventricosa* és *Ae. recta* fajokban. Az *Ae. columnaris* és az *Ae. neglecta* származása még nem tisztázott, Dvorak (1998) UX-el jelölte a genomjukat. Először Zohary és Feldman (1962) feltételezte, hogy a rekombináció és a kromoszóma-átrendeződések módosult genomok kialakulását eredményezhetik.

A poliploid *Aegilops* fajok vizsgálata során megfigyelték, hogy számos faj genomja hasonlít a diploid ősök genomjához, míg más fajok genomja módosult a diploidokhoz képest (Kihara 1954). Kihara feltételezte, hogy a módosult genomok donorjai vagy kihaltak vagy strukturális változásokon mentek keresztül az evolúció során. Zohary és Feldman (1962) hipotézise szerint az egyes genomok módosulásának mértéke különböző. Szabályszerű, hogy az egyik genom (állandó genom) nagyon közel áll vagy teljesen azonos a diploid faj genomjával, a másik (változó) genom viszont nagyobb eltéréseket mutat. Ezt az elméletet később alátámasztották a vad búzafajok és hibridjeinek kromoszóma-párosodás vizsgálatai (Feldman 1965). A különböző tetraploid genomok közötti gyakori és folyamatos átrendeződések eredményezték a változó genom kialakulását, tehát a változó genom módosult az *Aegilops* fajok természetes poliploidizációja során. Az állandó genom a hibridek fertilitását biztosította, a változó genomban azonban genetikai átrendeződések jöhettek létre (Zohary és Feldman 1962). Ezt arra alapozták, hogy a tetraploid *Aegilops* fajok, melyek állandó genomja az U vagy D genom, a második genomjuk viszont különböző lehet, a természetes élőhelyükön is alkothatnak hibrideket (Zohary és Feldman 1962). Az elméletet, hogy az *Aegilops* fajok állandó és változó genomokkal rendelkeznek, először morfológiai megfigyelésekre alapozták (Zohary és Feldman 1962). Az *Ae. umbellulata* (2n=2x=14, UU) morfológiailag egységes, nem osztható különböző alfajokra, az *Ae. comosa* (2n=2x=14, MM) viszont nagyobb morfológiai változatosságot mutat, több alfajra és változatra tagolható (Van Slageren 1994). Talbert és mtsai (1993) igazolták, hogy a diploid ősök M genomja is variábilis, de a tetraploid *Aegilops* fajok hibridizációja még

változatosabbá tette e fajok változó genomját. Több *Aegilops* fajjal végzett kísérlet bizonyította, hogy a kromoszóma-átrendeződések gyakorisága kétszer nagyobb a változó genomban, mint az állandó genomban (Badaeva és mtsai 1994). Ez okozhatja a változó genomokban a nagyobb variabilitást a konstitutív heterokromatin és a repetitív szekvenciák mennyiségében és elhelyezkedésében, ami jól látható a C-sávok és a fluoreszcens *in situ* hibridizációs jelek elhelyezkedésében is (FISH polimorfizmus). Eddig három állandó genomot (A, D és U) azonosítottak a *Triticum* és *Aegilops* nemzetségbe tartozó fajok között. A tetraploid *Aegilops* fajokban az U genom mellett előfordulhat a C genom (*Ae. triuncialis* L.), az S genom (*Ae. peregrina* Hack. In J. Fraser Maire & Weller, *Ae. kotschy* Boiss.) és az M genom (*Ae. geniculata* Roth., *Ae. biuncialis* Vis., *Ae. columnaris* Zhuk., *Ae. neglecta* Req. Ex Bertol) (Kihara 1954, Morris és Sears 1967, Van Slageren 1994) (1. melléklet). Az U genommal rendelkező *Aegilops* fajok fenotípusosan hasonlóak egymáshoz és az *Ae. umbellulata*-hoz annak ellenére, hogy a második genomjuk módosult (Kihara 1954, 1963, Chennaveeriah 1960, Kimber és Abu-Baker 1981, Kimber és Zhao 1983, Kimber és Feldman 1987, Kimber és Yen 1989). A második genom módosulásának mértéke azonban eltérő az egyes fajok között. Az *Ae. triuncialis* mindkét genomja közel azonos a donor fajok genomjával (Kihara 1954, Kimber és Yen 1989, Zhang és Dvorak 1992, Dubcovsky és Dvorak 1994). Az *Ae. columnaris* és az *Ae. neglecta* fajok genomja nagymértékben módosult a donor fajok genomjához képest, ez megakadályozta pontos származásuk tisztázását (Resta és mtsai 1996). Az állandó genomok viszonylagos változatlanságát és a változó genomok variabilitását alátámasztják a későbbi molekuláris genetikai vizsgálatok is (C-sávozás, *in situ* hibridizáció, molekuláris markerek).

2. 4. Az *Aegilops* fajok és az *Aegilops biuncialis* jelentősége

Az U genom, mint állandó genom nagy jelentőséggel bír az *Aegilops* nemzetségben, mert a 23 fajból 11 tartalmaz U genomot (Van Slageren 1994). Az M genom 10 *Aegilops* fajban található meg, így ez a második legelterjedtebb genom az *Aegilops* nemzetségben (Van Slageren 1994). Az *Aegilops* nemzetség eddigi ismereteink szerint 11 diploid, 10 tetraploid és két hexaploid fajból áll (Van Slageren 1994), melyek genomformulája rendkívül változatos. D, S, U, C, N, M és T genomokkal rendelkeznek (1. melléklet). Az *Aegilops* fajok a mediterrán éghajlatot kedvelik, a Kanári-szigetektől egészen Ázsia nyugati részéig, Afganisztánig és Nyugat-Kínáig honosak (Van Slageren 1994). Az *Aegilops* nemzetségbe tartozó fajok egyes vonalai jó betegség- és rovarkártevők elleni rezisztenciával is rendelkeznek (Gill és mtsai 1983, 1985, 1986; Raupp és mtsai 1995, 1997), kiváló rezisztenciaforrásai az árpa sárga törpeség vírusnak (Makkouk és mtsai 1994), továbbá a különböző rozsdabetegségeknek (Damania és Pecetti 1990, Dimov és mtsai 1993). Több agronómiailag hasznos tulajdonságot (betegség- és rovarkártevők elleni rezisztencia, stressz- és sótűrés, télállóság) építettek át a búza genetikai állományába ezekből a fajokból (Cox és mtsai 1994; Gill és Raupp 1987, Gill és mtsai 1987; Raupp és mtsai 1993; Friebe és mtsai 1996b). Az *Ae. biuncialis*-ból napjainkig nem vittek át hasznos agronómiai tulajdonságokat kódoló géneket, így az *Ae. biuncialis*-ból történő génátvitel lehetővé teheti új rezisztencia gének beépítését a termesztett búzába.

Az *Aegilops biuncialis* Vis. [syn. *Aegilops lorentii* Hochst., *T. macrochaetum* (Shuttlew. & A. Huet ex. Duval-Jouve) K. Richt] ($2n=4x=28$, $U^bU^bM^bM^b$), az *Aegilops* nemzetségbe tartozik (1. melléklet). Az *Aegilops biuncialis*-on kívül több tetraploid faj is tartalmaz U és M genomot: az *Ae. geniculata* Roth. ($2n=4x=28$, $U^sU^sM^sM^s$), az *Ae. columnaris* Zhuk., ($2n=4x=28$, $U^{co}U^{co}M^{co}M^{co}$) és az *Ae. neglecta* Req. Ex Bertol. ($2n=4x=28$, $U^nU^nM^nM^n$). Az *Ae. biuncialis* U^b genomjának a diploid *Ae. umbellulata* (syn. *Triticum umbellulatum*) Zhuk. ($2n=2x=14$, UU), míg az M^b genomjának az *Ae. comosa* (syn. *Triticum comosum*) Sm. in Sibth. & Sm. ($2n=2x=14$, MM) a donorja (Kimber és Sears 1983; Resta és mtsai 1996). Az *Ae. biuncialis* a többi *Aegilops* fajhoz hasonlóan a Földközi-tenger medencéjében és Ázsia nyugati részén honos, általában ott, ahol az évi átlag csapadékmennyiség 225 és 800 mm között van, de előfordul olyan területeken is, ahol az évi átlag csapadékmennyiség 1250 mm (Van Slageren 1994). Az *Ae. biuncialis* azért volt képes különböző éghajlati viszonyokhoz adaptálódni, mert nagy genetikai variabilitással

rendelkezik. Az *Ae. biuncialis* egyes vonalai sötétíréssel ill. szárazságtíréssel (Molnár és mtsai 2004) rendelkeznek és számos betegség-rezisztencia gént tartalmaznak.

Az *Ae. biuncialis* nagy genetikai változatosságát mutatja, hogy az *Ae. biuncialis* különböző helyről begyűjtött génbanki tételeinek C-sáv és FISH mintázatában eltérések figyelhetők meg (Badaeva és mtsai 2004, Schneider és mtsai 2005).

2. 5. A különböző molekuláris citogenetikai módszerek kialakulása és felhasználásuk az *Aegilops* fajok vizsgálatára

A diploid és poliploid *Aegilops* fajok első kartiotípus elemzését több mint 40 éve Chennaveeraiah (1960) végezte el hagyományos kromoszómafestési módszerekkel. Ezek a módszerek még nem tették lehetővé az egyes kromoszómák azonosítását, mert sok kromoszóma mérete és kararánya hasonló, a szatellit kromoszómákat azonban egyértelműen meg lehet különböztetni a másodlagos befűződésük alapján. A kromoszómák megkülönböztetésére és azonosítására dolgozták ki később a különböző sávozási és *in situ* hibridizációs technikákat.

Először Caspersson és munkatársai (1968) növényi és állati preparátumok kinakrin (quinacrin) mustárral történő festése után ultraibolya fényben világos és sötét sávokat figyeltek meg (Q-sávozás). A Q-sáv technika azonban nem terjedt el a kutatásban, mivel költséges és a sávok gyorsan veszítenek fényintenzitásukból. Később Gall és Pardue (1969) megfigyelte, hogy Giemsa festéket alkalmazva a kromoszómák denaturációja majd renaturációja után a kromoszómákon jellegzetes sávok jelennek meg. Később, tapasztalataikra alapozva dolgozták ki a Giemsa festési eljárásokat, ezen belül a C-sávozást. Manapság már sokféle sávozási technika létezik a C-sávozáson kívül: N-, F- (fluoreszcens), Hy- G-, Re, AgNOR. Az N-sávozás egyszerűbb, de a centroméra körüli kisebb sávok nem mutathatók ki vele. A különböző kromoszóma-sávozási módszerek lehetővé teszik az egyes kromoszómák azonosítását a specifikus sávmintázat alapján (Friebe és mtsai 1996a).

A heterokromatin kifejezést először Heitz (1928) használta a jobban festődő, kondenzáltabb kromoszóma-régiók jellemzésére. A heterokromatin jellemzője, hogy az interfázisban is megtartja kondenzált formáját. Kétféle heterokromatint különböztetünk meg: a fakultatív heterokromatin a kromoszómákon időszakosan, csak egyes fázisokban jelenik meg, míg a konstitutív heterokromatin a homológ kromoszómákon mindig egyformán jelenik meg, mert olyan kromoszómaszegmensek összessége, melyek repetitív

szekvenciákat tartalmaznak. A C-sávozás neve arra utal, hogy a kromoszómák konstitutív heterokromatikus régióit festi meg. A C-sávok mennyisége azonban közvetlenül nem hozható kapcsolatba a repetitív szekvenciák mennyiségével, ugyanis vannak olyan repetitív szekvenciák, amelyek nem festődnek C-sávozással, így nem azonosíthatók ezzel a módszerrel (Schweizer és mtsai 1990). A C-sávozási módszereket a gabonafélék közül először rozs, tritikálé és búza kromoszómák azonosítására használták sikeresen (Verma és Rees 1974, Vosa 1974, Gill és Kimber 1974 a,b, Hadlaczký és Belea 1975). Napjainkban a C-sávozás nemcsak a 21 búza kromoszómapár, hanem a 42 kromoszómakar közül 35 azonosítását is lehetővé teszi (Gill és mtsai 1991). A C-sávok a kromoszómák centroméráján, teloméráján és nukleolusz organizáló régiókban (NOR) helyezkednek el. A C-sáv technika hátránya, hogy a sávok kiértékelése nehézkes, nagy gyakorlat szükséges hozzá. Előnyeként megemlíthető a módszer olcsósága. A C-sávok elhelyezkedésére nagy variabilitás jellemző, amely azonban nem csak a vizsgált búzafajták közötti polimorfizmustól, hanem a vizsgálat körülményeitől is függ (Friebe és Gill 1994). A C-sávok variabilitását a diploid *Aegilops* fajokon is megfigyelték (Friebe és mtsai 1992, 1993, 1995 a, b, 1996 c, Friebe és Gill 1995, Badaeva és mtsai 1996 a,b). Napjainkig az összes diploid *Aegilops* faj C-sáv kariotípusát kidolgozták (Friebe és mtsai 1992, 1993, 1995 a, b, 1996 c, Friebe és Gill 1995, Badaeva és mtsai 1996 a,b) és több poliploid *Aegilops* faj (*Ae. peregrina*, *Ae. cylindrica*, *Ae. geniculata*, *Ae. crassa*, *Ae. kotschy*, *Ae. biuncialis*, *Ae. columnaris*, *Ae. neglecta*) C-sáv kariotípusát is elkészítették (Badaeva és mtsai 1998, 2002, 2004; Friebe és mtsai 1996 d, 1998; Linc és mtsai 1999). Badaeva és mtsai (2004) több poliploid *Aegilops* faj C-sáv kariotípusát elkészítették, az egyes fajokon belül előforduló változatok C-sáv mintázatát is összehasonlították. A sávmintázat értékeléséhez az *Aegilops* fajoknál is nagy gyakorlat szükséges, mert sok sáv figyelhető meg az *Aegilops* fajok kromoszómáin. A sávok a kromoszómák telomérás és centromérás régióiban helyezkednek el (Friebe és mtsai 1993). Az *Ae. comosa* és az *Ae. geniculata* 2M és 5M kromoszómái nem különböztethetők meg a C-sáv mintázat alapján (Friebe és mtsai 1999).

Napjainkra a C-sávozási módszerek helyett az *in situ* hibridizációs technikákat (fluoreszcens *in situ* hibridizáció és genomi *in situ* hibridizáció) alkalmazzák a leggyakrabban. Ezek a módszerek költségesek, azonban a kiértékelés könnyebb, kevesebb gyakorlatot igényel, mint a sávozási eljárásoknál. Az első *in situ* hibridizációs módszerek során radioaktív izotópokat használtak a DNS szekvenciák jelölésére (Gall és Pardue 1969). Az izotópokat azonban nagy odafigyeléssel kellett kezelni és a hibridizációs jelek

autoradiográfiával történő előhívása sok időt vett igénybe, ezért kidolgozták a nem radioaktív jelölési eljárásokat. Biotinnal jelölt DNS próbákat Rayburn és Gill (1985) használt először növényi kromoszómákon. A fluoreszcens eljáráson alapuló kimutatási módszerek még egyszerűbben kivitelezhetővé tették az *in situ* hibridizációt, így a fluoreszcens festékek használata gyorsan elterjedt (fluoreszcens *in situ* hibridizáció) (Jiang és Gill 1994). A fluoreszcens *in situ* hibridizáció (FISH) során vagy jelölt fluorokrómokat építünk be a DNS szekvenciába (közvetlen jelölés) vagy nem a DNS szekvenciába beépített nukleotidokat, hanem a detektálási folyamat során hozzájuk kapcsolódó antitesteket jelöljük fluoreszcens festékkel (közvetett jelölés). A közvetett jelölés előnye, hogy érzékenyebb, erősebb hibridizációs jeleket kapunk. A multicolor FISH módszer elterjedésével -amely során párhuzamosan több DNS próbát jelölnek meg különböző színű fluorokrómmal- lehetővé vált egyszerre több DNS próba hibridizációs helyeinek kimutatása egy preparátumon (Mukai és mtsai 1993). A különböző gabonafélék genomjából izolált repetitív DNS szekvenciák próbaként történő alkalmazása lehetővé tette a gabonafélék genomjainak molekuláris citogenetikai vizsgálatát (Jiang és Gill 1994). Rayburn és Gill (1985) megfigyelte, hogy a rozsából izolált 120 bp hosszú repetitív DNS szekvenciákat tartalmazó próba főleg a búza B genomjának kromoszómáihoz hibridizál. A pSc119.2 próbával a búza kromoszómák közül az összes B genomhoz tartozó kromoszóma, az A genom kromoszómái közül a 4A és 5A kromoszóma azonosítható (Rayburn és Gill 1985). A pAs1 repetitív DNS próbával, amelyet az *Aegilops tauschii* genomjából izoláltak, a D genom kromoszómái felismerhetők (Rayburn és Gill 1986). Ezt a két DNS próbát együtt alkalmazva a búza 21 pár kromoszómájából 17 pár azonosítható (Rayburn és Gill 1985, 1986, Mukai 1993). Pedersen és Langridge (1997) egy GAA trinukleotidot nagy kópiaszámban tartalmazó új DNS próbát állított elő. A GAA és pAs1 DNS próbákkal mind a 21 búza kromoszómapár azonosítható. A GAA trinukleotidot tartalmazó DNS próba a búza kromoszómáin sok hibridizációs jelet ad, ezért a kromoszómák nagyobb biztonsággal különböztethetők meg egymástól ezzel a próbával (Pedersen és Langridge 1997). Gerlach és Bedbrook (1979) egy búzából izolált riboszomális DNS szakaszt emésztett EcoR1 restrikciós enzimmel. Így egy olyan DNS próbát kapott (pTa71 próba), amely a kromoszómák NOR régiójában (Nukleolusz Organizáló Régió) ad hibridizációs jelet. A pTa71 DNS klón tehát segítséget nyújt a szatellites kromoszómák azonosításában. A fluoreszcens *in situ* hibridizáció alkalmas a búzával rokon fajok (*Secale*, *Hordeum*, *Aegilops*) kromoszómáinak azonosítására is. Eddig több diploid (Castilho és Heslop-Harrison 1995, Badaeva és mtsai 1996 a,b) és poliploid

(Mukai és mtsai 1996, Badaeva és mtsai 1998, Badaeva és mtsai 2004) *Aegilops* faj kariotípusát elkészítették, de számos *Aegilops* faj FISH kariotípusa máig nem készült el. Az *Aegilops* fajok FISH mintázata kevésbé összetett, mint a C-sáv mintázatuk. A multicolor FISH segítségével a különböző hibridizációs jelek kiértékelése könnyebb az *Aegilops* kromoszómákon, mert a FISH jelek különböző színűek, míg a C-sávozásnál minden sáv azonos színű. Míg a C-sávok estében a sávok közel fele mutat eltéréseket az adott faj különböző származású egyedei között (Friebe és mtsai 1992, Friebe és Gill 1995), addig az *in situ* hibridizáció során pSc119.2 és pAs1 DNS klónokkal nem mutatható ki ekkora eltérés a fajon belül (Badaeva és mtsai 1996 a, b, Schneider és mtsai 2005). A FISH mintázat alapján a faj- és nemzetséghibridekben és azok származékaiban is lehetővé vált az egyes kromoszómák azonosítása. A különböző fajokhoz és nemzetségekhez tartozó kromoszómák megkülönböztetése, kimutatása azonban többnyire a genomi *in situ* hibridizációval (GISH) történik (Schwarzacher és mtsai 1989).

A genomi *in situ* hibridizáció során a donor faj fluorokrómmal jelölt teljes genomi DNS-ét használják hibridizációs próbaként, és a recipiens faj jelöletlen DNS-ét alkalmazzák blokkoló DNS-ként (Schwarzacher és mtsai 1989, Le és mtsai 1989). Ezzel a módszerrel lehetséges a két faj genomjának megkülönböztetése és az intergenomikus transzlokációk kimutatása (Mukai és mtsai 1993, Molnár-Láng és mtsai 2000a, b, 2005, Zemetra és mtsai 1998). A GISH módszer alkalmas továbbá a poliploid növényfajokban az egyes genomok közötti átrendeződések kimutatására is (Linc és mtsai 1999, Benavente és mtsai 2001). A transzlokációkban a beépült kromoszóma-szegmentum mérete és a transzlokációs töréspont helye is meghatározható. A GISH alkalmas továbbá a két faj közötti kromoszóma-párosodások kimutatására is. A GISH módszerrel a közeli rokonságban álló fajok kromoszómáit nehezebb megkülönböztetni, mint a távolabbi rokonságban lévőket. Ennek tulajdonítható az, hogy a GISH módszer nehezebben kivitelezhető a *Triticum-Aegilops* hibridekben és származékaikban (Molnár és mtsai 2005), mint a búza és árpa kromoszómákat tartalmazó genetikai alapanyagokban (Molnár-Láng és mtsai 2000 a,b, 2005). Napjainkban a genomi *in situ* hibridizáció érzékenységének növelésével lehetővé vált a poliploid fajokban az egyes genomok megkülönböztetése. Mukai és munkatársai (1993) a termesztett búzában GISH módszerrel kimutatták, hogy a 4A kromoszóma hosszú karjának 32%-a egy B genomhoz tartozó kromoszómából származik. *In situ* hibridizációs módszerek felhasználásával a *Triticum turgidum* L. és a *Triticum aestivum* L. 4A kromoszómáin pericentrikus inverziót és 4AL-5AL-7BS kromoszómákat magába foglaló ciklikus transzlokációt mutattak ki (Devos és mtsai 1993). Jiang és Gill (1994) a tetraploid

Triticum timopheevi Zhuk. búzafajban a 6A-1G-4G kromoszómákat érintő ciklikus transzlokációt azonosított kromoszóma-sávozással és *in situ* hibridizációval. Számos kromoszóma-átrendeződést mutattak ki a poliploid *Aegilops* fajokban is. Benavente és mtsai (2001) az *Ae. geniculata* U és M genomját, míg Linc és mtsai (1999) az *Ae. cylindrica* C és D genomját különböztették meg egymástól GISH-sel. Linc és mtsai 1999 a C és D genomok között intergenomikus átrendeződéseket mutattak ki. A fenti eredmények mutatják, hogy a kromoszóma-sávozási és *in situ* hibridizációs módszerek alkalmasak a búza és rokonsági köre között a kromoszóma-átrendeződések kimutatására.

A C-sávozási vizsgálatok igazolták Zohary és Feldman elméletét az állandó és változó genomokról: C-sáv polimorfizmust figyeltek meg sok tetraploid és diploid *Aegilops* faj kromoszómáin (Badaeva és mtsai 1996a, Badaeva és mtsai 2004). A C-sáv mintázatok polimorfizmusa alapján feltételezhető, hogy a kromoszóma átrendeződések a repetitív szekvenciák elhelyezkedésében és mennyiségében is okoztak változásokat, amely a FISH polimorfizmust eredményezi az U és M genom kromoszómáin. Zohary és Feldman (1962) elméletét igazolják az U és az M genom kromoszómáin tapasztalt fluoreszcens *in situ* hibridizációs különbségek (Badaeva és mtsai 1996 a, b). A repetitív DNS szekvenciák elhelyezkedése nagyobb variabilitást mutat az M genom kromoszómáin, mint az U genom kromoszómáin (Chee és mtsai 1995). Ezeket a megfigyeléseket később alátámasztották az STS primerekkel (Chee és mtsai 1995), repetitív DNS hibridizációval (Resta és mtsai 1996) és AFLP analízissel is (Monte és mtsai 2001).

Az előbbi példák szemléltetik, hogy a molekuláris citogenetikai technikáknak nagy szerepük van az *Aegilops* fajok származásának és széles genetikai variabilitásának feltárásában. A Giemsa C-sávozás és napjainkban az ISH technikák új adatokat szolgáltatnak a vad búzafajok genetikai rokonságáról és segítséget nyújtanak a termesztett búza származásának vizsgálatában is.

Az *Aegilops* fajokon végzett C-sávozási és FISH vizsgálatokkal lehetővé vált a különböző *Aegilops* fajokkal létrehozott genetikai anyagokban (addíciós-, szubsztitúciós- és transzlokációs vonalak) az *Aegilops* kromoszómák azonosítása.

2. 6. *Triticum* - *Aegilops* fajhibridek, addíciós vonalak előállítása és molekuláris citogenetikai elemzése

Az idegen fajú keresztezések egyik célja rezisztencia gének beépítése a termesztett búza genetikai állományába (Belea 1986, Dudits és Heszký 2000). Az idegen fajú génátvitel első lépése faj- és nemzetséghibridek létrehozása. A búza és az *Aegilops* fajok közeli rokonsága miatt a két nemzetség a természetben is könnyen kereszteződhet. Így érthető, hogy már a kutatások kezdeti időszakában is a világ számos területéről beszámoltak be spontán *Triticum* $\times$ *Aegilops* hibridekről (Popova 1923, Leighty és Taylor 1927, Jakubciner 1932 és Vavilov 1935). Magyarországon Dégen (1917) és Rajháthy (1954) írta le spontán *Triticum* $\times$ *Aegilops* hibridek létrejöttét. Synder és mtsai (2000) *T. aestivum* $\times$ *Ae. cylindrica* hibrideket búzával visszakeresztezve fertilis BC₁ növények létrejöttét figyelték meg. Már a 20. század első felében beszámoltak mesterséges körülmények között létrehozott *Triticum* $\times$ *Aegilops* hibridekről (Lelley és Rajháthy 1955, Sears 1956). A hibridekkel való visszakeresztezés után addíciós és szubsztitúciós vonalak hozhatók létre (Friebe és mtsai 1995 a, 1996 b, 1999 2000, 1. táblázat). Az *Aegilops* nemzetség legtöbb tagjával létrehoztak teljes diszómás addíciós sorozatokat, de *T. aestivum*- *Ae. biuncialis* teljes diszómás addíciós sorozatot még nem állítottak elő (1. táblázat).

1. táblázat: Napjainkig előállított fontosabb *Triticum aestivum* × *Aegilops* hibridek, addíciós-, szubsztitúciós- és transzlokációs vonalak (az 1988 előtt előállított addíciós, szubsztitúciós és transzlokációs vonalakokat ld. még Shepherd és Islam 1988). Ahol a ma használt nevezéktan eltér az irodalmi hivatkozásban található *Aegilops* fajnévtől ott a ma használt elnevezés zárójelben látható.

Növényi anyag	Hivatkozás
<i>Triticum</i> - <i>Aegilops</i> hibridek/ visszakeresztett vonalak	
<i>Triticum</i> x <i>Aegilops</i> hibridek (mind a 23 <i>Aegilops</i> fajjal 1983-ig)	Sharma és Gill 1983 (szemle)
<i>Aegilops cylindrica</i> - <i>Triticum aestivum</i> hibridek	Belea 1968 Kőszegi és mtsai 1990 Belea 1986
Különböző <i>Triticum</i> - <i>Aegilops</i> hibridek	
Különböző <i>Triticum</i> - <i>Aegilops</i> hibridek	Farooq és mtsai 1990
<i>Triticum aestivum</i> - <i>T. longissimum</i> (<i>Ae. longissima</i>) hibridek	Narjano és Maestra 1995
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. biuncialis</i> hibridek	Özgen 1983 Logojan és Molnár-Láng 2000
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. kotschy</i> BC vonalak	Thiele és mtsai 2002
<i>Triticum</i> - <i>Aegilops</i> addíciós vonalak	
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. umbellulata</i> addíciós vonalak	Kimber 1967 Friebe és mtsai 1995a
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. mutica</i> (<i>Amblyopyrum muticum</i>) addíciós vonalak	Dover 1973
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Aegilops kotschy</i> addíciós vonalak	Driscoll 1973-74
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. longissima</i> addíciós vonalak	Feldman 1975 Hart és Tuleen 1983 Feldman, unpublished, ld. Shepherd és Islam 1988
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. ventricosa</i> addíciós vonalak	Dosba és mtsai 1978 Delibes és mtsai 1981 Rivoal és mtsai 1986
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. sharonensis</i> addíciós vonal	Miller és mtsai 1982
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. bicornis</i> addíciós vonalak	Riley és Chapman unpublished, Shepherd és Islam 1988
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. searsii</i> addíciós vonalak	Pietro és mtsai 1988
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. markgrafii</i> (<i>Ae. caudata</i>) addíciós vonalak	Schubert és Blüthner 1995
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. caudata</i> amfiploidok és addíciós vonalak	Friebe és mtsai 1992
<i>Triticum aestivum</i> - <i>T. peregrinum</i> (<i>Ae. peregrina</i>) addíciós vonalak	Friebe és mtsai 1996d
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. variabilis</i> (<i>Ae. peregrina</i>) addíciós vonalak	Spetsov és mtsai 1997
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. geniculata</i> addíciós vonalak	Friebe és mtsai 1999
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Aegilops speltoides</i> addíciós vonalak	Friebe és mtsai 2000
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. biuncialis</i> addíciós vonalak	Schneider és mtsai 2005
<i>Triticum</i> -<i>Aegilops</i> szubsztitúciós vonalak	
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. umbellulata</i> - <i>Ae. sharonensis</i> dupla szubsztitúciós vonal	Reader és Miller 1987
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. umbellulata</i> szubsztitúciós vonalak	Riley és mtsai 1973
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. caudata</i> szubsztitúciós vonalak	Muramatsu 1973
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. sharonensis</i> szubsztitúciós vonalak	Miller és mtsai 1982
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. longissima</i> szubsztitúciós vonal	Netzle és Zeller 1984
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. tauschii</i> szubsztitúciós vonalak	Conner és mtsai 1988
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. longissima</i> szubsztitúciós vonalak	Millet és mtsai 1988
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. variabilis</i> (<i>Ae. peregrina</i>) szubsztitúciós vonalak	Spetsov és mtsai 1997
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. speltoides</i> szubsztitúciós vonalak	Eser 1998
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. ovata</i> (<i>Ae. geniculata</i>) szubsztitúciós vonalak	Dhaliwal és mtsai 2002
<i>Triticum</i> -<i>Aegilops</i> transzlokációs vonalak	
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Aegilops</i> transzlokációs vonalak	Friebe és mtsai 1996 b (szemle)
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. comosa</i> transzlokációs vonalak	Riley és mtsai 1966, 1968 Miller és mtsai 1988a
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. umbellulata</i> transzlokációs vonalak	Koebner és Shepherd 1987 Friebe és mtsai 1995a
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. longissima</i> transzlokációs vonalak	Donini és mtsai 1995
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. speltoides</i> transzlokációs vonalak	Lapochkina és mtsai 1996 Eser 1998
<i>Triticum aestivum</i> - <i>Ae. ovata</i> (<i>Ae. geniculata</i>) transzlokációs vonalak	Dhaliwal és mtsai 2002

Az addíciós vonalak egy idegen fajból származó kromoszómapárt hordoznak a búza genomja mellett, míg a szubsztitúciós vonalak esetében a búza egy kromoszómapárját egy idegen fajból származó kromoszómapárral helyettesítjük. Az addíciós- és szubsztitúciós vonalak fontos szerepet játszanak a transzlokációs vonalak létrehozásában, amelyek alapanyagok lehetnek az agronómiailag fontos tulajdonságok beépítéséhez a búzába (1. táblázat). Az addíciós- és szubsztitúciós vonalak előállítása azonban nehézségekbe ütközhet, mert az *Aegilops* fajok több kromoszómája is hordoz gametocid géneket (Endo és Tsunewaki 1975, Endo és Katayama 1978, Maan 1975). Az *Ae. caudata* 3C (Endo és Katayama 1978), az *Ae. cylindrica* 2C (Endo 1996), az *Ae. geniculata* 4M (Kynast és mtsai 2000) az *Ae. sharonensis* 2S és 4S (Maan 1975), az *Ae. triuncialis* 3C (Endo és Tsunewaki 1975), az *Ae. longissima* 2S és 4S (Maan 1975) az *Ae. speltoides* 2S és 6S kromoszómája (Tsujiimoto és Tsunewaki 1983, 1984) is tartalmaz gametocid géneket (Gc faktorokat). Tsujiimoto és Tsunewaki (1984) egy *Ae. speltoides*-ből származó gametocid génnek búza genomba történő beépüléséről számolt be. Az *Aegilops* kromoszómák hatására a hím- és női gaméták fertilitása csökken a *Triticum* - *Aegilops* addíciós vonalakban, az amfiploidok és a monoszómás addíciós vonalak nagyobb kromoszómális instabilitást mutatnak, mint a diszómás addíciók (Sutka 2004). Megfigyelték, hogy az egy *Aegilops* kromoszómát tartalmazó monoszómás addíciós vonalakban a kromoszómák törése, egyes szakaszok deléciója és az így keletkezett fragmentumok összeolvadása figyelhető meg azokban az utódokban, amelyekben az *Aegilops* kromoszóma már nincs jelen (Endo 1988). Miller és mtsai (1982) megállapították, hogy az *Ae. sharonensis* 4S kromoszómája -melyet 'kakukk' kromoszómának neveztek el- 100%-os gyakorisággal adódik át az utódokba, ezért nem lehetett teljes addíciós sorozatot előállítani. Más *Aegilops* fajok esetében is megfigyelték, hogy az egyes *Aegilops* kromoszómák különböző gyakorisággal adódnak át a búza genomjába (Miller 1983), ennek ellenére több *Aegilops* fajból állítottak teljes addíciós és szubsztitúciós sorozatokat (1. táblázat). Az előbb felsorolt okok miatt a Gc faktrok megnehezítik az addíciós és szubsztitúciós vonalak előállítását, azonban hasznosak lehetnek a különböző deléciós vonalak előállításában, melyekkel lehetőség nyílik egyes molekuláris markerek fizikai térképezésére.

Friebe és mtsai (1995a, 1996 a,b, 1999, 2000) eddig számos *Triticum aestivum* - *Aegilops* addíciós vonalat állítottak elő. Az addíciós vonalakat C-sávozással azonosították. A C-sávok mérete és elhelyezkedése nagy változatosságot mutat az egyes *Aegilops* fajokon belül is, ezért sok különböző származású génbanki tétel vizsgálata volt szükséges az addíciós vonalak azonosításához. Azonban a kromoszómákon nagy mennyiségben

megjelenő C-sávok lehetővé tették a transzlokációk azonosítását is (Friebe és mtsai 1992). Friebe és mtsai (1992) *T. aestivum* - *Ae. caudata* amfiploid növényekben azonosítottak egy, a búza kromoszómái között létrejött transzlokációt (T3BL·6BL és T3BS·6BS), sőt a C-sávozási módszerrel a búza és az *Aegilops* kromoszómák közötti átrendeződéseket is kimutatták. Miller és mtsai (1982) C-sáv technikával azonosították a *T. aestivum* - *Ae. sharonensis* addíciós- és szubsztitúciós vonalakban az *Ae. sharonensis* 4S kromoszómáját. Dhaliwal és mtsai (2002) C-sávozással azonosították a *T. aestivum* - *Ae. geniculata* 5D/5M szubsztitúciót. Az előbbi példák mutatják, hogy C-sávozás alkalmas idegen fajú kromoszómák kimutatására búza háttérben. A C-sávok kiértékelése azonban nagy gyakorlatot igényel, a fluoreszcens *in situ* hibridizációs mintázatok elemzése egyszerűbb a *Triticum aestivum* × *Aegilops* hibrideknél és származékaiknál (Schneider és mtsai 2005).

2. 7. Agronómiailag hasznos gének átvitele az *Aegilops* fajokból a termesztett búzába

Az idegen fajú génátvitel transzlokációs vonalak előállításával valósítható meg. A transzlokációs vonalak egy része agronómiailag hasznos tulajdonságokat kódoló géneket tartalmazhat. Transzlokációs vonalak előállításával több agronómiailag hasznos gént juttattak be idegen fajokból a termesztett búzába (2. a és b táblázat).

Először McFadden (1930) vitt át betegség-ellenállóságot rokon fajokból a búzába. Knott és Dvorak (1976) összefoglalták, mely idegen fajokból építettek be agronómiailag hasznos tulajdonságokat a termesztett búzába. Sears (1956) kromoszómatoréseket indukált besugárzással, amely elősegítette az *Ae. umbellulata* rozsdarezisztenciájának beépülését a búza genomjába. A homológ kromoszómák párosodását a búza 5B kromoszómájának hosszú karján elhelyezkedő *Ph1* gén szabályozza. A *Ph1* gén gátló hatását a homeológ kromoszómák párosodására először Riley és mtsai (1968) írták le. A homeológ kromoszómák közti párosodás indukálása azonban lehetséges a *Ph1* gént nem tartalmazó mutáns vonalak felhasználásával. Először a Chinese Spring fajtaival állítottak elő *ph* mutáns vonalat (Sears 1977). Később egy gyengébb hatású *Ph2* gént is kimutattak a búza genomjában (Sears, 1984). Az *Ae. speltooides*-ből a búzába épített *Ph* szuppresszor gén - amely hatására a búza kromoszómái az idegen fajból származó kromoszómákkal párosodnak- könnyebbé tette az idegen fajokból származó gének beépítését a termesztett búzába (Dvorak 1977).

2. a táblázat: Az *Aegilops* fajokból a termesztett búzába beépített fontosabb betegség rezisztencia gének

Betegség neve	Fajnév	Rezisztencia gén	Hivatkozás
Levélfoltosodás (<i>Puccinia recondita</i>)	<i>Ae. umbellulata</i> <i>Ae. speltoides</i> <i>Ae. tauschii</i> <i>Ae. ventricosa</i> <i>Ae. geniculata</i> <i>Ae. triuncialis</i>	<i>Lr9</i> <i>Lr28, Lr35, Lr36, Lr51</i> <i>Lr21, Lr22, Lr32, Lr39, Lr40, Lr41, Lr42, Lr43</i> <i>Lr37</i> több levélfoltosodás-rezisztencia gén	Sears 1956 Schachermayr és mtsai 1994 Dvorak 1977 McIntosh és mtsai 1982 McIntosh 1988 Naik és mtsai 1998 Helguera és mtsai 2005 Dyck és Kerber 1970 Cox és Gill 1992 Cox és mtsai 1994 Hussien és mtsai 1997 Bariana és McIntosh 1993 Seah és mtsai 2001 Dhaliwal és mtsai 2002 Aghaee-Sarbarzeh és mtsai 2002
Szártörő (<i>Puccinia graminis</i>)	<i>Ae. speltoides</i> <i>Ae. comosa</i> <i>Ae. ventricosa</i>	<i>Sr32, Sr39</i> <i>Sr34</i> <i>Sr38</i>	McIntosh 1988 Kerber és Dyck 1990 McIntosh és mtsai 1982 Bariana és McIntosh 1993 Seah és mtsai 2001
Sárgarostás (<i>Puccinia striiformis</i>)	<i>Ae. comosa</i> <i>Ae. tauschii</i>	<i>Yr8</i> <i>Yr28</i> <i>Yr17</i>	Riley és mtsai 1968 McIntosh 1988 Bariana és McIntosh 1993 Seah és mtsai 2001
Lisztharmat (<i>Erysiphe graminis</i>)	<i>Ae. speltoides</i> <i>Ae. longissima</i>	<i>Pm12</i> <i>Pm13</i> <i>Pm2, Pm19</i>	Miller és mtsai 1987 Jia és mtsai 1996 Ceoloni és mtsai 1988 Celoloni és mtsai 1992 Donini és mtsai 1995 Lutz és mtsai 1995
Búza szártörő gomba (szemfoltos szártörőbetegség) (<i>Tapesia yellundae</i>)	<i>Ae. ventricosa</i>	<i>Pch1</i>	Jahier és mtsai 1978 Huguet-Robert és mtsai 2001

2. b táblázat: Az *Aegilops* fajokból a termesztett búzába beépített fontosabb kártevőkel szembeni rezisztencia gének

Kártevő neve	Fajnév	Rezisztencia gén	Hivatkozás
Cisztaképző fonálféreg (<i>Heterodera avenae</i>)	<i>Ae. ventricosa</i> <i>Ae. tauschii</i> <i>Ae. triuncialis</i>	<i>Cre2, Cre5, Cre6</i> <i>Cre3, Cre4</i> <i>Cre7</i>	Delibes és mtsai 1993 Jahier és mtsai 1996, 2001 Eastwood és mtsai 1991 Romero és mtsai 1998
Gyökérgubacs fonálféreg (<i>Meloidogyne naasi</i>)	<i>Ae. peregrina</i>	<i>Mn1</i>	Yu és mtsai 1990 Barloy és mtsai 2000
Hesszeni légy (<i>Mayetiola destructor</i>)	<i>Ae. tauschii</i> <i>Ae. triuncialis</i> <i>Ae. ventricosa</i>	<i>H22, H23, H24, H13, H26</i> <i>H30</i> <i>H24, H27</i>	Raupp és mtsai 1993 Gill és mtsai 1987 Cox és Hatchett 1994 Martin-Sanchez és mtsai 2003 Delibes és mtsai 1997a,b
Zöld gabonalevéltetű (<i>Schizaphis graminum</i>)	<i>Ae. tauschii</i> <i>Ae. speltoides</i>	<i>Gb3</i> <i>Gb4</i> <i>Gbz</i> <i>Gba</i> <i>Gbx</i> <i>Gb5</i>	Hollenhorst és Joppa 1983 Weng és Lazar 2002 Martin és mtsai 1982 Gill és Raupp 1987 Flinn és mtsai 2001 Zhu és mtsai 2004 Smith és Starkey 2003 Weng és Lazar 2002 Dubcovsky és mtsai 1998

Az Egyesült Államokban az őszi búzafajták egy része (pl. Arthur 71) az *Aegilops umbellulata*-ból (Sears 1956) származó *Lr9* (*Lr*= leaf rust) levélrozsdá-rezisztencia gént hordozza, azonban ezek a transzlokációk csökkentették a termés mennyiségét és később elvesztették ellenállóságukat a levélrozsdá fertőzéssel szemben. Az *Lr9* gén az *Ae. umbellulata* 6U kromoszómájának hosszú karján helyezkedik el (Athwal és Kimber 1972), melyhez szoros kapcsoltságban lévő molekuláris markereket is állítottak elő (Schachermayr és mtsai 1994). Az *Ae. speltoides*-ből származó *Lr28* gént Dvorak (1977) építette be a búza genomjába. Az *Lr28* gén a búza 4A kromoszómához transzlokálódott, melynek elhelyezkedését monoszómás analízissel állapították meg a búza genomban (McIntosh és mtsai 1982). Az *Lr28* génnel együtt nem vittek át más káros tulajdonságokat a búza genomjába. Az *Lr28* gén Ausztráliában széles körben elterjedt, továbbá hatásosan működik Európában és Dél-Ázsiában a levélrozsdá fertőzés ellen, azonban Észak-Amerika egyes területein már nem hatásos (McIntosh és mtsai 1995). Az *Ae. speltoides*-ből származó *Lr36* levélrozsdá rezisztencia gén a búza 1B és 6B kromoszómájához transzlokálódott (Dvorak 1977, Dvorak és Knott 1990). Az *Lr21* és *Lr22* levélrozsdá-rezisztencia gének az *Ae. tauschii* genomjából származnak (Rowland és Kerber 1974). Kerber és Dyck (1990) az *Lr35* levélrozsdá gént építették be a búza genomjába. Dhaliwal és munkatársai (2002) az *Ae. geniculata* levélrozsdá rezisztenciáját juttatták be a termesztett búzába. Az egyik transzlokáció, amely az 5M kromoszóma hosszú karjának csak egy rövid szegmentumát hordozta, ígéretes rezisztencia forrásnak bizonyult nemcsak a levél-, de a sárgarozsdával szemben is (Aghaee-Sarbarzeh és mtsai 2002).

Riley és mtsai (1968) kromoszóma-párosodást indukáló *Ae. speltoides* vonalakat használtak fel homeológ rekombinációk létrehozására, így sikerült az *Sr34* (*Sr*= stem rust, szárrozsdá) és *Yr8* (*Yr*= yellow rust, sárgarozsdá) gént az *Ae. comosa*-ból a búza genomjába bejuttatni. Az *Yr8* gént különböző transzlokációk tartalmazzák a búza genomban T2D·2M (Miller és mtsai 1988 a, b), T2A·2M (McIntosh és mtsai 1982). Sears és mtsai (1977), McIntosh és mtsai (1982) homeológ rekombináció segítségével építették be az *Sr32* gént a búza 2A, 2B ill. 2D kromoszómájába az *Ae. speltoides* 2S kromoszómájából. Kerber és Dyck (1990) homeológ rekombinációval juttatta be az *Sr39* szárrozsdá gént az *Ae. speltoides*-ből a búza 2B kromoszómájába. Az *Ae. speltoides*-ből az *Lr28*, *Sr32*, *Sr39*, *Pm12* (*Pm*= powdery mildew, lisztharmat) géneket (Sears 1977, Kerber és Dyck 1990) vitték át a búza genomjába. A *Pm12* gént először Miller és mtsai (1987) juttatták be az *Ae. speltoides*-ből a termesztett búzába. A *Pm13* gént Ceoloni és mtsai (1988, 1992) homeológ rekombinációval építették be a búza genomjába az *Ae. longissima*-

ból. Ez a gén a 3S kromoszómán található, az egyes transzlokációs vonalak a 3S kromoszóma különböző nagyságú darabjait hordozzák (Donini és mtsai 1995). A *Pm13* gént már felhasználták különböző búza és durum búza vonalak előállításához (Ceoloni és mtsai 1996). Doussinault és mtsai (1983) a *Pch1* szemfoltos szártőbetegség (*Tapesia yallundae*) elleni rezisztencia gént építették be a búza genomjába az *Ae. ventricosa*-ból. A *Pch1* gén számos termesztett búzafajtában kimutatható volt és a búza 7DL karján lokalizálták (Jahier és mtsai 1979). Későbbi vizsgálatok kimutatták, hogy ez a transzlokáció a *Pch1* gén mellett hordozta a *Sr38*, az *Lr37* és az *Yr17* rezisztencia géneket is, amelyek szárrozsdaival, levélrozsdaival és sárgarozsdaival szembeni ellenállóságot biztosítottak. Az *Ae. ventricosa*-ból és az *Ae. longissima*-ból is juttattak be géneket a búza genomjába (Ceoloni és mtsai 1988, 1992).

Több kártevők elleni rezisztencia gént is beépítettek az *Aegilops* fajokból a termesztett búzába (2. b táblázat). Az *Aegilops* fajokból bejuttatott gének védeltséget biztosíthatnak a különböző fonálférgek, a hesszeni légy és gabona levéltetű kártétele ellen. Az *Ae. speltoides* 7S kromoszómáján helyezkedik el a *Gb5* (*Gb*= greenbug, zöld gabonalevéltetű) rezisztencia gén. Ezt a gént Dubcovsky és mtsai (1998) építették be a termesztett búza genomjába. Friebe és mtsai (1991) azonosították, hogy a *Gb5* gén a búza 7A kromoszómájához transzlokálódott. Az *Aegilops* fajokból számos más kártevők elleni rezisztencia gént vittek át a búza genomjába (2. b táblázat).

A modern molekuláris markerezési eljárások segítségével megkezdődött ezeknek a rezisztencia géneknek a térképezése, ill. pontos helyük meghatározása a búza genomjában (Fedak 1998). Eddig több levélrozsda-rezisztencia gén elhelyezkedését megállapították (Huang és Gill 2001, Raupp és mtsai 2001). Számos hesszeni légy rezisztencia gén lokalizációjáról is beszámoltak már (Delibes és mtsai 1997 a,b, Martín-Sánchez és mtsai 2003), Jahier és mtsai (2001) a *Cre5* cisztaképző fonalféreg rezisztencia gén pontos elhelyezkedését határozták meg (2. a és b táblázat).

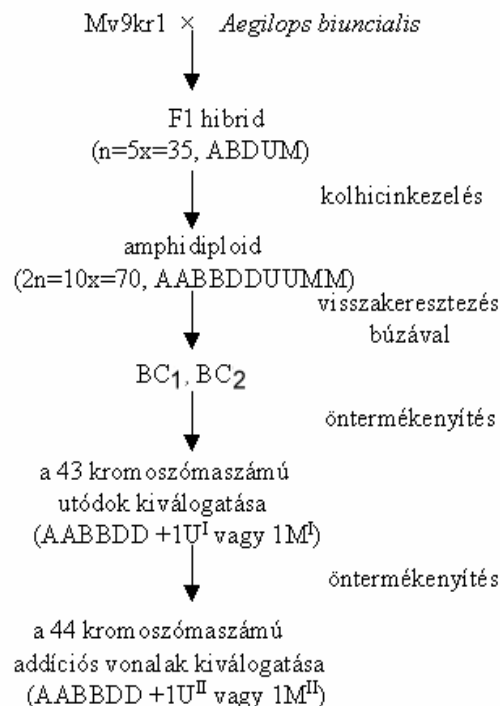
A búza és az *Aegilops* fajok kromoszómái között létrejött kromoszóma-átrendeződések többféle módszerrel tanulmányozhatók. A leggyakrabban a meiotikus kromoszóma-párosodás vizsgálatot, monoszómás analízist, morfológiai és biokémiai tulajdonságok elemzését alkalmazzák. A modern citogenetikai módszerek elterjedésével azonban a hagyományos módszerek mellett a genomi *in situ* hibridizációt alkalmazzák leggyakrabban az intergenomikus átrendeződések kimutatására.

3. Anyagok és módszerek

3. 1 Növényi anyagok

Triticum aestivum L. ssp. *aestivum* ($2n=6x=42$, AABBDD) cv: Chinese Spring, Asakaze komugi, Bánkúti 1201, Ciano 67, Diószegi 200, Fleischmann 481, GK Élet, GK Favorit, GK Mérő, GK Öthalom, Klein-Estrella, Maris-Fundin, Mv Dalma, Mv Mariska, Mv13, Mv19, Mv24, Mv9kr1 búzatörzs (Molnár-Láng és mtsai 1996), Rivoli, Siete Cerros, Siouxland, Songlen, Sunkota (3. táblázat).

Ae. biuncialis Vis. ($2n=4x=28$, UUMM) MvGB642, MvGB382, MvGB376, *Ae. umbellulata* Zhuk. ($2n=2x=14$, UU) TA1829, TA1831, TA1835, MvGB420, *Ae. comosa* Sm. In Sibth. & Sm. ($2n=2x=14$, MM) TA2101, TA1965, TA1968, TA1975 génbanki tételek (4. táblázat), öt korábban Martonvásáron, a Molekuláris Citogenetika csoport által előállított *T. aestivum*- *Ae. biuncialis* diszómás addíciós vonal. Az addíciós vonalak előállításához az O'Mara (1940) által leírt módszert használták. Az addíciós vonalak előállításának módját, az egyes addíciós vonalak származását az 1. ábra és 2. melléklet szemlélteti. Az addíciós vonalak előállítása után is fontos azok fenntartása, citológiai kontrollja, mert az idegen kromoszómapár könnyen eliminálódhat. A kromoszómaszámot a Feulgen festési eljárással állapítjuk meg.



1. ábra: A *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciók előállításának sémája

3. táblázat: Kísérleteinkben felhasznált búzafajták, ill. búzatörzs származása és pedigréje

Búzafajta neve	Búzafajta eredete	Pedigré
Asakaze komugi	Japán	Shirogane-Komugi/Hyk
Bánkúti 1201	Magyarország	Marquis/Bánkúti5
Chinese Spring	Kína	kínai tájfajta
Ciano 67	Mexikó	Pitic-62/(S)Chris/Sonora-64(145)(39)(114)
Mv Dalma	Magyarország, Martonvásár	Szeged/Mv8//Bkn/3/F2098W2-21/4/F2076
Diószegi 200	Magyarország, Martonvásár	szelektált tájfajta
Fleischmann 481	Magyarország	Ruma224/Székács1//Kanred
GK Élet	Magyarország, Szeged	Öthalom//Ságvári/Bounty/3/Mv4/Borjaka
GK Favorit	Magyarország, Martonvásár	Öthalom/Minimano
GK Mérő	Magyarország, Martonvásár	Szoke/Zombor
GK Öthalom	Magyarország, Martonvásár	Szeged/Jubilejnaja50//Szeged
Klein-Estrella	Argentína	Chocico-inta/Chat//Buck-Poncho(1765)
Maris-Fundin	Nagy-Britannia	Wilmorin29/Vogel8058/Capelle/4/CI12633/4/ *Capelle//Heine110/Capelle/3/Nord Desprez39
Mv Mariska	Magyarország, Martonvásár	Delta/Spar//Mv19
Mv13	Magyarország, Martonvásár	Krasnodar1/Zg1477
Mv19	Magyarország, Martonvásár	Gt5239-2//Krasnodar1/Zg1477
Mv24	Magyarország, Martonvásár	Gt13A305//Krasnodar1/Zg1477/3/Krasnodar1/ Zg1477//Kavkaz
Mv9kr1 búzatörzs	Magyarország, Martonvásár	(Mv9xCS)Mv9 BC ₄
Rivoli	Franciaország	Champlein/Reso
Siete Cerros	Mexikó	Penjamo-T-62-(S)/Gabo-55(114)(144)
Siouxland	Egyesült államok	Warrior*5/Agent*2//Kavkaz(289)(605)
Songlen	Ausztrália	Lerma-Rajo-64/Sonora-64-A//Timaglen(39)
Sunkota	Ausztrália	Timson/RN67-451

4. táblázat: Kísérletinkben felhasznált *Aegilops biuncialis*, *Ae. umbellulata* és *Ae. comosa* génbanki tételeinek eredete

Fajok	Martonvásári Génbanki Szám	Eredet	Génbanki Szám
<i>Ae. biuncialis</i>	MvGB642	ICARDA Génbank, Szíria	400940
<i>Ae. biuncialis</i>	MvGB382	ICARDA Génbank, Szíria	401297
<i>Ae. biuncialis</i>	MvGB376	ICARDA Génbank, Szíria	400775
<i>Ae. umbellulata</i>	-	WGRC, Manhattan, KS, USA	TA1829
<i>Ae. umbellulata</i>	-	WGRC, Manhattan, KS, USA	TA1831
<i>Ae. umbellulata</i>	-	WGRC, Manhattan, KS, USA	TA1835
<i>Ae. umbellulata</i>	MvGB420	ICARDA Génbank, Szíria	400723
<i>Ae. comosa</i> var. <i>comosa</i>	-	WGRC, Manhattan, KS, USA	TA2101
<i>Ae. comosa</i> var. <i>subventricosa</i>	-	WGRC, Manhattan, KS, USA	TA1965
<i>Ae. comosa</i> var. <i>comosa</i>	-	WGRC, Manhattan, KS, USA	TA1968
<i>Ae. comosa</i> var. <i>subventricosa</i>	-	WGRC, Manhattan, KS, USA	TA1975

3. 2. Módszerek

3. 2. 1. Citológiai preparátum készítése *in situ* hibridizációhoz

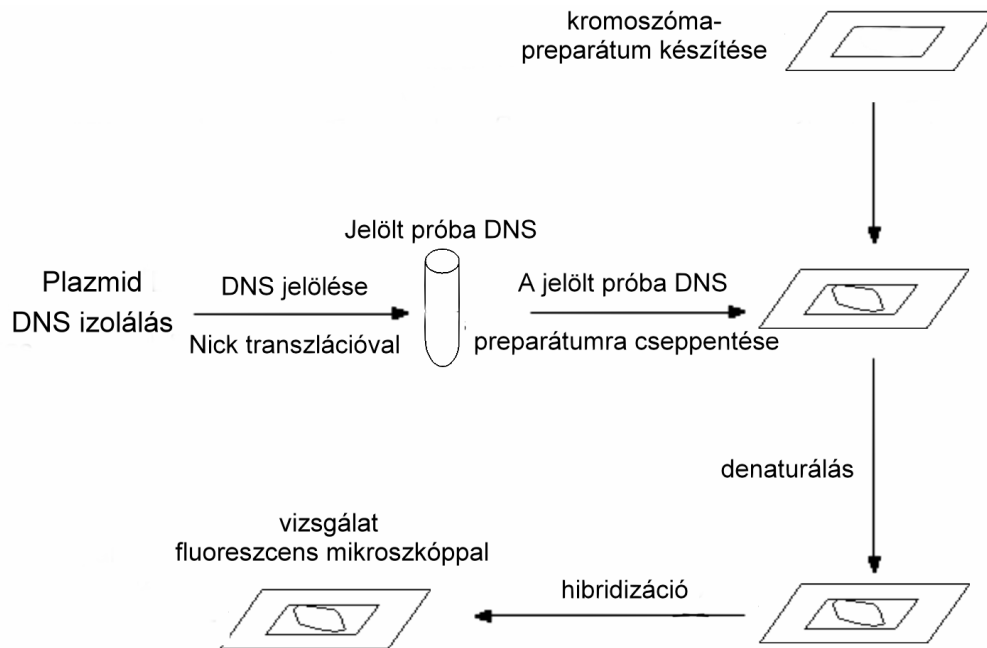
A szemeket nedves szűrőpapírral bélelt Petri-csészébe helyeztük. Miután a csírázás megkezdődött +4°C-os hidegszobába (72 óra hosszat), majd szobahőmérsékletre (26 óra hosszat) tettük a szemeket, hogy az elsődleges gyökerek hossza elérje a 3-5 cm-t. A gyökércsúcsokat 24 órára jeges vízbe helyeztük, ezzel szinkronizálva a sejtek osztódását a metafázisban. Majd abszolút alkohol és jégcet 3:1 arányú keverékébe (fixáló oldat) helyeztük a gyökereket. A gyökereket a fixáló oldatban 37 °C-os termosztátban minimum 4 napig, maximum egy hétig inkubáltuk, majd két óra időtartamra 2 %-os kármecetsav oldatba tettük. A kármecetsav oldatból frissen készített fixáló oldatba helyeztük ismét a gyökereket. Az így fixált gyökércsúcsok -20 °C-on tárolhatók. *In situ* hibridizációhoz abszolút etilalkoholban lemosott tárgylemezt használtunk. A gyökereket kivettük a fixáló oldatból és 10 percre 2%-os kármecetsav oldatba tettük (Linc és mtsai 1999). A gyökérsüveget (kb. 0,5 mm-t) zsilétpengével lemetszettük. A gyökérsüveget borotvával levágtuk, a sejteket bonctűvel a tárgylemezre préseltük. Ezután egy csepp 45%-os ecetsavban óvatosan lefedtük, megkopogtattuk, majd láng felett áthúztuk és erősen megnyomtuk, hogy a citoplazma szétterüljön, ill. a sejtfal és a sejthártya felszakadása után a kromoszómák megfelelően eltávolodjanak egymástól. *In situ* hibridizációra csak az egy sejt soros preparátum alkalmas. Fontos, hogy a preparátumon a kromoszómák egymáshoz közel maradjanak, ne szóródjanak szét és ne maradjon citoplazma a kromoszómák között, mert a hibridizációs jelek nem látszanak kellő intenzitással. A preparátumokat Zeiss/Axiolab fáziskontraszt mikroszkóppal vizsgáltuk. Ha a preparátumot *in situ* hibridizációra alkalmasnak találtuk, folyékony nitrogénben megfagyasztva lepattintottuk a fedőlemezt. A preparátumokat növekvő koncentrációjú etilalkohol sorozat (70%, 90%, 100%) alkalmazásával víztelenítettük. A kész preparátumokat -20°C-on tároltuk felhasználásig.

3. 2. 2. Kromoszómaszám megállapítása Feulgen módszer segítségével gyökércsúcsokban és pollenanyasejtekben

A szemeket az előbb leírt módon csírázattuk és a gyökércsúcsokat is a fentiekkel azonos módon készítettük elő. A kromoszómákat fénymikroszkóppal egy sejtsoros preparátumon tudjuk megfigyelni, ezért a sejteket szövetté szervező cellulózt, hemicellulózt, pektint hidrolizálnunk kell. A gyökereket ezért 1N 60°C-os sósav oldattal 12 percig hidrolizáltuk, majd 10-15 percig bázikus Fuxin oldattal (Sigma) kezeltük. Ha a gyökércsúcs lilás színű, azaz kellően festődött, a fent leírt módszer szerint elkészítettük a dörzspreparátumot, melyet fénymikroszkóppal 20-40 és 100×-os nagyítású objektívekkel vizsgáltunk. Ennél a vizsgálatnál is fontos, hogy a preparátum vékony legyen, a kromoszómák ne legyenek átfedésben, különben nem tudjuk a kromoszómákat megszámlálni.

A meiózis vizsgálata a meiotikus osztódás I. metafázisában történik. A *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonalak kalászhai akkor alkalmasak meiózis vizsgálatra, ha még hasban vannak, 8 cm-rel a zászlóslevél alatt. Az ilyen állapotú kalászokat összegyűjtöttük és a meiózis I. metafázisában lévő portokokat abszolút etilalkohol: jégcet 3:1 arányú keverékében (fixáló oldat) 30 percig szobahőmérsékleten fixáltuk. A fixáló oldatot lecseréltük 70%-os etanolra, a portokokat +4°C-on tároltuk felhasználásig. A portokokat a fejezet elején leírt módszer szerint hidrolizáltuk, bázikus Fuxin oldattal (Sigma) megfestettük, majd dörzspreparátumot készítettünk és meghatároztuk a növények kromoszómaszámát.

3. 2. 3. Az *in situ* hibridizáció (ISH) főbb lépései



2. ábra: Az *in situ* hibridizáció főbb lépései

3. 2. 4. A fluoreszcens *in situ* hibridizációhoz felhasznált DNS próbák

A pSc119.2 DNS próba 120bp hosszúságú, roszból izolált repetitív szekvenciákat tartalmazó DNS szakasz, melyet a pBR322 plazmidba építettek be (Bedbrook és mtsai 1980).

A pAs1 DNS klón az *Ae. tauschii* genomjából izolált nem kódoló DNS szakaszt tartalmazó 1kb hosszú fragmentum, melyet a pUC8 plazmidba klónoztak (Rayburn és Gill 1986).

A pTa71 próba 9,05 kb hosszú EcoR1 restrikciós enzimmel emésztett, búzából izolált riboszomális DNS szakasz (18S, 5,8S és 25S rDNS), melyet a pUC19 vektorba építettek be (Gerlach és Bedbrook 1979).

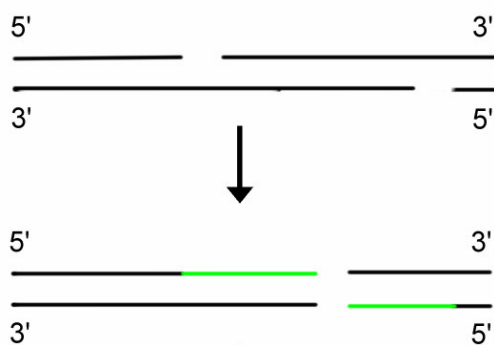
A GAA trinukleotidokat tartalmazó DNS próbát PCR reakcióval szaporítottuk fel teljes genomi DNS-ből a Vrána és mtsai (2000) által leírt módon (Molnár és mtsai 2005).

3. 2. 5. Plazmid DNS izolálása fluoreszcens *in situ* hibridizációhoz

A pBR322 és pUC19 plazmidokba klónozott pSc119.2 és pAs1 repetitív DNS klónokat tartalmazó transzformáns baktériumokat 80%-os glicerinben -80 °C-on lefagyasztva tároltuk. A baktériumokat LB táptalajon (1l LB: 10g NaCl, 10g Tripton, 5g élesztőkivonat, pH=7,4) szaporítottuk fel. A plazmid DNS izoláláshoz először a próba DNS-t tartalmazó baktérium kultúrát nagy mennyiségben kellett előállítani. A baktérium szuszpenzió előállításához szilárd LB táptalajra oltottuk a baktériumokat: 100ml folyékony LB táptalajhoz 1,5g agart raktunk, majd sterilizáltuk. Az LB táptalajba -miután a hőmérséklete kb. 37 °C-ra csökkent- megfelelő koncentrációban antibiotikumot (ampicillin) adagoltunk (pSc119.2 estében 25mg/ml, pAs1 estében 50mg/ml ampicillin koncentrációt alkalmaztunk) és kiöntöttük Petri-csészékbe. Oltókacs segítségével a táptalajra oltottuk az előzőleg kiolvasztott baktériumokat, majd egy éjszakán át 37 °C-os termosztátba helyeztük a Petri-csészéket. Másnap kémcsövekbe 5ml folyékony LB táptalajt töltöttünk (ampicillin koncentráció 25mg/ml). Steril fogpiszkáló segítségével a Petri-csészékből egy-egy különálló baktérium kolóniát (single colony) a folyékony LB táptalajra oltottunk. A kémcsöveket éjszakára rázógépbbe tettük 37 °C-ra. Másnap az 5ml táptalajon felszaporított baktérium kultúrát Erlenmeyer lombikban 100ml folyékony LB táptalajhoz kevertük, amelynek ampicillin koncentrációja 25mg/ml volt. A lombikokat éjszakára szintén rázógépbbe helyeztük 37°C-ra. Az így előállított baktérium szuszpenzióból izoláltunk plazmid DNS-t. A baktérium szuszpenzió teljes mennyiségét centrifuga csövekbe pipettáztuk, majd 4500g-n 30 percig centrifugáltuk. A csapadékhoz 12ml STE oldatot (0,1M NaCl, 10mM Tris HCl pH=8) adtunk és alaposan, de óvatosan összekevertük. Ismét 4500g fordulaton 5 percig 4 °C-on centrifugáltuk. A cső alján összegyűlt csapadékhoz 1ml jéghideg (0 °C-os) lízis 1 oldatot (50mM glükóz, 25mM TrisHCl pH=8, 10mM EDTA pH=8) pipettáztunk majd összekevertük. Az oldatot 5 percre jégre helyeztük. Hozzáadtunk 400µl frissen készített szobahőmérsékletű lízis 2 oldatot (0,2N NaOH, 1% SDS), a csöveket 4-5× megfordítottuk fejjel lefelé és vissza, majd 5 percre jégre helyeztük. Belemértünk a csövekbe 300µl jéghideg lízis 3 oldatot (5M KAc, jégcet, víz), majd óvatosan összekevertük és jégre raktuk 10 percre. A csöveket 12000g-n 5 percig centrifugáltuk 4°C-on, majd a felülúszót új csövekbe pipettáztuk át. Hozzáadtunk 600µl fenol: kloroform: izoamil alkoholt (25:24:1), összekevertük, majd 10 percig 15000g-n centrifugáltuk. A felülúszót új csőbe vittük át, 10µl RNase törzsoldatot (cc.10µg/ml)

adtunk hozzá és egy órán át 37 °C-on inkubáltuk. A kicsapást megismételtük fenol: kloroform: izoamil alkohollal (25:24:1), majd kloroform: izoamil alkohollal (24:1). A csövekbe 600µl jéghideg izopropanolt mértünk be, összeráztuk és legalább fél órán át jégre raktuk. Centrifugálás után (12000g, 20 perc, 4 °C) eltávolítottuk a felülúszót, a DNS-t 1ml 70%-os etanolban mostuk át. Ismét centrifugáltuk szobahőmérsékleten, maximális sebességgel 2 percig, a felülúszót lepipettáztuk. A DNS-t kiszárítottuk, 50µl 1×TE-ben oldottuk és -20 °C-on tároltuk. A plazmid (próba) DNS koncentrációját Varian Cary 100 típusú spektrofotométerrel 260 és 280 nm-es hullámhosszon mértük meg.

3. 2. 6. Próba DNS jelölése nick transzlációval



3. ábra: A nick transzláció elve. A fekete vonalak az eredeti DNS szakaszokat jelzik, míg a szürke vonalak az új, fluorokrómokkal jelölt DNS szakaszokat jelzik (Kiss 1999 nyomán)

A fluoreszcens *in situ* hibridizációhoz felhasznált próbákat Fluorogreenel (fluorescein-11-dUTP, Roche) vagy Fluororeddel (Rhodamine-5-dUTP, Roche) jelöltük (3. ábra).

A nick transzlációs keverék összetétele:

58% steril víz (mennyisége a próba DNS mennyiségétől függ)

10% 10× nick transzlációs puffer

10% 100mM dithiothreitol

10% jelöletlen nukleotid keverék (dATP, dGTP, dCTP, dTTP 1:1:1:0,25)

4% Fluorogreen (fluorescein-11-dUTP, Roche) vagy Fluorored (Rhodamine-5-dUTP, Roche)

4% próba DNS (1µg)

4% DNase és DNS polimeráz enzim 1:1,1 arányú elegye.

A nick transzlációs keveréket 2,5 órán át inkubáltuk 15 °C-on, vízfürdőben. Ezt követően hozzáadtunk 5µl 0,3M EDTA-t (pH=8), 5,5µl 3M nátrium-acetátot és 150µl jéghideg abszolút etanolt. Összekeverés után a próba DNS-t kicsaptuk (-20°C-ra helyeztük legalább egy éjszakán keresztül). Másnap 13000g fordulatszámmal 10 percig centrifugáltuk 4°C-on, a felülúszót óvatosan eltávolítottuk, a cső alján található csapadékhoz 500µl jéghideg 70%-os etanolt adtunk és fél órára jégre helyeztük. A DNS-t ismét centrifugáltuk 5 percig 13000g-vel, 4°C-on, utána óvatosan eltávolítottuk a felülúszót, a DNS-t kiszárítottuk. Száradás után a jelölt DNS-hez 20µl 1×TE puffert adtunk, majd oldódás után -20°C-on tároltuk.

3. 2. 7. Fluoreszcens *in situ* hibridizáció (FISH)

A fluoreszcens *in situ* hibridizációt Pickering és mtsai (1997) szerint végeztük kisebb módosításokkal. A preparátumokat 37°C-os 10µg/ml koncentrációjú RNase oldatba helyeztük 45 percre, majd 4%-os szobahőmérsékletű paraformaldehid oldatba tettük 10 percre. A paraformaldehid kezelés után növekvő koncentrációjú alkohol sorozatban (70%, 90%, 100%) víztelenítettük a preparátumokat. A hibridizációs keveréket denaturáltuk és a tárgylemezre csepegtettük, majd a kromoszóma DNS-t a hibridizációs keverék jelenlétében vízfürdőben 80°C-on denaturáltuk.

A hibridizációs keverék összetétele:

50% formamid (100%-os)

10% 20×SSC

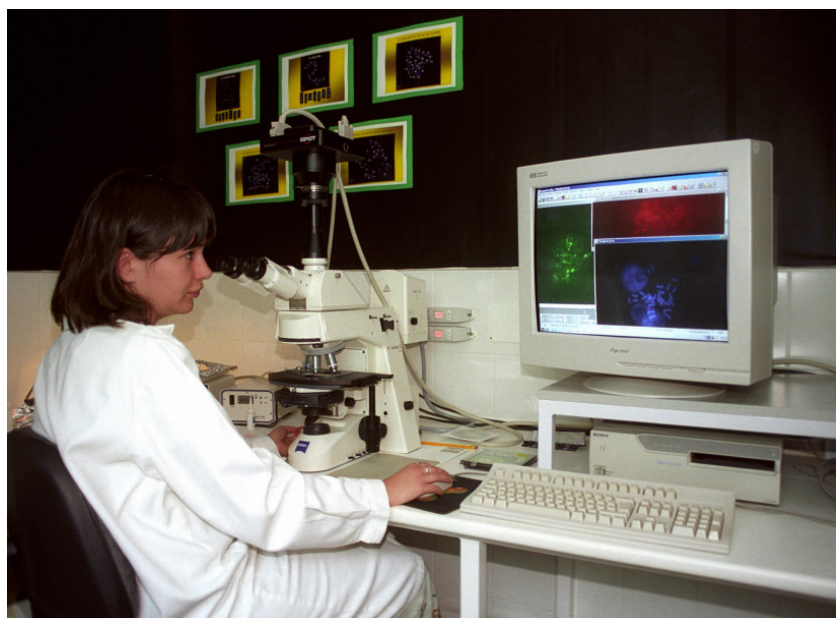
10% dextrán-szulfát (25%-os)

0,1% nátrium-dodecil-szulfát (10%-os)

50ng/µl carrier DNS-t (lazac sperma cc. 9,4 mg/ml)

400pg/µl jelölt próba DNS.

A hibridizációt 37°C-os termosztátban minimum 6 órán keresztül (általában egy éjszakán át) hajtottuk végre. Az inkubáció után 25%-os formamid oldatban 2×5 percig mostuk le a tárgylemezeket. A preparátumokat 1µg/ml koncentrációjú DAPI-val kontrasztfestettük, majd fakulásgátló folyadékban (Vectashield, Mounting medium) lefedtük. Zeiss/Axioskop fluoreszcens mikroszkóppal vizsgáltuk a tárgylemezeket. A képeket a számítógépbe Spot CCD kamerával (Media Cybernetics, USA) vittük be. Image Pro Plus képanalizáló szoftvert (Diagnostic Instruments Inc., USA) használtunk a kromoszómák azonosításához (4. ábra).



4. ábra: A mikroszkópos felvételek elkészítéséhez és elemzéséhez használt számítógépes rendszer

3. 2. 8. A *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* addíciós vonalak felnevelésének körülményei és a növények morfológiai tulajdonságainak statisztikai értékelése

A *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciós vonalakat tenyészkertben és fitotronban is felneveltük. A növények fitotroni felneveléshez a PGR-15 típusú klímakamrát használtuk. A nevelési klímaprogram az 5. táblázatban látható. Az 5. táblázatban látható értékek azonban a növények fejlettségi állapotától is függenek.

5. táblázat: *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciós vonalak növényeinek nevelési klímaprogramja.

hetek	Nappali hőmérséklet°C	Éjszakai hőmérséklet°C	Nappalhossz (h)
1	15	10	12
2	15	10	12
3	15	10	12
4	15	10	12
5	17	12	14
6	17	12	14
7	17	12	14
8	19	14	16
9	19	14	16
10	19	14	16
11	21	16	18
12	21	16	18
13	21	16	18
14- aratásig	23	16	18

A *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciós vonalak morfológiai tulajdonságainak különbségeit 10 növény átlagából egytényezős variancia analízissel 1- és 5%-os szignifikancia szinten határoztuk meg. Az egyes addíciós vonalak variancia analízisének eredményeit az Mv9kr1 búzatörzshöz hasonlítottuk.

4. Eredmények és megvitatásuk

4. 1. A szülőpartnerek genomjának azonosítása fluoreszcens *in situ* hibridizációval

4. 1. 1. Eltérő származású búzafajták FISH hibridizációs mintázatának elemzése pSc119.2 és pAs1 DNS próbákkal

A *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonalak előállításához szülőpartnerként az Mv9kr1 búzatörzset használtuk. Mivel a pSc119.2 és pAs1 repetitív DNS próbák segítségével eddig csak a Chinese Spring búzafajta FISH mintázatát írták le (Mukai és mtsai 1993, Pedersen és Langridge 1997), első lépésben az addíciós vonalak recipiens szülői partnerének, az Mv9kr1 búzatörzs hibridizációs mintázatának elemzését végeztük el. Az eredmények azt igazolták, hogy az Mv9kr1 kromoszómáinak FISH mintázata többnyire azonos a Chinese Spring kariotípusának mintázatával. Kivételt képez ez alól az 1B és a 6B kromoszóma, ahol jelentős mintázatbeli eltéréseket tapasztaltunk (5. ábra, 6. táblázat). Ez alapján feltételezhető, hogy eltérő származású búzafajták vizsgálata esetén jelentős a repetitív szekvenciák polimorfizmusa.

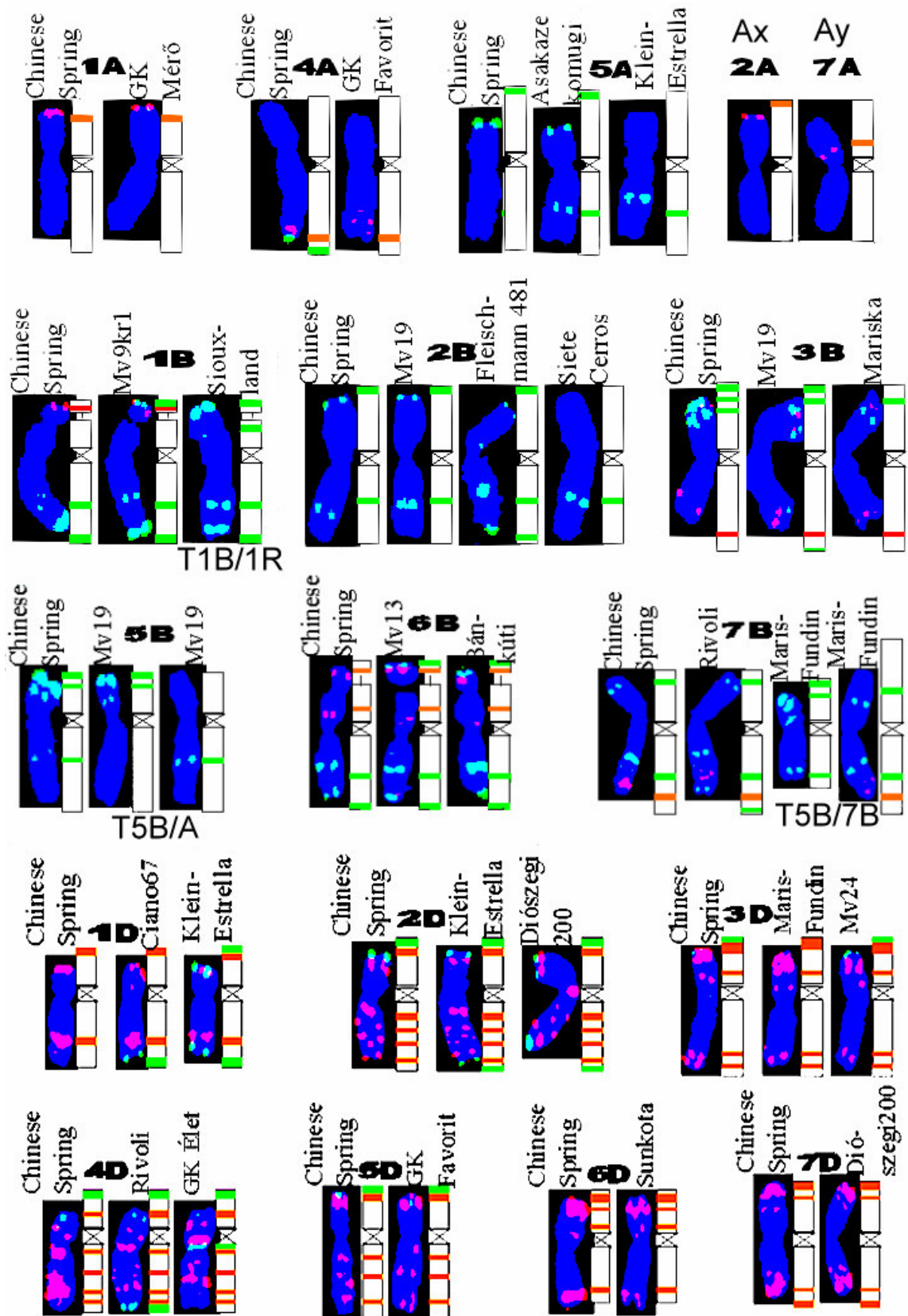
Feltételezésünk igazolására huszonhárom eltérő hexaploid genotípus FISH mintázatát vizsgáltuk pSc119.2 és pAs1 DNS klónok felhasználásával (Schneider és mtsai 2003). Az eredmények igazolták, hogy a feltételezett polimorfizmus létezik az egyes fajták hibridizációs mintázatában, de ezek az eltérések sok esetben csak kis mértékűnek bizonyultak. A különböző származású búzafajták hibridizációs mintázatát a Chinese Spring modell fajta mintázatához hasonlítottuk (5. ábra, 6. táblázat). Különbségeket figyeltünk meg a 4A, 5A, 1B, 2B, 3B, 5B, 6B, 7B, 1D, 2D, 3D és 4D kromoszómák mintázatában (Schneider és mtsai 2003, 5. ábra és 6. táblázat). Az egyes fajták FISH polimorfizmusa ellenére a kromoszómák azonosíthatók voltak.

Mukai és mtsai (1993) nem figyeltek meg hibridizációs jelet a pSc119.2 és pAs1 próbák segítségével a 2A, 3A, 6A és 7A kromoszómákon, így a búza 21 kromoszómapárjából 17 pár volt azonosítható. Ezzel szemben néhány preparátumon két A genomú kromoszómán pAs1 jelet figyeltünk meg (az 5. ábrán Ax és Ay-al jelölve), így összesen 19 kromoszómapáron kaptunk hibridizációs jelet. Ezeket a kromoszómákat később a GAA trinukleotidokat nagy kópiaszámban tartalmazó DNS próbával azonosítottuk (2A és 7A

kromoszómák, 5. ábra). Későbbi vizsgálataink során azonban egyes *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonalakban a 6A búza kromoszóma hosszú karján terminálisan pAs1 jelet figyeltünk meg, amely a szülőpartner Mv9*kr1* hibridizációs mintázatában nem volt látható (15. ábra a,b). A 6A kromoszóma jellegzetes a búza kromoszómái közül, mert ez a kromoszóma a legkisebb, így hibridizációs jel nélkül is felismerhető egyes preparátumokon. A hibridizációs mintázatokban megfigyelt különbségeket az 5. ábra és a 6. táblázat szemlélteti.

A vizsgált búzafajtákban több transzlokációt mutattunk ki: Az Mv Dalma fajtában Szakács és mtsai (2004) az 1AL/1RS transzlokációt C-sávozással mutatták ki, az *in situ* hibridizáció alátámasztotta ennek a transzlokációnak a jelenlétét (Schneider és mtsai 2003, 5. ábra). A martonvásári búzafajták egy része hordozza az 1BL/1RS transzlokációt (Szakács és mtsai 2004), melynek jelenlétét *in situ* hibridizációval megerősítettük az Mv19, Mv24 fajtákban és az Egyesült Államokból származó Siouxlend esetében is. A GK Öthalom és Maris-Fundin fajtákban 5BS/7BS, 5BL/7BL transzlokációt találtunk (5. ábra, 6. táblázat). Az Mv19 fajtában egy A kromoszóma és az 5B kromoszóma között reciprok transzlokáció létrejötte feltételezhető a pSc119.2 és pAs1 hibridizációs mintázatok elemzése alapján (Schneider és mtsai 2003, 5. ábra). Az egyik transzlokációs kromoszóma rövid karjának hibridizációs mintázata megfelelt az 5B rövid karnak, míg a hosszú karon nem volt látható hibridizációs jel. A másik transzlokációs kromoszóma rövid karján nem volt hibridizációs jel, míg a hosszú karon egy interkaláris pSc119.2 hibridizációs jel volt megfigyelhető, amely az 5B hosszú karra jellemző (7. ábra a,b). Az 5B/A transzlokáció jelenléte (5. ábra) az Mv19 fajtában azonban csak több repetitív DNS klónokkal történő hibridizálás után igazolható.

A pSc119.2 és pAs1 próbákkal tapasztalt FISH polimorfizmus ellenére megállapíthatjuk, hogy ez a két hibridizációs próba alkalmas a termesztett búza 21 kromoszómapárja közül 17 kromoszómapár azonosítására. A pSc119.2 és pAs1 próbákkal elkészített FISH kariotípusok lehetővé teszik a *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* diszómás addíciós vonalakban az Mv9*kr1* búzatörzs kromoszómáinak pontos azonosítását.



5. ábra: A különböző származású búzafajták fluoreszcens *in situ* hibridizációs mintázatának különbségei pSc119.2 (zöld) és pAs1 (piros) repetitív DNS klónokkal a búza szomatikus kromoszómáin metafázisban és grafikus ábrázolással. Az Ax és Ay kromoszómákat a GAA trinukleotidokat tartalmazó DNS próbával azonosítottuk (2A és 7A kromoszómák), T=transzlokáció

6. táblázat A vizsgált búzafajták és búzatörzs hibridizációs mintázatának különbségei pSc119.2 és pAs1 repetitív DNS próbákkal

Kromo- szóma	A hibridizációs jelek elhelyezkedése az elemzett búzafajták és búzatörzs kromoszómáin
1A	1AL/1RS transzlokáció az Mv Dalma fajtában
4A	nem volt terminális pSc119.2 jel az Mv19, a GK Öthalom, az Mv Mariska, a GK Élet, a GK Favorit és a Fleischmann481 hosszú karján
5A	egy interkaláris pSc119.2 jel volt a hosszú karon az Asakaze komugi fajtában a rövid karon található terminális pSc119.2 jelen kívül; a Klein-Estrella és az Mv19 rövid karján nem volt pSc119.2 hibridizációs jel, csak a hosszú karon egy interkaláris pSc119.2 jel
1B	erős pSc119.2 jel a Diószegi200, Fleischmann481, GK Élet, GK Favorit, GK Mérő, GK Öthalom, Mv Dalma, Mariska, Mv19, Mv24, Sunkota, Klein Estrella és Mv9kr1 szatellitjén, ez a pSc119.2 jel halványabb volt a Rivoli és Siete Cerros fajtákban; nem volt pSc119.2 jel a Chinese Spring, Asakaze komugi, Mv13, Bánkúti, Ciano és Maris-Fundin szatellitjén; az 1B/1R transzlokáció volt látható az Mv19, Mv24 és Siouxland fajtákban
2B	terminális pSc119.2 jel volt a hosszú karon a Fleischmann481 fajtában; nem volt terminális pSc119.2 jel a rövid karon a Mariska és Siete Cerros fajtákban
3B	1 terminális és 2 szubterminális pSc119.2 jel volt a rövid karon a Chinese Spring, GK Élet és Asakaze komugi fajtákban; 1 terminális és 1 szubterminális pSc119.2 jel volt a rövid karon az Mv9kr1 búzatörzsben, az Mv19, GK Öthalom, Mv24, Bánkúti, GK Favorit, GK Mérő, Mv Dalma, Diószegi200, Fleischmann481, Sunkota, Mv Mariska, Ciano67, Maris-Fundin, Rivoli, Siete Cerros, Songlen és Siouxland fajtákban; a terminális pSc119.2 jel gyengébb volt, mint a szubterminális pSc119.2 jel az Mv Mariska, az Mv19, és a Klein Estrella fajta rövid karján; terminális pSc119.2 jel jelent meg a hosszú karon az Mv19 és GK Favorit fajtákban; terminális pAs1 jel jelent meg a hosszú karon az Mv9kr1, Diószegi200, Fleischmann481 és Mv13 fajtákban
4B	nem volt polimorfizmus
5B	az Mv19 fajtában az interkaláris pSc119.2 jel a hosszú karon hiányzott, a Siouxland esetében halványabb volt
6B	erős pSc119.2 jel minden fajta szatellitjén, kivéve a Chinese Spring fajtát
7B	5BS/7BS, 5BL/7BL transzlokáció volt a GK Öthalom és Maris-Fundin fajtákban; a 2 szubterminális pAs1 jel és a 2 interkaláris pSc119.2 jel a hosszú karon általában egybeolvadt, de 2 interkaláris pSc119.2 jel volt az Mv9kr1 hosszú karján; terminális pSc119.2 jel jelent meg a Rivoli és Songlen; hosszú karján, egy további szubterminális pAs1 jel jelent meg a GK Favorit, Asakaze komugi, Mv13, Fleischmann481, GK Mérő, Diószegi200, Mv19, Mv Mariska, Ciano67, Rivoli és Siouxland rövid karján; ez a pAs1 jel halványabb volt az Mv Dalma, GK Élet, Sunkota, Klein Estrella és Siete Cerros esetében
1D	terminális pSc119.2 jel jelent meg a Ciano67 és Maris-Fundin fajták hosszú karján; terminális pSc119.2 jel jelent meg a Klein Estrella és Songlen fajták mindkét karján
2D	terminális pSc119.2 jel jelent meg a Diószegi200 és Klein Estrella hosszú karján
3D	nem volt pSc119.2 jel a Rivoli és Maris-Fundin fajták rövid karján
4D	proximális pSc119.2 jel jelent meg a GK Élet fajta hosszú karján; ez a jel esetenként volt csak megfigyelhető az Mv9kr1-ben; pSc119.2 jel volt látható mindkét karon terminálisan a Rivoli fajtában
5D, 6D,7D	nem volt polimorfizmus

4. 1. 2. Az Mv9*kr1* búzatörzs hibridizációs mintázata a GAA trinukleotidokat tartalmazó DNS próbával és a pTa71 riboszomális DNS klónnal

A H vagy B genomot tartalmazó gabonafélék genomjában a GAA trinukleotid nagy kópiaszámban fordul elő, ezért ezt a trinukleotidot tartalmazó DNS próba a búza B genomhoz tartozó kromoszómáin sok hibridizációs jelet ad (Pedersen és mtsai 1996, 6. ábra). A búza kariotípusát már publikálták a pHvG38-as próbával, -amely a GAA trinukleotidokat tartalmazza- a Chinese Spring fajtán (Pedersen és Langridge 1997). A Chinese Spring modell fajta GAA hibridizációs mintázatát összehasonlítottuk az addíciós vonalakban szülőpartnerként használt Mv9*kr1* búzatörzs hibridizációs mintázatával. A GAA hibridizációs mintázatban nem találtunk különbségeket a Chinese Spring fajtához képest. A GAA DNS próba a B genom kromoszómáin több jelet ad, mint a pSc119.2 és pAs1 próbák (5. és 6. ábra), ezért a hibridizációs mintázatok összehasonlítása, kiértékelése nehezebb. A GAA hibridizációs jelek nagy mennyisége és intenzitása miatt a különböző búzafajták GAA hibridizációs mintázatai között előforduló FISH polimorfizmus kevésbé látványos, mint a pSc119.2 és pAs1 próbák esetében (5. és 6. ábra).

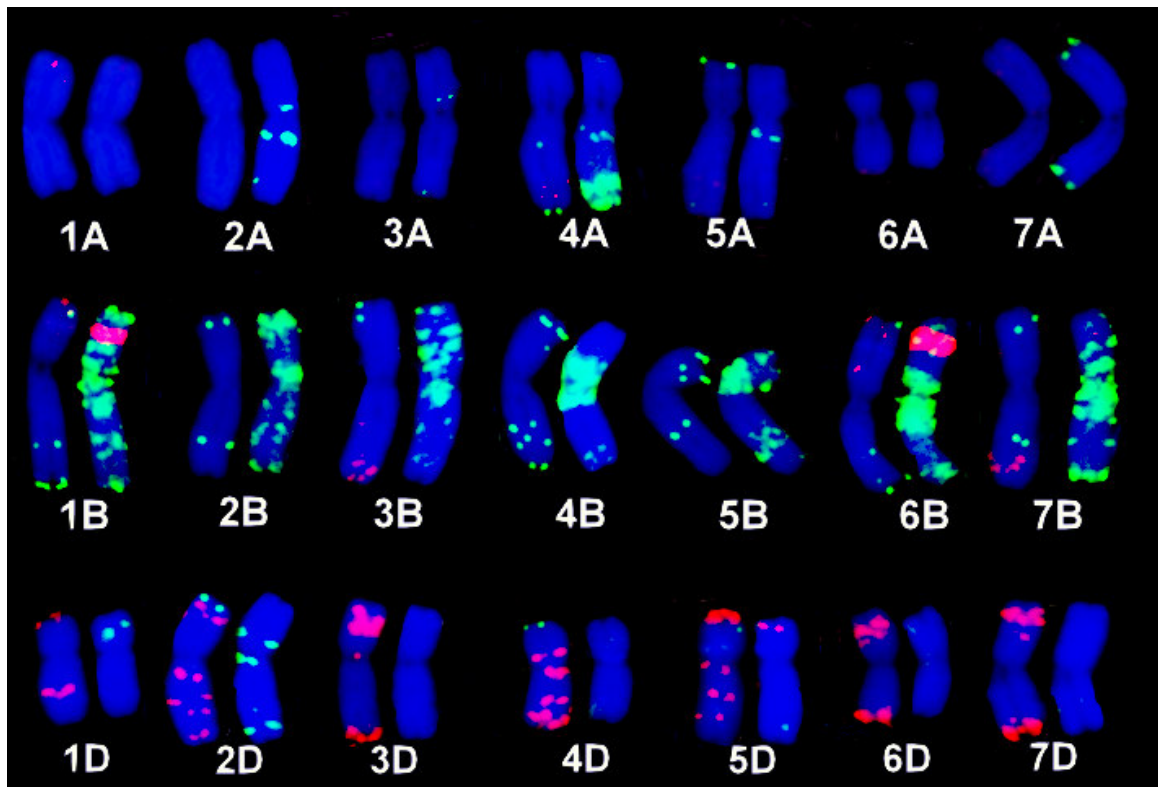
A GAA trinukleotidokat tartalmazó próba főként a búza B és A genomjához hibridizál, míg a pAs1 próba a D genom kromoszómáin ad jelet. A GAA mintázat alapján 15 kromoszómapár azonosítható (6. ábra). A GAA trinukleotidokat tartalmazó próba és a pAs1 DNS klón segítségével egy hibridizációval azonosítható a búza összes kromoszómája (Pedersen és Langridge 1997, 6. ábra). A kromoszómák azonosítását megkönnyíti, hogy a GAA mintázat hasonló a korábban használt N-sáv mintázathoz (Pedersen és mtsai 1996).

A pSc119.2 és pAs1 próbák hibridizációs mintázata alapján egy transzlokáció létrejöttét feltételeztük az 5B kromoszóma és egy A genomhoz tartozó kromoszóma között az Mv19 búzafajtában (7. ábra a,b). A GAA trinukleotiddal való DNS hibridizáció után azonban az Mv19 búzafajta 5B kromoszómájának FISH mintázata megfelelt az Mv9*kr1* búzatörzs 5B kromoszómájának FISH mintázatának (6. ábra). Tehát az Mv19 búzatörzs 5B kromoszómájának hosszú karján a pSc119.2 jel hiánya csak a repetitív szekvenciák számának redukciójával magyarázható. A pSc119.2 és pAs1 jelek elhelyezkedése alapján feltételezett transzlokációban résztvevő másik kromoszómát -melynek hosszú karján egy intersticiális pSc119.2 volt csak látható- a GAA trinukleotidokat tartalmazó próbával azonosítottuk (5A kromoszóma). A GAA hibridizációs mintázat alapján látható volt, hogy ez az új pSc119.2 jel az 5A kromoszóma hosszú karján helyezkedik el, így a feltételezett

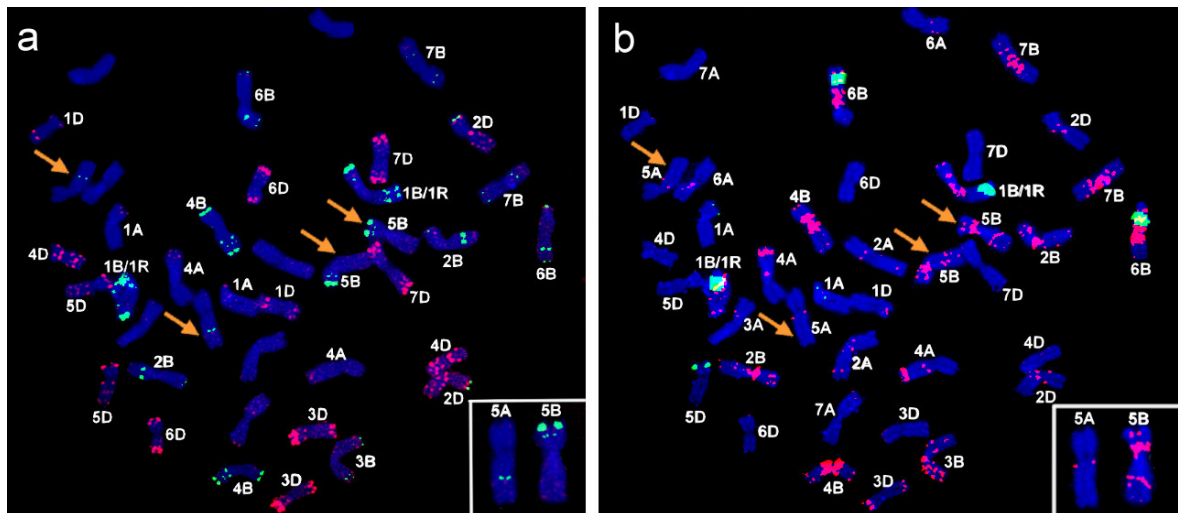
transzlokáció nem jött létre az Mv19 fajtában, csak a repetitív szekvenciák mennyiségében történt változás (7. ábra a,b). Az előbb leírt példa szemlélteti, hogy a GAA trinukleotidokat tartalmazó DNS próbával a kromoszómák pontosabban, nagyobb biztonsággal azonosíthatók. Az összetett és intenzív hibridizációs mintázat alapján a GAA trinukleotidokat tartalmazó próba alkalmas lehet transzlokációk azonosítására a búza genomban. A továbbiakban célunk a búza és az *Ae. biuncialis* kariotípus kiértékelése után (Molnár és mtsai 2005) az összes *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonal FISH azonosításának kiegészítése ezzel a DNS próbával.

A pTa71 riboszomális DNS próba a kromoszómák nukleolusz organizáló régiójában (NOR) ad jelet, ezért segítséget nyújt a szatellites kromoszómák azonosításában. Mukai és mtsai (1991) a Chinese Spring fajtában 5 NOR régiót mutattak ki ezzel a próbával: a 6B, 1B, 5D, 1A és 7D kromoszómákon (a jelek intenzitása csökkenő sorrendben). Az 5D, 1A és 7D kromoszóma nem szatellites, de valószínűleg inaktív NOR régióval rendelkeznek, ehhez hibridizál a pTa71 riboszomális DNS próba. Az Mv9kr1 búzatörzs kromoszómáin a pTa71 próba 6B, 1B, és 5D kromoszómáihoz hibridizál, néhány preparátumon azonban az 1A kromoszómán is megfigyeltünk pTa71 jelet. Egyes esetekben azonban öt NOR régiót detektáltunk az Mv9kr1-ben is, de ezek a hibridizációs jelek nem voltak mindig kimutathatók (6. ábra).

A GAA és pTa71 próbákkal kapott hibridizációs mintázatok kiegészítik a pSc119.2 és pAs1 DNS próbákkal kapott mintázatokat, könnyebbé teszik az egyes kromoszómák azonosítását. A négy repetitív DNS klón segítségével a termesztett búza kromoszómái egyértelműen azonosíthatók. A GAA és pTa71 próbával kidolgozott Mv9kr1 kariotípus segítségével lehetővé válik a *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonalakban a búza kromoszómák pontos azonosítása.



6. ábra: Az Mv9kr1 búzatörzs szomatikus kromoszómáinak hibridizációs mintázata metafázisban pSc119.2 (zöld), pAs1 (piros) próbákkal a kromoszómapárok közül a bal oldali kromoszómákon, és GAA (zöld), pTa71 (piros) próbákkal a kromoszómapárok közül a jobb oldali kromoszómákon



7. ábra (a): Az Mv19 búzafajta hibridizációs mintázata pSc119.2 (zöld) és pAs1 (piros) repetitív DNS próbákkal szomatikus kromoszóma-preparátumon metafázisban. Az 5A és 5B kromoszómákat nyilakkal jelöltük és a jobb alsó sarokban kinagyítva láthatók (b): Az Mv19 búzafajta hibridizációs mintázata pTa71 (zöld) és GAA (piros) repetitív DNS próbákkal szomatikus kromoszóma-preparátumon metafázisban. Az 5A és 5B kromoszómákat nyilakkal jelöltük és a jobb alsó sarokban kinagyítva láthatók

4. 1. 3. Az *Aegilops biuncialis* és diploid őseinek elemzése fluoreszcens *in situ* hibridizációval

Kísérleteinkben célul tűztük ki az *Ae. biuncialis* és diploid őseinek FISH összehasonlító vizsgálatát pSc119.2 és pAs1 repetitív DNS klónokkal. Négy *Ae. umbellulata* (UU), négy *Ae. comosa* (MM) és három *Ae. biuncialis* ($U^bU^bM^bM^b$) génbanki tétel FISH mintázatát vizsgáltunk. Az *Ae. umbellulata*, az *Ae. comosa* és az *Ae. biuncialis* FISH kariotípusát ezzel a két próbával már publikálták (Castilho és Heslop-Harrison 1995, Badaeva és mtsai 1996 a, b, Badaeva és mtsai 2004), de fontosnak tartottuk, hogy a diploid ősök és az *Ae. biuncialis* hibridizációs mintázatát összehasonlítsuk, ezért az *Ae. umbellulata* és az *Ae. comosa* kariotípusát újra elkészítettük. Az *Ae. umbellulata* és az *Ae. comosa* kromoszómáinak hibridizációs mintázata kismértékben különbözött a korábban kidolgozott standard kariotípusoktól (Castilho és Heslop-Harrison 1995, Badaeva és mtsai 1996 a, b, Badaeva és mtsai 2004), de az egyes *Ae. umbellulata*, *Ae. comosa* és *Ae. biuncialis* génbanki tételek mintázata is különbözött egymástól (8. ábra, 7. és 8. táblázat). Ezzel ellentétben a kromoszómák azonosítását a FISH mintázatban talált különbségek nem befolyásolták. Az *Ae. biuncialis* FISH kariotípusának elkészítése lehetővé teszi a továbbiakban az addíciós vonalak azonosítását.

A vizsgált *Ae. umbellulata* génbanki tételek minden kromoszómáján terminális pSc119.2 hibridizációs jelet figyeltünk meg, a 7U kromoszómán -a terminális jeleken kívül- egy intersticiális pSc119.2 hibridizációs jelet is találtunk. Az 5U és 6U kromoszómákon mindig adott jelet a pAs1 próba, az 1U és 7U kromoszómákon csak néhány génbanki tétel esetében volt pAs1 hibridizációs jel. Az 1U, 2U, 3U, 4U kromoszómák megkülönböztetése a pSc119.2 jelek alapján nehéz, ugyanis mind a négy kromoszóma rövid és hosszú karján is terminális pSc119.2 jelek láthatók. Az 1U kromoszóma azonban szatellites, így a pTa71 próbával jelet ad. A 4U kromoszóma közel metacentrikus, a 2U kromoszóma kevésbé szubmetacentrikus, mint a 3U kromoszóma (8. ábra és 7. táblázat). Az *Ae. umbellulata* génbanki tételek FISH összehasonlító vizsgálata során minden kromoszóma hibridizációs mintázatában találtunk eltéréseket, kivéve a 3U kromoszómát.

Több különbséget észleltünk az egyes *Ae. comosa* génbanki tételeinek FISH mintázatában. Öt kromoszómán (1M, 4M, 5M, 6M, 7M) figyeltünk meg pSc119.2 jeleket. A pAs1 próba minden *Ae. comosa* kromoszómához hibridizált (kivéve az *Ae. comosa* TA1968 esetében, amelyben az 5U kromoszómán nem volt pAs1 jel). A diploid ősök közül a 4M kromoszóma hibridizációs mintázatában figyeltük meg a legtöbb eltérést. A vizsgált *Ae.*

comosa génbanki tételek közül a két különböző változatba (*Ae. comosa* var. *comosa* TA2101, TA1968 és *Ae. comosa* var. *subventricosa* TA1965, TA1975) tartozó *Ae. comosa* génbanki tételek az 1M és 6M kromoszómákon található FISH polimorfizmus alapján egyértelműen azonosíthatók. Az *Ae. comosa* var. *subventricosa*-ban az 1M kromoszóma hosszú karjának szubterminális régiójában egy pAs1 jel volt látható, amely a másik változat 1M kromoszómáján nem jelent meg, továbbá az *Ae. comosa* var. *subventricosa*-ban a 6M kromoszóma szatellitjén egy erős pSc119.2 jelet figyeltünk meg, amely a másik változat 6M kromoszómáján nem volt látható. A hibridizációs mintázatok különbségei a 8. ábrán és 8. táblázatban láthatók. Az *Ae. comosa* kromoszómái közül a 2M és a 3M kromoszómák megkülönböztetése a legnehezebb: csak pAs1 hibridizációs jelek vannak ezeken a kromoszómákon, ezek elhelyezkedése is hasonló. A két kromoszóma azonosításához fontos a kararányok vizsgálata is: a 2M kromoszóma kevésbé szubmetacentrikus, mint a 3M kromoszóma. Az *Ae. comosa* génbanki tételeinek FISH összehasonlító vizsgálata során minden kromoszómán találtunk eltéréseket a vizsgált génbanki tételek közt.

Az *Ae. biuncialis* három génbanki tételének FISH mintázatában is találtunk különbségeket. Az *Ae. biuncialis* génbanki tételeinek összehasonlítása során a 3M és 4M kromoszóma hibridizációs mintázatában figyeltük meg a legtöbb eltérést. Az 5U és 6M kromoszómák kivételével minden kromoszómán FISH polimorfizmust figyeltünk meg a három *Ae. biuncialis* génbanki tételben. A hibridizációs mintázatok különbségei a 8. ábrán és a 9. a,b táblázatokban láthatók. Az összes vizsgált *Ae. comosa*, *Ae. umbellulata* és *Ae. biuncialis* génbanki tételek összehasonlításakor megállapítottuk, hogy minden U vagy M genomhoz tartozó kromoszómán megfigyelhető a FISH polimorfizmus. Az *Ae. comosa*, *Ae. umbellulata* és *Ae. biuncialis* különböző génbanki tételeinek FISH polimorfizmusa ellenére az *Ae. comosa*, *Ae. umbellulata* és az *Ae. biuncialis* kromoszómák azonosíthatók voltak a pSc119.2 és pAs1 próbákkal.

A pTa71 riboszomális DNS próba az *Ae. umbellulata* 1U és 5U, az *Ae. comosa* 1M, 5M és 6M kromoszómáin ad jelet, melyek szatellites kromoszómák az 5M kivételével (Badaeva és mtsai 1996 b). A pTa71 próba segítséget nyújt az *Ae. biuncialis* a szatellites kromoszómáinak azonosításában, mert a kromoszómák szatellitje nem mindig látható a DAPI kontrasztfestéssel, továbbá az addíciós vonalak azonosítását is megkönnyíti.

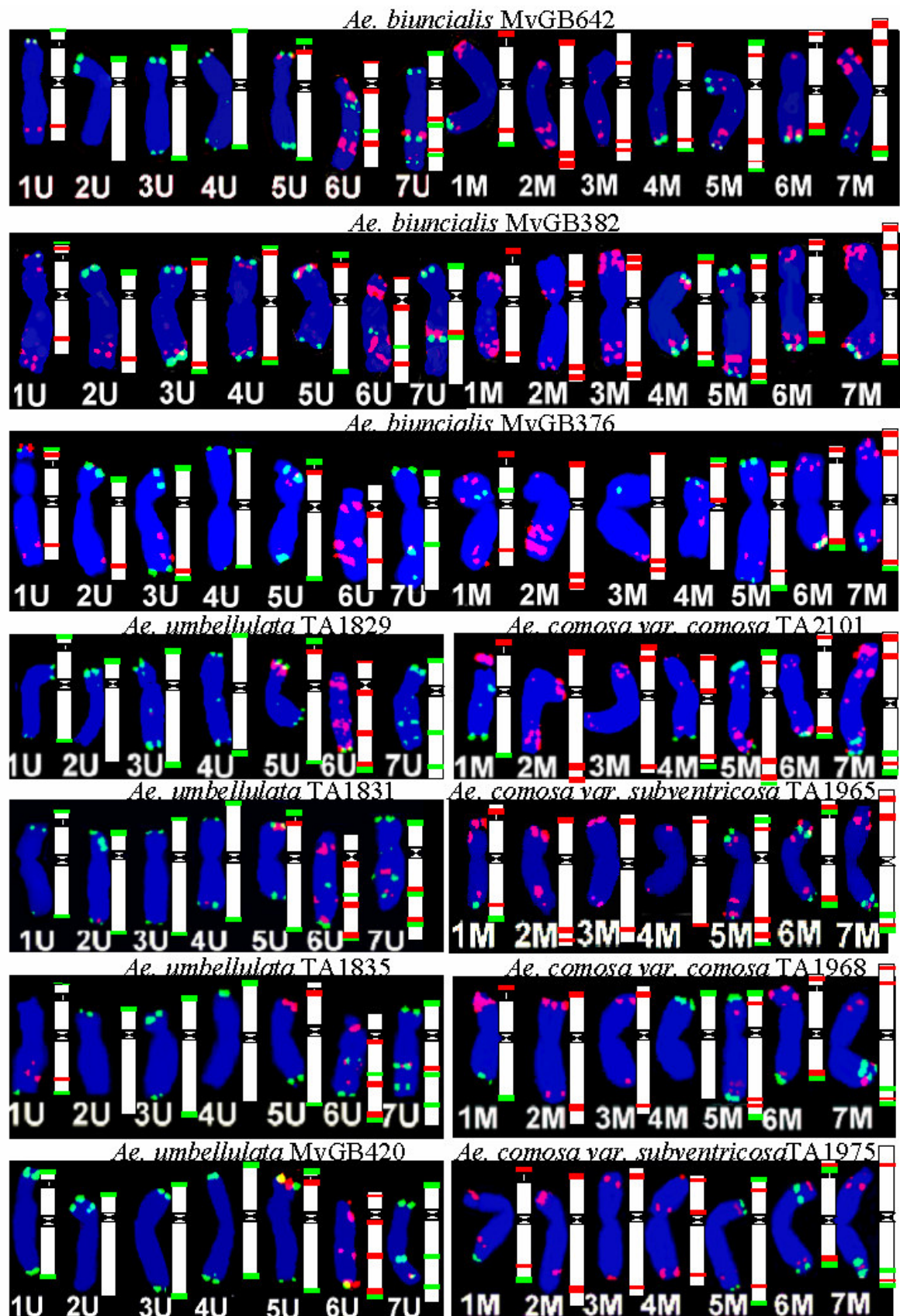
Castilho és Heslop-Harrison (1995) megfigyelései szerint a pSc119.2 próba az *Ae. umbellulata* minden kromoszómája a terminális régióban adott jelet, kivéve a 6U kromoszóma rövid és a 7U kromoszóma hosszú karjának terminális részét. A 6U

kromoszóma hosszú karján egy, a 7U kromoszóma hosszú karján két intersticiális pSc119.2 jel helyezkedett el.

Badaeva és mtsai (1996 a) az *Ae. umbellulata* 1U és 6U kromoszómáin mindig megfigyeltek pAs1 jelet, az 5U kromoszóma szatellitjén viszont nem minden esetben mutattak ki pAs1 jelet. Az *Ae. comosa* kromoszómáin azonban több eltérést figyeltek meg. A két különböző *Ae. comosa* változat (*Ae. comosa* var. *comosa* és var. *subventricosa*) a hibridizációs mintázatuk alapján megkülönböztethetők voltak. Badaeva és mtsai (1996 a) szinte minden kromoszómán találtak különbséget a hibridizációs mintázatban a két változat között: a 2M és 5M kromoszómákon a pAs1 jelek mennyisége és elhelyezkedése volt eltérő, az 5M kromoszóma hosszú karjáról hiányzott a pSc119.2 jel, a 4M kromoszómán nem figyeltek meg hibridizációs jelet az *Ae. comosa* var. *subventricosa* változatban. Az 1M kromoszóma hosszú karjának szubterminális régiójában egy pAs1 jelet figyeltek meg, a 6M kromoszóma szatellitjén egy pSc119.2 jel volt látható *Ae. comosa* var. *subventricosa* változatban, amely a másik vizsgált változatban nem volt megfigyelhető. A FISH vizsgálatok megismétlése során azonban csak az 1M és 6M kromoszómákon figyeltünk meg különbségeket a FISH mintázatban.

Az általunk kidolgozott *Ae. umbellulata*, *Ae. comosa* és *Ae. biuncialis* FISH kariotípusok alapján lehetővé válik az addíciós vonalakban az *Ae. biuncialis* kromoszómáinak pontos azonosítása. Az *Ae. umbellulata*, *Ae. comosa* és *Ae. biuncialis* különböző génbanki tételeinek összehasonlításakor megfigyelt FISH polimorfizmus az egyes kromoszómák azonosítását nem befolyásolja. Az *Ae. biuncialis* kromoszómák nagy biztonsággal azonosíthatók a pSc119.2 és pAs1 próbákkal.

A hibridizációs mintázatok elemzése alátámasztotta a korábbi megfigyeléseket, hogy az *Ae. biuncialis* U genomja az állandó, míg M genomja a változó genom (Zohary és Feldman, 1962), mert az U genom kromoszómáinak hibridizációs mintázata nem mutatott akkora változatosságot, mint az M genom mintázata. A U genom homológ kromoszómái között csak kisebb eltéréseket tapasztaltunk a FISH összehasonlító vizsgálat során, de az M genom homológ kromoszómáin a főbb hibridizációs jelek is különböztek (pl.: a 6M kromoszómán), amely az azonosítást megnehezítette. A nagymértékű polimorfizmus ellenére az *Ae. biuncialis* kromoszómái egyértelműen azonosíthatók voltak.



8. ábra: Az egyes *Aegilops biuncialis*, *Ae. umbellulata* és *Ae. comosa* génbanki tételek fluoreszcens *in situ* hibridizációs mintázatának különbségei pSc119.2 (zöld) és pAs1 (piros) repetitív DNS klónokkal a mitózis metafázisában és grafikus ábrázolással

7. táblázat: A különböző *Aegilops umbellulata* vonalak fluoreszcens *in situ* hibridizációs mintázatának összehasonlítása pSc119.2 és pAs1 repetitív DNS klónok segítségével

<i>Ae. umbellulata</i> kromoszómák		1U	2U	3U	4U	5U	6U	7U
pSc 119.2	rövid kar	minden génbanki tétel szatellitjén	terminális jel minden génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben	minden génbanki tétel szatellitjén, kivéve a TA1835-ben	nincs hibridizációs jel	terminális jel minden génbanki tételben
pSc 119.2	hosszú kar	minden génbanki tételben terminálisan	terminális jel a TA183-ben, nincs jel a TA1829, TA1835 és MvGB420-ban	terminális jel minden génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben, kivéve a TA1835-ben	terminális jel minden génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben, addicionális intersticiális jel a TA1831 és TA1835-ben	szubterminális és intersticiális jel minden génbanki tételben
pAs1	rövid kar	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	terminális jel minden génbanki tételben	addicionális terminális jel a TA1829 és az MvGB420-ban	nincs hibridizációs jel
pAs1	hosszú kar	addicionális szubterminális jel a TA1835-ben	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	szubterminális, intersticiális és centromérás jel minden génbanki tételben	addicionális intersticiális jel a TA1835 és TA1831-ben, addicionális szubterminális jel a TA1831-ben

8. táblázat: A különböző *Aegilops comosa* vonalak fluoreszcens *in situ* hibridizációs mintázatának összehasonlítása pSc119.2 és pAs1 repetitív DNS klónok segítségével

<i>Ae. comosa</i> kromoszómák		1M	2M	3M	4M	5M	6M	7M
pSc 119.2	rövid kar	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	addicionális terminális jel a TA1968-ban, nincs jel más génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben	addicionális jel a TA1965 és TA1975 szatellitjén	nincs hibridizációs jel
pSc 119.2	hosszú kar	terminális jel minden génbanki tételben	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	addicionális terminális jel a TA2101-ben, nincs jel más génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben	terminális és szubterminális jel minden vizsgált tételben
pAs1	rövid kar	minden génbanki tétel szatellitjén	terminális jel minden génbanki tételben	terminális és szubterminális jel a TA2101-ben, terminális jel a TA1965-ben, szubterminális jel a TA1968 és TA1975-ben	terminális jel minden génbanki tételben kivéve a TA1968-ban, addicionális centromérás jel a TA2101 és TA1975-ben	szubterminális jel minden génbanki tételben	minden génbanki tétel szatellitjén	terminális és szubterminális jel a TA2101, TA1965 és TA196-ban, csak egy szubterminális jel a TA1975-ben
pAs1	hosszú kar	addicionális szubterminális jel a TA1965 és TA1975-ben	egy szubterminális jel a TA1968 és TA1975-ben, két szubterminális jel a TA2101 és TA1965-ben	szubterminális jel minden génbanki tételben	szubterminális jel a TA2101 és TA1975-ben, terminális jel a TA1965-ben, nincs jel a TA1968-ban	két szubterminális jel a TA2101, TA1965 és TA1968-ban, egy szubterminális jel a TA1975-ben	szubterminális jel minden génbanki tételben	szubterminális jel minden génbanki tételben

9. a táblázat: A különböző *Aegilops biuncialis* vonalak U kromoszómáinak FISH összehasonlító vizsgálata pSc119.2 és pAs1 repetitív DNS klónok segítségével

<i>Ae. biuncialis</i> kromoszómák		1U	2U	3U	4U	5U	6U	7U
pSc 119.2	rövid kar	minden génbanki tétel szatellitjén	terminális jel minden génbanki tételben	terminális jel minden tételben	terminális jel minden génbanki tételben	minden génbanki tétel szatellitjén	nincs hibridizációs jel	terminális jel minden génbanki tételben
pSc 119.2	hosszú kar	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	terminális jel minden génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben	adicionális intersticiális jel az MvGB642 és MvGB382-ben	szubterminális és intersticiális jelek az MvGB642 és MvGB376-ban, csak intersticiális jel az MvGB382-ben
pAs1	rövid kar	adicionális jel az MvGB382 és MvGB376 génbanki tételek szatellitjén	nincs hibridizációs jel	adicionális szubterminális jel az MvGB382-ben	adicionális szubterminális jel az MvGB382-ben	terminális jel minden génbanki tételben	adicionális terminális jel az MvGB642 és MvGB382-ben	nincs hibridizációs jel
pAs1	hosszú kar	szubterminális jel minden génbanki tételben	szubterminális jel az MvGB382 és MvGB376-ben, nincs jel az MvGB642-ben	adicionális szubterminális jel az MvGB382 és MvGB376-ban	adicionális szubterminális jel az MvGB382-ben	nincs hibridizációs jel	intersticiális és centromérás jelek minden génbanki tételben	adicionális intersticiális jel az MvGB642 és MvGB382-ben, adicionális szubterminális jel az MvGB642-ben

9. b táblázat: A különböző *Aegilops biuncialis* vonalak M kromoszómáinak FISH összehasonlító vizsgálata pSc119.2 és pAs1 repetitív DNS klónok segítségével

<i>Ae. biuncialis</i> kromoszómák		1M	2M	3M	4M	5M	6M	7M
pSc 119.2	rövid kar	nincs jel, kivéve egy centromérás jelet az MvGB376-ban	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	terminális jel az MvGB382-ben és MvGB376-ban, nincs jel az MvGB642-ben	terminális jel minden génbanki tételben	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel
pSc 119.2	hosszú kar	nincs jel, kivéve egy terminális jelet az MvGB642-ben	nincs hibridizációs jel	nincs hibridizációs jel	terminális jel az MvGB642 és MvGB382-ben, nincs jel az MvGB376-ban	terminális jel minden génbanki tételben	terminális jel minden génbanki tételben	szubterminális jel az MvGB642-ben, terminális jel az MvGB382 és MvGB376-ban
pAs1	rövid kar	minden génbanki tétel szatellitjén	egy terminális jel az MvGB642 és MvGB376-ban, csak egy centromérás jel az MvGB382-ben	két szubterminális jel az MvGB382, egy terminális jel az MvGB376-ban, egy centromérás jel az MvGB642-ben	szubterminális jel minden vonalban, adicionális centromérás jel az MvGB376-ban	terminális jel minden génbanki tételben	minden génbanki tétel szatellitjén	két szubterminális jel minden génbanki tételben
pAs1	hosszú kar	szubterminális jel minden génbanki tételben	két szubterminális jel minden génbanki tételben	két szubterminális jel minden génbanki tételben	terminális jel az MvGB642 és MvGB382-ben, nincs jel az MvGB376-ban	két szubterminális jel az MvGB642 és MvGB382-ben, egy szubterminális jel az MvGB376-ban	szubterminális jel minden génbanki tételben	szubterminális jel minden génbanki tételben

4. 2. A *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* addíciós vonalak vizsgálata molekuláris citogenetikai módszerekkel

4. 2. 1. Az előállított *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonalak kromoszómaszámának ellenőrzése Feulgen módszerrel

Az addíciós vonalak citológiaiilag nem teljesen stabilak, az idegen fajból származó kromoszómapár eliminálódhat belőlük, egyes ezért fontos a már előállított addíciók kromoszómaszámának nyomon követése Feulgen módszerrel. Az eddig előállított addíciós vonalakban az idegen kromoszómapár nagy gyakorisággal adódik át az utódokba, tehát megfigyeléseink szerint az előállított *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* diszómás addíciós vonalak stabilak. A 9. ábrán egy 44 kromoszómaszámú addíciós vonal szomatikus kromoszómái láthatók metafázisban.



9. ábra: Az addíciós vonalak kromoszómaszámának ellenőrzése Feulgen festéssel. Az ábrán egy 44 kromoszómás diszómás addíciós vonal látható

4. 2. 2. A *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* addíciós vonalak azonosítása fluoreszcens *in situ* hibridizációval

Az *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonalakat az általunk kidolgozott *Ae. umbellulata*, *Ae. comosa* és *Ae. biuncialis* FISH kariotípusok segítségével azonosítottuk. Hat különböző *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonal kromoszómáit vizsgáltuk mitotikus kromoszóma-preparátumon metafázisban pSc119.2 és pAs1 próbák segítségével. Célunk volt az idegen kromoszómapár azonosítása az addíciós vonalakban (2. melléklet). Az addíciós vonalakban az *Ae. biuncialis* kromoszómák hibridizációs mintázata megfelelt a szülőpartner *Ae. biuncialis* MvGB642 génbanki tétel FISH mintázatának (8. ábra és 9. a, b táblázat).

A 80.010130 azonosítási számú vonalat 2M diszómás addícióként azonosítottuk (2. melléklet). A 2M kromoszómán egy terminális pAs1 jel volt látható a rövid karon, a hosszú karon egy terminális és egy halvány szubterminális pAs1 jelet figyeltünk meg. A 2M kromoszómán nem volt pSc119.2 jel. A 2M kromoszóma hibridizációs mintázata hasonló a 3M kromoszóma mintázatához, azonban kararányuk különböző: a 2M kromoszóma kevésbé szubmetacentrikus, mint a 3M kromoszóma. A két addíciós vonal morfológiailag is különbözött egymástól, ami alátámasztja az *in situ* hibridizációs vizsgálatokat, így a két addíciós vonal nem tartalmazhatja ugyanazt az idegen kromoszómapárt (10. a ábra, 10. b ábra, 11. ábra).

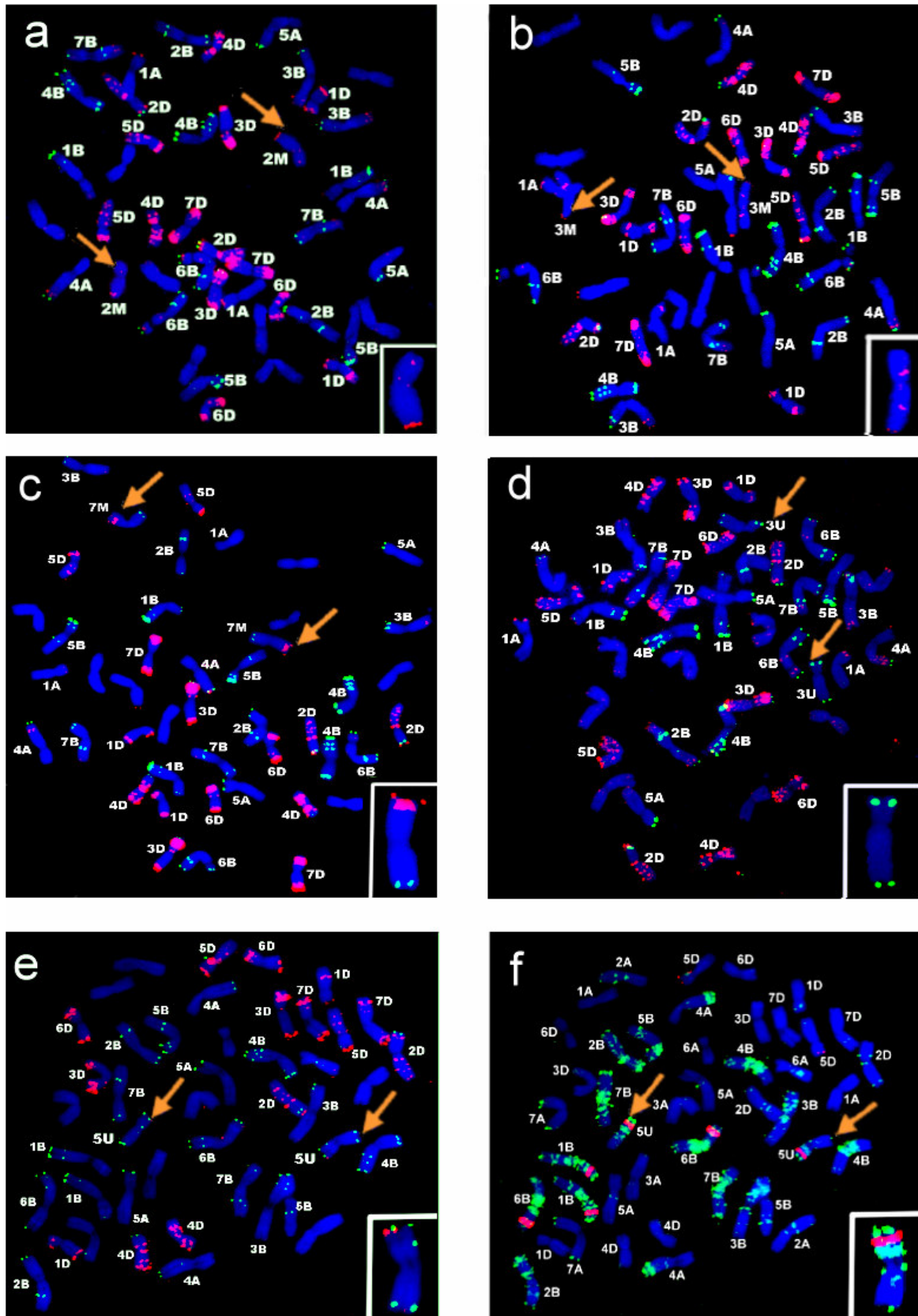
A 77.001102 nyilvántartási számú vonal egy 3M kromoszómapárt tartalmazott, amely az *Ae. biuncialis*-ból származik (2. melléklet). A 3M kromoszómán nem tapasztaltunk pSc119.2 jelet. A kararányok és a hibridizációs jelek elhelyezkedése alapján azonban a 3M kromoszóma egyértelműen megkülönböztethető volt a 2M addíciós vonaltól. A 3M kromoszómán halvány, azonban specifikus hibridizációs jeleket figyeltünk meg. A rövid karon egy centromérához közeli pAs1 jel helyezkedett el, terminálisan egy kevésbé intenzív pAs1 jel volt megfigyelhető néhány preparátumon. A hosszú karon egy terminális és egy szubterminális pAs1 hibridizációs jelet figyeltünk meg (10. a és 10. b ábra, 11. ábra).

A 63.010130 azonosítási számú vonalat 7M diszómás addícióként azonosítottuk (2. melléklet). A búza kromoszómák mellett két *Ae. biuncialis* kromoszómát találtunk, melyek a 7M kromoszómára jellemző mintázatot mutattak. A 7M kromoszóma jellegzetes, mert csaknem metacentrikus, míg a többi *Ae. biuncialis* kromoszóma szubmetacentrikus vagy akrocentrikus. A 7M kromoszóma hibridizációs mintázata is jellegzetes: terminális és

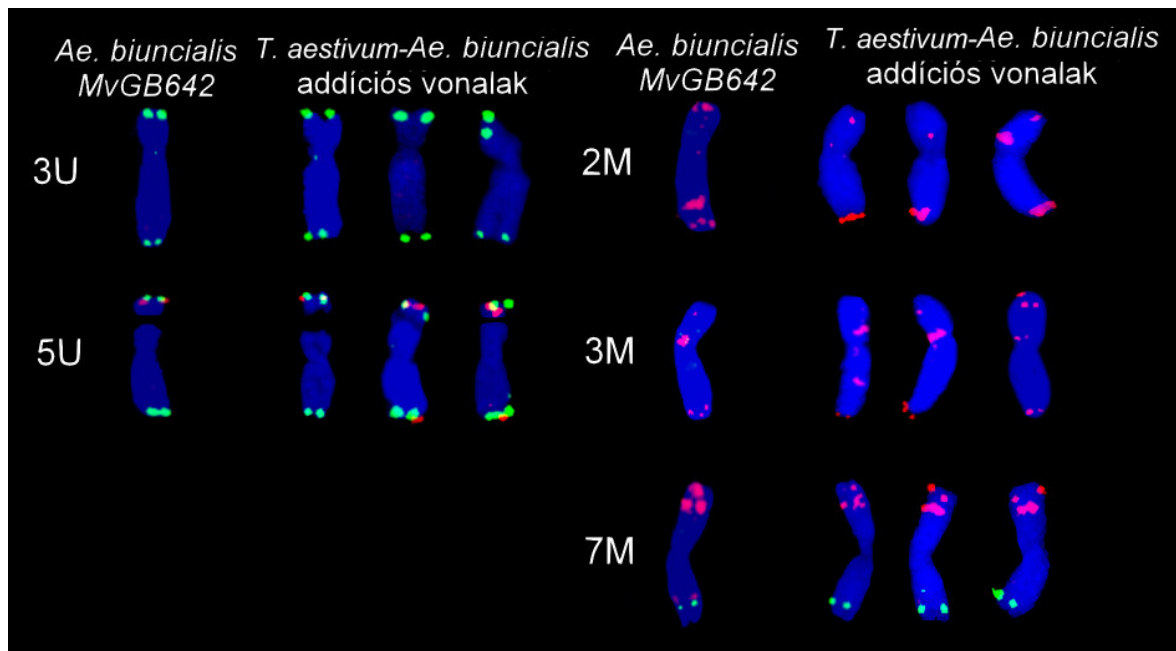
szubterminális pAs1 jel van a rövid karon, míg a hosszú karon egy szubterminális pAs1, továbbá egy erős szubterminális pSc119.2 jel volt látható. A kararány és a hibridizációs jelek elhelyezkedése alapján a 7M kromoszóma egyértelműen azonosítható volt (10. c ábra és 11. ábra).

A 76.010130 azonosítási számú vonal egy 3U kromoszómapárt tartalmazott (2. melléklet). A 3U kromoszóma mindkét karjának terminális régiójában egy-egy pSc119.2 jel helyezkedett el. A 3U kromoszómán nem találtunk pAs1 jelet. A 3U kromoszóma hibridizációs mintázata ugyanolyan, mint a 2U kromoszómáé, azonban a két kromoszóma a kararány alapján megkülönböztethető: a 2U kromoszóma kevésbé szubmetacentrikus, mint a 3U kromoszóma (8. ábra, 10. d ábra és 11. ábra).

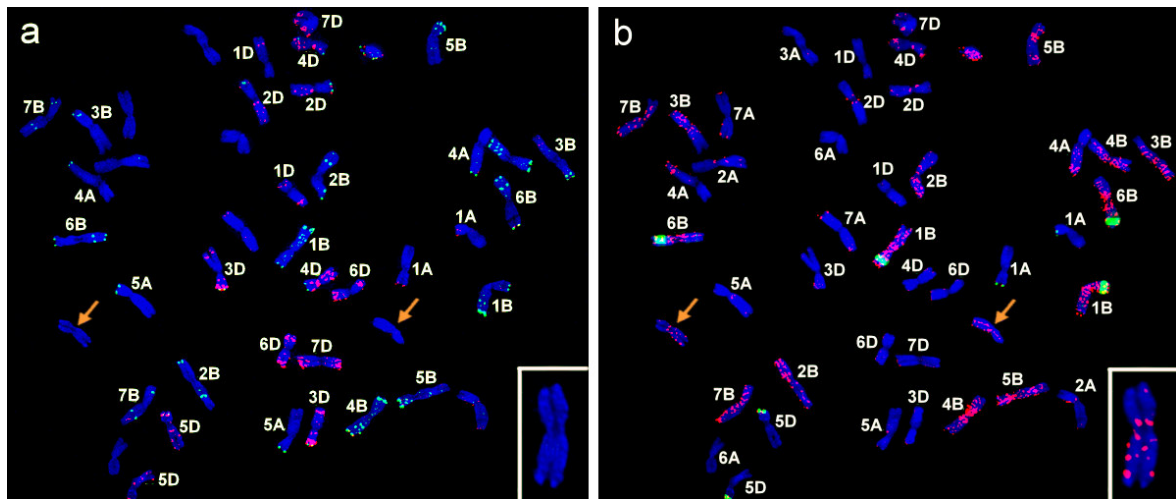
A 629.020905 nyilvántartási számú vonalban egy szatellit *Ae. biuncialis*-ból származó kromoszómapárt találtunk, melyet a FISH vizsgálatok elvégzése után 5U kromoszómának azonosítottunk (2. melléklet). Ezen a kromoszómán, a rövid karon egy terminális pSc119.2 jelet, míg a hosszú karon egy szintén terminális pAs1 jelet láttunk, míg kromoszóma szatellitjén egy pSc119.2 jel helyezkedett el. A pTa71 riboszomális DNS próbát is használtuk az 5U addíciós vonal azonosításához. Ez a DNS próba a kromoszómák NOR régiójához hibridizál, így segítséget nyújt a szatellit kromoszómák azonosításában. A pTa71 próba erős jelet adott az 5U kromoszóma szatellitje alatt (Badaeva és mtsai 1996 b), ahol a NOR régió helyezkedik el. Az 5U addíciós vonalat a GAA trinukleotidokat tartalmazó DNS próbával is vizsgáltuk. A hibridizáció eredményeként az 5U kromoszóma hibridizációs mintázata megfelelt a Molnár és mtsai (2005) által publikált mintázatnak (10. e, f ábra és 11. ábra).



10. ábra (a): A 2M; (b): a 3M; (c): a 7M; (d): a 3U, (e): az 5U *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonalak szomatikus kromoszómái metafázisban fluoreszcens *in situ* hibridizáció után pSc119.2 (zöld) és pAs1 (piros) repetitív DNS próbákkal. (f): az 5U *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonal szomatikus kromoszómái metafázisban fluoreszcens *in situ* hibridizáció után GAA (zöld) és pTa71 (piros) repetitív DNS próbákkal. Az *Aegilops biuncialis* kromoszómaí nyilakkal jelöltük és jobb alsó sarokban kinagyítva láthatók



11. ábra: A szülőpartner *Ae. biuncialis* MvGB642 génbanki tétel és az azonosított *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonalak szomatikus kromoszómainak összehasonlítása metafázisban fluoreszcens *in situ* hibridizáció (FISH) után. A hibridizációt pSc119.2 (zöld) és pAs1 (piros) DNS klónokkal végeztük



12. ábra (a): A 49.001102 azonosítási számú *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonal szomatikus kromoszómái fluoreszcens *in situ* hibridizáció (FISH) után pSc119.2 (zöld) és pAs1 (piros) repetitív DNS próbákkal. Az *Aegilops biuncialis* kromoszómaikat nyilakkal jelöltük és a jobb alsó sarokban kinagyítva láthatók (b): A 49.001102 nyilvántartási számú *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonal szomatikus kromoszómái fluoreszcens *in situ* hibridizáció (FISH) után pTa71 (zöld) és a GAA trinukleotidot tartalmazó (piros) repetitív DNS próbákkal. Az *Aegilops biuncialis* kromoszómaikat nyilakkal jelöltük és a jobb alsó sarokban kinagyítva láthatók

A 49.001102 azonosítási számú diszómás addíciós vonal kicsi, szubmetacentrikus *Ae. biuncialis*-ból származó kromoszómapárt tartalmazott, mely azonosításához további molekuláris citogenetikai vizsgálatok szükségesek (12. ábra a,b). Ennek az addíciós vonalnak a citológiai elemzését Feulgen módszerrel több nemzedéken át elvégeztük, a kromoszómaszáma mindig 44 volt. Az *Aegilops biuncialis*-ból származó kromoszómapáron nem figyeltünk meg hibridizációs jelet a pSc119.2 és pAs1 próbákkal. Ez alapján feltételezhető, hogy a búza és az *Aegilops biuncialis* kromoszómái között átrendeződés történhetett. A pTa71 DNS próba sem hibridizált az *Aegilops* kromoszómapárhoz, így biztosan nem szatellites kromoszómát tartalmaz ez a vonal (tehát kizárhatjuk az 1U, 5U, 1M és 6M kromoszómák jelenlétét). A GAA trinukleotidokat tartalmazó DNS próbával olyan mintázatot kaptunk az *Ae. biuncialis* kromoszómán, amely egyik búza kromoszóma GAA mintázatához sem hasonlított, így kizárható több búza kromoszóma jelenléte a vizsgált sejtekben (12. ábra a,b). Az *Ae. biuncialis* teljes FISH kariotípusát még nem készítettük el a GAA próbával, eddig csak az U genom kariotípusa áll rendelkezésre (Molnár és mtsai 2005), így a GAA mintázat alapján még nem azonosítható ez az *Ae. biuncialis* kromoszóma.

Friebe és mtsai (1995 a, 1999) *T. aestivum* cv. Chinese Spring – *Ae. umbellulata* és *T. aestivum* cv. Chinese Spring – *Ae. geniculata* addíciós vonalakat állítottak elő. A teljes *T. aestivum* - *Ae. comosa* addíciós sorozatot nem hozták létre napjainkig. Az *Ae. umbellulata* az *Ae. comosa* és *Ae. geniculata* genomja áll a legközelebbi rokonságban az *Ae. biuncialis* genomjával, ezért a FISH mintázatok összehasonlítása hasznos lehet az addíciós vonalak azonosításának igazolására. A fent említett szerzők az addíciós vonalakat C-sávozással azonosították, így irodalmi adatok alapján nincs lehetőség összehasonlítani az általuk előállított addíciós vonalak FISH mintázatát az előbb ismertetett addíciós vonalak hibridizációs mintázatával.

4. 2. 3. Az azonosított *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonalak morfológiai jellemzői

Az azonosított *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* diszómás addíciós vonalak morfológiai jellemzőit fitotronban és tenyészkertben is vizsgáltuk (10. és 11. táblázat, 13. és 14. ábra). Fitotroni körülmények között az Mv9kr1-hez képest minden addíciós vonal csökkent fertilitást mutatott a 2M vonal kivételével, amely fertilisebb volt, de ez a különbség nem volt szignifikánsan kimutatható (10. táblázat). A 2M addíciós vonal tenyészkertben felnevelve azonban már kisebb fertilitással rendelkezett, mint a szülőpartner Mv9kr1 (11. táblázat). A fitotronban felnevelt addíciós vonalak magassága és a bokrosodása is kisebb értékeket mutat a tenyészkertben megfigyelténél, ez a különbség a klímakamra hatásának tulajdonítható (10. és 11. táblázat).

10. táblázat: A *Triticum aestivum*- *Ae. biuncialis* addíciós vonalak morfológiai tulajdonságai a szülőpartner Mv9kr1-hez hasonlítva 2004-ben (a növényeket fitotronban neveltük, 10-10 növény átlaga)

	Fertilitás (szem/ kalászk) (db)	Növény- magasság (cm)	Bokrosodás (kalász/növény) (db)	Főkalász hossza (cm)	Szem/ főkalász (db)
Mv9kr1	2,749	60,6	6,3	9,4	53,1
2M	2,788	36,7* *	4,2* *	8,6	55,5
3M	2,411*	32,8* *	5,3	8,4	46,7
7M	2,045* *	46,9* *	5,1	10,6* *	34,1* *
3U	2,164* *	48,7* *	5,9	8,7	40,8* *
5U	0,983* *	40,4* *	5,5	8,3	16,8* *

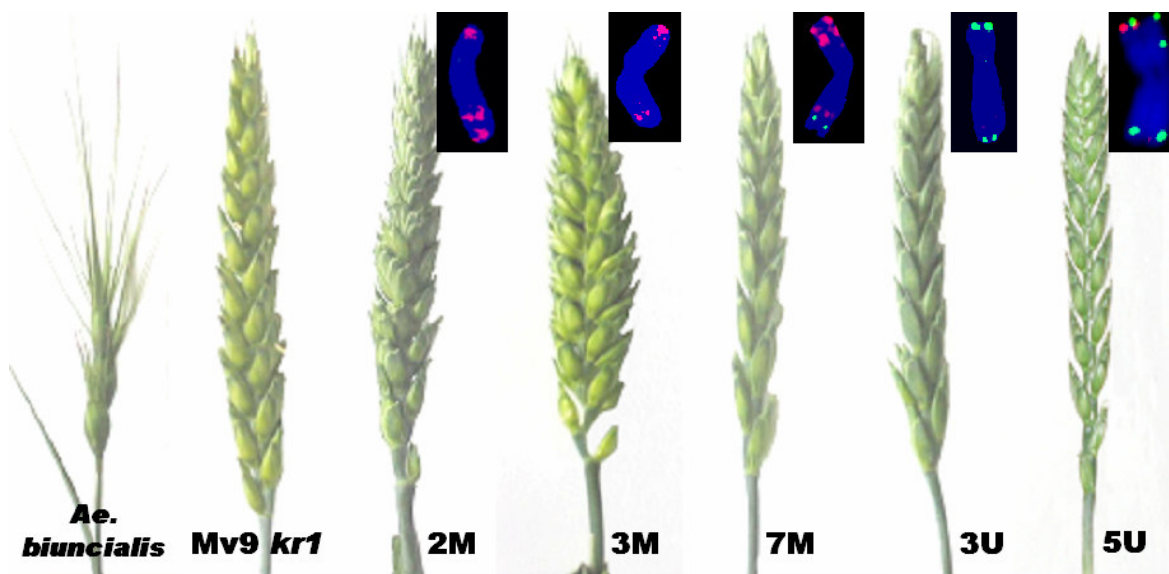
** Szignifikánsan különbözik az Mv9kr1 búzatörzstől P<0,05 és P<0,01 szignifikancia szinteken

11. táblázat: A *Triticum aestivum*- *Ae. biuncialis* addíciós vonalak morfológiai tulajdonságai a szülőpartner Mv9kr1-hez hasonlítva 2004-ben (a növényeket tenyészkertben neveltük, 10-10 növény átlaga)

	Fertilitás (szem/ kalászk) (db)	Növény- magasság (cm)	Bokrosodás (kalász/növény) (db)	Főkalász hossza (cm)	Szem/ főkalász (db)
Mv9kr1	2,517	79,1	9,4	9,9	56,5
<i>Ae. biuncialis</i>	1,983	39,5	77,3	3,7	7,0
2M	2,237*	65,6* *	7,9	9,3	52,3
3M	2,285*	61,2* *	10,1	8,4* *	46,5* *
7M	1,749* *	65,5* *	9,8	8,8* *	25,9* *
3U	1,920* *	70,0* *	11,1	8,7* *	33,3* *

** Szignifikánsan különbözik az Mv9kr1 búzatörzstől P<0,05 és P<0,01 szignifikancia szinteken

Az addíciós vonalak kalászáinak morfológiai jellemzőit a 13. ábrán figyelhetjük meg. Az addíciós vonalak az addicionált kromoszómáktól függően morfológiailag különböztek, de valamennyi kalásztípusa elsősorban az *Mv9kr1* búzatörzs kalászához hasonlított.



13. ábra: Balról jobbra az *Aegilops biuncialis*, az *Mv9kr1* és a 2M, 3M, 7M, 3U, 5U *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonalak kalászái. A kalások mellett a jobb felső sarokban az addíciós vonalakban található *Ae. biuncialis* kromoszómapár egyik tagjának FISH mintázata látható a pSc119.2 és pAs1 DNS klónokkal.

Az addíciós vonalak betegség-rezisztenciáját tenyészkertben vizsgáltuk.

A 2M addíciónak szálcacsonkos, tömött, a 7M addíciónál vastagabb, nagyobb a kalásza, az addíciók közül a legszélesebb levele van, szára hamvas színű, kevés lisztharmat és *Helminthosporium*os levélfoltosság volt megfigyelhető a növényeken (13. ábra).

A 3M addíciós vonal kalásza tömött, szálcacsonkos, az addíciók közül a legszélesebb, de felfelé elkeskenyedő (13. és 14. ábra). Általában a kalászkák alatt egy-egy csökvényesebb kalászká található. A növények közepesen lisztharmatosak voltak, sok levélen *Helminthosporium*os levélfoltosságot és vetésfehérítőt figyeltünk meg. Az addíciók közül a 3M volt a legkevésbé egészséges.

A 7M diszómás addíció kalásza laza, a kalász vége szálcacsonkos, az addíciók közül a leghosszabb kalással rendelkezik (13. ábra). A növények színe hamvaszöld, nem figyeltünk meg rajta sem lisztharmatot, sem *Helminthosporium*os levélfoltosságot, az addíciók közül a 7M kromoszómát tartalmazó vonal volt a legmagasabb.

A 3U diszómás addíciós vonal kalásza búzához hasonló, kicsi, laza és szálcacsonkos (13. ábra). A növények szára és kalásza vékonyabb a többi addíciós vonalnál megfigyelténél, levelei sárgászöldek, lisztharmat nem, de *Helminthosporium*os levélfoltosság helyenként látható volt rajtuk.

Az 5U *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíció kalásza *Ae. biuncialis*-hoz hasonló, antociános, tar kalásztípus. A növények közepesen magasak, fertilitásuk kisebb a többi addíciós vonalhoz képest, a tenyészkertben felnevelt növényeken lisztharmat fertőzést figyeltünk meg.

A 2005-ben tenyészkertben felnevelt addíciós vonalakon (2M, 3M, 7M, 3U, 5U) a szülőpartner *Ae. biuncialis* vonallal ellentétben bizonyos fokú levélrozsdá fertőzést tapasztaltunk, ezért valószínűsíthető, hogy az *Ae. biuncialis*-ban található levélrozsdá rezisztencia gén nem a 2M, 3M, 7M, 3U és 5U kromoszómákon található. Az előállított és azonosított addíciós vonalakkól már több ezer szemmel rendelkezünk, amelyek alkalmasak további agronómiai vizsgálatok elvégzéséhez.

Friebe és mtsai (1995 a, 1999) nem vizsgálták a *T. aestivum* cv. Chinese Spring – *Ae. umbellulata* és *T. aestivum* cv. Chinese Spring – *Ae. geniculata* addíciós vonalak betegség-rezisztenciáját, azonban a kalászok morfológiai tulajdonságai összehasonlíthatók. Friebe és mtsai (1995 a) nem rendelkeznek 3U *T. aestivum*- *Ae. umbellulata* addícióval. Az 5U *T. aestivum*- *Ae. umbellulata* addíció (Friebe és mtsai 1995 a) kalászának felépítése csak kissé hasonlít az 5U *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciós vonalak kalászához. A Friebe és mtsai (1999) által előállított *T. aestivum* - *Ae. geniculata* addíciók közül 3U és 7M addíciók kalászá nagymértékben különböznek az *Ae. biuncialis* addícióktól, a 2M és 3M addíciós vonalak kalászáinál a különbség kevésbé szembeötlő. Azonban Friebe és mtsai (1995 a, 1999) is találtak különbséget az *Ae. umbellulata* 3U addíció és az *Ae. geniculata* 3U addíció kalászáinak fenotípusos megjelenésében (a két kalász nem hasonlított egymásra). A fenotípusos különbségek az U és M genomok variabilitásának ill. a különböző búza szülőpartnerek alkalmazásának tulajdoníthatók.



14. ábra: A 3M *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonal felszaporítása tenyészkertben

4. 3. Új *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* addíciós vonalak előállítása

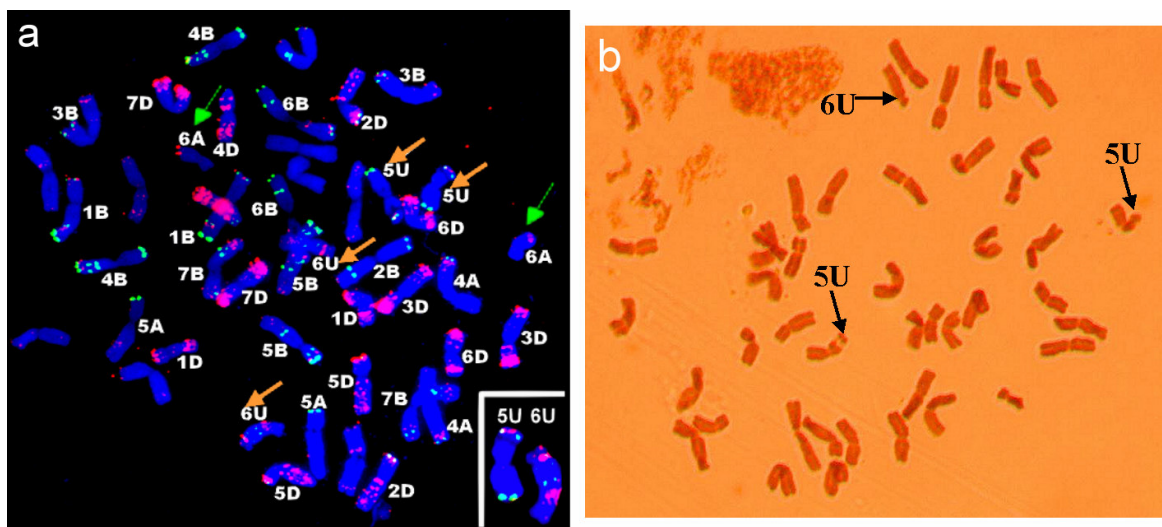
4. 3. 1. Az 5U, 6U dupla diszómás addíciós vonal vizsgálata

Az eddig ismertetett addíciós vonalakon kívül rendelkezünk még egy 5U, 6U dupla diszómás addíciós vonallal is. Ezek a növények a 42 búza kromoszóma mellett rendelkeznek még két *Ae. biuncialis* kromoszómapárral, így kromoszómaszámuk 46. Más addíciós vonalakhoz hasonlóan azt feltételeztük, hogy valamelyik idegen kromoszóma vagy kromoszómapár eliminálódni fog a növényekből, azonban ez nem történt meg. Vizsgálataink célja volt, hogy olyan utódokat keressünk, amelyekben az 5U kromoszómapár eliminálódik, csak a 6U kromoszómapár van jelen. Fluoreszcens *in situ* hibridizációval vizsgáltuk a növényeket (15. ábra a,b és 12. táblázat). Az 5U és 6U kromoszómák fluoreszcens *in situ* hibridizációs mintázata megegyezett a szülőpartner MvGB642 *Ae. biuncialis* vonal 5U és 6U kromoszómáinak FISH mintázatával (8. ábra és 15. ábra a,b). A FISH vizsgálatok és a kromoszómák kararányai alapján kizárható más szatellites *Ae. biuncialis* kromoszóma jelenléte ezekben a növényekben. Az 1U szatellites kromoszóma nagyobb, a 6M kromoszóma kararányai eltérnek az 5U kromoszóma kararányaitól (8. ábra). A FISH eredményeinek kiértékelése után megállapítottuk, hogy a 46 kromoszómás állapot stabil, ezért áttértünk a növények Feulgen vizsgálatára (15. ábra a,b és 12. táblázat). A Feulgen festési eljárással több növény vizsgálata lehetséges és a módszer költségei is kisebbek. Az 5U és 6U kromoszómák jellegzetes morfológiával rendelkeznek, ezért a búza kromoszómáktól Feulgen festéssel is megkülönböztethetők. Az 5U kromoszóma szatellites, azonban kisebb, mint a búza szatellites kromoszómái. A 6U kromoszóma egy akrocentrikus kromoszóma, ezért megkülönböztethető Feulgen festéssel a búza metacentrikus és szubmetacentrikus kromoszómáitól. A Feulgen módszerrel vizsgált növények közül egy növény kromoszómaszámát 44-nek határoztuk meg, azonban 2db 5U és 1db 6U kromoszóma is megfigyelhető volt a preparátumon (15. ábra a,b). Ez alapján feltételezhető, hogy számolási hiba történt.

A növényeket fitotronban neveltük fel. Morfológiai tulajdonságaikban különböztek az eddig előállított addíciós vonalaktól. A növényeknek jellegzetes széles, haragoszöld leveleik vannak, kalászuk antociános színű (13. táblázat), a szülőpartner Mv9*kr1*-hez hasonló kalásztípussal rendelkezik (16. ábra).

12. táblázat: Az 5U, 6U *Triticum aestivum*- *Aegilops biuncialis* dupla diszómás addíciós vonalon elvégzett citológiai vizsgálatok összesítése

Csíráztatott szemek száma (db)	Felnevelt növények száma (db)	Vizsgálat módja	Értékelhető növények száma	Eredmény
30	20	fluoreszcens <i>in situ</i> hibridizáció	13	5U és 6U kromoszómát is tartalmaz
35	35	kromoszómaszám vizsgálata gyökércsúcsból Feulgen festéssel	35	5U és 6U kromoszómát is tartalmaz
20	12	kromoszómaszám vizsgálata portokokból Feulgen festéssel	7	Három növényben volt értékelhető a metafázis, 46 ^{II} , tehát 5U és 6U kromoszómát is tartalmaz



15. ábra (a): Az 5U, 6U dupla diszómás *Triticum aestivum*- *Aegilops biuncialis* addíciós vonal FISH mintázata pSc119.2 (zöld) és pAs1 (piros) repetitív DNS próbákkal mitotikus kromoszóma-preparátumon. A narancssárga nyilak az *Aegilops biuncialis* kromoszómákat jelölik. A 6A kromoszómákat zöld nyíllal jelöltük (ld. 39. oldal). Az 5U és 6U kromoszómák kinagyítva a jobb alsó sarokban láthatók. (b): Az 5U, 6U dupla diszómás *Triticum aestivum*- *Aegilops biuncialis* addíciós vonalból származó, 44 kromoszómát tartalmazó növény Feulgen festéssel. A preparátumon 2 db 5U és 1 db 6U kromoszóma figyelhető meg (nyilakkal jelölve)



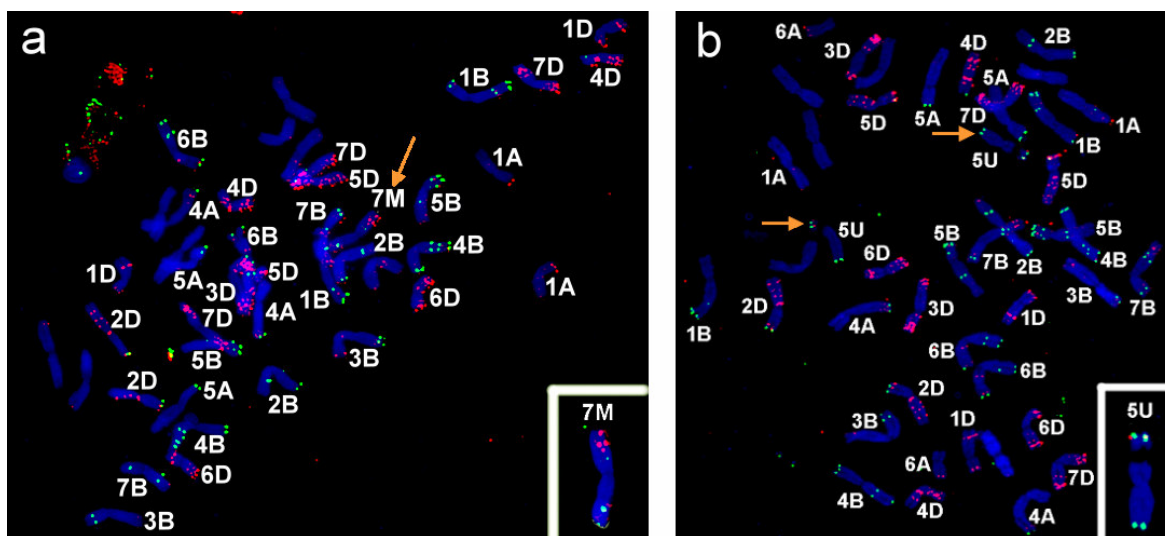
16. ábra. Az 5U, 6U dupla diszómás *Triticum aestivum*- *Aegilops biuncialis* addíciós vonal kalászhai (az ábrán 2db kalász látható, az egyes kalászsokat elől- és oldalnézetből fotóztuk le)

13. táblázat: Az 5U, 6U dupla diszómás *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonal morfológiai adatai

Növény száma	Növény-magasság (cm)	Kalász sorszáma (izolált v. szabadon virágzó= szv)	Kalász hossz (cm)	Kalász/ kalászk (db)	Szem/kalász (db)	Kalász típus
1	25	1. izolált 2. izolált 3. izolált 4. izolált	10 7 7 6	19 15 13 12	27 12 12 8	Antociános, laza kalász
2	25	1. izolált 2. izolált 3. izolált 4. izolált 5. szv 6. szv 7. szv 8. szv	9,5 9 7 5,5 6 6 4,5 4	16 17 15 13 13 13 9 9	18 14 2 0 0 0 0 0	Antociános, laza kalász
3	25	1. izolált 2. izolált 3. izolált 4. izolált	10 9,5 6,5 7	17 17 13 13	46 23 15 1	Laza kalász
4	28	1. izolált 2. izolált 3. izolált 4. izolált	10 9 9 9	15 15 15 17	10 35 26 23	Antociános, laza kalász
5	30	1. izolált 2. izolált 3. izolált 4. izolált 5. izolált 6. izolált	10 8,5 8 8 7,5 7	15 13 11 14 13 13	6 19 6 1 0 1	<i>Aegilops biuncialis</i> -hoz hasonló, antociános kalász
6	21	1. izolált 2. izolált 3. izolált	9 8 6	14 14 11	2 1 0	<i>Aegilops biuncialis</i> -hoz hasonló, antociános kalász
7	27	1. izolált 2. izolált	10,5 8	17 14	27 8	Antociános, laza kalász
8	22	1. izolált 2. izolált 3. izolált 4. izolált 5. szv 6. szv 7. szv	7 6 9 5,5 5 7 5	16 11 11 9 13 15 11	1 4 2 0 0 1 0	Antociános, laza kalász

4. 3. 2. Új *Aegilops biuncialis* kromoszómák keresése a BC₂ és BC₃ nemzedékekben

Vizsgáltuk a korai (BC₂, BC₃) nemzedékeket is, hogy új *Ae. biuncialis* kromoszómákat keressünk a további addíciós vonalak előállításához. A növények többségében megfigyelhető volt az 5U kromoszóma, sőt a korai nemzedékek utódaiban ismét megtalálható volt az 5U *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* diszómás addíciós vonal (17. ábra a,b). Továbbá megfigyelhető volt egy 7M monoszómás addíciós vonal, azonban a 7M addícióval már rendelkezünk diszómás állapotban is (17. ábra a,b). A korai nemzedékek vizsgálata során megfigyeltünk olyan növényeket is, melyekben az összes *Ae. biuncialis* kromoszóma eliminálódott. Preparátumot készítettünk 48 db BC₂ és BC₃ nemzedékhez tartozó növényből, ezeknek a FISH elemzése folyamatban van. Fáziskontraszt mikroszkóppal 14 db BC₂ és BC₃ nemzedékhez tartozó növény preparátumain felismerhetők voltak az 5U és 6U kromoszómák, míg 2db preparátumon csak az 5U kromoszóma volt látható a búza kromoszómákon kívül.



17. ábra (a): A 7M monoszómás *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* monoszómás addíciós vonal FISH hibridizációs mintázata mitotikus kromoszóma-preparátumon pSc119.2 és pAs1 DNS klónokkal. A nyilak az *Aegilops biuncialis* kromoszómáit jelölik. Az *Aegilops biuncialis* kromoszóma a kép jobb alsó sarkában kinagyítva látható. (b): Az 5U *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* diszómás addíciós vonal hibridizációs mintázata pSc119.2 és pAs1 DNS klónokkal mitotikus kromoszóma-preparátumon. A nyilak az *Aegilops biuncialis* kromoszómákat jelölik. Az 5U kromoszóma a kép jobb alsó sarkában kinagyítva látható.

Eddigi vizsgálataink alapján megállapíthatjuk, hogy az *Ae. biuncialis* kromoszómái közül az 5U kromoszóma adódik át a legnagyobb gyakorisággal az utódokba. A többi *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciós vonal előállításához több növény vizsgálata szükséges a korai nemzedékekből, és szükség lehet az amfiploid növények vizsgálatára is az új *Ae. biuncialis* kromoszómák kereséséhez. Az agronómiailag hasznos tulajdonságok (só- és szárazságtűrés, betegség-ellenállóság) sikeres átviteléhez a jövőben szükséges lesz a teljes addíciós sorozat előállítása. Az addíciós vonalak előállítása hosszú folyamat, több évet vesz igénybe, mert egyes *Ae. biuncialis* kromoszómák nagyobb gyakorisággal adódnak át az utódokba, más kromoszómák viszont könnyen eliminálódnak, amely megnehezíti a teljes addíciós sorozat előállítását. Továbbá az addíciók előállítása számos keresztezést, visszakeresztezést igényel, sok nemzedéket kell felnevelni és citológiai módszerekkel ellenőrizni (2. melléklet). A teljes addíciós sorozat lehetővé teszi az összes *Ae. biuncialis* kromoszóma hatásának tanulmányozását, kiválogathatjuk mely kromoszómák befolyásolják legnagyobb mértékben a szárazságtűrést és az egyéb kedvező agronómiai tulajdonságokat. Az egyes *Ae. biuncialis* kromoszómák hatásának megállapítása után lehetséges az adott kromoszómából olyan introgressziós vonalakat létrehozni, amelyek a kedvező tulajdonságokért felelős géneket hordozzák.

5. Új tudományos eredmények

1. Huszonhárom eltérő származású búzafajtában vizsgáltuk a fluoreszcens *in situ* hibridizációs mintázatok különbségeit (FISH polimorfizmus) pSc119.2 és pAs1 DNS próbák segítségével. A Chinese Spring modell fajtához képest minden kromoszómán különbségeket figyeltünk meg a hibridizációs mintázatban, kivéve a 4B, 5D, 6D és 7D kromoszómákat. A FISH polimorfizmus ellenére a búza kromoszómái egyértelműen azonosíthatók voltak a pSc119.2 és pAs1 DNS klónokkal. Egyes búzafajtákban azonosítottuk az 1A/1R, 1B/1R és 5B/7B transzlokációkat, amely megerősíti a korábban C-sávozási technikával kapott eredményeket.
2. Három *Ae. biuncialis*, négy *Ae. umbellulata* és négy *Ae. comosa* génbanki tétel FISH összehasonlító vizsgálatát végeztük el pSc119.2 és pAs1 DNS klónok segítségével. A FISH során minden kromoszómán találtunk különbségeket az egyes *Ae. biuncialis*, *Ae. umbellulata* és *Ae. comosa* génbanki tételek között. Az M genom kromoszómáira nagyobb FISH polimorfizmus volt jellemző, mint az U genom kromoszómáira. Az *Ae. comosa*, *Ae. umbellulata* és az *Ae. biuncialis* kromoszómák azonosítását a FISH mintázatban talált különbségek nem befolyásolták.
3. Öt *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonalat (2M, 3M, 7M, 3U, 5U) azonosítottunk fluoreszcens *in situ* hibridizációval pSc119.2, pAs1 próbák felhasználásával. A pSc119.2 és a pAs1 próbák segítségével specifikus hibridizációs jeleket figyeltünk meg az addíciós vonalakban az *Ae. biuncialis* kromoszómáin. Ezek a specifikus hibridizációs jelek lehetővé tették az addíciós vonalakban az *Ae. biuncialis* kromoszómáinak azonosítását a korábban kidolgozott *Ae. umbellulata*, *Ae. comosa* és *Ae. biuncialis* kariotípusok alapján.
4. Jellemeztük az addíciós vonalak morfológiai tulajdonságait és betegség-ellenállóságát. Az addíciós vonalakat fitotronban és tenyészkertben is felneveltük. Minden addíciós vonal kalásza különbözött egymástól, azonban mindegyik jobban hasonlított az Mv9kr1 szülőpartnerhez. A tenyészkertben bizonyos fokú rozsdafertőzést tapasztaltunk az addíciós vonalakon, ezért feltételezhető, hogy az *Ae. biuncialis* levélrozsdá-rezisztencia génjei nem a 2M, 3M, 7M, 3U és 5U kromoszómákon helyezkednek el.
5. Az 5U, 6U dupla diszómás *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addíciós vonal és a korai (BC₂, BC₃) nemzedékekből származó növények FISH vizsgálata alapján megállapítottuk, hogy az 5U kromoszóma adódik át a legnagyobb gyakorisággal az utódokba.

New scientific results

1. Differences in the fluorescence *in situ* hybridisation patterns (FISH polymorphism) of twenty-three wheat varieties of diverse origin were examined using the DNA probes pSc119.2 and pAs1. Compared with the model variety Chinese Spring differences were observed in the hybridisation patterns for all the chromosomes except 4B, 5D, 6D and 7D. Despite the FISH polymorphism the wheat chromosomes could be clearly identified using the DNA clones pSc119.2 and pAs1. In some of the wheat varieties 1A/1R, 1B/1R and 5B/7B translocations were observed, confirming results previously obtained using the C-banding technique.
2. Comparative FISH analysis was carried out on three *Ae. biuncialis*, four *Ae. umbellulata* and four *Ae. comosa* gene bank accessions with the aid of the DNA clones pSc119.2 and pAs1. FISH analysis revealed differences between the various *Ae. biuncialis*, *Ae. umbellulata* and *Ae. comosa* accessions on all the chromosomes. Greater FISH polymorphism was observed for the M genome chromosomes than for the U genome. The identification of the *Ae. biuncialis*, *Ae. umbellulata* and *Ae. comosa* chromosomes was not influenced by the differences in the FISH patterns.
3. Five *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addition lines (2M, 3M, 7M, 3U, 5U) were identified by means of fluorescence *in situ* hybridisation with the probes pSc119.2 and pAs1. These probes gave specific hybridisation signals on the *Ae. biuncialis* chromosomes in the addition lines, allowing the *Ae. biuncialis* chromosomes to be identified on the basis of previously elaborated *Ae. biuncialis*, *Ae. umbellulata* and *Ae. comosa* karyotypes.
4. The morphological traits and disease resistance of the addition lines were investigated. The lines were grown in the phytotron and nursery. The spikes of all the addition lines differed from each other, but they all resembled the wheat partner, Mv9kr1 rather than the *Ae. biuncialis* partner. A certain level of rust infection was observed on the addition lines in the nursery, suggesting that the leaf rust resistance genes of *Ae. biuncialis* are not located on the 2M, 3M, 7M, 3U or 5U chromosomes.
5. FISH analysis on the 5U, 6U double disomic *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addition line and on plants from early (BC₂, BC₃) generations revealed that the 5U chromosome was transferred with greater frequency to the progeny.

6. Következtetések és javaslatok

1. A Chinese Spring modell fajta és a különböző származású búzafajták FISH összehasonlító vizsgálata során egy transzlokáció létrejöttét feltételeztük Mv19 búzafajtában az 5B és egy A genomhoz tartozó kromoszóma között. A transzlokáció létrejöttét a pSc119.2 és pAs1 hibridizációs jelek elhelyezkedése alapján feltételeztük. A GAA trinukleotidokat tartalmazó próbával azonban megállapítottuk, hogy csak a repetitív szekvenciák mennyiségében történt változás. A GAA trinukleotidokat tartalmazó DNS próba más próbákkal kombinálva tehát a kromoszómák pontosabb azonosítását teszi lehetővé.

2. Eddig a 2M, 3M, 7M, 3U és 5U *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciós vonalakat azonosítottuk fluoreszcens *in situ* hibridizációval pSc119.2 és pAs1 próbák felhasználásával. A GAA trinukleotidokat tartalmazó próbával célszerű az összes addíciós vonal azonosításának kiegészítése, mert a GAA DNS próba több hibridizációs jelet ad a kromoszómákon, így transzlokációk kimutatására is alkalmas. A 49.001102 nyilvántartási számú azonosítatlan addíciós vonal FISH elemzését is lehetővé teszi a GAA DNS próba, ha az *Ae. umbellulata* után az *Ae. comosa* kromoszómák GAA kariotípusát is kidolgozzuk.

3. Az addíciós vonalakon genomi *in situ* hibridizáció elvégzése is javasolt az esetleges intergenomikus átrendeződések kimutatására.

4. A *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciós vonalak hibridizációs mintázatát célszerű az *Ae. biuncialis*-hoz hasonlóan U és M genomokkal rendelkező *Triticum aestivum* - *Ae. geniculata* addíciós sorozat FISH mintázatával összehasonlítani. Ezzel a módszerrel lehetséges az addíciós vonalak FISH azonosításának igazolása.

5. A továbbiakban tervezzük az *Ae. biuncialis* kromoszómáira specifikus mikroszatellit markerek kiválogatását, melyek szintén alkalmasak a citológiai elemzések igazolására.

6. Továbbá szükségesnek tartjuk az 5U, 6U dupla diszómás *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciós vonal felnevelését a tenyészkertben, hogy a morfológiai tulajdonságait és a betegség-ellenállóságát vizsgálni tudjuk. Az addíciós vonalak felszaporítása után elegendő szemmel rendelkezünk ahhoz, hogy az addíciókat szárazságtűrési kísérletekben vizsgáljuk. A korai nemzedékek (BC₂, BC₃) citológiai elemzése során célunk volt új *Aegilops* kromoszómák keresése, amely során folytatjuk a BC₂ és BC₃ nemzedékek vizsgálatát, továbbá az amfiploid szemekben is tervezzük az új *Aegilops* kromoszómák keresését a teljes addíciós sorozat előállításához. A teljes addíciós sorozat előállításával lehetővé válik agronómiailag hasznos gének beépítése a termesztett búzába. Ezeket a rendkívül értékes genetikai alapanyagokat a nemesítés hatékonyan fel tudja használni új búzafajták előállításához.

7. Összefoglalás

A termesztett búzával (*Triticum aestivum* ssp. *aestivum* L. $2n=6x=42$, AABBDD) szoros rokonsági kapcsolatban álló kecskebúza (*Aegilops*) fajok széles genetikai diverzitással rendelkeznek, ezért a nemesítés számára értékes génforrásként szolgálhatnak. Az *Aegilops biuncialis* Vis. ($2n=4x=28$, UUMM) nagy genetikai variabilitással rendelkezik, amely feltehetően annak köszönhető, hogy különböző éghajlati viszonyokhoz adaptálódott. Ennek megfelelően az *Ae. biuncialis* egyes vonalai kiugróan jó só- és szárazságtűréssel rendelkeznek, más vonalain egyes kórokozókkal (levélrozsa, szárrozsa, lisztharmat, árpa sárga törpeség vírus) szembeni toleranciát írtak le.

Kísérleteinkben célul tűztük ki az *Ae. biuncialis* só- és szárazságtűrésének, továbbá betegség-ellenállóságának beépítését a termesztett búzába, melynek első lépéseként *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* diszómás addíciós vonalakat hoztunk létre. Az addíciós vonalak azonosításához először a szülőpartnerek (*T. aestivum*, *Ae. biuncialis*) genomjának elemzésére volt szükség fluoreszcens *in situ* hibridizációval (FISH). A szülőpartnerek genomjának pontos azonosítása érdekében 23 búzafajta, három *Ae. biuncialis*, négy *Ae. umbellulata*, négy *Ae. comosa* génbanki tétel kromoszóma-preparátumain végeztünk fluoreszcens *in situ* hibridizációt pSc119.2 és pAs1 DNS klónokkal. A vizsgált búzafajtákban a 4B, 5D, 6D és 7D kromoszómák kivételével minden kromoszómán különbségeket figyeltünk meg a hibridizációs mintázatban a Chinese Spring modell fajtaéhoz képest. Az *Ae. biuncialis* és diploid donorjainak FISH összehasonlító vizsgálata során minden kromoszómán találtunk különbségeket az *Ae. umbellulata*, *Ae. comosa* és *Ae. biuncialis* génbanki tételek hibridizációs mintázatban. A szülőpartnerek FISH mintázatában fellelhető különbségek ellenére a FISH technikával az egyes fajok kromoszómái jól azonosíthatók. Eddig a 2M, 3M, 7M, 3U és 5U kromoszómákat hordozó *T. aestivum* - *Ae. biuncialis* addíciókat azonosítottuk fluoreszcens *in situ* hibridizációval pSc119.2 és pAs1 próbák felhasználásával. Az addíciós vonalak morfológiai tulajdonságait fitotronban és tenyészkertben is vizsgáltuk. Az addíciós vonalak kalászhajlása egymástól morfológiailag különböztek, de valamennyi elsősorban a búza szülőpartnerhez hasonlított. A tenyészkertben felnevelt addíciós vonalakon a szülőpartner *Ae. biuncialis* vonallal ellentétben bizonyos fokú rozsafertőzést tapasztaltunk, ezért valószínűsíthető, hogy az *Ae. biuncialis* levélrozsa-rezisztencia génjei nem a 2M, 3M, 7M, 3U és 5U kromoszómákon találhatók. Mind az öt addíciós vonalból elegendő szemmel rendelkezünk ahhoz, hogy azok szárazságtűrését kontrollált kísérleti körülmények közt vizsgálhassuk.

Summary

The *Aegilops* species, closely related to cultivated wheat (*Triticum aestivum* ssp. *aestivum* L. $2n=6x=42$, AABBDD), has wide genetic diversity and thus represents a valuable source of genes for use in breeding. The great genetic variability of *Aegilops biuncialis* Vis. ($2n=4x=28$, UUMM) can probably be attributed to its adaptation to a wide range of climatic conditions. Some *Ae. biuncialis* lines have exceptionally good salt and drought tolerance, while other lines exhibit tolerance to various pathogens (leaf rust, stem rust, powdery mildew, barley yellow dwarf virus).

The aim of the experiments was to incorporate the salt and drought tolerance and disease resistance of *Ae. biuncialis* into cultivated wheat, so the first step was to develop *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* disomic addition lines. In order to identify the addition lines the genomes of the parental partners (*T. aestivum*, *Ae. biuncialis*) were first analysed by carrying out fluorescence *in situ* hybridisation (FISH) with the DNA clones pSc119.2 and pAs1 on chromosome preparations of 23 wheat varieties and three *Ae. biuncialis*, four *Ae. umbellulata* and four *Ae. comosa* gene bank accessions. With the exception of chromosomes 4B, 5D, 6D and 7D, all the chromosomes of the tested wheat varieties exhibited differences in the hybridisation pattern compared with the model variety Chinese Spring. The comparative FISH analysis of *Ae. biuncialis* and its diploid donor species revealed differences in the hybridisation patterns of the individual *Ae. biuncialis*, *Ae. umbellulata* and *Ae. comosa* accessions for all the chromosomes. Despite the differences in the FISH patterns of the parental partners, the chromosomes of the various species could be clearly identified using the FISH technique. So far, *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* addition lines carrying chromosomes 2M, 3M, 7M, 3U and 5U have been identified by means of fluorescence *in situ* hybridisation using the pSc119.2 and pAs1 probes. The morphological traits of the addition lines were investigated in the phytotron and nursery. The spikes of the addition lines differed from each other morphologically, but all resembled those of the wheat parent. Unlike the *Ae. biuncialis* parent, the addition lines grown in the nursery exhibited traces of rust infection, suggesting that the leaf rust resistance genes of *Ae. biuncialis* were not located on the 2M, 3M, 7M, 3U or 5U chromosomes. Sufficient seeds are available from all five addition lines to allow their drought tolerance to be tested under controlled conditions.

Irodalomjegyzék

- Aghaee-Sarbarzeh, M., Ferrahi, M., Singh, S., Singh, H., Friebe, B., Gill, B.S., Dhaliwal, H.S. 2002. *Ph1* induced transfer of leaf and stripe rust-resistance genes from *Aegilops triuncialis* and *Ae. geniculata* to bread wheat. *Euphytica*, 127: 377-382.
- Athwal, R.S., Kimber, G. 1972. The pairing of an alien chromosome with homoeologous chromosomes of wheat. *Can. J. Genet. Cytol.* 14: 325-333.
- Badaeva, E.D., Badaeva, N.S., Gill, B.S., Filatenko A.A. 1994. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum*. *Plant Syst. Evol.* 192: 117-145.
- Badaeva, E.D., Friebe, B., Gill, B.S. 1996a. Genome differentiation in *Aegilops*. 1. Distribution of highly repetitive DNA sequences on chromosomes of diploid species. *Genome* 39: 293-306.
- Badaeva, E.D., Friebe, B., Gill, B.S. 1996b. Genome differentiation in *Aegilops*. 2. Physical mapping of 5S and 18S-26S ribosomal RNA gene families in diploid species. *Genome* 39: 1150-1158.
- Badaeva, E.D., Friebe, B., Zoschchuk, A., Zelenin, A.V., Gill, B.S. 1998. Molecular cytogenetic analysis of tetraploid and hexaploid *Aegilops crassa*. *Chrom. Res.* 6: 629-637.
- Badaeva, E.D., Amosova, A.V., Muravenko, O.V., Samatadze, T.E., Chikida, N.N., Zelenin, A.V., Friebe, B., Gill, B.S. 2002. Genome differentiation in *Aegilops* 3. Evolution of the D-genome cluster. *Plant Syst. Evol.* 231: 163-190.
- Badaeva, E.D., Amosova, A.V., Samatadze, T.E., Zoschchuk, S.A., Shostak, N.G., Chikida, N.N., Zelenin, A.V., Raupp, W.J., Friebe, B. and Gill, B. S. 2004. Genome differentiation in *Aegilops*. 4. Evolution of the U-genome cluster. *Plant Syst. Evol.* 246: 45-76.
- Bariana, H. S., McIntosh, R. A. 1993. Cytogenetic studies in wheat. XV. Location of rust resistance genes in VPM1 and their genetic linkage with other disease resistance genes in chromosome 2A. *Genome* 36: 476-482.
- Barloy, D., Lemoine, J., Dedryver, F., Jahier, J. 2000. Identification of molecular markers linked to the *Aegilops variabilis*-derived root knot nematode resistance gene *Rkn-mn1* in wheat. *Plant Breeding* 118 : 169-172.
- Bálint, A. F., Kovács, G., Sutka, J. 2000. Origin and taxonomy of wheat in the light of recent research. *Acta Agr. Hung.* 48: 301-313.
- Bedbrook, J.R., Jones, J., O'Dell, M., Thompson, R.J., Flavell, R.B. 1980. A molecular description of telomeric heterochromatin in *Secale* species. *Cell* 19: 545-560.
- Belea, A. 1968. Examination of the F₁ hybrids of *Aegilops cylindrica* Host x *Triticum aestivum* L. *Acta Acad. Sci. Hung.* 17: 151-160.
- Belea, A. 1986. Faj- és nemzetségkeresztezések a növényvilágban. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest

- Belea, A., Kőszegi, B., Kramarikné Kissimon, J. 1991. A *Triticum* L. nemzetség evolúciójának néhány kérdése. Növénytermelés 40: 79-87.
- Benavente, E., Alix, K., Dusautoir, J.C., Orellana, J., David J.L. 2001. Early evolution of the chromosomal structure of *Triticum turgidum* – *Aegilops ovata* amphiploids carrying and lacking the *Ph1* gene. Theor. Appl. Genet. 103: 1123-1128.
- Bowden, W.M. 1959. The taxonomy and nomenclature of the wheats, barleys, and ryes and their wild relatives. Canadian Journal of Botany 37: 657-684.
- Caspersson, T., Farber, S., Foley, G. E., Kudynowski, J., Modest, E. J., Simonsson, E., Wagh, U., Zech, L. 1968. Chemical differentiation along metaphase chromosomes. Exp. Cell Res. 49: 219-222.
- Castilho, A., Heslop-Harrison, J.S. 1995. Physical mapping of 5S and 18S-25S rDNA and repetitive DNA sequences in *Aegilops umbellulata*. Genome 38: 91-96.
- Ceoloni, C., Del Signore, G., Pasquini, M., Testa, A. 1988. Transfer of mildew resistance from *Triticum longissimum* into wheat by *Ph1* induced homeologous recombination. Proc. 7th Int. Wheat Genet. Symp. Cambridge, UK. pp. 221-226.
- Ceoloni, C., Del Signore, G., Ercoli, L., Donini, P. 1992. Locating the alien chromatin segment in wheat-*Aegilops longissima* mildew resistant transfers. Hereditas 116: 239-245.
- Ceoloni, C., Biagnetti, M., Ciaffi, M., Forte, P., Pasquini, M. 1996. Wheat chromosome engineering at the 4x level: the potential of different alien gene transfers into durum. Euphytica 89: 87-97.
- Chee, P.W., Lavin, M., Talbert, L.E. 1995. Molecular analysis of evolutionary patterns of U genome wild wheats. Genome 38: 290-297.
- Chennaveeraiah, M.S. 1960. Karyomorphologic and cytotaxonomic studies in *Aegilops*. Acta Hort. Goto. 23: 85-178.
- Conner, R.L., MacDonald, M.D., Whelan, E.D.P. 1988. Evaluation of take-all resistance in wheat-alien amphiploid and chromosome substitution lines. Genome 30: 597-602.
- Cox, T., Gill, B. S. 1992. Use of diploid progenitors to improve leaf rust resistance in hexaploid wheat. Votr. Pflanzenzücht. 24: 185-187.
- Cox, T. S., Hatchett, J. H. 1994. Hessian fly resistance gene *H26* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. Crop Sci. 34: 958-960.
- Cox, T.S., Raupp, W.J., Gill, B.S. 1994. Leaf rust-resistance genes *Lr41*, *Lr42* and *Lr43* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. Crop Sci. 34: 339-343.
- Damania, A.B., Pecetti, L. 1990. Variability in a collection of *Aegilops* species and evaluation for yellow rust resistance at two locations in Northern Syria. J. Genet. Breed. 44: 97-102.
- Dégen, Á. 1917. A búzának egy új vadontermő fajvegyülete. MTA Matherm. Tud. Ért. 3-4. 459-477.

- Delibes, A., Otero, C., Garcia-Olmedo, F. 1981. Biochemical markers associated with two Mv chromosomes from *Aegilops ventricosa* in Wheat- *Aegilops* addition lines. Theor. Appl. Genet. 60: 5-10.
- Delibes, A., Romero, D., Aguaded, S., Duce, A., Mena, M., López-Braña, I., Andrés, M. F., Martín-Sánchez, J. A., García-Olmedo, F. 1993. Resistance to cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll.) transferred from the wild grass *Aegilops ventricosa* to hexaploid wheat by a „stepping stone” procedure. Theor. Appl. Genet. 87: 402-408.
- Delibes, A., Del Moral, J., Martín-Sánchez, J. A., Mejías, A., Gallego, M., Casado, D., Sin, E., López-Braña, I. 1997a. The hessian fly-resistance gene transferred from chromosome 4M^v of *Aegilops ventricosa* to *Triticum aestivum*. Theor. Appl. Genet. 94: 858-864.
- Delibes, A., Lopez-Braña, I., Martín-Sánchez, J.A., Sin E., Martinez C., Michelena, A., Del Moral, J., Mejias, A. 1997b. Transfer of one gene for resistance to Hessian fly (*Mayetiola destructor*) from *Aegilops ventricosa* to cultivars of wheat. Ann. Wheat Newsletter 43: 214-215
- Devos, K.M., Atkinson, M.D., Chinoy, C.N., Francis, H.A., Harcourt, R.L., Koebner, R.M.D., Liu, C.J., Masojc, Xie, D.X., Gale, M.D. 1993. Chromosome rearrangements in the rye genome relative to that of wheat. Theor. Appl. Genet. 85: 673-689.
- Dhaliwal, H.S., Harjit-Singh, William, M. 2002. Transfer of rust resistance from *Aegilops ovata* into bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and molecular characterisation of resistant derivatives. Euphytica 126: 153-159.
- Dimov, A., Zaharieva, M., Mihova, S. 1993. Rust and powdery mildew resistance in *Aegilops* accessions from Bulgaria. In: Biodiversity and Wheat Improvement (Damania, A.B. ed.) John Wiley & Sons, New York. pp. 165-169. Evaluation and utilization of biodiversity in wild relatives and primitive forms for wheat improvement, ICARDA, Aleppo, Syria, October 1992, pp. 165-169.
- Donini, P., Koebner, R.M.D., Ceoloni, C. 1995. Cytogenetic and molecular mapping of the wheat-*Aegilops longissima* chromatin breakpoints in powdery mildew resistant introgression lines. Theor. Appl. Genet. 91: 738-743.
- Dosba, F., Doussinault, G., Rivoal, R. 1978. Extraction, identification and utilization of the addition lines *T. aestivum*- *Ae. ventricosa*. Proc. 5th Int. Wheat Genet. Symp. New Delhi, India pp. 332-337.
- Doussinault, G., Delibes, A., Sanchez-Monge, R., Garcia-Olmendo, F. 1983. Transfer of a dominant gene for resistance to eyespot disease from a wild grass to hexaploid wheat. Nature 303: 698-700.
- Dover, G. A. 1973. The genetics and interactions of 'A' and 'B' chromosomes controlling meiotic chromosome pairing in the *Triticeae*. Proc 4th Int. Wheat Gen. Symp. University of Missouri, Columbia, USA. pp. 653-667.

- Driscoll, C.J. 1973-74. Wheat- *Triticum kotschyi* (*Aegilops variabilis*) (2n=28) addition lines. EWAC Newsletter 4: 60.
- Dubcovsky, J., Dvorak, J. 1994. Genome origins of *T. cylindricum*, *T. triunciale*, and *T. ventricosum*. (Poaceae) inferred from variation in restriction patterns of repeated nucleotide sequences: a methodological study. Am. J. Bot. 81:1327-1335.
- Dubcovsky, J., Lukaszewski, A.J., Echaide, M., Antonelli, E. F., Porter, D. R. 1998. Molecular characterization of two *Triticum speltoides* interstitial translocations carrying leaf rust and greenbug resistance genes. Crop Sci. 38: 1655-1660.
- Dudits D., Heszy L. 2000. Növényi biotechnológia és géntechnológia. Agroinform Kiadó, Budapest, pp. 62-64.
- Dvorak, J. 1977. Transfer of leaf rust resistance from *Aegilops speltoides* to *Triticum aestivum*. Can. J. Genet. Cytol. 19: 133-141.
- Dvorak, J., Knott, D.R. 1990. Location of a *Triticum speltoides* chromosome segment conferring resistance to leaf rust in *Triticum aestivum*. Genome 33: 892-897.
- Dvorak, J. 1998. Genome analysis in the *Triticum-Aegilops* alliance. Proc. of the 9th International Wheat Genetics Symposium, Saskatoon, Saskatchewan, Canada pp. 8-11.
- Dyck, P. L., Kerber, E. R. 1970. Inheritance in hexaploid wheat of adult plant leaf resistance derived from *Aegilops squarrosa*. Can. J. Genet. Cytol. 12: 175-180.
- Eastwood, R. F., Lagudah, E. S., Appels, R., Hannah, M., Kollmorgen, J. F. 1991. *Triticum tauschii*: a novel source of resistance to the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*). Aust. J. Agric. Res. 42: 69-77.
- Eig, A. 1929. Monographisch-kritische Übersicht der Gattung *Aegilops*. Feddes Repertorium Specierum novarum regni vegetabilis Beih. 55: 1-228.
- Endo, T.R., Tsunewaki, K. 1975. Sterility of common wheat with *Aegilops triuncialis* cytoplasm. J. Hered. 66: 13-18.
- Endo, T.R., Katayama, Y. 1978. Finding of a selectively retained chromosome of *Aegilops caudata* L. in common wheat. Wheat Inf. Serv. 47, 48: 32-35.
- Endo, T.R. 1988. Induction of chromosomal structural changes by a chromosome of *Aegilops cylindrica* L. in common wheat. J. Hered., 79: 366-370.
- Endo, T.R. 1996. Allocation of a gametocidal chromosome of *Aegilops cylindrica* to wheat homoeologous group 2. Genes Genet. Syst. 71: 243-246.
- Eser, V. 1998. Characterisation of powdery mildew resistant lines derived from crosses between *Triticum aestivum* and *Aegilops speltoides* and *Ae. mutica*. Euphytica 100: 269-272.
- Farooq, S., Iqbal, N., Shah, T.M. 1990. Promotion of homeologous chromosome pairing in hybrids of *Triticum aestivum* $\times$ *Aegilops variabilis*. Genome 33: 825-828.
- Fedak, G., Slinkard, A. E. 1998. Procedures for transferring agronomic traits from alien species to crop plants. Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium (ed. A. E.

- Slinkard) Saskatoon, Saskatchewan, Canada, 2-7 August 1998. University Extension Press, Extension Division, University of Saskatchewan; Saskatoon; Canada 1-7.
- Feldman, M. 1965. Fertility of interspecific F₁ hybrids and hybrid derivatives involving tetraploid species of *Aegilops* section *Pleionathera*. *Evolution* 19: 562-568.
- Feldman, M. 1975. Alien addition lines of common wheat containing *Triticum aestivum* chromosomes. Proceedings of the 12th International Botanical Congress, Leningrad.
- Feldman, M. 2001. The origin of cultivated wheat. In: Bonjean AP, Angus WJ (eds) *The World Wheat Book. A history of wheat breeding*. Lavoisier Tech & Doc., Paris 3-56 pp.
- Flinn, M. B., Smith, C. M., Reese, J. C., Gill, B. S. 2001. Categories of resistance to greenbug (*Homoptera: Aphididae*) biotype I in *Aegilops tauschii* germplasm. *J. Econ. Entomol.* 94: 558-563.
- Friebe, B., Mukai, Y., Dhaliwal, H.S., Martin, T.J., Gill, B.S. 1991. Identification of alien chromatin specifying resistance to wheat streak mosaic virus and greenbug in wheat germ plasm by C-banding and *in situ* hybridization. *Theor. Appl. Genet.* 81: 381-389.
- Friebe, B., Schubert, V., Blüthner, W.D., Hammer, K. 1992. C-banding pattern and polymorphism of *Aegilops caudata* and chromosomal constitutions of the amphiploid *T. aestivum*-*Ae. caudata* and six derived chromosome addition lines. *Theor Appl Genet* 83: 589-596.
- Friebe, B., Tuleen, N., Jiang J., Gill, B.S. 1993. Standard karyotype of *Triticum longissimum* and its cytogenetic relationship with *T. aestivum*. *Genome* 36: 731-742.
- Friebe, B., Gill, B.S. 1994. C-band polymorphism and structural rearrangements detected in common wheat. *Euphytica* 78: 1-5.
- Friebe, B., Gill, B.S. 1995. Chromosome banding and genome analysis in diploid and cultivated polyploid wheats. In: Jauhar PP (editor) *Methods of Genome Analysis in Plants*. CRC Press, Boca Raton, New York, London, Tokio, pp 39-60.
- Friebe, B., Jiang J., Tuleen, N., Gill, B.S. 1995a. Standard karyotype of *Triticum umbellulatum* and the identification of *T. umbellulatum* chromatin in common wheat. *Theor. Appl. Genet.* 90: 150-156.
- Friebe, B., Tuleen, N., Gill, B.S. 1995b. Standard karyotype of *Triticum searsii* and its relationship with other S genome species. *Theor Appl Genet* 91: 248-255.
- Friebe, B., Endo, T.R., Gill, B.S. 1996a. Chromosome banding methods. In: *Plant chromosomes: Laboratory methods*. Editors: Fukui K., Nakayama S., CRC press, Boca Raton, New York, London, Tokio, pp 123-153.
- Friebe, B., Jiang, J., Raupp, W.J., McIntosh, R.A., Gill, B.S. 1996b. Characterization of wheat alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica* 71: 59-87.

- Friebe, B., Badaeva, E.D., Gill, B.S. 1996c. Standard karyotypes of *Aegilops uniaristata*, *Ae. mutica* and *Ae. comosa* ssp. *comosa* and ssp. *heldreichii* (Poaceae). Pl. Syst. Evol. 202: 199-210.
- Friebe, B., Tuleen, N., Badaeva, E.D., Gill, B.S. 1996d. Cytogenetic identification of *Triticum peregrinum* chromosomes added to common wheat. Genome 39: 272-276.
- Friebe, B., Tuleen, N., Gill, B.S. 1999. Development and identification of a set of *Triticum aestivum*-*Aegilops geniculata* chromosome addition lines. Genome 42: 374-380.
- Friebe, B., Qi, L.L., Nasuda, A., Zhang, P., Tuleen, N.A., Gill, B.S. 2000. Development of a complete set of *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides* chromosome addition lines. Theor. Appl. Genet. 101: 51-58.
- Friebe, B., Raupp, W.J., Gill, B.S. 2001. Alien genes in wheat improvement. In: Bedő Z, Láng L (eds), Wheat in a global Environment. Proc. 6th Intern. Wheat Conf. 5-9. June 2000 Hungary.
- Gall, J.G., Pardue, M. L. 1969. Formation and detection of RNA-DNA hybrid molecules in cytological preparations. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 63: 378-383.
- Gerlach, W.L., Bedbrook, J.L. 1979. Cloning and characterization of ribosomal RNA genes from wheat and barley. Nucleic Acids Research 7: 1869-1885.
- Gill, B.S., Kimber, G. 1974a. The Giemsa C-banded karyotype of rye. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 71: 1247-1249.
- Gill, B.S., Kimber, G. 1974b. Giemsa C-banding and the evolution of wheat. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 71: 4086- 4090.
- Gill, B.S., Browder, L.E., Hatchett, J.H., Harvey, T.,L., Martin, T.J., Raupp, W.J., Sharma, H.C., Waines, J.G. 1983. Disease and insect resistance in wild wheats. Proc. 6th Intern. Wheat Genet. Symp., Kyoto, Japan, pp. 785-792.
- Gill, B.S., Sharma, H.C., Raupp, W.J., Browder, L.E., Hatchett, J.H., Harvey, T.L. 1985. Evaluation of *Aegilops* species for resistance to wheat powdery mildew, wheat leaf rust, Hessian fly and greenbug. Plant Breeding 69: 314-316.
- Gill, B.S., Raupp, W.J., Sharma, H.C., Browder, L.E., Hatchett, J.H., Harvey, T.L., Moseman, J.G. 1986. Resistance in *Aegilops squarrosa* to wheat leaf rust, wheat powdery mildew, green bug and Hessian fly. Plant Disease 70: 553-556.
- Gill, B. S., Raupp, W. J. 1987. Direct genetic transfers from *Aegilops squarrosa* L. to hexaploid wheat. Crop Sci. 27: 445-450.
- Gill, B.S., Hatchett, J.H., Raupp, W.J. 1987. Chromosomal mapping of Hessian fly resistance gene *H13* in the D genome of wheat. J. Hered. 78: 97-100.
- Gill, B.S., Friebe, B., Endo, T.R. 1991. Standard karyotype and nomenclature system for description of chromosome bands and structural aberrations in wheat (*Triticum aestivum*). Genome 34: 830-839.

- Hadlaczky, G., Belea, A. 1975. C-banding in wheat evolutionary cytogenetics. *Plant Sci. Lett.* 4: 85-88.
- Hammer, K. 1980. Vorarbeiten zur monographischen Darstellung von Wildpflanzen sortimenten: *Aegilops* L. *Kulturpflanze* 28: 33-180.
- Hart, G. E., Tuleen, N. A. 1983. Characterizing and selecting alien genetic material in derivatives of wheat-alien species hybrids by analyses of isozyme variation. *Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp.* Kyoto, Japan, pp. 377-385.
- Heitz, E. 1928. Das Heterochromatin der Moose. *Jahrb. Wissensch. Bot.* 69: 762-818.
- Helguera, M., Vanzetti, L., Soria, M., Khan, I. A., Kolmer, J., Dubcovsky, J. 2005. PCR markers for *Triticum speltoides* leaf rust resistance gene *Lr51* and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. *Crop Sci.* 45: 728-734.
- Hollenhorst, M. M., Joppa, L. R. 1983. Chromosomal location of genes for resistance to greenbug in Largo and Amigo wheats. *Crop Sci.* 23: 91-93.
- Huang, L., Gill, B.S. 2001. An RGA-like marker detects all known *Lr21* leaf rust resistance gene family members in *Aegilops tauschii* and wheat. *Theor. Appl. Genet.* 103: 1007-1013.
- Huguet-Robert, V., Dedryver, F., Röder, M. S., Korzun, V., Abélard, P., Tanguy, A. M., Jaudeau, B., Jahier, J. 2001. Isolation of a chromosomally engineered durum wheat line carrying the *Aegilops ventricosa* *Pch1* gene for resistance to eyespot. *Genome* 44: 345-349.
- Hussien, T., Bowden, R.L., Gill, B.S., Cox, T. S. 1997. Chromosomal location of leaf rust resistance gene *Lr43* from *Aegilops tauschii* in common wheat. *Crop Sci.* 37: 1764-1466.
- Jaaska, V. 1978. NADP-dependent aromatic alcohol dehydrogenase in polyploid wheats and their diploid relatives. On the origin and phylogeny of polyploid wheats. *Theor. Appl. Genet.* 53: 209-217.
- Jaaska, V. 1980. Electrophoretic survey of seedling esterases in wheats in relation to their phylogeny. *Theor. Appl. Genet.* 56: 273-284.
- Jahier, J., Doussinault, G., Dosba, F., Bourgeois, F., Ramanujam, S. 1978. Monosomic analysis of resistance to eyespot in the variety "Roazon". *Proceedings of the 5th international wheat genetics symposium* 437-440.
- Jahier, J., Doussinault, G., Dosba, F., Bourgeois, E. 1979. Monosomic analysis of resistance to eyespot in the variety 'Roazon'. In: Ramanujam (ed). *Proc. 5th Int. Wheat Genet. Symp.*, New Delhi, India, pp 437-440.
- Jahier, J., Tanguy, A.M., Abélard, P., Rivoal, R. 1996. Utilization of deletions to localize a gene for resistance to cereal cyst nematode, *Heterodera avenae*, on an *Aegilops ventricosa* chromosome. *Plant Breed.* 115: 282-284.
- Jahier, J., Abélard, P., Tanguy, A.M., Dedryver, R., Rivoal, R., Bariana, H. S. 2001. The *Aegilops ventricosa* segment on chromosome 2AS of the cultivar VPM1 carries the cereal cyst nematode gene *Cre5*. *Plant Breed.* 120: 125-128.

- Jakubciner 1932. In: Lelley, J., Rajháthy, T. 1955. A búza nemesítése. Akad. Kiadó, Bp. 150. p
- Jia, J., Devos, K. M., Chao, S., Miller, T. E., Reader, S. M., Gale, M. D. 1996. RFLP-based maps of the homeologous group-6 chromosomes of wheat and their application in the tagging of *Pm12*, a powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops speltoides* to wheat. Theor. Appl. Genet. 92: 559-565.
- Jiang, J., Gill, B.S. 1994. Nonisotopic *in situ* hybridization and plant genome analysis: the first 10 years. Genome 37: 717-725.
- Kerber, E.R., Dyck, P.L. 1990. Transfer to hexaploid wheat of linked genes for adult-plant leaf rust and seedling stem rust resistance from an amphiploid of *Aegilops speltoides* x *Triticum monococcum*. Genome 33: 530-537.
- Kihara, H. 1954. Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the analyser-method. Cytologia 19: 336-357.
- Kihara, H. 1963 Interspecific relationship in *Triticum* and *Aegilops*. Seiken Zihō 15 : 1-12.
- Kimber, G. 1967 The addition of the chromosomes of *Aegilops umbellulata* to *Triticum aestivum* var. Chinese Spring. Gen. Res. Camb. 9: 111-114.
- Kimber, G., Abu Baker, M. 1981. The genome relationships of *Triticum dichasians* and *T. umbellulatum*. Z. pflanzenzüht. 87: 265-273.
- Kimber, G., Sears, E.R. 1983. Assignment of genome symbols in the *Triticeae*. Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp., Kyoto, Japan, pp. 1195-1196.
- Kimber, G., Sears, E.R. 1987. Evolution in the genus *Triticum* and the origin of cultivated wheat. In: Wheat and wheat improvement, 2nd Ed (Heyne, E.G. ed.). American Society of Agronomy, Madison, WI. pp. 154-164.
- Kimber, G., Feldman, M. 1987. Wild wheat, an introduction. College of Agriculture University of Missouri, Columbia, pp. 142.
- Kimber, G., Yen, Y. 1989. Hybrids involving wheat relatives and autotetraploid *Triticum umbellulatum*. Genome 32: 1-5.
- Kimber, G., Zhao, Y.H. 1983. The D genome of the *Triticeae*. Canad. J. Genet. Cytol. 25: 581-589.
- Kiss Á. 1968. Triticale, a homok új gabonája. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest pp. 42.
- Kiss, E. 1999. Növényi Molekuláris Genetika I. Gödöllői Agrártudományi Egyetem, egyetemi jegyzet 76. p.
- Knott, D. R., Dvorak, J. 1976. Alien germplasm as a source of resistance to disease. Ann. Rev. Phytopath. 14: 211-235.
- Koebner, R.M.D., Shepherd, K.W. 1987. Allo-syndetic recombination between a chromosome of *Aegilops umbellulata* and wheat chromosomes. Heredity 59: 33-45.
- Kőszegi, B., Sutka, J. 1990. *Aegilops cylindrica* L. em. Thell. x *Triticum aestivum* L. F1 hibridek elemzése. Növénytermelés 39: 289-295.

- Kynast, R. G., Friebe, B., Gill, B.S. 2000. Fate of multicentric and ring chromosomes induced by a new gametocidal factor located on chromosome 4M^s of *Aegilops geniculata*. Chromosome Res. 8: 133-139.
- Lapochkina, I. F., Solomatin, D.A., Serezhkina, G.V., Grishina, E.E., Vishnykova, Kh.S., Pukhalskiy, V.A. 1996. Common wheat lines with genetic material from *Aegilops speltoides* Tausch. Russ. J. Genet. 32: 1438-1442.
- Le, H.T., Armstrong, K.C., Miki, B. 1989. Detection of rye DNA in wheat-rye hybrids and wheat translocation stocks using total genomic DNA as a probe. Plant Mol. Biol. Rep. 7: 150-158.
- Leighty, G., Taylor, J. W. 1927. Studies in natural hybridization of wheat. J. Agric. Res. 35: 865-887.
- Lelley, J., Rajháthy, T. 1955. A búza és nemesítése. Akadémiai Kiadó, Budapest. 287-291 pp.
- Linc, G., Friebe, B., Kynast, R.G., Molnár-Láng, M., Kőszegi, B., Sutka, J., Gill, B.S. 1999. Molecular cytogenetic analysis of *Aegilops cylindrica* Host. Genome 42: 497-503.
- Logojan, A.A., Molnár-Láng, M. 2000. Production of *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* chromosome additions. Cer. Res. Comm. 28: 221-228.
- Lutz, J., Hsam, L. K., Limpert, E., Zeller, F. J. 1995. Chromosomal location of powdery mildew resistance genes in *Triticum aestivum* L. (common wheat) 2. Genes *Pm2* and *Pm19* from *Aegilops squarrosa* L. Heredity 74: 152-156.
- Maan, S.S. 1975. Exclusively preferential transmission of an alien chromosome in wheat. Crop Sci. 15: 287-292.
- MacKey, J. 1966. Species relationship in *Triticum*. Proceedings of the 2nd International Wheat Genetics Symposium, Hereditas, Suppl. 2: 237-276.
- Makkouk, K.M., Comeau, A., Ghulam, W. 1994. Resistance to barley yellow dwarf luteovirus in *Aegilops* species. Can. J. Plant Sci. 74: 631-634.
- Martin, T. J., Harvey, TL., Hatchett, J. H. 1982 Registration of greenbug and hessian fly resistant wheat germplasm. Crop Sci 22: 1089.
- Martín-Sánchez, J.A., Gómez-Colmenajero, M., Del Moral, J., Sin, E., Montes, M.J., González-Belinchón, C., López-Braña, I., Delibes, A. 2003. A new Hessian fly resistance gene (*H30*) transferred from the wild grass *Aegilops triuncialis* to hexaploid wheat. Theor. Appl. Genet. 106: 1248-1255.
- McFadden, E.S. 1930. A successful transfer of emmer characters to vulgare wheat. J. Amer. Soc. Agron. 22: 1020-1034.
- McFadden, E.S., Sears, E.R. 1946. The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. J. Hered. 37: 81-89; 107-116.
- McIntosh, R. A. 1988. Catalogue of gene symbols for wheat. Proc. 7th Int. Wheat Genet. Symp. Cambridge, UK. pp. 1225-1324.

- McIntosh, R.A. 1991. Alien sources of disease resistance in bread wheats. In: Sasakuma T, Kinoshita T. (eds). Proc of Dr H Kihara Memorial Int. Symp. On Cytoplasmatic Engineering in wheat. Nuclear and organellar genomes of wheat species. Yokohama, Japan, pp. 320-332.
- McIntosh, R.A., Miller, T.E., Chapman, V. 1982. Cytogenetical studies in wheat XII. *Lr28* for resistance to *Puccinia recondita* and *Sr34* for resistance to *P. graminis tritici*. Z. Pflanzenzüchtg. 89: 295-306.
- McIntosh, R.A., Wellings, C.R., Park, R.F. 1995. Wheat Rusts: an Atlas of Resistance Genes. Plant Breeding Institute, University of Sydney, CSIRO, Australia. Published by CSIRO Australia in conjunction with Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Miller, T.E. 1981. Chromosome pairing of intergeneric amphiploids as a means of assessing genome relationships in the Triticeae. Z. für Pflanzenzüchtung 87: 69-78.
- Miller, T.E. 1983. Preferential transmission of alien chromosomes in wheat. In: Brandham, P.E., Bennett, M.D. (eds) 2nd Kew Chromosome Conference. George Allen and Unwin, pp 173-182.
- Miller, T.E., Hutchinson, J., Chapman, V. 1982. Investigation of a preferentially transmitted *Aegilops sharonensis* chromosome in wheat. Theor. Appl. Genet. 61: 27-33.
- Miller, T.E., Reader, S.M., Ainsworth, C. C., Summers, R. W. 1987. The introduction of a major gene for resistance to powdery mildew of wheat, *Erysiphe graminis f. sp. Tritici* from *Aegilops speltoides* into wheat, *T. aestivum*. Cereal Breeding Related to Integrated Cereal Production: Proc. Of the Eucarpia Conference, Wageningen, The Netherlands. pp. 179-183.
- Miller, T.E., Reader, S.M., Singh, D. 1988a. Spontaneous non-Robertsonian translocations between wheat chromosomes and an alien chromosome. Proc. 7th Int. Wheat Genet. Symp. Cambridge, UK. pp. 387-390.
- Miller, T.E., Reader, S.M., Ainsworth, C. C., Summers, R. W. 1988b. The introduction of a major gene for resistance to powdery mildew of wheat, *Erysiphe graminis f. sp. Tritici* from *Aegilops speltoides* into wheat, *T. aestivum*. Proc. 7th Int. Wheat. Genet. Symp. Cambridge, UK. pp. 179-183.
- Millet, E., Avivi, Y., Zaccari, M., Feldman, M. 1988. The effect of substitution of 5S¹ of *Aegilops longissima* for its wheat homeologues on spike morphology and on several quantitative traits. Genome 30: 473-478.
- Molnár, I., Gáspár, L., Sárvári, É., Dulai, S., Hoffmann, B., Molnár-Láng, M., Galiba, G. 2004. Physiological and morphological responses to water stress in *Aegilops biuncialis* and *Triticum aestivum* genotypes with differing tolerance to drought. Functional Plant Biology 31: 1149-1159.
- Molnár, I., Schneider, A., Márta Molnár-Láng 2005. Demonstration of *Aegilops biuncialis* chromosomes in a wheat background by genomic in situ hybridization (GISH) and

- identification of U chromosomes by FISH using GAA sequences *Cer. Res. Comm.* 33: 673-680.
- Molnár-Láng, M., Linc, G., Sutka, J. 1996. Transfer of the recessive crossability allele *kr1* from Chinese Spring into winter wheat variety Martonvásári 9. *Euphytica* 90: 301-305.
- Molnár-Láng, M., Linc, G., Friebe, B.R., Sutka, J. 2000a. Detection of wheat-barley translocations by genomic *in situ* hybridization in derivatives of hybrids multiplied *in vitro*. *Euphytica*, 112: 117-123.
- Molnár-Láng, M., Linc, G., Logojan, A., Sutka, J. 2000b. Production and meiotic pairing behaviour of new hybrids of winter wheat (*Triticum aestivum*) × winter barley (*Hordeum vulgare*). *Genome* 43: 1045-1054.
- Molnár-Láng M, Novotny C, Linc G., Nagy, E. D. 2005. Changes in the meiotic pairing behaviour of a winter wheat-winter barley hybrid maintained for a long term in tissue culture, and tracing the barley chromatin in the progeny using GISH and SSR markers *Plant Breeding* 124: 247-252.
- Monte, J.V., De Nova, P.J.G., Soler, C. 2001. AFLP-based analysis to study genetic variability and relationships in the Spanish species of the genus *Aegilops*. *Hereditas* 135: 233-238.
- Morris, R., Sears, E.R. 1967. The cytogenetics of wheat and its relatives. In: Wheat and wheat improvement (Quisenberry, K.S. and Reitz, L.P. eds.). American Society of Agronomy, Madison WI. pp 19-87.
- Mukai, Y., Endo, T.R., Gill, B.S. 1991. Physical mapping on the 18S.26S. rRNA multigene family in common wheat: Identification of a new locus. *Chromosoma* 100: 71-78.
- Mukai, Y., Nakahara, Y., Yamamoto, M. 1993: Simultaneous discrimination of the three genomes in hexaploid wheat by multicolour fluorescence *in situ* hybridization using total genomic and highly repeated DNA probes. *Genome* 36: 489-494.
- Mukai, Y. 1996. Multicolor fluorescence *in situ* hybridization: a new tool for genome analysis. *Methods of Genome Analysis in Plants*. Edited by P.P. Jauhar. CRC Press, Boca Raton, pp. 181-192. Plate II (8).
- Muramatsu, M. 1973. Genic homology and cytological differentiation of the homeologous-group-5 chromosomes of wheat and related species. *Proc. 4th Int. Wheat Gen. Symp.*, University of Missouri, Columbia, USA pp. 719-724.
- Naik, S., Gill, K.S., Prakasa, R. V. S., Gupta, V. S., Tamhankara, R. S. A., Pujar, S., Gill, B. S., Ranjekar, P. K. 1998. Identification of a STS marker linked to the *Aegilops speltoides*-derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 97: 535-540.
- Narjano, T., Maestra, B. 1995. The effect of ph mutations on homeologous pairing in hybrids of wheat with *Triticum longissimum*. *Theor. Appl. Genet.* 91: 1265-1270.
- Netzle, S., Zeller, F.J. 1984. Cytogenetic relationship of *Aegilops longissima* chromosomes with common wheat chromosomes. *Pl. Syst. Evol.* 145: 1-13.

- O'Mara, J.G. 1940. Cytogenetic studies on *Triticeae*. I. A method for determining the effect of individual *Secale* chromosomes on *Triticum*. *Genetics* 25: 401-408.
- Özgen, M. 1983. Hybrid seed set in wheat $\times$ *Aegilops* crosses. *Wheat Info Service* 56: 9-11.
- Pathak, G.N. 1940. Studies in the cytology of Cereals. *J. Genet.* 39: 437-467.
- Pedersen, C., Rasmussen, S.K., Linde-Laursen, I. 1996. Genome and chromosome identification in cultivated barley and related species of the *Triticeae* (*Poaceae*) by *in situ* hybridisation with the GAA satellite sequence. *Genome* 39: 93-104.
- Pedersen, C., Langridge, P. 1997. Identification of the entire chromosome complement of bread wheat by two-colour FISH. *Genome* 40: 598-593.
- Pickering, R.A., Hill, A.M., Kynast, R.G. 1997. Characterisation by RFLP analysis and genomic *in situ* hybridization of a recombinant and a monosomic substitution plant derived from *Hordeum vulgare* L. $\times$ *H. bulbosum* L. crosses. *Genome* 40: 195-200.
- Pietro, M.E., Tuleen, N.A., Hart, G.E. 1988. Development of wheat –*Triticum searsii* disomic chromosome addition lines. *Proc. 7th Int. Wheat. Gent. Symp.* Cambridge, UK. pp. 409-413.
- Popova, G. 1923. Species of *Aegilops* and their Mass hybridization with wheat in Turkestan. *Baull. Appl. Bot.* 13: 461-482.
- Rajháthy, T. 1954. Genetic investigation of interspecific wheat hybrids. *Acta Agron. Hung.* 4: 203-237.
- Raupp, W.J., Amri, A., Hatchett, J.H., Gill, B.S., Wilson, D.L., Cox, T.S. 1993. Chromosomal location of Hessian fly-resistance genes *H22*, *H23* and *H24* derived from *Triticum tauschii* in the D genome of wheat. *J. Hered.* 84: 142-145.
- Raupp, W.J., Gill, B.S., Friebe, B., Wilson, D.L., Cox, T.S., Sears, R.G. 1995. The Wheat Genetics Resource Center: Germ plasm conservation, evaluation and utilization. *Proc. 8th Intern. Wheat Genet. Symp.*, Beijing, China, pp. 469-465.
- Raupp, W.J., Friebe, B., Wilson, D.L., Cox, T.S., Gill, B.S. 1997. Kansas State's Wheat Genetics Resource Center provides unique oasis for germplasm research. *Diversity* 13: 21-23.
- Raupp, W.J., Sukhwinder-Singh, Brown-Guedira, G.L., Gill, B.S. 2001. Cytogenetic and molecular mapping of the leaf rust resistance gene *Lr39* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 102: 347-352.
- Rayburn, A., Gill, B.S. 1985. Use of biotin –labeled probes to map specific DNA sequences on wheat chromosomes. *J. Hered.* 76: 78-81.
- Rayburn, A.L., Gill, B.S. 1986. Isolation of a D genome specific repeated DNA sequence from *Aegilops squarrosa*. *Plant Mol. Biol. Rep.* 4: 102-109.
- Reader, S. M., Miller, T. E. 1987. The simultaneous substitution of two pairs of chromosomes from two alien species in *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring. *Cer. Res. Comm.* 15: 39-42.
- Resta, P., Zhang, H.B., Dubcovsky, J., Dvorak, J. 1996. The origins of the genomes of *Triticum biunciale*, *T. ovatum*, *T. neglectum*, *T. columnare* and *T. rectum* (*Poaceae*) based on variation in repeated nucleotide sequences. *Amer. J. Bot.* 83: 1556-1565.

- Riley, R., Chapman, V. 1960. The D genome of hexaploid wheat. W.I.S. 11: 18-19.
- Riley, R., Chapman, V., Macer, R.C.F. 1966. The homology of an *Aegilops* chromosome causing stripe rust resistance. Can. J. Genet. Cytol. 8: 616-636.
- Riley, R., Chapman, V., Johnsson, R. 1968. The incorporation of alien disease resistance to wheat by genetic interference with regulation of meiotic chromosome synapsis. Genet. Res. Camb. 12: 199-219.
- Riley, R., Chapman, V., Miller, T.E. 1973. The determination of meiotic chromosome pairing. Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp., University of Missouri, Columbia, USA pp. 731-738.
- Rivoal, R., Dosba, F., Jahier, J., Pierre, J. S. 1986. Wheat- *Aegilops ventricosa* Tausch. addition lines. VI. Study of the chromosomal location of resistance to *Heterodera avenae* Woll. Agronomie. 6: 143-148.
- Romero, M. D., Montes M. J., Sin, E., López-Brana, I., Duce, A., Martín-Sánchez, J. A., Andrés, M.F., Delibes, A. 1998. A cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll) resistance gene transferred from *Aegilops ventricosa* to hexaploid wheat. Theor. Appl. Genet. 96: 1135-1140.
- Rowland, G.G., Kerber, E.R. 1974. Telocentric mapping in hexaploid wheat of genes for leaf rust resistance and other characters derived from *Aegilops squarrosa*. Can. J. Genet. Cytol. 16: 137-144.
- Schachermayr, G., Siedler, H., Gale, M.D., Winzeler, H., Keller, B. 1994. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resistance gene of wheat. Theor. Appl. Genet. 88: 110-115.
- Schneider, A., Linc, G., Molnár-Láng, M. 2003. Fluorescence *in situ* hybridization polymorphism using two repetitive DNA clones in different cultivars of wheat. Plant Breeding 122: 396-400.
- Schneider, A., Linc, G., Molnár, I., Molnár-Láng, M. 2005. Molecular cytogenetic characterization of *Aegilops biuncialis* and its use for the identification of five derived wheat/ *Aegilops biuncialis* disomic addition lines. Genome 48: 1070-1082.
- Schubert, V., Blüthner, W.D. 1995. *Triticum aestivum*-*Aegilops markgrafii* addition lines: production and morphology. Proc. 8th Wheat Int. Genet. Symp., Beijing, China pp. 421-425.
- Schwarzacher, T., Leitch, A.R., Bennett, M.D., Heslop-Harrison, J.S. 1989. In-situ localization of parental genomes in a wide hybrid. Ann. Bot. (London) 64: 315-324.
- Schweitzer, D., Strehl, S., Hagemann, S. 1990. A model for heterochromatin dispersion and the evolution of C-band patterns. Chromosomes Today 9: 61-74.
- Seah, S., Bariana, H., Jahier, J., Sivasithamparam, K., Lagudah, E. S. 2001 The introgressed segment carrying rust resistance genes *Yr17*, *Lr37* and *Sr38* in wheat can be analysed by a clones disease resistance gene- like sequence. Theor. Appl. Genet. 102: 600- 605.

- Sears, E.R. 1956. The transfer of leaf rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. Brookhaven Symp. In Biol. 9: 1-22.
- Sears, E.R. 1977. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. Can. J. Genet. Cytol. 19: 585-593.
- Sears, E.R. 1984. Mutations in wheat that raise the level of meiotic chromosome pairing. In: Gustafson, J.P. (ed) Gene manipulation in Plant Improvement, Plenum Press, New York, pp 295-300.
- Sharma, H. C., Gill, B. S. 1983. Current status of wide hybridization in wheat. Euphytica 32: 17-31.
- Shepherd, K.W., Islam, A.K.M.R. 1988. Fourth compendium of wheat-alien chromosome lines. Proc. 7th Int. Wheat. Gent. Symp., Cambridge, UK. pp. 1373-1395.
- Smith, C. M., Starkey, S. 2003. Resistance to greenbug (*Homoptera: Aphididae*) biotype I in *Aegilops tauschii* synthetic wheats. J. Econ. Entomol. 96: 1571-1576.
- Spetsov, P, Mingeot, D., Jacquemin, J.M., Samardjieva, K., Marinova, E.: 1997. Transfer of powdery mildew resistance from *Aegilops variabilis* into bread wheat. Euphytica 93: 49-54.
- Sutka, J. 2004. Növényi citogenetika. 148. p.
- Synder, J.R., Mallory-Smith, C.A., Balter, S., Hansen J.L., Zemetra, R.S. 2000. Seed production on *Triticum aestivum* by *Aegilops cylindrica* hybrids in the field. Weed Science 48: 588-593.
- Szakács, É., Linc, G., Láng, L., Lángné Molnár, M. 2004. Az 1A/1R búza/rozs transzlokáció kimutatása az új martonvásári búzafajtákban és fajtajelöltekben *in situ* hibridizációval. Növénytermelés 53: 527-534.
- Talbert, L.E., Kimber, G., Magyar, G.M., Buchanan, C.B. 1993. Repetitive DNA variation and pivotal-differential evolution of wild wheats. Genome 36: 14-21.
- Thiele, A., Schumann, E., Peil, A., Weber, W. E. 2002. Eyespot resistance in wheat $\times$ *Aegilops kotschy* backcross lines. Plant Breeding 121: 29-35
- Tsujimoto, H., Tsunewaki, K. 1983. Genetic analyses on a gametocidal gene originated from *Aegilops aucheri*. Proceedings of the 6th International Wheat Genetics Symposium, Kyoto, Japan, pp. 1077–1081.
- Tsujimoto, H., Tsunewaki, K. 1984. Gametocidal genes in wheat and its relatives. I. Genetic analysis in common wheat of a gametocidal gene derived from *Aegilops speltoides*. Can. J. Genet. Cytol. 26: 78-84.
- Van Slageren, M.W. 1994. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (*Poaceae*). Agricultural University, Wageningen; International Center for Agricultural Research in Dry Areas, Aleppo, Syria.
- Vavilov, N.I. 1935. Theoretische Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Staatsverlag, Moszkva-Leningrád.

- Verma, S.C., Rees, H. 1974. Giemsa staining and the distribution of heterochromatin in rye chromosomes. *Heredity* 32: 118-121.
- Vosa, C.G. 1974. The basic karyotype of rye (*Secale cereale*) analysed with Giemsa and fluorescent methods. *Heredity* 33: 403-408.
- Vrána, J., Kubaláková, M., Simková, H., Cíhalíková, J., Lysák, M. A., Dolezel, J. 2000. Flow sorting of mitotic chromosomes in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetics* 156: 2033-2041.
- Weng, Y., Lazar, M. D. 2002. Amplified fragment length polymorphism- and simple sequence repeat- based molecular tagging and mapping of greenbug resistance gene *Gb3* in wheat. *Plant Breed.* 121: 218-223.
- Witcombe, J. R. 1983. A guide to the species of *Aegilops* L.: their taxonomy, morphology, and distribution. International Board for Plant Genetic Resources (IPGRI), Rome, Italy. 74 pp.
- Yu, M. Q., Person-Dedryver, F., Jahier, J. 1990. Resistance to root knot nematode, *Meloidogyne naasi* (Franklin) transferred from *Aegilops variabilis* Eig. To bread wheat *Agronomie* 6: 451-456.
- Zemetra, R.S., Hansen, J., Mallory-Smith, C.A. 1998. Potential for gene transfer between wheat (*Triticum aestivum*) and jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*). *Weed Sci.* 46: 313-317.
- Zhang, H., Jia, J., Gale, M.D., Devos, K.M. 1998. Relationships between the chromosomes of *Aegilops umbellulata* and wheat. *Theor. Appl. Genet.* 96: 69-75.
- Zhang, H. B., Dvorak J. 1992. Diploid ancestry and evolution of *Triticum kotschyi* and *Triticum peregrinum* examined using variation in repeated nucleotide sequences. *Genome* 35: 182-191.
- Zhu, L., Smith, C. M., Fritz, A., Boyko, E. V., Flinn, M. 2004. Genetic analysis and molecular mapping of a wheat gene conferring tolerance to the greenbug (*Schizaphis graminum* Rodani). *Theor. Appl. Genet.* 109: 289-293.
- Zhukovsky, P.M. 1928. A critical systematic survey of the species of the genus *Aegilops* L. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding.* 18: 497-609.
- Zohary, D., Feldman, M. 1962. Hybridization between amphiploids and the evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. *Evolution* 16: 44-61.

Köszönetnyilvánítás

Szeretném megköszönni témavezetőimnek Dr. Lángné Dr. Molnár Mártának és Dr. Hoffmann Borbálának a dolgozatom elkészítéséhez nyújtott önzetlen segítségüket. Köszönettel tartozom Dr. Bedő Zoltánnak az MTA Mezőgazdasági Kutatóintézet igazgatójának, hogy biztosította a munkámhoz szükséges feltételeket. Megkülönböztetett köszönet a Molekuláris Citogenetika Csoport minden dolgozójának, külön Dr. Linc Gabriellának, hogy hasznos tanácsaikkal segítették a munkámat. Bucsí Istvánné és Havasi Józsefné technikusoknak is szeretnék külön köszönetet mondani a folyamatos technikai segítségükért.

1. melléklet

Az *Aegilops* fajok nevezéktana van Slageren (1994), Kimber és Sears (1987), Witcombe (1983), Hammer (1980) és Kihara (1954) szerint.

Genom	van Slageren 1994	Kimber és Sears 1987	Witcombe 1983	Hammer 1980	Kihara 1954
	Section <i>Aegilops</i> L.		Section <i>Polyeides</i> Zhuk.	Section <i>Aegilops</i>	Section <i>Polyeides</i> Zhuk.
U	<i>Aegilops umbellulata</i> Zhuk.	<i>Triticum umbellulatum</i> (Zhuk.) Bowden	<i>Aegilops umbellulata</i> Zhuk.	<i>Aegilops umbellulata</i> Zhuk.	<i>Aegilops umbellulata</i> Zhuk.
UM	<i>Aegilops columnaris</i> Zhuk.	<i>Triticum columnare</i> (Zhuk.) Morris & Sears	<i>Aegilops columnaris</i> Zhuk.	<i>Aegilops columnaris</i> Zhuk.	<i>Aegilops columnaris</i> Zhuk.
UM	<i>Aegilops biuncialis</i> Vis.	<i>Triticum macrochaetum</i> (Shuttl. & Huet) Richter	<i>Aegilops lorentii</i> Hochst.	<i>Aegilops lorentii</i> Hochst.	<i>Aegilops biuncialis</i> Vis.
UM	<i>Aegilops geniculata</i> Roth	<i>Triticum ovatum</i> (L.) Raspail	<i>Aegilops ovata</i> L.	<i>Aegilops geniculata</i> Roth	<i>Aegilops ovata</i> L.
UM/ UMN	<i>Aegilops neglecta</i> Req. ex Bertol. (4x és 6x)	<i>Triticum triaristatum</i> (Willd.) Godr. & Gren. (4x és 6x)	<i>Aegilops triaristata</i> Willd. (4x és 6x)	<i>Aegilops neglecta</i> Req. ex Bertol.	<i>Aegilops triaristata</i> Willd. (4x és 6x)
				<i>ssp. neglecta</i> (4x)	
				<i>ssp. recta</i> (Zhuk.) Hammer (6x)	
UC	<i>Aegilops triuncialis</i> L.	<i>Triticum triunciale</i> (L.) Raspail	<i>Aegilops triuncialis</i> L.	<i>Aegilops triuncialis</i> L.	<i>Aegilops triuncialis</i> L.
	var. <i>triuncialis</i>			<i>ssp. triuncialis</i>	
	var. <i>persica</i> (Boiss.) Eig			<i>ssp. persica</i> (Boiss.) Zhuk.	
US	<i>Aegilops kotschy</i> Boiss	<i>Triticum kotschy</i> (Boiss.) Bowden	<i>Aegilops kotschy</i> Boiss.	<i>Aegilops kotschy</i> Boiss.	<i>Aegilops kotschy</i> Boiss.
US	<i>Aegilops peregrina</i> (Hack. in J.Fraser) Marie & Weiller	<i>Triticum kotschy</i> (Boiss) Bowden	<i>Aegilops peregrina</i> (Hackel) Maire et Weiller	<i>Aegilops peregrina</i> (Hackel) Maire et Weiller	<i>Aegilops variabilis</i> Eig
	var. <i>peregrina</i>				
	var. <i>brachyathera</i> (Boiss.) Marie & Weiller				
	Section <i>Comopyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.		Section <i>Comopyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.	Section <i>Comopyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk. emend. Senjan.-Korc.	Section <i>Comopyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.
M	<i>Aegilops comosa</i> Sm. in Sibth. & Sm.	<i>Triticum comosum</i> (Sibth. & Sm.) Richter	<i>Aegilops comosa</i> Sibth. & Sm.	<i>Aegilops comosa</i> Sibth. & Sm.	<i>Aegilops comosa</i> Sibth. & Sm.
	var. <i>comosa</i>			<i>ssp. comosa</i>	
	var. <i>subventricosa</i> Boiss.			<i>ssp. heldreichii</i> (Boiss.) Eig	
N	<i>Aegilops uniaristata</i> Vis.	<i>Triticum uniaristatum</i> (Vis.) Richter	<i>Aegilops uniaristata</i> Vis.	<i>Aegilops uniaristata</i> Vis.	<i>Aegilops uniaristata</i> Vis.
	Section <i>Cylindropyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.		Section <i>Cylindropyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.	Section <i>Cylindropyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk. emend Kihara	Section <i>Cylindropyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.
C	<i>Aegilops caudata</i> L.	<i>Triticum dichasians</i> (Zhuk.) Bowden	<i>Aegilops caudata</i> L.	<i>Aegilops markgrafii</i> (Greuter) Hammer	<i>Aegilops caudata</i> L.
CD	<i>Aegilops cylindrica</i> Host	<i>Triticum cylindricum</i> Ces.	<i>Aegilops cylindrica</i> Host	<i>Aegilops cylindrica</i> Host	<i>Aegilops cylindrica</i> Host

Genom	van Slageren 1994	Kimber és Sears 1987	Witcombe 1983	Hammer 1980	Kihara 1954
	Section <i>Sitopsis</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.		Section <i>Sitopsis</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.	Subgenus <i>Sitopsis</i> Jaub. et Spach	Section <i>Sitopsis</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.
S ^b	<i>Aegilops bicornis</i> (Forssk.) Jaub. & Spach var. <i>bicornis</i> var. <i>anathera</i> Eig	<i>Triticum bicornis</i> Forssk.	<i>Aegilops bicornis</i> (Forssk.) Jaub. & Spach	<i>Aegilops bicornis</i> (Forssk.) Jaub. & Spach	<i>Aegilops bicornis</i> (Forssk.) Jaub. & Spach
S ^l	<i>Aegilops longissima</i> Schweinf. & Muschl.	<i>Triticum longissimum</i> (Schweinf. & Muschl.) Bowden	<i>Aegilops longissima</i> Schweinf. & Muschl.	<i>Aegilops longissima</i> Schweinf. & Muschl. emend. Eig s. l. ssp. <i>longissima</i> ssp. <i>sharonensis</i> (Eig) Hammer	<i>Aegilops longissima</i> Schweinf. et Muschl.
S ^s	<i>Aegilops searsii</i> Feldman & Kislev ex Hammer	<i>Triticum searsii</i> (Feldman & Kislev) Feldman, comb. nov.	<i>Triticum searsii</i> Feldman & Kislev	<i>Aegilops searsii</i> Feldman & Kislev ex Hammer	
S ^{sh}	<i>Aegilops sharonensis</i> Eig		<i>Aegilops sharonensis</i> Eig		
S	<i>Aegilops speltoides</i> Tausch var. <i>speltoides</i> var. <i>ligustica</i> (Savign.) Fiori	<i>Triticum speltoides</i> (Tausch) Gren. ex Richter	<i>Aegilops speltoides</i> Tausch <i>Aegilops ligustica</i> (Savign.) Coss.	<i>Aegilops speltoides</i> Tausch ssp. <i>speltoides</i> ssp. <i>ligustica</i> (Savign.) Zhuk	<i>Aegilops speltoides</i> Tausch
	Section <i>Vertebrata</i> Zhuk. emend. Kihara		Section <i>Vertebrata</i> Zhuk. emend. Kihara	Section <i>Vertebrata</i> Zhuk. emend. Kihara	Section <i>Vertebrata</i> Zhuk. emend. Kihara
D	<i>Aegilops tauschii</i> Coss.	<i>Triticum tauschii</i> (Coss.) Schmalh.	<i>Aegilops squarrosa</i> L.	<i>Aegilops tauschii</i> Coss.	<i>Aegilops squarrosa</i> L.
DMU	<i>Aegilops juvenalis</i> (Thell). Eig	<i>Triticum juvenale</i> Thell.	<i>Aegilops juvenalis</i> (Thell). Eig	<i>Aegilops juvenalis</i> (Thell). Eig	<i>Aegilops juvenalis</i> (Thell). Eig
DM/ DU				<i>Aegilops turcomanica</i> Roshev.	
DMS	<i>Aegilops vavilovii</i> (Zhuk.) Chennav.	<i>Triticum syriacum</i> Bowden	<i>Aegilops vavilovii</i> (Zhuk.) Chennav.		
DM/ DDM	<i>Aegilops crassa</i> Boiss. (4x és 6x)	<i>Triticum crassum</i> (Boiss.) Aitch. & Hensl. (4x és 6x)	<i>Aegilops crassa</i> Boiss. (4x és 6x)	<i>Aegilops crassa</i> Boiss. (4x és 6x)	<i>Aegilops crassa</i> Boiss. (4x és 6x)
DN	<i>Aegilops ventricosa</i> Tausch	<i>Triticum ventricosum</i> Ces.	<i>Aegilops ventricosa</i> Tausch	<i>Aegilops ventricosa</i> Tausch	<i>Aegilops ventricosa</i> Tausch
	Section <i>Amblyopyrum</i> (Jaub. & Spach) Eig		Section <i>Amblyopyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.	Subgenus <i>Amblyopyrum</i> Jaub. et Spach	Section <i>Amblyopyrum</i> (Jaub. & Spach) Zhuk.
T	<i>Amblyopyrum muticum</i> (Boiss.) Eig var. <i>muticum</i> var. <i>loliaceum</i> (Jaub. & Spach) Eig	<i>Triticum tripsacoides</i> (Jaub. & Spach) Bowden	<i>Aegilops mutica</i> Boiss.	<i>Aegilops mutica</i> Boiss. var. <i>mutica</i> var. <i>loliacea</i> (Jaub. & Spach) Eig	<i>Aegilops mutica</i> Boiss.

2. melléklet

Az összefoglaló táblázatokban éves bontásban látható a növények származása (kombináció), a szemek csíráztatásának kezdete, a növények kromoszómaszáma mitózisban és meiózisban ellenőrizve, ültetési dátuma, kalász- és szemszáma (izo= izolált; szv= szabadon virágzó), morfológiai adatai ill. a továbbiakban felhasznált szemek száma. Az egyes addíciós vonalakat különböző színkódok jelölik, melyek segítségével könnyebben nyomonkövethető az addíciós vonalak előállításának folyamata egészen az azonosításukig. Az előállított addíciós vonalak piros színnel vannak jelölve (44 kromoszómás növények). Az addíciós vonalakban található idegen kromoszómapár (2M, 3M, 7M, 3U, 5U és 5U 6U) az azonosított növény sorszámanál lila színnel van feltüntetve. A táblázatok a Molekuláris Citogenetika Csoport Citológia és Feldolgozó füzetekinek nyilvántartása alapján készültek, nem tartalmazzák az összes vizsgált növény adatait, csak az azonosított addíciós vonalak származására vonatkozó adatokat szemléltetik egyszerűsített formában. A teljes adatbázis 300 oldalt tartalmaz.

1995 keresztezések

Sorszám	Kasztrálás	Porzás	Anya	Apa	Virág	Továbbvitt szemek
63/25	1995. 05. 23	1995. 05. 26	Mv9kr1	Ae. biuncialis	26	23 db (-10 szem 95.09.15.)

1995 Mv9kr1xAegilops biuncialis F1 hibridek

Sor-szám	Növényi anyag (kombináció)	Csíráztatás kezdete	Kromoszóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás			Továbbvitt keresztezésből származó szemek (ker) Szemszám(kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo (db) (kalász szám) +szv (db) (kalász szám)	Morfológia	Búzával való visszakeresztezésből származó szemek szemszám (kalász szám) x apa		
256	Mv9kr1 x Ae.biuncialis 63/25	95.09.15.	35 2X 33 2X 31 1X 32 2X	95.11.06	2 izolált+9 szabadon virágzó kalász 0 izolált +0 szabadon virágzó szem	57cm	2db szem (256/1)x Mv9kr1 6db szem (256/3)xMv9kr1	6 db szem (ker) a (256/3) számú kalászból '96.08.01	

1996 Mv9kr1xAe. biuncialis amfiploidok

Sor-szám	Növényi anyag (kombináció) Kalász sorszáma, amelyből származik Szülő ültetési dátuma	Csíráztatás kezdete	Kromoszóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás			Továbbvitt szemek Továbbvitt keresztezésből származó szemek (ker) Szemszám (kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo (db) (kalász szám) +szv (db) (kalász szám)	Morfológia	Búzával való visszakeresztezésből származó szemek szemszám (kalász szám) x apa		
29	(Mv9kr1xAe.biuncialis) xMv9kr1 (256/3) 95.11.06	'96.08.01		96.08.08.	6 izolált +3szabadon virágzó kalász 5 db szem (29/1), 1 db szem (29/2) izo +3 db szv szem	60cm	1 db szem (29/1)xMv9kr1 4 (29/2)xMv9kr1 2 (29/3)xMv9kr1 2 (29/4) xMv9kr1	1 db keresztezett szem (29/1) 97.07.16 4 db ker (29/2) 97.07.16 2 db ker (29/3) 97.07.16 2 db ker (29/4) 97.07.16	
33	(Mv9kr1xAe.biuncialis) xMv9kr1 (256/3) 95.11.06	'96.08.01		96.08.08.	4izolált +0szabadon virágzó kalász 3 db szem (33/1) izo +0 szv szem	51cm	10 db szem (33/1)xMv9kr1 1 (33/2)xMv9kr1 4 (33/3)xMv9kr1 6 (33/4)xMv9kr1	10 db ker (33/1) 97.07.16	

1997

Sor-szám	Növényi anyag (kombináció) Kalász sorszáma, amelyből származik Szülő ültetési dátuma	Csíráztatás kezdete	Kromoszóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás			Továbbvitt szemek Szemszám (kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo (db) (kalász szám) +szv (db) (kalász szám)	Morfológia	Keresztezésből származó szemek (ker) szemszám (kalász szám) x apa		
55	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) xMv9kr1 ₂) (29/2) 96.08. 08	97.07.16	49 4X	97.09.23	8 izo+4 szv kalász 2 db szem (55/2) izo +0szv	41cm laza szálkacsonkos kalász	8db szem (55/47)xMv9kr1	2 db szem (55/2) 98.09.15.	
69	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) xMv9kr1 ₂) (33/1) 96.08. 08	97.07.16	46 1X 47 1X	97.09.23	2 izo+1 szv kalász 0 izo +0szv	45cm	10 db szem (69/60)xMv9kr1	5 db ker. (69/60) 98.05.14	
72	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) xMv9kr1 ₂) (33/1) 96.08. 08	97.07.16	41 2X 37 4X	97.09.23	5 izo+0 szv kalász 0 izo +0szv	53cm laza szálkacsonkos, pár elágazó kalász	9 db szem (72/17)xMv9kr1 5 db szem (72/20)xMv9kr1	5 db ker. (72/17) 98.05.14	

1998

Sor-szám	Növényi anyag (kombináció) Kalász sorszáma, amelyből származik Szülő ültetési dátuma	Csíráztatás kezdete	Kromoszóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás		Továbbvitt szemek Szemszám (kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo+szv (db) (kalász szám)	Morfológia		
60	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) xMv9kr1 ₃) (72/17) 97.09.23	98.05.14	NC= nincs számolható sejt	98.07.21	2 izolált+0szabadon virágzó kalász 30db szem (60/1), 7db szem (60/2) (izo)+0szv	49cm	10 szem (60/1) 99.08.06.	
62	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) xMv9kr1 ₃) (72/17) 97.09.23 Fito	98.05.14	45 6X	98.07.21	2izo+1szv kalász 13 (62/1), 12 (62/2) izo szem +0szv szem	65cm	5 szem (62/1) 99.08.06.	98.09.28
67	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) xMv9kr1 ₃) (69/60) 97.09.23 Fito	98.05.14	44 3X	98.07.21	2izo+0szv 39(67/1), 10(67/2) izo +0szv	54cm	10 szem (67/1) 99.08.06.	
27	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) xMv9kr1 ₂) ⊗ (55/2) 97.09.23 Fito	98.09.15	49 5X	98.11.02.	4izo+2szv 25(27/1),12(27/2),11(27/3),1(27/4) izo +16(27/5) 2(27/6)szv	54cm tar, Ae. biuncialis-hoz hasonló antociános laza kalász	10(27/1) 99.08.06.	

1999

Sor-szám	Növényi anyag (kombináció) Kalász sorszáma, amelyből származik Szülő ültetési dátuma	Csíráztatás kezdete	Kromoszóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás		Továbbvitt szemek Szemszám kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo+szv (db) (kalász szám)	Morfológia		
65	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₂)⊗2 (27/1) 98.11.02.	99.08.06	49 3X	99.09.28	4izo+2szv 23(65/1) 2(65/2) izo +1(65/5)szv	50cm Ae. biuncialis-hoz hasonló kalásztípus	10(65/1)'00.09.12.	
92	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃)⊗ (60/1) 98.07.21	99.08.06	44 3X	99.09.28	4izo+2szv 41(92/1), 2(92/2), 2(92/3) izo +8(92/5)szv	46cm búzához hasonló tar kalász	10(92/1)'00.09.12.	99.12.07. 21II+2I 8X
96	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃)⊗ (60/1) 98.07.21	99.08.06	46 2X 44 3X	99.09.28	5izo+0szv 22(96/1), 24(96/2) izo +0szv	50cm búzához hasonló tar kalász	10(96/2)'00.09.12.	99.12.06. 22II+1I 4X
101	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃)⊗ (62/1) 98.07.21	99.08.06	44 3X	99.09.28	7izo+2szv 30(101/1), 3(101/2), 1(101/5), 3(101/7) izo +0szv	69cm Ae. biuncialis-hoz hasonló kalász	10(101/1)'00.12.05.	99.12.02. 21II+1I 9X
108	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃)⊗ (67/1) 98.07.21	99.08.06	NC	99.09.28	7izo+1szv 4(108/3), 2(108/4) izo +0szv	32cm törpe, Ae. biuncialis-hoz hasonló kalász	4(108/3)'00.12.05.	00.03.16. 22II+1I
109	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃)⊗ (67/1) 98.07.21	99.08.06	46 1X 45 2X	99.09.28	2izo+2szv 29(109/1), 13(109/2) izo +12(109/3), 12(109/4)szv	34cm fölfelé keskenyedő szálcasonkos, tömött kalász	10(109/1)'00.12.05.	10

2000

Sor-szám	Növényi anyag (kombináció) Kalász sorszáma, amelyből származik Szülő ültetési dátuma	Csíráztatás kezdete	Kromoszóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás			Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo+szv (db) (kalász szám)	Morfológia	Továbbvitt szemek Szemszám (kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	
23	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₂) ⊗3 (65/1)'99.09.28.	00.09.12	46 3X	00.11.02	4izo+0szv 46(23/1), 36(23/2), 41(23/3), 13(23/4) izo +0szv	Magas vastag dús sötét kalász, búzához hasonló szálcasonkos tömött kalász	7(23/1)'02.03.20.	01.01.02, 01.01.03 NC

27	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₂) ⊗3 (65/1) '99.09.28.	00.09.12	46+1t 3X	00.11.02	11izo+0szv 21(27/1), 4(27/2), 2(27/3), 7(24/4), 1(27/6), 2(27/8), 1(27/9) izo + 0szv	Közepes vékony megnyúlt ritka kalász, szálkacsonkos laza kalász	10(27/1)'02.08.20.	01.01.02, 01.01.04 NC
49	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₃) ⊗2 (96/2) 99.09.28.	00.09.12	44 4X	00.11.02	3izo+0szv 38(49/1), 30(49/2), 26(49/3) izo +0szv	34cm, szálkacsonkos búzához hasonló laza kalásztípus	6(49/1)'01.11.20.	01.01.08 22II
77	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₃) ⊗2 (92/1) 99.09.28.	00.09.12	44 4X	00.11.02	6izo+0szv 53(77/1), 45(73/2), 39(73/3), 23(73/4), 24(77/5), 13(77/6) izo +0 szv	szálkacsonkos búzához hasonló tömör kalászk	6(77/1)'01.11.20.	01.01.05 01.01.09 22II
63	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₃) ⊗2 (101/1) 99.09.28.	00.12.05	44 4X	01.01.30	3izo+0szv 46(63/1), 32(63/2), 23(63/3) izo +0szv	45cm szálkacsonkos laza kalászk	6(63/1)'01.11.20.	01.04.10 22II!!!
76	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₃) ⊗2 (108/3) 99.09.28.	00.12.05	44 2X	01.01.30	4izo32szv 25(76/1), 27(76/2), 27(76/3), 21(76/4) izo +0szv	33cm búzához hasonló kalásztípus	6(76/1)'01.11.20.	01.04.13 01.04.17 22II
80	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₃) ⊗2 (109/1) 99.09.28.	00.12.05	44 3X	01.01.30	7izo+0szv 30(80/1), 24(80/2), 25(80/3), 24(80/4) 22(80/5), 4(80/6), 7(80/7) izo +0szv	38cm szálkacsonkos búzához hasonló kalásztípus	8(80/1)'02.01.15.	01.04.17 01.04.25

2001

Sor- szám	Növényi anyag (kombináció)	Csíráztatás kezdet	Kromo- szóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás		Továbbvitt szemek Szemszám(kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo+szv (db) (kalász szám)	Morfológia		
4	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₃) ⊗3 (49/1) '00.11.02.	01.11.20		02.01.17	4izo+0szv 48(4/1), 36(4/2), 37(4/3). 35(4/4) izo +0szv	58cm szálkacsonkos búzához hasonló kalásztípus	10(4/2)'02.12.06.	
7 7M	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₃) ⊗3 (63/1) 01.01.30.	01.11.20	44 4X	02.01.17	5izo+1szv 27(7/1), 25(7/2), 21(7/3), 23(7/4), 16(7/5) izo +23(7/6)szv	62cm laza hosszú kalász, a kalászk legvége szálkacsonkos	10(7/2)'03.06.02.	02.04.02
16	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₃) ⊗3 (76/1) 01.01.30.	01.11.20		02.01.17	5izo+0szv 43(16/1), 37(16/2), 33(16/3), 23(16/4), 31(16/5) izo +0szv	60cm laza szálkacsonkos búzához hasonló kalásztípus	10(16/2)'02.12.06.	02.04.02 22II 4X
20	(Mv9kr1x Ae. biuncialis) Mv9kr1 ₃) ⊗3 (77/1) 00.11.02.	01.11.20		02.01.17	4izo+1szv 57(20/1), 56(20/2), 50(20/3), 31(50/4) izo +28(20/5)szv	Szálkacsonkos tömött kalász	10(20/2)'02.12.06.	

2002

Sor-szám	Növényi anyag (kombináció)	Csíráztatás kezdete	Kromoszóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás		Továbbvitt szemek Szemszám(kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo+szv (db) (kalász szám)	Morfológia		
1	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃ ⊗4 (80/1) 01.01.30.	02.01.15	NC	02.03.27	3izo+0szv 59(1/1), 57(1/2), 52(1/3) izo +0szv	39 cm szálkacsonkos tömött kalász	10(1/2) 02.12.06.	
02317	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₂ ⊗4 (23/1) 00.11.02.	02.03.20		02.06.17	2izo+0szv 15(02317/1), 37(02317/2) izo +0szv	43cm laza típusú kalász, kalász vége hegyes	10(02317/1) 03.01.15.	
02629	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₂ ⊗4 (27/1) 00.11.02.	02.08.20	44 4X	02.09.05	3izo+0szv 34(02629/1), 52(02629/2), 0(02629/3) izo +0szv	50cm búzához hasonló kalásztípus	3(02629/1) 03.09.19.	03.01.13 03.01.20 03.01.29 22II 4X
02962 3M	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃ ⊗4 (20/2) 02.01.17.	02.12.06	44 4X	03.01.30	5izo+0szv 56(02962/1), 31(02962/2), 36(02962/3), 44(02962/5), 10(02962/6) izo+0szv	32cm erősen tömött, szálkacsonkos kalász, erős szárú	20(02962/1) 03.09.11.	
02988	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃ ⊗4 (4/2) 02.01.17.	02.12.06	44 3X	03.01.30	7izo+0szv 71(02988/1), 59(02988/2), 39(02988/3), 37802988/4), 39(02988/5), 45(02988/6), 38(02988/7)+0szv	32cm búzához hasonló kalásztípus, szálkacsonkos	15(02988/1) 04.06.10. 15(02988/1) 04.07.08.	
021004 2M	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃ ⊗4 (1/2) 02.03.27.	02.12.06	44 4X	03.01.30	4izo+0szv 78(021004/1), 41(021004/2), 27(021004/3), 33(021004/4)+0szv	35cm búzához hasonló, erősen szálkacsonkos kalásztípus	5(021104/1) 04.05.13.	
021014 3U	(Mv9kr1x Ae.biuncialis) Mv9kr1 ₃ ⊗4 (16/2) 02.01.17.	02.12.06	44 4X	03.01.30	5izo+2szv 52(021014/1), 41(021014/2), 35(021014/3), 14(021014/4), 44(021014/5) izo +27(021014/6), 13(021014/7)szv	búzához hasonló, vékony, lazább szerkezetű szálkacsonkos kalásztípus	15(021014/1) 04.06.10. 15(021014/5) 04.07.08.	

2003

Sor-szám	Növényi anyag (kombináció)	Csíráztatás kezdete	Kromoszóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás		Továbbvitt szemek Szemszám(kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo+szv (db) (kalász szám)	Morfológia		
0314	(Mv9kr1xAe.biuncialis) Mv9kr1 ₂)⊗5 02317/1	03.01.15		03.01.05	4izo+0szv 1(0314/1), 8(0314/2), 1(0314/3), 4(0314/4) izo +0szv	35 cm, <i>Aegilops biuncialis</i> -hoz hasonló antociános kalász	10(0314)*04.03.12.	
03665 5U	(Mv9kr1xAe.biuncialis) Mv9kr1 ₂)⊗5 (02629/1)*02.10.29.	03.09.19	44 3X	03.12.01	4izo+0szv 47(03665/1), 4(03665/2), 3(03665/3) izo +0szv	36cm <i>Aegilops biuncialis</i> -hoz hasonló, antociános kalászok		

2004

Sor-szám	Növényi anyag (kombináció)	Csíráztatás kezdete	Kromoszóma szám	Ültetési dátum	Feldolgozás		Továbbvitt szemek Szemszám(kalász szám) Csíráztatás kezdetének ideje	Meiózis
					Kalász izo+szv (db) Szem izo+szv (db) (kalász szám)	Morfológia		
04368 5U,6U	(Mv9kr1xAe.biuncialis) Mv9kr1 ₂)⊗6 0314 02.12.18	04.03.12	46 4X	04.05.06	30(04368/1), 25(04368/2), 12(04368/3), 12(04368/4), 8(04368/5), 7(04368/6), 14(04368/7), 4(04368/8) izo +0szv	34cm erősen antociános laza szerkezetű kalászok	10(04368/1)*04.09.23 10(04368/2)*04.09.23 10(04368/1)*04.10.28 10(04368/3)*04.10.28	