



A fejes káposzta dohánytripsz ellenállóságának növénymorfológiai és genetikai háttere

Doktori (PhD) értekezés

DOI: 10.54598/001860

**Róth Fruzsina
Budapest
2021**

A doktori iskola megnevezése: Kertészettudományi Doktori Iskola

tudományága: Kertészeti Biológia

vezetője: Zámboriné Dr. Németh Éva

egyetemi tanár, DSc

MATE, Kertészettudományi Intézet,

Gyógy- és Aromanövények Tanszék

Témavezetők:

Dr. Halász Júlia

egyetemi docens, PhD

MATE, Genetika és Biotechnológia Intézet,

Növénybiotechnológia Tanszék

Dr. Galli Zsolt

növénynemesítő, PhD

Syngenta Kft., Ócsai Kísérleti Állomás

.....
Dr. Halász Júlia

Témavezető jóváhagyása

.....
Dr. Galli Zsolt

Témavezető jóváhagyása

.....
Zámboriné Dr. Németh Éva

Az iskolavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE.....	5
1. BEVEZETÉS	6
2. CÉLKITŰZÉS	8
3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	9
3.1. A fejes káposzta eredete és termesztésének jelentősége	9
3.2. A dohánytripsz kártételének jelentősége a fejes káposzta termesztésben	10
3.2.1. A dohánytripsz életmódja és kártétele fejes káposztán.....	10
3.2.2. Növényvédelmi lehetőségek fejes káposzta állományokban dohánytripsz ellen	12
3.3. A kártevők elleni rezisztencianemesítés alapjai	15
3.3.1 Kártevők elleni növényi rezisztencia mechanizmusok	15
3.3.2 Vizsgálati és kutatási módszerek a dohánytripsz elleni rezisztencia nemesítésben	16
3.4 A dohánytripsz-rezisztenciát meghatározó növényi tulajdonságok	19
3.5 A dohánytripsz-rezisztencia genetikai háttere	22
3.5.1 A genetikai térképezés elmélete és gyakorlati használata	22
3.5.2 A gazdaságilag jelentős növényfajok tripsz rezisztenciájának genetikai térképezése ..	24
3.5.3 A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának és az azzal összefüggést mutató növényi tulajdonságok térképezésének eddigi eredményei	28
4. ANYAG ÉS MÓDSZER	30
4.1 A kísérletek helyszíne és beállításuk körülményei.....	30
4.2 A kísérletek során használt fajták és a térképezési populáció	33
4.3 A fajtaösszehasonlító és rajzásdinamikai kísérletek adatgyűjtési módszerei és azok kiértékelése	36
4.4 A térképezési populáció fenotipizálása	38
4.5. A genetikai kapcsoltsági térkép létrehozása és QTL analízis.....	40
5. EREDMÉNYEK	42
5.1 A fejeskáposzta-fajták dohánytripsz ellenállósága, a kártétel mértékének alapján a 2011-es nyári kísérletben	42
5.2 A térképezési populáció ‘Parent1’ és ‘Parent2’ szülővonalainak eredményei.....	46
5.3 A tavaszi fajtacsoport dohánytripsz-rezisztenciája.....	47
5.4 A dohánytripsz-rezisztencia és az egyéb vizsgált növényi tulajdonságok térképezési eredményei és az azonosított QTL-ek	54
5.4.1 A térképezési populáció fenotipizálása.....	54
5.4.2 A térképezési populáció genetikai kapcsoltsági térképe.....	57

5.4.3 A dohánytripsz-rezisztenciával és az ahhoz kötődő növényi tulajdonságokkal kapcsoltságot mutató QTL-ek azonosítása	58
5.4.4 A dohánytripsz-rezisztenciával mérsékelt összefüggést mutató növényi tulajdonságokkal kapcsolt QTL-ek azonosítása.....	65
5.4.5 A dohánytripsz-rezisztenciával kapcsolt QTL-ek helyzete a <i>B. oleracea</i> fizikai térképen.....	72
6. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA.....	74
6.1 A fejeskáposzta-fajták dohánytripsz-rezisztenciájának variabilitása	74
6.1.1 A dohánytripsz színpreferenciája.....	74
6.1.2 A korai fajtacsoport dohánytripsz kártételének eltérései és a rezisztencia mechanizmusa.....	77
6.2 A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának és egyéb vizsgált tulajdonságainak genetikai háttere.....	79
6.3 Új tudományos eredmények	86
7. ÖSSZEFOGLÁS.....	88
8. SUMMARY.....	91
9. ÁBRAJEGYZÉK.....	94
10. TÁBLAJEGYZÉK.....	97
11. MELLÉKLETEK.....	98
M1. Irodalomjegyzék.....	98
M2. Mellékletek.....	109
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	116

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

ANOVA: analysis of variance, varianciaanalízis

CIM: composite interval mapping, összetett intervallum térképezés

cM: centiMorgan

DH: doubled haploid

DNS: deoxiribonukleinsav

LOD: logarithm of odds, annak az esélynek a 10-es alapú logaritmus, hogy két lókuszt genetikailag kapcsol, összehasonlítva annak az esélyével, hogy nem kapcsol

MAS: marker assisted selection, markerek segítségével végzett szelekció

NGS: next generation sequencing, új generációs szekvenálási eljárások

NIL: near isogenic lines, közel izogén vonalak

QTL: quantitative trait locus, mennyiségi tulajdonságok kialakításáért felelős lókuszt

RCB: randomized complete block, randomizált kísérleti elrendezés

RIL: recombinant inbred lines, rekombináns beltenyésztett vonalak

SNP: single nucleotide polymorphism, egy pontos nukleotid-polimorfizmus

SSD: single seed descent, egy mag származék

UV: ultraviola, ibolyántúli

1. BEVEZETÉS

A dohánytripsz, *Thrips tabaci* Lindeman (*Thysanoptera: Thripidae*) kártételét az 1980-as években írták le először fejes káposztán, mára pedig annak egyik legjelentősebb kártevőjévé vált. Más tripsz fajok egyedeit is azonosították már káposztában, azonban az eddigi vizsgálatok alapján egyedül a dohánytripsz fordul elő tömegesen, ezzel gazdaságilag jelentős mértékű kártételt okozva (FAIL és PÉNZES 2004). A legnagyobb károkat a kontinentális klímán, hazai körülmények között a nyári termesztésben okozza, azonban a változó klimatikus viszonyok következtében kártétele egyre gyakrabban látható már a legkorábbi, tavaszi szabadföldi állományokban is. A dohánytripsz polifág, rendkívül széles gazdanövénykörrel rendelkező szúró-szívó szájszervű rovar, közvetlen kártétele mellett vírusvektorként további problémákat is okozhat. A fejeskáposzta levelein a szívogatás nyomán megjelenő, elparásodó és elszíneződő kalluszképződés esztétikai minőségromlást eredményez, a károsított levelek eltávolítása pedig kézi munkaerőt igényel, vagyis többletköltséget és csökkent termésmennyiséget jelent, és súlyos esetekben akár ellehetlenítheti a termék értékesítését. Mivel a káposztafaj belsejében védett helyen táplálkozó és szaporodó dohánytripsz ellen a védekezés kémiai növényvédelmi eljárásokkal vagy ragadozó szervezetekkel nem hatékony, a növényállomány ültetésének rajzási időszakon kívül való időzítése pedig nem mindig megoldható, az egyetlen igazán hatékony védekezési megoldást az ellenálló fajták nemesítése és termesztése jelenti.

A rezisztencianemesítés ma már a nemesítők munkájának szerves részét képezi, különösen igaz ez a kórokozók esetében, de a kártevők elleni rezisztencia is intenzíven kutatott terület. A növények rovarrezisztenciája legtöbb esetben nem csupán egy gén által meghatározott tulajdonság, ráadásul a növény több jellemzője is befolyásolhatja a rovar gazdanövény-választását, egyes komponensei hatással lehetnek a rovarok mozgására, táplálkozására és szaporodására. Számos publikációban vizsgálták már a dohánytripsz biológiáját, a fejes káposzta kereskedelmi fajták dohánytripsszel szembeni ellenállóságát, és az ezt befolyásoló növényi tulajdonságokat (SHELTON és mtsai. 1988, STONER és SHELTON 1988a, STONER és SHELTON 1988b, FAIL és mtsai. 2008, TRDAN és mtsai. 2008, FAIL és mtsai. 2013, BÁLINT és mtsai. 2013a), ugyanakkor a rezisztencia genetikai hátteréről nagyon keveset tudunk.

A dohánytripsz rezisztens fajták nemesítésének egyik, indirekt módja lehet a rezisztenciaforrások azonosítását követően az ellenállóságot befolyásoló növényi tulajdonságok meghatározása, és az arra történő célzott szelekció. Ilyen tulajdonság lehet a levelek felületén található viaszréteg vastagsága (VOORRIPS és mtsai. 2008, TRDAN és mtsai. 2008), vagy a levelek glükóz és fruktóz tartalma (ŽNIDARČIČ és mtsai. 2007, TRDAN és mtsai. 2008), mely tulajdonságok a kártétellel negatív korrelációt mutatnak. Az antixenotikus rezisztencia, mely a

növény valamely tulajdonsága révén a kártevő viselkedésére hatással van, többnyire elkerülésre készítette azt, különösen hatékony eszköze lehet a nemesítőknek. Ezek a növényi jellemzők már a kártevő gazdanövény-választásának befolyásolásával minimálisra csökkenthetik a kártétel mértékét, valamint ebben az esetben a legkisebb az esélye az új, rezisztens biotípusok kialakulásának. A káposztafajokban található tripszek száma és a kártétel közti erős pozitív korreláció legalább részben antixenotikus rezisztenciára utal (FAIL és mtsai. 2008). A rovarok gazdanövény-választását több, más faktor mellett a rovar látása jelentősen befolyásolja. A rezisztens és fogékony káposzta fajták fejet alkotó leveleinek fényvisszaverése UV tartományban bizonyítottan hatással van a tripszek viselkedésére. A legtöbb rezisztens fajta reflexiója UV tartományban magas, míg a legérzékenyebb fajtáké alacsony (FAIL és mtsai. 2013). Ha ezt az összefüggést szélesebb körben is sikerül számszerűen bizonyítani, akkor valószínűsíthetjük, hogy a dohánytripsz rendelkezik az UV tartományt érzékelni képes fotoreceptor rendszerrel is, és így a káposztafej leveleinek fényvisszaverése UV tartományban szintén nagy segítséget jelenthet a különböző genotípusok dohánytripsszel szembeni érzékenységének meghatározásában.

A molekuláris technológiák a rezisztencia kutatásokat is forradalmasították. Egyre több növényfajban sikerül genetikai térképezés segítségével különböző rezisztenciagéneket, vagy a rezisztencia kialakulásáért felelős QTL-eket (quantitative trait locus, mennyiségi tulajdonságok kialakításáért felelős lókus) azonosítani. Dohánytripsz rezisztencia térképezést végeztek már egyéb termesztett növényfajok, mint például a homoki tehénbab (*Vigna unguiculata*), vagy a paprika (*Capsicum annuum*) esetében (MUCHERO és mtsai. 2010, LINDERS és mtsai. 2015), de a fejes káposztánál jelenleg a rezisztencia genetikai hátterével kapcsolatos egyetlen elérhető információ a Rijk Zwaan nemesítő cég által benyújtott szabadalmi eljárásban olvasható (LÖPTIEN 2013). A leírásban egy viszonylag nagyméretű régiót jelölnek meg, ám a gyakorlatban is jól használható, a rezisztenciával szorosan kapcsolt markerek fejlesztéséhez mindenképpen az azonosított szakasz pontosabb meghatározása lesz szükséges a későbbiekben. Az öröklődés alapján a rezisztenciát monogénes, domináns jellegű tulajdonságként jellemzik (LÖPTIEN 2013), mely némileg ellentmond azon megfigyeléseknek, miszerint a rezisztencia kialakításában több morfológiai és biokémiai tulajdonság is szerepet játszik. Amennyiben sikerül nagyhatású QTL régiókat pontosan azonosítani, azokra a nemesítési gyakorlatban is jól alkalmazható molekuláris markerek tervezhetőek, melyek segítségével lehetőség nyílik a dohánytripsz ellenállóságra való közvetlen szelekcióra már a fejlődési fázis kezdeti szakaszaiban is. A kifejlesztett molekuláris markerek idő- és költséghatékony eljárásaként nagymértékben segítik az ellenálló vonalak előállítását.

2. CÉLKITÚZÉS

Kutatásunk célja fejes káposztában a dohánytripsz ellenállóság variabilitásának és genetikai hátterének vizsgálatával olyan növényi tulajdonságok meghatározása, melyeket nyomon követve indirekt módon végezhető dohánytripsz rezisztens genotípusok szelekciója. Célul tűztük ki továbbá a rezisztencia genetikai hátterének megismerését, valamint olyan QTL-ek azonosítását, melyekre tervezett molekuláris markerekkel a rezisztencia megbízhatóan nyomon követhető. Kutatási céljainkat a következő pontokban foglaltuk össze:

1. Különböző termesztési csoportokba tartozó fejeskáposzta-fajták és nemesítési vonalak dohánytripsz ellenállóságának összehasonlítása, a kártevő betelepítésének és szaporodásának vizsgálatával a rezisztencia mechanizmusának pontosabb megismerése
2. A dohánytripsz ellenállóságot a feltételezések szerint befolyásoló növényi tulajdonságok vizsgálata, különös tekintettel a vizuális ingerekre; ragacsos színcsapdák segítségével a dohánytripsz gazdanövény-választását leginkább befolyásoló hullámhosszúságok meghatározása
3. Térképezési populáció létrehozása, mely alkalmas olyan nagyhatású, mennyiségi tulajdonságokért felelős kromoszómaregiók, vagyis QTL-ek azonosítására, melyek szoros összefüggést mutatnak a fejes káposzta dohánytripsszel szembeni ellenállóságának mértékével
4. A térképezési populáció fenotipizálása során kellő pontosságú és nagy mennyiségű adat felvételezése
5. A térképezési populáció genotipizálása a szülővonalak között polimorfizmust mutató SNP markerek segítségével, majd fenotípusos és genotípusos adatok összevetésével QTL analízis elvégzése, a fejes káposzta dohánytripsz ellenállóságát és az azzal összefüggésben álló növényi tulajdonságokat meghatározó QTL-ek azonosítása; az eredmények összevetése a nemzetközi szakirodalomban elérhető adatokkal
6. Az eredmények nemesítési gyakorlatban való alkalmazhatóságának kiértékelése

3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1. A fejes káposzta eredete és termesztésének jelentősége

A fejes káposzta (*Brassica oleracea* var. *capitata*) a keresztesvirágúak rendjébe (*Brassicales*), azon belül a káposztafélék családjába (*Brassicaceae*) tartozó, egyik legrégebben termesztésbe vont zöldségnövényünk. Kétéves életformájú, az első évben képződik az általunk fogyasztott káposztafej, mely a földfeletti hajtásrendszer egymásra boruló leveleiből kialakuló „óriás rügy”. A tél folyamán bekövetkező vernalizáció hatására a következő évben jelenik meg a káposztanövény virágzati szára, melyen a rovarok által elvégzett beporzást követően a magok becőtermésekben fejlődnek (BALÁZS 2004). Szanszkrit feljegyzések alapján tudjuk, hogy India területén már időszámításunk előtt 3000 évvel termesztettek a *Brassica* nemzetségbe tartozó növényeket (SAMEC és mtsai. 2017). A modern jellegű, káposztafejet képző fajtakör a Kelet-Mediterráneumban és Kis-Ázsiában honos vadkáposztából (*Brassica oleracea oleracea*) származik, a nemesítés eredményeként érte el ma ismert formáját (FEHÉR 1999). A *B. oleracea* (n=9, CC genom) mezopoliploid faj, vagyis evolúciója során többszörös genom duplikáción ment keresztül (PARKIN és mtsai. 2014). A különböző szelekciós folyamatok hatására rendkívül nagy morfológiai diverzitást mutat, és számos nagy gazdasági jelentőségű alfaja alakult ki, mint például a fejes káposzta, vörös káposzta, karfiol, karalábé, brokkoli, kelkáposzta, fodros kel vagy bimbós kel. Az eltérő felhasználási célok és termesztési körülmények, valamint a tudatos szelekció hatására kialakult nagyszámú fejes káposzta fajták között is jelentős eltérések mutatkoznak, nem csak a morfológiai tulajdonságok, de a beltartalmi értékek, valamint a biotikus és abiotikus stressz ellenállóság tekintetében is (SAMEC és mtsai. 2017).

A fejes káposztát nagy mennyiségben termesztik és fogyasztják világszerte, az éves szinten előállított zöldség-termés mennyiségének megközelítőleg a 10%-át teszi ki (BALÁZS 2004). A 2018-as évben összesen 2 412 167 ha-on ültettek világszerte káposztaféléket, ezzel 69 381 555 tonna termésmennyiséget előállítva (FAOSTAT 2020). Szinte az egész év során termesztethető, viszonylag olcsó tápanyagforrás, mely az emésztést támogató magas rosttartalma mellett nagy mennyiségben tartalmaz ásványi anyagokat, valamint C-, B1-, B2- és U-vitamint is (FEHÉR 1999). Jó tárolhatóságának köszönhetően különösen fontos szerepet tölt be az emberi táplálkozásban a téli hónapokban, mert vitamintartalmának jelentős részét megőrzi mind friss állapotban történő tárolás, mind a tradicionális savanyítási eljárások során is (ZATYKÓ 2004). A fajták több módon csoportosíthatóak, mint például a tenyésztési idő (az egészen rövid 45 napos fajtáktól az akár ültetéstől számított 160 napos tenyészidejű fajtákig) vagy a felhasználási mód alapján (friss fogyasztású, tárolási és feldolgozóipari fajták). Ezek a kategóriák a gyakorlatban

nem jelentenek éles határvonalakat, egyes fajták különböző termesztési módokban is jól alkalmazhatóak, vagy jellemzőik alapján többféle felhasználási módhoz is megfelelőek. A jól értékesíthető, kifogástalan minőségű termék előállításának azonban minden esetben feltétele a kórokozóktól és kártevőktől mentes, egyöntetű növényállomány, melyhez a minél szélesebb körű rezisztenciával rendelkező, hibrid fajták kiváló alapot biztosítanak.

3.2. A dohánytripsz kártételének jelentősége a fejes káposzta termesztésben

3.2.1. A dohánytripsz életmódja és kártétele fejes káposztán

A klímaváltozás-, valamint a szigorú növényvédelmi szabályozások következtében újabb és újabb kártevőkkel, egyre fokozódó növényvédelmi kihívásokkal kell szembenézniük a káposzta termelőknek is. Számos egyéb kártevője mellett az 1980-as évektől a dohánytripsz (*Thrips tabaci* Lindeman) is a fejes káposzta jelentősebb kártevői között számontartott faj, mivel az egyre gyakrabban kialakuló nagyméretű rovarpopulációk rendszerint már gazdaságilag is jelentős károkat okoznak a termelésben (FOX és DETBRIDGE 1977, SHELTON és mtsai. 1983, KAHNER 1992, PÉNZES és mtsai. 1996, SHELTON és mtsai. 1998). A fejes káposztán kívül számos nagy gazdasági jelentőségű termesztett növényfaj tartozik tápnövényei közé, egyes esetekben pedig közvetlen kártétele mellett indirekt módon vírusvektorként is veszélyezteti a termelés sikerességét. A világszerte elterjedt polifág kártevő szaporodásának a száraz, meleg klimatikus viszonyok a kedvezőek, ebből kifolyólag a legnagyobb problémákat a kontinentális klímával rendelkező területeken okozza.

A dohánytripsz a Rojtosszárnyúak (*Thysanoptera*) rendjének *Terebrantia* alrendjébe, és a Valódi tripszek (*Thripidae*) családjába tartozó rovar. Imágói 0,8-1 mm hosszúak, sárgásbarna színűek, az áttelelő egyedek pedig ettől eltérően sötétbarnák, melyek elszáradt növényi maradványok közt, vagy télen is zöld növényeken telelnek át. Hét ízből álló csápjuk, és a többi tripszfajhoz hasonlóan két pár hártvány szárnyuk van. Összetett szemek, valamint az azok között elhelyezkedő 3 pontszem segíti őket a tápnövény megtalálásában. A lárvák valamivel kisebbek (0,8-0,9 mm), szintén világosbarna színűek, de kifejlett szárnyakkal még nem rendelkeznek. A magyarországi klímán már április elejétől repülnek az áttelelő példányok (JENSER és SZÉNÁSI 2004), a nőtények tojócsövük segítségével juttatják be tojásaikat a növény epidermisz rétege alá. A dohánytripsznek két táplálkozó lárvastádiuma van, majd a lárva a második stádium végén általában a talajba vándorol, ahol a nyugalmi állapota kezdődik meg. A prenimfa, majd nimfa stádiumban nem táplálkoznak (JENSER és mtsai. 1998). Fejes káposzta esetében a fejesedési fázis során az imágók még könnyen bejutnak a fejbe, azonban az utód generációk a szorosan

összezáródó levelek között már „csapdába esnek” (FAIL és mtsai. 2013), így a prenimfa és nimfa állapotot is a fej belsejében töltik, majd a belőlük kifejlődő imágók - ugyancsak a fej belsejében - nagyszámú tojást raknak, ezzel a populáció nagyságát exponenciálisan növelve. Fejes káposztán végzett kísérletek alapján tudjuk, hogy a szűznemzéssel szaporodó nőtények képesek egyedenként 85-114 tojást is lerakni (LI és mtsai. 2014).

Szűrő-szívó szájszervükkel a tápnövénytől függően a vegetatív vagy generatív növényi részekben szívogatva a táplálkozó lárva stádiumok és az imágók is károsítanak (JENSER és mtsai. 1998). Táplálkozási és szaporodási módja alapján a dohánytripsz két biotípusát különböztetjük meg. Ezek egyike arrhenotok, vagyis ivaros szaporodású, szűkebb tápnövénykörre specializált, elsősorban dohányon károsító, valamivel szűkebb geográfiai elterjedési körrel rendelkező *T. tabaci tabaci*. A másik a szűznemzéssel szaporodó, vagyis telitok, széles gazdanövénykörű, polifág *T. tabaci communis* (JENSER és SZÉNÁSI 2004). A két biotípus között molekuláris szintű eltérések is bizonyítást nyertek (JENSER és mtsai. 2001, BRUNNER és mtsai. 2004). A fajkomplexet vizsgáló legújabb kutatások eredményei összesen három változat elkülönítésével még tovább árnyalják ezt a képet, melyek közül kettő póréhagyma specialista: L1-bitípus (arrhenotok) és L2-biotípus (telitok) és egy dohány specialista: T (arrhenotok). A három változat genetikailag nem teljesen elszigetelt, ugyanakkor jól elkülöníthető. Fejes káposztán az első elmélet szerint a *T. tabaci communis*, míg az utóbbi alapján a vélhetőleg polifág arrhenotok és telitok csoportok fordulhatnak elő, akár kevert populációkban is. Hazánkban fejes káposztán a telitok változat nőtényekből álló és ivartalan úton, szűznemzéssel szaporodó populációi okoznak károkat (KIRÁLY és mtsai. 2015). Egy termesztési ciklus alatt a dohánytripsz számos generációja fejlődik ki, szaporodási ciklusának sebességét pedig nagymértékben befolyásolja a hőmérséklet. Tömeges elszaporodása 14,5 °C feletti napi átlaghőmérséklet felett következik be (PÉNZES 2001). A hőmérséklet és a kártevő fejlődése közti szoros összefüggést támasztja alá az a hagymán elvégzett kísérlet is, ahol a dohánytripsz teljes fejlődési ciklusa 17,5 °C-on 30,4 napot vett igénybe, míg ugyanehhez 25 °C-on mindössze 13,3 nap elegendő volt (EDELSON és MAGARO 1988). Kellően magas napi átlaghőmérséklet mellett a káposztafej belsejében a védett élettér és a kiegyenlített magas páratartalom ideális körülményeket teremt a dohánytripsz gyors és nagymértékű elszaporodásának.

A fejes káposzta dohánytripsz kártételéről először 1892-ben tettek említést, az USA-ban termesztett állomány külső levelein látható fehéres-ezüstös hegesedésként (LINTNER 1892). A dohánytripsz táplálkozása során a sejtnedvek szívogatásával okoz közvetlen kárt, a fejes káposztán látható, gazdaságilag jelentős közvetett kártételt pedig a sérülések nyomán indukálódó növényi válaszreakciók okozzák (1. ábra). A szúrások helyén meginduló sebzáródási folyamat intenzív



1. ábra: Dohánytripsz imágó és dohánytripsz súlyos kártétele fejeskáposztán (Fotó: Galli Zsolt, 2010. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).

kalluszképződést eredményez, mely kezdetben fehéres, később azonban sárgás vagy barnás elszíneződés jellemzi (VOORRIPS és mtsai. 2008). A fej belsejében szaporodó populáció nagyságának növekedésével ezek az elszíneződött parásodó foltok a levelek felületének egyre nagyobb részén jelennek meg, az érzékeny fajták esetében akár 25-30 levél mélységig is megtalálhatóak (PÉNZES 2001). A dohánytripsz kártétele komoly minőségi problémát jelent, nem csupán a frisspiaci értékesítésű fajták, hanem a tárolási és feldolgozóipari fajták esetében is. A szemmel láthatóan károsított fejek csak a sérült levelek eltávolítását követően értékesíthetőek, ez azonban nagy kézimunkaigényű folyamat. Súlyos kártétel esetén az eltávolított levelek nagymértékű súlycsökkenést jelentenek, és ezzel a termés akár több mint 30%-át elveszíthetjük (TRDAN és mtsai. 2005, TRDAN és mtsai. 2007). A termelőknek további komoly veszteséget okoz a tisztítással járó megnövekedett munkaóraszám, hiszen a termelés költségeinek nagy részét az emberi erőforrások finanszírozása jelenti. A fentiekből következik, hogy kritikus szerepe van az állomány védelmének a dohánytripsz kártételével szemben.

3.2.2. Növényvédelmi lehetőségek fejes káposzta állományokban dohánytripsz ellen

A kártevők elleni integrált növényvédelmi munkák alapját minden esetben a rajzásdinamikai megfigyelések jelentik. Az így begyűjtött információ segíti a szakembereket a kezelések hatékony időzítésében. Rovarkártevők monitorozására gyakran alkalmaznak különböző kivitelezésű tál- vagy ragacsos színcsapdákat, melyek akár a kártevő gyérítésében is szerepet kaphatnak. Az alkalmazott csapdák színe fajonként eltérő lehet, de még a dohánytripsz megfigyelésére javasolt színek tekintetében sincs teljes egyetértés. Különböző kísérletek

eredményei alapján a nemzetközi szakirodalomban találunk példát kék (BOGNÁR és SHANAB 1969, VILLENEUVE és mtsai. 1997, LIU és CHU 2004), sárga (TEULON és PENMAN 1992, JENSER 1993, JENSER és mtsai. 2001) és fehér (KAHRER 1992, JENSER és mtsai. 2009) színcsapdák ajánlására is. A tripszek számára legattraktívabb szín eltéréseket mutat ezekben a tanulmányokban, ugyanakkor általános egyetértés mutatkozik abban, hogy az alacsony UV reflexióval rendelkező fehér, kék és sárga színek több egyedet fognak, mint a magas UV reflexiót mutató fehér, valamint a zöld, piros és fekete csapdák (HODDLE és mtsai. 2002, CHU és mtsai. 2000, CHEN és mtsai. 2004).

A dohánytripszek a szerves foszforsav-észter, valamint a piretroid hatóanyagú készítményekkel szemben érzékenyek (JENSER 1998), de az egyre elterjedtebb, fenntartható és környezetkímélő gazdálkodás iránti törekvések a növényvédőszeres kezelések számának csökkentését célozzák meg. Az egyre szigorúbb növényvédelmi szabályozások miatt folyamatosan szűkül a gyakorlatban engedélyezett inszekticid hatóanyagok köre. A kisszámú, gyakorlatban alkalmazható inszekticid hatóanyagok sűrűn ismételt használatának következménye, hogy a dohánytripsz populációkban könnyedén kialakul az adott rovarölő szerrel szembeni rezisztencia (WISEMAN 1994), így a kezelések a későbbiekben jelentősen veszítenek hatékonyságukból. A káposzta fejedése során betelepülő tripszek ellen a levelek záródása után kontakt hatású szerek alkalmazása nem célravezető (PÉNZES 2001). Sokszor pedig még a más gazdanövények esetében jól alkalmazható felszívódó szerek sem bizonyulnak igazán hatékonyak. A szisztémikus szerek fejes káposzta dohánytripsz populációival szembeni csökkent eredményességének magyarázata részben a káposztanövény morfológiájában keresendő. Ezek a szerek általában a legintenzívebben növekvő növényi szövetekben akkumulálódnak, azonban a tripszek többnyire a káposztafej hajtáscsúcsi részénél kialakuló magas koncentrációtól távolabb táplálkoznak, ráadásul ez a kisméretű kártevő csupán a külső epidermisz sejteket szívogatja. A káposzta dohánytripsz elleni hatékony rovarölőszeres védekezési megoldások meghatározására irányuló tanulmányok többnyire hasonló eredményekre jutottak. Találtak ugyan olyan módszert (imidaklopridos beöntözés és acetamiprides állománykezelés kombinációja), mellyel nagymértékben csökkenthető a kártétel súlyossága, de a kedvező eredmény eléréséhez igen költséges eljárás szükséges (SHELTON és mtsai, 2008). Több kutatás eredményeit áttekintve megállapítható, hogy az ellenálló káposztafajták termesztése jelenti az igazán hatékony megoldást, akár a növényvédőszeres kezelések teljes elhagyásával is (SHELTON és mtsai. 1998, SHELTON és mtsai. 2008).

Számos kártevő ellen a gyakorlatban is jó eredménnyel alkalmazhatóak bizonyos biológiai növényvédelmi módszerek és szervezetek. Javaslatok ugyan találhatóak a nemzetközi szakirodalomban ragadozó atkák (*Amblyseius* spp.) célzott kijuttatására (HOY és GLENISTER

1991), és kereskedelmi forgalomban már elérhetőek olyan készítmények, mint a főként hajtattott kultúrákban alkalmazott *Orius laevigatus* ragadozó poloska és az *Amblyseius swirskii* ragadozó atka együttes. de a szabadföldi fejes káposzta állományokban még nincsen kidolgozott, hatékonyan működő rendszer (HOY és GLENISTER 1991). Hazai körülmények között végzett megfigyelések alapján tudjuk, hogy a dohánytripsz természetes ellenségei (mint például ragadozó tripszek és poloskák) általában igen kis egyedszámmal jelen vannak fejes káposzta felületén vagy közvetlenül a legfelső levélrétegek alatt, de méretük miatt nem képesek a dohánytripsz egyedeit a mélyebb rétegekig követni (FAIL és PÉNZES 2002). A biológiai növényvédelemben a ragadozó szervezeteken túl a neem-olaj alkalmazásának hatékonyságát is bizonyították már hagymán (IGLESIAS és mtsai. 2021). Annak hatékonysága azonban fejes káposztában még nem bizonyított, a növény morfológiai tulajdonságai vélhetően korlátozzák annak alkalmazhatóságát.

Az integrált növényvédelemnek a megfelelő fajtaválasztás mellett egy másik lényeges eleme az agrotechnikai módszerek alkalmazása, melyek közül néhány hatékonyságát kísérletekkel is sikerült már bizonyítani. A térállás hatását vizsgálva az állomány sűrítésével a kártétel és a veszteségek mértékének csökkenését tapasztalták (ZNIDARCIC és mtsai. 2007). Az állomány öntözésének módja is hatással lehet a dohánytripsz kártételére, mint hagymatermesztésben az esőztető öntözés hatására kimutatott csökkenő tripsz egyedszám. Ennek magyarázata vélhetően abban áll, hogy a meleg és szárazságkedvelő apró kártevőt a vízcseppek könnyedén lemossák, illetve akadályozzák mozgásukat és táplálkozásukat a növényfelületen (ALSTON és DROST 2008). A fejes káposzta termesztésének gyakorlatában azonban a meleg és párás körülményeket kedvelő kórokozók elszaporodásának elkerülése érdekében a túl gyakori esőztető öntözés kerülendő. Az állomány ültetési időpontjának eltolásával, és így a növény fejedési fázisának a nyári migrációs időszakon kívül való időzítésével minimalizálható a később a fej belsejében felszaporodó utódgenerációkat alapító betelepülő imágók száma (PÉNZES 2001, STONER és SHELTON 1988a), melynek főként az érzékeny fajták esetében van nagy jelentősége (JENSER és mtsai. 2003). Az ültetés időpontjának megválasztását a betakarítás tervezett időpontja is befolyásolja. Ahogyan más kártevők és bizonyos kórokozók esetében is, a fejek hosszú idejű lábon tartása vagy tárolása a kártétel mértékét fokozhatja, különösen érzékeny fajták esetében (PÉNZES 2001, JENSER és mtsai. 2003). A fejes káposzta széleskörű felhasználási és termesztési körülményei, és bizonyos fajtacsoportok hosszú tenyészideje sajnos nem minden esetben teszik lehetővé, hogy a termesztést a kártevők életformája szerint igazítsuk, így ezekben a helyzetekben még nagyobb hangsúlyt kell fektetnünk a rezisztens fajták alkalmazására.

A kiváló minőségű, és egyben dohánytripsz kártételétől mentes fejes káposzta állományok termesztéséhez a fentiekben részletezett lehetőségeket áttekintve, az egyetlen igazán hatásos, és egyben a termelők számára költséghatékony megoldást a megfelelő fajta kiválasztása jelenti. A

nemesítő- és vetőmag kereskedelmi vállalatok fajtaleírásaiban manapság már megjelölésre kerül az adott fajta ellenállósága a dohánytripsz kártételével szemben is. A nemzetközi szakirodalomban is nagymennyiségű publikáció található különböző régiókban elvégzett fajtaösszehasonlító kísérletek eredményeiről, amelyek a fajták tripsz ellenállóságát egymáshoz viszonyítva számszerűsítik (FAIL és mtsai. 2008, FAIL és mtsai. 2013, SHELTON és mtsai. 1988, SHELTON és mtsai. 1998, STONER és SHELTON 1988b, TRDAN és mtsai. 2008, VOORRIPS és mtsai. 2008, ZINDARCIC és mtsai. 2007). A korai, legrövidebb tenyészidejű fajták köre azonban kivételt képez ez alól. A korai szegmensbe tartozó fajtákat vizsgáló egyetlen tanulmány 58-tól 73 napig terjedő tenyészidővel rendelkező, összesen 5 fajta tripsz kártételét vizsgálja (TRDAN és mtsai. 2005). Az ennél rövidebb tenyészidejű, legkorábbi fajtákról még nem található információ a szakirodalomban. A kora tavaszi ültetési időpont és a növények gyors fejlődési üteme miatt az elmúlt évtizedekben a dohánytripsz itt nem jelentett problémát. A klímaváltozás hatásaival összefüggésben azonban a hőmérséklet gyors tavaszi emelkedése, a csapadékos tavaszi időjárás következtében megcsúszott talajelőkészítési és ültetési munkálatokkal együtt az utóbbi években több alkalommal jelent meg a dohánytripsz kártétele a korai állományokban is.

A nemesítők tradicionális, szelekciós munkájának eredményeként kereskedelmi forgalomban már elérhetőek kiváló rezisztenciaszinttel rendelkező fejes káposztafajták is, de a rezisztencia mögött álló mechanizmusokat és annak genetikai hátterét még nem ismerjük pontosan.

3.3. A kártevők elleni rezisztencianemesítés alapjai

3.3.1 Kártevők elleni növényi rezisztencia mechanizmusok

A kártevők és kórokozók évről évre jelentős mennyiségi és minőségi károkat okoznak a termesztett növényállományokban világszerte, ezért a rezisztencianemesítés mostanra a kertészettudományok kiemelten fontos területévé vált. A kártevőkkel szembeni rezisztencia sok esetben bonyolult, poligénes szabályozás alatt áll, mely működéséről ismereteink még általában hiányosak. Ezzel szemben a kórokozók elleni harcban már sokkal több információval és eredménnyel rendelkezünk. Az új fajták nemesítése során a növényi rezisztencia sikeres beépítésének alapfeltételei a rezisztenciaforrások azonosítása, a kártevő és a növény közti bonyolult kölcsönhatások, vagyis a rezisztencia mechanizmusának megértése, és a rezisztencia kialakulását befolyásoló gén(ek) azonosítása (KLIEBENSTEIN 2018). A növények természetes védekezési stratégiáinak három típusát különbözteti meg a szakirodalom: az antibiózist, az antixenózist és a toleranciát.

Antibiózisnak nevezzük azt a rezisztenciatípust, amikor a növény legalább egy olyan tulajdonsággal rendelkezik, mely negatívan befolyásolja a kártevő valamely biológiai funkcióját, ezzel gátolva annak táplálkozását, fejlődését vagy szaporodását (QIU és mtsai. 2011). Antixenózis esetén valamely növényi tulajdonság(ok) a kártevőt annak elkerülésére készítik, tehát a kártevő biológiai funkciói helyett annak viselkedését befolyásolják (KOGAN és ORTMAN 1978). A kártevőkre gyakorolt repellens hatások vizsgálatát hátráltatja annak nehezen számszerűsíthető jellege, hatékonysága pedig eltérő lehet a laboratóriumi vagy kisparcellás kísérleti, és a nagy kiterjedésű szántóföldi állományokban (DELETRE és mtsai. 2016). A növényi rezisztencia kutatások fókuszában leginkább az antibiotikus és antixenotikus hatások állnak, azonban alkalmazásuknak hosszútávú hátránya lehet, hogy mindkettő valamilyen formában hatással van a kártevőre, ezzel pedig szelekciós nyomást gyakorolhat arra, növelve a kártevőben a rezisztencia kialakulásának kockázatát.

A növények természetes védekezési stratégiáinak harmadik típusa a tolerancia, mely nem növeli a rezisztencia kialakulásának kockázatát a kártevőben, így az integrált növényvédelmi rendszerekben való alkalmazása jó megoldásnak tűnhet. A tolerancia valójában a növény azon képessége, hogy erős fejlődési és regenerációs tulajdonságainak köszönhetően, a kártevő jelenléte és károsítása ellenére is elfogadható termésmennyiség előállítását teszi lehetővé (FLINN és mtsai. 2001, QIU és mtsai. 2011). A tolerancia mechanizmusainak tanulmányozása és meghatározása nehéz feladat, genetikai háttere jelenleg még kevésbé ismert, de feltételezhetően több lókuszt és azok interakcióit által befolyásolt tulajdonság (PETERSON és mtsai. 2017). A tolerancia mechanizmusok hátrányaként említhető, hogy a vektor fajok esetében nem csökkentik a vírus terjedését, valamint az érést gyakran késleltetik, ezzel a termés minőségét és mennyiségét is negatívan befolyásolják.

A kártevők elleni rezisztencianemesítés akkor lehet igazán hatékony, ha nem csupán egyetlen növényi védekezési mechanizmuson alapul, hanem annak több típusát is magában foglalja (MITCHELL és mtsai. 2016). A növényi rezisztenciakutatások eredményei ezért rendkívül fontos alapot, valamint újabb és újabb eszközöket biztosítanak a növénynevelők számára az adott kártevő és növényfaj kölcsönhatásainak megértéséhez és nagyfokú, stabil rezisztenciával rendelkező új fajták előállításához.

3.3.2 Vizsgálati és kutatási módszerek a dohánytripsz elleni rezisztencia nemesítésben

Az egyszerű fajtaösszehasonlító kísérletektől a növényi rezisztenciát kialakító mechanizmusok részletes leírásáig, a kártevők jelenlétének és a kártétel mértékének

számszerűsítése szükséges. Minden kutatás eredményessége nagymértékben függ az adatgyűjtési módszerek megfelelő megválasztásától és kivitelezésétől. Ahogy számos más kártevőnél, úgy a tripsz fajokon végzett rajzásdinamikai vizsgálatoknál is gyakran alkalmaznak a növényállományba kihelyezett vizes vagy ragacsos színcsapdákat, azonban a megfelelő szín kiválasztása kulcsfontosságú. Az egyes színárnyalatok dohánytripsz imágók monitorozásban mutatott hatékonyságát elemző kutatásokat összehasonlítva sokszor ellentmondásos eredményeket láthatunk (JENSER és SZÉNÁSI 2004). Az eltérések adódhatnak akár az anyaghasználatból és a csapdák felületi tulajdonságainak különbségeiből, ugyanakkor ismereteink szerint egyes *Thysanoptera* fajok adott színre különböző válaszreakciót is mutathatnak eltérő gazdanövényeken (KIRK 1984). A dohánytripsz populáció méretének meghatározására alkalmazott további módszerek lehetnek a növény egységnyi területén jelen lévő rovarok közvetlen megszámlálása (KHATTAK és mtsai. 2004), azok leáztatása, majd szűrés utáni számlálása (DOEDERLEIN és SITES 1993), vagy egyes növényi részek Berlese futtatóba helyezésével való összegyűjtése és számlálása (RÓTH és mtsai. 2016). A Berlese futtatóba helyezett minták felülről történő megvilágítása okozta fény- és hőhatás elöl, illetve a növényi szövetek kiszáradása következtében a kártevők lefelé irányuló mozgásuk során az alul elhelyezett, általában etanollal feltöltött tárolóban kerülnek összegyűjtésre.

A növényi rezisztenciakutatások esetében a vizsgálni kívánt rezisztencia típusa is befolyásolhatja a vizsgálati módszerek megválasztását. A feltételezett antibiotikus hatás igazolására többnyire a nem-választásos, vagyis egy adott típusú gazdanövény segítségével végzett tesztek, míg az antixenózis tanulmányozására inkább a választásos jellegű kísérletek alkalmasak. Utóbbi tesztek pozitív eredményeinek hatékonyságát azonban fontos szántóföldi körülmények között is bizonyítani, hiszen az antixenotikus rezisztencia megbízhatósága akár jelentős mértékben is csökkenhet a fajta nagy területen való, monokultúrás termesztési formája esetén (DIAZ-MONTANO és mtsai. 2011). Összesen 24 fejekáposzta-fajtát összehasonlító kísérlet alapján már 1988-ban feltételezték a kutatók, hogy a dohánytripsz rezisztencia kialakításában az antixenózis ugyan lényeges, de nem az egyetlen faktor, mellette az antibiózis vagy a tolerancia is szerepet játszhat (SHELTON és mtsai. 1988). Ezt a feltételezést időközben sikerült egy későbbi kísérlet során is alátámasztani (FAIL és mtsai. 2013). 1979-ben 4 hagymafajta vizsgálatával megállapították, hogy mivel a dohánytripsz kártétel kialakulásában a legnagyobb szerepet a lárvák játsszák, ezért az adott fajta érzékenységének jellemzésére a legjobb eszköz a növényen lévő lárvák megszámlálása (COUDRIET és mtsai. 1979). A lárvák mennyiségét pedig nagymértékben meghatározza a nőtények tojásrakása, azonban az ennek vizsgálatára beállított nem-választásos tesztek értékelésekor az antibiotikus és antixenotikus hatások nehezen elkülöníthetőek, akár a kezdeti antixenotikus hatás miatt csökkent táplálkozás is negatívan

befolyásolhatja a nőstények tojásrakási képességét. Ha a tojások és a lárvák számát tekintve nem tapasztalunk szignifikáns különbségeket a fajták között, az az antibiózis fokozott szerepére is utalhat a rezisztencia kialakításában (DIAZ-MONTANO és mtsai. 2012). Szintén kísérlettel igazolták, hogy a rezisztenciaszintet tekintve a fajták közötti különbségek nem a szivogatásra adott növényi válaszreakció, vagyis a kalluszképződési intenzitás eltérésének, sokkal inkább a kártevő eltérő egyedszámának eredménye (STONER és SHELTON 1988b).

A rovarkártevők elleni rezisztencianemesítési programokat nagyban nehezíti, hogy ez a tulajdonság általában poligénes. Amikor egy növényi tulajdonság kvantitatív szabályozás alatt áll, annak öröklődése nehezen nyomon követhető, molekuláris markerek hiányában szinte lehetetlen feladat. Az egyes kísérletekben, ahol a cél a nemesítési anyagok rezisztencia szintjének objektív meghatározása, az eredményeket a két élő szervezet között létrejövő interakció mellett a környezet és a genotípusok kölcsönhatása is jelentősen befolyásolhatja (KLIEBENSTEIN 2018). Már az 1989-es évben végeztek vizsgálatokat a dohánytripsz rezisztencia öröklődésének jellegéről. Nagyfokú rezisztenciát vagy érzékenységet mutató vonalak különböző kombinációiból származó populációkat vizsgálva arra a következtetésre jutottak, hogy a tripszszel szembeni érzékenység domináns jelleg a rezisztenciához képest. Több esetben a szülővonalak keresztezéséből származó F1 növények érzékenysége felülmúlta az érzékeny szülőjét. A rezisztenciát meghatározó gének és működésük közötti kölcsönhatások alaposabb megismeréséig célravezetőbb nemesítési módszerként ajánlották a szülővonalak saját teljesítményére alapozott szelekció helyett a beltenyésztett vonalak teljesítményének megítélését, azok hibrid kombinációinak rezisztenciája alapján (STONER és mtsai. 1989). A nemesítésben jelenleg a teszthibridek értékelése az időigényes, hagyományos módon történik, vagyis a levélrétegeket egyesével lefejtve, a fertőzött levelek számának és a kártétel mértékének számszerűsítésével kaphatunk csak képet az adott hibrid rezisztenciaszintjéről. A rezisztencia megbízhatóságának igazolására a hibridek több helyszínen és időpontban való tesztelése is szükséges, hiszen az időjárás és a kártevőpopuláció nagysága az adott termőhelyen szintén fontos faktorok.

Termesztett növényeink vad rokonai értékes források lehetnek a rezisztencianemesítésnek. A rezisztenciát kialakító gének meghatározása után a megfelelő biotechnológiai eljárásokkal lehetőség nyílik azok elit vonalakba való beépítésére. Szinte napról-napra egyre több gazdaságilag fontos tulajdonság genetikai térképezésének eredménye kerül közlésre a nemzetközi szakirodalomban. Az új generációs markerezési- és szekvenálási technológiák (NGS - next generation sequencing, új generációs szekvenálás) precíz fenotipizálási eljárásokkal kombinálva gyors és hatékony eszközként segítik a kutatókat és növénynemesítőket (TAMIRU és mtsai. 2015). A fenotipizálás során a nagy pontosságú, objektív adatok gyűjtésének jelentős szerepe van a térképezési folyamat sikerességében. Egyre szélesebb körben alkalmaznak automatizált, robotizált

technológiákat és szoftveres fotó-analízist az adatok felvételezéséhez és elemzéséhez. Amellett, hogy az eljárás nem-destruktív, további előnye, hogy egyszerre akár számos tulajdonságra vonatkozó adat szolgáltatására is alkalmas. A minél pontosabb térképezési eredmények eléréséhez a felvételezett fenotípusos tulajdonság helyes megválasztása is szükséges. A kártétel, természetlag vagy klorofill tartalom vizsgálata jó mérőszámot adhat a különböző rezisztenciátípusok együttes hatékonyságáról, ugyanakkor mivel e tulajdonságok kialakulásában több tényező is szerepet játszik, rendszerint alacsony az örökölhetőségi mutatószámuk. Genetikai térképezés céljára speciális tulajdonságok vagy komponensek vizsgálatával sokszor pontosabb eredmények érhetőek el (GOGGIN és mtsai. 2015). A sikeres térképezés után a gyakorlati munkálatokban is lényeges szerep jut az új generációs molekuláris markereknek. A nemesítők ezek segítségével képesek az azonosított gének és QTL-ek nyomon követésére, illetve beépítésére az elit vonalakba és új fajtákba, mely e markerek nélkül, a tradicionális nemesítés keretein belül lassú és nehéz folyamat lenne (TAMIRU és mtsai. 2015).

3.4 A dohánytripsz-rezisztenciát meghatározó növényi tulajdonságok

A rezisztencianemesítési programok egyik fő irányvonala az adott kártevővel szemben kialakult rezisztenciával összefüggést mutató növényi tulajdonságok meghatározása, és az azokra történő célzott szelekció. A tripsz fajok gazdanövény-választását befolyásoló tényezők megismerésére tett erőfeszítések ellenére, azok szerepének mértéke és működési mechanizmusuk még mindig nem pontosan ismert. A növények egyes morfológiai és biokémiai sajátosságairól feltételezhető, hogy a növény és rovar között fennálló dinamikus rendszerben szignifikáns hatásként jelenik meg. A tripszek a környezetből származó számos különböző információtypust képesek érzékelni és feldolgozni, melyek mind befolyásolhatják viselkedésüket és segítik a számukra legmegfelelőbb gazdanövény azonosítását.

A dohánytripsz populáció nagysága és olyan morfológiai jellegzetességek között is sikerült szignifikáns összefüggéseket kimutatni hagyma kísérletekben, mint a növény levélállása és levélalakja (HUDÁK és PÉNZES 2004). Ezek mellett azonban számos más tulajdonság is befolyásolhatja a rezisztencia kialakulását. Egyes esetekben nem sikerült a feltételezett hatást kísérletekkel is bizonyítani, mint pl. a fejes káposzta levelek epidermisz vastagságának a dohánytripsz-rezisztenciára gyakorolt hatását (BÁLINT és mtsai. 2013b). A paprika esetében pedig a szőrözöttség genetikai hátterét és feltételezett szerepét vizsgálva azonosítottak ugyan egy QTL-t annak 10-es kromoszómáján, de nem sikerült bizonyítani az összefüggést a tripsz rezisztencia mértékével (MAHARIJAYA és mtsai. 2015).

A hagyma levélszínének kulcsszerepét spektrofotométeres mérésekkel is sikerült már bizonyítani: a rezisztens fajtákra a sárgás-zöldes levélszín, az érzékenyebb fajtákra pedig kékeszöld árnyalat jellemző. Érdekes, hogy ugyan a dohánytripsz a magas UV reflexióval rendelkező felületeket inkább elkerüli (KIRK 1984), a hagyma esetében éppen a nagy UV fényvisszaverésű fajtákat preferálja (DIAZ-MONTANO és mtsai. 2012). A választásos tesztek során, a hagyma és más növényfajok esetében is tapasztalt szoros összefüggések a rezisztencia szintje és a levelek fényvisszaverése között erős antixenotikus hatást feltételeznek. A dohánytripsz káposztafajták közötti preferenciája tekintetében szintén az antixenózis fontosságát, különösen a vizuális ingerek jelentőségét mutatják azok a kísérleti eredmények, ahol a kártevőnek választási lehetőséget biztosítottak mind szabadföldi, mind laboratóriumi körülmények között. Míg szántóföldi körülmények között egyértelmű eltérés mutatkozik az érzékeny és rezisztens fajták között, addig a laboratóriumban beállított kísérletekben, ahol csupán levélkorongok között választhattak a tripszek, nem mutatható ki preferencia (STONER és SHELTON 1988b). A vizuális ingerek fontosságát tovább hangsúlyozzák azok az eredmények, amelyek összefüggéseket igazoltak a fejet alkotó káposztalevelek fényvisszaverésének mért értékei és a fejben megtalált imágók száma közt (FAIL és mtsai. 2008). A káposzta leveleinek fényvisszaverése UV tartományban különösen meghatározó a növény fejedési fázisában, mivel a betelepülő egyedek száma befolyásolja a későbbi, már a fej záródása következtében „csapdába” esett utód generációk nagyságát. A fejet alkotó levelek intenzív fényvisszaverése kevésbé attraktív a tripszek számára, mely hatás még erősebben érvényesül, ha a fejet alkotó és a fejet körülvevő külső idősebb levelek reflexiója nagy kontrasztot mutat (BÁLINT és mtsai. 2013a). Számos publikációban olvashatunk a különböző színcsapdák dohánytripsz monitorozására való alkalmasságának összehasonlításáról, de releváns összefüggéseket és következtetéseket csak a csapdák fényvisszaverési paramétereinek műszeres mérésével határozhatunk meg. Közvetlenül a dohánytripszekon elvégzett elektrofiziológiai mérések segítségével sikerült pontosabban meghatározni a faj fényérzékelési maximumait, melyet az L1 változat esetében 362 és 532 nm (MAKABE és mtsai. 2014), az L2 változat esetében pedig 368 és 521 nm hullámhosszúságon azonosítottak (EGRI és mtsai. 2020).

A levelek fényvisszaverését és színét befolyásolhatja az azokat borító viaszréteg vastagsága is. Megfigyelések szerint a fényes levelű, csökkent mértékű viaszbevonattal rendelkező hagymafajták általánosságban magasabb rezisztenciaszinttel rendelkeznek, a normál viaszréteggel ellátott, matt levélfelületű fajtákkal szemben (ALIMOUSAVI és mtsai. 2007). Hasonló összefüggéseket írtak le számos más növényfaj és kártevő esetében is. Továbbá a kis méretű rovarkártevő esetében számításba kell azt is vennünk, hogy a viaszréteg mechanikailag is akadályozhatja azok mozgását, valamint táplálkozását a levelek felületén (EIGENBRODE és ESPELIE 1995, LOWE és mtsai. 1985, WEIBEL és STARKS 1986, STONER 1990). A fejes

káposzta leveleinek viaszbevonata és a dohánytripsz kártételének mértéke közötti negatív összefüggést kísérletben bizonyították (TRDAN és mtsai. 2008). A már publikált eredmények összevetését nehezítik az egyes kutatások között tapasztalható idő, - és térbeli különbségek, valamint ebből következően a kártevő nyomásban megmutatkozó eltérések az állományok között. Mindent összevetve így is elmondható, hogy ugyan a tripszkártétel és több morfológiai tulajdonság között is felfedezhető szignifikánsösszefüggés, mint például a fej kitöltöttsége, vagy a levélvastagság. Ennek ellenére nincs egy olyan morfológiai tulajdonság sem, amely önmagában elegendőnek bizonyulna a kiváló rezisztencia elérésére, ami a nemesítést is nagyobb kihívások elé állító oligo- vagy poligénes öröklődés nagy valószínűségét támasztja alá (VOORRIPS és mtsai. 2008).

A növény morfológiai jellemzői mellett annak biokémiai tulajdonságai is lényeges elemei a rovarkártevők és a gazdanövény közti kölcsönhatások alakulásának. A növényi illóanyagok például már a gazdanövény-választás szintjén is hatást gyakorolhatnak a kártevőkre (KOSCHIER és mtsai. 2002). Hagyma esetében ugyan a laboratóriumi körülmények között végzett választásos tesztekkel ezt nem sikerült egyértelműen igazolni (DIAZ-MONTANO és mtsai. 2012), de a hagymában található nagyszámú vegyület dohánytripsz viselkedésére gyakorolt hatása továbbra sem zárható ki teljesen. A növényi vegyületek az antixenotikus folyamatok mellett a kártevők fejlődésére és reprodukciójára gyakorolt hatásukkal is hozzájárulhatnak a rezisztencia kialakításához. A paprika által termelt egyes metabolitok például akár teljes mértékben blokkolhatják a tripszek L1 és L2 stádiumú lárváinak fejlődését (MAHARIJAYA és mtsai. 2012). Amennyiben képesek vagyunk azonosítani az ilyen, antibiotikus vegyületeket és feltárni azok összefüggéseit a növény tripsz rezisztenciájának mértékével, akkor a vegyületek mennyiségi meghatározása a későbbiekben rendkívül hasznos szelekciós paramétert jelenthet a nemesítés számára.

A fejes káposztában szintén megtalálhatók olyan vegyületek, melyek összefüggésbe hozhatók a kártevők ellen rezisztens fenotípus kialakításában. A vízben oldódó szénhidrátok közül a növény glükóz és fruktóz tartalma negatív, szacharóz tartalma pedig pozitív összefüggésben áll a tripszek kártételének mértékével (ŽNIDARČIČ és mtsai. 2007, TRDAN és mtsai. 2008). A *Brassicaceae* családban megtalálható glükozinolátok a növények rovarkártevőkkel szembeni védekezési rendszerének ismert komponensei, összefüggést mutatnak a növény általános egészségi állapotával, valamint a kártevők által okozott károkkal. A családba tartozó, számos kutatásban modellnövényként alkalmazott lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) esetében ezek a vegyületek nagyfokú variabilitást mutatnak, de hatásuk nem mondható általánosnak minden kártevő fajra nézve (BIDART-BOUZAT és KLIEBENSTEIN 2008). A glükozinolátok az adott növényfajra specializálódott kártevők táplálkozására nézve többnyire stimuláló, míg a generalista,

nem csupán egy gazdanövényen táplálkozó fajok esetében inkább gátló hatást fejtenek ki (BONES és ROSSITER 1996). Az azokra történő célzott szelekcióval ezért bizonyos kártevők által okozott károk mértéke ugyan csökkenthető, azonban ezáltal fennáll a veszélye, hogy az adott genotípus más kártevők számára pedig éppen vonzóbbá válik.

A fenti tudományos eredményeket áttekintve látható, hogy a növényi rezisztenciára támaszkodó, kártevők elleni nemesítési programok sikerét nagyban befolyásolhatja az azt meghatározó morfológiai és biokémiai tulajdonságok összetett hatása, és pusztán az egyes növényi tulajdonságok alapján végzett indirekt szelekció nem lehet minden esetben célravezető. E növényi tulajdonságok kártevőkre gyakorolt hatásának jobb megismerése, valamint azok genetikai hátterének és a rezisztenciát meghatározó kromoszómarégiók összefüggéseinek feltérképezése szükséges a stabil és tartós rezisztencia kialakításához.

3.5 A dohánytripsz-rezisztencia genetikai háttere

3.5.1 A genetikai térképezés elmélete és gyakorlati használata

A különböző termesztett fajok rezisztencianemesítésének legfőbb célja egy stabil és tartós rezisztencia kialakítása, genetikai hátterének és mechanizmusainak megismerésével és a nemesítési programokban való alkalmazásával. A termesztett fajok vad rokonai a nemesítők legértékesebb rezisztenciaforrásai. Az új generációs markerezési és szekvenálási technológiák a kutatók kiváló eszközei az agronómiailag fontos tulajdonságok molekuláris hátterének megismeréséhez, a megfelelő térképezési populáción elvégzett precíz fenotipizálási eljárásokkal kombinálva a rezisztenciát meghatározó kromoszómarégiók nagy pontosságú azonosítását teszik lehetővé (TAMIRU és mtsai. 2015).

Egy adott tulajdonság genetikai hátterének feltérképezéséhez első lépésként az adott tulajdonságra nagy variabilitást mutató térképezési populáció kialakítása szükséges, melynek fenotipizálása és genotipizálása során gyűjtött adatok összevetésével QTL analízis végezhető. Ez alapján a tulajdonságot meghatározó kromoszómarégiók, illetve az esetlegesen azok között fennálló kölcsönhatások is azonosíthatók. Fenotipizálás alatt a populáció egyedeinek genetikai háttere és a környezeti hatások által közösen kialakított morfológiai, biokémiai, vagy egyéb tulajdonságok felvételezését, míg genotipizálás alatt a variabilitást mutató kromoszómarégiókban a térképezési populáció egyedei közti genetikai különbség molekuláris markerek alkalmazásával való azonosítását értjük.

Az ideális térképezési populáció két olyan szülővonal keresztezéséből származik, melyeket a vizsgálni kívánt tulajdonság(ok)ra nézve jelentősen eltérnek egymástól, egyéb tulajdonságaikat

tekintve pedig lehetőleg minél kevesebb különbözőséget mutatnak. Bizonyos szintig a térképezési populáció méretének növelésével várhatóan nagyobb pontossággal meghatározhatók a vizsgált tulajdonságokkal összefüggésben álló régiók (MOHAN és mtsai, 1997). A különböző eljárásokkal kialakított térképező populációk típusa is befolyásolja a QTL analízis hatékonyságát. A módszer gyorsasága és költséghatékonysága okán az egyik leggyakrabban alkalmazott módszer a szülők keresztezéséből származó F1-es növények öntermékenyüléséből származó F2-es populáció növényegyedeinek genotipizálása, összekapcsolva az F3 utódvonalak fenotipizálásával. Az egyes F2-es növények további sorozatos öntermékenyítéséből az úgynevezett RIL (recombinant inbred lines, rekombináns beltenyésztett vonalak), míg az egyik szülővel való többszöri visszakeresztezésükből NIL (near isogenic lines, közel izogén vonalak) családok állíthatók elő. A generációtól függően, a RIL családok nagyfokú homozigotitást mutatnak – főként 5 öntermékenyítési ciklust követően, amikor a heterozigotitás általános aránya 6,25%-ra csökkent, ugyanakkor mindegyik a szülővonalak egyedi rekombinációja. Azoknál a növényfajoknál, ahol lehetséges a DH (doubled haploid) eljárás alkalmazása a gyakorlatban, a RIL populációkhoz hasonló előnyökkel rendelkező DH vonalakkal álló térképezési populáció hozható létre, az ehhez szükséges időt jelentősen lerövidítve. Homozigóta voltuknál fogva a RIL és DH populációk ismételten fenotipizálhatók, ezáltal is a térképezés hatékonysága növelhető, mivel több ismétléses kísérleti elrendezést, valamint a kísérlet több helyszínen vagy időpontban való beállítását teszik lehetővé (COLLARD és mtsai. 2005).

Az egyes növényi betegségek elleni rezisztenciaforrások kutatásában és felhasználásában gyakori a monogénes rezisztencia előfordulása. A rovarkártevők elleni rezisztencia a legtöbb esetben azonban kvantitatív szabályozás alatt álló poligénes tulajdonság, mely azok öröklődésének és genetikai hátterének megismerését nehezíti. A rezisztencia típusát és szintjét a két élő szervezet, vagyis a rovar és növény közti interakciók, valamint az abiotikus hatások is jelentősen befolyásolhatják (KLIEBENSTEIN 2018). A térképezési folyamat során a nagy pontosságú fenotípusos adatok kulcsfontosságúak, melyek gyűjtésében olyan modern technológiák állnak már rendelkezésre, mint például a szoftveres fotó-analízis, mely amellet, hogy egyszerre több tulajdonság vizsgálatára is alkalmas, a szubjektív vizuális értékelésnél megbízhatóbb, non-destruktív eljárás. A térképezési munka megtervezésénél nagy hangsúlyt kell fektetni a térképezéshez használt adatok jellegének és az adatgyűjtés módszerének helyes megválasztására. A kártétel mértéke, a növény termésátlaga vagy egyes növényi részek klorofilltartalma kiváló mérőszámként alkalmazható a rezisztenciatípusok együttes hatásának vizsgálatakor. Genetikai térképezés céljára lehetőség szerint speciálisabb tulajdonságok vagy komponensek vizsgálata célravezetőbb (GOGGIN és mtsai. 2015).

A térképezési populáció a szülővonalak közötti polimorf markerekkel történő gentipizálását követően az e célra tervezett szoftverek segítségével megalkotható a kapcsoltsági térkép a LOD (logarithm of odds) értékek számítása alapján. Ez az érték azt mutatja meg, hogy mekkora annak valószínűsége, hogy két marker között kapcsoltság áll fenn, ahhoz az állapothoz viszonyítva, hogy köztük semmilyen kapcsoltság sincs. A gyakorlatban a LOD=3 azt jelenti, hogy annak a valószínűsége, miszerint a két lókuszt együtt öröklődik, 10^3 -szor nagyobb annál, minthogy ez nem így történik (RISCH 1992).

A markerek számának növelésével nagyobb pontosságú térkép készíthető. Minél nagyobb a távolság két marker között, annál nagyobb az azok között bekövetkező rekombináció valószínűsége, melyek gyakorisága alapján a markerek egymástól való távolsága a térképeken centiMorgan (cM) mértékegységben jelenik meg. Bizonyos kromoszómaregiókban a rekombinációs események az átlagosnál sokkal gyakrabban, míg máshol ritkábban következnek be, ezért a genetikai kapcsoltsági térképen megjelenő távolságok nem állnak egyenes arányban azok fizikai, bázispárban mért távolságával (PATERSON 1996).

A QTL-ek azonosítása során összefüggéseket keresünk a fenotípus és genotípus adatai között, melyre a három leggyakrabban alkalmazott számítási módszer: az egyszerű marker analízis (single-marker analysis), az egyszerű intervallum térképezés (simple interval mapping) és az összetett intervallum térképezés (CIM: composite interval mapping). Manapság a leggyakrabban alkalmazott statisztikai módszer a CIM, mely az előzőeknél precízebb és hatékonyabb (COLLARD és mtsai. 2005).

A sikeres térképezési folyamat során azonosított kromoszómaregiók nyomon követésére tervezett diagnosztikai markerek a későbbiekben a rezisztencianemesítés lényeges eszközei, általuk lehetséges a QTL-ek folyamatos nyomon követése a nemesítési anyagokban. Molekuláris markerek hiányában a QTL-ek elit vonalakba, valamint az új fajtákba való beépítése a tradicionális nemesítés keretein belül lassú és nehéz folyamat (TAMIRU és mtsai. 2015).

3.5.2 A gazdaságilag jelentős növényfajok tripsz rezisztenciájának genetikai térképezése

A különböző növényi kultúrák védelme nagy kihívást jelent a termelőknek világszerte a szigorodó növényvédelmi szabályozások és a klímaváltozás hatására megjelenő és gyorsan terjedő kártevők következtében. Mivel a tripsz fajok jellemzően számos kultúrában egyre jelentősebb károkat okozó kártevők közé tartoznak, a legsúlyosabban érintett növényfajok esetében a tripsz rezisztencia lehetséges forrásait, működését és genetikai hátterét is kutatások során igyekeznek feltárni.

A hagyma (*Allium cepa*) az egyik első olyan növény, amelyen a dohánytripsz közvetlen kártétele mellett az IYSV (*Iris yellow spot virus*) vektoraként is jelentős gazdasági veszteségeket okozott (POZZER és mtsai. 1999). A fotoszintetikus aktivitás következtében a dohánytripsz akár 50%-os termésvesztést is okozhat (FOURNIER és mtsai. 1995). A kártevőben, a kémiai anyagokkal szemben kialakuló rezisztencia veszélye miatt (TRIPATHY és mtsai. 2014, HAIDER és mtsai. 2014), továbbá a vírushatás valószínűségének csökkentése céljából (DIAZ-MONTANO és mtsai. 2010) a rezisztens fajták előállítására és integrált növényvédelmi rendszerben való alkalmazására a növényfajban is intenzíven kutatott terület. Számos publikáció bizonyítja, hogy a termesztett hagymafajtákban a dohánytripsz elleni rezisztencia fellelhető, illetve hogy a kereskedelmi forgalomban elérhető fajták érzékenységében jelentős különbségek mutathatók ki (ALIMOUSAVI és mtsai. 2007, DIAZ-MONTANO és mtsai. 2010, BOCAK 1995). A hagyma dohánytripsz rezisztenciájának komplex öröklődési mintázatát már az 1999-es vizsgálatokban alátámasztották a becslést szűkebb és tágabb értelemben vett alacsony örökölhetőségi értékszámok, melyek a számítási módszertől függően mindössze 5,3% és 4,0%, illetve 4,1% és 8,0% közötti értéket értek el (HAMILTON és mtsai. 1999).

A nemesítés során az indirekt szelekció keretein belül a rezisztenciával szoros összefüggést mutató növényi tulajdonágok közül a levélszín, valamint ezzel összefüggésben a levelek viaszbevonata alkalmas lehet a dohánytripsz rezisztencia előrejelzésére. A fényes levelű, csökkent mértékű viaszbevonattal rendelkező fajták rendszerint nagyobb fokú rezisztenciát mutatnak a matt levélfelületű, fogékony fajtákkal szemben (ALIMOUSAVI és mtsai. 2007). Habár a teljesen viaszmentes fenotípusú fajták a dohánytripsz ellen nagyfokú rezisztenciát mutatnak, a termesztési gyakorlatban ez a tulajdonság hátrányt jelent, mivel az ilyen növények csökkent védekezési képességekkel rendelkeznek az extrém időjárási körülmények, kórokozók és növényvédő szerek által okozott károkkal szemben. A megoldást a mérsékelt mennyiségű viaszréteggel rendelkező fajták nemesítése jelentheti. Mivel a csökkent viasz mennyiség recesszíven öröklődik, annak nyomán követéséhez a molekuláris markerek használata szükséges. A hagyma viaszrétegét alkotó vegyületeit vizsgálva sikerült néhány olyan QTL-t azonosítani annak 2-es és 5-ös kromoszómáin, melyek összefüggést mutatnak néhány elsődleges viaszréteget alkotó vegyület bioszintézisével és koncentrációjával (DAMON és HAVEY 2014). Ezek a régiók kiindulópontjai lehetnek a további kutatásoknak, majd egy olyan markerekre alapozott rendszer kidolgozásának, amely a viaszréteg típusának és mennyiségének befolyásolásával biztosítja az új fajtákban a dohánytripsz-rezisztencia kialakítását.

A *Fabaceae* családba tartozó termesztett növényfajok jól ismert kártevői közé tartozik több tripsz faj is. E családban a tripsz rezisztens fajták termesztése nagy gazdasági jelentőséggel bír, főleg a szub-szaharai Afrika termelői számára, ahol nem mindig állnak rendelkezésre a

növényvédőszeres szakszerű alkalmazásához szükséges anyagi források, illetve a vegyszeres növényvédelem a tripszekben kialakuló inszekticid rezisztencia miatt sem igazán hatékony. A különböző tripsz fajok elleni rezisztencia megismerésére irányuló első genetikai térképezési tanulmányok közé tartoznak a veteménybabon (*Phaseolus vulgaris*) a *Thrips palmi* Karny (*Thysanoptera: Thripidae*) által okozott kártételének (FREI és mtsai. 2005), valamint a homoki bab (*Vigna unguiculata*) *Megalurothrips sjostedti* Trybom (*Thysanoptera: Thripidae*) tripszfaj elleni rezisztenciájának térképezési eredményeit megjelentető publikációk (OMO-IKERODAH és mtsai. 2008). A rezisztencia mindkét esetben több gén által meghatározott tulajdonságnak bizonyult, melyekkel összefüggést mutató több nagyhatású QTL-t is sikerült azonosítani.

A homoki bab, vagy más néven csicseribab, illetve piribab egyike azon kevés termesztett növényfajnak, melyeknél a dohánytripsz rezisztenciát befolyásoló biokémiai és morfológiai tulajdonságok meghatározásán túl több, annak molekuláris hátterét elemző kutatási eredmény is elérhető. A 2010-ben megjelent *T. tabaci* és *Frankliniella schultzei* Trybom (*Thysanoptera: Thripidae*) fajok kártétele alapján végzett QTL analízis eredményeit bemutató publikáció volt az első lépés a homoki bab dohánytripsz rezisztenciával kapcsolatos genetikai információk gyűjtésében, melyek hosszútávon a nemesítés segítésére (MAS - marker assisted selection, vagyis markerek segítségével végzett szelekció keretein belül) megbízhatóan alkalmazható molekuláris markerek fejlesztéséhez vezetnek. A rekombináns beltenyésztett vonalakon elvégzett analízis során összesen három QTL (Thr-1, Thr-2, és Thr-3) térképeződött a növény 11 kromoszómája közül az 5-ös és 7-es kapcsoltsági csoportokon. Ezek közül a legnagyobb hatású Thr-2, valamint a hatás mértéke szerint azt követő Thr-1 QTL-eket javasolták a molekuláris markerek tervezéséhez a legmegfelelőbbnek (MUCHERO és mtsai. 2010).

LUCAS és munkatársai (2012) a korábbi kutatás fenotípusos adatait felhasználva, valamint azt egy újonnan létrehozott populációban gyűjtött adatokkal kiegészítve, SNP (single nucleotide polymorphism, egy pontos nukleotid-polimorfizmus) markereket alkalmaztak a pontosabb térképezési eredmények eléréséhez. Az előző vizsgálatokhoz hasonlóan ez esetben is összesen három, jelentőségüket tekintve a térképezési populáció fenotípusos variabilitásának 32%-át és 22%-át magyarázó két nagyhatású (Thr-1 és Thr-2) és egy 9%-ért felelős kishatású (Thr-3) QTL-eket sikerült azonosítani, melyek azonban az előző eredményektől eltérő módon a 2-es, 4-es és 10-es kapcsoltsági csoportokra térképeződtek. Míg a Thr-1 QTL-t sikerült mindkét populációban lokalizálni, addig a Thr-2 és Thr-3 QTL-ek csak az egyik, illetve a másik populációkban voltak azonosíthatók. Mivel az elemzéshez használt két térképezési populáció egy-egy szülővonalának származása nagyon hasonló, csupán egy szűk genetikai bázist reprezentálva, így nem alkalmasak arra, hogy ez alapján általános következtetéseket lehessen levonni egy-egy növényfaj bizonyos tulajdonságára vonatkozólag. A különböző genetikai háttérrel rendelkező populációkban is

megfelelően alkalmazható molekuláris markerek fejlesztéséhez itt is további, lehetőleg minél szélesebb körből kiválasztott vonalak és fajták vizsgálata szükséges.

A paprika (*Capsicum annuum*) kártevői közül a legnagyobb károkat a közvetlen kártétel mellett a paradicsom foltos hervadás vírusának (*Tomato spotted wilt virus* -TSWV) potenciális vektoraiként a dohányliszteske (*Bemisia tabaci*), valamint néhány tripszfaj okozza. Különböző kísérleti módszerekkel is igazolták, hogy nagyobb fokú rovarrezisztenciával rendelkező növényállományokban a vírus jelentősen lassabban terjed. A tripszszel szembeni fokozott rezisztenciát mutató növényeken összességében a rovarkártevők bizonyítottan kevesebb időt töltenek el, így a csökkent tojásrakás és megemelkedett lárva-mortalitás következtében a vírus terjedése is megelőzhető (MARIS és mtsai. 2003a, MARIS és mtsai. 2003b, MARIS és mtsai. 2004). A tripsz rezisztencia ugyan nem biztosít önmagában feltétlen védelmet a vírussal szemben, annak az előbb említett pozitív mellékhatására érdemes a nemesítőknek kiemelt figyelmet fordítaniuk.

A paprika tripsz rezisztenciájával összefüggést mutató feltételezett morfológiai tulajdonságokat is igyekeznek a kutatók meghatározni, az indirekt szelekció lehetséges céljaira. Közülük a növény szőrözöttségének genetikai hátterét vizsgálva azonosítottak a paprika 10-es kromoszómáján egy QTL-t, azonban ennek a tripsz rezisztencia szintjével való összefüggése végül nem volt bizonyítható (MAHARIJAYA és mtsai. 2015). A paprika két legjelentősebb tripsz kártevője, a dohánytripsz és a nyugati virágotripsz (*Frankliniella occidentalis* [Pergande], *Thysanoptera: Thripidae*). E fajok kártételével összefüggést mutató régió került megjelölésre a paprika 5-ös kromoszómáján egy 2008-ban benyújtott szabadalmi kérelemben, amely e QTL megfelelő allélját tartalmazó genotípust rovarrezisztens paprikaként jellemez (LINDERS és mtsai. 2015). Egy másik térképezési populációban a 6-os kromoszómára térképeződött az a régió, amely a nyugati virágotripsz kártételére nézve a fenotípusos variabilitás közel 50%-át magyarázza. Ezek az eredmények a toleranciával szemben az antibiózis fokozott jelentőségére hívták fel a figyelmet (MAHARIJAYA és mtsai. 2015). Ezekben a tanulmányokban használt két térképezési populáció tripsz rezisztens szülővonalai megegyeznek, az eredmények mégsem mutatnak átfedést, melyre magyarázatot adhatnak az alkalmazott kísérleti módszerek közötti eltérések. Ilyen esetben nem zárható ki annak a lehetősége sem, hogy a rezisztencia kialakításában két fő faktor játszik szerepet, melyek közül mindkét populáció csak az egyikre szegregálódik. E két kromoszómaregió, hatásuk igazolását követően, kiváló jelöltek lehetnek a rezisztenciához szorosan kapcsolt molekuláris markerek fejlesztéséhez, melyek a későbbiekben MAS során segíthetik a paprikanemesítők munkáját és növelhetik a nemesítési programok hatékonyságát.

3.5.3 A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának és az azzal összefüggést mutató növényi tulajdonságok térképezésének eddigi eredményei

A fejes káposzta az egyik legsúlyosabban érintett növény, melyen különösen kontinentális klimatikus viszonyok között okoz a dohánytripsz évről évre jelentős károkat. Már piaci forgalomban állnak olyan káposztafajták, melyek nagyfokú rezisztenciával rendelkeznek ellene, és ezek termesztésével az állományok hatékonyan megvédhetők a tripsz kártételétől. A rezisztencia pontos mechanizmusáról, vagy annak genetikai szabályozásáról mégis csak nagyon szűk ismeretekkel rendelkezünk. Mindössze néhány olyan kutatási eredményt publikáltak eddig, melyek a káposzta dohánytripsz-rezisztenciájára vagy a rezisztenciájával összefüggésben álló növényi tulajdonságokra hatással rendelkező kromoszómarégiók térképezését tűzte ki célul. A növények önvédelmi rendszerének általában egyik fontos eleme a levelek viaszbevonata, mely fejes káposzta esetében negatív korrelációt mutat a tripsz által okozott kár mértékével (VOORRIPS és STEENHUIS 2010). A káposzta általános agronómiai tulajdonságainak vizsgálatához felállított térképezési populáción került azonosításra összesen hét, a viaszbevonatra szignifikáns hatást mutató régió a genomban, melyek közül a 2-es és a 9-es kromoszómán találhatóak nagyhatású QTL-ekként térképeződtek (HONGHAO és mtsai. 2016). A káposztafaj struktúrája különböző módokon jellemezhető az értékelés során, annak kompaktsága, keménysége vagy kitöltöttsége a fej belsejében egymáson elhelyezkedő levelek közti levegőréteg arányának leírását szolgálja. Ugyan a dohánytripsz rezisztenciával foglalkozó tanulmányokban legtöbbször ezt csupán a koraiság vagy a növény fejlődési fázisának jellemzésére használják (TRDAN és mtsai. 2004, VOORRIPS és STEENHUIS 2010), nagy eltérések mutatkoznak e téren a kereskedelmi fajták között még a teljes szedési érettség állapotában is, mely megfigyeléseink szerint szintén összefüggést mutathat a tripsz rezisztenciával. A káposztafaj tömődöttsége szintén összefüggést mutat több kromoszómarégióval, melyek közül a 2-es kromoszómán található QTL rendelkezik a legjelentősebb hatással a vizsgált populáció esetében a fenotípusos variabilitás kialakításában (HONGHAO és mtsai. 2016).

Az első és ezidáig egyetlen olyan térképezési tanulmány publikált eredménye, mely közvetlenül a dohánytripsz által okozott kártétellel összefüggésben álló kromoszómarégiók feltárására készült, egy szabadalomban olvasható (LÖPTIEN 2013). A 'Tripsz rezisztens fejes káposzta' néven beadott szabadalmi kérelem a fejes káposzta tripsz rezisztenciáját annak öröklődése alapján additív monogénes tulajdonságként jellemzi. Az ellentmondásos kifejezésben az additív jelzőt annak jellemzésére használják, hogy az adott gén által elérhető teljes rezisztencia csak homozigóta állapotban figyelhető meg, a heterozigóta növényeket egy köztes rezisztencia

szint jellemzi. A viszonylag kisméretű F2-es térképezési populációban a rezisztenciához kapcsolt régió lokalizálásához a 2-es kromoszómán elhelyezkedő összesen 7 markert nevez meg, melyek közül a feltételezett QTL-hez legközelebb eső markerek 43,1 cM és 47,6 cM pozíciókban találhatóak (Löptien 2013). A rezisztenciáért felelős kromoszómarégió(k) pontosabb meghatározásához további vizsgálatok szükségesek. Eltérő genotípusok és rezisztenciaforrások bevonásával megerősíthető volna a monogénes jelleg, vagy azonosíthatók lennének a rezisztencia kialakításában fontos szerepet játszó esetleges további QTL-ek. Ezen régiók pontos ismeretében kezdődhet majd meg a molekuláris markerek fejlesztése és használata a fejes káposzta nemesítésének e területén is.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4.1 A kísérletek helyszíne és beállításuk körülményei

A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának különböző fajtacsoportokon belüli összehasonlításához, rajzásdinamikai megfigyelésekhez, valamint a rezisztencia genetikai hátterének vizsgálatához beállított szabadföldi kísérletek helyszíne a Syngenta Kft. Ócsai Kísérleti Állomása (47.3026784 földrajzi szélességi, és 19.2438642 földrajzi hosszúsági fok) volt. A 2011. és 2016. között beállított kísérletek céljait, vetési és ültetési időpontjait az **1. táblázat** foglalja össze. Az első három év során rajzásmegfigyelést végeztünk és különböző termesztési igényű fejes káposzta fajtacsoportokban vizsgáltuk a dohánytripsz-rezisztencia variabilitását az egyes fajták között a nyári frisspiaci és tárolási (2011.), valamint a kora tavaszi (2012. és 2013.) szegmensekben. A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának térképezését a 2016-os évben végeztük el. A kísérletek kivitelezése az általános termelői gyakorlatnak megfelelő palántanevelési körülmények között kezdődött. A palánták kiültetését követően az állományban elvégzendő termesztési munkák is (öntözés, tápanyag-utánpótlás, növényvédelmi munkák stb.) egészen a betakarításig minden kísérlet során a fajtacsoport igényeinek megfelelően, illetve az általános termelői gyakorlatot követve kerültek elvégzésre.

1. táblázat: A 2011. és 2016. között beállított fejes káposzta kísérletek célja.

Kísérleti év	Fajtacsoport	Kísérlet célja	Vetési időpont	Ültetési időpont	Térállás	Fajták és vonalak
2011.	Nyári frisspiaci és tárolási típusok	Dohánytripsz rezisztencia variabilitásának vizsgálata a nyári/kora őszi időszakban	április 19.	május 26.	50x60 cm	'Quisor', 'Ferro', 'Blokator', 'Lennox', 'Parent1', 'Parent2'
2012.	Korai szabadföldi típus	Dohánytripsz rezisztencia variabilitásának vizsgálata a kora tavaszi időszakban	január 15.	március 13.	40x40 cm	'Pandion', 'Jetodor'
2013.	Korai szabadföldi típus	Dohánytripsz rezisztencia variabilitásának vizsgálata a kora tavaszi időszakban	január 16.	április 17.	40x40 cm	'Jetma', 'Jetodor'
2016.	Tárolási típus	Dohánytripsz rezisztencia térképezése	április 19.	május 19.	50x60 cm	Térképezési populáció (210 RIL)

Az ültetést követő nagyobb, 20-25 mm mennyiségű első öntözés után, az állományok esőztető öntözése az intenzív növekedési és fejesedési fázisok során - az időjárástól függően - heti 1-2 alkalommal a kora tavaszi kísérletekben 10-15 mm, a nyári kísérletekben pedig 15-25 mm vízmennyiséggel történt. A kora tavaszi és nyári állományok számára a talaj előkészítése az őszi

alaptrágyázás során 40 t/ha érett istállótrágya és 150 kg/ha kálium-szulfát műtrágya felhasználásával, valamint további 300 kg/ha komplex hatóanyagtartalmú (NPK 11-11-21 arányú) műtrágya kijuttatásával zajlott a tavaszi talajelőkészítési munkálatokkal együtt. Az állományok a további fejlődésükhöz a második héten és a fejesedés kezdetekor 300 kg/ha magas (30-50 %) nitrogéntartalmú műtrágyát kaptak. Ezen felül a nyári kísérletekben kijuttatásra került egy harmadik fejtrágya adag is az intenzív fejesedés időszakában, 300 kg/ha káliumtúlsúlyos komplex műtrágya formájában. A növényvédelmi kezelésekkel egy menetben alkalmanként további mezo- és mikroelemeket, valamint aminosavakat és fitoalexineket tartalmazó folyékony, lombfelületen felszívódó műtrágyák kijuttatása is történt. A növényvédelem első fontos lépéseként a kiültetés előtti napon a palánták inszekticid-tartalmú oldatba áztatásával igyekeztünk az ültetéskor jelentős rovarkártevők (káposztalégy, bagolylepkék lárvái, repcebolha) kártételét megakadályozni. A kiültetést követően a rovarkártevők ellen okszerűen, 14 napos fordulóban alkalmaztunk inszekticides kezeléseket a káposztalégy lárvája, bagolylepkék lárvái, káposztalepke és káposztamoly lárvái és a repcebolha ellen, mely során Ampligo, Decis Mega, Karate Zeon 5 CS, Movento növényvédő szerek kerültek felhasználásra. Gombás betegségek ellen szintén okszerűen, 14 napos fordulóban végeztünk fungicides kezeléseket (Amistar Top, Nordox 75 WG) pítium, alternária, szklerotínia, peronoszpóra, lisztharmat ellen. A nyári állományokat a baktériumos eredetű betegségek, főként a xantomonászos feketeerűség megelőzése érdekében júliustól rendszeres réztartalmú fungicidekkel történő kezelésben részesültek (Nordox 75 WG).

A 2011-es nyári szabadföldi kísérlet esetében a vetés április 19-én, az ültetés pedig május 26-án valósult meg, 50x60 cm-es tö- és sortávval, 3,33 növény/m² sűrűséggel. Az egyes blokkok mérete 15,6 m² volt fajtánként. Minden blokkba négy különböző - sárga, fehér, kék és fluoreszcens sárga - színcsapda került kihelyezésre a Növényvédelmi Kutatóintézet (Magyar Tudományos Akadémia, www.julianki.hu/traps) CSALOMON® színcsapda családjából. A blokkonként minden színből egy 10x16 cm-es méretű, mindkét oldalán ragacsos csapda volt a föld feletti 60 cm-es magasságon a növényállományban leszúrt nádpálcára rögzítve. A csapdák egymást követő négy alkalommal történő kihelyezésével és kéthetenkénti cseréjével az alábbi időszakok monitorozása történt: július 5-től 19-ig, július 19-től augusztus 2-ig, augusztus 2-től 16-ig, végül augusztus 16-tól 30-ig.

A korai fajtacsoportot vizsgáló kísérletek 2012. és 2013. során kerültek beállításra, a palántanevelés fűtött termesztőberendezésben, a vetést (2012. január 15. és 2013 január 16.) követően 6x6 cm-es tápkockákban zajlott. A tervezett palántanevelési időt mindkét esetben 7 hétben állapítottuk meg, azonban a kedvezőtlen időjárási körülmények következtében az ültetés elvégzése késett. A palánták megfelelő edzetését követően 2012-ben a tervezettnél egy héttel később, március 13-án megtörtént a palánták szabadföldre való kiültetése, ezzel szemben 2013-

ban egészen a vetést követő 13. hétig nem volt lehetséges a talaj előkészítése az ültetésre, mely végül április 17-én valósult meg. A korai kísérletek térállása a termelői gyakorlatnak megfelelően a nyárinál sűrűbb, 40x40 cm-es, mivel a korai fajtacsoportba tartozó fajták a nyári és őszi termesztésüknél jóval kisebb vigorral rendelkeznek. A kísérletben a blokkok fajtánként 200 növényt tartalmaztak 32 m²-en. A növények késői fagyoktól való védelmének érdekében a kísérletek egy rétegű fátyolfólia takarást kaptak az ültetést követő 28 (2012) és 9 (2013) napra. Ezen kísérletekben a fátyolfólia lekerülését követően blokkonként négy - a Növényvédelmi Kutatóintézet (Magyar Tudományos Akadémia, www.julianki.hu/traps) CSALOMON® színcsapda családjának fluoreszcens sárga színű ragacsos színcsapdája került kihelyezésre. A 10x16 cm-es mindkét oldalon ragacsos csapdák 60 cm-rel a föld felett, nádpálcák segítségével rögzítve, hetente történő cserével az alábbi időpontokban kerültek kihelyezésre: 2012-ben április 28. és június 1. között, valamint 2013-ban május 8. és június 12. között.

A 2016-ban beállított térképezési kísérlet vetése április 19-én, majd a palántanevelési időszak után annak ültetése május 19-én történt meg. A kísérlet térállása a 2011-es nyári kísérlettel megegyező módon 50x60 cm-es kötésben történt. A kísérletben szereplő 210 RIL család 4 ismétlésben, 5 növény/ismétlés számban, Randomized Complete Block (RCB) elrendezés alapján meghatározott pozícióban került kiültetésre (**2. ábra**).



2. ábra: A térképezési populáció három héttel az ültetés után (Fotó: Róth Fruzsina, 2016. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).

4.2 A kísérletek során használt fajták és a térképezési populáció

A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának vizsgálata során 2011 és 2013 között, valamint 2016-ban összesen három fajtacsoport bevonásával állítottunk be kísérleteket: 2011-ben nyári frisspiaci és tárolási fajták, 2012-ben és 2013-ban a legkorábbi, tavaszi termesztésű és rövid tenyészidejű fajtacsoport, 2016-ban pedig a hosszú tenyészidejű tárolási típusú vonalak segítségével végeztük a vizsgálatokat.

A 2011-es kísérletek során a dohánytripsszel szemben érzékenyebb ‘Quisor’ (Syngenta) és a jobb rezisztencia szinttel rendelkező ‘Ferro’ (Semini) nyári frisspiaci fajtákat, és a jellemzően nagyobb mértékű dohánytripsz kártételt mutató ‘Lennox’ (Bejo) valamint az erősebb rezisztenciával rendelkező ‘Bloktr’ (Syngenta) tárolási fajtákat használtuk az adatgyűjtéshez (**3. ábra**). A frisspiaci fajták tenyészideje az ültetéstől számított 90-95 nap, míg a tárolási típusok csak az ültetést követő 120-140. nap körül érik el szedési érettségüket. Szintén a 2011-es nyári kísérlet részét képezte a Syngenta Kft. fejes káposzta nemesítési programjának két vonala, amelyek keresztezéséből hoztuk létre a QTL analízis céljára a térképezési populációt. A két szülővonalból 10-10 növényt ültettünk ki egy ismétlésben, később mindkét vonalból 5-5 fejet használtunk fel azok értékeléséhez.



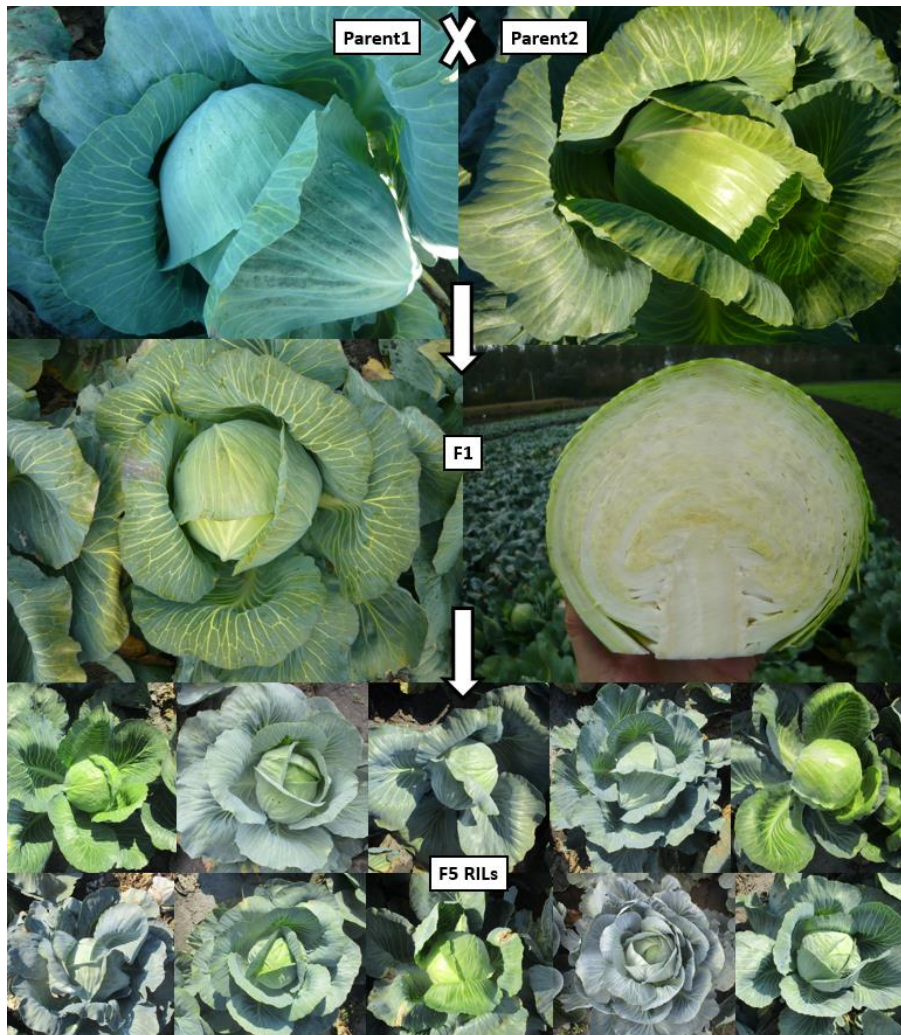
3. ábra: A 2011-es nyári fejes káposzta kísérletben, a ‘Quisor’, ‘Ferro’, ‘Bloktr’ és ‘Lennox’ fajták, az állományokba kihelyezett sárga, fehér, kék és fluoreszcens sárga ragacos fogólapokkal (Fotók: Galli Zsolt, 2011. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).

A legkorábbi, tavaszi termesztésre javasolt fajták jó hidegtűréssel és rendkívül rövid tenyészidővel rendelkeznek, melyek közül mindkét kísérleti évben két fajtát - egy dohánytripszszel szemben érzékenyebb és egy ellenállóbb fajtát használtunk vizsgálataink során. 2012-ben ezek a 'Pandion' (Seminis) és 'Jetodor' (Syngenta), 2013-ban pedig a 'Jetma' (Rijk Zwaan) és 'Jetodor' (Syngenta) fajták voltak (**4. ábra**).



4. ábra: A 2012 és 2013 évi korai termesztésű kísérletek során használt 'Pandion', 'Jetodor' és 'Jetma' fajták egy-egy fejének és állományának képei (Fotók: Galli Zsolt, 2012. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).

A 2016-os térképezési kísérlet létrehozására a 2011-es kísérlet alapján kiválasztott mindkét szülővonal tárolási típusú, igen jó fejszerkezettel, és kitöltöttséggel rendelkező hibridek előállítására használt elit vonal. Számos morfológiai tulajdonságukban igen hasonlóak, azonban a dohánytripsz által okozott kárral szembeni rezisztencia szintjében nagy eltérést mutatnak. A nemesítők számos éven át gyűjtött tapasztalatai alapján elmondható, hogy a 'Parent1' szülővonal jó rezisztenciát, a 'Parent2' szülővonal pedig nagyfokú érzékenységet mutat a dohánytripsz kártétel tekintetében. A térképezési populáció családjainak előállítása SSD (single seed descent, egy mag származék) módszerrel, vagyis a két szülővonal keresztezéséből származó F1 növény, majd az azt követő generációk kiválasztott egyedeinek sorozatos öntermékenyítésével történt egészen az F5-ös generáció eléréséig (**5. ábra**).



5. ábra: A térképezési populáció szülővonalai: a dohánytripsszel szemben ellenálló ‘Parent1’ és az érzékeny ‘Parent2’ vonalak, az F1 növény fenotípusos megjelenése és a RIL családok F5-ös generációjában tapasztalt fenotípusos variabilitás. (Fotók: Galli Zsolt, Róth Fruzsina 2010., 2011., 2016. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).

Mindkét szülővonalból, a 2011-es kísérletben szelektált 1-1 egyedet a területről kiástuk. Az F1-es és későbbi generációjú növények vetését és palántanevelési időszakát követően 12 cm-es, majd a növények fejlettségi állapotának megfelelően azokat 22 cm-es cserépbe ültettük ki. A növények virágzását 8 héten keresztül 4°C-os vernalizációs szakasz biztosításával segítettük elő, ezt követően pedig fűtött fóliasátorban (18-19°C-os hőmérsékleten) helyeztük el őket. A természetberendezésben a növények tápoldatozása rendszeresen, heti 4-5 alkalommal Ferticare I 14-11-25+M.e. vízdíszítő műtrágyával, 2,5-ös EC beállítása mellett történt. A virágzás megindulása után a két szülővonal keresztezését és a későbbi generációk öntermékenyítését kézzel végeztük el, majd a becők beérését követően azokat begyűjtöttük és megtisztítottuk. A sikeres térképezéshez megfelelő méretű térképezési populáció vizsgálata volt szükséges, azonban a vonalelőállítás során nehézséget jelentett a fejes káposzta S-allélrendszeren alapuló erős önincompatibilitása. A két kiválasztott szülővonal keresztezésével előállított F1-es egyedekben az

S-allélok még heterozigóta formában voltak jelen, a későbbiekben azonban a sorozatos öntermékenyítések hatására homozigóta formába kerülve az öninkompatibilitás erősödését okozták. Az öninkompatibilis növények kézi beporzása, és öninkompatibilitás megtöréséhez szükséges CO₂-os kezeléssel együtt is, végül csak az eredetileg 400 F2-es generációjú növényből indított család több mint feléből sikerült a térképezési kísérlet idejére elegendő F5-ös generációból magot előállítanunk. A 2016-os évre a leírt módszert követve összesen 210 RIL esetében sikerült a térképezési kísérlet követelményeinek megfelelő magmennyiség előállítása, ezek a vonalak képezték a QTL analízis alapját. A RIL családok mellett a kísérlet részeként annak két szülővonalát is szeretnénk volna kiültetni, azonban a dohánytripsz-rezisztenciát adó 'Parent1' vonalról ehhez sajnos nem sikerült időben magot betakarítanunk, így végül a populációval együtt csupán az érzékeny 'Parent2' vonal kiültetése volt lehetséges. Ebben az évben azonban lehetőségünk volt a kísérlettel együtt kiültetni és megtekinteni a Rijk Zwaan holland székhelyű cég által 2013-ban szabadalomra benyújtott „Tripsz rezisztens fejes káposzta” néhány egyedét is, de azokat az értékelés és térképezés során nem használtuk fel (LÖPTIEN 2013).

4.3 A fajtaösszehasonlító és rajzásdinamikai kísérletek adatgyűjtési módszerei és azok kiértékelése

A nyári és kora tavaszi kísérletek tenyészideje során a 2011. és 2013. között hetente, vagy kéthetente kihelyezett ragacsos színcsapdák cseréjekor a kint lévő színcsapdák leszedését követően azok mindkét oldalára átlátszó nylon réteget ragasztottunk, és azokat a további vizsgálatok elvégzéséig hűtőszekrényben tároltuk. A ragacslapokon található tripszek számlálását Wild típusú sztereomikroszkóp alatt 60-szoros nagyításban végeztük. A ragacsos fogólapok felületének fényvisszaverését a különböző hullámhosszúságú fénytartományokban Ocean Optics USB 2000+ hordozható spektrofotométer segítségével, R200-7-UV/VIS reflexiós próba, PX-2 pulsed Xenon fényforrás (220-750nm) és WS-1 diffuse reflectance fehér standard segítségével állapítottuk meg. A méréseket 230 és 700 nm közötti tartományban, 0,2 nm-es intervallumokkal végeztük, és az adatokat a SpectraSuite software segítségével dolgoztuk fel. Az egyes csapdákon 10 különböző pontban ismételtük meg a mérést, és ezek átlagával végeztük a későbbi számításokat. Ugyanezen módszerrel mértük meg a térképezési populáció két szülővonalának és RIL családjainak 2-2 növényén a fejet alkotó külső levelek fonáki oldalán, valamint a fejet körülvevő levelek színi oldalán azok fényvisszaverését 2011. július 22-én, valamint 2016. július 11. és augusztus 4. között.

Az egyes fajtákban a dohánytripsz által okozott kártétel meghatározása a károsított levélrétegek mélységének és a levélfelületek méretéhez viszonyított kiterjedésének becslése

alapján történt, vagyis két mérőszám által került meghatározása. Az egyik mérőszám a károsított levélrétegek száma (TtDep), a másik pedig egy 0-tól 10-ig terjedő skálán jelöli a kártétel súlyosságának értékét (TtSev). A skála értékeinek jelentése: 0 - a leveleken nem látható dohánytripsz által okozott kártétel, 1 - a levelek felületének kevesebb, mint 10%-án látható kártétel, 2 - a levelek 11-20% közötti felülete károsított, 3 - a levelek 21-30% közötti felülete károsított, 4 - a levelek 31-40% közötti felülete károsított. A skálaértékek ennek megfelelően a továbbiakban is 10%-onként emelkednek, egészen a 10-es értékig, mely a levelek felületének több mint 90%-os károsítottságát jelentik. A levélrétegek számának megállapításához azok számlálását négy egymást követő, kártételtől mentes rétegit, de a kevésbé mélyen károsított fejek esetében is minimum 10 levélréteg mélységig folytattuk.



6. ábra: Korai szabadföldi kísérlet fátyolfóliás takarással, és a fátyolfólia eltávolítása után a fejesedési fázisban a kihelyezett ragacsos fogólapokkal 2013-ban a Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomásán, valamint a kísérlet értékelésében használt Berlese futtatók (Fotók: Róth Fruzsina, Jenser Gábor 2013. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása, Növényvédelmi Intézet).

A dohánytripsz kártételének értékelése 2011-ben a ragacsos fogólapok eltávolításával egyidőben: július 19-én, augusztus 2-án, augusztus 16-án és augusztus 30-án, fajtánként 6 fej leszedésével és dohánytripsz kártételének meghatározásával történt. A korai fajtacsoport kísérletei értékeléséhez a leszedett káposztafejeket Növényvédelmi Intézetbe szállítottuk. A fent ismertetett kártételt jellemző mérőszámok felvételezésén követően a fejben megtalálható imágók és lárvák számának pontos meghatározása a levélrétegek lefejtését követően azok azonnali Berlese futtatókba való helyezésével történt. A levelek a Berlese futtatókban maradtak a szedéseket követő egy teljes hétig, hogy a szövetek teljes kiszáradásával biztosítsuk, hogy nem maradt köztük egyetlen tripsz egyed sem. A kinyert rovarok tárolása 70%-os etanolban történt azok sztereomikroszkóp segítségével végzett megszámlálásáig, mely során a lárvák és imágók száma külön került felvételezésre (6. ábra). Mivel nincsen tudomásunk a dohánytripszen kívül más olyan tripsz fajról, mely a fejes káposztában jelentős számban előfordul és károsít, jelen kísérlet során azt a feltételezésünket, hogy a fejekből kinyert imágók és lárvák, továbbá a ragacsos fogólapokon megszámlált tripsz egyedek is ehhez a fajhoz tartoznak, véletlenszerűen kiválasztott minták

egyedeinek meghatározásával Dr. Jenser Gábor[†] igazolta. Fajtánként összesen 15 fej vizsgálatát végeztük el 2012-ben, alkalmanként 5 fej/fajta számban a három szedési időpontban: május 9-én, május 16-án és május 23-án. Az ezt követő utolsó értékelési periódus végén a káposztafejek már erősen megrepedeztek, így értékelésre alkalmatlanok voltak. A 2013-as évben szintén fajtánként 5 káposztafej vizsgálatát végeztük szedésenként, összesen öt időpontban: május 15-én, május 22-én, május 29-én június 5-én és június 12-én.

A statisztikai analízisek elvégzése a ROPstat 1.0 (VARGHA és mtsai. 2015) valamint a Proc GENLIN in IBM SPSS Statistics version 20.0 (IBM Corp. Armonk, NY, USA) programok használatával történt. A 2011-es nyári kísérletből gyűjtött adatok alapján az egyes tényezők (csapdaszín, fajta és mintagyűjtés időszaka) hatásának szignifikanciájának meghatározására Poisson longlinear modellt alkalmaztunk a valószínűségi arányok kalkulálásával. Az egyes paraméterek hatásokon belüli meghatározásához Wald tesztet alkalmaztunk. A 2012-es és 2013-as korai állományokban az egyes fajták hatását a fejekben talált tripszek gyakoriságára nézve Welch próba segítségével számítottuk, melyet $\ln(x + 1)$ transzformált adatokkal végeztünk a modell homoszkedacitásának biztosítása és a kiugró értékek hatásának kiküszöbölése érdekében (BOX és COX 1964). A post hoc analízisekhez Tukey-Kramer és Games-Howell teszteket alkalmaztunk. Azon esetekben, amikor az adatok a normális eloszlástól eltérő mintázatot mutattak, mint a káposzta fajták hatása a csapadék fogási adataira, a fejben a tripszek által okozott kártétel mélységére és súlyosságára, Mann-Whitney féle 'u' tesztet alkalmaztunk. A fejben talált imágók, valamint lárvák száma és a tripsz által okozott kártétel mélysége, illetve súlyossága közötti összefüggések feltárását Spearman féle nem-paraméteres teszt korrelációs koefficienseinek meghatározásával számítottuk.

4.4 A térképezési populáció fenotipizálása

A QTL analízis alapját a 2016-os térképezési kísérletben 4 ismétlésben, RCB elrendezésben kiültetett térképezési populáció 210 F5-ös családja képezte. A szedési időpontot megelőző időszakban és azt követően a térképezési populációban az alábbi adatokat gyűjtöttük: a növény színe, a káposztafejet körülvevő leveleken található viaszréteg vastagsága, a fejet alkotó levelek záródása, a fejet alkotó és a fejet körülvevő levek fényvisszaverése, a fej tömege, a fej belső szerkezeti kitöltöttsége és a dohánytripsz által okozott kártétel mértéke. A levelek különböző hullámhosszokon való fényvisszaverése a ragacsos színcsapdákon elvégzett spektrofotométeres méréseknél ismertetett módon, levelenként 3 ponton történő mérések átlagolásával került meghatározásra a fejesedési fázist követő, és a szedési időpontot megelőző időszakban minden család első ismétlésének két növényén. A mért reflexiós értékeket a 2011-es kísérletek alapján a

dohánytripsz feltételezett fotoreceptor rendszerének alapján a rovar gazdanövény választását feltételezhetően jelentősen befolyásoló tartományokban, 540 és 570 nm, valamint 350 és 360 nm között átlagoltuk, melyet a QTL analízis során használtunk. Ezután a fejét körbevevő levelek viaszbevonatának értékelése során egy vizes szivacs segítségével a levélfelület egy 5x5 cm-es régiójában a viaszbevonatot letöröltük, azt a levél viaszbevonattal rendelkező részeivel összehasonlítottuk. A viaszbevonat 1-től 9-ig terjedő skálán való pontozással történt, az alábbiak szerint: 1 - a levél nem rendelkezik viaszbevonattal, 2 - a levélen nagyon kis mértékű viaszréteg található, 3 - a levélen kis mértékű viaszbevonat található, 4 - a levélen kis-közepes mértékű viaszbevonat található, 5 - a levélen közepes mértékű viaszbevonat található, 6 - a levélen közepes-nagyobb mértékű viaszbevonat található, 7 - a levélen nagy mértékű viaszbevonat található, 8 - a levélen igen nagy mértékű viaszbevonat található, 9 - a levélen a populációban legnagyobb tapasztalt mértékű viaszbevonat található. A viaszbevonattal összefüggést mutató kromoszómarégiók meghatározásának céljára a négy ismétlés egyenkénti becült értékeinek átlagát alkalmaztuk a QTL analízis során. A növény színét szemrevételezéssel szintén 1-től 9-ig terjedő skálán értékeltük, melyen a populációban tapasztalt legvilágosabb sárgás színárnyalatú növény az 1-es értéket kapta, míg a legsötétebb, kékes árnyalatú növény a 9-est, a többi érték ennek megfelelően oszlott meg a két érték között a sárgától a kékes színárnyalat felé folyamatosan emelkedő értékekkel. A QTL analízishez a szín családonkénti átlagos megbecsült értékét használtuk. A fejét alkotó levelek záródását szintén családonként feljegyzett átlagos skálaértékkel jellemeztük (1-9), mely esetben a populációban tapasztalt leginkább nyitott záródású, a fej tetején legnagyobb mértékben visszapöndörődő levelek az 1-es értéket, míg a tökéletes záródású, a fej tetején szorosan és egyenletesen egymásra simuló levelek a 9-es értéket kapták, a további értékeket ezek alapján egyenes arányban növekvő skála értékekkel írtuk le.



7. ábra: A káposztafejek tárolásának módja a térképezési populáció betakarítását követően, illetve az értékelés során tapasztalt fenotípusos variabilitás a dohánytripsz kártételében (Fotók: Róth Fruzsina, 2016. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).

A dohánytripsz kártételének és a káposztafejek belső szerkezetének, kitöltöttségének értékelése ismétlésenként 4 növény segítségével, a betakarítást követően történt. Az egyes családok között mutatkozó tenyészidőbeli eltérésekből adódó, és ezzel korábbi érésű káposzták fejének repedéséből következő adatvesztések elkerülésére a szedést több ütemben, a tételek betakarítási érettségének megfelelő stádiumban szeptember 15. és október 18. között végeztük. A korábbi időpontokban betakarított fejek tételenként egyedi azonosítóval ellátva 4°C-os és 85%-os páratartamú hűtőtárolóban kerültek elhelyezésre egészen az utolsó tételek betakarítását követően a fejek tisztításának megkezdéséig. Ezzel a fejben található tripsz populációk táplálkozása nyomán kialakuló kártételhez egységes időkeretet biztosítva. Ezt követően a dohánytripsz kártételének meghatározása minden család mind a 4 ismétléséből betakarított, összesen 3376 fej esetében egyenként 25 levélréteg lefejtésével történt (7. ábra). Az értékelés megkezdését megelőzően az egyes fejek tömegét (kg-ban) lemértük és feljegyeztük. Minden egyes levélréteg esetében a teljes levélfelülethez viszonyított dohánytripsz által károsított levélfelület százalékos aránya feljegyzésre került. A QTL analízishez az egyes családok négy ismétlésének átlagolt kumulatív értéke került felhasználásra, mely a fejenkénti 25 levélrétegen feljegyzett kártétel százalékos arányának összegzéséből származik. A dohánytripsz kártételének értékelését követően a megmaradt fej kettévágásának és belső struktúrájának szemrevételezésével, valamint a 25 levélréteg tisztítása során tapasztaltak alapján a fej kitöltöttségét jellemző érték is feljegyzésre került egy 1-től 5-ig terjedő skálán. A skála értékei az alábbi jelentéssel rendelkeznek: 1 - nagyon laza fejszerkezet, 2 - laza fejszerkezet, 3 - mérsékelten tömör kitöltöttségű fejszerkezet, 4 - tömör kitöltöttségű fejszerkezet, 5 - igen tömör kitöltöttségű fejszerkezet. A RIL családok kitöltöttségeinek átlagos értékei szolgálták a QTL analízis során az azzal kapcsoltságot mutató kromoszómarégiók azonosítására.

A térképezési populáció értékelése során gyűjtött fenotípusos adatok közti összefüggések meghatározásához, azok családonkénti átlagai alapján korreláció analízist végeztünk, és kiszámítottuk a feltételezett összefüggések erősségét jellemző korrelációs koefficienseket.

4.5. A genetikai kapcsoltsági térkép létrehozása és QTL analízis

A térképezési populáció létrehozásához kiválasztott és alkalmazott 'Parent1' és 'Parent2' szülővonalak genotipizálását 2013-ban a Syngenta France SAS. Genotyping Laboratory végezte el 15.000 SNP (single nucleotide polymorphism) marker bevonásával. Összesen 248, a szülővonalak között polimorfizmust mutató markert sikerült azonosítani, melyek közül 240

marker kodomináns, 8 marker pedig domináns módon szegregálódik. A RIL populáció genotipizálása ezen 248 polimorf marker segítségével F4-es generáción 2015-ben történt.

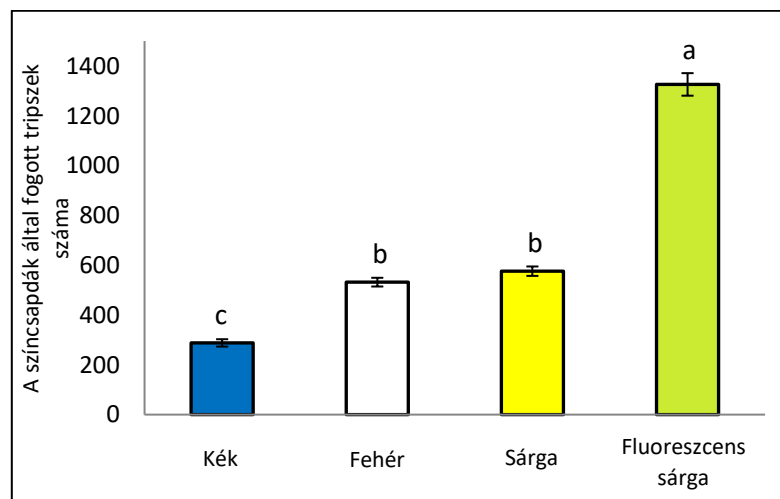
A genetikai kapcsoltsági térkép szerkesztéséhez és a QTL analízis végrehajtásához az 'R' szoftver 'qtl' és 'LinkageMapView' csomagjait (BROMAN és SEN 2009) használtuk. A 248 polimorf marker egymáshoz viszonyított sorrendjének, valamint cM mértékegységben megadott távolságának meghatározását 'calc.genoprob' R/qtl parancs és „Kosambi map function” segítségével és 0,01 hiba valószínűség mellett számítottuk. A több marker esetleges azonos pozícióba történő térképezésének elkerülése érdekében a 'jittermap' funkcióval végeztünk helyesbítést. Az adatsorok eloszlásának normalitását vagy attól való eltérését Shapiro-Wilk/Kolmogorow tesztekkel ellenőriztük. A LOD értékek szignifikanciaszintjét ($p < 0,05$ és $p < 0,01$ szinteken) a 'scanone' R/qtl funkció segítségével, valamint 1000-szeres permutációs teszt alapján, Haley Knott regresszióval határoztuk meg. A változók eloszlásának normálistól való eltérése okán, a genom feltérképezéséhez 'cim' (composite interval mapping) modellt alkalmaztunk az összes vizsgált tulajdonság esetében, az azokkal kapcsoltságot mutató régiók azonosítására. A program 'addqtl' funkcióját alkalmaztunk további, olyan potenciális QTL-ek azonosítására, melyek LOD értéke a küszöbértékhez közel, vagy az alatt jelent meg, esetleg rejtve maradt az analízis első szakaszában. Az ilyen, potenciális QTL-eket is a vizsgált tulajdonságra gyakorolt szignifikáns hatásuk igazolását követően az összetett QTL modellbe építettük. A feltételezett QTL-ekként azonosított kromoszómaregióknak a vizsgált fenotípusos tulajdonságokra való hatásának szignifikanciáját varianciaanalízissel igazoltuk, valamint némely esetben az azok között fellépő kölcsönhatásokat is ANOVA (analysis of variance, varianciaanalízis) tesztekkel mutattuk ki. Az R/qtl program 'refineqtl' funkcióját a legnagyobb valószínűségű pozíciók becslésével a már azonosított QTL-ek pozícióinak pontosítására alkalmaztuk, továbbá ezek konfidencia intervallumának számításához a szoftver 'lodint' parancsát használtuk. Az azonosított célszekvenciákhoz legközelebb elhelyezkedő markerek hatását az adott fenotípusos tulajdonságra nézve az 'effectplot' funkció segítségével tudtuk vizualizálni.

A jelen kísérletben azonosított dohánytripsz-rezisztencia kialakításáért felelős QTL-ek, valamint a korábbi tanulmányban publikált fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájával kapcsoltságot mutató markerek (LŐPTIEN 2013) fizikai pozícióinak megjelenítését a TO1000DH *B. oleracea* referencia genomon (PARKIN és mtsai. 2014) a MapChart szoftver segítségével végeztük (VOORRIPS 2002).

5. EREDMÉNYEK

5.1 A fejeskáposzta-fajták dohánytripsz ellenállósága, a kártétel mértékének alapján a 2011-es nyári kísérletben

A 2011-es nyári kísérlet során kihelyezett fogólapok a vizsgált időszak során nagy számban csapdázták az állomány felett repülő dohánytripsz imágókat. A különböző színű csapdák összegzett fogási adatait nézve elmondható, hogy a legtöbb egyed a fluoreszcens sárga színcsapdákon találtuk, mely a sárga és fehér csapdákhöz viszonyítva körülbelül 2,5-ször, míg a kék csapdához viszonyítva 4,6-szor több imágót fogott. A sárga és fehér csapdáknál pedig nagyságrendben a kék fogólapok által fogott imágók számának kétszeresét találtuk. A fluoreszcens sárga és a második legtöbb tripszet fogó sárga szín közti különbség szignifikánsnak bizonyult ($p < 0,001$). A sárga és fehér színek között nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget ($p = 1,000$), azonban a kék csapda ezekhez mérten szignifikánsan kevesebb tripszet fogott a teljes vizsgálati időszakra számítva ($p < 0,001$) (8. ábra).



8. ábra: Az egyes színcsapdák által fogott *T. tabaci* egyedek számának kumulatív értéke [(SUM±SE)/csapda] a 2011-es nyári szabadföldi fejes káposzta kísérletben. A szignifikanciaszinteket ($p < 0,001$) az oszlopok felett látható kis betűk jelölik.

A csapdák színe jelen kísérletben szignifikánsan befolyásolta az általuk fogott egyedek számát ($p < 0,001$). A legnagyobb számú tripszet mind a négy mintavételezési időpontban a fluoreszcens sárga ragacsos lapok csapdáiban találtuk. Az egyes időszakokban az állományba kihelyezett

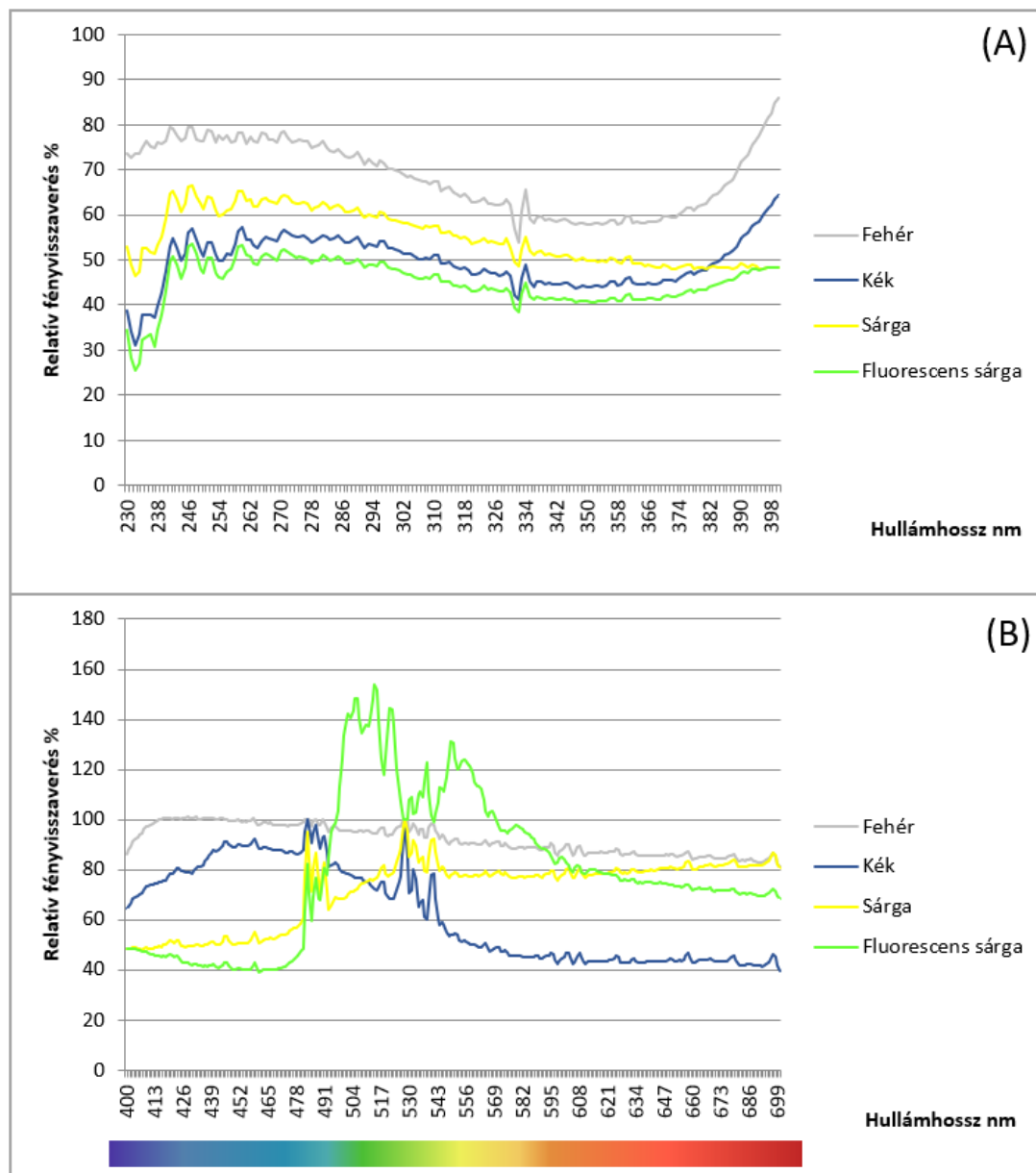
csapdák szín szerinti átlagosan fogott tripsz mennyiségét, valamint azok egymáshoz viszonyított szignifikanciaszintjét a **2. táblázat** mutatja be.

2. táblázat: A 2011-ben, különböző színű ragacsos lapok által fogott *T. tabaci* egyedek számának átlaga az egyes mintavételezési időszakokban.

Vizsgált időszak	Csapda színe	Tripszek számának átlaga	Std. Hiba	95% Wald konfidencia intervallum		Szignifikancia szintek (p<0,05)
				Alsó érték	Felső érték	
Július 5-19.	Kék	30,25	4,97	21,93	41,73	b
	Fehér	42,25	5,87	32,18	55,47	b
	Sárga	43,50	5,96	33,26	56,89	b
	Fluoreszcens sárga	110,00	9,47	92,92	130,22	a
Július 19 - Augusztus 2.	Kék	21,25	4,16	14,47	31,20	c
	Fehér	53,00	6,58	41,56	67,59	b
	Sárga	57,25	6,83	45,31	72,34	bc
	Fluoreszcens sárga	137,00	10,57	117,77	159,37	a
Augusztus 2-16.	Kék	1,00	0,90	0,17	5,87	b
	Fehér	15,50	3,56	9,89	24,30	a
	Sárga	13,75	3,35	8,53	22,16	a
	Fluoreszcens sárga	31,50	5,07	22,98	43,18	a
Augusztus 16-30	Kék	19,50	3,99	13,06	29,12	b
	Fehér	22,25	4,26	15,29	32,38	b
	Sárga	29,50	4,91	21,3	40,87	ab
	Fluoreszcens sárga	53,00	6,58	41,56	67,59	a

A négy különböző színű csapda fényreflexiós spektrumát a **9. ábra** szemlélteti. A fluoreszcens sárga fogólap mutatja a legalacsonyabb fényvisszaverést az UV tartományban, melyet a görbék értékeinek emelkedésével a kék, sárga, majd a fehér lapok követnek. A négy különböző szín görbéi UV tartományt reprezentáló szakaszainak lefutását egymáshoz nagyon hasonló mintázat jellemzi. A látható fény tartományában ezzel szemben a reflexiós görbék lefutása jóval nagyobb eltéréseket mutat. A kék színű ragacsos fogólap egy széles platóval rendelkezik a 400 és 500 nm közti hullámhosszúságon, a sárga lap fényvisszaverése körülbelül 520 nm-től mutat emelkedett értékeket, míg a fehér csapda szinte a teljes látható tartományban kiugró értékeket nélkülöző, egyenletes lefutású. A tripszket legnagyobb számban összegyűjtő, fluoreszcens sárga fogólap reflexiójának kiemelkedő csúcsa a látható, zöld színtartományban található 500 és 530 nm közti régióban, valamint egy mérsékelt csúcsa 550-560 nm-es hullámhosszúságon, mely a látható fény sárga tartományába sorolható. Mind a fluoreszcens sárga, mind a sárga fogólapok

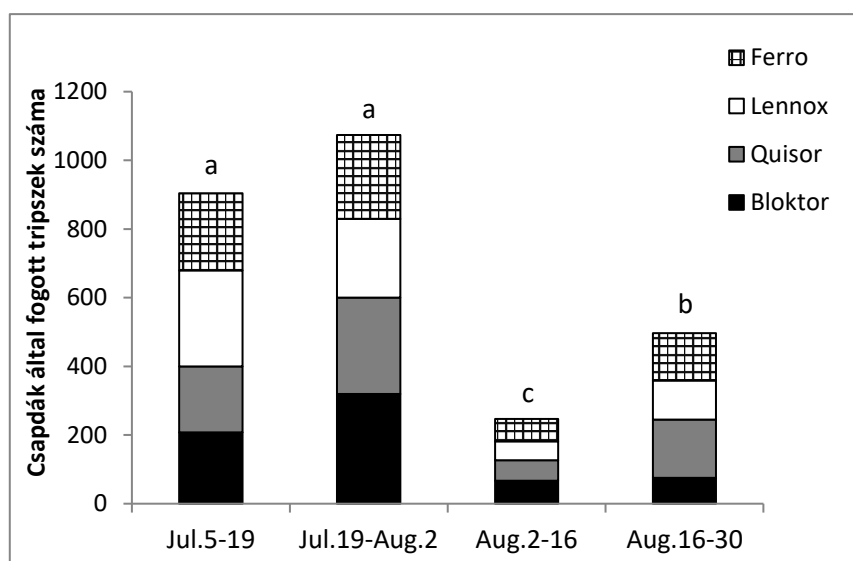
rövid hullámhosszúságú régiójára alacsony reflexió a jellemző. A különböző színű csapdák látható fény sárga szintartományát lefedő 540-590 nm közötti szakaszának átlagos reflexiója és a fogott tripszek számának átlaga között szignifikánsan pozitív korreláció állt fent a kísérlet során gyűjtött adatok alapján ($p < 0,001$) (9. ábra).



9. ábra: A fehér, kék, sárga és fluoreszcens sárga ragacos fogólapok fényvisszaverési görbéje a 230-400 nm-es UV tartományban (A), valamint a 400-700 nm-es látható spektrumban (B).

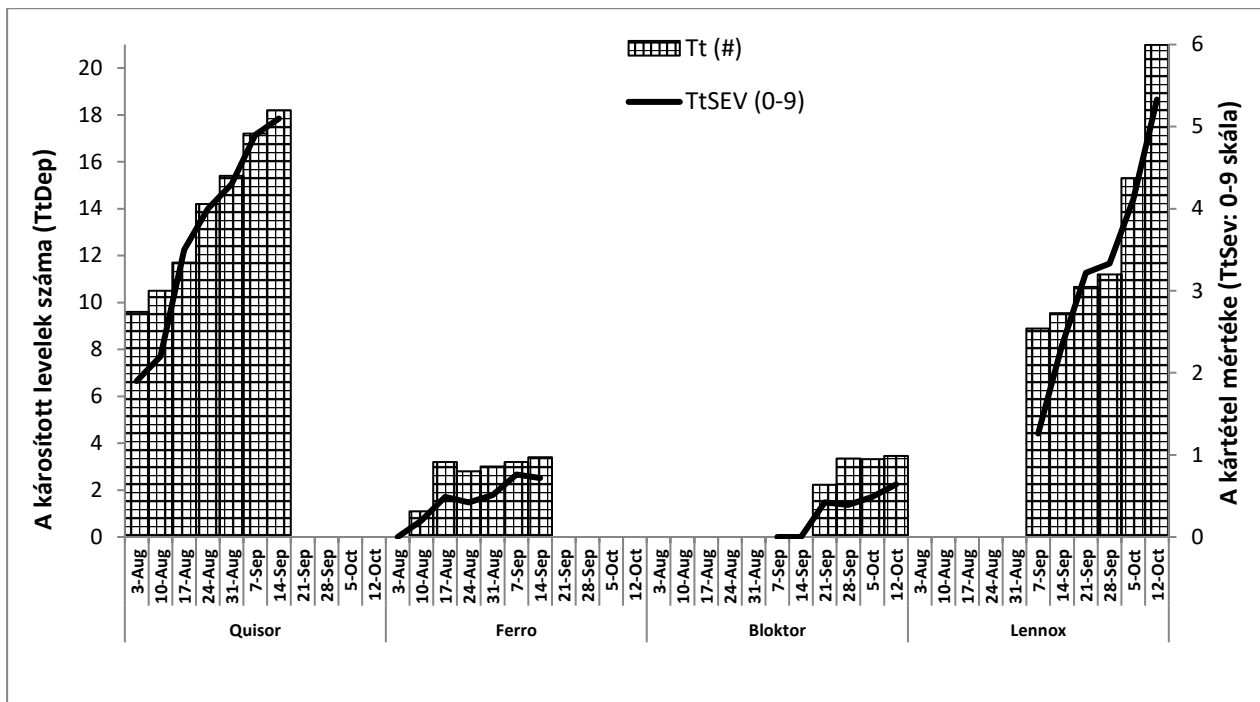
A ragacos fogólapokkal ellentétben az állomány vizsgált időszakában a fajtának ('Quisor', 'Lennox', 'Ferro' és 'Blokto') nem volt szignifikáns hatása a csapdák által fogott egyedek számára ($p=0,965$) (10. ábra, 2. Melléklet). A fogott tripszek számában szignifikáns eltérés tapasztalható a vizsgált időszakok hatását tekintve ($p < 0,001$) (10. ábra, 2. táblázat). Az állomány felett repülő imágók számában jelentős csökkenés volt tapasztalható a harmadik vizsgált időszak

során, mely időszakban jellegzetesen hűvösebb és esős időjárási körülmények uralkodtak (6. Melléklet). Az ezt követő negyedik vizsgálati periódusban ismét emelkedést tapasztaltunk a csapdákból talált imágók számában.



10. ábra: A négy különböző színű (fehér, kék, sárga és fluoreszcens sárga) ragacslapokon fogott tripsz imágók számának kumulatív értéke az egyes fajtákban, a vizsgálati időszakokra lebontva (az azonos betűvel jelzett oszlopok közt nincs szignifikáns különbség $p < 0,01$ szinten).

Az egyes fajták között jelentős mértékű eltérések mutatkoztak a dohánytripsz kártételének mértékében (**11. ábra**). A nyári, frisspiaci felhasználású fajták közül mind a károsított levelek számát tekintve, mind a kártétel súlyosságára nézve a ‘Quisor’ fajta bizonyult érzékenyebbnek, míg a ‘Ferro’ fajta esetében lényegesen kevesebb kártételt találtunk. Ez a különbség a tenyészidő során a növények fejlettségi állapotának előrehaladtával egyre hangsúlyosabban jelentkezett. Ezek a fajták augusztus végére érték el teljes érettségi állapotukat, az első értékelési időpont pedig augusztus 3-ra, az ültetést követő 69. napra esett. Ez a káposztafejek korai fejlettségi fázisát reprezentáló időpont, mikor azok belső struktúrája még nagyon laza képet mutatott. A tárolási típusú fajták közül a ‘Bloktor’ fajtában egészen szeptember második feléig nem találtunk dohánytripsz kártételt, és az ezután jelentkező kártétel mértéke is egészen a tenyészidőszak végéig alacsony szinten maradt. Ezzel szemben a ‘Lennox’ fajtában a fejesedési időszak végéhez közeledve a tripsz kártétel egészen 20 levél mélységben is jelen volt, és sok esetben több mint a levél felületének 50%-át beborította (**11. ábra**).

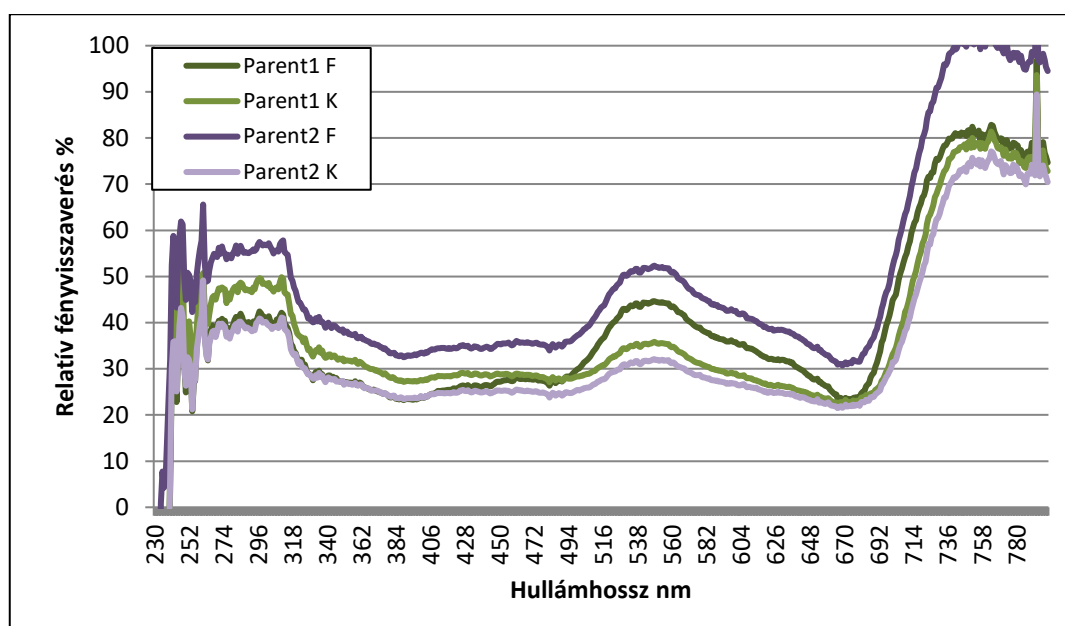


11. ábra: A dohánytripsz által okozott kártétel mélysége (TtDep=Tt) és mértéke (TtSev) a vizsgált fejeskáposzta-fajtákban ('Quisor', 'Ferro', 'Bloktor' és 'Lennox') a fejesedési fázis kezdetétől a szedési érettség eléréséig (minden adatpont a fajtánként és időpontonként értékelt 6 fej adatainak átlagát reprezentálja).

5.2 A térképezési populáció 'Parent1' és 'Parent2' szülővonalainak eredményei

A 2011-es kísérletben a térképezési populáció két fix szülővonalának dohánytripsszel szembeni érzékenységét 5-5 növényen végzett számlálással hasonlítottuk össze. A 'Parent1' rezisztens szülővonalban a kártétel átlagosan 3 levél mélységig, és mindössze 0,4-es átlag súlyossági értékkel volt jelen. Ezzel szemben a 'Parent2' érzékeny szülővonalban kártételt átlagosan 12,29 levélréteg mélységig, a kártétel súlyosságát jellemző átlagosan 1,23-as értékkel tapasztaltunk. A két szülővonal külső, fejet körülvevő leveleinek színi oldalán, valamint a káposztafejet alkotó felső leveleinek fonáki oldalán végzett spektrofotométeres mérések adataiból készített reflexiós görbéket a **12. ábra** mutatja be. A két szülővonal reflexiós görbéjének lefutása hasonló, a látható tartományban a legmagasabb relatív fényvisszaveréssel az érzékeny szülő fejet alkotó levelei rendelkeznek. A legalacsonyabbal ugyanezen vonal külső levelei, mely két érték között futnak a rezisztens szülő görbéi, azon belül is a magasabb értékekkel a fejet alkotó levelek rendelkeznek. A két levéltípus görbéjének egymáshoz viszonyított helyzete az érzékeny szülővonalban alacsonyabb hullámhosszúságon is hasonló, azonban a rezisztens szülővonalban a

két görbe helyzete megváltozik 450 nm alatt. Ebben a régióban a ‘Parent1’ vonal fejet körülvevő levelei intenzívebb fényvisszaveréssel rendelkeznek, mint a fejet alkotó levelek.

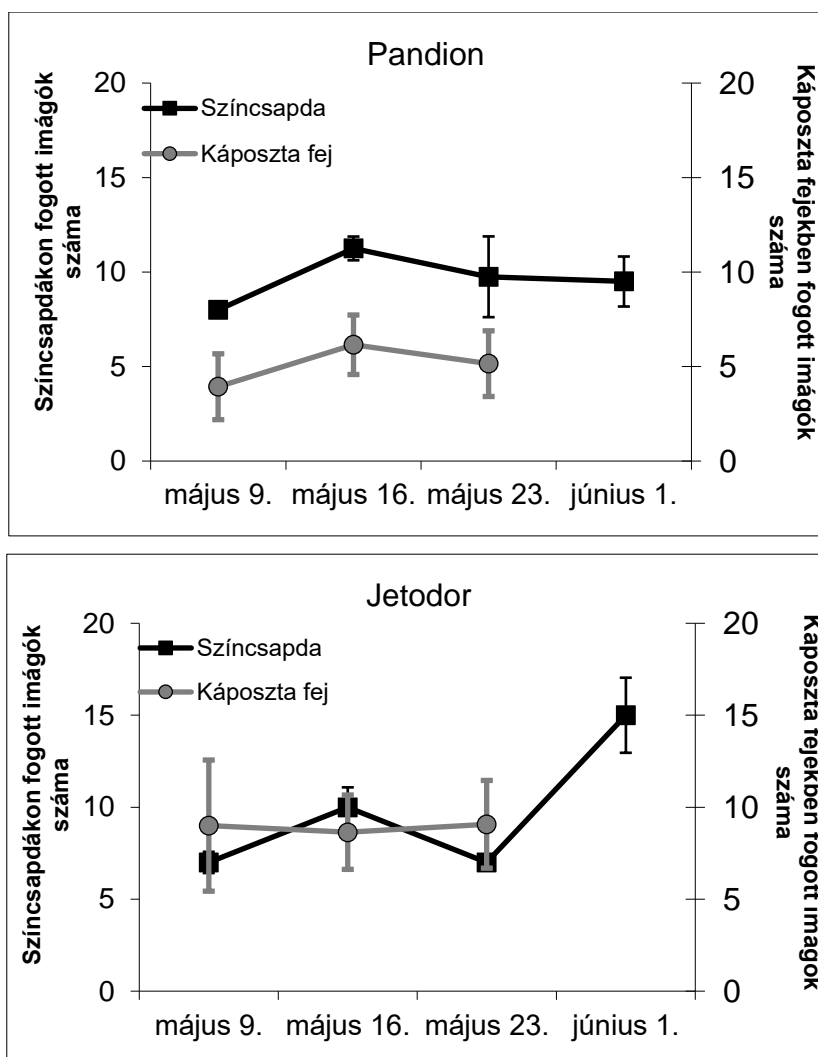


12. ábra: A térképezési populáció létrehozásához használt rezisztens ‘Parent1’ és érzékeny ‘Parent2’ szülővonalak fejet körülvevő leveleinek színi oldalának (K), valamint a káposztafejet alkotó felső leveleinek fonáki oldalának (F) relatív fényvisszaverési görbéi.

5.3 A tavaszi fajtacsoport dohánytripsz-rezisztenciája

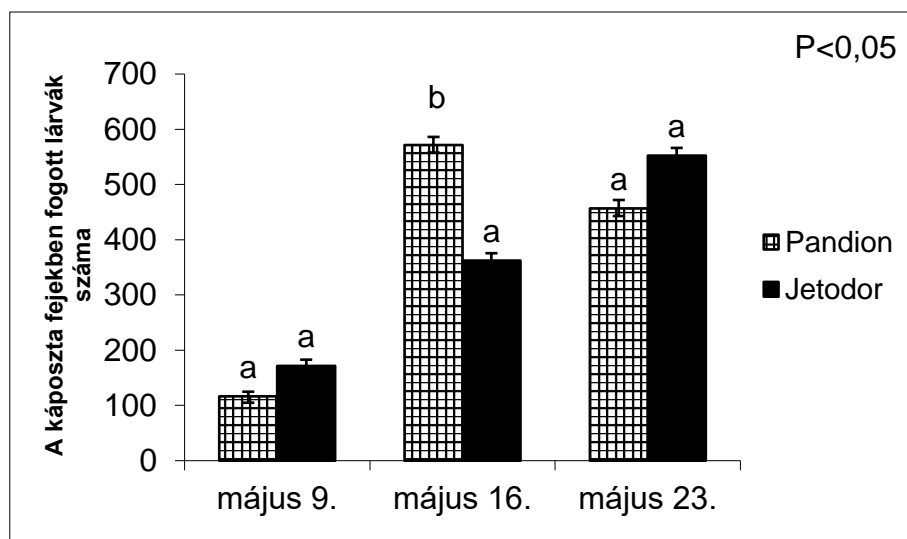
A 2012-es év kedvező tavaszi időjárása és a napi középhőmérséklet gyors emelkedése (5. Melléklet) jelentős hatással volt a korai káposzták fejlődésére. Mind a ‘Pandion’, mind a ‘Jetodor’ fajtákban háromszor volt lehetőségünk a szedéseket elvégezni, ezután az említett kedvező időjárás következtében a növények fejlődése felgyorsult. A káposztafejek május 30-án, a negyedik tervezett szedés alkalmával, azok repedése következtében már alkalmatlanok voltak az adatgyűjtésre. Ebben az évben a tavaszi állományokba kihelyezett fluoreszcens sárga fogólapok összesen 310 dohánytripsz imágót fogtak. Az egyes fajtákban a fogólapok által csapdázott imágók száma a négy vizsgált időszak között mindössze kismértékű eltérést mutatott. A ‘Pandion’ esetében ez átlagosan 8,0, 11,3, 9,8 és 9,5, míg a ‘Jetodor’ fajtában 7,0, 10,0, 7,0 és 15,0 értéket jelentett (13.ábra). A ‘Pandion’ és ‘Jetodor’ fajták a kihelyezett fogólapokon talált imágók számában nem mutattak szignifikáns eltérést az első ($p=0,215$); a második ($p=0,240$) és a harmadik ($p=0,306$) periódusban. Szignifikáns különbség egyedül az utolsó, május 25. és június 1. közti időszakban mutatkozott ($p=0,029$), mely esetben a ‘Jetodor’ fajtában kihelyezett ragacsos lapok szignifikánsan több imágót fogtak, mint a ‘Pandion’-ban elhelyezett lapok.

A Berlese futtatók segítségével a ‘Pandion’ fajtában betakarított fejekből kinyert imágók számának az első mintagyűjtési időpontra számított 3,9-es átlagához képest csak mérsékelt növekedést tapasztaltunk a második (6,9 imágó/fej) és a harmadik (5,2 imágó/fej) mintagyűjtési időpontokban. Ezzel szemben az azonos mintákban azonosított lárvák számának átlaga az első időponthoz képest (116,3 lárva/fej) többszörösére emelkedett a második (571,1 lárva/fej) és harmadik (456,6 lárva/fej) mintaszedések idejére. A ‘Jetodor’ fajta mintáiban is hasonló tendenciát tapasztaltunk, az imágók száma a teljes vizsgálati időszakban alacsony, a ‘Pandion’ vonatkozó értékeinél csupán minimálisan magasabb szinten maradt (9,0, 8,7 és 9,1 imágó/fej sorrendben az első, második és harmadik mintaszedési időpontokban) (13. ábra). A lárvák átlagos száma a ‘Jetodor’-ban már a kezdeti mintákban magas (171,5 lárva/fej) értéket mutatott, mely a következő május 16-i időpontra már kétszerezére (362,3 lárva/fej) emelkedett, a harmadik időpontban pedig még további növekedést tapasztaltuk (552,3 lárva/fej).



13. ábra: ‘Pandion’ és ‘Jetodor’ káposzta fajtákban talált *T. tabaci* imágók számának átlaga a 2012. május 9-től június 1-ig tartó időszak négy mintaszedési időpontjában.

Az utolsó szedési időpont esetében készült mintákat leszámítva a két fajta között nem tudunk kimutatni szignifikáns különbséget a dohánytripsz imágók számában (mintaszedések első időpontjában: $p=0,267$; második időpontjában: $p=0,123$). Az utolsó szedés idején a ‘Jetodor’ fajta mintái szignifikánsan több imágót tartalmaztak ($p=0,023$). A lárvák számában szignifikáns eltérés nem mutatkozott az első ($p=0,235$) és az utolsó ($p=0,148$) szedési időpontokban, a második szedési időpontban azonban a ‘Pandion’ mintái szignifikánsan több lárvát tartalmaztak, mint a ‘Jetodor’ ($p=0,004$). (14. ábra).

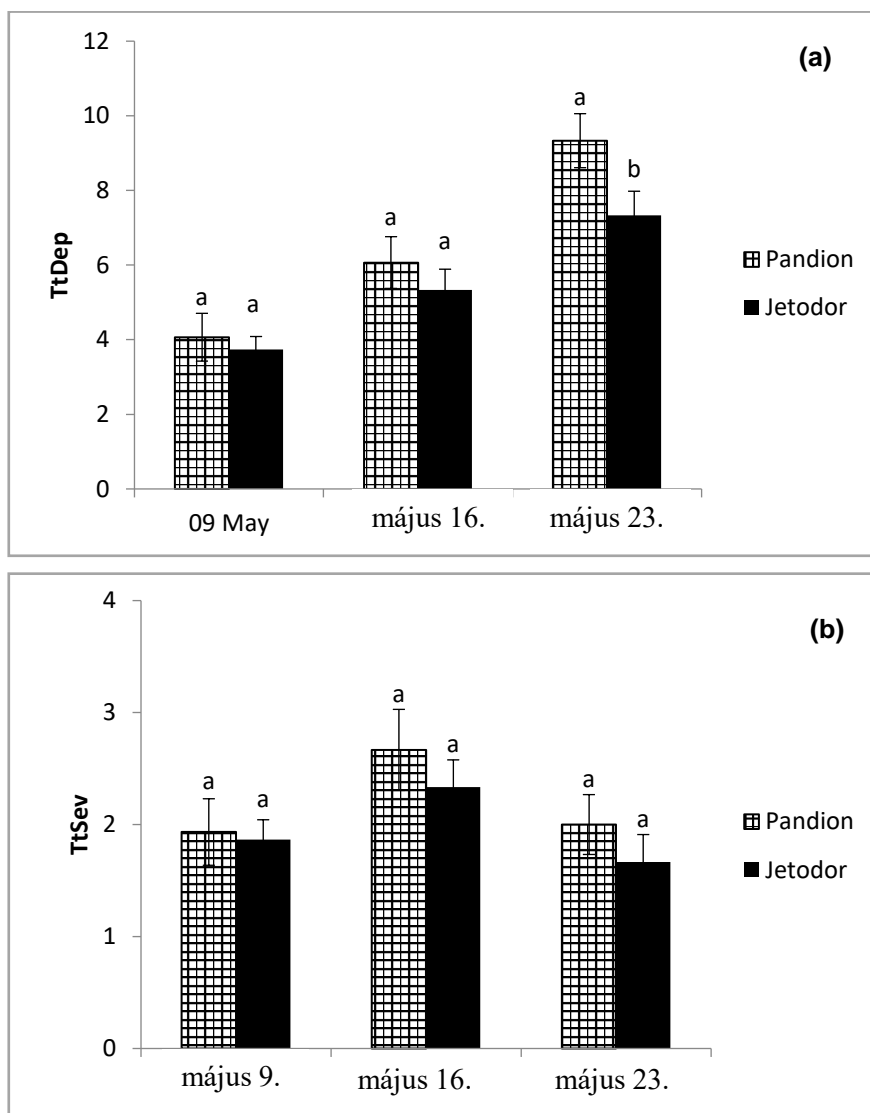


14. ábra: A ‘Pandion’ és ‘Jetodor’ fejeskáposzta-fajták fejében fogott *T. tabaci* lárvák számának átlaga (a fajták közti szignifikancia különbségeket az oszlopok felett kis betű jelöli $p<0,05$ -os szinten).

A tenyészidőszak során kihelyezett ragacsos fogólapok és a fejekben talált imágók számában tapasztalt változások dinamikájukat tekintve szorosan együtt mozogtak egészen az utolsó, május 23-i dátumig (13. ábra). A vizsgálatok május 9-i kezdeti időpontjára, mely jelen kísérletben a vizsgált korai fejeskáposzta-fajták fejének záródási periódusával esik egybe, már mindkét fajtában viszonylag nagyszámú lárva volt jelen. Az első év korai káposzta kísérletének tapasztalatai alapján a második év kísérletének értékelését már egy korábbi fejlődési fázisban megkezdjük.

A dohánytripsz által okozott kártétel a 2012-es korai szezonban mindkét vizsgált fajtán már május 9-én 4-5 levélréteg mélységben, és a fejet képző levelek felületének 10-20%-át lefedő mértékben jelentkezett. A kártétel súlyosságát jellemző adatok tekintetében a statisztikai elemzés nem mutatott ki szignifikáns eltérést a két fajta között az első ($p=0,757$), a második ($p=0,193$) és a harmadik ($p=0,093$) szedés alkalmával sem. Az első értékelés idején a kártétel 4-5 levélréteg mélységig jelentkezett mind a két fajtában, szignifikáns eltérés nélkül ($p=0,147$). A második időpontban némileg több károsított levelet találtunk a ‘Pandion’ fajtában (6,1 levél/fej) a ‘Jetodor’-

nál (5,3 levél/fej), a különbség azonban még nem volt szignifikáns ($p=0,147$). A harmadik szedési időpontban a kártétel már a mélyebb levélrétegekben is megjelent, a két fajta között pedig immár szignifikáns eltérést diagnosztizáltunk ($p=0,010$). Ekkor a ‘Pandion’ fejekben már átlagosan 9,3 levél mélységig megtalálható volt a dohánytripsz kártétele, a ‘Jetodor’ átlagos értéke pedig 7,3 levélréteg volt (**15. ábra**).

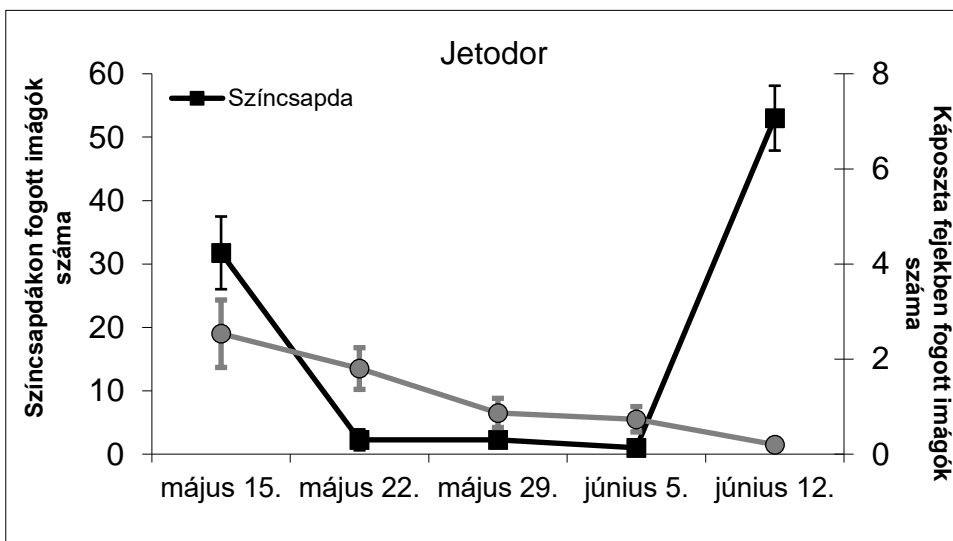
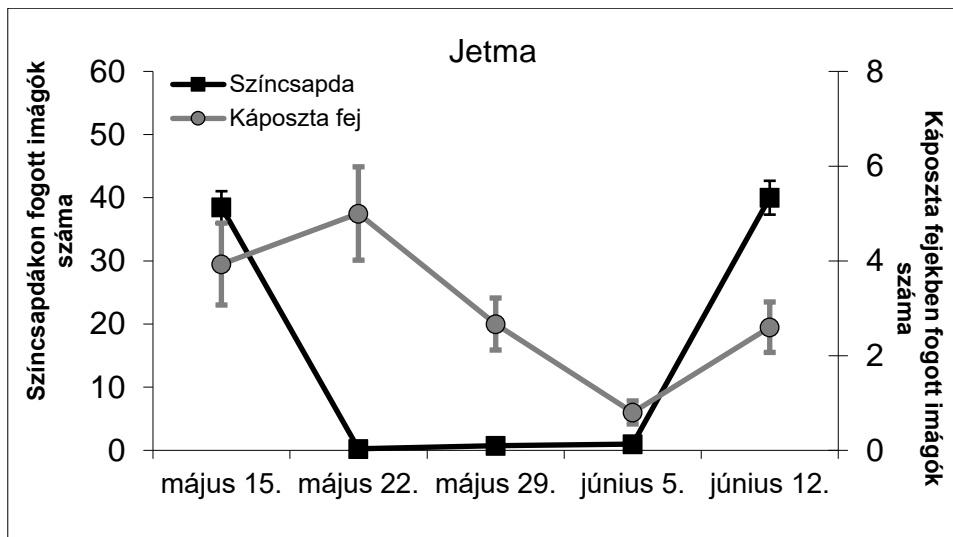


15. ábra: A ‘Pandion’ és ‘Jetodor’ fejeskáposzta-fajtákban a *T. tabaci* által károsított levelek számának (a) és a kártétel 0-tól 10-es skálán meghatározott súlyosságának (b) átlaga a 2012-es korai kísérlet során. (A fajták közti szignifikancia különbségek az ábra oszlopai felett kis betűvel jelölve találhatóak; $p<0,05$).

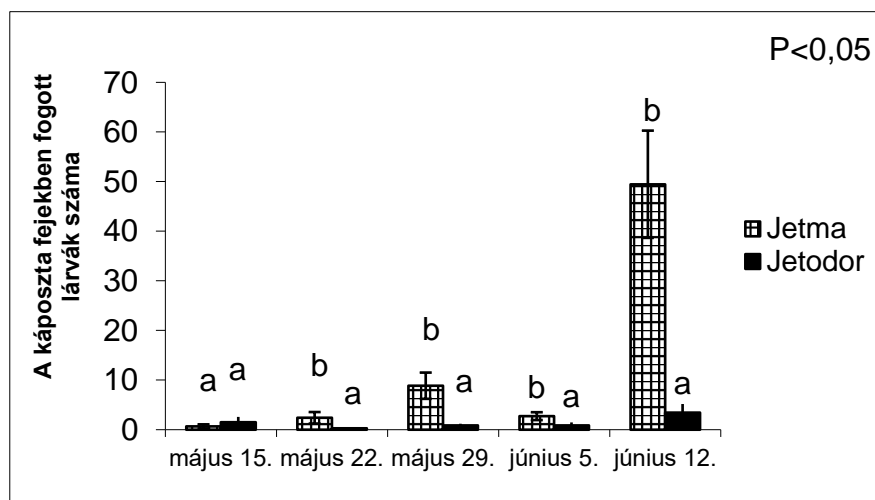
A korai fajtacsoport vizsgálatára beállított kísérletek második szezonjában, 2013-ban a rendkívül csapadékos tavaszi időjárás ellenére is (6. Melléklet) a 2012-es évet meghaladó mértékű, összesen 681 *T. tabaci* imágót számláltunk meg a tenyészidőszak során kihelyezett ragacsos fogólapokon. A csapdák fogási adatainak elemzése nem mutatott ki szignifikáns különbséget az adott évben vizsgált ‘Jetma’ és ‘Jetodor’ fajták között május 15-től egészen június 12-ig (május

15.: $p=0,248$; május 22.: $p=0,321$; május 29.: $p=0,297$; június 5.: $p=0,762$; június 12.: $p=0,083$). Ugyan az első csapadék kihelyezésének időpontja a megkésett kiültetés következtében az előző évhez képest későbbi naptári dátumra esett, ekkor a növények még egy korábbi, a fejesedés kezdetét megelőző egyedfejlődési fázisban voltak. A kísérletek megkezdésének körülményeire az átlaghoz képest magasabb hőmérséklet volt a jellemző, a ragacsos lapok pedig a 2012-es évben tapasztaltakhoz képes viszonylag nagy számú, átlagosan laponként 40 imágót fogtak. Ezt követően az időjárási körülmények változásával egy különösen hideg és csapadékos periódus kezdődött meg május 15-én. Az állomány felett repülő imágók száma a május 22. és június 5. között nullához közeli értékre esett vissza, majd a csapadékos időszak végét követően gyors emelkedésnek indult. A 2013-as évben a vizsgálatok teljes időszakára vetítve a 'Jetma' fajta esetében a fejekben talált egyedek gyakorisága részben követte az abba kihelyezett fogólapokon talált imágók számának változását (**16. ábra**). Az egyedek száma a fogólapos és Berlese futtatókkal végzett vizsgálatokban is csökkenést mutatott a május 22-től kezdődő két csapadékos hét során, majd június 5-től kezdve ismét emelkedő tendenciát tapasztaltunk. Ezzel szemben az imágók száma a 'Jetodor' fajtában folyamatosan alacsony értéken maradt és végig csökkenő tendenciát mutatott (**16. ábra**). A fejekben talált imágók számában a két fajta között szignifikáns különbség állt fenn az öt mintagyűjtési időpontból három esetében: a május 22-én ($p=0,013$), május 29-én ($p=0,010$) és a június 12-én ($p=0,000$) a futtatókba helyezett mintákban; két időpontban pedig nem állt fenn szignifikáns különbség a két fajta között: a május 15-én ($p=0,333$) és június 5-én ($p=0,732$) szedett káposztafejekben.

A legkorábbi mintaszedés során május 15-én, a kísérlet ültetését követő 28. napon a még csupán 0,03 kg-os átlagtömegű káposztafejekkel már megkezdtuk a laboratóriumi vizsgálatokat. Meglepő módon már ebben a korai fejlődési fázisban is találtunk dohánytripsz imágókat mindkét fajta összes mintájában. A lárvák ebben az időpontban még nem voltak jelen minden vizsgált mintában, de fejenkénti átlagos számuk már elérte 0,7-et a 'Jetma' és az 1,5-ös értéket a 'Jetodor' fajtákban. Ezt követően az imágók száma a 'Jetma' fajtában emelkedésnek indult, míg végig alacsony átlag értéken maradt a 'Jetodor'-ban (**16. ábra**). Minden szedés alkalmával szignifikánsan több lárvát sikerült azonosítani a 'Jetma' mintáiban, mint a 'Jetodor'-ban: május 22-én ($p=0,047$), május 29-én ($p=0,002$), június 5-én ($p=0,013$) és június 12-én ($p=0,000$). Ez alól csupán az első mintagyűjtés jelentett kivételt ($p=0,457$). A legutolsó mintagyűjtés időpontjában a két fajta közti különbség jelentősen növekedett. Míg a 'Jetodor'-ban átlagosan mindössze 3,5 lárva fordult elő mintánként, ez a szám a 'Jetma' esetében 49,5-re emelkedett (**17. ábra**). A 'Jetma' mintáiban a dohánytripsz lárváiból és imágóiból is nagyszámú egyed számoltunk meg minden esetben, ez alól az egyetlen kivételt az első szedés lárváinak száma jelenti.

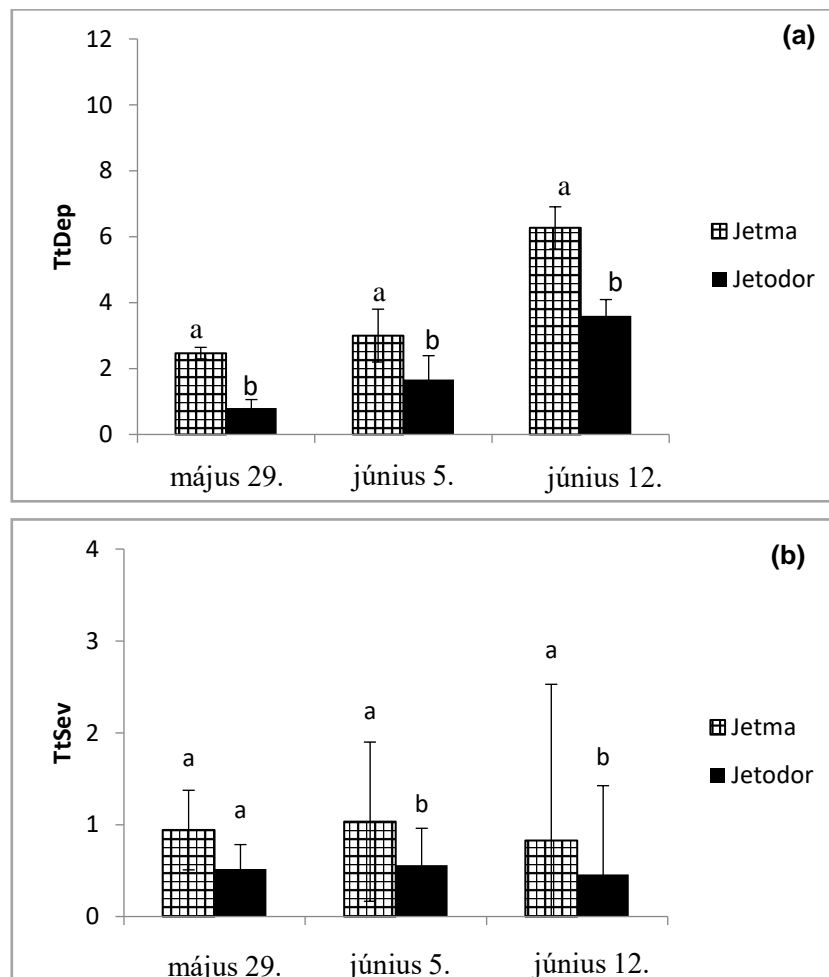


16. ábra: ‘Jetma’ és ‘Jetdodor’ fejeskáposzta-fajtákban talált *T. tabaci* imágók számának átlaga a 2013. május 15-től június 12-ig tartó időszak öt mintaszedési időpontjában.



17. ábra: A ‘Jetma’ és ‘Jetdodor’ fejeskáposzta-fajtákban a fejekben fogott *T. tabaci* lárvák számának átlaga (a fajták közti szignifikancia különbségek az ábra oszlopai felett kis betűvel jelölve találhatóak; $p < 0,05$).

A még nagyon korai fejlődési fázisban betakarított káposztafejekben a dohánytripsz által okozott kártételt az első két értékelés során még nem tapasztaltunk, az akkor már a fejekben jelen lévő imágók és lárvák ellenére sem. A károsított levelek száma és a kártétel súlyossága is folyamatosan, de eltérő intenzitással növekedett a két vizsgált fajtában május 29-től kezdve. A kártétel mértéke alacsony maradt, a tünetek a levélfelület kevesebb mint 20%-át borították a 'Jetma' esetében és kevesebb mint 10%-on jelentkeztek a 'Jetodor' egyedeiben egészen az utolsó szedésig, mikor a TtDep értékek átlagosan 3,4-re ('Jetma') és 1,9-re ('Jetodor') emelkedtek. A fajták között nem volt különbség május 29-én ($p=0,5$), de szignifikáns eltérés áll fent június 5-én ($p=0,00$) és az utolsó szedési időpontban is ($p=0,000$). A károsított levélrétegek mélységében a két fajta közti különbségek már a kezdetektől minden szedésnél szignifikánsnak bizonyultak: május 29-én ($p=0,02$), június 5-én ($p=0,021$) és június 12-én is ($p=0,000$) (**18. ábra**).



18. ábra: A 'Jetma' és 'Jetodor' fejeskáposzta-fajtákban a *T. tabaci* által károsított levelek számának (a) és a kártétel 0-tól 10-es skálán meghatározott súlyosságának (b) átlaga a 2013-as korai kísérlet során (a fajták közti szignifikancia különbségek az ábra oszlopai felett kis betűvel jelölve találhatóak; $p<0,05$).

A káposztafajokban fogott imágók és lárvák száma változó mértékű összefüggéseket mutatott a fejek belsejében a dohánytripsz által okozott kártételt jellemző értékekkel a két vizsgálati év során. 2012-ben nem állt fenn összefüggés az imágók száma és a károsítás mélysége/TtDep ($r=0,066$ ns), valamint a károsítás súlyossága/TtSev ($r=0,400$ ns) értékekkel. Ezzel szemben a lárvák száma a TtDep értékekkel szignifikáns korrelációt mutatott ($r=0,657^{***}$), valamint a lárvák száma a TtSev értékekkel is közel szignifikáns összefüggésben állt ($r=0,302^*$). A 2013-as kísérlet eredményeit elemezve az első szezonhoz hasonló összefüggéseket fedezhetünk fel. Az imágók száma és a TtDep ($r=0,262^*$) között mindössze mérsékelt összefüggés fedezhető fel, az imágók és a TtSev közt nem volt szignifikáns korreláció ($r=0,208$ ns). Ezzel szemben a fejekből fogott lárvák mennyisége szignifikáns korrelációt mutatott a TtDep ($r=0,531^{***}$) és a TtSev ($r=0,535^{***}$) értékekkel is.

5.4 A dohánytripsz-rezisztencia és az egyéb vizsgált növényi tulajdonságok térképezési eredményei és az azonosított QTL-ek

5.4.1 A térképezési populáció fenotipizálása

A kísérlet számára biztosított homogén földterület és az állomány kezelésének egyenletes módja biztosította a térképezési populációban minden család számára az azonos fejlődési körülményeket, és ezzel a molekuláris térképezéshez megfelelő minőségű adatok gyűjtését (1. Melléklet). A dohánytripsz-rezisztencia térképezésének céljára kialakított populáció RIL F5-ös generációban az egyes családokon belül már nagyfokú fenotípusos homogenitást, az egyes családok között pedig számos növényi tulajdonság tekintetében nagymértékű fenotípusos variabilitást tapasztaltunk (**5. ábra**).

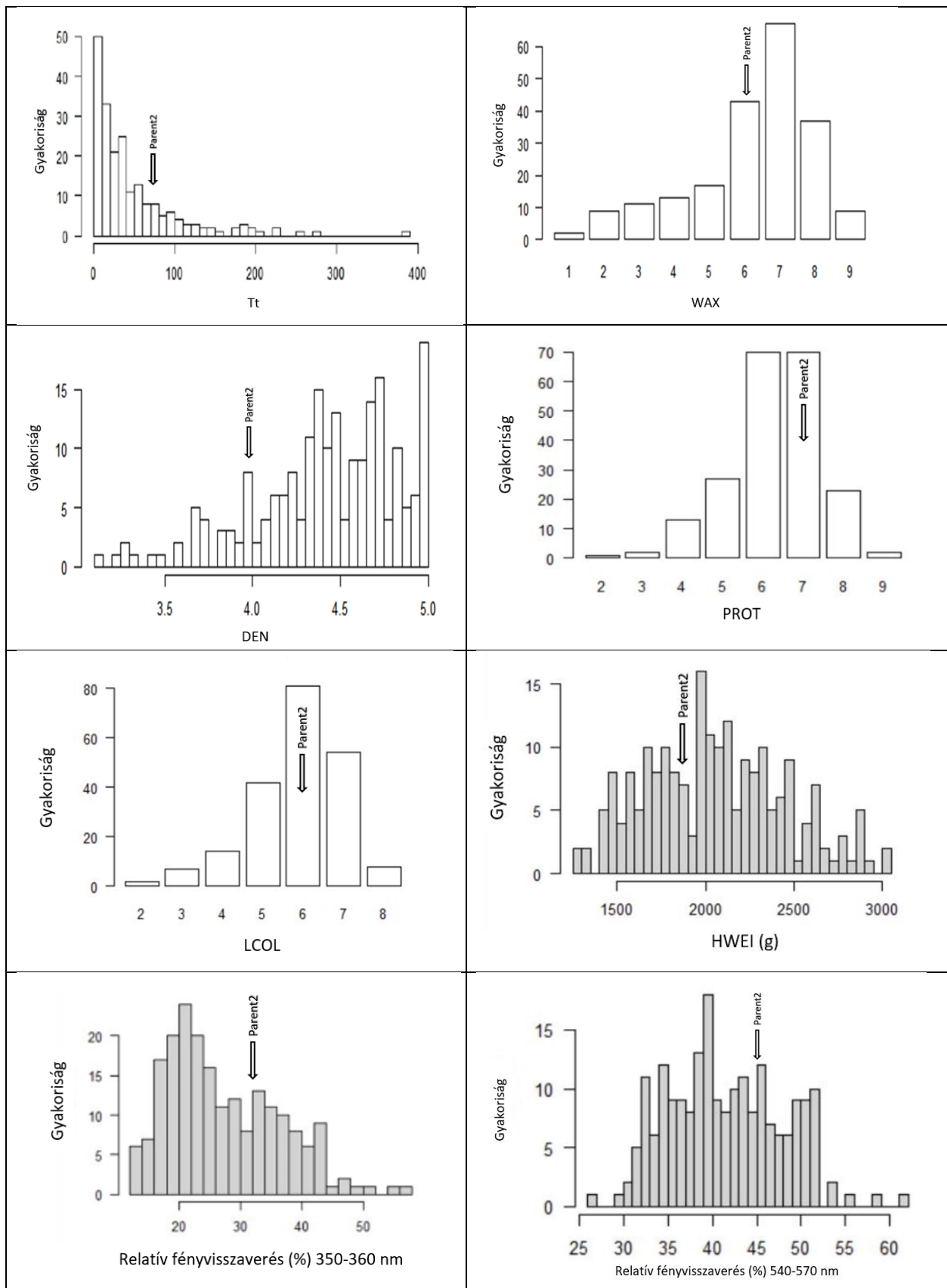
A tenyésztés során felvételzett növényi tulajdonságok közül a családok közt az egyik legnagyobb variabilitást a fejlet körülvevő káposztalevelek viaszbevonatának mennyiségében (WAX) tapasztaltuk. A térképezési populáció egészét tekintve az értékek 1-től, ahol a leveleket egyáltalán nem, vagy csak nagyon vékony rétegben borította viaszréteg, 9-ig terjedtek, mellyel a populációban tapasztalt legvastagabb viaszréteggel rendelkező egyedeket jellemeztük. A családok becsült értékének átlagai a normálistól eltérő eloszlást mutattak (**19. ábra**).

Az térképezési populáció tenyésztésének során a dohánytripsz kártétel mértéke elérte a kontinentális klíma nyári időszakára jellemző magas szintet, melynek segítségével kimutatható volt a populáció családjainak az átlagos kumulatív tripszkártétele (Tt) közt fennálló szignifikáns eltérés is ($p=1,24E-43$). A kártétel értékelése során egyes vonalak nagyon jó rezisztenciaszintet mutattak, melyekre a tripsz kártételétől teljesen mentes káposztafajok voltak jellemzőek. Ezzel

ellentétben a dohánytripszszel szemben érzékenyebb családokban a kártétel egészen a 25. levél mélységéig is megtalálható volt, amely gyakran beborította az egyes levelek több mint 50%-át. A fejekben feljegyzett kártétel segítségével számított családonkénti átlagos kumulatív érték 0,13-tól egészen 389,56-ig terjedt. A legtöbb kártétellel rendelkező család átlagos kumulatív értéke a populáció érzékeny szülővonalában tapasztalt érték több mint 69-szeresének felelt meg. A családok dohánytripsz kártételét jellemző adatsor a viaszréteghez hasonlóan szintén a normálistól eltérő eloszlású (**19. ábra**).

A fej belső szerkezetének kitöltöttségét jellemző értékek (DEN) a családok között nem mutattak erős variabilitást. A nagy eltérések hiánya ez esetben nem meglepő, hiszen a térképezési populáció kialakításához használt mindkét szülővonal tárolási típusú fejeskáposzta-fajták nemesítésében használt szülővonal, mely szegmensben a fej szerkezetének minősége és jó kitöltöttsége a hosszútávú tárolhatóság egyik legfontosabb meghatározó eleme. A RIL családok fejeinek kitöltöttsége között még ezzel együtt is kimutatható szignifikáns eltérések álltak fenn ($p=4,38E-08$), a családok átlagolt DEN értékei 3,1 és 5 között mozogtak, eloszlásuk a többi tulajdonsághoz hasonlóan a normálistól eltérő mintázatot mutatott (**19. ábra**).

A már említett három tulajdonság (Tt, WAX, DEN) között különböző szintű korreláció volt kimutatható. A dohánytripsz által okozott kártétel (Tt) és a fejet körülvevő levelek viaszbevonata (WAX) között közepes negatív korreláció áll fenn ($r= -0,49^{***}$). Ennél egy jóval erősebb, $0,97^{***}$ -es érték bizonyítja a fennálló nagyfokú pozitív korrelációt a dohánytripsz kártétele (Tt) és a fej kitöltöttségének mértéke (DEN) között. A vizsgálat során értékelt fejek tömege (HWEI) 1,3 kg-tól 3 kg-ig terjedt, átlagos értéke pedig 2,1 kg volt. A fejek tömege a korreláció analízis során nem mutatott jelentős összefüggést egyik vizsgált tulajdonsággal sem, még a fejek kitöltöttsége és tömege közti korrelációs koefficiens is csupán $0,33^*$ -as értéket ért el. A dohánytripsz kártételével közepes mértékű összefüggést mutatott a fejet alkotó levelek záródását (PROT) és a növények színét (LCOL) jellemző értékek ($-0,37^{***}$, $-0,43^{***}$) szintén széles skálán mozogtak a térképezési populációban. A levelek kalkulált átlagos relatív fényvisszaverése az UV-A tartomány 350-360 nm-es és a látható fény 540-570 nm-es hullámhosszúságán azonban nem mutatott jelentősebb összefüggést a tripsz kártételével ($-0,05$ ns és $-0,06$ ns) (8. Melléklet).

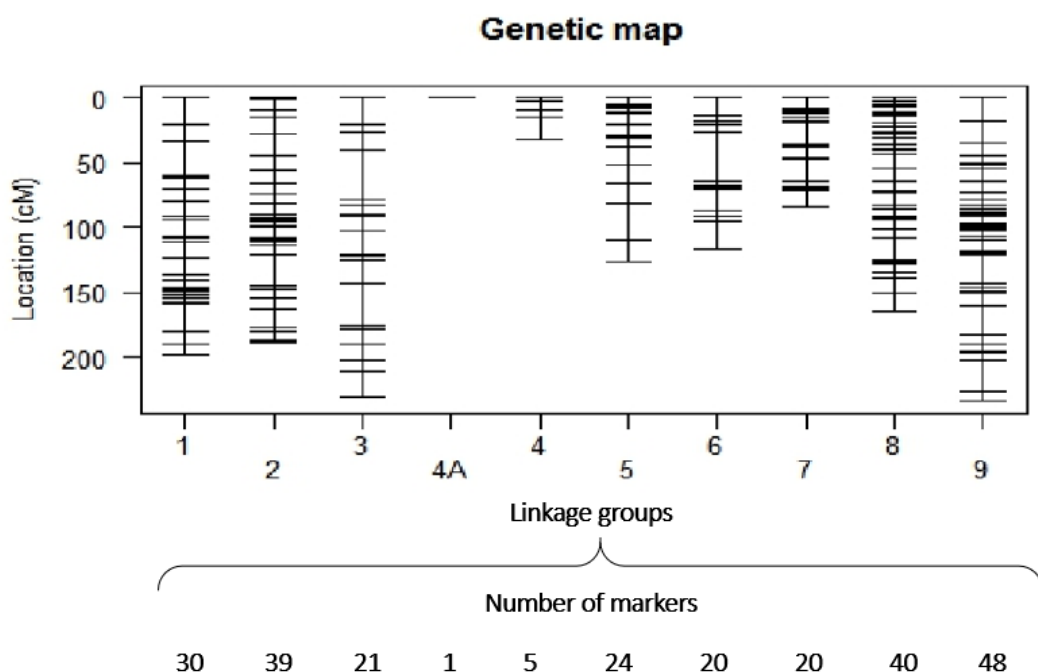


19. ábra: A térképezési populáció RIL családjaiban és a Parent2 szülővonalban gyűjtött fenotípusos adatok gyakoriságának eloszlása.

Vizsgált tulajdonságok: átlagos kumulatív dohánytripsz kártétel (Tt), a káposztafejeket körülvevő levelek viaszbevonata (WAX), a fejek átlagos kitöltöttsége (DEN), a fej felső leveleinek záródása (PROT), a növény színe (LCOL), a fejek tömege (HWEI), a fejet alkotó levelek relatív fényvisszaverése 350-360 nm és 540-570 nm hullámhosszúságon.

5.4.2 A térképezési populáció genetikai kapcsoltsági térképe

A genetikai kapcsoltsági térképet a szülővonalakban és a RIL populációban polimorfizmust mutató 240 kodomináns és 8 domináns SNP marker alapján készítettük el. A QTL analízis során felhasznált markerekkel sikerült a *B. oleracea* genom 9 kromoszómájának jelentős részében jó lefedettségét biztosítani. Ez alól kivételt képez a 4-es kromoszóma, ahol egy szakaszon a legközelebbi markerek között is akkora volt a távolság, hogy ezen a kromoszómán belül a két szakaszt a R/qtl szoftver két különálló kapcsoltsági csoportként 4 és 4A elnevezéssel elkülönítve jelenítette meg és használta a későbbi számítások során (**20. ábra**). Az így készült genetikai térkép teljes hossza 446,22 Mbp fizikai távolságnak felel meg (PARKIN és mtsai. 2014). A genetikai kapcsoltsági térképen megjelent leghosszabb kapcsoltsági csoport a 9-es, 54,61 Mbp-ral és az ezen megjelenített 48 polimorfizmust mutató markerrel, míg a legkisebb számú - összesen 6 marker a 4-es és 4A kapcsoltsági csoportokon térképeződött. Az alkalmazott SNP markerek eloszlása és genetikai távolságuk sematikus megjelenítése a **20. ábrán** látható.



20. ábra: A fejes káposzta térképezési populáció genetikai kapcsoltsági térképe a *B. oleracea* 9 kromoszómájának megfelelően.

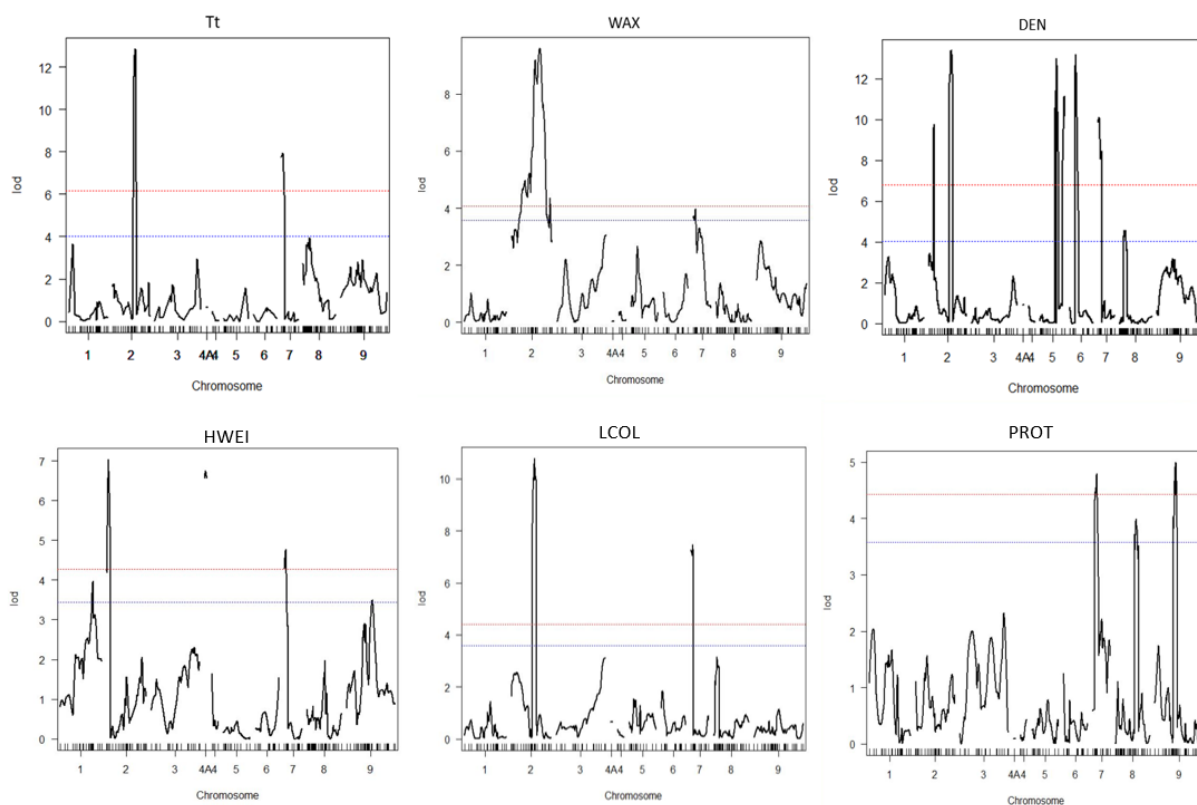
A fejeskáposzta 9 kromoszómájának jelen populációban gyenge lefedettséget mutató régiói az 5-ös kromoszóma felső szakaszát érintő, valamint a 4-es és 7-es kromoszómákon tapasztalt nagyobb hézagok esetében a rezisztens 'Parent1' szülővonal ezen régiókban jelentkező magas heterozigotizációs szintjére vezethető vissza. A 8-as kromoszóma felső negyede pedig jellemzően a két szülő közötti monomorfikus jelleggel rendelkezik. A 240 kodomináns marker a RIL családokban A/B/H, a 8 domináns marker pedig A/B módon szegregálódott, ahol az 'A' jelöli a rezisztens szülőből származó allélt, a 'B' jelöli az érzékeny szülővonalból származó allélt, a 'H' pedig heterozigóta genotípus leírására alkalmazott jelölés. A markerek szegregálódásának arányosságát az összes vizsgált markerre együttesen tekintve az 'A' genotípus 46,2%-ban, a 'H' genotípus 11,9%-ban, a 'B' genotípus pedig 41,9%-ban jelent meg.

5.4.3 A dohánytripsz-rezisztenciával és az ahhoz kötődő növényi tulajdonságokkal kapcsoltságot mutató QTL-ek azonosítása

A térképezési populációban a dohánytripsz által okozott kártétel, valamint a genotipizálásból származó adatok összevetésével végzett összetett QTL analízis során összesen három, a tripsz kártételével kapcsolt lókuszt sikerült azonosítanunk. Ezek közül kettő LOD értéke haladta meg az összetett intervallum térképezési modell 1000-szeres permutációs tesztjével meghatározott 4,04-es LOD küszöbértéket. Ezek egyike 12,85-ös LOD értékkel a 2-es kromoszóma (Chr2) 113,8 cM pozíciójában, a másik pedig 7,92-es LOD értékkel a 7-es kromoszóma (Chr7) 7 cM pozíciójában térképeződött. A felsoroltakon felül még egy további, a küszöbértéket 3,8-as LOD értékkel megközelítő QTL jelöltet azonosítottunk a 8-as kromoszómán (Chr8) 7,3 cM pozícióban (**21. ábra**). A feltételezett QTL-ek helyzetének finomítását elvégezve a program azok pozícióját a Chr2-n 131 cM-re, a Chr7-en 27,5 cM-re és a Chr8-on 33 cM-re módosította, melyekhez legközelebb esőként sorrendben a SO1546, SO566 és SO1554 markereket jelölte meg. E markereknek a vizsgált tulajdonság fenotípusos megjelenésére kifejtett hatását, valamint a köztük esetlegesen fennálló kölcsönhatásokat ANOVA tesztekkel bizonyítottuk.

Mindhárom azonosított QTL hatása szignifikánsnak bizonyult, melyek közül kettő: a Chr2-n pozicionált Ttq1 és a Chr7-re térképezett Ttq2 nagyhatású QTL-ként, a harmadik a Chr8-ra térképezett Ttq3 pedig kishatású QTL-ként a jelen térképezési populáció dohánytripsz-rezisztenciájában tapasztalt fenotípusos variabilitását 28,1%-ban, 21,1%-ban és 5,2%-ban magyarázzák egyenként. Ezen felül a Ttq1 és Ttq2 QTL-ek között azonosított kisebb mértékű kölcsönhatás a fenotípusos variabilitás további 6,12%-át magyarázza. A három azonosított QTL-t és a Ttq1 és Ttq2 között fennálló interakciót együttesen tartalmazó modell alapján elmondható,

hogy az itt azonosított régiók együttesen a populáció fenotípusos variabilitásának 60,49%-át meghatározzák (**3. táblázat**).



21. ábra: A rekombináns beltenyésztett fejes káposzta térképezési populációban kivitelezett QTL elemzés eredményeként kapott LOD értékek.

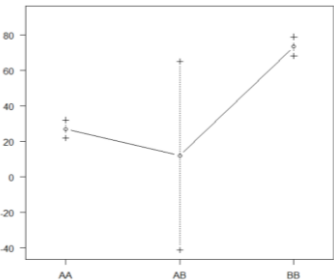
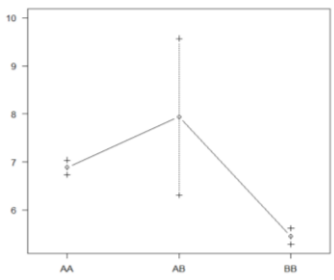
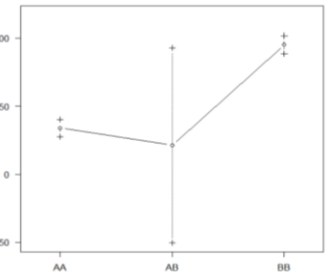
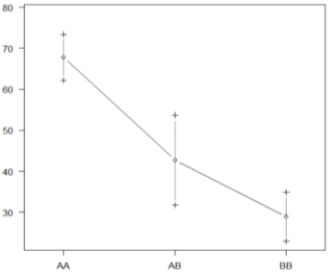
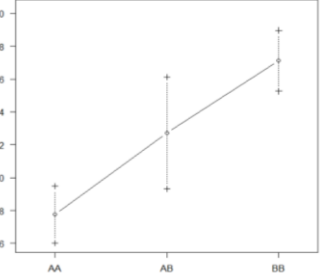
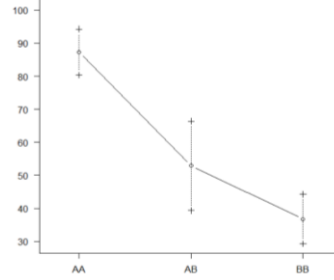
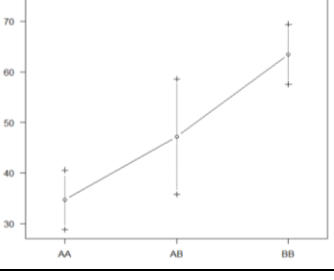
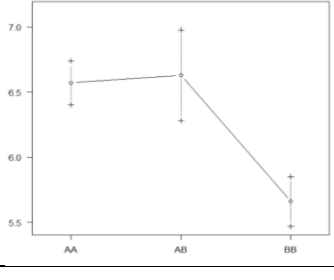
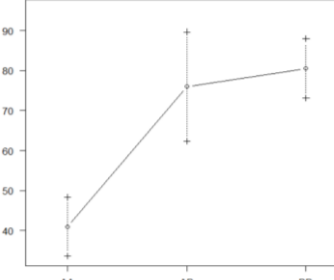
Vizsgált tulajdonságok: a dohánytripsz átlagos kumulatív kártétele (Tt), a káposztafejeket körülvevő levelek viaszbevonata (WAX), a fejek kitöltöttsége (DEN), a fej felső leveleinek záródása (PROT), a növény színe (LCOL) és a fejek tömege (HWEI). A LOD értékek 1000-szeres permutációval meghatározott határértékei kék ($p < 0,05$) és piros ($p < 0,01$) színekkel jelölt szignifikancia szinteken kerülte megjelölésre.

A Ttq1-hez legközelebb pozícionált SO1546 marker a populáció kialakításához rezisztens szülőként felhasznált vonalból származó homozigóta ‘A’ allélja magasabb rezisztenciaszintet nyújt, mint a fogékony szülőből származó ‘B’ genotípus (**22. ábra**). A heterozigóta genotípus esetében tapasztalható nagy szórásra magyarázatot jelenthet a heterozigóta genotípusú egyedek limitált száma vagy hiánya a populációban, mely nem meglepő az F5-ös generációban, ahol az egyes régiók már erősen fixálódhattak. A Ttq2 QTL-hez legközelebb lokalizált SO566 marker esetében a nagyobb rezisztenciát az érzékeny szülővonalból származó ‘B’ allél biztosítja. A harmadik, Ttq3-hoz legközelebbi marker, az SO1554 esetében a rezisztens szülőből származó allél eredményezett nagyobb rezisztenciaszintet (**22. ábra**). Az SO1546 és SO566 különböző allélváltozatainak kölcsönhatását és azoknak a családokban a dohánytripsz kártételének mennyiségére gyakorolt hatását a **23. ábra** szemlélteti.

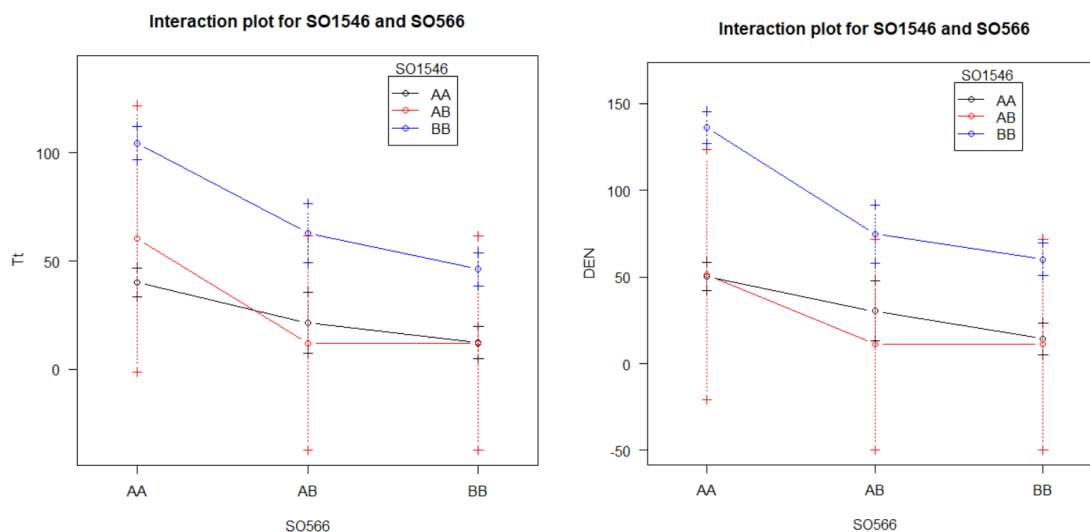
3. táblázat: A térképezési populációban azonosított kis-, és nagyhatású QTL-ek, valamint az azok között fennálló kölcsönhatások, melyek kapcsoltságot mutatnak a fejes káposzta dohánytripsz rezisztenciájának mértékével (Thrips), a fejet körülvevő levelek viaszbevonatának mértékével (WAX) és a fej belső struktúrájában megjelenő kitöltöttségének mértékével (DEN).

(A táblázatban látható az azonosított QTL-ek feltételezett pozíciója (cM), az azokhoz legközelebb térképezett SNP marker, a QTL-ek konfidencia intervalluma, és a QTL-ek által az egyes tulajdonságok fenotípus variabilitásának kialakításában betöltött százalékos szerepe (% var))

Tulajdonság	Kromoszóma	pozíció	QTL	legközelebbi marker	Konfidencia intervallum eleje		Konfidencia intervallum vége		LOD (scanone)	LOD küszöb 0,05	LOD ANOVA	%var	df	F érték	P érték (Chi2)	P érték (F)	szig.	Megjegyz.	Modell %var
					pozíció	marker	pozíció	marker											
Thrips	Chr2	131	Ttq1	SO1546	113,8	SO1679	145,2	SO560	12,85	4,04	19,09	28,04	6	17,27	0	4,44E-16	***	nagyhatású	60,49
	Chr7	27,5	Ttq2	SO566	0	SO577	37,2	SO1877	7,92		15,06	21,10	6	13,00	0	2,30E-12	***	nagyhatású	
	Chr8	33	Ttq3	SO1554	13,6	SO1884	71,8	SO522	3,93		4,23	5,23	2	9,66	0	0,0000994	***	kishatású	
	Int Chr2:Chr7	-		-	-	-	-	-	-		-	4,91	6,12	4	5,65	0	0,00025	***	
WAX	Chr2	132	Waxq1	SO1546	99,7	SO3133	145,2	SO560	10,01	3,70	10,43	18,01	2	26,10	0	8,38E-11	***	nagyhatású	30,90
	Chr3	225	Waxq2	SO409	26,3	SO1453	231,3	SO600	3,10		34,39	5,31	2	7,69	0	6,04E-04	***	kishatású	
	Chr7	34	Waxq3	SO566	0	SO577	46	SO561	3,93		49,08	7,58	2	10,98	0	2,99E-05	***	kishatású	
DEN	Chr2	131,5	Denq1	SO1546	113,8	SO1679	145,2	SO560	13,38	4,04	22,40	30,91	6	21,10	0	<2E-16	***	nagyhatású	68,72
	Chr7	28,5	Denq2	SO566	0	SO577	37,2	SO1877	10,13		17,92	23,42	6	15,99	0	6,00E-15	***	nagyhatású	
	Chr8	26,1	Denq3	SO1618	13,6	SO1884	63,6	SO886	4,00		5,92	6,74	2	13,80	0	2,46E-06	***	kishatású	
	Int Chr2:Chr7	-		-	-	-	-	-	-		-	6,70	7,65	4	7,83	0	7,07E-06	***	

	Tt	WAX	DEN
SO1546 Chr2			
SO566 Chr7			
SO1554 Chr8		Nincs szignifikáns hatás	Nincs szignifikáns hatás
SO409 Chr3	Nincs szignifikáns hatás		Nincs szignifikáns hatás
SO1618 Chr8	Nincs szignifikáns hatás	Nincs szignifikáns hatás	

22. ábra: A dohánytripsz által okozott kártétel (Tt), a káposztafejeket körülvevő leveleken a viaszbevonat erősségével (WAX) és a fejek kitöltöttségével (DEN) kapcsoltágot mutató QTL-ekhez legközelebb térképezett markerek hatása a vizsgált tulajdonságok fenotípusának kialakítására a térképezési populációban.



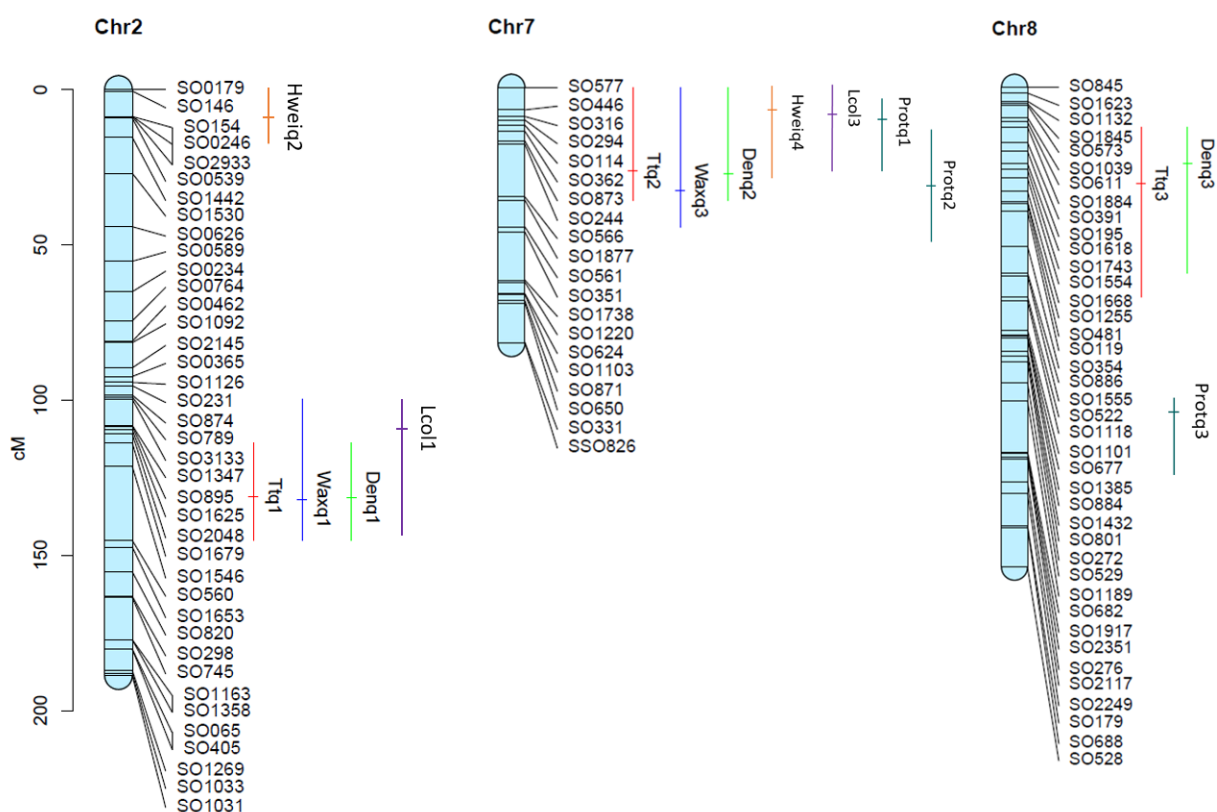
23. ábra: Az SO1546 (Chr 2) és SO566 (Chr 7) markerek különböző allélváltozatainak kölcsönhatása a dohánytripsz kártétel (Tt) és a fej belső kitöltöttség (DEN) mértékének meghatározásában a fejes káposzta térképezési populációban.

A káposztafejeket körülölelő leveleket borító viaszréteg mértékének elemzését és térképezését szintén elvégeztük a dohánytripsz-rezisztencia térképezés céljára előállított populációban, mivel ez a tulajdonság erős negatív összefüggésben áll a dohánytripsz által okozott kártétel mértékével az előzetes tudományos közlemények (VOORRIPS és mtsai. 2008), valamint saját tapasztalataink alapján is. A RIL populáció értékelése során gyűjtött viaszosságot jellemző adatokkal végzett térképezés eredményei az előzetes várakozásoknak megfelelően alakultak. Összesen három QTL-t azonosítottunk, melyek közül kettő maximális LOD értéke érte el a 3,5-ös küszöbértéket: az egyik 10,01 LOD értékkel a Chr2 133 cM pozíciójában, a másik pedig 3,83 LOD értékkel a Chr7 9,5 cM pozíciójában (**21. ábra**). A már említett két QTL-en felül a levelek viaszbevonatának mértékére szignifikáns hatással bíró, egy további régiót sikerült még azonosítani a Chr3 224 cM pozíciójában 3,3-as LOD értékkel. A három QTL helyzetének pontosítására lefuttatott analízis azok helyzetét kis mértékben módosította, így végül a Waxq1 QTL-t a Chr2 kapcsoltsági csoporton 132 cM, a Waxq2 QTL-t a Chr3 kapcsoltsági csoporton 225 cM, valamint a Waxq3 QTL-t a Chr7 kapcsoltsági csoporton 34 cM pozícióiban azonosítottuk a legnagyobb valószínűséggel. A három általunk azonosított QTL-t tartalmazó modellben azok a vizsgált tulajdonság kialakításához együttesen 30,9%-ban járulnak hozzá, melyek közül a Waxq1 és Waxq3 a fenotípusos variancia kialakításában játszott 18,01% és 7,58%-os szerepükkel nagyobb jelentőségűek, mint a kishatású Waxq2, mely a WAX fenotípus kialakításával csak 5,31%-ban hozható összefüggésbe (**3. táblázat**). Az általunk a Chr2 és Chr7 kapcsoltsági csoportokon talált, viaszréteggel összefüggésben álló QTL-ekhez legközelebb térképezett SO1546 és SO566

markerek azonosak a dohánytripsz rezisztenciával kapcsoltságot mutató régiók legközelebb azonosított markereivel. Ezeken felül sikerült még azonosítani a Waxq2-höz legközelebb eső SO409 markert is. Az SO1546 és SO409 markerek esetében a rezisztens szülővonalból eredő homozigóta alléllal rendelkező genotípusokra a leveleken nagyobb mennyiségű viaszréteg a jellemző, míg az érzékeny szülővonalból származó homozigóta alléllal rendelkező genotípusok mérsékeltebb viaszbevonatú fenotípussal rendelkeznek. Az SO566 marker esetében a dohánytripsz-rezisztenciánál tapasztaltakhoz hasonlóan az összefüggés irányának megfordulását tapasztaltuk, vagyis az érzékeny szülő allélja hozható összefüggésbe a viaszréteg nagyobb mennyiségével, míg a rezisztens szülő allélja ahhoz képest csökkent viasz mennyiséggel áll kapcsolatban (**22. ábra**).

A káposztafejek belső szerkezetét jellemző kitöltöttségi értékekkel (DEN) végzett QTL analízis során a LOD értékek görbéje összesen öt pontban érte el és haladta meg az 1000-szeres permutációs teszt során kalkulált 4,04-es LOD küszöbértéket: a Chr2-es kapcsoltsági csoporton 13,38 LOD értékkel 112,5 cM-nél, a Chr5-ös kapcsoltsági csoporton 13-as LOD értékkel 83,5 cM-nél, a Chr6 kapcsoltsági csoporton 13,17 LOD értékkel 29,5 cM-nél, a Chr7 kapcsoltsági csoporton 10,13 LOD értékkel 7,3 cM-nél, valamint a Chr8 kapcsoltsági csoporton 4,59-es LOD értékkel 31 cM-nél (**21. ábra**). A felsorolt öt feltételezett QTL közül végül az ANOVA teszt három jelölt esetében bizonyította a szignifikáns hatás fennállását, majd ezek pozícióját sikerült tovább pontosítani az R/qtl programcsomag segítségével. A három szignifikáns hatású QTL pozíciója és az ahhoz legközelebb eső markerek így a Denq1 QTL a Chr2 kapcsoltsági csoporton meghatározott 131,5 cM pozíciójához legközelebb eső SO1546 marker, a Denq2 QTL a Chr7-es kapcsoltsági csoporton a 28,5 cM pozícióhoz legközelebb eső SO566 marker, és a Denq3 QTL a Chr8 kapcsoltsági csoporton a 26,1 cM pozícióhoz legközelebb térképezett SO1618 marker. Ezek sorrendben a fej kitöltöttségének a térképezési populációban tapasztalt fenotípusos variabilitás 30,91%-át, 23,42%-át és 6,74%-át magyarázzák. Az azonosított két nagyhatású és egy kishatású QTL-t, valamint a Denq1 és Denq2 között kimutatott, a fenotípusos megjelenést 7,65%-ban befolyásoló interakciót is számításba véve, együttesen a vizsgált tulajdonság kialakításában 68,72% szerepet is játszottak (**3. táblázat**). A dohánytripsz-rezisztenciához, és a levelek viaszbevonatának térképezési eredményeihez hasonlóan az SO1546 marker a fej kitöltöttségének vizsgálata során is kiemelt szerepet kapott, hiszen ez a Chr2 kapcsoltsági csoportra térképeződött Denq1 QTL-hez legközelebb eső marker. Egyes alléljainak a fenotípusra vonatkozó hatását vizsgálva megállapíthatjuk, hogy az érzékeny szülővonal allélja a káposztafej sűrűbb, jobb kitöltöttségét eredményezte a rezisztens szülőből származó alléllal szemben. A Denq3 QTL-hez legközelebbi azonosított SO1618 marker egyes alléljainak hatását tekintve az SO1546 markerhez hasonlóan viselkedik. Ezzel szemben a harmadik, Denq2 QTL-hez legközelebb eső, és a

dohánytripsz-rezisztencia, valamint a viaszbevonat térképezésekor is azonosított SO566 marker alléljainak hatása ellentétes irányú, vagyis a rezisztens szülői allél mutat összefüggést a káposztafejek jobb kitöltöttségét leíró magasabb értékekkel (**22. ábra**). Az SO1546 és SO566 különböző allélváltozatainak kölcsönhatását és azoknak a családokban a káposztafejek belső struktúrájának jellemzésére alkalmazott kitöltöttségi mérőszámra gyakorolt hatását a **23. ábra** szemlélteti.



24. ábra: A fejes káposzta térképezési populációban azonosított QTL-ek és azok konfidencia intervalluma.

A QTL-ek rövidítésének magyarázata: dohánytripsz-rezisztencia (Ttq1, Ttq2 és Ttq3), a fejet körülvevő levelek viaszbevonata (Waxq1 és Waxq2), valamint a fej belső szerkezetének kitöltöttsége (Denq1, Denq2 és Denq3), a fej tömege (Hweiq2 és Hweiq4), a fej záródása (Protq1, Protq2 és Protq3), és a növény színe (Lcol1 és Lcol3).

Az egyazon térképezési populáción elvégzett vizsgálatok során a fejeskáposzta dohánytripsz-rezisztenciájának szintjével, a fejet körülvevő levelek viaszbevonatának mértékével, valamint a fej belső szerkezetét jellemző kitöltöttségével is sikerült kapcsoltságot mutató kromoszóma régiókat azonosítanunk. A három vizsgált tulajdonság eredményeinek, az azonosított QTL-ek összefüggéseinek és esetleges átfedéseinek áttekintéséhez készítettük el a **24. ábrát**. Ezen látható a kiemelt Chr2, Chr7 és Chr8 kromoszómákon a polimorf markerek sorrendje, és a három tulajdonságra, valami az egyéb térképezett növényi tulajdonságokra hatással lévő, feltételezett

QTL-ek legnagyobb valószínűséggel meghatározott pozíciói, azok konfidencia intervallumának megjelölésével együtt. A dohánytrisz rezisztenciával feltételezetten kapcsolt QTL-ekhez legközelebb elhelyezkedő SNP markerek szekvenciáit a 9-es számú Melléklet tartalmazza.

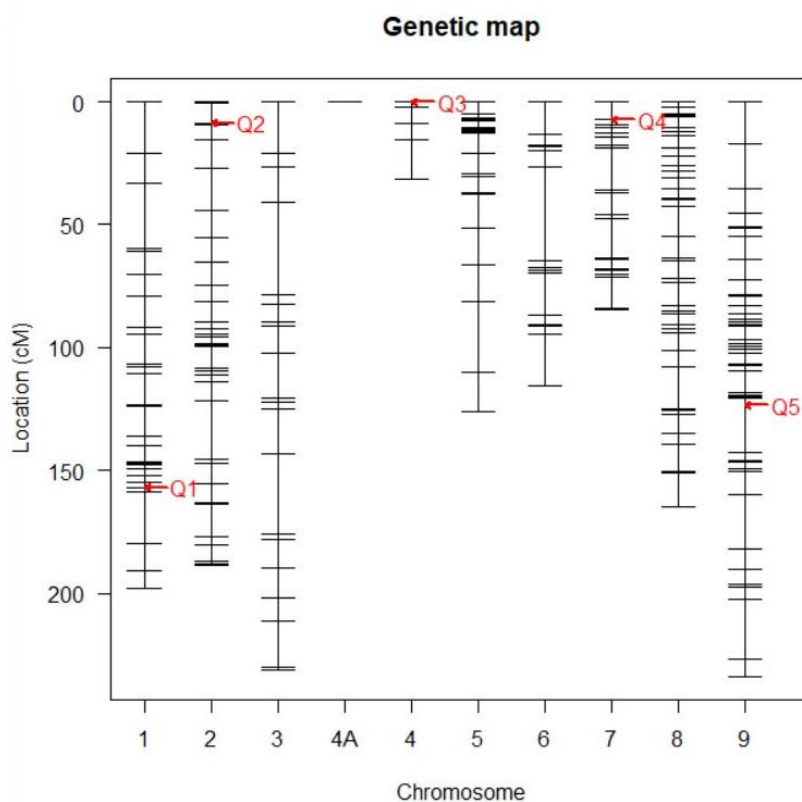
5.4.4 A dohánytrisz-rezisztenciával mérsékelt összefüggést mutató növényi tulajdonságokkal kapcsolt QTL-ek azonosítása

A dohánytrisz által okozott kártétel és a további vizsgált növényi tulajdonságok - mint a fejtömeg (HWEI), levélszín (LCOL), fejet alkotó levelek záródása (PROT), fejet alkotó levelek relatív fényvisszaverése 350-360 nm-es és 540-570 nm-es hullámhosszúságokon - esetében csak kevéssé szoros összefüggéseket tapasztaltunk a térképezési populációban. Ennek ellenére e tulajdonságok esetében is elvégeztük a QTL analízist.

A térképezési populáció családjainak mind a fejet alkotó, mind a fejet körülvevő leveleinek relatív fényvisszaverése a teljes mért spektrumban nagy változékonyságot mutatott (3. Melléklet). A dohánytrisz kártétellel egyik adatsor sem mutatott összefüggést (korrelációs koefficiensek: UV-A tartományban -0,05 ns, sárga tartományban -0,06 ns) (8. Melléklet). A fejet alkotó levelek fonáki részén mért relatív fényvisszaverés UV-A tartományban 350 és 360 nm között mért értékének, valamint a látható fény sárga tartományába eső 540 és 570 nm közti régiójában mért értékeinek átlagával végzett analízis során nem sikerült szignifikáns hatású QTL-t azonosítanunk. Az UV-A tartomány értékeivel végzett munka során ugyan az Chr1-es kapcsoltsági csoport 107,7 cM pozíciójának LOD értéke elérte a 3,57-es határértéket, annak hatása azonban nem bizonyult szignifikánsnak a varianciaanalízis során. Az 540-570 nm-es tartományban mért átlagok alapján egyetlen kromoszómán sem jelent meg olyan magas LOD érték, mely akár csak megközelítette volna a 3,56-os határértéket. Mivel minden családból rendelkezünk a teljes UV és látható tartományban mért reflexiós adatokkal, a két említett hullámhossz tartományon belül és kívül is több szűkebb régió átlagait alapul véve megpróbáltunk QTL-eket azonosítani, azonban így sem jártunk sikerrel. Az előző évek tapasztalatait és azokból levont következtetéseinket alapul véve, a fejet alkotó és a fejet körülvevő levelek relatív fényvisszaverési adatainak eltérését is kalkuláltuk az UV-A tartományban, de ezek az értékek sem álltak korrelációban a kártétellel, illetve az ezekkel végzett QTL analízis során sem sikerült a LOD küszöbértéket elérő vagy meghaladó kromoszómarégiót azonosítanunk.

A fejek tömegével kapcsolatban összesen öt QTL-t azonosítottunk, melyek közül egy, a Chr2 kapcsoltsági csoporton a 8,7 cM-es pozícióban található régió (Hweiq2) a fenotípusos variabilitás 12,49%-át magyarázta. A négy kisebb hatású QTL (Hweiq1, Hweiq3, Hweiq4, Hweiq5) sorrendben a Chr1, Chr4, Chr7 és Chr9-es kapcsoltsági csoportok 157 cM, 0 cM, 7,3 cM

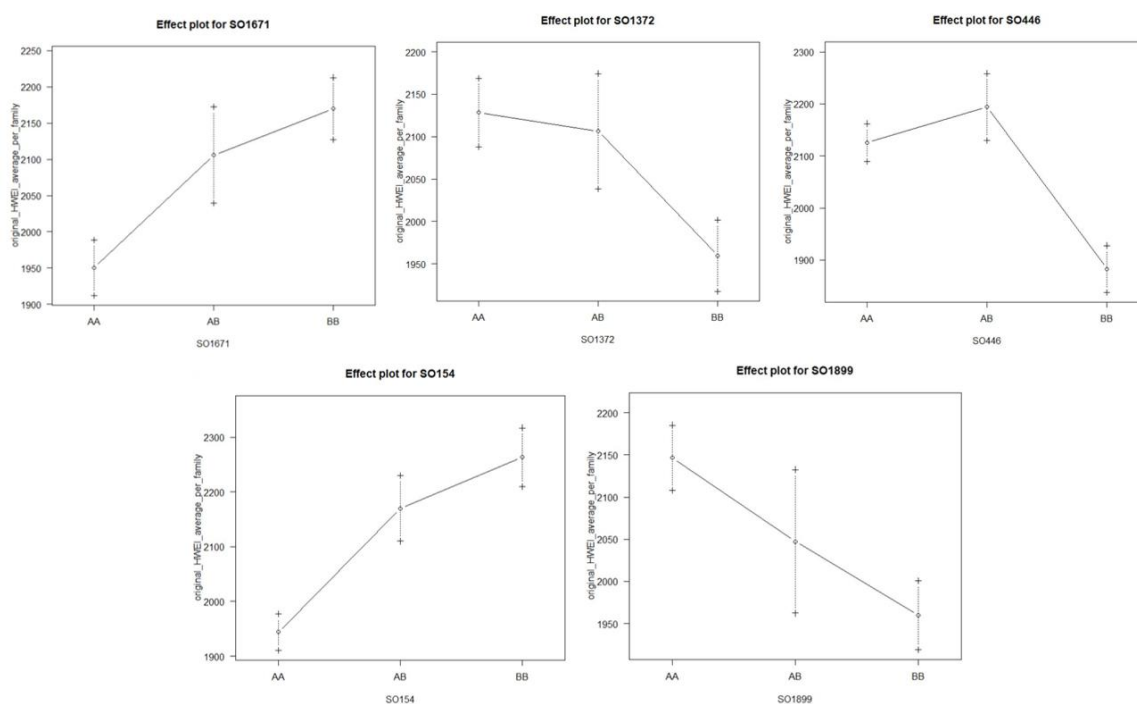
és 125 cM pozícióiba térképeződtek (**25. ábra**). Fenotípusos variabilitásra gyakorolt hatásuk sorban az alábbi arányokkal magyarázható a populációban: 4,96%, 3,45%, 6,33% és 4,96%. Az öt QTL-t együttesen tartalmazó modell a fenotípusos variabilitást 32,19%-ban magyarázta, közöttük szignifikáns mértékű interakció nem volt kimutatható. A QTL-ekhez legközelebb eső markerek közül három QTL esetében a rezisztens szülő allélja biztosított nagyobb tömeget az érzékeny szülőhöz képest, két esetben pedig ennek a fordítottja volt igaz (**26. ábra**). A tömeg adatokkal és a dohánytripsz-rezisztencia mértékével végzett korreláció analízis nem mutatott ki erős korrelációt a két tulajdonság között ($r=0,32^{***}$). Az öt azonosított régió közül mindössze a 7-es kromoszómára térképezett Hweiq4 térképeződött a tripsz ellenállósággal kapcsoltan azonosított Ttq2 QTL közelébe. Ugyan a két QTL legvalószínűbb pozíciója nem esik egybe, de konfidencia intervallumuk átfedést mutat a kromoszóma bizonyos szakaszán. Ugyanezen kromoszómaregióban átfedést tapasztaltunk néhány további vizsgált tulajdonság QTL-jeivel is (Waxq3, Denq2, Lcol3, Protq1, Protq2).



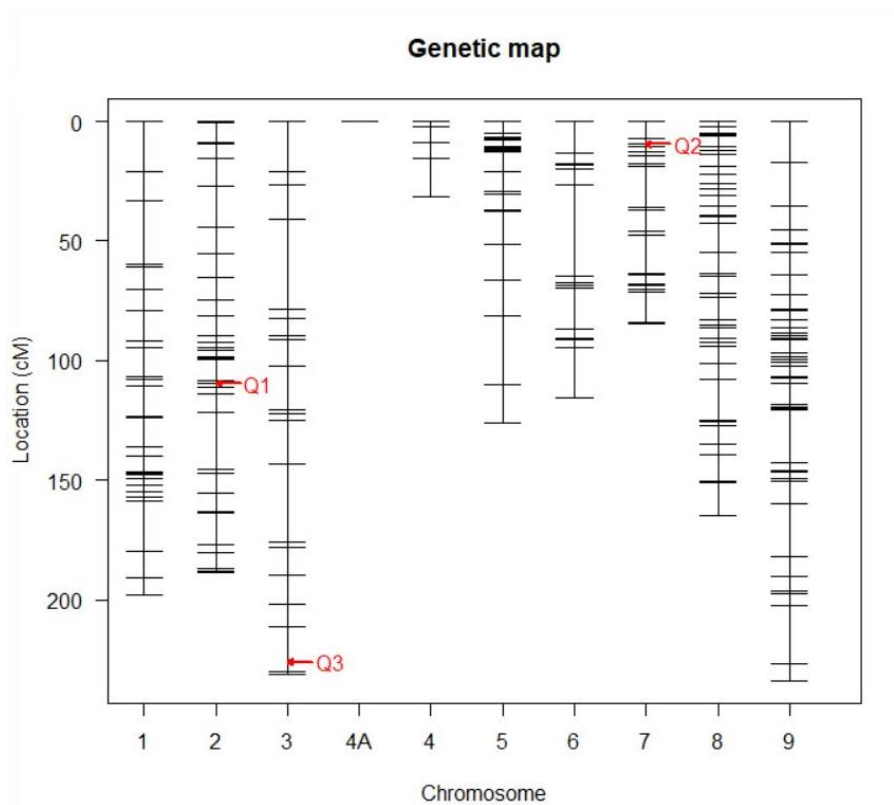
25. ábra: A fejes káposzta térképezési populáció genetikai kapcsoltsági térképe a fej tömegére kimutatott QTL-ek feltételezett pozíciójának megjelölésével.

A növények színét jellemző értékek és a dohánytripsz által okozott kártétel között közepes mértékű, negatív összefüggés fedezhető fel ($r=-0,43^{***}$). A LCOL értékekkel elvégzett QTL analízis során két nagyhatású és egy kishatású QTL-t azonosítottunk, közöttük szignifikáns kölcsönhatás nem jelentkezett. A Chr2-es kapcsoltsági csoporton annak 110,5 cM pozíciójában

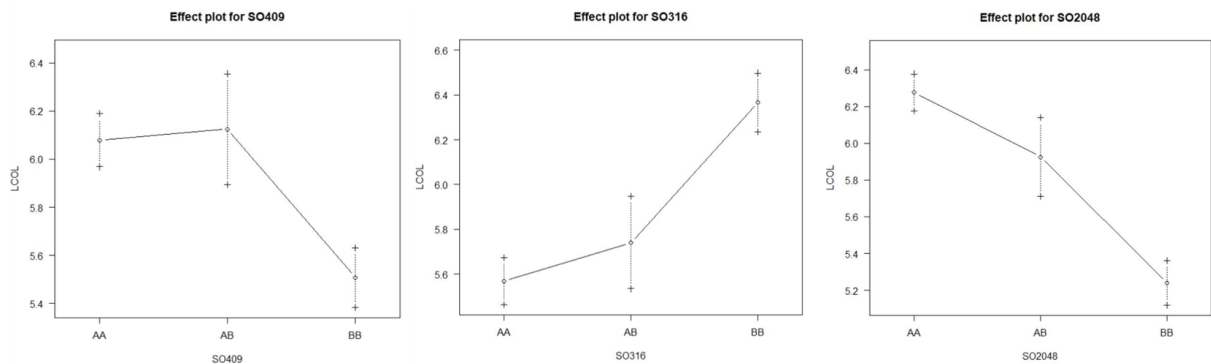
térképezett Lcolq1, valamint a Chr7 kapcsoltági csoport 9,5 cM pozíciójába térképezett Lcolq3 QTL-ek felelősek egyenként a fenotípusos variabilitásért 18,46%-ban és 10,85%-ban (**27. ábra**). Konfidencia intervallumaik pedig részben átfedést mutatnak más, vizsgált tulajdonságoknál is jelentőséget mutató szakaszokkal (**24. ábra**). A harmadik, 5,63%-os hatással bíró Lcolq2 QTL, mely a 3-as kromoszóma 226 cM pozíciójába térképeződött, a WAX térképezésénél azonosított Waxq2 régióval egyezést mutat (**3. táblázat, 4. táblázat**). A LCOL fenotípusával összefüggést mutató mindhárom QTL-t magába foglaló modell segítségével a populációban ezen tulajdonság variabilitásának 34,94%-a prognosztizálható. A három QTL-hez legközelebb eső markerek hatását tekintve két marker esetében (ideértve a Waxq2 QTL-nél is azonosított SO409-es markert) a sötétebb, kékesebb szín a rezisztens ‘Parent1’, míg a sárgásabb szín a ‘Parent2’ szülő alléljaival függ össze, a harmadik marker esetében pedig ennek ellenkezője igaz (**28. ábra**).



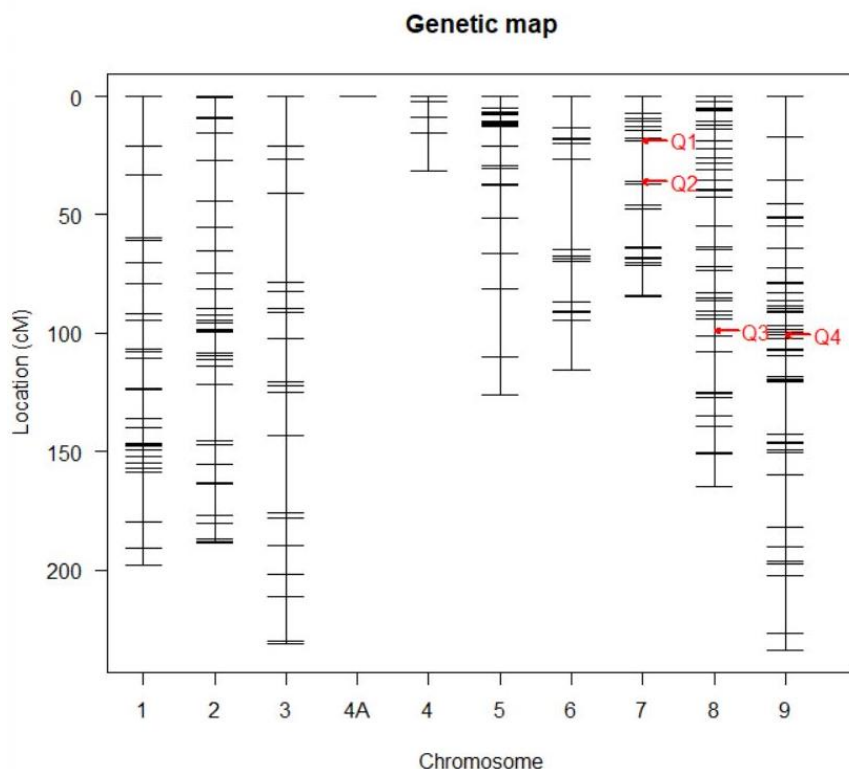
26. ábra: A káposztafaj tömegével kapcsoltságot mutató QTL-ekhez legközelebb térképezett markerek hatása a vizsgált tulajdonság fenotípusának kialakítására a dohánytripsz-rezisztencia térképezésére létrehozott populációban.



27. ábra: A fejes káposzta térképezési populáció kapcsoltsági térképe a káposzta növények színével kapcsoltságot mutató QTL-ek feltételezett pozíciójának megjelölésével.

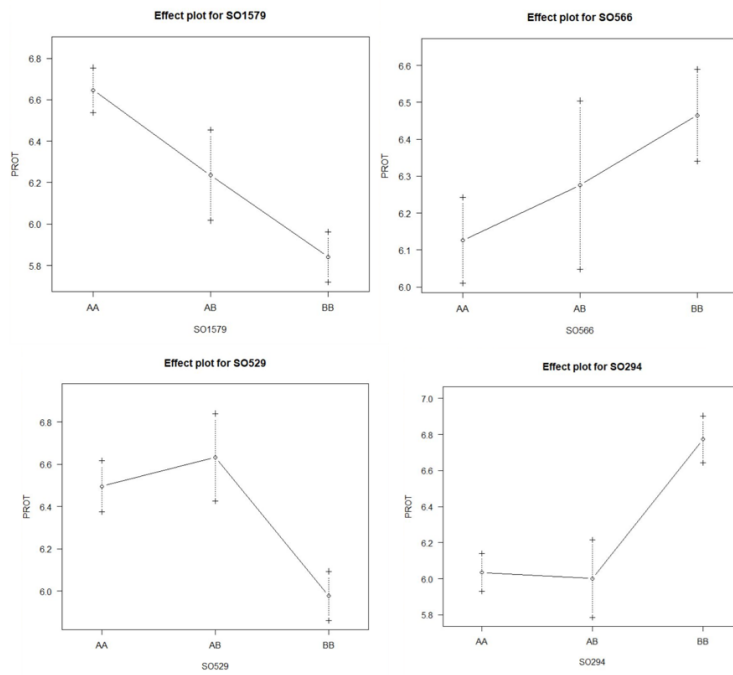


28. ábra: A káposztafejet alkotó levelek színével kapcsoltságot mutató QTL-ekhez legközelebb térképezett markerek hatása a vizsgált tulajdonság fenotípusának kialakítására a dohánytripsz-rezisztencia térképezésére létrehozott populációban.



29. ábra: A fejes káposzta térképezési populáció genetikai kapcsoltsági térképe és a káposztafejet alkotó leveleinek felső záródásával kapcsoltságot mutató QTL-ek feltételezett pozíciói.

A dohánytripsz kártétele és a fejet alkotó levelek záródása között közepes negatív összefüggést ($r = -0,37^{***}$) detektáltunk. A PROT adatsor alapján végzett QTL analízis összesen négy, e növényi jelleggel kapcsoltságot mutató régiót azonosított. A Chr7-es kapcsoltsági csoportra két szignifikáns hatású QTL is térképeződött: a négy közül a legnagyobb, 12,13%-os hatással rendelkező Protq1 11,5 cM pozícióban, valamint az 5,94%-os hatású Protq2 a 34 cM-es pozícióban. A további jelentős azonosított régiók (Protq3 és Protq4) a Chr8-as és Chr9-es kapcsoltsági csoportokon 98,5 cM és 96,6 cM pozíciókban (**29. ábra**), melyek hatásukat tekintve a variabilitás 7,95%-át és 8,88%-át adják. Mind a négy QTL együttes hatása a modellben a fenotípusos megjelenésre nézve 34,88%. Két QTL esetében a 'Parent1' szülőből származó allél mutat nagyobb összefüggést a PROT mérőszámokkal, míg a két másik esetében ez a 'Parent2' szülővonalból származó allél (**30. ábra**). A konfidencia intervallumok alapján a négy PROT értékekkel kapcsoltságot mutató QTL közül csupán kettő, a Protq1 és a Protq2 térképeződött olyan kromoszóma régióba, amely más tulajdonságoknál is szignifikáns hatással rendelkezik. A Protq2 QTL-hez legközelebb elhelyezkedő marker az SO566 szintén megjelent a Tt, DEN és WAX fenotípusos jellegzetességek vizsgálatokor (**22. ábra**).



30. ábra: A káposztafejet alkotó leveleinek felső záródásával kapcsoltságot mutató QTL-ekhez legközelebb térképezett markerek hatása a vizsgált tulajdonság fenotípusának kialakítására a dohánytripsz-rezisztencia térképezésére létrehozott populációban.

4. táblázat: A térképezési populációban azonosított kis-, és nagyhatású QTL-ek, valamint az azok között fennálló kölcsönhatások, melyek kapcsoltságot mutatnak a káposztafaj tömegével (HWEI), a káposztafajt alkotó leveleinek felső záródásával (PROT) és a növény leveleinek színével (LCOL).

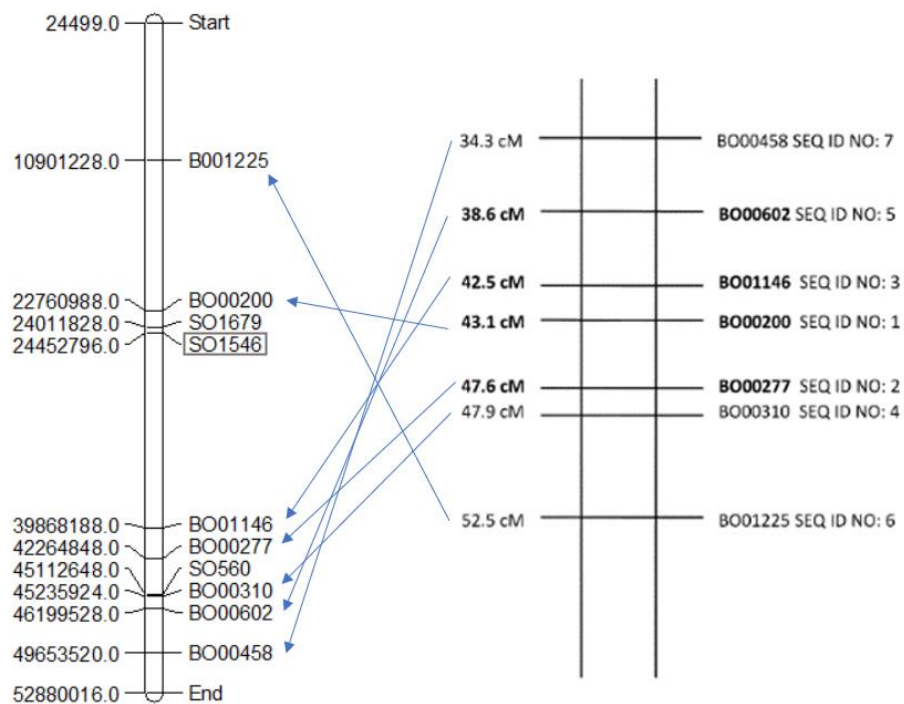
(A táblázatban látható az azonosított QTL-ek feltételezett pozíciója (cM), az azokhoz legközelebbi térképezett SNP marker, a QTL-ek konfidencia intervalluma, és a QTL-ek által az egyes tulajdonságok fenotípus variabilitásának kialakításában betöltött százalékos szerepe (%var))

Tulajdonság	Kromoszóma	pozíció	QTL	legközelebbi marker	Konfidencia intervallum eleje		Konfidencia intervallum vége		LOD (scanone)	LOD küszöb 0,05	LOD ANOVA	%var	df	F érték	P érték (Chi2)	P érték (F)	szig .	Megjegyz.	Modell %var
					pozíció	marker	pozíció	marker											
HWEI	Chr1	157	Hweiq1	SO1899	70,4	SO7020	179,5	SO888	3,98	3,44	3,35	4,96	2	7,58	0	0,00673	***	kishatású	32,19
	Chr2	8,7	Hweiq2	SO154	0,5	SO146	15,4	SO1442	7,03		8,01	12,49	2	19,11	0	2,60E-08	***	nagyhatású	
	Chr4	0	Hweiq3	SO1372	0	SO1372	8,7	SO640	6,67		2,36	3,45	2	5,28	0,004	5,83E-03	**	kishatású	
	Chr7	7,3	Hweiq4	SO446	0	SO577	36,1	SO566	4,77		4,24	6,33	2	9,68	0	9,75E-05	***	kishatású	
	Chr9	125	Hweiq5	SO1671	17,5	SO705	147	SO497	3,48		3,35	4,96	2	7,59	0	6,69E-04	***	kishatású	
PROT	Chr7	11,5	Protq1	SO294	7,3	SO466	34	SO566	7,27	3,56	7,26	12,13	2	17,37	0	1,12E-07	***	nagyhatású	34,88
	Chr7	34	Protq2	SO566	18,7	SO244	63,5	SO1738	4,79		3,71	5,94	2	8,51	0	2,85E-04	***	kishatású	
	Chr8	98,5	Protq3	SO529	90,5	SO1432	127	SO2351	3,98		4,88	7,93	2	11,35	0	2,15E-05	***	kishatású	
	Chr9	96,6	Protq4	SO1579	0	SO1248	142,7	SO497	5,05		5,43	8,88	2	12,72	0	6,33E-06	***	kishatású	
LCOL	Chr2	110,5	Lcolq1	SO2048	99,7	SO2133	145,2	SO560	10,21	3,60	11,19	18,46	2	18,26	0	1,53E-11	***	nagyhatású	34,94
	Chr3	226	Lcolq2	SO409	189,9	SO1028	231,3	SO600	3,76		3,71	5,63	2	16,61	0	2,59E-04	***	kishatású	
	Chr7	9,5	Lcolq3	SO316	0	SO577	36,1	SO566	7,36		6,91	10,85	2	8,61	0	2,11E-07	***	nagyhatású	

5.4.5 A dohánytripsz-rezisztenciával kapcsolt QTL-ek helyzete a *B. oleracea* fizikai térképen

A QTL-ek azonosítását követően a régiók MAS keretein belül történő sikeres gyakorlati alkalmazásának kifejlesztéséhez nagy felbontású genetikai térképekre van szükség. A *B. oleracea* becsült genomjának 75%-át reprezentáló TO1000DH referencia genom (PARKIN és mtsai. 2014) az evolúciós tanulmányokon felül kiváló eszköze az e fajba tartozó nagyszámú termesztett forma bármelyikének nemesítését célul kitűző szakembereknek is. Az általunk azonosított három, dohánytripsz rezisztenciával kapcsolságot mutató kromoszómarégió közül a Chr2-n térképezett nagyhatású QTL-hez legközelebbi azonosított SO1546 SNP marker, valamint a QTL konfidencia intervallumát kétoldalról meghatározó SO1679 és SO560 markerek fizikai pozícióját a TO1000DH referencia genom segítségével meghatároztuk. Azokat így összevethettük a „tripsz rezisztens fejeskáposzta” címszó alatt benyújtott szabadalomban (LÖPTIEN 2013) leírt markerekkel, beleértve a rezisztenciagénhez legközelebbiként jellemzett BO01146 és BO0200 markereket (**31. ábra**). A kombinált fizikai térképen látható, hogy az általunk azonosított, dohánytripsz-rezisztenciával kapcsolságot mutató SO1546 SNP marker az előzetesen leírt rezisztenciagénnel közeli, vagy azonos pozícióban található. Ugyanakkor az így készített fizikai térkép és a szabadalomban megjelent genetikai térkép összevetésével látható, hogy az utóbbin a két, egymáshoz legközelebbi marker közötti viszonylag nagy, 4,5 cM-es távolság a valóságban a vártnál még nagyobb kromoszómarégióknak felelhet meg, mivel a genetikai térképen szereplő hét marker sorrendje jelentős eltérést mutat a TO1000DH referenciagenom által meghatározott pozícióik sorrendjéhez képest.

Chr2



31. ábra: A káposzta 2-es kromoszómájánk fizikai térképe és a „Tripsz rezisztens káposzta” szabadalmi kérelemben közölt genetikai kapcsoltági térkép (LÖPTIEN 2013).

A fizikai térkép a TO1000DH *B. oleracea* referenciagenom (PARKIN és mtsai. 2014) alapján készült, rajta a Ttq1 QTL-hez legközelebb térképezett, és a konfidencia intervallum szélső markerei, valamint a szabadalmi kérelemben közölt markerek pozíciói (bp)

6. AZ EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

6.1 A fejeskáposzta-fajták dohánytripsz-rezisztenciájának variabilitása

6.1.1 A dohánytripsz színpreferenciája

A 2011-es nyári vizsgálat során használt két nyári frisspiaci és két tárolási fajta között is nagy eltérést tapasztalhattunk a dohánytripsz által okozott kártétel tekintetében (**11. ábra**), azonban a fajtáknak nem volt szignifikáns hatása arra nézve, hogy az azokba kihelyezett fogólapok milyen arányban csapdázták az állomány felett repülő imágókat. Az eltérések hiánya adódhat a fajtánkénti kis blokk méretekből is. A fajta hatásának hiányával szemben a csapdák fogási adatai az egyes vizsgálati időszakokban már eltértek (**10. ábra**), mely nagy valószínűség szerint az egyedek repülését megnehezítő időjárási tényezőkkel is összefüggésben állt. Ezenkívül a csapdák színének szignifikáns hatását is bizonyítottuk (**8. ábra, 2. táblázat**). Mivel a vizuális ingerek bizonyítottan közrejátszanak a dohánytripsz gazdanövény-választásában, a színes fogólapok kiváló eszközök, nem csupán a növényvédelmi gyakorlatban, hanem a rovar életmódját és a növények rezisztenciájának jobb megismerését célul kitűző kutatásokban is. Használatukkal vizsgálható a rovarok vizuális ingerekre adott válasza, a viselkedésüket befolyásoló további biokémiai vagy fiziológiai stimulusok módosító hatása nélkül is. Az integrált növénytermesztési rendszerekben a fogólapok növényvédelmi célzatú használatával a kártevő megjelenése és rajzásdinamikája jól monitorozható, még annak nagymértékű elszaporodása előtt detektálható. Bizonyos esetekben - különösen növényházi körülmények között - egyedszámuk is kontrollálható nagymértékű csapdázás segítségével.

A különböző *Thysanoptera* fajok színpreferenciáját számos tanulmány vizsgálta több termesztett növényfajban. Ezek eredményeinek összevetése során ellentmondásokkal találkozhatunk, melynek magyarázata talán a rovarok színpreferenciáját befolyásoló további tényezők jelenlétével magyarázható. Egyes *Thysanoptera* fajok preferenciája a gazdanövény típusától függően eltérő lehet (KIRK 1984), továbbá a csapda színétől és a tripsz fajtól függően akár a csapda háttérszínének változtatása is okozhatja az attraktivitás szintjében bekövetkező változást (CZENCZ 1987). Azt is figyelembe kell vennünk, hogy különböző kísérletekben az azonos színek eltérő árnyalatai is különböző hatékonyságot mutathatnak a tripsz fajok csapdázásában (BRODSGAARD 1989). A korábban megjelent tanulmányokban láthatunk példát a nyugati virágotripsz esetében fehér színcsapda nagy hatékonyságára (MOFFITT 1964, YUDIN és mtsai. 1987), de ugyanezen faj esetében több szín közül a kék csapda leghatékonyabb alkalmazhatóságára is (BRODSGAARD 1989). Ebből következik, hogy a kísérletek során

használt csapdák színének szubjektív módon való megnevezése nem ad elég pontos információt azok fizikai jellemzőiről. A csapdák attraktivitását vizsgáló kutatásokban azok fényvisszaverési görbéinek minél szélesebb spektrumban való meghatározásával színük objektív és pontos módon leírható. A 2011-es kísérletünk során alkalmazott négy csapda relatív fényreflexiós görbéjének (9. ábra) egyes régióiban tapasztalható 100%-ot meghaladó érték valószínűleg a fogólapot borító ragacsos réteg fényes felületéből adódott. Egy-egy szín megjelenése az egyes hullámhosszúságokon a fényvisszaverés mértékének sajátos kombinációin felül az anyag olyan fizikai jellemzőitől is függ, mint a felület simasága vagy fényessége. A mérések elvégzése során a független fényforrás biztosítása is kulcsfontosságú az adatok objektív összehasonlításához, mivel a természetes fény a légköri állapotoktól függően nagyon gyorsan változhat a mérés közben is. A vizsgálataink során használt Xenon fényforrás 220-750 nm-es spektrumú fény kibocsátásával lehetővé tette a vizsgált minták jellegzetességeinek mérését a látható tartományon felül az UV tartományban is.

A legtöbb, tripszek színpreferenciáját vizsgáló tanulmányban a csapdák színének spektrális jellemzése nem, vagy csak részlegesen szerepel. A fogólapok, valamint a káposzta levelek reflexiós spektrumának vizsgálatát a kísérleteink során nem csak a látható, de az UV tartományban is fontosnak tartottuk, mert a *T. tabaci* vélhetően más tripsz fajokhoz hasonlóan szintén képes az UV tartományon belül is a fény érzékelésére. Az intenzív ibolyántúli sugárzás tripsz fajokra való repellens hatását már több faj esetében kimutatták (TERRY és LEWIS 1997). A kísérleteinkben használt fluoreszcens-sárga színcsapdák alacsony reflexiós értékei az UV tartományban valószínűleg szintén szerepet játszanak ezen csapdák magasabb fogási arányához. A 2011-es kísérletekben a látható fény sárga színtartománya 540 és 570 nm között szintén legalább ekkora jelentőséggel mutatkozik meg a különböző színű csapdák e régióinak fényvisszaverési mértéke és a csapdázott imágók száma között mutatkozó szoros összefüggések alapján (9. ábra). Ezen eredmények ismeretében feltételezzük, hogy a dohánytripsz legalább két, különböző fotoreceptorral rendelkezik, melyek egyike a látható fény zöldes-sárga 540-570 nm-es régiójában, a másik pedig az UV-A 350-360 nm-es régiójában biztosítja a rovar érzékelését (RÓTH és mtsai. 2016). Ha a jelen tanulmányban a leghatékonyabb csapdázási jellemzőkkel bíró fluoreszcens-sárga csapda és a káposztafej leveleinek reflexiós görbéjét összehasonlítjuk, felfedezhetünk azok lefutásában látható hasonlóságokat. Az UV régióban mutatkozó alacsony fényvisszaverés, az 550 nm környékén látható csúcserkékek, valamint a hosszabb hullámhosszúságok alacsonyabb értékei mindkét esetben láthatók. A kártevő által preferált gazdanövény spektrális görbéjével való hasonlatosság szintén magyarázatot jelenthet a csapda attraktív hatására.

Az egyes tripsz fajok színpreferenciájának megértéséhez nagyban hozzájárul, ha azok fényérzékelési rendszerének működését megismerjük, és a spektrális érzékelésüket jellemző

kulcsfontosságú hullámhosszúságokat meghatározzuk. A nyugati virágtipsz csapdák színeire adott válaszaik alapján valószínűsített három fotoreceptorából (VERNON és GILLESPIE 1990) végül kettőt igazoltak a fiziológiai vizsgálatok is (MATTESON és mtsai. 2012). Dohánytripsz esetében az általunk végzett kísérlet eredményei egybeesnek az elektrofiziológiai módszerekkel végzett kísérletek eredményeivel, melyek a dohánytripsz L1/L2 lárvái fényérzékelési maximumát az UV tartomány 362/368 nm és a sárga tartomány 532/521 nm hullámhosszúságnál állapították meg (MAKABE és mtsai. 2014, EGRI és mtsai. 2020).

A térképezési populáció két szülővonalának reflexiós görbéi (**12. ábra**) nem támogatják teljes egészében azon felvetésünket, hogy az UV-A régióban tapasztalható alacsonyabb, a látható régió sárga tartományába eső régióban magasabb reflexióval rendelkező növények attraktívabbak a dohánytripszek számára. Mivel a tripsz fajok esetében a csapdázás során akár a csapda mögé helyezett háttér színe is befolyásolhatja annak hatását (CZENCZ 1987), érdemes külön is elemezni a fejet alkotó levelek és az azt körülvevő, annak háttérrel biztosító levelek egymáshoz való viszonyát (kontrasztját) is. Ha az érzékenyebb, és az adott esetben is nagyobb mértékű kártételt elszenvedő 'Parent2' szülővonal két görbét összehajlítjuk, láthatjuk, hogy a legkisebb mértékű hullámhosszúságtól egészen a leghosszabbig, – tehát mind az UV, mind a látható tartományban – a fejet alkotó levelek végig a környező leveleknél jelentősen magasabb reflexiót mutatnak. Ezzel szemben a rezisztens 'Parent1' vonal a látható tartományban hasonló képet mutat, azzal a különbséggel, hogy a két levéltípus reflexiós értékei között sokkal kisebb eltérés látható, vizuálisan kisebb különbséget okozva azok színe között. Alacsonyabb hullámhosszokon azonban a két görbe helyzete fordított. UV tartományban a fejet alkotó levelek „sötétebb” képet mutatnak a rovarnak a külső leveleknél (**12. ábra**). Előzetesen már más kutatásokban bebizonyosodott, hogy a fejet alkotó levelek intenzív fényvisszaverése kevésbé attraktív a tripszek számára, mely hatás még erősebben érvényesül, ha a fejet alkotó és a fejet körülvevő külső idősebb levelek reflexiója nagy kontrasztot mutat. (BÁLINT és mtsai. 2013a), vagyis elméletileg a dohánytripsz ellen rezisztens fajtának UV tartományban a külső levelei sötétebb, míg feje fényesebb hatást kelt, míg az érzékenyebbnek épp a fordítottja lenne igaz. Ezen összefüggés azonban a térképezési populáció 210 családján, és a két szülővonalon elvégzett méréseknél már nem volt konzekvens módon felfedezhető. Ez utalhat arra is, hogy az UV-A tartomány fényvisszaverése fontos, de nem az egyetlen, rezisztenciát meghatározó növényi tulajdonság.

6.1.2 A korai fajtacsoport dohánytripsz kártételének eltérései és a rezisztencia mechanizmusa

A 2011-es nyári kísérletek eredményeinek ismeretében a későbbiekben az imágók rajzásmegfigyelésére már egységesen az előzetesen leghatékonyabbnak bizonyult fluoreszcens sárga ragacsos fogólapokat alkalmaztuk. A fogólapok egységes csapdázási eredményei igazolták, hogy az egyes fajták felett repülő tripszek számában nincs eltérés (**13. ábra, 16. ábra**). A korai fajtacsoportba tartozó fajták a klímaváltozás okán, és az egyre gyakoribb gyors felmelegedéssel járó tavaszi időjárás következtében a nyári állományokhoz hasonlóan egyre nagyobb mértékben ki vannak téve a dohánytripsz kártételének, azonban a fajták rezisztencia szintjéről legtöbb esetben még nagyon csekély információval rendelkezünk. A 2012. és 2013. között beállított korai káposzta kísérletek igazolták, hogy a korai fajtacsoportba tartozó fajták között is jelentős eltérések lehetnek a tripsz rezisztencia szintjében (**15. ábra, 18. ábra**). A két vizsgált év alapján elmondható, hogy kedvező környezeti körülmények között a fejekben növekvő egyedszámú tripsz populációk jelentős károkat is okozhatnak, még a nagyobb rezisztencia szinttel rendelkező fajtákban is.

A káposztafejekbe betelepülő egyedek mennyiségének, valamint az ott tovább szaporodó utódgenerációk méretének nyomonkövetése nagy segítséget jelent a kutatók számára a rovar azon fejlődési stádiumának, valamint kártevő és a növény közti azon kölcsönhatás jellegének meghatározásában, mely a rezisztencia mértékére nézve legnagyobb hatással bír. A feltételezések alapján, miszerint a káposztafej záródását megelőző időszak során betelepülő egyedek és azok utódgenerációi a fej záródását követően a szoroson egymásra simuló levélrétegek között csapdába esnek (FAIL és mtsai. 2013), így a későbbi generációk a fejben maradnak és tovább szaporodnak a legkésőbbi betakarítási időpontokig. Mindkét év kísérleteiben tapasztaltuk, hogy az érzékenyebb, vagyis a nagyobb mértékű kártételt mutató fajták esetében a fejekben talált imágók relatív gyakorisága nagyjából követte a területre kihelyezett fogólapok által mutatott rajzási görbéket. A rezisztens, kisebb kártételt elszenvedő fajták esetében ez a megállapítás nem állt fenn (**13. ábra, 16. ábra**). Ez a megfigyelés megfelel annak az elméletnek is, miszerint az antixenozis legalább részben szerepet játszik a fejes káposzta dohánytripsz rezisztenciájának kialakításában (FAIL és mtsai. 2008, FAIL és mtsai. 2013), de ugyanakkor a fejképződés kezdeti szakaszán a rezisztens fajtákban is megjelenő imágók számának szintje további rezisztenciamechanizmusok jelenlétére is utal. A dohánytripsz nőstények partenogenezis útján képesek akár 80-100 tojást is rakni a számukra megfelelő gazdanövényen. Lehetséges, hogy a rezisztens fajtákban az egyedek számának folyamatosan alacsony szintje eddig még ismeretlen, olyan biokémiai anyagok jelenlétének következménye, melyek negatív irányban befolyásolják a betelepülő egyedek

táplálkozását és szaporodását, a tojások kelési arányát, vagy a fiatal nemzedékek túlélési esélyeit (FAIL és mtsai. 2013, STONER és SHELTON 1988b).

A kísérleteink során a betelepülő imágók számában a rezisztens 'Jetodor' és az érzékenyebb 'Pandion' fajták között nem mutatkozott jelentős különbség az első évben, ezért az ezt követő szezonban a 'Pandion' fajtát a tripsz kártételével szemben még érzékenyebbnek mutató 'Jetma' fajtára cseréltük. Ekkor már látszott, hogy az imágók a két fajta közül a 'Jetma'-ba szignifikánsan nagyobb számban települtek be, mint a nagyobb rezisztencia szinttel rendelkező 'Jetodor' fajtába (**16. ábra**). Mindkét kísérletünkre igaz, hogy a rezisztens és fogékony fajták fejeiben fogott imágók száma között egyik szedés esetén sem találtunk szignifikáns különbségeket. 2013-ban az érzékeny fajtában a lárvák száma az imágókéhoz szemben olyan meredeken emelkedett, hogy a rezisztens fajtában tapasztalt érték többszörösét érte el az utolsó betakarítási időpontra (**17. ábra**). Ez a mennyiségi eltérés már semmiképpen sem magyarázható a betelepülő egyedek számában tapasztalt kismértékű eltéréssel. A lárvák száma és a kártétel mértéke között fennálló - az imágók számával végzett számításoknál tapasztalhatóhoz viszonyított - jóval erősebb korreláció arra utal, hogy a vizsgált fajtákban a tripsz kártétel mélységét és súlyosságát sokkal inkább a betelepülő imágók adott fajtában realizálódó reprodukciós potenciálja, és ezzel együtt az utódgenerációk mérete határozza meg, mint a kezdetekkor betelepülő egyedek száma. Ezáltal a magasabb rezisztencia szintet mutató 'Jetodor' fajta eredményeit tekintve a rezisztencia kialakításában az antibiózis szerepét kell kiemelnünk, ugyanakkor a legnagyobb szintű rezisztencia kialakulásához kétségkívül több különböző mechanizmus együttes hatása kívánatos. Eredményeink igazolják, hogy a fejes káposzta tripsz rezisztenciája több különböző forrásból is adódhat és a kártevő fejlődését vagy reprodukcióját befolyásoló számos morfológiai, vagy biokémiai növényi tulajdonság befolyásolhatja. Az imágók számának kis eltérése ellenére fennálló különbségek a kártétel mértékében arra engednek következtetni, hogy a dohánytripsz által a fejek belsejében okozott kártétel mértékét a táplálkozó rovarok mennyiségén túl befolyásolhatja az adott növény válaszreakciója, a szöveteken a szúrás helyén beinduló kalluszosodási folyamat erőssége. Ezen elmélet igazolásához vagy elvetéséhez teljesen kontrollált körülmények között beállított kísérletek szükségesek. A fejekben gyűjtött egyedek számában tapasztalt különbségek a fajták között, valamint a tenyésztési időszak különböző időszakai között megmutatják, hogy még a kártevő optimális fejlődési körülményeitől eltérő időjárás esetén is súlyos kártétel alakulhat ki az érzékenyebb fajtákban. Több előzetes tanulmány is javasolja a fejes káposzta állományokban a dohánytripsz kártétel minimalizálására az ültetési időpont kevésbé érintett időszakokra való időzítést (JENSER és mtsai. 2003, STONER és SHELTON 1988a), azonban ez a módszer nem teljesen megbízható, továbbá az ültetési időpont változtatása a legkorábbi szegmens termesztésében nem megoldható. Ezen időszakban a koraiság a legfontosabb értékmérő

tulajdonság, a termék értékesítési ára nagymértékben és gyorsan esik, amint a betakarítás nagy területeken megkezdődik. A 2012-es évben a kártétel a piacképes (átlagosan 0,75 kg-ot elérő méretű) fejekben 4-8 levélréteg mélységéig jelentkezett (**15. ábra**), a kártétel megjelenése pedig csökkent minőségű terméket eredményezett. A két év tapasztalatai alapján megállapíthatjuk, hogy a dohánytripsz imágóinak betelepülésére és a fejekben a későbbi generációk elszaporodására magyarországi körülmények között már áprilistól számítanunk kell, így a továbbiakban a korai szegmens fejeskáposzta-fajtáinak fejlesztésén dolgozó szakembereknek a dohánytripsz-rezisztenciára is nagyobb figyelmet kell fordítaniuk. Az igazán hatékony, stabil dohánytripsz-rezisztenciát nem lehet csak antixenotikus vagy csupán antibiotikus hatásokra történő indirekt szelekcióval elérni, ahhoz mindkét növényi-rezisztencia típus együttes kifejeződése szükséges.

6.2 A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának és egyéb vizsgált tulajdonságainak genetikai háttere

A fejeskáposzta dohánytripsz-rezisztenciájának térképezéséhez a rezisztens 'Parent1' és az érzékeny 'Parent2' szülővonalak segítségével a rezisztencia genetikai hátterének jobb megismeréséhez használható populációt állítottunk elő. Az eredetileg tervezett 400 RIL családból - főként a beltenyésztéses vonalelőállítást nehezítő, a káposzta S-allélrendszerén alapuló öninkompatibilitása okán - végül 210 vonalról sikerült a térképezéshez szükséges mennyiségben előállítani a magokat. A 210 RIL vizsgálata azonban így is elegendőnek bizonyult, hogy több dohánytripsz-rezisztenciával kapcsolatos öröklődő QTL-t is azonosíthassunk. A térképezési kísérlet évében, 2016-ban az átlagosnál jóval hűvösebb és csapadékosabb nyár (7. Melléklet) a dohánytripszek betelepülésének és elszaporodásának nem biztosított ideális körülményeket. Ezzel együtt is elmondható, hogy a populáció érzékenyebb vonalaiban még ilyen kedvezőtlen körülmények között is jelentős mértékű kártétel jelent meg, mely biztosított minket a térképezési munka kivitelezhetőségéről. A két szülő dohánytripsz kártételében mutatkozó nagymértékű eltéréssel együtt az egyéb morfológiai tulajdonságaiban megmutatkozó csekélyebb mértékű különbségek ideális alapot jelentettek, hogy valóban a dohánytripsz ellenállósággal és az azzal összefüggő növényi tulajdonságokkal szoros kapcsoltságot mutató régiókat tudjuk azonosítani. A térképezés során kapcsoltságot mutató régiók segítségével együttesen egy adott fenotípus rezisztenciaszintjét akár 60%-ban is képesek lehetünk előre jelezni a vizsgálatban használt genetikai háttérben (**3. táblázat**). A szülővonalak egymáshoz megjelenésükben hasonló, tárolási típusú vonalak, de származásuk és genetikai háttérük eltérő. Bizonyos tulajdonságokra nézve a későbbi generációkban a két szülővonal értékeinél nagyobb eltéréseket is tapasztalhattunk (**19. ábra**). Ez lehetővé tette további, a dohánytripsz-rezisztenciával összefüggést bizonyító, vagy attól

függetlenül öröklődő növényi tulajdonágok térképezését is egyazon populáción. Mivel a populáció tervezésénél az elsődleges cél a dohánytripsz-rezisztencia vizsgálata volt, az egyéb tulajdonságokkal kapcsoltságot mutató régiók térképezésére természetesen alkalmasabb lenne egy kifejezetten annak céljára előállított populáció vizsgálata, de jelen állomány is alkalmasnak bizonyult néhány QTL, és a dohánytripsz-rezisztenciával kapcsolt QTL-ekkel fennálló összefüggéseinek vizsgálatára.

A dohánytripsz kártétel tekintetében a vizsgált F5-ös generációjú RIL családok rendkívül széles spektrumú variabilitást mutattak. Bizonyos családok átlagos értéke messze meghaladta az érzékeny szülővonalban tapasztalt kártétel mértékét, mely már önmagában is a tulajdonság bonyolultabb genetikai szabályozására utal (**19. ábra**). A térképezési populációban gyűjtött tripsz kártételt leíró adatok és az egyéb tulajdonságokat jellemző adatsorok összevetésével a rezisztenciával legnagyobb mértékű összefüggést a fejek kitöltöttségével, ezt követően a levelek viaszbevonatával mutattunk ki (8. Melléklet). Ugyanakkor, csupán a levelek viaszbevonatát vagy a fejek kitöltöttségének a mértékét figyelembe véve végzett szelekciós nemesítés önmagában nem feltétlenül elegendő a megbízható rezisztenciával rendelkező és jól termesztető fajták előállításához. A dohánytripsz-rezisztenciára legnagyobb hatással rendelkező Ttq1 a 2-es kromoszómán azonosított régiójának a viaszosság, a levélszín és a fej kitöltöttségének térképezése során is szignifikáns hatását igazolta. A Ttq1 és Lcol1 QTL-ek konfidencia intervallumai pedig átfedésben vannak. A tripsz rezisztencia másik nagyhatású Ttq2 QTL-je, mely a 7-es kromoszómán található, a Ttq1-hez hasonlóan szintén szignifikáns hatással bír a viaszosság, a növény színe, a fejet alkotó levelek záródása és a fejköltöttség, továbbá a fejtömeg kialakításában. A harmadik, kisebb hatással bíró Ttq3 QTL pedig a fejköltöttség harmadik Denq3 QTL-éhez igen közeli pozícióban helyezkedik el a 8-as kromoszómán (**3. táblázat, 4. táblázat**).

Az egyes, tripsz rezisztencia szintjével összefüggésében álló kromoszómarégiókhoz legközelebb valószínűsített SNP markerek fenotípusra gyakorolt hatását áttekintve képet alkothatunk a két szülővonal alléljainak fenotípust módosító hatásának irányáról és mértékéről (**22. ábra**). A Chr2 és Chr8 kapcsoltsági csoportokon azonosított SO1546 és SO1554 markerek rezisztens 'Parent1' vonalból származó alléljai csökkent tripsz kártételt eredményeznek. A Chr7 kapcsoltsági csoporton azonosított SO566 markernél azonban az érzékeny szülőből származó allél nyújt nagyobb rezisztenciaszintet az utódnemzedékben. A nemesítési gyakorlatban az ilyen régiókra tervezett markerek alkalmazásával lehetőség nyílik a három QTL ideális, legnagyobb, és ez esetben akár a rezisztens szülővonal szintjét meghaladó rezisztenciát biztosító allélkombinációjának létrehozására. Több kromoszómarégió által meghatározott, kvantitatív jellegű tulajdonságok esetén a MAS elengedhetetlen azok öröklődésének követésére és ezzel a kiválasztott elit vonalakba való együttes visszakeresztezés útján történő beépítésére. Így a már

meglévő, minden szempontból ideális, de dohánytripszszel szemben érzékeny fajták rezisztens változata is előállítható. Az SO1546 és SO0566 markerek az összes érintett tulajdonságra kifejtett hatásának áttekintése ismét rávilágít a tripsz kártétel és a viaszosság között fennálló negatív, valamint a kártétel és a fej kitöltöttsége közti erős pozitív összefüggésekre. Az összefüggések a RIL családokban is nyomonkövethetőek, ahol többnyire a nagyobb mértékű dohánytripsz-rezisztenciát mutató genotípusok vastagabb viaszbevonattal, és kevésbé kompakt, lazább szerkezetű fejekkel rendelkeztek. A tripsz kártétele és a fej kitöltöttsége között kimutatható rendkívül szoros összefüggés, valamint a mindkét tulajdonság esetén azonos kromoszómarégiók hatásának azonosítását követően nem meglepő, hogy a SO1546 és SO0566 markerek között szignifikáns kölcsönhatás is fennáll mindkét tulajdonság esetében (**23. ábra**), mely az egyes QTL-ek additív hatását a megfelelő allélkombinációkban további 6,12%-kal és 7,56%-kal növelhetik a dohánytripsz-rezisztencia és fej kitöltöttségének mértékét. A fej kitöltöttségével logikusan kapcsolatban álló, a fej tömegének és dimenzióinak alapján kalkulált „fej tömörségével” kapcsolt QTL-t írtak le HONGHAO és társai 2016-ban a 2-es kromoszómán, illetve más QTL-eket is az 1-es és 3-as kromoszómákon. A háromból azonban csupán egy kísérletük bizonyította azok hatását (HONGHAO és mtsai. 2016), illetve nem találtak az általunk azonosított 7-es és 9-es kromoszómákon elhelyezkedő Denq2 és Denq3-hoz közeli régiókat.

A káposztanövény színe és a dohánytripsz kártétel között közepes erősségű összefüggést találtunk a térképezési populáció adatai alapján. A HONGHAO és társai által készített genetikai kapcsoltsági térképen megtalálható néhány, az általunk alkalmazott eljárástól eltérő, RGB skála alapú szín-értékelési módszerek segítségével azonosított, több év kísérletei alapján is megbízhatóan levélszínnel kapcsoltságot mutató QTL a fejes káposzta 5-ös, 6-os és 8-as kromoszómáin, de ezek nem voltak következetesen, minden kísérletükben szignifikáns hatásúak (HONGHAO és mtsai. 2016). Az általunk azonosított három, növény színének fenotípusos variabilitását együttesen 34%-ban meghatározó, a 2-es, 3-as és 7-es kromoszómákon található QTL-ek közül a 7-es kromoszómán található az előbbi kísérletben nem azonosították (HONGHAO és mtsai. 2016). Az általunk a 3-as kromoszómán azonosított Lcol2 QTL a növény viaszbevonatának kialakítására hatással rendelkező Waxq2 régió közvetlen közelében helyezkedik el, ezzel is alátámasztva a növény színe és a viaszbevonat vastagsága között felfedezhető összefüggéseket (**24. ábra**). Érdekes, hogy a szubjektív, szemrevételezéssel feljegyzett skála értékek ugyan mutatnak egy közepes korrelációt a dohánytripsz-kártétel mértékével, illetve sikerült is ezzel kapcsoltságot mutató kromoszómarégiókat meghatározni, azonban a relatív fényvisszaverés műszeres mérése ilyen összefüggést nem mutatott. Annak segítségével QTL-t nem sikerült azonosítanunk. Lehetséges, hogy a mi látásunkat is erősen befolyásoló viaszrétegnek a rovar döntésére kifejtett hatása erősebb, mint maga a leveleket jellemző fényvisszaverési görbe

jellege. Az egyes hullámhosszokon végzett QTL analízis valószínűleg azért nem hozott eredményt, mert ezt a tulajdonságot is számos komponens alakítja. Ahogy korábban már tárgyaltuk, fejes káposzta esetében a „háttér” képző, fejet körülölelő és a fejet alkotó levelek viszonya is nagy hatással lehet a rovar viselkedésére, mely összetett kép nehezen analizálható a levelek egy-egy pontján ismételt végzett mérésekkel. Ennek áttekintéséhez sokkal célszerűbb lenne egy olyan kamera alkalmazása, melyen keresztül teljes képet kaphatnánk a növényről a rovar szemével. Ehhez cserélhető, a fényáteresztés pontos szakaszait meghatározó szűrőkkel ellátott fényképezőgép szükséges. Az ilyen kamerákat egyelőre rendkívül nagy beruházási költség jellemzi. Remélhetőleg a technológia fejlődésével és az automatizált fenotipizálási eljárások széleskörű elterjedésével a mezőgazdaságban is, ez a későbbiekben változni fog.

A térképezési populáció tripsz kártételének mértéke és a káposztafej felső leveleinek záródása között felfedezhető volt egy közepes negatív irányú összefüggés (8. Melléklet), mely azt jelenti, hogy a jelentősebb tripsz kártétellel rendelkező családoknál a fejek záródása kevésbé szoros, a felső levelek nagyobb mértékű visszapöndörödése jellemző a magasabb tripsz rezisztenciával rendelkezőkhöz képest. Ennek magyarázata talán abban rejlik, hogy a fejek elégtelen záródásának következtében a fejesedés kezdeti és későbbi szakaszában is könnyebben jutnak be a dohánytripsz imágók, melyek számának növekedésével a későbbi utódgenerációk mérete és azok által okozott kártétel mértéke is növekedést mutathat. A fejes káposzta e tulajdonságának térképezéséről beszámoló tanulmányokat a szakirodalomban eddig nem találtunk. A levelek záródásával kapcsolt négy azonosított QTL együttesen a populációban látható fenotípus változékonyságának 34,88%-át magyarázza, mely közül a 7-es kromoszómán elhelyezkedő Protq1 és Protq2 a Ttq2, Denq2, Hweiq4 és Waxq3 QTL-ek régióiban térképeződött (**24. ábra**).

A térképezési populációban a fejek tömegének mérése és azoknak a kitöltöttséggel való összevetése lényeges információt biztosított számunkra. A két tulajdonság közti korreláció hiánya igazolta, hogy a fej kitöltöttsége nem csupán a növény állapotának jellemzésére használható, hanem genetikai faktorok által is meghatározott „fajtajellem”. Ez a tulajdonság igen erős kvantitatív jelleggel rendelkezik. A térképezési populációt nem e tulajdonság vizsgálatához terveztük, ezért a variabilitása mértéke nem volt kimagasló. Ennek ellenére lehetőségessé vált összesen öt QTL meghatározása, melyek közül csupán a Chr7-n azonosított Hwei4 helyezkedik el a tripsz ellenállóság QTL-jeinek konfidencia intervallumain belül. (**4. táblázat, 24. ábra**). A nemzetközi szakirodalomban fellelhető, káposzta fejek tömegével összefüggést mutató QTL-ek térképezési eredményeit (HONGHAO és mtsai. 2014) eredményeinkkel összehasonlítva megállapítható, hogy meghatározó régiókat találtak az 1-es, 2-es és 9-es kromoszómákon, de ezek pontos helyzete (55,9-60 cM, 27,2 cM és 72 cM pozíciókban) eltér az általunk kimutatott szignifikáns lókuszoktól (157 cM, 8,7cM és 125 cM). Mivel a genetikai kapcsoltsági térképek az

adott populációban adott markerek alapján számított rekombinációs gyakoriságokkal kalkulálnak, így különböző kutatásokban azonosított markerek egymáshoz való viszonyának biztos meghatározásához együttes alkalmazásuk, vagy azok fizikai referencia térképen való megjelenítése szükséges. A 4-es és 7-es kromoszómákon azonosított Hweiq3 és Hweiq4 régiók környezetében talált QTL-t eddig még nem publikáltak.

A világszerte megjelenő és egyre nagyobb méreteket öltő növényvédelmi problémák nyomán a növényi rezisztenciaforrások azonosítása és térképezése a kutatások fókuszába került. A legtöbb tanulmány még mindig főként a különböző kórokozók elleni rezisztencia témakörében készül. Viszonylag kevés a publikáció a növények morfológiai tulajdonságainak genetikai jellemzéséről, pedig ahogy az itt leírt eredmények is mutatják, e tulajdonságok részletesebb megismerése segítséget nyújthat a kártevők vagy kórokozók elleni összetett rezisztencia működési mechanizmusainak megértésében is. A térképezési populációban tapasztalt összefüggések is megfelelnek a korábbi évek kísérletei alapján levont következtetéseinknek, miszerint a növény leveleinek fényes hatású vastag viaszbevonatából adódó antixenotikus hatása a betelepülő imágók csökkent számának következtében hozzájárul a kártétel mérsékléséhez. Eredményeink azt is megmutatták, hogy a káposztafejlazaszerkezete tovább csökkenti a kártétel kialakulásának esélyét, vélhetően mivel az ilyen struktúrával rendelkező fejekben jellemzően az egyes levélrétegek között megtalálható nagy mennyiségű víz az apró rovar mozgását, táplálkozását és szaporodását is gátolhatja. Néhány fejcsészével foglalkozó publikációban megjelenik az olyan, nagyrészt összefüggő, vagy azonos tulajdonságot leíró jellegek értékelése, mint a fej kitöltöttsége, keménysége vagy kompaktsága, de ezeket általában a koraiság, vagyis ez esetben a növény fejlettségi állapotának jellemzőiként használják (TRDAN és mtsai. 2004; VOORRIPS és STEENHUIS 2010). Fontos megjegyezni ugyanakkor, hogy a kereskedelmi forgalomban elérhető fajták között is jelentős eltérések mutatkoznak ezekben a tulajdonságokban, még a fej teljes szedési érettségekor, vagy „túlrett” állapotában is, vagyis a fej kitöltöttsége nem csupán a fejlettségi állapottól függ, hanem az bizonyos mértékben genetikailag is meghatározott és a környezeti tényezők (mint a víz és tápanyag ellátottság) is hatással lehetnek rá. A 2016-os kísérletben lehetőségünk volt a „Tripsz rezisztens fejcsészével” szabadalmi eljárásban (LÖPTIEN 2013) lefedett, a Rijk Zwaan vetőmag vállalat tulajdonában álló káposzta néhány egyedének megtekintésére, melyben a dohánytripsz által okozott kártételt nem találtunk. A növényekre emellett vékony levélzet és nagyon laza fejcsészével volt jellemző, az egyes levélrétegek egyesével történő eltávolítása során ezért közülük nagy mennyiségű víz folyt a kezünkre. Eredményeink alapján is elmondható, hogy az ilyen szerkezetű káposzta egyértelműen kedvezőtlen körülményeket teremt a dohánytripszek fejcsészében történő tömeges elszaporodásához, vagyis annak rezisztenciája legalább részben a fejcsészéből adódik, ami miatt nem tekinthető

„piacos” terméknek. Egy fejeskáposzta-fajta esetében a dohánytripsz-rezisztencia csak egy a számos tulajdonság közül, mely a fajtát sikeressé, vagyis jól termesztethetővé és eladhatóvá teszi. Különösen igaz ez az olyan tárolási típusú káposzták esetén, amelyek segítségével a térképezést végeztük. A térképezési populációban is tapasztalható volt egy bizonyos fokú variabilitás a fej kitöltöttségében, de azok szerkezete ezzel együtt is megtartotta a hosszútávú tárolhatóságra alkalmas jelleget.

A dohánytripsz kártételének szintjével és a levelek viaszosságával kapcsoltságot mutató, azonos régióban meghatározott QTL-ek alléljainak ellentétes hatása szintén a két tulajdonság között előzetes vizsgálatokban is megállapított negatív korreláció (VOORRIPS és STEENHUIS 2010) meglétét igazolja. Nagyon kevés adat található a nemzetközi szakirodalomban a fejes káposzta agronómiai tulajdonságainak genetikai hátteréről, beleértve a levelek viaszosságának mértékére vonatkozó információkat is. A káposzta növény és fej különböző tulajdonságaival kapcsolt QTL-eket leíró tanulmányban a három szezon kísérletei alapján határoztak meg összesen négy, a káposztalevelek viaszrétegével kapcsolt QTL-t, melyek közül összesen kettő hatása volt stabilan detektálható több szezonban is (HONGHAO és mtsai. 2016). Az általunk legnagyobb hatással azonosított Waxq1-hez hasonlóan a fent hivatkozott kutatás egyik QTL-e is a 2-es kromoszóma 73,3 és 76,5 cM körüli pozícióban jelentkezett, aminek egybeesése az általunk közölt régióval nem bizonyítható pontosan. Az egyik szezonban szintén megjelent egy QTL a 3-as kromoszómán, ahogy a mi populációnkban is: az előbbi 78,9 cM pozícióban, míg utóbbi 225 cM pozícióban (HONGHAO és mtsai. 2016). Az általunk a 7-es kromoszómán azonosított Waxq3-hoz közeli régiót más tanulmányban még nem azonosítottak.

A növény által termelt viaszréteg jellege a levelek színének, vagyis fényvisszaverési tulajdonságainak való befolyásolásával kétségkívül hatással van az antixenotikus rezisztencia jelenlétére és annak hatásfokára. Ezen felül azonban egyéb módon is hatással lehet a kártevő viselkedésére, hiszen a vastag mennyiségű viaszbevonat a kisméretű rovarkártevők mozgását a levelek felületén akár fizikálisan is akadályozhatja (FAIL és mtsai. 2008, EIGENBRODE és ESPELIE 1995). A viaszbevonat három összetevője (α -amyrin, β -amyrin triterpenoidok és lupeol) szintén korrelációt mutat a tripsz kártétellel, ezáltal a viaszréteggel összefüggő, de a vizuális ingerektől eltérő módon ható további faktorok jelenlétét igazolja (TRDAN és mtsai. 2008). A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának térképezésére felépített populációban a rezisztencia és az azzal összefüggésben álló minden tulajdonság kvantitatív jellegű öröklődést mutatott. A több ponton felfedezhető átfedések és összefüggések igazolják annak fontosságát, hogy a kártevők elleni növényi rezisztencián alapuló rovarok elleni védekezésre komplex rendszerként kell tekintenünk, melynek működését számos növényi morfológiai és egyéb külső tényező is befolyásolja.

A nagy pontosságú fizikai térképek kulcsfontosságúak egy-egy faj genetikai kutatásaiban, és ezzel a nemesítők számára a MAS alapjául szolgáló térképezési tanulmányok eredményeinek kiértékelésében. Míg a genetikai kapcsoltsági térképek a távolságokat rekombinációs gyakoriságok alapján kalkulált cM mértékegységben határozzák meg, a fizikai térképeken az egyes lókuszek közti távolságok bázispárok számának megadásával jelennek meg. A TO1000DH *B. oleracea* referenciagenom a faj becsült genetikai állományát körülbelül 75%-os arányú lefedettségével (PARKIN és mtsai. 2014) kiváló eszköz számos, ebbe a fajba tartozó termesztett növény nemesítésében. A TO1000DH referenciatérkép segítségével lehetőségünk nyílt meghatározni a térképezési populációban a 2-es kromoszómára térképezett nagyhatású dohánytripsz-rezisztencia QTL-hez legközelebbi marker, valamint annak konfidencia intervallumának határait jelölő SNP markerek pozícióit, és közös ábrán áttekinteni a „Tripsz rezisztens fejes káposzta” címen 2013-ban benyújtott szabadalmi kérelemben szereplő hét markerrel együttesen (**31. ábra**). Utóbbiak közül a szabadalom alapján a BO01146 és BO0200 markereket tekinthetjük a LÖPTIEN által leírt monogénes öröklődésű rezisztenciát meghatározó génhez legközelebbi markereknek (LÖPTIEN 2013). E markerek fizikai térképen megjelenített pozíciói alapján valószínűsíthetjük, hogy a térképezési populációnkban a 2-es kromoszómán azonosított SO1546 SNP marker kapcsolatban áll a szabadalomban is leírt kromoszómaregióval. Az így elkészített kombinált fizikai térkép és a szabadalomban a hét marker megjelölésével közölt genetikai kapcsoltsági térkép (LÖPTIEN 2013) összevetésével látható, hogy az utóbbin a két legközelebbi marker között fennálló viszonylagosan nagy, 4,5 cM távolság a valóságban arányaiban még szélesebb kromoszómaregiót takarhat, mivel a szabadalmaztatott hét marker genetikai kapcsoltsági térképen és a fizikai térképen megjelenő sorrendje nem egyezik. A szabadalomban ismertett és az általunk leírt eredményekben, valamint az azok alapján levont következtetésekben tapasztalt eltérések rávilágítanak a térképezés során a minél nagyobb méretű populáció vizsgálatba vonásának fontosságára. A térképezést követően a diagnosztikai markerek fejlesztéséhez szintén lényeges a QTL-ek működésének minél szélesebb körben való tesztelése, a markerek eltérő genetikai háttérben való hatékonyságának bizonyítása, különösen az olyan komplex növényi tulajdonságok esetében, mint a rovarkártevők elleni rezisztencia.

A káposzta 2-es kromoszómáján LÖPTIEN (2013) által a szabadalmi kérelemben ismertett régió vélhetően az ugyanezen a kromoszómán általunk is azonosított régióval azonos vagy ahhoz közeli. A szabadalom leírása ugyanezen régió öröklődése alapján a tripsz rezisztenciát additív monogénes tulajdonságként jellemzi (LÖPTIEN 2013), azonban ez az általunk használt populációban tapasztalt fenotípusos variabilitást mindössze 28,04%-ban magyarázta (**3. táblázat**). A további két, 7-es és 8-as kromoszómákra térképezett QTL alapján elmondható, hogy a fejes káposztában a tripsz rezisztencia poligénes szabályozás alatt áll, és felveti annak lehetőségét, hogy

eltérő genetikai háttérrel rendelkező populációban talán még további, tripsz rezisztenciával kapcsolatos öröklődő QTL-ek azonosítása is lehetséges volna.

A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájával kapcsolatos itt ismertetett eredményeinkkel a munka nem fejeződött be, éppen csak elkezdődött. A továbbiakban célunk lesz a tripsz rezisztenciával kapcsolt három QTL finomtérképezése, melyhez a RIL családok következő, F6-os generációjának vetőmagjai már készen állnak. A következő finomtérképezési folyamat során további markerek alkalmazásával, valamint különböző genetikai variánsok vizsgálatával igyekszünk a már azonosított kromoszómaregiókon belül a QTL-ek pozícióját még pontosabban meghatározni, és azok hatását eltérő genetikai háttérű populációkban, más szegmensbe sorolható fejes káposzták esetében is igazolni. Mivel a Ttq1 és Ttq2 QTL-ek együttes hatása a harmadik, kisebb hatással rendelkező QTL nélkül is eléri a populáció variabilitásának 54%-át (**3. táblázat**), ezért érdemes lesz a három QTL-t tartalmazó variánsokat összevetni e két QTL-lel rendelkezőkkel. Ha ez a két régió már elegendő rezisztenciaszintet biztosít, az nagyban megkönnyítené és felgyorsítaná azok gyakorlati alkalmazását. Jól működő, szorosan kapcsolt molekuláris markerek segítségével lehetséges ugyan nagyobb számú QTL együttes beépítése is a kiválasztott elit nemesítési vonalakba, azonban a követendő QTL-ek számának növekedésével az ehhez szükséges idő és a költségek is jelentősen növekszenek. A QTL-ekhez szorosan kapcsolt diagnosztikai markerek használatával a nemesítésben lehetőség nyílik majd a dohánytripsz ellenállóságra való szelekció elvégzésére már a növények egyedfejlődési fázisainak kezdeti szakaszában, akár palántakorban is. Ha segítségükkel hatékonyan megjósolhatjuk az egyedek dohánytripsz-rezisztenciájának szintjét, és már korán kizárhatjuk az érzékeny egyedeket, azzal a kiültetendő kísérlet méretét is csökkenthetjük, és a legértékesebb anyagokra fókuszálhatunk. A kifejlesztett molekuláris markerek idő- és költséghatékony eljárásként nagymértékben segítik majd a nemesítőket az ellenálló vonalak és fajták előállításában, mellyel a termelők is hatékonyan vehetik fel a harcot a dohánytripsszel szemben. A változó klimatikus viszonyok, és ezzel a gyorsan elszaporodó kártevők ellen a környezetünk további vegyszer-terhelésétől mentes megoldást csakis a folyamatos kutatási munka és termékfejlesztés, a növényekben megtalálható természetes rezisztenciaforrások megismerése és alkalmazása jelentheti.

6.3 Új tudományos eredmények

1. Kísérleteinkkel igazoltuk, hogy a dohánytripsz elleni rezisztencia nagyfokú variabilitást mutat a fejeskáposzta-fajták között, a nyári termesztésű szegmensben és a legkorábbi tavaszi frisspiaci fajták esetében is, ahol a változó klimatikus viszonyok következtében

melegebb tavaszokon már áprilistól számítanunk kell a kártétel nagyobb mértékű megjelenésére.

2. Az antixenotikus rezisztencia jelentősége mellett a különböző fajták között a fejekbe betelepülő tripszek számával és az ott felszaporodó utódgenerációk méretének nyomon követésével igazoltuk az antibiotikus rezisztencia hatások jelenlétét és a nagyfokú rezisztencia kialakításában betöltött jelentőségét is.
3. Létrehoztunk egy dohánytripszszel szemben rezisztens és érzékeny szülővonalak keresztezéséből származó olyan 210 F5 RIL családból álló térképezési populációt, mely alkalmasnak bizonyult több tulajdonság genetikai térképezésére, magába foglalva a fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciáját és az azzal szoros összefüggésben álló morfológiai tulajdonságokat is.
4. Azonosítottunk a 2-es és a 7-es kromoszómákon két nagyhatású (Ttq1 és Ttq2) és a 8-as kromoszómán egy kishatású (Ttq3) QTL-t, melyek a fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájával kapcsoltságot mutatnak, és a köztük azonosított kölcsönhatásokkal együttesen a térképezési populációban tapasztalt fenotípusos variabilitás több mint 60%-át magyarázzák. Ezzel bizonyítottuk, hogy a dohánytripsz rezisztencia fejes káposztában kvantitatív jellegű, több kromoszómarégió által meghatározott tulajdonság. A vizsgálatainkban a 7. és 8. kromoszómákon elhelyezkedő QTL-ek ismereteink szerint új rezisztenciagénekként azonosíthatóak.
5. A térképezési populáció segítségével további, a dohánytripsz kártételével összefüggésben álló tulajdonságokkal kapcsolt QTL-eket azonosítottunk fejes káposztában. A levelek viaszosságával kapcsolt QTL-ek közül egy nagyhatású (Waxq1) a 2-es kromoszómán, valamint két kishatású (Waxq2 és Waxq3) a 3-as és 7-es kromoszómákra térképeződött, melyek együttesen a térképezési populációban tapasztalt fenotípusos variabilitás több mint 30%-át magyarázzák. A fej kitöltöttségével kapcsoltságot mutató QTL-ek közül a 2-es és 7-es kromoszómákon azonosított nagyhatású QTL-ek (Denq1 és Denq2) a köztük fennálló kölcsönhatással és a harmadik, 8-as kromoszómán elhelyezkedő kishatású QTL-lel (Denq3) együtt a térképezési populációban tapasztalt fenotípusos variabilitás több mint 68%-át magyarázzák.

7. ÖSSZEFOGLÁS

A fejes káposzta számos más kártevője mellett az 1980-as évek óta a dohánytripsz is jelentős károkat okoz a termelésben, főként a Magyarországot is jellemző kontinentális klimatikus viszonyok között, a nyári és kora őszi időszakokban. A tripsz táplálkozása nyomán a káposztafej belsejében kialakuló parásodás minőségi romlást, a fejek tisztításából adódó többletköltséget és nagy veszteségeket okoz a termelők számára. A tripsz ellen az egyetlen hatékony védekezési megoldás az ellenálló fajták termesztése. A kereskedelmi forgalomban elérhető fejeskáposztafajták tripsz ellenállósága között nagy különbségek mutatkoznak, de annak működési mechanizmusáról és genetikai hátteréről még nagyon kevés ismerettel rendelkezünk.

Munkánk célja volt a fejes káposztában fellelhető dohánytripsz ellenállóság variabilitásának vizsgálata a különböző termesztési igényű fajtacsoportokban, azon növényi tulajdonságok és működő rezisztenciátípusok meghatározásával, melyek jelentős szerepet játszanak a nagyfokú rezisztencia kialakításában. A három éven keresztül, nyári és kora tavaszi kereskedelmi fajtákkal végzett kísérletekben adatokat gyűjtöttünk az állományba kihelyezett eltérő színű ragacsos fogólapok csapdázási eredményeiről, a fejekben talált dohánytripsz populációk nagyságáról és az általuk okozott kártétel mértékéről. Az adatsorok elemzésével lehetőségünk nyílt a fejes káposztában megnyilvánuló dohánytripsz-rezisztencia hátterének jobb megismerésére. A fejekbe betelepülő imágók gyakorisága és a kártevő későbbiekben ott elszaporodó utódgenerációiknak mérete arra utal, hogy az ellenállóbb fajták rezisztenciájának kialakításában mind az antixenotikus, mind az antibiotikus rezisztenciátípusok jelentős szerepet játszanak. A rovar által érzékelt vizuális inger az antixenózishoz kapcsolódó, a repülő imágók gazdanövényválasztását befolyásoló egyik kulcs hatás. A különböző színű ragacsos fogólapok az UV és a látható fény tartományban tapasztalt relatív fényvisszaverési tulajdonságai és azok által fogott imágók gyakorisága alapján feltételezzük, hogy a rovar gazdanövényválasztását a felületek fényvisszaverése két hullámhosszúságon nagymértékben befolyásolja. Ezek az UV-A tartományban található 350-360 nm közötti és a 540-570 nm közötti zöldes sárga régiók. Mivel ezen régiókban a nagy intenzitású fényvisszaverés a dohánytripszre repellens (350-360 nm) illetve attraktív (540-570 nm) hatással bír, feltételezzük azt is, hogy annak vizuális rendszere legalább két, ezen régiókon belül érzékelésre képes fotoreceptor rendszerrel rendelkezik.

A rezisztencia és az azzal összefüggést mutató növényi tulajdonságok genetikai hátterének megismeréséhez egy dohánytripsz ellen magas rezisztenciaszinttel rendelkező és egy érzékeny

szülővonal keresztezéséből származó, 210 RIL F5-ös generációjú családot tartalmazó térképezési populációt hoztunk létre, mely kísérletből gyűjtött fenotípusos és genotípusos adatok összevetésével QTL analízist végeztünk. A dohánytripsz-rezisztencia térképezéséhez előállított RIL populáció szülővonalainak 15.000 SNP markerrel való vizsgálata során meghatározott, a káposzta kilenc kromoszómájának nagy részét lefedő, összesen 248 (240 kodomináns és 8 domináns) markerrel történt az F4-es generációjú családok genotipizálása. A fenotipizálást 2016-ban a Syngenta Kft. Ócsai Kísérleti Állomásán végeztük el, az alábbi tulajdonságok felvételezésével: levelek viaszbevonata, növény színe, a fej záródása, tripsz kártétel mértéke, fej tömege és a fej kitöltöttsége.

A térképezési populáció az egyes családok között nagyfokú variabilitást mutatott, a családokon belül pedig nagyfokú homogenitás jellemezte az állományt mind a tripsz által okozott kártétel, mind az egyéb növényi tulajdonságok tekintetében. Összesen három, a dohánytripsz kártétel mértékével kapcsolt QTL-t valamint azok között fennálló kölcsönhatást is sikerült azonosítanunk, melyek együttesen a populációban tapasztalt fenotípusos variabilitás több mint 60%-át magyarázták. Az azonosított kromoszóma régiók közül a Ttq1 és Ttq2 nagyhatású és a Ttq3 kishatású QTL-ek, melyek sorrendben a káposzta 2-es, 7-es és 8-as kapcsoltsági csoportjaira térképeződtek. A két szülővonalból származó allélok hatását tekintve a Ttq2 esetében a csökkent kártétel mértéket és ezzel erősebb rezisztencia szintet kölcsönző allél az érzékeny szülővonalból származik, melyből az is következik, hogy a három QTL megfelelő alléljainak kombinációjával a populáció rezisztens szülővonalának szintjét is meghaladó rezisztencia érhető el.

A dohánytripsz kártétellel szoros összefüggést mutató növényi tulajdonságok a levelek viaszbevonata és a fej kitöltöttsége. Mindkét tulajdonság esetében három QTL-t sikerült azonosítanunk, valamint az utóbbi esetében két QTL között még kölcsönhatást is tudtunk kimutatni. A viaszbevonattal kapcsolt három QTL együttesen több mint 30%-ban, a fej kitöltöttségével kapcsolt három QTL pedig több mint 68%-ban magyarázta a populációban előforduló fenotípusos variabilitást. A 2-es kromoszómán lokalizált Waxq1 és Denq1 QTL-ek a Ttq1 QTL-el azonos pozícióba, a 7-es kromoszómán lokalizált Waxq3 és Denq2 QTL-ek pedig a Ttq2 QTL közelébe, illetve azzal azonos pozícióba térképeződtek. A Waxq2 QTL-t a 3-as kromoszómán, a Denq2 QTL-t pedig a 8-as kromoszómán azonosítottuk.

A dohánytripsz kártételével csekélyebb mértékű összefüggést mutató, vagy azzal nem összefüggő tulajdonságok közül a fejek tömegével kapcsolt összesen öt, az 1-es, 2-es, 4-es, 7-es és 9-es kromoszómán azonosított QTL-ek (Hweiq1, Hweiq2, Hweiq3, Hweiq4 és Hweiq5) együttesen a családok közti tömeg értékekben tapasztalt variabilitást 32%-ot kissé meghaladó mértékben magyarázták, melyek közül egyik sem térképeződött a tripsz rezisztencia QTL-ek közelébe. A fej záródásával kapcsolt 4 azonosított QTL közül kettő a 7-es (Protq1 és Protq2), egy-

egy pedig a 8-as (Protq3) és 9-es (Protq4) kromoszómán helyezkednek el, együtt a fenotípusos variabilitást csaknem 35%-ban magyarázzák. A 7-es kromoszómán talált Protq2 QTL az ugyanezen a kromoszómán térképezett Ttq2, Waxq3 és Denq2 QTL-ek közelében található. A káposztanövény színével kapcsolt összesen három QTL a 2-es (Lcolq1), 3-as (Lcomq2) és 7-es (Lcolq3) kapcsoltsági csoportokon térképeződtek, és együttesen a fenotípusos variabilitás közel 35%-át magyarázták a populációban. A 3-as kromoszómán meghatározott Lcolq2 a viaszréteggel kapcsolt Waxq2 QTL közelében térképeződött.

Az egyes QTL-ekhez legközelebb található markerek azonosítása és az azok különböző szülővonalakból eredő allélkombinációinak fenotípusra gyakorolt hatása a dohánytripsz-rezisztencia és az azzal kapcsolt növényi tulajdonságok összefüggéseinek irányát is megmutatja. Igazolják a fejes káposztában a dohánytripsz kártétel mértékének a viaszréteg erősségével való negatív, valamint a fej kitöltöttségének mértékével való pozitív összefüggéseit, vagyis elmondhatjuk, hogy általában a magasabb szintű tripsz rezisztenciával rendelkező növények vastagabb viaszbevonattal, sötétebb színnel és lazább, kevésbé kompakt fejszerkezettel rendelkeznek. A fej záródásának módja szintén enyhe összefüggést mutat a kártétel mértékével. Valószínűsíthető, hogy a kevésbé jól záródó fejek a kártevő repülő imágói számára a fejbe való bejutást könnyítik meg, akár a kezdeti fejesedési fázist követően is.

Eredményeink alapján és a kifejlesztett térképezési populáció további generációinak vizsgálatával lehetőség nyílik majd a dohánytripsz rezisztencia finomtérképezésére, mely során meghatározott szűkebb kromoszómarégiókhoz szorosan kapcsolt molekuláris markerek tervezhetőek, azok pedig az eltérő genetikai háttérű növényeken végzett validálást követően a későbbiekben diagnosztikai céllal a gyakorlati nemesítési munkát segíthetik.

8. SUMMARY

Beside the numerous other pests of white cabbage, onion thrips also causes significant losses in the production since the 1980s, mainly in the continental climate conditions also typical for Hungary, in summer and early autumn periods. Abnormal callus development appearing after thrips feeding inside the cabbage head results quality reduce, extra costs of peeling the damaged heads and significant losses for growers. The only effective way of plant protection against thrips is growing resistant varieties. Large differences are found between the thrips resistance level of the commercial white cabbage varieties, however we have very limited knowledge about the mechanisms of the resistance, or its genetic background.

The aim of my work was to investigate the variability of white cabbage thrips resistance in the segments with different growing requirements, with identification of the plant traits and resistance types playing a significant role in development of high-level resistance. In the trials built up through three years with summer and very early spring type commercial varieties, data was collected from the different colored sticky trap sheets placed on the field, the size of the thrips populations found inside the cabbage heads and amount of the caused damage. Analyzing the data sets made it possible to collect more information about the background of thrips resistance of white cabbage. Amount of the immigrating adults and the size of the offspring generations indicates that both antixenotic and antibiotic resistance mechanisms play a role in development of the higher resistance level of some varieties. Visual stimulus detected by the insect connected to antixenosis is one of the main factors determining the flying adults' host plant selection. Based on the relative light reflectance in UV and visible light regions and frequency of the adult thrips specimens trapped we can assume that host plant selection of onion thrips is influenced by the light reflection characteristic of the surface in two different wavelength region, between 350-360 nm in UV -A range and 540-570 nm in greenish-yellow range. High reflectance in these regions has a repellent effect in the former, and attractive effect in the latter case we also assume that visual system of onion thrips contains at least two photoreceptors with sensitivity in these regions.

A mapping population containing 210 F5 generation RIL was developed to investigate the genetic background of thrips resistance and the related plant characteristics, originated from a cross between highly resistant and sensitive parental lines, and ensures the phenotypic and genotypic data to execute QTL analysis with it. Genotyping of the F4 generation families was executed with the 240 (240 co-dominant and 8 dominant) markers mostly well covering the nine chromosomes

of white cabbage and found to be polymorphic between the parental lines of RIL population developed for onion thrips resistance mapping with 15.000 SNP markers. Phenotyping was performed in the Syngenta Kft Ócsa Trial Station in 2016, by evaluating the traits following: amount of wax on the leaves, plant color, closing characteristic of the head, amount of damage caused by thrips, head weight and density of the head.

Between the families of the mapping population high variability, while within the families high homogeneity was shown in amount of damage caused by thrips and also in other plant characteristics. Altogether three QTLs associated with level of thrips damage were detected with an interaction between two of them, together explaining more than 60% of the phenotypic variability experienced in the mapping population. Ttq1 and Ttq2 were identified as major QTLs and Ttq3 as a minor QTL, mapped on the white cabbage linkage groups 2, 7 and 9 respectively. Looking at the effect of alleles derived from the two parental lines, in case of Ttq2 the allele originated from the sensitive parent line provides decreased level of damage and stronger resistance, meaning that the appropriate allele combination of the three QTLs can reach even higher level of resistance than the resistant parent line has.

Amount of wax on the leaves and head density are plant characteristics showing strong correlation with thrips damage. Three QTLs were detected for both characteristics, additionally with a small interaction between two QTLs of density. Phenotypic variance in the mapping population can be explained in more than 30% in case of the three QTLs of wax, and more than 68% in case of density. Waxq1 and Denq1 QTLs were localized in the same position to Ttq1 QTL's locus on chromosome 2, and Waxq3 and Denq2 QTLs were mapped close or in the same position to the Ttq2 QTL on chromosome 7. Waxq2 QTL was identified on chromosome 3, and Denq2 QTL was identified on chromosome 8.

Regarding plant characteristics showing low or no correlation with thrips damage, altogether five QTLs were identified associated with head weight on chromosomes 1, 2, 4, 7 and 9 (Hweiq1, Hweiq2, Hweiq3, Hweiq4 and Hweiq5), explaining a bit more than 32% of the variability in head weight of families, and none of these QTLs were mapped close to thrips resistance QTLs. Two of the four QTLs identified associated with head closing type on chromosome 7 (Protq1 and Protq2), one on chromosome 8 (Protq3) and one on chromosome 9 (Protq4) are localized, giving together almost 35% of the phenotypic variance. Protq2 QTL found on chromosome 7 is placed close to Ttq2, Waxq3 and Denq2 QTLs. The plant color associated with three QTLs were mapped on the linkage group 2 (Lcolq1), 3 (Lcolq2) and 7 (Lcolq3), and explained together almost 35% of the phenotypic variance of the mapping population. The Lcolq2 identified on chromosome 3 were localized close to the position of Waxq2 QTL.

Identification of markers mapped closest to the QTLs and effect of the different allele combinations coming from the two parent lines on the phenotype highlights direction of correlations between of thrips resistance and related plant characteristics. Markers prove negative correlation between amount of thrips damage with wax amount and positive correlation with head density, meaning in general that cabbage plants with higher thrips resistance level have thicker wax layer on the leaves with darker color and loose, less compact head structure. Type of the head closing also showed slight correlation with level of thrips damage in the head. Presumably the insufficiently closed upper head leaves makes easier for the flying adults to get inside the head, even after the early head closing stage.

Further generations of the developed mapping population and our results can raise the possibility of thrips resistance fine mapping process, resulting molecular markers closely linked to the identified narrow chromosome regions, that following the validation in different genetic background, can work as diagnostic markers and help the breeding practice.

9. ÁBRAJEGYZÉK

- 1. ábra:** Dohánytripsz imágó és dohánytripsz súlyos kártétele fejeskáposztán (Fotók: Galli Zsolt, 2010. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).....12
- 2. ábra:** A térképezési populáció három héttel az ültetés után. (Fotó: Róth Fruzsina, 2016. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).....32
- 3. ábra:** A 2011-es nyári fejeskáposzta kísérletben a ‘Quisor’, ‘Ferro’, ‘Blokto’ és ‘Lennox’ fajták, az állományokba kihelyezett sárga, fehér, kék és fluoreszcens sárga ragacsos fogólapokkal (Fotók: Galli Zsolt, 2011. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).....33
- 4. ábra:** A 2012. és 2013. évi korai termesztésű kísérletek során használt ‘Pandion’, ‘Jetodor’ és ‘Jetma’ fajták egy-egy fejének és állományának képei (Fotók: Galli Zsolt, 2012. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).....34
- 5. ábra:** A térképezési populáció szülővonalai: a dohánytripszszel szemben ellenálló ‘Parent1’ és az érzékeny ‘Parent2’ vonalak, az F1 növény fenotípusos megjelenése és a RIL családok F5-ös generációjában tapasztalt fenotípusos variabilitás. (Fotók: Galli Zsolt, Róth Fruzsina 2010., 2011., 2016. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).....35
- 6. ábra:** Korai szabadföldi kísérlet fátýolfóliás takarással, és a fátýolfólia eltávolítása után a fejesedési fázisban a kihelyezett ragacsos fogólapokkal 2013-ban a Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomásán, valamint a kísérlet értékelésében használt Berlese futtatók (Fotók:Róth Fruzsina, Jenser Gábor 2013. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása, Növényvédelmi Intézet).....37
- 7. ábra:** A káposztafejek tárolásának módja a térképezési populáció betakarítását követően, illetve az értékelés során tapasztalt fenotípusos variabilitás a dohánytripsz kártételében (Fotók: Róth fruzsina, 2016. Syngenta Kft Ócsai Kísérleti Állomása).....39
- 8. ábra:** Az egyes színcsapdák által fogott *T. tabaci* egyedek számának kumulatív értéke [(SUM±SE)/csapda] a 2011-es nyári szabadföldi fejeskáposzta kísérletben. A szignifikanciaszinteket ($p < 0,001$) az oszlopok felett látható kis betűk jelölik.....42
- 9. ábra:** A fehér, kék, sárga és fluoreszcens sárga ragacsos fogólapok fényvisszaverési görbéje a 230-400 nm-es UV tartományban (A), valamint a 400-700 nm-es látható spektrumban (B).....44
- 10. ábra:** A négy különböző színű (fehér, kék, sárga és fluoreszcens sárga) ragacsos fogólapokon fogott tripsz imágók számának kumulatív értéke az egyes fajtákban, a vizsgálati időszakokra lebontva (az azonos betűvel jelzett oszlopok közt nincs szignifikáns különbség $p < 0,01$ szinten).....45
- 11. ábra:** A dohánytripsz által okozott kártétel mélysége (TtDep=Tt) és mértéke (TtSev) vizsgált fejeskáposzta-fajtákban (‘Quisor’, ‘Ferro’, ‘Blokto’ és ‘Lennox’) a fejesedési fázis kezdetétől a szedési érettség eléréséig (minden adatpont a fajtánként és időpontonként értékelt 6 fej adatainak átlagát reprezentálja).....46
- 12. ábra:** A térképezési populáció létrehozásához használt rezisztens ‘Parent1’ és érzékeny ‘Parent2’ szülővonalak fejét körülvevő leveleinek színi oldalának (K), valamint a káposztafejet alkotó felső leveleinek fonáki oldalának (F) relatív fényvisszaverési görbéi.....47
- 13. ábra:** ‘Pandion’ és ‘Jetodor’ káposzta fajtákban talált *T. tabaci* imágók számának átlaga a 2012. május 9-től június 1-ig tartó időszak négy mintaszedési időpontjában.....48

14. ábra: A ‘Pandion’ és ‘Jetodor’ fejeskáposzta-fajták fejeiben fogott <i>T. tabaci</i> lárvák számának átlaga (a fajták közti szignifikancia különbségeket az oszlopok felett kis betű jelöli $p < 0,05$ -os szinten).....	49
15. ábra: A ‘Pandion’ és ‘Jetodor’ fejeskáposzta-fajtákban a <i>T. tabaci</i> által károsított levelek számának (a) és a kártétel 0-tól 10-es skálán meghatározott súlyosságának (b) átlaga a 2012-es korai kísérlet során. (A fajták közti szignifikancia különbségek az ábra oszlopai felett kis betűvel jelölve találhatók; $p < 0,05$).....	50
16. ábra: ‘Jetma’ és ‘Jetodor’ fejeskáposzta-fajtákban talált <i>T. tabaci</i> imágók számának átlaga a 2013. május 15-től június 12-ig tartó időszak öt mintaszedési időpontjában.....	52
17. ábra: A ‘Jetma’ és ‘Jetodor’ fejeskáposzta-fajtákban a fejekben fogott <i>T. tabaci</i> lárvák számának átlaga (a fajták közti szignifikancia különbségek az ábra oszlopai felett kis betűvel jelölve találhatók; $p < 0,05$).....	52
18. ábra: A ‘Jetma’ és ‘Jetodor’ fejeskáposzta-fajtákban a <i>T. tabaci</i> által károsított levelek számának (a) és a kártétel 0-tól 10-es skálán meghatározott súlyosságának (b) átlaga a 2013-as korai kísérlet során (a fajták közti szignifikancia különbségek az ábra oszlopai felett kis betűvel jelölve találhatók; $p < 0,05$).....	53
19. ábra: A térképezési populáció RIL családjaiban és a Parent2 szülővonalban gyűjtött fenotípusos adatok gyakoriságának eloszlása.....	56
20. ábra: A fejes káposzta térképezési populáció genetikai kapcsoltsági térképe a <i>B. oleracea</i> 9 kromoszómájának megfelelően.	57
21. ábra: A rekombináns beltenyésztett fejes káposzta térképezési populációban kivitelezett QTL elemzés eredményeként kapott LOD értékek.....	59
22. ábra: A dohánytripsz által okozott kártétellel, a káposztafejeket körülvevő leveleken a viaszbevonat erősségével és a fejek kitöltöttségével kapcsoltságot mutató QTL-ekhez legközelebb térképezett markerek hatása a vizsgált tulajdonságok fenotípusának kialakítására a térképezési populációban.....	61
23. ábra: Az SO1546 (Chr 2) és SO566 (Chr 7) markerek különböző allélváltozatainak kölcsönhatása a dohánytripsz kártétel (Tt) és a fej belső kitöltöttség (DEN) mértékének meghatározásában a fejes káposzta térképezési populációban.....	62
24. ábra: A fejes káposzta térképezési populációban azonosított QTL-ek és azok konfidencia intervalluma.....	64
25. ábra: A fejes káposzta térképezési populáció genetikai kapcsoltsági térképe a fej tömegére kimutatott QTL-ek feltételezett pozíciójának megjelölésével.....	66
26. ábra: A káposztafej tömegével kapcsoltságot mutató QTL-ekhez legközelebb térképezett markerek hatása a vizsgált tulajdonság fenotípusának kialakítására a dohánytripsz-rezisztencia térképezésére létrehozott populációban.....	67
27. ábra: A fejes káposzta térképezési populáció kapcsoltsági térképe a káposzta növények színével kapcsoltságot mutató QTL-ek feltételezett pozíciójának megjelölésével.....	68
28. ábra: A káposztafej alkotó levelek színével kapcsoltságot mutató QTL-ekhez legközelebb térképezett markerek hatása a vizsgált tulajdonság fenotípusának kialakítására a dohánytripsz-rezisztencia térképezésére létrehozott populációban.....	68

- 29. ábra:** A fejes káposzta térképezési populáció genetikai kapcsoltsági térképe és a káposztafejet alkotó leveleinek felső záródásával kapcsoltságot mutató QTL-ek feltételezett pozíciói.....69
- 30. ábra:** A káposztafejet alkotó leveleinek felső záródásával kapcsoltságot mutató QTL-ekhez legközelebb térképezett markerek hatása a vizsgált tulajdonság fenotípusának kialakítására a dohánytripsz-rezisztencia térképezésére létrehozott populációban.....70
- 31. ábra:** A káposzta 2-es kromoszómájának fizikai térképe és a „Tripsz rezisztens káposzta” szabadalmi kérelemben közölt genetikai kapcsoltsági térkép (LÖPTIEN 2013).....73

10. TÁBLAJEGYZÉK

- 1. táblázat:** A 2011. és 2016. között beállított fejes káposzta kísérletek célja.....30
- 2. táblázat:** A 2011-ben, különböző színű ragacsos lapok által fogott *T. tabaci* egyedek számának átlaga az egyes mintavételezési időszakokban.....43
- 3. táblázat:** A térképezési populációban azonosított kis-, és nagyhatású QTL-ek, valamint az azok között fennálló kölcsönhatások, melyek kapcsoltságot mutatnak a fejes káposzta dohánytripsz rezisztenciájának mértékével (Thrips), a fejet körülvevő levelek viaszbevonatának mértékével (WAX) és a fej belső struktúrájában megjelenő kitöltöttségének mértékével (DEN).....60
- 4. táblázat:** A térképezési populációban azonosított kis-, és nagyhatású QTL-ek, valamint az azok között fennálló kölcsönhatások, melyek kapcsoltságot mutatnak a káposztafej tömegével (HWEI), a káposztafejet alkotó leveleinek felső záródásával (PROT) és a növény leveleinek színével (LCOL).....71

11. MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

1. ALIMOUSAVI, S.A., HASSANDOKHT, M., MOHARRAMIPOR, S., (2007): Evaluation of Iranian onion germplasms for resistance to Thrips. In: *International Journal of Agriculture and Biology*, (9) 455-8. p.
2. ALSTON, D. G., DROST, D. (2008): Onion Thrips (*Thrips tabaci*), Daniel Vegetable Specialist Published by Utah State University Extension and Utah Plant Pest Diagnostic, ENT-117-08PR
3. BALÁZS, S. (2004): Zöldségtermesztők kézikönyve. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 631-639. p.
4. BALINT, J., NAGY, B.V., AND FAIL, J. (2013a): Correlations between colonization of onion thrips and leaf reflectance measures across six cabbage varieties. In: *PloS one*, 8(9). p.
5. BÁLINT, J., BURGHARDT, N., HÖHN, M.M., PÉNZES, B. FAIL, J. (2013b): Does epidermal thickness influence white cabbage resistance against onion thrips (*Thrips tabaci*)? In: *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 41(2) 444-449. p
6. BIDART-BOUZAT, M.G., KLIEBENSTEIN, D.J. (2008) Differential levels of insect herbivory in the field associated with genotypic variation in glucosinolates in *Arabidopsis thaliana*. In: *Journal of Chemical Ecology*, 34(8) 1026-1037. p.
7. BOCAK, L. (1995): Comparison of onion cultivars in view of the infestation with onion thrips (*Thrips tabaci* Lind.). (No. research)
8. BOGNÁR, S., SHANAB, L.M. (1969): Investigation on onion thrips (*Thrips tabaci* Lind.) populations. In: *Acta Phytopathologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 4: 153-161. p.
9. BONES, A.M., ROSSITER, J.T. (1996): The myrosinase-glucosinolate system, its organisation and biochemistry. In: *Physiologia Plantarum*, 97(1) 194-208. p.
10. BOX, G. E. P., COX, D. R. (1964): An Analysis of Transformations. In: *Journal of the Royal Statistical Society B*. 26: 211–252. p.
11. BROMAN, K. W., SEN, S. (2009): A Guide to QTL Mapping with R/qlt (Vol. 46). New York: Springer.

12. BRØDSGAARD, H.F. (1989): Coloured sticky traps for *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera, Thripidae) in glasshouses. In: *Journal of Applied Entomology* 107: 136-140. p.
13. BRUNNER, P. C., CHATZIVASSILIOU, E. K., KATIS, N. I., FREY, J. E. (2004): Host-associated genetic differentiation in *Thrips tabaci* (Insecta; Thysanoptera), as determined from mtDNA sequence data. In: *Heredity* 93: 314–370. p.
14. CHEN, T.Y., CHU, C.C., FITZGERALD, G., NATWICK, E.T., HENNEBERRY, T.J. (2004): Trap Evaluations for Thrips (Thysanoptera: Thripidae) and Hoverflies (Diptera: Syrphidae). In: *Environmental Entomology* 33(5) 1416-1420. p.
15. CHU, C.C., PINTER, P.J., HENNEBERRY, T.J., UMEDA, K., NATWICK, E.T., WEI Y.A., REDDY, V.R., SHREPATIS, M., (2000): Use of CC Traps with Different Trap Base Colors for Silverleaf Whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae), Thrips (Thysanoptera: Thripidae), and Leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae). In: *Journal of Economic Entomology*, 93(4) 1329-1337. p.
16. COLLARD, B. C., JAHUFER, M. Z. Z., BROUWER, J. B., PANG, E. C. K. (2005): An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts. In: *Euphytica*, 142(1) 169-196. p.
17. COUDRIET, D.L., KISHABA, A.N., MCCREIGHT, J.D., BOHN, G.W. (1979): Varietal resistance in onions to thrips. In: *Journal of Economic Entomology*, 72(4) 614-615. p.
18. CZENCZ, K. (1987): The role of coloured traps in collecting thrips fauna. p. 426-435. In: HOLMAN, J., PELIKÁN, J., DIXON, A.F.G., WEISMAN, L. (Szerk.): *Population Structure, Genetics and Taxonomy of Aphids and Thysanoptera*. SPB Academic Publishing, The Hague
19. DAMON, S.J., HAVEY, M. J. (2014): Quantitative trait loci controlling amounts and types of epicuticular waxes in onion. In: *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 139(5) 597-602. p.
20. DELETRE, E., SCHATZ, B., BOURGUET, D., CHANDRE, F., WILLIAMS, L., RATNADASS, A., MARTIN, T. (2016): Prospects for repellent in pest control: current developments and future challenges. In: *Chemoecology*, 26(4) 127-142. p.
21. DIAZ-MONTANO, J., FUCHS, M., NAULT, B.A., SHELTON, A.M. (2010): Evaluation of onion cultivars for resistance to onion thrips (Thysanoptera: Thripidae) and Iris yellow spot virus. In: *Journal of Economic Entomology*, 103(3) 925-937. p.

22. DIAZ-MONTANO, J., FUCHS, M., NAULT, B.A., FAIL, J., AND SHELTON, A.M. (2011): Onion thrips (Thysanoptera: Thripidae): a global pest of increasing concern in onion. In: *Journal of Economic Entomology*, 104(1) 1-13. p.
23. DIAZ-MONTANO, J., FAIL, J., DEUTSCHLANDER, M., NAULT, B.A., SHELTON, A.M. (2012): Characterization of resistance, evaluation of the attractiveness of plant odors, and effect of leaf color on different onion cultivars to onion thrips (Thysanoptera: Thripidae). In: *Journal of economic entomology*, 105(2) 632-641. p.
24. DOEDERLEIN, T.A., SITES, R.W. (1993): Host plant preferences of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) for onions and associated weeds on the Southern High Plains. In: *Journal of economic entomology*, 86(6) 1706-1713. p.
25. EDELSON, J. V., MAGARO, J. J. (1988): Development of onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman, as a function of temperature. In: *Southwestern Entomologist* 13: 171-176.p.
26. EIGENBRODE, S.D., ESPELIE, K.E. (1995): Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. In: *Annual Review of Entomology*, 40(1) 171-194. p.
27. EGRI, Á., FARKAS, P., BERNÁTH, B., GUERIN, P. M., FAIL, J. (2020): Spectral sensitivity of L2 biotype in the *Thrips tabaci* cryptic species complex. In: *Journal of Insect Physiology*, 121: 103999. p.
28. FAIL, J., PÉNZES, B. (2002): Dohánytripsz fejes káposztán (The onion thrips on white cabbage). *Kertészet és Szőlészet*, 51, 7-8. p.
29. FAIL, J., PÉNZES, B. (2004): Species composition of Thysanoptera in white cabbage heads. In: *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 39(1-3): 165-171. p.
30. FAIL, J., ZANA, J., AND PÉNZES, B. (2008): The role of plant characteristics in the resistance of white cabbage to onion thrips: preliminary results. In: *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 43(2) 267-275. p.
31. FAIL, J., DEUTSCHLANDER, M.E., AND SHELTON, A.M. (2013): Antixenotic resistance of cabbage to onion thrips (Thysanoptera: Thripidae). I. Light reflectance. In: *Journal of Economic Entomology*, 106(6) 2602-2612. p.
32. FAOSTAT, 2020
33. FEHÉR B. (1999): Zöldségtermesztők zsebkönyve. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 540.p.
34. FLINN, M., SMITH, M., REESE, J., GILL, B. (2001): Categories of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) biotype I in *Agilops tauschii* germplasm. In: *Journal of Economic Entomology* 94:558563 DOI 10.1603/0022-0493-94.2.558.

35. FOURNIER, F., BOIVIN, G. STEWART, R.K. (1995): Effect of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on yellow onion yields and economic thresholds for its management. In: *Journal of Economic Entomology*, 88(5) 1401-1407. p.
36. FOX, C.J., DEBRIDGE, R.W. (1977): Onion thrips injuring stored cabbage in Nova Scotia and Prince Edward Island. In: *Phytoprotection* 58: 57–58. p.
37. FREI, A., BLAIR, M.W., CARDONA, C., BEEBE, S.E., GU, H., DORN, S. (2005): QTL mapping of resistance to *Thrips palmi* Karny in common bean. In: *Crop Science*, 45(1) 379-387. p.
38. GOGGIN, F.L., LORENCE, A., TOPP, C.N. (2015): Applying high-throughput phenotyping to plant–insect interactions: picturing more resistant crops. In: *Current Opinion in Insect Science*, 9: 69-76. p.
39. HAIDER, K., GHULAM, A., ASIFA, H., GHAYOUR, A., AMJAD, A. (2014): Losses in onion (*Allium cepa*) due to onion thrips (*Thrips tabaci*)(Thysanoptera: Thripidae) and effect of weather factors on population dynamics of thrips. In: *World Applied Sciences Journal*, 32(11) 2250-2258. p.
40. HAMILTON, B.K., PIKE, L.M., SPARKS, A.N., BENDER, D.A., JONES, R.W., CANDEIA, J. DE FRANCA, G. (1999): Heritability of thrips resistance in the ‘IPA-3’ onion cultivar in South Texas. In: *Euphytica*, 109(2)117-122. p.
41. HODDLE, M.S., ROBINSON, L. MORGAN, D. (2002): Attraction of thrips (Thysanoptera: Thripidae and Aeolothripidae) to colored sticky cards in a California avocado orchard. In: *Crop Protection* 21: 383-388. p.
42. HOY, C.W., GLENISTER, C.S. (1991): Releasing *Amblyseius* spp. (Acarina: Phytoseiidae) to control *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on cabbage. In: *Entomophaga*, 36(4) 561-573. p.
43. HONGHAO, LV., WANG, Q., ZHANG, Y., YANG, L., FANG, Z., WANG, X., LIU, Y., ZHUANG, M., YAN, LIN, Y., YU, H., LIU, B. (2014): Linkage map construction using InDel and SSR markers and QTL analysis of heading traits in *Brassica oleracea* var. *capitata* L. In: *Molecular Breeding*, 34(1) 87-98. p.
44. HONGHAO, LV., WANG, Q., LIU, X., HAN, F., FANG, Z., YANG, L., ZHUANG, M., LIU, Y, LI, Z., ZHANG, Y. (2016): Whole-genome mapping reveals novel QTL clusters associated with main agronomic traits of cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). In: *Frontiers in Plant Science*, 7: 989. p.
45. HUDÁK, K., PÉNZES, B. (2004): Factors influencing the population of the onion thrips on onion. In: *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 39(1-3) 193-197. p.

46. IGLESIAS, L., HAVEY, M. J., NAULT, B. A. (2021): Management of Onion Thrips (*Thrips tabaci*) in Organic Onion Production Using Multiple IPM Tactics. In: *Insects*, 12(3) 207. P.
47. JENSER, G. (1993): Studies on the vertical distribution of some Thysanoptera species in an oak forest. In: *Journal of Pure and Applied Zoology*, 4: 233-238. p.
48. JENSER, G., MÉSZÁROS, Z., SÁRINGER, G. (1998): A szántóföldi és kertészeti növények kártevői. Mező Gazda Kiadó, Budapest. 64-73. p.
49. JENSER G., SZÉNÁSI, A., TÖRJÉK, O., GYULAI, G., KISS, E., LESZKY, L., FAIL, J. (2001): Molecular polymorphism between populations of *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) propagating on tobacco and onion. In: *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 36: 365–368. p.
50. JENSER G., BOGNÁR S., VÖRÖS G., (2003): A kártevők életmódja 197 p., 51-107 p. In: JENSER G. (Szerk.): *Integrált növényvédelem a kártevők ellen*. Mezőgazda Kiadó, Budapest
51. JENSER, G., SZÉNÁSI, Á. (2004). Review of the biology and vector capability of *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae). In: *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 39(1-3) 137-155. p.
52. JENSER, G., ALMÁSI, A., KAZINCZI, G., TAKÁCS, A., SZÉNÁSI, Á., GÁBORJÁNYI, R. (2009): Ecological background of the epidemics of Tomato spotted wilt virus in Central Europe. In: *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 44: 213-223. p.
53. KAHRER, A. (1992): Monitoring the timing of peak flight activity of *Thrips tabaci* in cabbage fields. In: *Bulletin OILB/SROP* 15: 28–35. p.
54. KHATTAK, M.K., ALI, S., CHISHTI, J.I. (2004): Varietal resistance of mungbean (*Vigna radiata* L.) against whitefly (*Bemisia tabaci* Genn.), jassid (*Amrasca devastans* Dist.), and thrips (*Thrips tabaci* Lind.). In: *Pakistan Entomol*, 26(1) 9-12. p.
55. KIRÁLY, K. D., REITER, D., FARKAS, P., SOJNÓCZKI, A., FAIL, J. (2015): A dohánytripsz (*Thrips tabaci* LINDEMAN, 1889) fajkomplex. In: *Növényvédelem*, 51(7): 317-324. p.
56. KIRK, W.D. (1984): Ecologically selective coloured traps. In: *Ecological Entomology*, 9(1) 35-41. p.
57. KLIEBENSTEIN, D.J. (2018): Quantitative genetics and genomics of plant resistance to insects. In: *Annual Plant Reviews online*, 235-262. p.

58. KOGAN, M., ORTMAN, E. (1978): Antixenosis: a new term proposed to define Painter's "nonpreference" modality of resistance. In: *Bulletin of the Entomological Society of America*, 24:175-176 DOI 10.1093/besa/24.2.175.
59. KOSCHIER, E. H., SEDY, K. A., NOVAK, J. (2002): Influence of plant volatiles on feeding damage caused by the onion thrips *Thrips tabaci*. In: *Crop Protection* 21(5) 419-425. p.
60. LI, X. W., FAIL, J., WANG, P., FENG, J. N., SHELTON, A. M. (2014): Performance of arrhenotokous and thelytokous *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on onion and cabbage and its implications on evolution and pest management. In: *Journal of Economic Entomology*, 107(4) 1526-1534. p.
61. LINDERS, E.G.A., NICOLET, J.L.M.E., VAN WIJK, H.J. (2015): U.S. Patent No. 8,993,855. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office.
62. LINTNER, J. A. (1892): A thrips attack on cabbage. In: *Country Gentleman* 57: 809.p.
63. LIU, T.X., CHU, C.C. (2004): Comparison of absolute estimates of *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) with field visual counting and sticky traps in onion field in South Texas. In: *Southwestern Entomologist*, 29(2) 83-89. p.
64. LOWE, H.J.B., MURPHY, G.J.P., PARKER, M.L. (1985): Non-glaucousness, a probable aphid-resistance character of wheat. In: *Annals of Applied Biology*, 106(3) 555-560. p.
65. LÖPTIEN, H., (2013) Thrips resistant cabbage,
<https://patents.google.com/patent/WO2013156566A1/en>
66. LUCAS, M.R., EHLERS, J.D., ROBERTS, P.A., CLOSE, T.J. (2012): Markers for quantitative inheritance of resistance to foliar thrips in cowpea. In: *Crop Science*, 52(5) 2075-2081. p.
67. MAHARIJAYA, A., VOSMAN, B., VERSTAPPEN, F., STEENHUIS-BROERS, G., MUMM, R., PURWITO, A., VISSER, R.G., VOORRIPS, R.E. (2012): Resistance factors in pepper inhibit larval development of thrips (*Frankliniella occidentalis*). In: *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 145(1) 62-71. p.
68. MAHARIJAYA, A., VOSMAN, B., STEENHUIS-BROERS, G., PELGROM, K., PURWITO, A., VISSER, R.G., VOORRIPS, R.E. (2015): QTL mapping of thrips resistance in pepper. In: *Theoretical and Applied Genetics*, 128(10) 1945-1956. p.
69. MAKABE, T., FUTAMURA, T., NOUDOMI, T., WAKAKUWA, M., ARIKAWA, K. (2014): Phototaxis of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* and onion thrips, *Thrips tabaci* and the possibility of controlling thrips using ultraviolet-emitting

- trap in the greenhouse of Satsuma Mandarin (*Citrus unshiu*). In: *Japanese Journal of Applied Entomology & Zoology*, 58(3). p.
70. MARIS, P.C., JOOSTEN, N.N., PETERS, D., GOLDBACH, R.W. (2003a): Thrips resistance in pepper and its consequences for the acquisition and inoculation of tomato spotted wilt virus by the western flower thrips. In: *Phytopathology*, 93(1) 96-101. p.
71. MARIS, P.C., JOOSTEN, N.N., GOLDBACH, R.W., PETERS, D. (2003b): Restricted spread of tomato spotted wilt virus in thrips-resistant pepper. In: *Phytopathology*, 93(10) 1223-1227. p.
72. MARIS, P.C., JOOSTEN, N.N., GOLDBACH, R.W., PETERS, D. (2004): Decreased preference and reproduction, and increased mortality of *Frankliniella occidentalis* on thrips-resistant pepper plants. In: *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 113(3) 149-155. p.
73. MATTESON, N., TERRY, I., ASCOLI-CHRISTENSEN, A., GILBERT, C. (1992): Spectral efficiency of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. In: *Journal of Insect Physiology* 38: 453-459. p.
74. MITCHELL, C., BRENNAN, R.M., GRAHAM, J., KARLEY, A.J. (2016): Plant defense against herbivorous pests: exploiting resistance and tolerance traits for sustainable crop protection. In: *Frontiers in plant science*, 7: 1132. p.
75. MOHAN, M., NAIR, S., BHAGWAT, A., KRISHNA, T.G., YANO, M., BHATIA, C.R., SASAKI, T., (1997): Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. In: *Molecular Breeding*, 3: 87–103. p.
76. MOFFITT, H.R. (1964): A colour preference of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. In: *Journal of Economic Entomology*, 57(4) 604-605. p.
77. MUCHERO, W., EHLERS, J.D., ROBERTS, P.A. (2010): QTL analysis for resistance to foliar damage caused by *Thrips tabaci* and *Frankliniella schultzei* (Thysanoptera: Thripidae) feeding in cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. In: *Molecular Breeding*, 25(1) 47-56. p.
78. OMO-IKERODAH, E.E., FAWOLE, I., FATOKUN, C.A. (2008): Genetic mapping of quantitative trait loci (QTLs) with effects on resistance to flower bud thrips (*Megalurothrips sjostedti*) identified in recombinant inbred lines of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp). In: *African Journal of Biotechnology*, 7(3). p.
79. PARKIN, I. A., KOH, C., TANG, H., ROBINSON, S. J., KAGALE, S., CLARKE, W. E., DENOEUDE, F. (2014): Transcriptome and methylome profiling reveals relics of genome dominance in the mesopolyploid *Brassica oleracea*. In: *Genome biology*, 15(6) 1-18. p.

80. PATERSON, A.H., (1996): Making genetic maps. pp. 23–39. In: A.H. PATERSON (Szerk.): *Genome Mapping in Plants*, R. G. Landes Company, San Diego, California; Academic Press, Austin, Texas.
81. PÉNZES B. (2001): A káposztafélék kártevői. 661 p., 410-424 p. In: GLITS M., HORVÁTH J., KUROLI G., PETRÓCZI I. (Szerk.): *Növényvédelem*. Mezőgazda kiadó, Budapest,
82. PÉNZES, B., SZAN, SZ., FERENCZY, A. (1996): Damage of *Thrips tabaci* on cabbage varieties Hungary. In: *Folia Entomologica Hungarica*, 47: 127–137. p.
83. PETERSON, R.K., VARELLA, A.C., HIGLEY, L.G. (2017): Tolerance: the forgotten child of plant resistance. In: *PeerJ*, 5, e3934.
84. POZZER, L., BEZERRA, I.C., KORMELINK, R., PRINS, M., PETERS, D., RESENDE, R.D.O., DE AVILA, A.C. (1999): Characterization of a tospovirus isolate of Iris yellow spot virus associated with a disease in onion fields in Brazil. In: *Plant Disease*, 83(4) 345-350. p.
85. QIU, Y., GUO, J., JING, S., TANG, M., ZHU, L., HE, G. (2011): Identification of antibiosis and tolerance in rice varieties carrying brown planthopper resistance genes. In: *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 141:224-231 DOI 10.1111/j.1570-7458.2011.01192.x
86. RISCH, N., (1992): Genetic linkage: Interpreting LOD scores. In: *Science*, 255: 803–804. p.f
87. RÓTH, F., GALLI, Z., TÓTH, M., FAIL, J., JENSER, G. (2016): The hypothesized visual system of *Thrips tabaci* (Lindeman) and *Frankliniella occidentalis* (Pergande) based on different coloured traps' catches. In: *North-Western Journal of Zoology*, 12(1) 40-49. p.
88. ŠAMEC, D., PAVLOVIĆ, I., SALOPEK-SONDI, B. (2017): White cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* f. *alba*): botanical, phytochemical and pharmacological overview. In: *Phytochemistry reviews*, 16(1) 117-135. p.
89. SHELTON, A.M., BECKER, R.F., ANDALORO, J.T. (1983): Varietal resistance to onion thrips (Thysanoptera: Thripidae) in processing cabbage. In: *Journal of Economic Entomology*, 76(1) 85-86. p.
90. SHELTON, A. M., HOY, C. W., NORTH, R.C., DICKSON, M. H., BARNARD, J. (1988): Analysis of resistance in cabbage varieties to damage by Lepidoptera and Thysanoptera. In: *Journal of Economic Entomology*, 81: 634-640. p.

91. SHELTON, A.M., WILSEY, W.T., SCHMAEDICK, M.A. (1998): Management of onion thrips (Thysanoptera: Thripidae) on cabbage by using plant resistance and insecticides. In: *Journal of Economic Entomology*, 91(1) 329-333. p.
92. SHELTON, A. M., PLATE, J., CHEN M. (2008): Advances in Control of Onion Thrips (Thysanoptera: Thripidae) in Cabbage. In: *Journal of Economic Entomology*, 101(2) 438-443. p.
93. STONER, K.A. (1990): Glossy leaf wax and plant resistance to insects in *Brassica oleracea* under natural infestation. In: *Environmental Entomology*, 19(3) 730-739. p.
94. STONER, K. A., SHELTON, A. M. (1988a): Role of non preference in the resistance of cabbage varieties to the onion thrips (Thysanoptera: Thripidae). In: *Journal of Economic Entomology*, 81: 1062-1067. p.
95. STONER, K. A., SHELTON, A. M. (1988b): Influence of variety on abundance and within-plant distribution of onion thrips (Thysanoptera: Thripidae) on cabbage. In: *Journal of Economic Entomology*, 81.4: 1190-1195. p.
96. STONER, K.A., DICKSON, M.H., SHELTON, A.M. (1989): Inheritance of resistance to damage by *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) in Cabbage. In: *Euphytica*, 40(3) 233-239. p.
97. TAMIRU, A., KHAN, Z.R., BRUCE, T.J. (2015): New directions for improving crop resistance to insects by breeding for egg induced defence. In: *Current Opinion in Insect Science*, 9: 51-55. p.
98. TERRY, L.I., LEWIS, T. (1997): Host selection, communication and reproductive behaviour. pp. 65-118. In: Lewis, T. (Szerk.): *Thrips as Crop Pests*. CAB International, Cambridge.
99. TEULON, D.A.J., PENMAN, D.R. (1992): Colour preferences of New Zealand thrips (Terebrantia: Thysanoptera). In: *New Zealand Entomologist* 15: 8-13. p.
100. TRDAN, S., ZNIDARCIC, D., ZLATIC, J. JERMAN, E., JERMAN, J. (2004). Correlation between epicuticular wax content in the leaves of early white cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) and damage caused by *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae). In: *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 39(1-3) 173-185. p.
101. TRDAN, S., MILEVOJ, L., ZEVLINA, I., RASPUDIC, E., ANDJUS, L., VIDRIH, M., BERGANT, K., VALIC, N., ZNIDARCIC, D. (2005): Feeding damage by onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae), on early white cabbage grown under insecticide-free conditions. In: *African Entomology* 13: 85-95. p.

102. TRDAN, S., VALIC, N., ZNIDARCIC, D. (2007): Field efficacy of deltamethrin in reducing damage caused by *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) on early white cabbage. In: *Journal of Pest Science*, 80: 217–223. p.
103. TRDAN, S., VALIC, N., ANDJUS, L., VOVK, I., MARTELANC, M., SIMONOSKA, B., JERMAN, J., VIDRIH, R., VIDRIH, M., ZNIDARCIC, D. (2008): Which plant compounds influence the natural resistance of cabbage against onion thrips (*Thrips tabaci* Lindeman)? In: *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 43.2: 385-395. p.
104. TRIPATHY, P., SAHOO, B.B., DAS, S.K., PRIYADARSHINI, A., PATEL, D., DASH, D.K. (2014): Adoption of IPM Approach-An Ideal Module against Thrips (*Thrips tabaci* Linderman) in Onion. In: *Advances in Crop Science and Technology*.
105. VARGHA, A., TORMA, B., BERGMAN, L.R. (2015): ROPstat: A general statistical package useful for conducting person-oriented analyses. In: *Journal for Person-Oriented Research*, 1: 87–98. p.
106. VERNON, R.S., GILLESPIE, D.R. (1990): Spectral responsiveness of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera, Thripidae) determined by trap catches in greenhouses. In: *Environmental Entomology*, 19: 1229-1241.p.
107. VILLENEUVE, F., BOSCH, J.P., LETOUZE, P., LEVALET, M. (1997): Flight activity of *Thrips tabaci* in leek fields and the possibility of forecasting the period of attack. In: *Infos CTIFL IOBC/WPRS Bulletin*, 19: 25-32. p.
108. VOORRIPS, R. E. (2002): MapChart: software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. In: *Journal of heredity*, 93(1) 77-78. p.
109. VOORRIPS, R. E., STEENHUIS-BROERS, G., TIEMENS-HULSCHER, M. VAN BUEREN E. T. L. (2008): Plant traits associated with resistance to *Thrips tabaci* in cabbage (*Brassica oleracea* var *capitata*). In: *Euphytica*, 163(3) 409-415. p.
110. VOORRIPS, R. E., STEENHUIS-BROERS, M. M. (2010): Validation of associations between plant traits and thrips damage in cabbage. In: *Breeding for resilience: a strategy for organic and low-input farming systems*, Paris, France, 1-3. (76-79.) p.
111. YUDIN, L.S., MITCHELL, W.C., CHO, J.J. (1987): Colour preference of thrips (Thysanoptera: Thripidae) with reference to aphids (Homoptera: Aphididae) and leafminers in Hawaiian lettuce farms. In: *Journal of Economic Entomology*, 80: 51-55.p.
112. WEIBEL, D.E., STARKS, K.J. (1986): Greenbug Nonpreference for Bloomless Sorghum 1. In: *Crop Science*, 26(6) 1151-1153. p.

113. WISEMAN, B.R. (1994): Plant resistance to insect in integrated pest management. In: *Plant Disease*, 78: 927–932. p.
114. ZATYKÓ F. (2004): Fejes káposzta. 356 p., 303-312 p. In: HODOSSI S., KOVÁCS A., TERBE I. (Szerk.): Zöldségtermesztés szabadföldön. Mezőgazda Kiadó, Budapest,
115. ŽNIDARČIČ, D., VIDRIH, R., GERM, M., BAN, D., TRDAN, S. (2007): Relationship between water-soluble carbohydrate composition of cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) and damage levels of onion thrips. In: *Acta Agriculturae Slovenica*, 89(1) 25-33. p.

M2. Mellékletek

1. Melléklet: A 2011 és 2016 között a Syngenta Kft. Ócsai Kísérleti Állomásán beállított kísérletek területéről vett talajminták elemzésének eredményei.

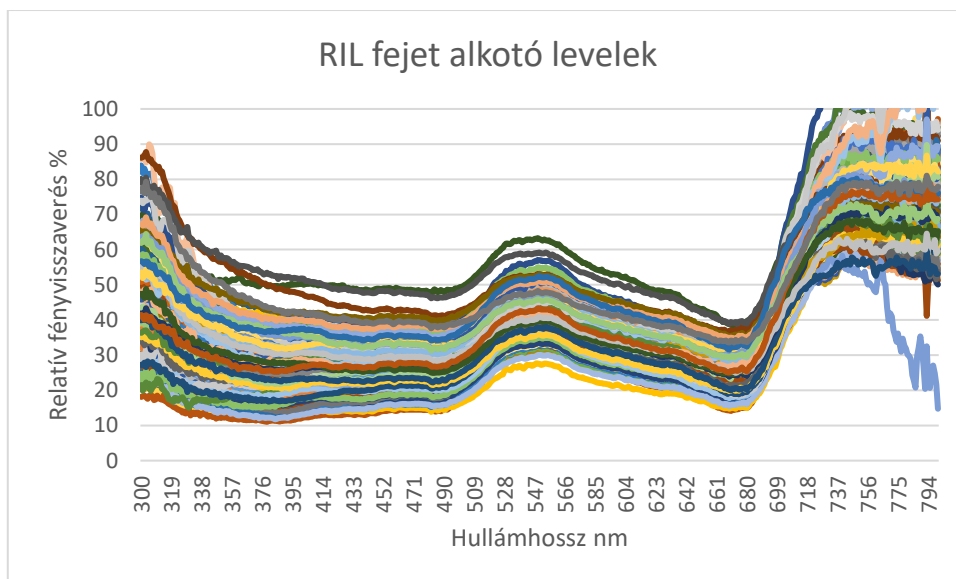
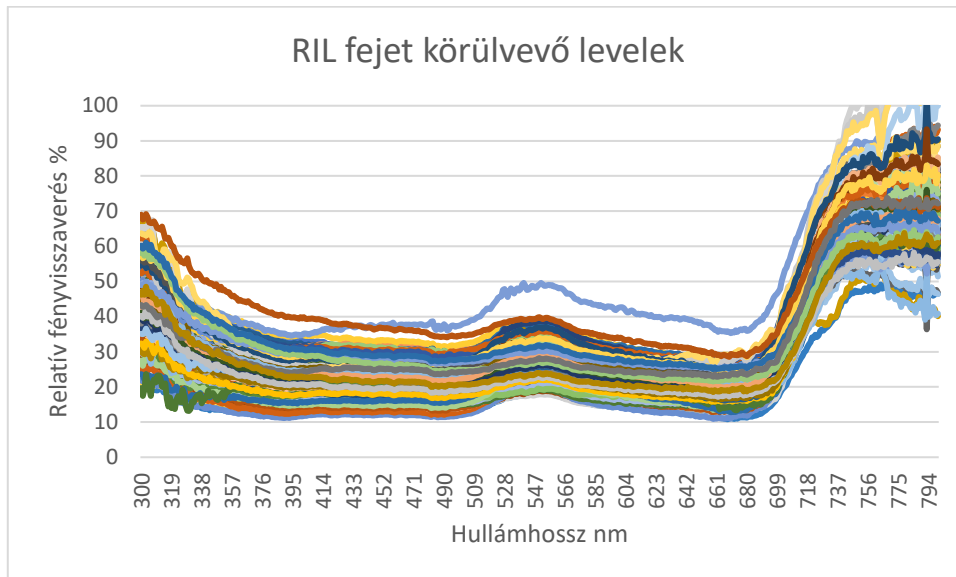
Minta szám	pH	EC	NO ₃ ⁻	P ⁻	SO ₄ ²⁻	NH ₄ ⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	Na ⁺	Fe	Mn	Zn	B	Cu
			mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	mmol/l	μmol/l	μmol/l	μmol/l	μmol/l
2011. J.parcella	8,4	0,425	2,74	< 0,10	0,81	< 0,10	0,6	1,04	0,83	1,06	0,36	0,1	0,5	0,1	0,1	17	< 0,1
2012. L.I.parcella	8,16	0,374	1,35	0,00	< 0,10	< 0,10	0,50	1,30	0,45	1,92	< 0,10	0,15	3,2	0,3	0,2	12,9	0,0
2013. A.parcella	8,28	0,338	0,90	0,14	< 0,10	< 0,10	1,00	0,75	0,25	1,20	< 0,10	1,10	7,0	0,6	3,8	16,6	< 0,1
2016 J.I.parcella	8,32	0,256	0,90	0,02	0,74	< 0,10	0,10	1,10	0,45	1,64	< 0,10	< 0,10	0,7	0,2	5,2	16,6	0,0

2. Melléklet: A 2011-es kísérlet során a különböző vizsgálati időszakokban a ragacsos lapok által fogott *T. tabaci* egyedek számának átlaga, illetve azok szignifikanciaszintje (p<0,05).

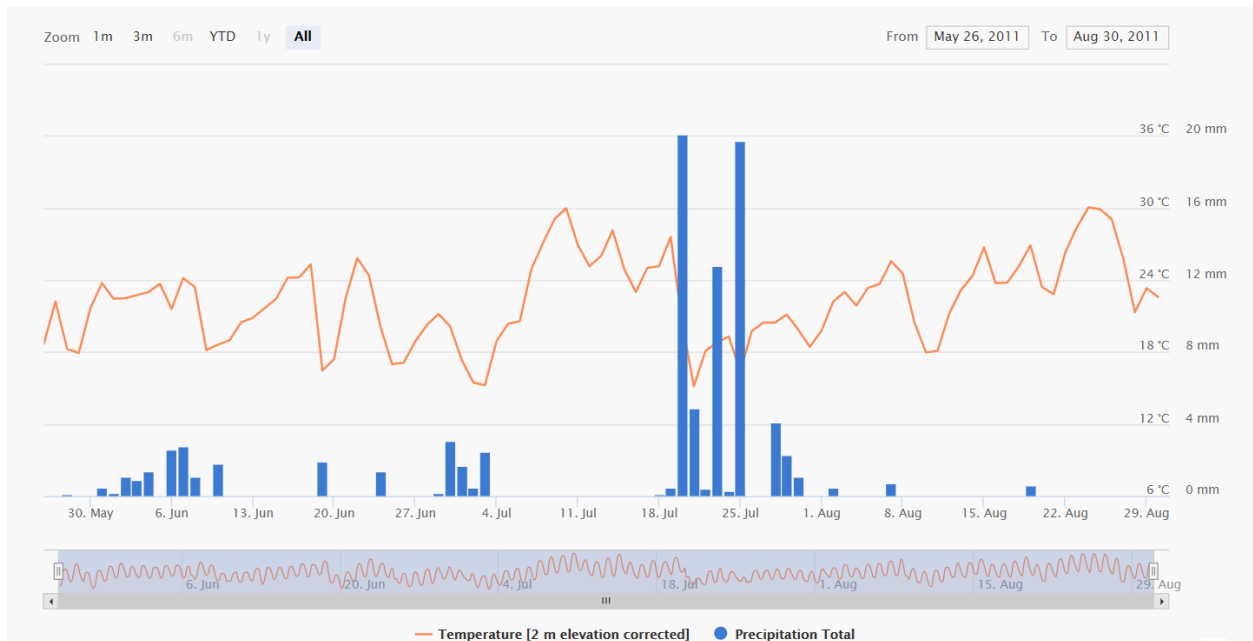
Vizsgált időszak	Tripszek számának átlaga	Std. Hiba	95% Wald konfidencia intervallum		Szignifikancia
			Alsó érték	Felső érték	
Július 5-19.	49,73	3,35	43,59	56,74	a
Július 19 - Augusztus 2.	54,52	3,71	47,72	62,29	a
Augusztus 2-16.	9,05	2,21	5,61	14,61	c
Augusztus 16-30.	28,70	2,50	24,19	34,04	b

Vizsgált tulajdonságok: Átlagos kumulatív kártétel: Tt, a káposztafejeket körülvevő levelek viaszbevonata: WAX, a fejek átlagos kitöltöttsége: DEN, a fej felső leveleinek záródása: PROT, a növény színe: LCOL, a fejek tömege: HWEL, a fejet alkotó levelek relatív fényvisszaverése 350-360 nm és 540-570 nm-en.

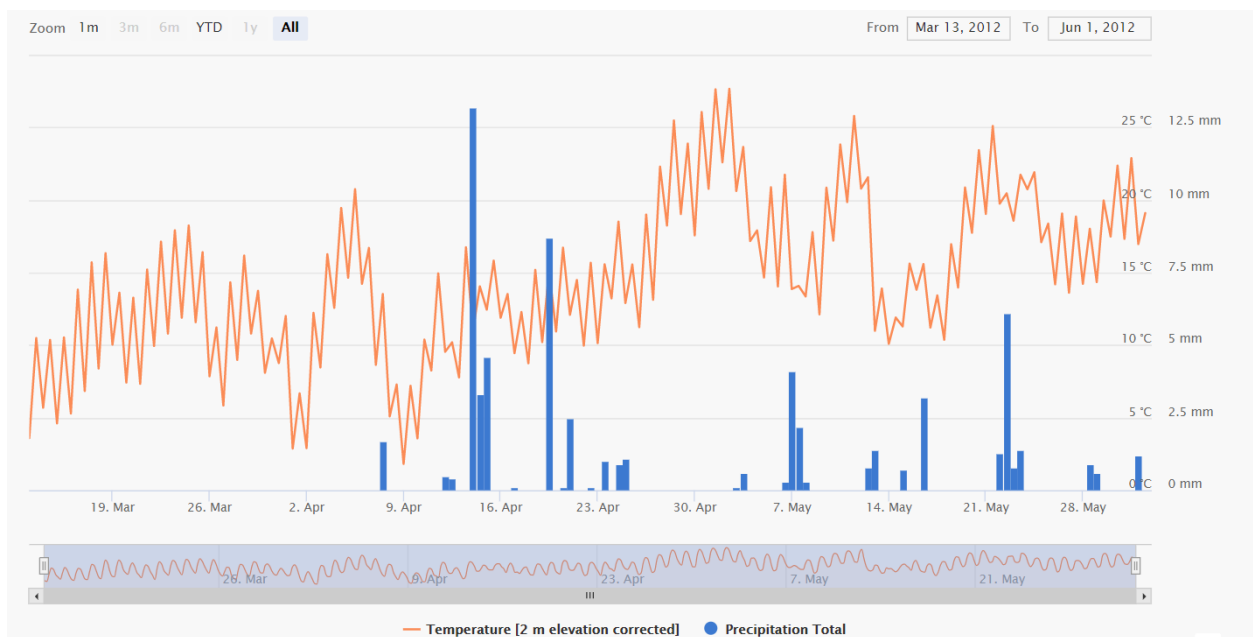
3. Melléklet: A térképezési populáció RIL családjaiban a fejet körülvevő levelek színi oldalát és a fejet alkotó leveleinek fonáki oldalát jellemző relatív fényvisszaverési görbék



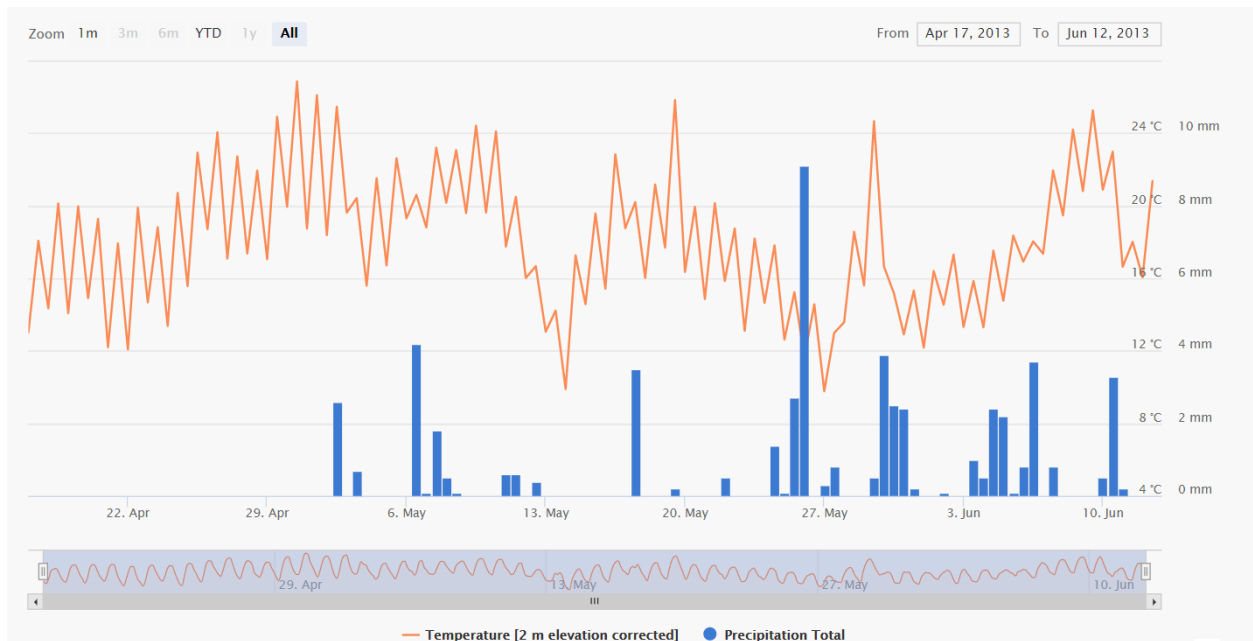
4. Melléklet: Időjárási adatok Ócsa város területére vonatkozóan a 2011-es nyári szabadföldi fejeskáposzta kísérlet tenyészidőszakában, a talajfelszín felett 2m magasságon mért óránként átlaghőmérséklet (°C), és a napi csapadék mennyiségének (mm) megjelenítésével május 26-tól augusztus 30-ig.



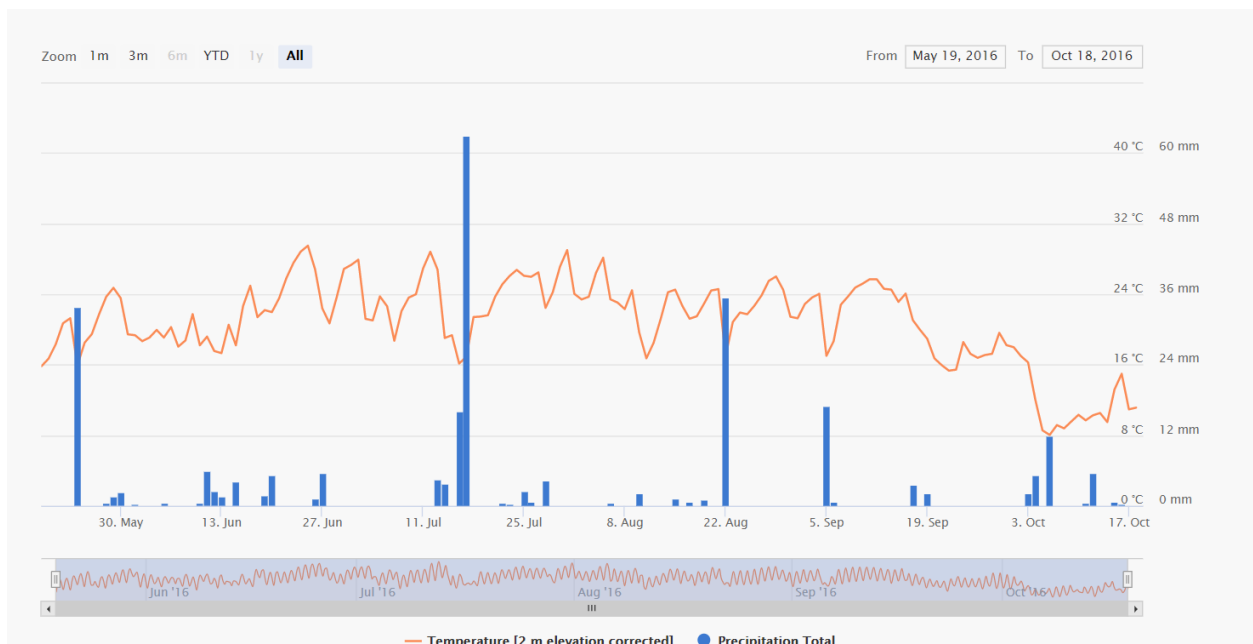
5. Melléklet: Időjárási adatok Ócsa város területére vonatkozóan a 2012-es tavaszi szabadföldi fejeskáposzta kísérlet tenyészidőszakában, a talajfelszín felett 2m magasságon mért óránként átlaghőmérséklet (°C), és a napi csapadék mennyiségének (mm) megjelenítésével március 13-tól június 1-ig.



6. Melléklet: Időjárási adatok Ócsa város területére vonatkozóan a 2013-as tavaszi szabadföldi fejeskáposzta kísérlet tenyészidőszakában, a talajfelszín felett 2m magasságon mért óránként átlaghőmérséklet (°C), és a napi csapadék mennyiségének (mm) megjelenítésével március 17-től június 12-ig.



7. Melléklet: Időjárási adatok Ócsa város területére vonatkozóan a 2016-os nyári szabadföldi fejeskáposzta kísérlet tenyészidőszakában, a talajfelszín felett 2m magasságon mért óránként átlaghőmérséklet (°C), és a napi csapadék mennyiségének (mm) megjelenítésével május 19-től október 18-ig.



8. Melléklet: A térképezési populáció egyes növényi tulajdonságainak korrelációs táblázata

	Tt	HWEI	DEN	WAX	LCOL	PROT	540-570 nm	350-360 nm
Tt	1,00							
HWEI	0,32	1,00						
DEN	0,97	0,33	1,00					
WAX	-0,49	-0,16	-0,52	1,00				
LCOL	-0,43	-0,16	-0,56	0,73	1,00			
PROT	-0,37	-0,19	-0,37	0,31	0,27	1,00		
540-570 nm	-0,06	0,04	-0,06	0,09	0,08	-0,09	1,00	
350-360 nm	-0,05	-0,06	-0,05	0,07	0,07	-0,25	0,77	1,00

9. Melléklet: A fejeskaposzta dohánytripsz-rezisztenciájával, és az azzal szoros összefüggésben álló növényi tulajdonságokkal kapcsoltságot mutató QTL-ekhez legközelebb térképeződött markerek.

SO1546:

>PRIMER_FORWARD: CTTTGTACCAAATCCAC
 >PRIMER_REVERSE: GACTTGCTCGCTGTTCTCTCAA
 >TARGET_SEQUENCE:
 GAACCAGAAGAAGCATAACCAGATTGATGATGTCTGGATACGTTAAAATTAGGATTTGCTGCAGCTCC
 TCTGTTTGTATGCACCAAAGAGCTCGAGGGGCAAACAAGTCTTGGGACTGGGACTAGAGTTTCTGC
 AGTTGTTGTTAGATCTCATGGTTTCAGGAGATGTCTGTAACGGGAAGAAGTCTCTGCATGACCGGAGAT
 GACGATGGCGATCTATCTTCAACGGGGTTACTGCTCGCAGAAGAATAGTATTTCCCTGAAGATGCAAC
 CGTCNGTTGACTCTCATCTTCTGGNGAAGAGGTGAACAGTTGTAGAGANAAGTTAGGTCTAGTGTCCCT
 GAGCGTGTAATCTGAATCCTGAGAAGGAGATGGGTGACTGCTACTGGTTCTCTCTCTCTCCAAAA
 GAGGTTAACTCTAAAGTTCTCTTTTCTAAATTGGTTGTAATGGCGTGATCAGAAGAAGTTAACTTAGTT
 TNCTCGTTGATGTCTTTGTACCC[A/G]AATCCACCCTGGGATAAAAAAGCTATGGCCTCAGGTCCAGAT
 GAACCTAAAGTTGTTGAGAGAACAGCGAGCAAGTCCATGGTAGATGGAGAAGAGACCCCATTCATAT
 CATTTTGTGGGTTTCATAGNTGAAGGNTGATCCAGATTTTTCTAGCTAAAAGTCCGATATTGTTCAACT
 TTGAGACAAGATCCACAGGCAACGGTAACGCTTTAATTTGTCAAGTATTTGAAGAAGTTGCTGTCTTT
 GTGGTACTGCAGGAGACCCATTAGGTTTAGCATCGTTCTACCTGAGAATTTGTTAATAATAAATATAT
 TTAGTACAAATATTACTAGAGAGGAGAATGATGCAGAGCCTTTTAAGTAAGTACCTTGTGCACAAGCT
 AAAGCTGTAAACAGAGCCATAACATCCATATTAGCGTTATTAGAGGTATTATTAGGAGCCACAATCTC
 CTCAGGCTGAGTTTTCTCTCCCGCTGTTATGTCCAGCCAACCTTCG

SO409

>PRIMER_FORWARD: CACTGACTATAGGATCAC
 >PRIMER_REVERSE: GGAGGAAAGATCTCAGCAAGGTT
 >TARGET_SEQUENCE:
 CTGCTACCTCCTCCTGAGAAGAAGATAAAAAGATTCAGCTGTTTGATTAACAAATTACGCAGGAAT
 AAACGAATGACTCACCTCGTGCTCTATATCTCCATTTTCAAGAGACTCCTCTTCTCAACTTGCAAGTT
 TCTAAAGGCTTCAACGAGGGTCATGGAAGANCTATCAGCATGGCTAGGATAATTTTCTGCAGCTGTAT
 AAAGTCCCCTGTAAACCAAGATTACAGAGAGGTCTAAGCATCACACTGTGTAATCATAAGACATATCA
 GTGCAAGGATGCACTAGGTAGTAATGATCTGCTTGATTACCTTGTCTCTGAAGCTTTGGCTTCGACGGA
 AAGAGCAACTTGCCAATCTTCAAAAAGATTTGAGTACTCCTCGGGATCAGCCAAGATTCTGCTGCTT

TTGAATTAATCTGTGTACAAGTGATAGGCAACTTTAAACCACAACAATCTTTCTCGATGACCACAAAT
CAACATACACTGACTATAGGAT[A/C]ACAGGGAAAAAACCTTGCTGAGATCTTTCTCCAAAGAGCT
ACTATCTCAGATACTTTGCTTGGAAGATATGATCTTGCCATCAGAGCAGCTTCAGGTATCCGGTTGCTG
GAGAAAGATAACATCGTCACACAGATAAGCAAAGGTCAA

SO566

>PRIMER_FORWARD: CGCTAGTCTGAACTTCTCTGCTA

>PRIMER_REVERSE: CGACAGCTCACTGG

>TARGET_SEQUENCE:

GCTAACAAAACCTTTATAAAAAACAGGCAAATGAGAGAAAAAAAATTAATATTGCAGAGGATGCC
AAGCAGTGAGTCCACAGCCCGCAGATCTTTGAGTTTGTTAAGCCAGACTTGAGTAATGTCGAAGAAG
AAACATGGGAAGAAGACTAGACGTTACAGAGATTGGTCATGGCGGTCACTCATTGCGTTGGCTTGT
GTACGTATTGTCCCTCTTGACCACTAAGCTACCAGTTAATAAGAAAGACTTAACTTGCTTCTTCTGCAG
CCACGNATTGATAAGGANTCATTGGAGATGCTGTCCATNGAATGTCCAAGAATAGTAGTAAACCCCAA
NCCCTCGTTTCTCACTTACACTCTACACGAGGTTCTCGAGAAGCCTTTCCAGATGTTGCATTGGACGA
GCCCTTTGTGAAAGATATTGATCCCAAGACGTGGGTTGTTAGAGGAGTTGTGAAGAATCCACAACCN
CCTTATTANCATTGACNTCCTCC[A/G]GTGAGCTGTCGATAGCAGAGAAGTTCAGACTAGCGTTTGC
AGAGAGATGCACGGTTAGCCCTAANCGAGCNAANAATGCAAGGCAACAGCAGCNTCGTGCTGAGAG
GGATTGGATGATGTCCAGTGACGANGCCAAAGCGGTGGCTTTTGCATCAAAGGCCACCAGGTCTTTGC
GCANGAAGTAGTTTGTTTACTTGTATGATGAGTGTGTTGTTATTCTCTGTATAAAAAACAAGCGTCAAAGAA
TACACAAGAGGAAGATCAGTGCATGCNNCTTCTATACTTTGNTTATGTTGTATCATTTCAGAGAGGNTT
TTTTTTGAAAGATAAAACTCTTGGCTCTGTTACTTTAATTATGAATCTGTTGTTGATGCTTCAAATTAAG
TGGTAGAAAAACGAATTANATGTAATGATATTTGTCACCTTGCATTTTCTGTTCAAACCTAAAATTAT
GATTAANCGACTTCCCAATTCCCATGGNGAAGGAACTAAAAGTAAAA

SO1618

>PRIMER_FORWARD: CCACAACACTGACCTCACCAT

>PRIMER_REVERSE: AAACCAATAACCTTTTAGAGA

>TARGET_SEQUENCE:

TATGGAGGCAAGAAAGGTGATGATCACATTAATTAACCTGAAAATAAAACACATTCATAGATGTAA
GTTATATACTCCTATTAACACATTCATAGTGTGGTGTGGTAGCCAGTCCACTCTGTAGCATTAAAGTGT
ATTCTACCGACCGGATCAGCCTGCCTCAGGTTGTCTCGGATACCTTTACACCTTGATCCGCAGCTG
TACATTGACCAACCCCAAATCCAATAGAAGCAAGCCCAACAGCCAACCCAGCAGCAATAACCGAAGC
CGATAGGGCTTATAAAAAAAGTTATATACTCTCCATTTATGTTANCAAGTTCTGTTATATGTAAACAG
AGATCTGGGATGCGTTAAGAGCTGCAGCAGAAGAAGAGGACTTATCTCTTGCACAAACCATAATCGA
GAGTGCTGGTGTGATTGTCCACAACACTGACCTCACCATTTGTTACGATGAGAAAGGTAGATAAAATA
AATTTAATTTAATTTTCTCTAAA[A/G]GGTTATTGGTTTAGTAGTTGAGGTCTTAACTTTTTGCAGGTT
CAAGTATGAACTGCCTAAATATGTTCTAAGGGATCCTTCAAACCTTGATCAGAACCAAATAAAGTAAAA
AGAAGATAGGAGANAAGCTCGTTTGTGTNTGTTTGTGTTGTCGTTCAAGGAATCATGTGTTTTAACTTA
GTTATATGGTTATNTTGTGTTGATTGTCATTTGCTGCGAGACTATGCGTATGTGAGGAGTGACATGG
ATGATATTACAGACTTCCGTAGAATTCCTCATAGTTTTTTTTTTCATAAAGANGCAGCTTTGATTAATA
AAATAGTATGAATCTATTTACCTAATCTTAACAATAATTGTAATTTACTTATCTATCTTGTCTCTAGA
TTCGTCAGCTCCTCTTTTTGTGAGTAATTCATATGGAAAAAATAATAAAATTTACTACAATAAACTCT
GCACTGCATTAACAAATTATACAGTTANGCGAAGATAACAT

SO1554

>PRIMER_FORWARD: TTGAGCCTGGTGATTTTC

>PRIMER_REVERSE: TGAGTTGGCTCCTGATAAACAC

>TARGET_SEQUENCE:

GATGATATTAATAATGTTTGTCCAAAGACGTTTTTGTATGTCACTAACTACNTGTGCATGGATGTTGCTTT
TGAAAAACAGTTTGCAGAAGGAGATGAATGGACAAGCCTCTGTGATGCTCTTGCCTCACATTTGTTGT
CTTCTGGTTTTACTTTGGCTGCAACTCTGTGCTACATTTGCGCCGGAAATGTCGACAAAACAGTAGACA
TATGGTTGAGGGACTTGAAAAAGACAATGCTGGAAAGTCTTATTCTGAGCGTGTTCAGTAAGCATT
GTTGAATTTTATATCTTGATAAACATTGAATTTGGACTTCTCTGCTCAACATTATTTCTTTTCTAAAT
AGGATCTTATGGAGAAGACTGTTGTCCTTGCTTTGGCAACCGAGAACAAGAGATTTCAGTGGCTCTTTA

TACAAACTCTTTGAGAGTTATGCTGAGATATTGGCCAGCCAAGGACTTCTTGCAACGGCTATAAAGTT
CTTAAACTTCTTGAGCCTG[A/G]TGATTTCTCATCTGAACTTTCAATATTGAGGGAACGGTTTTCTCAA
AGTGTTTATCAGGAGCCAACCTCAGACGCAGCCAAATCCATATAACCAAGCTCAGCCAGCTNTCCAGGT
TTCTTGAACATTTTGGCTTTCAGCAACAATAAAATTTCCCTCTCCTCTCATCCTTCGTACCATGAGTTATG
TATCACTTTCTTGGACCAACCTTGATTACAATTTTTTTTTTTCTGCAGCNATCNTTNACTCCAGCTCCAGT
AACCAATGCTNAGCCATCAANA ACTANTTTAGTTTCTTTAAATCCTCCTCCTCATCAACAGAGAACAAT
GGATTTTCATTCATCTACTGTATGTTTCACTTCCATCTCCATTTTATTTAGTTTATTTTTGTTTTTGACTA
ACCAAAAAACATATGTCCCCAGAGATACACNAACGCAACATACAATCCACCACCTGCTCTATATCTTA
ACTCTAAGATTCACCAAACCTGTTGTTCAACAAGTGGAA

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenekelőtt szeretnék megköszönni témavezetőimnek minden tőlük kapott segítséget. Köszönöm Dr. Galli Zsolt és Dr. Halász Júlia irányítását, szakmai és emberi támogatását a munkám során. Köszönöm, hogy lehetővé tették számomra a tudásom gyarapítását és a doktori értekezés elkészítését.

Szeretném megköszönni kollégáim, Bill Briggs, Sjaak van der Ploeg és Emidio Sabatini szakmai segítségét, és azt, hogy biztosították számomra, hogy ez a munka elkészülhessen.

Köszönetemet szeretném kifejezni Szellák Katalinnak, Annus Norbertnek és a Syngenta Kft. Ócsai Kísérleti Állomásának minden dolgozójának a kísérletek kivitelezéséért és az értékelésben nyújtott segítségért. Köszönöm nekik, hogy egy mindig kedves és segítőkész csapat része lehetek.

Köszönettel tartozom Dr. Fail Józsefnek és Dr. Jenser Gábornak[†], hogy a témakörben szerzett nagy tudásuk megosztásával és hasznos szakmai tanácsaikkal segítették munkámat. Köszönöm, hogy a kísérletek értékelése során igénybe vehettük a Növényvédelmi Kutatóintézetben található Berlese futtatókat.

Végül, de nem utolsósorban köszönöm a családomnak, főként Édesanyámnak, mert az ő segítsége nélkül nem sikerülhetett volna. Köszönöm, hogy mindvégig biztattak és segítségemre voltak, megteremtve ezzel a munkámhoz szükséges biztos hátteret.