A fejes káposzta dohánytripsz ellenállóságának növénymorfológiai és genetikai háttere

Doktori (PhD) értekezés tézisei

Rőth Fruzsina
Budapest
2022

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

A fejes káposzta dohánytripsz ellenállóságának növénymorfológiai és genetikai háttere

Doktori értekezés tézisei

Rőth Fruzsina
Budapest
2022

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

Témavezető(k): Dr. Halász Júlia

egyetemi tanár, PhD

MATE, Genetika és Biotechnológia Intézet,

Növénybiotechnológia Tanszék

Dr. Galli Zsolt

növénynemesítő, PhD

Syngenta Kft., Ócsai Kísérleti Állomás

....

Az iskolavezető jóváhagyása A témavezető(k) jóváhagyása

1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI, CÉLKITŰZÉSEK

A dohánytripsz, *Thrips tabaci* Lindeman (*Thysanoptera: Thripidae*) kártételét az 1980-as években írták le először fejes káposztán, mára pedig annak egyik legjelentősebb kártevőjévé vált. 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. Kártételével szemben az egyetlen igazán hatékony védekezési megoldást az ellenálló fajták nemesítése és termesztése jelenti. 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). A levelek UV tartományban mért reflexiója szintén összefüggéseket mutat a fejes káposzta fajták dohánytripsz ellenállóságával (FAIL és mtsai. 2013).

A nemesítési munka támogatásának másik irányvonala a rezisztenciával kapcsolt kromoszóma régiók azonosítása a genetikai térképezés segítségével. A szorosan kapcsolt molekuláris markerek tervezésével és alkalmazásával, MAS (markerekre alapozott szelekció) keretein belül lehetőség nyílik a rezisztencia nyomon követésére a környezeti tényezőktől függetlenül, már korai egyedfejlődési fázisban is. 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 a káposzta 2-es kromoszómáján. 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.

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 betelepedésének 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 kromoszómarégiók, 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.

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának különböző fajtacsoportokon belüli összehasonlításához, rajzásdinamikai megfigyelésekhez, valamint a rezisztencia genetikai hátterének vizsgálatához beállított összesen négy szabadföldi kísérlet helyszíne a Syngenta Kft. Ócsai Kísérleti Állomása volt. A dohánytripsz-rezisztencia variabilitását az egyes fajták között a nyári frisspiaci és tárolási (2011.), valamint a kora tavaszi (2012. és 2013.) szegmensekben vizsgáltuk. A fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának térképezését a 2016-os évben végeztük el. A kísérletek kivitelezése az általános termelői gyakorlatnak megfelelően történt. A vizsgálatok során 2011-ben a 'Quisor', 'Ferro', 'Bloktor' és 'Lennox', 2012-ben a 'Pandion' és 'Jetodor', 2013-ban pedig a'Pandion' és 'Jetma' fajtákat használtuk.

A térképezési populáció létrehozásához két, jó minőségű és fejszerkezetű tárolási típusú hibridek előállítására használt elit szülővonalat választottunk. A két szülővonal egymáshoz számos morfológiai tulajdonságban nagyon hasonló, dohánytripsz ellenállóságukban azonban nagyfokú eltérést mutat. A 'Parent1' szülővonalat magasabb szintű rezisztencia, a 'Parent2' szülővonalat pedig nagyfokú érzékenység jellemzi. A térképezési populáció családjainak előállítása a szülők keresztezéséből származó F1 növénytől kezdődően SSD (single seed descent) módszerrel történt, melynek eredményeként összesen 210 F5-ös generációjú RIL családot sikerült előállítani.

A fajtaösszehasonlító és rajzásdinamikai kísérletekben az állomány felett repülő imágók megfigyeléséhez, illetve a dohánytripsz színpreferenciájának vizsgálatához négy különböző színű - sárga, fehér, kék és fluoreszcens sárga - színcsapdát alkalmaztunk a Növényvédelmi Intézet (Magyar Tudományos Akadémia, www.julianki.hu/traps) CSALOMON® színcsapda családjából. A színcsapdákat a föld feletti 60 cm-es magasságon a növényállományban leszúrt nádpálcára rögzítettük. A ragacsos fogólapok és a káposztalevelek 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 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 fejben megtalálható imágók és lárvák számának pontos meghatározására is lehetőségünk nyílt a 2012-es és 2013-as kísérletekben a Növényvédelmi Intézet Berlese futtatóinak segítségével. 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.

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 levelek fényvisszaverése, a fej tömege, a fej belső szerkezeti kitöltöttsége és a dohánytripsz által okozott kártétel mértéke. A dohánytripsz kártételének meghatározása minden család mind a 4 ismétléséből betakarított, összesen 3376 fej esetében egyenként 25 levélréteg lefejtésével történt. 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 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 kapcsoltsági térkép szerkesztéséhez és a QTL analízis végrehajtásához az ‘R’ szoftver ‘qtl’ és ‘LinkageMapView’ csomagjait (BROMAN és SEN 2009) használtuk. A LOD értékek szignifikanciaszintjét ($p<0,05$ és $p<0,01$ szinteken) 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. A feltételezett QTL-ekként azonosított kromoszómarégióknak 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.

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

3. EREDMÉNYEK ÉS AZOK MEGVITATÁSA

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 szignifikánsan a legtöbb egyedet a fluoreszcens sárga színcsapdákon találtuk ($p<0,001$), mely a sárga és fehér csapdákhoz viszonyítva körülbelül 2,5-ször, míg a kék csapdához viszonyítva 4,6-szor több imágót fogott. A négy különböző színű csapda fényreflexiós spektrumát összevetve látható, hogy 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 tripszeket legnagyobb számban összegyűjtő, fluoreszcens sárga fogólap reflexiójának kiemelkedő csúcsa a látható, zöld színtartományban található 500 és 530 nm közti régióban, valamint egy mérsékeltebb csúcsa 550-560 nm-es hullámhosszúságon, mely a látható fény sárga tartományába sorolható. A különböző színű csapdák által fogott tripszek számát a fejet alkotó levelek fonáki oldalán mért átlagos reflexiójával szignifikáns negatív ($p<0,001$), illetve az UV-A tartományban található 350-360 nm és a 540-570 nm közötti zöldes sárga régiók esetében pozitív ($p<0,001$) korreláció tapasztalható. 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 fotoreceptorral rendelkezik.

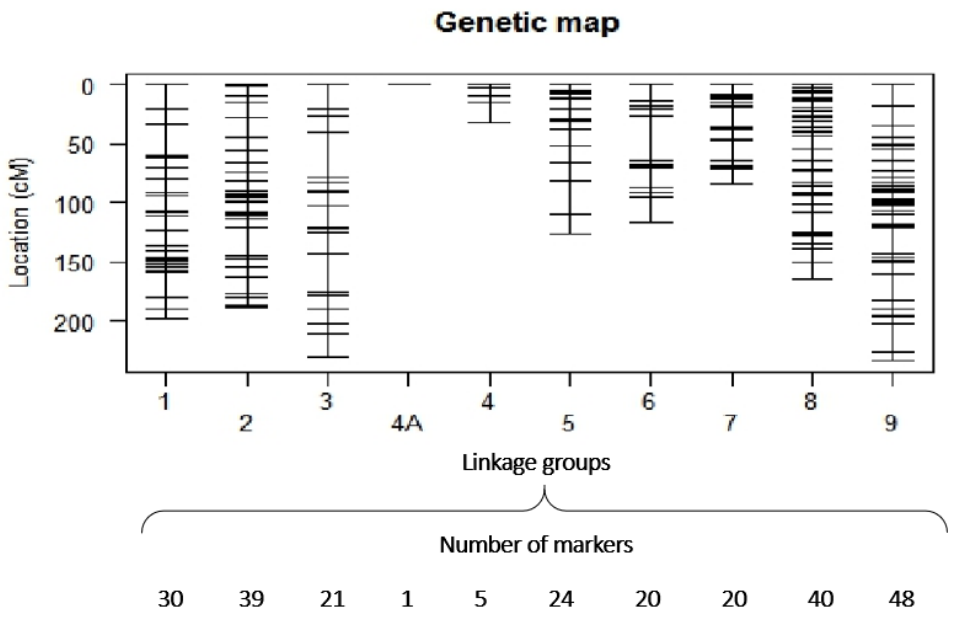
A 2012-ben és 2013-ban beállított kora tavaszi szabadföldi kísérletekben a káposztafejekben fogott imágók és lárvák száma változó mértékű összefüggéseket mutatott a fejek belsejében a dohánytripsz által okozott kártételt jellemző értékekkel. 2012-ben nem állt fenn összefüggés az imágók száma és a károsítás mélysége/TtDep (r=0,066 ns), valamint a károsítás súlyossága/TtSev (r=0,400 ns) között. 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. A lárvák száma és a kártétel mértéke között fennálló - az imágók számával végzett számításoknál tapasztalthoz 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. A korai káposzta állományokban beállított kísérleteink igazolták, hogy a korai fajtacsoportba tartozó fajták között is jelentős eltérések lehetnek a tripsz rezisztencia szintjében. 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 dohánytripsz-rezisztencia és azokat befolyásoló növényi tulajdonságok térképezésére létrehozott F5-ös RIL populáció a 2016-os nyári kísérletben az egyes családokon belül már nagyfokú fenotípusos homogenitást, az egyes családok között pedig számos növényi tulajdonság

tekintetében nagymértékű fenotípusos variabilitást mutattak. A térképezési populáció tenyészidőszaka 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 káposztafejek voltak jellemzőek. Ezzel ellentétben a dohánytripsszel 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 további felvételezett növényi tulajdonságok közül a családok közt ugyancsak nagyfokú variabilitást tapasztaltunk a fejet körülvevő káposztalevelek viaszbevonatának mennyiségében (WAX). 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 fej belső szerkezetének kitöltöttségét jellemző értékek (DEN) esetében a családok között variabilitás ehhez mérten mérsékeltebb képet mutatott. A nagy eltérések hiánya 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). Az említett három tulajdonság esetén az adatok eloszlása a normálistól eltérő volt, köztük különböző szintű korreláció volt kimutatható. A dohánytripsz által okozott kártétel (Tt) és a fejet körülvevő levelek viaszbevonata (WAX) között közepes negatív korreláció állt fenn (r= -0,49***), ennél 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 tripsz kártételének mértéke nem mutatott jelentősebb összefüggést több vizsgált tulajdonsággal, így a fejet alkotó levelek záródásával

(PROT), a növények színével (LCOL) és a fejet alkotó levelek kalkulált átlagos relatív fényvisszaverésével az UV-A tartomány 350-360 nm-es és a látható fény 540-570 nm-es tartományaiban.

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 (1.ábra). A markerek szegregálódásának aránya 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.



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

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. Mindhárom azonosított QTL hatása szignifikánsnak bizonyult, melyek közül kettő: a Chr2-n 131 cM-nél pozícionált Ttq1 és a Chr7-re 27,5 cM-nél térképezett Ttq2 nagyhatású QTL-ként, a harmadik a Chr8-ra 33 cM-nél 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 (2. ábra). Ezen QTL-ekhez legközelebb esőként sorrendben az SO1546, SO566 és SO1554 markereket jelöltük meg. 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. Míg a Ttq1 és Ttq3 QTL-ek esetében a rezisztens szülővonalból származó allél biztosítja a magasabb rezisztenciaszintet, addig a Ttq2 esetében ennek éppen fordítottja igaz - az érzékeny szülővonal allélja felelős a magasabb rezisztenciaszint kialakításáért.

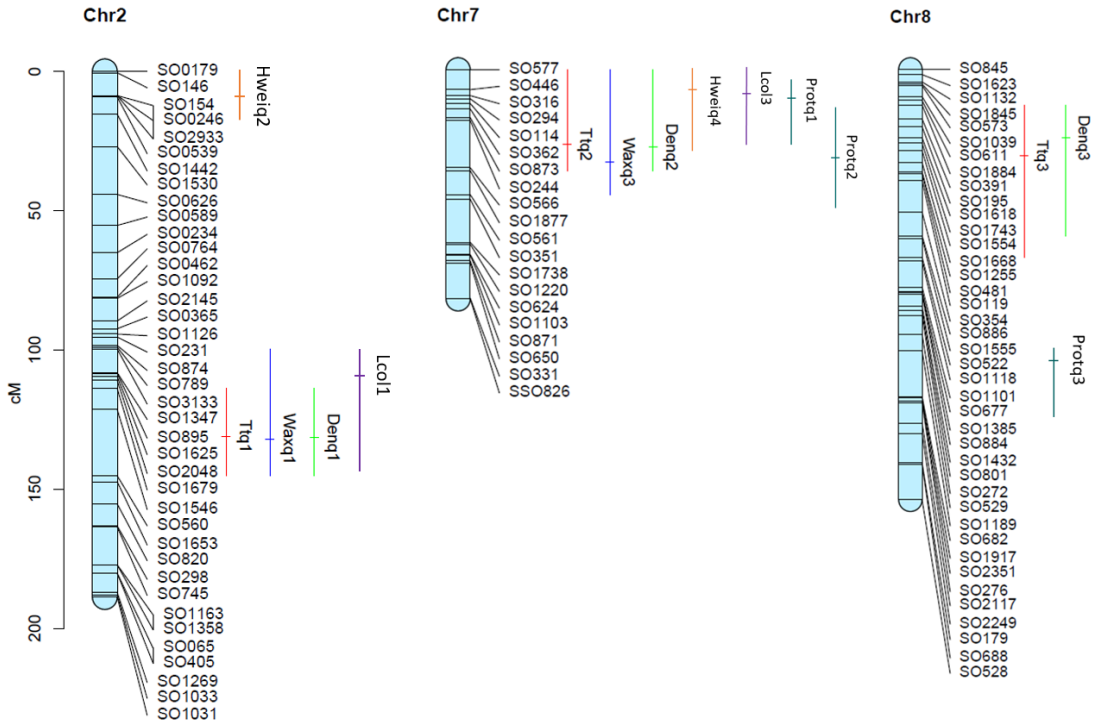
A három, viaszréteg vastagságával kapcsoltan azonosított QTL-t tartalmazó modellben azok a vizsgált tulajdonság kialakításához együttesen 30,9%-ban járulnak hozzá, melyek közül a Waxq1 (Chr2, 132 cM) és Waxq3 (Chr7, 34 cM) a fenotípusos variancia kialakításában játszott 18,01% és 7,58%-os szerepükkel nagyobb jelentőségűek. A kishatású Waxq2 (Chr3, 225 cM) (2. ábra), mely a WAX fenotípus kialakításával csak 5,31%-ban hozható összefüggésbe. 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 alléllel rendelkező genotípusokra a leveleken nagyobb mennyiségű viaszréteg a jellemző, míg az érzékeny szülővonalból származó homozigóta alléllel rendelkező genotípusok mérsékeltebb viaszbevonatú fenotípussal rendelkeznek. Az SO566 marker esetében a dohánytripsz-rezisztenciánál tapasztaltakhoz hasonlatosan az összefüggés irányának megfordulását tapasztaltuk, vagyis az érzékeny szülő allélja

hozható összefüggésbe a viaszréteg nagyobb mennyiségével, míg a rezisztens szülő allélja ahhoz képest csökkent viaszmennyiséggel áll kapcsolatban.

A fejek belső kitöltöttségével szignifikáns kapcsoltságot mutató három QTL pozíciója és az ahhoz legközelebb eső markerek 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 (2. ábra). 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 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. Az érzékeny szülővonal allélja a káposztafej sűrűbb, jobb kitöltöttségét eredményezte a rezisztens szülőből származó alléllal szemben csakúgy, mint a Denq3 QTL-hez legközelebbi azonosított SO1618 marker. 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.

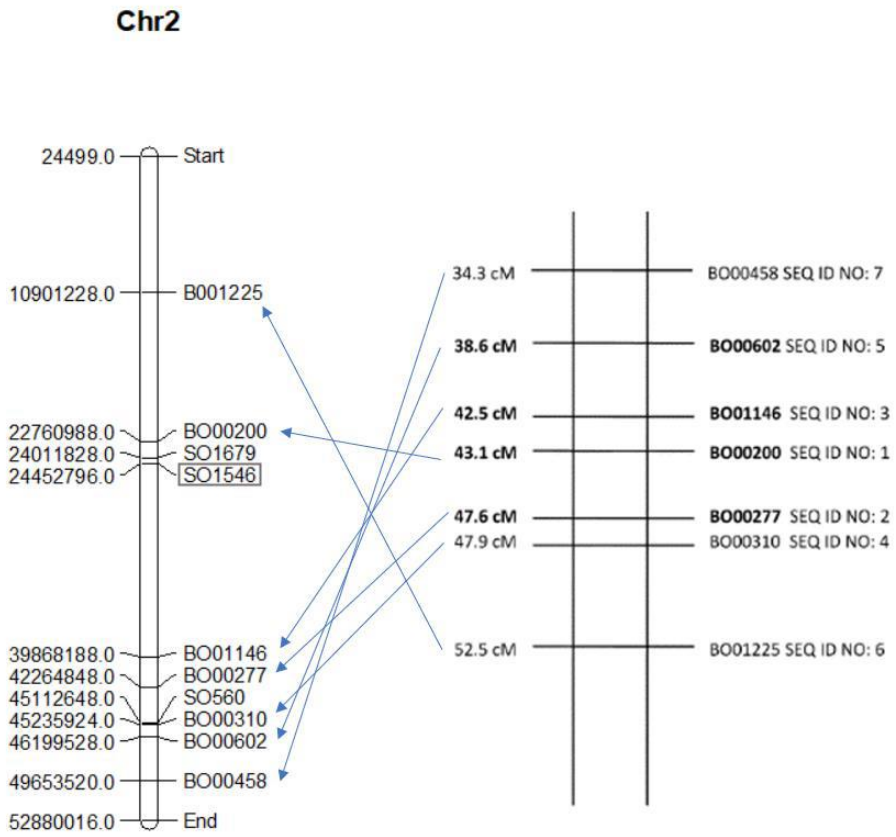
A dohánytripsz-rezisztenciával mérsékelt összefüggést mutató további növényi tulajdonságokkal kapcsolt QTL-eket is sikerült azonosítanunk - mint a fejtömeg (HWEI), levélszín (LCOL), és a fejet alkotó levelek záródása (PROT) (2. ábra). A fejek tömegével kapcsolatban összesen öt QTL-t azonosítottunk, melyek 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. A fejet alkotó levelek fonáki részén mért relatív fényvisszaverés UV-A tartományban 350 és 360 nm közti régiójában mért értékeinek átlagával végzett analízis során egy QTL-t azonosítanunk a Chr1-es kapcsoltsági csoport 107,7 cM pozíciójában, azonban ennek szignifikáns hatását nem sikerült bizonyítanunk. A növények színét jellemző 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 kapcsoltsági csoport 9,5 cM pozíciójába térképezett Lcolq3 QTL-ek felelősek egyenként a fenotípusos variabilitásért 18,46%-ban és 10,85%-ban. Konfidencia intervallumaik pedig részben átfedést mutatnak más, vizsgált tulajdonságoknál is jelentőséget mutató szakaszokkal. A fejek záródását jellemző 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 találhatók.



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

A QTL-ek rövdítésének 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).



3. ábra: A káposzta 2-es kromoszómájának fizikai térképe és a „Tripsz rezisztens káposzta” szabadalmi kérelemben közölt genetikai kapcsoltsági 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)

A QTL-ek azonosítását követően ezen kromoszómarégiók MAS keretein belül történő sikeres gyakorlati alkalmazási módjának 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 kapcsoltságot 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 (3. ábra). A kombinált fizikai térképen látható, hogy az általunk azonosított, dohánytripsz-rezisztenciával kapcsoltságot 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 összevetése megmutatja, hogy az utóbbin a két, egymáshoz legközelebbi marker közötti viszonylag nagy, 4,5 cM-es távolság a valóságban a vártnál még nagyobb kromoszómarégiónak felelhet meg, mivel a genetikai térképen szereplő hét marker sorrendje jelentős eltérést mutat a TO1000DH referenciagenom által meghatározott pozícióik sorrendjéhez képest (3. ábra).

4. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS A JAVASLATOK

A vizuális ingerek bizonyítottan közrejátszanak a dohánytripsz gazdanövény-választásában, ezért 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. 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. Azt is figyelembe kell vennünk, hogy különböző kísérletekben az azonos színek eltérő árnyalatai is különböző hatékonyságot mutathatnak, a kísérletek során használt csapdák színének szubjektív módon való megnevezése nem ad elég pontos információt azok fizikai jellemzőiről. Az egyes tripsz fajok színpreferenciájának megértéséhez nagyban hozzájárul, ha azok fényérzékelési rendszerének működését megismerjük, és a spektrális érzékelésüket jellemző kulcsfontosságú hullámhosszúságokat meghatározzuk. A 2011-es nyári vizsgálat során a csapdák színének

szignifikáns hatását is bizonyítottuk. A kísérleteinkben használt fluoreszcens-sárga színcsapdák alacsony reflexiós értékei az UV tartományban valószínűleg szintén szerepet játszanak ezen csapdák magasabb fogási arányához. A látható fény sárga színtartománya 540 és 570 nm között szintén legalább ekkora jelentőséggel mutatkozik meg a különböző színű csapdák e régiójának fényvisszaverési mértéke és a csapdázott imágók száma között mutatkozó szoros összefüggések alapján. 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.

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, ugyanakkor a fajták rezisztenciaszintjéről legtöbb esetben még nagyon csekély információval rendelkezünk. A 2012. és 2013. között beállított korai káposzta kísérletek igazolták, hogy a korai csoportba tartozó fajták között is jelentős eltérések lehetnek a tripsz rezisztencia szintjében. A két vizsgált év alapján elmondható, hogy kedvező környezeti körülmények között a fejekben növekvő egyedszámú tripsz populációk jelentős károkat is okozhatnak, még a nagyobb rezisztenciaszinttel rendelkező fajtákban is. A káposztafejekbe betelepülő egyedek mennyiségének, valamint az ott tovább szaporodó utódgenerációk méretének nyomonkövetése nagy segítséget jelent a kutatók számára a kártevő és a növény közti kölcsönhatás jellegének meghatározásában. Mindkét évben 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, mely arra enged következtetni, hogy az antixenozis legalább részben szerepet játszik a fejes káposzta dohánytripsz-rezisztenciájának kialakításában. Ugyanakkor a fejképződés kezdeti szakaszán a rezisztens fajtákban is megjelenő imágók számának szintje további rezisztenciamechanizmusok jelenlétét jelzi. A lárvák száma és a kártétel mértéke között fennálló - az imágók számával végzett számításoknál tapasztalthoz 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, így a rezisztencia kialakításában az antibiózis szerepét is ki kell emelnünk. 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. Ennek megfelelően a korai szegmens fejeskáposzta fajtáinak fejlesztésén dolgozó szakembereknek a továbbiakban 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 rezisztenciatípus együttes kifejeződése szükséges.

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 káposztafej laza szerkezete 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.

A genetikai 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 ismertetett régió vélhetően az ugyanezen a kromoszómán általunk is azonosított régióval azonos vagy ahhoz közeli. A szabadalom leírása régió öröklődése alapján a tripsz rezisztenciát additív monogénes tulajdonságként jellemzi (LÖPTIEN 2013), azonban ez az általunk vizsgált populációban tapasztalt fenotípusos variabilitást mindössze 28,04%-ban magyarázta. 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 kapcsoltan 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 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 kromoszómarégiókon belül a QTL-ek pozícióját még pontosabban meghatározni, és azok hatását eltérő genetikai hátterű populációkban, más szegmensbe sorolható fejes káposztá k 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, 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.

5. 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 dohánytripsszel 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 közöttük 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.

6. A SZERZŐNEK AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓI

Impakt faktoros folyóiratcikkek:

Rőth, 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. North-Western Journal of Zoology (IF2016 = 0.733), 12(1), 40-49.

Rőth, F., Briggs, W. H., van der Ploeg, S., Galli, Z. (2021). Genetic Mapping of QTLs Associated with Resistance against Onion Thrips and Related Morphological Characteristics in White Cabbage. International Journal of Agriculture & Biology (IF2021 = 0.822), DOI: 10.17957/IJAB/15.1876

Lektorált folyóiratban (MTA listás) megjelent közlemények:

Rőth, F., Galli, Z. (2020). Dohánytripsz körkép a zöldségfélék nemesítésének szemszögéből. Kertgazdaság 52(3), 34-48.

Konferencia összefoglalók:

Rőth, F., Galli, Z., Fail, J., Jenser, G. (2014). *Thrips tabaci* berepülésének és megtelepedésének mértéke különböző káposztafajták esetében. 60. Növényvédelmi Tudományos Napok, szerk. Horvárh, József, Haltrich Attila, Molnár János, Budapest, 29.

Jenser, G., Rőth, F., Galli, Zs. (2014). Immigration and colonisation of *Thrips tabaci* Lindeman(Thysanoptera: Thripidae) in different cabbage cultivars. 4th Symposium on Palaearctic Thysanoptera, ed. Koschier Elizabeth H., Egger Barbara, Vienna, 29.

Rőth, F., Szellák, K., Antal, Gy., Galli, Zs. (2016). Jetodor – egy új korai káposztafajta. XXII. Növénynemesítési Tudományos Napok, szerk Veisz Ottó, Polgár Zsolt, Budapest, 111.

Rőth, F., Papp, T., Kiss, E., & Galli, Z. (2017). Néhány agronómiailag fontos kvantitatív tulajdonság térképezése fejeskáposztán. XXIII. Növénynemesítési Tudományos Nap, szerk. Veisz Ottó, Budapest, 138.

7. IRODALOMJEGYZÉK

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.

BROMAN, K. W., SEN, S. (2009): A Guide to QTL Mapping with R/qtl (Vol. 46). New York: Springer.

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.

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.

LÖPTIEN, H., (2013) Thrips resistant cabbage, https://patents.google.com/patent/WO2013156566A1/en

PARKIN, I. A., KOH, C., TANG, H., ROBINSON, S. J., KAGALE, S., CLARKE, W. E., DENOEUD, F. (2014): Transcriptome and methylome profiling reveals relics of genome dominance in the mesopolyploid Brassica oleracea. In: Genome biology, 15(6) 1-18. p.

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.

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.

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.

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.

VOORRIPS, R. E. (2002): MapChart: software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. In: Journal of heredity, 93(1) 77-78. p.

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.

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.