



## **Néhány agronómiailag fontos kvantitatív tulajdonság térképezése karfiolon**

Készítette:

Jeszenszky Szilvia Csilla  
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem  
Szent István Campus  
Genetika és Genomika tanszék  
Mezőgazdasági Biotechnológus mesterképzés

Témavezető:

Dr. Tóth-Lencsés Andrea Kitty  
egyetemi adjunktus  
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem  
Szent István Campus  
Genetikai és Genomika tanszék

Külső témavezetők:

Dr. Galli Zsolt  
Növénynevelő  
Syngenta Magyarország Kft.

Dr. Róth Fruzsina  
Növénynevelő  
Syngenta Magyarország Kft.  
Gödöllő  
2024

# Tartalom

|                                                                       |    |
|-----------------------------------------------------------------------|----|
| 1. Bevezetés és célkitűzések .....                                    | 3  |
| 2. Szakirodalmi áttekintés .....                                      | 5  |
| 2.1. Karfiol bemutatás .....                                          | 5  |
| 2.2. Molekuláris markerek .....                                       | 6  |
| 2.3. QTL analízis .....                                               | 9  |
| 2.4. QTL-ek azonosítása <i>Brassica oleracea</i> -ban .....           | 12 |
| 3. Anyag és módszer .....                                             | 15 |
| 3.1. Vizsgált populáció bemutatása .....                              | 15 |
| 3.2. Genotipizálási és fenotipizálási adatok felvételezése.....       | 16 |
| 3.3. QTL analízis .....                                               | 17 |
| 4. Eredmények .....                                                   | 20 |
| 4.1. 'Levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonság QTL analízise ..... | 20 |
| 4.2. 'Vigor' QTL analízise.....                                       | 25 |
| 4.3. Levél hosszúság QTL analízise .....                              | 30 |
| 4.4. Levél szélesség QTL analízise .....                              | 34 |
| 4.5. Levél hosszúság és szélesség hányadosának QTL analízise .....    | 37 |
| 5. Összefoglalás .....                                                | 41 |
| 6. Köszönetnyilvánítás.....                                           | 45 |
| 7. Mellékletek .....                                                  | 46 |
| 7.1. Irodalomjegyzék.....                                             | 46 |
| 7.2. RQTL/parancsok .....                                             | 49 |
| 7.3. Fenotipizálási adatsorok.....                                    | 50 |

## 1. Bevezetés és célkitűzések

A karfiol (*Brassica oleracea* convar. *botrytis* var. *botrytis*) a nyári és kora őszi hónapok egyik legértékesebb zöldségnövénye, gazdag ballasztanyagokban és magas C-vitamin tartalommal rendelkezik. Magyarországon csökkenő tendenciát mutat a termesztése, legnagyobb vetésterülettel Anglia, Franciaország majd Hollandia rendelkezik. Termesztésénél több fontos tulajdonságot lehet kiemelni. Ezek közül a legfontosabb az öntakarás, illetve a levelek állása, mely a karfiol rózsza védelmére szolgál. A napsugárzás okozta elszíneződés vagy mechanikai sérülés egyaránt csökkenti az eladhatóságát. A levelek nem csak az időjárás ellen, a betegségektől és kártevőktől is védelmet jelenthetnek. Stressz hatására egyes genotípusok hajlamosak lehetnek a karfiolrózsában az egyes rózsácskák között is leveleket fejleszteni, ami egyaránt bizalmatlanságot kelt a vásárlóban. A klímaváltozás hatásai napjainban a szélsőséges és gyorsan változó környezeti tényezőkben érzékelhető, amely a karfiol termelő gazdákat is nagy kihívások elé állítja. Az új fajták előállításának napjainkban egyik legfőbb célkitűzése a megbízható, kiszámíthatatlan időjárási körülmények között is termelhető, megfelelő vigorral – és ezzel együtt nagyobb általános ellenállóképességgel rendelkező fajták előállítása.

A legtöbb agronómiai fontos tulajdonság bonyolult, kvantitatív öröklődési modell alapján öröklődik, ami kiemeli a QTL térképezést. Ez a módszer egyre fontosabbá vált a nemesítési programok genetikai javítása érdekében (Würschum, 2012). A klasszikus nemesítési módszerek költségesek és időigényesek. Az adatfelvételezésre hatással van a környezet, emellett a legtöbb esetben fenotípusosan nem lehet megkülönböztetni a heterozigóta és a homozigóta alléleket. A markerekre alapozott szelekció (MAS) segíti a nemesítőknek jobban megismerni a tulajdonságok genetikai hátterét. A nemesítés során nagy mennyiségű fenotípusos adat keletkezik, ami jó alapot biztosít különböző nemesítési programokhoz.

A kutatás végső célja a karfiolban olyan növényi tulajdonságok meghatározása, amelyeket nyomon követve indirekt módon végezhető különböző genotípusok szelekciója. Továbbá célunk a karfiol genetikai hátterének jobb megismerése, valamint olyan QTL-ek azonosítása, amelyekre molekuláris markerek tervezhetőek, így segítve a növénynemesítők munkáját.

Célkitűzéseink közt szerepelt:

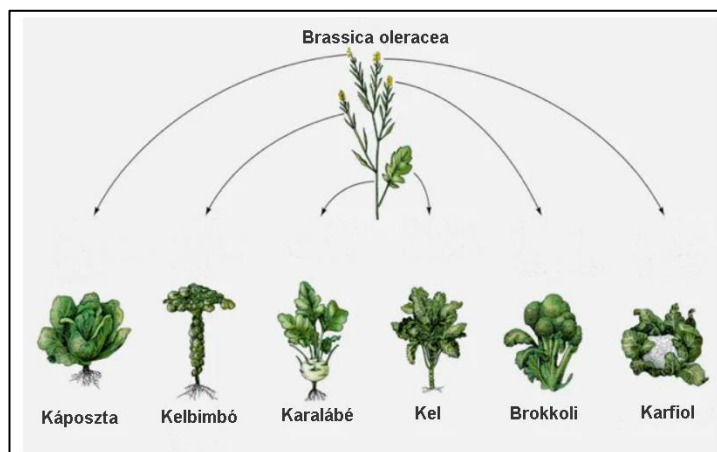
- a közel 300 tagú F2 szegregálódó populációnak a fenotípezési felvételezése 23 tulajdonság esetén,
- genotípezésre mintaszedés a hasadó populáció egyedei esetén és a Syngenta laborjába küldés,
- a fenotípusos és genotípusos adatok összevetésével QTL analízis elvégzése.

Kutatás célja a karfiolban olyan növényi tulajdonságok meghatározása, amelyeket nyomon követhető indirekt módon végezhető különböző genotípusok szelekciója. Továbbá célunk a karfiol genetikai hátterének jobb megismerése, valamint olyan QTL-ek azonosítása, amelyekre molekuláris markerek tervezhetőek, így segítve a növénynevelők munkáját.

## 2. Szakirodalmi áttekintés

### 2.1. Karfiol bemutatás

A karfiol (*Brassica oleracea* convar. *botrytis* var. *botrytis*) a *Brassicaceae* családba tartozó *Brassica* nemzetség tagja, amelyet napjainkban a káposztafélék közül az egyik legkésőbb kialakultnak tekintünk. Hazánkban az első írásos említést a karfiolról Lippay János könyvében találhatjuk, aki 1664-ben 'caulifioli' néven említette (KRISTÓF L. 2000). A káposztafélék tagjait eredetileg egy közös vadkáposzta (*Brassica oleracea*) ősről vezethető vissza, amelyből különböző módon nemesítették ki a különböző termesztett változatokat (Nesbitt M. 2005). Több mint 2500 évvel ezelőtt a karfiol őse jelen volt Nagy-Britanniában, Franciaországban és a Mediterrán régióban. Az ókori görögök és rómaiak már ekkoriban termesztették kertjeikben, és a legjobb növényeket kezdetleges szelekcióval szaporították tovább (Joseph S. 2015). A tudatos szelekció eredményeként az 1600-as évekig a növények morfológiája már nagyon hasonlított a mai ismert karfioléra. Az 1. ábrán látható, hogy különböző szelekciós célok különböző formájú káposztafélékhez vezettek, például hosszabb virágzási rész (brokkoli és karfiol), nagyobb szár (karalábé), vagy sok apró fej (kelbimbó) (Stromberg J. 2015).



1. ábra: *Brassica oleracea* ősvadtypusból nemesített káposztafélék

A karfiol egyéves növény, melynek jellegzetes virágzati kezdeménye a félgömb alakú rózsa. A rózsa mérete 0,4-3 kg között változhat, színe pedig lehet hófehér, sárgás fehér, zöld, lila és narancssárga. Fő- és oldal gyökérzettel rendelkezik. A szár átlagosan 10-30 cm hosszú, a teljes növény magassága elérheti a 100 cm-t is. A hosszú, lapátszerű levelek a rózsát körülölelik (Kádár et al. 1995). A keresztesvirágúak jellemzője, hogy két pár keresztben álló szirm- és csészelevelekből álló viráguk van, amely sátorozó fürtöt alkot. A virágzat a rózsa

teljes kifejlődése után jelenik meg. Egy száron akár több mint 100 virág is lehet (Balázs S. 1994). A virágzás letről felfelé halad és akár 20-50 napig is eltarthat. Rovarbeporzás jellemzi. Termése becő, amiben fekete vagy sötétbarna gömbölyű magok találhatóak. A magok akár négy-öt évig is csírázóképesek maradnak, és ezermagtömege 3-6 gramm (Terbe I., 2005).

Magyarországon a karfiolt leginkább ősszel termesztik. A sikeres termesztést több tényező is befolyásolja, mint például a fajtaválasztás, a technológia és az időjárás. A karfiol hőre érzékeny, rózsái közvetlen és erős napfény, illetve egyéb környezeti tényezők hatására színelváltozást mutathatnak, ami kihívásokkal telivé teszi a termesztést. A karfiol fajták többféleképpen is elkülöníthetők például a tenyésztő alapján. A korai fóliás termesztéshez rövid tenyésztőre és elővirágzásra nem hajlamos fajtákra van szükség, míg a szabadföldi termesztéshez a tenyésztő hosszúsága mellett a rózsák öntakaró képessége is fontos.

## **2.2. Molekuláris markerek**

A növénynemesítésben molekuláris markereket széles körben alkalmaznak a szülők vagy hasadó populációk egyedeinek szelekciójától kezdve a térképezésen át a fajták genetikai diverzitásának tanulmányozásáig (SLEPER, 2006). A markerek alkalmazása új lehetőségeket nyit meg a szelekciós nemesítésben (BARONE, 2004). A markerekre alapozott szelekció (MAS) sikerének kulcsa a kívánt tulajdonsággal kapcsolt molekuláris marker(ek) azonosítása (BARONE, 2004). A markerek három fő csoportba sorolhatók, első csoportba a morfológiai vagy klasszikus markerek tartoznak, amelyek látható tulajdonságokért felelnek. A második csoportba tartoznak a különböző enzimek allélvariánsai, melyek közti különbséget elektroforézissel detektálhatunk. A harmadik csoportot pedig a molekuláris vagy DNS markerek alkotják, azaz azon DNS-szekvenciák, melyek azonosítható kromoszómális lokációval rendelkeznek. A DNS (molekuláris) markerek egymás között három fő csoportba sorolódnak, főleg detektálási módszerük alapján: hibridizáció-alapú; polimeráz láncreakció (PCR)-alapú és DNS-szekvencia-alapú (Collard et al., 2005). Az ideális DNS-markerek általában: magas polimorfizmusúak, egyenletes eloszlásúak a genomban, kodominánsak, tisztán megkülönböztethetők az allél tulajdonságai, egy példányban jelennek meg és nincs pleiotropikus hatásuk, alacsony költségűek, könnyen észlelhetők, könnyen duplikálhatók, elérhetők, genomspecifikusak, és nincs fenotípusuk (Jiang, 2013). Ezek főként a nem kódoló genomi régiókban találhatóak, ami nagy jelentőséggel bír a genom diverzitásának vizsgálatában (Collard et al. 2005).

Az RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) technikát már a hetvenes évek közepén alkalmazták vírus-, élesztő- és humán kutatásokban (Grodzicker et al. 1974, Hutchinson et al. 1974, Potter et al. 1975, Petes et al. 1977), viszont Botstein és munkatársai (1980) voltak azok, akik először használták molekuláris markereknek. Az RFLP polimorfizmus alapja a DNS restrikciós endonukleázokkal történő DNS emésztés során keletkező eltérő méretű fragmentumok. Az RFLP markerek kodomináns öröklést követnek (Agarwal et al. 2008). A Southern vagy DNS-DNS hibridizáció során a jelölt oligonukleotid próbák segítségével a vizsgált DNS-szakaszt hibridizálták. Ez a módszer lehetővé teszi az "idegen" fragmentumok azonosítását, amelyek között megtalálják a komplementer "saját" DNS-szakaszt és hozzákapcsolják azt (Southern, 1975).

A Polymerase Chain Reaction (PCR), vagyis polimeráz láncreakció, egy olyan módszer, amelyben a vizsgálatra szánt kettős szálú DNS minta felhasználásával a kívánt DNS szakasz sokszorosára szaporítható fel. Az eljárás során a DNS minta szálai először elválnak egymástól (denaturálás), majd a szakaszt kijelölő két DNS primer és a DNS polimeráz enzim segítségével új DNS szálakat szintetizálunk a templát szálakról. A következő ciklusokban az újonnan szintetizált szálak is mintaként szolgálnak, így folytatódik a DNS szintézis az ellenkező szál primerrel határolt végén. Az ismétlődő ciklusok során a két primer közötti DNS szakasz fokozatosan megsokszorozódik, a sokszorozódás mértéke a ciklusok számától függ. Ez a technika rendkívül érzékeny, és egyetlen DNS molekulát is sokszorozíthatunk vele (White et al. 1989).

A RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) technika PCR technikán alapul, amely során a genom egyes szekvenciáit random DNS primer segítségével amplifikálják. A véletlenszerű primer miatt ismeretlen szakaszok szaporodnak fel a genomban. A primer alacsonyabb hőmérsékleten kötődik, ami lehetővé teszi a kötődést a nem teljesen homológ szekvenciákhoz is. A kapott PCR termékeket gélelektroforézissel elkülönítik, és az eltérő genotípusok különböző hosszúságú fragmentumokat mutatnak. Statisztikai analízissel kiértékelve a mintázatokat, az egyedek csoportokba sorolhatók (Kiss 1999, Kiss 2005). Törjék (2013) például 44 RAPD markert használva határozott meg hímivarhoz szorosan kapcsolt egyedi DNS szakaszokat, amelyekből SCAR markereket fejlesztett a kender ivarának meghatározására. Zhang és munkatársai (2013) káposztafélékben a *B. rapa* eredetű narancs gént térképezte, és RAPD markerekkel elemezte a genotípusokat, hogy megtalálja a keresett tulajdonsággal kapcsolt RAPD polimorf fragmentumot. Azonosított is polimorfizmust mutató DNS szakaszt, azonban a fejlesztett marker domináns természete

miatt nem volt használható a térképezésben, mivel nem lehetett megkülönböztetni a heterozigóta és homozigóta genotípusokat (Zhang et al. 2013).

A SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) marker technikánál a primer párok kialakítása RAPD vagy AFLP polimorf fragmentumokból lehetséges. A SCAR marker fejlesztése során gélből kivágjuk a polimorf PCR termékeket, majd a DNS szakaszokat plazmidba építve és szekvenálva meghatározzuk azok pontos nukleotid sorrendjét, ami gyakran a Sanger-féle dideoxi láncterminációs módszerrel történik. A szekvencia ismeretében tervezhetünk primer párokat, amelyek lehetővé teszik a kívánt DNS szakasz PCR-alapú megsokszorozását, így az amplifikált fragmentumokat agaróz gélelektroforézissel megfelelő méretben láthatóvá tehetjük. A géntérképezési munka célja olyan szekvencia-specifikus molekuláris markerek megtalálása, amelyek kimutatják a két szülői fenotípus közötti különbségeket a szoros fizikai közelség és kapcsoltság alapján (Sanger et al. 1977). Bár a szekvenálás lehetővé teszi a DNS-ről teljes információ megszerzését, magas szintű technikai felkészültséget, hosszú időt és jelentős költségeket igényel, így nem mindennapi genetikai analízisekre alkalmazható.

Az SSR (Simple Sequence Repeat) polimorfizmus kimutatásához PCR-alapú technikát alkalmaznak, amely során egyszerű, ismétlődő szekvenciák közötti DNS szakaszokat amplifikálnak. Ehhez olyan primereket használnak, amelyek a mikroszatelliteket határoló DNS szekvenciákhoz illeszkednek. A reakció során a polimorf fragmentumok különböző hosszúságúak lesznek, amiket később poliakrilamid gélelektroforézissel elválasztunk egymástól. Az SSR markerek előnye, hogy kodominánsak és megbízhatóan ismételhető eredményeket nyújtanak (Kiss 2005). Ezenkívül a *Brassica* fajokban átlagosan 19 kbp-onként fordul elő egy 20 bp hosszúság SSR (Hajósné 1999 adatai). Zhang és munkatársai (2013) a RAPD analízist követően SSR markerek segítségével folytatták a térképezési munkájukat, és azok alkalmazásával sikerült a keresett gén genomai régióját leszűkíteniük intervallum térképezésük során.

Az SNP (Single Nucleotide Polymorphism) markerek kis genetikai polimorfizmusok, amelyek egyetlen nukleotid cseréjét jelentik. Mendeli módon öröklődnek és kodominánsak, előfordulhatnak kódoló és nem kódoló régiókban is. Az SNP markerezés könnyen ismételhető és automatizálható, lehetővé teszi nagy mennyiségű genotípus és lókuszt hatékony vizsgálatát rövid idő alatt. Ennek ellenére, szekvenciaismeret szükséges hozzá (Bedő et al. 2007). Több mint harminc SNP meghatározási módszer létezik, amelyek között jelentős eltérések lehetnek az áteresztőképesség és pontosság tekintetében (Li et al. 2015; Mccouch et

al. 2010; Xu et al. 2014). Az Infinium, GoldenGate, TaqMan és KASP próbák a nagy felbontóképességű SNP-ket meghatározó módszerek közé tartoznak.

### 2.3.QTL analízis

Az QTL (Quantitative trait loci) elemzés egy olyan eljárás, ami során több gén által meghatározott mennyiségi tulajdonságokat, azaz azok kialakításáért felelős kromoszóma régiókat derítünk fel. Az elemzése valamely kvantitatív tulajdonság és a populációban szegregálódó marker allélek közötti kapcsolat megtalálására összpontosít. Mivel erősen befolyásolják őket a környezeti tényezők, gyakran megfigyelhetjük, hogy ugyanazon genotípus különböző környezetekben eltérő fenotípusokat mutat. Kihívást jelent az QTL azonosítása hiszen a genom különböző régióiban helyezkednek el. Az említett kvantitatív tulajdonságok gyakran határoznak meg rezisztenciát betegségekkel szemben növények esetén, valamint a hozamot és más agronómiailag fontosságú tulajdonságokat, így jövőbeli tudományos kutatásokban és fejlesztésekben továbbra is kiemelt szerepet játszanak (Mackay, 2009).

A QTL térképezés végrehajtásának öt fő lépése van. Az első lépés egy megfelelő térképezési populáció létrehozása, amely két olyan szülőből származik, amelyek genetikailag jól elkülöníthetők egymástól. A második lépés a megfelelő molekuláris markerek kiválasztása. A harmadik lépés egy kapcsoltsági térkép létrehozása. A negyedik lépés a populáció genotipizálása és fenotipizálása. Az ötödik lépés megfelelő statisztikai csomag használata a kapcsoltsági térkép elemzéséhez, ami már az összefűzött genotipizálási és a fenotipizálási adatok felhasználásával történik (Dhingani et al., 2015).

Ahhoz, hogy összekapcsolhassuk, mely kromoszóma régiók felelősek mely tulajdonságokért, fenotípusos és genotípusos vizsgálatokat kell végezni. A fenotípusos vizsgálat a növény különböző tulajdonságainak értékelését, mérését jelenti (Rahaman et al., 2015), míg a genotipizálás célja az egyéni genetikai állomány (genotípus) meghatározása az egyén DNS-szekvenciájának vizsgálatával (Junaid et al., 2019). A vizsgált térképezési populáció olyan egyedek csoportja, amely olyan szülők keresztezéséből származik, amelyek többféle tulajdonságukban különböznek. Így célja, hogy azonosítsák a lókuszokat, amik befolyásolják a fenotípusos variabilitást, és meghatározzák a lókuszok közötti rekombinációs távolságot.

A leggyakoribb térképezési populációk: F2 populációk, visszakeresztetett (BC) populációk, doubled haploidok (DH), rekombináns beltenyésztett vonalak (RIL) és közel izogén vonalak (NIL) (Xu et al., 2017). Az F2 populációban egy beltenyésztett vonalat használnak anyavonalként, és egy másik inbred vonalat használnak apavonalként. A szülői

vonalaknak a legtöbb génre nézve homozigótának kell lenniük és különbözniük kell egy-egy kívánt tulajdonságban. Az F1 növényeket öntermékenyítik, hogy létrehozhassák az F2 populációt. Az F2 egyedeket molekuláris markerekkel genotipizálják, majd a kívánt tulajdonság fenotipusosan kiértékelik (Y.-M. Zhang, 2012). Az F2 előnyei közé tartozik a gyors populációfejlesztés. Hátránya, hogy korlátozott a rekombináció és nem halhatatlan populáció (Xu et al., 2017). A BC populáció kialakításánál keresztezünk két homozigóta beltenyészett szülői vonalat, amelyek különböznek egy specifikus tulajdonságban. Ezután az F1 populációt az egyik szülővel keresztezik, amelyet visszakeresztezésnek hívnak (Schneider, 2005). A BC populáció hátránya, hogy nem halhatatlan populáció (Xu et al., 2017). A doubled haploid populáció olyan növények összessége, amik egyedileg egyetlen mikróspórából fejlődnek, majd kromoszóma számuk mesterséges megkettőzésével homozigóta diploid növényeket állítanak elő. Előnye, hogy az összes egyed 100%-ban homozigóta (Khan & Croser, 2004). A DH populáció csak azoknál a növényfajoknál alkalmazható, ahol a haploid indukciós és növény regenerációs módszer kidolgozott. Egy generációra van tehát szükség a teljes homozigótaság eléréséhez, szemben az RIL vonal fejlesztésével, amely sok generációt és sokkal több időt és költséget igényel (Prins et al., 2005). A rekombináns inbred vonalakat (RIL) kvantitatív tulajdonság lokuszainak térképezésére is alkalmazhatóak. A RIL-ek létrehozásához a szülői vonalakat keresztezik, majd létrehozzuk a rekombinánsokat, amiket homozigóta állapotig egyedileg öntermékenyítünk 6-8 generáción keresztül, létrehozva így a tulajdonság térképezésére és elemzésére szolgáló populációt (Pollard, 2012). A RIL vonalak egyes egyedei az eredeti szülői kromoszómák mozaikjait hordozzák. Ebben a populációban a homozigótaság miatt a markerekkel kapcsolt gének vagy az egyik, vagy a másik szülővel azonos genotípust fognak mutatni (Burr et al. 1988). Miután a térképezési populáció kifejlesztésre került, a populációból mintavételezés történik. Számos DNS alapú markert lehet használni, amik közül néhányat a 2.2. fejezetben már említettem.

A genetikai kapcsoltsági térkép olyan térkép, amely megmutatja a rekombináció gyakoriságát az egyes markerek között a homológ kromoszómákon. A két marker közötti távolság arányos a közöttük lévő rekombinációs gyakorisággal. Minél nagyobb a rekombinációs gyakoriság közöttük, annál nagyobb a távolság a két marker között. Ugyanakkor minél kisebb a rekombinációs gyakoriság, annál kisebb a távolság két genetikai marker között. Vagyis a kapcsolati térkép a rekombinációs eseményeket és gyakoriságokat ábrázolja, nem pedig egy valós fizikai távolságot. A genetikai térkép készítéséhez szükség van egy olyan térképező populációra, amelynek szülei mind a tulajdonságaiban, mind a használni kívánt markerekre nézve polimorfizmust mutatnak. A genetikai kapcsoltsági

térképek készíthetők monogénes tulajdonságokat meghatározó gének kromoszóma régióinak azonosítására, valamint QTL analízis, azaz mennyiségi tulajdonságok kromoszómális lókuszainak azonosítására egyaránt. A markerek relatív helyzetét centi Morgan egységben fejezzük ki. A meiózis során rekombinációs események zajlanak, amelyeknek az azonosítása a térképezési populációban a rekombinációs szám alapján azonosítható, mint genetikai távolság. Haldane (1919) bevezette a térképezési függvényeket, ami a rekombinációs gyakoriságot (2 lókusz között) térképtávolsággá alakítja.

Miután a térképezési populáció elkészült, majd a genotípusos és fenotípusos adatok is felvételezésre kerültek, az összes kapott adatot statisztikailag elemzik, annak érdekében, hogy azonosítsák és megvizsgálják a lehetséges QTL-eket, hatásaikat és interakcióikat. Ezt többféle statisztikai teszt és módszer segítségével történhet. Az egyes QTL-ek a fenotípusos jellegéhez való hozzájárulásuk alapján 3 nagy csoportba sorolhatóak. A nagyhatású QTL-ek több mint 20%-át (akár 40%-át is) magyarázhatják a tulajdonság megnyilvánulásának, a közepes hatású QTL-ek 10-20%-át, míg a kishatású QTL-ek esetében kevesebb, mint 10%-ot.

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, vagy egy marker és egy fenotípusos tulajdonság között kapcsoltság áll fenn, ahhoz az állapothoz viszonyítva, hogy köztük semmilyen kapcsoltság sincs. A feltételezett QTL-ek hatásának szignifikancia szintjét, valamint az adott lókusz hatásának mértékét a fenotípusos variabilitás kialakításában ANOVA (varianciaanalízis) teszt segítségével határozhatjuk meg.

Az ANOVA (varianciaanalízis) megmutatja nekünk, hogy a kapott variancia %, amelyet a QTL allélek változásával kaptunk, csak véletlenül jelent-e meg, vagy a QTL változása miatt. Az alapvető ANOVA-ban a QTL genotípusos osztályok közötti variabilitást összehasonlítják az eredmények középértékeivel, majd ezeket statisztikailag tesztelik egy t-próbával vagy F-próbával.

Többfajta módszer ismert, egyikük az Intervallumképzés (IM). Az intervallumképzés (IM) egy statisztikai megközelítés, amelyet arra fejlesztettek ki, hogy megállapítsa, melyik QTL-ek lehetnek előre elkészített marker lókuszok (Alonso-Blanco et al., 2006) a genetikai térképen. (Alam et al., 2019). A többi helyettesítő elemzéssel összehasonlítva az IM lehetővé teszi, hogy a genetikai térkép minden pozíciójában teszteljük a QTL hatásokat, és nem csak a markerek pozícióinál. Mivel ezek a módszerek bonyolultak és nagyon lassúak lehetnek, ezért az Haley-Knott regressziót is alkalmazzák (Haley & Knott, 1992). Ebben a módszerben a QTL-térképezés többszörös regresszióra épül, amelyet bármely általános statisztikai

csomaggal lehet használni. Egy másik módszer a precízebb térképezéshez a Kompozit Intervallumképzés (CIM), a módszer az intervallumképzés és a többszörös regressziós elemzés kombinációján alapul. Ez a módszer több QTL-t pontosabban és hatékonyabban tud lokalizálni. A Többszörös Intervallumképzés (MIM) egy olyan módszer, amely egyszerre több marker intervallumot használ fel több feltételezett QTL-térképezéséhez. Ellentétben a többivel, itt lehetőség van a QTL-k közötti episztázis, az egyének genotípusértékei és a mennyiségi tulajdonságok öröklődésének vizsgálatára. Annak érdekében, hogy biztosak legyünk benne, hogy a megtalált QTL-ek valóban valósak-e, meg kell figyelni, hogy a LOD érték meghaladja-e a küszöbértéket. A kapcsolat jelenlétének ellenőrzésének módszere (markerek) alapján készült és széles körben használt genetikai vizsgálatokban a LOD érték néven ismert (Kocherina et al., 2011). 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). Egy 3-as LOD érték azt mutatja, hogy 1 000-szer valószínűbb a megfigyelt adatokat kapni, ha az adott pozíciónál van egy QTL, mint ha nincsenek QTL-ek. Sok statisztikus kiterjesztette a LOD küszöbértékének becslését egy 5%-os P értékre (Karl W. Broman, 2001).

#### **2.4. QTL-ek azonosítása *Brassica oleracea*-ban**

A *Brassicaceae* család tagjai, valamint a káposztafélék termesztett változatait több QTL elemzés alapjául szolgálnak. Wang és mtsai. (2012) magas sűrűségű genetikai kapcsoltsági térképen felépítésén dolgoztak káposztában. Munkájukban doubled haploid térképező populációt és SSR, SNP markereket használtak. Összesen 8 497 DNS markert szűrtek a szülői vonalakban, ami közül 15% polimorfnak bizonyult. A 602 SSR és 625 SNP marker kilenc kapcsoltsági csoportba lett sorolva, amely megfelel a káposzta haploid kromoszóma számának (n). A magas sűrűségű genetikai térképen az átlagos genetikai intervallum 0,98 cM volt, és az átlagos fizikai intervallum 503,3 Kbp volt markerenként. Ez az egyik legtelítettebb kapcsoltsági térkép volt a *B. oleracea* legújabb kutatásaiban. Ideális esetben a két szomszédos marker közötti átlagos távolságnak rövidnek és egyenletesnek kellene lennie, azonban ők nem ezt tapasztalták, aminek oka a DH populációkban keresendő. Más kutatók azt javasolták, hogy különböző térképező populáció típusokkal és különböző molekuláris marker típusokkal történő térképezésre van szükség (Wang et al., 2012).

Egy másik tanulmány a káposzta genetikai térképezésével foglalkozott. Lv és munkatársai (2016) részletes QTL térképezést végeztek 24 agronómiai tulajdonságban a káposzta esetében. A markerekkel támogatott szelekció (MAS) elősegítése érdekében doubled

haploid térképező populációt alkalmaztak, amit három szezonban állítottak kísérletbe. A növény-, levél- és fejtípus morfológiai tulajdonságait is felvételeztek több egyéb mellett. A QTL elemzéshez a MapQTL4.0 programot használták intervallumképzés. Eredményként 144 QTL-t találtak, amelyek LOD küszöbértéke magasabb volt, mint 3. Ebből 95 több mint 10%-kal járult hozzá a tulajdonság fenotípusának kialakításához. Mivel a káposzta QTL analízisek túlnyomó része a betegség ellenállóságra koncentrált, jelen tanulmány értékes adatokat nyújt morfológiai és egyéb tulajdonságokról, amik hozzájárulnak a terméshozamhoz, így kiemelten fontosak a nemesítésben (Lv et al., 2016).

Branham és munkatársai (2016) brokkoli esetében az abiotikus típusú stresszt tekintve kifejezetten a hőstresszt vizsgálta. Az USA piacára szánt brokkoli főként Kaliforniában termesztett, olyan államban, ahol magas hőmérséklet és szárazság jellemző, ami nem előnyös azoknak a hagyományosan hűvös időjárási körülmények között termesztett brokkoli fajták számára, amely 15 és 23 °C közötti hőmérsékleti tartományban növekszik. Ezért olyan QTL-eket kerestek, amelyek növelhetik a brokkoli hőtűrő képességét. A térképezési populációként 155 di-haploid egyedet használtak. Egy 1-től 9-ig terjedő skálát (a 9 pont- a leghőtűrőbb, a 1 pont- legkevésbé hőtűrő) használtak a hőtűrő képesség értékelésére a csúcsérés érési időpontjában. 22 SNP markert használtak a kapcsoltsági térkép kialakításához. A kapcsoltsági térkép az R/qtl programmal készült. 25-ös LOD küszöbértéket alkalmaztak. A markereket a kapcsolati csoportokon belül a ripple funkcióval helyezték el. A rekombinációs frekvenciákat genetikai távolsággá alakították a Kosambi függvény segítségével. A QTL-ek azonosítása az R/qtl programmal történt a Haley–Knott regresszióval végzett standard intervallum leolvasással. Több QTL-mapping (MQM) is történt, és a modellt a permutációval meghatározott LOD küszöbérték alapján választották ki (N=1000). Öt nagyhatású QTL-t és egy episztatikus interakciót azonosítottak, amelyek összesen a hőtűrő képesség változásának 62%-át magyarázták. A QTL-eket a 2-es, 3-as és a 8-as kromoszómákra térképezték. (Branham et al., 2016).

A karfiol (*Brassica oleracea* var. *botrytis*) betakarítási ideje magas hőmérséklettel késleltethető, így fontos megismerni a virágzás genetikai szabályozását annak érdekében, hogy pontosabb betakarítási ütemezést lehessen elérni, és biztosítsák ezzel a stabil piaci kínálatot. Matschegewski és mtsai. (2015) ezt a kérdést a karfiol rózsa kialakulásáért felelős QTL-ek azonosításával célozták meg vizsgálni, két különböző hőmérsékleten. Összesen 111 *B. oleracea* var. *botrytis* kereskedelmi vonalat használtak fenotipizáláshoz. A DNS kivonást követően a mintákat Illumina Infinium iSelect-hez hibridizálták a protokolloknak megfelelően, aminek eredményeként 14 385 polimorf SNP marker lókuszból származtak az

adatok. A fenotipizálási adatok statisztikai elemzéséhez Kruskal-Wallis tesztet és ANOVA-t alkalmaztak. Összesen 18, a rózsza kialakuláshoz köthető QTL-t találtak az 1-es, 2-es, 3-as, 4-es, 6-os, 8-as és 9-es kromoszómákon különböző hőmérsékletek mellett. Ezek az adatok hasznosak a markerekkel támogatott szelekciós nemesítésben annak érdekében, hogy hőtűrőbb karfiolfajtákat hozzanak létre, amelyek nagyobb stabilitást hozhatnak a piaci kínálatban (Matschegewski et al., 2015).

Katarina Jovic 2020-ban diplomadolgozat keretein belül vizsgált különböző agronómiailag fontos tulajdonságokat káposztán. Összesen 910 növényen végzett elemzést, amiket 369 polimorf SNP markerrel analizáltak. Két fenotípusosan eltérő di-haploid szülő vonalakból kialakított F2-es szegregálódo populáció képezte a vizsgálat alapját. Fenotipizálása során 12 tulajdonság lett kiválasztva QTL analízisre. Levél hosszúság mérése során 2-es, 3-as, 4-es, 5-os, 7-as, 8-as, 9-es kromoszómán, míg a levél szélesség mérésénél a 2-es, 4-es, 7-as, 8-as, 9-es kromoszómán talált QTL-eket. A vigor felvételezésénél a 2-es, 6-os, 7-es és 9-es kromoszómán azonosított QTL-eket (Jovic, 2020).

A káposztafélék általános nemesítése céljai tekintetében hagyományosan a magas és megbízható terméshozam még mindig az elsődleges prioritás. Azonban annak érdekében, hogy kielégítsék a piac igényeit és versenyképesek legyenek, nagyobb figyelmet fordítottak a káposztafélék minőségére. A betegségek gyorsabban és könnyebben terjednek, hiszen újabb és újabb fajok jelennek meg. Ilyen betegségek a fekete rothadás (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*), fusárium hervadás (*Fusarium oxysporum* f. *conglutinans*), penészes hervadás (*Peronospora parasitica*), lisztharmat (*Erysiphe polygoni* D.C.) stb. Azonban ezen patogénekkel szemben ellenálló káposztafélék előállítása szerepel a káposztanemesítők programjaiban. Ezenfelül, például a korai virágzás, jelentős gazdasági veszteségeket okozhat, különösen olyan években, amikor tavasszal hirtelen fagyok jelentkeznek, ezért fontos korai virágzásálló fajtákat nemesíteni.

### 3. Anyag és módszer

#### 3.1. Vizsgált populáció bemutatása

A két szülőtől származó F2 szegregáló populáció kialakítása 2 éve kezdődött, a jelen tanulmány egy 268 egyedből álló F2 populációt vizsgál. Az egymástól genetikailag távoli két szülő vonal (P1 és P2) beltenyésztett fix vonal (2. ábra). Jelentőségük hasadó populációk előállításában van. A 2000-es évek elejéről származik a P1-es szülővonal (Syngenta tulajdona), rövid szár jellemezi, fehér színű, közepesen mély talajhoz közeli rózsát fejleszt. A P1-es szülővonal kis vigorral és rövid tenyészidővel rendelkezik, levelei rövidek és szélesek. Ültetéstől számított 55. napon már szedhető. Virágzásba 7-10 nappal későbbre várható. A 2014-ben kialakított P2-es szülővonal nagy vigorú, kifejezetten hosszú szárú növény, aminek levelei hosszú, lándzsa alakúak. Rózsája zöld színű, és lapos. Középhosszú tenyészidejű, az ültetéstől számítva nyári időszakban a 90-95. napon éri el a rózsza a szedési érettséget.



**2.ábra:** A szegregáló F2 populáció előállításához szülőként alkalmazott 2 vonal (P1 és P2) (Saját felvétel) Ócsa

### 3.2. Genotipizálási és fenotipizálási adatok felvételezése

A szegregálódozó 268 db F2 karfiol egyed genotipizálása SNP markerekkel történt, amit a Syngenta France SAS. Genotyping Laboratory végzett el. A két szülőt összesen 15.000 marker bevonásával tesztelték, amelyből 218 került kiválasztásra a QTL térképezéshez, mert polimorfizmust mutattak.

A kísérletbe 350 magot és a szülővonalak (P1 és P2) 36-36 db egyedét vetettük, amik vetése 2023.06.01.-én történt Ócsán (Syngenta). Június 30-án 300 egyed került kiültetésre 50 x 60 cm-es térállásba. A fogyasztói, illetve termelői szempontokat is figyelembe véve a szülőkkben eltérést mutató összesen 23 tulajdonságot jelöltünk ki (Mellékletek 18. táblázat) vizsgálatra, amit heti kétszer (09. 01. és 10. 24 között) fenotípusosan felvételeztünk az F2 populáció 268 db egyedén. A térképezési populáció növényeit a rózsza szedési érettséget elérő állapotban fenotipizáltuk. A 23 tulajdonság között volt olyan, amit pontskála segítségével értékeltünk, volt, amit darabszámban jegyeztünk fel, és volt olyan, amit centiméterben mértünk. Öt kiválasztott tulajdonság vizsgálatára koncentráltunk ezen pályamunka keretein belül.

A 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonság felvételezése 1-9-ig tartó pontskála segítségével történt. A pontskálán 1-es pontszámot kapott növényekre jellemző volt a rózsákban a levelek nagymértékű megjelenése, míg a 9-es pontszámot elért növények esetében nem jelent meg ez a tulajdonság. A 'vigor' tulajdonság esetén szintén 1-9-ig tartó pontskálát használtam. Ennél a tulajdonságnál a legkevesebb zöldtömeggel (föld feletti biomasszával) rendelkező növény kapott 1 pontot, míg a nagy zöldtömeggel rendelkező növények kaptak 9-es pontszámot. A 'levelek méreteinek' felvételezésekor mérőszalag használatával milliméter pontossággal mértem le azok hosszúságát és szélességét (3. ábra). Minden növény esetében már kifejtett, de nem legöregebb levelek közül 3-3 db-ot választottam ki a felvételezésre, majd az adatok átlagolt értékét vizsgáltam. A levélhosszúság és szélesség hányadosát az adott növény 3-3 levelén mért értékekkel számoltam ki, majd azt növényenként átlagoltam. Az átlagolt levél szélességet elosztottam az átlagolt levél hosszúsággal. A mellékletek 19. táblázatában láthatóak ezen tulajdonságok eredményei.



**3. ábra:** Levél átmérő és hosszúság mérése (saját felvétel, Ócsa)

### 3.3. QTL analízis

A QTL analízishez 'R' statisztikai programcsomag 4.3.3 verzióját használtunk R/qtl bővítménnyel (K. W. Broman et al., 2003). Az adatelemzést 268 F2 növényen végeztük el összesen 23 fenotipizált tulajdonság adataival és 218 SNP marker genotípussal, amiből 5 tulajdonság adatait elemezzük.

Az Rstudio-ban használt parancsokat a 7.2. Melléklet tartalmazza. Elsőként beolvastuk az adatsort és behívtuk az összes szoftvercsomagot. A QTL analízishez szükséges 'library(qtl)', 'library(LinkageMapView)' programcsomagokat telepítettük. Ezután a 'setw(fájl)' segítségével beolvastuk a fájlunkhoz vezető utat. A már meglévő excel fájlunkat a 'read\_csv' segítségével csv formátummá konvertáltuk, majd a 'read.cross' függvénnyel megnyitottuk. A 'read.cross' függvény behívásánál beállítottuk a hiányzó adatok értelmezését, a genotípusokat, allélokat, térkép távolság becslését, hiba valószínűségét, genetikai térképezés módszerét, majd a keresztezés típusát. A 'calc.genoprob(qtl)' függvény kiszámítja milyen valószínűséggel fordul elő a feltételezett QTL az adott kromoszómán, ezen a függvényen be tudjuk állítani a genetikai térképezés során alkalmazott lépésközöket, módszereket, és a hiba valószínűségét. A 'jittermap' függvény a markerek helyzetét úgy határozza meg, hogy ne legyenek egymáson a genetikai térképen.

A helyes adatsor beolvasása után általános információkat jelenítettünk meg grafikusán. A 'plot' függvény segítségével három különböző grafikont is kaptunk, melyek a hiányzó genotípusok, genetikai térkép és a fenotípus gyakorisága. A 'plotPheno' függvény által csak a fenotípus gyakorisága jelenik meg, a 'plotMissing' segítségével pedig a hiányzó

genotípus ábra. Az 'xlab', 'ylab' és 'main' függvények megjelenítésével át tudom nevezni a tengelyeket, illetve a címét az ábrának. Az 'nmar' függvény használatával a markerek számát kaptuk meg az egyes kromoszómákra lebontva.

A potenciális QTL jelöltek LOD értékük alapján a 'cim' függvénnyel kerültek meghatározásra. Az összetett intervallum-leképezés (Composite Interval mapping) lehetővé teszi a QTL hatások azonosítását. Ezzel a módszerrel több genetikai markert vizsgáltunk az adott intervallumban, összekapcsolva ezeket az információkat a fenotípusos adatokkal. Ezáltal lehetővé teszi a QTL-ek detektálását, még akkor is, ha a hatásuk kisebb, vagy a fenotípus jelentős részéért felelős génhatásokhoz képest kevésbé dominánsak. A 'summary' függvény segítségével készítünk egy összefoglaló táblázatot, melyben meghatározzuk a permutációs és a szignifikancia szintet. A méréseinknél 0,05 és 0,1 értékeket használtunk, ami 95 % és 99 %-os elfogadható szignifikancia szintet számol. A 'plot' függvény segítségével grafikusán ábrázolni tudtuk a 'cim' függvény eredményeit, majd az 'abline' függvény által vízszintes vonalakat húztuk, így megállapítva melyik QTL releváns számunkra. Az 'lty', 'ltw' és 'col' beállíthatjuk a vonalra vonatkozó információkat.

Permutációs tesztel, 1000 ismétlést beállítva számoltuk ki a küszöbértékeket. A LOD küszöbértékek által megállapítható, hogy a QTL-ek valódiak vagy csak a véletlen miatt jött létre hatásuk. Ha véletlen miatt jelennek meg a csúcsok, akkor nincs hatásuk, így az ANOVA által kiszámított értékeknél nem mutatna szignifikanciát. Permutáció teszt segítségével két LOD értéket határoztunk meg, 5 % esetén 3,41, 10 % esetén 3,05.

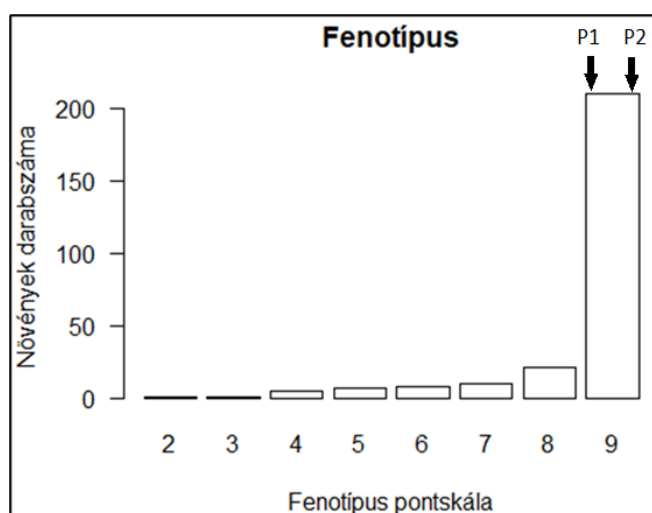
Varianciaanalízis (ANOVA) során a 'sim.geno' függvényt használtuk. Az egyes feltételezett QTL-ekre végez varianciaanalízist, figyelembe véve a megengedett hibahatárokat. A függvényben beállíthatjuk a szimulációs ismétlések számát, távolságot a feltételezett pozíciók között centi Morgan-ben, és a feltételezett QTL becslési hibájának mértékét. A 'makeqtl' az adott kromoszómaszámot és pozíciót kapcsolta össze a legközelebb eső markerrel. Ebbe a függvénybe illesztettük be a sim.geno által kapott eredményeket, a feltételezett QTL-lel rendelkező kromoszómákat és a pozíciójukat. Összeadtuk a QTL-ek darabszámát, illetve y-nal jelöltük a függő változót. A 'fitqtl' egy specifikus, többszemponos QTL-modell alkalmazását jelenti, amellyel nemcsak az egyes QTL-ek hatásait, hanem azok interakcióját is vizsgálhatjuk. Elsőként külön-külön megnézzük a hatásaikat, majd az egymáshoz viszonyított arányukat is.

Az ANOVA teszt által kapott eredményeket a 'refineqtl' függvény segítségével finomítjuk, így megkapjuk a pozícióhoz legközelebb lévő markert. Három értéket jelenít meg a függvény, a legközelebb elhelyezkedő markert, illetve a QTL konfidencia intervallumainak szélső értékeit. A 'lodint' függvény kiszámítja a LOD intervallumot egy adott kromoszómához a 'scanone' parancs adatai alapján. A 'find.marker' meghatározza az adott pozícióhoz legközelebb lévő markert, még az 'effectplot' grafikusán megjeleníti a genotípus csoportokhoz hozzárendelt fenotípus átlagot, egy-egy marker esetében 19 (K. W. Broman, S. Sen 2000).

## 4. Eredmények

### 4.1. 'Levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonság QTL analízise

A fenotipizálás során a 3.2-es fejezetben említett 1-9-ig tartó pontskála segítségével értékeltem a szegregálódó populáció 268 egyedét és a 6-6 szülő vonalat. Az elemzés során 217 növény 9-es pontszámot kapott, ami az jelenti, hogy az F2 populáció 80.97%-ában nem volt tapasztalható ez a tulajdonság (4. ábra).



**4. ábra:** A 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonság fenotipizálási eredményei

A két szülő 9-es pontszáma is indokolja ezt a magas %-ot. Egyes esetekben a hasadó populációk néhány egyede akár a szélső értékeknek megfelelő fenotípust is mutathatja. Az itt vizsgált tulajdonságnál a populációban mindössze 19.03 %-át jellemezték a középső értékek, 4-8-ig terjedő pontszámaikkal.

A genetikai kapcsoltsági térképet az F2 populációban 218 polimorfizmust mutató SNP marker alapján kaptuk meg, ami 9 kapcsoltsági csoportot eredményezett. Ez megegyezik a *Brassica oleracea* 9 kromoszómájával. Az 1. táblázat összefoglalja az egyes kromoszómán elhelyezkedő markerek számát. Minden vizsgált SNP lókuszban AA genotípus a P1 szülőnek felel meg, a BB genotípus a P2 szülőnek. Az F2 populációban a heterozigóta egyedek AB genotípussal jellemezhetők a kodomináns markerrel. A markerek hasadási aránya az összes vizsgált markerre együttesen vonatkoztatva: 26.1%-ban AA, 49.6%-ban AB és 24.3%-ban BB.

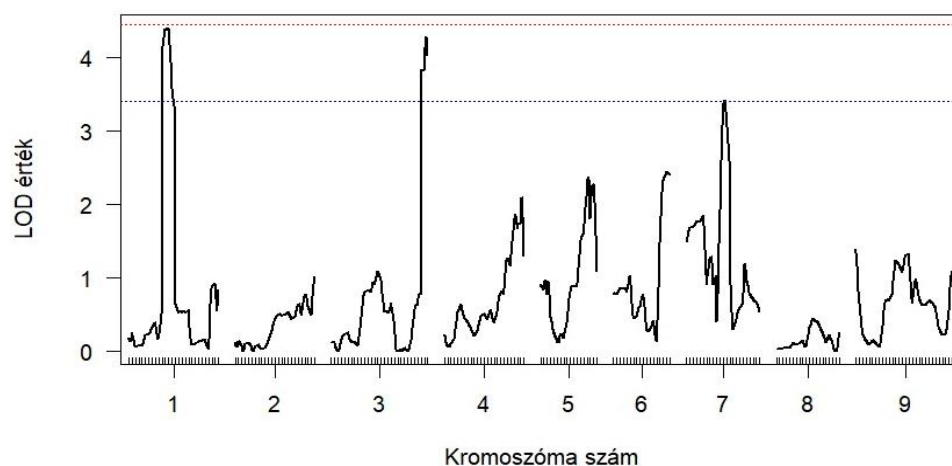
**1. táblázat:** Az általunk használt, összesen 218 SNP marker kromoszómánkénti darabszáma

| Kromoszóma | Markerek száma (db) |
|------------|---------------------|
| Chr1       | 28                  |
| Chr2       | 25                  |
| Chr3       | 30                  |
| Chr4       | 25                  |
| Chr5       | 18                  |
| Chr6       | 18                  |
| Chr7       | 23                  |
| Chr8       | 20                  |
| Chr9       | 31                  |

A 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonság QTL elemzése során 3 kromoszóma esetén azonosítottunk küszöbértéket meghaladó LOD értéket (4.39, 4.28, 3.39) (2. táblázat, 5. ábra).

**2. táblázat:** A 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonság esetén számított legmagasabb LOD értékek és pozícióik

| Lókuszt    | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD érték |
|------------|------------|--------------|-----------|
| CA2829     | 1          | 60.0         | 4.39      |
| CA2274     | 2          | 120.0        | 0.99      |
| c3.loc254  | 3          | 143.0        | 4.28      |
| c4.loc228  | 4          | 117.0        | 2.14      |
| c5.loc83   | 5          | 72.0         | 2.44      |
| CA345      | 6          | 80.0         | 2.49      |
| c7.loc68.6 | 7          | 57.5         | 3.39      |
| CA014      | 8          | 55.0         | 0.45      |
| CA2475     | 9          | 0.0          | 1.41      |



**5.ábra:** Az egyes kromoszómákra térképezett markerekhez rendelt LOD értékek a 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonság elemzése során

Az ANOVA táblázat ezen három kromoszóma régióknak a szignifikáns hatását jelezte ki a 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonsággal kapcsolatban. Három QTL-t találtunk, melyekre 'BRA1', 'BRA2' és 'BRA3' elnevezésekkel fogok hivatkozni a továbbiakban. A BRA1-es feltételezett QTL az 1-es kromoszómán található, amely a megjelenő fenotípusos variabilitás 6.36 %-áért felel. A 3-as kromoszómán azonosított BRA2 régió a 6.67 %-ot jelent, míg a 7-es kromoszómán elhelyezkedő BRA3 5.16 %-át magyarázza a fenotípusos varianciának (3. táblázat). Mindhárom kishatású QTL-nek tekinthető. A három QTL együtt a variabilitás 18.84%.

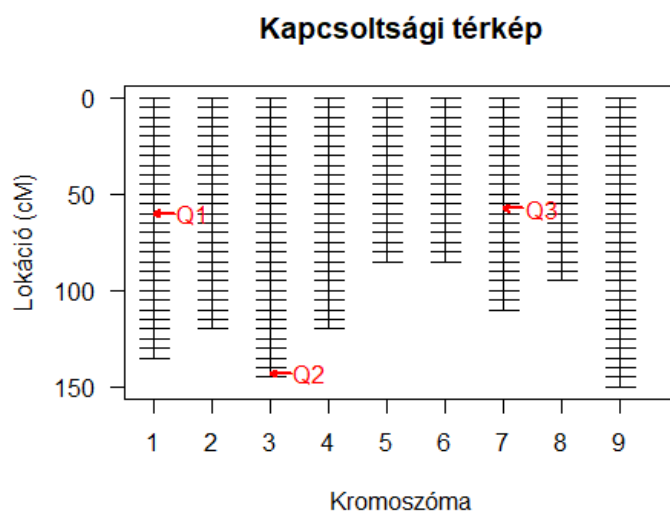
**3. táblázat:** A 'levél átnövés a karfiolrózsán' tulajdonság kialakításában szerepet játszó régiókra készített ANOVA táblázat

|                                                               | df | Type III SS | LOD   | %var  | F value | Pvalue(Chi2) | Pvalue(F)    |
|---------------------------------------------------------------|----|-------------|-------|-------|---------|--------------|--------------|
| 1@60.0                                                        | 2  | 24.66       | 4.287 | 6.326 | 9.978   | 0            | 6.72e-05 *** |
| 3@142.0                                                       | 2  | 26.00       | 4.512 | 6.672 | 10.523  | 0            | 4.05e-05 *** |
| 7@58.0                                                        | 2  | 20.11       | 3.520 | 5.160 | 8.138   | 0            | 0.000375 *** |
| Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1 |    |             |       |       |         |              |              |

További vizsgálataink eredményeit a 4. táblázat mutatja be, ahol szignifikáns kölcsönhatást is sikerült kimutatni egyes pozíciók között. Az 1-es és 3-as kromoszóma régiók között, és a 3-as és 7-es kromoszóma régiók között kölcsönhatás látható. Az 1-es és 7-es kromoszóma régiók között 0.05-nél magasabb a P értéke, tehát nincs statisztikai szignifikancia.

**4. táblázat:** A 'Levél átnövés a rózsán' tulajdonsággal kapcsoltba hozható QTL-ek közti kölcsönhatások szignifikancia szintjei

|                                                               | Pvalue(F)  |
|---------------------------------------------------------------|------------|
| 1@60.0:3@142.0                                                | 0.00545 ** |
| 1@60.0:7@58.0                                                 | 0.06686 .  |
| 3@142.0:7@58.0                                                | 0.03479 *  |
| 1@60.0:3@142.0:7@58.0                                         | 0.30025    |
| Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1 |            |



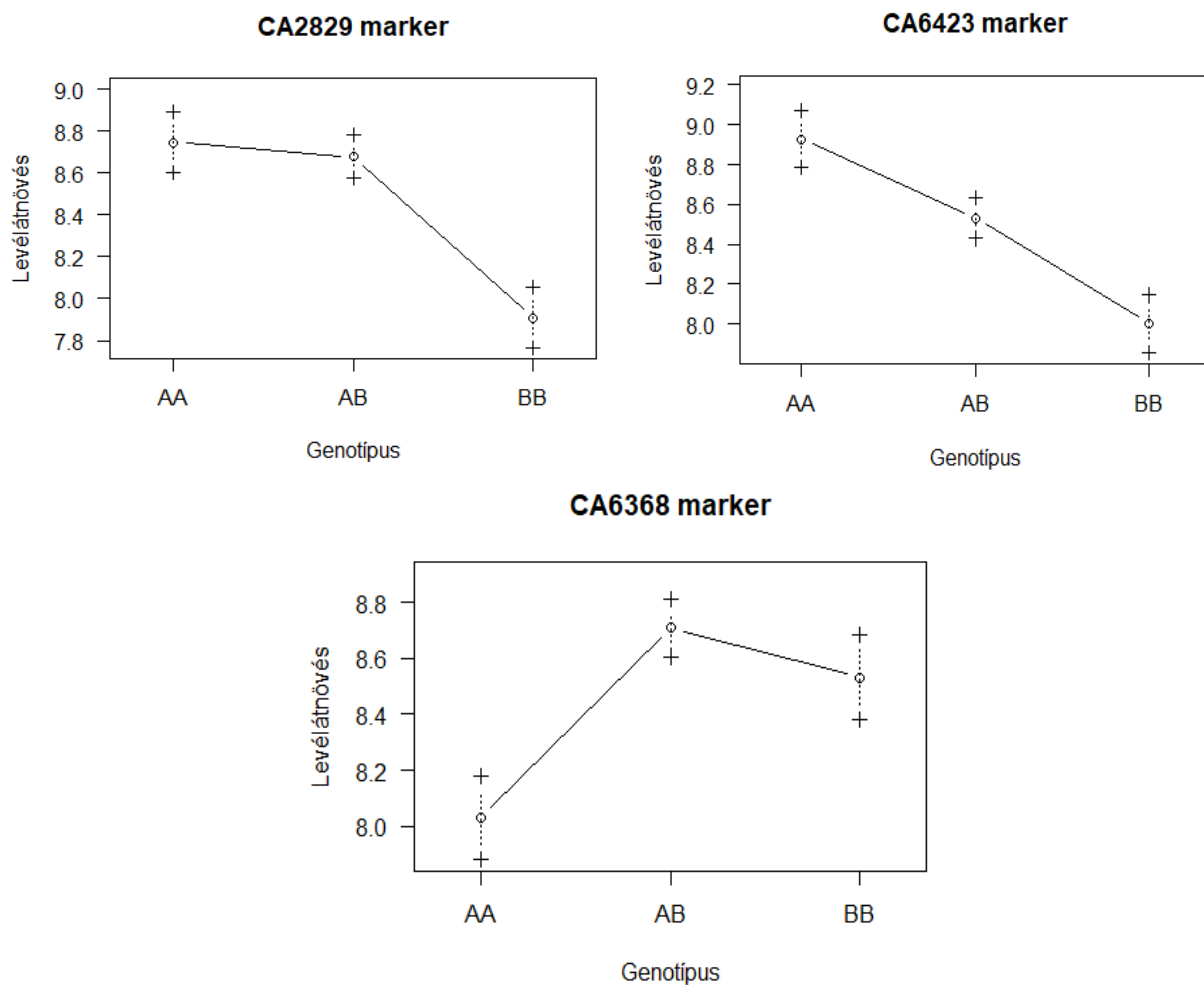
**6. ábra:** A 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonsággal kapcsoltságot mutató QTL-ek elhelyezkedései a karfiol genetikai kapcsoltsági térképen

A kapcsoltsági térképen megjelenik a 3 QTL a megfelelő pozíciókban (6. ábra). A BRA1 az 1-es kromoszómán 60.0 cM-nál, a BRA2 a 3-as kromoszómán a 143.0 cM-nál, míg a BRA3 QTL a 7-es kromoszómán, 56.5 cM-nál helyezkedik el. Az 5. táblázat a 3 azonosított QTL részletesebb elemzésének eredményeit mutatja be. Az 1-es kromoszómán lévő BRA1 QTL a CA2829 markerhez van a legközelebb a 60.0-as pozícióban. A BRA2 a 143.0- cM-en és a 7-es kromoszómán lévő BRA3 a 56.5 pozícióba került a legközelebbi markerével, ami a CA6368.

**5.táblázat:** A 1-es 3-as és 7-es kromoszómán azonosított QTL csúcsához legközelebb térképezett markerek részletesebb elemzésének eredménye

| QTL  | Marker | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD  |
|------|--------|------------|--------------|------|
| BRA1 | CA2829 | 1          | 60.0         | 4.22 |
| BRA2 | CA6423 | 3          | 143.0        | 5.00 |
| BRA3 | CA6368 | 7          | 56.5         | 3.69 |

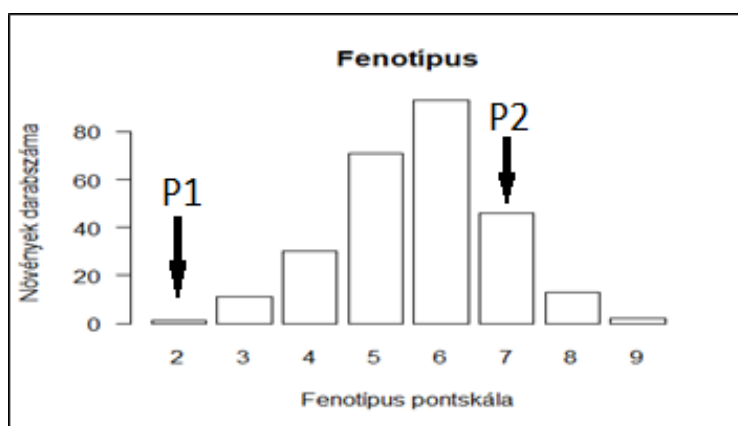
A 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonsággal kapcsoltságot mutató három azonosított QTL-hez legközelebb térképezett markerek (5. táblázat) genotípusos eredményét a hasadó populációban a 7. ábra mutatja be. Míg CA2829 és CA6423 marker esetében a fehér szülőből származó allél biztosítja a magasabb fenotípusos értéket, addig a CA6368 marker esetében pont ellentétes hatás tapasztalható, azaz a fehér szülőtől származó allél homozigótaként alacsonyabb fenotípusos pontszámot ad.



**7. ábra:** Az 1-es, 3-as és 7-es kromoszómán azonosított 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonsággal kapcsoltságot mutató QTL-ek csúcsához legközelebb térképezett markerek eredményei az F2 populációban

#### 4.2. 'Vigor' QTL analízise

A vigor fenotípusos elemzése 268 tagú F2 populáció normál eloszlást mutat (8. ábra), azaz ráilleszthető a haranggörbe. A két szülő fenotípusos értéke: P1: 2 pont, míg a P2: 7 pont. A felvételezett egyedek 34,7 %-a kapott 6 pontot, 26,4% 5 pontot, 17,5 % 7 pontot, 11,2 % 4 pontot, 4,8 % 8 pontot, 4,1 % 3 pontot, 0,7 % 9 pontot, 0,3% pedig 2 pontot. Egyik növény sem kapott 1-es pontszámot.



**8.ábra:** A vigor tulajdonság fenotipizálási eredményei

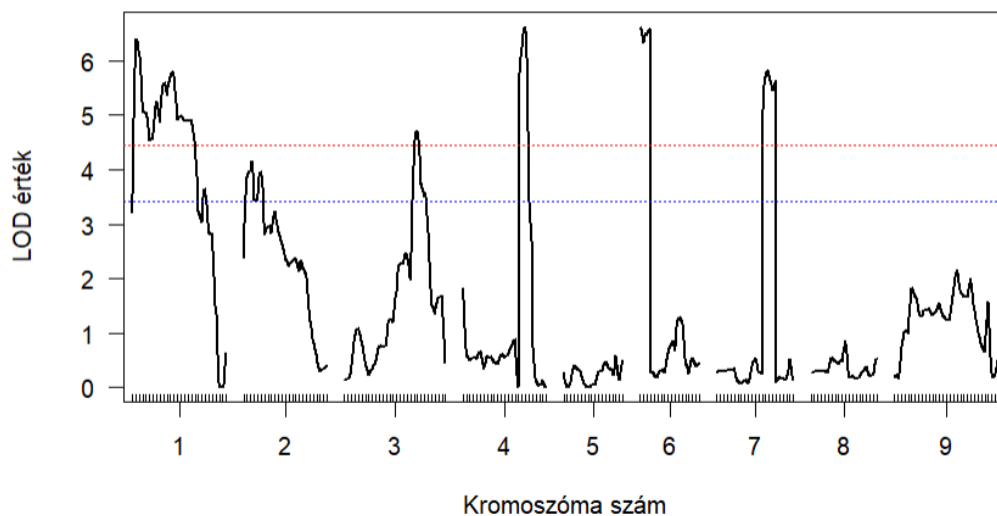
Összesen hat kromoszómán (6.táblázat) olvashatunk le a küszöbértéket átlépő csúcsot (6.27, 3.80, 4.65, 6.38, 6.61, 5.74 LOD értékek mellett) a „calc.genoproba” függvény segítségével létrehozott diagrammról (9.ábra). 5 potenciális QTL haladta meg a  $\text{LOD} > 3,41$  ( $p=0,05$ ) küszöbértéket, és 1 QTL pedig a  $\text{LOD} > 3,05$  ( $p=0,1$ ) küszöbértéket.

**6.Táblázat:** A 'vigor' esetén számított legmagasabb LOD értékek és pozícióik az egyes kromoszómák esetében

| Lókusz      | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD érték |
|-------------|------------|--------------|-----------|
| CA3293      | 1          | 5.0          | 6.27      |
| c2.loc22.6  | 2          | 11.5         | 3.80      |
| c3.loc215.6 | 3          | 104.5        | 4.65      |
| c4.loc90.6  | 4          | 89.5         | 6.38      |
| CA3281      | 5          | 15.0         | 0.57      |
| CA443       | 6          | 0.0          | 6.61      |
| c7.loc83.6  | 7          | 72.5         | 5.74      |
| CA926       | 8          | 50.0         | 1.00      |
| CA2680      | 9          | 90.0         | 1.99      |

A hat szignifikánsnak bizonyult QTLre a továbbiakban 'VIG1', 'VIG2', 'VIG3', 'VIG4', 'VIG5' és 'VIG6'-ként fogok hivatkozni (7. táblázat). Az 1-es kromoszómán elhelyezkedő, a vizsgált tulajdonsággal kapcsoltságot mutató VIG1 a térképezési populációban megjelent fenotípusos variabilitás 5,68 %-át magyarázza. A 2-es és 3-as kromoszómán elhelyezkedő VIG2 és VIG3 közel azonos értéket képviselnek, a 2-es kromoszómán lévő QTL 4,27 %-ot, míg a 3-as kromoszómán azonosított VIG3 a populációban megjelenő fenotípusos varianciának 4,28 %-át magyarázza. A 4-es kromoszómán található VIG4 az egyik legmagasabb értékkel rendelkezik, mivel 7,86 %-ban alakítja a fenotípusos variabilitást. A 6-os kromoszómán elhelyezkedő (VIG5) 5,88 % alakítja a megjelenő varianciáját a tulajdonságnak. A legmagasabb értékkel a 7-es kromoszómán található VIG6 rendelkezik, mivel 8,36 %-ban képviseli a megjelenő variabilitást a térképezési populációban. Mind a hat kishatású QTL. Szignifikáns kölcsönhatást nem sikerült kimutatni az egyes pozíciók között. Ennek ellenére, a hat QTL együtt a variabilitás 37%-a magyarázható, ami egy multiallélikus quantitativ tulajdonságnál jónak mondható.

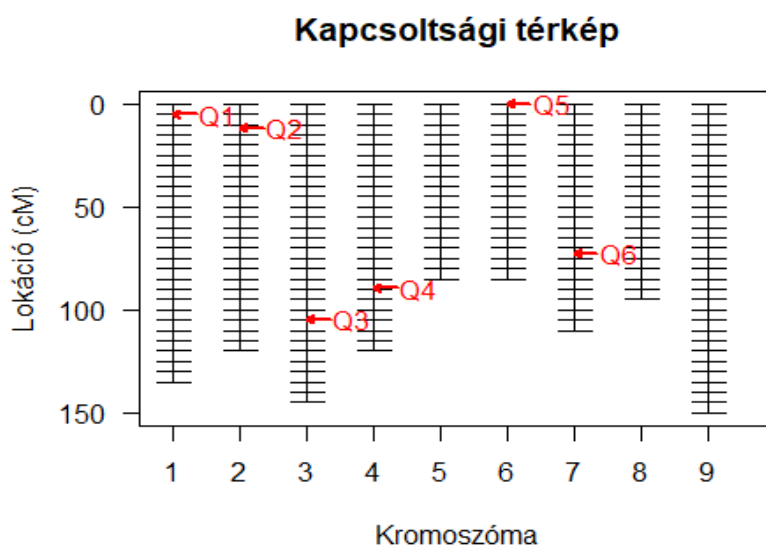
**9.ábra:** Markerekhez rendelt LOD érték 'vigor' tulajdonság elemzése során kromoszómánként



**7. táblázat:** A 'vigor' kialakításában szerepet játszó régiókra készített ANOVA táblázat

|                                                               | df | Type III SS | LOD   | %var  | F value | Pvalue(Chi2) | Pvalue(F) |     |
|---------------------------------------------------------------|----|-------------|-------|-------|---------|--------------|-----------|-----|
| 1@5.0                                                         | 2  | 22.28       | 5.891 | 5.689 | 12.269  | 0            | 8.20e-06  | *** |
| 2@12.0                                                        | 2  | 16.57       | 4.531 | 4.270 | 9.121   | 0            | 0.000149  | *** |
| 3@104.0                                                       | 2  | 16.92       | 4.893 | 4.281 | 9.314   | 0            | 0.000125  | *** |
| 4@90.0                                                        | 2  | 30.66       | 7.975 | 7.865 | 16.880  | 0            | 1.31e-07  | *** |
| 6@0.0                                                         | 2  | 22.81       | 5.808 | 5.884 | 12.559  | 0            | 6.29e-06  | *** |
| 7@72.0                                                        | 2  | 31.90       | 8.070 | 8.364 | 17.563  | 0            | 7.17e-08  | *** |
| Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1 |    |             |       |       |         |              |           |     |

A 10. ábrán látható a kapcsoltsági térkép, amiről leolvasható az összesen hat meghatározott QTL kromoszómális lokalizációja. Az azonosított hat QTL további elemzése ANOVA táblázattal történt „refqtl” függvény segítségével (8. táblázat), ami során meghatároztuk a QTL-ekhez legközelebb eső markereket A VIG1 az 1-es kromoszómán 8.0 cM-nál, a VIG2 a 2-es kromoszómán 5.5 cM-nál, a VIG3 a 3-as kromoszómán 104.0 cM-nál, a VIG4 a 4-es kromoszómán 89.0 cM-nál, a VIG5 a 6-os kromoszómán 3.5 cM-nál, és a VIG 6 a 7-es kromoszómán 73.0 cM-nál helyezkedtek.

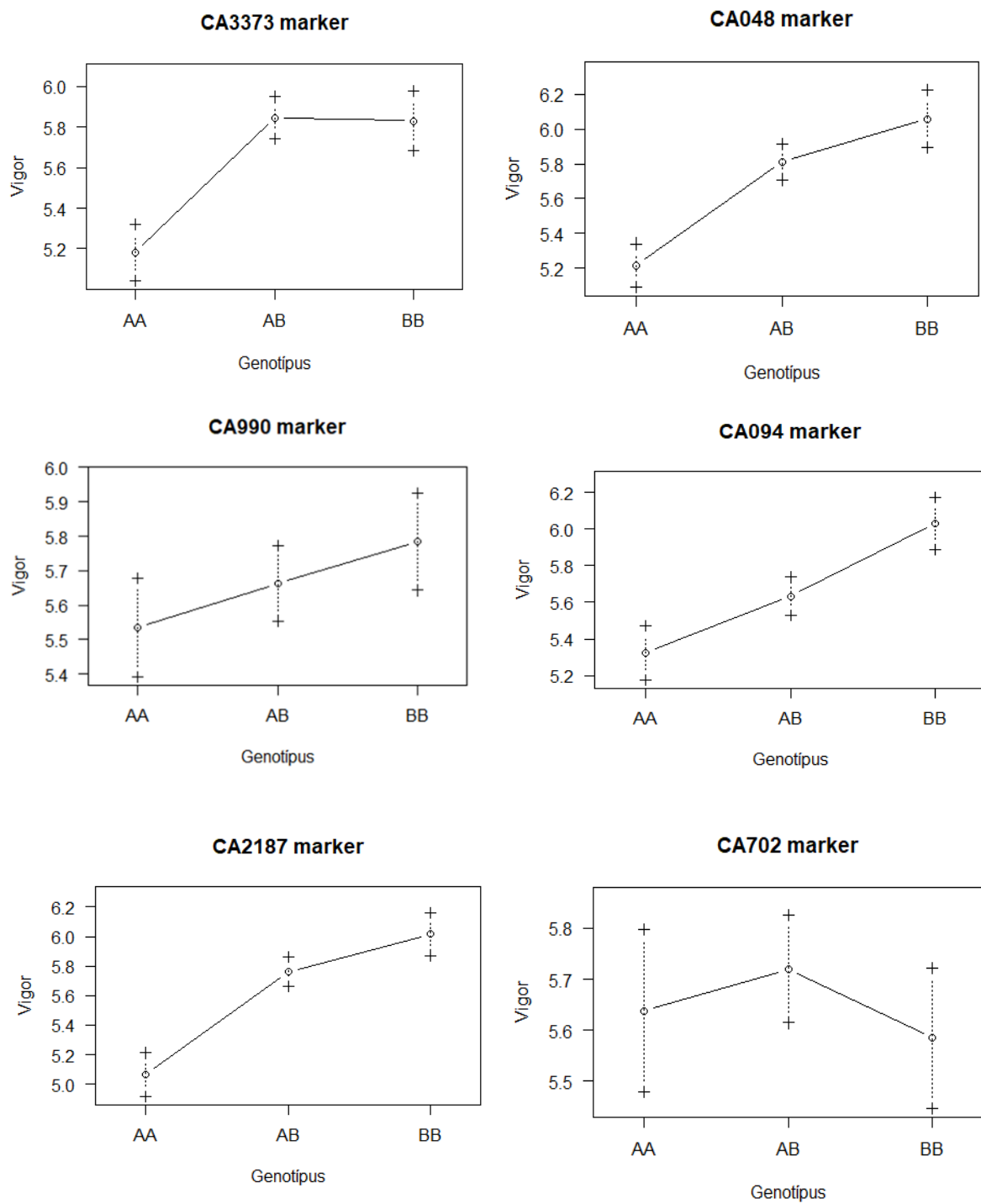


**10.ábra:** A 'vigor' tulajdonsággal kapcsoltságot mutató QTL-ek helyei a kapcsoltsági térképe

| QTL  | Marker | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD  |
|------|--------|------------|--------------|------|
| VIG1 | CA3373 | 1          | 8.0          | 5.89 |
| VIG2 | CA048  | 2          | 5.5          | 4.53 |
| VIG3 | CA990  | 3          | 104.0        | 4.89 |
| VIG4 | CA094  | 4          | 89.0         | 7.98 |
| VIG5 | CA2187 | 6          | 3.5          | 5.80 |
| VIG6 | CA702  | 7          | 73.0         | 8.07 |

**8.táblázat:** Részletesebben elemzett LOD értékek a 'vigor' tulajdonság esetén

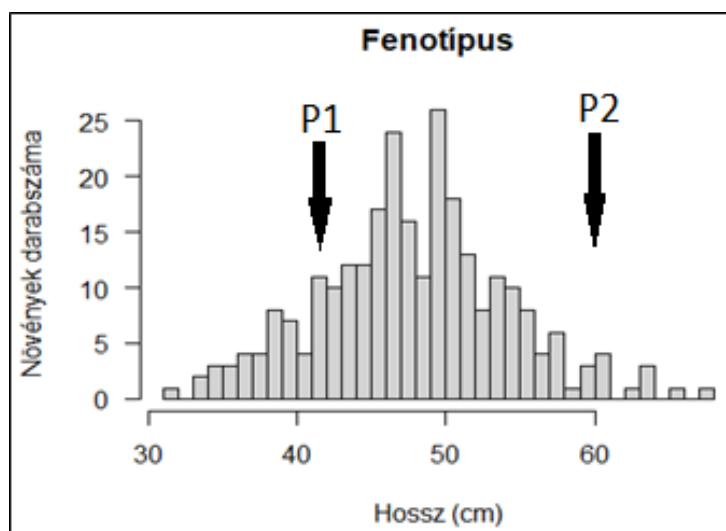
A 'vigor' tulajdonsággal kapcsoltságok mutató 6 azonosított QTL-hez legközelebb térképezett markerek: CA3373 marker a VIG1, a CA048 marker a VIG2, a CA990 marker a VIG3, a CA094 marker a VIG4, CA2187 marker a VIG5, míg a CA702 marker a VIG6 volt. A kis vigorú P1 szülőtől származó allél (A) adja az alacsonyabb pontszámot nyújtó fenotípusos értéket öt QTL-hez legközelebbi marker esetén (11.ábra), míg a magasabb pontszámot adó fenotípusos érték a P2 szülőből származó B alléllal jellemezhető. Ez alól kivétel a CA702 marker, ahol a heterozigóta AB genotípusú egyed heterózis hatást mutat.



**11.ábra:** Az egyes kromoszómákon azonosított QTL csúcsához legközelebb térképezett markerek

### 4.3. Levél hosszúság QTL analízise

A 'levél hosszúság' elemzése során a mért adatokat összegeztük, majd átlagoltuk, így megvizsgálva az egyes levélhosszúság kategóriák eloszlását az F2 populációban. A két szülő P1: 41-48 cm, P2: 57-64 cm értékeket kapott. A 12. ábrán látható a levél hosszúság fenotipizálási eredménye.



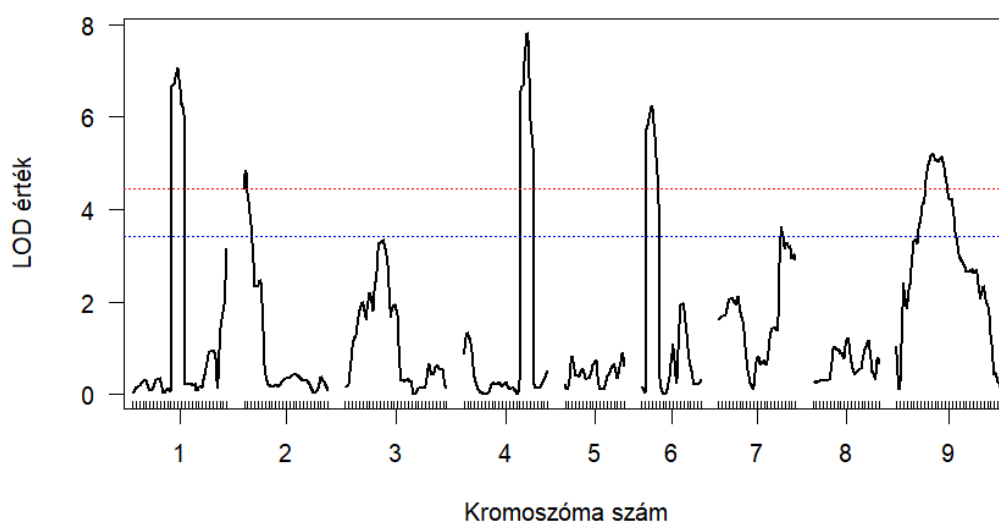
**12. ábra:** A levél hosszúság tulajdonság fenotipizálási eredménye

A levél hosszúság felvételezéseinek eredményei alapján az F2 populáció egyedeinek jelentős része berendezkedik a szülő vonal értékei közé, azaz normál elosztást mutat. A QTL térképezési eredményeink alapján hat kromoszómán kaptunk olyan LOD értékeket (7.05, 4.84, 7.81, 6.25, 3.62, 5.20), amelyek meghaladták a küszöbértéket (9. táblázat, 13. ábra).

**9.Táblázat:** Levélhosszúság esetén számított legmagasabb LOD értékek és pozíciók az egyes kromoszómák esetében.

| Lókus      | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD érték |
|------------|------------|--------------|-----------|
| CA2605     | 1          | 65.0         | 7.05      |
| c2.loc3.6  | 2          | 2.5          | 4.84      |
| CA4817     | 3          | 55.0         | 3.34      |
| c4.loc01.6 | 4          | 90.5         | 7.81      |
| c5.loc93.6 | 5          | 82.0         | 0.89      |
| CA4706     | 6          | 15.0         | 6.25      |
| CA857      | 7          | 90.0         | 3.62      |
| CA926      | 8          | 50.0         | 1.22      |
| c9.loc63   | 9          | 52.0         | 5.20      |

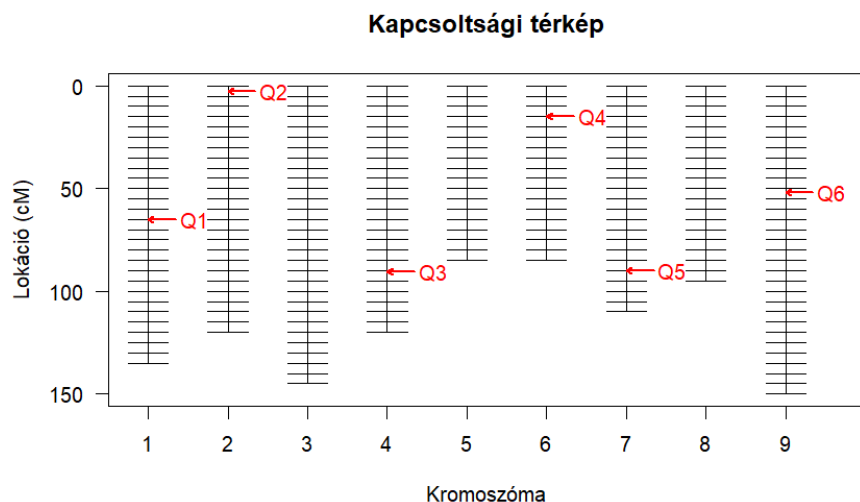
A meghatározott QTL-eket 'ALH1', 'ALH2', 'ALH3', 'ALH4', 'ALH5', 'ALH6' néven hivatkozom. Az 1-es kromoszómán elhelyezkedő ALH1 régió 9.50 %-át, ezzel szemben a 2-es kromoszómán elhelyezkedő ALH2 a térképezési populációban megjelenő fenotípusos variabilitás 4.95 %-át magyarázza. A legmagasabb variancia értéket a 4-es kromoszómán lévő ALH3 képviseli, amely a variabilitás 10.19 %-át magyarázza. A 6-os kromoszómán (ALH4) szintén magas 7.87 %, míg a 7-es kromoszómán található ALH5 csak 3.70 %-a megjelenő variabilitásnak. A 8-as kromoszómán ALH6 5.54 %-a varianciával rendelkezik (10. táblázat). Összesen 5 kihatású és egy közepes hatású QTL-t sikerült azonosítani. A régiók között nem volt kimutatható kölcsönhatás. A hat QTL együttes a variabilitás 41.74%-át adja.



**13. ábra:** Az egyes kromoszómákra térképezett markerekhez rendelt LOD értékek a levélhosszúság elemzése során

**10. táblázat** Levélhosszúság kialakításában szerepet játszó régiókra készített ANOVA táblázat

|                                                               | df | Type III SS | LOD  | %var   | F value | Pvalue(Chi2) | Pvalue(F) |     |
|---------------------------------------------------------------|----|-------------|------|--------|---------|--------------|-----------|-----|
| 1@65.0                                                        | 2  | 22.28       | 8.40 | 9.501  | 19.946  | 0            | 8.20e-06  | *** |
| 2@2.0                                                         | 2  | 16.57       | 4.74 | 4.951  | 10.608  | 0            | 0.000149  | *** |
| 4@90.0                                                        | 2  | 16.92       | 9.38 | 10.194 | 22.114  | 0            | 0.000125  | *** |
| 6@15.0                                                        | 2  | 30.66       | 7.37 | 7.873  | 17.311  | 0            | 1.31e-07  | *** |
| 7@90.0                                                        | 2  | 22.81       | 3.58 | 3.70   | 8.095   | 0            | 6.29e-06  | *** |
| 9@52.0                                                        | 2  | 31.90       | 5.28 | 5.541  | 11.699  | 0            | 7.17e-08  | *** |
| Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1 |    |             |      |        |         |              |           |     |

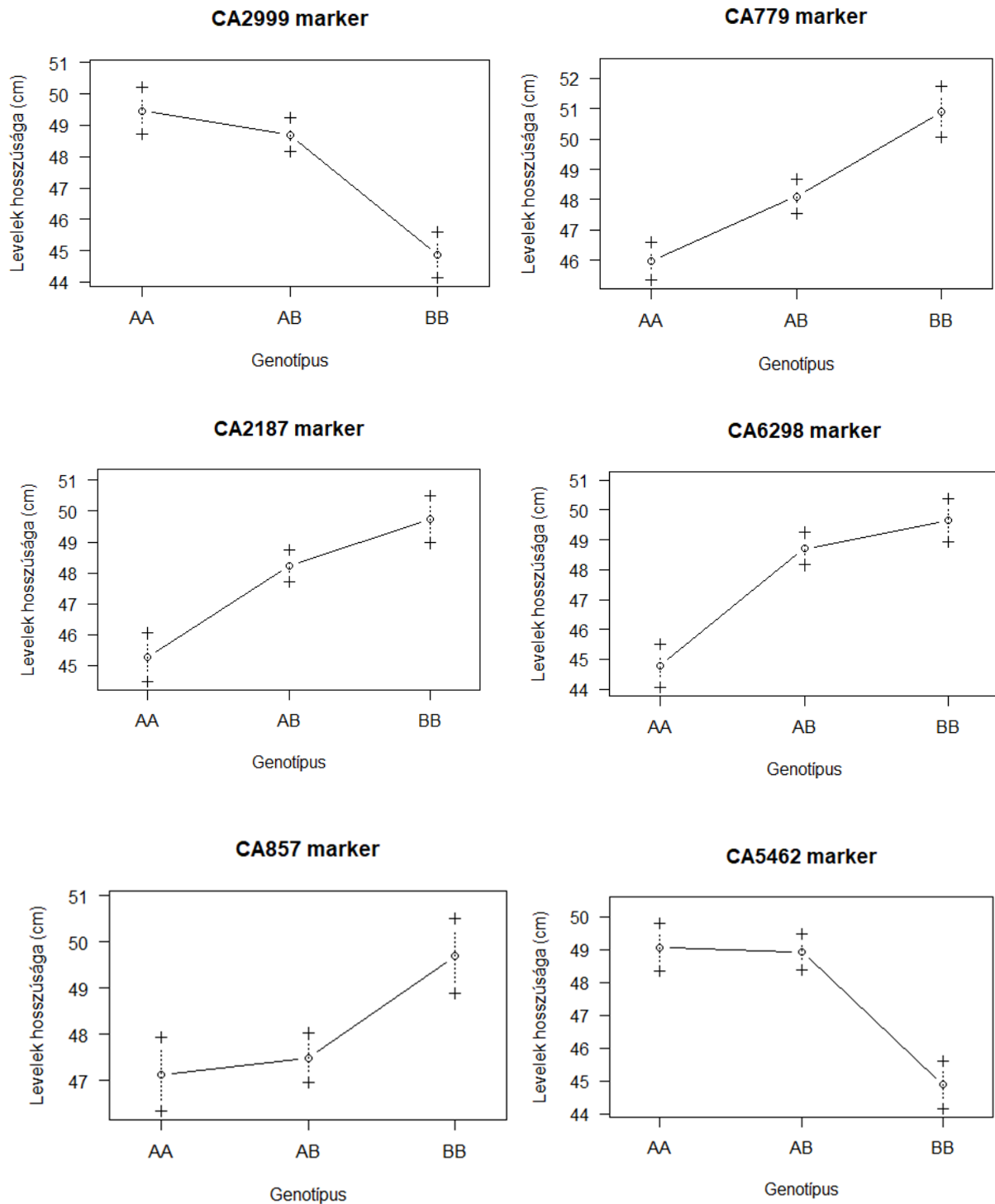


**14.ábra:** A levél hosszúság esetén meghatározott QTL-ek pozíciói a genetikai térképen

A QTL-ek elhelyezkedését 14. ábra mutatja be a kapcsoltsági térképen. A részletesebben vizsgált QTL elemzés eredménye a 11. táblázatban szerepel. Az ALH1 az 1-es kromoszómán 115.5 cM-nál, az ALH2 2-es kromoszómán 1.5 cM-nál, ALH3 a 4-es kromoszómán 91.0 cM-nál, az ALH4 a 6-os kromoszómán 6.0 cM-nál, az ALH5 a 7-es kromoszómán 90.0 cM-nál és az ALH6 9-es kromoszómán 65.0 cM-nál azonosítottak. Az azonosított QTL-ekkel legközelebb térképezett markerek hatását a vizsgált tulajdonságra a 15. ábra mutatja be. Közülük négy marker (ALH2 ALH3, ALH4, ALH5) az A allélre- ami 41-48 cm levél hosszúságot jelentő P1 szülőtől származik- homozigóta genotípusoknál a hasadó populációkban rövidebb levél hossz fenotípussal függ össze, míg a B allélra - 57-64 cm-t mutató P2-es szülő- homozigóta egyedek hosszabb levelet fejlesztenek. Az ALH1 és ALH6 QTL-ekhez legközelebbi két markerezzel ellentétes eredményt adnak.

**11.táblázat:** Részletesebben vizsgált LOD értékek a levélhosszúság tulajdonság esetén

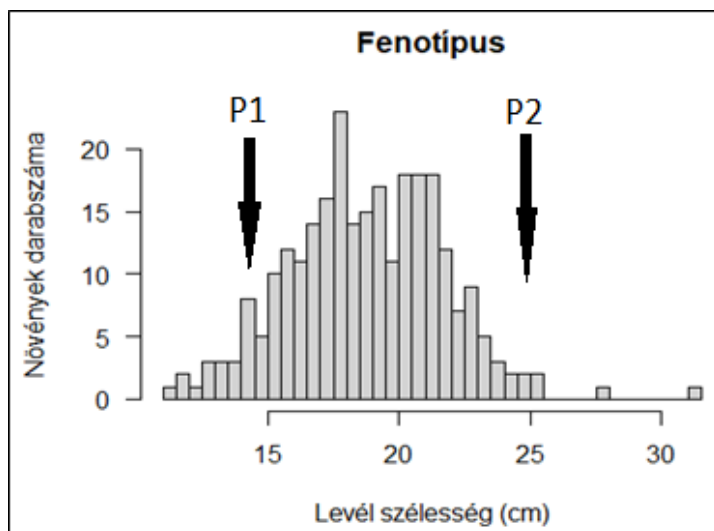
| QTL  | Marker | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD  |
|------|--------|------------|--------------|------|
| ALH1 | CA2999 | 1          | 115.5        | 9.16 |
| ALH2 | CA799  | 2          | 1.5          | 4.78 |
| ALH3 | CA2187 | 4          | 91.0         | 9.61 |
| ALH4 | CA6298 | 6          | 6.0          | 7.85 |
| ALH5 | CA857  | 7          | 90.0         | 4.36 |
| ALH6 | CA5462 | 9          | 65.0         | 5.89 |



**15.ábra:** Az egyes kromoszómán azonosított QTL csúcsokhoz legközelebb térképezett markerek

#### 4.4. Levél szélesség QTL analízise

A fenotipizálás során egyedenként 3 különböző levélnek mértük meg a szélességét, majd ezen adatokat átlagolva kaptuk meg a QTL analízisre használt adatsorunkat. Ezen adatsor eloszlását mutatja be a 16. ábra. A P1-es szülő leveleinek átlaga 7-12 cm között, míg a P2-es szülőé 19-24 cm között volt.



16. ábra: A levél szélesség fenotipizálási eredményei

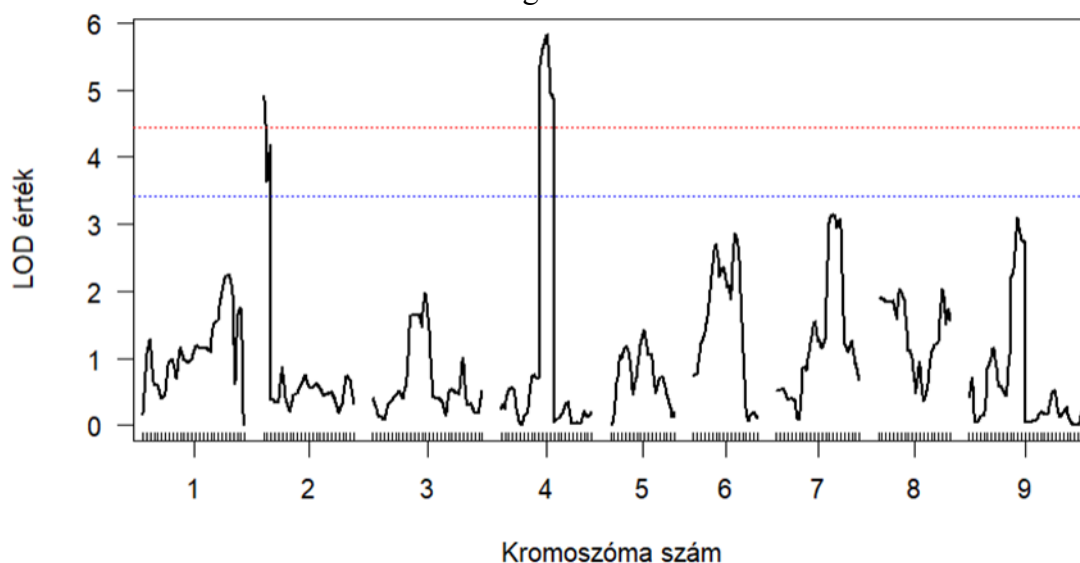
A levél szélesség felvételezéseinek eredményei alapján normál eloszlást mutatnak az F2 populáció egyedei, mivel jelentős részük berendezkedik a szülő vonal értékei közé. A 11. táblázat mutatja a levél szélesség esetén számított legmagasabb LOD értékek és pozíciókat az egyes kromoszómák esetében. A küszöbértéket két feltételezett QTL haladta meg (4.91, 5.82 LOD értékkel).

**11.táblázat:** Levél szélesség esetén számított legmagasabb LOD értékek és pozíciók az egyes kromoszómák esetében

| Lókus      | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD érték |
|------------|------------|--------------|-----------|
| CA2999     | 1          | 115.0        | 2.24      |
| c2.loc1.6  | 2          | 0.5          | 4.91      |
| CA2762     | 3          | 70.0         | 1.97      |
| c4.loc71.6 | 4          | 60.5         | 5.82      |
| CA591      | 5          | 45.0         | 1.42      |
| CA602      | 6          | 55.0         | 2.86      |
| c7.loc87.6 | 7          | 76.5         | 3.14      |
| c8.loc30   | 8          | 29.0         | 2.04      |
| CA5462     | 9          | 65.0         | 3.10      |

A levél szélesség tulajdonsággal kapcsoltságot mutatóan 2 QTL-t azonosítottunk, melyeket elneveztünk 'ALW1' és 'ALW2'-nek. A 2-es kromoszómán az ALW1 6.75 %-ban, míg az ALW2 a 4-es kromoszómán 8.03 %-ban felel a fenotípusban megjelenő varianciáért (17. ábra, 12. táblázat). Mindkettő kishatású QTL. Szignifikáns kölcsönhatás nem jelentkezett a két régió között. Együtt a két QTL 16.22 %-át magyarázza a megjelenő variabilitásnak.

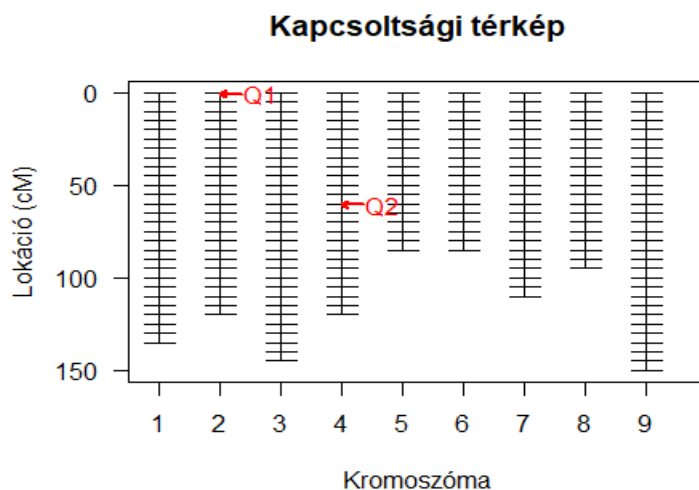
**17.ábra:** Az egyes kromoszómákra térképezett markerekhez rendelt LOD értékek levél szélesség elemzése során



**12. táblázat:** Levél szélesség kialakításában szerepet játszó régiókra készített ANOVA táblázat

|                                                                | df | Type III SS | LOD   | %var  | F value | Pvalue(Chi2) | Pvalue(F) |     |
|----------------------------------------------------------------|----|-------------|-------|-------|---------|--------------|-----------|-----|
| 2@0.0                                                          | 2  | 158.1       | 4.523 | 6.757 | 10.608  | 0            | 3.64e-05  | *** |
| 4@60.0                                                         | 2  | 186.3       | 5.295 | 8.031 | 12.53   | 0            | 6.37e-06  | *** |
| Signif. Codes : 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1 |    |             |       |       |         |              |           |     |

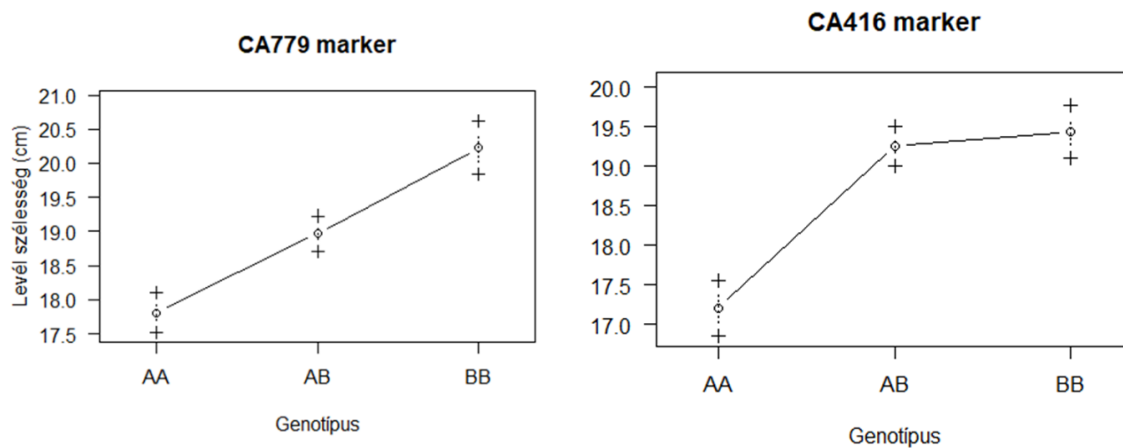
A kapcsoltsági térképen (18. ábra) leolvasható, hogy az ALW1 a 1-es kromoszómán, míg az ALW2 a 3-as kromoszómán található. A részletesebben vizsgált QTL elemzés eredménye a 13. táblázatban látható, a 2-es kromoszómán 1.5 cM-nál, a 4-os kromoszómán pedig 60.5cM-nál új pozícióba kerültek. Az azonosított QTL-ekkel legközelebb térképezett markerek eredményeit a 19. ábra mutatja be. Az ALW1-es QTL fenotípusos hatását a CA779 marker, még ALW2-es QTL fenotípusos hatását a CA416 marker reprezentálja. Mindkét marker esetében a P2-es szülőtől származó allél biztosítja a magasabb fenotípusos értéket.



**18. ábra:** A levél szélesség esetén meghatározott QTL-ek pozíciói a genetikai térképen

**13. táblázat:** Részletesebben vizsgált LOD értékek a levél szélesség tulajdonság esetén

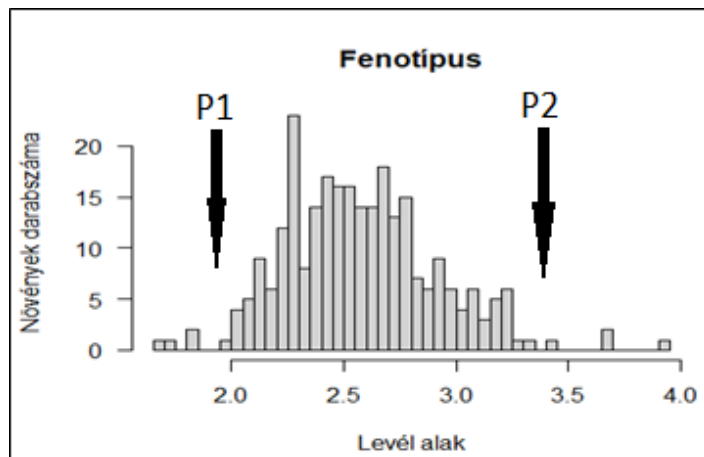
| QTL  | Pozíció | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD  |
|------|---------|------------|--------------|------|
| ALW1 | CA779   | 2          | 1.5          | 4.59 |
| ALW2 | CA416   | 4          | 60.5         | 5.24 |



**19. ábra:** A 2-es és 4-es kromoszómán azonosított QTL csúcsához legközelebb térképezett markerek hatása a levél szélességre

#### 4.5. Levél hosszúság és szélesség hányadosának QTL analízise

A levél hosszúság és szélesség hányadosából kiszámolt fenotípusos gyakoriság diagramja látható a szülők értékeivel együtt a 20. ábrán. A kisebb értékek a levelek kereksegre utalnak, míg a nagyobb értékek a hosszúkás alakra.



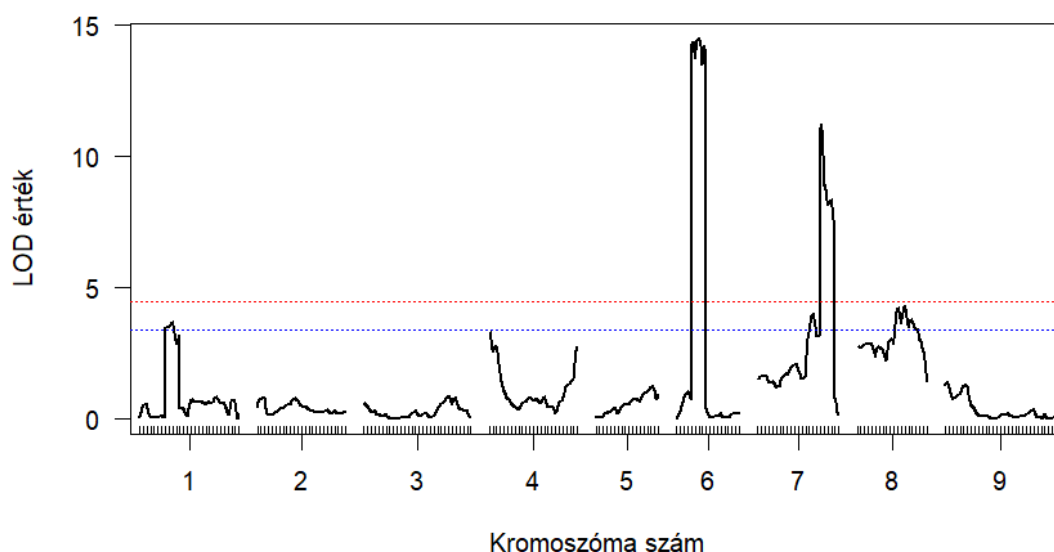
**20. ábra:** A levél hosszúság és szélesség hányadosából kiszámolt fenotípusos gyakoriság

A 14. táblázatban a levél hosszúság és szélesség hányadosának számított legmagasabb LOD értékek és pozíciók az egyes kromoszómák esetében. Összesen öt csúcs jelent meg a meghatározott küszöbérték felett (4.57, 3.89, 15.42, 11.17, 5.07), ami a 21. ábrán látható.

**14. táblázat:** Levél hosszúság és szélesség hányadosának számított legmagasabb LOD értékek és pozíciók az egyes kromoszómák esetében

| Lókusz    | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD érték |
|-----------|------------|--------------|-----------|
| c1.loc45  | 1          | 34.0         | 4.57      |
| c2.loc5   | 2          | 4.0          | 1.05      |
| CA529     | 3          | 115.0        | 1.14      |
| c4.loc2   | 4          | 1.0          | 3.89      |
| CA521     | 5          | 85.0         | 1.28      |
| c6.loc42  | 6          | 31.0         | 15.42     |
| c7.loc85  | 7          | 74.0         | 11.17     |
| CA2976    | 8          | 65.0         | 5.07      |
| c9.loc3.6 | 9          | 2.5          | 1.53      |

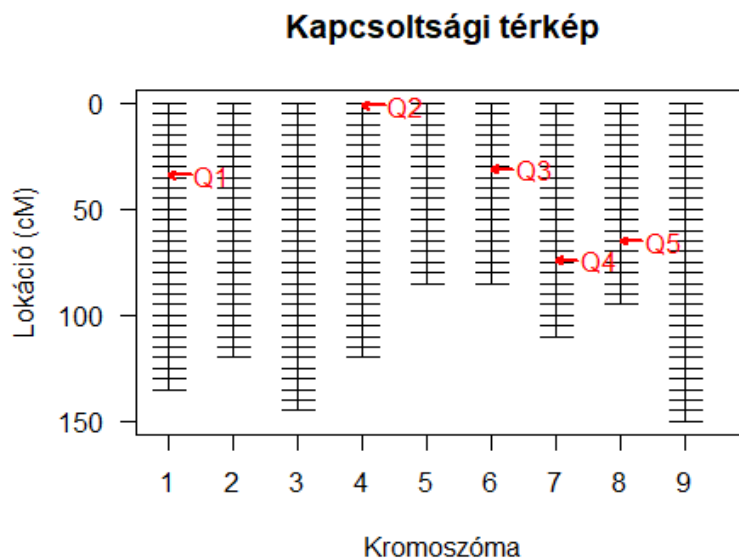
**21. ábra:** Az egyes kromoszómákra térképezett markerekhez rendelt LOD értékek levél hosszúság és szélesség hányadosa elemzése során



A 15. táblázatból leolvasható a három alacsonyabb csúcs a 1-es, 4-es és 8-as kromoszómán, míg a két kiemelkedően magas csúcs a 6-os és 7-es kromoszómán található. Ezen csúcsokra a továbbiakban 'SOL1', 'SOL2', 'SOL3', 'SOL4' és 'SOL5'-ként fogok hivatkozni. Az 1-es kromoszómán a SOL1 4.27%-ban, a 4-es kromoszómán a SOL2 3.64 %-ban, a 8-as kromoszómán SOL5 5.76 %-ban felel a fenotípusban megjelenő varianciáért. A két kiemelkedő fenotípust meghatározó érték a 6-os kromoszómán lévő SOL3 esetében tapasztalt 21.83 %, és a 7-es kromoszómán elhelyezkedő SOL4 esetében kimutatott 15.47 %variancia. Összesen három kishatású, egy közepes hatású és egy nagy hatású QTL-t sikerült azonosítani. Kölcsönhatás a kromoszóma régiók között nem volt kimutatható.

**15. táblázat:** Levél hosszúság és szélesség hányadosának kialakításában szerepet játszó régiókra készített ANOVA táblázat

|                                                               | df | Type III SS | LOD    | %var   | F value | Pvalue(Chi2) | Pvalue(F) |     |
|---------------------------------------------------------------|----|-------------|--------|--------|---------|--------------|-----------|-----|
| 1@34.0                                                        | 2  | 1.330       | 4.348  | 4.276  | 9.978   | 0            | 6.72e-05  | *** |
| 4@0.0                                                         | 2  | 1.106       | 3.72   | 3.643  | 8.301   | 0            | 0.000321  | *** |
| 6@30.0                                                        | 2  | 6.770       | 19.412 | 21.835 | 50.803  | 0            | < 2e-16   | *** |
| 7@74.0                                                        | 2  | 4.791       | 14.393 | 15.472 | 35.953  | 0            | 1.73e-14  | *** |
| 8@65.0                                                        | 2  | 1.765       | 5.819  | 5.76   | 13.245  | 0            | 3.36e-06  | *** |
| Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1 |    |             |        |        |         |              |           |     |

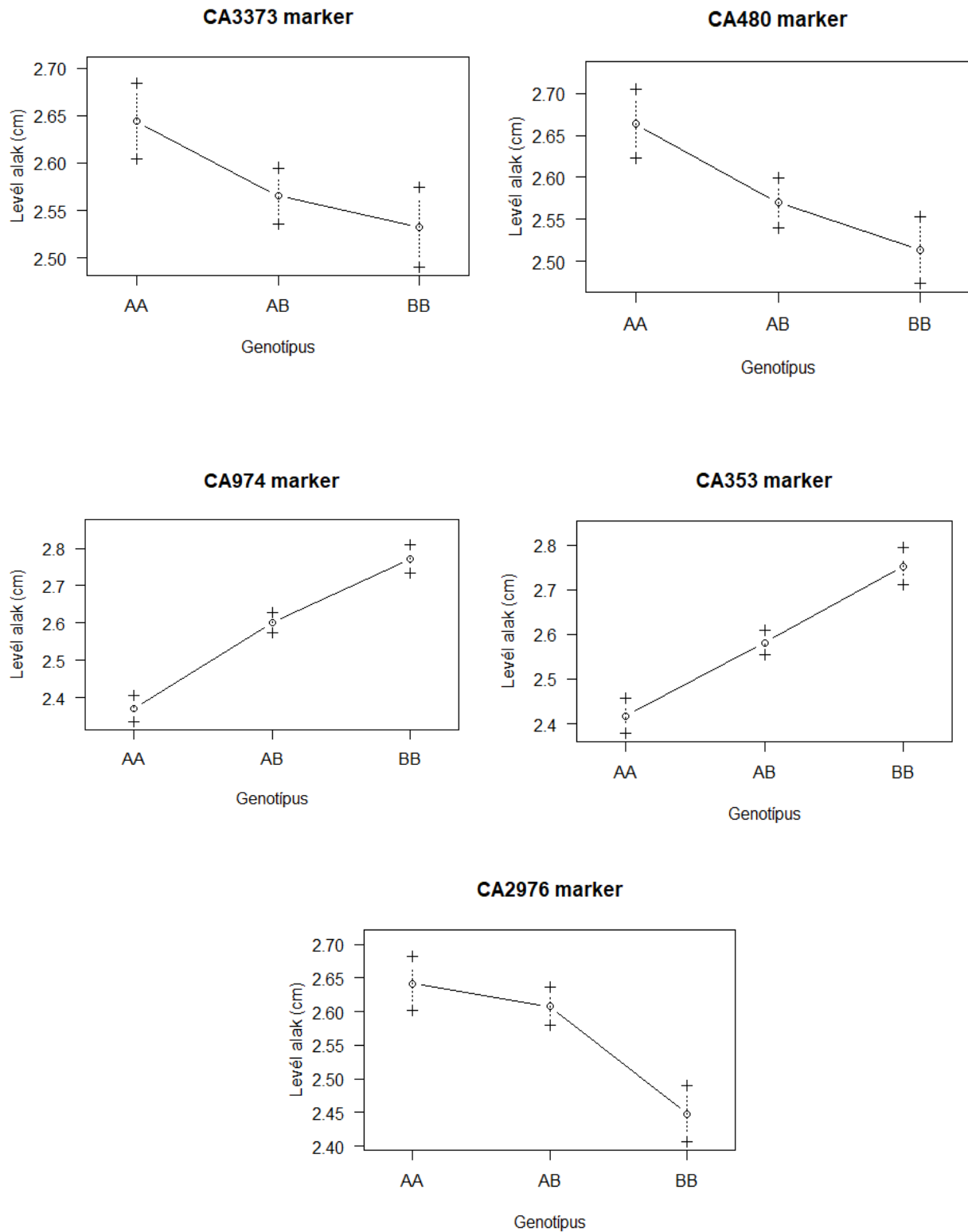


**22. ábra:** Levél hosszúság és szélesség hányadosának QTL helyei a kapcsoltsági térképen

A kapcsoltsági térképről leolvashatóak az egyes QTL-ek elhelyezkedése (22. ábra). A SOL1 az első kromoszómán, a SOL2 a 4-es kromoszómán, a SOL3 a 6-os kromoszóma, a SOL4 a 7-es kromoszómán a SOL5 pedig a 8-as kromoszómán helyezkedik el. Részletesebb elemzésük eredményeként sorjában az 1-es kromoszóma 8.5 cM pozícióba, 4-es kromoszóma 1.5 cM pozícióba, 6-os kromoszóma 29.0 cM pozícióba, 7-es kromoszómába 74.5 cM pozícióba, 8-as kromoszóma 65.0 cM pozíciójába térképeződtek. A levél szélesség és hosszúság hányadosa tulajdonsággal kapcsoltságok mutató 5 azonosított QTL-hez legközelebb térképezett markerek: SOL1 a CA3373 marker, SOL4 a CA480 0.07, SOL6 a CA974 marker, SOL7 a CA353 marker, SOL8 a CA2976 marker. Az elemzés során két marker eseténben a B allél (P2 szülő) biztosítja a magasabb értéket (CA974, CA353), három esetén pedig az A allél (P1 szülő) (CA3373, CA480, CA2976).

**16. táblázat:** Egyes kromoszómán azonosított QTL csúcsához legközelebb térképezett markerek részletesebb elemzésének eredménye

| QTL  | Marker | Kromoszóma | Pozíció (cM) | LOD   |
|------|--------|------------|--------------|-------|
| SOL1 | CA3373 | 1          | 8.5          | 4.74  |
| SOL2 | CA480  | 4          | 1.5          | 4.31  |
| SOL3 | CA974  | 6          | 29.0         | 19.48 |
| SOL4 | CA353  | 7          | 74.5         | 14.31 |
| SOL5 | CA297  | 8          | 65.0         | 5.73  |



**23. ábra:** Az egyes kromoszómán azonosított QTL csúcsához legközelebb térképezett markerek hatása a levél hosszúság és szélesség hányadosának esetén

## 5. Összefoglalás

A karfiol agronómiailag fontos tulajdonságainak fenotípus alapján történő szelekcióját a környezeti hatások nagymértékben befolyásolják. Ez időigényes és költséges eljárás. A hagyományos nemesítéssel szemben a markerekre alapozott szelekció (MAS) módszere lehetővé teszi a tulajdonságok legelőnyösebb kombinációinak kiválasztását, így rövidebbé teszi a nemesítés idejét. Mivel a térképezési populáció két, fenotípusosan nagy eltérést mutató szülőtől származik, az F<sub>2</sub>-es populációban számos tulajdonság esetén tapasztaltunk nagyfokú variabilitást. A fenotipizálás során 23 tulajdonságot vizsgáltunk, melyből 5 tulajdonság került kielemezésre ebben a munkában. A karfiol termesztése során számos agronómiai tulajdonság nagy jelentőséggel bír. Fontos tulajdonság az öntakarás, illetve a levelek állása, mely a karfiol rózsza védelmére szolgál a napsugárzás okozta elszíneződéssel, és mechanikai sérülésekkel szemben is. A levelek bizonyos fokú védelmet jelenthetnek a rózsára nézve a különböző betegségektől és kártevőktől is. Stressz hatására egyes genotípusok hajlamosak lehetnek a karfiolrózsában az egyes rózsácskák között is leveleket fejleszteni, ami bizalmatlanságot kelt a vásárlóban, a terméket eladhatatlanná teszi. A klímaváltozás hatásai napjainkban a szélsőséges és gyorsan változó környezeti tényezőkben érzékelhető, amely a karfiol termelő gazdákat is nagy kihívások elé állítja. Az új fajták előállításának napjainkban egyik legfőbb célkitűzése a megbízható, kiszámíthatatlan időjárási körülmények között is termelhető, megfelelő vigorral – és ezzel együtt nagyobb általános ellenállóképességgel rendelkező fajták előállítása. Ugyanakkor az itt említett tulajdonságok ismereteink szerint nem monogénes, hanem mennyiségi szabályozás alatt állnak, így az ilyen tulajdonságokra történő szelekció csupán fenotípus alapján rendkívül nehéz.

Az 5 vizsgált tulajdonságot tekintve jelen populációban összesen 22 QTL-t sikerült azonosítanunk, melyből 1 nagyhatású, 2 közepes hatású és 19 kishatású. Az azonosított QTL-ek közül 3 kromoszóma régió szignifikáns hatását több tulajdonság esetében is megjelent. A CA3373 marker a levél szélesség és hosszúság hányadoságban és a vigorban, a CA779 marker a levél hosszúságban, illetve szélességben, míg a CA2187 marker a levél hosszúság és vigor tulajdonságok kialakításában is szerepet játszik. Elmondható, hogy minden tulajdonság a vegetatív növekedést szolgálja, így az egyezés nem meglepő, hiszen a vigor kialakításában egyéb tulajdonságok mellett nagy szerepet játszik a levelek mérete is. A jelen populációban azonosított 'levél átnövés a rózsán' tulajdonsággal kapcsoltságot mutató összes QTL segítségével 18.84 %-ban képesek vagyunk meghatározni, hogyan fog megjelenni ez a tulajdonság a populáció egyes tagjain. Összesen három, 1-es, 4-es, 7-es kromoszómán azonosított QTL-ek (BRA1, BRA2, BRA3) QTL-t találtunk. Kölcsönhatás jelentkezett a

kromoszómák között. A vigor tulajdonság vizsgálatakor összesen hat kishatású QTL-t sikerült azonosítani (VIG1, VIG2, VIG3, VIG4, VIG5, VIG6), melyek együttesen 41.1 %-ban magyarázzák a fenotípusban megjelenő variabilitást. A különböző QTL-ek az 1-es, 2-es, 3-as, 4-es, 5-os, 6-os és 7-es kromoszómán helyezkednek el. A levél hosszúság mérésekor öt kishatású és egy közepes hatású QTL-t találtunk. Az 1-es, 2-es, 4-es, 6-os, 7-es és 9-es kromoszómán található QTL-ek (ALH1, ALH2, ALH3, ALH4, ALH5, ALH6), melyek együttesen 41.74 %-ban magyarázzák a variabilitást. Ezzel szemben a levél szélesség adatainak kiértékelésekor összesen két kishatású QTL-t azonosítottunk (ALW1 és ALW2), melyek a 2-es és a 4-es kromoszómán helyezkednek el. Ez a két QTL együtt a populációban megjelenő fenotípusos variancia 16.22 %-áért felelős. Ezzel szemben a levél szélesség és levél hosszúság hányadosból számított, így a levelek formájának jellemzésére használható QTL-ek együtt a fenotípusos variabilitást csaknem 45.25 %-ban magyarázzák. Négy kis hatású, egy közepes hatású és egy nagy hatású QTL-t sikerült azonosítani. Az egyes QTL-ek (SOL1, SOL2, SOL3, SOL4, SOL5) az 1-es, 4-es, 6-os, 7-es és 8-as kromoszómán helyezkednek el.

| Tulajdonság                            | Azonosított QTL neve | Kromoszóma lokáció | LOD érték | A QTL csúchoz legközelebbi marker | QTL pozíció | Konfidencia intervallum | Egyes QTL-ek varianciái | Modell variancia (%) | szignifikancia | QTL hatás erőssége |
|----------------------------------------|----------------------|--------------------|-----------|-----------------------------------|-------------|-------------------------|-------------------------|----------------------|----------------|--------------------|
| Levél átnövés a karfiol rózsán         | BRA1                 | 1                  | 4.28      | CA2829                            | 60.0        | 20.0-105.0              | 4.22                    | 18.84                | ***            | kis hatású         |
|                                        | BRA2                 | 3                  | 4.51      | CA6423                            | 143.0       | 125.0-145.0             | 5.00                    |                      | ***            | kis hatású         |
|                                        | BRA3                 | 7                  | 3.52      | CA6368                            | 56.5        | 50.0-70.0               | 3.69                    |                      | ***            | kis hatású         |
| Vigor                                  | VIG1                 | 1                  | 5.89      | CA3373                            | 8.0         | 0.0-95.0                | 5.68                    | 41.10                | ***            | kis hatású         |
|                                        | VIG2                 | 2                  | 4.53      | CA048                             | 5.5         | 0.0-30.0                | 4.27                    |                      | ***            | kis hatású         |
|                                        | VIG3                 | 3                  | 4.89      | CA990                             | 104.0       | 95.0-115.0              | 4.28                    |                      | ***            | kis hatású         |
|                                        | VIG4                 | 4                  | 7.98      | CA094                             | 89.0        | 60.0-95.0               | 7.86                    |                      | ***            | kis hatású         |
|                                        | VIG5                 | 6                  | 5.80      | CA2187                            | 3.5         | 0.0-30.0                | 5.88                    |                      | ***            | kis hatású         |
|                                        | VIG6                 | 7                  | 8.07      | CA702                             | 73.0        | 65.0-90.0               | 8.36                    |                      | ***            | kis hatású         |
| Levél hosszúsága                       | ALH1                 | 1                  | 9.16      | CA2999                            | 115.5       | 30.0-125.5              | 9.50                    | 41.74                | ***            | kis hatású         |
|                                        | ALH2                 | 2                  | 4.78      | CA779                             | 1.5         | 0.0-15.0                | 4.95                    |                      | ***            | kis hatású         |
|                                        | ALH3                 | 4                  | 9.61      | CA6298                            | 91.0        | 80.0-95.0               | 10.19                   |                      | ***            | közepes hatású     |
|                                        | ALH4                 | 6                  | 7.85      | CA2187                            | 6.0         | 0.0-20.0                | 7.87                    |                      | ***            | kis hatású         |
|                                        | ALH5                 | 7                  | 4.36      | CA857                             | 90.0        | 85.0-110.0              | 3.70                    |                      | ***            | kis hatású         |
|                                        | ALH6                 | 9                  | 5.89      | CA5462                            | 65.0        | 35.0-90.0               | 5.54                    |                      | ***            | kis hatású         |
| Levél szélesség                        | ALW1                 | 2                  | 4.59      | CA779                             | 1.5         | 0.0-15.0                | 6.76                    | 16.22                | ***            | kis hatású         |
|                                        | ALW2                 | 4                  | 5.24      | CA416                             | 60.5        | 40.0-95.0               | 8.03                    |                      | ***            | kis hatású         |
| Levél szélesség és hosszúság hányadosa | SOL1                 | 1                  | 4.74      | CA3373                            | 8.5         | 0.0-105.0               | 4.27                    | 45.25                | ***            | kis hatású         |
|                                        | SOL2                 | 4                  | 4.31      | CA480                             | 1.5         | 0.0-20.0                | 3.64                    |                      | ***            | kis hatású         |
|                                        | SOL3                 | 6                  | 19.48     | CA974                             | 29.0        | 25.0-35.0               | 21.83                   |                      | ***            | nagyhatású         |
|                                        | SOL4                 | 7                  | 14.31     | CA353                             | 74.5        | 65.0-90.0               | 15.47                   |                      | ***            | közepes hatású     |
|                                        | SOL5                 | 8                  | 5.73      | CA2976                            | 65.0        | 50.0-90.0               | 5.76                    |                      | ***            | kis hatású         |

**17.ábra:** Eredményeket összefoglaló táblázat

A vizsgálataink eredményeit tekintve összességében kijelenthető, hogy az előzetes várakozásoknak megfelelően mind az 5 térképezett tulajdonság mennyiségi tulajdonság, melynek kialakításában számos, kisebb hatású kromoszóma régió vesz részt.

A térképezés során azonosított QTL-ek-hez legközelebb eső markerek hatásának vizsgálatával az egyes tulajdonságokra nézve további következtetések vonhatóak le. A legtöbb marker esetében láthattuk, hogy a nagyobb vigort, valamint a levelek nagyobb méretét a nagyobb vigorral rendelkező szülővonalból származó allél biztosítja. Azonban ez nem minden marker esetében igaz, hiszen a vigornál azonosított hat markerből egy, a levélhosszúságnál azonosított összesen hat markerből kettő ezzel ellentétes hatást mutat. Ezen markerek esetében éppen a kisebb vigorú, és rövidebb levelekkel rendelkező szülővonal alléljai adnak magasabb értéket. Ez ugyan első látásra ellentmondásnak tűnhet, de nem meglepő számos kisebb QTL -lrel kapcsoltságot mutató, mennyiségi tulajdonságok esetében, és magyarázattal szolgál arra is, hogy miért látunk az F2-es populációban a szülők értékeit meghaladó fenotípusú egyedeket is.

A szakirodalomban már említett Branham és munkatársai (2016) a brokkoli esetében az abiotikus típusú stresszt tekintve kifejezetten a hőstresszt vizsgálták, ahol 5 jelentős QTL-t azonosítottak a 2-es, 3-as, és 8-as kromoszómán, amelyek összesen a hőtűrő képesség változásának 62%-át magyarázták. A 'levél átnövés a karfiol rózsán' tulajdonság vizsgálata során az 1-es, 3-as, és 7-es kromoszómán találtunk kölcsönhatásban lévő QTL-eket. Elmondható, hogy mindkét kutatásban a 3-as kromoszómán található QTL. Szintén a rózsza fejre való kutatást végeztek Matschegewski és munkatársai (2015) karfiolon. Összesen 18 QTL-t találtak a karfiol rózsza kialakulásához kapcsoltnak, az 1-es, 2-es, 3-as, 4-es, 6-os, 8-as és 9-es kromoszómákon különböző hőmérsékleteken. Összegezve a mi vizsgálati eredményeinkkel, az 1-es és 3-as kromoszómán mindkét kutatás azonosított QTL-eket. A vegetatív részek vizsgálata során kapott eredményeket összehasonlítva a levél hosszúság esetén a 2-es, 4-es, 7-es és 9-es kromoszóma, a levél szélesség esetén a 2-es és 4-es kromoszóma, míg a vigor esetén 2-es, 6-os, és 7-es kromoszómán azonosított QTL-eket Katarina Jovic is káposzta esetén.

Az általunk vizsgált tulajdonságok fenotípus kialakításában tehát több kromoszómaregió is részt vesz, melyek egyenként különböző mértékben befolyásolják az adott jelleget. Eredményeink alapján és a kifejlesztett populáció további generációinak vizsgálatával lehetőség nyílik a kromoszómaregiókhoz szorosan kapcsolt molekuláris markerek tervezéséhez is, így segítve a gyakorlati nemesítés munkáját.

## **6. Köszönetnyilvánítás**

Szeretném megköszönni Dr. Tóth-Lencsés Andrea Kittinek, a témavezetőmnek, a dolgozatom elkészítéséhez nyújtott segítségét, illetve mindent, amit megtanított nekem.

Köszönet illeti Dr. Róth Fruzsínát és Dr. Galli Zsoltot a kutatási témáért, illetve a szakmai segítségükért. Ezúton is külön köszönek szeretnék mondani a Syngenta valamennyi dolgozójának, akik, ha egy apró részvétellel is lehetővé tették, hogy ez a kísérlet valóra válhasson.

## 7. Mellékletek

### 7.1. Irodalomjegyzék

1. Agarwal, M., Shrivastava, N., Padh, H. (2008) Advances in molecular marker techniques and their applications in Plant Science. *Plant Cell Reports*, 27: 617–631.
2. Alam, Md. J., Uddin, Md. S., Alam, M., & Mollah, N. H. (2019). A Comparison on Some Interval Mapping Approaches for QTL Detection. *Bioinformation*, 15(2), 90–94. <https://doi.org/10.6026/9732063001509>
3. Alonso-Blanco, C., Koornneef, M., & van Ooijen, J. W. (2006). QTL Analysis. In S. Julio & S.-S. J. Jose, *Arabidopsis Protocols* (Vol. 323, pp. 79–100). Humana Press. <https://doi.org/10.1385/1-59745-003-0:79>
4. BALÁZS, S. (2004): Zöldségtermesztők kézikönyve. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 631-639. p.
5. BARONE, A. (2004): Molecular marker-assisted selection for potato breeding. *American Journal of Potato Research*, 81: 111-117.
6. BEDŐ Z., LÁNG L., RAKSZEGI M., (2007): Géntechnológia a növénynevelés eszköztárában. In: *Magyar Tudomány* 2007/4. 421 p.
7. Broman, K. W., Wu, H., Sen, S., & Churchill, G. A. (2003). R/qtl: QTL mapping in experimental crosses. *Bioinformatics*, 19(7), 889–890.
8. Broman, Karl W. (2001). Review of Statistical Methods for QTL Mapping in Experimental Crosses. *Lab Animal, Review*, 30(7).
9. Burr B., Thompson K., Albertson M., Stuber W. (1988): Gene mapping with recombinant inbreds in maize, p519-526
10. 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.
11. Dhingani, R. M., Umrana, V. V., Tomar, R. S., & Parakhia, M. V. (2015). Introduction to QTL mapping in plants. *Annals of Plant Sciences*, 9.
12. Grodzicker, T., Williams, J., Sharp, P., Sambrook, J. (1974) Physical mapping of temperaturesensitive mutations of adenoviruses. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 39: 439-446
13. HAJÓSNÉ NOVÁK M. (1999): Genetikai Variabilitás a növénynevelésben. Mezőgazda kiadó. Budapest.

14. Haley, C., & Knott, S. (1992). A simple regression method for mapping quantitative trait loci in line crosses using flanking markers. *Heredity*, 69, 315–324. <https://doi.org/10.1038/hdy.1992.131>
15. Jiang, 2013 Jiang, G.-L. (2013). Molecular Markers and Marker-Assisted Breeding in Plants. In S. B. Andersen (Ed.), *Plant Breeding from Laboratories to Fields*. InTech. <https://doi.org/10.5772/52583>
16. KRISTÓF L., (2000): Államilag elismert fajták vizsgálati eredményei: Leíró Fajtajegyzék – Zöldségnövények Joseph Stromberg (2015) Kale, Brussels sprouts, cauliflower, and cabbage are all varieties of a single magical plant species
17. Junaid, T., Wu, X., Thanukrishnan, H., & Venkataramanan, R. (2019). Chapter 30—Therapeutic Drug Monitoring. *Clinical Pharmacy, Drug Information, Pharmacovigilance, Pharmacoeconomics and Clinical Research*.
18. KÁDÁR A., KARDOS GY. MACZÁK B., TERBE I., GLITS M., PÉNZES B., SZANI SZ., ETELAKY B., SZIRTI I. (1995): Káposztafélék: Fejes, vörös, kelkáposzta, karfiol, karalábé, brokkoli, bimbóskel, kínai kel. OLITOR Szaktanácsadó és Inf. szolgálat.
19. Karl W. Broman, Saunak Sen (2000): A Guide to QTL Mapping with R/qt
20. Khan, T. N., & Croser, J. S. (2004). Pea/Overview. *Encyclopedia of Grain Science*.
21. KISS E. (1999): Növényi Molekuláris Genetika I. Egyetemi Jegyzet. Gödöllői Agrártudományi Egyetem, Genetika és Növénynevelés Tanszék. 87 p., 96 p., 100 p.
22. KISS E. (2005): Molekuláris növénynevelés. In: HESZKY L., FÉSÜS L., HORNOK L.: *Mezőgazdasági Biotechnológia*. 197-206 p
23. Kocherina, N. V., Artem'eva, A. M., & Chesnokov, Yu. V. (2011). Use of LOD score technology in mapping quantitative trait loci in plants. *Russian Agricultural Sciences*, 37(3), 201–204. <https://doi.org/10.3103/S106836741103009>
24. Mackay, T. F. (2009). Q&A: Genetic Analysis of Quantitative Traits. *Journal of Biology*, 8(3), 23. <https://doi.org/10.1186/jbiol133>
25. Matschegewski, C., Zetzsche, H., Hasan, Y., Leibeguth, L., Briggs, W., Ordon, F., & Uptmoor, R. (2015). Genetic variation of temperature-regulated curd induction in cauliflower: Elucidation of floral transition by genome-wide association mapping and gene expression analysis. *Frontiers in Plant Science*, 6.
26. Nesbitt M. (2005): *The Cultural History of Plants*. Edited By Sir Ghilleen Prance p116.
27. 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.

28. Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. (1977) DNA sequencing with chainterminating inhibitors
29. Schneider, K. (2005). Mapping Populations and Principles of Genetic Mapping. In The Handbook of Plant Genome Mapping. Genetic and Physical Mapping. WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim.
30. SLEPER, D. A., POEHLMAN, S. M. (2006): Breeding Field Crops. Fifth Edition, Blackwell Publishing.
31. Southern, E.M. (1975) Detection of specific sequences among dna fragments separated by gelelectrophoresis. Journal of Molecular Biology, 98: 503-517
32. TERBE I., DR. HODOSSI S., DR. KOVÁCS A. (2005): Zöldségtermesztés termesztőberendezésekben Mezőgazdasági Kiadó
33. WHITE T., NORMAN A., HENRY A. E. (1989): The Polymerase chain reaction. 185-189p
34. Xiao, Z., Han, F., Hu, Y., Xue, Y., Fang, Z., Yang, L., Zhang, Y., Liu, Y., Li, Z., Wang, Y., Zhuang, M., & Lv, H. (2019). Overcoming Cabbage Crossing Incompatibility by the Development and Application of Self-Compatibility-QTL- Specific Markers and Genome-Wide Background Analysis. Frontiers in Plant Science, 10, 189. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00189>
35. Xu, Y., Li, P., Yang, Z., & Xu, C. (2017). Genetic mapping of quantitative trait loci in crops. The Crop Journal, 5(2), 175–184. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.06.003>
36. Zhang, X., Su, Y., Liu, Y., Fang, Z., Yang, L., Zhuang, M., Zhang, Y., Li, Z., & Lv, H. (2016). Genetic analysis and QTL mapping of traits related to head shape in cabbage (*Brassica oleracea* var. *Capitata* L.). Scientia Horticulturae, 207, 82–88. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.05.015>
37. Zhang, Y.-M. (2012). F2 Designs for QTL Analysis. In S. A. Rifkin (Ed.), Quantitative Trait Loci (QTL) (Vol. 871, pp. 17–29). Humana Press. [https://doi.org/10.1007/978-1-61779-785-9\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-61779-785-9_2)

## 7.2. RQTL/parancsok

**library(qtl)** - a 'qtl' programcsomag betöltése,

**library(LinkageMapView)** - 'LinkageMap view' programcsomag betöltése a kapcsolatsorozat-leképezések előállításához,

**read.cross** - adatsor beolvasása,

**format=c("csv")**: az adatsor formája csv fájl,

**dir="fájl "** - elérési út, vonal,

**na.strings=c("-", "NA")** - a "-" és "NA" karaktereket értelmezze NULL (hiányzó) értékeknek,

**genotypes=c("A", "H", "B")** - genotípusokat határoz meg,

**alleles=c("A", "B")** - lehetséges allélokot adja meg,

**estimate.map=FALSE** - nem becsülje meg automatikusan a térkép távolságát,

**convertXdata=TRUE** - a függvény konvertálja a genetikai adatokat,

**error.prob=0.0001** - hiba valószínűsége,

**map.function=c("kosambi")** - genetikai térképezés módszere,

**BC.gen=0, F.gen=0** - keresztezési típus,

**calc.genoprob(qtl)**: kiszámítja milyen valószínűséggel fordul elő a feltételezett QTL az adott kromoszómán,

**step=0.5** - a genetikai térképezés során alkalmazott lépésközt határozza meg,

**map.function="kosambi"** - genetikai térképezés módszere,

**error.prob=0.01** - hiba valószínűsége,

**jittermap(qtl)**: A genetikai térkép markereinek helyzetét úgy határozza meg, hogy ne legyen két marker egymáson.

**scanone {qtl}** - egyszempontos QTL analízist készít az általunk beállított, alábbi paraméterek szerint.

**plot** - az eredmények grafikus megjelenítése kromoszómán.

**pheno.col='oszlop'** - melyik oszlopról kérünk információt,

**plotPheno** - fenotípus eredményeinek megjelenítése,

**plotMissing** - hiányzó genotípus adatok megjelenítése,

**nmar** - a markerek számát határozza meg az egyes kromoszómákra

**cim(qtl)** - Összetett intervallum térképezés

**window=20** - megjelenített ablakok mérete

**summary** - az eredmények táblázatos megjelenítése

**perms=operm** - permutációs teszt számát/paraméterét adja meg,

**alpha=c(0.05, 0.01)** - szignifikancia szint,

**pvalues=FALSE** - p-érték,

**abline** - egyenesek (vízszintes vagy függőleges) húzása

**'h'** - vízszintes vonal helyzete

**tresh[1]** - általános LOD küszöbérték

**'lty'** - vonal típusa

**'lwd'** - vonal vastagsága

**'col'** - vonal színe

**sim.geno(qtl)** - az egyes feltételezett QTL-ekre végez varianciaanalízist, figyelembe véve a megengedett hibahatárokat.

**'n.draws'** - a szimulációs ismétlések száma

**'step'** - maximum távolság a feltételezett pozíciók között cM-ben megadva.

**'error.prob'** - a feltételezett QTL becslési hibájának mértéke

**makeqtl(qtl)** - ez a funkció az adott kromoszómaszámot és pozíciót kapcsolja össze a legközelebb eső markerrel

**fitqtl(qtl)** - specifikus, többszempontos QTL-modell alkalmazását jelenti, amellyel nemcsak az egyes QTL-ek hatásait, hanem azok interakcióját is vizsgálhatjuk.

**'formula'** - azt a képletet jelöli, amelyhez a modellt illesztjük,

(például:  $y \sim Q1 + Q2 + Q3 + Q1 * Q2 + Q1 * Q3 + Q2 * Q3$ )

**'dropone=TRUE'** - az illesztés során az egyes változók megvizsgálása és azok hatása,

**'get.ests=FALSE'** - az illesztési becslések,

**refinqtl** - QTL elemzés finomítását végzi el

**'method=hk'** - Haldane-Kosambi térképezési módszert

**lodint(qtl)** - LOD intervallumok kiszámolása a scanone adatokból

**'expandtomarkers=TRUE'** - intervallumot a szomszédos markerhez kapcsolni

**find.marker(qtl)** - meghatározza az adott pozícióhoz legközelebb lévő markert,

**effectplot(qtl)** - grafikusán megjeleníti a genotípus csoportokhoz hozzárendelt fenotípus átlagot, egy-egy marker esetében.

### 7.3.Fenotipizálási adatsorok

**18.táblázat:** A 23 meghatározott fenotípusos tulajdonság

|     | Tulajdonság                 | Pontozás értéke                        |     | Tulajdonság                               | Pontozás értéke |
|-----|-----------------------------|----------------------------------------|-----|-------------------------------------------|-----------------|
| 1.  | Vigor                       | 1: kicsi<br>9: nagy                    | 13. | Levelek száma                             | db              |
| 2.  | Levélállás                  | 1: szétterülő<br>9: felálló            | 14. | Rózsa átmérő                              | cm              |
| 3.  | Keményiség                  | 1: puha<br>9: kemény                   | 15. | Rózsa magasság                            | cm              |
| 4.  | Rózsa fejek záródása        | 1: zárt<br>9: lyukas                   | 16. | Rózsa alak                                | cm <sup>2</sup> |
| 5.  | Rózsa Szőrözöttség          | 1: nincs<br>9: szőrös                  | 17. | Szármagasság                              | cm              |
| 6.  | Smoothness                  | 1: nem jellemző<br>9: jellemző         | 18. | Növények magasság                         | cm              |
| 7.  | Rózsa színe                 | 1: fehér<br>9: sötét zöld              | 19. | Levél szélessége (átlag)                  | cm              |
| 8.  | Levél átnövés a rózsán      | 1: tele van levéllel<br>9: nincs levél | 20. | Levél hosszúsága (átlag)                  | cm              |
| 9.  | Antociánosság               | 1: erős elszíneződés<br>9: nincs       | 21. | Levélhosszúság és szélességének hányadosa | cm <sup>2</sup> |
| 10. | Viaszosság                  | 1: nem viaszos<br>9: erős viaszréteg   | 22. | Virágzás                                  | nap             |
| 11. | Betakarítási/Értékelési idő | nap                                    | 23. | Értékeléstől virágzásig eltelt idő        | nap             |
| 12. | Oldalhajtások száma         | db                                     |     |                                           |                 |

**19. táblázat:** A kiválasztott 5 tulajdonság fenotipizált eredményei

| Tételszám  | Levélátnövés a rózsán (pontok) | Vigor (pontok) | Levél hosszúság átlaga (cm) | Levél szélesség átlaga (cm) | Levél szélesség és hosszúság hányadosa (cm <sup>2</sup> ) |
|------------|--------------------------------|----------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------------------------------------|
| 23C9076.1  | 9                              | 6              | 39.67                       | 15.43                       | 2.57                                                      |
| 23C9076.2  | 9                              | 6              | 49.83                       | 21.17                       | 2.35                                                      |
| 23C9076.3  | 9                              | 5              | 34.17                       | 14.5                        | 2.36                                                      |
| 23C9076.4  | 6                              | 7              | 45.33                       | 21                          | 2.16                                                      |
| 23C9076.5  | 9                              | 5              | 35.33                       | 13.33                       | 2.65                                                      |
| 23C9076.6  | 9                              | 6              | 56.4                        | 25.2                        | 2.24                                                      |
| 23C9076.7  | 9                              | 5              | 42.63                       | 15.33                       | 2.78                                                      |
| 23C9076.8  | 9                              | 8              | 58.83                       | 17.83                       | 3.3                                                       |
| 23C9076.9  | 8                              | 6              | 38.93                       | 19.23                       | 2.02                                                      |
| 23C9076.10 | 8                              | 7              | 44.5                        | 22.17                       | 2.01                                                      |
| 23C9076.11 | 9                              | 6              | 47.5                        | 19.1                        | 2.49                                                      |
| 23C9076.12 | 8                              | 5              | 55.2                        | 19.9                        | 2.77                                                      |
| 23C9076.13 | 9                              | 7              | 50                          | 20.83                       | 2.4                                                       |
| 23C9076.14 | 9                              | 5              | 44.9                        | 19.83                       | 2.26                                                      |
| 23C9076.16 | 9                              | 7              | 48.37                       | 20.67                       | 2.34                                                      |
| 23C9076.17 | 9                              | 4              | 42.33                       | 16.83                       | 2.51                                                      |
| 23C9076.18 | 9                              | 7              | 54.6                        | 19.13                       | 2.85                                                      |
| 23C9076.19 | 8                              | 7              | 43.83                       | 20.6                        | 2.13                                                      |