

SZENT ISTVÁN EGYETEM

**SZŐLŐFAJTÁK, VÁLTOZATOK, NEMESÍTÉSI ALAPANYAGOK
JELLEMZÉSE ÉS SZÁRMAZÁSÁNAK VIZSGÁLATA MOLEKULÁRIS
MARKEREKKEL**

Doktori (PhD) értekezés

Tóth-Lencsés Andrea Kitti

Gödöllő

2016

A doktori iskola

- megnevezése:** **Növénytudományi Doktori Iskola**
- tudományága:** **Növénytermesztési és kertészeti tudományok**
- vezetője:** **Dr. Helyes Lajos**
Egyetemi tanár, az MTA doktora
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Kertészeti Technológiai Intézet
- Témavezető:** **Dr. Kiss Erzsébet**
Egyetemi tanár, a mezőgazdasági tudomány kandidátusa
- Társtémavezető:** **Dr. Kozma Pál**
Tudományos főmunkatárs, a mezőgazdasági tudomány
kandidátusa
PTE Szőlészeti és Borászati Intézete, Pécs

.....
Dr. Kiss Erzsébet
Témavezető

.....
Dr. Kozma Pál
Társtémavezető

.....
Dr. Helyes Lajos
A Doktori Iskola vezetője

TARTALOMJEGYZÉK

TARTALOMJEGYZÉK	3
JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE.....	5
1 A MUNKA ELŐZMÉNYEI, KITŰZÖTT CÉLOK.....	6
2 IRODALMI ÁTTEKINTÉS	9
2.1 A szőlőtermesztés kezdete, magyarországi története.....	9
2.2 A szőlő földrajzi elterjedése.....	10
2.3 A szőlőfajták azonosítása	11
2.4 Molekuláris markerek alkalmazása szőlőben.....	13
2.5 Szőlőfajták szülő-utód kapcsolatainak vizsgálata SSR markerekkel.....	16
2.6 A ‘Kadarka’ szőlőfajta	20
2.6.1 A ‘Kadarka’ szőlőfajta származása, Magyarországon korábban betöltött szerepe..	20
2.6.2 A ‘Kadarka’ ültetvények változékonysága és forrásai.....	21
2.6.3 A ‘Kadarka’ fajtához és a ‘Kadarka’ vörösbor kultúrához kapcsolódó fajták molekuláris genetikai vizsgálata.....	25
2.7 Kombinációs szőlőnemesítés	25
2.8 A szőlő bogyószín genetikai alapjai.....	28
3 ANYAG ÉS MÓDSZER.....	34
3.1 Növényanyag.....	34
3.2 DNS izolálás.....	39
3.3 A vizsgálatokban szereplő markerek és PCR körülmények.....	39
3.4 Emésztés, szekvenálás, SnaPshot analízis.....	43
3.5 A mikroszatellit allélek pontos méretének meghatározása	44
3.6 A mikroszetellit adatok statisztikai értékelése	44
4 EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK.....	46
4.1 SSR alapú genotipizálás	46
4.1.1 ‘Kadarka’ változatok, fajták, származékok, a ‘Kadarká’-val együtt termesztett kísérő fajták és a ‘Bíbor kadarka’ molekuláris genetikai jellemzése.....	46
4.1.2 <i>V. vinifera</i> L. fajták pedigréjének vizsgálata.....	56
4.1.3 ‘Seibel’ és ‘Seyve-Villard’ eredetű lisztharmat rezisztenciát hordozó hibridek pedigré vizsgálata.....	57
4.1.4 Az ‘Eger 2’ fajta származása.....	62
4.1.5 A ‘Csillám’ származása.....	63

4.1.6 Észak-amerikai eredetű <i>Vitis</i> fajok (<i>V. berlandieri</i> PLANCH., <i>V. riparia</i> MICHX. és <i>V. rupestris</i> SCHEELE) magoncainak SSR alapú elemzése.....	67
4.1.6.1 <i>Vitis berlandieri</i> PLANCH. magoncok vizsgálata.....	67
4.1.6.2 <i>Vitis riparia</i> MICHX. magoncok vizsgálata.....	69
4.1.6.3 <i>Vitis rupestris</i> SCHEELE eredetű magoncok vizsgálata.....	71
4.1.7 Mikroszatellit adatok statisztikai értékelése.....	75
4.2 <i>VvMybA1</i> gén allélpolimorfizmusának meghatározása génspecifikus és kapcsolt markerekkel.....	78
4.2.1 Bogyószín szelekció molekuláris markerekkel a ‘Nektár’ x ‘Jacquez’ utódnemzedékben.....	78
4.2.2 A ‘Csillám’ fajta származásának bizonyítása.....	80
4.2.3 A ‘Kék kadarka’ és a ‘Szürke kadarka’ bogyószínének genetikai vizsgálata.....	82
4.3 Új tudományos eredmények.....	84
5 ÖSSZEFOGLALÁS.....	85
6 SUMMARY.....	87
7 IRODALOMJEGYZÉK.....	89
8 MELLÉKLETEK.....	101
9 KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	124

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

ABI: Applied Biosystems
 AFLP: Amplified Fragment Length Polymorphism = amplifikált fragmentumhossz polimorfizmus
 ALF: Automated Laser Fluorometer = Automata Lézer Fluorométer
 bp: Bázispár
 CAPS: Cleaved Amplified Polymorphic Sequences = felszaporított szekvencia hasítási polimorfizmusa
 cNDS: kópia DNS
 CTAB: Cetil-trimetil-ammónium-bromid
 DNS: Dezoxiribonukleinsav
 EST: Expressed Sequence Tag = Expresszálódó szekvencia részletek
 EU: European Union = Európai unió
 EU-VITIS: Európai szőlő adatbázis
Gret1: Grapevine retrotranszpozon 1
 H: Heterozigotitás
 INRA: Institut National de la Recherche Agronomique, Franciaország - www.international.inra.fr
 IPGRI: International Plant Genetic Resources Institute - www.cgiar.org/IPGRI/index.htm
 LTR: Long Terminal Repeat = hosszú terminális ismétlődés
 MAS: Marker Assisted Selection = markereken alapuló szelekció
 Mbp: MegaBázispár
 NÉBIH: Nemzeti Élelmiszerlánc-biztonsági Hivatal
 OIV: Organisation Internationale de la Vigne et du Vin - www.oiv.int
 PCR: Polymerase Chain Reaction = polimeráz láncreakció
 PI: Probability of Identity = az azonosság valószínűsége
 PIC: Polymorphic Information Content = polimorfizmus információs tartalom
 PTE SzBKI: Pécsi Tudományegyetem Szőlészeti és Borászati Kutatóintézet
 QTL: Quantitative Trait Loci = mennyiségi tulajdonságok lokuszai
 RAPD: Randomly Amplified Polymorphic DNA = véletlen amplifikált polimorf DNS
 RFLP: Restriction Fragment Length Polymorphism = restrikciós fragmentumhossz polimorfizmus
 SCAR: Sequence Characterised Amplified Region = ismert szekvenciájú amplifikált régió
 S: Seibel
 SNP: Single Nucleotide Polymorphism = Egy nukleotidos polimorfizmus
 SSR: Simple Sequence Repeat = Egyszerű szekvencia ismétlődés
 SV: Seyve-Villard
 SZIE: Szent István Egyetem
 UFGT: UDP-glükóz-flavonoid 3-O-glükoziltranszferáz
 VIVC: Vitis International Variety Catalogue -www.vivc.bafz.de
 VMC: Vitis Microsatellite Consortium

1 A MUNKA ELŐZMÉNYEI, KITŰZÖTT CÉLOK

A szőlő termesztése és gyümölcsként, vagy borként való fogyasztása szorosan kapcsolódott az emberi kultúrákhoz a történelem folyamán. Az eurázsiai *Vitis vinifera* L. faj a világ bortermelésének több mint 80%-át adja, fajtáit közel 10 ezer néven tartják nyilván. A szőlőnemesítésben elengedhetetlen a keresztezésre kijelölt fajták pontos jellemzése, rokonsági és szülő-utód kapcsolatainak ismerete. Ebben nyújthat segítséget a nemzetközi összefogással megvalósult VIVC (Vitis International Variety Catalogue) (nemzetközi szőlőfajta katalógus) (<http://www.vivc.de/>) adatbázis, amely a regisztrált tétéleket (*Vitis* ssp.) nyilvántartja, és hozzáférhetővé teszi azok morfológiai bélyegeinek megfigyelése alapján elkészített egyedi leírásukat. A fejlődési stádium és a környezeti tényezők azonban befolyásolják az ampelográfiai tulajdonságokat, így DNS alapú azonosítási rendszer vált szükségessé. A DNS polimorfizmusok az evolúció során különböző molekuláris mechanizmusokkal pl. szubsztitúcióval, inszercióval, delécióval, szegmentális duplikációval keletkeztek. A létrejött DNS szekvencia-variációknak köszönhető genotípus-különbségek kimutatására a szekvenálás a direkt módszer, de a növénynemesítésben nincsen arra szükség, hogy minden polimorfizmust egyszerre lássunk. Gyorsabb, olcsóbb, kevésbé eszközigenyes lehetőséget jelentenek a csak bizonyos genomi régiókat célzó molekuláris markerek (pl. SSR, STS, AFLP). A Genes 081 és a GrapeGen 06 projektek keretében megvalósult EU-VITIS adatbázisban (<http://www.eu-vitis.de/index.php>) a kutatók már nemcsak ampelográfiai adatokat gyűjtöttek össze, hanem a szőlő fajták mikroszatellit ujjlenyomatát jelentő allél méreteket is a meghatározott kilenc polimorf SSR lokuszban (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD25, VVMD27, VVMD28, VVMD32, VrZag62 és VrZag79). A hatékony és eredményes mikroszatellit alapú genotipizálás nemzetközi szintű adatcserét tesz lehetővé, ezáltal sikeresen azonosíthatóak szinonímák, homonímák, és egyértelműen tisztázható a fajták rokoni kapcsolata. Mára az EU-VITIS adatbázis beépítésre került a VIVC adatbázisba, amely így már molekuláris és morfológiai alapú jellemzéssel tartja nyilván a fajtákat.

Munkánk során a szőlő fajtákat, változatokat, *Vitis* fajok magoncait először ebben a 9 mikroszatellit lokuszban elemeztük. A mikroszatellit marker kodominanciája szülő-utód kapcsolatok meghatározására is lehetőséget ad. Amennyiben azonban SSR alapú szülő-utód kapcsolat rekonstrukciót végzünk, a vizsgált lokuszok számát 20-ra, illetve 30-ra indokolt növelni.

A magyarországi vörösbor-kultúrát a 'Kadarka' szőlőfajta hazánkban való meghonosodása és termesztése teremtette meg. Nem tartozik a Kárpát-medencében őshonos fajták közé, ennek ellenére a több száz éves múltta visszatekintő termesztése fontos magyar fajtává lépteti elő.

Molekuláris alapú vizsgálatát indokolta a pécsi génbankban (PTE SzBKI) fenntartott, ültetvényekben megtalálható több ‘Kadarka’ változat és a vele együtt termesztett, vagy ‘Kadarka’ nevet viselő fajta rendszerezésének igénye.

Számos szőlőfajtának mikroszatellit elemzésekkel rekonstruálták a származását, igazolták vagy cáfolták az irodalomban közölt pedigréjét. Az SSR markereken alapuló családfa-elemzés számos hibás dokumentációt tárt fel, nagyobb százalékban a pollenadó növény, míg kisebb százalékban mindkét megjelölt szülő kizárható volt. Munkánk során magyar nemesítésű *V. vinifera* L., valamint lisztharmat és peronoszpóra rezisztenciát hordozó ‘Seibel’ / ‘Seyve-Villard’ fajták SSR ujjlenyomatát készítettük el. A dokumentált szülőfajták, illetve 19 francia nemesítésű ‘Seibel’ / ‘Seyve-Villard’ hibrid allélméret adatait a magyar nemesítésű fajtákéval együtt elemezve szülő-utód kapcsolatokat vizsgáltunk, amit összehasonlítottunk a dokumentált pedigrével.

Az észak-amerikai eredetű szőlőfajok kiemelkedő fontosságúak a hazai szőlőnemesítésben. Három észak-amerikai eredetű *Vitis* faj (*V. rupestris* SCHEELE, *V. riparia* MICHX. és *V. berlandieri* PLANCH.) magoncpopulációjának készítettük el SSR ujjlenyomatát az ajánlott 9 lokuszban.

A dolgozat keretében markerekre alapozott szelekcióval is foglalkoztunk, ehhez génspecifikus markereket alkalmaztunk: a bogyószín meghatározásban szerepet játszó *VvMybA1* és *VvMybA2* transzkripciós faktor gének alléljeit tanulmányoztuk.

A szőlő bogyóhéjszíne fontos tulajdonság, amely meghatározza a végtermékként való felhasználást mind csemege-, mind borszőlő esetén. A sötét bogyóhéjszínt a szintetizálódó antociánok mennyisége és összetétele határozza meg. Az antocián bioszintézisében az utolsó kulcsenzimet kódoló UFGT gén bizonyíthatóan két transzkripciós faktor szabályozása alatt áll (*VvMybA1* és *VvMybA2*). Mindkét gén esetén meghatározták azt a mutációt (*VvMybA1* gén promóterében retrotranszpozon inszerció / *VvMybA2* génben 2 SNP), amely funkcióvesztéssel, azaz homozigóta formában fehér bogyóhéjszínnel jár. Az értekezésben a fehér ‘Nektár’ és a sötét bogyóhéjszínű ‘Jacquez’ magoncpopulációban jeleztük előre a várható bogyóhéjszínt molekuláris alapon.

CÉLKITŰZÉSEK:

1. A PTE SzBKI génbankjában fellelhető ‘Kadarka’ változatok, ‘Kadarka’ elnevezésű, ‘Kadarká’-val együtt termesztett fajták és hibridjeik (összesen 28 genotípus), illetve MÉSZÁROS PÁL 2 fajtájának (‘Mészi kadarka’ és ‘Virághegyi kadarka’) SSR alapú molekuláris vizsgálata, homonímák, szinonímák és szülő-utód kapcsolatok azonosítása;
2. Hús magyar és 4 külföldi nemesítésű *V. vinifera* L. fajta jellemzése 9 SSR lokuszban, a pedigréjében megadott szőlőfajtákkal, a szülő-utód kapcsolatok tisztázása céljából;
3. ‘Seibel’ és ‘Seyve-Villard’ eredetű, 23 francia és 22 magyar nemesítésű, ténylegesen vagy feltehetően lisztharmat és peronoszpóra rezisztenciát hordozó fajta és *V. vinifera* L. szülőfajtáik SSR ujjlenyomatának elkészítése 9 lokuszban és az adatok felhasználása származásuk vizsgálatára;
4. Az ‘Eger 2’ fajta származásának meghatározása 8 utódjának SSR ujjlenyomata alapján;
5. *V. rupestris* SCHEELE, *V. riparia* MICHX. és *V. berlandieri* PLANCH. genotípusok szabad beporzású magoncainak mikroszatellit alapú jellemzése;
6. Bogyóhéjszín szelekció molekuláris markerekkel a ‘Nektár’ x ‘Jacquez’ szőlő magoncpopulációjában.

2 IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1 A szőlőtermesztés kezdete, magyarországi története

A szőlő kultúra egyidős az emberiséggel: svájci, észak-amerikai, észak-olaszországi, dél-franciaországi ősember települések, cölöpépítmények közelében szőlőmagleleteket tártak fel, amiből arra következtettek, hogy a neolitikumban és a bronzkorban élő ember rendszeresen fogyasztotta a vadon termő szőlő bogyóit (RAPAICS 1940, HEGEDÜS 1966). A gyűjtögető életmódot felváltotta a tudatos termesztés, de hogy a szőlő művelése mikor és hol kezdődhetett, arról nincsenek írásos feljegyzések. A régészeti leletek arra utalnak, hogy a Kaszpi-tengertől délre elterülő vidéken indulhatott. Ezt bizonyíthatja az 5000 évvel időszámításunk előtt élő egyiptomiak számtalan szőlőtermesztést megörökítő művészi ábrázolása is (HEGEDÜS 1966).

A magyarság a Volga területén, a finnugor nyelvcsalád egyikeként élt Kelet-Európában. Honfoglaló őseink már vándorlásuk alatt megismerkedtek a szőlővel és abból saját fogyasztásra bort is készítettek. Erre utalnak a török-bolgár eredetű szőlő, bor és szűr jövevényszavak. A római uralom alatt a Kárpát-medencében magas szintű szőlőtermesztés folyt, amelyet a Pannóniába letelepedett elődeink tovább folytattak. A magyar szőlőtermesztés központja a Szerémség volt, amely a török megszállásig megtartotta kiválóságát. Az igen kiterjedt középkori szőlőművelést számos írásos emlék bizonyítja a kedvelt csemegeszőlő és bor megéneklésével (RAPAICS 1940). A törökök betörése letarolta az addig legnagyobb hírnévnek örvendő szerémségi szőlőket, csupán a tokaj-hegyaljai szőlőtermesztés fejlődött. Megjelent azonban egy új vörösbort adó fajta, a 'Kadarka' a török hódoltság területén, ami termesztési szempontból jelentős volt az addig általánosan művelt fehérbor-szőlőfajták rovására. A fajták leírásával kapcsolatos magyarországi szőlészeti szakirodalom MATOLAY JÁNOS nevéhez köthető, aki görög-latin-magyar-német nyelven pontosan leírta a fajtákat, és felismerte, hogy azonos „tőkék” termőtájanként más-más néven szerepelnek pl. 'Zapfete' (Sopron) = 'Furmint' (Tokaj), 'Augster' (Sopron) = 'Gohér' (Tokaj) (RAPAICS 1940). A tokaji bor és a borvidék a 16. század közepén kezdett nemzetközi hírnevet szerezni magának kiválóságával, erre a borvidékre is hatalmas csapást mért azonban a 19. században megjelenő filoxéra károsítása, csakúgy, mint a teljes hazai szőlőművelésre. Magyarország szőlőtermő területe 1885-től számított 10 éven belül 60%-kal visszaesett, mert a fertőzött ültetvények kiirtásával próbálták a járványt megfékezni (RAPAICS 1940). Az I. világháború kezdetéig a szőlőterület legnagyobb részét főként rezisztens direktermőkkel telepítették újra. Az első világháború után Magyarország elveszítette korábbi piacait és a szőlőültetvényei egyharmadát. Az elaprózódott magyarországi szőlőterületek a termesztés visszaeséséhez vezettek, amihez a második világháború kitörése is hozzájárult. A második rekonstrukció, és fokozatos áttérés a nagyüzemi szőlőművelésre azonban kiutat jelentett

(HEGEDÜS 1966). A rendszerváltás átalakította a birtokszerkezetet, a nagyüzemi mennyiségi bortermelés jelentőségét csökkentette és a tulajdonviszonyok átrendeződtek. Napjainkban számos családi gazdaság törekszik kiváló minőségű szőlő termesztésével és borkészítési technológiájával versenyképessé tenni borait akár nemzetközi szinten is, és egyre nyitottabbak az őshonos vagy hungarikumnak minősített fajták telepítésére.

2.2 A szőlő földrajzi elterjedése

A szőlőfélék (*Vitaceae*) családjába tartozó fajok nagy többsége kúszó, kacsokkal kapaszkodó cserje, vagy lián. A családnak 700 faja ismert, amelyek nagy része trópusi. A *Vitis* nemzetség *Euvtis* alnemzetségébe tartozó fajok földrajzi elterjedésük alapján 3 csoportba sorolhatók: 1. Észak-Amerika, 2. Európa, Észak-Afrika, Közel-Kelet, Kis Ázsia, Közép Ázsia és 3. Kelet-Ázsia (BÉNYEI és LŐRINCZ 2005).

Az első csoportba tartoznak az Észak-Amerikában honos fajok, amelyek filoxérával szemben ellenállóak, emellett a szőlő (*V. vinifera* L.) fő gombás fertőzéseivel (peronoszpóra, lisztharmat, szürkepenész) szemben valamilyen fokú toleranciát mutatnak. Ez azzal magyarázható, hogy ezeknek a szőlőt (*V. vinifera* L.) súlyosan károsító biotikus (kártévő, gombák) tényezőknek az evolúciója együtt ment végbe a szintén ezen a kontinensen élő szőlőfajokéval. Legfontosabb képviselői a *V. aestivalis* MICHX., a *V. rupestris* SCHEELE, a *V. riparia* MICHX. és a *V. berlandieri* PLANCH., amelyeket alany és rezisztencia-nemesítési programokban is alkalmaznak.

A második csoportba - amely a Földközi-tenger vidékét öleli fel - az a két faj tartozik (BÉNYEI és LŐRINCZ 2005), amelyek az eurázsiai ligeti szőlőből alakultak ki - a vadon élő ligeti szőlő (*Vitis sylvestris* GMEL.) és az emberiség igen régi kultúrnövénye (HEGEDÜS 1966), a bortermő, vagy kerti szőlő, a *Vitis vinifera* L..

A harmadik csoportot a kelet-ázsiai fajok adják, amelyek a filoxéra kártévőre fogékonyak (a 2. csoportba tartozók mellett), így alanynemesítésben - ezirányú rezisztencia kialakítás szempontjából - jelentéktelenek, viszont a hidegtűrés valamint más hasznos tulajdonságaik (korai érés, rezisztencia stb.) miatt felhasználták őket a nemesítési programokban új fajták előállítására (BÉNYEI és LŐRINCZ 2005).

2.3 A szőlőfajták azonosítása

A szőlő génforrások megőrzését két jelenség indokolta: (1) a növények genetikai diverzitását a nemesítési folyamat negatívan befolyásolja, illetve (2) a világfajták térhódítása az őshonos fajták eltűnését okozza (MAUL 2008). A génforrások megőrzése, és azok nemesítésben való felhasználása pedig megköveteli az egyes genotípusok pontos jellemzését, homonímák, szinonímák azonosítását, valamint névelírások felderítését.

Nemzetközi összefogás eredményeként létrejött a VIVC (Vitis International Variety Catalogue) (nemzetközi szőlőfajta katalógus), amely adatbázis a regisztrált tétéleket (*Vitis* ssp.) nyilvántartja, és hozzáférhetővé teszi azok morfológiai bélyegeinek megfigyelése alapján elkészített egyedi leírásukat. A szőlő fajták azonosítása hagyományosan ampelográfián alapul, azaz morfológiai bélyegek megfigyelése, mérése alapján készítik a fajták egyedi leírását. Egyrészt azonban a szakemberek száma korlátozott, a világ különböző területein megtalálható több ezer fajta több száz morfológiai bélyeg alapján történő elkülönítése, összehasonlítása rendkívül munka és időigényes, másrészt a morfológiai bélyegek kifejeződését a fejlődési stádium és a környezeti tényezők is befolyásolják. Ráadásul a meghatározásra alkalmas növény legalább 4 vagy 5 éves korú, ezért szükségessé vált más rendszer kidolgozása. Az európai szőlő adatbázisban (European *Vitis* Database, EU-VITIS) a regisztrált tétéleket (*Vitis* spp.) a 68 ampelográfiai bélyeg (MAUL 2004) mellett már DNS alapon is jellemezték. A rendkívül hatékony és eredményes mikroszatellit alapú genotipizálás 6 SSR (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, VrZAG62 és VrZAG79) lokuszban meghatározott DNS profilt jelentett. A különböző laboratóriumokban detektált mikroszatellit eredmények harmonizálásával kapcsolatban THIS és munkatársai (2004) adtak ki összefoglaló munkát. Ebben az együttműködésben 8-11 partner laboratórium vett részt, amelyek a meghatározott 6 SSR lokuszokban 31 olyan referencia fajtát jelölöltek ki (alany fajtákat is bevontak, mert ezek további allélek meghatározását eredményezték), amelyek lefedték a lokusz teljes allélsorozatát. Mind a 6 lokuszban meghatározták a legkisebb allélméretet, azt 'n' értéknek tekintették, és megfeleltették egy referencia fajta allélnak [pl. VVS2 lokusz: n= 'Couderc 3309' 1 allél (<http://www.vivc.de/>)]. A további allélméreteket kódolva, az 'n'-től való távolság értékével kifejezve adták meg, és minden allélt megfeleltettek egy referencia fajta allélméretnek [pl. VVS2 lokusz: n+2= 'Viellan' 1 allél, n+4= 'Millardet et Grasset 420' 1 allél, n+38= 'Coudrec 3309' 2 allél (<http://www.vivc.de/>)]. Az így összehasonlított 'n' kódolt allélméret adatok 7 ország 10 laboratóriumában az eltérő módszerek és körülmények ellenére 97%-os egyezőséget mutattak, bizonyítva ezzel a mikroszatellit markerek nyújtotta adatok nagyfokú összehasonlíthatóságát és kicserélhetőségét nemzetközi szinten (THIS et al. 2004).

Az említett EU-VITIS adatbázisban az európai országok őshonos fajtáikat gyűjtötték össze, amit a Genres 081 EU-projekt (1997-2002) támogatott. A program folytatását az európai GrapeGen 06 (2007-2011) projekt jelentette, amelynek keretében további 3 SSR markert [VVMD25, VVMD28 és VVMD32 (BOWERS et al. 1999a)] vontak be a fajták jellemzésére, amelyek még nagyobb polimorfizmust mutatnak, így közeli rokon egyedek közt is meghatározhatnak különbségeket (MAUL 2008). Emellett 50 referencia mintát küldtek szét a résztvevő országok laboratóriumai között, hogy 9 SSR lokuszban meghatározzák a saját 'n' értéket jelentő legkisebb allél méretet. Az EU-VITIS adatbázisban összegyűlt adatok beépítésre kerültek a VIVC adatbázisba, amik alapinformációkkal szolgálnak a nemesítéshez, a genetikai kutatásokhoz, a fajták megkülönböztetéséhez, azonosításához, és megteremti a génbank tételek hozzáférhetőséget, kicserélhetőségét.

A két EU programban szerint több Európai ország őshonos fajtáinak mikroszatellit alapú genetikai értékelését végezték már el: Albánia (LADOUKAKIS et al. 2005), Bulgária (HVARLEVA et al. 2004, DZHAMBASOVA et al. 2009), Görögország (LEFORT és ROUBRLAKIS-ANGELAKIS 2001), Horvátország (MALETIC et al. 1999), Magyarország (HALÁSZ et al. 2005, GALBÁCS et al. 2009), Olaszország (PELLERONE et al. 2001, LABRA et al. 2002, ZULINI et al. 2002, CONSTANTINI et al. 2005, DE MATTIA et al. 2007, SALMASO et al. 2008, CARIMI et al. 2010, CIPRIANI et al. 2010), Portugália (LOPES et al. 1999, CUNHA et al. 2009) és Spanyolország (ULANOVSKY et al. 2001, IBANEZ et al. 2003, MARTIN et al. 2003, 2006, ORITZ et al. 2004, MARTIN et al. 2006, LOPEZ et al. 2009, VILANOVA et al. 2009, SANTANA et al. 2008, BUHNER-ZAHARIEVA et al. 2010, CASANOVA et al. 2011).

A közelmúltban is jelentek meg a világ szőlőtermesztő országaiban őshonos fajtákról SSR alapú tanulmányok: Algéria (AKKAK et al. 2009), Azerbajdzsán (SALAYEVA et al. 2016), India (UPADHYAY et al. 2013), Montenegró (MARAS et al. 2014), Palesztina (BASHEER-SALIMIA et al. 2014) Románia (COSTE et al. 2010), Szerbia (BESLIC et al. 2012) és Törökország (ERGUL et al. 2006, BOZ et al. 2011, AGAR et al. 2012).

Önálló tanulmányokban azonosítottak kutatócsoportok SSR alapon szinonímákat és homonímákat. Az olasz CIPRIANI és munkatársai (1994) a 'Refosco di Faedis' és a 'Refoscone' fajtáknál 5 SSR lokuszban azonos DNS profilt állapítottak meg, így azok egymás szinonímáinak bizonyultak. A 'Vermentno', 'Favorita', és 'Pigato' olasz fajták BOTTA és munkatársai (1995) vizsgálata alapján (4 SSR lokusz eredménye) egymás szinonímái. BOWERS és munkatársai (1996) csemegezőlők esetén a feltételezett szinoním fajták ('Keshmesh' - 'Thompson seedless', valamint 'Dattier' - 'Rhazaki Arhanon') genetikai azonosságát igazolta, és az utóbbinál még egy szinonímát ('Markandi') azonosított. A 'Plavina' és a 'Brajdica' horvát fajták, valamint a 'Moslavac' és a 'Furmint' (Kárpát-medencében őshonos fajta) 9 SSR lokusz alapján egymás

szinonímái (MALETIC et al. 1999), míg a 'Hrvatica' és a vele ampelográfiailag megegyező olasz 'Croatina' fajták különböző genotípusok, homonímák. GALBÁCS és munkatársai (2009) megcáfolták azt a feltételezést, hogy a 'Leányka' és a 'Leányszőlő' egymás szinonímái, mivel 12 SSR lokuszban két különböző genotípusként azonosították őket. Két másik fajta, a 'Betyárszőlő' és a 'Fodroslevelű' esetén azonos genotípust állapítottak meg, tehát egymás szinonímái a megvizsgált növényminták alapján.

Másrészről a rendelkezésre álló SSR adatok lehetővé teszik a homonímák és szinonímák nemzetközi szinten történő azonosítását is. A VIVC adatbázisba 2007-ig 23 ezer ilyen szinoním fajtát regisztráltak. A közkedvelt csemegeszőlő fajtát a 'Dattier de Beyrouth'-t 160, a régi bőtermő fajtát, a 'Heunisch weiss'-t 135, 'Pinot noir'-t 111, a 'Pinot gris'-t 98, a 'Palomino Fino'-t 68, a 'Furmint'-ot 61, és a 'Sangiovese'-t 48 szinoním elnevezéssel tartják nyilván (MAUL 2008).

2.4 Molekuláris markerek alkalmazása szőlőben

2007-ben a negyedik virágos növényként a szőlőnek (*V. vinifera* L.) jelent meg a teljes genomszekvenciája a 'Pinot noir' fajta közel homozigóta vonalának (487 Mbp méretű genom) (JAILLON et al. 2007), és a nagymértékben heterozigóta klónjának (504,6 Mbp méretű genom) (VELASCO et al. 2007) szekvenálása eredményeként. A teljes genom szekvenciaszintű ismeretének ellenére az egyes genomrégiók polimorfizmusát napjainkban is DNS markerek alkalmazásával mutatják ki a kutatók a kisebb költségek, a gyorsaság és a könnyű kiértékelés miatt. A polimorf lokuszok, nukleotid-szintű variációk azonosítható kromoszomális lokalizációval rendelkeznek, sok esetben ismeretlen funkciójú DNS szakaszok, amelyeknek szekvencia-különbségek alapján alkalmazhatók genotipizálásra (KISS 2005).

Az első DNS polimorfizmus kimutatására alkalmas módszer az RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) volt. Az RFLP technika esetén a DNS restrikciós endonukleázokkal történő emésztésével és Southern-hibridizációval hosszpolimorfizmus detektálható. Az első ilyen genetikai térképet BOTSTEIN és munkatársai (1980) mutatták be, emberi genomon. Molekuláris markerként előnye a kodomináns öröklésment és a nagyfokú polimorfizmus, amely alkalmassá teszi felhasználását a genetikai térképezésben (LODHI et al. 1995). Hátránya a munkaigényesség és a költségesség. Szőlőben (*V. vinifera* L.) is az RFLP-t alkalmazták először fajták összehasonlítására. BOURQUIN és munkatársai (1993) 46 szőlőfajtát vizsgáltak, eredményeik részben megegyeztek a korábbi ampelográfiai eredményekkel, de egyes fajták a nagyfokú ampelográfiai egyezés ellenére eltérő RFLP mintázattal rendelkeztek.

Nagy áttörést jelentett a DNS szintű genotipizálásban a PCR technika (MULLIS és FALOONA 1987, SAIKI et al. 1988). A PCR alapú markerek csoportosíthatók egyrészt az alkalmazott primer megválasztása alapján (RAPD, SSR) másrészt aszerint, hogy a PCR előtt vagy után végrehajtanak-e valamilyen módosítást a templát DNS-en vagy a PCR terméken (CAPS, AFLP) (KISS et al. 2014).

A RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) módszer a DNS-en amlifikálható távolságon belüli szakaszok szelektív felszaporítását jelenti tetszőlegesen megválasztott összetételű oligonukleotid primerrel. A polimorfizmust eredményező eljárást 1990-ben egyidőben mutatták be WILLIAMS és munkatársai, valamint WELSH és MCCLELLAND. Szőlő genotípusok elkülönítésére alkalmas RAPD alapú polimorfizmust COLLINS és SYMONS (1993) tanulmánya ismerteti elsőként. A RAPD előnye, hogy kis mennyiségű DNS alkalmazásával gyorsan és könnyen nyerhetünk információt, hátránya, hogy nehezen reprodukálható és domináns marker, így a heterozigóták nem különíthetők el. Szőlőben a RAPD alkalmazási köre homonímák, szinonímák azonosítását (VOKURKA et al. 2003), fajta- és klónazonosítást (BISZTRAY et al. 2003, KOZMA et al. 2003), szülő-utód kapcsolatok vizsgálatát (BÜSCHER et al. 1994, Kozma et al. 2003) és térképezési, kapcsoltsági vizsgálatokat (DOLIGEZ et al. 2002, FISHER et al. 2004) foglal magába.

A PCR alapú továbbfejlesztett technikákkal, ilyen a SCAR (Sequence Characterized Amplified Regions) (PARAN és MICHELMORE 1993), a RAPD markerekből specifikus markereket lehet előállítani. A CAPS (Cleaved Amplified Polymorphic Sequences) módszerrel a random amplifikációs mintázat még specifikusabbá tehető (KONIECZNY és AUSUBEL 1994), aminek köszönhetően sokkal megbízhatóbb.

Az AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) eljárás alapját egy ritkán és egy gyakran hasító enzimmel történő emésztés képezi, amit duplaszálú adapter ligálás követ. Az így kapott DNS fragmentumok az ismert szekvenciára tervezett primerek segítségével polimorfizmust mutatnak. A módszert VOS és munkatársai (1995) dolgozták ki, szőlőben való alkalmazását SENSI és munkatársai (1996) végezték elsőként. Előnye, hogy előzetes szekvencia ismeretet nem igényel, és sok fragmentumot hoz létre. Szőlőben a klónok megkülönböztetésére (FOSSATI et al. 2001), és genetikai térképezésre alkalmazták (GRANDO et al. 2003, FISCHER et al. 2004).

A mikroszatellitek (SSR, Simple Sequence Repeat) alkalmazását elsőként LITT és LUTY (1989), valamint WEBER és MAY (1989) írták le. A polimorfizmust az ismétlődő motívumok száma adja, amelyek konzervatív határszekvenciákra primert tervezve a repetitív szakaszok teljes hosszukban felszaporíthatók. A mikroszetellit ismétlődéseik eltérő száma hosszpolimorfizmust eredményez (TAUTZ 1989, WEBER és MAY 1989, AKKAYA et al. 1992, DOW et al. 1996).

Előnyük, hogy kodominánsak, egy adott populáción belül a megjelenő allélek változatossága igen nagy, és a vizsgálatok ismétélése azonos eredményeket ad. A csupán néhány bp méretű különbség kimutatása poliakrilamid gélen a WENTZ és munkatársai (1998) által bemutatott fluoreszcens jelölésű primerrel és automatikus lézernetektálással rutinszerűvé vált. Szőlőben THOMAS és SCOTT (1993) írtak le elsőként SSR primereket és bizonyították, hogy fajtaazonosításra alkalmasak (THOMAS et al. 1993). Ezt követően BOWERS és munkatársai (1996) 4 új SSR markert fejlesztettek és teszteltek 77 szőlőfajtán. A publikus SSR markereket a GenBank UniSTS adatbázisban közzétették. Az 1997-ben 21 kutatólaboratórium összefogásával megalakult a Vitis Microsatellite Consortium (VMC) és tagjai összesen 333 új mikroszatellit markert állítottak elő. SEFC és munkatársai (1999) *Vitis riparia* MICHX. genomi klóntár tesztelésével 13 genotipizálásra alkalmas SSR-markert fejlesztettek ki. 5000 *Vitis* EST analízisével SCOTT és munkatársai (2000) 124 mikroszatellit régiót azonosítottak, amelyeket tesztelve 10 marker szaporította fel a várt méretű fragmentumokat. LEFORT és munkatársai (2002) a *Vitis* fajokon belül konzerválódott 7 polimorf SSR markert fejlesztett ki. Spanyol szőlőfajták tesztelésével, ARROYO-GARCIA és MARTINEZ-ZAPATER (2004) az Agrogene nemzetközi konzorcium keretében 35 új SSR markert talált, amelyek közül 11 adott egyértelmű amplifikációt és polimorfizmust. DI GASPERO és munkatársai (2005) szőlő genomi könyvtárból 117 új mikroszatellit markert fejlesztettek ki és teszteltek. MERDINOGLU és munkatársai (2005) szintén genomi könyvtár segítségével 169, főként térképezési célra használható SSR-t fejlesztettek ki és multiplexen alkalmazható leírást is közöltek. REGNER és munkatársai (2006) 19 SSR markert terveztek, melyek alkalmasak voltak 'Pinot noir' klónok megkülönböztetésére is.

A mikroszatellitek alkalmazási köre szőlőben is a fajtaazonosítás, pedigreelemzés, genetikai térképek készítése és MAS (Marker Assisted Selection, Marker Alapú Szelekció), amennyiben gazdaságilag hasznos génnel vagy QTL-lel kapcsolatos [pl. rezisztencia, magvatlanság, muskotályos íz, bogyószín (KATULA-DEBRECENI et al. 2010)].

Az SNP (Single Nucleotide Polymorphism) egyetlen nukleotidot érintő polimorfizmus, amelynek hátterében a genomban bekövetkező bázis szubsztitúció, deléció/inszerció áll (PRIMMER et al. 2002). Az emberi genomban 100-300 bázispáronként előforduló SNP-k legtöbbször biallélikus és mendeli öröklésmentet követ (BROWN et al. 1999). Az SNP-k azonosítása minden esetben szekvencia ismeretet igényel. Szőlő esetében az SNP-eket markerként elsősorban térképezési célból (VEZZULLI et al. 2008), valamint DNS ujjlenyomat készítése alapján klónok, színváltozatok, rügymutánsok (MIGLIARO et al. 2014) elkülönítésére alkalmazzák.

Szőlő genotípusok vizsgálataiban tehát a RAPD, az SSR és az AFLP és SNP alapú markerek voltak a leggyakrabban használt módszerek, amelyek egyedi genotípusok azonosítása mellett genetikai térképezésre, QTL analízisre és markerekre alapozott szelekcióra (MAS) (KEREKES et al. 2015, TÓTH-LENCSES et al. 2015a) is alkalmasak.

2.5 Szőlőfajták szülő-utód kapcsolatainak vizsgálata SSR markerekkel

A borszőlő (*V. vinifera* L.) domesztikációja, később nemesítése során először spontán, majd tervezett hibridizációra és szomatikus mutációra alapozott szelekcióval rendkívüli fajtagazdagság jött létre (OLMO 1996). Kezdetben az adott szőlőtermő területen honos szőlőfajták közti szabad beporzás elősegítette a helyileg előforduló fajták számának növekedését, ami hozzájárult az új, sikeres genotípusok megjelenéséhez. Ezek olyan tradicionális fajták, amelyeknek szülő-utód kapcsolatait nyilvánvalóan nem dokumentálták. A 19. század óta sok ezer keresztezést végeztek el *Vitis* fajok és vagy *V. vinifera* L. fajták között, amelyekből modern fajták jöttek létre. A keresztezési kombinációkat a feljegyzett nemesítési adatokon keresztül megismerhetjük, de tartalmazhatnak pontatlanságokat, vagy éppen a hibridek nem a dokumentált keresztezések eredményei.

A szőlő fajták származása már RAPD markerekkel is vizsgálható volt, (BÜSCHER et al. 1994, KOZMA et al. 2003) e tekintetben kiemelkedő jelentősége van a – genotyping by sequencing – mellett (előtt) a mikroszatellit elemzéseknek. Miután THOMAS és SCOTT (1993) először publikáltak szőlő-specifikus mikroszatellit primer szekvenciákat és genotipizálási eredményeket, javasolták, hogy objektív azonosítási módszerként alkalmazzák az SSR markereket a fajták megkülönböztetésére alkalmas elektronikus adatbázis létrehozására és a szülő-utód kapcsolatok tisztázására. THOMAS és munkatársai (1994) a mikroszatellitek kodomináns öröklésmenete, a fajták magas heterozigóitási értéke és az egyes lokuszban lévő polimorf allélek jelenléte alapján 4 fajta dokumentált pedigrijét bizonyították 7 SSR lokuszban. A ‘Müller-Thurgau’ egyik szülőjét (‘Zöld szilváni’) 4 lokusz alapján kizárták, míg a másik szülőt alátámasztották. Ezek az eredmények megerősítették BÜSCHER és munkatársai (1994) RAPD alapú vizsgálatát, viszont az SSR alapú tanulmány kizárta BÜSCHER és munkatársai javaslatát, miszerint a ‘Müller-Thurgau’ a ‘Rizling’ fajta öntermékenyüléséből származik. THOMAS és munkatársai (1994) 4 SSR lokusz alapján az ‘Aurelia’ fajta egyik szülőjét (‘Chaouch’) 1 lokuszban (VVS5) kizárták. Az eredetet azonban nem cáfolták, ugyanis a mikroszatellit lokusz mutációja megváltoztatja a mikroszatellit ismétlődés hosszát, ami alacsony gyakorisággal ugyan, de előfordulhat, és az ‘Aurelia’ VVS5 lokuszában ez a 101 bp méretű allél (‘Chaouch’ genotípusa: 148 és 110 bp) ilyen mutáció eredménye lehet.

SEFC és munkatársai (1997) 51 fajtát vizsgálva állapítottak meg szülő-utód kapcsolatokat 24 SSR lokusz alapján. A ‘Müller-Thurgau’ fajta pedigréje mindig vita tárgyát képezte, annak ellenére, hogy dokumentált: HERMANN MÜLLER több mint 100 éve a ‘Rajnai rizling’ és a ‘Zöld szilváni’ keresztezésével állította elő. A DNS alapú vizsgálat alátámasztja a ‘Rajnai rizling’ eredetét, viszont a ‘Zöld szilváni’ szülői voltát kizárja (BÜSCHER et al. 1994, THOMAS et al. 1994). A ‘Gutedel’ - ‘Chasselas white’ fajta (mint lehetséges másik szülő) vizsgálata meghozta a hozzá fűzött reményeket, így sikeresen azonosították a ‘Chasselas de Courtilier’ fajtát mint a ‘Müller-Thurgau’ másik szülőjét. DETTWEILER és munkatársai (2000) ampelográfiai és SSR alapú vizsgálattal azonosítják a ‘Müller-Thurgau’ fajta ‘Zöld szilváni’ melletti másik tényleges szülőjét, a ‘Madeleine royale’ fajtát. A fajta származásával kapcsolatban közölt korábbi DNS alapú eredmények [‘Müller-Thurgau’= ‘Rizling’ x ‘Chasselas de Courtilier’ (SEFC et al. 1997)] helyesek voltak, viszont a klosterneuburgi szőlőfajta gyűjteményekben [SEFC és munkatársai (1997) növényanyagának forrása] a ‘Chasselas de Courtilier’ nevű fajta valójában ‘Madeleine royale’ genotípus volt. Tehát a ‘Müller-Thurgau’ fajta a ‘Silvaner’ x ‘Madeleine royale’ szülőpár hibride. DETTWEILER és munkatársai (2000) ezzel a tanulmánnyal is szerettek volna nagyobb figyelmet irányítani a szőlőfajta gyűjteményekben hibás néven nyilvántartott fajtákra.

SEFC és munkatársai (1997) a ‘Neuburger’ származását (‘Silvaner’ x ‘Veltinerrot’) is feltárta. A ‘Zweigelt’ (‘Kékfrankos’ x ‘Szent Lőrinc’) és a ‘Blauburger’ (‘Portugieser blau’ x ‘Kékfrankos’) dokumentált származását és az újonnan SSR alapon bizonyított ‘Cabernet sauvignon’ fajta (‘Cabernet franc’ x ‘Sauvignon blanc’) pedigréjét pedig megerősítette. Az 1. táblázat mutatja be SEFC és munkatársai (1997) mikroszatellitekre alapozott pedigré vizsgálatának eredményét, ahol a kodomináns öröklésmentnek köszönhetően a 9 lokuszban az egyik allélt az egyik (‘Szent Lőrinc’-kockás háttér), a másik allélt a másik (‘Kékfrankos’-csíkos háttér) szülőfajtától örökli a ‘Zweigelt’. Például a VrZag7 lokuszban a ‘Szent Lőrinc’ szülő fajta 157 bp, míg a ‘Kékfrankos’ szülő fajta 155 bp méretű allélra homozigóta. A mendeli öröklés szerint a ‘Zweigelt’ utód egyik allélt az egyik, másik allélt a másik szülőtől örökli, így 155 bp és 157 bp méretű alléleket hordoz ugyanebben a lokuszban.

1. táblázat: A mikroszatellit allélok kodomináns, mendeli öröklésmenetének bemutatása a ‘Szent Lőrinc’ x ‘Kékfrankos’ keresztezésből származó ‘Zweigelt’ fajta példáján. Az allélméreteket bp-ban adjuk meg (SEFC et al. 1997)

SSR	Szülő1		Utód		Szülő2	
	‘Szent Lőrinc’		‘Zweigelt’		‘Kékfrankos’	
Lokusz	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
VrZag7	157	157	155	157	155	155
VrZag15	175	177	165	175	165	165
VrZag21	200	206	202	206	202	206
VrZag25	225	236	225	236	225	225
VrZag30	149	151	147	151	147	149
VrZag47	163	167	157	163	157	172
VrZag64	139	163	139	159	139	159
VrZag67	126	152	126	139	139	149
VrZag79	238	246	236	238	236	250

BOWERS és MEREDITH (1997) SSR alapon bizonyította a francia Bordeaux borvidék nemes fajtájának, a ‘Cabernet sauvignon’-nak az eredetét. 51 fajtát 30 polimorf SSR lokuszban vizsgáltak, és eredményeik azt bizonyítják, hogy a ‘Cabernet franc’ x ‘Sauvignon blanc’ (szintén a Bordeaux borvidék két fajtája) hibridje a ‘Cabernet sauvignon’. A meghatározott pedigret AFLP, RFLP és izoenzim analízissel is alátámasztották.

SEFC és munkatársai (1998) 32 SSR markerrel 52 osztrák és európai fajtát elemezve azonosítottak öt szülő-utód kapcsolatot (pl. ‘Österreich weiss’ x ‘Traminer’ = ‘Zöld szilváni’), amivel 9 fajta között bizonyítottak rokoni kapcsolatokat.

BOWERS és munkatársai (1999b) 322 fajtát 32 SSR lokuszban elemzett. Tizenhat fajtát azonosított a ‘Chardonnay’ és a ‘Gamay’ fajtákat is beleértve, amelyek a híres burgundi vörösbor szőlő, a ‘Pinot noir’ és a majdnem kipusztult, értéktelennek tartott ‘Gouais blanc’ - ‘Heunisch weiss’ szülőpárnak a leszármazottai.

Az Európa-szerte termesztett, muskotályos ízű, fekete bogyójú csemegeszőlő, a ‘Hamburgi muskotály’ származását vizsgálta CRESAN és MILANI (2001) mikroszatellit markerekkel. Tizenöt SSR lokuszban bizonyítják, hogy az egyik szülője valóban a ‘Alexandriai muskotály’ - ‘Zibibbo’. Később CRESAN (2003) a másik feltételezett szülőjét a ‘Trollinger’ fajtát kizárja, majd 30 nukleáris, 5 kloroplasztisz és 2 izoenzim marker vizsgálatával rekonstruálja a ‘Hamburgi muskotály’-nak a pedigréjét (‘Schiava Grossa’ x ‘Alexandriai muskotály’).

Magyarország méltán nevezetes legkorábbi csemegeszőlőjének, a ‘Csabagyöngye’ fajtának dokumentált pedigréjét (‘Bronnerstraube’ x ‘Ottonel muskotály’) hazai kutatók cáfolták meg (KOZMA et al. 2003, KISS et al. 2006, GALBÁCS et al. 2009) és rekonstruálták (‘Madeleine angevine’ x ‘Muscat fleur d'oranger’), amit egy francia tanulmány is alátámasztott (LACOMBE et al. 2013).

Az USA-ban ‘Zinfandel’, míg Olasz- és Horvátországban ‘Primitivo’ néven ismert fajta eredetét a horvát MALETIC és munkatársai (2004) vizsgálták. 33 horvát fajtaival együtt elemezve 16-25 SSR lokuszban detektált méretek alapján a ‘Zinfandel’ horvát eredetét feltételezik. Emellett a fontos horvát vörösbort adó szőlő, a ‘Plavac Mali’ pedigrijét is meghatározták (‘Zinfandel’ x ‘Dobricic’).

VOUILLAMOZ és GRANDO (2006) 89 szőlőfajtát 60 SSR lokuszban vizsgálva célul tűzte ki, hogy hat (3 francia: ‘Pinot noir’, ‘Syrah’, ‘Dureza’ és 3 olasz: ‘Teroldego’, ‘Lagrein’, ‘Marzemino’) - feltételezések szerint rokon fajta - eredetét rekonstruálja. Eredményeik alapján a burgundi ‘Pinot noir’ a Rhone völgyi ‘Syrah’ közt rokoni kapcsolat áll fenn. 2007-ben VOUILLAMOZ és munkatársai az olasz ‘Sangiovese’ borszőlőfajta pedigrijét (‘Ciliegiolo’ x ‘Calabrese di Montenuovo’) igazolták. A vizsgált 50 mikroszatellit lokusz közül egyben (VMC5H2) nem volt alátámasztható a pedigrié, azonban 2% eltérés még elfogadható, aminek háttérében az utód fajtában bekövetkező szomatikus mutáció feltételezhető. BOURSIQUOT és munkatársai (2009) az INRA nyilvántartásában szereplő 2305 szőlőfajtának 20 SSR lokuszban meghatározott allélméreteit vizsgálva megállapította, hogy a ‘Merlot’ pollenadó szülője a morfológiailag is hasonló ‘Cabernet franc’, míg a magszülő egy korábban nem azonosított (név nélküli), de kiskertekben jelen lévő fajta, amelynek a ‘Magdeleine Noire des Charentes’ nevet javasolták. A pedigriét 55 sejtmagi és 3 kloroplasztisz SSR lokusz bizonyítja. Feltehetően a ‘Magdeleine Noire des Charentes’ termesztése a sikerebb utódja miatt szorult háttérbe. Ugyanez lehet a magyarázata a ‘Chardonnay’ fajta ‘Gouais blanc’ szülőjének kiszorulására Burgundiában (BOWERS et al. 1999b), a ‘Cabernet sauvignon’ fajta ‘Cabernet franc’ szülőjének térvesztésére a francia Médoc borvidéken (BOWERS és MEREDITH 1997), és a ‘Plavac Mali’ szülőjének, a ‘Zinfandel’ terület csökkenésének a horvát borvidékeken (MALETIC et al. 2004).

Az olasz Campania borvidék fajtája, az ‘Aglianico’ 43 SSR marker eredménye alapján rokona a francia rhone völgyi ‘Syrah’ fajtának. A közös pont mindkettőben a ‘Dureza’ fajta, amely a ‘Syrah’ szülője és az ‘Aglianico’ féltestvére (DE LORENZIS et al. 2013). A szicíliai őshonos fajták (‘Arbanello’, ‘Bianca’, ‘Lievuso’, ‘Visparola’) 33 SSR lokuszban bizonyíthatóan szülő-utód kapcsolatban állnak a ‘Sangiovese’ fajtaival (DE LORENZIS et al. 2014).

CIPRIANI és munkatársai (2010) olasz gyűjteményben (CRA-VIT) fenntartott 1005 regisztrált egyed genotipizálását végezték 34 SSR lokuszban. 745 egyedi genotípust detektáltak, értékelésükhöz pedigrié analízisre alkalmas szoftvert használtak. Vizsgálata 74 pedigriét eredményezett, többek közt az ‘Alexandriai muskotály’ (‘Muscat blanc à petit grain’ x ‘Axina de tres bias’) fajtaét is.

LACOMBE és munkatársai (2013) a francia INRA nyilvántartásában meglévő 2344 tétel 20 SSR lokuszban detektált alléljainak adatait elemezték statisztikai szoftverrel. Ebből 828 szülő-

utód kapcsolatra derült fény. A pedigré eredmények alapján 4 csoportot alakított ki, amelyek közül első két esetben (1, 2) a nemesítés adata nem elérhető, azaz a szülők nem ismertek (tradicionális fajták), a második kettő (3, 4) esetén dokumentált a keresztezés (modern fajták). Az 1-es csoportba 315 fajta került, így ismeretlen eredetüket sikerült megfejteni. A 2-es csoportba 132 fajtát sorolt, amelyek pedigréjét korábbi kutatásokban molekulárisan már vizsgálták. Az ide sorolt fajták további két csoportba rendeződtek aszerint, hogy a korábbi vizsgálatokat alátámasztják (100), illetve cáfolják (32) az eredmények. A 3-as csoportba 255 fajta került, amelynek dokumentált származását az SSR adatok megerősítették, míg a 4-es csoportba 126 genotípus esetében azt megcáfolták.

A 'Heunisch weiss'-nek több, mint 119 utódfajtáját azonosították molekuláris alapon, amelyek közül 63 esetben teljes pedigré meghatározás történt (MENEGHETTU et al. 2009, LACOMBE et al. 2013, MAUL et al. 2015).

2.6 A 'Kadarka' szőlőfajta

2.6.1 A 'Kadarka' szőlőfajta származása, Magyarországon korábban betöltött szerepe

A 'Kadarka' fajta Kárpát-medencébe kerülése egy sajátos, balkáni vörösbor-készítési eljárást és a vörösbor-kultúra megteremtését is jelentette Magyarországon (ANDRÁSFALVY 1999). Egyik elképzelés szerint a 'Kadarka' Kis-Ázsiából érkezhett hazánkba a törökök elől menekülő, vagy velük együtt betelepülő rácokkal (KOZMA 1963, CSEPREGI és ZILAI 1988, BÉNYEI és LÖRINCZ 2005, HAJDU 2013). Neve török eredetű, Isztambul városrészének, Skutari-nak a szerb megfelelője: Skadar, amelyet a magyar nyelv Kadarkává alakított (RAPAICS 1940). A 'Kadarká'-t és a legtöbb vele együtt termesztett fajtát NÉMETH (1967) és RÁCZ (1997) balkáni eredetűnek tartja, az albániai Shkodra-tó (Lake Skadar) környékéről származtatja.

A 'Kadarka' termesztés első magyarországi központja a Szerémség volt, onnan terjedt Villányon, Pécsen, Szekszárdon, Tétényen, Budán, Szentendrén, Gyöngyösön át Egerbe az ország nyugati felébe, keleten pedig Ménesre (ENTZ et al. 1869). Terméséből fehér-, rozé-, siller-, vörös- és különleges évjáratokban aszúbor is készítettek, de csemegeaszőlőként is hasznosították (PETROVITS 1896). A trianoni határokon kívül, Arad megyében, Ménesen készített aszúbor (RAPAICS 1940, TERRAY 1942, KOZMA 1963) az 1870-es évektől kezdve a legjobb borok közt szerepelt (MOLNÁR 1909, RAPAIICS 1938). A filoxéra magyarországi pusztítása után a jól alkalmazkodó 'Kadarká'-t meghonosították az Alföld homoktalaján, így a 19. század elején, Magyarországon a kékszőlők termőterületének kétharmadát a 'Kadarka' foglalta el (KOZMA 1963). Termőterülete 2012-ben azonban már csak 478 ha, részesedése az összes szőlőterületből 1% alatt volt (WERNER 2013). Jelentős visszaszorulását a szőlő ültetvényeknek az 1960-as

évektől kezdődő, mennyiségi szemléletre alapozott szerkezeti átalakítása okozta (KOZMA et al. 2005, KOZMA et al. 2010).

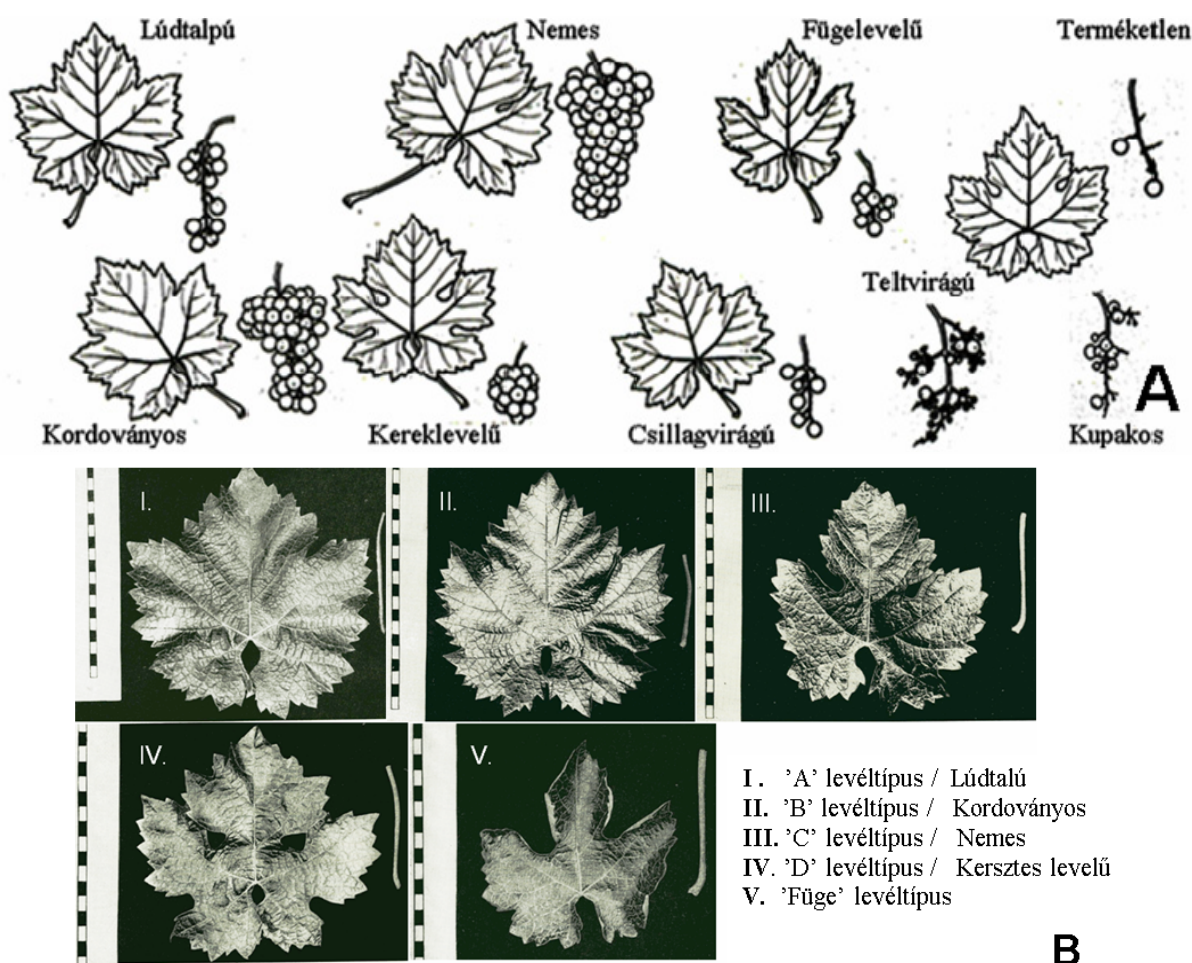
2.6.2 A ‘Kadarka’ ültetvények változékonysága és forrásai

A különböző termőtájak (Alföld és dombvidék) eltérő környezeti adottságainak (homok és kötött talaj, száraz és mérsékelten száraz klíma) és termesztéstechnológiájának (kopaszmeteszésű gyalogművelés, rövidcsapos és karikás bakművelés) eredményeként egymástól eltérő megjelenési formájú és értékű ‘Kadarka’ állományok alakultak ki, ami nemcsak morfológiai bélyegeik különbözőségében, hanem termékenységben és a termés beltartalmi értékeiben is megmutatkozott (ENTZ et al. 1869, KOZMA 1963). Az ampelográfusok csoportokba rendezték a hasonló morfológiai bélyegekkel és termékenységgel rendelkező ‘Kadarka’ típusokat (2. táblázat).

2. táblázat: A ‘Kadarka’ különböző változatai

MISKOLCZY MIHÁLY (1867)	ENTZ FERENC et al.(1869)	TERSÁNCZKY JÓZSEF (1869)	MOLNÁR ISTVÁN (1888)	DRUCKER JENŐ (1906)	KOZMA PÁL (1963)	NÉMETH MÁRTON (1967)
Lúdtalpú, Egriszőlő	Lúdtalpú, Öreg kadarka, Kék kadarka	Lúdtalpú család: Lúdtalpú kék	Bolond kadarka	Nemes kék kadarka	‘A’ levéltípus Lúdtalpú	Lúdtalpú
Kereszteslevelű, Egriszőlő	Keresztes levelű	Kadarka család: Kadarka kék	Hím kadarka	Bolond kadarka	‘B’ levéltípus Kordoványos	Kordoványos
Fejér Kadarka	Kerek levelű	Kadarka család: Kadarka fekete	Nöstény kadarka	Rügös kadarka	‘C’ levéltípus Nemes kadarka	Nemes
Fekete Kadarka	Kordoványos		Rugós		‘D’ levéltípus Keresztes levelű	Keresztes- levelű
Zöld Kadarka	Tejfeles viragú				‘F’ levéltípus Füge levelű	Fügelevelű
Török fekete	Égető					Csillagvirágú
						Teltvirágú
						Kupakos
						Terméketlen

Az ‘Öreg kadarká’-t egyedül ENTZ és munkatársai (1869) tartják ‘Kadarka’ változatnak, a későbbi irodalmi adatok már önálló fajtaként jellemzik (2. táblázat), ebben a tanulmányban mi is ezt fogadjuk el. ENTZ és munkatársai (1869) így írnak a változatokról: „Kadarka ugyan az egri ültetvény, de észrevenni annak kifejlődésében különféle fokozatokat, és azért különbözteti meg az egri szőlész a különböző kadarka változványokat”. KOZMA (1963) és NÉMETH (1967) szerint a ‘Kadarka’ változatai jellegzetes levél- és fűrtmorfológiát mutatnak (1. ábra).



1. ábra: Elterő levél- és fűrtmorfológiájú 'Kadarka' változatok A: (NÉMETH 1967) B: (KOZMA 1963).

A 'Kadarka' ültetvények kísérő fajtái, a 'Cigányszőlő', a 'Vadfekete' és a régi pannonhalmi vörösbort termő 'Csókaszőlő'. Amellett, hogy nagyobb termésbiztonsággal rendelkeztek, gazdagabb színanyag- és tannintartalmuk révén - főleg gyengébb évjáratokban - javították a 'Kadarka' borának minőségét. A rácok által híressé tett budai vörösbort kétharmad rész 'Kadarka' és egyharmad rész 'Vadfekete' szőlő adta (RAPAICS 1940). A kísérő fajták szinonímái az ampeográfiai leírásokban nem egyértelműek (3. táblázat). Később kiváló ampelográfusunk, NÉMETH MÁRTON az 'Olasz kadarka' és a 'Török kadarka' mellett az 'Öreg kadarka' fajtát is önálló fajtának tekinti és elkülöníti a 'Kadarká'-tól (3. táblázat).

3. táblázat: A ‘Kadarká’-val régen együtt termesztett kísérő fajták, ‘Kadarka’ elnevezésű fajták és származékok. (Az egy cellákban szereplő nevek szinonimák)

ENTZ FERENC et al. (1869)	TERSÁNCZKY JÓZSEF (1869)	MOLNÁR ISTVÁN (1888)	DRUCKER JENŐ (1906)	KOZMA PÁL (1963)	NÉMETH MÁRTON (1966)
‘Kadarká’-val korábban együtt termesztett kísérő fajták					
Rácfekete, Czigányszőlő, Vadfekete, Buda, Aprófekete, Fekete-makra	Magyarka fekete, Csókaszló, Czigányszőlő	Csókaszló, Czigányszőlő, Vadfekete		Csókaszló	Csókaszló, Rácfekete, Vadfekete
Buda, Apró fekete, Fekete makra, Czigány-szlő, Fekete poshadt Fekete frankus				Czigányszőlő	Cigányszőlő, Csókaszemű, Fekete makra, Kökényszőlő
‘Kadarká’-val korábban együtt termesztett ‘Kadarka’ elnevezésű fajták					
		Kadarka török	Török kadarka	Török kadarka	Török kadarka
		Kadarka olasz	Olasz kadarka	Olasz kadarka	Olasz kadarka, Francia kadarka, Párizsi kadarka
			Öreg kadarka	Öreg kadarka, Pöckös kadarka	Öreg kadarka, Peckes kadarka
‘Kadarka’ származékok					
Fehér kadarka, Muskatal, Zelinetz, Zöld boros	Fehér kadarka	Kadarka fehér, Zelinetz	Kadarka fehér, Zelinetz	Fehér kadarka, Zelinec	Fehér kadarka
		Halápi szagos, Halápi muskotály		Budai szagos kadarka, Muscat kadarka	Szagos kadarka

Több szerző is kiemeli azokat a bélyegeket, amelyek alapján a ‘Török kadarka’ és a ‘Kadarka’ két különböző fajta (MOLNÁR 1888, DRUCKER 1906). KOZMA (1963) szerint a kecskeméti miklóstelepi fajtagyűjteményben lévő ‘Török kadarka’ azonos lehet a Szerbiában termesztett ‘Prokupac’ (Bulgáriában: ‘Zarcsin’) kékszlő fajtával. A ‘Csókaszló’ mellett a ‘Prokupac’ is a ‘Kadarka’ kísérő fajtája volt (AMBRUS és CSOMA 2003). PETAR CINDRIC (Novi Sad Egyetem, Professzor emeritus) (2012, szóbeli közlés) szerint a pécsi génbankban lévő ‘Török kadarka’ különbözik az újvidéki (Novi-Sad) gyűjteményben lévő ‘Prokupac’ fajtától, vagyis véleménye szerint nem azonosak.

A kiváló biológiai értékű ‘Olasz kadarka’ morfológiailag nem tartozik a ‘Kadarka’ változatai közé (MOLNÁR 1888, DRUCKER 1906, NÉMETH 1967, KOZMA, 1963), nevében az olasz szó a megbízható minőségére, vagy az eredetére utalhat (MOLNÁR 1888, DRUCKER 1906).

Az ‘Öreg kadarká’-t DRUCKER (1906), KOZMA (1963) és NÉMETH (1967) ampelográfiai jellemzők alapján elkülöníti a ‘Kadarká’-tól (3. táblázat), ugyanakkor ENTZ és munkatársai (1869) az ‘Öreg kadarká’-t az egri borvidék kiváló, “belértékre nézve is kitünőbb” ‘Kadarka’ “változványnak” tartják és a levél morfológiai bélyegei alapján a ‘Lúdtalpú kadarká’-hoz sorolják (2. táblázat). Az “öreg” jelző korábban a bor minőségére utalt, NÉMETH MÁRTON azonban fajtanévként alkalmazta. Szerinte az ‘Öreg kadarka’ a ‘Génuai zamatos’ és a ‘Kadarka’ spontán kereszteződésével jöhetett létre (NÉMETH 1966).

A ‘Virághegyi kadarka’ és a ‘Mészi kadarka’ fajtákat (amelyek 2009-től önálló fajtaként szerepelnek a Nemzeti Fajtajegyzékben; NÉBIH, 2009) MÉSZÁROS PÁL borász szelektálta Szekszárdon, egy családi tulajdonú idős ‘Kadarka’ ültetvényből (TOMPA és BÁNYAI 2008).

A ‘Fehér kadarka’ esetében több szerző is kizárja, hogy a ‘Kék kadarka’ bogyószín változata (TERSÁNCZKY 1869, MOLNÁR 1888, DRUCKER 1906). MOLNÁR (1888) a ‘Fehér kadarka’ termesztését Magyarország déli felére és Horvátországra teszi. NÉMETH (1966, 1970) régi gyűjteményes tömegborszőlő fajtának tartja. NÉMETH (1966) ugyanakkor megemlíti a ‘Bakarka’ szőlőfajtát is, amelynek a ‘Fehér kadarka’ a szinoním neve, és amelyet KOCSIS PÁL állított elő 1932-ben az ‘Erdei fehér’ x ‘Kadarka’ keresztezésével. CSEPREGI és ZILAI (1955), valamint FÜRI (1977) is ezeket a szülőpárokat említi a ‘Fehér kadarka’ esetén.

A ‘Szagos kadarka’ (‘Budai szagos kadarka’, vagy más néven a ‘Muscat Kadarka’) fajtát a 19. században a ‘Kadarka’ és a ‘Fekete muskotály’ fajtából állították elő a budai Kertészeti Tanintézetben (MOLNÁR 1897). Morfológiai bélyegek alapján a ‘Szagos kadarka’ nagyon hasonló a ‘Fekete muskotály’ fajtához. A ‘Fekete muskotály’ nevű fajtát, amely nem azonos a ‘Muscat noir’-ral (‘Muscat à petit grains noir’) KOCSIS PÁL hozta létre ‘Kadarka’ x ‘Mathiász Jánosné muskotály’ keresztezéssel (FÜRI 1977).

NÉMETH (1967) ampelográfiai meghatározása alapján a ‘Szürke kadarka’ és ‘Kék kadarka’ csak bogyóhéj színében különbözik egymástól, bogyószín-változatok, fajtacsoportot (conculata) alkotnak.

2.6.3 A ‘Kadarka’ fajtához és a ‘Kadarka’ vörösbor kultúrához kapcsolódó fajták molekuláris genetikai vizsgálata

A Genres 081 és a GrapeGen 06 európai projektek célja a résztvevő országok őshonos fajtáinak morfológiai és mikroszatellit alapú jellemzése és az adatok egy közös adatbázisba való elhelyezése volt. A Kárpát-medencében őshonos fajták SSR ujjlenyomatát a SZIE Genetika és Biotechnológiai Intézete határozta meg 9 lokuszban (HALÁSZ et al. 2005, GALBÁCS et al. 2009, KATULÁNÉ DEBRECENI et al. 2010). Az ampelográfiai leírásokat a PTE Szőlészeti és Borászati Kutatóintézete készítette el. A régi kárpát-medencei fajtákon kívül egy több mint 100 éves ‘Kadarka’ ültetvény állományának genetikai diverzitását is felmértük a pécsi génbankban megőrzött ‘Kadarka’ változatokkal együtt (KOZMA et al. 2010).

2.7 Kombinációs szőlőnemesítés

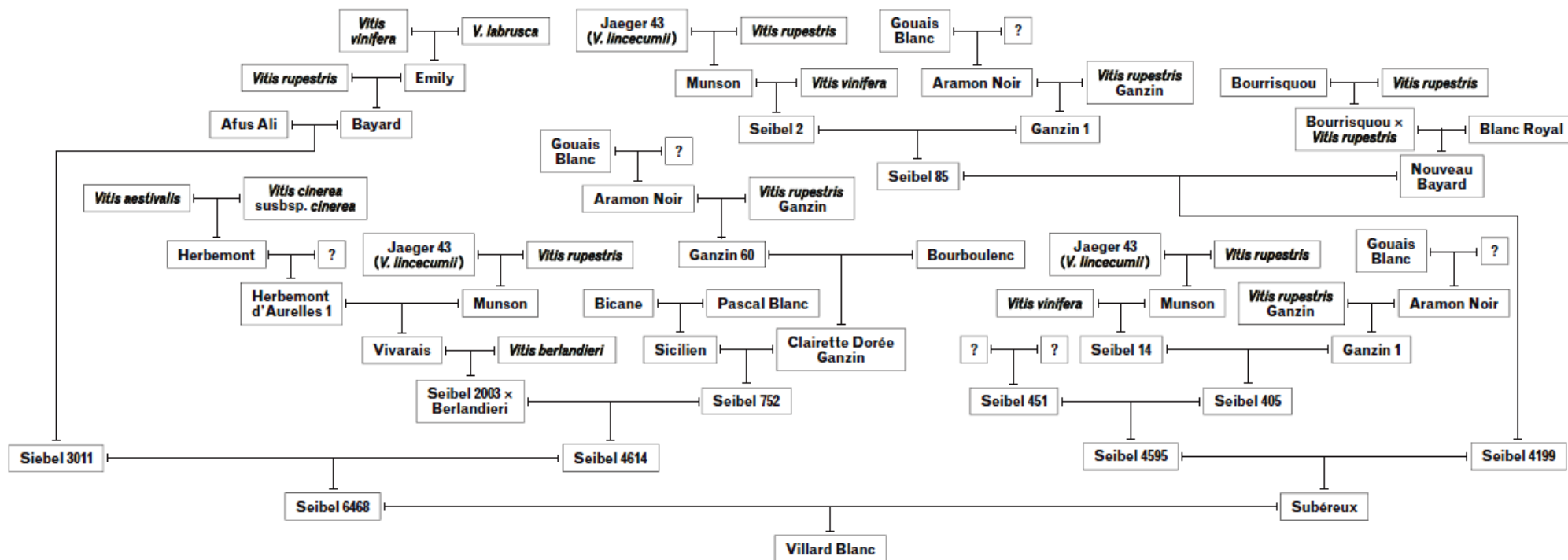
A szőlő-nemesítési módszerek egyike a kombinációs nemesítés, vagy más néven hibridizáció, amely során a fajok vagy fajták megválasztását követően megtervezik és elvégzik az izolált megporzást. A nemesítőnek pontosan ismernie kell a szőlőfajtákat, amelyekből a kívánt tulajdonság átörökítését remélik. A szülőpárok kijelölését követően dokumentálják az anyanövényt és a pollenadót, majd elvégzik a keresztezést (HAJDU és ÉSIK 2001).

A szőlő (*V. vinifera* L.) nemesítése már termesztésbe vonásával megkezdődött, a tudatos keresztezések azonban a 19. század első felében (1824-ben az ‘Aramon noir’ x ‘Tenturier du Cher’ keresztezéséből született a ‘Petit Bouschet’ fajta) Franciaországban indultak. Ezt követően a nemesítők Európa-szerte hibridizációs programokat indítottak.

A csemegezőlő nemesítést hazánkban a nagy kereslet indokolta, megindulása pedig egyértelműen MATHIASZ JÁNOS nevéhez köthető, akinek munkássága nemzetközi szinten is kiemelkedő fajtákat eredményezett.

A szőlő rezisztencia-nemesítése során észak-amerikai *Vitis* fajok rezisztenciáját (a kórokozóknak az őshazája az észak-amerikai kontinens, amelyeknek az evolúciója együtt ment végbe az észak-amerikai szőlő fajokéval) kívánták az európai szőlő (*V. vinifera* L.) kiváló minőségi tulajdonságaival ötvözni. Kiemelkedő teljesítményt nyújtott ebben ALBERT SEIBEL, akinek munkásságát 1894 hibrid fémjelzi, valamint VICTOR VILLARD és BERTILLE SEYVE, akik 160 hibridet állítottak elő. Ezeket a francia nemesítésű termő-hibrideket, ‘Seibel’ (‘S’) és ‘Seyve-Villard’ (‘SV’) fajtákat névvel és számkombinációval azonosították (SKELTON 2010, CARTELL 2014), és Európa-szerte, így hazánkban is rezisztencia forrásként használták a keresztezéses nemesítésben. A ‘Seibel’ és ‘Seyve-Villard’ hibridek annak köszönhetőek európai, így hazai sikerüket is, hogy pedigréjükben több észak-amerikai *Vitis* faj és különböző *V. vinifera*

L. fajták keresztezése szerepel számos generáción keresztül, így a direkttermőkkel ('Noah', 'Othello', 'Jacquez', 'Piros Delawaer', 'Fehér Delaware') szemben elfogadható minőségű bort adnak és liztharmat, peronoszpóra ellenállóságot mutatnak. A magyarországi rezisztencia-nemesítésben jelentős a fehér bogyóhéj színű 'Seyve-Villard 12-375' - 'Villard blanc' fajta, amelynek a pedigrijét az 2. ábra mutatja be.



2. ábra: A 'Seyve-Villard 12-375' - 'Villard blanc' pedigréje (<http://winegrapes.org/>).

Származását tekintve: 56% *V. vinifera* L., 3% *V. labrusca* L., 30% *V. rupestris* SCHEELE, 6% *V. berlandieri* PLANCH., 5% *V. lincecumii* BUKL. (STREIM 2000), és mindhárom gombabetegséggel (peronoszpóra, lisztharmat, szürkepenész) szemben ellenálló. Számos olyan magyar nemesítésű fajta van, amelyet a ‘Seyve-Villard 12-375’ vagy ‘Eger 2’ és valamilyen *V. vinifera* L. fajta keresztezésével állítottak elő. Az ‘Eger 2’ származásával kapcsolatban ellentmondásos adatok találhatóak az irodalomban. Nevezik az ‘Eger 2’-t a ‘Seyve-Villard 12-375’ magutódjának (CSEPREGI és ZILAI 1988) és szelektált klónjának (CSEPREGI és ZILAI 1988, HAJDU és ÉSIK 2001). Megadnak „‘Seyve-Villard 12-375’ x szelektív = ‘Eger 2’ /5375/” pedigret, (BÁNYAI 2012) vagy ‘Seyve-Villard 12-375’ x ismeretlen *V. vinifera* L. hibridnek is tartják (PHYTOWELT 2002). BEREZNAI LÁSZLÓ, az egri rezisztens fajták társnemesítője nyilatkozata és nyilvántartási jegyzéke alapján KOZMA PÁL (PTE SzBKI, tudományos főmunkatárs) úgy tájékoztatott bennünket, hogy az ‘Eger’ sorozat nemesítési alapanyagai között az ‘Eger 1’ és az ‘Eger 2’ eredeti ‘Seyve-Villard’ hibrid (‘Eger 1’ – ‘Seyve-Villard 12-286’, ‘Eger 2’ – ‘Seyve-Villard 12-375’), míg a többi tagja a sorozatnak szabad levirágzású franko-amerikai fajtákról begyűjtött magok egri szelekciójából származik. Tehát az ‘Eger 2’ fajta azonos a ‘Seyve-Villard 12-375’ hibriddel.

A *V. vinifera* L. fajtákra alapozott, kötött talajokon folytatott mai szőlőtermesztés elképzelhetetlen lenne szőlőalanyok használata nélkül. A filoxéra megjelenését követően az alanyelőállítás terén francia és magyar nemesítők értek el nagy sikereket. Először fajon belüli szelekcióval választottak ki alanyfajtákat (*V. berlandieri* PLANCH., *V. riparia* MICHX., *V. rupestris* SCHEELE stb.), később azok és *V. vinifera* L. fajták egymás közötti keresztezésével, valamint kereszteződésével, majd a hibridek, illetve a magoncok szelekciójával történt nemesítésük. A 19. század végén, a 20. század elején TELEKI ZSIGMOND, majd később fia, TELEKI SÁNDOR által Pécsen elkezdett munka után Villányban szelektálták ki és szaporították el azokat az alanyfajtákat, amik világraszóló eredményekre vezettek és a további sikeres alanszelekció alapanyagát is képezték. Közülük a legfontosabb a ‘Teleki 5C’ (*V. berlandieri* PLANCH. x *V. riparia* MICHX.), amely a világon ma is a legelterjedtebb magyar alanyfajta (HAJDU 2003).

2.8 A szőlő bogyószín genetikai alapjai

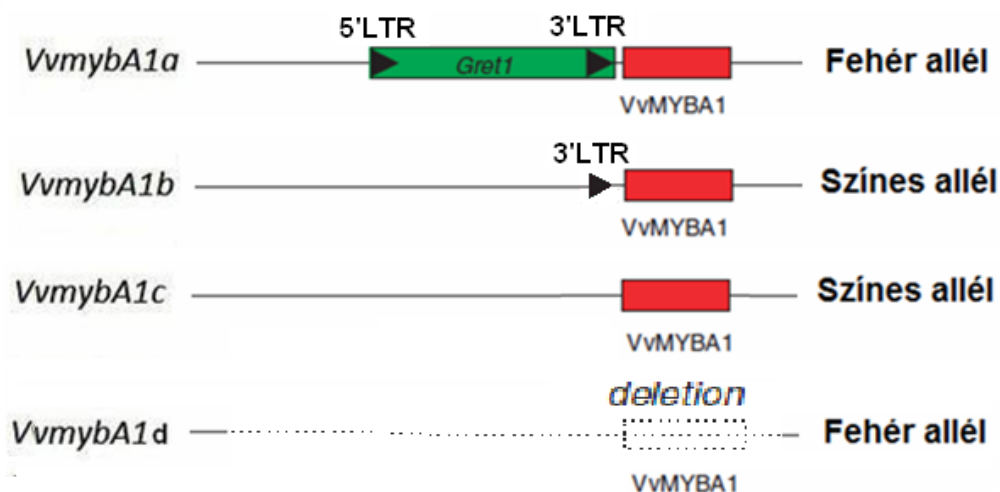
A szőlőnemesítési programokban a bogyószín fontos szelekciós tulajdonság. A bogyók színét a héjban vagy az ún. festőlevű fajtákban a bogyó húsban is felhalmozódó antociánok mennyisége és minősége határozza meg. Termesztett szőlőfajtáink őse fekete bogyójú volt, amelyből egymástól független mutációkkal alakultak ki az antociánokat nem

vagy csökkent mennyiségben termelő fehér és színes bogyójú fajták (SLINKARD és SINGLETON 1984). Ezek a spontán rügymutációk jelenleg is megfigyelhetőek.

Az eltérő bogyóhéj szín kialakulásának genetikai hátterét először BOSS és munkatársai (1996a) vizsgálták. Feltételezésük szerint a fehér bogyó kialakulása vagy az antocián bioszintézisében szerepet játszó struktúrgének vagy a struktúrgéneket szabályzó transzkripciós faktor gének mutációira vezethetőek vissza (BOSS et al. 1996a). Különböző színű fajták összehasonlító génexpressziós vizsgálatával igazolták, hogy az antociánok bioszintézisének kulcsenzime a csak a bogyó héjában működő UDP-glükóz-flavonoid 3-O-glükoziltranszferáz (UFGT). Annak ellenére, hogy az UFGT gén nem expresszálódik a fehér bogyójú fajtákban (BOSS et al 1996b), a gén promóterében és kódoló régiójában nem tudtak szekvencia szintű különbséget kimutatni a fehér és színes bogyójú fajták között, így arra következtettek, hogy az UFGT gén expresszióját szabályozó, valamelyik transzkripciós faktor mutációja okozhatja az antocián bioszintézis gátlását a fehér fajtákban (KOBAYASHI et al. 2001).

KOBAYASHI és munkatársai (2002) a színes bogyójú *V. labrusca* L. eredetű 'Kyoho' fajtából három különböző *Myb* transzkripciós faktor cDNS-t izolált (*VvMybA1-1*, *VvMybA1-2*, *VvMybA2*). A cDNS-ekkel történő transzformációt követően az UFGT gén expresszióján keresztül a szintelen szomatikus embriókban antociánok szintézisét sikerült indukálnia.

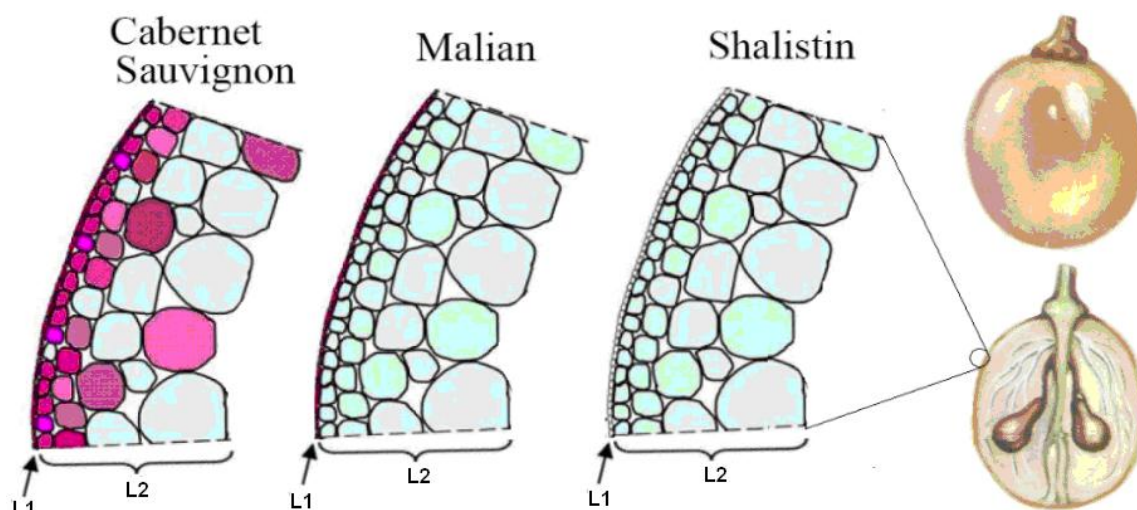
Fehér és a színes bogyójú rügymutáns fajták vizsgálatában a *VvMybA1* gén kódoló régiójában szekvencia szintű különbségeket nem tudtak kimutatni, a fehér fajtákban azonban a gén promóterében egy 10,422 bp méretű retrotranszpozon inszerciót (Grapevine Retrotranszpozon 1 = *Gret1*) azonosítottak (KOBAYASHI et al. 2004). Ezt a *Gret1* inszerciót tartalmazó funkcióképtelen allélt *VvmybA1a* allélnak (3. ábra) nevezték el, amely homozigóta formában gátolja a transzkripciós faktor átíródását, így a bogyóhéj fehér marad. A színes rügymutánsokban olyan *VvMybA1* változatot azonosítottak, amelyből a *Gret1* retrotranszpozon egy 3' LTR szekvenciát visszahagyva kivágódott, helyreállítva a gén funkcióját (*VvMybA1b* allél) (3. ábra). A vizsgált színes rügymutáns fajták funkcióképes allélja (*VvmybA1b*) domináns a fehér funkcióképtelen alléllal (*VvmybA1a*) szemben, így heterozigóta formában is zajlik transzkripció a *VvMybA1* génről.



3. ábra: A *VvMybA1* gén allélvariációi (KOBAYASHI et al. 2004, YAKUSHIJI et al. 2006).

YAKUSHIJI és munkatársai (2006) a ‘Pinot noir’, WALKER és munkatársai (2006) a ‘Cabernet saugvignon’ színes bogyójú fajtákat és azok fehér színmutánsait (‘Pinot blanc’ és ‘Shalistin’) vizsgálva olyan allélt azonosítottak, amelyik nem tartalmazza sem a *Gre1* inszerciót, sem a 3’ LTR szekvenciát. Ezt az allélt *VvmybA1c* allélnak nevezték el, és ezt tekintik az ősi allélnak (3. ábra). A ‘Pinot blanc’ fajtában a *VvMybA1a* allél mellett a funkcióképes *VvmybA1c* allél teljes delécióját figyelték meg (AZUMA 2006), amelyet *VvmybA1d* allélnak nevezték el (3. ábra).

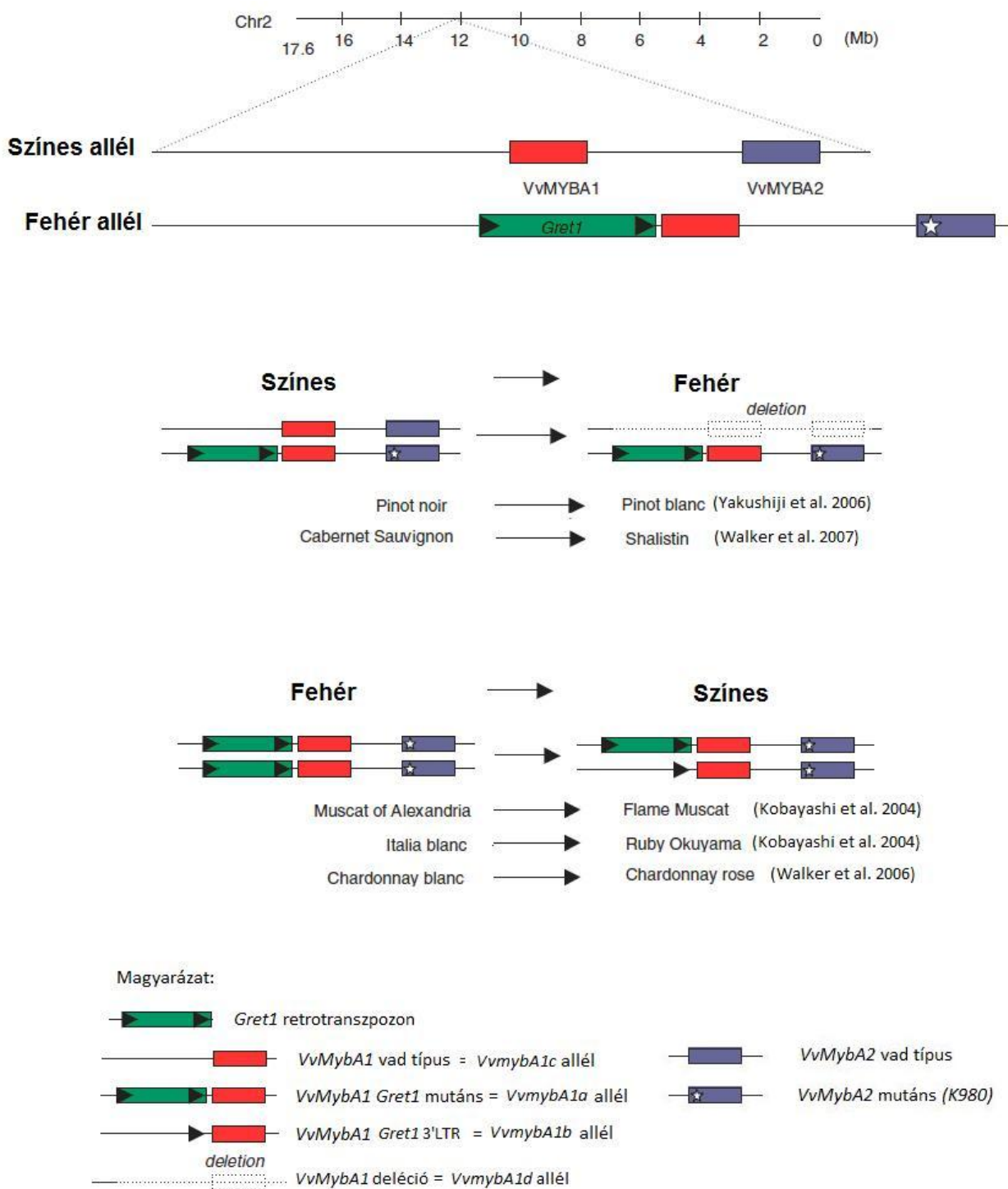
WALKER és munkatársai (2006) a ‘Cabernet saugvignon’ szürke bogyójú rügymutánsát vizsgálva megállapították, hogy a bronzszínű ‘Malian’ periklinális kiméra, amelynek bogyóhéj/epidermisz szövete kétféle sejtípusból (L1, L2) épül fel, és azokban eltérő *VvMybA1* allélok működnek (4. ábra). Míg a ‘Cabernet saugvignon’ esetén az L1 és L2 rétegekben van antocianin bioszintézis, addig a ‘Malian’ esetében csak az L1 szövetrétegében zajlik pigment szintézis, az L2-ben nem (4. ábra), ami szürke és bronz bogyóhéjszín eredményez. Ugyanerre a megállapításra jutottak a szürke színű ‘Pinot gris’ fajta esetében VEZZULLI és munkatársai (2012) is.



4. ábra: Az L1 és L2 sejtrétegekből létrejövő bogyóhéj szövetei a színes ‘Cabernet sauvignon’, a bronz ‘Malian’ és a fehér ‘Shalistin’ fajtákban (WALKER et al. 2006).

A színes bogyójú fajták funkcióképes *VvMybA1* alléljának promóterében további olyan mutációkat mutattak ki (135 bp nagyságú deléciók, illetve 44 és 111 bp hosszúságú inszerciók), amelyek befolyásolják a transzkripciós faktor aktivitását és ezen keresztül a termelődő antociánok mennyiségét, rózsaszín, illetve piros bogyókat eredményezve (LIJAVETZKY et al. 2006, THIS et al. 2007, AZUMA et al. 2008).

A szőlő 2. kromoszómáján a *VvMybA1* allállal szorosan kapcsolt, tőle függetlenül működő *VvMybA2* transzkripciós faktor gént azonosítottak, amely az UFGT gén szabályozásán keresztül szintén befolyásolja az antociánok bioszintézisét (WALKER et al. 2007). A *VvMybA2* gén kódoló régiójában két olyan SNP-t is azonosítottak (K980 és C22), amelyek a fehérje R2R3 felismerő domén megváltozása következtében funkcióképtelen génterméket eredményeznek (WALKER et al. 2007, CARRASCO et al. 2015). Ez bizonyítja tehát, hogy a bogyóhéj színét két, egymástól független (transzkripciós faktor) gén (*VvMybA1* és *VvMybA2*) eltérő típusú mutációja (*VvMybA1-Gret1* és *VvMybA2-SNP*) határozza meg (5. ábra).



5. ábra: A bogyóhéj színt meghatározó *VvMybA1* és *VvMybA2* gének pozíciója a kettős kromoszómán AZUMA és munkatársai (2009) alapján (PELSY 2010).

A *Vitis* nemzetség fajainak evolúciós szétválására enged következtetni az, hogy a *V. vinifera* L. és a *V. sylvestris* GMEL. fajoknál, valamint az interspecifikus hibrideknél (pl. ‘Seibel’ és ‘Seyve-Villard’) kimutatható a *VvMybA1* promóterében a *Gret1* retrotranszozon inszerció, viszont sem a fehér bogyójú *Vitis* változatokban (*V. aestivalis* MICHX. és *V. riparia* MICHX.) (CANDLE-DAVIDSON és OWENS 2008), sem a színes észak-amerikai és kelet-ázsiai vad fajokban (MITANI et al. 2009) nem található meg. A *VvMybA1* *Gret1* inszercióját

evolúciósan megelőzte a *VvMybA2* génben K980 pozícióban történt pontmutáció (FOURNIER-LEVEL et al. 2009).

FOURNIER-LEVEL és munkatársai (2010) a *VvMybA1* gén promóterében a *Gret1* retrotranszpozon jelenléte vagy hiánya, illetve a *VvMybA2* gén kódoló szekvenciájában meghatározott K980 pozícióban a vad G vagy mutáns T nukleotid jelenléte alapján, a szőlőfajtákat haplocsoportokba rendezték. A két gén fizikai közelsége miatt együtt öröklődik, így egy haplotípusként kezelhetők. Feltételezhetően az ősi haplotípus az, amelyik *VvmybA1c* és *VvMybA2* vad típusú, színes allélokat hordozza. További haplotípusként azonosítottak egy olyat, amely egy funkcióképes *VvmybA1c* és egy funkcióképtelen *VvMybA2* mutáns fehér allélt hordoz, míg a harmadik - féle haplotípus homozigóta formában tartalmazza a funkcióképtelen *VvMybA1a* és *VvMybA2* allélokat.

Az eltérő színű rügymutánsok a fajták genetikai jellemzésére általánosan alkalmazott mikroszatellit markerekkel nem különíthetők el, azonos ujjlenyomatot adnak. A *VvMybA1* és *VvMybA2*-re kifejlesztett szekvenciaspecifikus markerek azonban lehetővé teszik azok fenofázistól független elkülönítését (BODOR et al. 2014, KERÉKES et al. 2015), ami nélkülözhetetlen a génmegőrzés szempontjából.

3 ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1 Növényanyag

- ‘Kadarka’ változatok, ‘Kadarka’ elnevezésű fajták, származékok, a ‘Kadarká’-val együtt termesztett kísérő fajták és a ‘Bíbor kadarka’

Ebben a témakörben összesen 30 tételt elemeztünk. Közülük 14-et korábban vizsgáltunk 9 SSR lokuszban (WERNER et al. 2013), ezeket a 4. táblázat mutatja be.

4. táblázat: A korábban vizsgált (WERNER et al. 2013) ‘Kadarka’ fajták és változatok, fenntartásuk helye, illetve a fajta tulajdonos megnevezése. (A kiemelt háttérű minták a statisztikai értékelésben a *V. vinifera* L. csoportba kerültek)

1.	‘Cigányszőlő’	PTE SzBKI Génbankja
2.	‘Csókaszőlő’	
3.	‘Fehér kadarka’	
4.	‘Halápi szagos’	
5.	‘Kék kadarka’	
6.	‘Lúdtalpú kadarka’	
7.	‘Ménesi kadarka’	
8.	‘Mészi kadarka’	MÉSZÁROS PÁL
9.	‘Olasz kadarka’	PTE SzBKI Génbankja
10.	‘Öreg kadarka’	
11.	‘Rácfekete’	
12.	‘Szagos kadarka’	
13.	‘Szürke kadarka’	
14.	‘Virághegyi kadarka’	

Az újonnan bevont 16 ‘Kadarka’ genotípust az 5. táblázat tartalmazza. A növényanyagot KOZMA PÁL gyűjtötte és bocsátotta rendelkezésünkre.

5. táblázat: Az újonnan bevont ‘Kadarka’ fajták és változatok, fenntartásuk helye. (A sötét háttérrel kiemelt minták a statisztikai értékelésben a *V. vinifera* L. csoportba kerültek)

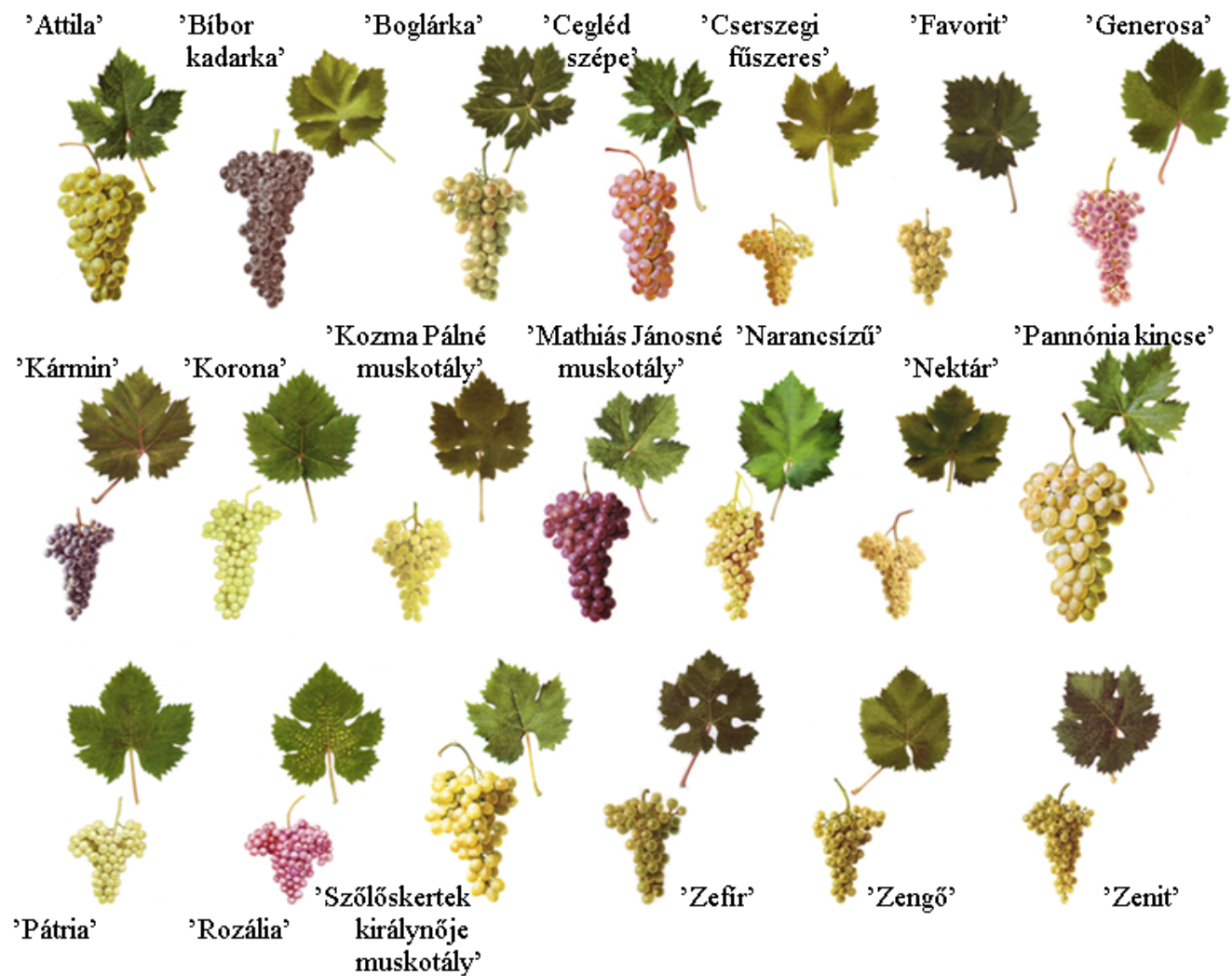
1.	‘Batuta negra’	PTE SzBKI Génbankja
2.	‘Bíbor kadarka’	
3.	‘Erdei fehér’	
4.	‘Fekete muskotály’	
5.	‘Fügelevelű kadarka’	
6.	‘Fűszeres kadarka’ P.9	
7.	‘Génuai zamatos’	
8.	‘Kadarka kék csillagvirágú’	
9.	‘Kadarka kék bolondoshím’	
10.	‘Keresztes levelű kadarka’	
11.	‘Lila keresztes levelű kadarka’	
12.	‘Mopach bial’	
13.	‘Nemes kadarka’ P.8	
14.	‘Prokupác’	
15.	‘Török kadarka’	
16.	‘Zöld keresztes levelű kadarka’	

- Magyar, és külföldi nemesítésű *V. vinifera* L. hibridek, és a rendelkezésünkre álló dokumentált szülőfajták

Az általunk választott 20 magyar (6. ábra), és négy külföldi keresztezéses nemesítésű fajta, valamint rendelkezésünkre álló dokumentált szülőfajtáinak listáját a 6. táblázat mutatja be. A növényanyagot KOZMA PÁL, PERNESZ GYÖRGY és HARANGOZÓ TAMÁS gyűjtötte be és bocsátotta rendelkezésünkre.

6. táblázat: A 24 keresztezéses nemesítéssel előállított fajta, és a 21 szülőfajta listája. (A dőlt betűs minták a 4., vagy 5. táblázatban is szerepelnek)

	Fajtanév utód		Fajtanév szülő
1.	‘Attila’	1.	‘Alexandriai muskotály’
2.	‘Boglárka’	2.	‘Bicane’
3.	‘ <i>Bíbor kadarka</i> ’	3.	‘Bouvier’
4.	‘Cegléd szépe’	4.	‘Chasselass rouge royal’
5.	‘Cserszegi fűszeres’	5.	‘Csaba gyöngye’
6.	‘Favorit’	6.	‘Ezerjő’
7.	‘Generosa’	7.	‘ <i>Génuai zamatos</i> ’
8.	‘Kármin’	8.	‘Hárslevelű’
9.	‘Korona’	9.	‘Irsai Olivér’
10.	‘Kozma Pálné muskotály’	10.	‘Judit’
11.	‘Mathias Jánosné muskotály’	11.	‘Juhfark’
12.	‘Narancsízű’	12.	‘ <i>Kadarka</i> ’
13.	‘Nektár’	13.	‘Kék trollingi’
14.	‘Pannónia kincse’	14.	‘Leányka’
15.	‘Pátria’	15.	‘Olaszrizling’
16.	‘Rozália’	16.	‘Ottonel muskotály’
17.	‘Szőlőskertek királynője’	17.	‘Petit Bouschet’
18.	‘Zefír’	18.	‘Rajnai rizling’
19.	‘Zengő’	19.	‘Rosa menna’
20.	‘Zenit’	20.	‘Tramini’
21.	‘Italia’	21.	‘Zöld szilváni’
22.	‘Hamburgi muskotály’		
23.	‘Kerner’		
24.	‘Rizlingszilváni’		



6. ábra: A 20 magyar nemesítésű *V. vinifera* L. hibrid, STRAUSS és BÍRÓ festményei (HAJDU 2010a).

- Francia nemesítésű ‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ interspecifikus hibridek

A 23 ‘Seibel’ és ‘Seyve-Villard’ fajta listája a 7. táblázatban található. A növényanyagot KOZMA PÁL gyűjtötte be és bocsátotta rendelkezésünkre.

7. táblázat: A francia nemesítésű rezisztens ‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ hibridek listája

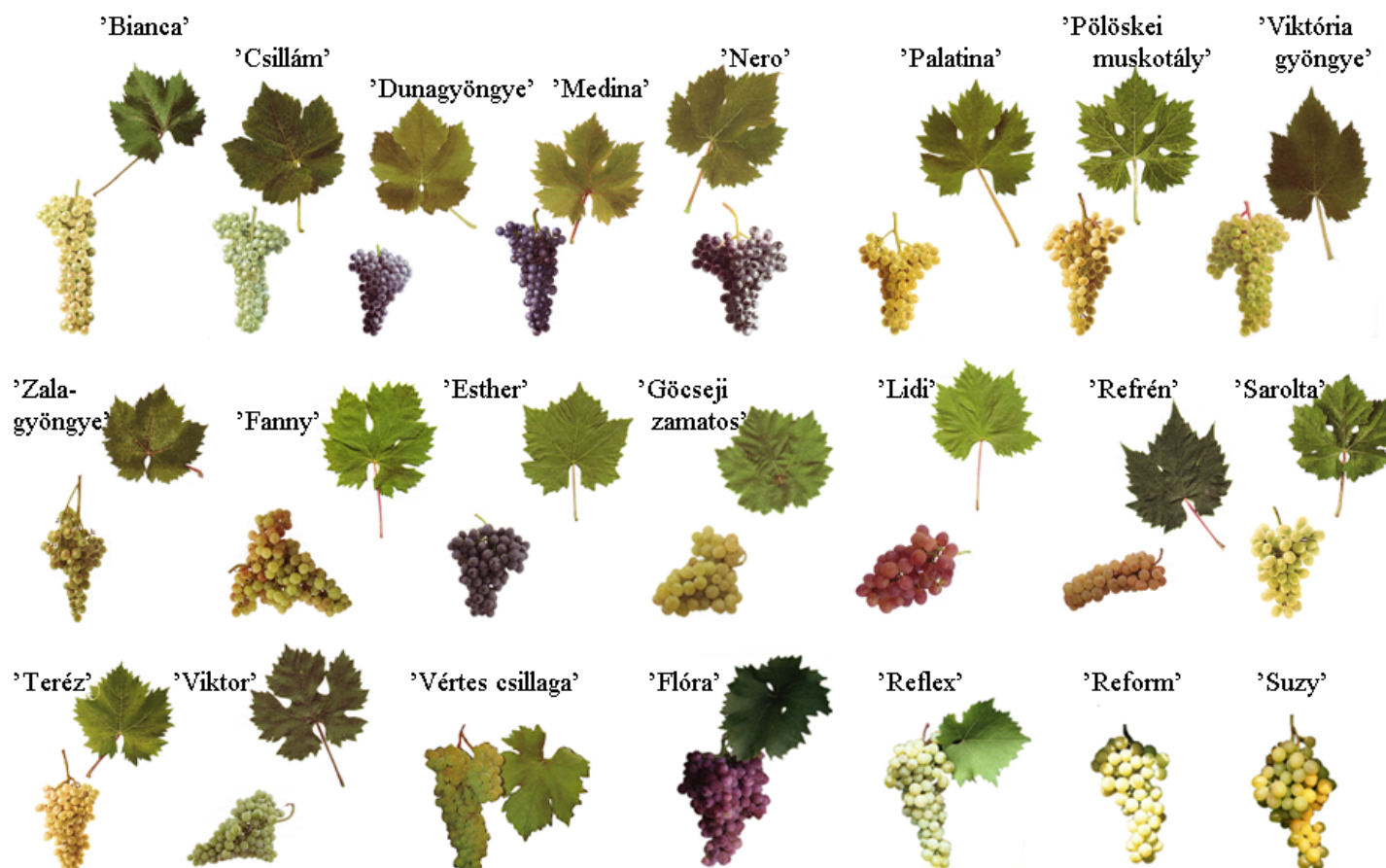
1.	‘Seibel 4643’	13.	‘Seyve-Villard 12-347’
2.	‘Seibel 4986’	14.	‘Seyve-Villard 12-358’
3.	‘Seibel 5279’	15.	‘Seyve-Villard 12-346’
4.	‘Seibel 5455’	16.	‘Seyve-Villard 12-375’
5.	‘Seibel 7053’	17.	‘Seyve-Villard 12-390’
6.	‘Seibel 8745’	18.	‘Seyve-Villard 12-395’
7.	‘Seyve-Villard 5-247’	19.	‘Seyve-Villard 18-315’
8.	‘Seyve-Villard 5-276’	20.	‘Seyve-Villard 18-402’
9.	‘Seyve-Villard 12-286’	21.	‘Seyve-Villard 20-365’
10.	‘Seyve-Villard 12-303’	22.	‘Seyve-Villard 20-473’
11.	‘Seyve-Villard 12-309’	23.	‘Seyve-Villard 23-657’
12.	‘Seyve-Villard 12-327’		

- Magyar nemesítésű lizstharmit és peronoszpóra rezisztenciát hordozó hibridek, és a dokumentált szülők pedigre vizsgálatához tartozó fajták

Az általunk választott 22 hibrid (7. ábra) és a rendelkezésünkre álló dokumentált szülőpartnereik listáját a 8. táblázat mutatja be, a növényanyagot KOZMA PÁL gyűjtötte és bocsátotta rendelkezésünkre.

8. táblázat: A 22 keresztezéses nemesítéssel előállított fajta és a 10 szülőfajta listája. (A dőlt betűs fajták közül a ‘Csabagyöngye’, a ‘Szőlőskertek királynője’, a ‘Pannónia kincse’ a 6. táblázatban, míg a ‘Kadarka’ a 4. táblázatban is szerepelnek. A kiemelt háttérű mintákat a statisztikai értékelésben a *V. vinifera* L. csoportba soroltuk)

	Fajtanév utód		Fajtanév utód		Fajtanév szülő
1.	‘Bianca’	12.	‘Pölöskei muskotály’	1.	‘Csabagyöngye’
2.	‘Csillám’	13.	‘Reflex’	2.	‘Szőlőskertek királynője’
3.	‘Dunagyöngye’	14.	‘Reform’	3.	‘Gloria Hungariae’
4.	‘Eszter’	15.	‘Refrén’	4.	‘Pannónia kincse’
5.	‘Fanny’	16.	‘Sarolta’	5.	‘Téli muskotály’
6.	‘Flóra’	17.	‘Suzy’	6.	‘Olimpia’
7.	‘Göcsei zamatos’	18.	‘Teréz’	7.	‘Kadarka’
8.	‘Lidi’	19.	‘Vértes csillaga’	8.	‘Kékfrankos’
9.	‘Medina’	20.	‘Viktor’	9.	‘Szurkebarát’
10.	‘Nero’	21.	‘Viktória gyöngye’	10.	‘Medoc noir’
11.	‘Palatina’	22.	‘Zalagyöngye’		



7. ábra: 22 részleges peronoszpóra és lisztharmat rezisztenciával rendelkező magyar nemesítésű szőlőfajta. 'Bianca'-tól 'Zalagyöngye'-ig STRAUSS és BIRÓ festményei (HAJDU 2010a), 'Fanny'-tól 'Viktor'-ig HAJDU fényképei (HAJDU 2010a), 'Vértés csillaga' BODOR fényképe (CSEPREGI és ZILAI 1980) 'Flóra', 'Reflex' és 'Reform' HAJDU fényképei (HAJDU és ÉSIK 2001), 'Suzy' <http://www.csemegeeszolo.hu>.

- *V. berlandieri* PLANCH., *V. riparia* MICHX. és *V. rupestris* SCHEELE magszülő genotípusok szabad levirágzású magoncainak vizsgálata

V. berlandieri PLANCH. esetén 56, *V. riparia* MICHX. esetén 112, míg *V. rupestris* SCHEELE esetén 92 magonc egyedet vizsgáltunk. A növényanyagot KOCSIS LÁSZLÓ gyűjtötte be és bocsátotta rendelkezésünkre.

- ‘Nektár’ x ‘Jacquez’ keresztezéséből származó hibridek

A ‘Nektár’ x ‘Jacquez’ keresztezést KOCSIS LÁSZLÓ végezte el. A szülőpartnereket és az utódnemzedék 49 magoncát KOCSIS LÁSZLÓ állította elő és bocsátotta rendelkezésünkre bogyószín szelekció céljából.

3.2 DNS izolálás

A fiatal levélmintákat a DNS izolálásig -70°C -on tároltuk, majd dörzsmozsárban folyékony nitrogénnel elporítottuk. A ‘Kadarka’ fajtakörbe tartozó minták, a ‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ hibridek, valamint a keresztezéssel előállított fajtákat és vizsgált szülőpartnereik esetén DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen) segítségével 100 mg levélmintából a gyártó előírásait követve vontuk ki és tisztítottuk meg a DNS-t. A ‘Nektár’ x ‘Jacquez’ magoncpopuláció, valamint a *V. berlandieri* PLANCH., a *V. riparia* MICHX. és *V. rupestris* SCHEELE magoncok esetén cetiltrimetilammónium bromidos (CTAB) (DOYLE és DOYLE 1990) módszerrel végeztük az extrakciót 1 g levélmintából. A DNS törzsoladat koncentrációját NanoDrop spektrofotométerrel mértük, majd 15 ng/μl töménységű hígításokat készítettünk 100 μl végtérfogatban, amelyeket a PCR reakcióban templátként használtunk fel.

3.3 A vizsgálatokban szereplő markerek és PCR körülmények

A szőlő minták mikroszatellit analízise során a Genres 081, majd a GrapeGen 06 programban javasolt 9 SSR markert alkalmaztuk (9. táblázat), melyek közül a hármas, négyes, és 16-os kapcsoltsági csoportba egyet-egyet, az ötös, hetes és tizenegyes kapcsoltsági csoportba kettőt-kettőt térképeztek (1-es számú melléklet 32. ábra).

A ‘Kadarka’ fajtaival kapcsolatos kutatásunk során további 11 SSR lokuszt vontunk be a vizsgálatokba, hogy eredményeink megbízhatóságát növeljük. Ennek a 11 SSR primerpárnak a szekvenciáit a 10. táblázat tartalmazza, amelyek közül a kettes, a hármas, a négyes, az ötös, a hatos és a tizenegyes kapcsoltsági csoportban egyet-egyet, a hetes kapcsoltsági csoportba kettőt, a tizes kapcsoltsági csoportba hármat térképeztek (1-es számú

melléklet 32. ábra). Duplex PCR-t az alábbi SSR primerpár párosításban végeztünk: VVMD25-VVMD27, VVMD6-VrZag112, VrZag47-VVMD31, VrZag64-VVMD36, VVIb32-VrZag25 és VrZag83-VVMD21.

A 'Csillám' fajta pedig vizsgálata még további 11 SSR, tehát összesen 31 primerpárt (11. táblázat) vontunk be. Ezek közül az egyes, a hatos, a nyolcas, a tizes, a tizenegyes, a tizenkettes, a tizennégyes, a tizennyolcas, és a tizenkileces kapcsoltsági csoportba egyet-egyet, míg a kilences kapcsoltsági csoportba kettőt térképeztek (1-es számú melléklet 32. ábra). A PCR termékeket 1%-os agaróz gélen választottuk el. A forward SSR primerek Cy-5 (IDT, Inc./BioSciences) fluoreszcens festékkel voltak jelölve, hogy analízisük során meghatározhatjuk pontos hosszukat bázispárban.

A 12. táblázat mutatja be a *VvMybA1* génre tervezett allélspecifikus primerek (KOBAYASHI et al. 2004) és a génnel kapcsolt 20D18CB9 CAPS marker (WALKER et al. 2006) szekvenciáit, amelyeket a kettes kapcsoltsági csoportban térképeztek.

9. táblázat: A Genres 081 és GrapeGen 06 programban javasolt 9 SSR primerpár szekvenciája és a referenciák

11	Forvard primer szekvencia (5'-3')	Reverz primer szekvencia (5'-3')	Referencia
VVMD5	CTAGAGCTACGCCAATCCAA	TATACCAAAAATCATATTCCTAAA	BOWERS et al. (1996)
VVMD7	AGAGTTGCGGAGAACAGGAT	CGAACCTTCACACGCTTGAT	
VVMD25	TTCCGTTAAAGCAAAAGAAAAAGG	TTGGATTTGAAATTTATTGAGGGG	BOWERS et al. (1999a)
VVMD27	GTACCAGATCTGAATACATCCGTAAGT	ACGGGTATAGAGCAAACGGTGT	
VVMD28	AACAATTCAATGAAAAGAGAGAGAGAGA	TCATCAATTTTCGTATCTCTATTTGCTG	
VVMD32	TATGATTTTTTAGGGGGGTGAGG	GGAAAGATGGGATGACTCGC	
VVS2	CAGCCCCTAAATGTATCCATC	AAATTCAAAATTCTAATTCAACTGG	THOMAS és SCOTT (1993)
VrZag62	GGTGAAATGGGCACCGAACACACGC	CCATGTCTCTCCTCAGCTTCTCAGC	SEFC et al. (1999)
VrZag79	AGATTGTGGAGGAGGGAACAAACCG	TGCCCCATTTTCAAACCTCCCTTCC	

10. táblázat: A 'Kadarka' fajtakör, valamint a 'Csillám' és vele együtt vizsgált fajták elemzésére alkalmazott további 11 mikroszatellit primerpár szekvenciája, és a referenciák

Primer neve:	Forvard primer szekvencia (5'-3')	Reverz primer szekvencia (5'-3')	Referencia
VrZAG25	CTCCACTTCACATCACATGGCATGC	CGGCCAACATTTACTCATCTCTCCC	SEFC et al. (1999)
VrZAG47	GGTCTGAATACATCCGTAAGTATAT	ACGGTGTGCTCTCATTTGTCATTGAC	
VrZAG64	TATGAAAGAAACCCAACGCGGCACG	TGCAATGTGGTCAGCCTTTGATGGG	
VrZAG67	TCCTGCCGCGGATACCAAGCTATG	ACCTGGCCC GACTCCTCTTGTATGC	
VrZAG83	GGCGGAGGCGGTAGATGAGAGGGCG	ACGCAACGGCTAGTAAATACAACGG	
VrZAG112	CGTTTAAAGCCAGCTGAATCTTGGG	TGGCTCCATACTGCTTCACGTAGGC	
VVMD6	ATCTCTAACCCCTAAAACCAT	CTGTGCTAAGACGAAGAAGA	BOWERS et al. (1999a)
VVMD21	GGTTGTCTATGGAGTTGATGTTGC	GCTTCAGTAAAAAGGGATTGCG	
VVMD31	CAGTGGTTTTTCTTAAAGTTTCAAGG	CTCTGTGAAAGAGGAAGAGACGC	
VVMD36	TAAAATAATAATAGGGGGACACGGG	GCAACTGTAAAGGTAAGACACAGTCC	
VVIb32	GTAACCATCTCTAACCATTTC	TGAGAACACTTCACAGAGATTT	MERDINOGLU et al. (2005)

11. táblázat: A 'Csillám' és a vele együtt vizsgált fajták esetén bevont további 11 mikroszatellit primerpár szekvenciája és a referenciák

Primer neve:	Forvard primer szekvencia (5'-3')	Reverz primer szekvencia (5'-3')	Referencia
scu08vv	CGAGACCCAGCATCGTTTCAAG	GCAAAATCCTCCCCGTACAAGTC	SCOTT ET AL. (2000)
scu10vv	TACCCCCACAACCCTTTTTCCC	TTCTCCGCCACCTCCTTTTCAC	
VVS4	CCATCAGTGATAAAAACCTAATGCC	CCCACCTTGCCCTTAGATGTTA	THOMAS ÉS SCOTT (1993)
VVS5	ATTGATTTATCAAACACCTTCTACAT	TAGAAAGATGGAAGGAATGGTGAT	
VVIp60	GGGAATAACTAAATTGAGGAT	GTATGAATGCGGATAGTTTGTG	MERDINOGLU et al. (2005)
VVli51	ATCCCAAGAGAACCAAGAAACT	GCTGATCTCAGTGCATATGTTG	
VVIv37	TTTTCTCCCTACTCTTAACTTC	GGTAGACCTTGAAATGAAGTAA	
VVIp31	TATCCAAGAGACAAATCCCAC	TTCTCTTGTTTCCTGCAAATGG	
VMC6d12	CTCTCTTTTCCGAAATTGGGGT	ATTTTCCCTGGAAACAAAGTGG	ARROYO-GARCIA és MARTINEZ-ZAPATER (2004)
VMC4h6	GTATAGAACCACGCATCCAACA	CCCTTAGTTTCCTCGTGCTTTT	ARROYO-GARCIA és MARTINEZ-ZAPATER (2004)
VMC2h4	GAGAAACCCATTGCGCTGA	CCACTATCCCCGAACACGA	ARROYO-GARCIA és MARTINEZ-ZAPATER (2004)

12. táblázat: A *VvMybA* génnek primerei és a referenciák

Primer neve:	Forvard primer szekvencia (5'-3')	Reverz primer szekvencia (5'-3')	Referencia
20D18CB9	GATGACCAAACCTGCCACTGA	ATCACCTTGTCCACCAA	WALKER et al. (2006)
<i>VvMYBA1a</i>	AAAAAGGGGGGCAATGTAGGGACCC		KOBAYASHI et al. (2004)
<i>VvMYBA1b</i>	GGACGTTAAAAAATGGTTGCACGTG		
<i>VvMYBA1c</i>		GAACCTCCTTTTTGAAGTGGTGACT	
<i>VvMybA2</i>	GTGAGGAGAGTACATTGTAGG	GAACCTTCTTTTTCAGGTGG	WALKER et al. (2007)

A polimeráz lánreakciókat iCycler készülékben (Bio-Rad) végeztük, SSR primerek esetében 10 µl, CAPS primer esetében 20 µl végtérfogatban. A reakcióelegy összetevői a következők voltak: 20 ng templát DNS, 0,6 egység WTB-*Taq* polimeráz (West Team Biotech, Pécs), 0,1 mM dNTP mix (dATP, dCTP, dGTP, dTTP), 0,75-0,75 µM forward, illetve reverz primer, 1,25 mM MgCl₂, 1x PCR puffer. Duplex PCR elegyhez az alábbi összetevőket használtuk: 20 ng templát DNS, 0,8 egység WTB-*Taq* polimeráz (West Team Biotech, Pécs), 0,2 mM dNTP mix (dATP, dCTP, dGTP, dTTP), 0,75-0,75 µM forward, ill. reverz primer, 1,25 mM MgCl₂, 1x PCR puffer. A reakciókörülmények az alábbiak voltak: (1.) 2 perces 94 °C-os előciklus ('hot start'), (2.) 10 cikluson keresztül: 94°C-on 30 mp-ig – denaturálás, 62°C-on 30 mp-ig – primerkapcsolódás, 72°C-on 1 percig - DNS-szintézis. A kapcsolódási hőmérséklet ciklusonként 1°C-kal csökkent. (3.) 24 cikluson keresztül: 94°C-on 30 mp-ig, 56°C-on 30 mp-ig, 72°C-on 1 percig; majd 5 perces 72°C-on történő utópolimerizáció.

A *VvMybA1* gén allélspecifikus primerei esetén (12. táblázat) a várt DNS-szakasz amplifikálásához is az utóbbi protokollt alkalmaztuk azzal a módosítással, hogy a DNS szintézisnél említett 30 mp időtartamot 1 perc 30 mp-re növeltük.

Vizsgálataink során minden esetben minimum háromszor végeztük el a PCR amplifikációt a primerekkel, majd az ALF elemzéseket is.

3.4 Emésztés, szekvenálás, SnaPshot analízis

A *VvMybA1* és CAPS primerekkel amplifikált fragmentumokat 1,5%-os, etídium-bromiddal (0,5 µg/ml) festett agaróz gélen választottuk el. A CAPS elemzéshez a PCR-rel felszaporított fragmentum emésztését 20 µl végtérfogatban végeztük, 37 °C-on, 2 órán keresztül, a reakcióelegy 10 µl PCR terméket, 1 egység *DdeI* (*HpyF3I*, Thermo Fisher Scientific) restriktív endonukleáz enzimet, és 1x Tango puffert tartalmazott. Az emésztés leállítása után, a terméket etídium-bromiddal (0,5 µg/ml) festett 1,5%-os agaróz gélen választottuk el.

A 'Nektár' x 'Jacquez' minták 20D18CB9 primerrel amplifikált PCR fragmentumainak szekvenálását ABI PRISM 310 Genetic Analyser (Applied Biosystem) készülékben végeztük el M13 univerzális primerekkel. A kapott szekvenciákat BioEdit szoftverrel értékeltük ki. A *VvMybA2* génben található két SNP (*VvMybA2R44/K980*, *VvMybA2C22*) polimorfizmust SNaPshot módszerrel vizsgáltuk (ABI PRISM SNaPshot Multiplex kit) (13. táblázat). A *VvMybA2* primerpárral amplifikált megtisztított PCR elegy 3 µl-ét használtuk a SNaPshot reakcióban, amelyet a gyártó utasításai szerint végeztünk

(Applied Biosystems Protocol P/N 4323357) ABI PRISM SNaPshot ddNTP Primer Extension Kit (Applied Biosystems) alkalmazásával.

13. táblázat: A *VvMybA2* gén SNP primerei és a referenciák

Mutáció	SNaPshot reakció primerek	Referencia
	Szekvencia	
<i>VvMybA2R44</i> (K980)	5'-GCAGGGTTGAATAGATGCC-3'	WALKER et al. (2007)
<i>VvMybA2C22</i>	5'-AGGATGTTCTCCTGAGGAA-3'	CARRASCO et al. (2015)

3.5 A mikroszatellit allélek pontos méretének meghatározása

ALF-Express II. készülékkel, 8%-os poliakrilamid gélen (ReproGel™ High Resolution, GE Healthcare BioSciences) vertikális gélelektroforézissel végeztünk elválasztást annak érdekében, hogy meghatározzuk a mikroszatellit lokuszok pontos allélméreteit. Ismert méretű fragmentumokat (70 bp, 95 bp, 150 bp, 275 bp, 300 bp) a pBI426 plazmidban található *nptII* (neomicin-foszfotranszferáz) gén szekvenciájáról szaporítottuk fel úgy, hogy minden mérethez ugyanaz a Cy-5 (IDT, Inc./BioSciences) fluoreszcens festéssel jelölt reverz primer tartozott. A futás paraméterei az alábbiak voltak: áramerősség 45 mA, feszültség 850 V, teljesítmény 30 Watt, hőmérséklet 55°C, futási idő 60 perc. Egy gélen maximum 4 egymás utáni futtatást végeztünk, és minden alkalommal alkalmaztunk referencia mintákat, hogy a kapott allélméreteket ezekkel is összehasonlíthassuk. Az egyes futások közötti eltérések így kiküszöbölhetővé váltak. Az eredmények kiértékelését és dokumentálását az ALFwin Fragment Analyser 1.0 számítógépes szoftver (GE Healthcare BioSciences) alkalmazásával végeztük.

3.6 A mikroszatellit adatok statisztikai értékelése

A klaszter analízishez minden detektálható allél jelenlétét (1), illetve hiányát (0) binárisan kódoltuk az összes fajta esetében, ami egy bináris mátrixot eredményezett. Az analízist UPGMA (Unweighted Pair Group Method Using Arithmetic Means) módszerrel, a Jaccard féle hasonlósági indexet alapján végeztünk el (JACCARD 1908). A rokonsági kapcsolatok szemléltetéséhez a mikroszatellit adatokból IBM SPSS Statistics (Version 22) programmal dendrogramot készítettünk. A mikroszatellit allélokat Identity 1.0 (WAGNER és SEFC 1999) és Microsatellite Toolkit (PARK 2001) programmal is elemeztük, így megállapítottuk a vizsgált mikroszatellit allélok gyakorisága alapján a lokuszok PIC értékét is

(heterozigotizációs index) a következő képlet segítségével: $PIC=1-\sum p_i^2$, ahol 'pi' az i-edik allél gyakoriságát jelöli (ANDERSON et al. 1993).

Kilenc SSR lokuszban összesen 383 szőlőfajtát, változatot, magoncot vizsgáltunk. Az összefoglaló statisztikai elemzésből azonban kizártuk a 'Kadarka' változatokat (8) és a két 'Kadarka', mert ezeket teljesen azonos genotípusként határoztuk meg. A statisztikai elemzés alatt az így rendelkezésünkre álló fajtákat (373) öt csoportra bontottuk.

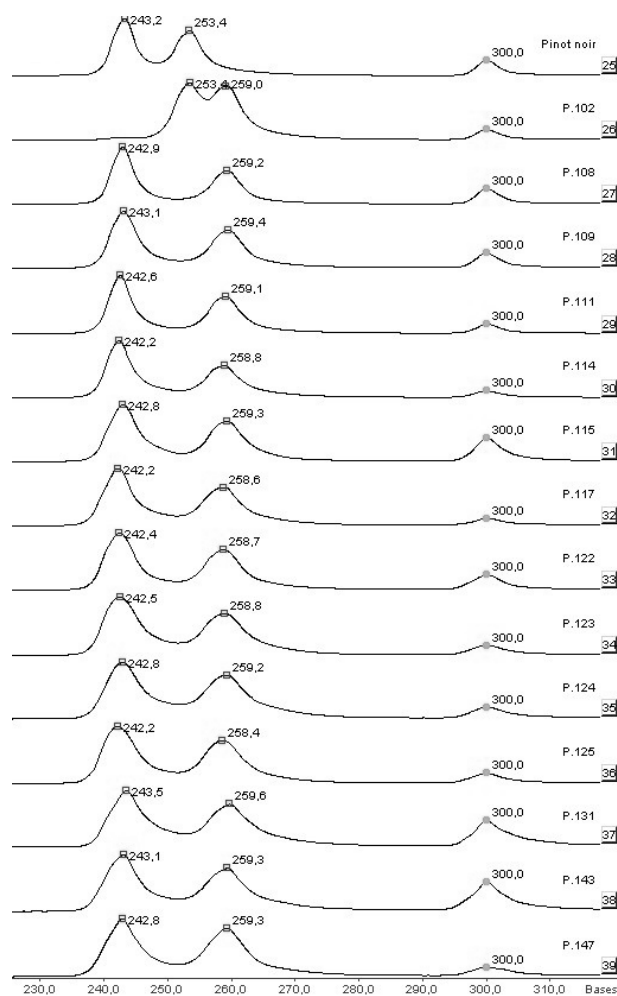
1. csoport: *V. vinifera* L. fajták (68): a 4. és 5. táblázatban kiemelt háttérrel szereplő 20 genotípus, a 6. táblázatban szereplő (a két dőlt betűvel szedett fajtát kivéve) 42 genotípus és a 8. táblázatban kiemelt háttérrel szereplő 6 genotípus alakítja ki.
2. csoport: 'Seibel', 'Seyve-Villard' fajták (45): a 7. táblázatban szereplő 23 fajta és a 8. táblázat 22 utódfajtája.
3. csoport: *V. berlandieri* PLANCH. magoncok (56).
4. csoport: *V. riparia* MICHX. magoncok (112).
5. csoport: *V. rupestris* SCHEELE magoncok (92).

4 EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

4.1 SSR alapú genotipizálás

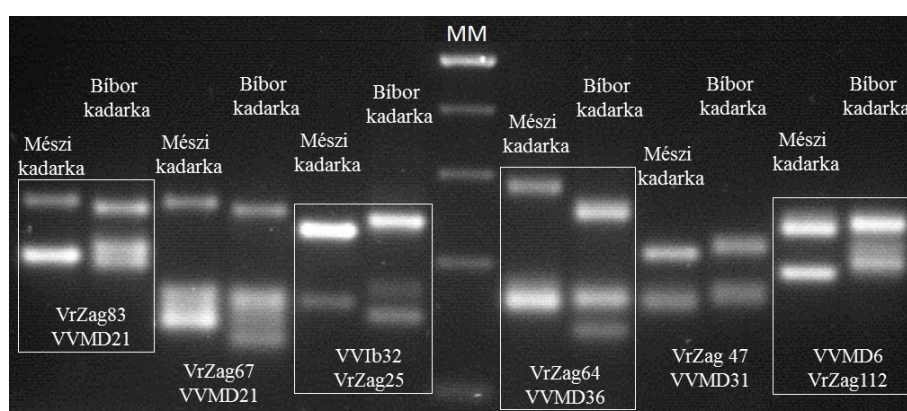
4.1.1 ‘Kadarka’ változatok, fajták, származékok, a ‘Kadarká’-val együtt termesztett kísérő fajták és a ‘Bíbor kadarka’ molekuláris genetikai jellemzése

Magyarországi jelentősége miatt a ‘Kadarká’-t és fajtakörét először a 9 GrapeGen lokuszban vizsgáltuk. A növényanyagot 18 újonnan szelektált ígéretes ‘Kadarka’ klón és 14, régen a ‘Kadarká’-val együtt termesztett és ‘Kadarka’ elnevezésű fajta alkotta, amelyek 9 mikroszatellit lokuszban meghatározott allélméreteit a WERNER és munkatársai (2013) cikk mutatja be (a 14 ‘Kadarka’ változat és fajta allélméretei a 2-es számú melléklet 27. táblázatában is megtalálhatóak). A 8. ábrán látható módon állapítottuk meg az amplifikált fragmentumok pontos méreteit.



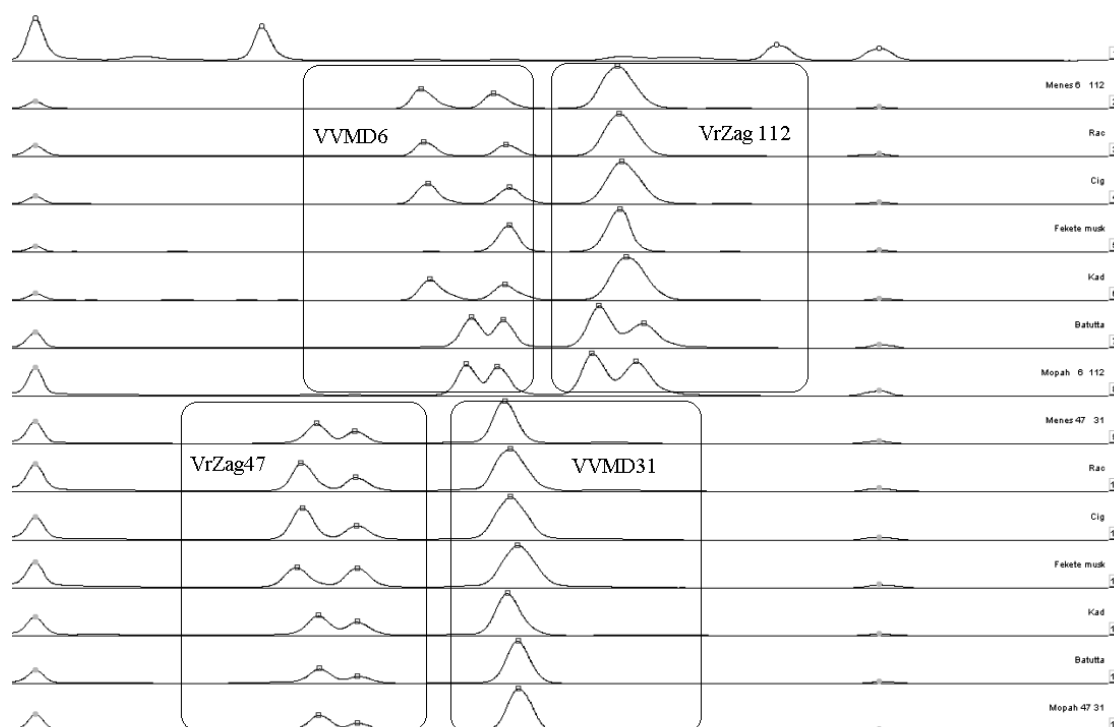
8. ábra: ALF Express II. készülék, ALFWin Fragment Analyser 1.03 szoftver segítségével kiértékelt ‘Kadarka’ klónok a VVMD25 lokuszban.

A 32 genotípus 9 SSR lokusz allélméretei alapján szerkesztett dendrogramot a WERNER és munkatársai (2013) publikációban ismertették. A vizsgálatok folytatásaként a korábban elemzett 14 ‘Kadarka’ változat és fajta (4. táblázat) mellé, további 16 genotípust vontunk be (5. táblázat), amelyek 9 SSR lokuszban meghatározott allélméret adatait a 2-es számú melléklet 27. táblázata tartalmazza. A vizsgált mikroszatellit lokuszok számát is növeltük, ugyanis ha a fajták származásának tisztázása a cél, azt legalább 20 SSR lokuszokban kell bizonyítani (SEFC et al. 1999, GARCIA-MUNOZ et al. 2011, LACOMBE et al. 2013). Így 11 olyan polimorfizmust mutató SSR markert (10. táblázat) vontunk be a vizsgálatokba, amelyek közül 9 esetében duplex PCR-rel tudtunk dolgozni. A 9. ábrán látható a duplex PCR elválasztása agaróz gélen.



9. ábra: A duplex PCR szemléltetése 6 lokuszpárban a ‘Mészi kadarka’ és a ‘Bíbor kadarka’ fajták esetén. Az ampliconok elválasztása 3%-os NuSieve agaróz gélen. MM: Molekulatömeg marker (Fermentas GeneRuler 100 bp Ladder Plus).

A duplex PCR eredmények pontos allélméret meghatározásának módszerét a 10. ábra mutatja be a vizsgált genotípusok esetén.



10. ábra: A 'Kadarka' változatok és fajták SSR allélméreteinek meghatározása 8%-os denaturáló poliakrilamid gélen duplex PCR termék esetén.

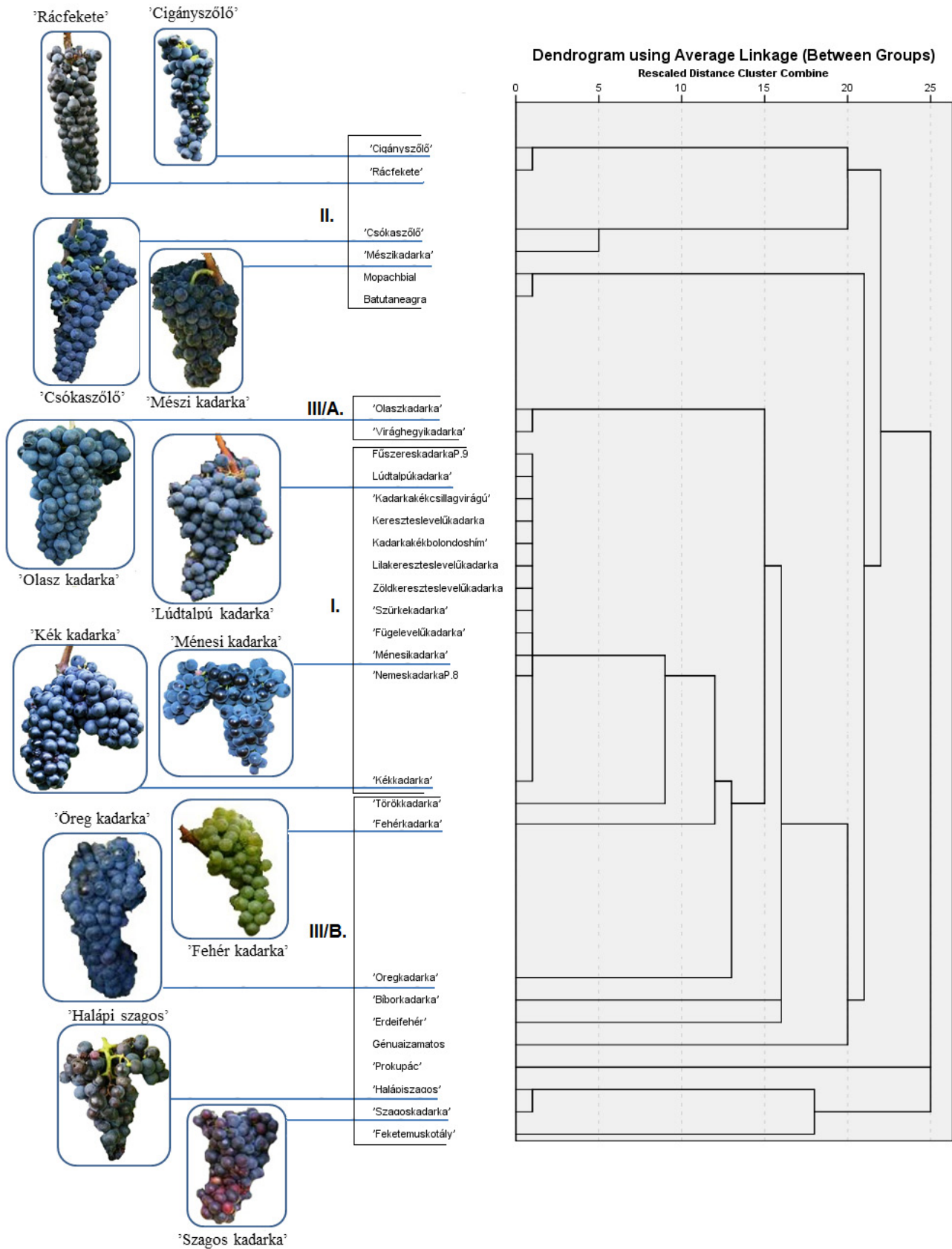
A 'Kadarká'-val összefüggésbe hozható összesen 30 tétel további 11 lokuszon meghatározott pontos allélméret adatai a 14. táblázatban láthatóak. A vizsgált 30 genotípus genetikai távolságának szemléltetésére dendrogramot szerkesztettünk (11. ábra).

Mind a táblázatokban, mind pedig az ábrákon a 'Kadarka' fajtát 'Kék kadarka'-ként szerepeltetjük. A mikroszatellit eredményeket és a dendrogramot a következő csoportokban értékeljük: I. csoport: 'Kadarka' változatok; II. csoport: Korábban a 'Kadarká'-val együtt termesztett és nem 'Kadarka' eredetű fajták; III. csoport (III/A, III/B): Korábban a 'Kadarká'-val együtt termesztett, 'Kadarka' elnevezésű fajták, a 'Bíbor kadarka', valamint a feltételezett szülők (TÓTH-LENCSES et al. 2016).

14. táblázat: A 30 minta jellemzése 11 mikroszatellit lokuszban. Az allélméreteket bp-ban adjuk meg

	VVMD21		VrZag67		VrZag64		VVMD36		VvIb32		VrZag25		VrZag47		VVMD31		VVMD6		VrZag112		VrZag83	
	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2	Allél1	Allél2
'Kék kadarka' és 8 változata, 2 klónja	248	248	150	160	146	166	265	275	162	162	226	246	166	174	207	207	188	206	236	240	194	194
'Szürke kadarka'	248	248	150	160	146	166	265	275	162	162	226	246	166	174	207	207	188	206	236	240	194	194
'Cigányszőlő'	248	256	130	140	146	162	263	287	158	158	226	226	162	174	207	207	188	208	236	236	194	198
'Csókaszőlő'	256	256	140	150	166	166	285	285	148	158	226	226	162	166	207	207	188	188	236	240	198	198
'Prokupác'	242	242	134	150	146	146	263	269	148	148	226	226	162	162	207	207	188	198	232	240	194	204
'Rácfekete'	248	256	130	140	146	162	263	287	158	158	226	226	162	174	207	207	188	208	236	236	194	198
'Mopah batutta'	248	248	160	160	146	146	253	263	154	162	246	246	166	174	209	209	200	208	230	240	198	198
'Batutta nigra'	248	248	160	160	146	146	253	263	154	162	246	246	166	174	209	209	200	208	230	240	198	198
'Mészi kadarka'	256	256	140	150	162	166	285	285	158	158	226	226	162	166	207	207	188	188	236	240	198	198
'Olasz kadarka'	248	256	150	156	142	166	275	287	162	162	226	226	162	166	207	207	206	206	240	240	194	194
'Öreg kadarka'	248	256	156	160	142	146	253	265	148	162	238	246	166	174	207	207	188	206	236	240	194	198
'Török kadarka'	248	256	134	160	142	146	275	275	162	162	238	246	166	174	207	207	188	206	236	240	194	194
'Virághegyi kadarka'	248	256	150	156	142	166	275	287	162	162	226	226	162	166	207	207	206	206	240	240	194	194
'Bíbor kadarka'	248	248	126	150	142	166	253	265	148	162	226	238	166	170	207	207	188	198	232	240	194	204
'Erdei fehér'	244	248	150	150	146	166	285	285	148	162	226	246	166	174	201	211	198	208	236	240	194	198
'Fehér kadarka'	244	248	140	150	146	146	253	275	154	162	226	226	166	174	207	207	188	188	236	244	194	194
'Fekete muskotály'	248	266	126	140	146	162	245	263	148	162	226	234	162	174	209	209	208	208	236	236	188	188
'Génuai zamos'	256	256	156	160	142	146	269	275	158	158	238	238	158	162	207	221	188	206	236	236	194	194
'Halápi szagos'	242	266	140	156	142	158	245	253	148	148	226	238	162	174	209	213	188	208	236	240	194	198
'Szagos kadarka'	242	266	140	156	142	158	245	253	148	148	226	238	162	174	209	213	188	208	236	240	194	198

A 'Kék kadarka' 8 változata: 'Lúdtalpú kadarka', 'Ménesi kadarka', 'Fügelevelű kadarka', 'Kadarka kék bolondoshím', 'Kadarka kék csillagvirágú', 'Keresztes levelű kadarka', 'Lila keresztes levelű kadarka', 'Zöld keresztes levelű kadarka', és a két klón ('Fűszeres kadarka' P.9, 'Nemes kadarka' P.8)



11. ábra: A vizsgált 30 minta genetikai távolsága 20 mikroszatellit lokusz alapján. A fényképek forrása: <http://www.borigo.hu/dunabor/index.php?cmd=cikk&id=00048>, WERNER (2013).

I. csoport: ‘Kadarka’ változatok

A korábban 9 mikroszatellit lokuszban megegyező ‘Lúdtalpú kadarka’, ‘Ménesi kadarka’, ‘Kék kadarka’ és ‘Szürke kadarka’ (WERNER et al. 2013) a további 11 mikroszatellit lokuszban is azonos DNS ujljenyomatot adott, amit a 11. ábrán látható dendrogram szemléltet. Az újonnan bevont ‘Kadarka’ változatok: a ‘Fügelevelű kadarka’, a ‘Kadarka kék bolondoshím’, a ‘Kadarka kék csillagvirágú’, a ‘Keresztes levelű kadarka’, a ‘Lila keresztes levelű kadarka’, a ‘Zöld keresztes levelű kadarka’ és a két klón (‘Fűszeres kadarka’ P.9, ‘Nemes kadarka’ P.8) húsz SSR lokusz eredménye alapján a ‘Kék kadarká’-val megegyező genotípusként jellemezhetőek. Így a DNS alapú vizsgálat bizonyítja a korabeli irodalom megállapítását, miszerint a különböző termőtájakra jellemző idős ‘Kadarka’ ültetvények változatos morfológiájú egyedei ugyanahhoz a fajtához tartoznak (ENTZ et al. 1869, TERSÁNCZKY 1869, MOLNÁR 1888, DRUCKER 1906, KOZMA 1963, NÉMETH 1967).

II. csoport: Korábban a ‘Kadarká’-val együtt termesztett és nem ‘Kadarka’ eredetű fajták

A mikroszatellit DNS elemzések már 9 lokuszban is jelezték, hogy a ‘Csókaszőlő’ és a ‘Cigányszőlő’ nem szinonimák, viszont a ‘Rácfekete’ és a ‘Cigányszőlő’ azonos genotípusok (WERNER et al. 2013). A további 11 SSR marker eredménye ezt megerősítette. A 11. ábrán megfigyelhető, hogy a ‘Csókaszőlő’ és a ‘Cigányszőlő’ fajták távol esnek egymástól és a ‘Kadarka’ változatoktól. Feltétlenül meg kell jegyeznünk, hogy a ‘Csókaszőlő’, ‘Cigányszőlő’, ‘Rácfekete’, ‘Vad fekete’ fajtákat a korábbi irodalom (3. táblázat) (MOLNÁR 1897, PETTENKOFFER 1930) gyakran szinonimaként használja.

A 20 SSR lokusz vizsgálata alapján a pécsi gyűjteményből származó ‘Prokupac’ különül el legjobban a többi fajtától (11. ábra), tehát nem szinonimája a pécsi gyűjteményből származó ‘Török kadarká’-nak, megerősítve PETAR CINDRIC (Novi Sad Egyetem, Professzor emeritus) (2012, szóbeli közlés) véleményét, miszerint a pécsi génbankban lévő ‘Török kadarka’ különbözik az újvidéki (Novi-Sad) gyűjteményben lévő ‘Prokupac’ fajtától. A ‘Mopah batuta’ és ‘Batuta nigra’ teljesen azonosak, azonban egyik vizsgált fajtával sem mutatnak rokoni kapcsolatot.

III. csoport: Korábban a ‘Kadarká’-val együtt termesztett ‘Kadarka’ elnevezésű fajták, a ‘Bíbor kadarka’, valamint a feltételezett szülők

Az egyértelmű morfológiai különbségek miatt az ‘Olasz kadarká’-t és a ‘Kadarka’ fajtát az irodalom különálló fajtának tekinti (MOLNÁR 1888, DRUCNER 1906, KOZMA 1963, NÉMETH 1966), amit genotipizálással is megerősítettünk. Az ‘Olasz kadarka’ és a MÉSZÁROS PÁL által szelektált ‘Virághegyi kadarka’ (2016-ban a Nemzeti Fajtajegyzékben ‘Virághegyi’ néven szerepel; NÉBIH, 2016) allélméretei már 9 lokuszban is teljesen azonosak voltak (WERNER et al. 2013) és a további 11 lokuszban is megegyeztek, tehát bizonyítottuk, hogy azonos genotípusok (11. ábra).

Az SSR adatok alátámasztják a ‘Török kadarka’ és ‘Kadarka’ eltérő genotípusát, ami megerősíti MOLNÁR (1888) és DRUCKER (1906) megállapítását.

Az ‘Öreg kadarkát’ még a filoxéravészt megelőző időszakban ENTZ és munkatársai (1869) a ‘Kadarka’ jól színeződő, értékes változatának tartották (2. táblázat). Későbbi tanulmányok azonban már külön fajtaként említik (3. táblázat) (DRUCKER 1906, KOZMA 1963, NÉMETH 1966), amit a korábbi (WERNER et al. 2013) és a jelenlegi kiterjesztett mikroszatellit vizsgálataink eredményei is igazolnak.

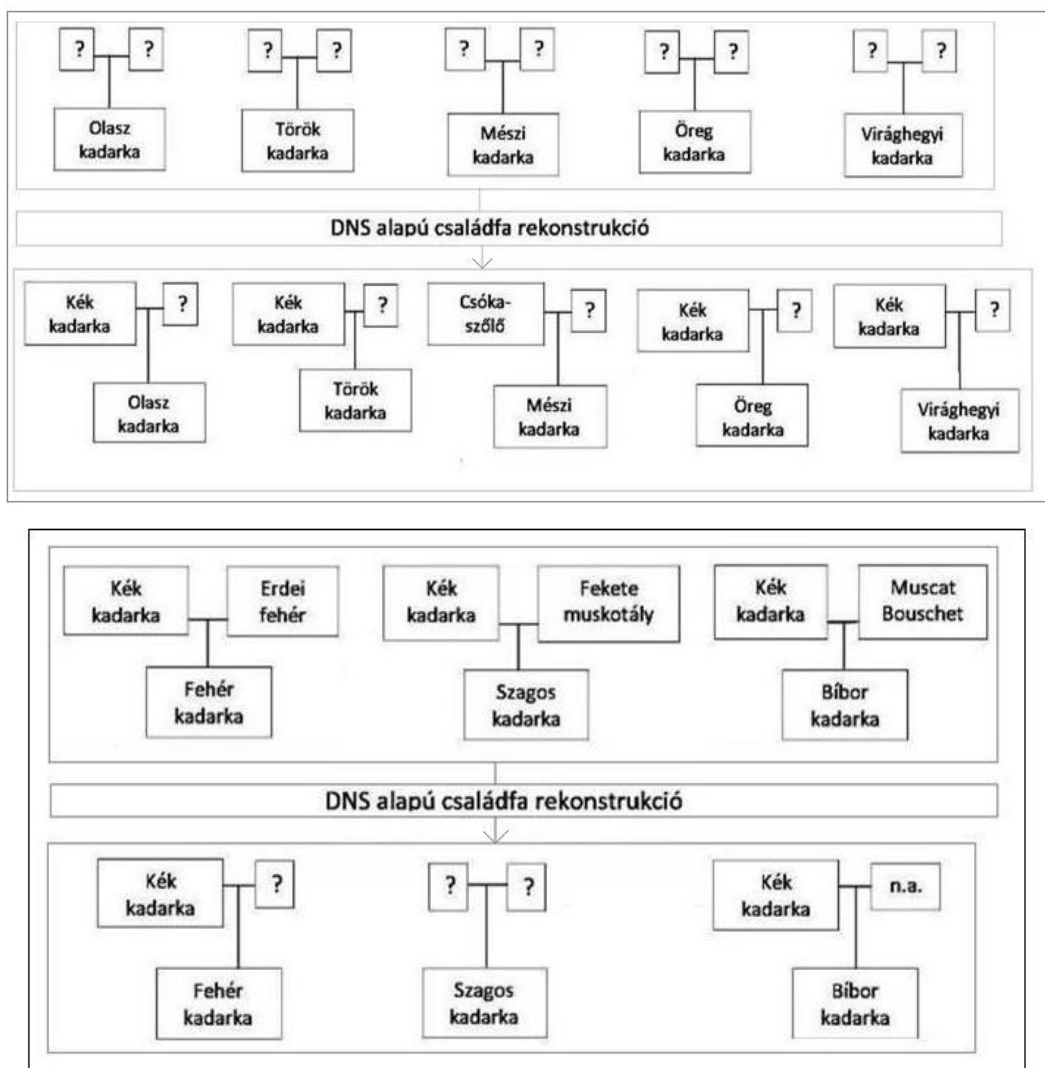
A ‘Mészi kadarka’ elkülönült mind a ‘Kadarka’ változatoktól, mind az ‘Olasz kadarka’ csoporttól; ugyanakkor a pécsi intézet génbankjában őrzött ‘Csókaszőlő’-vel mutatja a legközelebbi rokonságot (11. ábra).

A hasonló fajtanév ellenére nem találtunk a ‘Kadarká’-val megegyező genotípusokat ebben a csoportban. A 20 SSR lokusz polimorf mintázata azonban lehetővé tette szülő-utód kapcsolatok meghatározását: ha 20 lokuszban az egyik allél azonos a „Feltételezett szülőével” pl. a ‘Kék kadarká’-éval (ezt 20/20-as érték jelzi „A feltételezett szülővel azonos allélek száma” oszlopban), akkor a fajta a ‘Kadarka’ utódja (15. táblázat).

15. táblázat: Az azonos allélek száma a 'Kadarka' elnevezésű fajtákban. (A kiemelés az általunk igazolt szülő-utód kapcsolatot szemlélteti)

Utód	Feltételezett szülő	A feltételezett szülővel egyező allélek száma
'Olasz kadarka'	'Kék kadarka'	20/20
'Török kadarka'	'Kék kadarka'	20/20
'Öreg kadarka'	'Kék kadarka'	20/20
'Mészi kadarka'	'Kék kadarka'	14/20
'Olasz kadarka'	'Török kadarka'	17/20
'Öreg kadarka'	'Török kadarka'	18/20
'Mészi kadarka'	'Török kadarka'	11/20
'Öreg kadarka'	'Olasz kadarka'	15/20
'Mészi kadarka'	'Olasz kadarka'	12/20
'Mészi kadarka'	'Öreg kadarka'	16/20
'Mészi kadarka'	'Csókaszőlő'	20/20
'Öreg kadarka'	'Génuai zamatos'	14/20

Az ampelográfiai adatok alapján korábban feltételezett szülő-utód kapcsolatokat összevetettük a molekuláris genetikai adatainkkal. Ennek alapján bizonyítottuk (15. táblázat), hogy nemcsak az 'Olasz kadarka' és 'Öreg kadarka', valamint a 'Kadarka' között van szülő-utód kapcsolat (LACOMBE et al. 2013), hanem a 'Török kadarka' is a 'Kadarka' fajtából származik (12. ábra). Az adataink azt igazolják, hogy az 'Öreg kadarka' másik szülője nem lehet a 'Génuai zamatos' (15. táblázat). A hosszú múltra visszatekintő magyarországi 'Kadarka' szőlőkultúra megadta az esélyt mind a spontán hibridizációra, mind pedig arra, hogy ezek a magoncok később önálló fajtává váljanak.



12. ábra: A molekulárisan bizonyított szülő-utód kapcsolatok a 'Kadarka' elnevezésű fajtákban (n.a.: nincs adat).

A 'Csókaszőlő' és a 'Mészi kadarka' fajták is hordoznak 20 lokuszban egy-egy közös allélt (15. táblázat), ami bizonyítja a szülő-utód kapcsolatot (12. ábra). Az azonosított származás a 'Mészi kadarka' (2016-ban a Nemzeti Fajtajegyzékben 'Mészi kador' néven szerepel; NÉBIH, 2016) esetében azért nagy jelentőségű, mert így egy régi, már a középkorban is ismert magyar vörösbort adó fajta származéka (a 'Csókaszőlő' ismeretlen származású, régi magyar fajta). MÉSZÁROS PÁL (a fajta szelektálója és fenntartója) a 'Mészi kadarká'-t „kisszemű, kislejtű csenevész vadszőlő”-ként jellemzi (TOMPA és BÁNYAI 2008); ez a leírás a 'Csókaszőlő'-re is illik.

A 20 SSR lokuszban meghatározott allélek a 'Kadarka' származékok esetében is bizonyítják, vagy cáfolják a dokumentált szülő-utód kapcsolatokat (16. táblázat és 12. ábra).

16. táblázat: A 'Kadarka' származékok szülő-utód kapcsolatainak értékelése. (A kiemelés az általunk igazolt szülő-utód kapcsolatot szemlélteti)

Utód	Szülő 1	Szülő 2	Egyező allélek száma: Szülő 1	Egyező allélek száma: Szülő 2
'Szagos kadarka'	'Kék kadarka'	'Fekete muskotály'	12/20	17/20
'Fehér kadarka'	'Erdei fehér'	'Kék kadarka'	16/20	20/20
'Bíbor kadarka'	'Kék kadarka'	'Muscat bouschet'	20/20	n.a.
na.: nincs adat				

Húsz mikroszatellit lokusz vizsgálata alapján (16. táblázat) a pécsi gyűjteményből származó 'Fehér kadarka' egyik szülője bizonyíthatóan a 'Kadarka', az 'Erdei fehér' fajtát azonban az SSR adatok kizárják (12. ábra). Ez azt is jelenti, hogy a pécsi fajtagyűjteményben lévő és a tanulmányunkban szereplő 'Fehér kadarka' a délről érkezett régi fajta, amely nem azonos a KOCSIS PÁL által 'Kadarka' x 'Erdei fehér' keresztezéssel előállított 'Fehér kadarká'-val ('Bakarka').

Kilenc SSR lokuszban a 'Szagos kadarka' azonosnak bizonyult a gyűjteményekben megtalálható 'Halápi szagos' fajtával, és az irodalomban leírt szülők közül (NÉMETH 1966) a 'Kadarká'-t az adatok nem támasztják alá (WERNER et al. 2013). A mostani kiterjesztett molekuláris genetikai vizsgálat szerint a 'Szagos kadarka' pedigréjében szereplő 'Fekete muskotály' fajtát 20 lokusból 3 kizárja mint lehetséges szülőt (16. táblázat), tehát megállapítottuk, hogy egyik feltételezett szülő sem vett részt a 'Szagos kadarka' kialakításában (12. ábra és 16. táblázat). A 11. ábrán látható, hogy a 'Szagos kadarka' és a 'Halápi szagos' fajták a további 11 lokusz vizsgálata alapján is azonos genotípusok.

A keresztezéses nemesítésből származó 'Bíbor kadarká'-nál a vizsgálatok megerősítették az irodalomban közölt 'Kadarka' szülőtől való eredetét (KOZMA 1974, HAJDU 2010b) (12. ábra és 16. táblázat). A másik szülőre vonatkozóan további vizsgálatok szükségesek.

4.1.2 *V. vinifera* L. fajták pedigréjének vizsgálata

20 magyar (6. ábra) és 4 külföldi nemesítésű, *V. vinifera* L. fajon belüli keresztezéssel előállított hibridet vizsgáltunk, amelyek részletes leírását a 3-as számú melléklet 28. táblázata mutatja be. Az összesen 44 genotípus 9 mikroszatellit lokuszban detektált allélméretei a 2-es számú melléklet 27. táblázatában találhatóak. Az adatokat Identity 1.0 statisztikai programmal elemezve a 17. táblázatban látható csoportokat kaptuk (TÓTH-LENCSES et al. 2015c). Az első, a harmadik és az ötödik csoportba került hibridek esetén mindkét szülőfajta DNS-e rendelkezésünkre állt, míg a 2. és a 4. csoport esetén csak az egyik szülőt vizsgáltuk.

17. táblázat: A 24 *V. vinifera* L. fajta irodalomban leírt pedigréje [HAJDU és ÉSIK (2001), CSEPREGI és ZILAI (1988)] és SSR alapú származás-elemzése. (A kiemelés az igazolt szülő-utód kapcsolatot szemlélteti)

Csoport	Pedigré			SSR alapú származás-elemzés	
	Utód	Szülő 1	Szülő 2	Egyező allélek száma: Szülő 1	Egyező allélek száma: Szülő 2
1.	‘Attila’	‘Rosa mena’	‘Mathias Jánosné muskotály’	9/9	9/9
	‘Boglárka’	‘Génuai zamatos’	‘Pannónia kincse’	9/9	9/9
	‘Generosa’	‘Ezerjő’	‘Piros tramini’	9/9	9/9
	‘Hamburgi muskotály’	‘Alexandriai muskotály’	‘Kék trollinger’	9/9	9/9
	‘Italia’	‘Bicane’	‘Hamburgi muskotály’	9/9	9/9
	‘Kármin’	‘Kadarka’	‘Petit boushet’	9/9	9/9
	‘Kerner’	‘Kék trollinger’	‘Rajnai rizling’	9/9	9/9
	‘Kozma Pálné muskotály’	‘Itália’	‘Irsai olivér’	9/9	9/9
	‘Nektár’	‘Judit’	‘Cserszegi fűszeres’	9/9	9/9
	‘Pannónia kincse’	‘Szőlőskertek királynője’	‘Cegléd szépe’	9/9	9/9
	‘Rozália’	‘Olaszrizlig’	‘Tramini’	9/9	9/9
	‘Zenit’	‘Ezerjő’	‘Bouvier’	9/9	9/9
‘Zengő’	‘Ezerjő’	‘Bouvier’	9/9	9/9	
2.	‘Bíbor kadarka’	‘Kadarka’	‘Muscat Bouschet’**	9/9	na.
	‘Cegléd szépe’	‘Chasselas blanc croquant’*	‘Chasselas rouge royal’	na.	9/9
	‘Favorit’	‘Chasselas Queen Victoria white’*	‘Szőlőskertek királynője’	na.	9/9
	‘Mathiasz Jánosné muskotály’	‘Chasselas rouge de foncee’*	‘Ottonel muskotály’	na.	9/9
3.	‘Müller-Thurgau’	‘Rajnai rizling’	‘Zöld szilváni’	9/9	9/2
	‘Cserszegi fűszeres’	‘Irsai olivér’	‘Tramini’	9/9	9/6
	‘Korona’	‘Juhfark’	‘Irsai olivér’	9/9	9/5
	‘Pátria’	‘Olaszrizling’	‘Tramini’	9/8	9/9
4.	‘Narancsízú’	‘Chasselas Queen Victoria white’*	‘Szőlőskertek királynője’	na.	9/8
	‘Szőlőskertek királynője’	‘Erzsébet királyné emléke’*	‘Csabagyöngye’	na.	9/7
5.	‘Zefír’	‘Hárslevelű’	‘Leányka’	9/5	9/5

A *-al jelzett fajta DNS-e nem állt rendelkezésünkre. A**-al jelzett fajta 9 SSR lokusz allélméret adatait az EU-VITIS adatbázis tartalmazza.
na.:nincs adat

Az első csoportban található a magyar nemesítésű ‘Attila’, ‘Boglárika’, ‘Generosa’, ‘Kármin’, ‘Kozma Pálné muskotály’, ‘Nektár’, ‘Pannónia kincse’, ‘Rozália’, ‘Zenit’, ‘Zengő’ valamint a külföldi eredetű ‘Hamburgi muskotály’, ‘Itália’ és ‘Kerner’ fajták, amelyeknek a dokumentált pedigrijét az SSR adatok megerősítik (17. táblázat). A ‘Zenit’ és ‘Zengő’ fajtákra GYÖRFFYNÉ és munkatársai (2011) is hasonló eredményeket közölt. Az általa választott 6 SSR primer közül 3 azonos volt a miénkkel, így összesen 12 mikroszatellit lokusz adata támasztja alá a ‘Zenit’ és a ‘Zengő’ fajta pedigrijét.

A második csoportba került a ‘Bíbor kadarka’, a ‘Cegléd szépe’, a ‘Favorit’, és a ‘Mathiasz Jánosné muskotály’, amelyek esetében a megadott szülőt megerősítettük (17. táblázat). Az EU-VITIS adatbázis SSR adatai szerint a ‘Bíbor kadarka’ másik szülőjét, a ‘Muscat Bouschet’ fajtát (17. táblázat) 9 lokuszból 5 kizárja.

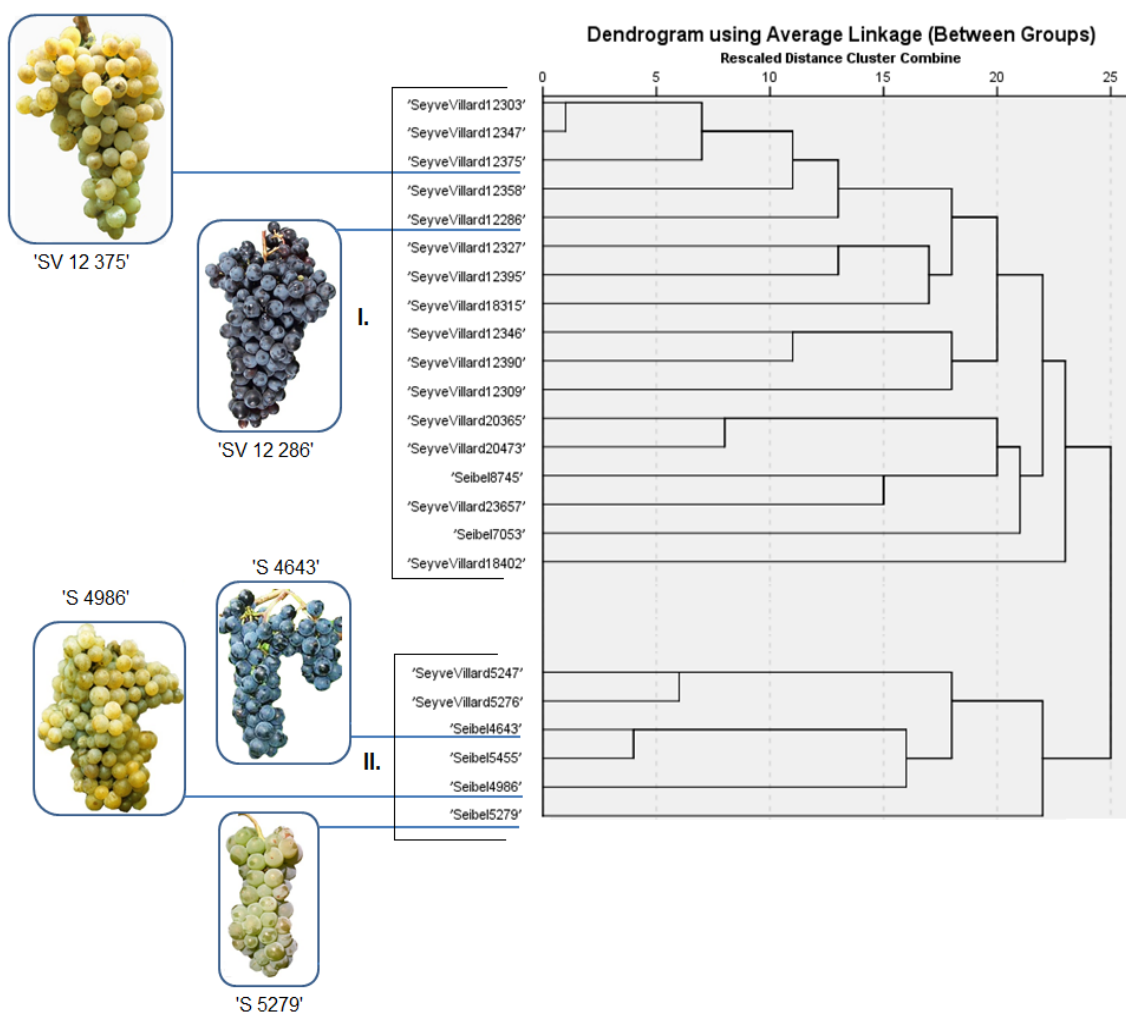
A harmadik csoportba került a magyar nemesítésű ‘Cserszegi fűszeres’, ‘Korona’ és ‘Pátria’, valamint a külföldi eredetű ‘Müller-Thurgau’ (17. táblázat). Ebben a csoportban minden esetben kizártuk a pollenadó szülőket, így a kontrollként alkalmazott ‘Müller-Thurgau’ fajtánál megerősítettük BÜSCHER és munkatársai (1994), THOMAS és munkatársai (1994), SEFC és munkatársai (1997), valamint DETTWEILER és munkatársai (2000) ‘Rajnai rizling’ szülőre vonatkozó származáselemzését.

A negyedik csoportba került ‘Narancsízű’ és ‘Szőlőskertek királynője’ esetén az anyai szülőt nem vizsgáltuk, viszont az apait cáfoltuk (17. táblázat). A pollenadó szülő kizárása sokszor a megfelelő izoláció hiányából fakadó megporzási hibából adódhat (LACOMBE et al. 2013).

Az ötödik csoportban a ‘Zefír’ magyar nemesítésű fehérborszőlő-fajta van, amelynek az allélméret adatai mindkét szülőt kizárják mint lehetséges keresztezési partnert GYÖRFFYNÉ és munkatársai (2011) korábbi eredményeivel összhangban. Ennek oka lehet homonímia, vagy adminisztrációs hiba, így más genotípus a szülőfajta, mint amit a nemesítő leír.

4.1.3 ‘Seibel’ és ‘Seyve-Villard’ eredetű lisztharmat rezisztenciát hordozó hibridek pedigrijé vizsgálata

A francia nemesítésű észak-amerikai eredetű lisztharmat és peronoszpóra rezisztenciát hordozó 23 ‘Seibel’ / ‘Seyve-Villard’ hibrid 9 SSR lokuszban detektált allélméret adatait a 2-es számú melléklet 27. táblázata mutatja be, míg a fajták pedigrijét a 3-as számú melléklet 29. táblázata tartalmazza. Az adatokból szerkesztett dendrogram a 13. ábrán látható.



13. ábra: A 23 hibrid dendrogramja 9 SSR lokusz eredménye alapján. Fényképek: <http://www.eu-vitis.de/index.php>, http://lescepages.free.fr/roi_noirs.html, <http://plantgrape.plantnet-project.org/>.

A dendrogramon két nagy csoportot tudunk elkülöníteni: a II. ágon az a két 'Seyve-Villard' hibrid ('Seyve-Villard 5-247', 'Seyve-Villard 5-276') található, amelyeknek az egyik szülője a 'Seibel 4643' (3-as számú melléklet 29. táblázat), és amely ugyanide rendeződik további 3 'Seibel' hibriddel együtt ('Seibel 5455', 'Seibel 4986', 'Seibel 5279'). Az I. csoportot a 'Seibel'-ek közül a 'Seibel 7053', a 'Seibel 8745' [azonos keresztezésből származnak (3-as számú melléklet 29. táblázat)], és 15 'Seyve-Villard' hibrid alkotja. Mivel az általunk vizsgált 23 'Seibel', 'Seyve-Villard' közül több ugyanabból a keresztezésből származik, illetve nemcsak a 'Seibel', de a 'Seyve-Villard' hibridek esetén is sokszor korábbi keresztezés eredményeként létrejövő 'Seibel' fajták szerepelnek szülőfajtaként (3-as számú melléklet 29. táblázat), a dendrogramon kis távolságokat látunk (13. ábra). A magyar rezisztencia-nemesítésben fontos 'Seibel' és 'Seyve-Villard' hibrideket mutatják be a dendrogramon látható fényképek (13. ábra).

A magyar rezisztencia-nemesítés keretében létrehozott hibridek közül 22 'Seibel' és 'Seyve-Villard' eredetű fajtát vontunk vizsgálat alá. Részletes leírásukat a 3-as számú

melléklet 30. táblázata, míg fürtjeit, leveleit a 7. ábra mutatja be. Kilenc mikroszatellit lokuszban határoztuk meg a pontos allélméreteket a 22 fajta és a *V. vinifera* L. szülők esetében, amit a 2-es számú melléklet 27. táblázat tartalmaz. Az így kapott adatokat Identity 1.0 programmal együtt elemeztük a 23 francia nemesítésű ‘Seibel’ és ‘Seyve-Villard’ fajta ugyanezen 9 SSR lokuszban detektált allélméret adatával. A 22 magyar nemesítésű fajta 4 csoportba rendeződött a pedigré vizsgálat során, amit a 18. táblázat mutat be.

18. táblázat: A 22 magyar nemesítésű fajta pedigréje (HAJDU és ÉSIK 2001), valamint 9 SSR primerpárral a szülő-utód allélszám egyezés, amely alapján a csoportok kialakultak. (A kiemelés az igazolt szülő-utód kapcsolatot szemlélteti)

Csoport	Pedigré			SSR alapú származás-elemzés	
	Utód	Szülő 1	Szülő 2	Egyező allélek száma: Szülő 1	Egyező allélek száma: Szülő 2
1.	‘Chardonnay’	‘Pinot noir’	‘Heunisch weiss’	9/9	9/9
	‘Bianca’	‘Seyve-Villard 12375’/‘Eger2’	‘Bouvier’	9/9	9/9
	‘Göcseji zamatos’	‘Seyve-Villard 12286’/‘Eger1’	‘Medoc noir’	9/9	9/9
	‘Medina’	‘Seyve-Villard 12286’/‘Eger1’	‘Medoc noir’	9/9	9/9
	‘Nero’	‘Seyve-Villard 12375’/‘Eger2’	‘Medoc noir’ x ‘Csaba gyöngye’	9/9	9/9
	‘Palatina’	‘Seyve-Villard 12375’	‘Szőlőskertek királynője’	9/9	9/9
	‘Reflex’	‘Pannónia kincse’	‘Seibel 5279’	9/9	9/9
	‘Refrén’	‘Glória Hungariae’	‘Seibel 5279’	9/9	9/9
	‘Reform’	‘Csabagyöngye’	‘Seibel 5279’	9/9	9/9
	‘Suzy’	‘Seyve-Villard 12375’/‘Eger2’	‘Pannónia kincse’	9/9	9/9
	‘Teréz’	‘Seyve-Villard 12375’/‘Eger2’	Olimpia’	9/9	9/9
‘Vértess csillaga’	‘Seyve-Villard 12286’/‘Eger1’	‘Medoc noir’	9/9	9/9	
2.	‘Eszter’	‘Seyve-Villard 12375’/‘Eger2’	‘Magaracsi csemege I.’	9/9	na.
	‘Lidi’	‘Seyve-Villard 12375’/‘Eger2’	‘Magaracsi csemege III.’	9/9	na.
	‘Flóra’	‘Seyve-Villard 12375’/‘Eger2’	‘Magaracsi csemege III.’	9/9	na.
3.	‘Dunagyöngye’	‘Seibel 4986’	‘Csabagyöngye’	9/9	9/4
	‘Fanny’	‘Seyve-Villard 12375’/‘Eger2’	Téli muskotály x Olimpia	9/9	9/7
	‘Viktor’	‘Zalagyöngye’	‘Kadarka’	9/9	9/1
	‘Zalagyöngye’	‘Seyve-Villard 12375’/‘Eger2’	‘Csabagyöngye’	9/7	9/9
4.	‘Csillám’	‘Seyve-Villard 12375’	‘Csabagyöngye’	9/4	9/2
	‘Pölöskei muskotály’	‘Zalagyöngye’	‘Gloria Hungaria’ x ‘Erzsébet királyné’	9/3	9/2-na.
	‘Sarolta’	‘Zalagyöngye’	(‘Gloriae Hungariae’ x ‘Szőlőskertek királynője’) x ‘Téli muskotály’	9/6	9/8
	‘Viktória gyöngye’	‘Seyve-Villard 12375’	‘Csabagyöngye’	9/1	9/5
na.:nincs adat					

Az első csoportba került a ‘Chardonnay’, amely pedigréjét SSR alapú tanulmány során igazolták (BOWERS et al. 1999b). Ide rendeződött továbbá a ‘Bianca’, a ‘Göcseji zamatos’, a ‘Medina’, a ‘Nero’, a ‘Palatina’, a ‘Reflex’, a ‘Reform’, a ‘Refrén’, a ‘Suzy’, a

‘Teréz’ és a ‘Vértes csillaga’ fajták, amelyek esetében a 9 SSR lokuszban a HAJDU és ÉSIK (2001) által leírt szülő-utód kapcsolatok nem zárhatóak ki (18. táblázat).

A második csoportot alkotó ‘Eszter’, ‘Flóra’ és ‘Lidi’ pedigréjének meghatározásához az apai szülő nem állt rendelkezésünkre, viszont az allélek alapján az anyai szülők megfelelnek az irodalomban leírtaknak.

A harmadik csoport tagjai a ‘Dunagyöngye’, a ‘Fanny’, a ‘Viktor’, és a ‘Zalagyöngye’ fajták, amelyeknél 9 SSR marker adata kizárja az egyik szülőt. KOZMA PÁL (PTE SzBKI, tudományos főmunkatárs) véleménye szerint a ‘Viktor’ fajta esetén a ‘Kadarka’ szülőfajta hibásan szerepel a pedigréjében, mert az valójában a szovjet nemesítésű ‘Kazacska’ fajtától származik. A VIVC adatbázisban is ez a pedigré szerepel a ‘Viktor’ fajtánál (<http://www.vivc.de/>). Így értehető, hogy a mi elemzésünk szerint sem lehet a ‘Kadarka’ a szülője.

A negyedik csoportba került a ‘Csillám’, a ‘Pölöskei muskotály’, a ‘Sarolta’, és a ‘Viktória gyöngye’. Ezekben a fajtákban egyik szülő sem felel meg a dokumentált keresztezéseknek. Szülő-utód kapcsolatok analízisével foglalkozó kutatók hasonló, a feljegyzésekkel nem megegyező molekuláris vizsgálati eredményeket már publikáltak a ‘Királykeányka’ (BISZTRAY et al. 2005, GYÖRFFYNÉ et al. 2007, HALÁSZ 2008, GALBÁCS et al. 2009) és a ‘Csabagyöngye’ esetén (HILLEBRAND et al. 1972, BAUER et al. 2002, KOZMA et al. 2003, KISS et al. 2006, LACOMBE et al. 2013). Dokumentált keresztezésnek ellentmondó molekuláris alapú vizsgálati eredményekről LACOMBE és munkatársai (2013) is beszámoltak. 20 SSR markerrel 381 olyan fajtát vizsgáltak, amelynél a nemesítői adatok rendelkezésre álltak: 255 esetben megerősítették a leírt pedigré, 85 esetben zárták ki az egyik, 41 esetben pedig mindkét szülő keresztezésben való részvételét. Véleménye szerint a fajták publikált, ugyanakkor DNS elemzéssel nem igazolható pedigréje országtól és századtól független visszatérő probléma. A pollenadó növény az esetek döntő többségében azért szerepel hibásan a pedigrében, mert az izolált megporzás nem megfelelően történt, vagy pedig a homonímák miatt más genotípus a pollenadó, mint amelyet a nemesítő megad. Előfordulhat az is, hogy a nemesítők egyszerűen titkolják kiváló fajtájuk pedigréjét.

A 4 csoport közül az első kettőben (18. táblázat), ‘Seyve-Villard’ és ‘Seibel’ eredetű rezisztencia géneket hordozhatnak az utódok. Megfigyeléseink szerint a Magyarországon felhasznált észak-amerikai eredetű gombarezisztenciát hordozó hibridek (vagy már az ebből származó magyar nemesítésű fajhibrid) a keresztezésben magszülőként, azaz anyanövényként szerepelnek. Kivételt képez FÜRI JÓZSEF és munkatársai által előállított általunk vizsgált három fajta (‘Reflex’, ‘Reform’, ‘Refrén’) (18. táblázat), ahol a rezisztenciát hordozó partner a pollenadó. Összességében a harmadik csoportban (18. táblázat), egyedül a

‘Zalagyöngye’ esetén határoztuk meg, hogy a rezisztens szülő (‘Seyve-Villard 12-375’ - ‘Eger 2’) nem vehet részt a pedigréjében, azonban nem zárható ki, hogy más rezisztens ‘Seibel’, vagy ‘Seyve-Villard’ hibridtől származik. Ezzel szemben megállapítottuk, hogy a harmadik csoport többi tagja, azaz a ‘Dunagyöngye’, a ‘Fanny’ és a ‘Viktor’ fajták ‘Seyve-Villard 12375’, ‘Seibel 4986’ és ‘Zalagyöngye’ eredetű rezisztenciát hordozhatnak.







A negyedik csoportot alkotó (18. táblázat) ‘Csillám’, ‘Pölöskei muskotály’, ‘Sarolta’, és ‘Viktória gyöngye’ fajták esetén sem a rezisztens, sem a *V. vinifera* L. szülő alléljai nem felelnek meg az irodalomban leírt keresztezésnek, de ez nem zárja ki azt, hogy olyan rezisztencia géneket tartalmaznak, amelyek nem a ‘Seyve-Villard 12-375’-ből, hanem egy másik ‘Seyve-Villard’ vagy ‘Seibel’ hibridből származnak.






Azt is megvizsgáltuk, hogy az SSR alapú genotipizálás során a szülőfajták kizárását a pedigrében nem null allél probléma okozza-e (DAKIN és AVISE 2004). Adott lokuszban a kodomináns öröklésmentet követő mikroszatellit markerekkel meghatározott homozigóta genotípus (pl.: 134:134) a null allél jelenléte miatt lehet egy olyan hemizigóta, amelyből a másik allél hiányzik (pl.: 134:0). Megnéztük ezért, hogy azokban a lokuszokban, amelyeknek az alapján kizártuk valamelyik szülőt, homozigóták-e az utódok (4-es számú melléklet 31. táblázat), azaz 0 allél örökölhettek-e. A ‘Szagos kadarka’, ‘Fehér kadarka’, ‘Cserszegi fűszeres’, ‘Korona’, ‘Viktória gyöngye’, ‘Sarolta’, 1-1, míg a ‘Csillám’ és a ‘Pölöskei muskotály’ esetében 2-2 ilyen lokuszt találtunk. Ugyanakkor a szülő-utód kapcsolatot cáfoló további lokuszok száma 4-8 között volt (4-es számú melléklet 31. táblázat), tehát a pedigré meghatározásában a 0 allélok esetleges előfordulása nem döntött el semmit.

4.1.4 Az ‘Eger 2’ fajta származása

Több olyan magyar nemesítésű észak-amerikai eredetű rezisztenciát hordozó hibrid is van, amelyet a ‘Seyve-Villard 12-375’ vagy ‘Eger 2’ és valamilyen *V. vinifera* L. fajta keresztezésével állítottak elő. Az ‘Eger 2’ származásával kapcsolatban ellentmondásos adatok találhatóak az irodalomban. Nevezik az ‘Eger 2’-t a ‘Seyve-Villard 12-375’ magutódjának (CSEPREGI és ZILAI 1988) és szelektált klónjának (CSEPREGI és ZILAI 1988, HAJDU és ÉSIK 2001). Megadnak „‘Seyve-Villard 12-375’ x szelektív = ‘Eger 2’ /5375/” pedigret (BÁNYAI 2012) vagy ‘Seyve-Villard 12-375’ x ismeretlen *V. vinifera* hibridnek is tartják (PHYTOWELT 2002). KOZMA PÁL (PTE SzBKI, tudományos főmunkatárs) arról tájékoztatott minket, hogy az ‘Eger 2’ fajta azonos a ‘Seyve-Villard 12-375’ hibriddel.

Mivel korábbi vizsgálatainkban magyar nemesítésű fajhibridek SSR alapú szülő-utód kapcsolatának elemzéséről számoltunk be, amelyek közül 9 ‘Seyve-Villard 12-375’ / ‘Eger 2’ eredetű [‘Bianca’, ‘Eszter’, ‘Fanny’, ‘Flóra’, ‘Lidi’, ‘Nero’, ‘Suzy’, ‘Teréz’, ‘Zalagyöngye’ (TÓTH-LENCSES et al. 2015b)], célul tűztük ki az ‘Eger 2’ pedigréjének ellenőrzését a hibridek alapján (a ‘Seyve-Villard 12-375’-t és nem az ‘Eger 2’ nevű fajtát elemezve). A kilenc hibrid közül a ‘Zalagyöngye’ fajtát kizártuk mint lehetséges ‘Seyve-Villard 12-375’ / ‘Eger 2’ utódot (TÓTH-LENCSES et al. 2015b), így az elemzést 8 utódra alapoztuk (14. ábra).

♀	♂	Hibrid	
 Seyve-Villard 12-375 Eger2	Bouvier		Bianka
	Magaracsi csemege I.		Eszter
	Téli muskotály x Olimpia		Fanny
	Magaracsi csemege III.		Flóra
	Magaracsi csemege III.		Lidi

♀	♂	Hibrid	
 Seyve-Villard 12-375 Eger2	Medoc noir x Csabagyöngye		Nero
	Pannónia kincse		Suzy
	Olimpia		Teréz
	Csabagyöngye		Zalagyöngye

14. ábra: A ‘Seyve-Villard 12-375’ eredetű ‘Eger 2’ fajta kilenc hibridje.

Az ‘Eger 2’ eredetének vizsgálatában abból indultunk ki, hogy a ‘Seyve-Villard 12-375’ 9 SSR lokuszban heterozigóta, ami alkalmassá teszi arra, hogy 8 utódjának allél összetétele alapján is bizonyítsuk származását. Az ‘Eger 2’ három esetben lehet ‘Seyve-Villard 12-375’ alléleket hordozó heterozigóta: vagy (1) klónja a ‘Seyve-Villard 12-375’-nek vagy (2) olyan ‘Seyve-Villard 12-375’ x ‘Seyve-Villard 12-375’ utód, amelynél az ‘Seyve-Villard 12-375’ apai és anyai gaméta eltérő genotípusú volt, vagy (3) azonos fajták.

A 19. táblázat középső oszlopa a ‘Seyve-Villard 12-375’ 9 lokuszban meghatározott allélméreteit mutatja be, két szélső oszlopában azoknak az utódoknak a neve szerepel, amiknek az ‘Eger 2’ az adott SSR lokuszban a kisebb (bal oldal), vagy a nagyobb (jobb oldal) allélját örökölte.

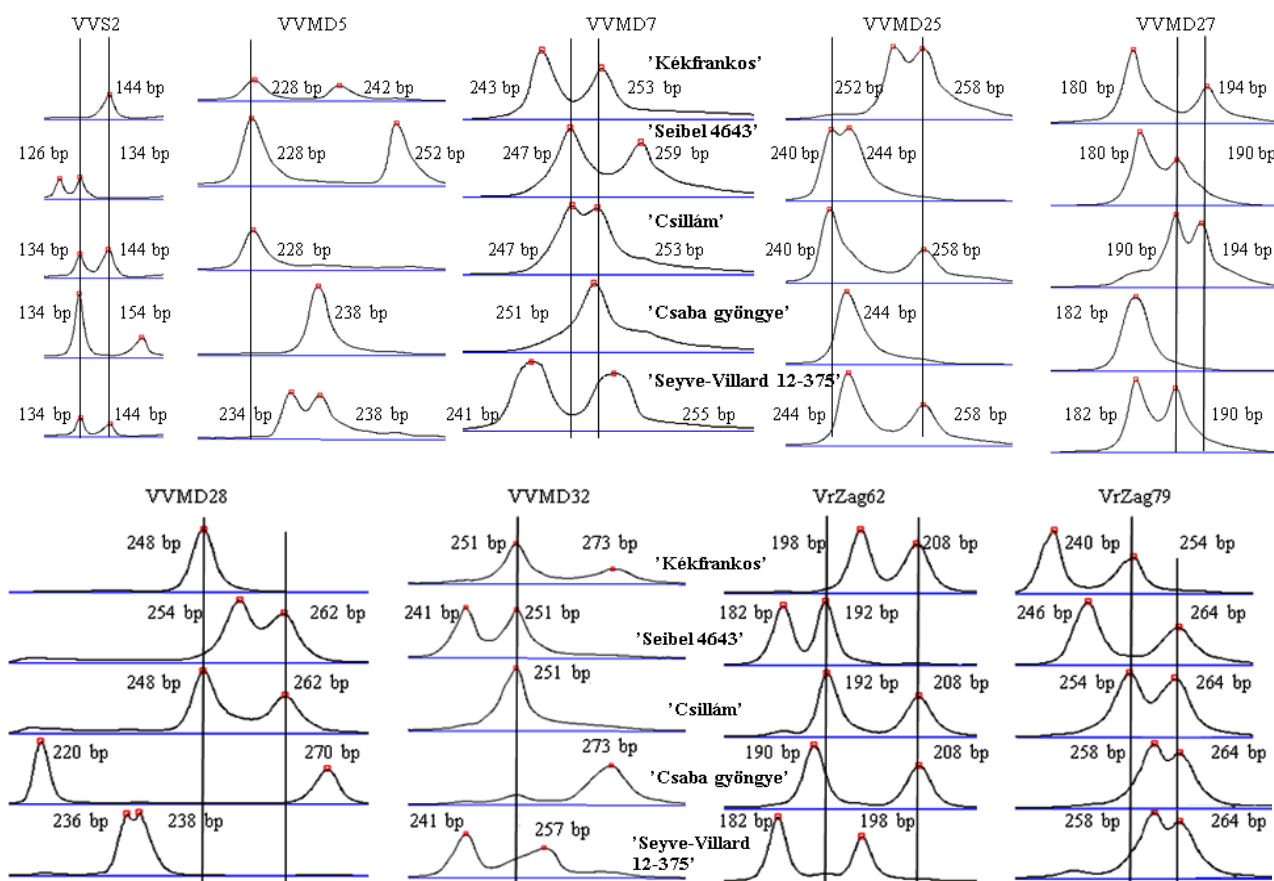
19. táblázat: A ‘Seyve-Villard 12-375’ és 8 ‘Eger 2’ hibrid alléljeinek elemzése

‘Eger 2’ kisebb allélját öröklő hibridek	‘Seyve-Villard 12-375’ / ‘Eger 2’			‘Eger 2’ nagyobb allélját öröklő hibridek
	kisebb allél (bp)	SSR lokusz	nagyobb allél (bp)	
‘Bianca’, ‘Fanny’, ‘Flóra’, ‘Lidi’, ‘Nero’	134	VVS2	144	‘Eszter’, ‘Suzy’, ‘Teréz’
‘Flóra’, ‘Suzy’	234	VVMD5	238	‘Bianca’, ‘Eszter’, ‘Fanny’, ‘Lidi’, ‘Nero’, ‘Teréz’
‘Fanny’, ‘Teréz’	241	VVMD7	255	‘Bianka’, ‘Eszter’, ‘Flóra’, ‘Lidi’, ‘Nero’, ‘Suzy’
‘Bianka’, ‘Eszter’, ‘Fanny’, ‘Flóra’, ‘Lidi’, ‘Nero’, ‘Suzy’	244	VVMD25	258	‘Teréz’
‘Eszter’, ‘Fanny’, ‘Lidi’, ‘Nero’, ‘Teréz’	182	VVMD27	190	‘Bianka’, ‘Flóra’, ‘Suzy’
‘Fanny’, ‘Nero’, ‘Teréz’	236	VVMD28	238	‘Bianka’, ‘Eszter’, ‘Flóra’
‘Eszter’, ‘Flóra’, ‘Nero’	241	VVMD32	257	‘Bianka’, ‘Fanny’, ‘Lidi’, ‘Suzy’, ‘Teréz’
‘Eszter’, ‘Fanny’, ‘Teréz’	182	VrZAG62	198	‘Bianka’, ‘Flóra’, ‘Lidi’, ‘Nero’, ‘Suzy’, ‘Teréz’
‘Eszter’, ‘Fanny’, ‘Lidi’, ‘Nero’, ‘Teréz’	258	VrZAG79	264	‘Bianka’, ‘Flóra’, ‘Suzy’

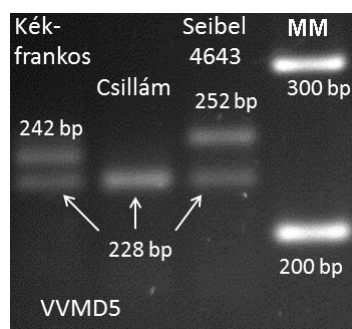
Mivel minden esetben kisebb és nagyobb allélját is örökölte 8 utódjának (19. táblázat), megállapítottuk, hogy az ‘Eger 2’ nem a ‘Seyve-Villard 12-375’ szabad levirágzású magonca (PHYTOWELT 2002), nem ismeretlen *V. vinifera* L. fajtaival alkotott hibrid, mert akkor a 8 utódban a ‘Seyve-Villard 12-375’ alléljai mellett más allélek is előfordulnának. Ez összhangban van KOZMA PÁL szóbeli közlésével, miszerint az ‘Eger 1’ és ‘Eger 2’ fajták eredeti ‘Seyve-Villard’ hibridek (‘Eger 1’ – ‘Seyve-Villard 12-286’, ‘Eger 2’ – ‘Seyve-Villard 12-375’). Ezt az is megerősíti, hogy az általunk korábban elemzett 3 ‘Eger 1’ utódnál szintén a ‘Seyve-Villard 12-286’ fajtát és nem az ‘Eger 1’ nevűt vizsgáltuk és bizonyítani tudtuk közöttük a szülő-utód kapcsolatot (TÓTH-LENCSES et al. 2015b).

4.1.5 A ‘Csillám’ származása

Irodalmi adatok szerint a ‘Csillám’-ot a ‘Seyve-Villard 12-375’ x ‘Csabagyöngye’ keresztezéssel állították elő (3-as számú melléklet 30. táblázat), ami már 9 SSR lokusz alléljai alapján is cáfolható (2-es számú melléklet 27. táblázat, 15. és 16. ábra).



15. ábra: A 'Csillám' fajta, a pedigréjében közölt ('Csabagyöngye', 'Seyve-Villard 12-375') és az általunk meghatározott „új” szülőfajtáinak ('Kékfrankos', 'Seibel 4643') 9 GrapeGen SSR lokuszban megállapított pontos allélméretei (ALFexpress II. készülék).



16. ábra: A 'Kékfrankos', a 'Seibel 4643' és a 'Csillám' fajták VVMD5 SSR primerrel amplifikált PCR termékének elválasztása 3%-os NuSieve agaróz gélen. MM: Molekulatömeg marker (Fermentas GeneRuler 100bp Ladder Plus).

A dolgozatban szereplő 383 genotípus 9 lokuszban meghatározott adatait Identity 1.0 szoftverre alkalmaztuk szülő-utód kombinációk feltárására. A 'Csillám' = 'Kékfrankos' x 'Seibel 4643' kombinációt kaptuk. A 'Csillám' származásának tisztázására és megerősítésére további 11 SSR markerrel (10. táblázat) vizsgáltuk a 'Csillám' fajtát és a dokumentált, valamint az általunk feltételezett szülőpárokat (20. táblázat fehér háttér).

20. táblázat: A 'Csillám', a pedigrijében közölt és az eredményeink által meghatározott szülőfajtáinak az allélméretei a további 11 (fehér háttér) + 11 (kiemelt háttér), összesen 22 SSR lokuszban. Az allélméreteket bp-ban adjuk meg

Mikrosztellit lokusz	'Kékfrankos'		'Seibel 4643'		'Csillám'		'SeyveVillard 12-375'		'Csabagyöngye'	
	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
VVMD21	248	254	228	242	228	254	228	254	242	266
VrZAG67	140	150	168	168	140	168	154	172	140	140
VrZAG64	140	160	140	142	142	160	140	146	160	160
VVMD36	263	263	239	263	263	263	239	269	263	263
VVib32	162	162	154	158	154	162	154	154	162	162
VrZAG25	226	226	248	248	226	248	226	234	226	226
VrZAG47	160	174	162	170	170	174	162	170	160	160
VVIP31	177	177	187	195	177	195	177	181	181	195
VVMD6	198	208	188	206	188	208	212	212	188	208
VrZAG112	236	244	242	244	242	244	232	236	242	242
VVIV37	152	162	154	162	154	162	150	162	162	162
VrZAG83	192	198	192	204	192	204	194	194	192	204
VVMD31	201	211	211	211	211	211	213	213	213	221
VVi51	260	266	248	248	248	260	244	244	260	260
VVIP60	320	320	312	320	320	320	316	320	316	326
VVS5	88	98	88	90	90	98	90	112	90	92
VVS4	168	176	180	196	176	180	168	176	168	168
Scu10	202	208	208	208	202	208	196	208	204	212
VMC4h6	160	184	160	160	160	160	160	160	160	164
VMC6d12	176	180	160	178	160	176	178	178	132	178
Scu8	184	184	184	184	184	184	184	184	184	184
VMC2h4	217	223	203	209	203	223	203	209	203	217

Ezeket az adatokat (20. táblázat fehér háttér) összevontuk 20 'Kadarka' nevű és 'Kadarká'-hoz köthető fajta adatával (14. táblázat). Az így összeállt 25 genotípust SSR

adatait Identity 1.0 szoftverre alkalmazva azt eredményezte, hogy annak a valószínűsége, hogy a ‘Csillám’ a ‘Kékfrankos’ x ‘Seibel 4643’ szülőpár hibridje $7,03 \times 10^{23}$ -szer nagyobb, mint annak a valószínűsége, hogy a populációból bármely két véletlenszerűen kiválasztott fajtáé (21. táblázat).

21. táblázat: A ‘Csillám’ fajta statisztikai számítás szerinti lehetséges szülei, és a kumulatív valószínűségi arányok

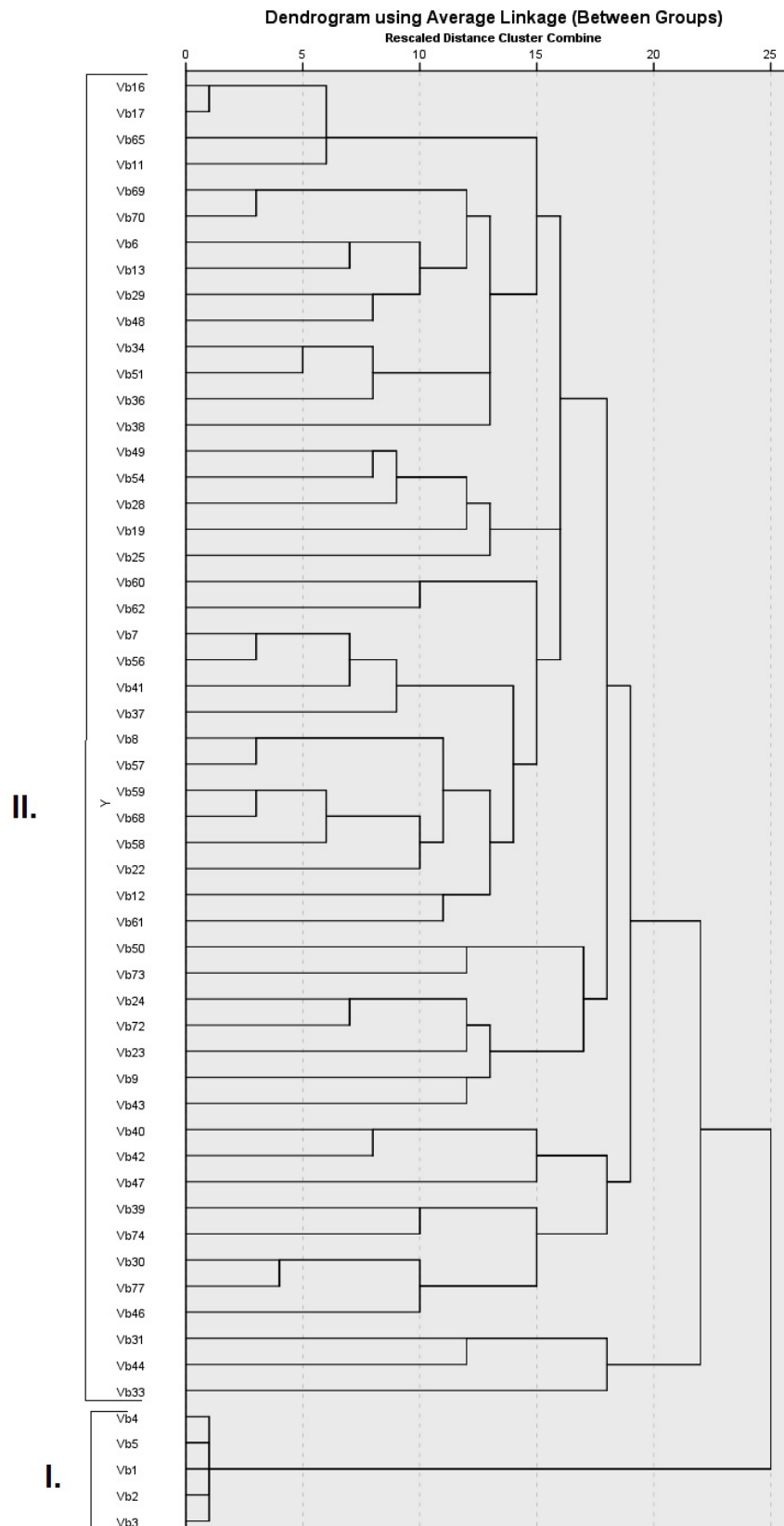
25 genotípus 20 SSR lokusz alapján ‘Csillám’ = ‘Kékfrankos’ x ‘Seibel 4643’					
	X x Y	(1) x X	Rel(2) x (1)	(2) x X	Rel(1) x (2)
Valószínűségi ráták a megfigyelt allélgyakorisággal	$7,03 \times 10^{23}$	$8,87 \times 10^{12}$	$9,65 \times 10^3$	$1,27 \times 10^{15}$	$1,50 \times 10^4$
Valószínűségi ráták 95%-os megbízhatósági határral	$4,44 \times 10^{12}$	$5,95 \times 10^7$	$6,86 \times 10^2$	$1,21 \times 10^{09}$	$1,24 \times 10^3$
magyarázat: X és Y = véletlenszerű egyedek (1) = vélt szülő (1) = ‘Kékfrankos’ (2) = vélt szülő (2) = ‘Seibel 4643’ Rel (1) = közeli rokona vélt (1) szülőnek Rel (2) = közeli rokona vélt (2) szülőnek					

Szőlőfajták esetén a szülő-utód kapcsolat bizonyítása SSR allélméretekre támaszkodva 20 lokusz vizsgálatát követeli meg (SEFC et al. 1999, GARCIA-MUNOZ et al. 2011), de egyes nézetek szerint a vélt, vagy feltételezett szülő-utód kapcsolatok bizonyításához még ennél is több SSR lokusz bevonására van szükség (VOUILLAMOZ et al. 2003). Ezért újabb 11 (11. táblázat), tehát összesen 31 (9+11+11) SSR lokusz (20. táblázat kiemelt háttér) eredményére támaszkodva bizonyítottuk, hogy a ‘Csillám’ a ‘Kékfrankos’ és a ‘Seibel 4643’ keresztezéséből származik.

4.1.6 Észak-amerikai eredetű *Vitis* fajok (*V. berlandieri* PLANCH., *V. riparia* MICHX. és *V. rupestris* SCHEELE) magoncainak SSR alapú elemzése

4.1.6.1 *Vitis berlandieri* PLANCH. magoncok vizsgálata

Kilenc lokuszban készítettük el az 56 *Vitis berlandieri* PLANCH. eredetű magonc SSR ujjlenyomatát, amit a 2-as számú melléklet 27. táblázata mutat be. Az SSR allélméreték alapján két csoportot tudtunk közöttük kialakítani (17. ábra). A magoncok közül az 1., 2., 3., 4. és 5. minták adatai teljesen megegyeznek (2-es számú melléklet 27. táblázat). Ez az 5 minta 4 lokuszban (VVS2, VVMD32, VVMD28, VrZag62) olyan egyedi alléleket tartalmaz, amelyek a több 51 mintában nem fordulnak elő (132, 251, 244 és 224 bp). A VVMD28 és a VrZag62 lokuszokban az eltérő alléleket homozigóta formában hordozzák (244 bp és 224 bp). Az első öt minta az I. csoportot alkotja. A további 51 magonc között nem tudtunk szűkebb kategóriákat kialakítani, így ezek a II. csoportba tartoznak. A VVMD5 és VVMD7 mikroszatellit lokuszok esetén minden minta azonos, homozigóta allélméretet mutatott (238 bp és 237 bp). Az eredmények arra engednek következtetni, hogy az I. csoport tagjai másféle *V. berlandieri* PLANCH. magszülő genotípustól származnak, mint a II. csoportba sorolt magoncok. Az I. és II. csoport tagjainak az anyai genotípusokban lehetséges egyik allélt a 22. táblázatban mutatjuk be, amelyből látható, hogy II. csoport tagjai jóval szélesebb genetikai bázisból származnak, mint az I. csoportba soroltak.

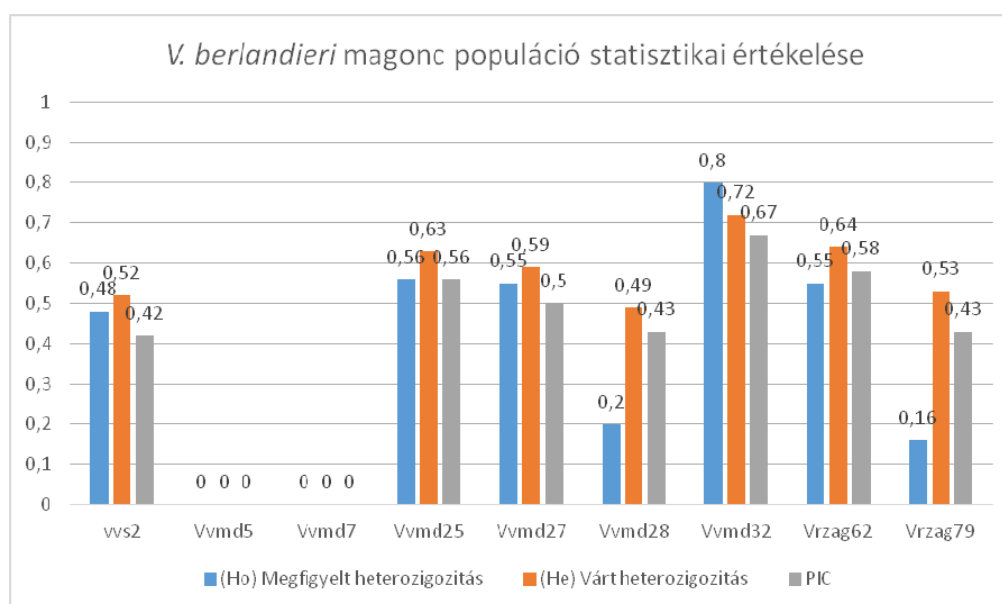


17. ábra: Az 56 *V. berlandieri* PLANCH. magonc 9 SSR lokuszban meghatározott alléljei alapján szerkesztett dendrogram.

22. táblázat: A magszülő egyik allélja a *Vitis berlandieri* PLANCH. magoncokban

SSR lokusz	I. csoport (anyai allél bp-ban)	II. csoport (anyai allél bp-ban)
VVS2	132, 140	136, 140
VVMD5	238	238
VVMD7	237	237
VVMD25	262	242, 248, 252, 262
VVMD27	192	192, 196, 206, 210
VVMD28	244	236, 292
VVMD32	251, 257	243, 251, 257, 263, 267, 273, 277, 281
VrZag62	224	200, 216, 220
VrZag79	256	240, 248, 252, 256

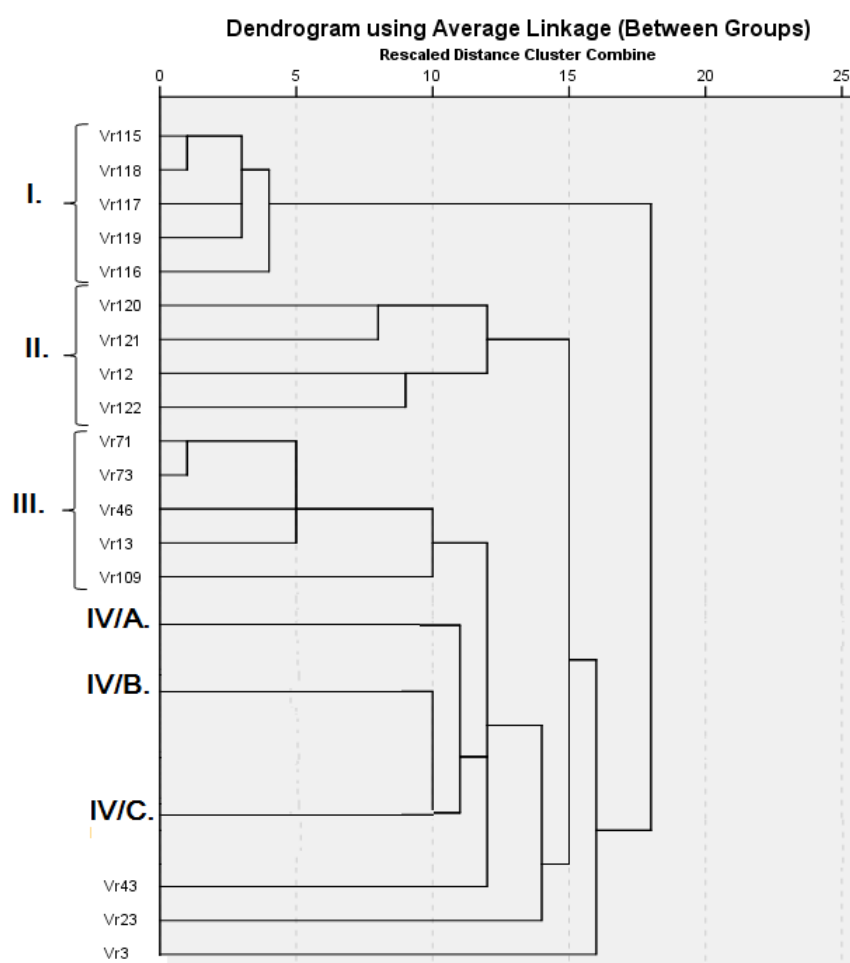
A VVMD5 és VVMD7 lokuszok monomorfak voltak, míg a többi hét primerpárral a vizsgált 56 minta összesen 30 polimorf fragmentumot eredményezett (5-ös számú melléklet 32. táblázat). A legtöbb allélt (8) a VVMD32 primerpárral kaptuk, a legkevesebbet (3) pedig a VVS2 és VVMD28-cal. A leginformatívabb lokusz a VVMD32 volt a legmagasabb heterozigótáság értékekkel ($H_o=0,8$ és $H_e=0,72$) és a legnagyobb polimorfizmus információtartalommal ($PIC=0,67$) (5-ös számú melléklet 33. táblázat) (18. ábra).

18. ábra: A mikroszatellit lokuszok statisztikai értékelése a *Vitis berlandieri* PLANCH. magoncok esetén.

4.1.6.2 *Vitis riparia* MICHX. magoncok vizsgálata

A 112 *Vitis riparia* MICHX. eredetű magonc 9 lokuszban kapott DNS ujjlenyomatát a 2-es számú melléklet 27. táblázata mutatja be. Az adatokból szerkesztett dendrogramon (19. ábra és 6-os számú melléklet 33. ábra) szűkebb csoportokat határoztunk meg. Az első

csoportba került öt magonc (115., 116., 117., 118. és 119.), amelyek 7 lokuszban teljesen azonosak voltak, és a különbségeket mutató lokuszokban (VVMD5, VVMD7) is rendelkeztek egy-egy közös allélek (266 bp, 251 bp). A II. csoportot négy (12., 120., 121. és 122.), míg a III. csoportot öt (13., 46., 71., 73. és 109.) magonc alkotja. A IV. csoport három alosztályát különböztetjük meg. A IV/A. csoport 27 (2-es számú melléklet 27. táblázata csíkos háttér), a IV/B. 13 (2-es számú melléklet 27. táblázat kockás háttér), míg a IV/C. 55 (2-es számú melléklet 27. táblázat átlós csíkos háttér) tagot foglal magába. Három magoncot (3., 23. és 43.) nem soroltunk csoportba, mert távol estek a többi mintától (19. ábra).



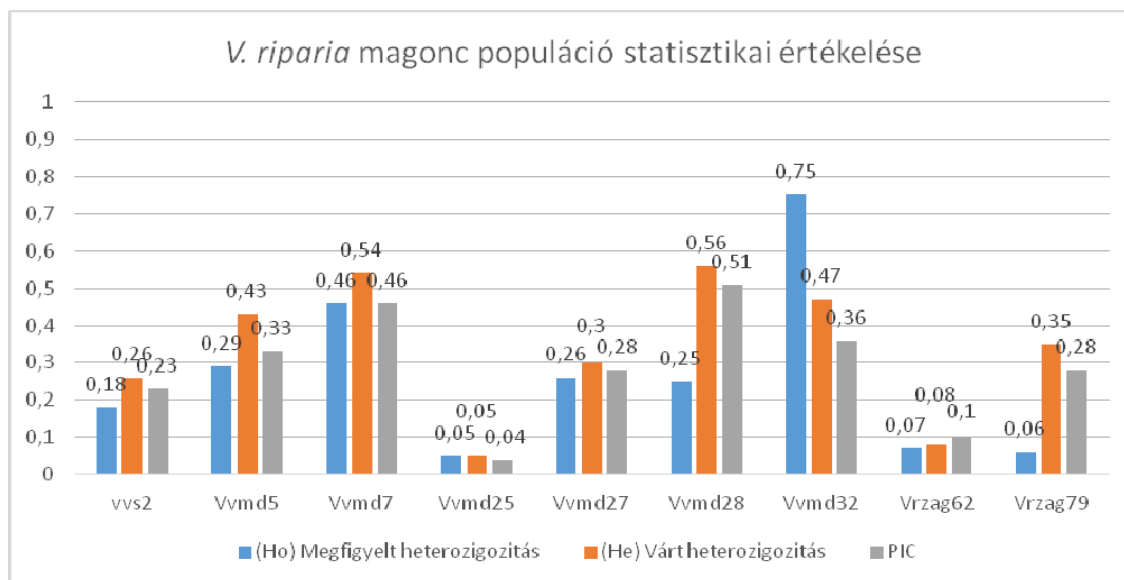
19. ábra: 9 SSR lokusz alapján szerkesztett egyszerűsített dendrogram a *V. riparia* MICHX. eredetű magoncok esetén. (A teljes dendrogram az 6-os számú mellékletben található a 33. ábrán.)

A magoncok allélösszetétele alapján például a VVS2 lokuszban 4 allélt találtunk 134, 140, 150, 156. Az anyai genotípusokban lehetséges egyik allélt a 23. táblázat szemlélteti.

23. táblázat: A magszülő egyik allélja a *Vitis riparia* MICHX..eredetű magoncokban

SSR lokusz	anyai allél bp-ban
VVS2	134, 140, 150, 156
VVMD5	254, 266
VVMD7	234, 251, 263
VVMD25	240, 258, 268
VVMD27	184, 198, 208, 216
VVMD28	218, 228, 234, 238, 244, 252
VVMD32	241, 253
VrZag62	182, 192, 200
VrZag79	258, 264

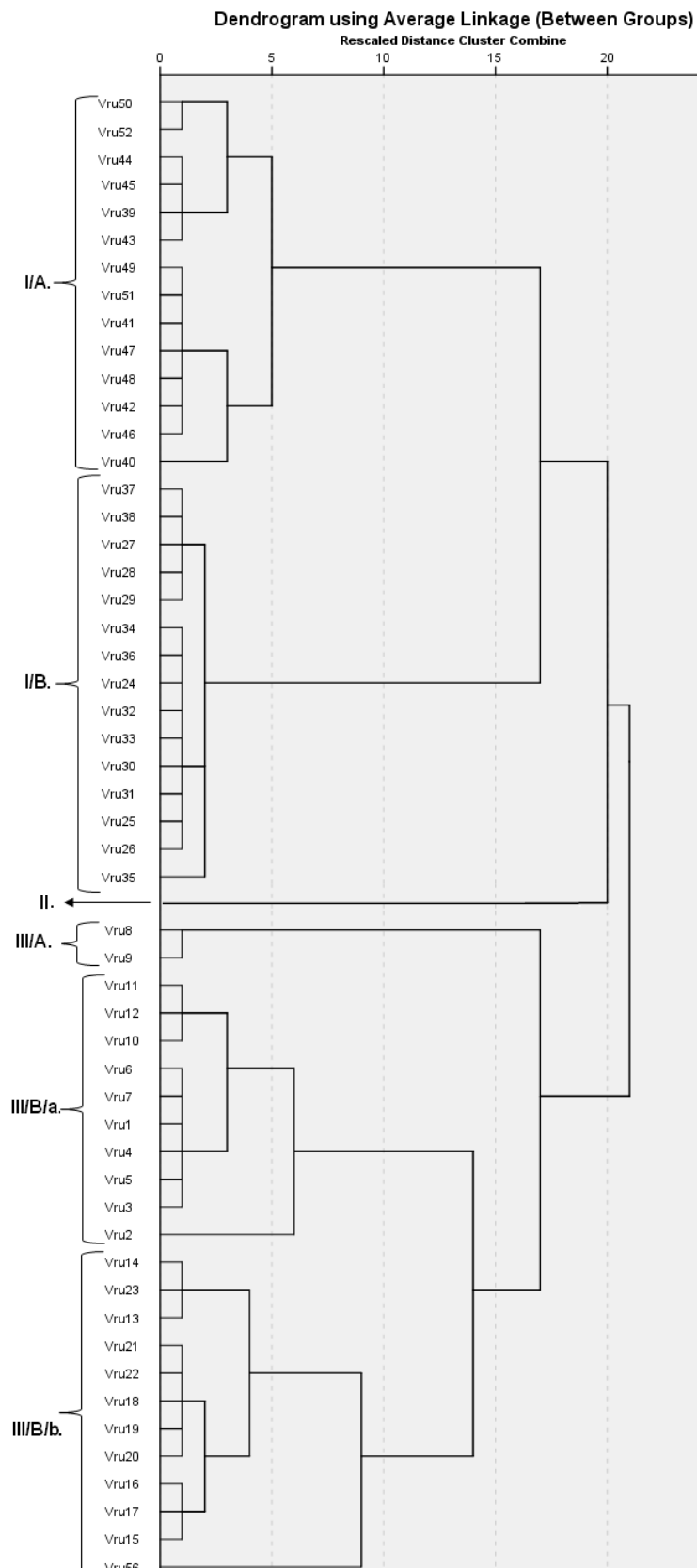
Az elemzés összesen 29 polimorf fragmentumot eredményezett. A legtöbb allélt (6) VVMD28 primerpárral kaptuk, míg a legkevesebbet (2) VVMD5, VVMD32 és VrZag79-cel. Az egyes lokuszokban megjelenő fragmentumok gyakoriságát a 5-ös számú melléklet 32. táblázata mutatja be. A várt heterozigótáság (He) 0,05 (VVMD25) és 0,56 (VVMD28) közt alakult. A megfigyelt heterozigótáság (Ho) 0,05 (VVMD25) és 0,75 (VVMD32) között változott. A leginformatívabb lokusz a VVMD28 volt 6 alléllal és legnagyobb polimorfizmus információtartalommal (PIC=0,51) (20. ábra) (5-ös számú melléklet 33. táblázat).

20. ábra: A mikroszatellit lokuszok statisztikai értékelése a *Vitis riparia* MICHX. eredetű magoncok esetén.

4.1.6.3 *Vitis rupestris* SCHEELE eredetű magoncok vizsgálata

Kilenc lokuszban határoztuk meg 92 *Vitis rupestris* SCHEELE eredetű magoncok SSR ujjlenyomatát, amelyet a 2-es számú melléklet 27. táblázata mutat be. Az allélméret adatokból dendrogramot szerkesztettünk, amit a 21. ábra szemléltet.

A 92 tagú klaszteren belül szűkebb csoportokat tudunk kialakítani. Az I. csoportot 29 (24.-től az 52.-ig) magonc alkotja (21. ábra). Az I/A. csoportba rendeződő 14 magonc (39., 40., 41., 42., 43., 44., 45., 46., 47., 48., 49., 50., 51. és 52.) (2-es számú melléklet 27. táblázat csíkos háttér) 6 SSR lokuszban teljesen azonos alléleket tartalmazott. Az I/A. csoport tagjai a különbségeket mutató lokuszban is rendelkeznek egy-egy közös alléllal (VVMD7: 239 bp, VrZAG62: 200 bp és VrZAG79: 258 bp). Az I/B. csoportba rendeződő 15 minta (24., 25., 26., 27., 28., 29., 30., 31., 32., 33., 34., 35., 36., 37. és 38.) (2-es számú melléklet 27. táblázat átlós csíkos háttér) 8 lokuszban teljesen azonos volt. A 2-es számú melléklet 27. táblázatában megfigyelhető különbségeként egyedülként a VVMD7 lokusz felelős, azonban ebben a lokuszban is minden fajta rendelkezik egy-egy közös alléllal (245 bp). A II. csoportba 42 magonc rendeződött (2-es számú melléklet 27. táblázat fehér háttér), ezekből nem alakítottunk ki alcsoportokat (6-os számú melléklet 34. ábra). A III. klasztert alkotó 24 magoncot (2-es számú melléklet 27. táblázat kockás háttér) tovább csoportosítottuk (21. ábra): III/A. csoportot a 8. és a 9. magonc alkotja, amelyek a III/B. csoport tagjaihoz állnak a legközelebb, azonban a VVMD7 és VrZag79 lokuszokban eltérő alléleket hordoznak. A III/B. csoportba sorolható 22 magonc tovább tagolható. A III/B/a. csoportot alkotó 10 minta (1., 2., 3., 4., 5., 6., 7., 10., 11. és 12.) közül a 2. VVMD27 és VVMD32 lokuszban homozigóta, ami miatt a legtávolabb esik a csoport többi tagjától. A III/B/b. 12 magoncot foglal magába (13., 14., 15., 16., 17., 18., 19., 20., 21., 22., 23. és 56.), amelyek 7 lokuszban teljesen azonos genotípusok. A különbségek két lokuszban meghatározott allél összetételből adódnak, azonban közös allélméretet mindkét esetben detektáltunk (VVMD7: 255 bp és VVMD32: 251 bp) (25. táblázat).



21. ábra. A *V. rupestris* SCHEELE magoncok egyszerűsített dendrogramja. (A teljes dendrogram: 6-os számú melléklet 34. ábra.)

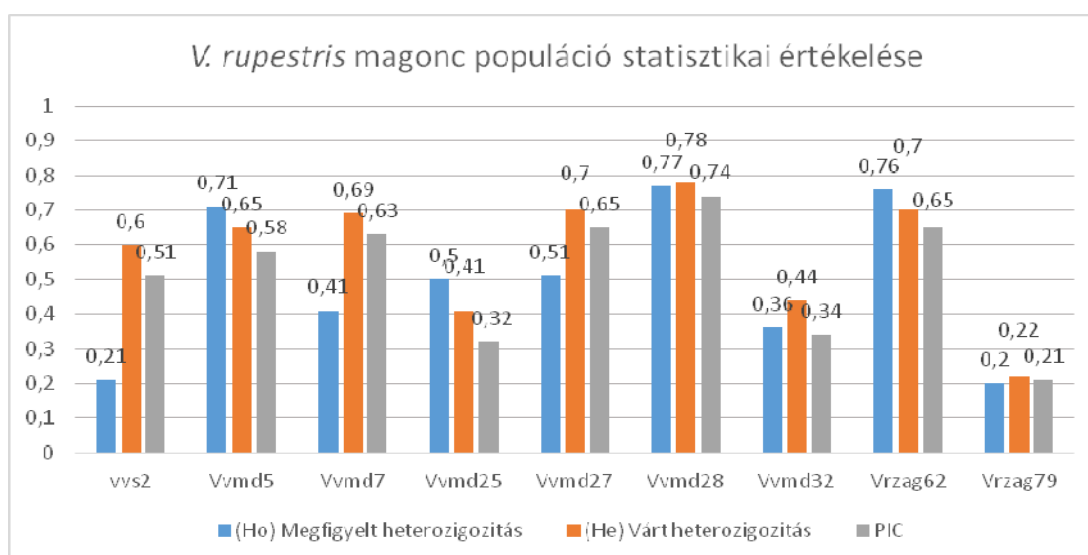
A 92 magonc nem származhat egyetlen *V. rupestris* SCHEELE genotípustól, ugyanis akkor találnunk kellett volna a meghatározott anyai allélokra homozigóta, illetve olyan

heterozigóta genotípusokat, amelyek közül az egyik allél azonos az anyáival. A 24. táblázat összefoglalva mutatja be, hogy a feltételezhető *V. rupestris* SCHEELE anyai genotípusok milyen alléleket hordoznak az egyes SSR lokuszokban. A 24. táblázatban látható, hogy pl. a VVS2 lokuszban három féle (134 bp, 140 bp, és 144 bp) homozigóta genotípus is előfordul.

24. táblázat: A magszülő egyik allélja a *Vitis rupestris* SCHEELE magoncokban

SSR lokusz	anyai allél bp-ban
VVS2	136, 140, 144
VVMD5	236, 252, 262, 266
VVMD7	239, 245, 251, 255
VVMD25	242, 262
VVMD27	182, 190, 202, 208, 214
VVMD28	220, 238, 244, 250, 262
VVMD32	237, 251
VrZag62	176, 184, 192, 200, 206
VrZag79	246, 254, 258, 264

Az elemzés összesen 34 polimorf fragmentumot eredményezett. A legtöbb allélt (5) VVMD27, VVMD28 és VrZag62 primerpárokkal kaptuk, míg a legkevesebbet (2) VVMD25 és VVMD32-vel (5-ös számú melléklet 32. táblázat). A várt heterozigótaság (H_e) 0,22 (VrZag79) és 0,78 (VVMD28) közt alakult, míg a megfigyelt heterozigótaság (H_o) 0,2 (VrZag79) és 0,77 (VVMD28) között változott (5-ös számú melléklet 33. táblázata) (22. ábra). A leginformatívabb lokusz a VVMD28 volt 5 alléllal, valamint a legnagyobb polimorfizmus információtartalommal ($PIC=0,74$) (22. ábra).



22. ábra: A mikroszatellit lokuszok statisztikai értékelése a *Vitis rupestris* SCHEELE magoncok esetén.

4.1.7 Mikroszatellit adatok statisztikai értékelése

A 373 fajtát öt csoportba soroltuk a statisztikai elemzés során. Az egyes csoportokban szereplő fajták listáját az anyag és módszer fejezetben mutattuk be. Az 1. csoportba került egyedek ugyanazon fajhoz (*V. vinifera* L.) tartoznak, a 2. csoport ‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ hibridek pedigréjében akár 5 különböző észak-amerikai eredetű *Vitis* faj is szerepelhet (2. ábra), az utolsó három csoport tagjai három észak-amerikai eredetű *Vitis* faj leszármazottai. A 9 SSR lokuszokban meghatározott allélméreteket klaszterenként statisztikailag elemeztük. A 5-ös számú melléklet 32. táblázatban mutatjuk be a lokuszonként meghatározott allélfrekvenciákat az egyes csoportok vonatkozásában.

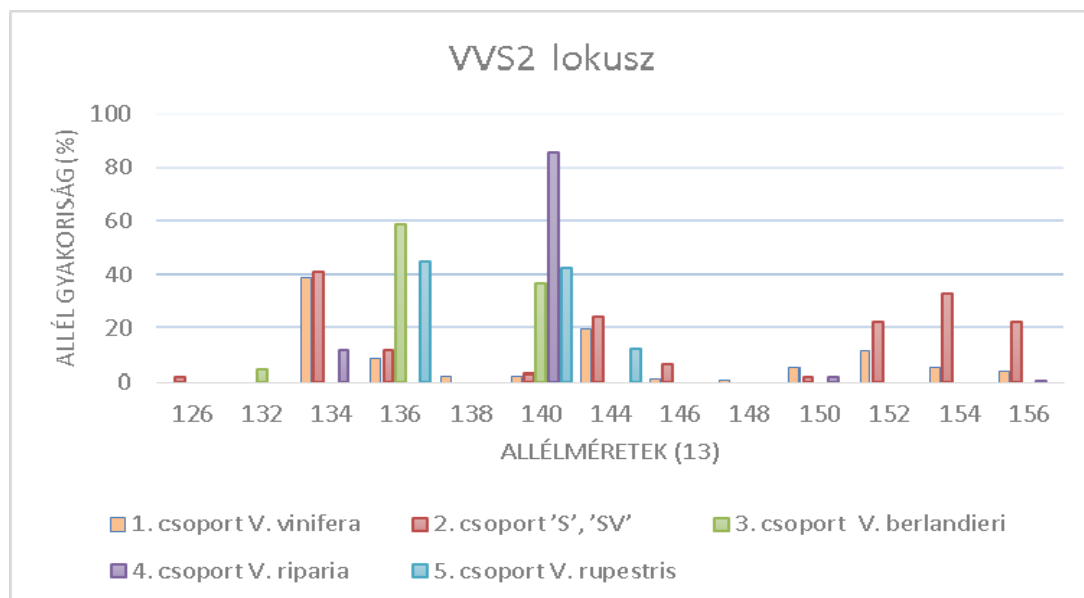
Az elemzett 9 lokuszban az 1. csoport (*V. vinifera* L.) tagjai eredményezték a legtöbb allélt (7-13), aminek az évszázadok alatt folytatott klónszelekciós és keresztezéses nemesítés lehet a magyarázata. A 2. csoport (‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ hibridek) esetén az azonosított allélok száma 5 és 10 között változik. A 3. (*V. berlandieri* PLANCH.), 4. (*V. riparia* MICHX.) és 5. csoport (*V. rupestris* SCHEELE) lokuszonként kevesebb, átlag 4 allélt eredményezett, és általában a *V. vinifera* L. alléloktól eltérő tartományban. Éppen ezért lettek ezek az észak-amerikai eredetű filoxéra rezisztens fajok az SSR alapú DNS ujjlenyomat meghatározásban referenciának kijelölve. Részvételükkel ugyanis SSR lokuszonként rendkívül nagy tartomány fedhető le (46 bázispár) az allélméreteket tekintve (MAUL és THIS 2008). Ilyen pl. a VVS2 lokuszban a 126 bp [csak a 2. csoportban (‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ hibridek) jelenik meg], ami 8 bp-ral kisebb, mint az 1. csoport (*V. vinifera* L.) legkisebb allélja (134 bp). A VVMD5 lokuszban az 1. csoport (*V. vinifera* L.) legnagyobb allélja 248 bp, ezzel szemben a 2. (‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ hibridek), 4. (*V. riparia* MICHX.) és 5. csoport (*V. rupestris* SCHEELE) mindegyikében megjelenik egy 266 bp méretű allél, ami 18 bp különbséget jelent a *V. vinifera* L. legnagyobb alléljához képest. A legnagyobb, 20 bp méretű különbséget azonban a VVMD27 lokuszban határoztuk meg. Az 1. csoport (*V. vinifera* L.) legnagyobb allélja 196 bp méretű volt, míg a 4. csoport (*V. riparia* MICHX.) legnagyobbja 216 bp.

Voltak olyan lokuszok, mint pl. a VVMD32, ahol az első 3 csoport (*V. vinifera* L., ‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ hibridek és *V. berlandieri* PLANCH.) a meghatározott allélméreteket (237 bp - 281 bp) közt egyenletes eloszlásban voltak megfigyelhetők, míg a 4. (*V. riparia* MICHX.) és az 5. csoport (*V. rupestris* SCHEELE) tagjai két-két méretet mutatnak, azt is a kisebb (237 bp - 253 bp) tartományban.

Az összes minta esetén a legtöbb allélt (21) VVMD28 primerrel azonosítottunk, míg a legkevesebbet (12) VVMD25 és VrZag79 lokuszokban.

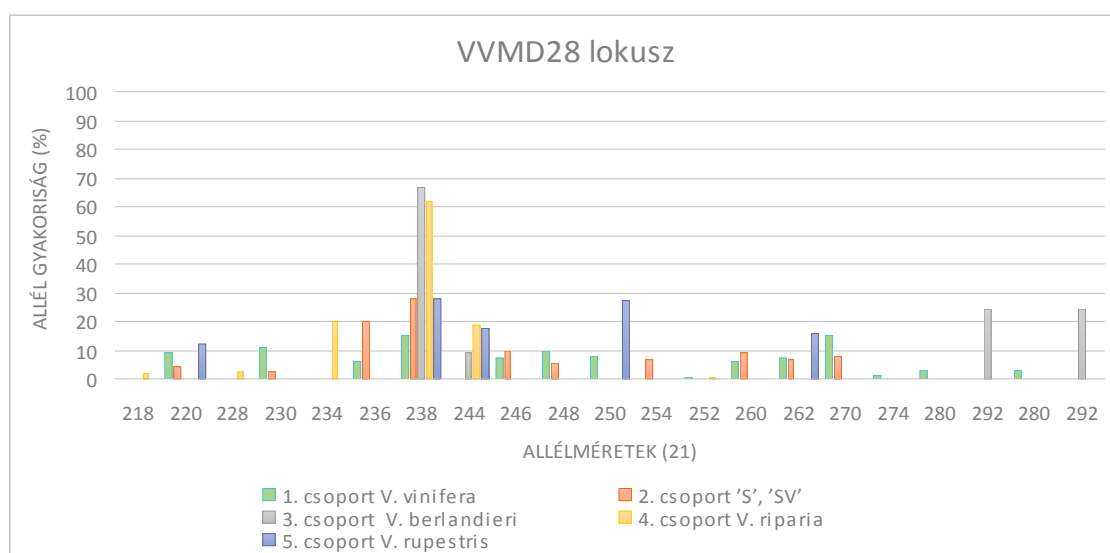
A VVS2 lokuszban a meghatározott 140 bp méretű fragmentum mind az öt csoportban megjelent (23. ábra). A 4. csoport (*V. riparia* MICHX.) esetén a legmagasabb allél

frekvenciával (85,2%), míg a 3. (*V. berlandieri* PLANCH.) és 5. csoportnál (*V. rupestris* SCHEELE) 36,6% és 42,3% gyakorisággal, ami szintén magasnak tekinthető. Az 1. (*V. vinifera* L.) és a 2. csoport ('Seibel', 'Seyve-Villard' hibridek) esetén kis gyakorisággal (2,2% és 3,3%).



23. ábra: A VVS2 lokuszban meghatározott méretek statisztikai értékelése az öt csoportban.

A VVMD28 lokuszban szintén találunk egy, mind az 5 csoportban előforduló allélt. Ez a 238 bp méretű allél ráadásul a leggyakoribb az összes csoportban (sorban haladva: 15,4%, 27,7%, 66,9%, 62% és 27,7%) (24. ábra).



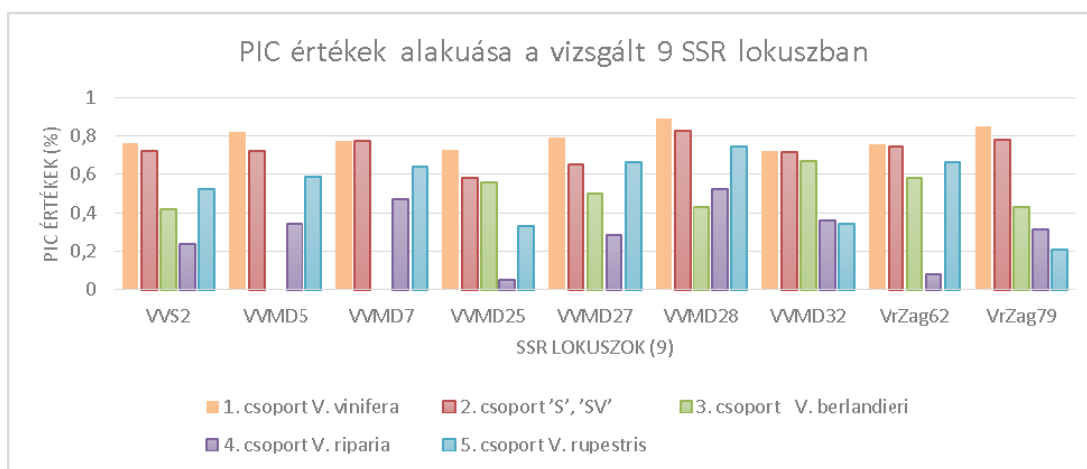
24. ábra: A VVMD28 lokuszban meghatározott méretek statisztikai értékelése az öt csoportban.

A különböző csoportoknál minden lokuszban meg tudjuk figyelni a leggyakoribb allélt, azonban vannak olyan lokuszok, ahol egy-egy allél előfordulása kiugróan magas (5-ös

számú melléklet 32. táblázat). Ilyen az első csoportban (*V. vinifera* L.) (68 fajta) a VVS2 134 bp 38,9%, vagy a VVMD32 273 bp 43,3%, a 2. csoportban ‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ (45 fajta) a VVS2 134 bp 41,1% vagy VVMD25 244 bp 45,5%. Mindkét említett csoportban VVS2 lokuszban a 134 bp a leggyakoribb méret, ami a 2. csoport (‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’ fajták) pedigrijében részt vevő *V. vinifera* L. (1. csoport) eredetre vezethető vissza. A 3. csoportban (*V. berlandieri* PLANCH.) a 238 bp 100% jelenléte volt megfigyelhető a VVMD5 lokuszban, míg VVMD7 lokuszban a 237 bp volt jelen 100%-os gyakorisággal. A 4. csoport (*V. riparia* MICHX.) esetén a VVMD25 lokusz 240 bp méretű alléljának 97,3%-os gyakoriságát határoztuk meg, míg VrZag62 esetén a 192 bp méretű 95%-os előfordulású. Az 5. csoport (*V. rupestris* SCHEELE) esetén a 258 bp méretű allél 87,5%-os gyakoriságot mutat VrZag79 lokuszban.

Az említett egy-két jellemző fragmentum méret, amelyek gyakorisága a csoportokban kiemelkedő a többihez képest, valószínűleg a legrégebb allélek, amelyek kiindulópontnak tekinthetők a mikroszatellitek evolúciójában.

Mind az öt csoportban megállapítottuk a mikrosatellit lokuszonkénti heterozigótási értékeket, null allélok becsült gyakoriságát és teljes polimorfizmus információ tartalmukat (25. ábra), amit az 5-ös számú melléklet 33. táblázata mutat be.



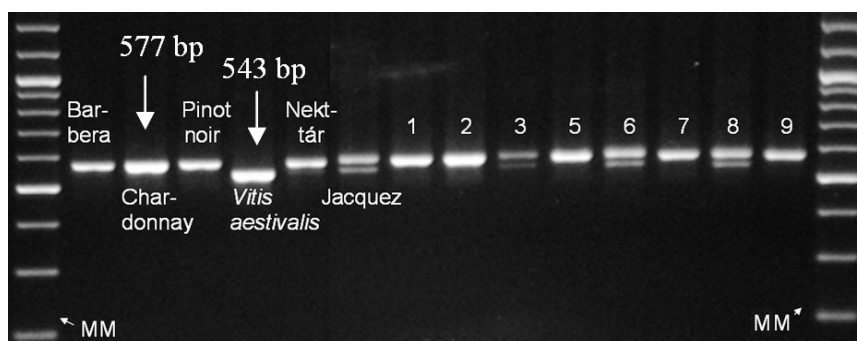
25. ábra: Az öt csoport SSR lokuszonkénti teljes polimorfizmus információ tartalmának szemléltetése.

Minden lokuszban az 1. (*V. vinifera* L.) és a 2. csoport (‘Seibel’, ‘Seyve-Villard’) adja a legmagasabb PIC értéket, mert magas az azonosított heterozigóták száma és átlag 10 (1. csoport) és 8 (2. csoport) allélméretet tudtunk azonosítani. A két leginformatívabb lokusz mind az öt csoport esetén a VVMD28 és a VVMD32. Ezek azok az SSR lokuszok, amelyeket az európai szőlőfajták jellemzésére a második programban (GrapeGen 06) vonták be, jobb elkülönítő képességük miatt.

4.2 *VvMybA1* gén allépolimorfizmusának meghatározása génspecifikus és kapcsolt markerekkel

4.2.1 Bogyószín szelekció molekuláris markerekkel a ‘Nektár’ x ‘Jacquez’ utódnemzedékben

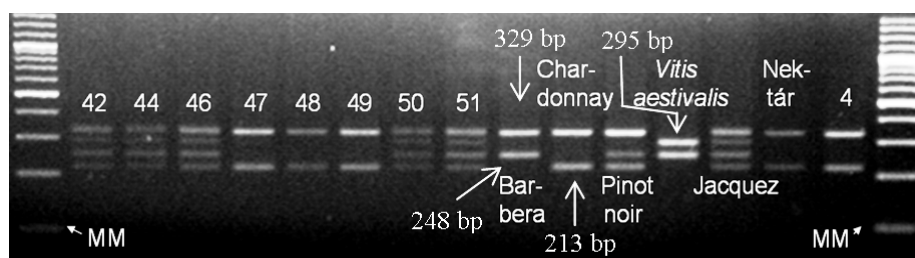
A vizsgálatok célja a kék bogyójú ‘Jacquez’ (*V. Bourquina* = *V. aestivalis* MICHX. x *V. vinifera* L.) és fehér bogyójú ‘Nektár’ (*V. vinifera* L.) keresztezéséből származó 49 hibrid egyed bogyószínének előrejelzése volt *VvMybA1* génnel kapcsolt 20D18CB9 CAPS markerrel (WALKER et al. 2006). Referenciaként a *Gret1* retrotranszpozon inszercióra homozigóta kék ‘Barbera’, heterozigóta kék ‘Pinot noir’ és homozigóta fehér ‘Chardonnay’ *V. vinifera* L. fajtákat használtuk, emellett a *V. aestivalis* MICHX. faj egy genotípusát, mivel a keresztezett populáció egyik szülőjének, a ‘Jacquez’-nek a pedigréjében szerepel a *V. aestivalis* MICHX.. A referenciaként alkalmazott mintákban, a ‘Nektár’ és 17 hibrid esetén 20D18CB9 CAPS markerrel egy 577 bp méretű fragmentum jelent meg (26. ábra és 25. táblázat).



26. ábra: A referencia minták és a keresztezett ‘Nektár’ x ‘Jacquez’ populáció 20D18CB9 CAPS markerrel végzett PCR eredménye 1,5%-os agaróz gélen. MM: Molekulatömeg Marker. (Fermentas Gene Ruler 100 bp Ladder Plus.)

A *V. aestivalis* MICHX. mintában a *V. vinifera* L. fajtákban amplifikálódott 577 bp fragmentumnál kisebb, 543 bp méretű terméket kaptunk. A ‘Jacquez’ és 24 hibrid esetében mindkét allélméret detektálható volt (26. ábra és 25. táblázat). Tehát már restriktions emésztés nélkül is el tudtuk különíteni a *V. aestivalis* MICHX. mintát, illetve a feltételezhetően kék bogyójú hibrideket, a ‘Jacquez’-t is beleértve, az utóbbit kivéve azonban fenotípusos adat nem áll rendelkezésünkre.

DdeI emésztést követően elválasztottuk a fragmentumokat, melyet a 27. ábra és a 25. táblázat mutat be.



27. ábra: A referencia minták és a keresztezett 'Nektár' x 'Jacques' populáció néhány egyedének 20D18CB9 markerrel kapott fragmentumai a *DdeI* emésztés után 1,5%-os agarózon. MM: Molekulatömeg Marker. (Fermentas Gene Ruler 100 bp Ladder Plus.)

Minden referencia *V. vinifera* L. fajtában és hibridben megjelent egy 329 bp méretű fragmentum. A homozigóta fehér mintákban - 'Chardonnay', 'Nektár' és 17 hibrid - a 329 bp mellett egy 213 bp méretű fragmentum is detektálható volt, a homozigóta kék bogyójú mintában - 'Barbera' - a 329 bp mellett egy 248 bp méretű fragmentum jelent meg, a heterozigóta kék bogyójú fajta - 'Pinot noir' - esetén mind a 3 méret megfigyelhető (25. táblázat).

25. táblázat: A 'Nektár' x 'Jacques' utódnemzedék tagjai, a szülők és a referenciaként alkalmazott genotípusok 20D18CB9 amplikonjai, és a *DdeI* emésztés után kapott DNS fragmentumai, és a bogyószín előrejelzése

Növényminta	20D18CB9 primer		<i>DdeI</i> enzim		Bogyóhéj szín
	Allél 1	Allél 2			
	(bp)	(bp)	(bp)	(bp)	
'Barbera'	577	577	329, 248	329, 248	kék
'Chardonnay'	577	577	329, 213	329, 213	fehér
'Jacques'	577	543	329, 248	295, 248	kék
<i>Vitis aestivalis</i>	543	543	295, 248	295, 248	kék
'Nektár'	577	577	329, 213	329, 213	fehér
'Nektár' x 'Jacques' hibridek 1, 2, 4, 5, 7, 9, 11, 12, 18, 23, 26, 30, 34, 36, 37, 39, 40, 41, 43, 47, 48, 49,	577	577	329, 213	329, 213	feltételezhetően fehér
'Nektár' x 'Jacques' hibridek 3, 6, 8, 10, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 25, 27, 28, 29, 31, 32, 33, 35, 38, 42, 44, 46, 50, 51	577	543	329, 248	295, 248	feltételezhetően kék

A *V. aestivalis* MICHX. 543 bp méretű terméke két fragmentumra darabolódott, egy 295 bp méretűre és egy kisebbre, amely megegyezik a kék genotípusú *V. vinifera* L. 248 bp méretű fragmentumával. A 'Jacques' és 24 hibrid esetén 4 DNS szakaszt kaptunk egy 329 bp, egy 295 bp, egy 248 bp és egy 213 bp méretűt (25. táblázat). A *VvMybA1* génnel kapcsolt 20B18CB9 CAPS primerrel a *V. aestivalis* MICHX. eredetű 34 bp méretű deléciót (vagy *V.*

vinifera L. -ba történő inszerciót) (28. ábra) a ‘Jacquez’-ban és a feltételezhetően kék bogyóhéj színű utódokban már emésztés nélkül is ki tudtuk mutatni.

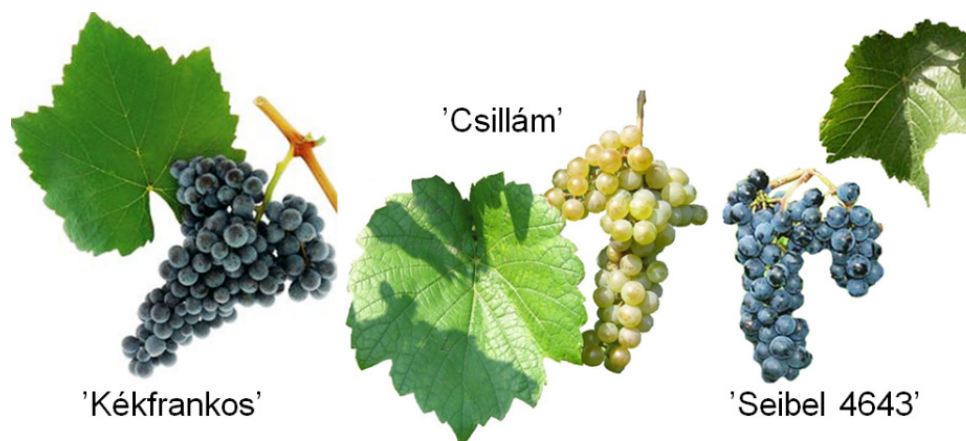
	330	340	350	360	370	380	390	400	410	420
<i>Vitis vinifera</i>	TCCTTAAGAAGATATATACCTCCATCATACTCAAGGAGAAAGTGCATAAATCTAGCCTTGATGCGGCAGAGAAGAAATGCTTTAAGAGAAATTCAAAAGTCAGAA									
<i>Vitis aestivalis</i>	TCCTTAAGAAGATATATACCTCCATCATACTCAAAGGAGAAAGTGCATAAATCTAGCCTTGATGCGGCAGAGAAGAAATGCTTTAAGAGAAATTCAAAAGTCAGAA									

28. ábra: A *Vitis vinifera* L. (‘Nektár’) és a *Vitis aestivalis* MICHX. 20D18CB9 primerpárral felszaporított PCR fragmentumaiak szekvencia analízise; 34 bp hosszú deléció a *V. aestivalis* MICHX. genomában (vagy 34 bp inszerció a *V. vinifera* L. genomában).

A *VvMybA1* génnel kapcsolt CAPS markerrel végzett munkánk a ‘Nektár’ x ‘Jacquez’ hibridek esetén azt bizonyítja, hogy ez a marker alkalmas a *V. aestivalis* MICHX. jelenlétének kimutatására a ‘Jacquez’ szülőfajtában, ezáltal úgy használható, mint egy egyszerű lokusz specifikus PCR marker. Az általunk azonosított 34 bp méretű deléció eredményeként a *V. aestivalis* MICHX. faj genotípusának ebben a genomi régiójában egy rövidebb, 543 bp méretű fragmentumot eredményezett, melyet könnyedén el tudunk különíteni (26. ábra) a *V. vinifera* L. eredetű 577 bp-tól. A fekete bogyójú ‘Jacquez’-t a *V. Bourquina* = *V. aestivalis* MICHX. x *V. vinifera* L. keresztezésből származtatják, ezért az 543 bp megjelenése a ‘Jacquez’ mintában alátámasztja a *V. aestivalis* MICHX. eredetet, és egyúttal a jelenléte előrejelezheti a sötét bogyóhéj színt. Eredményeink alapján egy egyszerű PCR-ben alkalmazható a 20D18CB9 primerpár a ‘Nektár’ x ‘Jacquez’ hibridek bogyószín előrejelzésének marker alapú szelekciójában.

4.2.2 A ‘Csillám’ fajta származásának bizonyítása

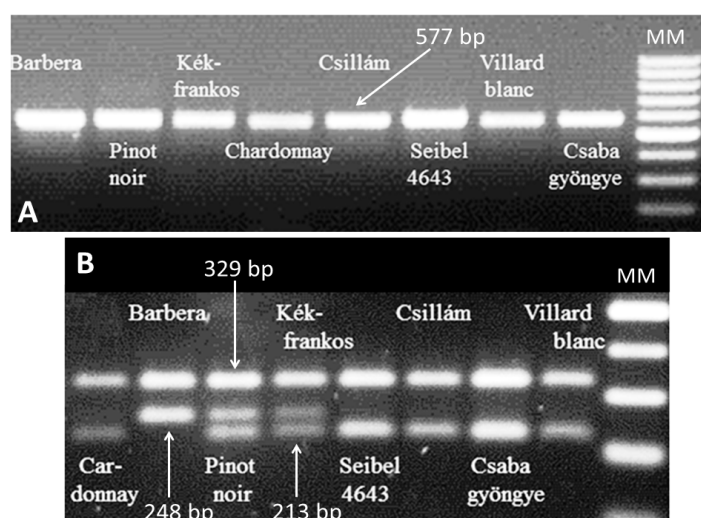
A szülőként azonosított két fajta (‘Kékfrankos’ és ‘Seibel 4643’) bogyószíne kék, a ‘Csillám’-é viszont fehér (29. ábra), ezért mind a szülőket, mind a hibridet megvizsgáltuk az antociánok bioszintézisét szabályozó *VvMybA* transzkripciós faktorokat kódoló allélekre.



29. ábra: A ‘Csillám’ (KOZMA PÁL felvétele), a ‘Kékfrankos’ és a ‘Seibel 4643’ (http://lescepages.free.fr/roi_noirs.html) szőlőfajták fürtje és levele.

A fehér bogyószín kialakulásának genetikai okai a legtöbb szőlő fajtában a *Gret1* retrotranszpozon inszerciója a *VvMybA1* gén promóterében (KOBAYASHI et al. 2004) vagy a *VvMybA2*-ben létrejött pontmutációk (WALKER et al. 2007, CARRASCO et al. 2015).

A *Gret1* jelenlétének vagy hiányának kimutatására CAPS markert alkalmaztunk (WALKER et al. 2006) (30. ábra A), amellyel a ‘Kékfrankos’ fajta heterozigóta színes (329, 248, 213 bp nagyságú DNS szakaszok jelentek meg restriktós emésztést követően), a kék bogyójú ‘Seibel 4643’ viszont homozigóta fehér genotípusúnak (329, 213 bp) bizonyult a *Gret1*- inszercióra (30. ábra B).



30. ábra: A 20D18CB9 CAPS markerrel kapott PCR és a termékek restriktós emésztésének eredménye. A: restriktós emésztés előtti monomorf mintázat; B: *DdeI* emésztés után kapott polimorf mintázata MM: molekulatömeg marker (Thermo Fisher Scientific Gene Ruler 100 bp Ladder Plus).

A *VvMybA2* transzkripció faktor gén allélösszetételét SNaPshot módszerrel elemezve (WALKER et al. 2007, CARRASCO et al. 2015) megállapítottuk a referencia fajták alapján, hogy a ‘Seibel 4643’ funkcióképes SNP-t hordoz heterozigóta formában mindkét vizsgált SNP pozícióban (26. táblázat), ezért a bogyóhéjban akkor is van antocián szintézis, ha a *VvMybA1* mindkét allélje funkcióképtelen a *Gret1* inszerció miatt. Az eredmények azt bizonyítják, hogy a ‘Csillám’ fajta mindkét szülőtől a *VvMybA1+Gret1* és a *VvMybA2* SNP mutációt hordozó „fehér” alléleket örökölte.

26. táblázat: A 3 referencia és a ‘Seibel 4643’, ‘Kékfrankos’, ‘Csillám’ minták szekvenálása során azonosított bázisok a két SNP pozícióban

<i>VvMybA2</i> gén		
SNP	<i>VvMybA2R44</i> / K980	<i>VvMybA2C22</i>
Referencia: ‘Barbera’	G/G	G/G
‘Chardonnay’	T/T	T/T
‘Pinot noir’	G/T	G/T
Vizsgált fajta: ‘Seibel 4643’	G/T	G/T
‘Kékfrankos’	G/T	G/T
‘Csillám’	T/T	T/T

Magyarázat: G/G, homozigóta formában: ‘Barbera’, sötét bogyóhéjszín.
T/T, homozigóta formában: ‘Cardonnay’, fehér bogyóhéj.
G/T, heterozigóta formában: ‘Pinot noir’, funkcióképes allélt jelent, vagyis a bogyó héj színes.

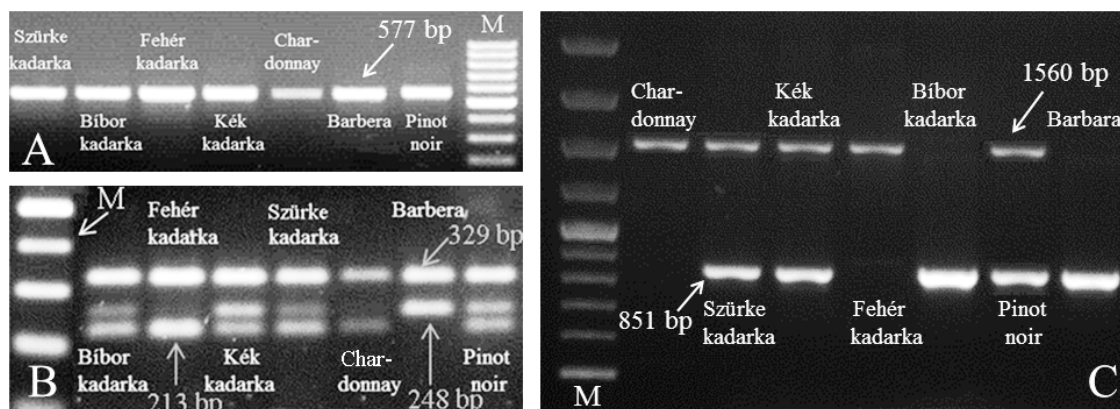
4.2.3 A ‘Kék kadarka’ és a ‘Szürke kadarka’ bogyószínének genetikai vizsgálata

A kibővített, 20 SSR markerrel végzett vizsgálatok eredményei megerősítették, hogy a ‘Szürke kadarka’ a ‘Kék kadarka’ színváltozata (31. ábra). Az azonos genotípusú ‘Kék kadarka’ és ‘Szürke kadarka’ elkülönítésére az antocián bioszintézisét szabályozó *VvMybA1* transzkripciós faktort kódoló gén polimorfizmusát is vizsgáltuk.



31. ábra: A ‘Kék kadarka’ és a ‘Szürke kadarka’ fürtjei (jobb oldali fotó: WERNER 2013, bal oldali: <http://www.borigo.hu/dunabor/index.php?cmd=cikk&id=00048>).

A *Gret1* jelenlétének vagy hiányának kimutatására CAPS markert (WALKER et al. 2006) (32. ábra A és B) és a *VvMybA1* gén allélspecifikus primereit (KOBAYASHI et al. 2004) alkalmaztuk (32. ábra C).



32. ábra: A *Gret1* retrotranszpozon jelenlétének vagy hiányának kimutatása. A és B: A 20D18CB9 CAPS marker analízis eredménye; A: restriktív emésztés előtti monomorf mintázat; B: *DdeI* (*HpyF3I*) emésztés után kapott polimorf mintázat; C: *VvMybA1* gén allélspecifikus primerekkel felszaporított PCR termékei M: molekulatömeg marker (Thermo Fisher Scientific GeneRuler 100 bp Ladder Plus).

A CAPS marker sem tette lehetővé a ‘Kék kadarka’ és ‘Szőrke kadarka’ DNS alapú elkülönítését, ugyanis mindkettő a ‘Pinot noir’ referencia fajtával megegyezőknek, azaz heterozigóta kék genotípusúnak bizonyult a *Gret1* inszercióra (329 bp, 248 bp, 213 bp nagyságú DNS szakaszok keletkeztek az emésztést követően 32. ábra B). A *VvMybA1* gén allélspecifikus primerei is heterozigóta genotípust jeleztek (1560 bp és 851 bp; 32. ábra C). Hasonló eredményekről számolt be a ‘Pinot’ fajtakörben (‘Pinot noir’, ‘Pinot gris’, ‘Pinot blanc’) VEZZULLI és munkatársai (2012), valamint a ‘Kék barátcsuha’ és ‘Szőrke barátcsuha’ esetében KERÉKES és munkatársai (2015). Ezek a tanulmányok bizonyították a szőrké szín kiméra eredetét [periklinális kiméra; a bogyóhéj két rétege a *VvMybA1* génre eltérő genotípusú (MIGLIARO et al. 2014)]. A további vizsgálatokat ebben az irányban folytatjuk, a *VvMybA2* génben már azonosított pontmutációkra alapozva.

4.3 Új tudományos eredmények

1. Húszer lokusz alapján 30 'Kadarka' változat, 'Kadarka' nevet viselő fajta és 'Kadarká'-hoz köthető genotípus SSR ujjlenyomatátának elkészítése. 9 lokusz alapján további 93 fajta, változat és hibrid, valamint 260 szabad beporzásból származó *V. berlandieri* PLANCH. (56), *V. riparia* MICHX. (112) és *V. rupestris* SCHEELE (92) eredetű magonc SSR ujjlenyomatátának meghatározása.
2. Az allélméreték alapján szinonimák bizonyítása (20 lokuszban): 'Halápi szagos' - 'Szagos kadarka', 'Cigányszőlő' - 'Rácfekete', 'Virághegyi kadarka' - 'Olasz kadarka', 'Batuta neagra' - 'Mopach bial'.
3. Igazoltuk, hogy a vizsgált nyolc 'Kadarka' változat ('Lúdtalpú kadarka', 'Ménesi kadarka', 'Fügelevelű kadarka', 'Kadarka kék bolondoshím', 'Kadarka kék csillagvirágú', 'Keresztes levelű kadarka', 'Lila keresztes levelű kadarka', 'Zöld keresztes levelű kadarka') a 'Kék kadarká'-val azonos genotípus (20 lokuszban).
4. Bizonyítottuk, hogy az 'Olasz kadarka', a 'Virághegyi kadarka', az 'Öreg kadarka', a 'Török kadarka' fajták egyik szülője a 'Kadarka' (20 lokuszban), míg a 'Mészi kadarka' a 'Csókaszőlő' leszármazottja (20 lokuszban).
5. További 44 fajta esetében erősítettük meg, illetve pontosítottuk a feltételezett származást mikroszatellit elemzéssel (9 lokuszban).
6. Az 'Eger 2' fajta származását vizsgálva megállapítottuk, hogy azonos a 'Seyve-Villard 12-375' hibriddel.
7. 31 mikroszatellit lokuszban határoztuk meg a 'Csillám', valamint a dokumentált és az általunk meghatározott „új” pedigriben résztvevő fajták SSR ujjlenyomatát. Elsőként bizonyítottuk, hogy a 'Csillám' fehérbor szőlőfajta a kék bogyójú 'Kékfrankos' x 'Seibel 4643' hibridje, amit a *VvMYBA1* és *VvMYBA2* gének allélpolimorfizmusának vizsgálatával is alátámasztottunk.
8. A 'Nektár x 'Jacquez' magoncpopulációban a fehér és színes bogyóhéj színű genotípusok kiválogatására alkalmas módszert dolgoztunk ki.

5 ÖSSZEFOGLALÁS

Az értekezésben a molekuláris markerek különböző célú alkalmazásával kapott eredményeinket mutatjuk be. A szőlőfajták morfológiai jellemzését molekuláris elemzéssel is ki kell egészíteni ahhoz, hogy biztosan azonosítható legyen egy-egy fajta. Így mikroszatellit DNS ujjlenyomattal jellemeztünk szőlőfajtákat: (1) a 'Kadarka' fajtakört, illetve változatokat, (2) *Vitis vinifera* L. genotípusokat, (3) 'Seibel' illetve 'Seyve Villard' eredetű hibrideket, és (4) három észak-amerikai *Vitis* faj magoncait.

Az SSR lokuszok számát növelve szülő-utód kapcsolatokat határoztunk meg. Emellett bogyószint meghatározó génspecifikus primerek alkalmazásával markerekre alapozott szelekciót végeztünk egy szegregáló populációban, amelyet egy fehér bogyójú, aromaanyagokban gazdag borszőlőfajta ('Nektár') és egy lizstharman-rezisztens fajta ('Jacquez') keresztezésével állítottak elő. Ezt a markerrendszert alkalmaztuk a származás megerősítésére az általunk rekonstruált 'Csillám' pedigréje esetén.

Eredményeinkkel bizonyítottuk, hogy az ampelográfiai leírások szerinti különböző 'Kadarka' változatok ('Lúdtalpú kadarka', 'Ménesi kadarka', 'Fügelevelű kadarka', 'Kadarka kék bolondoshím', 'Kadarka kék csillagvirágú', 'Keresztes levelű kadarka', 'Lila keresztes levelű kadarka', 'Zöld keresztes levelű kadarka') a 'Kadarka' alapfajtaival 20 SSR lokuszban azonos genotípusúak. Nem azonos a 'Kék kadarká'-val, de a 'Kék kadarká'-ból származik és egymással megegyezik az 'Olasz kadarka' és a 'Virághegyi kadarka'. Ez is alátámasztja, hogy fontos a szőlőfajták meghatározását a morfológiai mellett, molekuláris elemzéssel kiegészíteni. Ezt a megállapítást erősíti az is, hogy további szinonimákat azonosítottunk az összesen 30 'Kadarka' fajtahoz köthető genotípus vizsgálata során: 'Halápi szagos' - 'Szagos kadarka'; 'Cigányszőlő' - 'Rácfekete'; 'Batuta neagra' - 'Mopach bial'. A pedigré-rekonstrukció feltárta, hogy az 'Olasz kadarka', a 'Virághegyi kadarka', az 'Öreg kadarka' és a 'Török kadarka' fajták egyik szülője a 'Kadarka', míg a 'Mészi kadarka' a 'Csókaszőlő' leszármazottja. A 'Szürke kadarka' és 'Kék kadarka' fajtákat 20 SSR lokusz alapján sem tudtuk megkülönböztetni.

A keresztezéses nemesítéssel előállított 46 szőlőfajta dokumentált pedigréjét mikroszatellit elemzéssel vizsgálva: (1) (abban az esetben, ha mindkét szülőt vizsgáltuk) 24 fajtánál megerősítettük, 8 fajtánál kizártuk az egyik, míg 5 fajtánál mindkét szülőt a pedigrében; (2) (abban az esetben, ha egyik szülőt vizsgáltuk) 7 esetben megerősítettük, két esetben kizártuk az elemzett fajtát a pedigrében. A mikroszatellit alapú dokumentált pedigré vizsgálatok esetén más szerzőkhöz hasonlóan mi is minimum 20 lokusz vizsgálatát javasoljuk. A 'Csillám' fajta esetén 31 SSR lokusz vizsgálatával nemcsak kizártuk a 'Seyve-

Villard 12-375' x 'Csabagyöngye' eredetet, hanem meghatároztuk, hogy 'Kékfrankos' x 'Seiben 4643' hibrid.

Az 'Eger 2' fajta eredetének vizsgálatát 8 hibridjének és feltételezett szülőjének ('Seyve-Villard 12-375') mikroszatellit eredményeire alapoztuk. Bizonyítani tudtuk, hogy az 'Eger 2' azonos a 'Seyve-Villard 12-375' fajtával.

Emellett a dolgozat keretében markerekre alapozott szelekcióval is foglalkoztunk, ehhez génspecifikus markereket alkalmaztunk: a bogyószín meghatározásban szerepet játszó *VvMybA1* és *VvMybA2* transzkripciós faktor gének alléljeit tanulmányoztuk.

A bogyószínt meghatározó *VvMybA1* gén mutációjának vizsgálatára alkalmazott 20D18CB9 CAPS primerpár a *V. aestivalis* MICHX. faj egy genotípusa esetén egy 43 bp méretű deléciót (vagy ugyanekkora inszerciót a *V. vinifera* L. szekvenciába) mutatott, így a *V. aestivalis* MICHX. eredetű sötét bogyójú 'Jacquez' a fehér 'Nektár' fajtával alkotott utódpopulációjának vizsgálata esetén a CAPS primerpárral végzett egyszerű PCR-rel is előrejelezhető a magoncok bogyószíne.

A 'Szürke kadarka' és 'Kék kadarka' fajtákat sem SSR, sem *VvMybA1* gén vizsgálata alapján nem tudtuk megkülönböztetni, így további elkülönítésüket a *VvMybA2* gén mutációira alapozva javasoljuk.

A 'Csillám' pedigrijét SSR elemzés mellett (31 lokusz) *VvMybA1* és *VvMybA2* gének mutációinak vizsgálata alapján is megerősítettük. A bogyószín markerek bevonásával molekulárisan igazoltuk, hogy a két sötét bogyószínű fajta keresztezésével létrehozott 'Csillám' azért fehér szőlő, mert mindkét szülőtől a *VvMybA1+Gret1* és a *VvMybA2* SNP mutációt hordozó „fehér” alléleket örökölte.

6 SUMMARY

This thesis presents our results obtained with molecular markers used for various purposes. The morphological characterization of grapevine cultivars must be supplemented with a molecular analysis in order to safely identify a particular cultivar. Thus we have used DNA fingerprinting to characterize (1) ‘Kadarka’ cultivars and varieties, (2) *Vitis vinifera* L. genotypes, (3) hybrids of ‘Seibel’ / ‘Seyve Villard’ origin, and (4) the seedlings of three North-American *Vitis* species.

We have identified parent-progeny relationships by increasing the number of SSR loci. Furthermore, we have used gene-specific primers to perform marker-based selection in a segregating population generated by crossing a white-berried aromatic wine grape cultivar (‘Nektár’) with a PM resistant cultivar (‘Jacquez’). We have used this marker system to confirm the origin in the case of our reconstructed ‘Csillám’ pedigree.

We have used our results to prove that the ampelographically different ‘Kadarka’ varieties (‘Lúdtalpú kadarka’, ‘Ménesi kadarka’, ‘Fügelevelű kadarka’, ‘Kadarka kék bolondoshím’, ‘Kadarka kék csillagvirágú’, ‘Keresztes levelű kadarka’, ‘Lila keresztes levelű kadarka’, ‘Zöld keresztes levelű kadarka’) are of the same genotype as the basic ‘Kadarka’ cultivar in 20 SSR loci. ‘Olasz kadarka’ and ‘Virághegyi kadarka’ are the same but they are not identical with ‘Kék kadarka’. This fact also supports the need to supplement the morphological characterization of grapevine cultivars with a molecular analysis. This statement is further confirmed by the fact that we identified additional synonyms during our study of a total of 30 genotypes that can be associated with the ‘Kadarka’ cultivar: ‘Halápi szagos’ - ‘Szagos kadarka’; ‘Cigányszőlő’ - ‘Rácfekete’; ‘Batuta neagra’ - ‘Mopach bial’. Our pedigree reconstruction work has revealed that ‘Kadarka’ is one of the parents of the ‘Olasz kadarka’, ‘Virághegyi kadarka’, ‘Öreg kadarka’ and ‘Török kadarka’ cultivars, while ‘Mészi kadarka’ is the progeny of ‘Csókaszőlő’. Regardless of the 20 SSR loci used, we could not distinguish ‘Szürke kadarka’ from ‘Kék kadarka’.

As to the microsatellite analysis of the registered pedigrees of 46 cross-bred grapevine cultivars, (1) (when examining both parents) we have confirmed one of the parents for 24 cultivars and excluded one of the parents for 8 cultivars and both parents for 5 cultivars; (2) (when examining one of the parents) we have confirmed the registered cultivars in 7 cases and excluded them in 2 cases. As suggested by other authors, we also think that at least 20 loci should be examined for the microsatellite-based study of registered pedigrees. By examining 31 SSR loci in the case of ‘Csillám’, we have not only excluded the registered origin of ‘Seyve-Villard 12-375’ x ‘Csabagyöngye’ but established that the cultivar is the

hybrid of 'Kékfrankos' x 'Seiben 4643'. For the origin analysis of the Hungarian bred 'Eger 2' cultivar we have relied on the microsatellite results of its 8 hybrids and assumed parent ('Seyve-Villard 12-375'). We have proven that except for 'Seyve-Villard 12-375' no other *V. vinifera* L. cultivar was involved in the pedigree.

Furthermore, we have performed marker-based selection with the use of gene-specific markers: in particular, we have studied the *VvMybA1* and *VvMybA2* transcription factor genes that play a role in the determination of berry colour.

As the 20D18CB9 CAPS primer pair used to examine the mutation of the *VvMybA1* gene responsible for berry colour detected a deletion of 43 bp in *V. aestivalis* MICHX. (or an insertion into this sequence of the *V. vinifera* L. species), a simple PCR carried out with the CAPS primer pair is sufficient to forecast the berry color of seedlings at the time of examining the progeny population created by crossing the dark-berried 'Jacquez' (originating from *V. aestivalis* MICHX.) with the white 'Nektár' cultivar.

Neither SSR nor *VvMybA1* gene analyses were sufficient to distinguish 'Szürke kadarka' from 'Kék kadarka', we suggest further studies in reliance of *VvMybA2* gene mutations.

In addition to SSR analysis (31 loci), we have studied *VvMybA1* and *VvMybA2* gene mutations in order to confirm the pedigree of 'Csillám'. Through the application of berry colour markers, we have proven, on a molecular basis, that 'Csillám' – created by crossing two dark-berried cultivars – is white because it inherited from both parents the "white" alleles carrying the *VvMybA1+Gret1* and *VvMybA2* SNP mutations.

7 IRODALOMJEGYZÉK

1. Agar, G., Yildirim, N., Ercisli, S., Ergul, A., Yuksel, C. (2012) Determination of Genetic Diversity of *Vitis vinifera* cv. Kabarcik Populations from the Coruh Valley Using SSR Markers. *Biochemical Genetics* 50 (5-6): 476-83.
2. Akkak, A., Boccacci, P., Lacombe, T., Botta, R. (2009) Relationships and genetic diversity of grapevine (*Vitis vinifera* L.) grown in Algeria and in Mediterranean basin. <http://www.fao.org/biotech/docs/akkakboc.pdf>
3. Akkaya, M.S., Bhagwat, A.A., Cregan, P.B. (1992) Length polymorphisms of simple sequence repeat DNA in Soybean. *Genetics* 132: 1131-1139.
4. Ambrus, L., Csoma, Zs. (2003) A magyar bor útja. B.K.L. Kiadó, Szombathely.
5. Anderson, J.A., Churchill, G.A., Autrique, J.E., Tanksley, S.D., Sorrels, M.E. (1993) Optimizing parental selection for genetic linkage maps. *Genome* 36: 181-186.
6. Andrásfalvy, B. (1999) A Kadarka-kultúra Magyarországon. In: Benyák Z. (szerk.) Borok és korok, bepillantás a bor kultúrtörténetébe. Hermész Kör. Budapest.
7. Arroyo-Garcia, R., Martinez-Zapater, J.M. (2004) Development and characterization of new microsatellite markers for grape. *Vitis* 43: 175-178.
8. Azuma, A. (2006) A skin color mutation of grapevine, from black-skinned Pinot noir to white-skinned Pinot blanc, is caused by deletion of the functional VvmybA1 allele. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 70 (6): 1506-1508.
9. Azuma, A., Kobayashi, S., Goto-Yamamoto, N., Shiraishi, M., Mitani, N., Yakushiji, H., Koshita, Y. (2009) Color recovery in berries of grape (*Vitis vinifera* L.) “Benitaka”, a bud sport of “Italia”, is caused by a novel allele at the VvmybA1 locus. *Plant Science* 176: 470–478.
10. Azuma, A., Kobayashi, S., Mitani, N., Shiraishi, M., Yamada, M., Ueno, T., Kono, A., Yakushiji, H., Koshita, Y. (2008) Genomic and genetic analysis of *Myb*-related genes that regulate anthocyanin biosynthesis in grape berry skin. *Theoretical and Applied Genetics* 117: 1009–1019.
11. Bányai, G.B. (2012) Szőlőbarát Duna Bor Magazin 5 (1): 18-24.
12. Basheer-Salimia, R., Lorenzi, S., Batarseh, F., Moreno-Sanz, P., Emanuelli, F., Grando, M.S. (2014) Molecular Identification and Genetic Relationships of Palestinian Grapevine Cultivars. *Molecular Biotechnology* DOI 10.1007/s12033-013-9728-7.
13. Bauer, K. (2002) Weinbau. Wien Osterreichischer Agrarverlag. Druck und Verlagsges. Mbh. Nfg. KG.
14. Bényei, F., Lőrincz, A. (2005) Borszőlőfajták, csemegeszőlő-fajták és alanyok. Mezőgazda Kiadó. Budapest.
15. Beslic, Z., Todic, S., Orac, N.K., Lorenzi, S., Emanuelli, F., Grando, M.S. (2012) Genetic characterization and relationships of traditional grape cultivars from Serbia. *Vitis* 51 (4): 183–189.
16. Bisztray, Gy.D., Korbuly, J., Halász, J., Oláh, R., Ruthner, S., Deák, T., Pedryc, A.P. (2003) Characterization of grape varieties and species by RAPD markers. *Acta Horticulturae* 603: 601-604.
17. Bisztray, Gy.D., Deák, T., Eisenheld, C., Pedryc, A., Balogh, I., Regner, F. (2005) Microsatellite based identification of grapevine cultivars traditional in Hungary and in the Carpathian Basin. *International Journal of Horticultural Science* 11: 71-73.

18. Bodor, P., Szőke, A., Tóth-Lencsés, K., Veres, A., Deák, T., Bisztray, G. D., Kiss, E., (2014) Differentiation of grapevine (*Vitis vinifera* L.) conculta members based on molecular tools. *Biotechnology Biotechnological Equipment* 28: 14-20.
19. Boss, P.K., Davies, C., Robinson, S.P. (1996a) Expression of anthocyanin biosynthesis pathway genes in red and white grapes. *Plant Molecular Biology* 32: 565–569.
20. Boss, P.K., Davies, C., Robinson, S.P. (1996b) Anthocyanin composition and anthocyanin pathway gene expression in grapevine sports differing in berry skin colour, *Australia Journal of Grape and Wine Research* 2: 163–170.
21. Botstein, D., White, R.L., Skolnick, M., Davis, R.W. (1980) Construction of a Genetic Linkage Map in Man Using Restriction Fragment Length Polymorphisms. *American Journal of Human Genetics* 32: 314-331.
22. Botta, R., Scott, N.S., Eynard, I., Thomas, M.R. (1995) Evaluation of microsatellite sequence-tagged site markers for characterizing *Vitis vinifera* cultivars. *Vitis* 34 (2): 99-102.
23. Bourquin, J.C., Sonko, A., Otten, L., Walter, B. (1993) Restriction fragment lenght polymorphism and molecular taxonomy in *Vitis vinifera* L. *Theoretical and Applied Genetics* 87: 431-438.
24. Boursiquot, J.M., Lacombe, T., Laucou, V., Julliard, S., Perrin, F.X., Lanier, N., Legrand, D., Meredith, C., This, P. (2009) Parentage of Merlot and related winegrape cultivars of southwestern France: discovery of the missing link. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 15: 144–155.
25. Bowers, J.E., Dangl, G.S., Vignani, R., Meredith, C.P. (1996) Isolation and characterization of new polymorphic simple sequence repeat loci in grape (*Vitis vinifera* L.). *Genome* 39: 628-633.
26. Bowers, J., Meredith, C.P. (1997) The parentage of a classic wine grape, Cabernet Sauvignon. *Nature Genetics* 16: 84-87.
27. Bowers, J.E., Dangl, G.S., Meredith, C.P. (1999a) Development and characterization of additional microsatellite DNA markers for grape. *American Journal of Enology and Viticulture* 50: 243–246.
28. Bowers, J., Boursiquot, J.M., This, P., Chu, K., Johansson, H., Meredith, C.P. (1999b) Historical genetics: The parentage of Chardonnay, Gamay, and other wine grapes of northeastern France. *Science* 285: 1562-1565.
29. Boz, Y., Bakir, M., Celikkol, P., Kazan, K., Yilmaz, F., Cakir, B., Aslanta, S., Söylemezoglu, G.A., Yasasin, S., Özer, C., Celik, H., Ergül, A. (2011) Genetic characterization of grape (*Vitis vinifera* L.) germplasm from Southeast Anatolia by SSR markers. *Vitis* 50 (3): 99–106.
30. Brown, T.A. (1999) *Genomes*. BIOS Scientific Publishers, Oxford.
31. Buhner-Zaharieva, T., Moussaoui, S., Lorente, M., Andreu, J., Nunez, R., Ortiz, J.M., Gogorcena, Y. (2010) Preservation and molecular characterization of ancient varieties in Spanish grapevine germplasm collections. *American Journal of Enology and Viticulture* 61: 577-562.
32. Büscher, N., Zyprian, E., Bachmann, O., Blaich, R. (1994) On the origin of the grapevine variety Muller-Thurgau as investigated by the inheritance of random amplified polymorphic DNA (RAPD). *Vitis* 33: 15-17.

33. Candle-Davidson, M.M., Owens, C.L. (2008) Genomic amplification of the *Gret1* retroelement in white-fruited accessions of wild *Vitis* and interspecific hybrids. *Theoretical and Applied Genetics* 116: 1079-1094.
34. Carimi, F., Marcati, F., Abbate, L., Sunseri, F. (2010) Microsatellite analyses for evaluation of genetics diversity among Sicilian grapevine cultivars. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57 (5): 703-719.
35. Carrasco, D., De Lorenzis, G., Maghradze, D., Revilla, E., Bellido, A., Failla, O., Arroyo-Garcia, R. (2015) Allelic variation in the *VvMybA1* and *VvMybA2* domestication genes in natural grapevine populations (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*). *Plant Systematics and Evolution* 301: 1613–1624.
36. Cartell, H. (2014) *Wines of Eastern North America*. Cornell Univ., Ithaca. USA.
37. Casanova, J., Mozas, P., Oritz, J.M. (2011) Ampelography and microsatellite DNA analysis of autochthonous and endangered grapevine cultivars in the province of Huesca (Spain). *Spanish Journal of Agricultural Research* 9 (3): 790-800.
38. Cipriani, G., Frazza, P., Peterlunger, E., Testolin, R. (1994) Grapevine fingerprinting using microsatellite repeats. *Vitis* 33: 211-215.
39. Cipriani, G., Spadotto, A., Jurman, I., Di Gaspero, G., Crespan, M., Meneghetti, S. (2010) The SSR-based molecular profile of 1,005 grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions uncovers new synonymy and parentages, and reveals a large admixture amongst varieties of different geographic origin. *Theoretical and Applied Genetics* 121: 1569–1585.
40. Collins, G.G., Symons, R.H. (1993) Polymorphisms in grapevine DNA detected by the RAPD PCR technique. *Plant Molecular Biology Reporter* 11 (2): 105-112.
41. Constantini, L., Monaco, A., Vouillamoz, J.F., Forlani, M., Grando, M.S. (2005) Genetics relationship among local *Vitis vinifera* cultivars from Campania (Italy). *Vitis* 44: 25-34.
42. Coste, A., Postolache, D., Popescu, F., Butiuc-Keul, A.L. (2010) Authentication of valuable grapevine varieties from Romania through molecular markers. *Romanian Biotechnological Letters* 15:1, Supplement.
43. Crespan, M., Milani, N. (2001) The Muscats: A molecular analysis of synonyms, homonyms and genetic relationships within a large family of grapevine cultivars. *Vitis* 40 (1): 23-30.
44. Crespan, M. (2003) The parentage of Muscat of Hamburg. *Vitis* 42: 193-197.
45. Cunha, J., Santos, M.T., Carneiro, L.C., Feveireiro, P., Eiras-Dias J.E. (2009) Portuguese traditional grapevine cultivars and wild vines (*Vitis vinifera* L.) share morphological and genetic traits. *Genetic Resources and Crop Evolution* 56: 975-989.
46. Csepregi, P., Zilai, J. (1955) *Szőlőfajtáink*. Ampelográfia. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
47. Csepregi, P., Zilai, J. (1980) 88 színes oldal a szőlőfajtákról. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
48. Csepregi, P., Zilai, J. (1988) *Szőlőfajta-ismeret és használat*. Mezőgazdasági Kiadó. Debrecen.
49. Dakin, E.E., Avise, J.C. (2004) Microsatellite null alleles in parentage analysis. *Heredity* 93: 504-509.
50. De Lorenzis, G., Imazio, S., Biagini, B., Failla, O., Scienza, A. (2013) Pedigree Reconstruction of the Italian Grapevine Aglianico (*Vitis vinifera* L.) from Campania. *Molecular Biotechnology* 54 (2): 634-642.

51. De Lorenzis, G., Las Casas, G., Brancadoro, L., Scienza, A. (2014) Genotyping of Sicilian grapevine germplasm resources (*V. vinifera* L.) and their relationships with Sangiovese. *Scientia Horticulturae* 169: 189–198.
52. De Mattia, F., Imazio, S., Grassi, F., Lovicu, G., Tardaguila, J., Failla, O., Miatt, C., Scienza, A., Labram, A. (2007) Genetics characterization of Sardinia grapevine cultivars by SSR markers analysis. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 41: 175-184.
53. Dettweiler, E., Jung, A., Zyprian, E., Töpfer, R. (2000) Grapevine cultivar Müller-Thurgau and its to type descent. *Vitis* 39 (2): 63-65.
54. Di Gaspero, G., Cipriani, G., Marrazzo, M.T., Andretta, D., Castro, M.J.P., Peterlunger, E., Testolin, R. (2005) Isolation of (AC)n-microsatellites in *Vitis vinifera* L. and analysis of genetic background in grapevines under marker assisted selection. *Molecular Breeding* 15: 11-20.
55. Doligez, A., Bouquet, A., Danglot, Y., Lahogue, F., Riaz, S., Meredith, C.P., Edwards, K.J. This, P. (2002) Genetic mapping of grapevine (*Vitis vinifera* L.) applied to the detection of QTLs for seedlessness and berry weight. *Theoretical and Applied Genetics* 105: 780–795.
56. Doligez, A., Adam-Blondon, A.F., Cipriani, G., DiGaspero, G., Laucou, V., Merdinoglu, D., Meredith, C.P., Riaz, S., Roux, C., This, P. (2006) An integrated SSR map of grapevine based on five mapping populations. *Theoretical and Applied Genetics* 113: 369-382.
57. Dow, B.D., Ashley, M.V. (1996) Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology* 5: 615-627.
58. Doyle, J.J., Doyle, J.L. (1990) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12:13-15.
59. Drucker, J. (1906) A nemes kadarka. *Borászati Lapok*. „Pátria” Irodalmi Vállalat és Nyomdai Részvénytársaság. Budapest.
60. Dzhambazova, T., Tsvetokov, I., Atanassov, I., Rusanov, K., Martinez-Zaparer, J.M., Atanassov, A., Hvarleva, T. (2009) Genetic diversity in native Bulgarian Grapevine germplasm (*Vitis vinifera* L.) based on nuclear and chloroplast microsatellite polymorphism. *Vitis* 48 (3): 115-121.
61. Entz, F., Málnay, I., Tóth, I. (1869) *Magyarország borászata*. Athenaeum. Pest.
62. Ergul, A., Kazan, K., Aras, S., Cevik, V., Celik, H. (2006) AFLP analysis of genetic variation within the two economically important Anatolian grapevine (*Vitis vinifera* L.) varietal groups. *Genome* 49: 467–475.
63. Fischer, B.M., Salakhutdinov, I., Akkurt, M., Eibach, R., Edwards, K.J., Töpfer, R., Zyprian, E.M. (2004) Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factors on a molecular map of grapevine. *Theoretical and Applied Genetics* 108: 501-515.
64. Fossati, T., Labra, M., Castiglione, S., Failla, O., Scienza, A., Sala, F. (2001) The use of AFLP and SSR molecular markers to decipher homonyms and synonyms in grapevine cultivars: the case of the varietal group known as “‘Schiave’””. *Theoretical and Applied Genetics* 102: 200-205.
65. Fournier-Level, A., Le Cunff, L., Gomez, C., Doligez, A., Ageorges, A., Roux, C., Bertrand, Y., Souquet, J.-M., Cheynier, V., This, P. (2009) Quantitative genetic bases of anthocyanin variation in grape (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) berry: a Quantitative Trait Locus to Quantitative Trait Nucleotide integrated study. *Genetics* 183: 1127-1139.

66. Fournier-Level, A., Lacombe, T., LeCunff, L., Boursiquot, J.M., This, P. (2010) Evolution of the *VvMybA* gene family, the major determinant of berry colour in cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Heredity* 104: 351-362.
67. Fűri, J. (1977) Kocsis Pál szőlőfajtáinak és hibridjeinek rövid leírása. In: Illés S. (1977) A homok óriása. Kocsis Pál életregénye. Mezőgazdasági Könyvkiadó. Budapest.
68. Galbács, Zs., Molnár, S., Halász, G., Kozma, P., Hoffmann, S., Kovács, L., Veres, A., Galli, Zs., Szőke, A., Heszky, L., Kiss, E. (2009) Identification of grapevine cultivars using microsatellite-based DNA barcodes. *Vitis* 48 (1): 17-24.
69. Garcia-Munoz, S., Lacombe, T., DeAndres, M., Gaforio, L., Munoz-Organero, G., Laucou, V., This, P., Cabello, F. (2011) Grape varieties (*Vitis vinifera* L.) from the Balearic Islands: genetic characterization and relationship with Iberian Peninsula and Mediterranean Basin. *Genetic Resources and Crop Evolution* 59 (4): 589-605.
70. Grando, M.S., Bellin, D., Edwards, K.J., Pozzi, C., Stefanin, M., Velasco, R. (2003) Molecular linkage maps of *Vitis vinifera* L. and *Vitis riparia* Michx. *Theoretical and Applied Genetics* 106: 1213–1224.
71. Györffyné Jahnke, G., Korbuly, J., Majer, J., Lakatos, A., Molnár, J. (2007) Analysis of grapevine varieties by molecular markers. XXXth OIV World Congress. 10-16 June 2007. Budapest. CD\documents\viticulture\161.
72. Györffyné Jahnke, G., Majer, J., Németh, Cs., Knolmajerné Szigeti, Gy. (2011) Kitől van a gyerek? Szőlőfajták származása a genetikai kutatások tükrében. LIII. Georgikon Napok. 317-325.
73. Hajdu, E. (2003) Magyar szőlőfajták. Mezőgazda Kiadó. Budapest.
74. Hajdu, E. (2010a) Magyar szőlőfajták. Mezőgazda Kiadó. Budapest.
75. Hajdu, E. (2010b) A Kadarka nemesítés eredményei. *Kertgazdaság*. 42 (1): 27-37.
76. Hajdu, E. (2013) Magyar szőlőfajták. Mezőgazda Kiadó. Budapest.
77. Hajdu, E., Ésik, A. (2001) Új magyar szőlőfajták. Mezőgazda Kiadó. Budapest.
78. Halász, G., Veres, A., Kozma, P., Kiss, E., Balogh, A., Galli, Zs., Szőke, A., Hoffmann, S., Heszky, L. (2005) Microsatellite fingerprinting of grapevine (*Vitis vinifera* L.) varieties of Carpathian Basin. *Vitis* 44: 173-180.
79. Halász, G. (2008) Szőlő- és almafajták jellemzése mikroszatellit markerekkel. https://szie.hu/file/tti/archivum/Halasz_Gabor-Disszertacio.pdf
80. Hegedüs, Á. (1966) A szőlő. Magyarország kultúrflórája IV. Akadémia Kiadó. Budapest.
81. Hillebrand, W. (1972) Taschenbuch der Rebsorten. Dr. Bilz & Dr. Fraund KG, Wiesbaden.
82. Hvarleva, T., Rusanov, K., Lefort, F., Tsvetkov, I., Atanassov, A., Atannasov, I. (2004) Genotyping of Bulgarian *Vitis vinifera* L. cultivars by microsatellite analysis. *Vitis* 43: 27-34.
83. Ibanez, J., De Andres, M.T., Molino, A., Borrego, J. (2003) Genetic study of the key Spanish varieties using microsatellite analysis. *American Journal of Enology and Viticulture* 54: 22–30.
84. Jaccard, P. (1908) Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 44: 223-270.
85. Jaillon, O., Aury, J.M., Noel, B., Policrit, A., Clepet, C., Casagrande, A., Choisne, N., Aubourg, S., Vitulo, N., Jubin, C., Vezzi, A., Legeai, F., Huguency, P., Dasilva, P., Horner, D., Mica, E., Jublot, D., Poulain, J., Bruyere, C., Billault, A., Segurens, B., Gouyvenoux, M., Ugarte, E., Cattonaro, F., Anthouard, V., Vico, V., Del Fabro, C.,

- Alaux, M., Di Gaspero, G., Dumas, V., Felice, N., Paillard, S., Juman, I., Moroldo, M., Scalabrin, S., Canaguier, A., Le Clainche, I., Malacrida, G., Durand, E., Pesole, G., Laucou, V., Chatelet, P., Merdinoglu, D., Delledonne, M., Pezzotti, M., Lecharny, A., Scarpelli, C., Artiguenave, F., Pé, E., Valle, G., Morgante, M., Caboche, M., Adam-Blondon, A-F., Weissenbach, J., Quétier, F., Wincker, P. (2007) The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature* 449: 463-468.
86. Katula-Debreceni, D., Lencsés, A.K., Szőke, A., Veres, A., Hoffmann, S., Kozma, P., Kovács, L.G., Heszky, L., Kiss, E. (2010) Marker-assisted selection for two dominant powdery mildew resistance genes introgressed into a hybrid grape family. *Scientia Horticulturae* 126: 448–453.
87. Katuláné Debreceni, D., Szőke, A., Veres, A., Heszky, L., Kiss, E. (2010) Management and conservation of grapevine genetic resources and the GrapeGen06 project. *Hungarian Agricultural Research* 19 (3): 9-12.
88. Kerekes, A., De Lorenzis, G., Szőke, A., Kiss, E., Failla, O. (2015) Analysis of VvMybA1 and VvMybA2 genes in grape bud sports. *Vitis* (54) 45-48.
89. Kiss, E. (2005) Molekuláris növénynevelés. In: Heszky, L., Fésüs, L., Hornok, L. *Mezőgazdasági biotechnológia*. Agroiinform Kiadó. Budapest.
90. Kiss, E., Kozma, P., Halasz, G., Molnar, S., Galbacs, Zs., Hoffmann, S., Veres, A., Galli, Zs., Szőke, A., Heszky, L. (2006) Pedigree of Carpathian basin and Hungarian grapevine cultivars based on microsatellite analysis. In: Peterlunger, E., DiGaspero, G., Cipriani, G. (eds) *Proceedings of the 9th International Conference on Grape Genetics and Breeding*, Udine. *Acta Horticulturae* 221-224.
91. Kiss, E., Gyulai, G., Veres, A., Szőke, A., Tóth-Lencsés, A.K., Kerekes, A., Heszky, L. (2014) Molekuláris markerek alkalmazása szántóföldi és kertészeti növények nevelésében. In: Veisz Ottó (szerk.) *Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban: XX. Növénynevelési Tudományos Nap*. Budapest: MTA Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Tudományos Bizottsága, pp. 230-234.
92. Kobayashi, S., Ishimaru, M., Ding, C.K., Yakushiji, H., Goto, N. (2001) Comparison of UDP-glucose:flavonoid 3-O-glucosyltransferase (UFGT) gene sequences between white grapes (*Vitis vinifera*) and their sports with red skin. *Plant Science* 160: 543-550.
93. Kobayashi, S., Ishimaru, M., Hiraoka, K., Honda, C. (2002) Myb-related genes of the Kyoho grape (*Vitis labruscana*) regulate anthocyanin biosynthesis. *Planta* 215: 924-933.
94. Kobayashi, S., Goto-Yamamoto, N., Hirochika, H. (2004) Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. *Science* 304: 982.
95. Konieczny, A., Ausubel, F.M. (1994) A procedure for mapping Arabidopsis mutations using co-dominant ecotypespecific PCR-based markers. *The Plant Journal* 4: 403-410.
96. Kozma, P. (1963) A szőlő termékenységének és szelektálásának virágbiológiai alapjai. Akadémiai Kiadó. Budapest.
97. Kozma, P. (1974) A szőlő teljesítőképesség növelésének lehetőségei keresztezéses neveléssel. Akadémiai székfoglaló előadás. *Agrártudományi Közlemények* 33: 241-268.
98. Kozma, P., Balogh, A., Kiss, E., Galli, Zs., Koncz, T., Heszky, L. (2003) Study of origin of cultivar “Csaba gyöngye” (Pearl of Csaba). *Acta Horticulturae* 603: 585-591.

99. Kozma, P., Werner, J., Bíróné, T.G. (2005) A Kadarka szőlőfajta szelekciója újabb értékes klónok kiválasztásához. Lippay János - Ormos Imre - Vas Károly Tudományos Ülésszak. 2005. okt. 20. Budapest. Kertgazdaság különszám 113-118.
100. Kozma, P., Werner, J., Csikásziné Krizsics, A., Hoffmann, S. (2010) Német Márton hagyatéka Pécssett, kutatásainak hatása a mai szőlőkultúrára. Kertgazdaság 42 (3-4): 56-72.
101. Labra, M., Moriondo, G., Schneider, A., Grassi, F., Failla, O., Scienza, O., Sala, F. (2002) Biodiversity of grapevines (*Vitis vinifera* L.) grown in Aosta Valley. Vitis 41: 89-92.
102. Lacombe, T., Boursiquot, J.M., Laucou, V., DiVecchi-Staraz, M., Péros, J.P., This, P. (2013) Large-scale parentage analysis in an extended set of grapevine cultivars. Theoretical and Applied Genetics 126 (2): 401-414.
103. Ladoukakis, E.D., Lefort, F., Sotiri, P., Bacu, A., Kongjika, E., Roubelakis-Angelakis, K.A. (2005) Genetic characterization of Albanian grapevine cultivars by microsatellite markers. Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin 39: 109-119.
104. Lefort, F., Roubelakis-Angelakis, K. (2001) Genetics comparison of Greek cultivars of *Vitis vinifera* L. by nuclear microsatellite profiling. American Journal of Enology and Viticulture 52: 101-108.
105. Lefort, F., Kyvelos, C., Zervou, M., Edwards, K., Roubelakis-Angelakis, K. (2002) Characterization of new microsatellite loci from *Vitis vinifera* and their conservation in some *Vitis* species and hybrids. Molecular Ecology Notes 2: 20-21.
106. Lijavetzky, D., Ruiz-Garcia, L., Cabezas, J.A., De Andres, M.T., Bravo, G., Ibanez, A., Carreno, J., Cabello, F., Ibanez, J., Martinez-Zapater, J.M. (2006) Molecular genetics of berry colour variation in table grape. Molecular Genetics and Genomics 276 (5): 427-435.
107. Litt, M., Luty, J.A. (1989) A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. American Journal of Human Genetics 44: 397-401.
108. Lodhi, M.A., Daly, M.J., Ye, G.N., Weeden, N.F., Reisch, B.I. (1995) A molecular marker based linkage map of *Vitis*. Genome 38: 786-794.
109. Lopes, M., Sefc, K., Eiras, D., Steinkeller, H., Laimer, DaCamaraMachado M., DaCamaraMachado, A. (1999) The use microsatellites from germplasm management in Portuguese grapevine collection. Theoretical and Applied Genetics 99: 733-739.
110. Lopez, M., Cid, N., Gonzalez, M.V., Cuenca, B., Prado, M.J., Rey, M. (2009) Microsatellite and AFLP analysis of autochthonous grapevine cultivars from Galicia (Spain). American Journal of Enology and Viticulture 60: 215-222.
111. Maletic, E., Sefc, K.M., Steinkellner, H., Kontic, J.K., Pejic, I. (1999) Genetic characterization of Croatian grapevine cultivars and detection of synonymous cultivars in neighbouring regions. Vitis 38: 79-83.
112. Maletic, E., Pejic, I., Karoglan Kontic, J., Palijac, J., Dunjl, G.S., Vokurka, A., Lacombe, T., Mirosevic, N., Meredith, C.P. (2004) Zinfandel, Dobricic, and Plavac mali: The Genetic Relationship among Three Cultivars of the Dalmatian Coast os Croatia. American Journal of Enology and Viticulture 55 (2): 174-180.

113. Maras, V., Bozovic, V., Giannetto, S., Crespan, M. (2014) SSR Molecular Marker analysis of the grapevine germplasm of Montenegro. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 48: 87-97.
114. Martin, J.P., Borrego, J., Cabello, F., Ortiz, J.M. (2003) Characterisation of Spanish grapevine cultivar diversity using sequence-tagged microsatellite site markers. *Genome* 46: 10–18.
115. Martin, J.P., Santiago, J.L., Pinto-Carnide, O., Leal, F., Martinez, M.C., Ortiz, J.M. (2006) Determination of relationships among autochthonous grapevine varieties (*Vitis vinifera* L.) in the Northwest of the Iberian Peninsula by using microsatellite markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53: 1255–1261.
116. Maul, E. (2004) Harmonization of IPGRI, OIV and UPOV descriptors for *VITIS*. IPGRI. 2004. Working Group on *Vitis*. First meeting – 12-14 June 2003 – Palic, Serbia and Montenegro.
117. Maul, E. (2008) Status of the European *Vitis* Database. First Meeting. 12-14 June 2003, Palić, Serbia and Montenegro. 25-34.
118. Maul, E., This, P. (2008) Status of the European *Vitis* Database. First Meeting, 12-14 June 2003, Palić, Serbia and Montenegro. 13-22.
119. Maul, E., Einbach, R., Zyprian, E., Töpfer, R. (2015) The prolific grape variety (*Vitis vinifera* L.) “Heunisch Weiss” (= “Gouais blanc”): bud mutants, “colored” homonyms and further offspring. *Vitis* 54: 79–86.
120. Meneghetti, S., Costacurta, A., Crespan, M., Maul, E., Hack, R., Regner, F. (2009) Deepening inside the homonyms of 'Wildbacher' by means of SSR markers. *Vitis* 48 (3): 123–129.
121. Merdinoglu, D., Butterlin, G., Bevilacqua, L., Chiquet, V., Adam-Blondon, A.F., Decroogq, S. (2005) Development and characterisation of large set of microsatellite markers in grapevine (*Vitis vinifera* L.) suitable of multiplex PCR. *Molecular Breeding* 15: 349-366.
122. Migliaro, D., Crespan, M., Munoz-Organero, G., Velasco, R. Moser, C. Vezzulli, S. (2014) Structural dynamics at the berry colour locus in *Vitis vinifera* L. somatic variants. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 20: 485-495.
123. Miskolczy, M. (1867) Magyar szőlőisme. Girókuti P. Ferencz. Pest.
124. Mitani, N., Azuma, A., Fukai, E., Hirochika, H., Kobayashi, S. (2009) A retrotransposon-inserted *VvmybA1a* allele has been spread among cultivars of *Vitis vinifera* but not North American or East Asian *Vitis* species. *Vitis* 48: 55-56.
125. Molnár, I. (1888) A szőlőművelés és borászat kézikönyve. Atheneum R. Társulat. Budapest.
126. Molnár, I. (1897) A szőlőművelés és borászat kézikönyve. Atheneum R. Társulat. Budapest.
127. Molnár, L. (1909) A ménésmagyarádi borvidék történeti adatai. Borászai Lapok. „Pátria” Irodalmi Vállalat és Nyomdai Részvénytársaság. Budapest.
128. Mullis, K., Faloona, F. (1987) Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction. *Methods in Enzymology* 155: 335-350.
129. NÉBIH (Nemzeti Élelmiszerlánc- biztonsági Hivatal) (2009) Szőlő- és Gyümölcsfajták Nemzeti Fajtajegyzéke.
130. NÉBIH (Nemzeti Élelmiszerlánc- biztonsági Hivatal) (2016) Szőlő- és Gyümölcsfajták Nemzeti Fajtajegyzéke.

131. Németh, M. (1966) Borszőlőfajták határozókulcsa. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
132. Németh, M. (1967) Ampelográfiai album. Termesztett borszőlőfajták I. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
133. Németh, M. (1970) Ampelográfiai album. Termesztett borszőlőfajták II. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
134. Olmo, H.P. (1996) The origin and domestication of the vinifera grape. In: McGovern P.E., Fleming S.J., Katz S.H. (eds). The origins and ancient history of wine. Gordon and Breach, New York.
135. Oritz, J.M., Martin, J.P., Borrego, J., Chavez, J., Rodriguez, I., Munoz, G., Cabello, F. (2004) Molecular and morphological characterization of a *Vitis* gene bank for the establishment of a base collection. *Genetic Resources and Crop Evolution* 51: 403-409.
136. Paran, I., Michelmore, R.W. (1993) Development of reliable markers linked to downy mildew resistance genes in lettuce. *Theoretical and Applied Genetics* 85: 985-993.
137. Park, S.D.E. (2001) Trypanotolerance in West African Cattle and the Population Genetic Effects of Selection. University of Dublin. PhD thesis.
138. Pellerone, F., Edwards, K., Thomas, M. (2001) Grapevine microsatellite repeats: isolation, characterization and use of genotyping of germplasm from Southern Italy. *Vitis* 40: 179-186.
139. Pelsy, F. (2010) Molecular and cellular mechanisms of diversity within grapevine varieties. *Heredity* 104: 331-340.
140. Petrovits, I. (1896) A Kadarka. *Borászati Lapok*. Budapest.
141. Pettenkoffer, S. (1930) Szőlőművelés. „Pátria” Irodalmi Vállalat és Nyomdai Részvénytársaság. Budapest.
142. Phytowelt, (2002) Study on the use of the varieties of interspecific vines http://ec.europa.eu/agriculture/markets/wine/studies/vine_en.pdf
143. Primmer, C.R., Borge, T., Lindell, J., Sætre, G.P. (2002) Single-nucleotide polymorphism characterization in species with limited available sequence information: high nucleotide diversity revealed in the avian genome. *Molecular Ecology* 11: 603-612.
144. Rác, J. (1997): Kétszáz Magyar szőlőnév. Magyar Nyelvtudományi Társaság. Budapest.
145. Rapaics, R. (1938) A kadarkaszőlő és vörösboraink. *Borászati Lapok*.
146. Rapaics, R. (1940) A magyar gyümölcs. Királyi Magyar Természettudományi Társulat. Budapest.
147. Regner, F., Hack, R., Santiago, J.L. (2006) Highly variable *Vitis* microsatellite loci for the identification of Pinote Noir clones. *Vitis* 45: 85-91.
148. Saiki, R., Gelfand, D., Stoffel, S., Scharf, S., Higuchi, R., Horn, G., Mullis, K., Erlich, H. (1988) Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science* 239: 487-91.
149. Salayeva, S.J., Ojaghi, J.M., Pashayeva, A.N., Izzatullayeva, V.I., Akhundova, E.M., Akperov, Z.I. (2016) Genetic Diversity of *Vitis vinifera* L. in Azerbaijan. *Genetika* 52 (4): 445-52.
150. Salmaso, M., Dallavalle, R., Lucchin, M. (2008) Gene pool variation and phylogenetic relationships of an indigenous northeast Italian grapevine collection revealed by nuclear and chloroplast SSRs. *Genome* 51: 838-855.
151. Santana, J.C., Hidalgo, E., DeLucas, A.I., Recio, P., Ortiz, J.M., Martin, J.P., Yuste, J., Arranz, C., Rubio, J.A. (2008) Identification and relationships of accessions grown in the grapevine (*Vitis vinifera* L.) germplasm bank of Castillay León (Spain) and the varieties

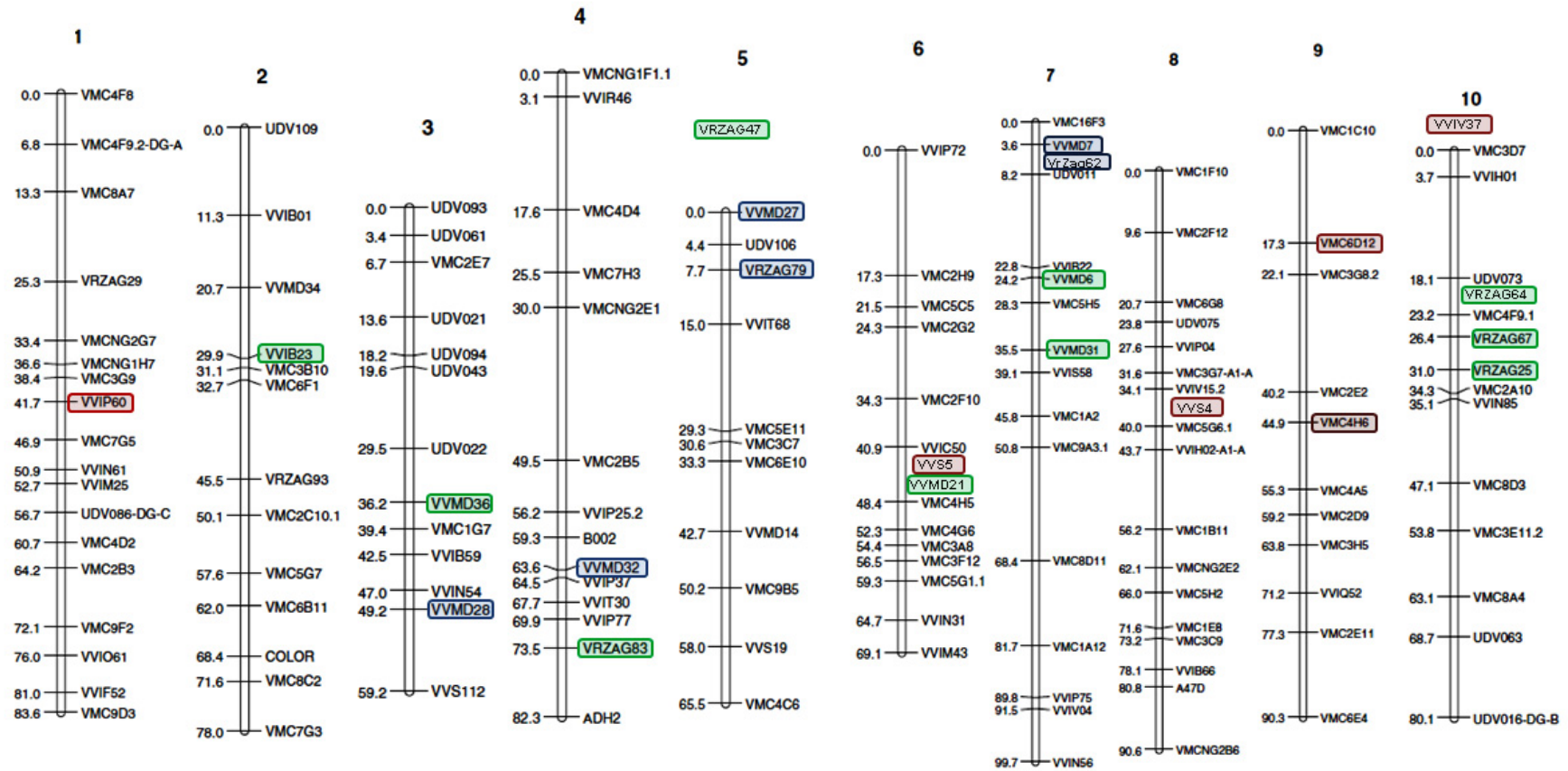
- authorized in the VQPRD areas of the region by SSR-marker analysis. *Genetic Resources and Crop Evolution* 55: 573–583.
- 152.Scott, K.D., Egglar, P., Seaton, G., Rosetto, E.M., Ablett, E.M., Lee, L.S., Henry, R.J. (2000) Analysis of SSRs derived from grape ESTs. *Theoretical and Applied Genetics* 100: 723-726.
- 153.Sefc, K.M., Steinkellner, H., Wagner, H.W., Glössl, J., Regner, F. (1997) Application of microsatellite markers to parentage studies in grapevine. *Vitis* 36: 179-183.
- 154.Sefc, K.M., Steinkellner, H., Gloessl, J., Kampfner, S., Regner, F. (1998) Reconstruction of a grapevine pedigree by microsatellite analysis. *Theoretical and Applied Genetics* 97: 227–231.
- 155.Sefc, K.M., Regner, F., Turetschek, E., Glössl, J., Steinkellner, H. (1999) Identification of microsatellite sequences in *Vitis riparia* and their applicability for genotyping of different *Vitis* species. *Genome* 42: 367-373.
- 156.Sensi, E., Vignani, R., Rohde, W., Biricolti, S. (1996) Characterization of genetic biodiversity with *Vitis vinifera* L. Sangiovese and Colorino genotypes by AFLP and ISTR DNA marker technology. *Vitis* 35 (4): 183-188.
- 157.Skelton, S. (2010) UK Vineyards Guide. Skelton Publ. London. UK.
- 158.Slinkard, K.W., Singleton, V.L. (1984) Phenol content of grape skins and the loss of ability to make anthocyanins by mutation. *Vitis* 23: 175–178.
- 159.Streim, M.J. (2000) Grape hybrid varieties and accessions parentage and their genetic present of *Vitis* species. <http://michaelstriem.com/files/Species.pdf>
- 160.Tautz, D. (1989) Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Research* 17: 6463-6471.
- 161.Terray, L. (1942) Rác-ürmös. *Borászati Lapok*. Budapest.
- 162.Tersánczky, J. (1869) A jobb szőlőművelés, borkészítés és pinczegazdálkodás korszerű könyve. Fischel Fülöp nyomdájában és bizományában. Nagy-Kanizsa.
- 163.This, P., Jung, A., Boccacci, J., Botta, R., Costantini, L., Crespan, M., Dangl, G.S., Eisenheld, C., Ferreira-Monteiro, F., Grando, S., Ibanez, J., Lacombe, T., Laucou, V., Magalhaes, R., Meredith, C.P., Milani, N., Peterlunger, E., Regner, F., Zulini, L., Maul, E. (2004) Development of a standard set of microsatellite reference alleles for identification of grape cultivars. *Theoretical and Applied Genetics* 109: 1448-1458.
- 164.This, P., Lacombe, T., Cadle-Davidson, M., Owens, C.L. (2007) Wine grape (*Vitis vinifera* L.) color associates with allelic variation in the domestication gene *VvmybA1*. *Theoretical and Applied Genetics* 114: 723-730.
- 165.Thomas, M.R., Matsumoto, S., Cain, P., Scott, N.S. (1993) Repetitive DNA of grapevine: classes present and sequences suitable for cultivar identification. *Theoretical and Applied Genetics* 86: 173–180.
- 166.Thomas, M.R., Scott, N.S. (1993) Microsatellite repeats in grapevine reveal DNA polymorphism when analysed as sequence-tagged sites (STSs). *Theoretical and Applied Genetics* 86: 985-990.
- 167.Thomas, M.R., Caon, P., Scott, N.S. (1994) DNA typing of grapevines: A universal methodology and database for describing cultivars and evaluating genetic relatedness. *Plant Molecular Biology* 25: 939-949.
- 168.Tompa, I., Bányai, G.B. (2008) Kint a hegyen kadarkával. *Borigo* 10: 23.

169. Tóth-Lencsés A.K., Kerekes, A., Szőke, A., Lajter, B.F., Lönhard, T., Kiss, E., Kocsis, L. (2015a) Marker assisted selection for berry colour in a ‘‘Nektár’’ x ‘‘Jacquez’’ grape progeny. *Vitis* 54: 51-52.
170. Tóth-Lencsés A.K., Kozma, P., Szőke, A., Kerekes, A., Veres, A., Kiss, E. (2015b) Parentage analysis in Hungarian grapevine cultivars of 'Seibel'-'Seyve-Villard' origin. *Vitis* 54: 27–29.
171. Tóth-Lencsés, A.K., Kerekes, A., Veres, A., Szőke, A., Kiss, E. (2015c) Keresztezéses nemesítéssel előállított szőlőfajták származásának vizsgálata DNS elemzéssel. *Borászati füzetek. Külön Kiadvány.* 117-119.
172. Tóth-Lencsés, A.K., Werner, J., Kerekes, A., Szőke, A., Veres, A., Kozma, P., Kiss, E. (2016) 'Kadarka' változatok, klónok, a 'Kadarkával' együtt termesztett kísérő fajták és a 'Bíbor kadarka' molekuláris genetikai jellemzése. *Kertgazdaság* 48 (1): 42-57.
173. Ulanovsky, S., Gogorcena, Y., MartinezDeToda, F., Borrego, J., Ibanez, J., Oritz, J.M. (2001) Characterisation of grapevine accessions at germplasm banks with RAPD and microsatellite markers. *Acta Horticulturae* 546: 271–279.
174. Upadhyay, A., Aher, L.B., Manisha, P., Shinde, M.P., Mundankar, K.Y., Datre, A., Karibasappa, G.S. (2013) Microsatellite analysis to rationalize grape germplasm in India and development of a molecular database. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization.* 11 (3): 225–233.
175. Velasco, R., Zharkikh, A., Troggio, M., Cartwright, D.A., Cestaro, A. (2007) A high quality draft consensus sequence of the genome of a heterozygous grapevine variety. *PLOS ONE* 2 (12): e1326. doi:10.1371/journal.pone.0001326.
176. Vezzulli, S., Troggio, M., Coppola, G., Jermakow, A., Cartwright, D., Zharkikh, A., Stefanini, M., Grando, M.S., Viola, R., Adam-Blondon, A.F., Thomas, M., This, P., Velasco, R. (2008) A reference integrated map for cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.) from three crosses, based on 283 SSR and 501 SNP-based markers. *Theoretical and Applied Genetics* 117: 499–511.
177. Vezzulli, S., Leonardelli, L., Malossini, U., Stefanini, M., Velasco, R., Moser, C. (2012) Pinot blanc and Pinot gris arose as independent somatic mutations of Pinot noir. *Journal of Experimental Botany* 63: 6359-6369.
178. Vilanova, M., DeLaFuente, M., FernandezGonzalez, M., Masa, A. (2009) Identification of new synonymies in minority grapevine cultivars from Galicia (Spain) using microsatellite analysis. *American Journal of Enology and Viticulture* 60: 236–240.
179. Vokurka, A., Maletic, E., Benjak, A., Karoglan-Kintic, J., Pejic, I. (2003) Application of molecular markers for analysis of presumed synonyms and homonyms within Croatian grapevine cultivars. *Acta Horticulturae* 603: 581-584.
180. Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Van De Lee, T., Hornes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M., Zabeau, M. (1995) AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23: 4407–4414.
181. Vouillamoz, J., Maigre, D., Meredith, C.P. (2003) Microsatellite analysis of ancient alpine grape cultivars: pedigree reconstruction of *Vitis vinifera* L. ‘‘Cornalin du Valais’’ *Theoretical and Applied Genetics* 107: 448–454.
182. Vouillamoz, J.F., Grando, M.S. (2006) Genealogy of wine grape cultivars: Pinot is related to Syrah. *Heredity* 97: 102–110.

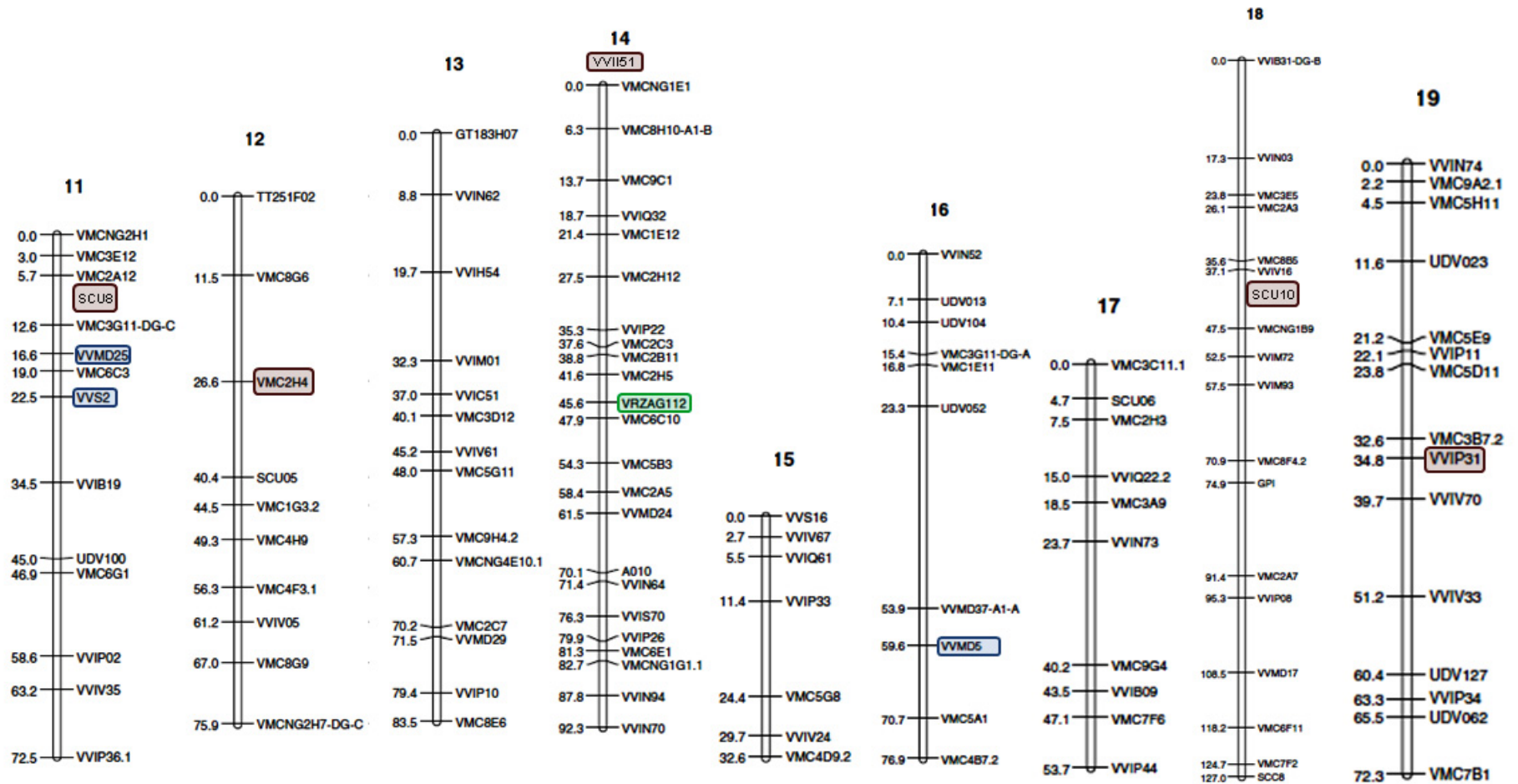
183. Vouillamoz, J.F., Monaco, A., Costantini, L., Stefanini, M., Scienza, A., Grando, M.S. (2007) The parentage of “Sangiovese”, the most important Italian wine grape. *Vitis* 46: 19–22.
184. Wagner, H.W., Sefc, K.M. (1999) *IDENTITY 1.0*. Centre for Applied Genetics. University of Agricultural Sciences. Vienna.
185. Walker, A.R., Lee, E., Robinson, S.P. (2006) Two new grape cultivars, bud sports of Cabernet Sauvignon bearing pale-coloured berries, are the result of deletion of two regulatory genes of the berry colour locus. *Plant Molecular Biology* 62 (4–5): 623–635.
186. Walker, A.R., Lee, E., Bogs, J., McDavid, D.A.J., Thomas, M.R., Robinson, S.P. (2007) White grapes arose through the mutation of two similar and adjacent regulatory genes. *Plant Journal* 49: 772–785.
187. Weber, J.L., May, P.L. (1989) Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the polymerase chain reaction. *American Journal of Human Genetics* 44: 388-396.
188. Welsh, J., McClelland, M. (1990) Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Research* 18 (24): 7213-7218.
189. Wenz, H.M., Robertson, J.M., Menchen, S., Oaks, F., Demorest, D.M., Scheibler, D., Rosenblum, B.B., Wike, C., Gilbert, D.A., Efcavitch, J.W. (1998) High-precision genotyping by denaturing capillary electrophoresis. *Genome Research* 3: 69-80.
190. Werner, J. (2013) Az Olasz rizling P. 2 és a Kadarka szőlőfajta klónszelekciós nemesítése. http://konyvtar.unipannon.hu/doktori/2013/Werner_Janos_dissertation.pdf
191. Werner, J., Tóth-Lencsés, A.K., Veres, A., Kiss, E., Kozma, P. (2013) Morphological and molecular characterization of varieties and selected clones of “Kadarka” grape. *Mitteilungen Klosterneuburg* 63 (1): 38-50.
192. Williams, J.G.K., Kubelik, A.R., Livak, K.J., Rafalski, J.A., Tingey, S.V. (1990) DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18: 6531-6535.
193. Yakushiji, H., Kobayashi, S., Goto-Yamamoto, N., Tae Jeong, S., Sueta, T., Mitani, N., Azuma, A. (2006) A Skin color mutation of grapevine, from lack-skinned Pinot Noir to white-skinned Pinot Blanc, is caused by deletion of the functional *VvmybA1* allele. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 70: 1506-1508.
194. Zulini, L., Russo, M., Peterlunger, E. (2002) Genotyping wine and table grape cultivars from Apulia (Southern Italy) using microsatellites markers. *Vitis* 41: 183-187.

8 MELLÉKLETEK

1-es számú melléklet:



32. ábra: Az általunk vizsgált 31 SSR primer kromoszómákon való lokalizációja. Az SSR markerek sorrendjét és távolságát DOLIGEZ et al. (2006) által publikált 5 térképezett populáció konszenzus térképe mutatja be. Az átlagos távolság az SSR lokuszok között 3,3 cM. A kék hátterűek a 9. táblázatban, a zöld hátterűek a 10. táblázatban, a piros hátterűek a 11. táblázatban találhatóak.



32. ábra: Az általunk vizsgált 31 SSR primer kromoszómákon való lokalizációjuk. Az SSR markerek sorrendjét és távolságát DOLIGÉZ et al. (2006) által publikált 5 térképezett populáció konszenzus térképe mutatja be. Az átlagos távolság az SSR lokuszok között 3,3 cM. A kék háttérűek a 9. táblázatban, a zöld háttérűek a 10. táblázatban, a piros háttérűek a 11. táblázatban találhatóak (folytatás).

2-es számú melléklet:

27. táblázat: A 383 minta jellemzése 9 mikroszatellit lokuszban. Az allélméreteket bp-ban adjuk meg. (Az azonos színű cellák az azonos csoportba sorolt magoncokat emeli ki)

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
1.	1.	'Fügelevelű kadarka'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
2.	2.	'Fűszeres kadarka' P.9	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
3.	3.	'Kadarka kék bolondoshím'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
4.	4.	'Kadarka kék csillagvirágú'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
5.	5.	'Kadarka nemes' P.8	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
6.	6.	'Keresztes levelű kadarka'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
7.	7.	'Kék kadarka'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
8.	8.	'Lila kereszteslevelű kadarka'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
9.	9.	'Lúdtalpú kadarka'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
10.	10.	'Ménesi kadarka'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
11.	11.	'Szürke kadarka'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
12.	12.	'Zöld keresztes levelű kadarka'	134	154	228	228	251	259	244	260	186	196	230	262	273	273	192	208	252	252
13.	13.	'Cigányszőlő'	134	134	228	242	253	259	244	244	182	196	248	248	261	267	208	208	240	254
14.	14.	'Csókaszőlő'	134	146	234	234	251	251	246	260	182	186	238	262	253	259	208	208	240	254
15.	15.	'Prokupác'	144	154	228	242	253	253	254	260	182	182	274	274	241	273	198	208	246	262
16.	16.	'Rácfekete'	134	134	228	242	253	259	244	244	182	196	248	248	261	267	208	208	240	254
17.	17.	'Mészi kadarka'	134	146	228	234	251	251	244	260	182	186	238	262	253	273	208	208	240	240
18.	18.	'Olasz kadarka'	134	154	228	240	253	259	244	244	182	186	230	250	251	273	208	208	252	262
19.	19.	'Öreg kadarka'	134	144	228	234	251	251	254	260	186	196	246	262	253	273	192	208	252	252
20.	20.	'Török kadarka'	134	154	228	248	251	259	244	260	186	196	230	250	265	273	192	200	252	254
21.	21.	'Virághegyi kadarka'	134	154	228	240	253	259	244	244	182	186	230	250	251	273	208	208	252	262
22.	22.	'Bíbor kadarka'	134	144	228	228	243	259	244	260	196	196	262	262	273	273	192	208	252	258
23.	23.	'Erdei fehér'	134	144	228	236	241	251	244	260	186	186	250	260	273	273	192	208	252	252
24.	24.	'Fehér kadarka'	134	144	228	242	251	259	244	244	196	196	230	250	251	273	192	208	252	252
25.	25.	'Fekete muskotály'	134	134	228	236	235	251	244	252	182	196	248	270	265	273	190	200	252	252
26.	26.	'Halápi szagos'	134	134	228	228	241	251	254	260	182	196	238	248	261	273	190	200	252	252
27.	27.	'Szagos kadarka'	134	134	228	228	241	251	254	260	182	196	238	248	261	273	190	200	252	252
28.	28.	'Génuai zamatos'	134	152	228	238	251	251	252	258	180	184	260	260	253	273	198	198	250	250
29.	29.	'Batuta nigra'	134	144	234	248	243	251	244	254	182	196	238	238	253	253	192	208	252	252
30.	30.	'Mopah bautta'	134	144	234	248	243	251	244	254	182	196	238	238	253	253	192	208	252	252

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
31.	1.	'Seibel 4643'	126	134	228	252	247	259	240	244	182	190	254	262	241	251	182	192	246	264
32.	2.	'Seibel 4986'	134	134	228	252	245	247	240	244	182	190	254	260	251	273	192	192	242	264
33.	3.	'Seibel 5279'	134	144	228	252	247	259	240	258	182	186	246	262	237	251	186	192	246	260
34.	4.	'Seibel 5455'	126	134	228	252	247	259	240	244	182	190	254	262	241	251	182	198	246	264
35.	5.	'Seibel 7053'	134	140	228	238	255	265	244	244	190	190	230	238	251	257	198	208	252	264
36.	6.	'Seibel 8745'	134	140	246	266	247	255	244	244	182	190	236	238	257	257	192	198	246	264
37.	7.	'Seyve-Villard 5-247'	134	146	228	254	241	247	240	258	182	190	238	254	251	273	182	192	264	264
38.	8.	'Seyve-Villard 5-276'	134	134	228	254	241	247	240	240	190	190	238	254	251	273	182	192	264	264
39.	9.	'Seyve-Villard 12-286'	134	144	228	234	241	255	244	244	182	190	238	260	241	257	182	198	258	264
40.	10.	'Seyve-Villard 12-303'	136	144	234	238	241	241	258	258	182	190	236	238	241	257	182	198	258	264
41.	11.	'Seyve-Villard 12-309'	134	146	228	234	241	241	244	244	190	194	236	238	257	273	182	198	252	264
42.	12.	'Seyve-Villard 12-327'	134	144	228	238	241	251	244	244	182	182	238	246	241	257	182	208	258	264
43.	13.	'Seyve-Villard 12-347'	136	144	234	238	241	241	258	258	182	190	236	238	241	257	182	198	258	264
44.	14.	'Seyve-Villard 12-358'	134	144	238	240	241	255			182	190	236	260			182	198	258	264
45.	15.	'Seyve-Villard 12-346'	136	146	228	234	241	241	258	258	182	182	236	260	273	273	182	198	246	258
46.	16.	'Seyve-Villard 12-375'	134	144	234	238	241	255	244	258	182	190	236	238	241	257	182	198	258	264
47.	17.	'Seyve-Villard 12-390'	136	146	228	234	241	255	244	258	182	190	236	260	257	273	182	198	246	264
48.	18.	'Seyve-Villard 12-395'	134	144	238	238	241	251	244	258	182	182	236	238	257	273	182	208	252	258
49.	19.	'Seyve-Villard 18-315'	140	144	228	238	241	265	244	258	190	190	236	238	257	273	182	208	252	264
50.	20.	'Seyve-Villard 18-402'	136	136	234	246	241	247	244	258	190	194	230	238	241	273	192	198	246	264
51.	21.	'Seyve-Villard 20-365'	134	146	238	240	255	255	244	258	186	190	236	238	257	273	190	198	242	264
52.	22.	'Seyve-Villard 20-473'	134	136	240	240	255	255	244	258	182	190	238	246	257	273	190	198	242	264
53.	23.	'Seyve-Villard 23-473'	134	146	228	234	247	255	244	258	182	190	236	254	257	273	192	198	246	264
54.	1.	'Bianca'	134	152	230	238	245	255	244	252	186	190	220	238	257	273	198	198	242	264
55.	2.	'Csillám '	134	144	228	228	247	253	240	258	190	194	248	262	251	251	192	208	254	264
56.	3.	'Dunagyöngye'	134	144	228	252	247	251	240	252	182	182	248	260	251	273	192	208	246	264
57.	4.	'Eszter'	144	154	238	238	251	255	244	248	182	190	220	238	241	273	182	190	248	258
58.	5.	'Fanny'	134	150	238	238	241	253	244	252	182	186	236	236	257	273	182	192	258	258
59.	6.	'Flóra'	134	156	234	238	249	255	244	244	190	194	238	246	241	261	198	198	252	264
60.	7.	'Göcsei zamatos'	134	144	228	238	241	251	244	244	180	182	238	248	241	257	182	208	258	258
61.	8.	'Lidi'	134	156	238	238	247	255	244	248	182	182	238	246	257	273	198	198	258	258
62.	9.	'Medina'	134	134	228	238	247	255	244	244	180	190	248	260	241	265	192	198	254	264
63.	10.	'Nero'	134	154	228	238	251	255	244	244	180	182	236	270	241	257	192	198	258	262
64.	11.	'Palatina'	134	144	238	238	241	251	244	258	180	190	238	270	257	273	182	208	258	264
65.	12.	'Pölöskei muskotály'	144	144	234	238	241	247	258	258	182	182	236	246	257	257	182	192	258	258
66.	13.	'Reflex'	144	144	238	252	247	259	258	258	186	194	246	270	251	273	186	192	260	260
67.	14.	'Reform'	134	144	228	238	251	259	244	258	182	186	262	270	251	273	186	190	260	260
68.	15.	'Refrén'	134	150	228	234	251	259	240	252	186	194	262	270	251	273	186	190	260	260
69.	16.	'Sarolta'	136	144	238	238	241	247	258	258	190	190	238	246	257	273	182	192	262	262
70.	17.	'Suzy'	134	144	234	238	247	255	244	258	190	194	238	270	257	273	192	198	260	264

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
71.	18.	'Teréz'	136	144	238	238	241	247	258	258	182	196	236	236	257	273	182	208	258	260
72.	19.	'Vértes csillaga'	134	134	228	234	251	255	244	244	186	190	248	260	241	265	198	208	254	264
73.	20.	'Viktor'	134	152	228	230	241	243	244	252	182	186	220	238	257	273	198	198	242	262
74.	21.	'Viktória gyöngye'	136	136	228	240	247	251	240	258	186	186	246	270	271	273	192	208	254	262
75.	22.	'Zalagyöngye'	134	154	228	238	241	251	244	244	182	190	220	238	251	273	190	198	262	264
76.	1.	'Attila'	134	140	232	232	243	251	244	244	180	182	260	270	253	265	188	192	262	262
77.	2.	'Boglárka'	134	152	228	238	251	251	244	252	184	194	238	260	241	253	190	198	250	260
78.	3.	'Cegléd szépe'	134	144	228	230	243	247	242	258	186	194	252	270	241	241	192	198	260	262
79.	4.	'Cserszegi fűszeres'	134	156	226	238	251	255	244	244	182	190	220	230	251	273	198	208	254	258
80.	5.	'Favorit'	136	144	238	240	251	251	258	258	180	186	220	238	241	273	190	198	242	254
81.	6.	'Generosa'	144	152	226	234	243	261	252	252	186	190	238	280	241	257	192	198	240	254
82.	7.	'Kármin'	134	134	228	236	243	259	242	244	182	186	230	262	251	273	198	208	246	252
83.	8.	'Korona'	136	148	226	226	243	253	244	258	180	182	230	250	253	273	198	198	240	246
84.	9.	'Kozma Pálné muskotály'	136	150	238	238	251	253	244	252	182	196	246	270	273	273	196	208	258	260
85.	10.	'Mathias Jánosné muskotály'	134	134	228	232	243	251	244	252	180	190	246	270	241	265	188	198	258	262
86.	11.	'Narancsízű'	138	144	228	238	241	251	244	258	186	190	220	270	241	241	190	208	258	262
87.	12.	'Nektár'	134	156	228	238	251	255	244	258	182	182	220	270	251	265	198	208	254	254
88.	13.	'Pátria'	136	152	226	234	247	261	244	252	186	190	236	248	241	273	192	198	248	254
89.	14.	'Rozália'	136	152	238	240	261	261	252	272	190	190	238	248	241	241	198	198	248	254
90.	15.	'Zefír'	150	152	226	236	237	247	252	252	190	196	220	236	241	273	192	198	240	254
91.	16.	'Zengő'	134	144	226	230	243	245	244	252	186	194	270	280	257	273	192	198	242	254
92.	17.	'Zenit'	134	152	226	230	243	245	244	252	180	186	220	280	257	273	192	198	242	254
93.	18.	'Italia'	134	150	232	238	247	253	242	252	180	196	236	246	253	273	196	208	258	260
94.	19.	'Hamburgi muskotály'	136	150	232	238	251	253	252	258	180	186	238	246	273	273	190	196	242	258
95.	20.	'Kerner'	152	156	226	238	251	261	244	252	186	190	230	238	273	273	198	200	242	246
96.	21.	'Müller-Thurgau'	144	152	226	228	251	261	252	258	182	182	236	246	251	253	198	200	246	246
97.	22.	'Alexandriai muskotály'	134	150	228	232	253	255	252	252	180	196	246	270	265	273	190	208	250	258
98.	1.	'Bicane'	134	138	226	238	247	253	242	258	180	196	236	250	241	253	192	208	258	260
99.	2.	'Bouvier'	134	152	230	230	235	245	252	252	186	194	220	270	273	273	198	200	242	254
100.	3.	'Chasselass rouge royal'	134	144	228	236	243	251	244	258	186	190	220	270	241	241	198	208	254	262
101.	4.	'Csaba gyöngye'	134	154	238	238	251	251	244	244	182	182	220	270	273	273	190	208	258	262
102.	5.	'Ezerjő'	134	144	226	232	243	243	244	252	180	186	230	280	257	273	192	192	240	254
103.	6.	'Gloria Hungariae'	134	150	234	238	251	251	244	252	184	194	270	270	257	273	190	208	250	260
104.	7.	'Hárslevelű'	134	144	226	232	243	251	242	244	186	190	230	250	265	273	192	208	240	254
105.	8.	'Irsai olivér'	136	156	226	238	251	253	244	258	182	182	220	270	251	273	208	208	254	258
106.	9.	'Juhfark'	136	144	226	234	243	251	244	258	180	196	250	250	253	265	198	208	240	252
107.	10.	'Judit'	134	144	228	238	243	251	252	258	182	182	270	270	265	273	192	208	254	262

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
108.	11.	‘Kékfrankos’	144	144	228	242	243	253	252	258	180	194	248	248	251	273	198	208	240	254
109.	12.	‘Kék trolingi’	136	156	238	240	251	251	244	258	182	186	238	246	253	273	196	198	242	262
110.	13.	‘Leányka’	134	134	226	236	251	255	252	258	186	196	250	262	251	253	196	198	240	254
111.	14.	‘Medoc noir’	134	134	228	238	247	251	244	244	180	186	220	248	241	265	192	208	254	258
112.	15.	‘Olaszrizling’	136	152	226	238	251	261	258	272	186	190	248	260	241	273	198	200	254	254
113.	16.	‘Olimpia’	134	136	238	238	247	251	244	258	186	196	236	270	273	273	182	208	254	260
114.	17.	‘Ottonel muskotály’	134	144	228	230	243	247	252	258	180	190	260	270	241	265	192	198	258	262
115.	18.	‘Pannónia kincse’	134	144	228	238	247	251	244	258	186	194	238	270	241	273	190	192	254	260
116.	19.	‘Petit bouschet’	134	150	232	236	243	247	242	252	182	190	238	262	251	273	190	198	246	246
117.	20.	‘Rajnai rizling’	144	152	226	232	253	261	252	258	182	190	230	236	251	273	200	208	246	246
118.	21.	‘Rosa menna’	140	144	232	246	243	251	244	252	182	186	238	260	253	273	190	192	254	262
119.	22.	‘Szőlőskertek királynője’	140	144	228	238	251	251	244	258	180	186	238	270	251	273	190	208	254	258
120.	23.	‘Szürkebarát’	138	152	230	240	243	251	242	252	186	190	220	238	241	273	192	208	242	248
121.	24.	‘Téli muskotály’	136	144	238	238	247	253	258	258	180	190	246	246	257	273	192	198	246	258
122.	25.	‘Tramini’	144	152	234	240	247	261	244	252	190	196	236	238	241	273	192	198	248	254
123.	26.	‘Zöld szilváni’	152	152	226	230	243	247	244	252	190	194	230	238	273	273	192	208	254	254
124.	1.	<i>V. berl. 1</i>	132	140	238	238	237	237	262	262	192	192	244	244	251	257	224	224	256	256
125.	2.	<i>V. berl. 2</i>	132	140	238	238	237	237	262	262	192	192	244	244	251	257	224	224	256	256
126.	3.	<i>V. berl. 3</i>	132	140	238	238	237	237	262	262	192	192	244	244	251	257	224	224	256	256
127.	4.	<i>V. berl. 4</i>	132	140	238	238	237	237	262	262	192	192	244	244	251	257	224	224	256	256
128.	5.	<i>V. berl. 5</i>	132	140	238	238	237	237	262	262	192	192	244	244	251	257	224	224	256	256
129.	6.	<i>V. berl. 6</i>	136	140	238	238	237	237	252	252	192	206	236	236	257	267	200	216	248	252
130.	7.	<i>V. berl. 7</i>	136	136	238	238	237	237	262	262	192	206	236	236	257	281	200	200	252	252
131.	8.	<i>V. berl. 8</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	192	236	292	273	281	200	200	252	252
132.	9.	<i>V. berl. 9</i>	136	136	238	238	237	237	242	262	206	206	236	292	257	257	200	216	252	252
133.	10.	<i>V. berl. 11</i>	140	140	238	238	237	237	252	252	192	192	236	236	257	257	200	216	252	252
134.	11.	<i>V. berl. 12</i>	136	140	238	238	237	237	248	252	192	206	236	236	281	281	200	220	248	248
135.	12.	<i>V. berl. 13</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	206	236	236	257	257	200	216	252	252
136.	13.	<i>V. berl. 16</i>	140	140	238	238	237	237	252	252	192	206	236	236	257	273	200	216	252	252
137.	14.	<i>V. berl. 17</i>	140	140	238	238	237	237	252	252	192	206	236	236	257	273	200	216	252	252
138.	15.	<i>V. berl. 19</i>	136	136	238	238	237	237	252	252	206	206	236	236	257	281	200	216	248	252
139.	16.	<i>V. berl. 22</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	192	236	292	257	257	200	220	252	252
140.	17.	<i>V. berl. 23</i>	136	140	238	238	237	237	242	262	192	192	236	292	257	281	200	200	248	252
141.	18.	<i>V. berl. 24</i>	136	136	238	238	237	237	242	262	192	196	236	292	273	281	200	216	252	252
142.	19.	<i>V. berl. 25</i>	136	136	238	238	237	237	242	242	206	206	236	236	273	281	200	216	252	252
143.	20.	<i>V. berl. 28</i>	140	140	238	238	237	237	242	252	192	206	236	236	257	281	200	200	252	252
144.	21.	<i>V. berl. 29</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	192	236	236	257	267	216	216	252	252
145.	22.	<i>V. berl. 30</i>	136	136	238	238	237	237	262	262	206	206	292	292	267	281	216	216	252	252
146.	23.	<i>V. berl. 31</i>	136	136	238	238	237	237	242	252	206	206	236	292	257	257	220	220	252	252

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
147.	24.	<i>V. berl. 33</i>	136	136	238	238	237	237	242	252	196	206	236	292	273	277	220	220	256	256
148.	25.	<i>V. berl. 34</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	192	292	292	257	281	200	216	256	256
149.	26.	<i>V. berl. 36</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	192	236	236	257	281	200	200	256	256
150.	27.	<i>V. berl. 37</i>	136	136	238	238	237	237	248	262	192	206	236	292	281	281	200	200	252	252
151.	28.	<i>V. berl. 38</i>	140	140	238	238	237	237	252	252	192	192	236	292	257	267	200	216	256	256
152.	29.	<i>V. berl. 39</i>	140	140	238	238	237	237	252	262	196	206	236	236	267	281	200	216	256	256
153.	30.	<i>V. berl. 40</i>	136	136	238	238	237	237	262	262	206	206	236	236	257	257	200	216	256	256
154.	31.	<i>V. berl. 41</i>	136	136	238	238	237	237	262	262	192	206	236	236	257	281	200	216	252	256
155.	32.	<i>V. berl. 42</i>	136	136	238	238	237	237	262	262	196	206	236	236	257	281	200	216	240	256
156.	33.	<i>V. berl. 43</i>	136	136	238	238	237	237	242	262	192	192	292	292	243	257	200	216	252	256
157.	34.	<i>V. berl. 44</i>	136	136	238	238	237	237	262	262	206	206	292	292	257	257	220	220	252	252
158.	35.	<i>V. berl. 46</i>	136	136	238	238	237	237	262	262	206	206	292	292	267	281	200	216	256	256
159.	36.	<i>V. berl. 47</i>	136	140	238	238	237	237	262	262	206	210	236	236	257	267	200	220	256	256
160.	37.	<i>V. berl. 48</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	206	236	236	257	267	216	216	256	256
161.	38.	<i>V. berl. 49</i>	136	136	238	238	237	237	242	252	192	206	236	236	267	281	200	200	252	252
162.	39.	<i>V. berl. 50</i>	136	136	238	238	237	237	242	252	192	206	292	292	257	273	200	216	256	256
163.	40.	<i>V. berl. 51</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	206	236	292	257	281	200	216	256	256
164.	41.	<i>V. berl. 54</i>	136	136	238	238	237	237	242	252	192	206	236	236	257	281	200	216	252	252
165.	42.	<i>V. berl. 56</i>	136	136	238	238	237	237	248	262	192	206	236	236	257	281	200	200	252	252
166.	43.	<i>V. berl. 57</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	192	236	236	273	281	200	200	252	252
167.	44.	<i>V. berl. 58</i>	136	140	238	238	237	237	248	262	192	206	236	236	281	281	200	220	252	252
168.	45.	<i>V. berl. 59</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	206	236	236	281	281	200	220	252	252
169.	46.	<i>V. berl. 60</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	196	236	236	257	263	200	200	252	252
170.	47.	<i>V. berl. 61</i>	136	140	238	238	237	237	248	252	192	192	236	236	257	281	200	220	252	256
171.	48.	<i>V. berl. 62</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	206	210	236	236	257	263	200	200	252	252
172.	49.	<i>V. berl. 65</i>	140	140	238	238	237	237	252	252	192	192	236	236	257	273	200	200	252	252
173.	50.	<i>V. berl. 68</i>	136	140	238	238	237	237	252	262	192	206	236	236	257	281	200	220	252	252
174.	51.	<i>V. berl. 69</i>	136	140	238	238	237	237	262	262	192	196	236	236	257	267	200	216	252	256
175.	52.	<i>V. berl. 70</i>	136	140	238	238	237	237	262	262	192	196	236	236	257	267	200	216	256	256
176.	53.	<i>V. berl. 72</i>	136	136	238	238	237	237	242	262	192	196	236	292	257	281	200	216	252	256
177.	54.	<i>V. berl. 73</i>	136	136	238	238	237	237	242	252	192	206	292	292	257	267	200	200	252	252
178.	55.	<i>V. berl. 74</i>	136	140	238	238	237	237	262	262	196	206	236	236	267	281	200	216	252	252
179.	56.	<i>V. berl. 77</i>	136	136	238	238	237	237	262	262	196	206	292	292	267	281	216	216	252	252
180.	1.	<i>V. rup. 1</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	214	238	238	237	251	200	206	258	258
181.	2.	<i>V. rup. 2</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	190	238	238	237	237	200	206	258	258
182.	3.	<i>V. rup. 3</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	214	238	238	237	251	200	206	258	258
183.	4.	<i>V. rup. 4</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	214	238	238	237	251	200	206	258	258
184.	5.	<i>V. rup. 5</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	214	238	238	237	251	200	206	258	258
185.	6.	<i>V. rup. 6</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	214	238	238	237	251	200	206	258	258
186.	7.	<i>V. rup. 7</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	214	238	238	237	251	200	206	258	258

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
187.	8.	<i>V. rup. 8</i>	136	136	262	262	239	245	242	242	190	190	238	238	237	237	200	206	254	254
188.	9.	<i>V. rup. 9</i>	136	136	262	262	239	245	242	242	190	190	238	238	237	237	200	206	254	254
189.	10.	<i>V. rup. 10</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	214	238	238	251	251	200	206	258	258
190.	11.	<i>V. rup. 11</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	214	238	238	251	251	200	206	258	258
191.	12.	<i>V. rup. 12</i>	136	136	262	262	251	251	242	242	190	214	238	238	251	251	200	206	258	258
192.	13.	<i>V. rup. 13</i>	136	136	252	262	251	255	242	262	190	202	238	250	251	251	206	206	258	258
193.	14.	<i>V. rup. 14</i>	136	136	252	262	251	255	242	262	190	202	238	250	251	251	206	206	258	258
194.	15.	<i>V. rup. 15</i>	136	136	252	262	251	255	242	262	190	202	238	250	237	251	206	206	258	258
195.	16.	<i>V. rup. 16</i>	136	136	252	262	251	255	242	262	190	202	238	250	237	251	206	206	258	258
196.	17.	<i>V. rup. 17</i>	136	136	252	262	251	255	242	262	190	202	238	250	237	251	206	206	258	258
197.	18.	<i>V. rup. 18</i>	136	136	252	262	255	255	242	262	190	202	238	250	237	251	206	206	258	258
198.	19.	<i>V. rup. 19</i>	136	136	252	262	255	255	242	262	190	202	238	250	237	251	206	206	258	258
199.	20.	<i>V. rup. 20</i>	136	136	252	262	255	255	242	262	190	202	238	250	237	251	206	206	258	258
200.	21.	<i>V. rup. 21</i>	136	136	252	262	255	255	242	262	190	202	238	250	237	251	206	206	258	258
201	22.	<i>V. rup. 22</i>	136	136	252	262	255	255	242	262	190	202	238	250	237	251	206	206	258	258
202	23.	<i>V. rup. 23</i>	136	136	252	262	251	255	242	262	190	202	238	250	251	251	206	206	258	258
203	24.	<i>V. rup. 24</i>	140	144	236	252	245	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
204	25.	<i>V. rup. 25</i>	140	144	236	252	245	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
205	26.	<i>V. rup. 26</i>	140	144	236	252	245	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
206	27.	<i>V. rup. 27</i>	140	144	236	252	245	251	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
207	28.	<i>V. rup. 28</i>	140	144	236	252	245	251	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
208	29.	<i>V. rup. 29</i>	140	144	236	252	245	251	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
209	30.	<i>V. rup. 30</i>	140	144	236	252	245	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
210	31.	<i>V. rup. 31</i>	140	144	236	252	245	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
211	32.	<i>V. rup. 32</i>	140	144	236	252	245	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
212	33.	<i>V. rup. 33</i>	140	144	236	252	245	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
213	34.	<i>V. rup. 34</i>	140	144	236	252	245	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
214	35.	<i>V. rup. 35</i>	140	144	236	252	239	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
215	36.	<i>V. rup. 36</i>	140	144	236	252	245	245	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
216	37.	<i>V. rup. 37</i>	140	144	236	252	245	251	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
217	38.	<i>V. rup. 38</i>	140	144	236	252	245	251	242	262	182	208	238	262	251	251	192	206	246	258
218	39.	<i>V. rup. 39</i>	136	136	236	252	239	245	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
219	40.	<i>V. rup. 40</i>	136	136	236	252	239	251	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	246	258
220	41.	<i>V. rup. 41</i>	136	136	236	252	239	251	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
221	42.	<i>V. rup. 42</i>	136	136	236	252	239	251	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
222	43.	<i>V. rup. 43</i>	136	136	236	252	239	245	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
223	44.	<i>V. rup. 44</i>	136	136	236	252	239	245	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
224	45.	<i>V. rup. 45</i>	136	136	236	252	239	245	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
225	46.	<i>V. rup. 46</i>	136	136	236	252	239	251	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
226	47.	<i>V. rup. 47</i>	136	136	236	252	239	251	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
227	48.	<i>V. rup. 48</i>	136	136	236	252	239	251	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
228	49.	<i>V. rup. 49</i>	136	136	236	252	239	251	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
229	50.	<i>V. rup. 50</i>	136	136	236	252	239	245	242	242	208	208	250	262	251	251	200	200	258	258
230	51.	<i>V. rup. 51</i>	136	136	236	252	239	251	242	242	208	208	250	262	251	251	200	206	258	258
231	52.	<i>V. rup. 52</i>	136	136	236	252	239	245	242	242	208	208	250	262	251	251	200	200	258	258
232	53.	<i>V. rup. 56</i>	136	136	252	262	251	255	242	262	202	214	238	250	251	251	200	206	258	264
233	54.	<i>V. rup. 57</i>	140	140	236	252	255	255	242	262	202	202	244	244	237	237	200	200	258	258
234	55.	<i>V. rup. 58</i>	136	140	236	252	255	255	242	262	202	202	220	244	251	251	200	200	258	258
235	56.	<i>V. rup. 59</i>	140	140	236	252	255	255	242	262	208	208	250	250	237	237	200	200	258	258
236	57.	<i>V. rup. 60</i>	136	136	252	252	255	255	242	242	208	208	220	244	237	237	176	200	258	258
237	58.	<i>V. rup. 61</i>	140	140	236	252	255	255	242	242	202	208	220	244	237	237	176	200	258	258
238	59.	<i>V. rup. 62</i>	140	140	236	252	251	251	242	262	202	202	244	250	251	251	176	184	258	258
239	60.	<i>V. rup. 63</i>	140	140	236	236	255	255	242	262	208	208	244	250	237	237	176	200	258	258
240	61.	<i>V. rup. 64</i>	140	140	236	252	251	251	242	262	202	214	244	244	237	251	176	192	258	258
241	62.	<i>V. rup. 65</i>	140	140	252	252	255	255	242	242	202	202	244	244	237	237	176	200	258	258
242	63.	<i>V. rup. 66</i>	140	140	236	252	255	255	242	242	202	208	220	244	237	251	176	200	258	258
243	64.	<i>V. rup. 67</i>	140	140	236	236	255	255	242	262	208	208	244	250	237	237	176	176	258	258
244	65.	<i>V. rup. 68</i>	144	144	252	252	255	255	262	262	202	202	244	250	237	251	176	200	258	258
245	66.	<i>V. rup. 69</i>	140	144	252	252	251	251	262	262	202	202	244	250	237	251	176	200	258	258
246	67.	<i>V. rup. 70</i>	140	140	252	266	255	255	242	262	202	208	220	244	237	237	200	200	258	258
247	68.	<i>V. rup. 71</i>	136	140	236	236	251	255	242	262	202	202	220	244	237	251	176	200	258	264
248	69.	<i>V. rup. 72</i>	140	140	252	252	251	251	242	242	202	208	244	250	237	251	176	200	258	258
249	70.	<i>V. rup. 73</i>	140	140	236	252	251	251	242	262	208	208	220	250	251	251	176	200	258	258
250	71.	<i>V. rup. 74</i>	140	140	236	252	255	255	262	262	208	208	244	250	251	251	176	184	258	258
251	72.	<i>V. rup. 75</i>	144	144	236	252	251	255	242	262	208	208	244	250	251	251	184	200	258	258
252	73.	<i>V. rup. 76</i>	140	140	236	236	255	255	242	242	202	202	220	244	237	251	184	200	258	258
253	74.	<i>V. rup. 77</i>	140	140	236	236	255	255	242	242	202	202	220	244	251	251	200	200	258	258
254	75.	<i>V. rup. 78</i>	140	140	236	252	251	255	242	242	208	208	220	250	237	251	176	200	258	258
255	76.	<i>V. rup. 79</i>	140	140	236	252	251	251	242	262	208	208	220	250	237	237	176	192	258	258
256	77.	<i>V. rup. 80</i>	140	144	236	252	255	255	242	262	202	208	244	244	237	251	176	200	258	258
257	78.	<i>V. rup. 81</i>	140	140	236	266	251	255	262	262	202	202	220	250	237	251	176	200	258	258
258	79.	<i>V. rup. 82</i>	140	140	236	266	245	255	242	242	202	202	220	250	237	251	200	200	258	258
259	80.	<i>V. rup. 83</i>	140	140	236	252	251	251	242	242	202	208	220	250	251	251	176	200	258	258
260	81.	<i>V. rup. 84</i>	136	136	236	252	251	255	242	242	202	202	220	250	237	237	184	200	258	258
261	82.	<i>V. rup. 85</i>	140	140	236	252	255	255	242	242	202	208	250	250	237	251	176	200	258	258
262	83.	<i>V. rup. 86</i>	140	140	252	266	251	255	242	242	202	208	250	250	237	251	176	200	258	264
263	84.	<i>V. rup. 87</i>	140	140	236	252	255	255	242	262	208	208	220	250	237	251	184	200	258	258
264	85.	<i>V. rup. 89</i>	140	140	252	252	255	255	242	262	208	208	220	250	237	251	176	200	258	258
265	86.	<i>V. rup. 90</i>	140	140	252	252	255	255	242	242	202	202	244	244	237	251	200	200	258	258
266	87.	<i>V. rup. 91</i>	140	140	236	266	251	255	242	262	208	208	244	244	237	251	176	200	258	258

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
267	88.	<i>V. rup. 92</i>	144	144	236	252	255	255	242	242	202	202	220	244	237	251	176	200	258	258
268	89.	<i>V. rup. 93</i>	136	140	236	236	251	255	242	262	202	202	220	250	237	251	176	200	258	258
269	90.	<i>V. rup. 96</i>	140	140	252	252	255	255	242	242	202	202	220	244	237	251	200	200	258	258
270	91.	<i>V. rup. 97</i>	140	140	236	252	255	255	242	262	202	208	220	244	251	251	176	200	258	258
271	92.	<i>V. rup. 98</i>	140	140	236	252	255	255	242	262	202	208	220	244	251	251	184	200	258	258
272	1.	<i>V. rip. 1</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	198	216	238	244	241	253	192	192	264	264
273	2.	<i>V. rip. 3</i>	140	140	266	266	263	263	240	258	198	198	238	238	253	253	192	192	258	258
274	3.	<i>V. rip. 4</i>	134	140	266	266	251	251	240	240	216	216	218	238	241	253	192	192	258	264
275	4.	<i>V. rip. 5</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
276	5.	<i>V. rip. 6</i>	140	140	266	266	263	263	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
277	6.	<i>V. rip. 7</i>	140	140	254	266	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	258	258
278	7.	<i>V. rip. 8</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	234	244	241	253	192	192	264	264
279	8.	<i>V. rip. 9</i>	140	140	266	266	263	263	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
280	9.	<i>V. rip. 10</i>	140	140	266	266	263	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
281	10.	<i>V. rip. 12</i>	134	134	254	266	251	263	240	240	216	216	218	244	241	253	192	200	264	264
282	11.	<i>V. rip. 13</i>	140	140	266	266	263	263	240	240	216	216	234	234	241	253	192	192	264	264
283	12.	<i>V. rip. 14</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	216	216	238	252	241	253	192	192	264	264
284	13.	<i>V. rip. 15</i>	134	140	266	266	251	251	240	240	216	216	244	244	241	253	192	192	258	264
285	14.	<i>V. rip. 16</i>	134	140	266	266	251	251	240	240	216	216	234	234	241	253	192	192	264	264
286	15.	<i>V. rip. 17</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	258	264
287	16.	<i>V. rip. 18</i>	140	140	266	266	263	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	258	264
288	17.	<i>V. rip. 20</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	258	258
289	18.	<i>V. rip. 21</i>	140	140	266	266	263	263	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	258	258
290	19.	<i>V. rip. 22</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	216	216	238	244	241	253	192	192	264	264
291	20.	<i>V. rip. 23</i>	134	140	254	266	251	263	240	240	198	216	238	244	241	241	182	192	258	258
292	21.	<i>V. rip. 24</i>	140	140	254	254	251	263	240	240	208	216	238	238	241	253	192	200	258	258
293	22.	<i>V. rip. 25</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
294	23.	<i>V. rip. 26</i>	134	140	254	266	243	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
295	24.	<i>V. rip. 27</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
296	25.	<i>V. rip. 28</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	216	216	238	238	253	253	192	192	264	264
297	26.	<i>V. rip. 30</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	208	216	238	238	241	253	192	192	264	264
298	27.	<i>V. rip. 31</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	216	216	234	234	241	253	192	192	264	264
299	28.	<i>V. rip. 33</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	198	216	234	234	241	253	192	192	264	264
300	29.	<i>V. rip. 34</i>	140	140	254	266	263	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	200	264	264
301	30.	<i>V. rip. 35</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
302	31.	<i>V. rip. 36</i>	140	140	254	266	251	263	240	240	208	216	238	238	241	253	192	192	258	258
303	32.	<i>V. rip. 38</i>	134	140	266	266	251	251	240	240	198	216	234	244	241	253	192	192	264	264
304	33.	<i>V. rip. 39</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	238	244	253	253	192	192	264	264
305	34.	<i>V. rip. 40</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	258	264
306	35.	<i>V. rip. 41</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
307	36.	<i>V. rip. 42</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	238	252	241	253	192	192	264	264
308	37.	<i>V. rip. 43</i>	140	140	266	266	243	243	240	240	198	198	238	238	241	253	192	192	264	264
309	38.	<i>V. rip. 44</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	234	244	241	253	192	192	264	264
310	39.	<i>V. rip. 46</i>	140	140	254	266	243	263	240	240	216	216	234	234	241	253	192	192	264	264
311	40.	<i>V. rip. 47</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
312	41.	<i>V. rip. 48</i>	134	134	266	266	251	263	240	240	216	216	234	244	241	253	192	192	264	264
313	42.	<i>V. rip. 49</i>	134	140	254	266	251	251	240	240	208	216	234	244	241	253	192	192	264	264
314	43.	<i>V. rip. 50</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	234	244	253	253	192	200	264	264
315	44.	<i>V. rip. 51</i>	140	140	254	266	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
316	45.	<i>V. rip. 52</i>	134	140	266	266	251	251	240	240	216	216	234	234	253	253	192	192	264	264
317	46.	<i>V. rip. 54</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	244	244	241	253	192	192	264	264
318	47.	<i>V. rip. 55</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	244	244	253	253	192	192	264	264
319	48.	<i>V. rip. 56</i>	134	140	254	254	251	251	240	240	216	216	238	238	253	253	192	192	264	264
320	49.	<i>V. rip. 57</i>	134	140	254	254	251	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
321	50.	<i>V. rip. 59</i>	140	140	254	254	251	251	240	240	208	216	218	238	241	253	192	192	264	264
322	51.	<i>V. rip. 60</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	258	258
323	52.	<i>V. rip. 61</i>	134	140	254	254	251	251	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
324	53.	<i>V. rip. 62</i>	140	140	254	254	251	263	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
325	54.	<i>V. rip. 63</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	258	258
326	55.	<i>V. rip. 64</i>	140	140	254	254	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
327	56.	<i>V. rip. 65</i>	140	140	254	254	243	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
328	57.	<i>V. rip. 66</i>	140	140	254	254	251	251	240	240	208	216	238	238	241	253	192	192	258	258
329	58.	<i>V. rip. 67</i>	140	140	254	254	251	251	240	240	216	216	238	238	253	253	192	192	264	264
330	59.	<i>V. rip. 68</i>	140	140	254	254	251	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
331	60.	<i>V. rip. 69</i>	140	140	254	254	251	251	240	240	198	216	234	238	253	253	192	192	264	264
332	61.	<i>V. rip. 70</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
333	62.	<i>V. rip. 71</i>	140	140	254	266	263	263	240	240	216	216	234	234	253	253	192	192	264	264
334	63.	<i>V. rip. 73</i>	140	140	254	266	263	263	240	240	216	216	234	234	253	253	192	192	264	264
335	64.	<i>V. rip. 74</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	234	234	241	253	192	192	264	264
336	65.	<i>V. rip. 75</i>	140	140	254	254	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
337	66.	<i>V. rip. 76</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	2136	216	238	238	241	253	192	192	264	264
338	67.	<i>V. rip. 77</i>	140	140	254	254	251	251	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
339	68.	<i>V. rip. 78</i>	140	140	254	266	251	263	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
340	69.	<i>V. rip. 79</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	216	216	238	244	241	253	192	192	258	258
341	70.	<i>V. rip. 80</i>	140	140	266	266	243	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
342	71.	<i>V. rip. 81</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	216	216	244	244	241	253	192	192	258	264
343	72.	<i>V. rip. 82</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	234	244	241	253	192	192	264	264
344	73.	<i>V. rip. 83</i>	140	140	254	254	263	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	200	264	264
345	74.	<i>V. rip. 84</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
346	75.	<i>V. rip. 85</i>	134	140	254	266	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264

			VVS2		VVMD5		VVMD7		VVMD25		VVMD27		VVMD28		VVMD32		VrZag62		VrZag79	
			Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2	Allél 1	Allél 2
347	76.	<i>V. rip. 86</i>	134	140	266	266	251	251	240	240	216	216	234	234	241	253	192	192	264	264
348	77.	<i>V. rip. 87</i>	134	134	266	266	251	251	240	240	216	216	244	244	253	253	192	192	264	264
349	78.	<i>V. rip. 88</i>	140	140	254	266	243	263	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
350	79.	<i>V. rip. 89</i>	140	140	254	266	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	258	258
351	80.	<i>V. rip. 90</i>	140	140	254	254	251	263	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
352	81.	<i>V. rip. 91</i>	140	140	254	254	251	251	240	240	216	216	238	238	253	253	192	192	264	264
353	82.	<i>V. rip. 92</i>	140	140	254	266	243	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
354	83.	<i>V. rip. 93</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
355	84.	<i>V. rip. 94</i>	140	140	266	266	251	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
356	85.	<i>V. rip. 95</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	216	216	234	244	241	253	192	192	264	264
357	86.	<i>V. rip. 96</i>	140	140	254	266	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
358	87.	<i>V. rip. 97</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	216	216	238	238	253	253	192	192	264	264
359	88.	<i>V. rip. 98</i>	140	140	266	266	243	263	240	240	216	216	238	238	253	253	192	192	264	264
360	89.	<i>V. rip. 99</i>	134	140	254	266	251	263	240	240	216	216	238	238	253	253	192	192	264	264
361	90.	<i>V. rip. 100</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
362	91.	<i>V. rip. 101</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	198	216	234	244	241	253	192	192	264	264
363	92.	<i>V. rip. 102</i>	140	140	254	254	251	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	264	264
364	93.	<i>V. rip. 103</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	216	216	244	244	241	253	192	192	264	264
365	94.	<i>V. rip. 104</i>	140	140	254	266	251	251	240	240	216	216	244	244	241	253	192	192	264	264
366	95.	<i>V. rip. 105</i>	140	140	254	254	263	263	240	240	208	216	238	238	241	253	192	192	264	264
367	96.	<i>V. rip. 106</i>	140	140	266	266	263	263	240	240	198	216	238	238	241	253	192	192	264	264
368	97.	<i>V. rip. 107</i>	140	140	254	266	243	263	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	258	258
369	98.	<i>V. rip. 108</i>	134	134	266	266	251	251	240	240	216	216	238	244	241	253	192	192	264	264
370	99.	<i>V. rip. 109</i>	140	140	254	266	263	263	240	240	208	216	234	244	253	253	192	192	258	258
371	100.	<i>V. rip. 110</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	216	216	244	244	241	253	192	192	264	264
372	101.	<i>V. rip. 111</i>	140	140	254	266	251	263	240	240	216	216	238	238	253	253	192	192	264	264
373	102.	<i>V. rip. 112</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	216	216	238	238	253	253	192	192	264	264
374	103.	<i>V. rip. 113</i>	140	140	266	266	243	251	240	240	216	216	238	238	241	253	192	192	258	258
375	104.	<i>V. rip. 114</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	208	216	238	238	241	253	192	200	258	258
376	105.	<i>V. rip. 115</i>	134	150	266	266	243	251	240	268	216	216	228	244	253	253	192	192	258	258
377	106.	<i>V. rip. 116</i>	134	150	254	266	251	251	240	268	216	216	228	244	253	253	192	192	258	258
378	107.	<i>V. rip. 117</i>	134	150	266	266	251	251	240	268	216	216	228	244	253	253	192	192	258	258
379	108.	<i>V. rip. 118</i>	134	150	266	266	243	251	240	268	216	216	228	244	253	253	192	192	258	258
380	109.	<i>V. rip. 119</i>	134	150	266	266	243	251	240	268	216	216	228	244	253	253	192	192	258	258
381	110.	<i>V. rip. 120</i>	140	140	266	266	251	263	240	240	208	208	228	244	253	253	192	200	258	258
382	111.	<i>V. rip. 121</i>	140	156	266	266	251	263	240	240	184	208	244	244	253	253	192	200	258	264
383	112.	<i>V. rip. 122</i>	140	140	254	266	251	263	240	240	208	208	218	244	253	253	192	200	264	264

3-as számú melléklet:

28. táblázat: Munkánk során vizsgált 24 intraspecifikus hibrid dokumentált szülői keresztezése és főbb adatai

Név	Jelzése	Szülő 1	Szülő 2	Nemesít és éve	Állami elismerés	Nemesítő/k	Felhasználás
‘Attila’ ‘Ropogós muskotály’		‘Rosa menna di vacca’	‘Mathiász Jánosné muskotály’	1917	1963	KOCSIS	Csemege
‘Bíbor kadarka’	CS 4	‘Kadarka’	‘Muscat boushet’	1948	1974	KOZMA TUSNÁDI	Bor
‘Boglárka’	KM 159	‘Génuai zamatos’	‘Pannónia kincse’	1963	1979	SZEGEDI	Csemege
‘Cegléd szépe’		‘Chassela blanc croquant’	‘Chasselas rouge royal’	1903	1978	MATHIÁSZ	Csemege
‘Cseszegi fűszeres’		‘Irsai olivér’	‘Tramini’	1960	1982	BAKONYI	Bor
‘Favorit’	KM 3	‘Chasselas Q. Victoria White’	‘Szőlőskertek királynője musotály’	1950	1968	SZEGEDI, ERŐS	Csemege
‘Generosa’	K15	‘Ezerjő’	‘Piris tramini’	1951	1995	KURUCZ, KWASSER, BÍRÓ	Bor
‘Kármin’	M2	‘Kadarka’	‘Petit bouschet’	1951	1974	KURUCZ, KWASSER	Bor
‘Korona’	4/4	‘Juhfark’	‘Irsai olivér’	1967	2001	BAKONYI	
‘Kozma Pélné muskotály’	CS É 35	‘Itália’	‘Irsai olivér’	1953	1984	KOZMA	Csemege
‘Mathiász Jánosné muskotály’		‘Muscat ottonel’	‘Chasselas rouge de fonce’	1902	1956	MATHIÁSZ	Csemege
‘Narancsízű’	KM 4	‘Chasselas Q Victoria White’	‘Szőlőskertek királynője musotály’	1950	2000	SZEGEDI	Csemege
‘Nektár’		‘Judit’	‘Cseszegi fűszeres’	1970	1994	BAKONYI	Bor
‘Pannónia kincse’	Póczik 2	‘Szőlőskertek királynője’	‘Cegléd szépe’	1942	1959	PÓCZIK	Csemege
‘Pátria’	2/28	‘Olasz rizling’	‘Tramini’	1980	2001	BAKONYI	Bor
‘Rozália’	2/22	‘Olasz rizling’	‘Tramini’	1980	2001	BAKONYI	Bor
‘Szőlőskertek királynője muskotály’		‘Erzsébet királyné emléke’	‘Csabagyöngye’	1916	1956	MATHIÁSZ	Csemege
‘Zengő’	Badacsony2	‘Hárslevelű’	‘Leányka’	1951	1983	KIRÁLY	Bor
‘Zefir’	Badacsony8	‘Ezerjő’	‘Bouvier’	1951	1982	KIRÁLY	Bor
‘Zenit’	Badacsony7	‘Ezerjő’	‘Bouvier’	1951	1976	KIRÁLY	Bor
‘Itália’		‘Bicane’	‘Hamburgi muskotály’				
‘Hamburgimuskotály’		‘Alexandriai muskotály’	‘Frankenthali’				
‘Kerner’		‘Kék trolingyi’	‘Rajnai rizling’		1997		
‘Müller-Thurgau’		‘Rajnai rizling’	‘Zöld szilváni’		1891		

Forrás: HAJDU és ÉSIK (2001), CSEPREGI és ZILAI (1988).

29. táblázat: Az általunk vizsgált 6 'Seibel' és 17 'Seyve-Villard' hibrid pedigréje, bogyóhéj színe

	Szelekció	Név	Szülő 1	Szülő 2	Bogyóhéj szín
1.	'Seibel 4643'	'Roi Des Noirs'	'Seibel 29'	'Danugue'	Kék
2.	'Seibel 4986'	'Rayon d'Or'	'Seibel 405'	'Aramon Du Gard'	Fehér
3.	'Seibel 5279'	'Aurore'	'Seibel 788'	'Seibel 29'	Fehér
4.	'Seibel 5455'	'Plantet'	'Seibel 867'	'Seibel 2524 '	Kék
5.	'Seibel 7053'	'Chancellor'	'Seibel 5163'	'Seibel 880'	Kék
6.	'Seibel 8745'	'Seinoir'	'Seibel 5163'	'Seibel 880'	Kék
7.	'Seyve-Villard 5-247'	'Seyval Noir'	'Seibel 5656'	'Seibel 4986'	Kék
8.	'Seyve-Villard 5-276'	'Seyval ', 'Seyval Blanc'	'Seibel 5656'	'Seibel 4986'	Fehér
9.	'Seyve-Villard 12-286'		'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Kék
10.	'Seyve-Villard 12-303'		'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Fehér
11.	'Seyve-Villard 12-309'	'Roucaneuf'	'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Rózsaszín
12.	'Seyve-Villard 12-327'	'LaRouge'	'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Kék
13.	'Seyve-Villard 12-347'		'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Kék
14.	'Seyve-Villard 12-358'		'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Fehér
15.	'Seyve-Villard 12-346'		'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	
16.	'Seyve-Villard 12-375'	'Villard balnc'	'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Fehér
17.	'Seyve-Villard 12-390'		'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Kék
18.	'Seyve-Villard 12-395'		'Seibel 6468'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Fehér
19.	'Seyve-Villard 18-315'	'Villard Noir'	'Seibel 7053'	'Seibel 6905', 'Subéreux'	Kék
20.	'Seyve-Villard 18-402'		'Seibel 7162'	'SV 12-308'	
21.	'Seyve-Villard 20-365'	'Dattier de St. Vallier'	'Panse'	'SV 12-358'	
22.	'Seyve-Villard 20-473'	'Muscat St. Vallier'	'SV 12-129'	'Panse'	
23.	'Seyve-Villard 23-657'	'Varousset'	'Seibel 4648'	'Seibel 5408'	

Forrás: <http://www.chateaustrimpine.info/Breeders/SeibelA.htm>

<http://www.chateaustrimpine.info/Breeders/SeyveVillardB.htm>

30. táblázat: Munkánk során vizsgált 22 magyar nemesítésű interspecifikus hibrid dokumentált szülői keresztezése és főbb adatai

Név	Jelzés bejelentés előtt	Szülő1	Szülő2	Nemesítés éve	Allami minősítés éve	Nemesítő/k	Felhasználás
‘Bianca ‘	Egri csillagok 40	‘Seyve Villard 12375’/’Eger2’	‘Bouvier’	1963	1982	CSIZMAZIA, BEREZNAI	Bor
‘Csillám ‘	CS T F 194	‘Seyve Villard 12375’	‘Csabagyöngye ‘	1966	1997	KOZMA	Bor
‘Dunagyöngye ‘	CS V T 55	‘Seibel 4986’	‘Csabagyöngye ‘	1966	1987	KOZMA	Bor
‘Eszter ‘	R 65	‘Seyve Villard 12375’/’Eger2’	‘Magaracsi csemege I. ‘	1969	1995	SZEGEDI	Csemege
‘Fanny ‘	R78	‘Seyve Villard 12375’/’Eger2’	‘Téli muskotály’x’Olimpia’	1970	1995	SZEGEDI	Csemege
‘Flóra ‘	R 73	‘Seyve Villard 12375’/’Eger2’	‘Magaracsi csemege I. ‘	1969	1995	SZEGEDI	Csemege
‘Göcsei zamatos’		‘Medoc noir’	‘Seyve Villard 12286’/’ Eger1’	1957	1987	CSIZMAZIA, BEREZNAI	Bor
‘Lidi ‘	R 66	‘Seyve Villard 12375’/’Eger2’	‘Magaracsi csemege’	1969	-	SZEGEDI	Csemege
‘Medina ‘	Egri csillagok 7	‘Seyve Villard 12286’/ ‘Eger1’	‘Medoc noir’	1959	1984	CSIZMAZIA, BEREZNAI	Bor
‘Nero ‘	Bornemissza Gergely 15	‘Seyve Villard 12375’/’Eger2 ‘	‘Gárdonyi Géza’ (‘Medoc noir’ x ‘Csabagyöngye ‘)	1965	1993	CSIZMAZIA, BEREZNAI	Csemege
‘Palatina ‘	CS É T 159	‘Seyve Villard 12375’	‘Szőlőskertek királynője muskotály’	1966	1996	KOZMA	Csemege
‘Pölöskei muskotály’	R 10	‘Zalagyöngye’	‘Glória hungarica’ X ‘Erzsébet királyné emléke’	1967	1979	SZEGEDI	Csemege
‘Refrén ‘	RF 16	‘Glória Hungarica’	‘Seibel 5279’	1964	1987	FÜRI, SZEGEDI	Bor sárga
‘Reflex ‘	RF 5	‘Pannónia kincse’	‘Seibel 5279’	1964		FÜRI, SZEGEDI	Csemege
‘Reform ‘	RF 48	‘Csabagyöngye ‘	‘Seibel 5279’	1966	1987	FÜRI, SZEGEDI	Bor
‘Sarolta ‘	R 79, KM 309	‘Zalagyöngye ‘	(‘Glória ‘ x ‘Szőlőskert’) x ‘Téli muskotály’	1971	1995	SZEGEDI	Csemege
‘Suzy ‘		‘Seyve Villard 12375’/’Eger2 ‘	‘Pannónia kincse’	1962	1987	CSIZMAZIA, BEREZNAI	Bor
‘Teréz ‘	R 58	‘Seyve Villard 12375’/’Eger2’	‘Olimpia’	1969	1995	SZEGEDI	Csemege
‘Vértes csillaga’	E cs 2	‘Seyve Villard 12286’/ ‘Eger1 ‘	‘Medoc noir’		1987	CSIZMAZIA, BEREZNAI	Bor
‘Viktor ‘	EB10	‘Zalagyöngye ‘	‘Kadarka’	1970	-	CSIZMAZIA, BEREZNAI	Bor
‘Viktória gyöngye’	CS F T 195	‘Seyve Villard 12375’	‘Csabagyöngye’	1966	1995	KOZMA	Bor
‘Zalagyöngye ‘	Egri csillagok 24	‘Seyve Villard 12375’/’Eger2 ‘	‘Csabagyöngye’	1957	1970	CSIZMAZIA, BEREZNAI	Bor

Forrás: HAJDU és ÉSIK (2001), CSEPREGI és ZILAI (1988).

4-es számú melléklet:

31. táblázat: Az SSR alapú szülő-utód kapcsolatok kizárásának vizsgálata a null allél probléma szemszögéből.

Utód	Szülő	Szülőfaját és utód esetén egymástól különböző homozigóta genotípusú lokusz száma (0 allél merül fel).	Összes vizsgált SSR lokusz száma.	A szülő-utód kapcsolatot kizáró lokuszok száma.
'Szagos kadarka'	'Fekete muskotály'		20	3
'Szagos kadarka'	'Kadarka'	1	20	8
'Fehér kadarka'	'Erdei fehér'	1	20	4
'Müller-Thurgau'	'Zöld szilváni'	1	9	7
'Csereszegi fűszeres'	'Tramini'		9	3
'Korona'	'Irsai olivér'	1	9	4
'Pátria'	'Olaszrizling'		9	1
'Narancsízű'	'Szőlőskertek királynője'		9	1
'Szőlőskertek királynője'	'Csabagyöngye'		9	2
'Zefír'	'Hárslevelű'		9	4
'Zefír'	'Leányka'		9	4
'Dunagyöngye'	'Csabagyöngye'		9	5
'Zalagyöngye'	'Seyve-Villard 12-375'		9	2
'Csillám'	'Seyve-Villard 12-375'		9	5
'Csillám'	'Csabagyöngye'	2	9	7
'Viktória gyöngye'	'Seyve-Villard 12-375'		9	8
'Viktória gyöngye'	'Csabagyöngye'	1	9	4
'Pölöskei muskotály'	'Zalagyöngye'	2	9	6
'Sarolta'	'Zalagyöngye'	1	9	3

5-ös számú melléklet:

32. táblázat: A lokuszonkénti allélfrekvenciák az öt csoport vonatkozásában

	1. csoport (<i>V. vinifera</i> L.)	2. csoport ('Seibel', 'SeyveVillard' hibridek)	3. csoport (<i>V. berlandieri</i> PLANCH.)	4. csoport (<i>V. riparia</i> MICHX.)	5. csoport (<i>V. rupestris</i> SCHEELE)
VVS2 (bp)					
126		2,222			
132			4,46		
134	38,971	41,111		12,05	
136	8,824	12,222	58,93		45,11
138	2,206				
140	2,206	3,333	36,61	85,27	42,39
144	19,853	24,444			12,50
146	1,471	6,667			
148	0,735				
150	5,147	2,222		2,23	
152	11,765	22,22			
154	5,147	33,33			
156	3,676	22,22		0,45	
VVMD5 (bp)	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport
226	14,706				
228	27,206	28,889			
230	5,882	2,222			
232	8,824				
234	7,353	15,556			
236	5,147				34,78
238	19,853	35,556	100,00		
240	4,412	5,556			
242	3,676				
246	0,735	2,222			
248	2,206				
252		6,667			42,93
254		2,222		31,70	
262					19,57
266		1,111		68,30	2,72
VVMD7 (bp)	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport
235	1,471				
237	0,735		100,00		
239					9,24
241	2,941	28,889			
243	16,912	1,111		10,27	
245	2,206	2,222			17,93
247	9,559	21,111			
249		1,111			
251	37,500	13,333		60,71	33,70
253	11,765	2,222			
255	2,941	21,111			39,13
259	7,353	6,667			
261	6,618				
263				29,02	
265		2,222			

32. táblázat: A lokuszonkénti allélfrekvenciák az öt csoport vonatkozásában. (folytatás)

	1. csoport (<i>V. vinifera</i> L.)	2. csoport ('Seibel', 'SeyveVillard' hibridek)	3. csoport (<i>V. berlandieri</i> PLANCH.)	4. csoport (<i>V. riparia</i> MICHX.)	5. csoport (<i>V. rupestris</i> SCHEELE)
VVMD25 (bp)	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport
240		12,222		97,32	
242	5,147		12,50		70,65
244	37,500	45,556			
246	0,735				
248		2,222	4,46		
252	24,265	5,556	33,04		
254	4,412				
258	18,382	34,444		0,45	
260	8,088				
262			50,00		29,35
268				2,23	
272	1,471				
VVMD27 (bp)	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport
180	12,500	4,444			
182	23,529	37,778			8,15
184	2,206			0,45	
186	24,265	12,222			
190	13,971	36,667			14,13
192			51,79		
194	5,882	7,778			
196	17,647	1,111	8,93		
198				10,71	
202					29,89
206			37,50		
208				6,25	41,85
210			1,79		
214					5,98
216				82,59	
VVMD28 (bp)	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport
218				1,79	
220	8,824	4,444			11,96
228				2,68	
230	11,029	2,222			
234				19,84	
236	5,882	20,000			
238	15,441	27,778	66,96	62,05	27,72
244			8,93	18,75	17,39
246	7,353	10,000			
248	9,559	5,556			
250	8,088				27,17
254		6,667			
252	0,735			0,89	
260	5,882	8,889			
262	7,353	6,667			15,76
270	15,441	7,778			
274	1,471				
280	2,941				
292			24,11		

32. táblázat: A lokuszonkénti allélfrekvenciák az öt csoport vonatkozásában. (folytatás)

	1. csoport (<i>V. vinifera</i> L.)	2. csoport ('Seibel', 'SeyveVillard' hibridek)	3. csoport (<i>V. berlandieri</i> PLANCH.)	4. csoport (<i>V. riparia</i> MICHX.)	5. csoport (<i>V. rupestris</i> SCHEELE)
VVMD32 (bp)	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport
237		1,111			32,61
241	16,176	16,667		38,39	
243			0,89		
251	10,294	15,556	4,46		67,39
253	12,500			61,61	
257	4,412	31,111	42,86		
259	0,735				
261	2,941	1,111			
263			1,79		
265	8,088	2,222			
267	1,471		12,50		
271		1,111			
273	43,382	31,111	8,04		
277			0,89		
281			28,57		
VrZag62 (bp)	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport
176					14,67
182	0,735	24,444		0,45	
184					3,80
186		4,444			
188	1,471				
190	11,029	6,667			
192	20,588	21,111		95,54	9,24
196	3,676				
198	22,794	31,111			
200	6,618		50,89	4,02	38,59
206					33,70
208	33,088	12,222			
216			28,57		
220			11,61		
224			8,93		
VrZag79 (bp)	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport
240	9,559		0,89		
242	5,882	5,556			
246	8,088	10,000			8,70
248	2,206	1,111	4,46		
250	4,412				
252	19,118	5,556	58,93		
254	23,529	4,444			2,17
256			35,71		
258	11,029	22,222		22,77	87,50
260	5,882	10,000			
262	10,294	7,778			
264		33,333		77,23	1,63

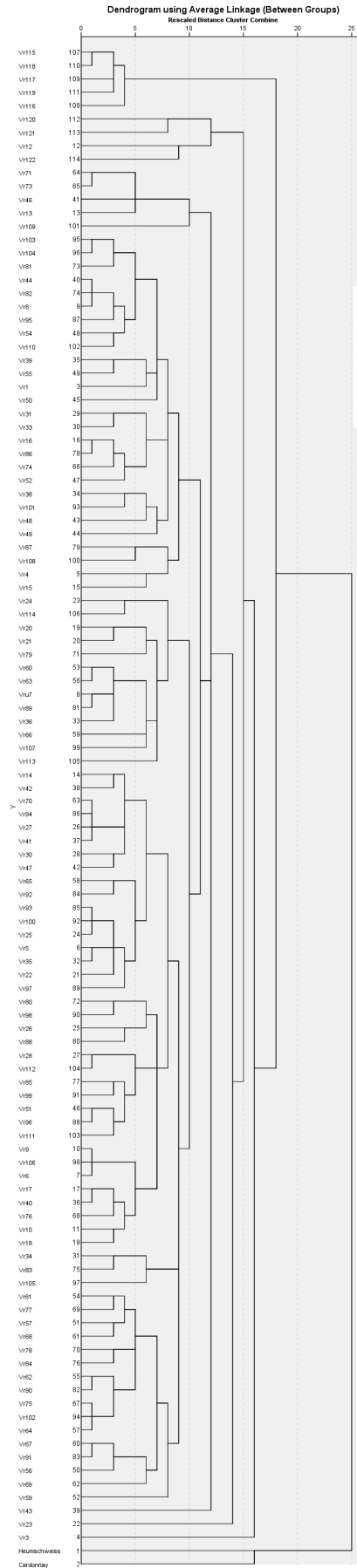
33. táblázat: A csoportonkénti allélok száma a 9 lokuszban, a várt (He) és megfigyelt (Ho) heterozigotizások, és a PIC érték

	1. csoport <i>V. vinifera</i> L. (68)	2. csoport 'Seibel', 'Seyve Villard' hibridek (45)	3. csoport <i>V. berlandieri</i> PLANCH. (56)	4. csoport <i>V. riparia</i> MICHX. (112)	5. csoport <i>V. rupestris</i> SCHEELE (92)
VVS2					
Allél (db)	11	10	3	4	3
He	0,78	0.747654	0,52	0,26	0,61
Ho	0,83	0.822222	0,48	0,18	0,22
PIC	0,76	0,7163	0,42	0,24	0,52
n	-0,033	-0.042667	0.0228	0.063	0.244
PI	0,07	0.094975	0.328	0.572	0.239
VVMD5					
Allél (db)	11	9	1	2	4
He	0,84	0.756790	0	0,43	0,66
Ho	0,80	0.800000	0	0,30	0,72
PIC	0,819	0,721	0	0,34	0,59
n	0.017	-0.024596	0	0.096	0.187
PI	0.042	0.094740	1	0.415	-0.037
VVMD7					
Allél (db)	11	10	1	3	4
He	0,80	0.803457	0	0,54	0,70
Ho	0,81	0.866667	0	0,46	0,41
PIC	0,774	0,776	0	0,47	0,64
n	-0.007	-0.035049	0	0.047	0.165
PI	0.062703	0.065984	1	0.286	0.151
VVMD25	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport
Allél (db)	8	5	4	3	2
He	0,75	0.655309	0,63	0,05	0,42
Ho	0,79	0.555556	0,56	0,05	0,50
PIC	0,721	0,583	0,56	0,05	0,33
n	-0.013	0.060263	0.0429	-0.001	-0.060
PI	0.095	: 0.180246	0.209	0.899	0.428
VVMD27					
Allél (db)	7	6	4	4	5
He	0,81	0.699753	0,59	0,30	0,71
Ho	0,85	0.755556	0,55	0,27	0,51
PIC	0,79	0,648	0,50	0,28	0,66
n	-0.02	-0.032830	0.0185	0.0265	0.114
PI	0.059	: 0.141590	0.256	0.507	0.134
VVMD28					
Allél (db)	13	10	3	6	5
He	0,90	0.844444	0,49	0,56	0,78
Ho	0,82	0.955556	0,20	0,26	0,77
PIC	0,888	0,828	0,43	0,52	0,74
n	0.039	-0.060241	0.194	0.192	0.0046
PI	0.019	0.040589	0.324	0.238	0.083
VVMD32					
Allél (db)	9	8	8	2	2
He	0,75	0.753580	0,72	0,48	0,44
Ho	0,75	0.911111	0,80	0,75	0,37
PIC	0,718	0,712	0,67	0,36	0,34
n	-0.00012	-0.089834	-0.0546	-0.188	0.048
PI	0.08	0.101351	0.127	0.389	0.410

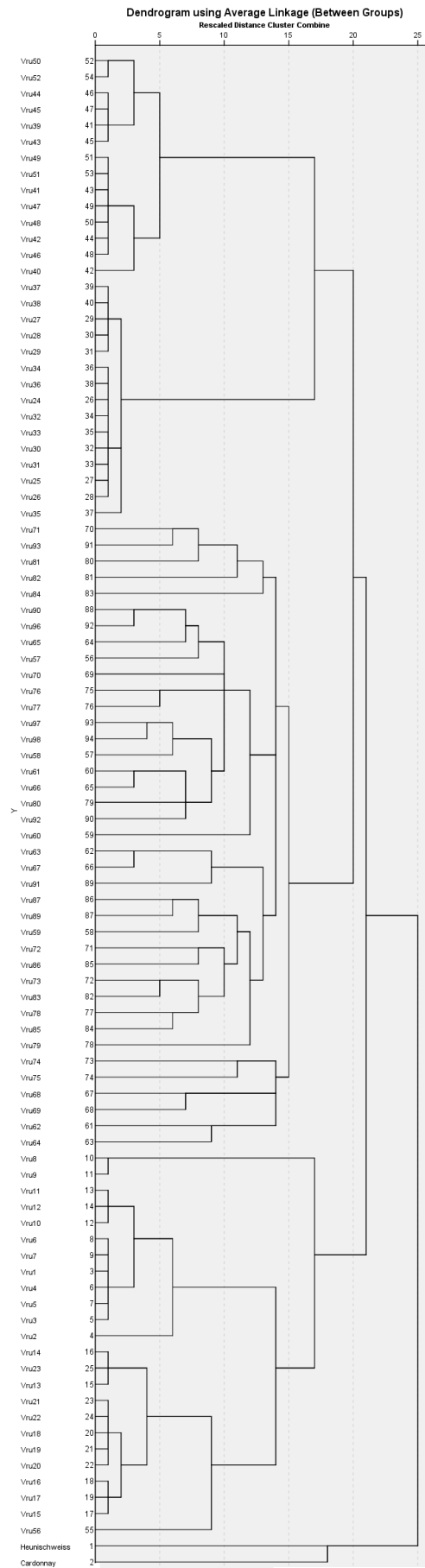
33. táblázat: A csoportonkénti allélok száma a 9 lokuszban, a várt (He) és megfigyelt (Ho) heterozigotizációk, és a PIC érték. (folytatás)

	1. csoport <i>V. vinifera</i> L. (68)	2. csoport 'Seibel', 'Seyve Villard' hibridek (45)	3. csoport <i>V.</i> <i>berlandieri</i> PLANCH. (56)	4. csoport <i>V. riparia</i> MICHX. (112)	5. csoport <i>V. rupestris</i> SCHEELE (92)
VrZag62					
Allél (db)	8	6	4	3	5
He	0,79	0.777531	0,64	0,08	0,71
Ho	0,83	0.888889	0,55	0,10	0,76
PIC	0,757	0,743	0,58	0,08	0,66
n	-0.0338	-0.062648	0.05149	-0.003	-0.032
PI	0.081911	0.083813	0.188	0.839	0.137
VzRag79					
Allél (db)	10	9	4	2	4
He	0,86	0.805185	0,53	0,35	0,23
Ho	0,72	0.755556	0,16	0,10	0,20
PIC	0,844	0,782	0,43	0,31	0,21
n	0.075	0.027493	0.2379	0.213	0.0159
PI	0.034	0.060862	0.317	0.482	0.611

6-os számú melléklet:



33. ábra: 9 SSR lokusz alapján szerkesztett dendrogram a *V. riparia* MICHX. populációban.



34. ábra: 9 SSR lokusz alapján szerkesztett dendrogram a *V. rupestris* SCHEELE populációiban.

9 KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretném megköszönni témavezetőmnek, Dr. Kiss Erzsébet egyetemi tanárnak munkámhoz nyújtott magas szintű szakmai irányítását, továbbá köszönöm, hogy mind a kísérleteim során, mind a publikációk elkészítésében segítségét nyújtott nekem, még akkor is, amikor élethelyzetem okán csupán munkaidőn kívül tudtunk megbeszélést tartani.

Köszönettel tartozom Dr. Varga László egyetemi docensnek, hogy lehetőséget biztosított számomra, hogy a Genetika és Biotechnológiai Intézetben végezhessem kísérleteimet, és itt készítem el disszertációm.

Köszönet illeti Dr. Kozma Pált, a Pécsi Tudományegyetem Szőlészeti és Borászati Intézet tudományos főmunkatársát, hogy rendelkezésünkre bocsátotta a szőlő genetikai alapanyagot, a különböző szőlő fajtaikat, fajokat, és szakmai tanácsaival segítette munkánkat.

Köszönöm Dr. Szőke Antalnak és Dr. Veres Anikónak a kísérleteink alatt nyújtott segítségét, ösztönző szavait, és hogy hasznos tanácsaira mindvégig számíthattam.

Köszönöm barátaimnak, kollégáimnak: Katona Melindának, Tisza Viktóriának, Kerekes Adriennek, Katuláné Debreceni Diának lankadatlan biztatásukat és munkám során nyújtott segítségüket, ami hozzájárult kísérleteim végrehajtásához és az előrehaladáshoz.

Továbbá köszönöm az Intézet összes kutatójának, dolgozójának és doktoranduszainak tanácsait és segítségét.

Köszönöm édesanyámnak és édesapámnak a bizalmat és az anyagi támogatást, amelyet tanulóéveim alatt mindvégig nyújtottak és nyújtanak, Edina nővéremnek a biztatást, valamint férjemnek és fiaimnak, Bulcsúnak és Budának, hogy türelmükkel és szeretetükkel mindvégig támogattak.