

DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS

NAGY ERZSÉBET

PANNON EGYETEM
GEORGIKON KAR

KESZTHELY

2019

PANNON EGYETEM
GEORGIKON KAR

FESTETICS
DOKTORI ISKOLA

Iskolavezető:
DR. ANDA ANGÉLA
egyetemi tanár

Témavezető:
DR. TALLER JÁNOS
egyetemi tanár

AZ ÜRÖMLEVELŰ PARLAGFŰ (*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L.)
KLOROPLASZTISZ GENOMJÁNAK SZEKVENÁLÁSA ÉS ELEMZÉSE

DOI:10.18136/PE.2019.723

DOKTORI (PH.D.) ÉRTEKEZÉS

NAGY ERZSÉBET

KESZTHELY

2019

AZ ÜRÖMLEVELŰ PARLAGFŰ (*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L.) KLOROPLASZTISZ
GENOMJÁNAK SZEKVENÁLÁSA ÉS ELEMZÉSE

Értekezés doktori (Ph.D) fokozat elnyerése érdekében készült a Pannon Egyetem
FESTETICS Doktori Iskolája keretében

NÖVÉNYTERMESZTÉSI ÉS KERTÉSZETI tudományágban

Írta: Nagy Erzsébet

Témavezető: Dr. Taller János

Elfogadásra javaslok (igen/nem)

.....

Dr. Taller János

A jelölt a doktori szigorlaton %-ot ért el.
Keszthely,

.....
a Szigorlati Bizottság elnöke

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslok:

Bíráló neve: igen/nem

.....

aláírás

Bíráló neve: igen/nem

.....

aláírás

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján %-ot ért el.

Keszthely,

.....
a Bíráló Bizottság elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése:

.....

Az EDHT elnöke

Tartalom

Rövidítések jegyzéke	5
1 Kivonatok	7
1.1 Magyar nyelvű kivonat.....	7
1.2 Abstract	8
1.3 Auszug.....	9
2 Bevezetés és célkitűzés	10
3 Irodalmi áttekintés	13
3.1 Az ürömlevelű parlagfű bemutatása.....	13
3.1.1 Taxonómia.....	13
3.1.2 Származás és elterjedés	13
3.1.2.1. A parlagfű európai elterjedése.....	13
3.1.2.2. A parlagfű magyarországi elterjedése.....	15
3.1.3 Az ürömlevelű parlagfű morfológiai jellemzői	16
3.1.4 Az ürömlevelű parlagfű biológiája.....	18
3.1.5 Az ürömlevelű parlagfű jelentősége.....	19
3.1.2.3. A parlagfű mezőgazdasági jelentősége	19
3.1.2.4. A parlagfű egészségügyi jelentősége	20
3.2 A kloroplasztisz.....	21
3.2.1 Helye, szerkezete, funkciója.....	21
3.2.2 A kloroplasztisz genom (plasztom).....	22
3.1.2.5. A kloroplasztisz genom meghatározásának különböző módjai	23
3.1.2.6. A kloroplasztisz genom öröklődése	24
3.1.2.7. Mutáció	24
3.1.2.8. A plasztom gyakorlatban való felhasználása	25
3.1.2.9. Eddigi ismeretek a parlagfű plasztomjáról	26
4 Anyag és módszer	28
4.1 Növényanyag.....	28
4.2 Kloroplasztisz izolálása.....	28
4.3 DNS kivonás	29

4.4	A kloroplasztisz genom szekvenálása	30
4.5	Plasztom összerakása	30
4.6	Gének annotálása.....	31
4.7	A parlagfű plasztom elemzéséhez használt programok	32
5	Eredmények és következtetések	34
5.1	Az <i>Ambrosia artemisiifolia</i> kloroplasztisz genom	34
5.2	Ismétlődések azonosítása a parlagfű kloroplasztisz genomban	41
5.3	Filogenetikai vizsgálatok.....	48
6	Összegzés	56
7	Tézispontok	58
7.1	Tézispontok magyarul	58
7.2	Thesis points.....	59
8	Köszönetnyilvánítás	60
9	Publikációk	61
9.1	Értekezés témakörében megjelent publikációk	61
9.2	Más témában megjelent publikációk.....	62
10	Felhasznált irodalom	64
11	Függelék	89

Rövidítések jegyzéke

ACCáz - Acetil-koenzim-A-karboxiláz

ALS – AcetoLactate Synthase=acetolaktát-szintáz

ATP - Adenosine TriPhosphate= adenzin-trifoszfát

BAC - Bacterial Artificial Chromosome=bakteriális mesterséges kromoszóm

BLAST - Basic Local Alignment Search Tool, szekvenciák azonosítására szolgáló program

bp – base pair=bázispár

BSA – Bovine Serum Albumin=marha szérum albumin

CDS - CoDing Sequence=kódoló szekvencia

CIB – Chloroplast Isolation Buffer=kloroplasztisz izoláló puffer

DNS - deoxiribonukleinsav

DOGMA - Dual OrganellarGenoMe Annotator, kloroplasztisz és mitokondrium genom azonosítására szolgáló program

DTT – DiThioThreitol=ditiotreitól

EDTA – EthyleneDiaminetetraacetic Acid=etilén-diamin-tetraecetsav

EPSP – 5-EnolPyruvylShikimate 3-Phosphate=enol-piruvil-sikiminsav-5-foszfát

IRA, IRB - Inverse Repeat=fordított ismétlődés, plaztóm két ismétlődő része

kbp – kilo base pair=kiló bázispár

LSC - Large Single-Copy= hosszabb egykópiás régió, plaztóm legnagyobb része

NaCl – natrium chloride=nátrium-klorid

NCBI - National Center for Biotechnology Information, adatbázis

NFW - Nuclease-Free Water=nukleázmentes víz

NGS – Next Generation Sequencing= új generációs szekvenálás

ORF - Open Reading Frame=nyílt leolvasási keret

PCR- Polymerase Chain Reaction=polimeráz-lánreakció

PPO – ProtoPorphyrinogen Oxidase=porotoporfirinogén-oxidáz

RCA - Rolling Circle Amplification=gördülő körös felszaporítás

rRNS – riboszomális ribonukleinsav

RSCU – Relative Synonymous Codon Usage=relatív szinonim kodon használat

SDS – Sodium Dodecyl Sulfate= nátrium dodecil szulfát

SNP – Single- Nucleotide Polymorphism=egy pontos-nukleotid-polimorfizmus

SSC – Small Simple-Copy=rövidebb egykópiás régió, a plaztóm legkisebb része

SSR – Simple Sequence Repeat=egyszerű szekvencia ismétlődés

Tris HCl – 2-amino-2-(hydroxymethyl)propane-1,3-diol-hydrochloride=2-amino-2-(hidroximethyl)propán hidrogén-klorid

tRNS – transzfer ribonukleinsav

ycf – chloroplast reading frames=kloroplasztisz leolvasási keret

1 Kivonatok

1.1 Magyar nyelvű kivonat

Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) kloroplasztisz genomjának szekvenálása és elemzése

Az ürömlevelű parlagfű a világ számos országában jelen lévő invazív faj. Jelentős károkat okoz mezőgazdasági és egészségügyi szempontból is. A gyom szabályozására alkalmazott herbicidek legtöbbje vagy a kloroplasztiszban hat vagy a fotoszintézisben meghatározó funkciót ellátó, a növény számára létfontosságú kloroplasztisz gén működését gátolja. A kloroplasztisz genom megismerése segítséget jelenthet a parlagfű gyomszabályozásával kapcsolatos további kutatásokhoz, fejlesztésekhez. Vizsgálataink során egy MiSeq platformot használva, elsőként állapítottuk meg az ürömlevelű parlagfű kloroplasztisz genomjának (plasztom) szekvenciáját. A parlagfű cpDNS 152 215 bp méretű, és 114 gént tartalmaz, melyek közül 80 fehérjét kódoló gén, 30 tRNS és 4 rRNS. A plasztom szerkezetére jellemző két ismétlődő szakasz (IRA és IRB) egyenként 24 929 bp, az LSC régió 84 399 bp, az SSC régió 17 958 bp méretű. A kloroplasztisz genomok ismétlődéseinek elemzése során használt Reputer program segítségével kapott eredmények szűrésére létrehoztuk a Clean Repeats elnevezésű programot (<http://cleanrepeats.georgikon.hu/>). Azonosítottuk a parlagfű plasztomjában található mikroszatelliteket és filogenetikai elemzéseket végeztünk az *rbcL*, *ndhF*, *atpB* gének, valamint az *rps16* intron, illetve a *psbD-trnT-GGU* közötti szekvenciák felhasználásával. Megállapítottuk, hogy az *rps16* intron nem alkalmas az Asterales rendben történő rokonsági vizsgálatokra.

1.2 Abstract

Sequencing and analysis of the chloroplast genome of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.)

The common ragweed is an invasive species present in many countries in the world. Its pollen is dangerous for health and the weed causes significant economical loss in agriculture. Many of the herbicides which are used to control ragweed function in the chloroplast, and others block essential chloroplast genes. Hence, understanding of the chloroplast genome of ragweed may facilitate further research and development to control this weed. Using a MiSeq platform we determined the chloroplast genome (plastome) of the common ragweed. The ragweed plastome is 152 215 bp in size, and contains 114 genes, which constitute from 80 protein coding genes, 30 tRNA-s and 4 rRNA-s. Each of the two inverted repeat regions are 24 929 bp, the LSC region is 84 399 bp and the SSC region is 17 958 bp in size. We have analysed the repeats in the plastome, and created a program, called Clean Repeats (<http://cleanrepeats.georgikon.hu/>), for the filtering of results obtained with the Reputer repeat detector program. We identified the microsatellites in the plastome. Phylogenetic analyses were performed using the *rbcL*, *ndhF*, *atpB*, genes and the *rps16* intron, as well as the sequence between the *psbD-trnT-GGU* genes. It was found, that the *rps16* intron is not applicable for phylogenetic analyses in the Asterales order.

1.3 Auszug

Sequenzierung und Analyse des Chloroplasten-Genoms von Traubenkraut (*Ambrosia artemisiifolia* L.)

Traubenkraut ist eine invasive Art, die in vielen Länder der Welt vorkommt. Sein Pollen ist gefährlich für die Gesundheit und das Unkraut verursacht erhebliche wirtschaftliche Verluste in der Landwirtschaft. Viele der Herbizide, die zur Bekämpfung der Ragweed verwendet werden funktionieren im Chloroplasten, und andere blockieren essentielle Chloroplasten-Gene. Daher kann das Verständnis des Chloroplasten-Genoms weitere Forschung und Entwicklung erleichtern. Mit einer MiSeq-Plattform haben wir das Chloroplastengenom (plastom) des Traubenkrautes bestimmt. Die Traubenkraut-plastom ist 152 215 bp groß und enthält 114 Gene, die aus 80 Protein-kodierenden Genen, 30 tRNA-s und 4 rRNA-s bestehen. Jeder der zwei invertierten Wiederholungsbereiche ist 24 929 bp, der LSC-Bereich ist 84 399 bp und der SSC-Bereich ist 17 958 bp groß. Wir haben die Wiederholungen im Plastom analysiert und ein Programm namens Clean Repeats (<http://cleanrepeats.georgikon.hu/>) erstellt, um die Ergebnisse zu filtern, die mit dem Reputer Repeat Detector-Programm erzielt wurden. Wir haben die Mikrosatelliten im Plastom identifiziert. Phylogenetische Analysen wurden unter Verwendung der Gene *rbcL*, *ndhF*, *atpB*, *rps16*-Intron und der Sequenz zwischen den *psbD-trnT-GGU*-Genen durchgeführt. Es wurde festgestellt, dass das *rps16*-Intron nicht für phylogenetische Analysen in der Asterales-Ordnung geeignet ist.

2 Bevezetés és célkitűzés

Az Észak-Amerikából származó ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) a világ számos pontján előfordul (Allard, 1943, Bassett és Crompton, 1974). Bolygatott és művelt területeken (Bassett és Crompton, 1974) vagy ahol optimálissá váltak a csirázási feltételek (fiatal parlagok, nyílt idős parlagok, zárt gyep, nyílt gyep, zárt nyáras) (Csecserics és mtsai., 2009) jellemző a jelenléte.

Hazánkban Márk és munkatársai által 2016-ban végzett felmérés alapján több mint 1,7 millióan szenvednek a parlagfű pollen okozta allergiától. Eredményeik alapján, a növény által kiváltott túlérzékenységi reakció (allergia) elsődlegesen a légzőrendszer irritációját okozza, de a betegek kis hányadánál bőrkiütés, dermatitis is tapasztalható. Továbbá, a parlagfű-allergia legjellemzőbb tünetei (nyálkahártya duzzanat, tüszögés, orrfolyás) sok esetben kiegészülnek szemtünetekkel és az orron jelentkező erős viszketési ingerrel. Az allergiás reakciót súlyosbíthatja a nagyobb mennyiségben a légkörben jelenlévő széndioxid és egyéb légszennyezés (Ziska és Caulfield, 2000; Singer és mtsai., 2005).

Kellemetlen egészségügyi hatásai mellett a parlagfűnek jelentős szerepe van a mezőgazdasági termelésben is, mint gyomnövény. Magyarországon a két legutóbbi szántóföldi gyomfelvételezés alapján, azaz 1995 óta a legnagyobb borítottságot adó gyomfaj (Novák és mtsai., 2009). Minden olyan természetű növény esetében, ahol a sor és tőtávolság illetve a faj lassabb fejlődése miatt hosszabb időbe kerül a lombfelület zárása, ott a kultúrnövények potenciális versenytársa a parlagfű (Kazinczi és mtsai., 2009). Elsődlegesen a kapáskultúrákban (kukorica, napraforgó) okozhat komoly termés veszteséget tömeges jelenlétével (Kazinczi és mtsai., 2007).

A parlagfű mag talajban több évtizedig megőrződő csíráképessége (Darlington, 1922), illetve egy átlagos növény több ezres magproduktuma (Dickerson és Sweet, 1971; Béres és Hunyadi, 1980) hozzájárul ahhoz, hogy a talajban a parlagfű magbank nehezen és nagyon lassan üríthető ki.

A parlagfű erős kompetítor (Kazinczi és mtsai., 2008b), ezért a termésbiztonság szempontjából kiemelt fontosságú az időben történő és megfelelő módon végrehajtott mechanikai, illetve kémiai védekezés. A szintetikus gyomirtó szereket először az 1940-es évek végén kezdtek el alkalmazni gabonafélékben (Pimentel és Peshin, 2014). Ugyanakkor, már az 1960-as évek

közepétől egyre több helyen észleltek herbicidrezisztenciát. A herbicidrezisztencia eredménye, hogy a növény túléli azt a gyomirtó szer mennyiséget, mely a faj normál populációja számára letálisnak bizonyul (Hunyadi és mtsai., 2011). A parlagfűnél elsőként Kanada és az Amerikai Egyesült Államok különböző területein regisztráltak több herbicid csoporttal szembeni rezisztenciát, melyek a következők voltak: fotoszintézis gátlók (atrazin, linuron) (Stephenson és mtsai., 1990), ALS gátlók (Patzoldt és mtsai., 2001), EPSP szintetáz gátlók (Brewer és Oliver, 2009) és PPO gátlók (Rousonelos és mtsai., 2012). Többszörös rezisztenciákat is tapasztaltak, melyek esetében ugyanazon növény EPSP szintáz gátlókkal és ALS gátlókkal (Van Wely és mtsai., 2015), ALS gátlókkal és PPO gátlókkal (Rousonelos és mtsai., 2012), ALS gátlókkal, PPO gátlókkal és EPSP szintáz gátlókkal szemben is rezisztens volt (Heap, 2019).

Növényvédelmi szempontból a kloroplasztisz kiemelkedően fontos, hiszen a herbicidek meghatározó része a kloroplasztiszban zajló szintetikus folyamatokat blokkolják. Ilyenek az acetil-KoA-karboxiláz (ACCáz) gátlók, az ALS gátlók, az EPSP szintáz gátlók, és a pigment bioszintézist gátlók, mint a klorofillbioszintézis-gátló, a karotinoid bioszintézis gátló, és a plasztokinon bioszintézist gátló herbicidek, valamint a glutamin szintáz gátlók. A herbicidek egy másik csoportja közvetlenül a növény számára létfontosságú kloroplasztisz gének működését blokkolják. Ez utóbbiak a fotoszintézis gátlók, melyek hatásukat a PS-I vagy a PS-II fotokémiai rendszerben fejtik ki (Hunyadi és mtsai., 2011).

A legjelentősebb fotoszintézis gátlók a triazin-származékok. Ezek a kloroplasztisz *psbA* génje által kódolt D-1 elnevezésű fehérje egy aminosavához kapcsolódva akadályozzák a fotoszintézis II. fotokémiai rendszerében az elektrontranszportot. Az érintett aminosavban bekövetkező mutáció megakadályozza, hogy a hatóanyag a D-1 fehérjéhez kapcsolódjon, így annak működését nem tudja gátolni (Hirschberg és mtsai., 1984; Goloubinoff és mtsai., 1984). Korábban laboratóriumunkban Cseh és Taller (2007) izolálták a parlagfű *psbA* génjét és meghatározták a triazin rezisztenciát okozó mutációt, valamint Mátyás és munkatársai (2011) a rezisztencia gyors kimutatására alkalmas PCR alapú eljárást fejlesztettek ki.

A kloroplasztisz genomban számos, a növény számára létfontosságú gén található. Bár a kloroplasztisz genom meglehetősen konzervatív (Maier és Schmitz-Linneweber, 2004), az egyes fajok kloroplasztisz génjei között eltérések tapasztalhatók, mely többek között rokonságvizsgálatokat is lehetővé tesznek. Mivel a kloroplasztisz általában a petesejten keresztül öröklődik (Tilney-Bassett, 1975; Hagemann, 2004), ez módot biztosít az anyai származás feltárására. Hosszabb távon, a gyomnövények kloroplasztisz genomjának részletes ismerete alapul szolgálhat új, hatékony herbicidek kifejlesztéséhez is.

A fentieket figyelembe véve, jelen vizsgálataink során **célkitűzéseink** az alábbiak voltak:

- a parlagfű kloroplasztisz genom (plastom) szekvenciájának a megállapítása,
- a parlagfű kloroplasztisz genom szerkezeti elemzése,
- a parlagfű kloroplasztisz genom géntartalmának vizsgálata,
- parlagfű kloroplasztisz gének/régiók filogenetikai elemzésekre való alkalmasságának vizsgálata

3 Irodalmi áttekintés

3.1 Az ürömlevelű parlagfű bemutatása

3.1.1 Taxonómia

Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) az *Asteraceae* családba, ezen belül az *Ambrosia* nemzetségbe tartozik. A nemzetség mintegy 40 fajt foglal magába (Kazinczi és mtsai, 2009). Ugyanakkor, a fajok viszonylag könnyen kereszteződnek, melynek köszönhetően interspecifikus hibridek (Wylie, 1915; Wagner és Beals, 1958) jöhetnek létre, ami nehezíti az egymástól való elkülönítést, rendszertani besorolást.

3.1.2 Származás és elterjedés

Az *Ambrosia* nemzetség Észak-Amerika (Allard, 1943; Wagner és Beals, 1938) déli és délnyugati, száraz (Sonora sivatag) és félszáraz területeiről származik (Payne, 1964). A nappal hosszúság nagyban meghatározza a parlagfű illetve a rokon fajainak a megtelepedését, mivel rövid nappalos növény. Az *Ambrosia* nemzetség tagjai jellemzően a 45° és a 30° szélességi kör között terjedtek el mind az északi, mind a déli féltekén. Ritán találhatóak meg az 50° szélességi kör felett (Allard, 1943). Jelen van a parlagfű őshazájában Észak-Amerikában, valamint inváziós növényként Ázsiában, Európában (Bassett és Crompton, 1974), Ausztráliában, illetve Észak-Afrika bizonyos részein (Allard, 1943). A klímaváltozás a parlagfű elterjedésére gyakorolt várható hatását vizsgálva több modell készült. Ezek alapján, Európában északi és keleti irányú megtelepedését jelzik elő (Storkey és mtsai., 2014; Cunze és mtsai., 2013).

3.1.2.1. A parlagfű európai elterjedése

Európában a XIX. század végétől több alkalommal is észlelték, de feltételezések szerint az éghajlat és főként a mezőgazdasági termelési viszonyok nem voltak kedvezőek a tartós megtelepedéshez és elterjedéshez (Allard, 1943). Tartós megtelepedése az I. világháború után

tapasztalható Európában, elsősorban az Adriai-tenger kikötőibe főként Kanadából érkezett gabonaszállítmányoknak köszönhetően, illetve terjedése, térnyerése a II. világháború után indult el, mely hazánkban különösen a nagyüzemi növénytermesztésre való áttéréssel mutat összefüggést (Szigetvári és Benkő, 2004).

A parlagfű az észak-európai országokban elszórtan megtalálható, de termést nem érlel a rövid és hideg vegetációs idő alatt. Ezekre a területekre jellemzően különböző magtétélekkel, általában madáreleséggel érkezik, ezért elsődlegesen madáretetők környékén figyelték meg jelenlétét (Gudžinskas, 1993; 1997; Elvisto és mtsai., 2016; Everts-Bunders és mtsai., 2012; Elven és mtsai., 2012; Dahl és mtsai., 1999; Sommer és mtsai., 2015; Skjøth és mtsai., 2009; <https://www.verspreidingsatlas.nl/0048#>; Denderen és mtsai., 2010; Verloove, 2006; Ries és mtsai., 2013; Thommes, 2009; Sell és mtsai., 2006; <https://species.biodiversityireland.ie/profile.php?taxonId=29598&taxonDesignationGroupId=26>).

A Pireneusi- és a Balkán-félsziget több pontján is regisztrálták az előfordulását, de nem jelentős egyedszámban (Domingues de Almeida és Freitas, 2006; Fernández -Llamazares és mtsai., 2012; Campos és Herrera, 2009; Romero Buján, 2007; Arianoutsou és mtsai., 2010).

A kelet-európai országokban a parlagfű elterjedése változatos képet mutat. Míg Fehéroroszország több pontján is megtalálható a növény (Poliksenova és mtsai., 2012; Gusev, 2017) addig Ukrajnában (Podberezko és mtsai., 2013) és Romániában (Hodişan és mtsai., 2009) néhány kivételtől eltekintve általánosan elterjedt. Oroszország déli területein (Reznik és mtsai., 2008), Bulgáriában pedig intenzív terjedése miatt az északi és a nyugati részeken vált jellemzővé (Assyov és Petrova, 2006; Assyov és mtsai., 2012).

A Nyugat-európai országokban a 2000-es évek elejétől egyre erősebb a térhódítása, mint például Németország illetve Ausztria déli és keleti részein (Buters és mtsai., 2015; Essl és mtsai., 2009). Svájc (Bohren és mtsai., 2006) és Szlovénia számos, alacsonyabban fekvő részein is megtalálható (Jogan és Vreš, 1998).

Hazánktól északra, a kelet-közép-európai országokban elszórtan fordul elő a parlagfű (Tokarska-Guzik és mtsai., 2011; Rybníček és mtsai., 2000). Szlovákiában északi és északkeleti irányú terjedését írták le (Hrabovský és mtsai., 2016).

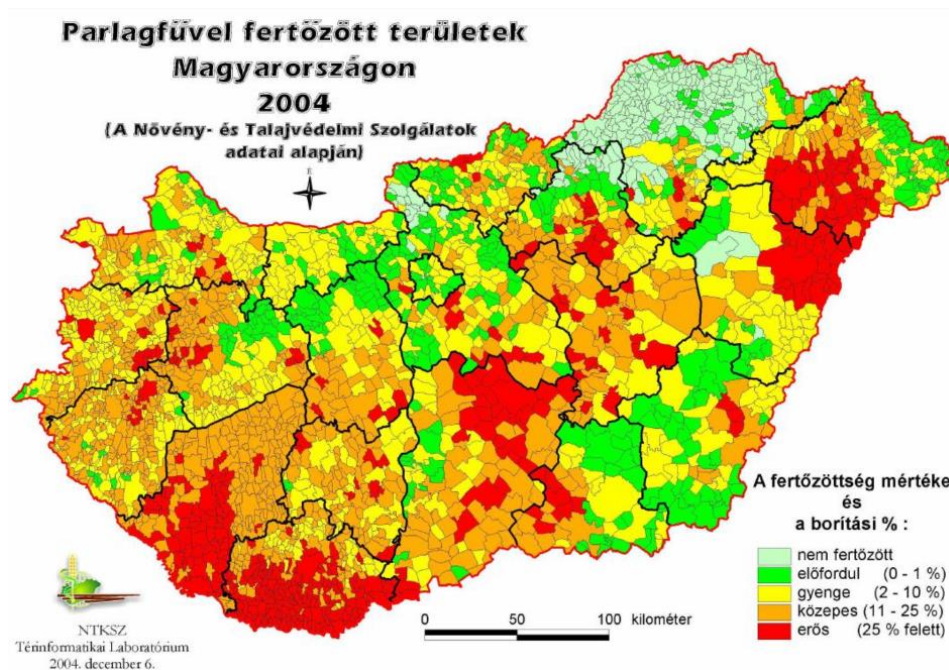
A Balkáni térségben Bosznia-Hercegovina (Babić és Trkulja, 2017) és Szerbia északi részein általánosan elterjedt invazív faj (Konstantinovic és mtsai., 2006). Montenegróban az alacsonyabban fekvő déli és középső részeken észlelték (Stešević és mtsai., 2014).

Európában a legfertőzöttebb területek a következők: Horvátországban a Száva és a Dráva közötti régió (Galzina és mtsai., 2010), Franciaország déli részén a Rhône-Alpes régió (Chauvel

és mtsai., 2006), Észak-Olaszországban a Pó-síkság (Gentili és mtsai., 2017) illetve Magyarország teljes területe néhány észak-keleti térség kivételével (Balogh és mtsai., 2007).

3.1.2.2. *A parlagfű magyarországi elterjedése*

A parlagfű magyarországi végleges megtelepedését valószínűleg többszöri megjelenése előzte meg. Ezt támasztja alá, hogy bár az első feltehetően magot is hozott példányt 1910-ben Orsova mellett Jávorka azonosította, ugyanakkor a parlagfű az ország más pontján is felbukkant ezt megelőzően. Erre utal Thaisz megjegyzése, melyet Jávorka 1910-es a növényről szóló előadása után tett, miszerint ő már 22 évvel ezelőtt Budapesten is látta a növényt, de az rövidesen eltűnt (Moesz, 1910). Az 1920-as évek közepétől egyre több helyen észlelték a jelenlétét: a Csepel-szigeten, Szigetszentmiklóson, valamint Somogyban (Moesz, 1926), Budapesten és a Nyírségben (Jávorka, 1927). Boros 1938-ban már, mint terjedő gyomként ír róla. Térhódítása tovább folytatódik az ország területén: Tolna megye (Zsák, 1941), Győr megye (Polgár, 1941), Sopron környéke (Kárpáti, 1957), Alsonyék (Baranya megye) (Kárpáti és Kárpátiné Nagy, 1959), Nyírség és környéke (Gondola, 1969). A 1960-as évekre a Dunántúl majdnem teljesen fertőzötté vált (Priszter, 1960). Nem telik el húsz év és a Duna-Tisza között valamint a Tiszántúl északi és déli részén általánosan elterjedt lett (Béres és Hunyadi, 1980). 1981-es adatok alapján Magyarországon mindenhol előfordul kivéve a Tiszántúl egy kisebb középső szakaszát, az Északi-középhegység északi részét és a néhány apróbb nyugati határmenti területét. Ezeken a területeken valószínűleg klimatikus tényezők miatt nem terjedt el (Béres és Hunyadi, 1991). A 2000-es évek elejére a parlagfű hazánkban általánosan jelen lévő faj (Béres, 2003), bár a fertőzöttségi/elterjedtségi szint eltérően alakul az országban (1. ábra).



1. ábra Parlagfű fertőzöttség Magyarországon (forrás: Dancza, 2006)

Jelmagyarázat: világos szín a nem fertőzött, zöld előfordul (0-1%), sárga gyenge (2-10%), mustár szín közepes (11-25%), piros erős (25%) fertőzöttségi kategóriákat jelöl a borítási százalékkal.

Az erősen fertőzött területek Somogy, Baranya, Bács-Kiskun, Szabolcs-Szatmár-Bereg és Hajdú-Bihar megyékben találhatók (Dancza, 2006).

Nagymértékű elterjedése több okra vezethető vissza, úgymint a növény biológiája, nem megfelelő termesztéstechnológia, tulajdonviszonyok változása, klímaváltozás (Kazinczi és mtsai., 2012). A biológiai okok között meg kell említeni jelentős mértékű biomassza termelését (Béres, 1981; Kazinczi, 1993; Kazinczi és mtsai., 2008a), melynek fontos szerepe van kiemelkedő kompetíciós képességében (Kazinczi és mtsai., 2007; Kazinczi és mtsai., 2008b). Molekuláris vizsgálatok alapján feltételezhető, hogy a hazai parlagfű populáció inkább kanadai eredetű, mint amerikai egyesült államokbeli (Cseh és Taller, 2008).

3.1.3 Az ürömlévelű parlagfű morfológiai jellemzői

Az ürömlévelű parlagfű magassága 5-200 cm között változik. Habitusa az el nem ágazótól az erősen elágazóig terjedhet. Szára gyengén vagy erősen szőrözött. Levelei szárnyaltak, rövid levéllyel rendelkeznek, melyek levélállása felül szórt, míg alul keresztben átellenes (Bassett és Crompton, 1974).

Egylaki, váltivarú növény, az egyivarú virágok a növény különböző részein fejlődnek ki (2. ábra). A termős virágok a felső levél hónaljakban és a porzós fűrt fészkei alatt találhatóak egyesével vagy kis csoportokban. A porzós virágok (10-100 darab) fészkekben ülnek. A fészkek fűrtbe rendeződnek a hajtások végén (Bassett és Crompton, 1974).

A termés (egymagvú kaszat) alakja ovális, közepén kicsúcsosodik (3. ábra). A középső részt kis tüskék veszik körül. A növények nagy változatosságot mutatnak méret, levélforma, szőrözöttség és a virágzás tekintetében (Bassett és Crompton, 1974).



2. ábra Parlagfű termős (fehérrel bekarikázva) és porzós virágainak elhelyezkedése. (saját fénykép, Cserszegtomaj, 2014.08.28)



3. ábra Parlagfű termése (saját fénykép, Keszthely, 2019.01.09)

3.1.4 Az ürömlevelű parlagfű biológiája

A parlagfű az egyéves kétszikű fajok csoportjába tartozik. Míg Észak- Amerikában végzett vizsgálatok alapján egy növény magproduktuma 3 000 és 62 000 darab közötti (Dickerson és Sweet, 1971), addig Magyarországon egy közepes méretű növény körülbelül 3 000 magot hoz (Béres és Hunyadi, 1980). Hazánkban magok a talaj felső 0,5-6,5 cm-es mélységéből már március végén kezdenek csírázni, de többségük csak áprilisban és májusban kel ki. A fény kísérleti eredmények szerint segíti a magok csírázását (Béres, 2004). A magok életképességének tesztelésére 1879-ben Beal állított be kísérletet. Több gyomnövény magját, köztük a parlagfűét is, 50 cm mélyre helyezte el. A vizsgálatok alapján magja még 40 év elteltével is megőrizte életképességét (Darlington, 1922). A parlagfű a rövidnappalos növények közé tartozik (Allard, 1943). A porzós virágok 7-10 nappal előbb nyílnak a termős virágokhoz képest. A hím ivarú virágok pollenszórása július közepétől indul, de az augusztusi fő virágzási szezonban éri el legnagyobb értéket (Béres és mtsai, 2005). Szélbeporzású növényként (Wodehouse, 1935) nagy mennyiségű pollent termel (Fumanal és mtsai., 2007). Ennek mértékét vizsgálatok alapján a kelési idő jelentősen befolyásolja. Magyarországi viszonyok között, ha a parlagfű áprilisban kel ki, akkor átlagos növényenkénti pollen termelése meghaladja a 6 milliárd pollenszemet, viszont augusztusi keléskor ez mindössze 6 millió körülire, azaz mintegy ezredére csökken le (Kazinczi és Béres, 2008). Szeptember végétől már érett kaszatok vannak a növényeken (Béres és Bíró, 1993).

3.1.5 Az ürömlevelű parlagfű jelentősége

3.1.2.3. *A parlagfű mezőgazdasági jelentősége*

A parlagfű megjelenhet gabona mezőkön, művelt és bolygatott területeken, parlagokon, legelőkön illetve utak mentén is (Bassett és Crompton, 1974; Priszter, 1960). A parlagfű komoly versenytársa lehet a kukoricának (Varga és mtsai., 2000) és a napraforgónak (Ozaslan és mtsai., 2016). Vizsgálati eredmények szerint, bár a napraforgó jobb kompetitor az *A. artemisiifoliával* szemben, mint a kukorica (Kazinczi és mtsai., 2007), mégis a napraforgóból való irtása nehezebb. Ennek oka, hogy közeli rokonok, így herbicidtoleráns hibrid vetőmag alkalmazásával érhető el csak jó eredmény. Ugyan vannak megfelelő hatóanyagok a preemergens védekezéshez, de ezek egyrészt elegendő bemosó csapadékot igényelnek, másrészt a parlagfű mélyebbről is kikelhet, mint amilyen mélyen a gyomirtó szerek ki tudják fejteni a hatásukat (Kazinczi és mtsai., 2009). A talaj nedvessége és a gyomnövény kelésének időpontja fontos befolyásoló tényező például a szója termése szempontjából. A száraz vegetációs időben a szója kelését követően 2 vagy több hét gyommentességre van szükség a normál terméshez. Megfelelő talajnedvességi viszonyok mellett ehhez képest több mint kétszer annyi idő kell (Coble és mtsai., 1981). Szójában nagy parlagfű sűrűség (30 feletti db/m²) mellett 65-70%-os, kisebb sűrűség (1-10 darab/m²) mellett 2-40%-os terméskiesést regisztráltak (Weaver, 2001). A parlagfű kompetíciós veszélyessége a termesztett kultúrában a gyom mennyisége mellett meghatározó módon függ a termesztett növény parlagfű keléskori fejlettségi állapotától. A fentiek mellett a parlagfű jelentős termésvesztést okozhat még burgonyában (Delalić és Jogić, 2009), cukorrépában (Radojčić és mtsai., 2018), földimogyoróban (Clewis és mtsai., 2001) illetve csillagfürtben (Béres, 1985) is.

A fehérbabban közel egyidejű kelés esetén 1,5 darab parlagfű folyóméterenként 10-22%-os, míg ennél nagyobb borítottságnál 16-52%-os termésvesztést okozott. Viszont, ha a parlagfű csírázása a bab 3-4 leveles állapotában volt, nem tapasztaltak termésvesztést (Chikoye és mtsai., 1995).

A termőföldeken integrált gyomirtással több év alatt jelentős mértékben redukálható a parlagfűmag talajban lévő mennyisége. A herbicidek használata mellett a mechanikai módszerek közül a tarlóhántásnak is fontos szerepe van a gabonatarló vagy más korai betakarítású növény után maradt terület gyommentesen tartásában. Az időben elvégzett tarlóhántás egyrészt

megakadályozza a parlagfű magérlelését, másrészt többszöri alkalmazásával csökkenthető a talaj gyommag tartalma (Béres, 2004; Béres és mtsai., 2005).

Magyarországon a 1947-től kezdve rendszeresen zajlik a szántóföldeken gyomfelvételezés. Az ürömlevelű parlagfű már a 90-es évek közepétől a legnagyobb borítottsági százalékot (4,7%) érte el és így az első helyre került a gyomok fontossági sorrendjében. Tíz évvel későbbi felmérés eredménye alapján (borítottság 5,3%), megőrizte vezető pozícióját a gyomnövények között (Novák és mtsai., 2009). Az 5,3%-os borítottság (hazánk összes szántóföldje 6,5 millió ha) 345.000 hektáros területet jelent. Ha hektáronkénti árbevétel 250 000 Ft-nak vesszük a fertőzött kultúrákban, akkor a parlagfű éves szinten több mint 86 milliárd Ft-os kiesést eredményezhet (Kazinczi és mtsai., 2009).

3.1.2.4. *A parlagfű egészségügyi jelentősége*

Az ürömlevelű parlagfű a legerősebb pollenallergiát kiváltó növények egyike (Allard, 1943). A virágzási szezonban nagy mennyiségű pollen termelése (Fumanal és mtsai., 2007), illetve kis, 18,3 μm átmérőjű (Wodehouse, 1935) pollenje miatt nagyobb távolságokra is eljut. Ezt támasztja alá, Stach és munkatársainak (2006) vizsgálata, mely szerint a Lengyelországban mért pollen mennyiséget jelentős mértékben növelte a déli, parlagfűvel erősen fertőzött területekről érkező légtömeg.

Az Amb a I (Antigen E) a parlagfű fő allergénje, mely a parlagfű pollenre érzékenyek 90%-nál vált ki allergiás reakciót (King és mtsai., 1964; Rafnar és mtsai., 1991). A parlagfű pollen allergizáló hatását jó mutatja, hogy a levegő alacsony pollen tartalma (5 pollen szem/ m^3) esetén is, az érzékenyebbeknél már allergiás tüneteket válthat ki (Déchamp és mtsai., 1997). A parlagfű által okozott allergia jellemzően bőrgyulladást (Brown és mtsai., 1931) és szénanáthát (Groulx, 1954) idézhet elő. Bizonyították kereszt-allergia kialakulását az *Ambrosia*, *Artemisia* és a *Matricaria* pollenjével (Subiza és mtsai., 1989), illetve a parlagfű pollen és banán, valamint kabakosok (görögdinnye, sárgadinnye, cukkini, uborka) fogyasztása esetén (Anderson és mtsai., 1970; Enberg és mtsai., 1987). Magyarországon az ÁNTSZ Aerobiológiai Hálózata folyamatosan méri a levegő pollen tartalmát. A küszöbértéket 30 pollen szem/ m^3 -ben határozták meg, mely a legtöbb esetben már indukálja az allergiás panaszokat (Apatini és mtsai., 2013). Az Amerikai Egyesült Államokban 2005 és 2006 között végzett felmérés alapján a lakosság 15-20 %-a érzékeny a parlagfű pollenre (Salo és mtsai., 2014).

Ziska és Caulfield 2000-ben illetve Singer és munkatársai 2005-ben végzett vizsgálataik során megállapították, hogy a parlagfű a megnövelt CO₂ hatására több pollent termelt és a fő allergén (*Amb a 1*) aránya is nőtt a pollenen belül. A kapott eredmények alapján feltételezték azt is, hogy a klímaváltozás kedvezőtlen irányba befolyásolhatja a szezonális allergiás megbetegedéseket. Európában a parlagfűre allergiások száma emelkedő tendenciát mutat: Észak-Olaszországban 20 év alatt 24%-ról 70%-ra nőtt az allergiások csoportjában a növény pollenjére érzékenyek száma (Tosi és mtsai., 2011). Thibaudon és munkatársai által 2010-ben publikált eredményei szerint bár Franciaországban 2005 és 2008 között az országosan 46% körüli volt a növényre érzékenyek aránya, a parlagfűvel leginkább fertőzött területeken (Rhône melletti részek) 66,5%-ról 79,4%-ra emelkedett az allergiás panaszokkal rendelkezők száma. Hasonlóan Olaszországhoz Ausztriában is több mint kétszeresére nőtt, 8,5%-ról 17,5%-ra, a parlagfűre allergiások aránya 1997 és 2007 között (Hemmer és mtsai., 2011). Bár Magyarországon 1970-ben a parlagfű esetében ritkaságnak számított a pozitív bőrteszt eredmény (1%), az 1990-es évek végére ez az érték 55-80%-ra emelkedett az allergiások körében (Erdei és mtsai., 1998). Egy 2007-ben végzett vizsgálat alapján sem javult jelentős mértékben a parlagfű pollenre érzékenyek aránya, mivel 16% és 57% közötti volt a parlagfűre IgE specifikus választ adók száma (Páldy és mtsai., 2007). Hazánkban a lakosság 22%-a szenved valamilyen parlagfű okozta megbetegedésben (Márk és mtsai., 2016).

Magyarországon 2005-ben hozzávetőleg 17 milliárd Ft volt a légúti tüneteket mutató allergiások kezelési költsége (Nékám és Páldy, 2008), mely döntő részben a parlagfű pollennek köszönhető. A termésveszteség miatti 86 milliárd forinttal együtt így, már évi mintegy 100 milliárd forintos kár vezethető vissza az ürmölevelű parlagfűre.

3.2 A kloroplasztisz

3.2.1 Helye, szerkezete, funkciója

A kloroplasztisz a plasztidok csoportjába tartozik, melyek az általuk tartalmazott színanyagok szerint különböző kategóriákba sorolhatóak. Kromoplasztok karotinoidokban gazdagok, a sárga, narancs és a piros szín kialakításáért felelősek a virágokban illetve a gyümölcsökben. A leukoplasztokban nincs színanyag, elsődlegesen raktározó feladatot látnak el. A kloroplasztiszok nevüket a klorofill tartalmuk alapján kapták (Cooper, 2000).

A növényi sejt a citoplazmájában sejtenként általában mintegy 100 darab kloroplasztisz található meg (Nobel, 2009), de számukat különböző tényezők, például a növény fejlettségi állapota is befolyásolhatja (Possingham és Sauer, 1969; Lamppa és mtsai., 1980). A kloroplasztiszt kettős membrán veszi körül, melyen belül található a tilakoid membrán rendszer. A belső és a tilakoid membrán rendszer közötti rész a sztróma, ahol a kloroplasztisz genetikai állománya is található (Cooper, 2000). A kloroplasztiszok átmérője jellemzően 3-10 μm közötti, mely fajonként eltérő lehet (Flindt, 2006). Az endoszimbióta elmélet szerint a kloroplasztisz az eukarióta sejtbe került cianobaktériumokból alakult ki (Mereschkowsky, 1905; Margulis, 1970).

A kloroplasztisz nemcsak a fotoszintézisnek a helye, hanem részben, a fotorespirációnak is. Szerepe van a klorofill, a karotinidok, az α -tokoferol (E vitamin), a plasztokinon és a fillokinon (K vitamin), a zsírsavak és lipidek bioszintézisében, a nitrogén asszimilációban és számos aminosav szintézisében, a kén és oxigén anyagcserében illetve oxidatív reakciókban (klororespiráció) (Wise, 2007), azaz a növényi sejt létfontosságú szervecskéje.

3.2.2 A kloroplasztisz genom (plasztom)

A kloroplasztisz rendelkezik saját genommal (plasztom) (Cooper, 2000), melyből hozzávetőleg 100 darab van egy kloroplasztiszban (Maier és Schmitz-Linneweber, 2004), de számukat befolyásolja a sejt életkora is (Boffery és Leech, 1982; Oldenburg és Bendich, 2004a). A plasztomot alkotó kettős szálú DNS hosszúsága általában 120-160 kbp (Palmer, 1991), szerkezetére jellemző cirkuláris (monomer, multimer) forma mellett a lineáris is jelen van (Herrmann és mtsai., 1975; Kolodner és Tewari, 1975; Oldenburg és Bendrich, 2004b; Shaver és mtsai., 2008), melyeknek az aránya fajonként változik (Lilly és mtsai., 2001). A plasztom tartalmaz két fordítottan ismétlődő szakaszt (Inverted Repeat: IRA, IRB), mely a szárazföldi növényeknél általában 20-30 kbp hosszúságú (Palmer, 1991). A két ismétlődő rész között található a hosszabb egykópiás régió (Large Single-Copy: LSC) és a rövidebb egykópiás régió (Small Single-Copy: SSC). A kloroplasztisz genom hozzávetőleg 120 gént tartalmaz. Ezek négy rRNS-t, harminc tRNS-t, a fotoszintézishez szükséges fehérjéket és további (ATP-szintáz, Rubisco alegység, stb.) a növény számára fontos proteineket kódolnak. A kloroplasztisz számára szükséges fehérjéknek 90%-a sejtmagban van kódolva, melyek a citoplazmában képződnek és innen a hozzájuk kapcsolódó tranzit peptid szakasz segítségével jutnak el rendeltetési helyükre (Cooper, 2000).

3.1.2.5. A kloroplasztisz genom meghatározásának különböző módjai

Az NCBI (National Center for Biotechnology Information) adatbázisában több mint 2000 kloroplasztisz genom szekvencia található. Jelentős részüket az elmúlt néhány évben töltötték fel (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/browse#!/organelles/>). Ebben nagy szerepe van az NGS (Next Generation Sequencing) technológia megjelenésének és elterjedésének. Előnye a hagyományos Sanger szekvenáláshoz viszonyítva a nagyobb áteresztő képesség, gyorsaság (Margulies és mtsai., 2005) és az alacsonyabb költség (Dias-Neto és mtsai., 2009). Teljes plasztid meghatározásához kezdetben a kloroplasztisz DNS kivonását, restriktációs enzimmel történő emésztését és klónozását követően Sanger szekvenálást használták (Shinozaki és mtsai., 1986). Később a DNS közvetlen emésztése helyett eltérő izolálási módok jelentek meg. A kloroplasztisz genom nagyméretű részeinek PCR amplifikációjakor a levélből kivont teljes (nemcsak kloroplasztisz DNS-t tartalmazó) DNS-t nagyméretű PCR terméket (20-40 kbp) adó kloroplasztisz szekvenciákra tervezett primerekkel szaporították fel. A PCR termékeket tisztították, beklónozták, szekvenálták és végül a leolvasások alapján rekonstruálták a plasztidot. Ha a leolvasások nem fedtek át, akkor a hiányzó részeket újabb PCR-ek segítségével szaporították fel és szekvenálták (Goremykin és mtsai., 2003).

A gyűrű alakú kloroplasztisz DNS-ek felszaporítására épít az RCA (Rolling Circle Amplification) elnevezésű szekvenálási stratégia. Ez a PCR amplifikációtól annyiban tér el, hogy nincs szükség specifikus primerekre, hanem a Phi29 polimerázzal a DNS felszaporítása izotermikus folyamat során gyakorlatilag folyamatosan történik, és a kapott termék közvetlenül szekvenálható (Dean és mtsai., 2001).

Egy másik módszer során a kloroplasztisz DNS-ből 100-150 kbp méretű fragmentumokat tartalmazó BAC (Bacterial Artificial Chromosome) (Daniell és mtsai., 2006) vagy 40-50 kbp méretű fragmentumokat tartalmazó Fosmid (bakteriális F-plazmid alapú) könyvtárakat készítenek, majd azokat szekvenálják (Kim és mtsai., 2006).

Később a különböző platformokon végzett NGS technológia alkalmazása vált általánossá a szekvencia meghatározására (Cronn és mtsai., 2008; Atherton és mtsai., 2010). Ennek lényege, hogy a teljes (sejtmagi, mitokondriális, kloroplasztisz) DNS-t megszekvenálják. Ezt követően válogatják ki az ismert kloroplasztisz genom szekvenciák alapján a plasztidot tartalmazó leolvasásokat, majd a szűrt leolvasásokat *de novo* kontigokba rendezik, végül referencia genomhoz illesztik azokat. (Yang és mtsai., 2010)

3.1.2.6. A kloroplasztisz genom öröklődése

A zárvatermők csoportjában a plasztidok anyai öröklődése a jellemző (Bauer, 1909; Correns, 1909; Renner, 1936; Tilney-Bassett, 1975; Hagemann, 2004). Az anyai öröklődésnek a következő okai lehetnek: a meiózis során nem kerül plasztid a generatív sejtbe (Cass és Karas, 1975; Schröder, 1985), illetve, ha van plasztid a generatív sejtben, akkor az, az érés során degenerálódik (Clauhs és Grun, 1977). Előfordulhat, hogy a hímivarsejt tartalmaz ugyan plasztidot, de az a megtermékenyítéskor nem kerül a petesejtbe, mivel a hímivarsejt sejtmag része jut csak be, a citoplazma része nem, mely a plasztidokat is tartalmazza (Mogensen, 1988). Az esetek kis hányadában előfordulhat, hogy az anyai mellett az apai plasztidok is (biparental) részt vesznek a zigóta plasztomjának kialakulásában (Bauer, 1909; Corriveau és Coleman, 1988). Ugyanakkor, például az *Actinidia* nemzetség interspecifikus hibridjei (*A. arguta* 'Issai' X *A. deliciosa*; *A. chinensis* X *A. kломika*) esetében megfigyeltek apai öröklődést is (Cipriani és mtsai., 1995).

3.1.2.7. Mutáció

A kloroplasztisz genom szerkezete és a gének sorrendje nagyfokú konzerváltságot mutat a különböző növénycsoportoknál (Maier és Schmitz-Linneweber, 2004). Ezzel szemben a másik, sejttagon kívüli, DNS-sel rendelkező sejtservecske, a mitokondrium genom szerkezete és a gének elrendeződése jelentős eltéréseket mutat közeli fajoknál is (Lonsdale és mtsai., 1988). A plasztomban gyakoribbak a pontmutációk és ritkábbak az újrendeződések a növényi mitokondrium genomhoz viszonyítva (Palmer és Herbon, 1988).

A kloroplasztisz genom ismétlődő szakaszain (IRA és IRB) jóval kisebb a SNP-k (Single nucleotide polymorphism) aránya, mint a plasztom többi részén (Clegg és mtsai., 1984; Wolfe és mtsai., 1987). A mutáció sok esetben abnormális megjelenést és fejlődést okoz a növényben (Griffiths és mtsai., 2000), ezért előfordulásuk ritka. A mutáció következtében kialakulhat a heteroplazmia, mely során a sejtek a vad és a mutáns DNS-t is tartalmazzák (Lodish és mtsai., 2000). Mivel a kloroplasztisz jellemzően anyai öröklődésű, ezért heteroplazmias petesejtből kiindulva a mitotikus sejtosztódáskor, az utódsejtekbe a mutáns DNS-t tartalmazó sejtorganelumok bekerülésével, majd felszaporodásával az eredetitől eltérő vagy kevert

fenotípusok (például levélszín) jelenhetnek meg. Ezt a jelenséget citoplazmás szegregációnak nevezzük (Deák, 2014).

A plasztidoknál a mutáció fenotípus szinten is megjelenő változásokat eredményezhet. A levélszín módosulás (fehér) bekövetkezhet tranzíció (C bázis cseréje T-re) (Avni és mtsai, 1989), deléció és újrendeződés (rearrangement) (Day és Ellis, 1984) útján. További példák a parlagfűben bekövetkezett mutációkra: a herbicidrezisztencia kialakulása a *psbA* génben történt pontmutáció eredménye (Hirschberg és mtsai., 1984; Goloubinoff és mtsai., 1984). A linkomicin gátolja a fehérje szintézist a plasztiszok riboszomáin (Cséplő és Maliga, 1982), viszont a 23S rRNS génben bekövetkezett pontmutáció (elsődlegesen A-ról G-re történő bázis csere) hatására antibiotikum rezisztencia alakult ki és így a linkomicin már nem tud inhibitorként működni (Cséplő és mtsai., 1988). Az *rbcL* gén esetében vizsgálatok során több típusú mutációt is azonosítottak, amik miatt a gén inaktívává vált. Winter és Herrmann (1988) kereteltolódást okozó (frame shift) mutációt észleltek 5 bázis (TTAAC) deléciója eredményeként illetve Dron és munkatársai (1983) pontmutációt (G-ről A-ra történő bázis csere) detektáltak, mely aminosav változást idézett elő.

3.1.2.8. A plasztom gyakorlatban való felhasználása

A plasztiszok biotechnológiai hasznosítása számtalan lehetőséget rejt magában. Az egyik ilyen a mezőgazdasági célú felhasználás, hiszen az anyai öröklődés miatt a plasztid genomba bejutatott transzgen pollen útján nem kerülhet át más rokonnövénybe, azaz nem szökhet meg (Hagemann, 2004). Ilyen módon alakítottak ki különböző fajoknál herbicidrezisztenciát (Daniell és mtsai., 1998), kórokozókval szembeni rezisztenciát (DeGray és mtsai., 2001) vagy rovar ellenes hatást (McBride és mtsai., 1995). A biotikus mellett abiotikus stresszel szembeni ellenállóképesség javítását is célul tűzték ki, így szárazságtűrő (Lee és mtsai., 2003) illetve sótűrő (Kumar és mtsai., 2004) növényeket hoztak létre. A talajok nehézfém mentesítésére számos eljárás létezik, de ezek általában költségesek, ezért vizsgálatokat végeztek a növények fitoremediációban való felhasználására (Ruiz és mtsai., 2003). A plasztiszok hasznos segítséget jelenthetnek a nemesítés során is, hiszen a hagyományos rezisztencia-nemesítésnél gyorsabb megoldást jelent a protoplasztok fúziójával létrehozott szomatikus hibridek használata (Fock és mtsai., 2000).

A mezőgazdasági hasznosítás mellett gyógyászatban használt fehérjék termeltetésére is alkalmas a plasztom. A terápiás célokat szolgáló humán szomatotropin (Staub és mtsai., 2000)

vagy a human szérum albumin (Fernández-San Millán és mtsai., 2003) kloroplasztiszokban termeltetése biztonságosabb és olcsóbb megoldást jelenthet az eddig alkalmazott módokkal szemben. További példa gyógyászati felhasználásra az ehetséges vakcina előállítását célzó vizsgálatok közül a kolera toxin B alegységgel (Daniell és mtsai., 2001) végzett kísérlet.

Az emberi táplálkozás szempontjából fontos anyagok kloroplasztiszokkal való termeltetésével szintén végeztek sikeres kísérletek. Ezekre szolgálnak példaként a következők: az A provitaminjának szint emelése a paradicsomban (Römer és mtsai., 2000), zsírsav termelés növelés a burgonyában (Klaus és mtsai., 2004).

Bioreaktorként hasznosíthatók különböző anyagok előállítására is, mint például polihidroxibutirát szintézisére, mely a jövőben biológiai úton lebomoló műanyagként akár a ma használatos poliésztereket válthatná fel (Lössl és mtsai., 2003).

A konzervált kloroplasztisz genom alkalmas fajok azonosításra (DNA barcoding) (Kress és Erickson, 2007), mikroszatellitek segítségével populációgenetikai vizsgálatok elvégzésére (Powell és mtsai., 1995; Powell és mtsai., 1995a), valamint evolúciós és filogenetikai vizsgálatokra (Clegg és Zurwaski, 1992). Kezdetben a plasztom restrikciós térképezése (Jansen és mtsai., 1990; Olmstead és Palmer, 1992), és az *rbcL* gén szekvenciájának használata volt jellemző (Doebley és mtsai., 1990; Soltis és mtsai., 1990). Később további géneket: *ndhF* (Olmstead és Sweere, 1994), *atpB* (Hoot és mtsai., 1995), *matK* (Johnson és Solits, 1994) is használtak a fajok rokonsági kapcsolatainak megállapítására. Az intronok: *rps16* (Oxelman és mtsai., 1997), *rpl16*, *rpoC1* (Small és mtsai., 1998) és a nem-kódoló régiók (intergenic spacer region): *atpB-rbcL* (Goldenberg és mtsai., 1993), *trnL-trnF* (Small és mtsai., 1998), *psbD-trnT-GGU* (Shaw és mtsai., 2007) használata is elterjedt a filogenetikai elemzések során. A nem-kódoló szekvenciák alkalmazásának oka, hogy a gének és az intronok nem voltak elég változatosak az egyes nemzetségeken belüli rokonsági kapcsolatok megállapításához (Gielly és Taberlet, 1994; Small és mtsai., 1998).

3.1.2.9. Eddigi ismeretek a parlagfű plasztomjáról

A teljes parlagfű kloroplasztisz eddig még nem ismert, mivel az NCBI adatbázisába csak gének, intronok és nem-kódoló régiók teljes vagy részleges szekvenciáit töltötték fel (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>). Ezek túlnyomó többsége filogenetikai elemzések elvégzéséhez elegendő információt jelenthetnek, de például a parlagfűben már leírt mikroszatellitek (Gaudeul és mtsai., 2011) mellett újjak fejlesztésére nem elegendőek.

Urbatsch és munkatársai 2000-ben végzett vizsgálata alapján, az *Ambrosia artemisiifolia* legközelebbi rokonnemzetsége a *Helianthus*. Az NCBI adatbázisa tartalmazza a napraforgó (*Helianthus annuus*), Timme és munkatársai által 2007-ben meghatározott teljes plaztomját, mely így megfelelő referenciaként szolgálhat a parlagfű kloroplasztisz genomjának megállapításához.

4 Anyag és módszer

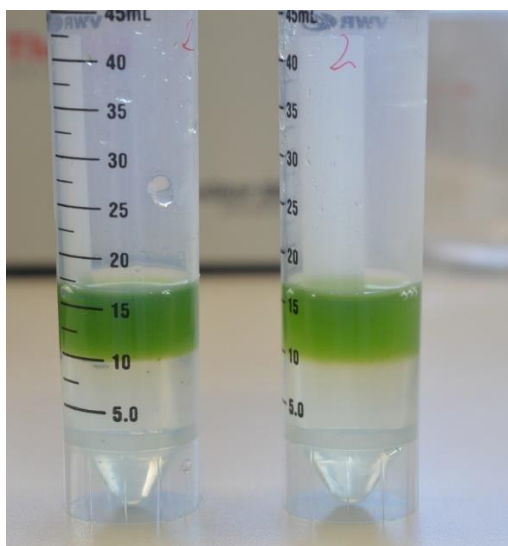
4.1 Növényanyag

A Keszthelyen gyűjtött parlagfű magokat tenyészedénybe vetettük el. A növényeket üvegházi körülmények között neveltük. A fiatal leveleket hozzávetőleg 20 cm magas parlagfüvekről gyűjtöttük. A mintákat gyűjtés közben daráltjégen tartottuk. Gyűjtés után a minta keményítő tartalmának csökkentése céljából 5 g levelet Parafilmmel lezárt Petri-csészében 48 órán át 4 °C-on sötétben tartottuk.

4.2 Kloroplasztisz izolálása

A kloroplasztisz tisztításhoz a Chloroplast Isolation Kit-et (Sigma-Aldrich, USA) használtuk, a gyártó útmutatásait követve. A eljárás során használt eszközöket előzetesen autoklávban sterilizáltuk.

A mintát és az eszközöket az izolálás során 4 °C-on tartottuk. A leveleket ollóval kis darabokra vágtuk, majd grammonként 4 ml BSA (Bovine Serum Albumin) tartalmú CIB-et (Chloroplast Isolation Buffer) adtunk a mintához. A BSA vég koncentrációját 1 mg/ml-re állítottuk be és közvetlenül a kivonás előtt kevertük a pufferbe. Rövid ideig botmixer segítségével turmixoltuk, majd Miracloth-on (Merck Millipore, USA) átszűrtük és a kapott elegyet 50 ml-es centrifuga csőbe töltöttük. Három percig 220 g-n történő centrifugálást követően, a folyékony fázist átöntöttük egy friss centrifugacsőbe, majd 7 percig 1000 g-n centrifugáltuk. Ezután folyadék fázist eltávolítottuk, és a pelletet óvatos pipettázással feloldottuk 2 ml BSA tartalmú CIB pufferrel, majd cseppenként az előzőleg egymásra rétegzett 40 és 80%-os Percoll gradiensre adagoltuk (4. ábra) és negyed óráig centrifugáltuk 3200 g-n. A két eltérő koncentrációjú réteg között lévő zöld sávban találhatóak az ép kloroplasztiszok. Ezt a részt összegyűjtöttük, majd a kapott mennyiség háromszorosát adtunk hozzá a CIB pufferből BSA nélkül. Az így kapott oldatot 1700 g-n egy percig centrifugáltuk, majd a folyadék fázist eltávolítottuk. A pelletet 0,5 ml CIB pufferrel (BSA nélkül) szuszpendáltuk. Az oldatot DNS kivonásig sötétben jégen tároltuk.



4. ábra A 40/80%-os Percoll grádiensre rétegzett kloroplasztisz tartalmú szuszpenzió (saját fénykép, Keszthely, 2017.01.05.)

4.3 DNS kivonás

A kloroplasztiszból a DNS kivonást Vieira és munkatársai által 2014-ben leírtak szerint végeztük el néhány változtatással. Az előzőekben 5 g levélből izolált kloroplasztisz pelletéhez adtunk mintánként 8 ml DNS izoláló puffert. A puffer összetétele a következő volt:

100 mM NaCl
100 mM Tris-HCl (pH 8.0)
50 mM EDTA
1 mM DTT

Továbbá, még 1,5 ml 20%-os SDS-t, 20 μ l 2-merkaptoetanolt és 30 μ l Proteináz K-t (10 mg/ml) mértünk bele. Inkubáltuk 55°C-on 4 órán keresztül és ezt követően 5 percre jégre helyeztük, majd hozzáadtunk 1,5 ml 5 M kálium-acetátot és 2 óráig jégen hagytuk. Centrifugáltuk 10 000 g-n 15 percig 4°C-on. A folyadék fázist egy másik csőbe pipettáztuk és az így kapott mennyiséggel megegyező kloroform:izoamil-alkoholt=24:1 adtunk hozzá, majd összeforgattuk és 20 percig centrifugáltuk 10 000 g-n, szobahőmérsékleten. A felső folyadék fázist óvatosan új csőbe pipettáztuk. Annyi izopropanolt mértünk bele amennyi a folyadék mennyisége volt, majd -20°C-ra helyeztük. A hideg oldatot 4 °C-on 10 000 g-n centrifugáltuk 25 percig, ezután a folyadék fázist leöntöttük. A pelletet 1 ml 70%-os etanollal mostuk, és ezt követően 25 percig 10 000 g-n, 4°C-on centrifugáltuk. Az alkoholt leöntöttük, ezután a pelletet 1 ml 96%-os etanollal összeforgattuk, majd centrifugáltuk 25 percig 4°C-on, 10 000 g-n. Az alkoholt

leöntöttük és a pelletet szárítottuk, majd 50 µl NFW-ben (Nuclease Free Water) oldottuk vissza a kloroplasztisz DNS-t. A mintát Plasmid-Safe ATP-Dependent DNase-zal (Epicentre, USA) kezeltük a gyártó leírását követve. Erre azért volt szükség, hogy eltávolítsuk a nem cirkuláris kloroplasztisz DNS-eket. A következő anyagokat adtuk a 21 µl tisztított DNS-hez:

1 µl 25 mM ATP

2,5 µl 10X Reaction Buffer

0,5 µl Plasmid-Safe DNase.

Az így kapott oldatot inkubáltuk 37°C-on fél óráig, majd újabb fél órát 70°C-on. Hozzáadtunk 1 ml 96%-os etanol. Óvatosan elegyítettük a mintát az alkohollal, majd 5 percre -20°C-ra helyeztük. Centrifugáltuk 10 000 g-n, 25 percig, szobahőmérsékleten. A folyékony fázist leöntöttük a pelletről, majd a mintára 1 ml 70%-os etanolt mértünk, és ezt követően centrifugáltuk 10 000 g-n 20 percig, szobahőmérsékleten, majd a folyékony fázist leöntöttük és szárítottuk a pelletet. A mintát 25 µl NFW-ben oldottuk fel. A kloroplasztisz DNS tisztaságának és mennyiségének ellenőrzése végett a mintát 0,8%-os agaróz gélen futtattuk 45 percig, 100 V-on.

4.4 A kloroplasztisz genom szekvenálása

A kloroplasztisz DNS könyvtár a TruSeq DNA PCR-Free Library Preparation Kit (Illumina, USA) felhasználásával a gyár útmutatása alapján készült, mivel ez alkalmas genom szekvenáláshoz. A könyvtár készítés fő lépései a következők voltak: a DNS fragmentálása, a kapott fragmentek végeinek blunt-end-é alakítása, a fragmentek méret szerinti szelektálása, A bázis hozzáadása a fragmentekhez, valamint az adapterek ligálása a fragmentekhez.

A szekvenálást a Xenovea Kft. végezte el a MiSeq (Illumina, USA) készülék segítségével. A kapott paired-end-es leolvasások 2 x 300 bp hosszúságúak voltak.

4.5 Plasztom összerakása

A kapott leolvasások minőségének ellenőrzését a FastQC (<http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>) nevű program segítségével végeztük el. Az eredmények alapján a nem megfelelő szekvenciák kiszűrésére a GenoUtils programot (Hegedűs és Virág, 2017) használtuk. A leolvasásokat *de novo* illesztettük a 4.0.2

verziójú MIRA (Chevreux és mtsai., 2004) és a 1.2.10 verziójú Velvet (Zerbino és Birney, 2008) programok alkalmazásával. A kapott kontigok rendezéséhez a napraforgó plasztomot használtuk referenciaként. Mindezt 9.1.6 verziójú Geneious (Kearse és mtsai., 2012) szoftver segítségével oldottuk meg.

4.6 Gének annotálása

A gének annotációjához DOGMA elnevezésű szoftvert (Dual OrganellarGenoMe Annotator) (Wyman és mtsai., 2004) és a parlagfű transzkriptomból (Virág és mtsai., 2016) előzetesen azonosított kódoló szekvenciákat használtuk. Ez utóbbi lépései a következők voltak: BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK279690/>) könyvtárkészítő parancssora (makeblastdb) segítségével adatbázist hoztunk létre a parlagfű transzkriptom kontigokat tartalmazó fájl (Virág és mtsai., 2016) felhasználásával, majd az előzőek alapján elkészült Ambrosia elnevezésű könyvtárban a BLAST (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK279690/>) blastn, tblastn és tblastx parancssorok használatával a napraforgó kloroplasztisz gének alapján, azonosítottuk a kódoló részeket tartalmazó kontigokat. A parlagfű transzkriptom kontigokat tartalmazó fájlból az E-értékek (a keresett és talált szekvencia közötti egyezőséget mutató szám) szerint kiválasztott kontigokat 9.1.6 verziójú Geneious-szal (Kearse és mtsai., 2012) rendeztük, mivel a keresett gént általában több kontig illesztésével kaptuk meg. Az ORF-ek (Open Reading Frame, nyílt leolvasási keret) meghatározásához az NCBI ORFfinder-t (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/>) alkalmaztuk. A kapott ORF-eket pedig az NCBI BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) programjával ellenőriztük le.

A kloroplasztisz genomban lévő intronok meghatározásához a BLAST (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK279690/>) könyvtárkészítő parancssorával (makeblastdb) adatbázist hoztunk létre a parlagfű plasztomot tartalmazó fájl felhasználásával, majd ebben keresést végeztünk a BLAST (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK279690/>) blastn parancssor használatával az előzetesen meghatározott parlagfű kloroplasztisz gének alapján, végül a kapott eredmények alapján azonosítottuk az intronok pontos helyét.

4.7 A parlagfű plasztom elemzéséhez használt programok

A parlagfű plasztomjának grafikus ábrázolásához az OGDRAW (Lohse és mtsai., 2013) programot használtuk. A tRNS-nél a kodon használatot a MEGA-X (Kumar és mtsai., 2018) nevű programmal vizsgáltuk. Az ismétlődéseket a REPuter (Kurtz és mtsai., 2001) és a Tandem Repeat Finder (Benson, 1999) programokkal kerestük. REPuter esetében a beállított paraméterek a következők voltak: Hamming distance: 3, a találatok száma 5 000, a legkisebb ismétlés hossza 30 bp, mind a négy ismétlés típus bejelölve. A REPuter találatait saját fejlesztésű programmal, Clean Repeats, (<http://cleanrepeats.georgikon.hu/>) szűrtük meg. A program 2018-ban készült Parrag Tamás, Farkas Zoltán, Nagy Erzsébet, Virág Eszter és Taller János közreműködésével, melynek publikálása folyamatban van. Összehasonlítottuk az *Ambrosia atremisiifolia* (MF362689.1), *Helianthus annuus* (NC_007977.1), *Arabidopsis thaliana* (NC_000932.1), *Artemisia argyi* (KM386991.1), *Ambrosia trifida* (MG029118.1) és a *Taraxacum officinale* (KU361241.1) genomokban található tandem ismétlődéseket a Tandem Repeat Finder (Benson, 1999) segítségével. A plasztom szekvenciákat az NCBI adatbázisából töltöttük le.

A filogenetikai elemzéshez a MEGA-X (Kumar és mtsai., 2018) programot használtuk. A rokonsági viszonyok grafikus (dendrogramos) vizsgálatához az *rbcL* (Soltis és mtsai., 1990), *atpB* (Hoot és Crane, 1995), és *ndhF* (Olmstead és Sweere, 1994) géneket, az *rps16* intront (Oxelman és mtsai., 1997) és a *psbD-trnT-GGU* közötti szekvenciát (Shaw és mtsai., 2007) választottuk ki. Az elemzések során vizsgált fajok listája nem teljesen azonos, mivel nem mindegyik faj esetében állt rendelkezésre a keresett szekvencia az NCBI adatbázisban. A szekvenciák illesztéséhez ClusterW-t (Thompson és mtsai., 1994) használtuk. A fák építéséhez a Maximum Likelihood (Felstein, 1981) és a Neighbor-Joining (Saitou és Nei, 1987) módszereket használtuk. A kapott filogenetikai dendrogrammok (fák) alátámasztásának tesztelésére, a bootstrap (Efron, 1979) elnevezésű statisztikai módszert 1 000-es ismétlésre állítottuk be. Ennek lényege, hogy a meglévő adatokból előre megadott számú folyamatos mintavétel zajlik, melyekből külön-külön statisztika készül és végül ezek felhasználásával történik egy átlag statisztika számítása.

Az 1-6 nukleotid hosszúságú egymást követő ismétlődések (mikroszatellitek) előfordulását két programmal vizsgáltuk: Msatcommander (Faircloth, 2008), WebSat (Martins és mtsai., 2009). A mono-, di-, tri-, tetra-, penta- és hexanukleotidok minimális ismétlődését 10,5,4,3,3,3- ra

állítottuk mindkét esetben. Ez azt jelentette, hogy a különböző méretű (1-6 darab nukleotidból álló) ismétlődő egységeknek például a mononukleotidoknál legalább tízszer, dinukleotidoknak minimum ötször, a trinukleotidoknál már csak négyszer, a tetra-, penta- és hexanukleotidoknál csupán háromszor kellett követniük egymást ahhoz, hogy a programok detektálják.

5 Eredmények és következtetések

5.1 Az *Ambrosia artemisiifolia* kloroplasztisz genom

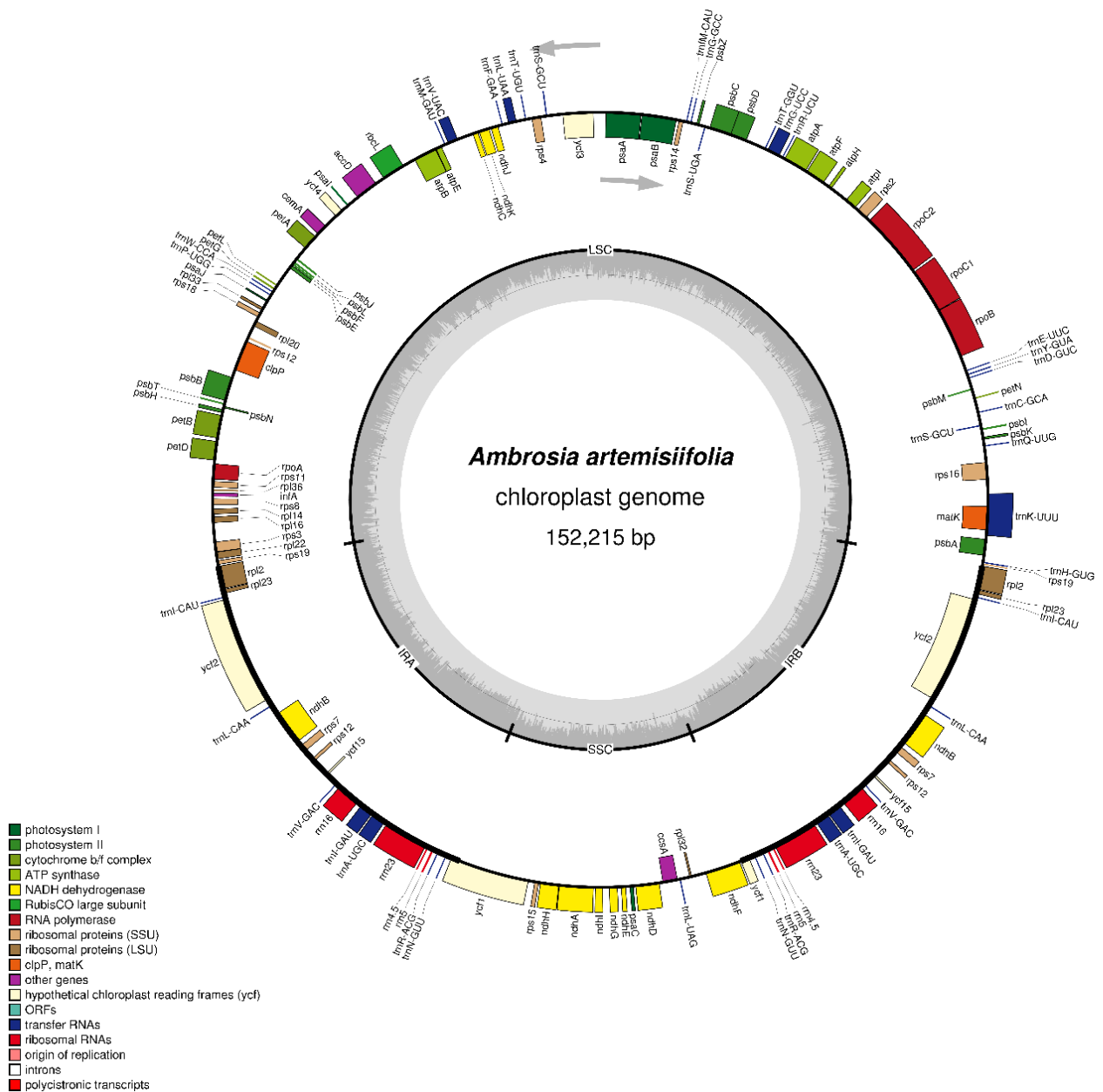
A szekvenálás során 972 060 nyers leolvasásból a szűrést követően 864 583 maradt. A kontigok összerendezését követően az *Ambrosia artemisiifolia* teljes kloroplasztisz genom 152 215 bp hosszúságú. Mérete hasonló az NCBI adatbázisában található *Asteraceae* családba tartozó fajokéval, amit az NCBI adat bázisában tettünk közzé az MF362689.1 azonosító számon (1. táblázat).

1. táblázat A NCBI adatbázisában található néhány rokon-, referencia- és egyéb faj kloroplasztisz genomjának mérete

Faj	NCBI adatbanki azonosító	Méret (bp)
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	MF362689.1	152 215
<i>Ambrosia trifida</i>	MG029118.2	152 040
<i>Helianthus annuus cultivar line</i>	DQ383815.1	151 104
<i>Lactuca sativa cultivar Salinas</i>	DQ383816.1	152 772
<i>Artemisia gmelinii</i>	KY073390.1	151 050
<i>Aster altaicus</i>	KX352465.1	152 446
<i>Atractylodes lancea</i>	MG874804.1	153 201
<i>Centaurea diffusa</i>	KJ690264.1	152 559
<i>Chrysanthemum boreale</i>	MG913594.1	151 012
<i>Cirsium vulgare</i>	KY562585.1	152 567
<i>Carthamus tinctorius</i>	KM207677.1	153 114
<i>Arabidopsis thaliana ecotype:</i>	AP000423.1	154 478

<i>Brassica nigra</i>	KT878383.1	153 633
<i>Oryza sativa Japonica Group</i>	AY522330.1	134 551
<i>Zea mays</i>	X86563.2	140 384
<i>Triticum aestivum cultivar</i>	MH051715.1	135 905
<i>Avena sativa</i>	KM974733.1	135 890
<i>Nicotiana tabacum cultivar</i>	KU199713.1	155 992

Az örömlévelű parlagfű plaztom GC tartalma 37,6% volt, melyhez hasonló értéket írtak le Nie és munkatársai (2012) egy másik, közép-amerikai származású fészkes virágú faj, az *Ageratina adenophora* esetében. A plaztom hosszabb egykópiás régiója (LSC) 84 399 bp, a rövidebb egykópiás régiója (SSC) 17 558 bp hosszú. A fordított ismétlődések (IRA és IRB) azonos méretűek, és egyenként 24 929 bp nagyságúak. A örömlévelű parlagfű kloroplasztisz genomjának grafikus rajza az 5. ábrán látható.



5. ábra Az ürömlevelű parlagfű kloroplasztisz genom szerkezete és géntartalma
 Az ábra az ORGDRAW program segítségével készült. A különböző színekkel az eltérő csoportokba tartozó gének kerültek feltüntetésre. A jelmagyarázatban a következők láthatóak: fotorendszer I., fotorendszer II., citokróm bf komplex, ATP-szintáz, NADH-dehidrogenáz, Rubisco nagy alegység, RNS-polimeráz, riboszomális fehérjék, clpP, matK, egyéb gének, feltételezhetően kloroplasztisz leolvasási keret (ycf), nyílt leolvasási keretek (open reading frames - ORF-ek), tRNS-ek, rRNS-ek, replikáció kezdő szekvencia, intronok, policisztron transzkriptek.

Az ürömlevelű parlagfű plaztomban összesen 114 darab gént azonosítottunk, melyek közül 80 fehérjét, 30 tRNS-t és 4 pedig rRNS-t kódol. A növénygenetikai vizsgálatokban modellnövényként használt *Arabidopsis thaliana* kloroplasztisz genomjában két fehérjét kódoló génnel kevesebbet azonosítottak a parlagfűhöz képest. Ezek közül az *infA* translációs faktort, míg az *ycf15* ismeretlen funkciójú fehérjét kódol (Sato és mtsai., 1999). A talált gének száma megegyezik a Mediterráneumból származó articsókáéval (Curci és mtsai., 2015). Az IRA és IRB régiókban hat fehérjét kódoló gén (*rpl2*, *rpl23*, *ycf2*, *ndhB*, *rps17*, *ycf15*) és az *rps12* 3' vége ismétlődik. Összesen, 16 génben azonosítottunk egy vagy két intront (10 fehérje és 6 tRNS). Egy intront találtunk a következő fehérjét kódoló génekben: *atpF*, *petB*, *petD*, *ndhA*, *ndhB*, *rpl2*, *rps16*, *rpoC1*, illetve a következő tRNS-t kódoló génekben: *trnA-UGC*, *trnG-UCC*, *trnI-GAU*, *trnK-UUU*, *trnL-UAA*, *trnV-UAC*. Két intront azonosítottunk az *ycf3* és a *clpP* fehérjét kódoló génekben. A lúdfű és a napraforgó intron tartalma azonos a parlagfűével, annyi eltéréssel, hogy az előzőeken túl az *A. thaliana* további három fehérjét kódoló génje tartalmaz egy intront: *rpl16*, *rpl12* és *rps12* 3' vége, míg a *H. annuus* egy génjében (*rps12* 3' vége) azonosítottak egy intront (Sato és mtsai., 1999; Timme és mtsai., 2007). Az ürömlevelű parlagfű plaztom génösszetételét mutatja be az 2. táblázat. A növények plaztomjában az *rps12* és a *matK* gének elhelyezkedése jellegzetes (Torazawa és mtsai., 1986; Shinozaki és mtsai., 1986; Neuhaus és Link, 1987; Matsuoka mtsai., 2002; Curci és mtsai., 2015) képet mutat: az *rps12* 5' vége az LSC-ben, a 3' vége az IRA és IRB régiókban található, míg a *trnK-UUU* intronjában van jelen a *matK* gén. Ezt az elrendeződést tapasztaltuk a parlagfű kloroplasztisz genomjában is.

2. táblázat A parlagfű kloroplasztisz genomjában azonosított gének.

Gének csoportjai	Gének				
Fehérjét kódoló gének					
ATP-szintáz	<i>atpA</i>	<i>atpB</i>	<i>atpE</i>	<u><i>atpF</i></u>	<i>atpH</i>
	<i>atpI</i>				
Citokróm b/f complex	<i>petA</i>	<u><i>petB</i></u>	<u><i>petD</i></u>	<i>petG</i>	<i>petL</i>
	<i>petN</i>				
RuBisCO nagy alegysége	<i>rbcL</i>				
NADH-dehidrogenáz	<u><i>ndhA</i></u>	<u><i>ndhB</i></u>	<i>ndhC</i>	<i>ndhD</i>	<i>ndhE</i>
	<i>ndhF</i>	<i>ndhG</i>	<i>ndhH</i>	<i>ndhI</i>	<i>ndhJ</i>
	<i>ndhK</i>				
Fotorendszer I.	<i>psaA</i>	<i>psaB</i>	<i>psaC</i>	<i>psaI</i>	<i>psaJ</i>
Fotorendszer II.	<i>psbA</i>	<i>psbB</i>	<i>psbC</i>	<i>psbD</i>	<i>psbE</i>
	<i>psbF</i>	<i>psbH</i>	<i>psbI</i>	<i>psbJ</i>	<i>psbK</i>
	<i>psbL</i>	<i>psbM</i>	<i>psbN</i>	<i>psbT</i>	<i>psbZ</i>
Fotorendszer I összeszerelési fehérje	<u><i>ycf3</i></u>	<i>ycf4</i>			
Fehérjék ismeretlen funkcióval	<i>ycf1</i>	<i>ycf2</i>	<i>ycf15</i>		
Riboszómális fehérjék nagy alegység	<u><i>rpl2</i></u>	<i>rpl20</i>	<i>rpl22</i>	<i>rpl23</i>	<i>rpl32</i>
	<i>rpl33</i>	<i>rpl36</i>			
kis alegység	<i>rps2</i>	<i>rps3</i>	<i>rps4</i>	<i>rps7</i>	<i>rps8</i>
	<i>rps11</i>	<i>rps12</i>	<i>rps14</i>	<i>rps15</i>	<u><i>rps16</i></u>
	<i>rps18</i>	<i>rps19</i>			
RNS-polimeráz	<i>rpoA</i>	<i>rpoB</i>	<u><i>rpoC1</i></u>	<i>rpoC2</i>	
Transzlációs faktor	<i>infA</i>				
Egyéb gének	<i>accD</i>	<i>cemA</i>	<u><i>clpP</i></u>	<i>ccsA</i>	<i>matK</i>
RNS gének					
Riboszómális RNS	<i>rrn4.5</i>	<i>rrn5</i>	<i>rrn16</i>	<i>rrn23</i>	
Transzfer RNS	<u><i>trnA-</i></u>	<i>trnC-</i>	<i>trnD-</i>	<i>trnE-</i>	<i>trnF-</i>
	<u>UGC</u>	GCA	GUC	UUC	GAA
	<i>trnM-</i>	<i>trnG-</i>	<u><i>trnG-</i></u>	<i>trnH-</i>	<i>trnI-</i>
	CAU	GCC	<u>UCC</u>	GUG	CAU
	<u><i>trnI-</i></u>	<u><i>trnK-</i></u>	<i>trnL-</i>	<u><i>trnL-</i></u>	<i>trnL-</i>
	<u>GAU</u>	<u>UUU</u>	CAA	<u>UAA</u>	UAG
	<i>trnM-</i>	<i>trnN-</i>	<i>trnP-</i>	<i>trnQ-</i>	<i>trnR-</i>
	CAU	GUU	UGG	UUG	ACG
	<i>trnR-</i>	<i>trnS-</i>	<i>trnS-</i>	<i>trnS-</i>	<i>trnT-</i>
	UCU	GCU	GCU	UGA	GGU
	<i>trnT-</i>	<i>trnV-</i>	<u><i>trnV-</i></u>	<i>trnW-</i>	<i>trnY-</i>
	UGU	GAC	<u>UAC</u>	CCA	GUA

Az aláhúzás egy intron, míg a vastag betű és aláhúzás két intron jelenlétét jelzik a génekben.

Vizsgáltuk a kodon-antikodon használatot a tRNS-eknél. Ennek eredménye látható a Függelék fejezet F1-es táblázatában. Megállapítható, hogy a legnagyobb számban a leucint (háromszor) és az arginint (kétszer) kódoló tRNS-ek fordulnak elő a kloroplasztisz genomban.

Az örömlévelű parlagfű plasztomban 3 fehérjét meghatározó gén start kodonja ATG helyett a következők szerint módosult: az *ndhD* gén start kodonja ACG, az *rpl16* géné ATC, míg az *rps19* géné GTG. A mi eredményeinkhez hasonlóan számos kloroplasztisz génnél *atpE*, *psaI*, *rps11*, *petB* (Wiegert és mtsai., 2012), *rps19* (Kim és mtsai., 2014), *ndhD*, *psbL*, *rps19* (Curci és mtsai., 2015) észleltek már változásokat a kezdő nukleotidokban. Az általunk használt referencia genomhoz (*Helianthus annuus*) képest több eltérést tapasztaltunk a parlagfű kloroplasztisz gének hosszúságában (3. táblázat). Összesen tizenegy génből 6 esetben azonosítottunk növekedést és ötnél csökkenést. A felsorolt gének közül többenél tapasztaltak változékonyságot más növények esetében is. Timme és munkatársai (2007) a napraforgóban írtak le szekvenciahossz eltéréseket az *rbcL*, *accD*, *matK*, *rpl22*, *rpl33*, *rpoC2*, *ycf1*, *ycf2*, *ycf15* géneknél illetve a tíz legeltérőbb kódoló régióba sorolták be a p-distance (arányszám, ami két szekvencia egymástól való eltérését mutatja meg) alapján a *ccsA*-t és a *psbH*-t a *Helianthus annuus* és a *Lactuca sativa* plasztomokat összehasonlítva. Shimada és munkatársai (1990) *rpoC2* génben hosszúság változást detektáltak. Kim és Lee (2004) munkájuk során 16 növény (*Adiantaceae*, *Pinaceae*, *Poaceae*, *Amborellaceae*, *Calycanthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Onagraceae*, *Brassicaceae*, *Solanaceae*, *Orobanchaceae*) plasztomjának 84 fehérjét és rRNS-t kódoló szekvenciáját hasonlították össze, ahol a *psbH*, *rps16* géneknél 20% feletti az *rpoA*, *rpoC2*, *ccsA*, *ycf2*, *matK*, *ycf1* géneknél 30% feletti nukleotid eltérést tapasztaltak, mely aminosav szinten is megmutatkozott. Az *rrn23* génnél a kapott eredményeik alapján 4%-os nukleotid változás nem jelentett aminosav cserét. A vizsgált gének közül a konzerváltak, mint például az *rrn23* gén, melyek nukleotid szinten alacsony polimorfizmust mutattak, jellemzően hosszúság szempontjából sem voltak variábilisak. Ezzel szemben azok a gének (*ycf2*, *matK*, *ycf1*), amelyeknél magas nukleotid eltérést tapasztaltak, ott a hosszúság is tág határok között változott.

3. táblázat A parlagfű és a napraforgó eltérő hosszúságú kloroplasztisz génjei

	<i>Helianthus annuus</i>	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>
Gén	Méret (bp)	
<i>trnT-GGU</i>	68	78
<i>trnA-UGC</i>	72	73
<i>rrn23</i>	2811	2810
<i>ccsA</i>	969	963
<i>matK</i>	1515	1503
<i>psbH</i>	222	240
<i>rpoA</i>	1014	1008
<i>rpoC2</i>	4089	4146
<i>rps16</i>	255	267
<i>ycf1</i>	5118	5031
<i>ycf2</i>	6396	6807

Az *Ambrosia artemisiifolia*-ban az *rpl2* és a *trnH-UUU* gének között az IRB és LSC régió találkozásánál az *rps19* gén, illetve az *ndhF* és a *trnN-GGU* között az IRB és SSC régió határán az *ycf1* gén pszeudogénként van jelen. A hasonlóan a parlagfűhöz az *rps19* és az *ycf1* géneket kódoló szekvenciáknak csak egy része található meg több *Taraxacum* fajban (Zhang és mtsai., 2017). Az *Arabidopsis thaliana* Columbia ökotípusának kloroplasztisz genomja az *rps19*-et csak egy kópiában tartalmazza. A teljes *ycf1* gén a lúdfű plasztomjában csak egyszer található meg az IRA és az SSC régió végén, míg a gén elejének rövid szakasza az IRB-ben van kódolva (Sato és mtsai., 1999).

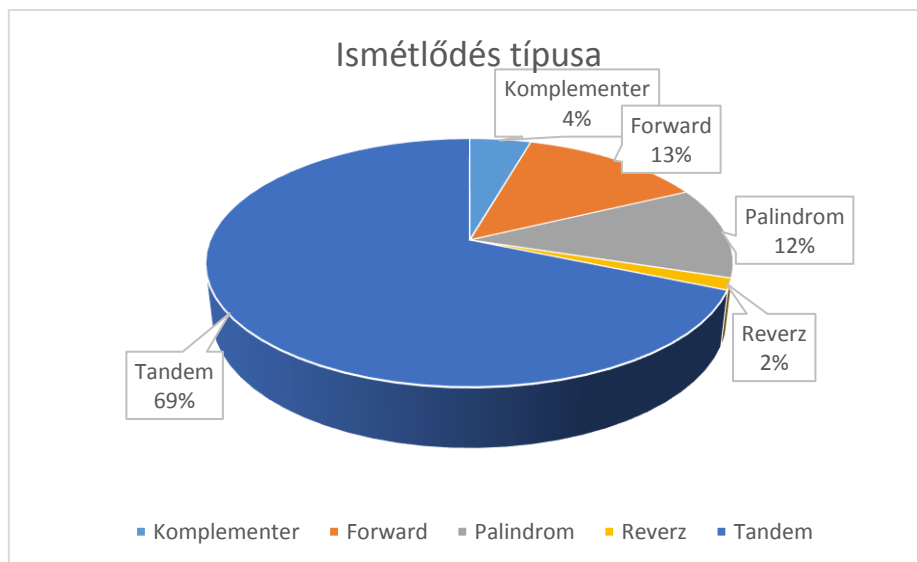
Az ürömlevelű parlagfű kloroplasztisz genomban azonosított *trnE-UUC* gén jelenléte változatos képet mutat az *Asteraceae* családban. Az NCBI adatbázisa alapján a következő fajok kloroplasztisz genomja nem tartalmazza a gént: a *Helianthus annuus* (NC_007977), *Centaurea diffusa* (KJ690264), *Galinsoga quadriradiata* (KX752097) (Wang és mtsai., 2018), míg a következő fészkes fajok plasztomja tartalmazza: *Eclipta prostrata* (KU361242), *Eclipta alba* (MF993496) (Kim és mtsai., 2017), *Ligularia intermedia* (MF539930.1) (Chen és mtsai., 2018).

Összességében megállapítható, hogy a parlagfű kloroplasztisz genom szerkezete és géntartalma, - a fentieket leszámítva, - nem mutatott jelentős eltéréseket más, különösen a rokon fajok plasztomjához képest. Ennek magyarázata a kloroplasztisz genom konzerváltságában rejlik (Maier és Schmitz-Linneweber, 2004).

5.2 Ismétlődések azonosítása a parlagfű kloroplasztisz genomban

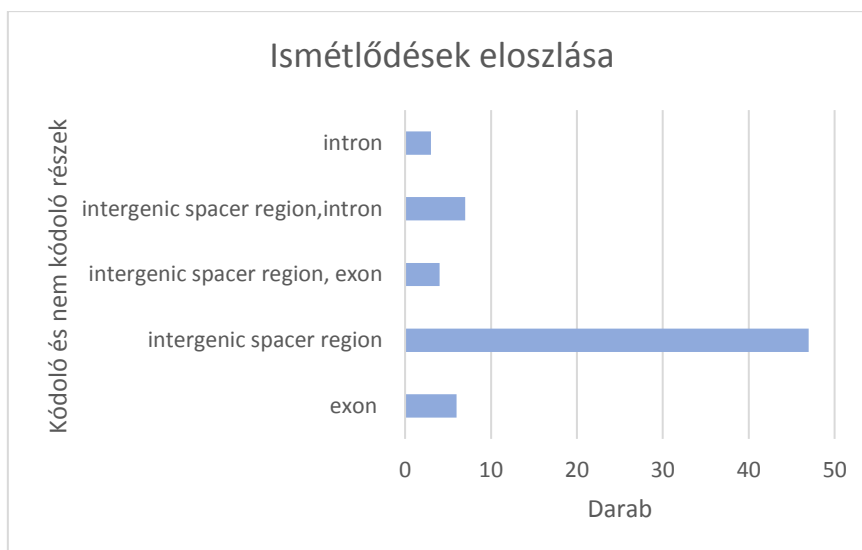
A kloroplasztisz genomok ismétlődéseinek azonosítására széleskörűen használt REPuter (Kurtz és mtsai., 2001) program az általunk használt paraméterek mellett több mint kétezer találatot adott. Ezek között sok volt az egymással átfedő ismétlődés. Az átfedések kiszűrése manuálisan rendkívül időigényes, és a tévesztés lehetőségét hordozza magában. E probléma megoldására hoztuk létre az általunk Clean Repeats-nek elnevezett és on-line szolgáltatásként a tudományos közösség számára szabadon elérhetővé tett programot (<http://cleanrepeats.georgikon.hu/>). Működése röviden összefoglalva: a Reputer (Kurtz és mtsai., 2001) kimeneti fájlja közvetlenül használható, annyi módosítással, hogy az IRA és IRB régiókra vonatkozó találatot törölni kell. A következőkben történik a találatok típus szerinti csoportosítása növekvő sorrendben (a plaztomban elfoglalt pozíció alapján). Az egyes csoportokon belül külön-külön zajlik a szűrés, melynek során az ismétlődés kezdetét jelző értékhez hozzáadja a program annak hosszát és az így kapott tartományba eső találatok törlésre kerülnek.

Bár 2007-ben használtak már egy nem publikált programot, a CRA-t (Comparative Repeat Analysis) az ismétlések szűrésére (Timme és mtsai., 2007), de ez a Holtshulte és Wyman által írt CRA program jelenleg már nem elérhető. A tisztított REPuter (Kurtz és mtsai., 2001) találatokat egy másik szekvencia-ismétlődés elemző program, a Tandem Repeat Finder (Benson, 1999) eredményével összevontuk. Erre azért volt szükség, mert a REPuter (Kurtz és mtsai., 2001) csak a szórtan elhelyezkedő ismétlődéseket keresi, a Tandem Repeat Finder (Benson, 1999) pedig az egymás mellett lévőket azonosítja. A 67 darab ismétlődés egyharmada szórtan, míg kétharmada közvetlenül egymást követve helyezkedik el a kloroplasztisz genomban. Ezt mutatja be a Függelék fejezetben található F2-es táblázat. A talált ismétlődések jelentős része, 69%-a a tandem csoportba tartozik (6. ábra). Valamivel 10% felett van a forward és a palindrom típusúak aránya, míg mindössze 5 % alatti a reverz és komplementer ismétlődések száma.



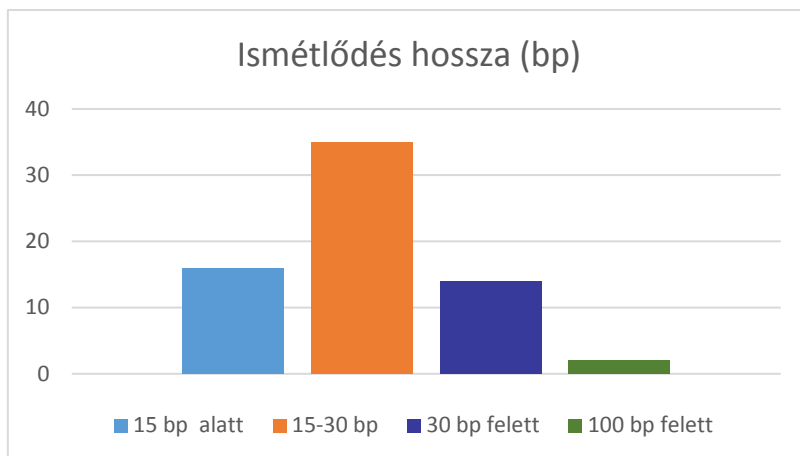
6. ábra Az ismétlődések típus szerinti megoszlása

Az ismétlődések döntő többségét a nem-kódoló szakaszokban (intergenic spacer region) detektáltuk (7. ábra). Jólal kisebb hányaduk fordult elő intronban vagy exonban. A talált ismétlődések közül többenél is előfordult, hogy nem teljes egészében intronban vagy exonban fordultak elő, hanem a nem-kódoló szakaszba (intergenic spacer region) is átnyúlott egy részük.



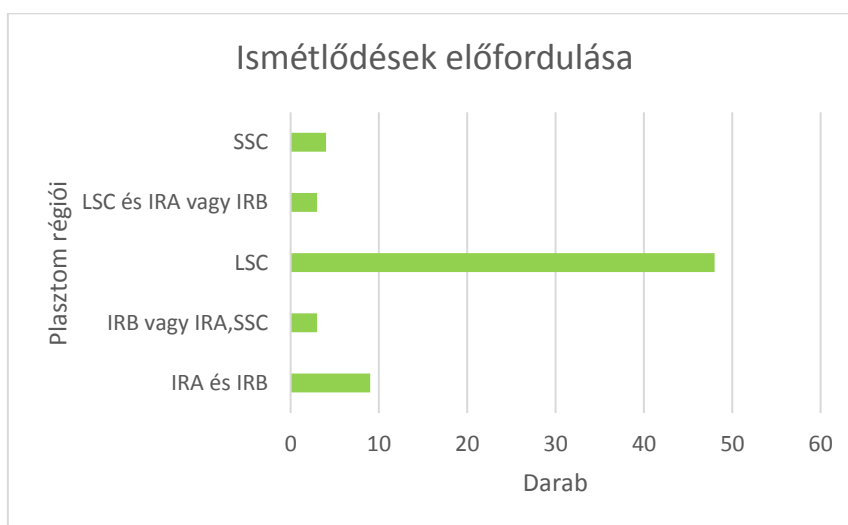
7. ábra A talált ismétlődések kódoló illetve nem kódoló szekvenciákban való megjelenése

Az ismétlődések jelentős része (52%) 15-30 bp hosszú kategóriába tartozik (8. ábra). Közel hasonló volt a 15 bp alattiak és a 30 bp felettek száma. A legkevesebbet a 100 bp felettekből találtunk.



8. ábra A parlagfű kloroplasztisz genomban azonosított ismétlődések hossz szerinti megoszlása

Az ismétlődések túlnyomó része az LSC régióban fordult elő (9. ábra), de kevés ismétlődést azonosítottunk az SSC, IRA és IRB régiókban. Érdekes, hogy egyes ismétlődések eltérő szerkezeti egységekben (régiókban) is előfordultak. Így például az IRA és IRB régiókban kezdődő ismétlődések az SSC-ben vagy az LSC-ben fejeződtek be.



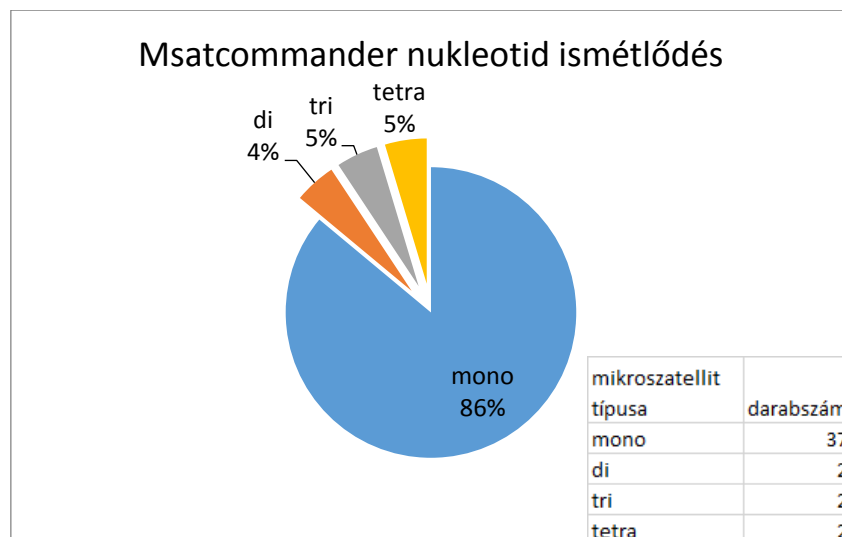
9. ábra Az ismétlődések előfordulása az egyes szerkezeti egységek között

Az *Ambrosia artemisiifolia*, *Helianthus annuus*, *Arabidopsis thaliana*, *Artemisia argyi*, *Ambrosia trifida*, *Taraxacum officinale* tandem ismétlődéseit összehasonlítva negyvenöt esetben találtunk egyezőséget köztük. Ez látható a Függelékek fejezet F3-as táblázatában. Ezekből csak az *ycf2* génben lévő szekvencia rész fordult elő mindegyikben legalább 70%-os hasonlóság mellett (F3-as táblázatban zöld színnel kiemelve). Az *ycf2* génnél talált ismétlődés

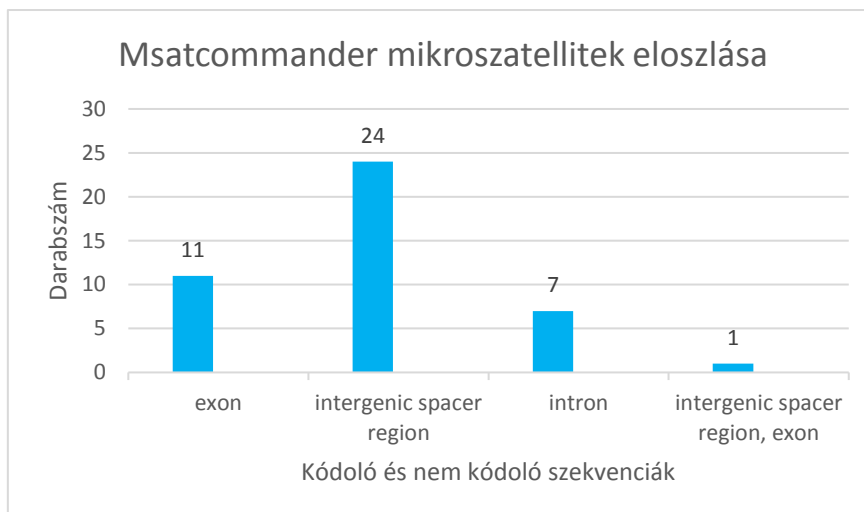
felelős a génre jellemző hossz eltérésekért (Kim és Lee, 2004). Az *Arabidopsis thaliana* kivételével további négy ismétlődés (*atpI-atpH*, *rbcL-accD*, *rrn5-rrn4.5* gének közötti nem-kódoló részekben, illetve az *rps8* génben) volt jelen a vizsgált kloroplasztisz genomokban.

Az ismétlődések keresésére használt Msatcommander (Faircloth, 2008) program által kapott eredményt a Függelék fejezetben az F4-es táblázat mutatja be. A mono-, di-, tri-, tetra-, penta- és hexanukleotidok keresésére 10,5,4,3,3,3 minimális ismétlődés számot állítottuk be. Ez alapján legalább 10 mononukleotidból, 5 dinukleotidból, 4 trinukleotidból, 3 tetra-, penta- és hexanukleotidból álló motívumnak kellett követnie egymást ahhoz, hogy a program ismétlődésként detektálja.

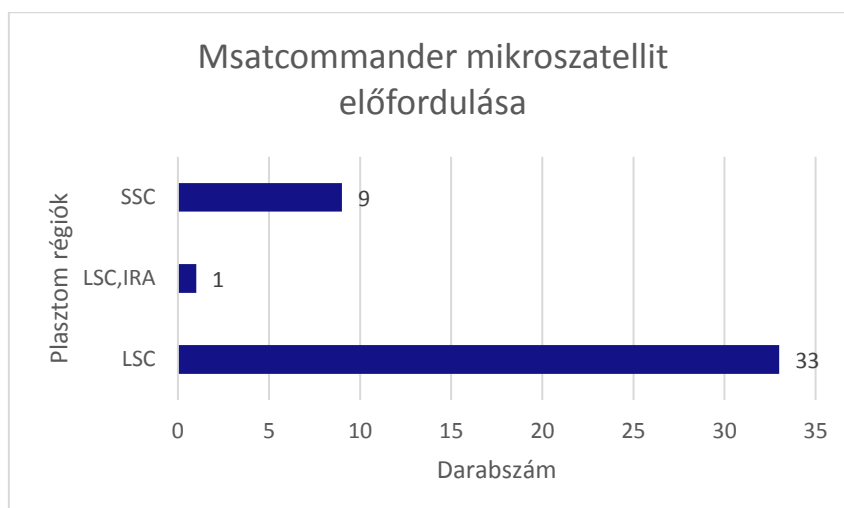
Az ürömlévelű parlagfű kloroplasztisz genomában azonosított mikroszatellitek között nagyarányú, 86%-os, a mononukleotid ismétlődés. A hexa- és a pentanukleotidok kivételével az összes ismétlődésre volt példa (10. ábra). A dinukleotidoknál jellemző motívumként az AT, a tetranukleotidoknál az ATTT és a CTTT fordult elő. A mikroszatellitek vagy SSR-ek (Simple Sequence Repeats= egyszerű szekvencia ismétlések) közül a legtöbb (24 darab) a nem-kódoló régióban (intergenic spacer region) fordult elő, míg az exonban 11, az intronban 7 ismétlődést detektált a program illetve egy esetben a nem-kódoló régióban talált mikrosatellit vége belenyúlt az exonba (11. ábra). Az ismétlődések több mint kétharmada az LSC régióban volt, a fennmaradó rész a következőképpen oszlott meg: 9 darab az SSC régióban valamint egy az LSC régióban kezdődött és az IRA régióban végződött (12. ábra).



10. ábra Az Msatcommander-rel (Faircloth, 2008) azonosított nukleotidok megoszlása



11. ábra Az Msatcommander (Faircloth, 2008) alapján az SSR-ek eloszlása a kódoló és nem kódoló szekvenciák között

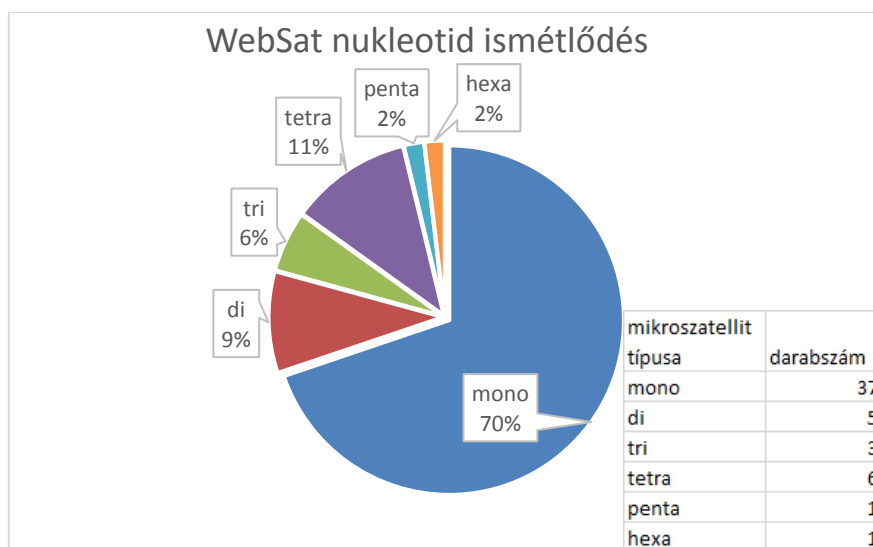


12. ábra Az Msatcommander (Faircloth, 2008) által azonosított mikroszatellitek a plasztom régiókban

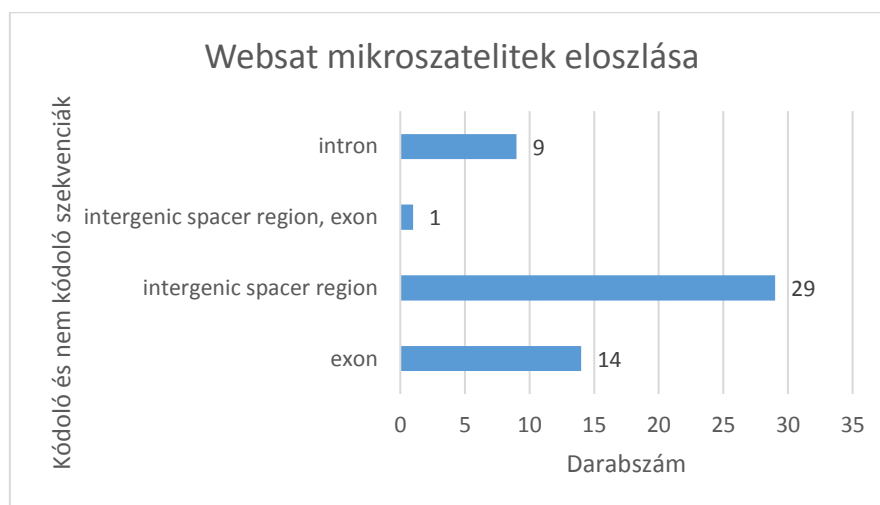
A Websat (Martins és mtsai., 2009) 10,5,4,3,3,3 (minimális ismétlődés szám a mono-, di-, tri-, tetra-, penta- és a hexanukleotidokra vonatkoztatva) paraméter mellett adott nukleotidokat mutatja be a Függelék fejezetben lévő F5-ös táblázat. Ez alapján legalább 10 mononukleotidból, 5 dinukleotidból, 4 trinukleotidból, 3 tetra-, penta- és hexanukleotidból álló motívumnak kellett követnie egymást ahhoz, hogy a program ismétlődésként detektálja.

Mind a hat típusú ismétlődés detektálható volt. A mononukleotidok 70%-át adták az ismétlődéseknek, amelyek többségét A és T nukleotidok alkották. Di- és trinukleotidokat 10% alatt, míg a tetranukleotidokat 10% feletti arányban azonosítottunk (13. ábra). A penta- és a hexanukleotidok aránya még az 5%-ot sem érte el. Az AT és a TA motívumok alkották a

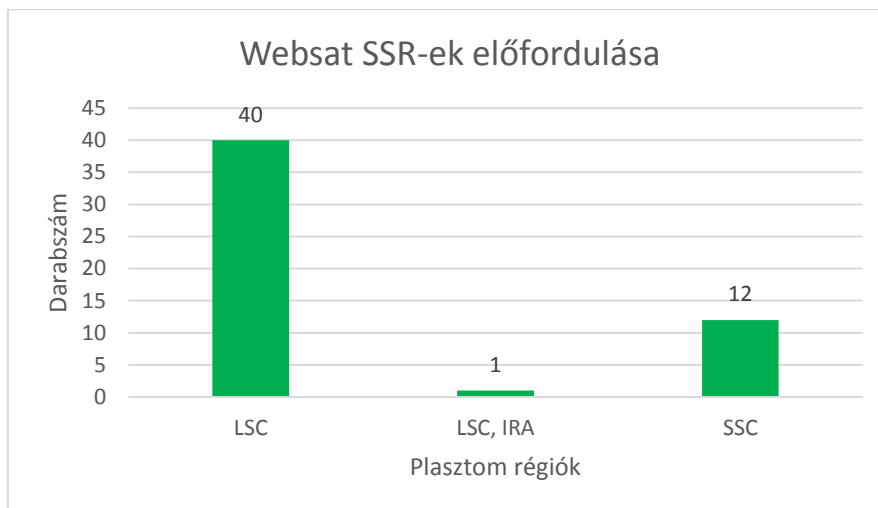
dinukleotidok csoportját, és más, ide sorolható ismétlődést nem találtunk. A három nukleotidból álló ismétlődéseknél a TTC, ATT és az AGA motívum volt a leggyakoribb. A tetranukleotidoknál a TATT motívum fordult elő a legtöbbször. A penta- és a hexanukleotidok esetében az AACCA illetve a GGATAA ismétlődéseket azonosítottunk. Az SSR-ek jelentős része (29 darab) a nem kódoló régiókban fordult elő, majd ezt követték már jóval kisebb számban az exonban illetve intronban detektált ismétlődések. Egy mikroszatellitnél tapasztaltuk, hogy a nem-kódoló régióban kezdődik és a vége belenyúlik egy exonba (14. ábra). A Websat programmal (Martins és mtsai., 2009) azonosított SSR-ek meghatározó hányada az LSC régióban, míg csak kis része fordult elő az SSC régióban valamint egy esetben a talált mikroszatellit kezdete az LSC régióban a vége pedig már az IRA régióban volt. (15. ábra).



13. ábra WebSat (Martins és mtsai., 2009) által detektált nukleotidok százalékos megoszlása



14. ábra Websat-tal (Martins és mtsai., 2009) azonosított SSR-ek eloszlása a kódoló és nem kódoló szekvenciák között



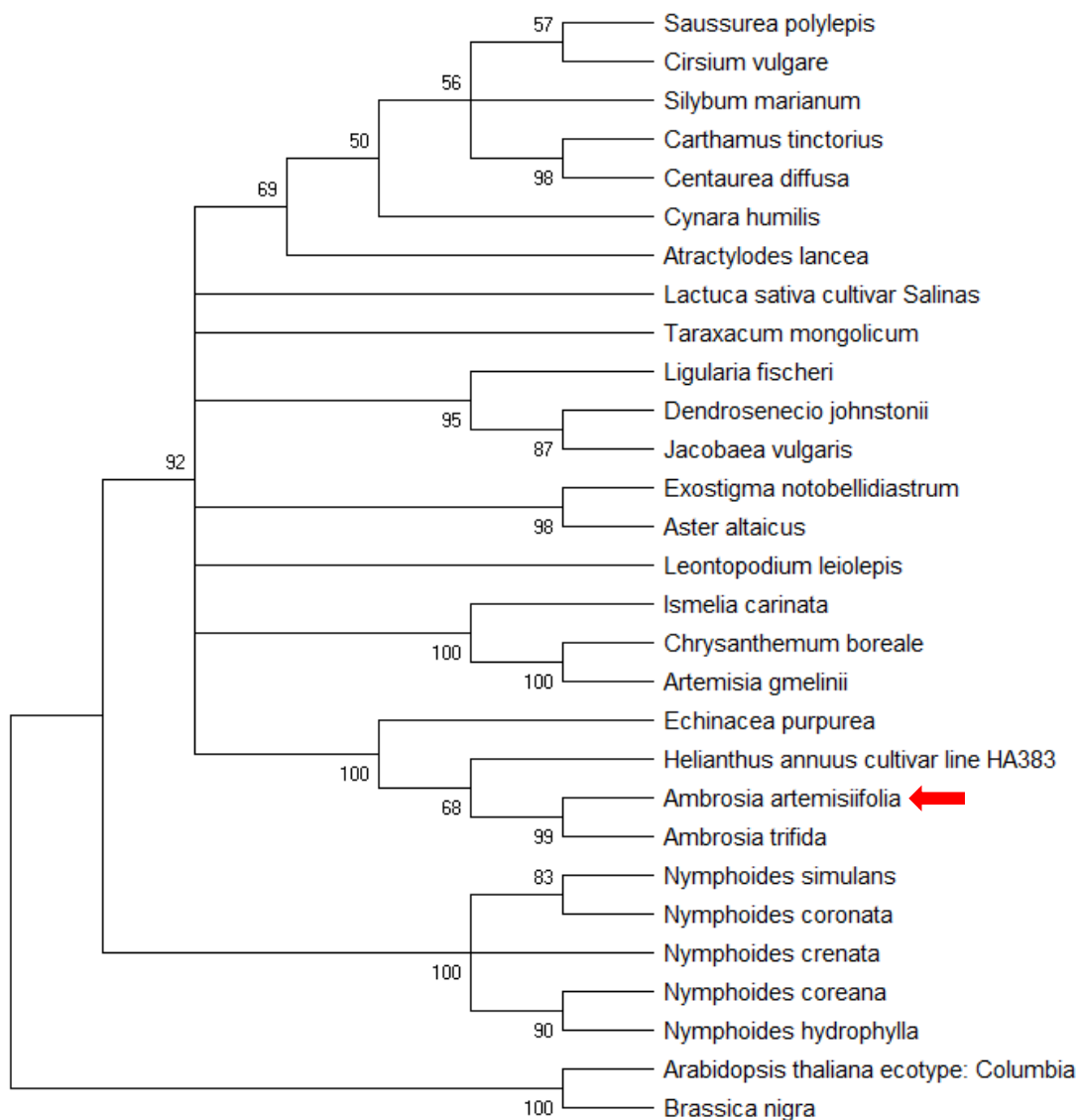
15. ábra Websat (Martins és mtsai., 2009) programmal azonosított SSR-ek előfordulása a plasztom régiókban

A mikroszatellitek többsége mindkét program alapján a mononukleotidok csoportjába tartozik és az LSC régióban detektáltuk. A kapott eltérések az SSR-ek keresésére használt eltérő algoritmussal magyarázható, mivel az Msatcommander (Faircloth, 2008) csak a mono-, di-, tri- és a tetranukleotid egységekből álló mikroszatelliteket azonosította, szemben a WebSat-tal (Martins és mtsai., 2009), mely mindegyik kereset ismétlődésre adott találatot. Az általunk kapott eredményhez hasonlóan alakult a mikroszatellitek eloszlása és előfordulása a *Fritillaria thunbergii*-nél (Moon és mtsai., 2017). Curci és munkatársai (2015) vizsgálataik során szintén jelentős részben mononukleotid ismétlődéseket azonosítottak az articsóka kloroplasztisz genomjában. A parlagfűben A és T típusú mononukleotid ismétlődések voltak túlsúlyban, mely jellemző több, az *Asteraceae* családba tartozó faj mellett (Curci és mtsai., 2015; Doorduyn és mtsai., 2011; Liu és mtsai., 2013) más növényekre is (Yi és Kim, 2012; Melotto-Passarini és mtsai., 2011; Martin és mtsai., 2013). A két program alapján a legtöbb ismétlődést a kódoló régióban az *ycf1* és *rpoC1* gének exonjában azonosítottunk. Hasonló eredményt kaptak Curci és munkatársai (2015) az articsókában *ycf1* génnél, valamint Doorduyn és munkatársai (2011) a *Jacobaea vulgaris* vizsgálata során az *rpoC1* génnél. A detektált SSR-ek alapját képezhetik további vizsgálatoknak, ezért kiválasztottunk néhány ígéretesnek tűnő ismétlődést és ezekre primert terveztünk. A primerek tesztelése jelenleg is zajlik.

5.3 Filogenetikai vizsgálatok

Az ürömlevelű parlagfűnek az Asterales renden belüli rokonsági kapcsolatainak vizsgálatához, négy, a szakirodalomban leírt és általánosan használt marker lókuszokat (*rbcL*, *ndhF*, *atpB*, *rps16 intron*) választottunk ki (Doebly és mtsai., 1990; Soltis és mtsai., 1990; Olmstead és Sweere, 1994; Hoot és mtsai., 1995; Johnson és Soltis, 1994). Az *Asteraceae* családon belüli elemzéshez pedig a *psbD-trnT-GGU* közötti szekvenciát (Shaw és mtsai., 2007) használtuk. Az Asterales renden belüli elemzéshez mindegyik lókusz esetében ugyanannak a 30 fajnak az NCBI-ban nyilvántartott szekvenciáját választottuk ki. Ez alól kivételt képez az *rbcL* gén alapján készült filogenetikai elemzés, ahol összesen 29 faj szekvenciáját tudtuk csak használni (16. ábra), mivel a vizsgált 30 faj közül az egyik, a *Scaevola taccada* plasztomja nem tartalmazza ezt a gént. Az összes filogenetikai dendrogramnál a külső csoportot az *Arabidopsis thaliana Columbia* ökotípusa és a *Brassica nigra* képezte.

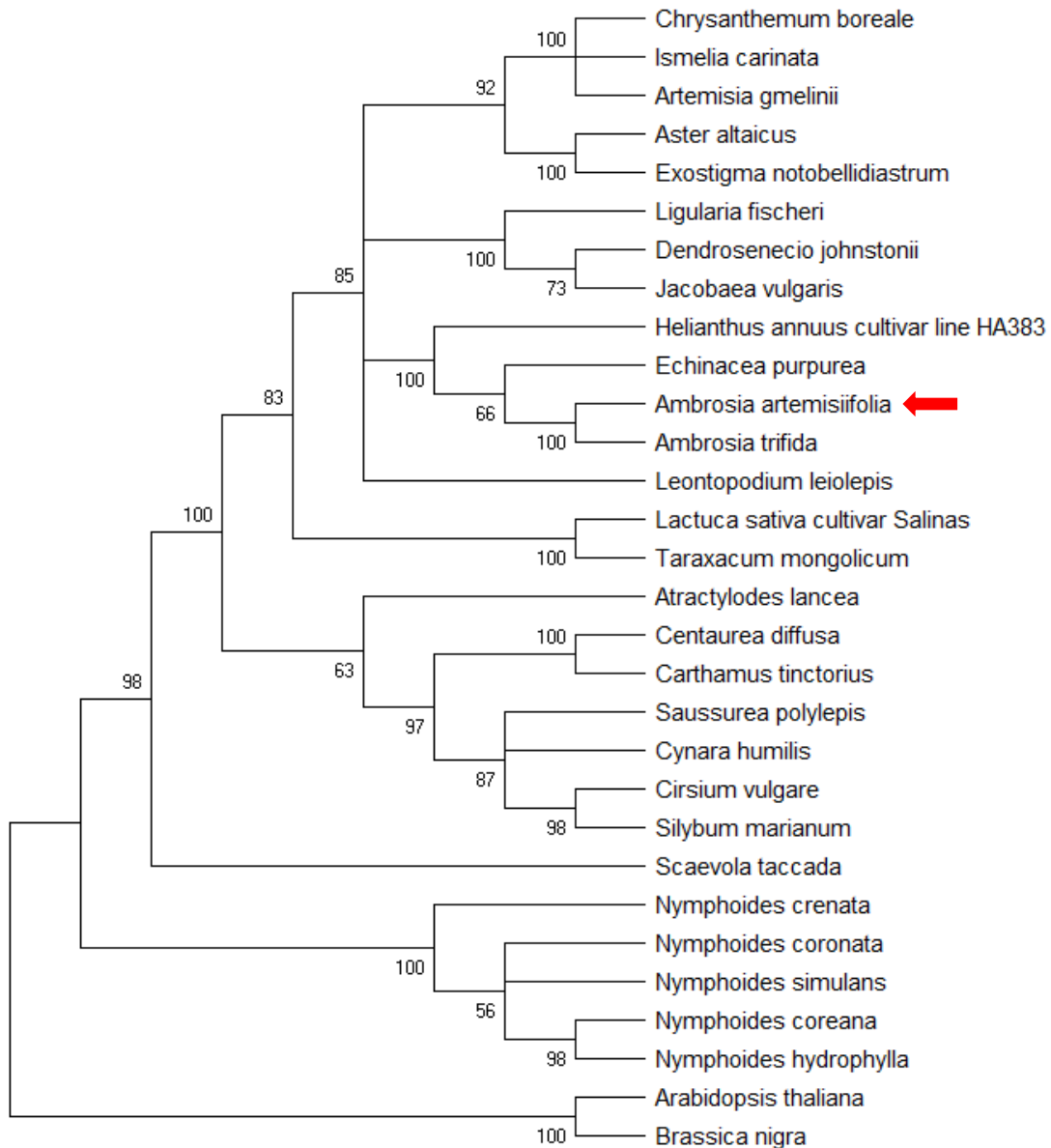
Az *rbcL* szekvenciák alapján az *Ambrosia artemisiifolia* 99%-os valószínűség mellett közös eredetű az *A. trifida*-val. A két *Ambrosia* faj esetében 68%-ban valószínűsíthető közös eredet a *Helianthus annuus*-szal, illetve feltételezhetően 100%-ban azonos eredetű az *Echinacea purpurea* az *A. artemisiifolia*-val, az *A. trifida*-val, és a *H. annuus*-szal.



16. ábra Az *A. artemisiifolia* Asterales renden belüli rokoni viszonyait az *rbcL* gén alapján mutató filogenetikai fa.

Az ábrán az 50% feletti bootstrap értékeket tüntettük fel az elágazásokban és piros nyíllal jelöltük az *Ambrosia artemisiifolia* elhelyezkedését.

Az *ndhF* szekvencia alapján (17. ábra) a parlagfűvel közeli rokoni kapcsolat feltételezhető 100%-os valószínűség mellett a *Ambrosia trifida*-val. 66%-os valószínűség mellett közös eredetű a két *Ambrosia* faj és az *Echinacea purpurea*, és 100% a valószínűsége, hogy a *Helianthus annuus*, valamint az *E. purpurea*, az *A. trifida*, és az *A. artemisiifolia* közös leszármazású.

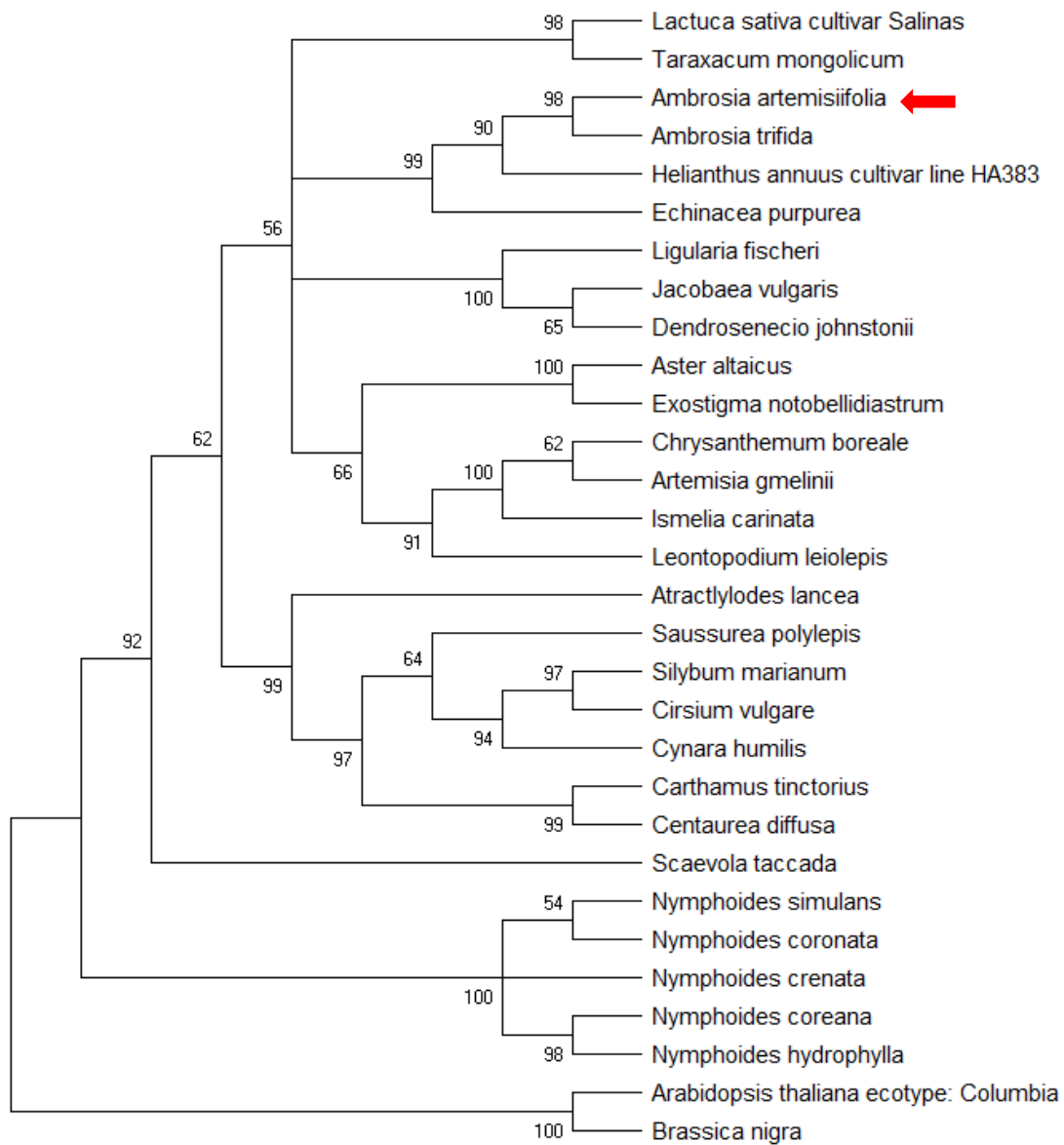


17. ábra Az *A. artemisiifolia* Asterales renden belüli rokoni viszonyait az *ndhF* gén alapján mutató filogenetikai fa.

Az ábrán az 50% feletti bootstrap értékeket tüntettük fel és piros nyíllal jelöltük az *Ambrosia artemisiifolia* elhelyezkedését.

Az *atpB* szekvenciáját használtuk fel a filogenetikai dendrogram szerkesztéséhez (18. ábra). Az *Ambrosia artemisiifolia* 98%-os valószínűséggel közeli rokona az *Ambrosia trifida*-nak. A két *Ambrosia* faj 90%-os valószínűség mellett közös leszármazású a *H. annuus*-szal. Az *Echinacea*

99%-os valószínűséggel közös eredetű a *H. annuus*-szal , *A. artemisiifolia*-val és az *A. trifida*-val.

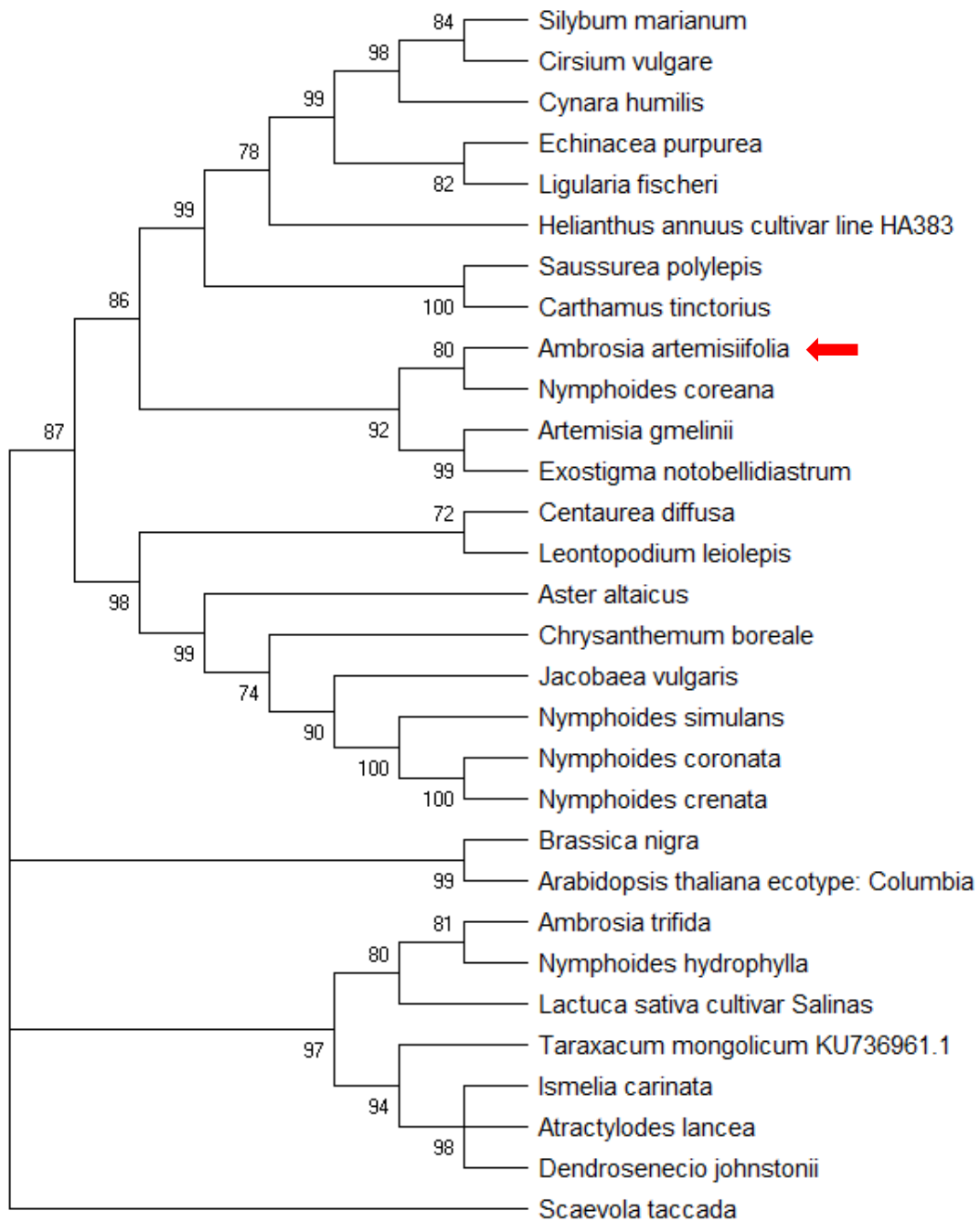


18. ábra Az *A. artemisiifolia* Asterales renden belüli rokoni viszonyait az *atpB* gén alapján mutató filogenetikai fa.

Az ábrán az 50% feletti bootstrap értékeket tüntettük fel és piros nyíllal jelöltük az *Ambrosia artemisiifolia* elhelyezkedését.

Az *rps16* intron alapján (19. ábra) az *Ambrosia artemisiifolia* 80%-os valószínűséggel közeli rokoni kapcsolatban van a *Nymphoides coreana*-val. Az ürömlevelű parlagfű és a *N. coreana* 92%-os valószínűséggel közös eredetű az *Artemisia gmelinii*-val és az *Exostigma notobellidiastrum*-mal. Az előbbieken említett négy faj 99%-os valószínűség mellett közeli

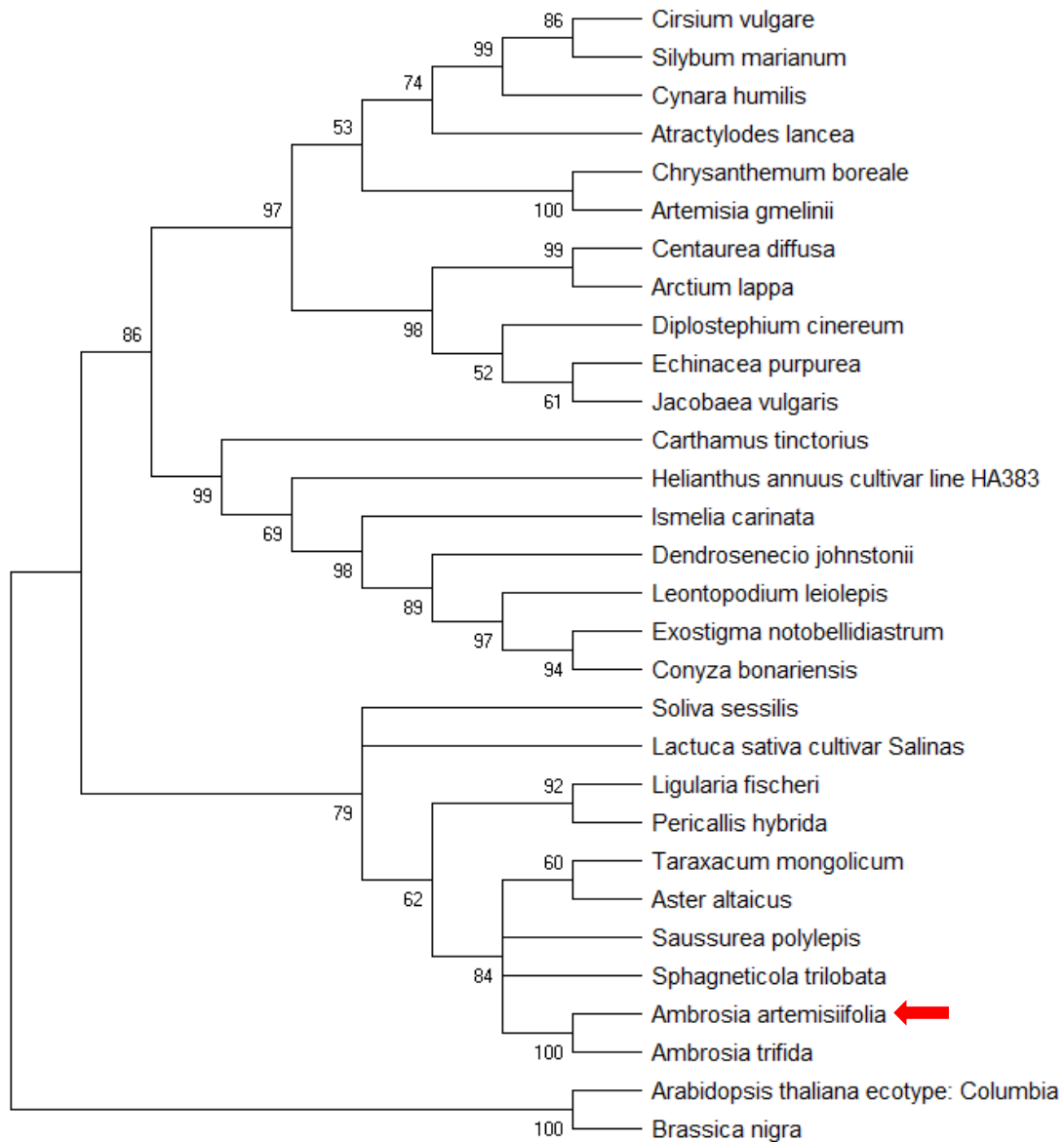
rokoni kapcsolatot mutat a következő fajokkal: *Silbyum marianum*-mal, *Cirsium vulgare*-val, *Cynara humulis*-szal, *Echinacea purpurea*-val, *Ligularia fischeri*-vel, *Helianthus annuus*-szal, *Saussurea polylepis*-szel és a *Carthamus tinctorius*-szal. Az *Ambrosia trifida* és a *Nymphoides hydrophylla* 81%-os, míg a *Lactuca sativa* 80%-os valószínűséggel közös eredetű az *A. trifida*-val és a *N. hydrophylla*-val. Ezen fajok mellett az *A. trifida* közeli rokoni kapcsolatban áll a *Taraxacum mongolicum*-mal, *Ismelia carinanta*-val, *Atractyloides lancea*-val és a *Dendrosenecio johnstonii*-val. Ez ellentmond az *rbcL*, *ndhF* és *atpB* lókuszok alapján kapott filogenetikai elemzések eredményeinek. E három gén szekvenciájával készült fák mindegyikében az *Asteraceae* családhoz tartozó fajok egy csoportot alkottak, míg az *rps16* intron esetében ettől eltérő eredményt kaptunk. Az *A. artemisiifolia* és a *Nymphoides coreana* (ez utóbbi a *Menyanthaceae* család tagja) egymáshoz közeli rokoni kapcsolatát nem támasztja alá a fentebb bemutatott filogenetikai fák egyike sem. A tapasztalt eltérések oka feltehetően az *rps16* intron változatosságában van. Ezért, véleményünk szerint az *rps16* intron szekvencia nem alkalmas az Asterales renden belüli filogenetikai elemzésekre.



19. ábra Az *A. artemisiifolia* Asterales renden belüli rokoni viszonyait az *rps16* intron alapján mutató filogenetikai fa.

Az ábrán az 50% feletti bootstrap értékeket tüntettük fel és piros nyíllal jelöltük az Ambrosia artemisiifolia elhelyezkedését.

A 20. ábrán látható filogenetikai dendrogram készítéséhez a *psbD-trnT-GGU* közti szekvenciát használtuk. Összesen 30 fajt elemeztünk az *Asteracea* családon belül. Az *Ambrosia artemisiifolia* 100%-os rokoni kapcsolatot mutat az *Ambrosia trifida*-val, és 86%-os valószínűséggel közös őstől származik a két *Ambrosia* faj, valamint a *Sphagneticola trilobata*, *Saussurea polylepis*, *Aster altaicus*, illetve a *Taraxacum mongolicum*. E lókuszt alapján a *H. annuus* egy másik csoport tagjaként áll rokoni kapcsolatban az *A. artemisiifolia*-val.



20. ábra Az *A. artemisiifolia* *Asteraceae* családon belüli rokoni viszonyait a *psbD-trnT-GGU* közti szekvencia alapján mutató filogenetikai fa.

Az ábrán az 50% feletti bootstrap értékeket tüntettük fel és piros nyíllal jelöltük az *Ambrosia artemisiifolia* elhelyezkedését.

A filogenetikai elemzések során az *rbcL*, *atpB* és az *ndhF* lókuszokkal kapott eredmények összhangban állnak a szakirodalomban megtalálható adatokkal (Urbatsch és mtsai., 2000). Az *rbcL*, *atpB* és az *ndhF* alapján is az *A. artemisiifolia* az *Asteracea* családba tartozó fajokkal áll közeli rokoni kapcsolatban. Megállapítottuk viszont, hogy az *rps16* intron szekvenciája az Asterales rendben nem alkalmas filogenetikai vizsgálatokra.

6 Összegzés

Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.), mint allergén-, és, mint gyomnövény egyaránt komoly problémákat okoz. A parlagfű gyomszabályozásában meghatározó szerepet töltenek be a herbicidek, melyek jelentős része vagy a kloroplasztiszban zajló egyes bioszintetikus folyamatokat gátolják vagy közvetlenül egyes kloroplasztisz gének működését gátolják. Ezen okok miatt tűztük ki a jelen kutatás céljául az ürömlevelű parlagfű kloroplasztisz genomjának meghatározását, mellyel reményeink szerint hosszabb távon hozzá tudunk járulni a parlagfű elleni védekezés hatékonyabbá tételéhez.

Kutatásaink során izoláltuk a parlagfű leveléből a kloroplasztisz DNS-t. Az NGS technológia segítségével kapott leolvasásokból és a szakirodalomból ismert napraforgó (*Helianthus annuus*) plasztom szekvencia, mint referencia genom felhasználásával elsőként rekonstruáltuk a parlagfű kloroplasztisz genomot. A teljes parlagfű kloroplasztisz genom 152 215 bp hosszúságú. A plasztom szerkezetére jellemző két ismétlődő szakasz (IRA és IRB) egyenként 24 929 bp, az LSC 84 399 bp, az SSC 17 958 bp méretű. Összesen 114 gént azonosítottunk, melyek közül 80 fehérjét kódoló, 30 tRNS, és 4 rRNS gén volt. Eredményeink alapján, legnagyobb számban a leucint (háromszor) és az arginint (kétszer) kódoló tRNS-ek fordulnak elő a kloroplasztisz genomban. A parlagfűben található 80 fehérjét meghatározó gén közül az ATG start kodon helyett az *ndhD* ACG-vel, az *rpl16* ATC-vel indul, míg az *rps19* esetében GTG-re módosult. Egy intront találtunk a következő fehérjét kódoló génekben: *atpF*, *petB*, *petD*, *ndhA*, *ndhB*, *rpl2*, *rps16*, *rpoC1*, illetve tRNS-t meghatározó génekben: *trnA-UGC*, *trnG-UCC*, *trnI-GAU*, *trnK-UUU*, *trnL-UAA*, *trnV-UAC*. Két intron volt két fehérjét kódoló génben, az *ycf3*-ban és a *clpP*-ben. A genom szerkezete és gén tartalma nem mutatott jelentős eltérést a többi plasztomhoz képest. Hossz változást detektáltunk a *Helianthus annuus*-hoz képest a *trnT-GGU*, *trnA-UGC*, *rrn23*, *ccsA*, *matK*, *psbH*, *rpoA*, *rpoC2*, *rps16*, *ycf1* és *ycf2* géneknél.

Elemeztük a genomban található ismétlődéseket típusuk, hosszúságuk és elhelyezkedésük alapján. A legtöbb ismétlődés 15-30 bp nagyságú volt. Tandem ismétlődéseket jellemzően az LSC régióban találtunk. Az ismétlődés detektáló REputer program által adott eredmények további szűrésére, az átfedő ismétlődések azonosítására kifejlesztettük a Clean Repeats-nek elnevezett programot (<http://cleanrepeats.georgikon.hu/>). Az *A. artemisiifolia*, *H. annuus*, *A. thaliana*, *Artemisia argyi*, *Ambrosia trifida*, *Taraxacum officinale* tandem ismétlődéseit

összehasonlítva negyvenöt esetben találtunk egyezőséget köztük. Ezekből csak az *ycf2* génben lévő szekvencia rész fordult elő mindegyik növényben legalább 70%-os hasonlóság mellett.

Mikroszatellitek keresését két program, a Msatcommander és a WebSat segítségével végeztük el. A mono-, di-, tri-, tetra-, penta- és hexanukleotidok közül az A és T típusú mononukleotid típusú SSR-ek fordultak elő a legnagyobb gyakorisággal. A két program alapján a legtöbb ismétlődést a kódoló régióban az *ycf1* és *rpoC1* gének exonjában azonosítottuk.

Filogenetikai elemzéseket végeztünk a *rbcL*, *ndhF*, *atpB*, gének, az *rps16* intron és a *psbD-trnT-GGU* közötti szekvencia felhasználásával az ürömlevelű parlagfű rokoni viszonyainak vizsgálatához az Asterales rendben és *Asteraceae* családban. Jelentős eltérést egyedül az *rps16* intron esetében tapasztaltunk. Feltehetően variabilitása miatt ez a lókuszt nem alkalmas az Asterales rendbe tartozó fajok vizsgálatára.

7 Tézispontok

7.1 Tézispontok magyarul

1. Elsőként állapítottuk meg az ürömlevelű parlagfű teljes kloroplasztisz genomját, mely 152 215 bp méretű. Szerkezeti elemei, az LSC régió 84 399 bp, az SSC régió 17 958 bp, a két ismétlődő szakasz (IRA és IRB) egyenként 24 949 bp méretű.
2. Elemeztük a parlagfű plaztomjának összetételét géntartalom és ismétlések tekintetében. Összesen 114 gént azonosítottunk: 80 fehérjét kódoló gént, 30 tRNS-t és 4 rRNS-t találtunk.
3. Hossz-polimorfizmust mutattunk ki az *Ambrosia artemisiifolia* plaztomjában detektált *trnT-GGU*, *trnA-UGC*, *rrn23*, *ccsA*, *matK*, *psbH*, *rpoA*, *rpoC2*, *rps16*, *ycf1* és *ycf2* géneknél a referenciaként használt *Helianthus annuus* plaztomhoz képest.
4. Létrehoztunk egy programot, melyet Clean Repeats-nek neveztünk el (<http://cleanrepeats.georgikon.hu/>), a REPuter program által adott, de átlapoló ismétlődések kiszűrésére. A Clean Repeats más kloroplasztisz genomok esetében is segítséget jelenthet az elemzések gyorsabb elvégzésére.
5. Megállapítottuk, hogy a filogenetikai vizsgálatokban elterjedten használt *rbcL*, *ndhF*, *atpB*, *rps16* intron, *psbD-trnT-GGU* lókuszok közül az *rps16* jelű intron nem alkalmas az Asterales rendben történő elemzésekre.

7.2 Thesis points

1. We were the first to identify the total chloroplast genome (plastome) of the common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), which is 152 215 bp. The main regions of it have the following size: the LSC is 84 399 bp, the SSC is 17 958 bp, and the two inverted repeats (IRA and IRB) are each 24 949 bp long.
2. We analyzed the composition of the ragweed plastome in terms of gene content and repetitions. A total of 114 genes were identified, which include 80 protein coding genes, 30 tRNAs and 4 rRNAs.
3. We identified length polymorphisms in the plastome of *A. artemisiifolia* in the *trnT-GGU*, *trnA-UGC*, *rrn23*, *ccsA*, *matK*, *psbH*, *rpoA*, *rpoC2*, *rps16*, *ycf1* and *ycf2* genes compared to the plastome of *Helianthus annuus*, which was used as reference genome.
4. We created a program, named Clean Repeats (<http://cleanrepeats.georgikon.hu/>), to clear the overlapping repeats in the results provided by the REPuter program. Clean Repeats may be utilized in analysis of other chloroplast genomes too.
5. We found that from among the frequently used plastome regions, as the *rbcL*, *ndhF*, *atpB*, *rps16* intron, *psbD-trnT-GGU* loci, the *rps16* intron is not applicable for phylogenetic analyses in Asterales.

8 Köszönetnyilvánítás

Elsőként szeretném megköszönni témavezetőmnek, dr. Taller Jánosnak, hogy mindig támogatott és bármikor fordulhattam hozzá tanácsért az elmúlt évek alatt.

Köszönöm dr. Nagy Róbertné Virág Eszternek, hogy a bioinformatikai vizsgálatok során időt és energiát nem sajnálva segített.

Köszönöm dr.Cernák Istvánnak, hogy lehetővé tette a genom meghatározási munkát.

Köszönöm Parrag Tamásnak és Farkas Zoltánnak, hogy segítettek a programot létre hozni.

Köszönöm Petrovicsné Mátyás Kingának, dr. Kolics Balázsnak, Kutasy Barbarának, Péterné Farkas Eszternek, hogy a kezdetektől fogva mindig számíthattam rájuk.

Köszönöm a Növénytudományi és Biotechnológiai Tanszék összes jelenlegi és volt munkatársának a segítségét.

Nem utolsósorban családomnak köszönöm, hogy mindig hittek bennem és folyamatosan bátorítottak.

A kutatás az Európai Unió és a Magyar Kormány támogatásával az Európai Regionális Fejlesztési Alap és a Széchenyi 2020 program társfinanszírozási konstrukciójában a **GINOP-2.3.2-15-2016-00054** azonosító számú projekt keretében valósult meg.

9 Publikációk

9.1 Értekezés témakörében megjelent publikációk

Idegen nyelvű szakfolyóiratban

Nagy E., Hegedűs G., Taller J., Kutasy B., Virág E. (2017): Illumina sequencing of the chloroplast genome of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Data in Brief*, 15:606-611. Impakt faktor: 0,341

Virág E., **Nagy E.**, Taller J. (2018): Comment on the publication of Amiryousefi et al.: Mitogenome announcement. *Mitochondrial DNA Part B-Resources*, 3:1. Impakt faktor: 0,488

Nagy E., Taller J. (2019): Structural analysis of the common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) chloroplast genome. *Georgikon for Agriculture*, (megjelenés alatt)

Magyar nyelvű szakfolyóiratban

Taller J., **Nagy E.**, Decsi K., Kutasy B., Mátyás K., Farkas E., Kolics B., Barta E., Virág E. (2016): A transzkriptomikai hasznosítása a gyomkutatásában. Esettanulmány a legelterjedtebb gyomnövényünkkel, az ürömlevelű parlagfűvel (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Magyar Gyomkutatás és Technológia* 17:5-11.

Magyar nyelvű konferencia - teljes terjedelmű összefoglaló

Nagy E., Virág E., Mátyás K., Kolics B., Kutasy B., Taller J. (2016): Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) kloroplasztisz genomjának vizsgálata. In: Nagy Z. B. (szerk.) LVIII. Georgikon Napok: Felmelegedés, ökolábnyom, élelmiszerbiztonság, Keszthely, Magyarország, Pannon Egyetem Georgikon Kar, 479-485.

9.2 Más témában megjelent publikációk

Idegen nyelvű szakfolyóiratban

Mátyás K.K., Hegedűs G., Taller J., Farkas E., Decsi K., Kutasy B., Kálmán N., **Nagy E.**, Kolics B., Virág E. (2019): Different expression pattern of flowering pathway genes contribute to male or female organ development during floral transition in the monoecious weed *Ambrosia artemisiifolia* L. (*Asteraceae*). PeerJ, 7:e7421. Impakt faktor: 2,35

Taller J., Decsi K., Farkas E., **Nagy E.**, Mátyás K.K., Kolics B., Kutasy B., Virág E. (2016): De novo transcriptome sequencing based identification of Amb a 3-like pollen allergen in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). Journal of Botanical Sciences, 5:12-16.

Virág E., Hegedűs G., Barta E., **Nagy E.**, Mátyás K., Kolics B., Taller J. (2016): Illumina sequencing of common (short) ragweed (*Ambrosia atrtemisiifolia* L.) reproductive organs and leaves. Frontiers in Plant Science, 1506. Impakt faktor: 4,298

Idegen nyelvű konferencia - proceedings

Mátyás K.K., Kolics B., Csép A., **Nagy E.**, Taller J. (2014): Isolation and preliminary analysis of the ALS (Acetolactate synthase) gene from common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) In: Bene Sz. (szerk.) 20th Youth Scientific Forum: University of Pannonia Georgikon Faculty, Keszthely, Magyarország, 386-396.

Idegen nyelvű konferencia - összefoglaló

Virág E., Farkas E., **Nagy E.** Mátyás K., Decsi K., Kutasy B., Hegedűs G., Kolics B., Vakal S., Taller J. (2017): Deep transcriptome sequencing of the most important Hungarian weed, *Ambrosia artemisiifolia*: genetic background of allergens, floral development and herbicide resistance. Hungarian Molecular Life Sciences, Eger, Magyarország.

Virág E., **Nagy E.**, Mátyás K., Kolics B., Kutasy B., Decsi K., Taller J. (2015): Analysis of molecular background of flowering in the common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). In: Pannonia Plant Biotechnology Workshop „Integration fundamental research into the practical agricultura”, Ljubljana, Szlovénia, 33-34.

Magyar nyelvű konferencia – teljes terjedelmű összefoglaló

Mátyás K.K., Taller J., Hegedűs G., Farkas E., **Nagy E.**, Parrag T., Farkas Z., Virág E. (2018): Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) hím és nő virágzatában kifejeződő gének összehasonlító elemzése. XXIV. Ifjúsági Tudományos Fórum, május 24., Keszthely, Magyarország.

Farkas E., Decsi K., **Nagy E.**, Mátyás K., Kolics B., Kutasy B., Virág E., Taller J. (2016): Pollen allergének transzkriptomikai vizsgálata az ürömlevelű parlagfűben (*Ambrosia artemisiifolia* L.). In: Nagy Z. B. (szerk.) LVIII. Georgikon Napok: Felmelegedés, ökolábnyom, élelmiszerbiztonság, Keszthely, Magyarország, Pannon Egyetem Georgikon Kar, 92-99.

Kutasy B., Virág E., Decsi K., **Nagy E.**, Farkas E., Mátyás K., Kolics B., Taller J. (2016): Herbicid célgének vizsgálata az ürömlevelű parlagfűben (*Ambrosia artemisiifolia* L.). In: Nagy Z. B. (szerk.) LVIII. Georgikon Napok: Felmelegedés, ökolábnyom, élelmiszerbiztonság, Keszthely, Magyarország, Pannon Egyetem Georgikon Kar, 486-496.

Nagy E., Mátyás K., Kolics B., Virág E., Kutasy B., Taller J. (2015): Molekuláris genetikai vizsgálatok a virágzás szabályozottságának feltárására az ürömlevelű parlagfűben (*Ambrosia artemisiifolia* L.). In: Pannon Egyetem Georgikon Kar Állattudományi és Állattenyésztési Tanszék (szerk.) XXI. Ifjúsági Tudományos Fórum. Veszprém, Magyarország, 6.

Magyar nyelvű konferencia – összefoglaló

Virág E., Hegedűs G., Mátyás K., **Nagy E.**, Taller J. (2017): Az ürömlevelű parlagfű váltivarú virágzatának kialakulásáért felelős gének NGS alapú vizsgálata. „Genetikai műhelyek Magyarországon” XVI. Minikonferencia, szeptember 8., Szeged, Magyarország.

10 Felhasznált irodalom

Allard, H. A. 1943 The North American ragweeds and their occurrence in other parts of world. *Science* 98:292-294.

Anderson L.B., Dreyfuss E.M., Logan J., Johnstone D. E., Glaser J. (1970): Melon and banana sensitivity coincident with ragweed pollinosis. *J. Allerg.*, 45(59):310-319.

Apatini D., Magyar D., Novák E., Mányoki G., Józsa E., Páldy A. (2013): Pollenjelentés: a 2012-es pollenszezon. In: Apatini D. (szerk.): *Az ÁNTSZ Aerobiológiai Hálózatának Tájékoztatója 2013*, Budapest, 7.

Arianoutsou M., Bazos I., Delipetrou P., Kokoris Y. (2010): The alien flora of Greece: taxonomy, life traits and habitat preferences. *Biological Invasions*, 12(10):3525-3549.

Assyov B., Petrova A. (szerk.) (2006): *Conspectus of the Bulgarian vascular flora. Distribution maps and floristic elements*. 3. kiadás, BBF, Szófia, 52.

Assyov B., Petrova A., Dimitrov D., Vassilev R. (2012): *Conspectus of the Bulgarian vascular flora. Distribution maps and floristic elements*. 4. kiadás, BBF, Szófia, 68.

Atherton R.A., McComish B.J., Shepherd L.D., Berry L.A., Albert N.W., Lockhart P.J. (2010): Whole genome sequencing of enriched chloroplast DNA using the Illumina GAII platform. *Plant Methods*, 6:22.

Avni A., Edelman M., Rachailovich I., Aviv D., Fluhr R. (1989): A point mutation in the gene the large subunit of ribulose 1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase affects holoenzyme assembly in *Nicotiana tabacum*. *The EMBO Journal*, 8(7):1915-1918.

Babić G., Trkulja V. (2017): Distribution mapping of invasive weed species in north western area of Republic of Srpska (Bosnia and Hercegovina). VIII. *Internacional Scientific Agriculture Symposium, „Agrosym 2017”*, Jahorina, Bosnia and Hercegovina, Book of Proceedings, 1524-1530.

- Balogh L., Dancza I., Király G. (2007): Preliminary report on the grid-based mapping of invasive plants in Hungary. In: Rabitsch W., Essl F., Klinglestein (szerk.): Biological Invasions-from Ecology to Conservation. NEOBIOTA, 7:105-114.
- Bassett I. J., Crompton C. W. (1975) The biology of Canadian weeds.11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. Can. J. Plant Sci. 55:463-475
- Bauer E. (1909): Das Wesen und die Erblchkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae Hort” von *Pelargonium zonale*. Zeitschrift für Induktive Astammungs-und Vererbunslehre, 1:330-351.
- Benson G. (1999): Tandem repeats finder: a program to analyze DNA sequences. Nucleic Acids Research, 27(2):573-580.
- Béres I. (1981): A parlagfű (*Ambrosia eliator* L.) hazai elterjedése, biológiája és a védekezés lehetőségei. Kandidátusi Értekezés, Keszthely.
- Béres I. (1985): A parlagfű (*Ambrosia eliator* L.) hatása a csillagfürt (*Lupinus albus* L.) terméseredményére. Növényvédelem, 21:455.
- Béres I. (2003): Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) elterjedése, jelentősége és biológiája. Növényvédelem, 39(79):293-302.
- Béres I. (2004): Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) elleni integrált gyomszabályozási stratégiák. Magyar Gyomkutatás és Technológia, 5:3-14.
- Béres I., Bíró K. (1993): A parlagfű (*Ambrosia eliator* L.) életciklusa és fenofázisainak időtartalma. Növényvédelem, 29 (3-4): 148-151.
- Béres I., Hunyadi K. (1980): A parlagfű (*Ambrosia eliator* L.) biológiája. Növényvédelem, 16:(3)109-116.
- Béres I., Hunyadi K. (1991): Az *Ambrosia eliator* elterjedése Magyarországon. Növényvédelem, 27(9):405-410.
- Béres I., Novák R, Hoffmanné Pathy Zs., Kazinczi G. (2005): Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) elterjedése, morfológiája, biológiája, jelentősége és a védekezés lehetőségei. Gyomnövények, gyomirtás, 6(1):1-48.

- Boffery S.A., Leech R.M. (1982): Chloroplast DNA levels and control of chloroplast division in light-grown wheat leaves. *Plant Physiol.*, 69:1387-1391.
- Bohren C., Mermillod G., Delabays N. (2006): Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Switzerland: development of a nationwide concerted action. *Journal of Plant Diseases and Protection Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz Sonderheft XX*, 497-503.
- Boros Á. (1938): Florisztikai közlemények II. *Botanikai Közlemények*, 35:310-320.
- Brewer C.E., Oliver L.R. (2009): Confirmation and resistance mechanism in glyphosate-resistant common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Arkansas. *Weed Science*, 57(6):567-573.
- Brown A., Milford E.L., Coca A.F. (1931): Studies in contact dermatitis. I. The nature and etiology of pollen dermatitis. *The Journal of Allergy*, 2(5): 301-309.
- Buters J. TM., Alberternst B., Nawrath S., Wimmer M., Traidl-Hoffmann C., Starfinger U., Behrendt H., Schmidt-Weber C., Bergmann K-C. (2015): *Ambrosia artemisiifolia* (Traubenkraut) in Deutschland-aktuelles Vorkommen, allergologische Bedeutung und Maßnahmen zur Eingrenzung. *Allergo J. Int.* 24 (4):18-30.
- Campos J.A., Herrera M. (2009): Análisis de la flora alóctona de Bizkaia (País Vasco, España). *Lazaroa*, 30:7-33.
- Cass D.D., Karas I. (1975): Development of sperm cells in barley, *Can. J. Bot.*, 53:1051-1062.
- Chauvel B., Fumanal B., Dessaint F., Bretagnolle F. (2006): Extension d'*Ambrosia artemisiifolia* L. dans le département de la Côte d'Or. *Le Monde des Plantes*, 409: 1-5.
- Chen X., Zhou J., Ciu Y., Wang Y., Duan B., Yao H. (2018): Identification of *Ligularia* herbs using the complete chloroplast genome as a super-barcode. *Front. Pharmacol.*, 9:695.
- Chevreur B., Pfisterer T., Drescher B., Driesel A.J., Müller W.E.G., Wetter T., Suhai S. (2004): Using the miraEST assembler for reliable and automated mRNA transcript assembly and SNP detection in sequenced ESTs. *Cold Spring Harbor Laboratory Press*, 14:1147-1159.

- Chikoye D., Weise S.F., Swanton C.J. (1995): Influence of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) time of emergence and density on white bean (*Phaseolus vulgaris*). *Weed Science*, 43:375-380.
- Cipriani G., Testolin R., Morgante M. (1995): Paternal inheritance of plastids in interspecific hybrids of the genus *Actinidia* revealed by PCR-amplification of chloroplast DNA fragments. *Mol. Gen. Genet.*, 247:693-697.
- Claufs R.P., Grun P. (1977): Changes in plastid and mitochondrion content during maturation of generative cells of *Solanum* (*Solanaceae*). *Amer. J. Bot.*, 64:377-383.
- Clegg H.T., Rawson J.R.Y., Thomas K. (1984): Chloroplast DNA variation in pearl millet and related species. *Genetics*, 106:449-461.
- Clegg M.T., Zurawski G. (1992): Chloroplast DNA and the study of plant phylogeny: present status and future prospects. In: Soltis P.S., Soltis D.E., Doyle J.J. (szerk.): *Molecular systematics of plants*. Springer Science & Business Media, Dordrecht.
- Clewis S.B., Askew S.D., Wilcut J.W. (2001): Common ragweed interference in peanut. *Weed Science*, 49(6):768-772.
- Coble H.D., Williams F.M., Ritter R.L. (1981): Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) interference in soybeans (*Glycine max*). *Weed Science*, 29:339-342.
- Cooper G. (2000): *The cell: a molecular approach*. 2. kiadás, Sinauer Associates, Sunderland
- Correns C. (1909): Vererbungsversuche mit blass(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*, 1:291-329.
- Corriveau J.L., Coleman AW. (1988): Rapid screening method to detect potential biparental inheritance of plastid DNA and results for over 200 angiosperm species. *American Journal of Botany*, 75(10):1443-1458.
- Cronn R., Liston A., Parks M., Gernandt D.S., Shen R., Mockler T. (2008): Multiplex sequencing of plant chloroplast genomes using Solexa sequencing-by-synthesis technology. *Nucleic Acids Research*, 36(19):e122.

Cunze S., Leiblein M.C., Tackenberg O. (2013): Range Expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe is promoted by climate change. *ISRN Ecology*, 2013:1-9.

Curci P.L., De Paola D., Danzi D., Vendramin G.G., Sonnante G. (2015): Complete chloroplast genome of the multifunctional crop globe artichoke and comparison with other *Asteraceae*. *Plos One*, 10(3):e0120589.

Csecserics A., Kröel-Dulay Gy., Molnár E., Rédei T., Szabó R., Szitár K., Botta-Dukát Z. (2009): A parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) előfordulása és tömegessége változatos tájhasználatú mozaikos tájban. *Gyomnövények, gyomirtás*, 10(1): 44-51.

Cseh A., Taller J. (2007): Herbicid célgének molekuláris genetikai vizsgálata az ürömlevelű parlagfűben (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Magyar Gyomkutatás és Technológia*, 8:57-69.

Cseh A., Taller J. (2008): Genetic diversity of ragweed *Ambrosia artemisiifolia* L. a comparison of the maternally inherited cpDNA and mtDNA. *Journal of Plant Diseases and Protection*, Special Issue XXI, 389-394.

Cséplő Á., Etzold T., Schell J., Schreier P.H. (1988): Point mutation in the 23 S rRNA genes of four lincomycin resistant *Nicotiana plumbaginifolia* mutants could provide new selectable markers for chloroplast transformation. *Mol. Gen. Genet.*, 214:295-299.

Cséplő Á., Maliga P. (1982): Lincomycin resistance, a new type of maternally inherited mutation in *Nicotiana plumbaginifolia*.

Dahl Å., Strandhede S.-O., Wihl J.-Å. (1999): Ragweed-An allergy risk in Sweden? *Aerobiologia*, 15:293-297.

Dancza I. (2006): Experiences on prevention and control of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Hungary. In: Control of *Ambrosia artemisiifolia* (ragweed) with the collaboration of EPPO in Vienna (AT) during the 4th NEOBIOTA conference, szeptember 27, Bécs.

Daniell H., Lee S.-B., Grevich J., Saski C., Quesada-Vargas T., Guda C., Tomkins J., Jansen R. (2006): Complete chloroplast genome sequences of *Solanum bulbocastanum*, *Solanum lycopersicum* and comparative analyses with other *Solanaceae* genomes. *Theor. Appl. Genet.*, 112:1503-1518.

Daniell H., Datta R., Varma S., Gray S., Lee S.-B. (1998): Containment of herbicide resistance through genetic engineering of the chloroplast genom. *Nat. Biotechnol.*, 16(4):345-348.

Daniell H., Lee S.-B., Panchal T., Wiebe P.O. (2001): Expression of the native cholera toxin B subunit gene and assembly as functional oligomers in transgenic tobacco chloroplasts. *J. Mol. Biol.*, 311(5):1001-1009.

Darlington H.T. (1922): Dr. W.J. Beal's seed-viability experiment. *American Journal of Botany*, 9(5):266-269.

Day A., Ellis T.H.N. (1984): Chloroplast DNA deletions associated with wheat plants regenerated from pollen: possible basic for maternal inheritance of chloroplasts. *Cell*, 39:359-368.

Deák V. (2014): Általános genetika. Typotex Kiadó, Budapest, 91. Elérhető: www.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011_0079_deak_alt_genetika/ch05s06.html

Dean F.B., Nelson J.R., Giesler T.L., Lasken R.S. (2001): Rapid amplification of plasmid and phage DNA using Phi29 DNAPolymerase and multiply-primed Rolling Circle Amplification. *Cold Spring Harbor Laboratory Press*, 11:1095-1099.

Déchamp C., Rimet M. L., Meon H., Deviller P. (1997): Parameters of ragweed pollination in the Lyon's area (France) from 14 years of pollen counts. *Aerobiologia*, 13:275-279

DeGray G., Rajasekaran K., Smith F., Sanford J., Daniell H. (2001): Expression of an antimicrobial peptide via the chloroplast genome to control phytopathogenic bacteria and fungi. *Plant Physiol.*, 127:852-862.

Delalić Z., Jogić V. (2009): Analysis of presence of hazardous biological agents within potato. *Proceedings, 20th Scientific-expet conference on agriculture and food industry, Septemer 30-October 3., Neum. Bosnia-Hercegovina.* (összefoglaló: angol, cikk: bosnyák nyelven)

Denderen P.D., Tamis W.L.M., van Valkenburg L.C.H. (2010) Risco's van introduction van exotische plantensoorten in het bijzonder uit het geslacht *Ambrosia* L. via import van zaden voor met name veevoer en vogelvoer. *Gorteria*, 34:65-85.

- Dias-Neto E., Nunes D.N., Giordano R.J., Sun J., Botz G.H., Yang K., Setubal J.C., Pasqualini R., Arap W. (2009): Next- generation phaga display: integrating and comparing available molecular tools to enable cost-effective high-throughput analysis. *Plos One*, 4(12):e8338
- Dickerson C.T., Sweet R.D. (1971): Common ragweed ecotypes. *Weed Science*, 19(1):64-66.
- Doebley J., Durbin M., Golenberg E.M., Clegg M.T., Ma D.P. : Evolutionary analysis of the large subunit of carboxylase (*rbcL*) nucleotide sequence among the grasses (*Gramineae*). *Evolution*, 44(4):1097-1108.
- Domingues de Almeida J., Freitas H. (2006): Exotic flora of Continental Portugal- a reassessment. *Bot. Complut.*, 30:117-130.
- Doorduyn L., Gravendeel B., Lammers Y., Ariyurek Y., Chin-A-Woeng T., Vrieling K. (2011): The complete chloroplast genome of 17 individuals of pest species *Jacobaea vulgaris*: SNPs, microsatellites and barcoding markers for population and phylogenetic studies. *DNA Research*, 18:93-105.
- Dron M., Rahire M., Roshaix J.-D., Mets L. (1983): First DNA sequence of a chloroplast mutation: a missense alteration in the ribulosebiphosphate carboxylase large subunit gene. *Plasmid*, 9:321-324.
- Efron B. (1979): Bootstrap methods: another look at the jackknife. *The Annals. of Statistics*, 7(1):1-26
- Elven R., Ødegaard F., Oug E., Sandvik H. (2012): Alien species: introduction, establishment and spread. In: Gederaas L., Moen T.L., Skjelseth S., Larsen L.-K. (szerk.) *Alien species in Norway-with the Norwegian Black List 2012*. The Norwegian Biodiversity Information Centre, Norway. 17-56.
- Elvisto T., Pensa M., Paluoja E. (2016): Indigenous and alien vascular plant species in a northern European urban setting (Tallinn, Estonia). *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 2016, 65(4): 431-441.
- Enberg R.N., Leickly F., McCullough J., Bailey J., Ownby D.R. (1987): Watermelon and ragweed share allergens. *J. Allergy Clin. Immunol.* 79 (6):867-875.

- Erdei E., Farkas I., Fehér Z. (1998): Aerobiological monitoring and the ragweed allergy as public health problem in Hungary. *Epidemiology*, 9(4):Suppl. S91.
- Essl F., Dullinger S., Kleinbauer I. (2009): Changes in the spatio-temporal patterns and habitat preferences of *Ambrosia artemisiifolia* during its invasion of Austria. *Preslia*, 81:119-133.
- Evarts-Bunders P., Evarte-Bundere G., Romanceviča N., Brutāne K., Novicka I., Nitcis M. (2012): Retās antropofītu sugas Daugavpils pilsētas florā. *Latvijas veģētācija*, 22:29-43. (összefoglaló angol, cikk lett)
- Faircloth B. (2008): Msatcommander: detection of microsatellite repeat arrays and automated, locus-specific primer design. *Molecular Ecology Resources*, 8:92-94.
- Felstein J. (1981): Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *J. Mol. Evol.*, 17:368-376.
- Fernández-Llamazares Á., Belmonte J., Alarcón M., López-Pacheco M. (2012): *Ambrosia* L. in Catalonia (NE Spain): expansion and aerobiology of a new bioinvader. *Aerobiologia*, 28(4):435-451.
- Fernández-San Millán, A., Mingo-Castel A., Daniell H. (2003): A chloroplast transgenic approach to hyper-express and purify Human Serum Albumin, a protein highly susceptible to proteolytic degradation. *Plant Biotechnology Journal*, 1(2):71-79.
- Flindt R. (2006): *Amazing numbers in biology*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Fock I., Collonnier C., Purwito A., Luisetti J. Souvannavong V., Vedel F., Servaes A., Ambroise A., Kodja H., Ducreux G., Sihachakr D. (2000): Resistance to bacterial wilt in somatic hybrids between *Solanum tuberosum* and *Solanum phureja*. *Plant Science*, 160:165-176.
- Fumanal B., Chauvel B., Bretagnolle F. (2007): Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Am. Agric. Environ. Med.*, 14:233-236.
- Galzina N., Barić K., Šćepanović M., Goršić M., Ostojić (2010): Distribution of invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* L. in Croatia. *Agric. consepec. sci.*, 75(2):75-81.

Gaudeul M., Giraud T., Kiss L., Shykoff J.A. (2011): Nuclear and chloroplast microsatellites show multiple introductions in the worldwide invasion history of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*. Plos One, 6(3): e17658.

Gentili R., Gilardelli F., Bona E., Prosser F., Selvaggi A., Alessandrini A., Martini F., Nimis P.L., Wilhalm T., Adorni M., Ardenghi N.M.G., Barni E., Bonafede F., Bonini M., Bouvet D., Buffa G., Ciapetta S., Giordana F., Faggi G., Ghiani A., Ghillani L., Marcucci R., Masin R., Morelli V., Montagnani C., Montanari S., Peccenini S., Pellizzari M., Romani E., Saiani D., Scortegagna S., Sirotti M., Truzzi A., Vignodelli M., Bagli L., Fiandri F., Siniscalco C., Citterio S. (2017): Distribution map of *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) in Italy. Plant Biosystems- An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology, 151(3):381-386.

Gielly L, Taberlet P. (1994): The use of chloroplast DNA to resolve plant phylogenies: noncoding versus rbcL sequences. Mol. Biol. Evol., 11(5):769-777.

Goldenberg E.M., Clegg M.T., Durbin M.L., Doebley J., Ma D.P. (1993): Evolution of a noncoding region of the chloroplast genome. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2(1):52-64.

Goloubinoff P., Edelman M., Hallick R.B. (1984): Chloroplast-coded atrazine resistance in *Solanum nigrum*: *psbA* loci from susceptible and resistant biotypes are isogenic except for a single codon change. Nucleic Acids Research, 12(24):9489-9496.

Gondola I. (1969): Florisztikai adatok a Nyírség és környéke szántóföldjeiről. Botanikai Közlemények, 56(3):167-172.

Goremykin V.V., Hirsch-Ernest K.I., Wöfl S., Hellwig F.H. (2003): Analysis of the *Amborella trichopoda* chloroplast genome sequence suggests that *Amborella* is not a basal angiosperm. Mol. Biol. Evol., 20(9):1499-1505.

Griffiths A.J.F., Miller J.H., Suzuki D.T., Lewontin R.C., Gelbart W.M. (2000): An introduction to genetic analysis. W.H. Freeman, 7th edition. Elérhető: www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21766/

Groulx A.D. (1954): Hay fever: a public health problem. Canadian Journal of Public Health/Revue Canadienne de Santé Publique, 45(8):329-336.

Gudžinskas Z. (1993): Genus *Ambrosia* in Lithuania-Thaiszia, Kosice, 3:89-96.

Gudžinskas Z. (1997): Conspectus of alien plant species of Lithuania. 4. *Asteraceae*. Botanica Lithuania, 3(4):335-366.

Gusev A.P. (2017): Landscape-ecological analysis of alien species-transformers distribution in natural and anthropogenic landscapes (the southeast of Belarus). Russian Journal of Applied Ecology, 2, 41-57. (összefoglaló angol, cikk orosz nyelven)

Hagemann R. (2004): The sexual inheritance plant organelles. In: Daniell H., Chase C. (szerk.): Molecular biology and biotechnology of plant organelles: chloroplast and mitochondria, Springer, Netherland. 93-113.

Harris E.H., Burkhart B.D., Gillham N.W., Boynton J.E. (1989): Antibiotic resistance mutation in the chloroplast 16S and 23S rRNA genes of *Chlamydomonas reinhardtii*: correlation of genetic and physical maps of the chloroplast genome. Genetics, 123:281-292.

Heap I. (2019): The international survey of herbicide resistant weeds. Online. Internet. 2019.03.31. Elérhető: www.weedscience.org

Hegedűs G., Virág E. (2017): GenoUtils: NCBI SRA és TSA feltöltést segítő Toolkit. Genetikai műhelyek Magyarországon XVI. Minikonferencia, szeptember 8., Szeged, Magyarország.

Hemmer W., Schauer U., Trinca A., Neuman C., Jarisch R. (2011): Ragweed pollen allergy in Austria: a retrospective analysis of sensitization rates from 1997 to 2007. J. Allergy Clin. Immunol., 127(AB170).

Herrmann R.G., Bohnert H.J., Kowallik K.V., Schmitt J.M. (1975): Size, conformation and purity of chloroplast of some higher plants. Biochimica et Biophysica Acta, 378:305-317.

Hirschberg J., Bleecker A., Kyle D.J., McIntosh L., Arntzen C.J. (1984): The molecular basic of triasine-herbicide resistance in higher-plant chloroplasts. Z. Naturforsch. C, 39(5):412-420.

Hodişan N., Morar G., Domuţa C. (2009): Research regarding the spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in different regions of Romania. Natural Resourcec and Sustainable Development 65-72, University of Oradea Publishing House, Oradea, Romania.

- Hoot S.B., Crane P.R. (1995): Inter-familial relationships in the Ranunculidae based on molecular systematics. *Pl. Syst. Evol. (Suppl.)*, 9:119-131.
- Hrabovský M., Ščevková J., Mičieta K., Lafférsová J., Dušička J. (2016): Expansion and aerobiology of *Ambrosia artemisiifolia* L. in Slovakia. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*, 23(1):64-70.
- Hunyadi K., Béres I., Kazinczi G. (2011): Gyomnövények, gyombiológia, gyomirtás. Mezőgazda Kiadó, 2. javított és átdolgozott kiadás, Budapest, 400-412, 465-476.
- Jansen R.K., Holsinger K.E., Michaels H.J., Palmer J.D. (1990): Phylogenetic analysis of chloroplast DNA restriction site data at higher taxonomic levels: an example from the Asteraceae. *Evolution*, 44(8):2089-2105.
- Jávorka S. (1910): *Ambrosia artemisiifolia* Magyarországon. *Botanikai Közlemények*, 11(6):303.
- Jávorka S. (1927): Hazánk flórájára vonatkozó ismereteink fejlődése a szakosztály megalakítása óta I. Virágos növények. *Botanikai Közlemények*, 24(3.4):96.
- Jogan N., Vreš B. (1998): Notulae ad floram Sloveniae. 35. *Ambrosia artemisiifolia* L. *Hladnikia*, 10:45-47.
- Johnson L.A., Soltis D.E. (1994): *MatK* DNA sequences and phylogenetic reconstruction in *Saxifragaceae* s.str. *Systematic Botany*, 19(1):143-156.
- Kárpáti I. (1959): *Ribes petraeum* Wulf., Magyarország új növénye és néhány florisztikai adat. *Botanikai Közlemények*, 47(1-2):113-114.
- Kárpáti I., Kárpátiné Nagy V. (1959): A *Solanum rostratum* Dun. magyarországi előfordulása. *Botanikai Közlemények*, 48(1-2): 69-71.
- Kazinczi G. (1993): Őszi búzában károsító gyomnövények biológiája. Kandidátusi értekezés. Keszthely.
- Kazinczi G., Béres I. (2008): The effect of emergence time on the phenophases, pollen and seed production of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) First Internat. Ragweed Conf., Budapest, Hungary.

Kazinczi G., Béres I., Novák R., Bíró K., Pathy Zs. (2008a): Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*): a review with special regards to the results in Hungary. I.Taxonomy, origin and distribution, morphopogy, life cycle and reproduction strategy. *Herbologia*, 9(1):55-92.

Kazinczi G., Béres I., Novák R., Karamán J. (2009): Újra fókuszban az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Növényvédelem* 45(8):389- 403.

Kazinczi G., Béres I., Pathy Zs. Novák R., (2008b): Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.): a review with special regards to the results in Hungary. II.Importance and harmful effect, allergy habitant, allelopathy and beneficial characteristics. *Herbologia*, 9(1):93-118.

Kazinczi G., Béres I., Varga P., Kovács I., Torma M. (2007): A parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) és a kultúrnövények közötti versengés szabadföldi additív kísérletekben. *Magyar Gyomkutatás és Technológia*, 8:41-47.

Kazinczi G., Kőmíves T., Lechoczky É., Reisinger P., Karácsony P., Novák R., Szabóné Kele G., Gyulai B., Domak B. (2012): A parlagfű tömeges felszaporodásának okai. In: Kazinczi G.-Novák R. (szerk.): A parlagfű visszaszorításának integrált módszerei. Gyommentes Környezetért Alapítvány, Budapest, 20-30.

Kearse M., Moir R., Wilson A., Stones-Havas S., Cheung M., Sturrock S., Buxton S., Cooper A., Markowitz S., Duran C., Thierer T., Ashton B., Meintjes P., Drummond A. (2012): Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12):1647-1649.

Kim H.T., Chung M.G., Kim K.-J. (2014): Chloroplast genome evolution in early diverged *Leptosporangiate* ferns. *Mol. Cells.*, 37(5): 372-382.

Kim I., Park J. Y., Lee Y.S., Lee H.O., Park H.-S., Jayakodi M., Waminal N.E., Kang J.H., Lee T.J., Sung H.S., Kim K.Y., Yang T.-J. (2017): Discrimination and authentication of *Eclipta prostrata* and *E. alba* based on the complete chloroplast genomes. *Plant Breed. Biotech.*, 5(4):334-343.

Kim J.-S., Jung J.D., Lee J.-A., Park H.-W., Oh K.-H., Jeong W.-J., Choi D.-W., Liu J.R. Cho K.Y. (2006): Complete sequence and organization of cucumber (*Cucumis sativus* L. cv. *Baekmibaekdadagi*) chloroplast genome. *Plant Cell Rep.*, 25:334-340.

- Kim K.-J., Lee H.-L. (2004): Complete chloroplast genome sequence from Korean ginseng (*Panax schinseng* Nees) and comparative analysis of sequence evolution among 17 vascular plants. *DNA Research*, 11:247-261.
- King T.P., Norman P.S., Connell J.T. (1964): Isolation and characterization of allergens from ragweed pollen. II. *Biochemistry*, 3(3):458-468.
- Klaus D., Ohlrogge J.B., Neuhaus H.E., Dörmann P. (2004): Increased fatty acid production in potato by engineering of acetyl-CoA carboxylase. *Planta*, 219:389-396.
- Kolodner R., Tewari K.K. (1975): The molecular size and conformation of the chloroplast DNA from higher plants. *Biochimica et Biophysica Acta*, 402:372-390.
- Konstantinovic B., Meseldzija M., Konstantinovic B. (2006): *Ambrosia atrtemisiifolia* and *Iva xanthifolia* spread and distribution in Vojvodina region. 4th International Plant Protection Symposium at Debrecen University and 11th Trans-Tisza Plant Protection Forum, 18-19 October, Debrecen, Hungary, 281-287.
- Kress W.J., Erickson D.L. (2007): A two-locus global DNA barcode for land plants: the coding *rbcL* gene complements the non-coding *trnH-psbA* spacer region. *Plos One*, 2(6):e508.
- Kumar S., Dhingra A., Daniell H. (2004): Plastid-expressed betaine aldehyde dehydrogenase gene in carrot cultured cells, roots, and leaves, confers enhanced salt tolerance. *Plant Cell Rep*, 23:2843-2854.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. (2018): MEGA X: Molecular Evolution Genetics Analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.*, 35(6):1547-1549.
- Kurtz S., Choudhuri J.V., Ohlebusch E., Schleiermacher C., Stoye J., Giergerich R. (2001): REPuter: the manifold applications of repeat analysis on a genomic scale. *Nucleic Acids Research*, 29(22):4633-4642.
- Lamppa G.K., Elliot L.V., Bendich A.J. (1980): Changes in chloroplast number during pea leaf development. *Planta*, 148(5):437-443.
- Lee S.-B., Kwon H.-B., Kwon S.-J., Park S.-C., Jeong M.-J., Han S.-E., Byun M.-o., Daniell H. (2003): Accumulation of trehalose within transgenic chloroplasts confers drought tolerance. *Molecular Breeding*, 11:1-13.

Lilly J.W., Havey M.J., Jackson S.A., Jiang J. (2001): Cytogenomic analyses reveal the structural plasticity of chloroplast genome in higher plants. *The Plant Cell*, 13:245-254.

Liu Y., Huo N., Wang Y., Zhang S., Young H.A., Feng X., Gu Y.Q. (2013): Complete chloroplast genome sequences of mongolian medicine *Artemisia frigida* and phylogenetic relationships with other plants. *Plos One*, 8(2):e575333.

Lodish H., Berk A., Zipursky S.L., Matsudaira P., Baltimore D., Darnell J. (2000): *Molecular Cell Biology*. W.H. Freeman, New York. Elérhető: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21475/>

Lohse M., Drechsel O., Kahlau S., Bock R. (2013): OrganellarGenomeDRAW-a suite of tools for generating physical maps of plastid and mitochondrial genomes and visualizing expression data sets. *Nucleic Acids Research*, 41: W575-W581.

Lonsdale D.M., Brears T., Hodge T.P., Melville S.E. (1988): The plant mitochondrial genome: homologous recombination as a mechanism for generating heterogeneity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 319:149-163.

Lössl A., Eibl C., Harloff H.-J., Jung C., Koop H.-U. (2003): Polyester synthesis in transplastomic tobacco (*Nicotiana tabacum* L.): significant contents of polyhydroxybutyrate are associated with growth reduction. *Plant Cell*, 21:891-899.

Maier R.M., Schmitz-Linneweber C. (2004): Plastid Genomes. In: Daniell H., Chase C. (szerk.): *Molecular biology and biotechnology of plant organelles: chloroplast and mitochondria*. Springer, Netherland. 115-150.

Margulies M., Egholm M., Altman W.E., Attiya S., Bader J.S., Bemben L.A., Berka J., Braverman M.S., Chen Y.-J., Chen Z., Dewell S.B., Du L., Fierro J.M., Gomes X.V., Goodwin B.C., He W., Helgesen S., Ho C. H., Irzyk G.P., Jando Sz. C., Alenquer M.L.I., Jarvie T.P., Jirage K.B., Kim J.-B., Knight J.R., Lanza J.R., Leamon J.H., Lefkowitz S.M., Lei M., Li J., Lohman K.L., Lu H., Makhijani V.B., McDade K.E., McKenna M.P., Myers E.W., Nickerson E., Nobile J.R., Plant R., Puc B.P., Ronan M.T., Roth G.T., Sarkis G.J., Simons J.F., Simopson J.W., Srinivasan M., Tartaro K.R., Tomasz A., Vogt K.A., Volkmer G.A., Wang S.H., Wang Y., Weiner M.P., Yu P., Begley R.F., Rothberg J.M. (2005): Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors. *Nature*, 437:376-380.

Margulis L. (1970): Origin of eucaryotic cells: evidence and research implications for a theory of the origin and evolution of microbial, plant and animal cells on the precambrian earth. Yale University Press, London.

Márk Zs., Bikov a., Gálffy G. (2016): A parlagfű okozta légzőszervi allergiás megbetegedések előfordulása Magyarországon. Orv. Hetil., 157(50):1989-1993.

Martin G., Baurens F.-C., Cardi C., Aury J.-M., D'Hont A. (2013): The complete chloroplast genome of banana (*Musa acuminata*, Zingiberales): Insight into plastid monocotyledon evolution. Plos One, 8(6):e67350.

Martins W. S., Lucas D.C.S., de Sousa Neves K.F., Bertoli D.J. (2009): WebSat- a web software for microsatellite marker development. Bioinformatics, 3(6):282-283.

Matsuoka Y., Yamazaki Y., Ogihara Y., Tsunewaki K. (2002): Whole chloroplast genome comparison of rice, maize, and wheat: implications for chloroplast gene diversification and phylogenof cereals. Mol. Biol. Evol., 19(12):2084-2091.

Mátyás K. K., Taller J., Cseh A., Poczai P., Cernák I. (2011) Development of a simple PCR-based assay for the identification of triazine resistance in the noxious plant common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) and its applicability in higher plants. Biotechnology Letters, 33:2509-2515.

McBride K.E., Svab Z., Schaaf D.J., Hogan P.S., Stalker D.M., Maliga P. (1995): Amplification of a chimeric Bacillus gene in chloroplast leads to an extraordinary level of an insecticidal protein in tobacco. Bio/Technology, 13:362-365.

Melotto-Passarin D.M., Tambarussi E.V., Dressano K., De Martin V.F., Carrer H. (2011): Characterization of chloroplast DNA microsatellites from *Saccharum* spp and related species. Genetics and Molecular Research, 10(3):2024-2033.

Mereschkowsky C. (1905): Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Centralblatt., 25:593-604.

Moesz G. (1910): A növénytani szakosztály 1910. évi decz. 14-én tartott 162-ik ülésének jegyzőkönyve. Botanikai közlemények, 11(6):303.

Moesz G. (1926): Apró közlemények. Néhány érdekesebb növény újabb előfordulása. Botanikai Közlemények, 23(4-6):184-186.

Mogensen H.L. (1988): Exclusion of male mitochondria and plastids during syngamy in barley as a basis for maternal inheritance. Proc. Natl. Acad. Sci., 85:2594-2597.

Moon B.C., Park I., Kim W.J., Yang S., Kang Y.M. (2017): The complete chloroplast genome sequence of *Fritillaria thunbergii* Miq., an important medicinal plant, and identification of DNA markers to authenticate *Fritillariae bulbosae*. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 59(1):71-80.

Nékám R., Páldy A. (2008): Burden of ragweed allergy in Hungary. First Internat. Ragweed Conf., Budapest, Hungary, 10-13 Sept., 25.

Neuhaus H., Link G. (1987): The chloroplast tRNA^{Lys}(UUU) gene from mustard (*Sinapis alba*) contains a class II intron potentially coding for a maturase-related polypeptide. Current Genetics, 11(4):251-257.

Nie X., Lv., S., Zhang Y., Du X., Wang L., Biradar S.S., Tan X., Wan F., Weining S. (2012): Complete chloroplast genome sequence of a major invasive species, crofton weed (*Agerion adenophora*). Plos One 7(5):e36869.

Nobel P. (2009): Physicochemical and environmental plant physiology, 4. kiadás, Elsevier Academic Press, Amsterdam.

Novák R., Dancza I., Szentey L., Karamán J. (2009): Magyarország szántóföldjeinek gyomnövényzete. Ötödik Országos Szántóföldi Gyomfelvételezés. Témadokumentáció, Budapest.

Oldenburg D.J., Bendich A.J. (2004a): Changes in structure of DNA molecules and the amount of DNA per plastid during chloroplast development in maize. J. Mol. Biol., 344:1311-1330.

Oldenburg D.J., Bendich A.J. (2004b): Most chloroplast DNA of maize seedlings in linear molecules with defined ends and branched forms. Journal of Molecular Biology, 335(4):953-970.

Olmstead R.G., Sweere J.A. (1994): Combining data in phylogenetic systematics: an empirical approach using three molecular data sets in the Solanaceae. Syst. Biol., 43(4):467-481.

Olmstead R.G., Palmer J.D. (1992): A chloroplast DNA phylogeny of the Solanaceae: subfamilial relationships and character evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 79:346-360.

Oxelman B., Lidén M., Berglund D. (1997): Chloroplast *rps16* intron phylogeny of tribe *Sileneae* (*Caryophyllaceae*). *Pl. Syst. Evol.*, 206:393-410.

Ozaslan C., Onen H., Farooq S., Gunal H., Akyol N. (2016): Common ragweed: An emerging threat for sunflower production and human health in Turkey. *Weed biology an Management*, 16:42-55.

Páldy A., Nékám K., Bitay Zs., Csajbók V., Kelemen A., Major T, Apatini D., Józsa E., Novák E., Replyuk E. (2007): Ragweed pollen load and sensitisation in Hungary. *Central European Journal of Public Health, Suppl.*, S13-S14.

Palmer J.D. (1991): Plastid chromosomes structure and evolution. In: Bogorad L., Vasil I.K. (szerk.): *The molecular biology of plastids. Cellculture and somatic cell genetics of plants*, vol. 7A, Academic Press. 5-53.

Palmer J.D., Herbon L.A. (1988): Plant mitochondrial DNA evolves rapidly in structure, but slowly in sequence. *J. of Mol. Evol.*, 28:87-97.

Patzoldt W.L., Tranel P.J., Alexander A.L., Schmitzer P.R. (2001): A common ragweed population resistant to cloransulam-methyl. *Weed Sie.*, 49(4):485-490.

Payne W.W. (1964): A re-evaluation of the genus *Ambrosia* (*Compositae*). *J. Arnold Arbor.* 45:401-436.

Pimentel D., Peshin R. (szerk.) (2014): *Integrated Pest Manegement*. Springer, Netherlans, 282

Podberezko I.M., Pylypenko L.A., Mar'uschkina V. Y., Borzykh O. I. (2013): Practical and economic efficacy of *Ambrosia artrmisiifolia* L. sureillance in compliance with the internacional standards. *Journal of Plant Protection Research*, 53(4):392-398.

Polár S. (1941): Győrmegegye flórája. *Botanikai Közlemények*, 38(5-6):201-352.

Polikszenova В.Д., Черник В.В., Джус М.А., Сауткина Т.А., Тихомиров В.Н., Храпцов А.К., Лемеза Н.А., Сидорова С.Г., Стадниченко М.А., Федорович М.Н. (2012)

Современное состояние разнообразия растений и фитопатогенных микромицетов центрального региона Белорусской гряды. Вестник БГУ, Серия 2, 57-61.

Possingham J.V., Saurer W. (1969): Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. *Planta*, 86(2):186-194.

Powell W., Morgante M., McDevitt R., Vendramin G.G., Rafalski J.A. (1995): Polymorphic simple sequence repeat regions in chloroplast genomes: applications to the population genetics of pines. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92:7759-7763.

Powell W., Morgante M., Andre C., McNikol J.W., Machray G.C., Doyle J.J., Tingey S.V., Rafalski J.A. (1995)a: Hypervariable microsatellites provide a general source of polymorphic DNA markers for the chloroplast genome. *Current Biology*, 5:1023-1029.

Priszter Sz. (1960): Adventív gyomnövényeink terjedése. A Keszthelyi Mezőgazdasági Akadémia Kiadványai, Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 15-16.

Radojčić N., Štefanić E., Antunović S., Zima D., Dimić D., Štefanić I. (2018): Weed species changes over long-term period in sugar beet production. *Listy Curovarnické a Řepařské*, 134(7/8):242-246. (összefoglaló angol, cseh nyelven)

Rafnar T., Griffith I.J., Kou M.-C., Bond J.F., Rogers J.F., Klapper D.G. (1991): Cloning of *Amb a I* (Antigen E), the major allergen family of short ragweed pollen. *The Journal of Biological Chemistry*, 266 (2):1229-1236.

Renner O. (1936): Zur Kenntnis der nichtmendel Buntheit der Laubblätter. *Flora*, 130:218-290.

Reznik S.Ya., Spasskaya I.A., Dolgovskaya M.Yu., Volkovitsh M.G., Zaitzev V.F. (2008): The ragweed leaf beetle *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera: Chrysomelidae) in Russia: current distribution, abundance, and implication for biological control of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L. in: Proc. of the XII. intern. symp. on biological control of weeds, CABI, Wallingford, UK, 614-619.

Ries C., Krippel Y., Pfeiffenschneider M., Schneider S. (2013) Environmental impact assessment and black, wath and alert list classification after the ISEIA protocol of non-native vascular plant species in Luxembourg. *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois*, 114:05-21.

- Romero Buján M.I. (2007): Flora exótica de Galicia (noroeste ibérico). Bot. Complut., 31:113-125.
- Rousonelos S.L., Lee R.M., Moreira M.S., VanGessel M.J., Tranel P.J. (2012): Characterization of a common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) population resistant to ALS- and PPO-inhibiting herbicides. Weed Science, 60(3):335-344.
- Römer S., Fraser P.D., Kiano J.W., Shipton C.A., Misawa N., Schuch W., Bramley P.M. (2000): Elevation of the provitamin A content of transgenic tomato plants. Nature Biotechnology, 18:666-669.
- Ruiz O.S., Hussein H.S., Terry N., Daniell H. (2003): Phytoremediation of organomercurial compounds via chloroplast genetic engineering. Plant Physiol., 132:1344-1352.
- Rybníček O., Novotná B., Rybníčková E., Rybníček K. (2000): Ragweed in the Czech Republic. Aerobiologia, 16:287-290.
- Saitou N., Nei M. (1987): The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Mol. Biol. Evol., 4(4):406-425.
- Salo P. M., Arbes S. J., Jaramillo R., Calatroni A., Weir C. H., Sever M. L. Hoppin J. A., Rose K. M., Liu A. H., Gergen P. J., Mitchell H. E., Zeldin D. C. (2014): Prevalence of allergic sensitization in the United States: result from the national Health and Nutrition Examination Survey (NHANES) 2005-2006. The journal of Allergy and Clinical Immunology, 134(2):350-359.
- Sato S., Nakamura Y., Kaneko T., Asamizu E., Tabata S. (1999): Complete structure of the chloroplast genome of *Arabidopsis thaliana*. DNA Research, 6:283-290.
- Schröder M.B. (1985): Ultrastructural studies on plastids of generative and vegetative cells in *Liliaceae*, 3. Plastid distribution during the pollen development in *Gasteria verrucosa* (Mill.) Duval. Protoplasma 124:123-9.
- Sell P., Murrell G. (2006): Flora of Great Britain and Ireland: Volume 4, *Campanulaceae-Astereceae*, Cambridge University Press, Cambridge, 513.

Shaver J.M., Oldenburg D.J., Bendich A.J. (2008): The structure of DNA molecules and the effects of light on the amount of chloroplast DNA during development in *Medicago truncatula*. *Plant Physiology*, 146:1064-1072.

Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. (2007): Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, 94(3):275-288.

Shimada H., Fukuta M., Ishikawa M., Sugiura M. (1990): Rice chloroplast RNA polymerase genes: the absence of an intron in *rpoC1* and the presence of an extra sequence in *rpoC2*. *Molecular and General Genetics MGG.*, 221(3): 395-402.

Shinozaki K., Ohme M., Tanaka M., Wakasugi T., Hayashida N., Matsubayashi T., Zaita N., Chunwongse J., Obokata J., Yamaguchi-Shinozaki K., Ohto C., Torazawa K., Meng B.Y., Sugita M., Deno H., Kamogashira T., Yamada K., Kusuda J., Takaiwa F., Kato A., Tohdoh N., Shimada H., Sugiura M. (1986): The complete nucleotide sequence of the tobacco chloroplast genome: its gene organization and expression. *The EMBO Journal*, 5(9):2043-2049.

Singer B.D., Ziska L.H., Frenz D.A., Gebhard D.E., Straka J.G. (2005): Increasing *Ambrosia artemisiifolia* pollen as a function of rising atmospheric CO₂ concentration. *Functional Plant Biology*, 32:667-670.

Skjøth C. A., Petersen H., Sommer J., Smith M. (2009) Copenhagen: a harbinger for ragweed (*Ambrosia*) in Northern Europe under climate change? *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 6(14).

Small R.L., Ryburn J.A., Cronn R.C., Seelanan T., Wendel J.F. (1998): The tortoise and the hare: choosing between noncoding plastome and nuclear *adh* sequences for phylogeny reconstruction in a recently diverged plant group. *American Journal of Botany*, 85(9):1301-1315.

Soltis D.E., Soltis P.S., Clegg M.T., Durbin M. (1990): *rbcL* sequence divergence and phylogenetic relationships on Saxifragales sensu lato. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 87:4640-4644.

Sommer J., Smith M., Šikoparija B., Kasprzyk I., Myskowska D., Grewling Ł., Skjøth C. A. (2015): Risk of exposure to airborne *Ambrosia* pollen from local and distant sources in Europe-

an example from Denmark. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*, 22(4):625-631.

Stach A., Smith M., Skjøth C. A., Brandt J. (2006): Examining *Ambrosia* pollen episodes at Poznań (Poland) using back-trajectory analysis. *Int. J. Biometeorol.*, 51:275-286.

Staub J.M., Garcia B., Graves B., Hajdukiewicz P.T.J., Hunter P., Nehra N., Paradkar V., Schlittler M., Carroll J.A., Spatola L., Ward D., Ye G., Russell D.A. (2000): High-yield production of a human therapeutic in tobacco chloroplasts. *Nature Biotechnology*, 18:333-338.

Stephenson G.R., Dykstra M.D., McLaren R.D., Hamill A.S. (1990): Agronomic practices influencing triazine-resistant weed distribution in Ontario. *Weed Technology*, 4(1):199-207.

Stešević D., Latinović N., Caković D. (2014): Invasive alien plant species in Montenegro, with special focus on *Ambrosia artemisiifolia*. *Proceedings, 4th ESENIAS Workshop: International Workshop on IAS in Agricultural and Non-Agricultural Areas in ESENIAS Region, Çanakkale, Turkey*, 17-31.

Storkey J., Stratonovitch P., Chapman D.S., Vidotto F., F., Semenov M. A. (2014): A process-based approach to predicting the effect of climate change on the distribution of an invasive allergenic plant in Europe. *Plos One*, 9(2):1-7.

Subiza J., Subiza J. L., Hinojosa M., Garcia R., Jerez M., Valdivieso R., Subiza E. (1989): Anaphylactic reaction after the ingestion of chamomile tea: a study of cross-reactivity with other composite pollens. *J. Allergy Clin. Immunol.*, 84(3):353-358.

Szigetvári Cs., Benkő Zs. R. (2004): Ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.). In: Mihály B., Botta-Dukát Z. (szerk.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények. Természetbúvár Alapítvány Kiadó, Budapest*, 337-370.

Thibaudon M., Hamberger C., Guilloux L., Massot R. (2010): Ragweed pollen in France: origin, diffusion, exposure. *Eur. Ann. Allergy Clin. Immunol.*, 43(6):209-215.

Thommes P. (2009): *Ambrosia artemisiifolia* L. (*Asteraceae*), ein potentiell invasiver Neophyt für Luxemburg. *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois*, 110:101-107.

Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. (1994): CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22(22):4673-4680.

Tilney-Bassett R.E.A. (1975): Genetics of variegated plants. In: Birky C.W. Jr., Perlman P.S., Byers T.J. : Genetics and biogenesis of mitochondria and chloroplasts. Ohio State University Press. 268-308

Timme R.E., Kuehl J.L., Boore J.L., Jansen R.K. (2007): A comparative analysis of the *Lactuca* and *Helianthus* (Asteraceae) plastid genomes: identification of divergent regions and categorization of divergent regions and categorization of shared repeats, *American Journal of Botany*, 94(3):302-312.

Tokarska-Guzik B., Bzdęga K., Koszela K., Żabińska I., Krzuś B., Sajan M., Sendek A. (2011): Allergenic invasive plant *Ambrosia artemisiifolia* L. in Poland: threat and selected aspects of biology. *Biodiv. Res. Conserv.*, 21:39-48.

Torazawa K., Hayashida N., Obokata J., Shinozaki K., Sugiura M. (1986): The 5' part of the gene for ribosomal protein S12 is located 30 kbp downstream from its 3' part in tobacco chloroplast genome. *Plant Cell Physiol*, 14(4):3143.

Tosi A., Wüthrich B., Bonini M., Pietragalla-Köhler B. (2011): Time lag between *Ambrosia* sensitisation and *Ambrosia* allergy. A 20-year study (1989-2008) in Legnano, northern Italy. *Swiss Med. Wkly.*, 141:w13253.

Urbatsch L.E., Baldwin B.G., Donoghue M.J. (2000): Phylogeny of the coneflowers and relatives (Heliantheae: Asteraceae) based on nuclear rDNA Internal Transcribed Spacer (ITS) sequences and chloroplast DNA restriction site data. *Systematic Botany*, 25(3):539-565

Van Wely A.C., Soltani N., Robinson D.E., Hooker D.C., Lawton M.B., Sikkema P.H. (2015): Glyphosate and acetolactate synthase inhibitor resistant common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Southwestern Ontario. *Can. J. Plant Sci.*, 95:335-338.

Varga P., Béres I., Reisinger P. (2000): Gyomnövények hatása a kukorica termésereedményére és levélterület változására szántóföldi kísérletben. *Növényvédelem*, 36(12):625-631.

Verloove F. (2006) Cataloge of neophytes in Belgium (1800-2005). National Botanic Garden of Belgium, Meise.

Vieira L. d. N., Faoro H., Fraga H.P.d.F., Rogalski M., de Souza E.M., Pedrosa F.d. O., Nodari R.O., Guerre M.P. (2014): An improved protocol for intact chloroplasts and cpDNA isolation in Coniferns. Plos One, 9(1):e84792.

Virág E., Hegedűs G., Barta E., Nagy E., Mátyás K., Kolics B., Taller J. (2016): Illumina sequencing of common (short) ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) reproductive organs and leaves. Front. Plant Sci., 7:1506.

Wagner, W. H., Beals T. F. (1958): Perennial ragweeds (*Ambrosia*) in Michigan, with the description of a new, intermediate taxon. Rhodora, 60:177-204

Wang X.-Y., Zhou Z.-S., Liu G., Quian Z.-Q. (2018): Characteritaton of the complete chloroplast genome of the invasive weed *Galinsoga quadriradiata* (Asterales: Asteraceae). Consevation Genet. Resour., 10:89-92.

Weaver S.E. (2001): Impact lamb's-quarters, common ragweed and green foxtail on yield of corn and soybean in Ontario. Can. J. Plant Sci., 81:821-828.

Wiegert K.E., Benett M.S., Triemer R.E. (2012): Evolution of the chloroplast genome in photosynthetic euglenoids: a comparison of *Eutreptia viridis* and *Euglena gracilis* (Euglenophyta). Protist, 163:832-843.

Winter P., Herrmann R.G. (1988): A five-base-pair-deletion in the gene for the large subunit causes the lesion in the ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase-deficient plastome mutant sigma of *Oenothera hookeri*. Botanica Acta, 101(1):68-75.

Wise R.R. (2007):The diversity of plastid form and function. In: Wise R.R. és Hooper J.K. (szerk.): Advances in photosynthesis and respiration. The structure and function of plastids. Springer Science & Business Media, Dordrecht, Netherland. 3-26.

Wodehouse R.P. (1935): Pollen grains. Their structure, identification and significance in science and medicine. Első kiadás, McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, London.

Wolfe K. H., Li W.-H., Sharp P.M. (1987). Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. Proc. Natl. Acad. Sci., 84:9054-9058.

Wylie, R. B. (1915): A hybrid ragweed. Proc. Iowa Acad. Sci. 22:127-128.

Wyman S.K., Jansen R.K., Boore J.L. (2004): Automatic annotation of organellar genomes with DOGMA. Bioinformatics, 20(17):3252-3255.

Yang M., Zhang X., Liu G., Yin Y., Chen K., Yun Q., Zhao D., Al-Mssallem I.S., Yu J. (2010): The complete chloroplast genome sequence of date palm (*Phoenix dactylifera* L.). PloS One, 5(9):e12762.

Yi D.-K., Kim K.-J. (2012): Complete chloroplast sequences of oilseed crop *Sesamum indicum* L. Plos One, 7(5): e35872.

Zerbino D.R., Birney E. (2008): Velvet: algorithms for de novo short read assembly using de Bruijn graphs, Genome Res., 18:821-829.

Zhang Y., Iaffaldano J., Zhuang X., Cardina J., Cornish K. (2017): Chloroplast genome resources and molecular markers differentiate rubber dandelion species from weedy relatives. BMC Plant Biology, 17:34.

Ziska L.h., Caulfield F.A. (2000): Rising CO₂ and pollen production of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*), a known allergy-inducing species: implications for public health. Aust. J. Physiol., 27:893-898.

Zsák Z. (1941): Florisztikai adatok a hazai növényvilág ismeretéhez. Botanikai Közlemények, 38(1-2):12-48.

<http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>

<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>

<https://species.biodiversityireland.ie/profile.php?taxonId=29598&taxonDesignationGroupId=26>

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK279690/>

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/browse#!/organelles/>

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/>

<https://www.verspreidingsatlas.nl/0048#>

11 Függelék

F1. táblázat Kodon használat a tRNS-nél.

kodon	amino sav	tRNS	Előfordulás genomban	RSCU	kodon	amino sav	tRNS	Szám	RSCU
UUU	Phe		2155.0	1.23	UCU	Ser		1074.0	1.46
UUC	Phe	<i>trnF</i> - GAA	1346.0	0.77	UCC	Ser		774.0	1.05
UUA	Leu	<i>trnL</i> - UUA	1125.0	1.33	UCA	Ser	<i>trnS</i> - UGA	940.0	1.27
UUG	Leu	<i>trnL</i> - CAA	1057.0	1.25	UCG	Ser		568.0	0.77
CUU	Leu		1048.0	1.24	CCU	Pro		637.0	1.13
CUC	Leu		601.0	0.71	CCC	Pro		545.0	0.96
CUA	Leu	<i>trnL</i> - UAG	793.0	0.94	CCA	Pro	<i>trnP</i> - UGG	683.0	1.21
CUG	Leu		455.0	0.54	CCG	Pro		395.0	0.70
AUU	Ile		1685.0	1.24	ACU	Thr		707.0	1.24
AUC	Ile	<i>trnI</i> - GAU	1014.0	0.74	ACC	Thr	<i>trnT</i> - GGU	546.0	0.96
AUA	Ile	<i>trnI</i> - CAU	1385.0	1.02	ACA	Thr	<i>trnT</i> - UGU	637.0	1.12
AUG	Met	<i>trnM</i> - CAU, <i>trnM</i> - CAU	905.0	1.00	ACG	Thr		384.0	0.68
GUU	Val		803.0	1.40	GCU	Ala		515.0	1.31
GUC	Val	<i>trnV</i> - GAC	424.0	0.74	GCC	Ala		371.0	0.94
GUA	Val	<i>trnV</i> - GAC	665.0	1.16	GCA	Ala	<i>trnA</i> - UGC	443.0	1.12
GUG	Val	<i>trnV</i> - UAC	408.0		GCG	Ala		248.0	0.63

kodon	amino sav	tRNS	Szám	RCSU	kodon	amino sav	tRNS	Szám	RSCU
UAU	Tyr		1446.0	1.39	UGU	Cys		667.0	1.24
UAC	Tyr	<i>trnY-GUA</i>	641.0	0.61	UGC	Cys	<i>trnC-GCA</i>	405.0	0.76
UAA	Stop		1098.0	1.19	UGA	Stop		928.0	1.00
UAG	Stop		753.0	0.81	UGG	Trp	<i>trnW-CCA</i>	719.0	1.00
CAU	His		930.0	1.43	CGU	Arg	<i>trnR-ACG</i>	378.0	0.70
CAC	His	<i>trnH-GUG</i>	374.0	0.57	CGC	Arg		250.0	0.46
CAA	Gln	<i>trnQ-UUG</i>	1036.0	1.38	CGA	Arg		551.0	1.02
CAG	Gln		463.0	0.62	CGG	Arg		379.0	0.70
AAU	Asn		1655.0	1.39	AGU	Ser		623.0	0.84
AAC	Asn	<i>trnN-GUU</i>	721.0	0.61	AGC	Ser	<i>trnS-GCU</i>	449.0	0.61
AAA	Lys	<i>trnK-UUU</i>	2131.0	1.34	AGA	Arg		1087.0	2.02
AAG	Lys		1053.0	0.66	AGG	Arg		582.0	1.08
GAU	Asp		1136.0	1.44	GGU	Gly		600.0	1.00
GAC	Asp	<i>trnD-GUC</i>	446.0	0.56	GGC	Gly	<i>trnG-GCC</i>	371.0	0.62
GAA	Glu	<i>trnE-UUC</i>	1435.0	1.37	GGA	Gly	<i>trnG-UCC</i>	866.0	1.44
GAG	Glu		654.0	0.63	GGG	Gly		575.0	0.95

RSCU: Relative Synonymous Codon Usage (relatív szinonim kodon használat) minnél nagyobb az értéke, annál gyakoribb az előfordulása az adott kodonnak.

63538/63563	GACACAAGAAAAG/ GACACAAGAAAAG	<i>petA-psbJ</i>	intergenic spacer region	LS C	13	T
75445/80633	AAAATAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA/TTTTACT TTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTT	<i>petB</i> <i>intron-</i> <i>rns8-rn114</i>	intron, intergenic spacer region	LS C	41	C
9827/9864	AAATGAAAAGAAATATTAT/AAATG AAAAGAAAGATTAT	<i>petN-trnC-</i> <i>GCA</i>	intergenic spacer region	LS C	19	T
10038/10067	CACTATTAGATTGAG/CACTATTAG ATTGAG	<i>petN-trnC-</i> <i>GCA</i>	intergenic spacer region	LS C	15	T
38744/40968	AGAAAAATAAATGCAATAGCTAAA TGATGATG/AGAAAAAGAATTGCAA TAGCTAAATGATGGTG	<i>psaB-psaA</i>	CDS, CDS	LS C	32	F
67580/99483	TAAGAGGATAGCAAGTTACAAATT CTATTT/TAAGAGGATAGCAAGTTA CAAATTCTGTCT	<i>psaJ-rpl33,</i> <i>trnV-GAC-</i> <i>ycf15</i>	intergenic spacer region, intergenic	LS C, IRA	30	F
35273/35298	TAGGAATAAATTG/ TAGGAATAAATTG	<i>psbC-trnS-</i> <i>UGA</i>	intergenic spacer region	LS C	13	T
35362/70603	AAAAAAGATTCTTTTTTTTTTTTTTT TTTT/AAAAAAGAATTTTTTTTTTTTTTT TTTTTTTT	<i>psbC-trnS-</i> <i>UGA, clpP</i> <i>intron</i>	intergenic spacer region, intron	LS C	30	F
35528/45579	AAGGAGAGAGAGGGATTTCGAACCC TCGATA/TACCGAGGGTTTCGAATCC CTCTCTTTCCTT	<i>psbC-trnS-</i> <i>UGA, trnS-</i> <i>GCU</i>	intergenic spacer region_CDS	LS C	30	P
35586/45517	GCTTTC AACCACTCAGCCATCTCTC CGAAA/TGTAGGAGAGATGGCTGAG TGGTTGAAAGC	<i>psbC-trnS-</i> <i>UGA, trnS-</i> <i>GCU</i>	intergenic spacer region_CDS	LS C	30	P
65092/65167	AATAATTCATGAAATTGATTAGAAT ATTGCCGCAATTG/AATAATTCATG AAATTGATTAGAAATATTGCCGCAAT	<i>psbE-petL</i>	intergenic spacer region	LS C	38	T
75103/75150	TCGCGGCCAGACTTCAAAAAAATT/ TCGCGGCCAGACTTCAAAAAAATT	<i>psbH-petB</i>	intergenic spacer region	LS C	24	T
75442/75485	AAAAAATAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA	<i>psbH-petB</i>	intergenic spacer region	LS C	1	T
8271/8296	ATACCTTATTAGC/ATACCTTATTAG C	<i>psbK-pspI</i>	intergenic spacer region	LS C	13	T
56888/56917	TTAGTTATTAGATTC/TTAGTTATTA GATTC	<i>rbcL- accD</i>	intergenic spacer region	LS C	15	T

124836/124892	TATAAAAATATTCAATAAG/ TATAAAAATATTCAATAAG/ TATAAAAATATTCAATAAG	<i>rpl32</i>	CDS	SS C	19	T
79021/79054	TCTCTTGTTTCTCTTGC/ TCTCTTGTTTCTCTTGC	<i>rpoA- rps11</i>	intergenic spacer region	LS C	17	T
17184/17223	TTTTCTTTTGTAGAAATTA/TTTTCT TTTTGTAGAAATTA	<i>rpoC1</i>	intron	LS C	20	T
23668/23701	CTTTCTTTTATCTTTTA/CTTTCTTTT ATCTTTTA	<i>rpoC2- rps2</i>	intergenic spacer region	LS C	17	T
99130/99235	TATTAGATTAGTCTATTAATTCA/TA TTAGATTAGTCTATTAATTCA/TATT AGATTAGTCTATTAATTCA/TATTAG	<i>rps12 3'- ycf15</i>	intergenic spacer region	IRA	23	T
98254/117279	ACAGAACCGTACATGAGATTTTCAC CTCATACGGCTCCT/TGAGGAGCCG TATGAGATGAAAATCTCATGTACGG TCTCT	<i>rps12 3'- ycf15- ndhA</i>	intergenic spacer region, intron	IRB ,SC	39	P
69924/69955	AGAATAATAAATAAAA/AGAATAAT AAATAAAA	<i>rps12-clpP</i>	intergenic spacer region	LS C	16	T
68075/68115	TAAATCCAAGCGAACTTTTC/TAAAT CCAAGCGATCTTTTC	<i>rps18</i>	CDS	LS C	21	T
80639/80674	TTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTT TTTTTTTT	<i>rps8-rpl14</i>	intergenic spacer region	LS C	1	T
107247/107279	CATTGTTCAACTCTTTAACAACACG AAAAA/CATTGTTCAACTCTTTGACA ATATGAAAAA	<i>rrn4.5- rrn5, rrn4.5- rrn5</i>	intergenic spacer region, intergenic	IRA	30	F
107687/128888	ATAGAGATAAAGTAGAGATAAATA GAGATAAA/TATCTCTACTTTATCTC TATTTATCTCTACTT	<i>rrn5-trnR- ACG, trnR- ACG-rrn5</i>	intergenic spacer region, intergenic	IRA	32	C
11963/12016	TTCTCTCGTATCAGGTAT/TTCTCTC GTATCAGGTAT	<i>trnD-GUC - trnY- GUA</i>	intergenic spacer region	LS C	18	T
13092/13214	ATTTTCTTTGATGGATAATGAGCCA GCCAAAATGGTATTTTTTTTTTTTTTT TTAAATTTGATATGGATGAATATA AATAACTGACAATTTCAAATAATC	<i>trnE-UUC- rpoB, trnE- UUC-rpoB</i>	intergenic spacer region, intergenic	LS C	122	F
30533/30564	TTTAAGATAAATATAG/TTTAAGAT AAATATAG	<i>trnG-UCC</i>	CDS	LS C	16	T

156/84242	AGTAAATAGGAGAGAAAATAGAAT TTCTTTCTTCGTCTTAAAAAAAAAA TAGGAGGAAGCTGTGACACGTTCA CTAAAAAAAAATCCTTTTGTAGCGA	<i>trnH-</i> <i>rps19,</i> <i>rps19</i>	intergenic spacer region, CDS	LS C	157	P
4696/4725	AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA AAAAAAA	<i>trnK-UUU</i> - <i>rps16</i>	intergenic spacer region	LS C	1	T
4892/4973	AAAATAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA	<i>trnK-UUU</i> - <i>rps16</i>	intergenic spacer region	LS C	1	T
5120/5157	TAAAGAACTTCGATTCCTT/TAAAG AACTTCGATTCCTT	<i>trnK-UUU</i> - <i>rps16</i>	intergenic spacer region	LS C	19	T
48015/48050	TTATTTATCGTATCCTTT/TTATTTAT TTTATCCTTT	<i>trnL-UAA-</i> <i>trnF-GAA</i>	intergenic spacer region	LS C	18	T
128886/128927	TTTATCTCTACTTTATCTCTA/TTTAT CTCTACTTTATCTCTA	<i>trnR-ACG-</i> <i>rrn5</i>	intergenic spacer region	IRB	21	T
9455/9482	GGGTAGAAATAAAA/GGGTAGAAAT AAAA	<i>trnS-GCU</i> - <i>trnC-</i> <i>GCA</i>	intergenic spacer region	LS C	14	T
8768/35526	AAACGGAAAGAGAGGGATTCTGAAC CCTCGGTA/AAAAGGAGAGAGAGG GATTCGAACCCTCGATA	<i>trnS-GCU,</i> <i>psbC-trnS-</i> <i>UGA</i>	CDS, intergenic spacer region	LS C	32	F
31739/31778	ATCATGATAAGTCATCTGTT/ATCAC GATAAGTCATCTGTT	<i>trnT-GGU</i> - <i>psbD</i>	intergenic spacer region	LS C	20	T
32024/32049	TAGGAATAAATTG/TAGGAATAAAT TG	<i>trnT-GGU</i> - <i>psbD</i>	intergenic spacer region	LS C	13	T
47109/47146	TTTTTATCACGATTCGTTGA/- TTTTTATCACGATTCGTT-A	<i>trnT-UGU</i> - <i>trnL-UAA</i>	intergenic spacer region	LS C	19	T
136694/136731	TTTCCCGATCTAAATCAAG/TTTCCC GATCTAAATCAAG	<i>trnV-GAC-</i> <i>ycf15</i>	intergenic spacer region	IRB	19	T
52011/52040	TCAAGATGAATATTC/TCAAGATGA CTATTC	<i>trnV-UAC</i> - <i>trnM-</i> <i>CAU</i>	intergenic spacer region	LS C	15	T
109515/109568	AAATTGAAATCGAAGAAA/AAATGG AAATAGAAGAAG/AAATGGAAATA GAAGAAG	<i>ycf1</i>	CDS	IRA	18	T
137380/137471	AGACTAATCTAATATGAATTAAT/A GACTAATCTAATATGAATTAAT/AG ACTAATCTAATATGAATTAAT/AGA CTTGATTTAGATCGGGAAA/CTTGAT	<i>ycf15-</i> <i>rps12 3'</i>	intergenic spacer region	IRB	23	T
99884/99921	TTAGATCGGGAAA	<i>ycf15-</i> <i>trnV-GAC</i>	intergenic spacer region	IRA	19	T

91516/145054	ATTGACGATATTGATGCTAGTGACG ATA/TATCGTCACTAGCATCAATATC GTCACT	<i>ycf2-ycf2</i>	CDS, CDS	IRA , IRB	30	P
43769/138322	TACAGAACCGTACATGAGATTTTCA TCTCATACGGCTCCTC/GAGGAGCC GTATGAGGTGAAAATCTCATGTACG GTTCTGTA	<i>ycf3 intron exon2-1 között- rps12 3'-</i>	intron, intergenic spacer region	LS C, IRB	41	P
43774/95209	AACCGTACATGAGATTTTCATCTCA TACGGCTCCT/AACCGTGCATGAGA CTTTCATCTCACACGGCTCCT	<i>ycf3 intron2-3, ndhB</i>	intron, intron	LS C, IRA	35	F
44740/44763	ACAAGAATGGAG/ACAAGAATGGA G	<i>ycf3-trnS- GCU</i>	intergenic spacer region	LS C	12	T
44917/44948	ATATGATGAAAATAGA/ ATATGATGAAAATAGA	<i>ycf3-trnS- GCU</i>	intergenic spacer region	LS C	16	T
45169/45200	TAACCATAAAATATAG/TAACCATA AAATATAG	<i>ycf3-trnS- GCU</i>	intergenic spacer region	LS C	16	T
60758/60783	TAATGATAACTAG/TAATGATAACT AG	<i>ycf4-cemA</i>	intergenic spacer region	LS C	13	T
61089/61112	ATTCAAGGCCTA/ATTCAAGGCCTA	<i>ycf4-cemA</i>	intergenic spacer region	LS C	12	T
6123/61264	GATGAAAAAATGGC/GATGAAAAA ATGGC	<i>ycf4-cemA</i>	intergenic spacer region	LS C	14	T

A táblázatban használt rövidítések: ismétlés típusai T=tandem, F=forward, P=palindromic (palindrom), C=complementer (komplementer), R=reverse (reverz). LSC= Large Single Copy, SSC= Small Single Copy, IRA, IRB=Inverted Repeat A, B, CDS=CoDing Sequence (kódoló szekvencia), intergenic spacer region (kódoló DNS szekvenciák közötti szakasz), intron (gén fehérjére át nem íródó része).

F3. táblázat Az *Ambrosia artemisiifolia* tandem ismétlődéseinek előfordulása, illetve hasonlósága a *Helianthus annuus*, *Arabidopsis thaliana*, *Artemisia argyi*, *Ambrosia trifida*, és a *Taraxacum officinale* plaztómjában

ismétlődő szekvencia (<i>Ambrosia artemisiifolia</i>)	elhelyezkedés	<i>Helianthus annuus</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Artemisia argyi</i>	<i>Ambrosia trifida</i>	<i>Taraxacum officinale</i>
CTTTCTTTT ATCTTTTA/ CTTTCTTTT ATCTTTTA	<i>rpoC2-rps2</i>	100%	-	-	100%	-
AAAGATTA CAAT/AAAG ATTACAAT/ AAAGATTA CAAT	<i>atpI-atpH</i>	100%	-	100%	100%	100%
TTATTAG/T TATTAG/(A) TTCTTAG/T TATTAG/(A) TTCTTAG/ TTATTAG	<i>rbcL-accD</i>	100%	-	-	100%	-
TAAATCCA AGCGAACT TTTC/TAAA TCCAAGCG ATCTTTTC	<i>rps18</i>	100%	-	99%	100%	100%
TGACGATA TTGATGCT AG/TGACGA TATTGATG CTAG	<i>ycf2</i>	100%	70%	86,70%	100%	93,80%
TTTTTCATA TTGTCAAA GAGTTGAA CAATGGT/ TTTTTCGTG TTGTTAAA	<i>rrn5-rrn4.5</i>	100%	-	96,90%	100%	96,90%

GAGTTGAA CAATG						
TTTTTTTTT TTTTTTTTT TTTTTTT	<i>atpB-rbcL</i>	100%	-	-	-	-
AAAATAAA AAAAAAAAA AAAAAAAAA AAAAAAAAA AAAAAAAAA AAAAAAAAA AAAAAAAAA AAAAAAAAA A	<i>trnK-UUU - rps16</i>	-	-	-	99%	-
ATACCTTAT TAGC/ATAC CTTATTAG C	<i>psbK-pspI</i>	-	-	-	100%	-
AAATGAAA AGAAATAT TAT/AAATG AAAAGAAA GATTAT	<i>trnC-GCA- petN</i>	-	-	-	95%	-
CACTATTA GATTGAG/C ACTATTAG ATTGAG	<i>trnC-GCA- petN</i>	-	-	-	100%	100%
TTCTCTCGT ATCAGGTA T/TTCTCTC GTATCAGG TAT	<i>trnD-GUC - trnY-GUA</i>	-	-	-	100%	-
TTTTTCTTT TGTAGAAT TAA/TTTTT CTTTTGTA GAATTAA	<i>rpoC1</i>	-	-	-	100%	-
AGTTACGA TTAGAAAT TAG/AGTTA	<i>trnG-UCC</i>	-	-	-	100%	-

CGATTAGA AATTAG						
ATCATGAT AAGTCATC TGTT/ATCA CGATAAGT CATCTGTT	<i>trnT-GGU</i> - <i>psbD</i>	-	-	-	95%	-
ACAAGAAT GGAG/ACAA GAATGGAG	<i>ycf3-trnS-</i> <i>GCU</i>	-	-	-	100%	-
ATATGATG AAAATAGA/ ATATGATG AAAATAGA	<i>ycf3-trnS-</i> <i>GGA</i>	-	-	-	100%	-
ATAGAATA TAG/ATAGA ATATAG	<i>ycf3-trnS-</i> <i>GCU</i>	-	-	-	100%	-
TAACCATA AAATATAG/ TAACCATA AAATATAG	<i>ycf3-trnS-</i> <i>GCU</i>	-	-	-	100%	-
TTTTTATCA CGATTCGT TGA/- TTTTATCAC GATTCGTT- A	<i>trnT-UGU</i> - <i>trnL-UAA</i>	-	-	-	100%	-
TTATTTATC GTATCCTTT /TTATTTAT TTTATCCTT T	<i>trnL-UAA-</i> <i>trnF-GAA</i>	-	-	-	100%	-
TATTATCCT TTCTA/TAT TATCCTTTC TA	<i>ndhC-trnV-</i> <i>UAC</i>	-	-	-	100%	-
ATTTAAGT AATAAT/AT TTAAGTAA TAAT	<i>accD- psal</i>	-	-	-	100%	-

ATATATAAT AAG/ATATA TAATAAG	<i>accD- psal</i>	90%	-	-	100%	-
TAATGATA ACTAG/TAA TGATAACT AG	<i>ycf4-cemA</i>	-	-	-	100%	-
ATTCAAGG CCTA/ATTC AAGGCCTA	<i>ycf4-cemA</i>	-	-	-	100%	-
GATGAAAA AATGGC/GA TGAAAAAA TGGC	<i>ycf4-cemA</i>	-	-	-	100%	-
AATAATTC ATGAAATT GATTAGAA TATTGCCG CAATTG/AA TAATTCAT GAAATTGA TTAGAATA TTGCCGCA ATTG	<i>psbE-petL</i>	-	-	-	100%	-
AAAAAAAG ATTTCTTTA /AAAAAAAG AATCCTTTA	<i>clpP</i>	-	-	-	100%	-
TTTTTTTTT TTTTTTTTT TTTTTTTTT TTTTTTTTT	<i>rps8-rpl14</i>	-	-	-	96,90%	-
TATTAGATT AGTCTATT AATTCA/TA TTAGATTA GTCTATTA ATTCA/TAT TAGATTAG	<i>rps12 3'- ycf15</i>	-	-	100%	100%	-

TCTATTAAT TCA/TATTA GATTAGTC TATTAATTC A						
CTTGATTTA GATCGGGA AA/CTTGAT TTAGATCG GGAAA	<i>ycf15-trnV- GAC</i>	-	-	-	100%	-
CATTGTTC AACTCTTTA ACAACACG AAAAAAC/C ATTGTTCA ACTCTTTG ACAATATG AAAAA	<i>rrn4.5-rrn5</i>	100%	-	96,90%	100%	100%
ATAGAGAT AAAGTAGA GATAA/ATA GAGATAAA GTAGAGAT AA	<i>rrn5-trnR- ACG</i>	-	-	-	100%	-
AAATTGAA ATCGAAGA AA/AAATGG AAATAGAA GAAG/AAAT GGAAATAG AAGAAG	<i>ycf1</i>	-	-	-	100%	-
TTTAAGTCT TT/ TTTAAGTCT TT/ TTTAAGTCT TT/(A)ATTA AGTC(T)TTT /TTTAAGTC	<i>ndhF-ycf1</i>	-	-	-	100%	-

TTT/ (A)ATTAAG TCTTT/						
TAATGAAT TAGT/TAAT GAATTAGT	<i>rpl32</i>	-	-	-	100%	-
TATAAAAA TATTCAATA AG/ TATAAAAA TATTCAATA AG/ TATAAAAA TATTCAATA AG	<i>rpl32</i>	-	-	-	100%	-
TTTAAGTCT TT- TTTAAGTC- TTT/TTAA GTCTTTAAT TAAGTCTTT T/TTTAAGT CTTTAATTA AGTCTTT	<i>ndhF-ycf1</i>	-	-	-	100%	-
TTTATCTCT ACTTTATCT CTA/TTTAT CTCTACTTT ATCTCTA	<i>trnR-ACG- rrn5</i>	-	-	-	100%	-
TTTCCCGA TCTAAATC AAG/TTTCC CGATCTAA ATCAAG	<i>trnV-GAC- ycf15</i>	-	-	-	100%	-
AGACTAAT CTAATATG AATTAAT/A GACTAATC TAATATGA ATTAAT/AG	<i>ycf15-rps12 3'</i>	-	-	-	100%	95,70%

ACTAATCT AATATGAA TTAAT/AGA CTAATCTA ATATGAAT TAAT						
TCTCTTGTT TCTCTTGC/ TCTCTTGTT TCTCTTGC	<i>rpoA-rps11</i>	-	-	-	100%	100%
TCAAGATG AATATTC/T CAAGATGA CTATTC	<i>trnV-UAC</i> - <i>trnM-CAU</i>	-	-	100%	100%	100%
TAGGAATA AATTG/TAG GAATAAAT TG	<i>trnT-GGU</i> - <i>psbD</i>	-	-	-	100%	-

A táblázatban feltüntetett százalékos értékek az a parlagfüben és az egyes növényfajokban is meglévő ismétlődések hasonlóságát mutatja. A – jellel jelölt helyeken nem volt közös ismétlődés a vizsgált növényfajok között.

F4. táblázat A Msatcommander programmal detektált ismétlődések az *A. artemisiifolia* plaztómjában

Start BP	Repeat	End BP	Type	Comments	elhelyezkedés		egyéb	
41	(A) ¹⁰	51	Mononucleotide	Forward	<i>rpl2-trnH-GUG</i>	intergenic spacer region	LSC	
2147	(T) ¹⁷	2164	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>trnK-UUU-matK</i>	intergenic spacer region	LSC	
2490	(T) ¹¹	2501	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>matK</i>	exon	LSC	
4696	(A) ³⁰	4726	Mononucleotide	Forward	<i>trnK-UUU-rps16</i>	intergenic spacer region	LSC	
4897	(A) ⁷⁷	4974	Mononucleotide	Forward	<i>trnK-UUU-rps16</i>	intergenic spacer region	LSC	
11220	(T) ²²	11242	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>psbM-trnD-GUC</i>	intergenic spacer region	LSC	
13129	(T) ¹⁶	13145	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>trnE-UUC-rpoB</i>	intergenic spacer region	LSC	
13251	(T) ¹⁶	13267	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>trnE-UUC-rpoB</i>	intergenic spacer region	LSC	
13940	(A) ¹⁰	13950	Mononucleotide	Forward	<i>rpoB</i>	exon	LSC	
17170	(A) ¹¹	17181	Mononucleotide	Forward	<i>rpoC1.</i>	intron	LSC	
17714	(G) ¹⁰	17724	Mononucleotide	Reverse: complement of C	<i>rpoC1.</i>	intron	LSC	
19025	(A) ¹⁰	19035	Mononucleotide	Forward	<i>rpoC1.</i>	exon	LSC	
21485	(T) ¹⁰	21495	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>rpoC2</i>	exon	LSC	

26699	(T)^10	26709	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>atpI-atpH</i>	intergenic spacer region	LSC	
28640	(T)^18	28658	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>atpF-atpA</i>	intergenic spacer region	LSC	
30438	(A)^11	30449	Mononucleotide	Forward	<i>trnR-UCU- trnG-UCC</i>	intergenic spacer region	LSC	
30792	(A)^12	30804	Mononucleotide	Forward	<i>trnG-UCC</i>	intron	LSC	
35374	(T)^18	35392	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>psbC-trnS- UGA</i>	intergenic spacer region	LSC	
44414	(A)^20	44434	Mononucleotide	Forward	<i>ycf3</i>	intron	LSC	
47168	(A)^20	47188	Mononucleotide	Forward	<i>trnT-UGU- trnL-UAA</i>	intergenic spacer region	LSC	
54715	(T)^25	54740	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>atpB-rbcL</i>	intergenic spacer region	LSC	
70612	(T)^23	70635	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>clpP</i>	intron	LSC	
71234	(A)^13	71247	Mononucleotide	Forward	<i>clpP</i>	intron	LSC	
74255	(A)^10	74265	Mononucleotide	Forward	<i>psbT-psbN</i>	intergenic spacer region	LSC	psbT- be belelóg
74837	(A)^21	74858	Mononucleotide	Forward	<i>psbH-petB</i>	intergenic spacer region	LSC	
75450	(A)^36	75486	Mononucleotide	Forward	<i>petB</i>	intron	LSC	
78191	(T)^10	78201	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>petD-rpoA</i>	intergenic spacer region	LSC	
80639	(T)^36	80675	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>rps8-rpl14</i>	intergenic spacer region	LSC	
81171	(T)^15	81186	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>rpl14-rpl16</i>	intergenic spacer region	LSC	

84349	(T) ¹⁰	84359	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>rps19-rpl2</i>	intergenic spacer region	LSC,IRA	
109673	(T) ¹²	109685	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>ycf1.</i>	exon	SSC	
110286	(A) ¹¹	110297	Mononucleotide	Forward	<i>ycf1.</i>	exon	SSC	
111364	(A) ¹⁶	111380	Mononucleotide	Forward	<i>ycf1.</i>	exon	SSC	
112589	(A) ¹⁰	112599	Mononucleotide	Forward	<i>ycf1.</i>	exon	SSC	
120420	(T) ¹¹	120431	Mononucleotide	Reverse: complement of A	<i>psaC-ndhD</i>	intergenic spacer region	SSC	
122012	(A) ¹³	122025	Mononucleotide	Forward	<i>ndhD-ccsA</i>	intergenic spacer region	SSC	
124427	(A) ¹²	124439	Mononucleotide	Forward	<i>rpl32-ndhF</i>	intergenic spacer region	SSC	
19249	(AT) ⁵	19259	Dinucleotide	Forward	<i>rpoC1</i>	exon	LSC	
20248	(AT) ⁵	20258	Dinucleotide	Forward	<i>rpoC2</i>	exon	LSC	
60959	(ATT) ⁴	60971	Trinucleotide	Reverse: complement of AAT	<i>ycf4-cemA</i>	intergenic spacer region	LSC	
109563	(AAG) ⁴	109575	Trinucleotide	Forward	<i>ycf1.</i>	exon	SSC	
63331	(CTTT) ³	63343	Tetranucleotide	Reverse: complement of AAAG	<i>petA-psbJ</i>	intergenic spacer region	LSC	
123754	(ATTT) ³	123766	Tetranucleotide	Reverse: complement of AAAT	<i>trnL-UAG- rpl32.</i>	intergenic spacer region	SSC	

LSC= Large Single Copy, SSC= Small Single Copy, IRA, IRB=Inverted Repeat A, B

F5. táblázat A WebSat által talált ismétlődések az az *A. artemisiifolia* plaztomjában

ismétlés									
eleje (bp)	vége (bp)	motivum	szá ma	típus	megje gyzés	elhelyezkedés			
41	50	A	10	mono		<i>rpl2-trnH-GUG</i>	intergenic region	spacer	LSC
2147	2163	T	17	mono		<i>trnK-UUU-matK</i>	intergenic region	spacer	LSC
2490	2500	T	11	mono		<i>matK</i>	exon		LSC
4696	4725	A	30	mono		<i>trnK-UUU-rps16</i>	intergenic region	spacer	LSC
4897	4973	A	77	mono		<i>trnK-UUU-rps16</i>	intergenic region	spacer	LSC
11220	11241	T	22	mono		<i>psbM-trnD-GUC</i>	intergenic region	spacer	LSC
13129	13144	T	16	mono		<i>trnE-UUC-rpoB</i>	intergenic region	spacer	LSC
13251	13266	T	16	mono		<i>trnE-UUC-rpoB</i>	intergenic region	spacer	LSC
13940	13949	A	10	mono		<i>rpoB</i>	exon		LSC
17170	17180	A	11	mono		<i>rpoC1.</i>	intron		LSC
17714	17723	G	10	mono		<i>rpoC1.</i>	intron		LSC
19025	19034	A	10	mono		<i>rpoC1.</i>	exon		LSC
21485	21494	T	10	mono		<i>rpoC2</i>	exon		LSC
26699	26708	T	10	mono		<i>atpI-atpH</i>	intergenic region	spacer	LSC
28640	28657	T	18	mono		<i>atpF-atpA</i>	intergenic region	spacer	LSC
30438	30448	A	11	mono		<i>trnR-UCU-trnG-UCC</i>	intergenic region	spacer	LSC
30792	30803	A	12	mono		<i>trnG-UCC</i>	intron		LSC
35374	35391	T	18	mono		<i>psbC-trnS-UGA</i>	intergenic region	spacer	LSC
44414	44433	A	20	mono		<i>ycf3</i>	intron		LSC
47168	47187	A	20	mono		<i>trnT-UGU-trnL-UAA</i>	intergenic region	spacer	LSC
54715	54739	T	25	mono		<i>atpB-rbcL</i>	intergenic region	spacer	LSC
70612	70634	T	23	mono		<i>clpP</i>	intron		LSC

71234	71246	A	13	mono		<i>clpP</i>	intron	LSC
74255	74264	A	10	mono	psbT-bebelelóg	<i>psbT-psbN</i>	intergenic region spacer	LSC
74837	74857	A	21	mono		<i>psbH-petB</i>	intergenic region spacer	LSC
75450	75485	A	36	mono		<i>petB</i>	intron	LSC
78191	78200	T	10	mono		<i>petD-rpoA</i>	intergenic region spacer	LSC
80639	80674	T	36	mono		<i>rps8-rpl14</i>	intergenic region spacer	LSC
81171	81185	T	15	mono		<i>rpl14-rpl16</i>	intergenic region spacer	LSC
84349	84358	T	10	mono		<i>rps19-rpl2</i>	intergenic region spacer	LSC, IRA
109673	109684	T	12	mono		<i>ycf1.</i>	exon	SSC
110286	110296	A	11	mono		<i>ycf1.</i>	exon	SSC
111364	111379	A	16	mono		<i>ycf1.</i>	exon	SSC
112589	112598	A	10	mono		<i>ycf1.</i>	exon	SSC
120420	120430	T	11	mono		<i>psaC-ndhD</i>	intergenic region spacer	SSC
122012	122024	A	13	mono		<i>ndhD-ccsA</i>	intergenic region spacer	SSC
124427	124438	A	12	mono		<i>rpl32-ndhF</i>	intergenic region spacer	SSC
19249	19258	AT	5	di		<i>rpoC1</i>	exon	LSC
20248	20257	AT	5	di		<i>rpoC2</i>	exon	LSC
46687	46696	TA	5	di		<i>rps4-trnT-UGU</i>	intergenic region spacer	LSC
59205	59214	TA	5	di		<i>accD-psaI</i>	intergenic region spacer	LSC
117148	117157	TA	5	di		<i>ndhA</i>	intron	SSC
35161	35172	TTC	4	tri		<i>psbC</i>	exon	LSC
60959	60970	ATT	4	tri		<i>ycf4-cemA</i>	intergenic region spacer	LSC
109561	109575	AGA	5	tri		<i>ycf1</i>	exon	SSC
4882	4893	ATAA	3	tetra		<i>trnK-UUU-rps16.</i>	intergenic region spacer	LSC

63329	63340	TTCT	3	tetra		<i>petA-psbJ</i>	intergenic spacer region	LSC
67995	68006	TATT	3	tetra	átfedés ATAA 4882- 4893	<i>rpl33-rps18.</i>	intergenic spacer region	LSC
117209	117220	TATC	3	tetra		<i>ndhA</i>	intron	SSC
121797	121808	TATT	3	tetra		<i>ndhD</i>	exon	SSC
123754	123765	ATTT	3	tetra		<i>trnL-UAG-rpl32.</i>	intergenic spacer region	SSC
68056	68070	AACCA	3	penta		<i>rpl33-rps18</i>	intergenic spacer region	LSC
56532	56549	GGATAA	3	hexa		<i>rbcL</i>	exon	LSC

LSC= Large Single Copy, SSC= Small Single Copy, IRA, IRB=Inverted Repeat A, B