

UNIVERSITETET FOR MILJØ- OG BIOVITENSKAP



Forord

Med denne masteroppgaven avslutter jeg mitt studie i Plantevitenskap ved Universitet for miljø- og biovitenskap på Ås. Masteroppgaven er utført ved institutt for plante- og miljøvitenskap.

Jeg har vært så heldig å få ta del i et prosjekt i samarbeid med foredlingselskapet Graminor, og forsøksarbeidet ble utført på Staur forsøksgård i Stange sommeren 2009. Samtidig jobbet jeg som sommerhjelp hos Graminor, og fikk et interessant innblikk i det norske foredlingsarbeidet. Tusen takk til alle på Graminor som tok godt i mot meg.

Jeg er veldig takknemlig til alle mine veiledere. Personen som fortjener den største takken er min hovedveileder Morten Lillemo. Du har vært en enorm faglig støtte, og ikke minst stilt opp til alle tider. Dette setter jeg stor pris på. En stor takk går også til min delveileder Anne Kjersti Uhlen for god hjelp og oppmuntring. Fra Graminor har Jon Arne Dieseth fungert som delveileder, takk for god støtte og veiledning under den praktiske gjennomføringen av feltarbeidet.

Laboratoriearbeidet har blitt utført ved Plantecellelaboratoriet ved UMB. Her fortjener Anne Guri Marøy en stor takk, for kjempegod veiledning under arbeidet med markøranalysene.

Jeg var så heldig å bli tildelt Yara-stipendet 2010. Dette var en veldig positiv overraskelse, og det ga påfyll av motivasjon! Tusen takk til Yara Norge.

Jeg vil også gi en takk til venner og familie, som har vist tålmodighet under denne prosessen. Og til slutt fortjener bestemor en takk, for å ha videreført en stor interesse for det som spirer og gror.

Ås, mai 2011

Anne Marthe Lundby

Sammendrag

Den biotrofe sopp *Blumeria graminis* f.sp *tritici* forårsaker mjøldogg, som er en viktig sykdom på hvete (*Triticum aestivum* L.). Soppen kan årlig forårsake epidemier, og fører til avlingstap hvis det ikke sprøytes med fungicider. Norske hvetesorter har hatt en kortvarig resistens mot mjøldogg, noe som skyldes foredling basert på rasespesifikke gener. Patogenet vil lett kunne overvinne denne resistensen ved nye rekombinasjoner og mutasjoner. Det er derfor behov for oppbygging av sorter med partielle resistensgener. Denne resistensen er styrt av flere gener, og har så langt vist seg å være en varig form for beskyttelse.

I det norske foredlingsmaterialet er det mye rasespesifikke resistensgener, og det kan være vanskelig å skille mellom disse typene av resistens. Molekylære markører vil være et viktig verktøy for å sikre seleksjon av linjer med gode resistensgener, og dermed sikre oppbyggingen av gode sorter med varig partiell resistens.

Forsøket er basert på rekombinante innavls linjer (RIL) fra kryssinger mellom Avocet-YrA, Naxos, NK93602 og T9040. De tre linjene Naxos, NK93602 og T9040 har alle vist gode partielle resistensegenskaper mot mjøldogg i felt, og disse linjene kan representere gode resistenskilder for den norske foredlingen. Målet med denne oppgaven var å undersøke om Naxos, NK93602 og T9040 har komplementære eller felles resistensgener mot mjøldogg, og gjennom dette verifisere gode molekylære markører for bruk i foredlingen med de nevnte linjene.

Resultatene viser at Naxos, NK93602 og T9040 har komplementære gener for mjøldoggresistens, og alle vil være nyttige i foredlingsarbeidet. Resultatene viser i tillegg at linjene har felles partielle resistensgener. Markøranalysene gir sterke indikasjoner på at alle tre linjene har et QTL for mjøldoggresistens på kromosom 1BL, og at dette samsvarer med det tidligere kartlagte *Lr46/Yr29/Pm39* genet. Dette locuset er kjent for å gi god partiell resistens mot brunrust (*Puccinia triticina*), gulrust (*P.sriiformis* f.sp *tritici*) og mjøldogg (*Blumeria graminis* f.sp *tritici*). Naxos, NK93602 og T9040 representerer således kilder for partiell resistens mot tre viktige biotrofe sopper.

Markøranalysene gir indikasjoner for flere QTL for de ulike linjene. Resultatene bekrefter at Avocet-YrA har et QTL på kromosom 4BL. Naxos har i tillegg gode indikasjoner for QTL på kromosom 1A og 7DS. NK93602 har gode signifikante resultater for kromosom 3AS, 5A, 2DL og 2BS-2. T9040 har i tillegg gode indikasjoner for QTL på kromosom 1A og 6BS. De signifikante markørene i denne undersøkelsen kan være nyttige redskap i markørassistert seleksjon for partiell mjøldoggresistens basert på disse resistenskildene.

Abstract

The biotrophic fungus *Blumeria graminis* f.sp *tritici* causing powdery mildew is an important disease of wheat (*Triticum aestivum* L.). The fungus can cause annual epidemics and causes yield losses if not treated with fungicides. Norwegian wheat varieties have been based on the breeding of race-specific resistance genes. The pathogen will easily overcome this resistance by new recombinations and mutations, and therefore it is known for its short durability. It is therefore a need for development of cultivars with partial resistance genes. This resistance is controlled by several genes, and has so far proved to be a permanent form of protection.

In the Norwegian breeding material it is a great presence of race-specific resistance genes, and it can be difficult to distinguish between these types of resistance in the field. Molecular markers will be an important tool for selection of lines with good resistance genes, thereby ensuring the development of good varieties with durable partial resistance.

This study is based on recombinant inbred lines (RIL) from the crosses between Avocet-YrA, Naxos, NK93602 and T9040. Naxos NK93602 and T9040 have all shown good partial resistance against powdery mildew in the field, and these lines may represent good sources of resistance for the Norwegian breeding program. The aim of this study was to identify whether Naxos NK93602 and T9040 have complementary or the same resistance genes against powdery mildew and by doing so, identify good molecular markers for the use in the breeding with these lines.

The results from this study show that these lines have complementary genes for powdery mildew resistance, and they will all be useful in the breeding program. The results also showed that Naxos NK93602 and T9040 have a common partial resistance gene. Marker analysis provides strong evidence that all three lines have a QTL for powdery mildew resistance on chromosome 1BL, and that this is consistent with the previously mapped Lr46/Yr29/Pm39 gene. This locus is known to provide good partial resistance to leaf rust (*Puccinia triticina*), stripe rust (*P.sriiformis* f.sp *tritici*) and powdery mildew (*Blumeria graminis* f.sp *tritici*). Naxos NK93602 and T9040 thus represent sources of partial resistance against three important biotrophic pathogens.

Marker analysis provides indications for multiple QTL for the different lines. The results confirm that the Avocet-YrA has a QTL on chromosome 4BL. Naxos also have good indications for the QTL on chromosome 1A and 7DS. NK93602 has indications for QTL on chromosome 3AS, 5A, 2DL and 2BS-2. T9040 also have good indications for the QTL on chromosome 1A and 6BS. The significant markers in this study may be a useful tool in marker-assisted selection for partial resistance against powdery mildew based on these resistance sources.

Innhold

Forord	I
Sammendrag	II
Abstract	III
1 Innledning	1
2 Litteraturoversikt.....	3
2.1 Mjøldogg – biologi og systematikk	3
2.1.1 Systematikk	3
2.1.2 Symptomer	4
2.1.3 Livssyklus.....	4
2.2 Avlingstap.....	8
2.3 Plantenes forsvarsmekanismer	9
2.3.1 Rasespesifikk resistens	9
2.3.2 Raseuspesifikk resistens	9
2.3.3 Gen-for-gen.....	10
2.3.4 Todelt immunsystem	11
2.3.5 Reaksjoner i planta etter infeksjon	13
2.3.6 Mlo-resistens	14
2.4 Nedbryting av resistens	15
2.4.1 Mutasjoner.....	15
2.5 Epidimologi og populasjonsgenetikk	16
2.5.1 Populasjonsgenetikk.....	16
2.6 Resistensgener	17
2.6.1 Hvetegenomet.....	17
2.6.2 Rasespesifikke resistensgener	17
2.6.3 Kilder til partiell resistens	18
2.7 Markørassistert seleksjon	25

2.7.1	RFLP – Restriction Fragment Length Polymorphism.....	25
2.7.2	SSR – Simple Sequence Repeat	25
2.7.3	SNP – Single Nucleotid Polymorphism	26
3	Problemstilling.....	27
4	Materialer og metoder	28
4.1	Plantemateriale	28
4.2	Feltoppsett	29
4.3	Registrering av aksskyting og mjøldogg	29
4.4	Statistisk analyse.....	30
4.5	Beregning av arvbarhet (h^2)	30
4.6	Beregning av antall gener (n)	31
4.7	Laboratoriearbeid.....	31
4.7.1	Markøranalyse	32
4.8	Signifikante markører	34
5	Resultater.....	36
5.1	Fenotypisk evaluering.....	36
5.1.1	Naxos x Avocet-YrA	37
5.1.2	NK93602 x Avocet-YrA	38
5.1.3	T9040 x Avocet-YrA	39
5.1.4	Naxos x NK93602.....	40
5.1.5	NK93602 x T9040.....	41
5.1.6	Naxos x T9040	42
5.1.7	Oppsummering	43
5.2	Arvbarhet og antall gener	46
5.2.1	Naxos x Avocet-YrA.....	46
5.2.2	NK93602 x Avocet-YrA	47
5.2.3	T9040 x Avocet-YrA	47

5.2.4	Naxos x NK93602	47
5.2.5	NK93602 x T9040.....	47
5.2.6	Naxos x T9040	47
5.2.7	Oppsummering	47
5.3	Signifikante markører	48
5.3.1	Naxos x Avocet-YrA.....	50
5.3.2	NK93602 x Avocet-YrA	51
5.3.3	T9040 x Avocet-YrA	51
5.3.4	Naxos x NK93602.....	52
5.3.5	NK93602 x T9040.....	53
5.3.6	Naxos x T9040	54
5.4	Oppsummering av resultater.....	55
6	Diskusjon	57
6.1	Arvbarhet og antall gener	57
6.2	Signifikante markører	58
7	Konklusjon.....	61
8	Referanser	62

1 Innledning

Mjøldogg forårsakes av sopp *Blumeria graminis* f.sp *tritici* og er en viktig sykdom på hvete (*Triticum aestivum*). I 2008 ble det dyrket hvete på 931 000 dekar i Norge, noe som tilsvarer i overkant av 30 % av kornarealet her til lands. Dagens dyrkningspraksis fører til at mjøldoggen skaper et større problem enn tidligere. Ensidig og intensiv korndyrking fører til at mjøldoggen lettere skaper epidemier. Bruk av høyt ytende sorter, stråforkorting og sterk nitrogengjødsling er alle ting som er til fordel for mjøldoggen. I tillegg fører det norske klimaet til ideelle forhold for patogenet. Soppen fører ofte til epidemier på mottagelige sorter, og det resulterer i sprøyting med fungicider. Bruk av resistent plantemateriale er et viktig virkemiddel mot dette. Foredlingen av sterkere hvetesorter mot mjøldogg vil være viktig for å sikre en mest mulig miljøvennlig kornproduksjon, samt være viktig for økonomien for den enkelte bonde.

Nyere norske hvetesorter har hatt resistens mot mjøldogg da de er blitt lansert på markedet. Det har derimot vist seg at denne resistensen raskt har blitt brutt. Resistensen i disse sortene er bygget på rasespesifikk resistens. Denne resistensen vil raskt kunne brytes ned under evolusjonen av nye genotyper av patogenet. Et eksempel er vårhveten Zebra, som ble godkjent i 2001 med sterk resistens mot mjøldogg, men allerede i 2003 ble mjøldoggangrep registrert. Andre eksempler på dette er sortene Polka, Brakar og Avle som alle ble mottagelige første året de ble dyrket i stort omfang . Dette har gjort at fokuset i foredlingsarbeidet nå er på rasespesifikk eller partiell resistens. Denne type resistens styres av flere gener, og er vanskeligere å bryte for patogenet.

I arbeidet med foredling av partiell resistens, vil molekylære markører være til god hjelp. Det norske foredlingsmaterialet inneholder mye rasespesifikk resistens (Lillemo, M. et al. 2010b), og det vil i felt være vanskelig å skille mellom disse to formene for resistens. Den rasespesifikke resistensen kan maskere de partielle resistensgenene (Lillemo, M. et al. 2010a). Ved hjelp av gode markører kan man velge ut linjer med gode partielle resistensgener, selv om de fenotypiske observasjonene gir et vanskelig bilde.

Det er i senere år gjort mye arbeid innen genetisk kartlegging av den partielle resistensen i hvete. Flere typer for markør assistert seleksjon (MAS) er blitt utviklet. Det er hele tiden et mål å finne et markørsystem som er effektivt, presist og økonomisk. Gode markører vil lette

foredlingsarbeidet og sikre en oppbygging av gode partielle gener i foredlingsmaterialet. Markør assistert seleksjon er således et viktig ledd i foredlingen mot nye hvetesorter med varig resistens mot mjøldogg. Og det representerer en bærekraftig strategi, som kan redusere behovet for bruk av fungicider.

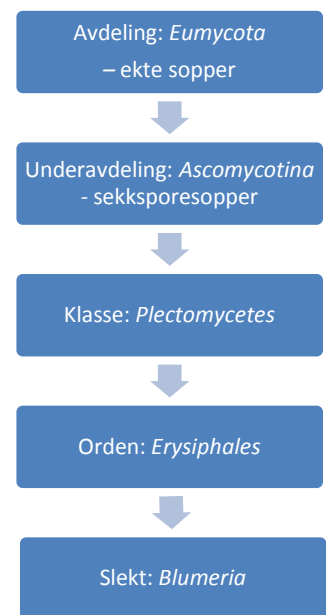
2 Litteraturoversikt

2.1 Mjøldogg – biologi og systematikk

Mjøldogg på korn og gras hører til det vi kaller grasmjøldogg. Dette forårsakes av sopp *Blumeria graminis*. Mjøldoggen har spesialiserte former som angriper de ulike artene i grasfamilien, og de ulike formene for mjøldogg vil ikke kunne angripe andre grasarter. De ulike underartene av mjøldogg har tilleggsbetegnelsen *formae speciales* (f.sp). Den fulle betegnelsen til hvetemjøldogg er dermed *Blumeria graminis*, f.sp *tritici*. Av de dyrkede kornartene er det bygg og hvete som får mest skade av mjøldogg.

2.1.1 Systematikk

Mjøldoggsoppen tilhører gruppen *Eumycota* – ekte sopper. Systematisk tilhører mjøldogg underavdelingen *Ascomycotina*, som på norsk har fått navnet sekksporesopper. Hos sekksporesoppene har hyfene tydelige skillevegger. Ved den kjønnede formeringen blir sporene liggende i en sporesekk, som kalles en ascus. Det dannes som regel 8 ascosporer i hver ascus. Videre tilhører mjøldogg klassen *Plectomycetes*. Hos denne klassen er fruktlegemet et kleistothecium. Slike fruktlegemer er lukket, kuleformede med ascogene hyfer i et sentralt hulrom. (Gauslaa & Sæbø 1995). Kleistotheciene kan sees som små, svarte prikker, mindre enn 1 mm i soppmycelet. Mjøldoggsoppen er plassert under ordenen *Erysiphales*. Hos denne ordenen har sporesekkene en enkel, tykk og velstrukturert vegg. Til slutt hører hvetemjøldogg til under slekten *Blumeria*. Sopper i denne slekten har kleistotecier med ugrensede vedheng, og hvert kleistothecium har flere asci (Gauslaa & Sæbø 1995). En oversikt over systematikken er vist i Figur 1.



Figur 1. Oversikt over den systematiske plasseringen av mjøldoggsoppen.

2.1.2 Symptomer

Angrep av mjøldogg kan sees som et hvitt, overfladisk belegg. Hvite, lodne puter av soppvev utvikler seg ofte først nede ved stråbasis, for så å spre seg videre oppover til bladene. I dette mycelet produseres det store mengder konidiesporer. Disse putene med soppvev kan etter hvert vokse sammen til store sammenhengende felt. På motsatt side av bladet vil det samme området få klorotiske og etter hvert nekrotiske flekker. Når mjøldoggkoloniene blir eldre vil fargen bli mer gråbrun. Etter 3-4 uker vil det utvikle seg fruktlegemer i mycelet. Disse kleistotheciene vil vises som små brunsvarte prikket i mycelet. Mjøldoggen utvikler seg mest på bladplatene, men ved sterke angrep vil også aks bli angrepet.

2.1.3 Livssyklus

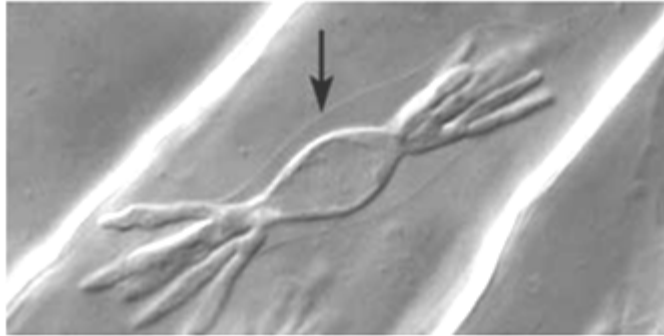
Mjøldogg er en biotrof parasitt, noe som vil si at den kun utvikler seg på levende plantemateriale.

En konidiespore vil raskt spire når den spres til nye planter. *Blumeria graminis* skiller seg fra de andre mjøldoggsoppene når det gjelder utviklingen av infeksjonsorganer. Konidiesporene produserer her to typer spirehyfer (Green et al. 2002). Den første spiretråden er veldig kort, og har en rolle som et festeorgan. Det er avgjørende at den primære spiretråden får riktig kontakt med overflaten. Hvis ikke den ønskede kontakten oppstår, vil konidiesporen kunne utvikle nye korte spiretråder til dette er oppnådd. Andre viktige funksjoner til den primære spiretråden vil være å få tilgang på vann, ved hjelp av en liten penetrasjonspigg som delvis bryter gjennom den epidermale celleveggen (Zeyen et al. 2002). Denne første spiretråden vil utvikle seg 0,5-2 timer etter at konidiesporen har landet på planta (Kunoh et al. 1977).

3-4 timer etter den første kontakten er oppnådd vil en ny spiretråd utvikle seg fra den samme konidiesporen (Green et al. 2002). Dette er en mye lengre spiretråd enn den første. I enden av denne spiretråden vil det utvikle seg et appressorium.

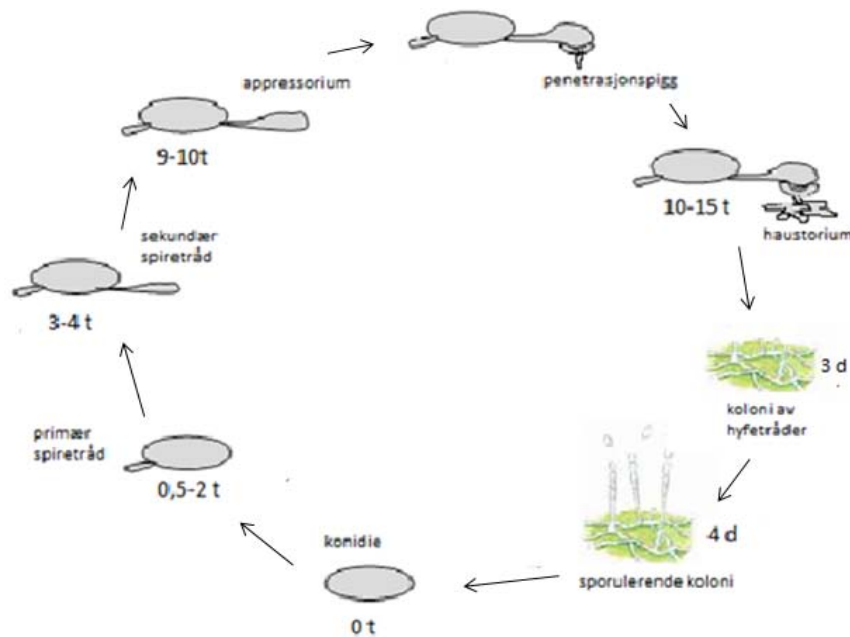
Appressoriumet er en utsvelling av hyfeenden, slik at det blir god kontakt med bladoverflaten. *Blumeria graminis* får et kroklikt appressorium, dette skjer etter 9-10 timer (Green et al. 2002). Ut fra denne utsvellingen vokser det ut en infeksjonspigg som penetrerer kutikula og den ytre veggen i epidermiscella. Hvis dette forsøket på penetrering ikke lykkes, vil en ny spiretråd utvikle seg og

konidiesporen gjør flere forsøk. Når infeksjonspiggen har trengt seg inn i epidermiscella forgreiner den seg til et haustorium. Ved optimale forhold vil haustoriet være fullt utviklet 10-15 timer etter at konidiesporen har spirt (Sundheim 1982). Haustoriumet presser cytoplasmaet unna, og resultatet blir at plasmalemma blir liggende som en hinne rundt haustoriet. Så lenge epidermiscella er levende vil haustoriet ta opp næring gjennom plasmalemma. Bilde at et fullt utviklet haustorium er vist i Figur 3. Bildet viser at haustoriumet er sterkt forgreinet inne i epidermiscella.



Figur 2: Bilde fra lysmikroskop, som viser et fullt utviklet haustorium. Bildet er hentet og modifisert fra O'Connell et. al 2006.

Fra appressoriet vil det utvikle seg flere spirehyfer og haustorium, og dermed vil det danne seg en mjøldoggkoloni fra en konidie. En koloni vil kunne være utviklet allerede etter 3 dager. Etter 4 dager kan dette soppmycelet produsere store mengder konidiesporer som lett spres med vinden. Den korte tiden fra infeksjon til nye konidier utvikles fører til mange sykluser i løpet av en vekstsesong. Utviklingen av ukjønnete konidiesporene gjør at mjøldoggen har et enormt epidemologisk potensiale under gunstige forhold. Konidiesporene dannes i lange kjeder fra konidiebærere. Figur 3Figur 4 gir en oversikt over infeksjonssyklusen til mjøldoggen.

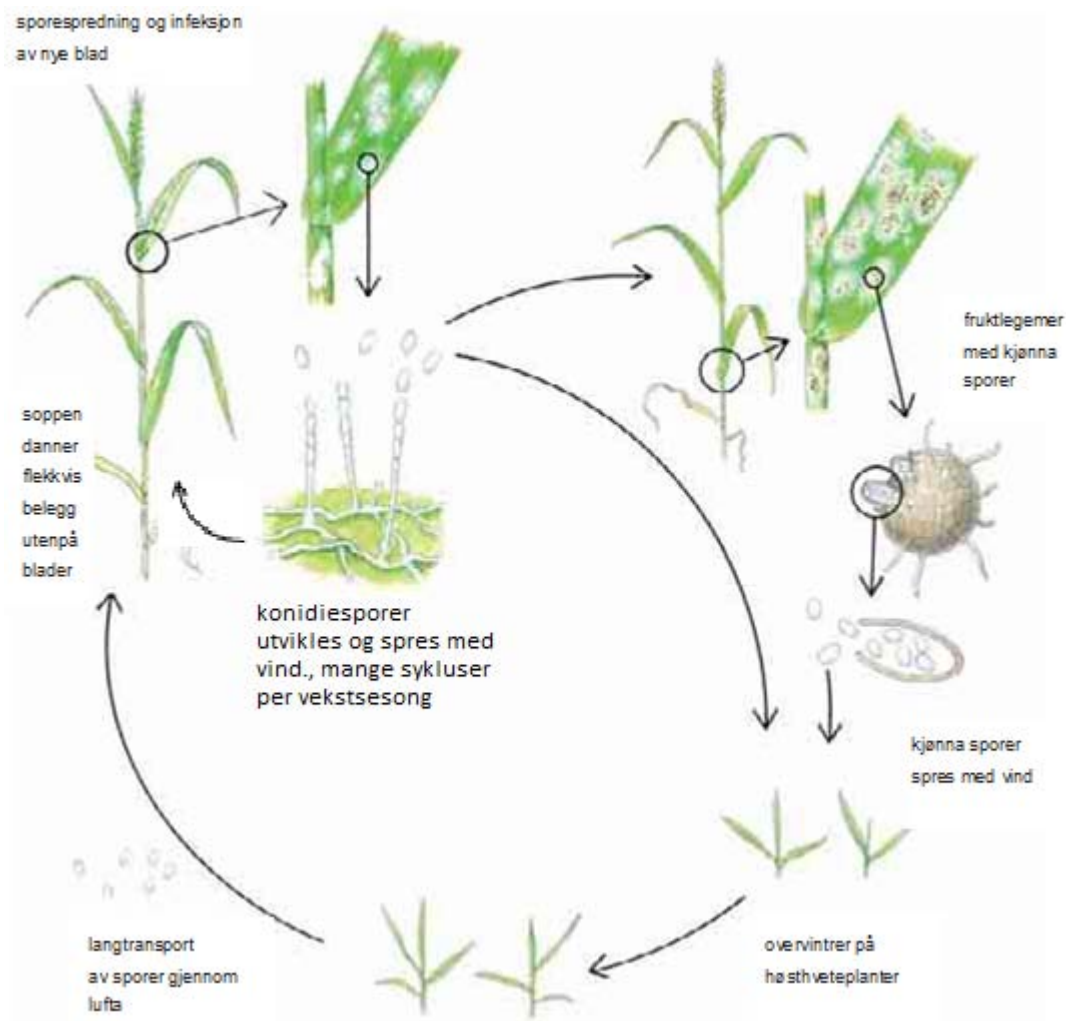


Figur 3: Oversikt over infeksjonssyklusen til en konidie. En konidiespore vil spire raskt etter spredning til nye planter. Etter 0,5-2 timer er den primære spiretråden utviklet, mens den sekundære spiretråden er utviklet etter 3-4 timer. Et appressorium er utviklet etter 9-10 timer. En penetrasjonspigg vokser ut fra appressoriumet. Etter 10-15 timer er haustoriumet ferdig utviklet. En mjøldogg koloni utvikler seg raskt, og etter 4 dager vil en ny sporulerende koloni være klar. Nye konidiesporer vil da kunne spres videre med vind. Figuren er modifisert etter (Kunoh 2002) og (Chaure et al. 2002).

Når en åker er angrepet vil mjøldoggen formere seg raskt. Den mest gunstige temperaturen for mjøldoggen er 15-22 °C. Relativt tørt og varmt vær er gunstig, og dette i kombinasjon med noe regn eller nattedogg vil gi gode vekstbetingelser for soppen. Derimot vil mye regnvær stoppe veksten av mjøldoggen (Hofsvang & Heggen 2005).

På slutten av vekstsesongen vil den kjønnede formeringen foregå. Resultatet er at det vokser fram små, runde fruktlegemer i soppmycelet. Disse kalles kleistotecier og sees som små brunsvarte prikker. Inne i hvert kleistotecie er det 10-20 asci (sporesekker) som vanligvis inneholder 8 ascosporer (Sundheim 1982). Disse fruktlegemene kan fungere som hvilesporer hvis det er tørre perioder. Når de modne fruktlegemene blir vannmetta, vil de sprenge og ascosporene vil bli frigitt. Disse sporene kan smitte høstkorn som har spiret. Spredningen av ascosporer forgår om høsten, og selve fruktlegemene vil ikke overvintre. Soppen vil altså overvintre som mycelium.

Mjøldoggen overlever bare på levende plantemateriale, og i Norge vil soppen kunne overleve på høstkorn. Hvis soppen overvintrer på høsthvete vil det dormante myceliumet begynne å vokse så snart det blir varmt i luften. Produksjonen av konidiesporer settes raskt i gang på våren. Dette vil kunne føre til tidlig infisering av vårsådd hvete. Sporer som føres med vinden fra Danmark og Sverige vil derimot være den viktigste kilden til smitte. I Danmark er det vist at konidiesporer kan spres med vind over Nordsjøen fra England til Jylland, og da vil avstanden til Sør-Norge være kort (Sundheim 1982). Livssyklusen til mjøldoggen er vist i Figur 4.



Figur 4: Livssyklus hos mjøldogg. Modifisert etter Brodal et al. 2009. Mjøldoggen vil ha en kontinuerlig produksjon av konidiesporer. På høsten vil den kjønna formeringen foregå. Soppen overlever som mycelium på høsthvete.

2.2 Avlingstap

Mjøldoggsoppen skader de assimilerende organene på planta, som fører til dårligere metting av kornet. Modningen vil også bli framskyndet. Mjøldoggen vokser ikke lenger inn i planta enn epidermiscella, men parasitteringen vil tappe mesofyllcellene for næring. Hos blad som er smittet kan respirasjonsintensiteten øke med 5-6 ganger. Som en følge av belegget på bladene vil fotosyntesen reduseres og transpirasjonen øke (Sundheim 1982).

Det er stor variasjon fra år til år, når det gjelder angrep og skade grunnet mjøldogg. Her er det mange faktorer som spiller inn. Klimaforhold, såtid, sort og gjødsling kan nevnes. Ved tidlig såing blir skaden av mjøldogg ofte mindre. Kommer angrepet på et tidlig utviklingsstadium vil avlingstapet bli større. Ved sen såing kan mjøldoggpopulasjonen ha rukket å bygge seg opp, og de små plantene vil være utsatt for et stort smittepress. Her til lands er avlingstapet størst på bygg. Havre og rug blir sjelden sterkt angrepet av mjøldogg. Dersom mjøldogg ikke er registrert før aksskyting vil den ikke rekke å gjøre særlig skade (Sundheim 1982).

Mjøldogg forårsaker størst skade i Europa, Nord og Sør-Amerika, Afrika og deler av Kina. Dagens jordbrukspraksis gjør at patogenet skaper et større problem. Ensidig og intensiv korndyrking fører til at mjøldoggen lettere skaper epidemier. Bruk av høytytende sorter, stråforkorting og sterk nitrogengjødsling er alle ting som favoriserer mjøldoggen.

Det vil ofte være vanskelig å fastlå hvilken betydning mjøldoggen har på avlingen. Ofte vil det være angrep av andre skadegjørere samtidig. Ved sprøyteforsøk vil de usprøytede feltene dessuten være utsatt for et ekstra stort smittepress (Sundheim 1982). Det er likevel gjort flere undersøkelser for å kartlegge skadeomfanget av mjøldogg. Avlingstap grunnet mjøldogg er registrert opp til 40 %. Avlingstapet vil ofte være korrelert med andelen av bladene som er dekket av soppmycel (Belanger et al. 2002). I en amerikansk undersøkelse ble det observert en avlingsreduksjon på opptil 34 % i høsthvete (Johnson et al. 1979). Det var da et angrep på 75 % på hele planta og 51 % angrep på flaggbladet.

2.3 Plantenes forsvarsmekanismer

Planter kan benytte seg av flere mekanismer for å forsvare seg mot skadegjørere. Dette kan være unnvikelse, toleranse eller resistens. I planteforedlingen er resistens det viktigste begrepet. Man kan skille mellom to hovedtyper av resistens; rasespesifikk og raseuspesifikk resistens.

2.3.1 Rasespesifikk resistens

Rasespesifikk resistens er veldig spesialisert, og gir ulik beskyttelse mot ulike fysiologiske raser av patogenet. Denne typen resistens omtales også med andre navn; hypersensitiv resistens, vertikal resistens, gen-for-gen-resistens, hovedgenreistens eller kvalitativ resistens. Den rasespesifikke resistensen vil kunne gi en fullstendig beskyttelse av planta, mot enkelte fysiologiske raser av patogenet. Her benyttes begrepene virulens og avirulens. Et patogen er virulent hvis det klarer å fremkalle en sykdomsreaksjon hos planta, resistensen er da ikke effektiv. Hvis resistensen derimot er effektiv, og patogenet ikke evner å fremkalle en sykdomsreaksjon, er patogenet avirulent. Rase spesifikk resistens skyldes ofte et dominant gen. Hos patogenet vil avirulens vanligvis være dominant over virulens. Et eksempel på et rasespesifikt gen som er recessivt er *Pm5* genet (Hsam & Zeller 2002).

2.3.2 Raseuspesifikk resistens

I motsetning til rasespesifikk resistens, vil den raseuspesifikke resistensen gi lik beskyttelse mot alle fysiologiske raser av det aktuelle patogenet. Den raseuspesifikke resistensen blir også betegnet som partiell resistens, voksenplanteresistens, horisontal resistens og "slow mildewing". En slik resistens vil sjelden gi en komplett beskyttelse mot patogenet, men den vil hemme patogenet såpass at man demper en epidemisk utvikling. Resistensen bygger på flere gener, og hemmingen av patogenet kan skyldes flere mekanismer. Dette kan være lengre latenstid, lavere infeksjonsfrekvens og mindre sporulering. Resistensen kan også skyldes andre genprodukter, slik som phytoalexiner, PR-proteiner og chitinase. Disse resistesgenene kan operere alene eller i kombinasjon. Man regner med at den individuelle virkningen av disse genene er moderat og additiv, noe som fører til en kvantitativ resistensrespons.

De partielle resistensgenene ser ut til å være like effektive mot alle stammene av et patogen populasjon, også de som ikke produserer noe signalmolekyl (McDonald, B. A., 2002).

De ulike mekanismene vil til sammen redusere tilveksten av patogenet. Patogenet drepes ikke, men holdes under en skadeterskel.

2.3.3 Gen-for-gen

Et viktig prinsipp når man snakker om rasespesifikk resistens er gen-for-gen-forholdet. Det er en sterk genetisk interaksjon mellom en plante og patogenet. Et resistensgen er kun effektivt hvis patogenet som infiserer bærer det korresponderende avirulensgenet (Niks. et al 2006)

Man kan tenke seg at den rasespesifikke resistensen er ”skrudd på” av et genprodukt fra det korresponderende avirulensgenet. Dette er i følge hypotesen et veldig spesifikt samspill, og man ser for seg at resistensgenet og avirulensgenet passer sammen parvis.

Det kan tyde på at det dominante allelet for resistens og for avirulens produserer genprodukter som blir gjenkjent på en spesiell måte. Genproduktet fra resistensgenet er et reseptormolekyl, mens avirulensgenet vil produsere et signalmolekyl. Reseptormolekylet vil gjenkjenne signalmolekylet, og dette vil initiere den hypersensitive reaksjonen. Hvis patogenet er bærer av virulensallelet, vil det resultere i et ødelagt eller ikke noe genprodukt. Fordi det ikke er et funksjonelt genprodukt tilstede, vil reseptormolekylet ikke gjenkjenne det, og den hypersensitive reaksjonen vil ikke bli initiert i planta. Planta kan i det tilfellet bli infisert, og planta og patogenet er altså kompatibelt.

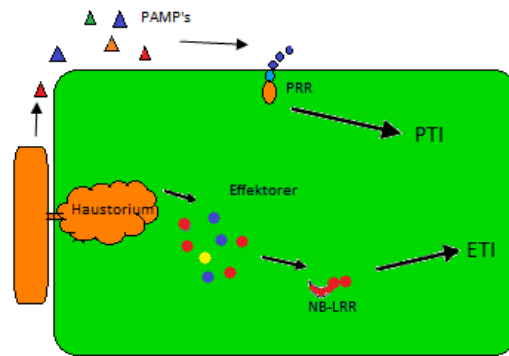
Man forestiller seg at et gen for rasespesifikk resistens koder for en ”av-på-bryter”. Hvis genproduktet gjenkjenner et signalmolekyl fra patogenet, vil dette sette i gang en signalkjede som ender i en kaskade av fysiologiske reaksjoner i planta. Dette samspillet mellom plante og patogen er nærmere forklart under.

2.3.4 Todelt immunsystem

Det er i senere tid gjort mange undersøkelser rundt plantenes immunsystem. Både Dodds & Rathjen, 2010 og Jones & Dangl, 2006 deler plantenes forsvarssystem i to: En del som foregår på utsiden av vertscella, samt en del som tar plass inne i cella. På utsiden av en vertscelle er det reseptorproteiner i planta som kalles PRR –pattern recognition reseptors. Patogenet utskiller elicitorer, og disse kan gjenkjennes av PRR. Disse elisitorerne kalles PAMPs (pathogen associated molecular patterns). Disse elisitorerne vil ofte være de samme for en klasse patogener. For sopp vil elisitoren være kitin. Når PRR-proteinene blir aktivert fører dette til PAMP-triggered immunitet (PTI). PRR-reseptorer består gjerne av et område med leucine-rik-repetisjon (LRR) samt kitin (Dodds & Rathjen 2010). Denne delen av immunforsvaret er rasespesifikk og gir en generell beskyttelse. Hvis det er virulente patogener tilstede evner de å undertrykke den PTI-induserte responsen.

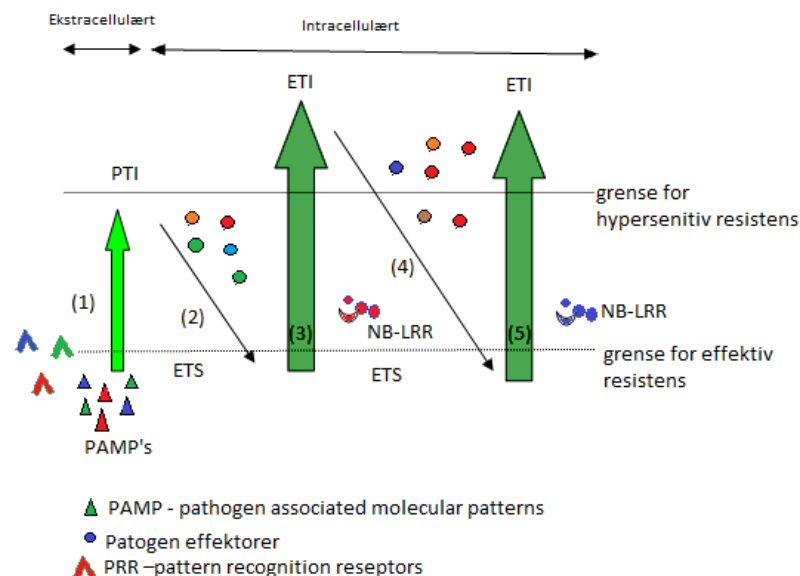
Den andre delen av immunforsvaret foregår inne i cella. Her blir såkalte effektorer fra patogenet gjenkjent av plantas intercellulære reseptorer. Disse reseptorene kalles NB-LRR (nucleotid-binding—LRR). Patogenet vil utskille effektorer når soppen har etablert et haustorium. Dette fører til at en annen del av immunforsvaret blir aktivert, og dette kalles effektor-triggered immunitet (ETI). Denne delen av immunforsvaret er mye mer spesialisert. Det er et enormt mangfold av ETI-reseptorer og -effektorer. Dette fører til at ulike raser av et patogen har ulik virulens ovenfor en plante.

Immunforsvaret som aktiveres intracellulært vil ofte ha en sterkere effekt enn det ekstracellulære forsvaret. ETI kan føre til en hypersensitiv reaksjon, slik som lokal celledød. I Figur 5 er de ulike mekanismene enkelt illustrert. Figuren er modifisert etter Dodds & Rathjen, 2010.



Figur 5: Figuren illustrerer de forskjellige mekanismene i plantenes immunsystem. Soppen utskiller PAMP's som gjenkjennes av reseptorer på celleoverflaten (PRR). Dette utløser "PAMP-triggered immunity" (PTI). Del to av immunforsvaret foregår inne i cella. Her vil haustoriumet skille ut effektorer, som undertrykker PTI-reaksjonen. Disse effektorene kan derimot bli gjenkjent av reseptorer inne i cella, som kalles NB-LRR. Hvis effektorene blir gjenkjent vil det utløse en ny forsvarsreaksjon, "effector triggered immunity" (ETI). Figuren er modifisert etter Dodds & Rathjen, 2010.

Jones & Dangl 2006 beskriver plantenes immunforsvar som en sikk-sakk-modell. Først vil reseptorene på planta (PRR) gjenkjenne elicitorer som patogenet utskiller (PAMPs's). Dette fører til en immunitet forårsaket av denne gjenkjenningen (PTI). Patogenet skiller i neste runde ut effektorer. Dette forstyrrer den PAMP-triggerede immuniteten. Effektorene kan føre til at planta er mottagelig for patogenet, og det kalles av den grunn effektortriggeret suseptibility (ETS). Hvis effektorene blir gjenkjent av intracellulære reseptorer (NB-LRR), fører det til at planta viser en ny immunitet (ETI). Det er hele tiden et evolusjonært kappløp mellom patogen og planta. Noen patogener utvikler seg og klarer å unngåe plantas immunitet. Den naturlige seleksjonen fører til nye raser av patogenet med nye effektorer, som plantene ikke er immune mot. I neste steg vil seleksjon føre til planter som innehar reseptorer som gjenkjenner de nye effektorene. Resultatene av disse reaksjonene blir et sikk-sakk-løp mellom patogenet og planta. Denne modellen er gjengitt i Figur 6. Figuren er modifisert etter Jones & Dangl 2006. Den øverste stiplede linjen illustrerer en grense for når den hypersensitive resistensreaksjonen inntreffer. Den stiplede linjen nederst angir en grense for når resistensen er effektiv.



Figur 6: Figuren beskriver sikk-sakk modellen. PAMPS blir i første steg gjenkjent av reseptorer på utsiden av plantecella (PRR), dette fører til PTI. I neste trinn skiller patogenet ut effektorer som bryter immuniteten og fører til ETS. Disse effektorene kan bli gjenkjent av reseptorer inne i plantecella (NB-LRR), som igjen fører til en ny induert immunitet (ETI). Patogenet vil i trinn fire utvikle nye genotyper med andre effektorer, og dette fører til planta igjen kan være mottagelig (ETS). Planta vil i neste steg utvikle genotyper med NB-LRR-reseptorer som gjenkjenner de nye effektorene, slik at planta igjen kan uttrykke immunitet (ETI). ETI vil kunne føre til en hypersensitiv resistensreaksjon som celledød, den øverste stiplede linjen illustrer dette. Den nederste stiplede linjen illustrerer grensen for effektiv resistens. Det er angitt med svarte piler, hvilke deler som foregår ekstra- og intracellulært. Figuren er modifisert etter (Jones & Dangl 2006).

2.3.5 Reaksjoner i planta etter infeksjon

Undersøkelser har vist at epidermiscellene raskt reagerer når konidiesporene spirer. I forsøk ble det vist at over 90 % av cellekjernene forflytter seg nærmere den første penetrasjonspiggen (Zeyen et al. 2002). Cellekjernene i disse epidermiscellene ble i tillegg fordoblet, noe som også skjedde med nabocellene. Dette kan fortelle oss at det foregår en stor aktivitet av gentranskripsjon inne i cella. Det er også vist på forsøk i bygg at DNA-nivået i cellekjernene er fordoblet 2 timer etter infeksjon (Baluska et al. 1995). Dette er tydelige tegn på at cellekjernene jobber hard for å lage genkopier, som i neste steg fører til proteinsyntese og dermed produksjonen av forsvarstoffer.

Ved utvikling av både første og andre penetrasjonspigg, vil det utvikle seg såkalte papilla rett under infeksjonsområdet. Dette er avsetninger av callose og andre komponenter fra den epidermale celleveggen (Zeyen et al. 2002). Denne barrieren

avsettes uavhengig av om planta er resistent eller mottagelig. I noen tilfeller vil papilladannelsen hindre penetrering av epidermiscella. Andre ganger vil penetrering likevel skje; og papilla vil bli liggende rundt penetrasjonspiggen og samtidig forsegle penetrasjonshullet (Zeyen et al. 2002).

2.3.6 Mlo-resistens

Mlo-resistens i bygg er et eksempel på en spesiell raseuspesifik resistens. Den er bredspektret ved at den er resistent mot nesten alle kjente isolater av patogenet (Büschges et al. 1997). Mlo-resistensen har i tillegg vist seg å være varig. Mlo-resistensen har blitt brukt mye i Europa, og den viser lite tegn til nedbryting i felt (Jorgensen 1992). Resistensen skyldes mutante alleler av Mlo-locuset. En lang rekke med induerte og tilfeldige recessive mutasjoner på Mlo-locuset er kjent. Locuset mlo er kartlagt til byggkromosom 4H (Collins et al. 2002). Planter med Mlo-genet produserer en papilla som en reaksjon på skade av celleveggen. En mutasjon i genet fører derimot til at denne produksjonen av papilla foregår raskere, samt at det avsettes en større papilla. Denne resistensreaksjonen fører til at soppen ofte ikke klarer å gjennomføre en vellykket penetrering, og infeksjonen blir dermed misslykket.

I planter med mlo-resistens vil epidermiscellen som er angrepet fortsette å leve. Dette er en stor forskjell fra rasespesifikke resistensreaksjoner, som i mange tilfeller fører til celledød. Mutasjon i Mlo-genet vil i tillegg føre til nekrotiske eller klorotiske flekker på bladene til planter som ikke er infisert (Collins et al. 2002).

Mlo-resistensen kombinerer egenskapene som er kjent fra både rasespesifikk og partiell resistens; den styres av et gen, gir en fullstendig beskyttelse, er raseuspesifikk og er samtidig holdbar.

Som Mlo-resistensen viser, trenger det ikke være et klart skille mellom rasespesifikk og raseuspesifikk resistens. Her er det mange nyanser i mellom disse to hovedgruppene av resistens.

2.4 Nedbryting av resistens

Norske hvetesorter som har kommet ut på markedet har vært resistente mot mjøldogg. Det har likevel vist seg at denne resistensen har vært kortvarig. Patogenet har raskt klart å tilpasse seg de nye sortene, og kun etter 2-3 år har resistensen blitt brutt. Dette skyldes oppbyggingen av rasespesifikk resistens i foredlingsmaterialet. Da denne resistensen gir en fullstendig beskyttelse, og et tydelig fenotypisk uttrykk, har den vært enkel å selektere for.

Et viktig begrep for å forstå nedbrytingen av den rasespesifikke resistensen er gen-for-gen-forholdet. En hypersensitiv reaksjon blir initiert ved at et signalmolekyl blir gjenkjent av et reseptormolekyl. Et patogen som har en mutasjon i avirulensloket vil ikke produsere det avirulente genproduktet, eller det kan bli produsert et produkt som planta ikke gjenkjenner. Hvis dette skjer vil ikke den hypersensitive reaksjonen aktivieres. Det er en stor enighet om at mutasjoner i patogenet er opprinnelsen til nye virulente raser. En annen årsak til nedbryting av resistens, kan være immigrasjon av patogen genotyper fra andre plasser. Rekombinasjon i patogenet vil også spille inn (Niks & Lindhout 2006).

Patogenet produserer selv et signal for å sette i gang resistensreaksjonen hos planta. Dette høres ut som en merkelig løsning, da en slik reaksjon vil være fatal for patogenet. Dette kan forklares med at disse avirulensgenene også kan ha andre funksjoner i patogenet. Hvis denne hypotesen stemmer vil det bety at en endring av genet kan føre til nedgang i patogenets tilpassning. Vanderplank kalte dette for stabiliserende seleksjon. Han mente altså at mangel på avirulensgen, ville gå på bekostning av patogenets tilpassning ellers (Niks & Lindhout 2006).

2.4.1 Mutasjoner

Wolfe og Schwarzbach antok at mutasjonsfrekvensen til mjøldogg er 10^{-6} til 10^{-8} pr. locus (Wolfe & Schwarzbach 1978). Med et økende antall resistensgener patogenet må overvinne, vil det ta lenger tid før patogenet har tilpasset seg slik at det kan bryte resistensen. I vårhvete som er moderat angrepet er det estimert at det kan være rundt 2000 virulensmutasjoner pr. locus pr. hektar og dag (Leierstam 1972).

2.5 Epidimologi og populasjonsgenetikk

Mjøldogg kan beskrives som en epidemisk sjukdom. I en mjøldoggkoloni produseres det store mengder konidiesporer som spres med vinden. Dette gjør at soppen lett kan spres over store avstander på relativt kort tid. I Danmark har man funnet ut at produksjonen av konidiesporer er størst i juni og juli (Sundheim 1982).

2.5.1 Populasjonsgenetikk

Varigheten til en resistens må sees i samsvar med populasjonsgenetikken til patogenet. For å best forstå hvordan patogenet overviner resistensen må vi forstå bakgrunnen for evolusjonen. Dette kan beskrives ved evolusjonskreftene; mutasjon, genetisk drift, genflyt, reproduksjon og seleksjon (McDonald & Linde 2002).

Mutasjon: Dette er direkte forandringer i DNA-sekvensen og fører til nye alleler. Sjansen for at en mutasjon oppstår øker med populasjonsstørrelsen.

Genetisk drift: Er en forandring av den genetiske sammensetningen i en populasjon, som følge av tilfeldigheter. Genetisk drift er tilfeldig, og ikke det samme som seleksjon. Den genetiske driften er større i små populasjoner.

Genflyt: Dette er utveksling av gener eller individer mellom populasjoner som er separerte. Patogener med stor genflyt vil ha større diversitet. Mjøldoggen vil ha stor genflyt da den lett spres med vinden over store områder.

Reproduksjon: Reproduksjonen til patogenet påvirker den genetiske diversiteten. Ved kjønna formering kan nye genkombinasjoner oppstå ved rekombinasjon, og større genetisk diversitet skapes. Patogener som lettest overviner resistens er de som har en blanda reproduksjon. Mjøldoggen har en kjønna syklus per vekstsesong, mens det er en kontinuerlig ukjønna reproduksjon under den epidemiske fasen. Dette gjør at de genotypene som er godt tilpassa raskt vil kunne spre seg og øke i antall. Når de aseksuelle sporene spres over store avstander slik som hos mjøldoggen, kan dette lett føre til en epidemi.

Seleksjon: De best tilpassa individene vil til en hver tid ha best sjanse til å overleve og formere seg. Den sterkeste overlever, og det fører til en bedre tilpasning av patogenet.

Hvis man legger disse evolusjonskreftene til grunn kan man lettere se for seg hvordan patogenet vil overkomme en resistens. McDonald og Linde har utviklet en risikovurdering av patogener. Denne vurderingen tar hensyn til evolusjonskreftene. Dette gir en vurdering av det evolusjonære potensialet til patogenet. Figur 7 viser skjemaet som McDonald og Linde har utviklet på grunnlag av dette. Her er mjøldogg plassert i den høyeste risikogruppen.

Mixed "epidemic" genetic structure	High (3)	<i>Phytophthora sojae</i>	7	<i>Rhynchosporium secalis</i>	8	<i>Blumeria graminis</i>	9 (3)	Effective population size
			6	<i>Mycosphaerella graminicola</i>	7	<i>Phytophthora infestans</i> - new populations	8 (2)	
			5	<i>Phaeosphaeria nodorum</i>	6	<i>Puccinia graminis</i> f. sp. tritici - pre 1930's	7 (1)	
Outcrossing Sexual high genotype diversity Inbreeding	Medium (2)	<i>Pratylenchus</i> <i>Heterodera</i> <i>Armillaria mellea</i>	6	<i>Sporisorium reilianum</i>	7	<i>Ustilago hordei, maydis</i>	8 (3)	
			5		6	<i>Tilletia</i>	7 (2)	
			4		5	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	6 (1)	
Asexual low genotype diversity	Low (1)	Soil-borne viruses <i>Meloidogyne incognita</i>	5	<i>Colletotrichum graminicola</i> Insect dispersed viruses	6	<i>Magnaporthe oryzae</i>	7 (3)	
			4		5	<i>P. graminis</i> f. sp. tritici, avenae	6 (2)	
			3		4		5 (1)	
Reproduction/mating system		Low (1)	Medium (2)	High (3)				
Gene/genotype flow		Propagules soilborne, difficult to disperse ~ 5 meter total dispersal	Propagules waterborne, moderate dispersal ~100 m - within field	Propagules airborne, easily dispersed ~10 - 1000 km				
		Man-aided dispersal may modify risk						

Figur 7: Figuren viser et risikoskjema utviklet av McDonald og Linde. Man har her tatt hensyn til genflyt, populasjonsstørrelse, reproduksjonssystem. Patogenet plasseres i en risikogruppe utfra det evolusjonære potensialet. Mjøldogg er her plassert i den høyeste risikogruppen (McDonald 2004).

2.6 Resistensgener

2.6.1 Hvetegenomet

Vanlig hvetete (*Triticum aestivum*) er hexaploid og har en genomstørrelse på 16 billioner basepar (Moolhuijzen et al. 2007). Genomet består av tre ulike genomer; A, B og D. Hver av disse genomene har hver 7 kromosomer. (Moolhuijzen et al. 2007). Den største delen av genomet, rundt 90 %, består av repeterende DNA (Ribaut et al. 2001), og dette er ikke-kodende gener. Mesteparten av genomet er altså nøytrale sekvenser av DNA som ikke kommer til uttrykk i fenotypen.

2.6.2 Rasespesifikke resistensgener

Foredling mot linjer med sterkere resistens mot mjøldogg har foregått lenge. I 1913 startet Knut Vik kryssingen av landraser der ett av målene var sterkere

mjøldoggresistens. En landrase som fikk navnet J 03 ble identifisert som en resistent linje. J 03 ble krysset med en amerikansk hvetelinje og ga med det opphavet til de resistente linjene Fram I og Fram II (Vik 1937). Den rasespesifikke mjøldoggresistensen i J 03 har senere blitt identifisert som *Pm1*-genet (Lillemo & Dieseth 2011). J 03 ble brukt i flere ulike kryssinger, og gav opphavet til flere nye sorter, som Snøgg I, Snøgg II og Ås II (Lillemo & Dieseth 2011).

I senere år er det gjort mange undersøkelser for å kartlegge resistensgener i hvete. Antall kartlagte gener øker stadig, og det er nå navngitte gener fra *Pm1-Pm43* (Huang & Roder 2004), (Zhu et al. 2005), (Miranda et al. 2006) (Miranda et al. 2007), (Blanco et al. 2008) (Perugini et al. 2008), (Luo et al. 2009), (Li et al. 2009), (Hua et al. 2009), (He et al. 2009). Tre av disse genene (*Pm17*, *Pm18*, *Pm19*) viste seg å være alleler på allerede dokumenterte loci (Hsam & Zeller 2002), slik at man sitter igjen med gener på 40 forskjellige loci. *Pm1*, *Pm3*, *Pm4*, *Pm5* og *Pm8* har alle flere alleler for resistens (Hsam & Zeller 2002). *Pm5* er kjent for å ha fire ulike recessive resistensalleler. Planter med *Pm5a* og *Pm5b* viser høy mottagelighet mot mjøldogg på frøplantestadiet. Det samme gjelder for *Pm6*. Både *Pm5* og *Pm6* er derimot en kilde til resistens på voksenplantestadiet (adult plant resistance) (Hsam & Zeller 2002). *Pm38* og *Pm39* er begge loci med partielle resistensgener (Lillemo et al. 2008b).

2.6.3 Kilder til partiell resistens

Siden fokuset i foredlingsarbeidet etter hvert har skiftet fra rasespesifikk til partiell resistens, har det ført til kartleggingen av flere partielle resistenskilder. Det er flere eksempler på at den partielle resistensen har vist seg å være langt mer varig enn den rasespesifikke. Et eksempel er den amerikanske høsthvetesorten Knox som har holdt seg effektiv i et halvt århundre (Lillemo et al. 2008b), (Shaner 1973). Sortenen Massey er et annet eksempel, da denne har vært effektiv mot mjøldogg siden den ble lansert i 1981 (Liu et al. 2001). I teksten under er det gjort et forsøk på å sammenfatte noen av disse kildene til partiell resistens. En oversikt over dette er gitt i

Tabell 1.

- Das og Griffey viste at den partielle resistensen i sortene Redcoat og Houser er styrt av to eller tre gener. de mente også at resistensen i sorten Massey er styrt av to til tre gener. (Das & Griffey 1994)
- Keller et al. fant 18 QTL for mjøldoggresistens i kryssingen mellom den sveitsiske høstveten Forno og speltkultivaren Oberkulmer. Disse forklarte 77 % av den fenotypiske variansen. Et stort QTL nedarvet fra Forno ble påvist på kromosom 7B. Et annet stort QTL fra Oberkulmer ble påvist på kromosom 5A. I tillegg var det flere QTL som ble påvist under ulike lokaliteter (Keller et al. 1999a).
- I Liu et. al 2001 ble det påvist tre genetiske faktorer (QTL) i en krysningspopulasjon med Massey. Det ble identifisert QTL på kromosom 1B, 2A og 2B.(Liu et al. 2001).
- Den franske høstvetelinjen RE714 ble kryssset med den mottagelige sorten Hardi, og det ble det påvist to QTL på kromosom 6A og 5D (Mingeot et al. 2002).
- Liang et. al 2006 har beskrevet kartleggingen av fire QTL i en populasjon fra Fukuho-komugi x Oligoculm. Tre QTL detektert på kromosom 1AS, 2BL 7DS stammet fra Fukuho-komugi. Ett QTL på kromosom 4BL var nedarvet fra Oligoculm. Disse QTL'ene forklarte fra 5.7 til 26.6 % av den fenotypiske variansen (Liang et al. 2006).
- I en populasjon fra kryssingen RE9001 x Courtot ble det kartlagt et QTL på kromosom 2B som stammet fra RE9001. I tillegg ble det funnet flere mindre QTL. (Bougot et al. 2006).
- Hvetelinjen Saar fra CIMMYT er kjent for en god partiell resistens mot mjøldogg. Lillemo et al. 2007 undersøkte rekombinante innavlslinjer (RIL) fra en kryssing mellom Saar og Avocet. Her ble det påvist at de viktigste QTL'ene som stammet fra Saar ligger på kromosom 7DS og 1BL. Det ble også lokalisert et QTL på kromosom 4BL, som stammer fra Avocet. I tillegg ble det lokalisert QTL på kromosom 3AS, 5AL og 5BS (Lillemo et al. 2008a). QTL-et på kromosom 7DS

korrelerer med det tidligere kartlagte locuset *Lr34/Yr18*. I tillegg samsvarer QTL-et på kromosom 1BL med locuset *Lr46/Yr29* (Lillemo et al. 2008a).

- I den kinesiske hvetesorten Bainong 64 er det kartlagt fire QTL. Disse ligger på kromosom 1A, 4DL, 6BS, og 7A (Lan et al. 2009).
- I den kinesiske høsthvetesorten Lumai 21 er det kartlagt QTL på kromosom 2BS, 2BL og 2DL. Denne sorten har vist en effektiv resistens i nærmere 20 år (Lan et al. 2010).
- Den svenske høsthvete linjen Folke har lenge vist at den har partielle resistensegenskaper mot mjøldogg (Lillemo, M. et al. 2010a). Lillemo et al. studerte rekombinante innavlslinjer (RIL) av Folke og T2038, og fant seks QTL som kan forklare den partielle resistensen til Folke. Disse QTL'ene ligger på kromosom 2BS, 2DL, 5AL, 5BS og 6BS. Samtidig ble det påvist to QTL fra T2038, som ligger på kromosom 5AL og 7AL (Lillemo, M. et al. 2010a). Ingen av QTL'ene ligger i områder som er kjent for å inneholde rasespesifikke resistensgener. Det viktigste QTL-et som ble påvist fra Folke ligger på kromosom 5B, og var stabilt under alle testmiljøene (Lillemo, M. et al. 2010a).

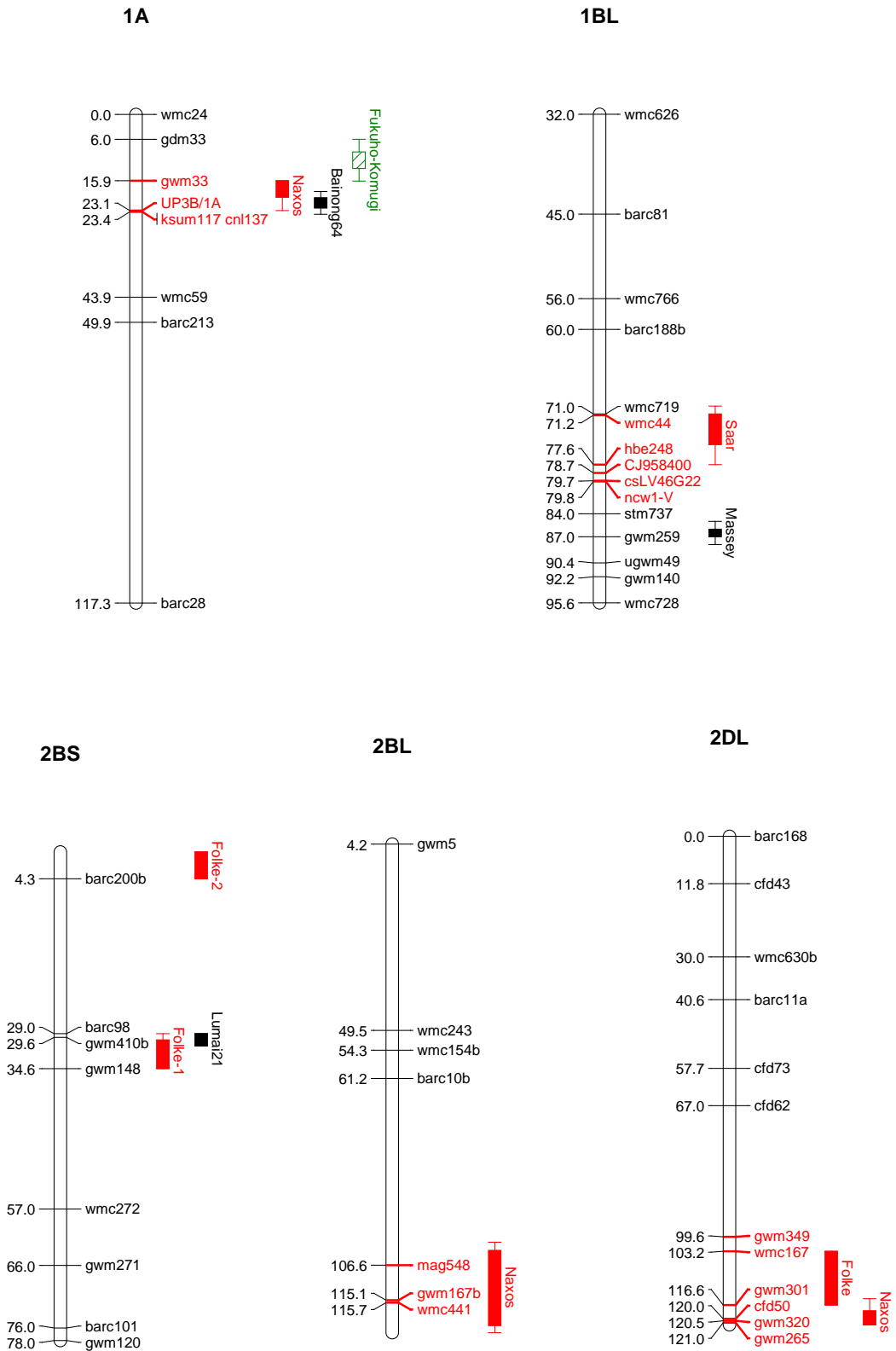
Som eksemplene over tilsier er det mange av disse sortene som ikke er tilpasset nordiske forhold. Den svenske sorten Folke er et viktig unntak. Kartleggingen av QTL i Folke, og de molekylære markørene som er koblet opp mot dem, vil dermed være et viktig verktøy i det norske foredlingsarbeidet (Lillemo, M. et al. 2010a).

Vårhvetelinjene NK93602 og T9040 er eksempler på to norske linjer som kan være en god kilde til partielle gener (Lillemo & Dieseth 2011). Naxos og Saar har vist gode egenskaper for partiell resistens, og er to eksempler på ikke nordiske sorter som benyttes i foredlingsarbeidet. Saar er interessant da den også har god partiell resistens mot svartrust (*Puccinia tritici*) og gulrust (*P.sriiformis* f.sp *tritici*). QTL-et på kromosom 7DS korrelerer med det tidligere kartlagte locuset *Lr34/Yr18*. I tillegg samsvarer QTL-et på kromosom 1BL med locuset *Lr46/Yr29* (Lillemo et al. 2008a). Denne samlokaliseringen av partielle gener for tre ulike patogener, gjør Saar til en viktig resistenskilde.

Tabell 1: Gir en oversikt over viktige kartlagte QTL for partiell resistens mot mjøldogg i hvete, kilden til QTL-ene, samt enkelte nærliggende SSR-markører.

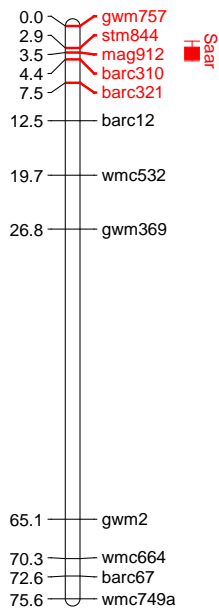
Kromosom	Kilde	Nærliggende SSR markører	Referanse
1A	Bainong 64	barc148-wmc550	(Lan et al. 2009)
1AS	Fukuho-komugi	gdm33-psp2999	(Liang et al. 2006)
1B	Massey	gwm259	(Liu et al. 2001)
1BL	Saar	wmc719, hbe248	(Lillemo et al. 2008b)
2A	Massey	gwm304a-gwm312	(Liu et al. 2001)
2B	Massey	gwm191, barc200	(Liu et al. 2001), (Tucker et al. 2007)
2B	RE9001	gwm877a, gwm47, cfd267b	(Bougot et al. 2006)
2BL	Fukuho-komugi	gwm877.1-wmc435.1	(Liang et al. 2006)
2BL	Lumai 21	barc1139-gwm47	(Lan et al. 2010)
2BS	Folke	gwm410b, gwm148	(Lillemo, Morten. et al. 2010)
2BS	Folke	(DArT markører)	(Lillemo, M. et al. 2010a)
2BS	Lumai 21	barc98-barc1147	(Lan et al. 2010)
2DL	Folke	wmc167, gwm301	(Lillemo, M. et al. 2010a)
2DL	Lumai 21	wmc18-cfd233	(Lan et al. 2010)
3AS	Saar	stm844, barc310	(Lillemo et al. 2008b)
4BL	Avocet	gwm251, gwm375	(Lillemo et al. 2008b)
4BL	Oligoculm	gwm375-gwm251	(Liang et al. 2006)
4DL	Bainong 64	barc200-wmc331	(Lan et al. 2009)
5A	Oberkulmer	psr580b, psr143	(Keller et al. 1999b)
5AL	Saar	gwm617b,	(Lillemo et al. 2008b)
5AL	Folke	(DArT markører)	(Lillemo, M. et al. 2010a)
5BS	Saar		(Lillemo et al. 2008b)
5BS	T2038	(DArT markører)	(Lillemo, M. et al. 2010a)
5BS	Folke	Barc128a, gwm213	(Lillemo, M. et al. 2010a)
5D	RE714	gbxG103g, gwm174, gwm494a, gwm583	(Chantret et al. 2000)
6A	RE714	gwm494b, gwm61, gwm427,ksuD27	(Chantret et al. 2000)
6BS	Folke	wmc494	(Lillemo, M. et al. 2010a)
6BS	Bainong 64	barc79-gwm518	(Lan et al. 2009)
7A	Bainong 64	barc127-barc174	(Lan et al. 2009)
7AL	T2038	gwm428	(Lillemo, M. et al. 2010a)
7B	Forno	glk750, mwg710a	(Keller et al. 1999b)
7DS	Saar	gwm1220, swm10	(Lillemo et al. 2008b)
7DS	Fukuho-komugi	Ltn-gwm295.1	(Liang et al. 2006)

I Figur 8-Figur 10 er de viktigste av QTL-ene satt inn i sine respektive kromosomkart. Disse kartene ble laget ved hjelp av programmet MapChart versjon 2.2 (Plant Research International, Wageningen). Informasjon om kart og markører er hentet fra QTL kartleggingen i de overnevnte undersøkelsene, som er listet i Tabell 1. i tillegg er informasjon om markørene hentet fra Somers et al. 2004. Markørene som er benyttet i denne oppgaven er merket med rødt.

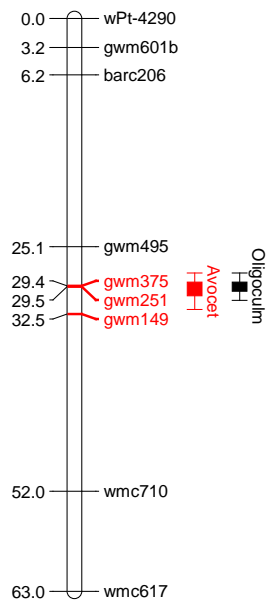


Figur 8: Kromosomkart for 1A, 1BL, 2BS, 2BL, 2DL. Markørene som er benyttet i denne oppgaven er merket i rødt.

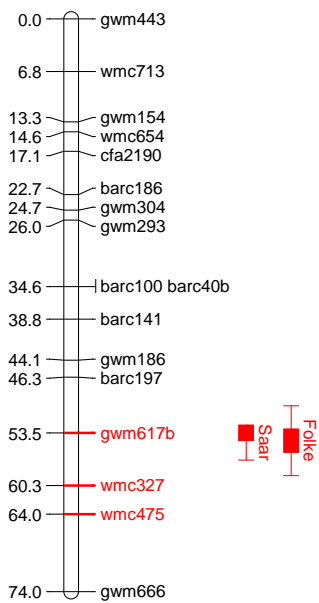
3AS



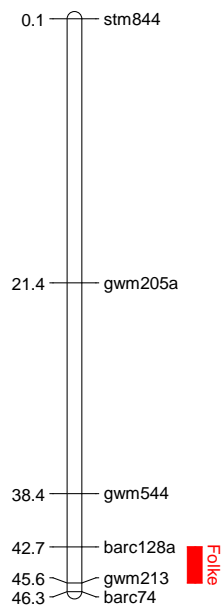
4BL



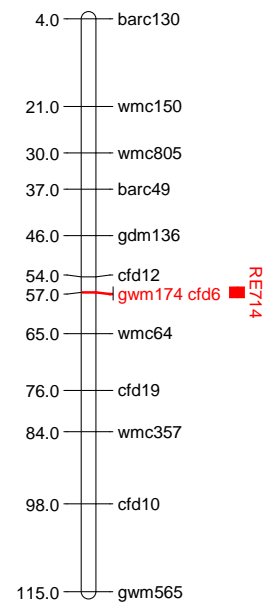
5AL



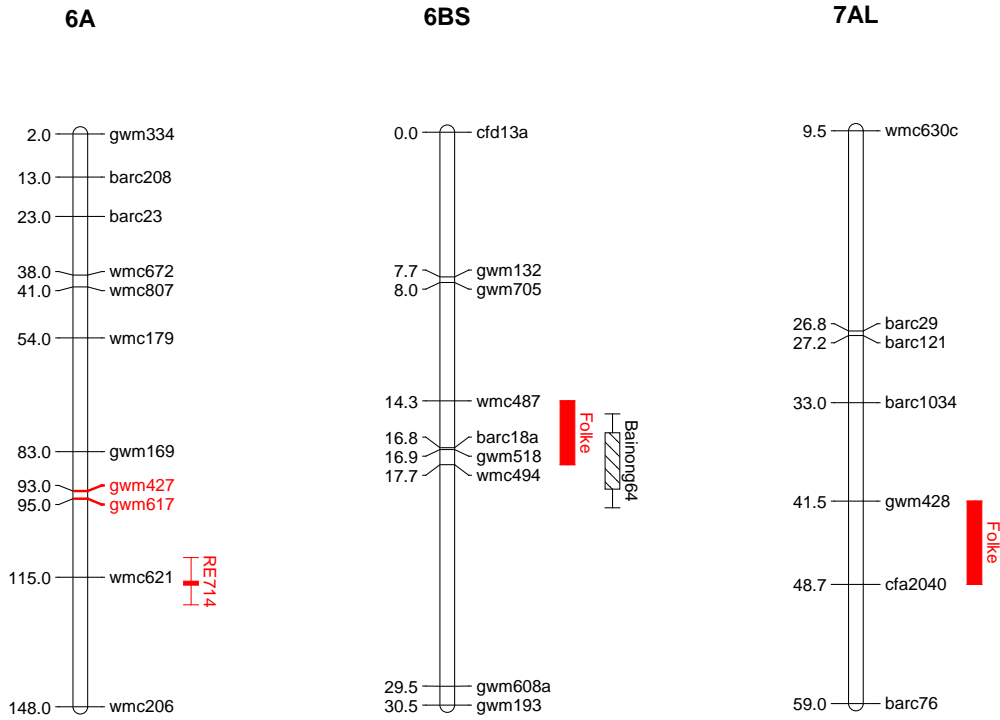
5BS



5D



Figur 9: Kromosomkart for 3AS, 4BL, 5AL, 5BS, 5D. Markørene som er brukt i denne oppgaven er markert med rødt.



Figur 10: Kromosomkart for 6A, 6BS og 7AL. Markørene som er benyttet i denne oppgaven er merket med rødt.

2.7 Markørassistert seleksjon

En molekylær markør kan forklares som en del av kromosomet som er kartlagt, i nærheten av en ønsket DNA-region. Ved hjelp av slike markører kan man lete etter de ønskede DNA-regionene. På en annen måte kan de molekylære markørene beskrives som landemerker i genomet (Semagn et al. 2006).

Molekylære markører er som oftest en del av det ”nøytrale” DNA-et. Markør systemene baserer seg på at det er polymorfisme, det vil si at det finnes to eller flere varianter av DNA-et i et bestemt locus. Hvis denne forskjellen i DNA-sekvens kun er en base, kalles dette SNP – single nucleotid polymorphism. Slike forskjeller i DNA-et skyldes gjerne punktmutasjoner. En annen type polymorfisme er mikrosatelitter, som er små repeterende enheter.

2.7.1 RFLP – Restriction Fragment Length Polymorphism

RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism)teknikken var den første metoden som ble brukt i større grad. Denne metoden benytter seg av, som navnet tilsier, restriksjonsenzymmer. Disse enzymene gjenkjenner spesielle sekvenser i DNA-et, og kutter dobbeltråden av DNA på disse stedene. Resultatet blir da DNAfragmenter med varierende lengde. Fragmentene separeres ved hjelp av elektroforese, før de denatureres til enkeltrådede fragmenter. Fragmentene blottes eller overføres til en membran (Southern Blotting). Deretter hybridiseres de med en kjent probe, som vil binde seg til bestemte fragmenter. RFLP-metoden er tidkrevende, og har etter hvert blitt erstattet av PCR-baserte markører.

2.7.2 SSR – Simple Sequence Repeat

Mange av markørsystemene baserer seg på PCR (Polymerase Chain Reaction) for å amplifisere en spesiell DNA-sekvens. Her kan nevnes CAP (Cleavage amplification polymorphism, kalles også PCR-RFLP), RAPD (Random amplified polymorphic DNA), S-SAP (Sequence-specific amplification polymorphism), ISSR (Inter-simplw sequence repeat), STS (Sequence tagget site, SCAR (Sequence characterized amplification region) og AFLP (Amplified fragment length polymorfphism).

Markørene som er benyttet i dette forsøker er SSR (Simple sequence repeat)markører. Denne metoden benytter seg av at plante genomet inneholder store mengder av

mikrosatelitter. Mikrosatelitter er sekvenser på 2-6 bp som er repetert flere ganger etter hverandre i kromosomet (Chambers & MacAvoy 2000). DNA-sekvensen som flankerer disse mikrosatelittene er gjerne lik for en gitt art, og det vil dermed kunne konstrueres primere som kan benyttes i PCR-prosessen for å amplifisere den mellomliggende DNA-sekvensen (Ribaut et al. 2001). Antall ganger en mikrosatelitter er repetert, er derimot forskjellig i ulike genotyper, og det gjør at fragmentene i PCR-produktet får ulik lengde. Dette gjør det mulig å skille mellom de ulike genotypene, da antall mikrosatelitter i et locus er en sterk polymorf egenskap (Jones et al. 2009). Det amplifiserte produktet etter PCR-kjøringen blir separert ved hjelp av elektroforese. For å kunne analysere PCR-produktet er en av primerene merket med et fluorescerende stoff.

2.7.3 SNP – Single Nucleotid Polymorphism

SNP er den vanligste polymorfismen i eukaryoter genomer, og har blitt kalt "den nye generasjonen" av markører (Jones et al. 2009). Markørssystemer som baserer seg på SNP er mer stabile og mer kostnadseffektive (McCouch et al. 2010). SNP kan finnes både i de kodende og ikke-kodende områdene av DNA-et, samt plastidene (Kwok et al. 1996). SNP oppstår gjerne som en punktmutasjon. Mutasjoner oppstår sjelden i eukaryoter, og SNP er dermed stabile. De fleste SNP har i tillegg kun to alleler (Jones et al. 2009).

3 Problemstilling

Det har tidligere i foredlingsarbeidet av hvete blitt fokusert mest på rasespesifikke resistensgener. Denne resistensen har derimot blitt raskt brutt ned. For å sikre en mer varig resistens mot mjøldogg, er det behov for å bygge opp sorter med partielle resistensgener.

- Naxos, NK93602 og T9040 er alle sorter som har vist gode partielle resistensegenskaper mot mjøldogg i felt. Det er derimot behov for en nærmere kartlegging, for å undersøke om sortene har felles eller komplementære gener.
- Det er foretatt genetisk kartlegging av flere partielle resistenskilder mot mjøldogg. Det er behov for å undersøke om disse molekylære markørene kan benyttes i foredlingsarbeidet med de overnevnte sortene.

4 Materialer og metoder

4.1 Plantemateriale

Forsøket var basert på F_6 -rekombinante innavlslinjer (RIL) fra kryssinger mellom følgende foreldre; Avocet-YrA, Naxos, T9040 og NK93602. Populasjonene er avansert som "single seed descent" (SSD). Siden populasjonene er F_6 -linjer regner vi de som homozygote. Tabell 2 viser antall linjer av hver populasjon som var med i forsøket. Disse kryssingene ble satt opp som en full diallel med resiproke kryssinger. Den ene populasjonen viste seg senere å være et resultat av selvbestøvning, og denne ble derfor tatt ut.

Tabell 2: Tabellen gir en oversikt over antall i linjer i hver populasjon.

Populasjon	Kryssing	Ant. linjer
F6MLSSDPM-01	Naxos x NK93602	58
F6MLSSDPM-04	Naxos x T9040	73
F6MLSSDPM-05+06	Naxos x Avocet	58
F6MLSSDPM-07	NK93602 x Naxos	67
F6MLSSDPM-11	NK93602 x T9040	72
F6MLSSDPM-12	NK93602 x Avocet	54
F6MLSSDPM-20	T9040 x NK93602	88
F6MLSSDPM-22	T9040 x Avocet	90
F6MLSSDPM-25	Avocet x Naxos	82
F6MLSSDPM-26	Avocet x NK93602	78
F6MLSSDPM-27	Avocet x T9040	66

Avocet-YrA er en linje som er selektert ut fra den Australske vårhvetelinjen Avocet. Avocet-YrA mangler genet for gulrustresistens (Lillemo, M. et al. 2010b). Avocet-YrA er kjent for å være svært mottagelig for mjøldogg. Naxos er en tysk vårhvetelinje, som er kjent for god partiell resistens mot mjøldogg. T9040 og NK93602 er begge norske vårhvetelinjer som begge er kjent for høy grad av partiell resistens (Lillemo & Dieseth 2011). Tabell 3 gir en oversikt over stamtavlen til disse fire foreldrene som er brukt i kryssingene. Skinnes beskrev i 2003 Naxos, NK93602 og T9040 som linjer med ulik partiell resistens. Naxos var den av disse tre linjene som viste sterkest partiell resistens (Skinnes 2003).

Tabell 3: Stamtavlen til de fire foreldresortene. Hentet fra (Lillemo, M. et al. 2010b).

Linje	Stamtavle	Land
Avocet	Wagga Wagga 119/Wagga Wagga 15//Egret/3* Pinnacle//Anza/3/Egret	Australia
Naxos	Tordo/St.Mir808-Bastion//Minaret	Tyskland
T9040	Reno/Genesee//Drabant	Norge
NK93602	Yaktana/Rollo//Kalyansona/3/Sirius/Potam//Reno/6/ Sonora64/TZPP//Nainari/3/Møystad/4/ Runar/5/ Rollo/Magnif/4/Sonora 64/TZPP//Nainari/3 /Møystad	Norge

4.2 Feltoppsett

Forsøket ble anlagt på Staur forsøksgård i Stange. Feltet ble anlagt som et hill-plot, ved hjelp av et Augmented design. Her er kun noen av linjene gjentatt to ganger, og forsøksfeilen er beregnet på grunnlag av disse. Planting i hill-plott gir en tett og konsentrert plantebestand, noe som fører til gode vilkår for mjøldoggen. Det var 144 ruter i hver blokk, og i hver rute ble det sådd ca. 50 frø. Felten ble sådd 02.06.2009. Sen såing ble utført for å sikre en god tilgang på naturlig mjøldoggsmitte. I alle blokkene var foreldresortene med som kontrollsorter. Rundt felten ble det sådd rader av Bastian og Avocet-YrA. Avocet-YrA ble sådd ytterst som mottagelig sort. Bastian har relativ høy grad av partiell resistens, og ble sådd som en barriere inntil forsøket.

Det samme forsøket ble utført på Vollebekk, Ås i 2008, slik at disse feltobservasjonene også var tilgjengelig for videre analyse.

4.3 Registrering av aksskyting og mjøldogg

Den første aksskytingen ble registrert 11.07, men de aller fleste linjene hadde aksskyting en god del senere. Fra 24.07 til 27.07 ble det registrert % dekning av mjøldogg første gang. Fra 05.08 til 07.08 ble andre registrering av mjøldogg foretatt. Mjøldoggregistreringen ble gjort

ved en bedømming av % dekningsgrad av på hele plantebestanden i hvert hill-plot. Dette ble utført etter en modifisert Cobb-skala (Peterson et al. 1948).

4.4 Statistisk analyse

Residualplot ble vurdert ved hjelp av ANOVA i MiniTab (Minitab Inc, versjon 15). Dette for å vurdere om noen av observasjonene var sterkt avvikende fra normalfordelingen.

Variansanalyse ble utført med statistikkprogrammet SAS (SAS Institute Inc, versjon 9.1). Ut ifra observasjonene i felt ble Best Linear Unbiased Prediction (BLUP) verdier for hver linje beregnet ved hjelp av PROC MIXED. Best Linear Unbiased Prediction (BLUP) er en metode for å beregne de tilfeldige effektene. Forsøksfeilen er beregnet ut ifra linjene som det er gjentak på.

Histogram ble laget på bakgrunn av BLUP-verdiene, og normalfordelingen vurdert. Ved hjelp av PROC UNIVARIATE ble i tillegg skjevhet og kurtose vurdert.

4.5 Beregning av arvbarhet (h^2)

Dette er et estimat på hvor stor del av variansen som skyldes arv. Eller sagt på en annen måte; andelen av den fenotypiske variansen som skyldes genetiske forhold. Arvbarhet i vid forstand (broad-sense heritability) tar hensyn til den totale genetiske variasjonen. Arvbarhet i snever forstand (narrow-sense heritability) angir arvbarheten av additivt virkende gener (Lombnæs, Peder. 1995). I dette forsøket er det F_8 -generasjoner, som er tilnærmet homozygote, og det vil være liten dominanseffekt. Arvbarhet i snever forstand ble utregnet etter følgende formel:

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2}$$

σ_p^2 står her for den fenotypiske variansen, mens σ_g^2 er den genetiske variansen. Formel for utregning av den fenotypiske og genotypiske variansen er vist under:

$$\sigma_g^2 = \frac{\sigma_L^2 - \sigma_E^2}{r} \qquad \sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \frac{\sigma_E^2}{r}$$

σ^2_L er variansen til linjene, σ^2_E er feilvariansen, og r er antall gjentakelser. Disse opplysningene ble hentet ut etter å ha kjørt PROC GLM i SAS.

4.6 Beregning av antall gener (n)

Et estimat for minimum antall gener som kontrollerer mjøldoggresistensen ble utført med følgende formel:

$$n = \frac{D^2}{8 \sigma_g^2 / (2 - \frac{1}{2}^{(g-2)})} \rightarrow n = \frac{D^2}{4,129 \sigma_g^2}$$

D er den genotypiske rekkevidden til linjene i populasjonen. D ble beregnet ved å subtrahere høyeste og laveste BLUP-verdi for en populasjon.

Grunnlaget for at denne beregningen kan benyttes er at det ikke er noen kobling, ingen epistasis, ingen dominans, lik effekt av alle locus, og ingen transgressiv spalting. Utrengningen ble utført etter Wright's metode (Wright 1968).

4.7 Laboratoriearbeid

Ut fra mjøldoggregistreringene i felt, og utregning av BLUP ble de mest ekstreme linjene valgt ut. Linjene som var mest mottagelige og mest resistente i hver populasjon ble på nytt sådd ut i veksthus, til sammen 90 linjer. Foreldrelinjene, i tillegg til Saar og Folke ble også sådd ut. Tabell 4 gir en oversikt over hvilke linjer som ble valgt ut. 10 dager etter såing ble det klippet av bladmateriale fra alle linjene. DNA ble ekstrahert ved hjelp av DNeasy Plant DNA extraction Kit (QIAGEN, Sollentuna, Sverige).

Tabell 4. Gir en oversikt over de mest mottagelige og mest resistente linjene i hver populasjon. R=resistance, S=suseptible. A=Avocet-YrA, N=Naxos, NK=NK93602, T=T9040.

Prøve	Populasjon	Linje	Kategori	Prøve	Populasjon	Linje	Kategori
1	F6MLSSDPM-01	NxNK_22	R	46	F6MLSSDPM-25	AxN_067	S
2	F6MLSSDPM-01	NxNK_43	R	47	F6MLSSDPM-11	NKxT_26	R
3	F6MLSSDPM-01	NxNK_46	R	48	F6MLSSDPM-11	NKxT_33	R
4	F6MLSSDPM-01	NxNK_64	R	49	F6MLSSDPM-11	NKxT_62	R
5	F6MLSSDPM-01	NxNK_29	S	50	F6MLSSDPM-11	NKxT_17	S
6	F6MLSSDPM-01	NxNK_30	S	51	F6MLSSDPM-11	NKxT_69	S
7	F6MLSSDPM-01	NxNK_49	S	52	F6MLSSDPM-11	NKxT_72	S
8	F6MLSSDPM-01	NxNK_69	S	53	F6MLSSDPM-20	TxNK_18	R
9	F6MLSSDPM-07	NKxN_31	R	54	F6MLSSDPM-20	TxNK_55	R

10	F6MLSSDPM-07	NKxN_48	R	55	F6MLSSDPM-20	TxNK_69	R
11	F6MLSSDPM-07	NKxN_63	R	56	F6MLSSDPM-20	TxNK_89	R
12	F6MLSSDPM-07	NKxN_72	R	57	F6MLSSDPM-20	TxNK_03	S
13	F6MLSSDPM-07	NKxN_17	S	58	F6MLSSDPM-20	TxNK_19	S
14	F6MLSSDPM-07	NKxN_32	S	59	F6MLSSDPM-20	TxNK_85	S
15	F6MLSSDPM-07	NKxN_42	S	60	F6MLSSDPM-20	TxNK_92	S
16	F6MLSSDPM-07	NKxN_67	S	61	F6MLSSDPM-12	NKxA_22	R
17	F6MLSSDPM-04	NxT_012	R	62	F6MLSSDPM-12	NKxA_45	R
18	F6MLSSDPM-04	NxT_018	R	63	F6MLSSDPM-12	NKxA_48	R
19	F6MLSSDPM-04	NxT_027	R	64	F6MLSSDPM-12	NKxA_52	R
20	F6MLSSDPM-04	NxT_053	R	65	F6MLSSDPM-12	NKxA_07	S
21	F6MLSSDPM-04	NxT_068	R	66	F6MLSSDPM-12	NKxA_46	S
22	F6MLSSDPM-04	NxT_072	R	67	F6MLSSDPM-12	NKxA_73	S
23	F6MLSSDPM-04	NxT_080	R	68	F6MLSSDPM-12	NKxA_74	S
24	F6MLSSDPM-04	NxT_001	S	69	F6MLSSDPM-26	AxNK_05	R
25	F6MLSSDPM-04	NxT_013	S	70	F6MLSSDPM-26	AxNK_17	R
26	F6MLSSDPM-04	NxT_014	S	71	F6MLSSDPM-26	AxNK_59	R
27	F6MLSSDPM-04	NxT_020	S	72	F6MLSSDPM-26	AxNK_62	R
28	F6MLSSDPM-04	NxT_021	S	73	F6MLSSDPM-26	AxNK_15	S
29	F6MLSSDPM-04	NxT_034	S	74	F6MLSSDPM-26	AxNK_28	S
30	F6MLSSDPM-04	NxT_048	S	75	F6MLSSDPM-26	AxNK_61	S
31	F6MLSSDPM-05+06	NxA_013	R	76	F6MLSSDPM-26	AxNK_71	S
32	F6MLSSDPM-05+06	NxA_015	R	77	F6MLSSDPM-22	TxA_005	R
33	F6MLSSDPM-05+06	NxA_058	R	78	F6MLSSDPM-22	TxA_032	R
34	F6MLSSDPM-05+06	NxA_060	R	79	F6MLSSDPM-22	TxA_083	R
35	F6MLSSDPM-05+06	NxA_043	S	80	F6MLSSDPM-22	TxA_086	R
36	F6MLSSDPM-05+06	NxA_055	S	81	F6MLSSDPM-22	TxA_025	S
37	F6MLSSDPM-05+06	NxA_061	S	82	F6MLSSDPM-22	TxA_039	S
38	F6MLSSDPM-05+06	NxA_062	S	83	F6MLSSDPM-22	TxA_074	S
39	F6MLSSDPM-25	AxN_022	R	84	F6MLSSDPM-22	TxA_077	S
40	F6MLSSDPM-25	AxN_029	R	85	F6MLSSDPM-27	AxT_017	R
41	F6MLSSDPM-25	AxN_069	R	86	F6MLSSDPM-27	AxT_063	R
42	F6MLSSDPM-25	AxN_072	R	87	F6MLSSDPM-27	AxT_067	R
43	F6MLSSDPM-25	AxN_050	S	88	F6MLSSDPM-27	AxT_015	S
44	F6MLSSDPM-25	AxN_053	S	89	F6MLSSDPM-27	AxT_041	S
45	F6MLSSDPM-25	AxN_064	S	90	F6MLSSDPM-27	AxT_050	S

4.7.1 Markøranalyse

Simple sequence repeat (SSR) markører ble valgt ut på bakgrunn av markørdata som er kjent fra kryssingen mellom Avocet x Saar, Folke x T2038, Naxos x SH3/CBRD, og RE714 x Hardi. Primere fra Invitrogen (Invitrogen Life Technologies (Carlsbad, Calif.)) ble benyttet. Tabell 5 viser alle markørene som ble brukt, hvilket kromosom QTL-et de er koblet til ligger på, samt annealing temperatur ved PCR-kjøring. De 90 utvalgte ekstremene, Folke og Saar, samt foreldrene, ble alle genotypet med disse markørene.

Tabell 5: Tabellen gir en oversikt over markørene som brukt, hvilket kromosom QTL-et ligger på, hvilken kryssing QTL'ene stammer fra, og annealing temperatur ved PCR-kjøring.

Markør	Kromosom	Kilde	Annealing (C°)
--------	----------	-------	----------------

wmc44	1BL (Lr46)	Avocet x Saar	61
ncw-1V	1BL (Lr46)	Avocet x Saar	60
CJ958400	1BL (Lr46)	Avocet x Saar	65
hbe248	1BL (Lr46)	Avocet x Saar	50
csLV46G2	1BL (Lr46)	Avocet x Saar	64
barc310	3AS	Avocet x Saar	57
stm844tcac	3AS	Avocet x Saar	55
barc321	3AS	Avocet x Saar	52
gwm757	3AS	Avocet x Saar	60
mag912	3AS	Avocet x Saar	52
gwm251	4BL	Avocet x Saar	55
gwm375	4B	Avocet x Saar	55
gwm149	4BL	Avocet x Saar	55
gwm617	5A	Avocet x Saar	60
wmc327	5A	Avocet x Saar	61
swm10	7DS (Lr34)	Avocet x Saar	55
gwm1220	7DS (Lr34)	Avocet x Saar	55
barc200	2BS-1	Folke x T2038	52
gwm410	2BS-2	Folke x T2038	55
gwm148	2BS-2	Folke x T2038	60
gwm349	2DL	Folke x T2038	55
wmc167	2DL	Folke x T2038	51
gwm301	2DL	Folke x T2038	55
wmc475	5AL	Folke x T2038	61
barc128	5BS	Folke x T2038	52
gwm213	5BS	Folke x T2038	60
barc74	5BS	Folke x T2038	60
barc18	6BS	Folke x T2038	52
gwm518	6BS	Folke x T2038	55
wmc494	6BS	Folke x T2038	51
gwm428	7AL	Folke x T2038	60
cfa2040	7AL	Folke x T2038	60
cfid26	5D	RE714	60
gwm174	5D	RE714	55
gwm427	6A	RE714	50
gwm617	6A	RE714	60
UP3B/1A	1A	Naxos x SH3/CBRD	55?
gwm33	1A	Naxos x SH3/CBRD	60
Ksum117	1A	Naxos x SH3/CBRD	55
cn137	1A	Naxos x SH3/CBRD	55
gwm1267b	2BL	Naxos x SH3/CBRD	55
mag548a	2BL	Naxos x SH3/CBRD	52
wmc441	2BL	Naxos x SH3/CBRD	51
cfid50	2DL	Naxos x SH3/CBRD	60
gwm265	2DL	Naxos x SH3/CBRD	55
gwm320	2DL	Naxos x SH3/CBRD	55

PCR ble utført i en MJ Research Tetrad thermal cycler (MJ Research, Waltham, Mass.). Reaksjonsløsningen for PCR bestod av (10 µl); 25 ng DNA templat, 1xPCR buffer, 0,2 mM dNTP-mix, 0,27 µM M13-primer, 0,25 U Taq DNA polymerase, 0,03 µM "forward" primer, 0,3 µM "reverse" primer.

For markør CJ958400 og csLV46G22 ble det benyttet følgende reaksjonsløsning (10 µl); 25 ng DNA-templat, 1xPCR buffer, 0,2 mM dNTP-mix, 0,05 U Taq DNA polymerase, 0,3 µM "forward" primer, 0,3 µM "reverse" primer. For markør UP3B/1A ble det benyttet litt andre

konsentrasjoner (20 µl); 25 ng DNA-templat, 1xPCR buffer, 0,1 mM dNTP-mix, 0,025 U Taq DNA polymerase, 0,06 µM "forward" primer, 0,06 µM "reverse" primer.

For de fleste markørene ble det benyttet et såkalt "touchdown"-program med følgende steg; Første steg består av 1 syklus på 2 min ved 94 °C. Andre steg består av 7 sykluser på 1 min ved 94 °C, 1 min ved X+7 °C (X = annealing temp, temperaturen blir her senket med 1°C/syklus), etterfulgt av 72 °C i 1 min. Det siste steget består av 35 sykluser på 1 min ved 94 °C, 1 min ved annealingtemperatur, og 1 min ved 72 °C.

Markøren UP3B/1A ble amplifisert med følgende program; 3 min ved 94 °C, 34 sykluser på 45 s ved 94 °C, 45 s ved annealing temperatur, og 1 min ved 72 °C. og det siste steget på 5 min ved 72 °C.

I en plate for PCR-kjøring er det 96 brønner, det ble altså kjørt en plate for hver markør.

Etter PCR-kjøring ble 4 eller 5 plater slått sammen. De ble fortynnet til et totalvolum på 40 µl; 2µl PCR-produkt fra hver plate, 32/30 µl H₂O. De amplifiserte produktene ble videre analysert ved hjelp av kapillær elektroforese ved CIGENE (AB 3730 Sequenser, Applied Biosystems, Life Technologies). Resultatene fra den kapillære elektroforesen ble behandlet ved hjelp av dataprogrammet Gene Mapper versjon 4.0 (Applied Biosystems, Life Technologies).

Produktet etter amplifiseringen med markørene CJ958400, csLV46G22 samt UP3B/1A ble separert og analysert ved elektroforese på 1% agarosegel. PCR produktet fra csLV46G22 ble før separering på gel, kuttet med restriksjonsenzymet BspEI.

4.8 Signifikante markører

For å undersøke om allelvariasjonen for hver markør var assosiert med den observerte mjøldoggesistensen, ble det utført en t-test. Dette ble utført etter følgende formel:

$$t = \frac{P_R - P_S}{\sqrt{P(1-P)/2n_R + P(1-P)/2n_S}} \quad \rightarrow \quad t = \frac{P_R - P_S}{\sqrt{\frac{0,25}{2n_R} + \frac{0,25}{2n_S}}}$$

P_R er allelfrekvensen i gruppen av resistente fenotyper. P_S er allelfrekvensen av mottagelige fenotyper. n_R er antall resistente linjer, men n_S er antall mottagelige linjer. Metoden er beskrevet i (Wingbermuehle et al. 2004). Antall frihetsgrader (d.f) ble regnet ut etter følgende formel:

$$d.f = (n_R + n_S) - 2$$

Det ble benyttet et signifikansnivå på $p < 0,05$ for å avgjøre om forskjell i allelfrekvens var signifikant, og dermed om den aktuelle markøren kan assosieres med mjøldoggresistens i den aktuelle populasjonen.

5 Resultater

5.1 Fenotypisk evaluering

Utviklingen av mjøldogg i feltet på Staur sommeren 2009 var moderat. En del kraftig regn stoppet utviklingen av soppen. Samtidig utviklet det seg en del hveteaksprikk (*Stagonospora nodorum*), som førte til at veksten av mjøldoggen stoppet opp, og symptomene forsvant.

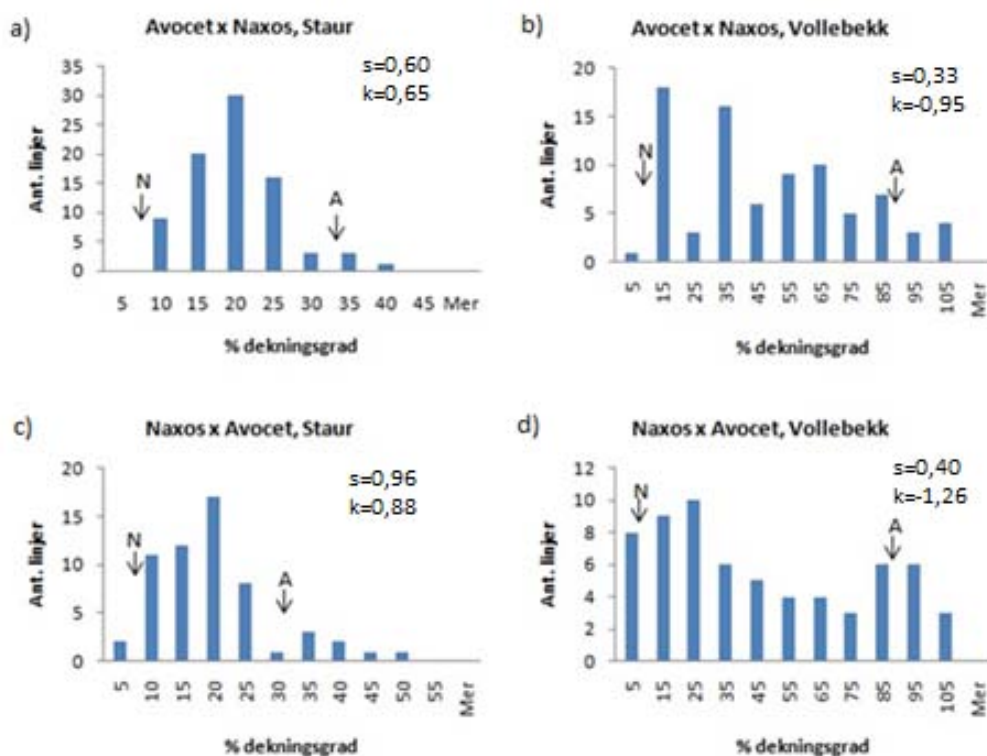
Angrepet av mjøldogg kom opp i 45 % på den mottagelige sorten Avocet. Den prosentvise dekningsgraden ble derimot observert opp til 60 % på noen av de andre linjene. Ved optimale forhold ville dekningsgraden på de mottagelige linjene vært høyere. Observasjonene gir likevel en pekepinn på hvilke linjer som er mest mottagelige og mest resistente.

Mjøldoggen utviklet seg mer på Ås sommeren 2008. Det ble her observert langt høyere nivå av mjøldoggsmite i feltet. Ved siste notering ble det observert 100 % dekningsgrad på den mottagelige sorten Avocet.

Best Linear Unbiased Prediction (BLUP) ble regnet ut ved hjelp av PROC GLM i SAS. I beregningene blir det tatt hensyn til forsøksfeil, og det er disse verdiene som ligger bak histogrammene som vises under. Figur 11 til og med Figur 16 viser frekvensfordelingen av linjene i de ulike kryssingene med hensyn til mjøldoggangrep. Det er for alle histogrammene tatt utgangspunkt i de siste mjøldoggnoteringene. Histogrammene viser en tilnærmet normalfordeling for de fleste kryssningene.

For å vurdere normalfordelingen ble skjevhet og kurtosis beregnet. Disse opplysningene ble hentet ut etter å ha kjørt PROC UNIVARIATE i SAS. Verdiene for skjevhet og kurtosis er gjengitt ved siden av de tilhørende histogrammene.

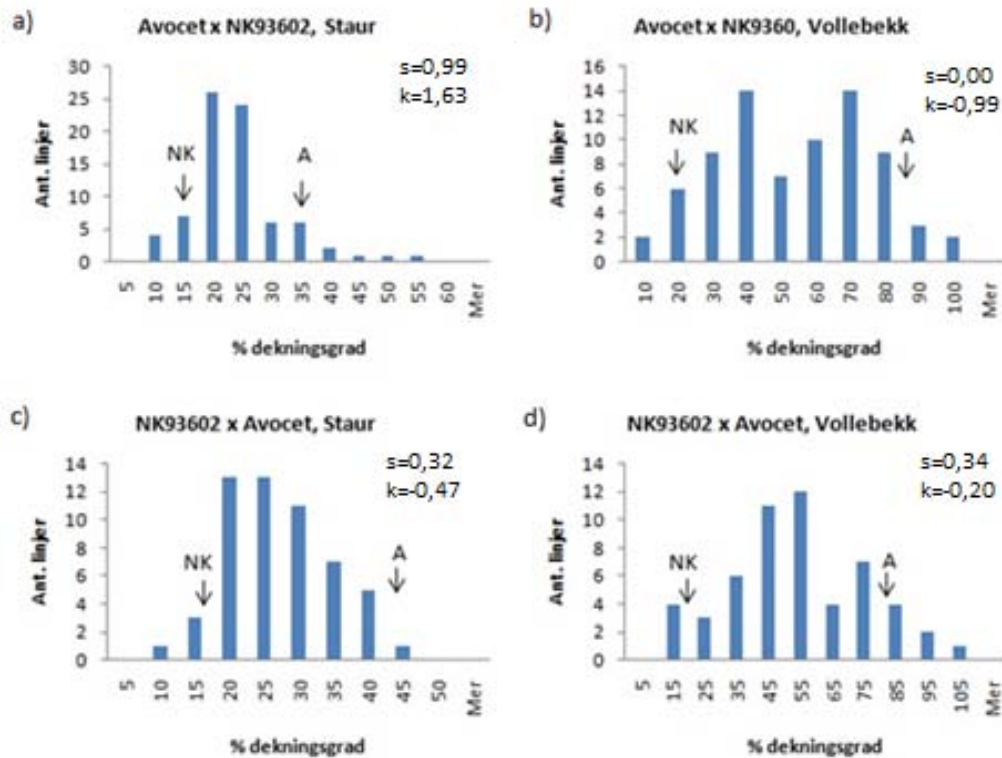
5.1.1 Naxos x Avocet-YrA



Figur 11: Frekvensfordelingen av mjøldoggangrep for linjene i de resiproke kryssingene mellom Avocet-YrA og Naxos. a) og b) viser histogram for Avocet YrA x Naxos på henholdsvis Staur og Vollebekk. c) og d) viser histogram for Naxos x Avocet-YrA på henholdsvis Staur og Vollebekk. Verdien for foreldrene er indikert ved hjelp av piler. s=skjevhet, k=kurtosis.

Figur 11 viser frekvensfordelingen av mjøldoggangrep for kryssingen Avocet YrA x Naxos samt den resiproke kryssingen Naxos x Avocet-YrA. For både Staur og Vollebekk finnes det avkom som er mer mottagelige enn Avocet. Det er derimot liten tendens til at avkommet er mer resistente enn Naxos. Siden det er en spalting mot mer mottagelig avkom enn foreldrene, tilsier det at begge foreldrene bidrar med QTL i denne kryssingen. Histogrammene fra Vollebekk avviker mer fra en normalfordeling. Spesielt Naxos x Avocet-YrA (Figur 11 d) har en tendens til to topper, noe som kan tilsi at rase-spesifikke gener har kommet til uttrykk. Dette er derimot lite trolig da Naxos og Avocet har blitt testet mot ulike mjøldoggisolater. Hverken Naxos eller Avocet viste rasespesifikke reaksjoner mot disse isolatene (Lillemo, M. et al. 2010b). Både histogrammene og verdien for skjevhet viser at kurvene heller noe mot venstre, noe som viser mer resistente linjer i forhold til en normalfordeling.

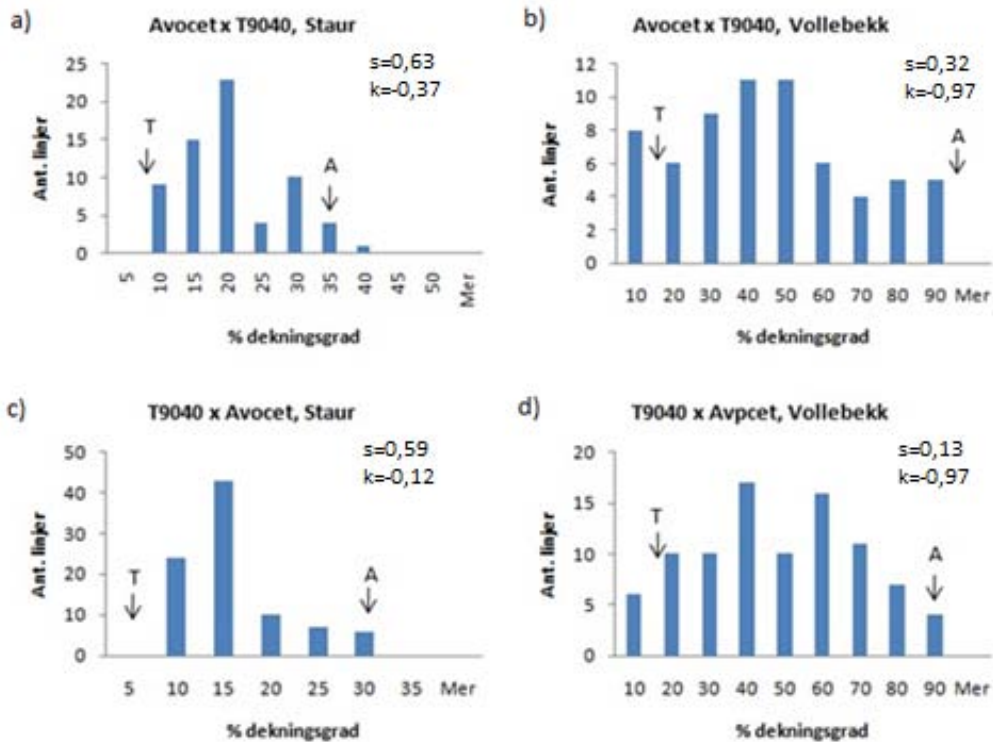
5.1.2 NK93602 x Avocet-YrA



Figur 12: Frekvensfordelingen av mjøldoggangrep for linjene i kryssingen Avocet-YrA x NK93602, og den resiproke kryssingen NK93602 x Avocet-YrA. a) og b) viser histogram for Avocet-YrA x NK93602, på henholdsvis Staur og Vollebekk. c) og d) viser histogram for NK93602 x Avocet-YrA på henholdsvis Staur og Vollebekk. Verdien for foreldrene er indikert ved hjelp av piler. s =skjevhet, k =kurtosis.

Frekvensfordelingen for de resiproke kryssingene av Avocet-YrA og NK93602 er vist i histogrammene i Figur 12. For kryssingene ser man en tendens til transgressiv spalting, på både Staur og Vollebekk. Det er her avkom som er mer resistente enn NK93602. Samt at det er avkom som er mer mottagelige enn Avocet. Denne spaltingen tilsier at Avocet-YrA og NK93602 begge har bidratt med QTL i disse kryssingene. Bortsett fra Avocet-YrA x NK93602 på Vollebekk (b), viser verdiene for skjevhet at fordelingen heller noe mot venstre. Det er altså en liten tendens til mer resistente linjer sammenlignet med en normalfordelt kurve.

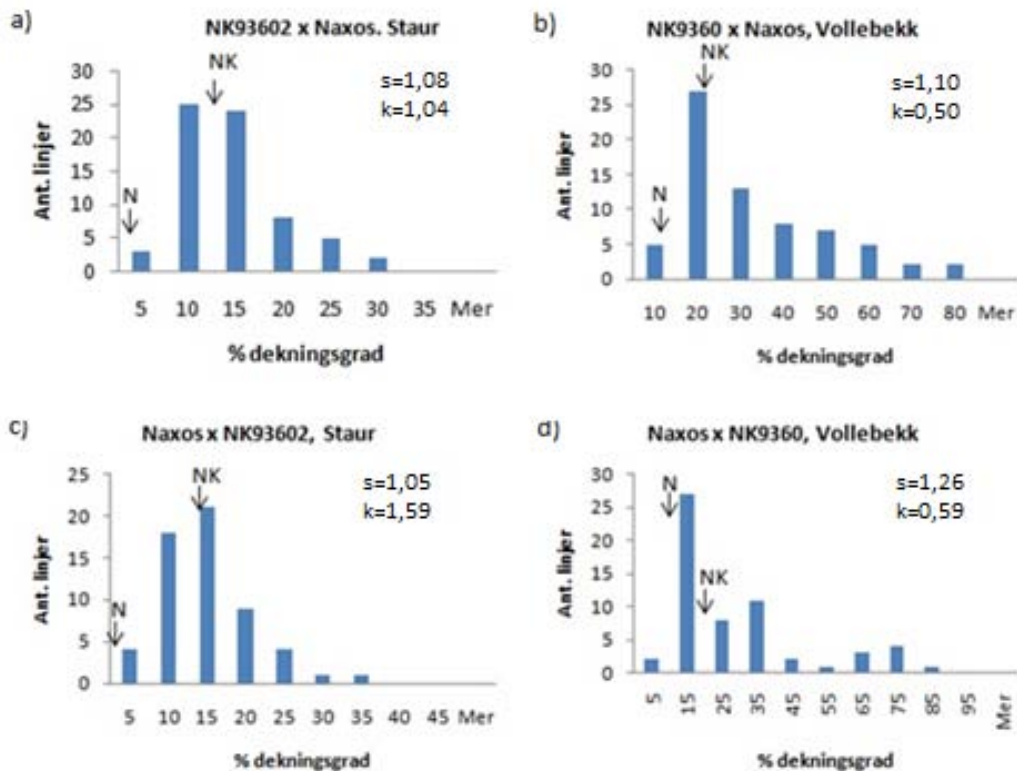
5.1.3 T9040 x Avocet-YrA



Figur 13: Frekvensfordelingen av mjøldoggangrep for linjene i kryssingen Avocet-YrA x T9040, og den resiproke kryssingen T9040 x Avocet-YrA. a) og b) viser histogram for Avocet-YrA x T9040, på henholdsvis Staur og Vollebekk. c) og d) viser histogram for T9040 x Avocet-YrA på henholdsvis Staur og Vollebekk. Verdien for foreldrene er indikert ved hjelp av piler. s=skjevhet, k=kurtosis.

I Figur 13 vises histogrammene for kryssingene mellom Avocet-YrA og T9040. På Staur ligger de fleste linjene mellom verdien for foreldrene, og det er bare en liten antydning til transgressiv spalting. På Vollebekk kan man derimot se en større tendens til spalting, og mer resistent avkom enn foreldrene. Dette tilsier at både Avocet-YrA og T9040 bidrar med QTL i denne kryssingen. Histogrammene og verdien for skjevhet viser en svak helning mot venstre, og det er mer resistent avkom enn for en helt normalfordelt kurve.

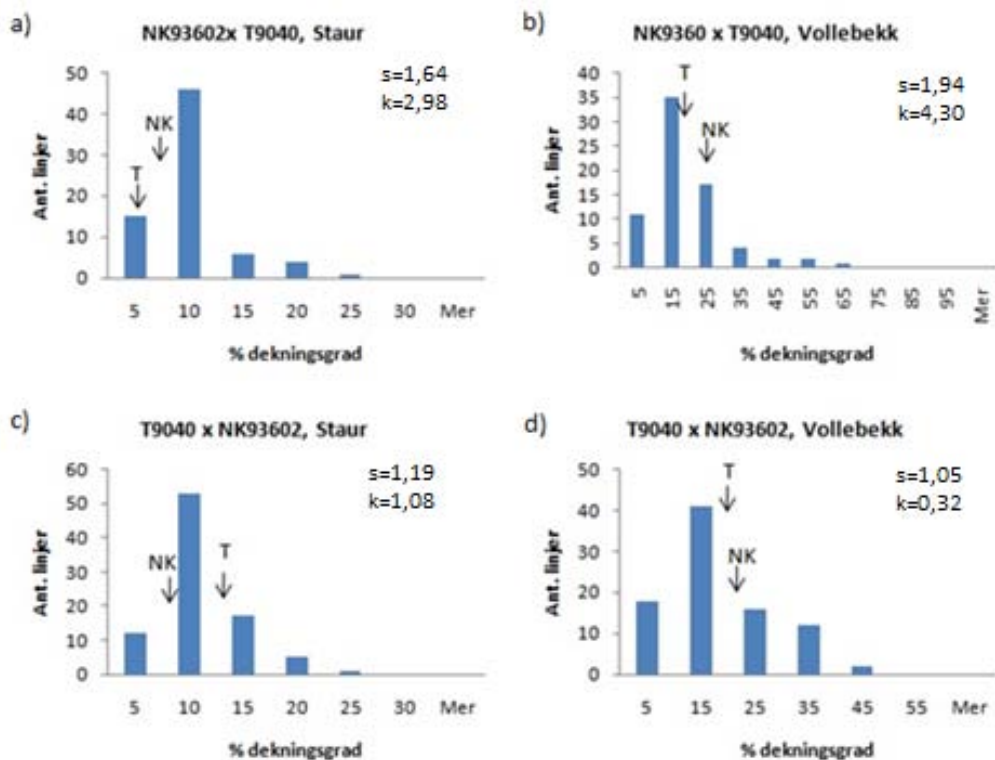
5.1.4 Naxos x NK93602



Figur 14: Frekvensfordelingen av mjøldoggangrep for linjene i kryssingen NK93602 x Naxos, og den resiproke kryssingen Naxos x NK93602. a) og b) viser histogram for NK93602 x Naxos, på henholdsvis Staur og Vollebakk. c) og d) viser histogram for Naxos x NK93602 på henholdsvis Staur og Vollebakk. Verdien for foreldrene er indikert ved hjelp av piler. s =skjevhet, k =kurtosis.

Figur 14 viser frekvensfordelingen av mjøldoggsmittle for kryssingene mellom NK93602 og Naxos. For begge de resiproke kryssingene og miljøene ser man tydelig her mer mottagelig avkom enn NK93602. Det er derimot liten tendens til spalting mot mer resistente avkom. Ut ifra dette ser man at både NK93602 og Naxos bidrar med ulike QTL i disse kryssingene. Som Figur 14 a) og c) viser har ingen av linjene på Staur fått høyere verdi enn 35 %, og det indikerer at NK93602 og Naxos har noen gen til felles. Histogrammene og verdien for skjevhet viser at det er en forskyvning mot venstre. Dette viser at det er mer resistente avkom enn sammenlignet med en normalfordeling.

5.1.5 NK93602 x T9040

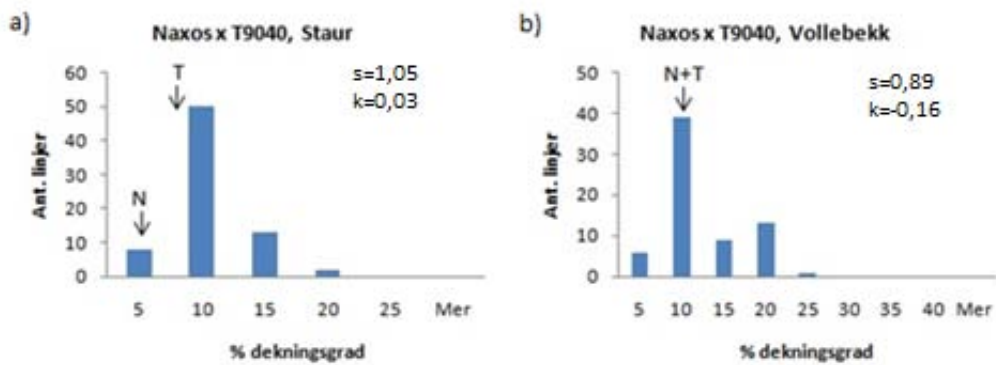


t

Figur 15: Frekvensfordelingen av mjøldoggangrep for linjene i kryssingen NK93602 x T9040, og den resiproke kryssingen T9040 x NK93602. a) og b) viser histogram for NK93602 x T9040, på henholdsvis Staur og Vollebakk. c) og d) viser histogram for T9040 x NK93602 på henholdsvis Staur og Vollebakk. Verdien for foreldrene er indikert ved hjelp av piler. s=skjevhet, k=kurtosis.

Histogrammene i Figur 15 viser frekvensfordelingen av mjøldoggangrep i de resiproke kryssingene mellom NK93602 og T9040. Frekvensfordelingen viser tydelig en tendens til transgressiv spaltning, mot både mer mottagelige og resistente avkom enn foreldrene. Tendensen til mer resistent avkom er ikke like klar for NK93602 x T9040 på Staur. Dette gir et bilde at både NK93602 og T9040 bidrar med QTL i disse kryssingene. Histogrammene viser en skjevhet mot venstre. Dette tilsier at det er mer resistent avkom enn sammenlignet med en normalfordeling. For histogrammene på Staur (a og c) har foreldresortene ulike verdier for de to kryssingene. Dette virker noe merkelig, og kan skyldes noteringsfeil.

5.1.6 Naxos x T9040



Figur 16: Frekvensfordelingen av mjøldoggangrep for linjene i kryssingen Naxos x T9040. a) viser histogram for populasjonen på Staur, mens b) viser histogram for populasjonen på Vollebakk. Verdien for foreldrene er indikert ved hjelp av piler. s=skjevhet, k=kurtosis.

Figur 16 viser frekvensfordeling for kryssingen mellom Naxos og T9040. Det er her liten forskjell mellom verdien på foreldrene. På både Staur og Vollebakk er det tydelig avkom som er mer mottagelig enn foreldrene, og begge foreldrene vil her bidra med forskjellige QTL. Histogrammene og verdien for skjevhet viser at kurvene er forskyvet mot venstre. Det er altså mer resistente avkom enn for en normalfordeling.

5.1.7 Oppsummering

Analyseringen av histogrammene og normalfordelingen viser at alle foreldresortene har komplementære gener, da det er transgressiv spalting for alle kryssingene.

Alle foreldrene har blitt undersøkt for rasespesifikk resistens. Lillemo et.al (2010b) har testet de ulike sortene mot 20 ulike mjøldoggisolater. NK93602, Naxos og Avocet viste mottagelig reaksjon mot alle isolatene. Dette tilsier at disse tre linjene ikke inneholder noen av de kjente rasespesifikke genene for mjøldoggresistens. T9040 viste derimot et annet reaksjonsmønster, og det kan tyde på at denne linjen innehar rasespesifikke resistensgener mot mjøldogg. Ut ifra frekvensfordelingen som er vist i histogrammene ser det ikke ut til at rasespesifikke gener har kommet til uttrykk.

Populasjonene i de resiproke kryssingene er vurdert til å være tilfredsstillende like. De to populasjonene i hver resiproke kryssing blir derfor behandlet som en populasjon i det videre arbeidet.

Ut fra BLUP-verdiene ble de mest mottagelige og mest resistente linjene i hver populasjon valgt ut, til sammen 90 linjer. En oversikt over disse ekstremene er gjengitt i Tabell 6. BLUP-verdiene for de to mjøldoggnoteringene (PM 1 og PM 2) er gjengitt i tabellen, samt dager til aksskyting (DH).

Tabell 6: Gir en oversikt over de utvalgte ekstreme linjene. De er delt inn i kategori, R=resistent, M=mottagelig. BLUP-verdier for de fenotypiske observasjonene er gjengitt for første mjøldoggnotering Vollemekk (PM1 V), første mjøldoggnotering Staur (PM1 S), andre mjøldoggnotering Vollebakk (PM2 V), andre mjøldoggnotering Staur (PM2 S), samt antall dager til akkskyting Vollebakk (DH V) og antall dager til akkskyting Staur (DH S).

Prøve	Populasjon	Linje	Kategori	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
1	F6MLSSDPM-01	NxNK_22	R	1,52	4,66	5,76	4,91	49,04	48,39
2	F6MLSSDPM-01	NxNK_43	R	1,52	4,47	5,76	3,83	52,41	46,12
3	F6MLSSDPM-01	NxNK_46	R	5,24	4,66	5,76	3,39	54,01	48,39
4	F6MLSSDPM-01	NxNK_64	R	5,24	2,60	10,55	1,67	44,51	42,99
5	F6MLSSDPM-01	NxNK_29	M	19,56	17,59	64,14	23,29	49,62	47,91
6	F6MLSSDPM-01	NxNK_30	M	31,60	24,63	73,93	32,96	49,97	48,12
7	F6MLSSDPM-01	NxNK_49	M	19,16	19,46	77,70	24,58	50,90	47,91
8	F6MLSSDPM-01	NxNK_69	M	19,16	16,64	68,11	27,76	50,11	45,15
9	F6MLSSDPM-07	NKxN_31	R	6,34	5,25	13,79	5,36	53,84	50,37
10	F6MLSSDPM-07	NKxN_48	R	6,06	2,78	14,92	3,96	45,71	43,13
11	F6MLSSDPM-07	NKxN_63	R	6,34	3,89	13,79	4,62	52,59	47,99
12	F6MLSSDPM-07	NKxN_72	R	6,06	5,82	18,31	6,15	53,22	53,54
13	F6MLSSDPM-07	NKxN_17	M	16,25	14,69	64,61	24,55	53,84	44,81
14	F6MLSSDPM-07	NKxN_32	M	10,92	12,76	39,79	21,70	53,90	47,99
15	F6MLSSDPM-07	NKxN_42	M	13,06	18,63	52,19	27,76	55,09	54,18
16	F6MLSSDPM-07	NKxN_67	M	9,30	17,69	32,56	28,28	58,14	53,54
17	F6MLSSDPM-04	NxT_012	R	2,13	3,92	4,71	5,95	51,04	41,51
18	F6MLSSDPM-04	NxT_018	R	2,64	2,92	6,83	2,30	52,87	42,67
19	F6MLSSDPM-04	NxT_027	R	2,64	4,16	4,34	5,70	53,46	44,11
20	F6MLSSDPM-04	NxT_053	R	4,45	3,89	6,77	4,25	46,88	42,67
21	F6MLSSDPM-04	NxT_068	R	2,64	3,92	4,59	5,95	53,90	
22	F6MLSSDPM-04	NxT_072	R	2,64	4,60	4,59	5,86	53,31	47,58
23	F6MLSSDPM-04	NxT_080	R	3,37	3,11	6,21	3,62	50,22	47,58
24	F6MLSSDPM-04	NxT_001	M	6,17	6,35	17,71	14,88	48,37	47,58
25	F6MLSSDPM-04	NxT_013	M	5,55	6,29	17,55	13,77	49,94	47,78
26	F6MLSSDPM-04	NxT_014	M	3,54	4,60	16,15	12,80	49,94	47,58
27	F6MLSSDPM-04	NxT_020	M	5,35	8,56	16,15	16,94	53,46	47,78
28	F6MLSSDPM-04	NxT_021	M	4,62	4,67	13,91	15,72	49,19	50,56
29	F6MLSSDPM-04	NxT_034	M	5,35	6,35	22,32	9,33	47,47	41,51
30	F6MLSSDPM-04	NxT_048	M	5,35	4,67	16,10	13,67	48,05	44,11
31	F6MLSSDPM-05+06	NxA_013	R	5,55	5,00	6,15	6,13	55,32	42,82
32	F6MLSSDPM-05+06	NxA_015	R	5,30	5,01	5,60	7,07	57,74	47,07
33	F6MLSSDPM-05+06	NxA_058	R	2,60	2,95	4,64	2,50	51,58	45,61
34	F6MLSSDPM-05+06	NxA_060	R	4,73	7,10	5,23	7,07	54,54	49,68
35	F6MLSSDPM-05+06	NxA_043	M	56,25	28,83	95,07	31,94	46,35	47,07
36	F6MLSSDPM-05+06	NxA_055	M	64,43	22,67	95,07	30,15	49,66	43,75
37	F6MLSSDPM-05+06	NxA_061	M	60,19	24,73	92,65	35,59	50,04	44,57
38	F6MLSSDPM-05+06	NxA_062	M	43,98	21,05	95,07	36,08	48,97	43,60
39	F6MLSSDPM-25	AxN_022	R	6,41	7,43	8,36	6,87	47,03	44,89
40	F6MLSSDPM-25	AxN_029	R	4,52	7,18	6,75	9,01	45,68	44,93
41	F6MLSSDPM-25	AxN_069	R	4,08	5,05	6,75	6,83	49,69	44,93
42	F6MLSSDPM-25	AxN_072	R	4,84	12,72	4,70	13,05	48,64	44,89

43	F6MLSSDPM-25	AxN_050	M	51,66	18,55	95,12	22,33	46,23	43,13
44	F6MLSSDPM-25	AxN_053	M	43,85	18,55	95,12	22,33	46,23	43,13
45	F6MLSSDPM-25	AxN_064	M	49,25	24,21	92,68	35,17	53,25	47,51
46	F6MLSSDPM-25	AxN_067	M	36,77	28,75	97,45	34,42	52,81	47,23
47	F6MLSSDPM-11	NKxT_26	R	3,25	2,46	3,72	1,93	57,51	46,56
48	F6MLSSDPM-11	NKxT_33	R	2,45	3,68	2,86	3,75	59,10	45,24
49	F6MLSSDPM-11	NKxT_62	R	2,56	2,98	2,86	5,15	54,33	45,93
50	F6MLSSDPM-11	NKxT_17	M	28,79	20,49	53,53	22,53	52,73	45,93
51	F6MLSSDPM-11	NKxT_69	M	17,27	9,50	53,53	10,19	45,57	45,24
52	F6MLSSDPM-11	NKxT_72	M	21,14	11,54	57,82	12,53	48,76	45,24
53	F6MLSSDPM-20	TxNK_18	R	3,49	4,31	3,71	3,91	54,64	47,54
54	F6MLSSDPM-20	TxNK_55	R	2,58	4,47	2,87	3,80	53,99	44,73
55	F6MLSSDPM-20	TxNK_69	R	3,62	4,53	2,87	4,67	50,72	44,76
56	F6MLSSDPM-20	TxNK_89	R	4,27	4,77	4,56	2,78	55,29	47,70
57	F6MLSSDPM-20	TxNK_03	M	5,36	8,73	35,75	13,79	55,94	45,14
58	F6MLSSDPM-20	TxNK_19	M	11,58	7,74	44,18	14,63	57,90	51,50
59	F6MLSSDPM-20	TxNK_85	M	8,63	9,52	27,32	21,13	56,60	47,70
60	F6MLSSDPM-20	TxNK_92	M	8,63	9,06	31,53	18,59	55,29	44,98
61	F6MLSSDPM-12	NKxA_22	R	6,74	16,06	22,05	17,14	48,16	44,21
62	F6MLSSDPM-12	NKxA_45	R	6,36	9,04	25,67	18,24	56,30	48,00
63	F6MLSSDPM-12	NKxA_48	R	7,24	19,96	18,47	21,19	46,48	44,21
64	F6MLSSDPM-12	NKxA_52	R	9,13	8,34	36,80	8,40	54,88	41,68
65	F6MLSSDPM-12	NKxA_07	M	30,76	27,77	69,31	33,33	58,24	50,66
66	F6MLSSDPM-12	NKxA_46	M	20,96	27,77	75,86	37,37	51,52	47,89
67	F6MLSSDPM-12	NKxA_73	M	42,38	8,25	89,42	13,10	45,80	44,21
68	F6MLSSDPM-12	NKxA_74	M	15,02	17,81	78,19	29,42	49,91	48,00
69	F6MLSSDPM-26	AxNK_05	R	6,53	12,04	12,11	11,69	54,13	50,31
70	F6MLSSDPM-26	AxNK_17	R	8,59	5,06	16,49	6,74	51,17	44,93
71	F6MLSSDPM-26	AxNK_59	R	5,17	5,63	12,13	5,99	52,31	49,44
72	F6MLSSDPM-26	AxNK_62	R	5,98	6,68	9,80	7,70	55,71	47,11
73	F6MLSSDPM-26	AxNK_15	M	29,26	25,90	77,82	36,10	50,43	44,77
74	F6MLSSDPM-26	AxNK_28	M	17,52	22,89	91,13	24,00	54,30	44,93
75	F6MLSSDPM-26	AxNK_61	M	21,23	31,81	94,37	32,63	51,85	47,89
76	F6MLSSDPM-26	AxNK_71	M	24,68	29,87	85,61	41,90	55,55	53,27
77	F6MLSSDPM-22	TxA_005	R	3,74	10,22	8,78	10,96	57,66	50,89
78	F6MLSSDPM-22	TxA_032	R	3,61	5,60	10,59	5,14	57,21	53,91
79	F6MLSSDPM-22	TxA_083	R	4,15	6,45	7,52	10,96	57,44	53,91
80	F6MLSSDPM-22	TxA_086	R	3,74	4,42	8,78	5,14	62,28	50,10
81	F6MLSSDPM-22	TxA_025	M	19,42	17,37	84,61	18,25	42,87	42,20
82	F6MLSSDPM-22	TxA_039	M	15,61	20,86	76,25	25,53	43,86	41,42
83	F6MLSSDPM-22	TxA_074	M	22,08	20,32	74,17	29,52	52,62	54,64
84	F6MLSSDPM-22	TxA_077	M	18,53	20,94	79,94	21,89	53,74	48,28
85	F6MLSSDPM-27	AxT_017	R	3,57	7,55	8,38	8,63	56,27	44,37
86	F6MLSSDPM-27	AxT_063	R	2,53	6,58	6,70	11,06	55,80	42,72
87	F6MLSSDPM-27	AxT_067	R	3,69	3,47	7,05	6,10	54,69	46,27
88	F6MLSSDPM-27	AxT_015	M	24,64	20,66	82,55	30,31	53,39	47,91

89	F6MLSSDPM-27	AxT_041	M	14,18	17,38	84,14	23,09	53,70	44,37
90	F6MLSSDPM-27	AxT_050	M	21,27	26,44	84,36	36,73	55,80	55,19

5.2 Arvbarhet og antall gener

Utrekning av arvbarhet i snever forstand (h^2) ga moderate til høye verdier både på Vollebekk og Staur. På Vollebekk var arvbarheten estimert fra 0,65 til 0,98. Verdiene var noe lavere på Staur, fra 0,68 til 0,89. Utreking av antall gener ga på Vollebekk et minimumsestimat fra 2,3 til 5,3 gener. For Staur ble de tilsvarende estimatene noe høyere, fra 3,2 til 5,7. I Tabell 7 er det gitt en oversikt over estimatene for arvbarhet og antall gener, for både Staur og Vollebekk. Det er et rimelig godt samsvar mellom de resiproke kryssingene.

Tabell 7: Oversikt over estimater for arvbarhet (arvbarhet i snever forstand) og minimum antall gener, for alle populasjoner ved Vollebekk og Staur.

Populasjon	Vollebekk		Staur	
	Arvbarhet (h^2)	Ant. gener (n)	Arvbarhet (h^2)	Ant. gener (n)
Avocet x Naxos	0,93	2,7	0,82	4,1
Naxos x Avocet	0,96	2,3	0,87	4,2
Avocet x NK93602	0,90	3,2	0,89	5,7
NK93602 x Avocet	0,94	3,6	0,83	4,4
Avocet x T9040	0,89	2,4	0,76	3,3
T9040 x Avocet	0,87	2,7	0,78	3,4
NK93602 x Naxos	0,86	3,0	0,68	3,2
Naxos x NK93602	0,97	3,1	0,80	5,2
NK93602 x T9040	0,88	5,3	0,82	5,0
T9040 x NK93602	0,86	4,1	0,77	4,0
Naxos x T9040	0,65	2,8	0,74	3,2

5.2.1 Naxos x Avocet-YrA

For de to kryssingene mellom Naxos og Avocet-YrA er det et estimat mellom 2 og 4 QTL. I tidligere undersøkelser er det vist at Avocet bidrar med minst et viktig QTL for mjøldoggesistens på kromosom 4BL. Dette har blitt beskrevet i en QTL-kartlegging i kryssingen mellom Saar og Avocet (Lillemo et al. 2008b). På grunnlag av dette kan det tenkes at Avocet i den resiproke kryssingen mellom Naxos x Avocet bidrar med minst ett gen. Naxos vil i det tilfellet ha bidratt med minst 2-3 QTL.

5.2.2 NK93602 x Avocet-YrA

Kryssingene mellom Avocet og NK93602 har estimater rundt 3-5 QTL. Ut ifra samme årsak som beskrevet over tenkes det at Avocet bidrar med ett QTL. NK93602 vil da i dette tilfellet bidra med minst 2-4 QTL.

5.2.3 T9040 x Avocet-YrA

For de resiproke kryssingene mellom Avocet og T9040 er det beregnet et estimat mellom 2 og 3 QTL. Hvis det tenkes at Avocet bidrar med ett QTL, vil T9040 her ha bidratt med minst 1-2 QTL.

5.2.4 Naxos x NK93602

Kryssingene mellom Naxos og NK93602 har genestimater rundt tre. Unntaket er Naxos x NK93602 på Staur som har et estimat i overkant av fem. Man ser ut ifra histogrammene (Figur 14 a og c) at ingen av linjene på Staur har høyere verdi enn 35 %, og det tyder på at Naxos og NK93602 har noen av resistensgenene til felles. Det har skjedd en spaltning mot mer mottagelig avkom enn foreldrene, slik at de to foreldrene også bidrar med ulike gen. Ut ifra genestimatene vil det være naturlig å tenke seg at Naxos og NK93602 bidrar med 1-2 komplementære QTL hver, i tillegg til at de har ett QTL til felles.

5.2.5 NK93602 x T9040

For de resiproke kryssingene mellom NK93602 og T9040 er genestimatene på 4-5 QTL. Histogrammene i Figur 15 antyder at NK93602 og T9040 har noen QTL til felles. Det kan tenkes at NK93602 og T9040 har et QTL til felles. Ut ifra kryssingene med Avocet kan det se ut til at NK93602 bidrar med flere QTL enn T9040. Hvis T9040 bidrar med ett komplementært QTL, vil NK93602 ha bidratt med minst 2-3 QTL i tillegg.

5.2.6 Naxos x T9040

For kryssingen mellom Naxos og T9040 er det et genestimat på rundt 3. Histogrammene i Figur 16 indikerer at Naxos og T9040 har både felles gener, samt komplementære gener. Hvis de har et QTL til felles vil foreldrene bidra med ett komplementært gen til hver.

5.2.7 Oppsummering

Analyseringen av genestimatene og histogrammene kan gi et bilde av hvor mange QTL de enkelte av foreldrene kan ha bidratt med. Ut ifra tidligere kartlegging i Avocet, vet man at Avocet har et viktig QTL. Det kan virke som om Naxos bidrar med minst 1-3 QTL, mens

T9040 kan være kilde til minst 1-2 QTL. Kryssingene med NK93602 har noe høyere genestimer, og det kan se ut til at denne sorten bidrar med minst 2-4 QTL.

5.3 Signifikante markører

Etter at markøranalysen var gjennomført, ble det utført en t-test for å undersøke hvilke markører som var signifikante i forhold til de ulike kryssingene. Grensen for signifikans ble satt til $p < 0,05$. Signifikansnivået er videre delt inn i *** ($p < 0,001$), ** ($0,001 < p < 0,01$), og * ($0,01 < p < 0,05$). Tabell 8 gir en oversikt over p-verdien til alle markørene, for alle kryssingene. De resiproke kryssingene ble beregnet som en populasjon, da dette gir et sikrere beregningsgrunnlag. I tabellen er de signifikante markørene markert med gule felt. Markørene er videre gruppert etter sine respektive kromosom. Ut ifra allelinformasjonen etter markøranalysen, samt informasjon om kilden til markørene, er det mulig å si noe om hvem av foreldrene som har bidratt med resistens på det aktuelle QTL-et i de ulike kryssingene. Denne informasjonen er også gjengitt i Tabell 8.

Tabell 8: Beregnede p-verdier, for alle markører i de forskjellige kryssingene. Gule felt indikerer signifikans. Signifikansen er videre delt inn i *, ** og *, henholdsvis for p<0,001, p<0,01 og p<0,05. R=resistenskilde, m = monomorf markør, x = ikke resultat.**

NxA/AxN		NKxA/AxNK		TxA/AxT		NxNK/NKxN		NKxT/TxNK		NxT		
	R		R		R		R		R		R	
1A												
cnl137	0,007**	N	m		0,010*	T	0,199		0,043*	T	m	
gwm33	0,007**	N	X		X		0,122		0,003**	T	0,638	
Ksum117a+b	0,003**	N	1,000		0,043*	T	0,433		m		0,464	
Ksum117c	0,001**	N	0,179		0,043*	T	m		0,156		0,464	
UP3B/1A	0,000***	N	m		0,010*	T	0,102		0,304		0,05	
1BL												
wmc44	0,010*	N	0,008**	NK	0,263		m		0,723		0,052	
ncw-1V	0,007**	N	0,000***	NK	0,043*	T	m		m		m	
CJ958400	0,003**	N	0,000***	NK	0,043*	T	m		m		m	
hbe248	0,003**	N	0,000***	NK	0,052		0,052		0,279		m	
csLV46G22	0,013*	N	0,000***	NK	0,043*	T	m		m		m	
3AS												
barc310	0,069		0,099		0,154		0,030*	NK	0,005**	NK	0,079	
barc321	0,001**	N?	0,491		0,198		0,013*	NK	m		0,156	
gwm757	m		0,179		m		0,179		0,043*	NK	m	
4BL												
gwm251	0,013*	A	m		0,032*	A	0,183		0,464		0,464	
gwm375	0,013*	A	m		0,011*	A	0,774		0,464		0,464	
gwm149	m		m		0,032*	A	m		1,000		0,464	
5A												
gwm617b	0,437		1,000		0,178		0,045*	NK	0,034*	NK	m	
wmc327	0,307		0,179		0,083		1,000		0,156		m	
7DS (Lr34)												
swm10	1,000		m		m		0,347		m		0,001**	N
gwm1220	0,729		m		0,464		0,179		m		0,005**	N
2BL												
gwm1267b	1,000		m		X		0,491		0,156		0,299	
mag548	X		X		0,433		0,05		0,043*	NK	0,172	
wmc441	0,491		0,491		0,058		m		m		m	
2BS-1												
barc200b	0,491		0,052		0,427		0,114		0,156		0,251	
2BS-2												
gwm410	m		m		0,557		m		0,156		m	
gwm148	X		0,003**	NK	0,638		0,097		m		0,043*	T
2DL												
gwm349	0,179		0,307		0,156		0,021*	NK	m		0,279	
wmc167	0,347		m		0,507		0,114		m		0,712	
gwm301	1,000		0,034	A	0,433		0,012*	NK	0,016*	NK	0,052	
cf50	0,052		0,102		m		0,774		0,011*	NK	0,464	
gwm265	0,179		0,491		m		0,087		0,156		1,000	
gwm320	0,052		m		0,813		1		m		0,464	
5AL												
wmc475a	m		0,179		m		1,000		0,156		m	
5BS												
barc128a	0,156		0,087		0,156		m		m		m	
gwm213	0,179		0,179		0,195		0,729		0,415		m	
barc74	0,052		0,303		1,000		0,179		0,507		1,000	
6BS												
gwm518	1,000		0,396		0,004**	T	0,179		1,000		m	
wmc494	0,404		0,774		0,044*	T	0,397		m		0,043*	N
7AL												
gwm428	0,491		0,729		0,195		0,056		0,712		X	
cfa2040a	0,052		0,179		0,156		m		1,000		0,021*	N
5D												
cf50	0,052		0,491		0,011*	A	0,131		0,763		m	
gwm174a	0,013*	N	0,244		0,652		0,052		0,712		0,279	
6A												
gwm427	m		m		0,156		0,021*	N	m		0,557	
gwm617a	m		1,000		0,156		m		0,043*	T	0,156	

5.3.1 Naxos x Avocet-YrA

For kryssingene mellom Naxos og Avocet er det signifikante markører på kromosom 1A, 1BL, 3AS, 4BL og 5D. Her kan det altså se ut til at 5 QTL har kommet til uttrykk.

- For kromosom 1A er alle markørene signifikante (cni137, gwm33, ksum117b, Ksum117c, UP3B/1A). Disse markørene er hentet fra QTL kartleggingen i Naxos x SH3/CBRD, og er gode markører for et QTL på kromosom 1A i Naxos. Dette er dermed en sikker indikasjon på at Naxos bidrar med et QTL på kromosom 1A i denne kryssingen.
- Alle markørene på kromosom 1BL er også signifikante (wmc44, ncw-1V, CJ958400, hbe48, csLV46G22). Disse markørene er hentet fra QTL kartleggingen i Saar x Avocet, der de er markører for et QTL på kromosom 1BL i Saar. Dette QTL-et samsvarer med lokuset *Lr46/Yr29*, med partielle resistensgener mot brunrust (*Puccinia triticina*) og gulrust (*P.sriiformis* f.sp *tritici*). Resistensen mot mjøldogg har blitt navngitt som *Pm39* (Lillemo et al. 2008b). Avocet-YrA er kjent for å være mottagelig mot alle tre soppene. De signifikante resultatene er dermed en sterk indikasjon på at Naxos har et QTL på kromosom 1BL, og at dette er *Lr46/Yr29/Pm39*.
- På kromosom 3AS er 1 av 3 markører signifikant (barc321). Markør gwm757 er monomorf i denne kryssingen. Barc321 er hentet fra kartleggingen i Avocet-YrA x Saar, for et QTL på kromosom 3AS i Saar. Da dette QTL-et ikke er kartlagt i Avocet-YrA, er det trolig at Naxos har bidratt med resistensen på dette kromosomet. Alleldataene kan derimot gi inntrykk av at de resistente linjene har allelet fra Avocet-YrA. Disse resultatene er derfor usikre.
- For kromosom 4BL er 2 av 3 markører signifikante (gwm251, gwm375). Markøren gwm149 er monomorf i denne kryssingen. Det er tidligere kartlagt at Avocet-YrA kan bidra med minst ett viktig QTL for mjøldogg resistens, og dette er kartlagt på kromosom 4BL. Markørene er hentet fra denne kartleggingen i Avocet x Saar. De signifikante resultatene er en videre bekreftelse på at Avocet har et QTL på dette kromosomet, og dette har blitt spaltet i kryssingen mellom Naxos og Avocet-YrA.

- Kromosom 5D har 1 av 2 markører signifikante (gwm174a), Markøren cfd6 ligger like over signifikansnivået. På grunn av tidligere QTL-kartlegginger i Avocet, er det trolig at QTL-et på kromosom 5D er nedarvet fra Naxos. Dette blir bekreftet av allelinformasjonen.

5.3.2 NK93602 x Avocet-YrA

For kryssingene mellom NK93602 og Avocet er det signifikante markører på kromosom 1BL, 2BS-2 og 2DL. Markørene har for denne populasjonen detektert 3 QTL.

- For kromosom 1BL er alle markørene signifikante (wmc44, ncw-1V, CJ958400, hbe48, csLV46G22). På bakgrunn av det som tidligere er kartlagt i Saar x Avocet gir dette sterke indikasjoner på at NK93602 inneholder et QTL på kromosom 1BL, og at dette samsvarer med *Lr46/Yr29/Pm39*. Dette bekreftes også av allelinformasjonen.
- På kromosom 2BS-2 er 1 av 2 markører signifikant (gwm148). Markøren gwm410 er monomorf i denne kryssingen. Allelinformasjonen bekrefter at dette kan være en indikasjon på at NK93602 inneholder et QTL på kromosom 2BS-2 og at dette har kommet til uttrykk i denne kryssingen. Ingen av de andre kryssingene med NK93602 har derimot signifikans for denne markøren, og det gjør resultatene noe usikre.
- For kromosom 2DL er 1 av 6 markører signifikant (gwm301). To av markørene er monomorfe i denne kryssingen (wmc167, gwm320). Dette gir et noe usikkert resultat. Markør gwm301 er hentet fra QTL kartleggingen i Folke x T2038. på bakgrunn av det som er kjent om Avocet-YrA er det naturlig å tenke at resistensen på dette QTL-et kommer fra NK93602. Utfra alleldataene ser det derimot ut til at de resistente linjene har fått allelet fra Avocet-YrA. Resultatene gir dermed ingen sikre indikasjoner.

5.3.3 T9040 x Avocet-YrA

Kryssingene mellom T9040 og Avocet har signifikante markører på kromosom 1A, 1BL, 4BL, 6BS og 5D. Markørene har altså detektert 6 QTL i denne populasjonen.

- Kromosom 1A har 4 av 5 signifikante markører (cni137, Ksum117b, Ksum117c, UP3B/1A). Markøren gwm33 ga ikke tolkbart resultat. Man har som nevnt over sett at

Avocet-YrA trolig ikke har bidratt med et QTL på kromosom 1A. Av den grunn kan det tenkes at T9040 har et QTL på kromosom 1A, og at det har kommet til uttrykk i kryssingen med Avocet-YrA.

- På kromosom 1BL er 3 av 5 markører signifikante (ncw-1V, CJ958400, csLV46G22). I tillegg ligger markør hbe48 akkurat på grensen til signifikans. På bakgrunn av det som er kartlagt rundt Avocet-YrA, gir disse resultatene sterke indikasjoner på at T9040 inneholder et QTL på 1BL, som samsvarer med *Lr46/Yr29/Pm39*. Dette bekreftes av alleinformasjonen.
- Alle tre markørene er signifikante for kromosom 4BL (gwm251, gwm375, gwm149). Disse resultatene er en bekreftelse på at Avocet innehar et QTL på kromosom 4BL, og at dette har spaltet i kryssingen med T9040.
- Kromosom 6BS har signifikante resultater for begge markørene (gwm518, wmc494). Disse markørene er hentet fra kartleggingen i Folke x T2038. Alleldataene indikerer at resistensen på dette QTL-et er nedarvet fra T9040.
- På kromosom 5D er 1 av 2 markører signifikante (cfd26). Ut ifra alleldataene kan det se ut til at de resistente linjene har allelet fra Avocet-YrA. Resultatene gir uansett ingen klare indikasjoner.

5.3.4 Naxos x NK93602

Den resiproke kryssingen mellom Naxos og NK93602 har signifikante markører på kromosom 3AS, 5A, 2DL og 6A. Markøranalysen tilsier altså at det har spaltet 4 QTL i denne populasjonen.

- For kromosom 1BL er 5 av 6 markører monomorfe for kryssingen mellom Naxos og NK93602. Dette er en videre indikasjon på at begge foreldrene har samme QTL på kromosom 1BL. Da begge foreldrene innehar det samme QTL-et vil alt avkom nedarve dette, og QTL-et vil ikke bidra med genetisk variasjon.
- For kromosom 3AS er 2 av tre markører signifikante (barc310, barc321). Ut ifra allelinformasjonen ser det ut til at NK93602 bidrar med et QTL på dette kromosomet

- Kromosom 5A har én signifikant markør (gwm617b). Ut ifra alleldataene kan det se ut til at QTL-et på kromosom 5A er nedarvet fra NK93602.
- På kromosom 2DL er 2 av 6 markører signifikante (gwm349, gwm301). Markørene er kartlagt for et QTL på kromosom 2DL i Folke x T2038. Alleldataene tilsier at resistensen på dette QTL-er nedarvet fra NK93602.
- Kromosom 6A har 1 av 2 signifikante markører(gwm427). Markøren gwm617a er monomorf for denne kryssingen. Ut ifra allelinformasjonen ser det ut til at resistensen for dette kromosomet er nedarvet fra Naxos.

5.3.5 NK93602 x T9040

Den resiproke kryssingen mellom NK93602 og T9040 har signifikante markører på kromosom 1A, 3AS, 5A, 2BL, 2DL og 6A. Her ser det altså ut til at 6 QTL har spaltet i denne populasjonen.

- For kromosom 1A er 2 av 5 markører signifikante (cni137, gwm33). Ut ifra alleldataene kan man se at QTL-et sannsynlig er nedarvet fra T9040, og at det har spaltet i kryssingen med NK93602.
- For kromosom 1BL er 3 av 5 markører monomorfe for denne kryssingen. Dette kan være en videre indikasjon på at både NK93602 og T9040 inneholder et QTL på kromosom 1BL.
- På kromosom 3AS er 2 av 3 markører signifikante (barc310, gwm757). Markøren barc321 er monomorf for denne kryssingen. Markørene er hentet fra QTL-karteleggingen i Avocet x Saar. På bakgrunn av alleldataene tilsier det at resistensen her er nedarvet fra NK93602.
- For kromosom 5A er 1 av 2 markører signifikante (gwm617b). Alleldataene kan tilsi at QTL-et er nedarvet fra NK93602. Denne indikasjon blir sterkere ved at også NK93602xNaxo ser ut til å ha nedarvet resistens fra NK93602 på dette kromosomet.

- Kromosom 2BL har en signifikant markør (mag548). Alleldataene antyder at resistensen er nedarvet fra NK93602. Ingen av de andre kryssingene har derimot signifikans for denne markøren. Signifikansnivået er lavt og det gir ingen klare indikasjoner.
- For kromosom 2DL er 2 av 6 markører signifikante (gwm301, cfd50). Tre av markørene er monomorfe for denne kryssingen. Ut ifra alleldataene kan det tyde på at dette QTL-er nedarvet fra NK93602.
- Kromosom 6A har en signifikant markør (gwm617a). Ut ifra de foreliggende alleldataene ser det ut til at T9040 kan ha bidratt med dette QTL-et. Markøren er derimot ikke signifikant for noen av de andre kryssingene. Signifikansnivåer gir heller ikke klare indikasjoner.

5.3.6 Naxos x T9040

Kryssingen mellom Naxos og T9040 har signifikante markører på kromosom 7DS, 2BS-2, 6BS og 7AL. Dette tilsier at 4 QTL har kommet til uttrykk i denne kryssingen.

- På kromosom 1BL er 4 av 5 markører monomorfe for denne kryssingen. Dette kan være en bekreftelse på at både Naxos og T9040 inneholder et QTL på kromosom 1BL.
- Kromosom 7DS har to signifikante markører (swm10, gwm1220). Ut fra alleldataene for markørene kan det se ut til at dette QTL-et er nedarvet fra Naxos. Disse markørene er hentet fra QTL-kartleggingen i Saar x Avocet, og er markøre for *Lr34/Yr18/Pm38*. Ingen av foreldresortene i dette forsøket inneholder dette QTL-et. Derimot er det kartlagt et annet QTL på samme område på Naxos i en populasjon fra Naxos x SHA3/CBRD. (Lu et. al. upublisert). Disse resultatene bekrefter dermed at Naxos har et QTL på samme område som *Lr34/Yr18/Pm38*.
- På kromosom 2BS-2 er det en signifikant markør (gwm148). Markøren gwm410 er monomorf for denne kryssingen. Ut ifra alleldataene kan det tyde på at T9040 har bidratt med dette QTL-et. Signifikansnivået gir derimot ingen sterke indikasjoner.

- På kromosom 6BS er markør wmc494 signifikant. Ut ifra alleldataene ser det ut til at dette QTL-et nedarvet fra Naxos. Signifikansnivået gir derimot ingen klare indikasjoner.
- For kromosom 7AL er en markør signifikant (cfa2040a). Utfra alleldataene kan det se ut til at dette QTL-et er nedarvet fra Naxos. For kryssingen Naxos x Avocet-YrA ligger denne markøren like under signifikansnivået, og det kan også være en antydning på at Naxos innehar et QTL på kromosom 7AL.

5.4 Oppsummering av resultater

En oppsummering av markøranalysene er sammenfattet i Tabell 9. Tabellen viser at antall detekterte QTL etter markøranalysen, stemmer bra overens med genestimatene. Hvilke QTL som har signifikante markører for den enkelte foreldresort, varierer derimot i de ulike kryssingene.

Tabell 9: Sammenstilling av antall QTL fra den enkelte foreldresort i de ulike kryssingene. Hvilke QTL dette gjelder er gjengitt for hver av foreldrene. n= antall forventede QTL på bakgrunn av genestimatene. A=Avocet-YrA, N=Naxos, NK=NK93602, T=T9040.

	NxA	n	NKxA	n	TxA	n	NKxN	n	NKxT	n	NxT	n
A	4BL	1	0	1	4BL	1						
N	1A	2-3					6A	1-3			7DS	2
	1BL										7AL	
NK			1BL	2-4			3AS	1-3	3AS	2-4		
			2BS-2				5A		5A			
							2DL		2DL			
T					1A	1-2			1A	1-2	(2BS-2)	2
					1BL							
					6BS							

Avocet-YrA: Avocet-YrA bidrar med minst ett QTL, og dette er detektert på kromosom 4BL. Dette er en bekreftelse på kartleggingen som tidligere er utført i Avocet-YrA x Saar.

Naxos: De mest signifikante QTL-ene som er funnet for Naxos ligger på kromosom 1A, 1BL og 7DS. Markørene på kromosom 1A er hentet fra kryssingen Naxos x CH3/CBRD, og de signifikante resultatene bekrefter at Naxos innehar et QTL for mjøldoggesistens på kromosom 1A. De signifikante markørene på kromosom 1BL er sterke indikasjoner på at

Naxos inneholder et QTL som sammenfaller med *Lr46/Yr29/Pm39*. For kromosom 7DS er det kartlagt et nytt QTL i Naxos på samme område som *Lr34/Yr18/Pm38* (Lu et. al. upublisert). De signifikante markørene på kromosom 7DS er en bekreftelse av denne kartleggingen. I tillegg er det signifikante resultater på kromosom 6A og 2AL.

NK93602: Markørene på kromosom 1BL har høye signifikante verdier, og det gir sterke indikasjoner på at NK93602 har et QTL som sammenfaller med *Lr46/Yr29/Pm39*. Det kan også være indikasjoner på at NK93602 inneholder QTL for mjøldoggresistens på kromosom 3AS, 5A, 2DL og 2BS-2.

T9040: De signifikante markørene på kromosom 1BL, er de viktigste resultatene for T9040. Signifikansnivået er noe lavt, men det gir en klar pekepinn på at T9040 har et QTL på kromosom 1BL, og at dette sammenfaller med *Lr46/Yr29/Pm39*. Resultatene kan også indikere at T9040 har QTL på kromosom 1A og 6BS.

Tabell 10 gir en oversikt over de viktigste QTL-ene for hver foreldresort som er indikert i dette forsøket. Dette viser at både Naxos, NK93602 og T9040 trolig har et QTL på kromosom 1B. Resultatene kan indikere at noen av foreldrene i flere tilfeller har felles QTL, men i tillegg har de komplementære gener.

Tabell 10: Oversikt over de viktigste QTL-ene for hver foreldresort.

F	Kromosom						
Avocet-YrA	4BL						
Naxos	1A	1BL					7DS
NK93602		1BL	2BS-2	2DL	3AS	5A	
T9040	1A	1BL					6BS

6 Diskusjon

6.1 Arvbarhet og antall gener

Genestimatene som er angitt i Tabell 7 gir et bilde av hvor mange QTL som er viktige for mjøldoggresistensen i de ulike kryssingene. Det er viktig å påpeke at disse beregningene kun er et estimat for et minimum antall, og at det aktuelle antallet gjerne kan være høyere.

Noe av grunnlaget for at denne beregningen kan benyttes er at alle locus har lik effekt. Dette er derimot lite sannsynlig. Det er flere undersøkelser som viser at de ulike QTL kan ha ulik effekt (Keller et al. 1999b), (Mingeot et al. 2002), (Liang et al. 2006). Det er dermed stor sannsynlighet at det finnes flere gener som kan forklare resistensen i de ulike kryssingene.

Det er gjort flere studier for å kartlegge hvor mange gener som styrer den partielle mjøldogg resistensen i hvete. I en populasjon fra kryssingen Avocet-YrA x Saar fant Lillemo et. al et estimat på minimum fire gener (Lillemo et al. 2006). I følge Das og Griffey styres den partielle mjøldoggresistensen i høsthvetesortene House og Redcoat av to til tre gener (Das & Griffey 1994). Genestimatene for høstgvetesortene Knox 62 og Massey indikerer også to til tre gener (Griffey & Das 1994). Genestimatene fra kryssingene i dette forsøket, ser altså ut til å samsvare ganske bra med estimatene som er gjort i tidligere forsøk.

Genestimatene er generelt høyere for populasjonene på Staur enn på Vollebekk. Eneste unntaket er for de resiproke kryssingene mellom NK9360 x T9040. Denne forskjellen kan delvis forklares ved at det er to forskjellige personer som utførte noteringene som ligger bak estimatene. En annen viktig faktor kan være forskjellen mellom mjøldoggpulasjonene for de to områdene. Helge Skinnes har tidligere beskrevet denne forskjellen mellom populasjonene rundt Mjøsa, og populasjoner rundt Oslo. Rundt Mjøsa er det ofte et stabilt snødekke, slik at mjøldoggen overlever. Dette snødekket uteblir ofte rundt det sørligere dyrkningsområdet, slik at soppen ikke overlever. Resultatet blir at soppen rundt Mjøsområdet lettere tilpasser seg de dyrkede sortene. Rundt Oslo-området må derimot ny smitte fraktes hvert år fra sør. Man har sett at resistensen i nye sorter raskere brytes i Mjøsområdet, sammenlignet med områder lenger sør (Skinnes 2002). De siste årene har derimot snøforholdene vært mer stabile også rundt Oslo, slik at populasjonen her også drar nytte av den kjønna reproduksjonen.

Infeksjonsnivået for Vollebekk var også mye høyere enn for Staur, og det kan være en viktig årsak til de ulike genestimatene. Angrepet av mjøldogg på Vollebekk kom opp i 100 % på den mottagelige sorten Avocet-YrA, mens angrepet bare ble registrert til 45 % på Staur. Under et høyt smittetrykk vil gener med liten effekt bli maskert. Dette kan være en viktig årsak til at genestimatene er høyere på Staur enn på Vollebekk.

Estimatene for arvbarhet i snever forstand er moderate til høye. For Vollebekk er disse estimatene fra 0,65 til 0,97, mens de på Staur er noe lavere fra 0,68 til 0,89. Et høyt smittetrykk på Vollebekk fører til at miljøeffektene i mindre grad påvirker det fenotypiske uttrykket her.

Avocet-YrA, Naxos, NK93602 og T9040 er tidligere testet for rasespesifikk resistens. Lillemo et. al testet flere hvetesorter mot 20 ulike isolater av mjøldoggsoppen. Naxos, Avocet-YrA og NK93602 var alle her mottagelig mot alle mjøldoggisolatene, på småplantestadiet (Lillemo, M. et al. 2010b). Dette skulle tilsi at disse sortene ikke inneholder noen kjente gen for rasespesifikk resistens. Sortene har i tillegg vist seg å ha partiell resistens ute i felt (Lillemo, M. et al. 2010b). I samme undersøkelse viser T9040 forskjellig reaksjon mot noen av mjøldoggisolatene. Og dermed er det trolig at T9040 inneholder rasespesifikke resistensgener. Med bakgrunn i histogrammene i Figur 11 - Figur 16 ser det derimot ikke ut til at noen av de rasespesifikke genene har kommet til uttrykk i kryssingene her. Lombnæs undersøkte i sin hovedfagsoppgave blant annet T9040 mot 10 mjøldoggisolater, og den viste ingen rasespesifikk resistens (Lombnæs, Peder. 1995).

Histogrammene er tilnærmet normalfordelte, uten noen tydelige topper. Toppene som antydes i noen histogram skyldes helst måten plantematerialet er scoret på, da det er vanskelig å skille mellom ulike dekningsgrader ved store angrep.

Avocet-YrA, Naxos, NK93602 og T9040 har alle komplementære gener for resistens. Ved kryssing av disse vil man derfor forvente å få ut avkom med flere genkombinasjoner. Dette ser vi tydelig i histogrammene i Figur 11-Figur 16, der vi ser tendenser til transgressiv spalting.

6.2 Signifikante markører

Ved hjelp av markøranalysen ble det detektert QTL på flere kromosom. Informasjon om kilden til markørene, samt alleldataene gjorde det mulig å vurdere hvem av foreldresortene

som har bidratt med de aktuelle QTL-ene. Disse resultatene er gjengitt i Tabell 8. På bakgrunn av dette kan man få en oversikt over hvilke QTL de enkelte foreldresortene bidrar med.

Det er ikke mange nordiske hvetesorter som er kartlagt for partiell mjøldoggresistens. Det er dermed viktig å verifisere molekulære markører til bruk i det norske foredlingsmateriale. Markørene som gir sterke signifikante resultater i dette forsøket kan således være et viktig verktøy i foredlingsarbeidet.

Man har sett i felt at Naxos, NK93602 og T9040 har vist gode partielle resistensegenskaper mot mjøldogg. Det er derimot ikke kartlagt noen partielle resistensgener i NK93602 og T9040. Dette forsøket viser at disse tre foreldresortene alle har komplementære gener for partiell resistens, og de alle vil være viktige kilder i foredlingen.

Markøranalysene viser i tillegg at Naxos, NK93602 og T9040 inneholder felles partielle resistensgener. En viktig indikasjon er resultatene for kromosom 1BL, der Naxos, NK93602 og T9040 har sterke signifikante resultater. Markørene for dette kromosomet er hentet fra QTL kartleggingen i Saar x Avocet-YrA, der de er kartlagt som markører for et QTL som samsvarer med *Lr46/Yr29/Pm39* (Lillemo et al. 2008b). Dette locuset er kjent for god partiell resistens mot brunrust (*Puccinia triticina*) og gulrust (*P.striiformis* f.sp *tritici*). Denne samlokaliseringen av gener er også kartlagt for *Lr34/Yr18/Pm38* på kromosom 7DS, men foreldresortene i dette forsøket innehar ikke dette QTL-et. Lillemo et al. fant høy korrelasjon mellom disse sjukdommene, og QTL kartlegging indikerer at resistens mot disse tre biotrofe soppene kan styres av noen felles gener (Lillemo et al. 2008b). Denne samlokaliseringen av partielle gener for resistens mot tre sjukdommer, letter foredlingsarbeidet mot disse biotrofe soppene. Sorter med denne partielle resistensen, vil være viktige resistenskilder i foredlingsarbeidet. Resultatene fra dette forsøket gir sterke indikasjoner på at Naxos, NK93602 og T9040 er viktige kilder til god partiell resistens for tre ulike sopper.

Planter som innehar *Lr46/Yr29/Pm39* og *Lr34/Yr18/Pm38* genene vil få en tidlig visning ytterst på bladspissene, såkalt bladspissnekrose. Dette vil skje 1-2 uker etter blomstring (Rosewarne et al. 2006). Dette er en viktig fenotypisk markør, og letter seleksjonen av linjer med disse genene.

For å få sikrere resultater burde man i markøranalysen tatt med flere linjer fra hver populasjon. I dette forsøket er det analysert 14 eller 16 linjer fra hver kryssing. Dette antallet burde vært høyere, for å unngå flere av de signifikante resultatene som skyldes tilfeldigheter.

Analysen har likevel påvist flere QTL med høy grad av sikkerhet, og indikerer flere som det er verdt å undersøke videre.

7 Konklusjon

Resultatene fra denne oppgaven bekrefter at Naxos, NK93602 og T9040 er gode kilder til partiell resistens mot mjøldogg. Alle tre sortene har komplementære resistensgener, og vil være viktige i foredlingen av nye norske hvetesorter. Markøranalysene gir indikasjoner for flere QTL, og de signifikante markørene kan være viktige i markørassistert seleksjon for partiell mjøldoggresistens. Disse markørene kan være viktige verktøy for å identifisere linjer med gode resistensgener, og dermed sikre en oppbygging av nye sorter med partiell resistens.

Markøranalysene gir indikasjoner for flere QTL for de ulike linjene. Resultatene bekrefter at Avocet-YrA har et QTL på kromosom 4BL. Naxos har i tillegg gode indikasjoner for QTL på kromosom 1A og 7DS. NK93602 har gode signifikante resultater for kromosom 3AS, 5A, 2DL og 2BS-2. T9040 har i tillegg signifikante resultater for QTL på kromosom 1A og 6BS. De signifikante markørene knyttet til disse QTL-ene kan være nyttige redskap i markørassistert seleksjon for partiell mjøldoggresistens basert på disse resistenskildene.

De signifikante resultatene gir i tillegg sterke indikasjoner på at Naxos, NK93602 og T9040 alle innehar et QTL på kromosom 1BL. Dette samsvaret med det tidligere kartlagte *Lr46/Yr29/Pm39* genet. Dette locuset er kjent for gode partielle gener mot brunrust (*Puccinia triticina*), gulrust (*P.sriiformis* f.sp *tritici*) og mjøldogg (*Blumeria graminis* f.sp *tritici*). Naxos, NK93602 og T9040 representeres således kilder for partiell resistens mot tre viktige biotrofe sopper. Bruken av disse tre linjene i foredlingsprogrammet kan være et steg i riktig retning for foredling av norsk hvete med varig resistens mot mjøldogg.

8 Referanser

- Baluska, F., Bacigalova, K., Oud, J. L., Hauskrecht, M. & Kubica, S. (1995). RAPID REORGANIZATION OF MICROTUBULAR CYTOSKELETON ACCOMPANIES EARLY CHANGES IN NUCLEAR PLOIDY AND CHROMATIN STRUCTURE IN POSTMITOTIC CELLS OF BARLEY LEAVES INFECTED WITH POWDERY MILDEW. *Protoplasma*, 185 (3-4): 140-151.
- Belanger, R. R., Bushnell, W. R., Dik, A. J. & Carver, T. L. W. (2002). *The Powdery Mildew, a comprehensive treatise*. St. Paul, Minnesota: The American Phytopathological Society.
- Blanco, A., Gadaleta, A., Cenci, A., Carluccio, A. V., Abdelbacki, A. M. M. & Simeone, R. (2008). Molecular mapping of the novel powdery mildew resistance gene Pm36 introgressed from *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* in durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 117 (1): 135-142.
- Bougot, Y., Lemoine, J., Pavoine, M. T., Guyomar'ch, H., Gautier, V., Muranty, H. & Barloy, D. (2006). A major QTL effect controlling resistance to powdery mildew in winter wheat at the adult plant stage. *Plant Breeding*, 125 (6): 550-556.
- Brodal, G., Henriksen, B. & Sundheim, L. (2009). Sjukdommer i korn, oljevekster og kjernebelgvekster. I: Brandsæter, L. O., Mangerud, K., Birkenes, S. M., Brodal, G. & Andersen, A. (red.) b. Fokus 4 *Plantevern og plantehelse i økologisk landbruk*, s. 107-147. Ås: Bioforsk.
- Büschges, R., Hollricher, K., Panstruga, R., Simons, G., Wolter, M., Frijters, A., van Daelen, R., van der Lee, T., Diergaarde, P., Groenendijk, J., et al. (1997). The Barley Mlo Gene: A Novel Control Element of Plant Pathogen Resistance. *Cell*, 88 (5): 695-705.
- Chambers, G. K. & MacAvoy, E. S. (2000). Microsatellites: consensus and controversy. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology*, 126 (4): 455-476.
- Chantret, N., Sourdille, P., Roder, M., Tavaud, M., Bernard, M. & Doussinault, G. (2000). Location and mapping of the powdery mildew resistance gene MIRE and detection of a resistance QTL by bulked segregant analysis (BSA) with microsatellites in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 100 (8): 1217-1224.
- Chaure, P., Spanu, P. & Gurr, S. J. (2002). DNA-mediated transformation of *Blumeria graminis* f.sp *hordei*. I: Bèlanger, R., Bushnell, W. R., Dik, A. J. & Carver, T. L. W. (red.) *Powdery mildew. A comprehensive treatise*, s. 100-106: The American Phytopathological Society.
- Collins, N. C., Sadanandom, A. & Sculze-Lefert, P. (2002). Genes and Molecular Mechanisms Controlling Powdery Mildew Resistance in Barley. I: Bèlanger, R., Bushnell, W. R., Dik, A. J. & Carver, T. L. W. (red.) *The Powdery Mildews, A Comprehensive Treatise*, s. 134-145. St. Paul, Minnesota, USA: The American Phytopathological Society.
- Das, M. K. & Griffey, C. A. (1994). Heritability and number of genes governing adult-plant resistance to powdery mildew in Houser and Redcoat winter wheats. *Phytology*, 84: 406-409.
- Dodds, P. N. & Rathjen, J. P. (2010). Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. *Nature Reviews Genetics*, 11 (8): 539-548.
- Gauslaa, Y. & Sæbø, B. (1995). *Forelesninger i lavere planters systematikk*. Ås: Landbruksbokhandelen.
- Green, J. R., Carver, T. L. W. & Gurr, S. J. (2002). The formation and function of infection and feeding structures. I: Bèlanger, R., Bushnell, W. R., Dik, A. J. & Carver, T. L. W. (red.) *Powdery mildew. A comprehensive treatise*, s. 66-82. St. Paul, Minnesota, USA: The American Phytopathological Society.
- Griffey, C. A. & Das, M. K. (1994). Inheritance of Adult-Plant Resistance to Powdery Mildew in Knox 62 and Massey Winter Wheats. *Crop Sci.*, 34 (3): 641-646.
- He, R. L., Chang, Z. J., Yang, Z. J., Yuan, Z. Y., Zhan, H. X., Zhang, X. J. & Liu, J. X. (2009). Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene Pm43 introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 118 (6): 1173-1180.

- Hofsvang, T. & Heggen, H. E. (2005). *Plantevern i korn, integrert bekjempelse*. 2. utgave utg.: Landbruksforlaget.
- Hsam, S. L. K. & Zeller, F. J. (2002). Breeding for powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L). I: Bèlanger, R., Bushnell, W. R., Dik, A. J. & Carver, T. L. W. (red.) *The Powdery Mildew, A Comprehensive Treatise*, s. 219-238. St. Paul, Minnesota, USA: The American Phytopathological Society.
- Hua, W., Liu, Z. J., Zhu, J., Xie, C. J., Yang, T. M., Zhou, Y. L., Duan, X. Y., Sun, Q. X. & Liu, Z. Y. (2009). Identification and genetic mapping of pm42, a new recessive wheat powdery mildew resistance gene derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*). *Theoretical and Applied Genetics*, 119 (2): 223-230.
- Huang, X. Q. & Roder, M. S. (2004). Molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat: A review. *Euphytica*, 137 (2): 203-223.
- Johnson, J. W., Baenziger, P. S., Yamazaki, W. T. & Smith, R. T. (1979). Effects of powdery mildew on yield and quality of isogenic lines of chancellor wheat. *Crop Science*, 19: 349-352.
- Jones, J. D. G. & Dangl, J. L. (2006). The plant immune system. *Nature*, 444 (7117): 323-329.
- Jones, N., Ougham, H., Thomas, H. & Pasakinskiene, I. (2009). Markers and mapping revisited: finding your gene. *New Phytologist*, 183 (4): 935-966.
- Jorgensen, J. H. (1992). DISCOVERY, CHARACTERIZATION AND EXPLOITATION OF MLO POWDERY MILDEW RESISTANCE IN BARLEY. *Euphytica*, 63 (1-2): 141-152.
- Keller, M., Karutz, C., Schmid, J. E., Stamp, P., Winzeler, M., Keller, B. & Messmer, M. M. (1999a). Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat x spelt population. *Theoretical and Applied Genetics*, 98 (6-7): 1171-1182.
- Keller, M., Keller, B., Schachermayr, G., Winzeler, M., Schmid, J. E., Stamp, P. & Messmer, M. M. (1999b). Quantitative trait loci for resistance against powdery mildew in a segregating wheat x spelt population. *Theoretical and Applied Genetics*, 98 (6-7): 903-912.
- Kunoh, H., Ishizaki, H. & Nakaya, K. (1977). CYTOLOGICAL STUDIES OF EARLY STAGES OF POWDERY MILDEW IN BARLEY AND WHEAT LEAVES .2. SIGNIFICANCE OF PRIMARY GERM TUBE OF ERYSPHE-GRAMINIS ON BARLEY LEAVES. *Physiological Plant Pathology*, 10 (2): 191-&.
- Kunoh, H. (2002). Localized induction of accessibility and inaccessibility by powdery mildew. I: Bèlanger, R., Bushnell, W. R., Dik, A. J. & Carver, T. L. W. (red.) *Powdery mildew. A comprehensive treatise*, s. 126-133: The American Phytopathological Society.
- Kwok, P. Y., Deng, Q., Zakeri, H., Taylor, S. L. & Nickerson, D. A. (1996). Increasing the information content of STS-based genome maps: Identifying polymorphisms in mapped STSs. *Genomics*, 31 (1): 123-126.
- Lan, C. X., Liang, S. S., Wang, Z. L., Yan, J., Zhang, Y., Xia, X. C. & He, Z. H. (2009). Quantitative Trait Loci Mapping for Adult-Plant Resistance to Powdery Mildew in Chinese Wheat Cultivar Bainong 64. *Phytopathology*, 99 (10): 1121-1126.
- Lan, C. X., Ni, X. W., Yan, J., Zhang, Y., Xia, X. C., Chen, X. M. & He, Z. H. (2010). Quantitative trait loci mapping of adult-plant resistance to powdery mildew in Chinese wheat cultivar Lumai 21. *Molecular Breeding*, 25 (4): 615-622.
- Leierstam, B. (1972). Studies in powdery mildew on wheat in Sweden - variability of virulence in *Erysiphe graminis* f.sp. due to genetic recombination and mutations. *Statens väkstskyddsanstalt, Sverige.*, Meddelan 15: 231-246.
- Li, G. Q., Fang, T. L., Zhang, H. T., Xie, C. J., Li, H. J., Yang, T. M., Nevo, E., Fahima, T., Sun, Q. X. & Liu, Z. Y. (2009). Molecular identification of a new powdery mildew resistance gene Pm41 on chromosome 3BL derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*). *Theoretical and Applied Genetics*, 119 (3): 531-539.
- Liang, S. S., Suenaga, K., He, Z. H., Wang, Z. L., Liu, H. Y., Wang, D. S., Singh, R. P., Sourdille, P. & Xia, X. C. (2006). Quantitative trait loci mapping for adult-plant resistance to powdery mildew in bread wheat. *Phytopathology*, 96 (7): 784-789.
- Lillemo, M., Skjinner, H., Singh, R. P. & van Ginkel, M. (2006). Genetic analysis of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Plant Disease*, 90 (2): 225-228.

- Lillemo, M., Asalf, B., Singh, R. P., Huerta-Espino, J., Chen, X. M., He, Z. H. & Bjornstad, A. (2008a). The adult plant rust resistance loci Lr34/Yr18 and Lr46/Yr29 are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Theoretical and Applied Genetics*, 116 (8): 1155-1166.
- Lillemo, M., Bjornstad, A. & Skinnnes, H. (2010a). *Molecular mapping of partial resistance to powdery mildew in winter wheat cultivar Folke*. Upublisert manuskript.
- Lillemo, M., Skinnnes, H. & Brown, J. K. M. (2010b). Race specific resistance to powdery mildew in Scandinavian wheat cultivars, breeding lines and introduced genotypes with partial resistance. *Plant Breeding*, 129 (3): 297-303.
- Lillemo, M. & Dieseth, J. A. (2011). *Wheat breeding in Norway*. Upublisert manuskript.
- Liu, S. X., Griffey, C. A. & Maroof, M. A. S. (2001). Identification of molecular markers associated with adult plant resistance to powdery mildew in common wheat cultivar Massey. *Crop Science*, 41 (4): 1268-1275.
- Lombnæs, P. (1995). *resistensforedling mot mjøldogg i hvete*. Ås: Norges Landbrukshøgskole, Institutt for Plantefag.
- Lombnæs, P. (1995). Resistensforedling mot mjøldogg i hvete. *Hovedoppgave, Institutt for plantefag*.
- Luo, P. G., Luo, H. Y., Chang, Z. J., Zhang, H. Y., Zhang, M. & Ren, Z. (2009). Characterization and chromosomal location of Pm40 in common wheat: a new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium*. *Theoretical and Applied Genetics*, 118 (6): 1059-1064.
- McCouch, S. R., Zhao, K. Y., Wright, M., Tung, C. W., Eban, K., Thomson, M., Reynolds, A., Wang, D., DeClerck, G., Ali, M. L., et al. (2010). Development of genome-wide SNP assays for rice. *Breeding Science*, 60 (5): 524-535.
- McDonald, B. A. & Linde, C. (2002). The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica*, 124: 163-180.
- McDonald, B. A. (2004). Population Genetics of Plant Pathogens. Tilgjengelig fra: <http://www.apsnet.org/edcenter/advanced/topics/PopGenetics/Pages/default.aspx>.
- Mingeot, D., Chantret, N., Baret, P. V., Dekeyser, A., Boukhatem, N., Sourdille, P., Doussinault, G. & Jacquemin, J. M. (2002). Mapping QTL involved in adult plant resistance to powdery mildew in the winter wheat line RE714 in two susceptible genetic backgrounds. *Plant Breeding*, 121 (2): 133-140.
- Miranda, L. M., Murphy, J. P., Marshall, D. & Leath, S. (2006). Pm34: a new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 113 (8): 1497-1504.
- Miranda, L. M., Murphy, J. P., Marshall, D., Cowger, C. & Leath, S. (2007). Chromosomal location of Pm35, a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 114 (8): 1451-1456.
- Moolhuijzen, P., Dunn, D. S., Bellgard, M., Carter, M., Jia, J., Kong, X., Gill, B. S., Feuillet, C., Breen, J. & Appels, R. (2007). Wheat genome structure and function: genome sequence data and the International Wheat Genome Sequencing Consortium. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58 (6): 470-475.
- Niks, R. E. & Lindhout, W. H. B. (2006). *Breeding for resistance against diseases and pests*: Wageningen University, laboratorium of plant breeding.
- O'Connell, R. J. & Panstruga, R. (2006). Tete a tete inside a plant cell: establishing compatibility between plants and biotrophic fungi and oomycetes. *New Phytologist*, 171 (4): 699-718.
- Perugini, L. D., Murphy, J. P., Marshall, D. & Brown-Guedira, G. (2008). Pm37, a new broadly effective powdery mildew resistance gene from *Triticum timopheevii*. *Theoretical and Applied Genetics*, 116 (3): 417-425.
- Peterson, R. F., Campbell, A. B. & Hannah, A. E. (1948). A DIAGRAMMATIC SCALE FOR ESTIMATING RUST INTENSITY ON LEAVES AND STEMS OF CEREALS. *Canadian Journal of Research Section C-Botanical Sciences*, 26 (5): 496-&.

- Ribaut, J. M., William, M., Khairallah, M., Worland, A. J. & Hoisington, D. (2001). Genetic Basis of Physiological Traits. I: Reynolds, Ortiz-Monasterio, J. L. & McNab, A. (red.) *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico: CIMMYT.
- Rosewarne, G. M., Singh, R. P., Huerta-Espino, J., William, H. M., Bouchet, S., Cloutier, S., McFadden, H. & Lagudah, E. S. (2006). Leaf tip necrosis, molecular markers and beta 1-proteasome subunits associated with the slow rusting resistance genes Lr46/Yr29. *Theoretical and Applied Genetics*, 112 (3): 500-508.
- Semagn, K., Bjornstad, A. & Ndjiondjop, M. N. (2006). An overview of molecular marker methods for plants. *African Journal of Biotechnology*, 5 (25): 2540-2568.
- Shaner, G. (1973). EVALUATION OF SLOW-MILDEWING RESISTANCE OF KNOX WHEAT IN FIELD. *Phytopathology*, 63 (7): 867-872.
- Skinnes, H. (2002). Breakdown of race specific resistance to powdery mildew in Norwegian wheat. *Cereal Rusts and Powdery Mildews Bulletin*, 30.
- Skinnes, H. (2003, 21-25. November 2002). *Durabel resistance to powdery mildew in European spring wheat*. EUCARPIA Cereal Section Meeting. From Biodiversity to Genomics: Breeding Strategies for Small Grain Cereals in the Third Millenium., Salsiomaggiore, Italia, s. 296-297.
- Somers, D. J., Isaac, P. & Edwards, K. (2004). A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 109 (6): 1105-1114.
- Sundheim, L. (1982). *Sjukdommar på korn og engvekstar*. Ås: Landbruksbokhandelen.
- Tucker, D. M., Griffey, C. A., Liu, S., Brown-Guedira, G., Marshall, D. S. & Maroof, M. A. S. (2007). Confirmation of three quantitative trait loci conferring adult plant resistance to powdery mildew in two winter wheat populations. *Euphytica*, 155 (1-2): 1-13.
- Vik, K. (1937). Melduggresistens hos vårhvete. *Melding fra Norges Landbrukshøgskole*, 17: 435-495.
- Wingbermuehle, W. J., Gustus, C. & Smith, K. P. (2004). Exploiting selective genotyping to study genetic diversity of resistance to *Fusarium* head blight in barley. *Theoretical and Applied Genetics*, 109 (6): 1160-1168.
- Wolfe, M. S. & Schwarzbach, E. (1978). Patterns of race changes in powdery mildew. *Annual review of Phytopathology*, 19: 159-180.
- Wright, S. (1968). *Evolution and genetics of populatipns*, b. Vol 1. Chicago: University of Chicago Press.
- Zeyen, R. J., Carver, T. L. W. & Lyngkjaer, M. F. L. (2002). Epidermal cell Papillae. I: Bèlanger, R., Bushnell, W. R., Dik, A. J. & Carver, T. L. W. (red.) *The Powdery Milderws, A Comprehensice Treatise*. St. Paul, Minnesota, USA: The American Phytopathological Society.
- Zhu, Z. D., Zhou, R. H., Kong, X. Y., Dong, Y. C. & Jia, J. Z. (2005). Microsatellite markers linked to 2 powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat. *Genome*, 48 (4): 585-590.

Vedlegg

Vedlegg 1: BLUP verdier (side 1-23)

Vedlegg 2: Alleldata etter markøranalyse

Vedlegg 1: BLUP-verdier

NxNK	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
NxNK_01	23,80	15,65	39,33	17,72	50,11	44,07
NxNK_02	5,24	9,66	5,76	10,10	48,51	47,31
NxNK_11	9,88	12,65	29,74	13,91	47,97	47,31
NxNK_12	8,01	10,09	29,87	12,48	47,36	46,12
NxNK_13	9,94	7,65	34,76	11,01	48,75	48,39
NxNK_14	5,12	10,65	10,28	17,10	46,84	45,15
NxNK_15	5,24	11,85	29,74	12,53	52,24	48,39
NxNK_16	28,44	14,97	68,11	20,26	47,97	44,33
NxNK_17	6,09	13,84	24,97	15,94	48,29	44,33
NxNK_18	5,24	10,84	39,33	18,10	46,91	46,12
NxNK_19	9,88	11,97	29,74	14,64	46,38	41,65
NxNK_20	1,52	6,66	5,76	6,30	47,97	44,07
NxNK_21	1,52	7,65	10,55	7,20	50,11	42,71
NxNK_22	1,52	4,66	5,76	4,91	49,04	48,39
NxNK_23	11,38	9,45	22,52	11,01	48,99	48,39
NxNK_24	7,53	8,97	12,73	9,02	47,25	46,12
NxNK_25	1,52		15,35		55,97	
NxNK_26	5,24		15,35		53,48	
NxNK_27	3,38	9,66	10,55	16,20	48,68	47,31
NxNK_28	3,38	7,65	5,76	7,20	48,68	48,39
NxNK_29	19,56	17,59	64,14	23,29	49,62	47,91
NxNK_30	31,60	24,63	73,93	32,96	49,97	48,12
NxNK_31	5,24	9,66	20,15	10,10	49,21	47,31
NxNK_32	3,20	6,66	12,73	6,30	47,19	44,07
NxNK_33	9,88		20,15		54,01	
NxNK_34	9,88	11,97	58,52	12,48	47,08	42,99
NxNK_35		8,22		8,15		42,99
NxNK_36		16,64		20,15		45,15
NxNK_37	5,24	10,65	10,55	7,20	45,57	45,15
NxNK_38	28,44	13,64	68,11	17,10	48,14	45,15
NxNK_39	5,24	7,65	5,76	7,20	53,48	49,20
NxNK_40	14,52	7,65	48,92	9,48	48,68	45,15
NxNK_41	7,09	15,65	29,74	16,20	51,34	47,31
NxNK_42	5,24	9,66	10,55	10,10	48,14	47,31
NxNK_43	1,52	4,47	5,76	3,83	52,41	46,12
NxNK_44	14,52	11,85	58,52	14,82	48,14	45,15
NxNK_46	5,24	4,66	5,76	3,39	54,01	48,39
NxNK_47	5,24	13,64	10,55	14,82	47,61	45,15
NxNK_49	19,16	19,46	77,70	24,58	50,90	47,91
NxNK_50	8,02	8,22	20,15	10,32	48,24	49,26
NxNK_51	5,24	6,35	10,55	9,02	49,84	46,12
NxNK_52	4,16	5,85	5,39	7,20	51,07	48,39
NxNK_53	5,12	10,65	5,39	8,72	49,97	45,15
NxNK_54	14,52	8,22	29,74	8,15	48,77	47,91
NxNK_55	11,38	11,97	29,87	14,64	49,97	46,12
NxNK_56	5,24	10,65	10,55	12,53	48,24	45,15
NxNK_57	5,24	6,66	10,55	10,10	53,04	47,31
NxNK_58	5,24	13,84	29,74	18,96	53,04	52,39
NxNK_59	4,16	7,65	7,83	7,20	50,03	54,06
NxNK_60	1,52	12,65	5,76	13,91	54,10	49,74
NxNK_61	5,12	6,66	10,28	6,30	50,84	47,31
NxNK_62	1,27	7,65	3,43	7,20	54,49	54,06

NxNK_63	9,88	15,44	29,74	18,62	46,64	48,39
NxNK_64	5,24	2,60	10,55	1,67	44,51	42,99
NxNK_65	5,24	10,65	20,15	14,82	51,44	48,39
NxNK_66	2,45	7,65	2,88	8,72	51,97	50,82
NxNK_67	5,12	7,65	5,39	11,01	55,36	58,92
NxNK_68	5,24	7,65	5,76	7,20	54,10	54,06
NxNK_69	19,16	16,64	68,11	27,76	50,11	45,15
NxNK_70	9,88	10,09	29,74	12,48	47,17	47,91
NxNK_71	6,57	7,65	12,73	11,01	46,90	48,39
A	50,00	32,50	90,00	40,00	56,14	53,00
N	5,00	3,50	12,50	3,50	43,93	46,00
NK	9,33	12,50	20,00	14,00	46,33	48,00
T	5,00	8,50	10,00	8,50	44,30	48,00

NxT	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
NxT_001	6,17	6,35	17,71	14,88	48,37	47,58
NxT_002	5,24	5,65	17,74	9,33	48,82	47,58
NxT_003	4,62	3,92	11,96	3,87	47,26	44,11
NxT_004	4,62	4,60	8,16	5,86	50,67	44,11
NxT_005		4,98		5,95		44,11
NxT_006	4,45	3,55	9,94	5,86	45,83	44,11
NxT_007		5,91		12,63		44,11
NxT_008	4,45	4,98	13,05	12,88	48,77	47,58
NxT_009	5,80	5,78	16,15	9,67	51,70	45,92
NxT_010	5,80	5,91	9,94	14,71	55,22	47,58
NxT_011	4,62	4,60	10,08	9,33	48,45	44,11
NxT_012	2,13	3,92	4,71	5,95	51,04	41,51
NxT_013	5,55	6,29	17,55	13,77	49,94	47,78
NxT_014	3,54	4,60	16,15	12,80	49,94	47,58
NxT_015	2,64	3,10	6,83	5,43	47,59	47,78
NxT_016	2,64	4,98	6,83	5,95	48,18	41,51
NxT_017	2,64	4,98	6,83	5,95	45,83	41,51
NxT_018	2,64	2,92	6,83	2,30	52,87	42,67
NxT_019	2,64	3,55	9,94	5,86	50,53	44,11
NxT_020	5,35	8,56	16,15	16,94	53,46	47,78
NxT_021	4,62	4,67	13,91	15,72	49,19	50,56
NxT_022	2,64	3,10	6,83	5,43	49,35	44,06
NxT_023	4,45	4,16	6,83	7,78	48,18	47,58
NxT_024	4,45	3,89	9,94	5,48	47,01	40,34
NxT_025	3,54	3,22	9,94	5,95	45,83	39,77
NxT_026	2,64	2,60	4,34	4,25	55,22	54,28
NxT_027	2,64	4,16	4,34	5,70	53,46	44,11
NxT_028	3,54	3,55	9,94	5,86	45,83	41,51
NxT_029	2,64	3,92	6,77	5,95	53,92	47,58
NxT_030	2,64	5,21	6,77	14,71	56,85	44,11
NxT_031	3,54	4,16	6,77	7,78	53,92	47,58
NxT_032	6,70	4,60	9,88	5,86	56,85	41,51
NxT_033						
NxT_034	5,35	6,35	22,32	9,33	47,47	41,51
NxT_035	4,45	4,16	9,88	7,78	45,12	41,51
NxT_036		5,91		12,63		47,58
NxT_037	4,45	5,00	9,88	9,67	50,40	45,92
NxT_038	3,54	2,84	6,77	5,43	51,57	47,78
NxT_039	4,45	3,61	9,88	4,20	48,05	45,92
NxT_040	4,00	4,60	6,21	5,86	51,69	41,51
NxT_041	2,64	3,55	9,88	12,80	49,81	44,11
NxT_042	2,75	3,55	6,21	5,86	49,85	50,19
NxT_043	4,45	4,16	16,10	5,70	47,47	47,58
NxT_044	2,64	3,22	6,77	5,95	45,12	41,51
NxT_045	4,45	7,66	16,10	12,63	47,47	41,51
NxT_046	3,54	4,22	9,88	5,58	51,57	47,78
NxT_047						44,06
NxT_048	5,35	4,67	16,10	13,67	48,05	44,11
NxT_049	3,54	4,98	6,77	5,95	55,68	47,58
NxT_050	3,54	2,41	9,88	5,70	53,92	44,11
NxT_051	4,45	4,60	16,10	12,80	46,88	41,51
NxT_052	4,62	4,16	10,08	7,78	45,12	42,67
NxT_053	4,45	3,89	6,77	4,25	46,88	42,67
NxT_054	3,54	3,44	10,19	4,35	45,69	41,51

NxT_055	5,24	4,16	10,04	5,70	45,04	44,11
NxT_056	3,54	4,16	7,08	5,70	50,38	39,41
NxT_057	3,54	3,61	7,08	5,43	45,10	49,17
NxT_058	3,54	3,61	7,08	4,20	48,03	47,58
NxT_059	2,64	3,92	4,59	8,03	40,41	50,19
NxT_060	3,37	3,11	6,05	5,70	48,83	
NxT_061						44,11
NxT_062	4,45	3,92	7,08	9,42	55,66	44,06
NxT_063	5,24	4,67	17,71	8,75	45,78	
NxT_064						44,11
NxT_065	4,45	4,98	7,08	5,95	54,49	45,92
NxT_066	5,55	4,39	17,74	11,16	48,45	47,78
NxT_067	4,00	2,92	10,04	6,80	53,91	39,77
NxT_068	2,64	3,92	4,59	5,95	53,90	
NxT_069						
NxT_070						
NxT_071		4,16		5,70		47,58
NxT_072	2,64	4,60	4,59	5,86	53,31	47,58
NxT_073						
NxT_074	4,45	4,60	8,32	5,86	49,79	41,51
NxT_075	4,45	2,60	7,08	5,48	45,10	41,27
NxT_076						
NxT_077		4,60		5,86		39,77
NxT_078	4,45	5,00	19,51	5,58	47,45	41,27
NxT_079	3,37	3,22	6,24	5,95	51,41	47,58
NxT_080	3,37	3,11	6,21	3,62	50,22	47,58
NxT_081	4,62	4,98	13,72	9,42	49,94	44,11
A	30,00	26,67	85,10	28,33	56,03	55,00
N	5,00	2,00	9,97	5,00	43,29	44,00
NK	10,00	8,33	20,10	10,00	48,03	48,00
T	5,00	6,00	9,95	8,33	46,48	48,00

NxA	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
NxA_001	19,54	5,01	48,46	11,21	58,74	40,78
NxA_002	7,19	14,07	21,73	15,36	60,89	44,27
NxA_003	11,27	14,07	40,07	19,50	61,58	41,67
NxA_004	7,10	10,59	11,34	19,50	57,84	47,07
NxA_005						
NxA_006	7,19	7,06	7,98	10,66	57,41	44,57
NxA_007	12,95	11,58	20,91	14,29	51,17	43,75
NxA_008	7,19	7,10	21,73	7,07	62,28	41,00
NxA_009	23,54	14,07	67,57	23,65	58,80	40,78
NxA_010	17,45		73,52		58,56	
NxA_011	7,19		21,73		54,62	
NxA_012	7,10	11,98	11,34	15,36	58,15	43,60
NxA_013	5,55	5,00	6,15	6,13	55,32	42,82
NxA_014	8,82	9,11	21,73	12,93	52,53	44,21
NxA_015	5,30	5,01	5,60	7,07	57,74	47,07
NxA_016	8,82	10,59	26,32	15,36	56,71	45,12
NxA_017						
NxA_018						
NxA_019						
NxA_020	3,91	7,10	4,32	7,07	58,80	47,74
NxA_021	17,45	16,17	54,38	23,65	54,96	41,67
NxA_022	23,54	18,56	67,57	26,53	49,75	45,61
NxA_023	11,27	13,63	40,07	19,73	59,41	51,07
NxA_024	7,19	10,59	30,90	15,36	58,80	48,59
NxA_025						
NxA_026						
NxA_027	19,45		85,91		56,79	
NxA_028	31,72	14,45	76,74	24,26	53,31	44,57
NxA_029						48,59
NxA_030	11,27	7,10	30,90	17,84	63,06	52,12
NxA_031	26,45	18,56	59,17	24,26	55,37	
NxA_032	11,27		12,57	2,92	48,44	47,74
NxA_033	2,60	3,61	2,73	19,50	60,30	50,35
NxA_034	15,36	17,56	17,15	40,22	58,19	47,07
NxA_035	48,07	21,05	85,91	19,50	54,01	42,52
NxA_036	23,54	17,56	76,74	11,21	55,40	47,74
NxA_037	7,19	7,10	7,98	7,07	55,40	41,00
NxA_038	7,19	5,01	7,98	24,26	59,58	45,61
NxA_039	31,72	17,33	76,74	11,21	54,71	50,35
NxA_040	11,27	7,10	58,40	7,07	55,23	44,27
NxA_041	9,64	7,10	12,57		54,01	
NxA_042	3,91		12,57	46,92	58,88	43,75
NxA_043	56,25	28,83	95,07	31,94	46,35	47,07
NxA_044	27,63	21,05	85,91	11,21	56,79	47,74
NxA_045	9,64	10,59	21,73	15,36	54,01	44,27
NxA_046	9,64	7,10	30,90	11,21	56,79	47,07
NxA_047	11,27	7,10	30,90	7,07	54,01	48,59
NxA_048	5,55	7,10	6,15	19,50	57,32	44,27
NxA_049	11,27	16,17	85,91		54,54	
NxA_050						
NxA_051	5,55		6,15		64,98	
NxA_052		14,07		19,50		49,68
NxA_053	19,45	5,00	58,40	12,93	48,27	42,82

NxA_054	5,55	4,18	7,98	6,13	54,54	47,93
NxA_055	64,43	22,67	95,07	30,15	49,66	43,75
NxA_056	26,45	7,10	56,78	11,21	55,37	47,74
NxA_057	23,54	17,56	76,74	23,65	53,84	48,59
NxA_058	2,60	2,95	4,64	2,50	51,58	45,61
NxA_059	23,54		49,24		56,62	
NxA_060	4,73	7,10	5,23	7,07	54,54	49,68
NxA_061	60,19	24,73	92,65	35,59	50,04	44,57
NxA_062	43,98	21,05	95,07	36,08	48,97	43,60
NxA_063	10,70	7,10	28,08	11,21	48,76	47,07
NxA_064	35,44	17,56	78,30	23,65	56,20	53,82
NxA_065	19,45	20,62	49,24	21,99	58,71	61,41
NxA_066	27,63	20,62	85,91	33,32	53,14	47,93
NxA_067	27,63	12,40	76,74	12,93	47,58	43,75
NxA_068	11,27	10,59	21,73	15,36	50,36	43,60
NxA_069	19,45	14,45	40,07	17,46	53,84	48,87
NxA_070	8,45	5,00	28,08	8,40	56,14	50,14
NxA_071	12,95	12,40	20,91	17,46	57,02	51,18
NxA_072	12,95	7,47	44,82	15,19	55,27	52,12
NxA_073	21,95	5,00	40,04	6,13	56,51	47,47
A	41,25	25,00	87,50	31,67	54,58	55,00
N	5,75	4,00	7,50	8,33	44,36	40,33
NK	12,50	10,00	20,00	11,67	47,33	46,67
T	5,00	4,00	8,50	6,67	44,89	44,00

NKxN	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
NKxN_01	8,19	7,30	22,06	8,12	48,90	44,81
NKxN_02	9,25	7,30	30,73	8,12	48,84	50,37
NKxN_03	6,30	6,73	24,35	7,33	53,84	47,99
NKxN_04	7,80	5,25	28,35	7,33	50,44	44,81
NKxN_05	4,55	7,30	17,57	8,12	51,34	47,99
NKxN_06	7,47	5,37	17,57	8,56	54,47	47,99
NKxN_07						
NKxN_08						
NKxN_09	3,75	7,30	18,25	12,72	51,98	50,37
NKxN_10	13,34	9,03	51,06	12,03	48,21	47,55
NKxN_11	8,17	9,19	40,47	15,87	54,29	47,99
NKxN_12	2,22	7,30	10,80	14,70	53,84	47,99
NKxN_13						
NKxN_14	7,50	5,72	17,18	6,87	50,71	41,80
NKxN_15	7,47		17,57		56,34	
NKxN_16	5,61	2,78	10,34	4,76	58,52	54,18
NKxN_17	16,25	14,69	64,61	24,55	53,84	44,81
NKxN_18	16,22	10,76	51,45	12,38	47,59	40,03
NKxN_19	13,30		37,90		45,08	
NKxN_20	7,50	5,37	17,18	6,59	54,47	47,99
NKxN_21	10,39	9,19	37,90	13,90	46,34	42,44
NKxN_22	23,82	9,76	68,07	17,98	45,82	44,81
NKxN_23	5,72	9,19	24,35	13,90	53,22	47,99
NKxN_24	8,67	6,73	37,51	7,33	56,97	44,81
NKxN_25	7,47	9,19	17,57	15,87	55,72	42,44
NKxN_26	5,22	4,43	12,19	6,74	55,44	49,32
NKxN_27	7,47	7,46	20,96	7,22	47,59	44,45
NKxN_28						
NKxN_29	7,80	6,73	24,31	10,61	49,67	44,81
NKxN_30						
NKxN_31	6,34	5,25	13,79	5,36	53,84	50,37
NKxN_32	10,92	12,76	39,79	21,70	53,90	47,99
NKxN_33	4,88	5,72	11,96	6,87	51,59	44,45
NKxN_34	5,72	5,82	27,74	8,12	47,59	44,81
NKxN_35	4,55	4,83	10,80	8,12	55,72	53,54
NKxN_36	7,47	5,81	44,68	10,39	53,22	46,22
NKxN_37	7,47	6,73	24,35	7,33	47,59	47,99
NKxN_38	18,29	9,76	59,99	14,70	50,05	47,99
NKxN_39	6,30	6,73	24,35	15,87	56,34	53,54
NKxN_40	6,06	5,82	14,92	8,12	49,46	47,99
NKxN_41	12,76	12,33	55,95	16,79	50,44	44,45
NKxN_42	13,06	18,63	52,19	27,76	55,09	54,18
NKxN_43	5,17	4,26	13,79	7,33	55,72	53,54
NKxN_44	7,09	4,83	11,96	11,41	47,75	47,99
NKxN_45	7,50	8,37	17,18	10,84	50,09	46,22
NKxN_46	7,50	5,82	13,79	6,15	52,59	47,99
NKxN_47	12,59	9,19	52,58	15,87	50,44	47,99
NKxN_48	6,06	2,78	14,92	3,96	45,71	43,13
NKxN_49	8,91	14,12	24,31	23,76	56,60	50,37
NKxN_50	10,15	7,83	38,64	11,19	50,09	47,99
NKxN_51	13,06	7,30	31,86	8,12	50,09	47,99
NKxN_52	7,50	10,37	23,96	12,69	49,46	44,45
NKxN_53	4,90	9,19	14,92	13,90	55,09	44,81
NKxN_54	8,91	7,83	20,27	9,87	49,29	47,99

NKxN_55	9,25	9,76	23,96	11,41	48,21	47,99
NKxN_56	7,80	9,19	24,31	13,90	50,44	50,37
NKxN_57	10,15	13,13	38,64	20,47	54,47	53,54
NKxN_58	7,50	5,37	23,96	6,59	50,71	47,99
NKxN_59	7,82	9,19	18,02	15,87	57,75	50,37
NKxN_60	10,42	13,13	30,73	20,47	53,84	50,37
NKxN_61	13,06	7,83	31,86	13,16	50,09	47,99
NKxN_62	7,50	12,23	30,73	14,70	48,21	44,81
NKxN_63	6,34	3,89	13,79	4,62	52,59	47,99
NKxN_64	8,98	7,30	35,25	14,70	48,84	47,99
NKxN_65	8,98	7,30	18,31	10,09	50,09	47,99
NKxN_66	4,90	5,82	12,21	11,41	53,84	47,99
NKxN_67	9,30	17,69	32,56	28,28	58,14	53,54
NKxN_68	10,42	4,83	44,29	12,72	55,09	47,99
NKxN_69	6,06	9,19	18,31	10,61	48,84	44,81
NKxN_70		5,25		5,36		50,37
NKxN_71	7,50	5,37	17,18	16,45	58,22	50,37
NKxN_72	6,06	5,82	18,31	6,15	53,22	53,54
NKxN_73	5,17		13,79		49,46	
NKxN_74	4,90	5,25	14,92	10,61	54,47	53,54
NKxN_75	4,88	4,83	11,96	8,12	53,90	50,37
A	51,81	33,61	92,87	40,58	53,50	55,00
N	4,70	3,33	10,79	4,33	43,75	46,67
NK	9,61	12,67	20,92	12,67	47,00	48,00
T	4,08	4,73	13,71	10,01	45,00	46,00

NKxT	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
NKxT_01	9,44	11,54	19,18	12,53	46,37	44,26
NKxT_02	4,05	4,73	4,31	4,74	51,08	45,24
NKxT_03						
NKxT_04	7,54	3,82	12,63	3,49	53,74	46,56
NKxT_05	9,44	11,54	10,59	12,53	51,14	44,26
NKxT_06	5,57	2,31	6,30	6,09	47,16	46,56
NKxT_07	5,36	5,86	8,01	5,83	51,97	44,26
NKxT_08	7,48	5,86	14,94	9,73	57,28	46,56
NKxT_09	9,66	5,68	14,94	5,77	49,31	47,66
NKxT_10	7,54	3,07	12,63	5,01	51,08	46,92
NKxT_11	7,12	9,12	19,18	9,98	49,55	46,56
NKxT_12	13,31	9,12	27,76	9,98	49,55	45,24
NKxT_13	7,89	8,14	19,18	8,63	53,53	46,56
NKxT_14	4,02	4,73	4,58	4,74	51,14	45,24
NKxT_15	9,44	3,79	19,18	9,53	47,96	45,93
NKxT_16	9,44	9,87	19,18	11,72	48,76	46,92
NKxT_17	28,79	20,49	53,53	22,53	52,73	45,93
NKxT_18	5,57	7,76	10,59	9,98	48,76	46,56
NKxT_19	5,57	5,09	6,30	7,20	51,94	46,67
NKxT_20	9,71	9,27	19,56	9,73	44,43	45,24
NKxT_21	4,42	15,14	8,01	18,29	57,28	44,94
NKxT_22	5,36	4,73	4,77	4,74	52,41	45,24
NKxT_23	5,57	8,14	19,18	8,63	53,53	45,24
NKxT_24	9,44	9,27	19,18	9,73	55,12	46,56
NKxT_25						
NKxT_26	3,25	2,46	3,72	1,93	57,51	46,56
NKxT_27	4,42	4,46	5,70	5,77	48,42	44,19
NKxT_28	4,04	5,09	8,01	5,01	54,18	44,94
NKxT_29	6,60	3,82	14,94	3,49	47,53	45,24
NKxT_30	4,49	2,58	5,70	2,52	48,42	44,94
NKxT_31	13,29	5,72	19,18	6,09	48,76	45,24
NKxT_32	4,00	5,72	4,58	6,09	49,55	45,24
NKxT_33	2,45	3,68	2,86	3,75	59,10	45,24
NKxT_34	13,29	5,68	19,18	6,64	48,76	43,45
NKxT_35	1,80	3,82	3,85	5,83	59,50	46,56
NKxT_36	7,09	8,14	10,59	8,63	50,35	45,24
NKxT_37	7,87	4,73	19,18	4,74	48,76	45,24
NKxT_38	17,16	7,03	27,76	9,53	54,33	45,93
NKxT_39	5,55	5,86	6,30	17,52	55,92	46,56
NKxT_40	4,00	5,01	4,58	5,15	56,71	45,93
NKxT_41	11,02	5,09	24,18	5,01	51,97	47,66
NKxT_42	11,90	5,72	19,56	6,09	46,20	45,24
NKxT_43	5,35	3,68	5,70	3,75	48,42	46,56
NKxT_44	3,61	5,86	7,08	5,83	49,75	46,56
NKxT_45	5,55	5,86	10,59	5,83	53,53	46,56
NKxT_46	9,42	11,76	19,18	13,21	54,33	46,92
NKxT_47	5,55	8,14	10,59	8,63	51,14	46,56
NKxT_48	5,55	5,72	6,30	6,09	56,71	45,24
NKxT_49	4,00	3,82	4,58	3,49	57,51	47,55
NKxT_50	2,45	5,68	2,86	5,77	57,51	47,66
NKxT_51	5,55	3,82	6,30	5,83	48,76	46,56
NKxT_52	5,55	7,03	6,30	7,34	55,92	44,94
NKxT_53	3,22	5,09	6,30	5,01	55,92	46,18
NKxT_54	5,55	3,68	6,30	6,09	51,14	46,56

NKxT_55	17,16	7,03	36,35	9,53	49,55	44,94
NKxT_56	5,29	3,82	5,70	5,83	49,75	45,24
NKxT_57	7,21	4,73	19,18	4,74	55,12	45,24
NKxT_58	17,27	5,72	27,76	6,09	47,16	46,56
NKxT_59	5,66	3,82	10,59	3,49	48,76	45,24
NKxT_60	5,66	15,93	10,59	17,78	54,33	46,56
NKxT_61	5,66	5,72	19,18	6,09	51,94	46,56
NKxT_62	2,56	2,98	2,86	5,15	54,33	45,93
NKxT_63	5,66	4,73	10,59	8,63	51,14	45,24
NKxT_64	9,53	5,72	27,76	6,09	55,92	46,56
NKxT_65	7,21	3,88	19,18	5,01	49,55	45,93
NKxT_66	13,40	11,17	36,35	15,96	49,55	44,94
NKxT_67	5,66	3,82	6,30	3,49	50,35	46,56
NKxT_68	4,11	5,86	6,30	5,83	50,35	46,56
NKxT_69	17,27	9,50	53,53	10,19	45,57	45,24
NKxT_70	5,66	4,46	6,30	4,45	48,76	45,93
NKxT_71	5,66	5,01	6,30	5,15	53,53	44,94
NKxT_72	21,14	11,54	57,82	12,53	48,76	45,24
NKxT_73	5,66	5,72	6,30	6,09	48,76	46,56
NKxT_74	5,66	3,82	6,30	5,83	56,71	45,24
A	62,46	26,67	90,00	35,00	54,00	52,67
N	6,96	2,00	10,00	5,00	45,00	41,00
NK	12,02	6,67	25,00	6,67	48,75	48,00
T	4,99	4,00	17,50	5,00	45,75	45,33

NKxA	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
NKxA_01	23,16	23,86	70,13	29,28	54,02	47,89
NKxA_02	13,60	18,48	55,81	24,59	54,88	48,12
NKxA_03	19,09	23,95	66,09	32,68	51,28	44,44
NKxA_04	10,17	17,81	42,30	18,24	58,24	54,72
NKxA_05	13,60	19,96	35,55	25,23	64,12	41,45
NKxA_06						
NKxA_07	30,76	27,77	69,31	33,33	58,24	50,66
NKxA_08	10,17	16,14	35,55	16,50	46,48	44,44
NKxA_09	10,17	18,48	42,30	20,54	51,52	44,44
NKxA_10	8,10	23,95	41,91	28,63	56,30	56,41
NKxA_11	21,12	27,85	41,91	32,68	51,74	48,12
NKxA_12	13,60	20,00	69,31	24,06	51,52	46,09
NKxA_13	13,60	16,14	49,06	16,50	51,52	44,44
NKxA_14	6,74	16,06	28,80	17,14	57,40	47,89
NKxA_15	9,82	26,21	49,11	29,28	52,20	54,34
NKxA_16	9,21	12,16	41,79	17,14	47,63	44,21
NKxA_17	10,17	20,00	55,81	20,48	54,88	44,17
NKxA_18	6,74	26,21	35,55	27,66	56,56	47,89
NKxA_19	6,74		28,80		59,92	
NKxA_20						
NKxA_21	10,17	16,14	49,06	20,54	54,04	41,68
NKxA_22	6,74	16,06	22,05	17,14	48,16	44,21
NKxA_23	15,31	23,95	41,79	32,68	60,41	56,41
NKxA_24	20,46	10,59	49,06	13,10	50,68	44,21
NKxA_25	17,03	16,14	42,30	16,50	57,40	44,44
NKxA_26	21,42	16,14	74,04	24,59	49,91	41,68
NKxA_27	17,03	20,05	62,56	24,59	52,36	44,44
NKxA_28	20,46	18,48	76,07	20,54	50,68	44,44
NKxA_29						
NKxA_30						
NKxA_31	24,39	22,19	69,11	22,71	49,84	44,17
NKxA_32	7,24	26,21	48,86	33,33	54,04	44,21
NKxA_33	15,02	18,48	49,97	18,92	54,48	41,68
NKxA_34	17,53	23,86	75,86	25,23	47,32	44,21
NKxA_35						
NKxA_36						
NKxA_37	9,29	31,75	35,35	44,82	64,12	54,57
NKxA_38	10,67	13,43	42,10	16,01	46,48	41,29
NKxA_39	17,53	12,16	48,86	21,19	54,88	50,66
NKxA_40						
NKxA_41						
NKxA_42	17,96	26,29	61,20	32,68	52,65	41,68
NKxA_43	14,10	23,86	55,61	25,23	55,72	47,89
NKxA_44	5,86		18,47		59,08	
NKxA_45	6,36	9,04	25,67	18,24	56,30	48,00
NKxA_46	20,96	27,77	75,86	37,37	51,52	47,89
NKxA_47	10,67	11,23	35,35	11,53	46,48	46,09
NKxA_48	7,24	19,96	18,47	21,19	46,48	44,21
NKxA_49						
NKxA_50						
NKxA_51						
NKxA_52	9,13	8,34	36,80	8,40	54,88	41,68
NKxA_53						
NKxA_54						

NKxA_55						
NKxA_56						
NKxA_57						
NKxA_58		27,85		36,73		60,09
NKxA_59						
NKxA_60	15,93	26,29	49,11	32,68	61,33	54,57
NKxA_61						
NKxA_62	9,01	23,86	49,11	29,28	60,41	56,18
NKxA_63						
NKxA_64	12,56	19,96	50,30	25,23	58,24	50,66
NKxA_65	9,13	26,21	50,30	37,37	59,08	55,26
NKxA_66	9,21	21,61	45,82	28,63	58,13	54,57
NKxA_67	6,06	12,16	15,71	17,14	57,67	54,34
NKxA_68	11,19	15,62	36,80	18,24	54,88	49,44
NKxA_69	9,21	18,48	41,79	24,59	56,30	44,44
NKxA_70	15,99	31,75	43,55	36,73	59,08	60,09
NKxA_71	10,95	16,14	33,85	16,50	54,93	48,12
NKxA_72						
NKxA_73	42,38	8,25	89,42	13,10	45,80	44,21
NKxA_74	15,02	17,81	78,19	29,42	49,91	48,00
NKxA_75	9,13	27,77	43,55	37,37	57,40	54,34
NKxA_76		19,96		21,19		54,34
A	31,08	34,00	82,30	42,50	54,25	56,50
N	3,96	5,00	6,84	10,00	43,00	41,00
NK	6,83	13,50	17,30	16,00	49,00	46,00
T	5,70	7,50	20,26	7,50	45,00	42,50

TxNK	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
TxNK_01	7,22	5,42	10,46	9,39	52,68	44,34
TxNK_02	5,04	5,63	10,25	5,09	55,18	47,01
TxNK_03	5,36	8,73	35,75	13,79	55,94	45,14
TxNK_04	4,65	5,10	4,76	7,29	49,25	47,01
TxNK_05	4,28	6,05	7,96	9,39	57,15	47,46
TxNK_06	5,36	6,09	18,89	6,45	55,94	45,14
TxNK_07	4,11	6,40	6,24	8,68	52,68	47,76
TxNK_08	5,36	7,66	6,24	9,74	57,25	47,50
TxNK_09	7,91	6,09	14,82	8,65	48,07	47,70
TxNK_10	5,36	7,66	18,89	9,74	52,68	47,50
TxNK_11	8,47	6,42	27,32	10,96	50,72	47,01
TxNK_12	5,36	5,99	6,24	5,72	49,42	44,63
TxNK_13	4,11	5,57	6,24	6,79	51,38	44,76
TxNK_14						
TxNK_15	5,36		6,24		59,20	
TxNK_16	6,46	6,42	19,40	10,96	53,60	47,01
TxNK_17	6,60	5,51	18,89	5,92	56,60	47,85
TxNK_18	3,49	4,31	3,71	3,91	54,64	47,54
TxNK_19	11,58	7,74	44,18	14,63	57,90	51,50
TxNK_20	6,60	5,55	7,93	6,07	48,12	47,50
TxNK_21	4,11	6,42	4,56	10,96	55,29	47,01
TxNK_22	6,60	5,10	10,46	7,29	48,77	47,01
TxNK_23	17,81	8,49	10,46	14,86	52,03	47,43
TxNK_24	5,36	5,29	10,46	6,45	50,72	43,21
TxNK_25	8,76	4,73	19,40	4,45	52,41	46,19
TxNK_26	8,18	8,53	27,32	14,92	56,60	49,47
TxNK_27	5,59	5,55	10,25	6,07	49,25	44,93
TxNK_28	11,29	6,42	27,32	10,96	48,12	44,45
TxNK_29	3,51	5,02	3,84	6,07	49,25	47,50
TxNK_30	9,52	8,27	21,68	12,43	50,83	51,50
TxNK_31						
TxNK_32	5,07	8,29	18,89	10,85	53,99	47,56
TxNK_33	8,18	5,10	27,32	3,62	52,03	44,45
TxNK_34	16,73	7,41	33,12	10,12	48,86	45,14
TxNK_35	5,07	5,63	6,24	7,29	53,33	47,01
TxNK_36	6,94	4,31	10,46	3,91	49,42	44,98
TxNK_37						
TxNK_38	15,00	7,94	30,83	11,59	51,62	45,14
TxNK_39	3,82	5,55	6,24	6,07	57,90	44,93
TxNK_40	6,94	8,49	10,46	17,15	55,29	44,63
TxNK_41	4,87	6,34	18,89	9,74	51,38	44,93
TxNK_42	6,11	7,45	6,24	10,63	53,99	44,31
TxNK_43	3,88	5,36	3,84	6,40	51,62	47,43
TxNK_44						
TxNK_45	4,25	6,09	3,71	6,45	55,29	45,14
TxNK_46	8,88	9,06	19,40	14,92	50,44	47,54
TxNK_47	6,11	5,63	6,24	5,09	46,81	42,52
TxNK_48	7,98	10,32	27,32	18,61	49,42	47,85
TxNK_49	4,87	6,40	4,56	6,40	53,33	47,43
TxNK_50	3,82	4,77	6,24	2,78	53,99	47,70
TxNK_51	5,07	7,74	18,89	11,25	54,64	44,98
TxNK_52	11,29	8,29	27,32	11,70	47,46	43,26
TxNK_53	3,20	5,55	6,24	9,74	56,60	47,50
TxNK_54	5,07	5,16	10,46	4,67	48,77	46,32

TxNK_55	2,58	4,47	2,87	3,80	53,99	44,73
TxNK_56	5,07	7,66	6,24	9,74	55,94	44,93
TxNK_57	6,94	6,42	10,46	7,58	48,77	44,98
TxNK_58	4,82	5,10	4,76	3,62	48,07	44,45
TxNK_59	6,11	5,58	6,24	5,35	49,42	43,26
TxNK_60	12,34	6,34	23,10	6,07	50,72	44,93
TxNK_61	4,25	5,09	3,71	8,03	56,60	47,85
TxNK_62	6,11	6,09	10,46	6,45	49,42	45,14
TxNK_63	3,30	6,34	5,67	6,07	52,02	47,50
TxNK_64	6,11	6,26	10,46	6,85	48,77	44,73
TxNK_65	6,11	6,20	6,24	6,62	53,99	45,99
TxNK_66	4,87	6,09	10,46	6,45	50,72	47,70
TxNK_67	9,23	6,34	27,32	9,74	52,68	47,50
TxNK_68	3,62	6,09	2,87	6,45	51,38	47,70
TxNK_69	3,62	4,53	2,87	4,67	50,72	44,76
TxNK_70	11,34	9,06	14,82	18,59	48,86	47,54
TxNK_71	4,87	5,02	6,24	6,07	52,68	44,93
TxNK_72	5,52	6,20	18,89	6,62	48,77	48,73
TxNK_73	5,52	6,95	6,24	9,05	49,42	47,54
TxNK_74	3,03	5,10	10,46	3,62	55,94	47,01
TxNK_75	5,52	5,02	6,24	6,07	48,77	44,93
TxNK_76	3,39	5,29	2,93	6,45	47,68	47,70
TxNK_77	5,52	4,47	6,24	3,80	47,46	46,29
TxNK_78	4,27	5,58	6,24	6,62	51,38	45,99
TxNK_79	8,63	6,34	18,89	9,74	53,33	49,42
TxNK_80	8,63	7,66	18,89	13,40	47,46	47,50
TxNK_81	4,92	6,20	4,76	6,62	51,23	47,56
TxNK_82	3,03	5,63	2,87	5,09	48,12	42,52
TxNK_83	3,03	6,09	2,87	6,45	57,90	47,70
TxNK_84	4,95	6,42	10,25	7,29	51,23	47,01
TxNK_85	8,63	9,52	27,32	21,13	56,60	47,70
TxNK_86	4,27	4,77	6,24	6,45	50,72	45,14
TxNK_87	14,85	9,78	27,32	18,54	53,99	47,50
TxNK_88	5,52	6,42	10,46	7,29	52,03	51,50
TxNK_89	4,27	4,77	4,56	2,78	55,29	47,70
TxNK_90	4,27	5,09	18,89	5,92	49,42	44,73
TxNK_91	4,28	5,55	4,76	9,74	48,07	47,50
TxNK_92	8,63	9,06	31,53	18,59	55,29	44,98
TxNK_93	7,63	6,42	23,97	7,29	52,81	47,01
A	60,36	24,09	90,00	26,41	56,00	58,94
N	5,52	5,00	22,50	7,50	44,00	41,00
NK	11,89	6,00	18,75	8,00	49,00	45,00
T	5,20	7,50	18,75	13,75	46,25	44,00

TxA	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
TxA_001	10,29	20,75	59,13	25,53	60,42	53,91
TxA_002	5,71	11,65	25,05	12,42	56,72	54,36
TxA_003	6,92	10,03	48,64	10,96	49,14	47,83
TxA_004	8,18	12,88	48,93	15,62	50,74	46,10
TxA_005	3,74	10,22	8,78	10,96	57,66	50,89
TxA_006	7,53	14,82	57,45	16,88	48,89	44,42
TxA_007	8,33	17,29	42,09	21,89	57,65	54,44
TxA_008	6,22	10,14	65,97	10,96	50,74	53,58
TxA_009	12,89	14,89	50,53	14,61	54,88	44,35
TxA_010	7,02	5,18	16,53	6,34	54,87	47,71
TxA_011	7,31	13,79	53,20	14,61	55,87	44,81
TxA_012	7,02	13,60	33,57	14,61	54,87	50,43
TxA_013	11,18	13,87	52,34	14,77	51,32	46,03
TxA_014	16,03	9,35	83,01	18,14	43,35	41,21
TxA_015	6,35	6,56	33,49	7,32	53,03	44,02
TxA_016	6,98	10,22	27,25	14,61	53,84	48,28
TxA_017	7,53	10,60	23,37	10,56	43,35	39,35
TxA_018	6,35	7,81	33,49	8,45	47,49	43,02
TxA_019	12,20	17,04	69,57	21,89	43,50	41,75
TxA_020	15,13	17,40	75,34	23,20	42,67	40,70
TxA_021	7,02	4,50	25,05	5,14	53,03	44,81
TxA_022	6,22	13,79	31,89	14,61	49,82	44,81
TxA_023	5,71	4,50	25,05	7,32	53,95	50,89
TxA_024	9,62	5,79	59,05	6,34	51,19	44,24
TxA_025	19,42	17,37	84,61	18,25	42,87	42,20
TxA_026	7,53	7,20	23,37	10,56	43,35	40,46
TxA_027	12,89	10,03	42,01	10,96	47,49	44,36
TxA_028	11,18	18,47	79,94	18,25	44,11	41,75
TxA_029	8,33	10,54	42,09	12,67	47,48	44,17
TxA_030	4,41	14,71	16,53	23,20	53,95	59,98
TxA_031	10,29	17,29	59,13	21,89	50,25	47,50
TxA_032	3,61	5,60	10,59	5,14	57,21	53,91
TxA_033	12,76	10,14	65,97	14,61	45,20	39,68
TxA_034	7,66	6,64	33,49	7,32	44,72	42,20
TxA_035	7,02	7,74	16,53	14,61	57,65	47,83
TxA_036	12,76	16,79	65,97	21,09	43,35	41,39
TxA_037	11,26	13,79	67,00	14,61	45,79	44,81
TxA_038	11,41	7,27	32,76	7,19	44,94	39,35
TxA_039	15,61	20,86	76,25	25,53	43,86	41,42
TxA_040	7,02	13,57	16,53	14,77	62,27	48,13
TxA_041	7,02	6,45	16,53	7,32	53,03	41,75
TxA_042	6,35	7,74	24,97	7,32	45,64	41,75
TxA_043	9,49	5,60	31,89	7,32	50,74	44,35
TxA_044	7,02	6,64	33,57	7,32	49,33	44,81
TxA_045	5,71	13,79	25,05	14,61	44,71	42,20
TxA_046	7,02	7,81	33,57	8,45	53,03	52,78
TxA_047	12,89	11,57	67,57	14,61	51,19	44,02
TxA_048	7,02	6,43	42,09	6,34	48,41	44,00
TxA_049						
TxA_050	16,08	17,17	82,50	18,25	44,71	40,01
TxA_051	4,15	10,03	11,78	10,96	51,89	47,83
TxA_052	11,97	18,18	52,34	25,31	57,08	54,22
TxA_053	16,15	21,02	50,53	25,31	53,03	47,71
TxA_054						

TxA_055						
TxA_056						
TxA_057	8,31	12,69	50,53	14,77	47,49	49,11
TxA_058	5,46	6,45	20,30	7,32	55,59	44,36
TxA_059	7,86	13,79	64,97	18,25	53,10	44,81
TxA_060	9,62	13,71	67,57	14,61	45,64	41,42
TxA_061	5,05	7,81	50,53	8,45	53,96	44,42
TxA_062	3,04	5,60	5,22	5,14	60,55	59,12
TxA_063						
TxA_064	8,73	10,65	62,90	10,56	44,50	44,88
TxA_065	8,98	12,04	59,13	12,67	47,48	44,24
TxA_066	8,73	13,60	45,86	14,61	52,81	50,43
TxA_067	5,46	10,22	54,38	10,96	43,57	40,47
TxA_068	4,15	4,54	7,52	6,34	60,21	60,97
TxA_069	5,05	6,56	12,19	10,96	53,96	44,02
TxA_070	11,72	12,69	82,46	14,77	54,32	45,86
TxA_071	6,20	14,02	36,50	14,77	51,91	45,86
TxA_072	5,46	7,74	20,30	5,14	52,81	44,35
TxA_073	8,73	14,77	37,34	14,77	47,27	44,00
TxA_074	22,08	20,32	74,17	29,52	52,62	54,64
TxA_075	12,13	13,60	73,30	14,61	45,67	47,83
TxA_076	3,75	15,94	9,50	16,79	55,87	48,28
TxA_077	18,53	20,94	79,94	21,89	53,74	48,28
TxA_078	7,42	13,60	54,38	14,61	57,44	59,12
TxA_079	6,35	7,76	33,49	10,56	54,88	48,18
TxA_080	6,35		50,53		58,58	
TxA_081	6,35	12,04	33,49	14,77	49,34	47,96
TxA_082	7,02	12,62	42,09	16,88	53,95	52,54
TxA_083	4,15	6,45	7,52	10,96	57,44	53,91
TxA_084	15,26	20,75	62,90	25,53	57,44	53,91
TxA_085	17,59	13,71	62,44	14,61	48,18	47,50
TxA_086	3,74	4,42	8,78	5,14	62,28	50,10
TxA_087	5,71	6,45	42,09	10,96	56,72	53,91
TxA_088	5,05	5,68	16,45	6,34	56,73	55,15
TxA_089	9,28	13,60	48,60	14,61	52,51	44,36
TxA_090	11,99	9,85	79,94	12,67	50,97	47,72
TxA_091	5,46	14,89	37,34	14,61	47,27	47,83
TxA_092	7,02	10,54	50,61	14,77	46,56	42,78
TxA_093	6,35	3,07	33,49	7,32	51,19	48,28
TxA_094	5,46	6,64	37,34	7,32	43,57	40,47
TxA_095	6,35	8,10	16,45	10,56	53,03	47,71
TxA_096	5,46	18,99	37,34	18,99	55,59	48,13
A	42,50	21,25	90,00	29,25	53,25	55,75
N	4,55	3,50	10,93	4,25	43,94	40,50
NK	5,96	8,75	19,12	10,00	49,06	47,00
T	3,50	5,00	17,50	5,00	46,50	45,00

AxN	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
AxN_001	38,96	18,51	83,13	18,89	54,26	42,35
AxN_002	9,11	16,43	22,06	20,78	56,67	48,98
AxN_003	18,48	14,84	58,59	18,46	47,83	44,89
AxN_004	9,11	18,55	12,92	26,19	55,87	47,23
AxN_005	26,29	15,16	63,15	15,83	47,83	44,56
AxN_006	5,20	12,12	8,36	12,35	51,05	43,45
AxN_007	5,62	10,20	13,91	11,23	50,14	44,89
AxN_008						
AxN_009	10,67	22,26	31,19	22,33	50,24	47,23
AxN_010	17,65	19,11	54,49	22,83	52,36	44,89
AxN_011	10,67	19,11	67,72	22,83	57,48	47,23
AxN_012	22,38	18,55	76,85	18,46	49,44	47,23
AxN_013	6,76	13,91	12,92	15,10	57,48	44,89
AxN_014	18,48	18,55	67,72	22,33	51,85	43,13
AxN_015	26,29	20,14	76,85	20,78	46,23	43,13
AxN_016	6,76	17,62	12,92	18,96	49,44	43,13
AxN_017	15,26	13,91	54,49	15,10	45,24	44,89
AxN_018	6,76	13,91	12,92	15,10	55,87	47,23
AxN_019	6,76	12,62	31,19	14,60	53,46	44,89
AxN_020	6,76	5,73	12,92	7,98	53,46	46,04
AxN_021	29,84	14,84	76,85	18,46	51,85	44,89
AxN_022	6,41	7,43	8,36	6,87	47,03	44,89
AxN_023	22,03	20,14	63,15	24,64	51,85	48,98
AxN_024	5,40	6,50	6,75	11,23	54,59	47,23
AxN_025	8,75	11,13	12,92	14,60	53,46	47,23
AxN_026	29,84	25,04	90,55	26,69	47,83	48,98
AxN_027	6,41	14,84	8,36	14,60	54,26	47,23
AxN_028	12,62	14,21	31,19	16,91	57,48	47,23
AxN_029	4,52	7,18	6,75	9,01	45,68	44,93
AxN_030	12,62	16,43	40,32	16,91	52,65	44,89
AxN_031	28,24	19,11	67,72	22,83	55,87	47,23
AxN_032	7,15	9,02	6,53	13,05	62,30	47,23
AxN_033	12,62	14,84	22,06	14,60	55,87	47,23
AxN_034	20,43	27,56	49,45	32,37	56,67	51,32
AxN_035	16,52	11,44	58,59	11,19	46,23	43,45
AxN_036	10,31	5,73	12,92	5,80	48,64	46,04
AxN_037	10,31	10,05	31,19	13,65	52,65	43,45
AxN_038	10,31	13,91	12,92	15,10	54,26	48,98
AxN_039	14,22	14,84	31,19	16,92	51,85	44,89
AxN_040	17,46	19,95	49,72	19,91	52,81	47,51
AxN_041	24,91	19,95	68,81	24,27	50,58	47,51
AxN_042	18,12	17,62	49,45	18,96	55,07	44,89
AxN_043	6,69	11,44	25,85	11,19	52,81	47,51
AxN_044	18,12	18,55	58,59	18,46	50,24	43,13
AxN_045	10,28	17,62	40,32	18,96	51,05	48,98
AxN_046	12,62	5,31	49,45	9,18	46,23	43,13
AxN_047	13,94	18,55	30,62	20,01	48,35	44,89
AxN_048	8,71	6,79	31,19	9,18	46,23	43,13
AxN_049	12,62	9,99	31,19	10,16	46,23	42,35
AxN_050	51,66	18,55	95,12	22,33	46,23	43,13
AxN_051	16,52	7,01	31,19	10,16	49,44	47,51
AxN_052	12,62	12,12	58,59	14,53	52,65	42,35
AxN_053	43,85	18,55	95,12	22,33	46,23	43,13
AxN_054	7,96	12,72	12,92	13,05	59,08	47,23

AxN_055	27,48	17,62	95,12	18,96	50,24	48,98
AxN_056	11,87	13,91	49,45	15,10	46,23	44,89
AxN_057	11,08	15,70	44,94	19,91	47,91	46,04
AxN_058	6,28	5,05	30,62	6,83	47,02	47,14
AxN_059	23,58	16,43	85,99	16,91	47,83	44,89
AxN_060	11,10	15,70	30,62	15,55	51,92	54,89
AxN_061	32,80	13,57	80,74	15,55	46,57	46,04
AxN_062	11,87	12,72	40,32	13,05	53,46	43,13
AxN_063	24,03	10,84	64,04	14,53	46,13	44,56
AxN_064	49,25	24,21	92,68	35,17	53,25	47,51
AxN_065	7,96	7,18	12,92	9,01	47,83	46,04
AxN_066	19,68	22,26	67,72	26,19	51,05	44,89
AxN_067	36,77	28,75	97,45	34,42	52,81	47,23
AxN_068	10,30	8,72	31,19	11,23	50,24	44,89
AxN_069	4,08	5,05	6,75	6,83	49,69	44,93
AxN_070	19,68	17,62	58,59	18,96	46,23	44,89
AxN_071	21,84	20,14	56,88	20,78	48,35	44,89
AxN_072	4,84	12,72	4,70	13,05	48,64	44,89
AxN_073	15,04	14,84	35,39	14,60	51,03	48,98
AxN_074	15,77	16,43	31,19	16,91	50,24	44,89
AxN_075	10,66	15,70	35,39	15,55	52,36	47,51
AxN_076	23,58	18,55	58,59	18,46	55,87	51,32
AxN_077	10,30	18,57	31,19	22,37	57,48	49,73
AxN_078	6,07	14,84	16,30	18,46	47,46	47,23
AxN_079	10,30	23,85	31,19	24,64	55,07	48,98
AxN_080	19,68	18,55	49,45	18,46	54,26	48,98
AxN_081	31,39	24,90	76,85	31,97	53,46	47,51
AxN_082	25,80	17,62	78,36	22,83	51,92	47,23
AxN_083	15,77	17,62	49,45	18,96	54,26	47,23
A	42,50	30,00	87,50	33,33	52,75	53,67
N	6,13	5,00	10,00	6,67	44,25	42,00
NK	9,13	11,67	15,00	13,33	46,50	45,33
T	7,37	11,67	20,00	15,00	44,00	46,33

AxNK	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
AxNK_01	13,07	13,56	37,21	15,77	48,77	47,71
AxNK_02	17,15	16,50	74,57	20,32	48,35	45,14
AxNK_03	8,16	6,68	53,64	16,33	47,60	41,94
AxNK_04	8,59	9,52	25,25	15,37	51,17	42,72
AxNK_05	6,53	12,04	12,11	11,69	54,13	50,31
AxNK_06	12,04	12,04	60,30	16,01	51,91	45,14
AxNK_07	8,59	12,70	34,01	19,89	51,91	46,47
AxNK_08	15,48	20,06	69,06	24,96	51,91	41,94
AxNK_09	15,48	20,96	69,06	24,64	48,21	45,14
AxNK_10	8,59	20,06	34,01	24,96	57,09	52,28
AxNK_11	12,04	15,92	42,77	15,77	47,47	43,04
AxNK_12	19,19	21,66	60,56	22,38	50,05	42,92
AxNK_13	8,59	12,04	34,01	16,01	52,65	48,09
AxNK_14	15,48	18,44	51,54	19,69	50,43	42,72
AxNK_15	29,26	25,90	77,82	36,10	50,43	44,77
AxNK_16	7,22	9,52	12,11	11,05	56,35	53,06
AxNK_17	8,59	5,06	16,49	6,74	51,17	44,93
AxNK_18	15,48	24,52	60,30	29,28	47,47	47,11
AxNK_19	21,23	18,28	79,24	20,65	44,10	41,94
AxNK_20	18,93	36,27	51,54	45,58	57,09	50,11
AxNK_21	7,77	12,04	32,54	16,01	53,45	45,14
AxNK_22	19,03	18,44	72,85	24,00	55,71	50,11
AxNK_23	14,96	22,74	35,48	24,64	56,14	48,09
AxNK_24	18,93	16,50	51,54	16,01	52,65	45,14
AxNK_25	5,84	20,06	48,41	20,65	54,13	47,11
AxNK_26						
AxNK_27	10,63	7,58	73,60	11,69	49,13	45,14
AxNK_28	17,52	22,89	91,13	24,00	54,30	44,93
AxNK_29	7,19	20,96	29,79	20,32	52,09	48,09
AxNK_30	7,19	12,04	21,03	11,69	53,57	45,14
AxNK_31	10,63	11,14	21,03	16,33	55,04	47,11
AxNK_32	31,30	33,43	73,60	33,59	50,61	44,15
AxNK_33	7,19	20,06	56,08	29,28	55,78	49,32
AxNK_34	31,30	18,44	82,37	24,00	49,13	42,72
AxNK_35		28,09		37,58		48,09
AxNK_36						
AxNK_37	15,11	18,28	41,88	20,40	51,33	44,32
AxNK_38						
AxNK_39	8,56	13,98	47,32	19,69	49,87	44,93
AxNK_40	4,43	13,98	7,89	19,69	58,74	44,93
AxNK_41						
AxNK_42						
AxNK_43	10,63	20,06	82,37	20,65	55,04	44,15
AxNK_44	10,63	22,89	64,84	28,32	49,87	47,89
AxNK_45	7,19	13,98	12,27	15,37	60,22	53,06
AxNK_46	27,86	22,89	38,55	28,32	49,87	42,72
AxNK_47	17,52	28,97	29,79	29,28	58,74	56,71
AxNK_48	17,52	37,21	56,08	52,49	58,74	51,85
AxNK_49	22,44	25,57	72,32	32,63	53,55	47,89
AxNK_50	10,90	20,06	68,08	24,96	55,55	44,15
AxNK_51						
AxNK_52	17,79	20,06	76,84	24,96	49,63	44,15
AxNK_53	14,34	12,70	68,08	19,89	51,85	44,77
AxNK_54	14,34	18,28	50,56	20,40	55,55	44,74

AxNK_55	22,44	20,06	62,98	24,96	49,73	44,15
AxNK_56						
AxNK_57	14,34	16,50	33,03	16,01	54,07	45,14
AxNK_58	10,90	7,58	59,32	7,37	48,89	45,14
AxNK_59	5,17	5,63	12,13	5,99	52,31	49,44
AxNK_60	10,90	15,60	33,03	16,33	57,03	58,19
AxNK_61	21,23	31,81	94,37	32,63	51,85	47,89
AxNK_62	5,98	6,68	9,80	7,70	55,71	47,11
AxNK_63	14,34	20,06	41,79	20,65	57,03	47,11
AxNK_64	7,45	16,65	11,12	17,96	54,07	47,89
AxNK_65	5,39	10,35	24,27	12,94	47,42	46,47
AxNK_66	10,20	13,98	53,64	15,37	51,85	44,93
AxNK_67	7,45	13,98	24,27	15,37	54,07	50,11
AxNK_68	19,19	20,96	69,90	24,64	48,77	45,14
AxNK_69	8,84	13,56	21,47	13,45	50,18	41,77
AxNK_70	24,68	24,52	68,08	33,59	50,37	47,11
AxNK_71	24,68	29,87	85,61	41,90	55,55	53,27
AxNK_72	28,12	20,96	68,08	24,64	55,55	48,09
AxNK_73						
AxNK_74	7,45	18,44	33,03	19,69	57,77	50,11
AxNK_75	17,79	26,37	50,56	29,33	52,59	41,65
AxNK_76		20,06		20,65		53,02
AxNK_77	7,45	14,59	37,41	15,43	50,37	45,90
AxNK_78	8,83	15,60	33,03	16,33	57,03	47,11
AxNK_79	14,34	19,30	68,08	22,38	49,63	41,65
AxNK_80	24,48	20,96	72,32	20,32	48,45	45,14
AxNK_81						
AxNK_82	17,79	29,87	68,08	33,27	59,25	53,27
AxNK_83	10,90	11,14	33,03	12,01	52,59	41,94
AxNK_84						
AxNK_85	7,19	16,50	29,79	16,01	54,30	48,09
AxNK_86	18,36	28,90	44,30	32,74	61,21	58,91
AxNK_87	7,45	13,98	41,79	15,37	51,11	44,93
AxNK_88	8,83	18,36	33,03	19,13	51,85	48,87
A	35,41	31,67	83,92	35,00	52,07	53,33
N	4,38	4,36	6,51	7,44	44,69	39,73
NK	8,33	13,33	20,00	15,00	49,33	44,00
T	4,38	12,36	14,01	12,25	46,19	40,40

AxT	PM1 V	PM1 S	PM2 V	PM2 S	DH V	DH S
AxT_001	9,03	17,38	56,37	19,47	58,44	47,91
AxT_002	12,02	20,89	48,99	26,24	58,88	54,72
AxT_003	16,40	20,66	72,28	30,31	55,11	54,09
AxT_004	4,86	11,21	14,56	12,69	47,72	42,34
AxT_005	5,13	6,58	47,65	11,06	49,06	41,31
AxT_006	6,18	17,66	66,91	19,06	54,42	54,20
AxT_007	5,13	18,97	47,65	20,50	57,72	55,09
AxT_008	5,13	10,83	47,65	12,25	52,67	44,37
AxT_009	9,03	12,52	38,92	16,31	46,90	42,34
AxT_010	16,84	22,48	73,82	27,50	56,27	58,00
AxT_011	12,93	7,83	56,37	11,83	51,95	48,02
AxT_012	9,03	17,66	56,37	29,90	57,72	54,20
AxT_013	7,47	7,93	65,10	16,31	56,27	51,18
AxT_014	5,13	7,83	30,20	15,45	54,83	48,02
AxT_015	24,64	20,66	82,55	30,31	53,39	47,91
AxT_016	5,04	11,21	25,81	12,69	55,50	48,53
AxT_017	3,57	7,55	8,38	8,63	56,27	44,37
AxT_018	5,13	7,93	30,20	12,69	57,72	44,99
AxT_019	5,13	7,55	12,74	8,63	53,39	44,37
AxT_020	5,13	20,94	47,65	22,67	48,34	41,83
AxT_021	18,19	20,94	77,06	26,29	57,17	55,09
AxT_022	9,03	16,54	82,55	19,95	52,67	48,15
AxT_023	8,54	11,21	35,13	12,69	53,40	44,99
AxT_024	7,93	27,22	35,97	33,93	58,61	59,40
AxT_025	12,93	14,49	65,10	19,92	51,95	48,53
AxT_026	2,01	17,38	12,74	26,70	58,44	44,37
AxT_027						
AxT_028	8,37	11,79	31,31	19,95	51,91	42,99
AxT_029	6,38	11,21	14,33	16,31	52,98	54,71
AxT_030	8,72	12,52	66,69	19,45	55,14	52,57
AxT_031		11,21		12,69		42,34
AxT_032	12,31	13,77	54,61	17,85	55,68	49,56
AxT_033	6,38	14,49	40,42	19,92	53,70	44,99
AxT_034	6,38	7,93	9,97	9,08	48,65	42,34
AxT_035	10,28	14,49	40,51	19,92	59,47	63,55
AxT_036	6,38	7,83	40,42	15,45	54,42	48,02
AxT_037	6,38	14,11	23,06	15,86	53,70	47,91
AxT_038	3,26	8,79	9,97	9,22	49,37	43,05
AxT_039	10,28	16,48	49,23	25,74	57,31	57,26
AxT_040	6,38	6,81	23,06	9,22	53,70	48,21
AxT_041	14,18	17,38	84,14	23,09	53,70	44,37
AxT_042	14,18	17,89	84,14	21,80	48,65	44,46
AxT_043	6,38	14,38	40,42	26,29	50,09	54,20
AxT_044	1,93	7,83	5,19	11,83	58,47	55,09
AxT_045	1,93	7,93	5,19	9,08	59,30	60,02
AxT_046	6,38	12,52	9,97	14,14	48,65	42,34
AxT_047	6,38	14,56	49,23	15,75	53,70	55,19
AxT_048	8,54	11,21	30,47	34,37	51,73	48,53
AxT_049	3,26	7,55	14,33	8,63	62,36	54,09
AxT_050	21,27	26,44	84,36	36,73	55,80	55,19
AxT_051	5,66	7,55	58,18	8,63	48,59	44,37
AxT_052	6,35	12,52	39,79	16,51	55,08	49,29
AxT_053	9,56	7,93	32,01	12,69	49,31	48,53
AxT_054	2,53	7,55	23,28	15,86	62,29	47,91

AxT_055	4,10	7,83	23,28	15,45	58,69	54,20
AxT_056	5,66	14,56	32,01	19,95	61,57	54,72
AxT_057	24,76	21,04	77,06	27,15	53,82	44,99
AxT_058	4,86	11,21	14,07	12,69	51,07	48,53
AxT_059	13,46	20,44	58,18	27,84	54,36	52,57
AxT_060	5,66	17,66	23,28	29,90	56,52	41,83
AxT_061	17,37	11,11	75,63	19,06	57,25	59,51
AxT_062	5,44	10,60	25,69	15,75	51,76	48,15
AxT_063	2,53	6,58	6,70	11,06	55,80	42,72
AxT_064	3,98	12,58	23,28	17,85	48,56	51,90
AxT_065	9,82	7,55	35,01	12,25	48,41	44,37
AxT_066	5,66	7,55	23,28	12,25	52,20	54,98
AxT_067	3,69	3,47	7,05	6,10	54,69	46,27
A	51,46	26,67	97,63	35,00	52,63	56,00
N	3,84	1,96	5,52	5,29	45,51	41,08
NK	7,88	4,96	20,78	5,29	46,46	44,08
T	4,31	5,67	17,18	8,33	45,27	45,33

Vedlegg 2: Alleldata fra markøranalyse

Prøve	Linje	Kategori	barc128 a	barc128 b	barc128 c	barc200 b	barc310	cfa2040 a	cfa2040 b	cfa2040 c	gwm349	gwm148	gwm213
1	NxNK_22	R	221	233	247	170	246	265	275+281+283	308	252	167	185+205
2	NxNK_43	R	221	235	257	167	246	265	275+281+283	308	252	184	185+205
3	NxNK_46	R	221	233	247	167	246	265	281	310	236		164+185
4	NxNK_64	R	221	235	257	170	246	265	281	308	252	184	185+205
5	NxNK_29	S	221	235	247		196+224+246	265	275+281+283	310	252	167	185+205
6	NxNK_30	S	221	235	247	170	224	265	281	308	236	167	164+185
7	NxNK_49	S	221	235	247	170	224	265	275+281+283	310	236	184	205
8	NxNK_69	S	221	233	247		246	265	275+281+283	310			164
9	NKxN_31	R	221			167	246	265	281	310	236	167	
10	NKxN_48	R	221	235		170	224	265	281	308	236	184	164
11	NKxN_63	R	221			167	246	265	281	308	236	167	
12	NKxN_72	R				167	246	265	281	308	236		164
13	NKxN_17	S				167	246	265	275+281+283	308	252	184	164
14	NKxN_32	S					224	265	275+281+283	308	252	184	164
15	NKxN_42	S				170	246	265	275+281+283	308	236	184	
16	NKxN_67	S		235	257		224	265	281	308	252	184	
17	NxT_012	R	221	235	247	170	205+246	262	275+281+283	308	252	184	164+185+205
18	NxT_018	R	221	235	257	173	224	265	277+281	308	252	184	164
19	NxT_027	R	221	233	247+257	170+167	204	265	275+281+283	308	236		164
20	NxT_053	R	221	235	247+257	173	204	262	275+281+283	308	236		164
21	NxT_068	R	221	235	247+257	170	196+224+246	265	277+281	308	252		164
22	NxT_072	R	221	235	257	170	204	265	275+281+283	308	252	184	164
23	NxT_080	R	221	235 + 233	257		224	265	277+281	308	236	184	164
24	NxT_001	S	221	235	257	170	196+224+246	262	275+281+283	308	252		
25	NxT_013	S	221	235	257	173		262	277+281	308	236		164
26	NxT_014	S	221	235	257	173	204+224	262	277+281	308	236+252	184	164
27	NxT_020	S	221	235	257	170	196+224+246	265	275+281+283	308	252		164
28	NxT_021	S	221	235	257	173	204	262	277+281	308	236		164
29	NxT_034	S	221	233	257	173	224	262+265	277+281	308	236		164
30	NxT_048	S	221	235	257	170	204	262	277+281	308	236		164
31	NxA_013	R	219	233	257	191	196+224+246	270	275+281+283	308	252	184	173
32	NxA_015	R	219	233	255	170	196+224+247	265	275+281+283	308	256		173
33	NxA_058	R	221	235	255	191	242	265	281	308	256	167	164+185
34	NxA_060	R	219	235	255	170	242	265	275+281+283	308	252	184	173
35	NxA_043	S	221	235 + 233	257	170	196+224+246	270	275+281+283	308	256	184	164+185
36	NxA_055	S	221	235	255	191	224+242	270	281	308	256		164+185
37	NxA_061	S	221	235	255	191	224	270	281	308	256		173
38	NxA_062	S	221	233	257	170	196+224+246	270	275+281+283		256		164+185
39	AxN_022	R	221	233	257	191	196+224+247	265	281		256		164+185
40	AxN_029	R	219	233	257	170	214+242+246	265	275+281+283		256		173
41	AxN_069	R	221	235 + 233	255	191		270	281		252		164
42	AxN_072	R	221	233	257	170	242	265	275+281+283	308	256		164
43	AxN_050	S	221	233	255	170		265	275+281+283	308	256		164
44	AxN_053	S	221	233	255	170	224	265	275+281+283	308	256		164
45	AxN_064	S	221	235	255	191	214+242+246	265	281		256		173
46	AxN_067	S	221	235	255	170	196+224+246	270	275+281+283		252		164
47	NKxT_26	R	221	233	247 +257	167	246	265	277+281	310	236		185
48	NKxT_33	R	221	233		173	204	262	281	308	236		205
49	NKxT_62	R	221	233	247 +257	167	204	262	277+281	308+310	236		185
50	NKxT_17	S	221	233	257	173	204	265	277+281	310	236		185
51	NKxT_69	S	221	233	257	167	204	262	277+281	310	236		185+205
52	NKxT_72	S	221	233	257	167	204+246	262	281	310	236		185
53	TxNK_18	R	221	233	247 +257	173	246	262	281	310	236		185+205
54	TxNK_55	R	221	233	247 +257	173	246	265	281	310	236		185+205
55	TxNK_69	R	221	233	257	167	246	262	277+281	310	236		185+205
56	TxNK_89	R	221	233	247 +257	167	246	262	281	310	236		185+205
57	TxNK_03	S	221	233	247 +257	167	204	262	281	308	236		185
58	TxNK_19	S	221	233	247	167	204	262	277+281	310	236		185+205
59	TxNK_85	S	221	233	247	167	204	265	277+281	308+310	236		205
60	TxNK_92	S	221	233	247	167	204	262	281	308	236		205
61	NKxA_22	R	221	233	255	191	246	270	281		236		203
62	NKxA_45	R	219	233	247	191	242	265	281	310	256		173
63	NKxA_48	R	221	233	255	167	246	270	281	310	256		205
64	NKxA_52	R	221	233	255	167	242	265	281		256		205
65	NKxA_07	S	221	233	255		242	265	281	310	236		185+205
66	NKxA_46	S				167	242	265	281	310	236	167	185+205
67	NKxA_73	S	221	233	247 + 255	191	246	270	281	310	256	167	185+205
68	NKxA_74	S	219	233	247	191	246	270	281		256		173
69	AxNK_05	R	221	233	255	191	246	265	281	310	236	167	205
70	AxNK_17	R	221	233	247		246	265	281	310	236+256+257		185+205
71	AxNK_59	R	219	233	255	167	246	270	281	310	256		173+185
72	AxNK_62	R	219	233	255	167	246	270	281	310	236		173
73	AxNK_15	S	219	233	255	191	246	270	281	310	236	167	173
74	AxNK_28	S	219	233	247	167	242	270	281		256	167	173
75	AxNK_61	S	219	233	255	191	242	270	281		236	167	173
76	AxNK_71	S	219	233	255	191	242+246	270	281	310	236	167	173
77	TxA_005	R	219	233	255 + 257	191	204	262	277+281	308	256		173
78	TxA_032	R	219	233	247	191	196+246	256	281	310	236	184	201
79	TxA_083	R	221	233	257	173	204	262	281		256		185
80	TxA_086	R	221	233	257	173	204	262	281	308	256		185
81	TxA_025	S	219	232	257		255	256	277+281	310	236		179
82	TxA_039	S	219	233	257	179	255	256	277+281	310	236		173
83	TxA_074	S	219	233	257	173	204	270	281		236	167	173+185
84	TxA_077	S	219	233	255	191	204	262	281		256	167	173+185
85	AxT_017	R	221	233	257	173	204	262	277+281	308	236		185
86	AxT_063	R	219	233	255	191	242	262	281		236	167	173+185
87	AxT_067	R	219	233	255+257	191	242	270	281	308	236	167	173
88	AxT_015	S	219	233	255+257	173	204	270	281		236		173
89	AxT_041	S	221	233	255	173	204	262	277+281		236		185
90	AxT_050	S	219	233	255+257	191	204	262	281		236	167	173
91	Avocet-VrA		219	233	255	191	242	270	281		256	167	173
92	Naxos		221	235	257	170	196+224+246	265	275+281+283	308	252	184	164
93	NK93602		221	233	247	167	246	265	281	310	236		205
94	T9010		221	233	257	173	204	262	277+281	308	236		185
95	Saar		221	235	257	170		256	277+283		257	184	189
96	Folke		221	233	257	167		265	275+281+283	327	257		189

Vedlegg 2: Alleldata fra markøranalyse

Prøve	Linje	Kategori	gwm251	gwm410	gwm428	stm844	wmc327	barc321	cfid026	gwm 174 b	gwm 617 a	gwm 617 b	gwm174 a
1	NxNK_22	R		258	156	111+117+119+125+132	226		284	455		185	224+226
2	NxNK_43	R	130	258	156	111+117+119+125+133	226		284			177	224+226
3	NxNK_46	R	126		160	117+125	226		284			177	224+226
4	NxNK_64	R	126	258	160	119+132+134	226			455			224+226
5	NxNK_29	S	126	258	156+160	119+132+134	226	197	276	460		177	230
6	NxNK_30	S	130	258	156	132+134	226	197	284	455			224+226
7	NxNK_49	S	130	258	156	119+132+134	226	197	284+276			177	230
8	NxNK_69	S	130		156	119+132+134	203		284			177	224+226
9	NKxN_31	R		258		111+117+119+125	203		276	460		185	230
10	NKxN_48	R		258		111	203		284	455		185	224+226
11	NKxN_63	R		258		111+117+119+125	226	197	284				224+226
12	NKxN_72	R		258	160		203		284	455		185	224+226
13	NKxN_17	S		258	156	111+117+119+125	226		276	460			230
14	NKxN_32	S		258		111+117+119	203	197	276	460			230
15	NKxN_42	S		258			203		284	455			224+226
16	NKxN_67	S		258		111+117+119+125	203	197	284	455		177+185	224+226
17	NxT_012	R	130	258	160	119+132+134	203		284	455		185	224+226
18	NxT_018	R		258	160	111+117+119+125+132	203	197	284	455		185	224+226
19	NxT_027	R	130	258	160	111+117+119+125+132	203		284	455		185	224+226
20	NxT_053	R		258	160	111+117+119+125+132	203		284		145	185	244
21	NxT_068	R		258	156	111+117+125+132	203	197	284	455	145	185	224+226
22	NxT_072	R		258	156	111+117+125+132	203		284	455	145	185	224+226
23	NxT_080	R	130	258	156	119+132+134	203	197	284	455	145	185	224+226
24	NxT_001	S		258	160	111+117+119+125+132	203	197	284	455	145	185	224+226
25	NxT_013	S	130	258	156	125+132+134	203	197	284	472		185	244
26	NxT_014	S		258	156	111+117+119+125+132	203	197	284	472		185	224+226+244
27	NxT_020	S	130	258	156	111+117+119+125+132	203	197	284	455		185	224+226
28	NxT_021	S		258	156	119+132	203		284	455			224+226
29	NxT_034	S		258	156	132+134	203	197	284			185	244
30	NxT_048	S		258	156	132	203		284	455	145		224+226
31	NxA_013	R	126	258	156	111+117+119+125+132	203	199	284	455		185	224+226
32	NxA_015	R	126	258	156		203	197	284	455		185	224+226
33	NxA_058	R	126	258	158	111+117+125+132	203	199		451		185	221+224
34	NxA_060	R	126	258	158	111+117+119+125+132	203+209	199		455		171+185	224+226
35	NxA_043	S	130	258	156	111+117+119+125+132	209	197		451+455			224+226
36	NxA_055	S	130	258	158	111+117+119+125+132	209	197	284	451		171	221+224
37	NxA_061	S	130	258	158	111+117+119+125+132	209	197	284	455			224+226
38	NxA_062	S	130	258	156	111+117+119+125+132	209	197		455			224+226
39	AxN_022	R	126	258	158	132+134	209	199	284	455		171	224+226
40	AxN_029	R	126	258	156	111+117+119+125+132	209	199	284	455		171	224+226
41	AxN_069	R	126	258	158	125+132	203	199	284	455		185	224+226
42	AxN_072	R	126	258	156	111+117+119+125+132	209	199	284			171	224+226
43	AxN_050	S	126	258	156	119+132+134	203	197		451		171	221+224
44	AxN_053	S	126	258	156	132+134	203	197		451		185	221+224
45	AxN_064	S	126	258	158	119+132+134	209	199	284	451		171	224+226
46	AxN_067	S	126	258	156	125+132	203	197		451		185	221+224
47	NKxT_26	R	126	258	156	111+117+119+125+132	226		276	460	145	177	230
48	NKxT_33	R	126		160	111+117+119+125+132	203		276	460	145	177+186	230
49	NKxT_62	R	126	258	156+160	111+117+119+125+132	203		276+284	460+472	145	177+187	230+244
50	NKxT_17	S	126	258	156	111+117+119+125+132	226		276	460	145	185	230
51	NKxT_69	S	126	258	156	111+117+119+125+132	226		276	460	145		230
52	NKxT_72	S		258	160	111+117+119+125+132	203			472		185	244
53	TxNK_18	R			156	111+117+119+125+132	203		276	460		185	230
54	TxNK_55	R	126	258	160	111+117+119+125+132	226			472		177	244
55	TxNK_69	R	126	258	156	111+117+119+125+132	226		282	472	145		244
56	TxNK_89	R		258	160	111+117+119+125+132	226		276	460	145	177	230
57	TxNK_03	S		258	160	111+117+119+125+132	226		276	472		177	244
58	TxNK_19	S		258		111+117+119+125+132	226		284			177	244
59	TxNK_85	S	126	258	156	111+117+119+125+132	226		276	460		185	230
60	TxNK_92	S	126	258	160	111+117+119+125+132	226		276	460		185	230
61	NKxA_22	R	126	258	160	111+117+119+125+132	226		276	460			230
62	NKxA_45	R	126	258	158	111+117+119+125+132	209	199	276	460		171	230
63	NKxA_48	R	126	258	160	111+117+119+125+132	226			451		177	221+224
64	NKxA_52	R	126	258	158	111+117+119+125+132	226	199		451		177	221+224
65	NKxA_07	S	126	258	160	111+117+119+125+132	209	199	276	460			230
66	NKxA_46	S	126	258	158	111+117+119+125	226	199	276				230
67	NKxA_73	S	126	258	160	111+117+119+125+132	209			451		171	221+224
68	NKxA_74	S	126	258	160	111+117+119+125+132	226		276	451		177	221+224
69	AxNK_05	R		258	158	111+117+119+125+132	209			451		171	221+224
70	AxNK_17	R	126	258	160	111+117+119+125+132	226	199		451			221+224
71	AxNK_59	R	126		160	111+117+119+125+132	226		276	460			230
72	AxNK_62	R	126	258	160	111+117+119+125+132	209		276	460		171	230
73	AxNK_15	S	126	258	158	111+117+119+125+132	209			451		171	221+224
74	AxNK_28	S	126	258	158	111+117+119+125+132	226	199	276	460		171	230
75	AxNK_61	S	126	258	158+160	111+117+119+125+132	209	199	276				230
76	AxNK_71	S	126	258	160	111+117+119+125+132	209			451			221+224
77	TxA_005	R	126	258	156	111+117+119+125+132	203			451			221+224
78	TxA_032	R	126	260	160	119+132+134	220		276			177	217
79	TxA_083	R		258	158	111+117+119+125+132	203			472	145		244
80	TxA_086	R	126	258	158	111+117+119+125+132	203+209			451		185	224
81	TxA_025	S	117	260	160	125+132+134	207	197	278	460		177	230
82	TxA_039	S	117	260	160	132	207	197	278	460		177	230
83	TxA_074	S		258	158	111+117+119+125+132	203		284		145		244
84	TxA_077	S		258	158	111+117+119+125+132	203		284	472	145	185	244
85	AxT_017	R			156	111+117+119+125+132	203			472	145		244
86	AxT_063	R	126	258	156	111+117+119+125+132	203	199		451	145		221+224
87	AxT_067	R	126	258	158	111+117+119+125+132	203	199		451	145	185	221+224
88	AxT_015	S	126	258	158	111+117+119+125+132	203		284	451+472		185	221+224+245
89	AxT_041	S		258	156	117+119+125+132	209		284	472		171	244
90	AxT_050	S		258	158	111+117+119+125+132	209			451		171	224
91	Avocet-YrA		126	258	158	111+117+119+125+132	209	199		451		171	221+224
92	Naxos		130	258	156	132		197	284	455		185	224+226
93	NK93602		126		160	111+117+119+125+132			276	460			230
94	T9010			258	156	111+117+119+125+132	203		284	472	145	185	244
95	Saar		124	260	156	111+117+119+125+132	203	197	286	472	133		244
96	Folke		128	258	158	119+132+134	205	199	282+284	455+456	143	185	226

Vedlegg 2: Alleldata fra markøranalyse

Prøve	Linje	Kategori	gwm375	hbe248	ncw-1V	wmc167	gwm1220	gwm149	swm010	wmc494	barc074	gwm518	wmc475 a	wmc475 b
1	NxNK_22	R	185+188	226		204	168	175	212	228	202	179	136	
2	NxNK_43	R	185+188	226	435	204	148	175	210	232	202	185	144	
3	NxNK_46	R	184	228	435	196	148	175		225	192	185	144	
4	NxNK_64	R	184	226	435	204	148	175	210	232	202	185	144	
5	NxNK_29	S	184	228	435	204	148	175	210	228	202	179	144	
6	NxNK_30	S	188	226	435		148	175	210		192	179	136+144+149	176
7	NxNK_49	S	188	228	435		148	175	210	232	192	185	144	
8	NxNK_69	S	185+188	228	435		168	175	212	232	192	185	144	
9	NKxN_31	R	188	228	435	196	148	175	210	230	202	185	144	176
10	NKxN_48	R	185+188	226	435	196	168	175	212	230	192	185	136+144+149	176
11	NKxN_63	R	184	228	435	196	168	175	212	230	192	185	144	176
12	NKxN_72	R	188	228	435	196	168	175	210	228	192	179	136+149	176
13	NKxN_17	S	185+188	228	435	204	168	175	212	230	192	185	144	
14	NKxN_32	S	184	228	435		148	175	210	228	192	179	136+144+149	176
15	NKxN_42	S	184	228	435	196	148	175	210	228	192	179	136+149	176
16	NKxN_67	S		228	435	204	148	175	210	230	202	185	144	
17	NxT_012	R	185+188	226	435	204	148	175	210	230	192	185	136+144+149	176
18	NxT_018	R	155	226	435	204	168	184	212	230	192	185	136+144+149	176
19	NxT_027	R	185+188	226	435	196	168	175	212	228	192	185	136+144+149	176
20	NxT_053	R	155	226	435	196	168	184	212	228	192	185+187	136+144+149	176
21	NxT_068	R	155	226	435	204	168	184	212	230	192	185	136+144+149	176
22	NxT_072	R	155	226	435	204	168	184	212	230	192	185	136+144+149	176
23	NxT_080	R	185+188	226	435	196	148+168	175	210+212	230	186	185	136+144+149	176
24	NxT_001	S	155	226	435	204	148	184	210	230	186	185	136+144+149	176
25	NxT_013	S	185+188	226		196	148	175	210	228	192	185	136+144+149	176
26	NxT_014	S	155	226		196+204	148	184	210	228	192	185	136+144+149	176
27	NxT_020	S	185+188	226		204	148	175	210	230	192	185	136+144+149	176
28	NxT_021	S	155	226		196	148	184	210	228	192	185	136+144+149	176
29	NxT_034	S	155	226		204	148	184	210	228	192	185	144+149	176
30	NxT_048	S	155	226		196	168	184	210	228	192	185	136+144+149	176
31	NxA_013	R	184	226		204	168	175	212		200	185	136+144+149	174
32	NxA_015	R	184	223			168	175	212	230	200	185	136+144+149	174
33	NxA_058	R	184	226	435	196	168	175	212		192	193	136+144+149	174
34	NxA_060	R	184	226	435	204	148		210	230	200	185	136+144+149	174
35	NxA_043	S	185+188	226	435	196	148+168		212	230	192	185	136+144+149	176
36	NxA_055	S	185+188	226	435	196	168	175	212	238	192	193	136+144+149	176
37	NxA_061	S	185+188	223	440	196	168		212	238	192	193	136+144+149	176
38	NxA_062	S	188	226	435	196	168		212	230	192	185	136+144+149	176
39	AxN_022	R	184	226	435	196	168	175	212	230	192	185	136+144+149	176
40	AxN_029	R	184	226	435	196	168	175	212	230	200	185	136+144+149	174
41	AxN_069	R	184	226	435	204	148	175	210		192	193	136+144+149	176
42	AxN_072	R	184	226	435	196	168		212	238	192	193	136+144+149	176
43	AxN_050	S	184	223	440	196	168	175	212	230	192	185	136+144+149	176
44	AxN_053	S	184	223	440	196+204	168	175	212	230	192	185	136+144+149	176
45	AxN_064	S	184	223	440	196+204	148	175	210	238	200	193	136+144+149	176
46	AxN_067	S	184	223	440	204	148	175	210	230	192	185	136+144+149	176
47	NKxT_26	R	155	228	435	196	148	175+184	210	228	186	179	144	
48	NKxT_33	R	184	228	435	196	148	175	210	228	202	179	144	
49	NKxT_62	R	155	226+228	435	196	148	175+185	210		186	185	144	176
50	NKxT_17	S	184	228	435	196	148	175	210	228	186	179	136+144+149	176
51	NKxT_69	S	184	226	435	196	148	175	210	228	202	179	144	
52	NKxT_72	S	155	228	435	196	148	184	210	228	186	179	136+144+149	176
53	TxNK_18	R	155	228	435	196	148	184	210	228	202	179	136+149	176
54	TxNK_55	R	184	228	435	196	148	175	210	228	202	179	144	
55	TxNK_69	R	184	226	435	196	148	175	210	228	202	185	144	
56	TxNK_89	R	155	228	435	196	148	184	210		202	179	144	
57	TxNK_03	S	157	228	435	196	148	184	210	228	186	185	144	
58	TxNK_19	S	155	226	435	196	148	184	210	228	186+202	179	144	
59	TxNK_85	S	182+184	226	435	196	148	175	210	228	202	185	144	
60	TxNK_92	S	184	228	435	196	148	175	210	228	202	179	136+144+149	176
61	NKxA_22	R	184	228	435	196	148	175	210	238	202	193	144	
62	NKxA_45	R	184	228	435	196	148	175	210	238	200	193	136+144+149	174
63	NKxA_48	R	184	228	435	196	148	175	210	228	202	193	144	
64	NKxA_52	R	184	223+228	435	196	148	175	210		202	193	144	
65	NKxA_07	S	184	228	435	196	148	175	210	238	202	193	144	
66	NKxA_46	S	184	223	440	196	148	175	210	238	202	193	144	176
67	NKxA_73	S	184	223	440	196	148	175	210	238	202	193	136+149	176
68	NKxA_74	S	184	223	440	196	148	175	210	228	200	179	136+149	174
69	AxNK_05	R	184	228	435	196	148	175	210	238	189+202	193	136+149	176
70	AxNK_17	R	184	228	435	196	148	175	210	238	202	193	144	
71	AxNK_59	R	184		435	196	148	175	210	228	200	193	144	
72	AxNK_62	R	184	228	435	196	148	175	210	228	200	179	136+149	174
73	AxNK_15	S	184	223	440	196	148	175	210	228	200	179	136+149	174
74	AxNK_28	S	184	223	440	196	148	175	210	228	200	179	136+144+149	174
75	AxNK_61	S	184	223	440	196	148	175	210	238	200	193	136+144+149	174
76	AxNK_71	S	184	223	440	196	148	175	210	238	200	193	144	174
77	TxA_005	R	184	226	435	196	148	175	210	228	200	185	136+144+149	174
78	TxA_032	R	184	226	435	204	160	175	208	245	200	187	136+144+149	174
79	TxA_083	R	155	226	435	196	148	184	210	238	186	193	136+144+149	176
80	TxA_086	R	184	226	435	196	148	175	210	228	186	185	136+144+149	176
81	TxA_025	S	174	226	435	196	160	186	214	245	195	187	136+144+149	174
82	TxA_039	S	174	226	435	196	160	186	214	245	195	187	144	174
83	TxA_074	S	155	223	440	196	148	184	210	238	200	193	136+144+149	174
84	TxA_077	S	155	226	435	196	148	184	210	238	200	193	136+144+149	174
85	AxT_017	R	155	226	435	196	148	184	210	228	186	185	136+144+149	176
86	AxT_063	R	184		435	196	148	175	210	228	200	185	136+144+149	176
87	AxT_067	R	184	226	435	196	148	175	210	238	200	185	136+144+149	174
88	AxT_015	S	184	223	440	196	148	175	210	238	200	193	136+144+149	174
89	AxT_041	S	155	226	435	196	148	184	210	238	186	193	136+144+149	176
90	AxT_050	S	155	223	440	196	148	184	210	238	200	193	136+144+149	174
91	Avocet-YrA		184	223	440	196	148	175	210	238	200	193	136+144+149	174
92	Naxos		185+188	226	435	204	168	175	212	230	192	185	136+144+149	176
93	NK93602		184	228	435	196	148	175	210	228	202	179	144	
94	T9010		155	226	435	196	148	184	210	228	186	185	136+144+149	176
95	Saar			226	435	204	162	184	208	230	204	185	136+149	174
96	Folke		185	226	435	206		184						

Vedlegg 2: Alleldata fra markøranalyse

Prøve	Linje	Kategori	wmc475 c	csLV46G22	CJ958400	barc200	cfD050	cn1137	gwm1267b	gwm213	gwm265	gwm301
1	NxNK_22	R	201	650	600	127	253+268	199+208+216	151+172+182	210	175+223	244
2	NxNK_43	R	201	650	600	127	253+268	208+214+216	151+182	210	175+223	244
3	NxNK_46	R	191	650	ikke bånd	127	253+259	208+214	145+151+172+180	166	175+230	215
4	NxNK_64	R	201	650	600	127	253+268	199+208+216	149+184	210	223	215
5	NxNK_29	S	201	650	600	127	253+268	208+214+216	151+172+182	210	175+223	244
6	NxNK_30	S	191	650	600	127	253+268	199+208+216	151+172+182	166	175+223	244
7	NxNK_49	S	191	650	600	127	253	199+208+216	151+172+182	210	175+230	
8	NxNK_69	S	191	650	600	127	253	199+208+216	151	166	175	
9	NKxN_31	R	201	650	600	127	253	216	151+172+182	206+210	175+230	
10	NKxN_48	R	191	650	600	127	253	216	151+172+182	166	175+230	215
11	NKxN_63	R	191	650	600	127	253	199+208+216	151+172+182	166	175+230	215
12	NKxN_72	R	191	650	600	127		216	151+172+182	166	230	
13	NKxN_17	S		650	600	127	253+268	199+208+216	151+172+182	166	175+223	244
14	NKxN_32	S	191	650	600	127	253+268	199+208+216	149	166	175+223	244
15	NKxN_42	S	191	650	600	127	253	199+208+216	149+172+182	166	175+230	?
16	NKxN_67	S	201	650	600	127	253+268	199+208+216	149+172+182	210	175+223	244
17	NxT_012	R	191	650	600	127	253+268	199+208+216	149+155	166	175+223	244
18	NxT_018	R	191	650	600	127	259	208+211+214+216	149+182	166	175	223
19	NxT_027	R	191	650	600	127	259	208+211+214+216	149+182	166	175	223
20	NxT_053	R	191	650	600	127	253+268	208+211+214+216	149+155	166	175+223	244
21	NxT_068	R	191	650	600	127	253	208+211+214+216	149+182	166	175+223	244
22	NxT_072	R	191	650	600	127	259	208+211+214+216	149+182	166	175	223
23	NxT_080	R	185	650	600	127	259	208+211+214+216	149+182	187	177	223
24	NxT_001	S	185	650	600	127	253+259	208+211+214+216	149+155+182	187	175+223	244
25	NxT_013	S	191	650	600	127	259	208+211+214+216	149+182	166	175	223
26	NxT_014	S	191	650	600	127	259	208+211+214+216	149+182	166	175	223
27	NxT_020	S	191	650	600	127	259	208+211+214	149+182	166	175	244
28	NxT_021	S	191	650	600	127	259	208+211+214+216	149+155	166	175	223
29	NxT_034	S	191	650	600	127	259	208+211+214+216	149	166	175	223
30	NxT_048	S	191	650	600	127	259	208+211+214	149+155	166	177	223
31	NxA_013	R	199	650	600	127	253+268	208+211+214+216	149+155+182	176	177+223	244+280
32	NxA_015	R	199	500(140)	ikke bånd	127	253+268	199+208+216	151+172+182	176	177+223	244
33	NxA_058	R	191	650	600		259	208+211+214+216	151+172+182	166	177	229
34	NxA_060	R	199	650	600	127	259	208+214+216	151+182	176	177	229
35	NxA_043	S	191	650	600	127	259	199+208+216	149+172	166	177+223	229
36	NxA_055	S	191	650	burde vært et bånd		253+268	199+208+216	151+172	166	177+223	244
37	NxA_061	S	191	500(140)	ikke bånd		268	199+208+216		176	177+223	244
38	NxA_062	S	191	650	600	127	253+268	199+208+216	149+172	166	177+223	229
39	AxN_022	R	191	650	600	127	259	208+214+216	145+149+172+182	166	175	229
40	AxN_029	R	199	650	600	127	259	208+211+214+216	149+172+182	176	175	229
41	AxN_069	R	191	650	600		259	208+211+214	149+172	166	177+223	229+244
42	AxN_072	R	191	650	600	127	259	208+211+214	149+182	166	175	229
43	AxN_050	S	191	500(140)	ikke bånd	127	253+268	199+208+216		166	177+223	229
44	AxN_053	S	191	500(140)	ikke bånd	127	259	199+208+216	149+172+182	166	177+223	229+244
45	AxN_064	S	199	500(140)	ikke bånd		259	199+208+216	151+172+182	176	175	229
46	AxN_067	S	191	500(140)	ikke bånd	127	253+268	199+208+216	151+182	166	175+223	229
47	NKxT_26	R	185	650	600	127	259	208+211+214	149+182	187	177	229
48	NKxT_33	R	201	650	600	127	253	199+208+216	149+155+182	182+210	175+225+230	
49	NKxT_62	R	185	650	600	127	259	208+211+214	149+155+182	187	177	215
50	NKxT_17	S	185	650	600	127	259	199+208+216	149+182	187	175	223
51	NKxT_69	S	201	650	600	127	259	199+208+216	151+172+182	210	177	223
52	NKxT_72	S	185	650	600	127	259	199+208+216	149+182	187	175	223
53	TxNK_18	R	201	650	600	127	253	199+208+216	149+182	210	177+230	215+244
54	TxNK_55	R	201	650	600	127	253	208+211+214+216	149+172+182		177+230	215
55	TxNK_69	R	201	650	600	127	259	208+211+214+216	149+182	176+210	177	223
56	TxNK_89	R	201	650	600	127	253	208+211+214+216	151+155+172	210	175+230	215
57	TxNK_03	S	185	650	600	127	259	199+208+216	149+155	187	175	223
58	TxNK_19	S	185201	650	600	127	259	208+211+214+216	151+155+172	187+200+210	177	223
59	TxNK_85	S	201	650	600	127	259	199+208+216	145+151+155+172	210	175	223
60	TxNK_92	S	201	650	600	127	259	208+211+214+216	151+155+172	176+210	177	223
61	NKxA_22	R	201	650	600		253	199+208+216	141+151+172	210	175+230	229
62	NKxA_45	R	199	650	600		259	199+208+216	151+172+182	176	175	229
63	NKxA_48	R	201	650	600	127	259	199+208+216	151+172	210	175	229
64	NKxA_52	R	201	650	600	127	259	199+208+216	151+172+182	210	175	229
65	NKxA_07	S	201	650	600		253	199+208+216	151+172+182	210	177+230	223
66	NKxA_46	S	201	500(140)	ikke bånd	127	253	199+208+216	151+172	210	177+230	215
67	NKxA_73	S	201	500(140)	ikke bånd		259	199+208+216	151+172	210	177	229
68	NKxA_74	S	199	500(140)	ikke bånd		259	199+208+216	151+172	176	175	229
69	AxNK_05	R	201	650	600		253+259	199+208+216	151+172	210	177+230	
70	AxNK_17	R	201	650	600	127	259	199+208+216	151+172+182	210	175+230	229
71	AxNK_59	R	199	650	600	127	259	199+208+216	151+172+182	176	177	229
72	AxNK_62	R	199	650	600	127	253	199+208+216	151+172	176	175+230	
73	AxNK_15	S	199	500(140)	ikke bånd		253	199+208+216		176	177+230	215
74	AxNK_28	S	199	500(140)	ikke bånd	127	259	199+208+216	141+147+151+172	176	175	229
75	AxNK_61	S	199	500(140)	ikke bånd			199+208+216	147+151+172	176	175+230	215
76	AxNK_71	S	199	500(140)	ikke bånd		253	199+208+216	147+151+172	176	177+230	
77	TxA_005	R	199	650	600		259	208+211+214+216	155+172	176	177	229
78	TxA_032	R	199	650	600		253+259	208+211+216	151+172+182	204	175+230	
79	TxA_083	R	185	650	600	127	259	208+211+214+216	149+155	187	177	229
80	TxA_086	R	185	650	600	127	259	208+211+214+216	149+172	187	177	223
81	TxA_025	S	195	650	600	127	259	208+216	145+182	181	177	229
82	TxA_039	S	195	650	600	127	259	208+216	144+172+182	181	177	229
83	TxA_074	S	199	500(140)	ikke bånd	127	259	199+208+216	149+172	176	177	223
84	TxA_077	S	199	650	600		259	199+208+216	155+172	176	177	229
85	AxT_017	R	185	650	600	127	259	199+208+211	149+155	187	177	223
86	AxT_063	R	199	650	600		259	208+211+214+216	155+172	176	177	223
87	AxT_067	R	199+203	650	600		259	208+211+214+216	151+172	176	177	229
88	AxT_015	S	199	500(140)	ikke bånd	127	259	199+208+216	151+172	176	177	223
89	AxT_041	S	185	650	600	127	259	208+211+214+216	151+155+172	187	177	
90	AxT_050	S	199	500(140)	ikke bånd		259	199+208+216	151+172	176	177	229
91	Avocet-YrA		199	500(140)	ikke bånd		259	199+208+216	144+151+172	176	177	229
92	Naxos		191	650	burde vært et bånd	127	253+268	208+214	149+182	166	175+223	244
93	NK93602		201	650	600	127	253	199+208+216	151+172+182	210	175+230	215
94	T9010		185	650	600	127	259	208+211+214+216	149+155+182	187	177	223
95	Saar		203	650	600	127	253+268+272	202+208+216	155+172	187	177+227	
96	Folke		203	650		127	253+268	208	151+172	187	177+214+227	236

Vedlegg 2: Alleldata fra markøranalyse

Prøve	Linje	Kategori	gwm320	gwm33	gwm427	gwm757	ksum117a+b	ksum117c	mag548	wmc44
1	NxNK_22	R	280-2	154+187	225	122+163	270+281	265+279	394	
2	NxNK_43	R	280-2	143+200+202	225	122+163	265+279+281	265+279	399+409+426	287
3	NxNK_46	R	257+265+282	143+202		122+163	265+279+281	265+279	394	
4	NxNK_64	R	280-2	154+187	237	122+163	279+281	279	394	
5	NxNK_29	S	280-2	154+187	237	122+163	265+279+281	265+279	399+409+426	287
6	NxNK_30	S	280-2	154+187	237	122+163	279+281	279	394	287
7	NxNK_49	S		154+187	225	122+163	265+279+281	265+279	399+409+426	287
8	NxNK_69	S		143+154+163+187	225	122+163	265+279+281	265+279	399+409+426	287
9	NKxN_31	R		130	225	163	270	265		287
10	NKxN_48	R	280-2	130	225	122+163	279+281	279	399+409+426	
11	NKxN_63	R	280-2	154+187	225	122+163	270+279+281	265+279	394	287
12	NKxN_72	R			225	163	270	265		
13	NKxN_17	S	280-2	154+187	237	122+163	270+279+281	265+279	399+409+426	287
14	NKxN_32	S	280-2	154+187	225	122+163	270+279+281	265+279	399+409+426	287
15	NKxN_42	S		154+187	237	122+163	270+279+281	265+279	394	287
16	NKxN_67	S	280-2	154+187	237	122+163	279+281	279	399+409+426	287
17	NxT_012	R	280-2	143+163+200+202	225	122+163	265+279+281	265+279	389+394	
18	NxT_018	R	274	143+189+191	225	122+163	270+279+281	265+267+279	389+394	
19	NxT_027	R	274	143+191	225	122+163	270+279+281	265+267+279	399+409+426	287
20	NxT_053	R	280-2	143+200+202	237	163	270+279+281	265+279		287
21	NxT_068	R	280-2	143+191	225	122+163	270+279+281	265+267+279	399+409+426	280
22	NxT_072	R	274	143+191	225	163	270+279+281	265+267+279	399+409	280
23	NxT_080	R	274	143+200+202	225+237	119+163	270+279+281	265+279		287
24	NxT_001	S	280-2	143+191	237	119+163	270+279+281	265+267+279		280
25	NxT_013	S	274	143	225	122+163	270+279+281	265+267+279	389+394	280
26	NxT_014	S	274	143+191	225	122+163	270+279+281	265+267+279	389+394	280
27	NxT_020	S	280-2	143+200+202	225	119+163	265+279+281	265+279		280
28	NxT_021	S	274	143+191	225	122+163	270+279+281	265+279	389+394	280
29	NxT_034	S	274	143+191	225	119+163	270+279+281	265+279		280
30	NxT_048	S	274	143+200+202	237	163	265+279+281	265+279		287
31	NxA_013	R	280-2	141		119+163	265+279+281	265+279		
32	NxA_015	R	278	130+141+202	225	119+163	279+281	279		285
33	NxA_058	R	278	143+200+202	225	163	265+279+281	265+279		287
34	NxA_060	R	278	143+200+202	225	163	265+279+281	265+279		287
35	NxA_043	S	278	135+141	225	122+163	279+281	279+295	399+409+426	285
36	NxA_055	S	280-2	135	225	122+163	279+281	279+295	399+409+426	287
37	NxA_061	S	280-2		225	122+163	279+281	279+295	399+409+426	287
38	NxA_062	S	278	135+141		119+163	279+281	279+295		285
39	AxN_022	R	278	143+200+202	225	119+163	270+279+281	265+267+279		287
40	AxN_029	R	278	143+200+202	225	163	279+281	279		287
41	AxN_069	R	280-2+278	141	225	119+163	265+279+281	265+279		
42	AxN_072	R	278	141		163	265+279+281	265+279		287
43	AxN_050	S	280-2		225	122+163	279+281	279+295	399+409+426	285
44	AxN_053	S	280-2+278	135	225	119+163	279+281	279+295		285
45	AxN_064	S	278	135	225	163	279+281	279		285
46	AxN_067	S	280-2	135	225	122+163	279+281	279+295	399+409+426	285
47	NKxT_26	R	274	143+191	237	122+163	270+279+281	265+267+279	389+394	280
48	NKxT_33	R		154+187	237	163	279+281	279		280
49	NKxT_62	R	274	143+191	237	122+163	279+281	265+279	389+394	
50	NKxT_17	S	274	130+143+154+191	237	122+163	279+281	279	389+394	287
51	NKxT_69	S	274	154+187	237	163	279+281	279+295		280
52	NKxT_72	S	274	154+187	237	163	270+279+281	265+279		287
53	TxNK_18	R	274	143+191	237	163	270+279+281	265+279		287
54	TxNK_55	R	274	143+191	237	163	270+279+281	265+267+279		287
55	TxNK_69	R	274	143+191	237	163	270	265		280
56	TxNK_89	R		143+191	237	163	270+279+281	265+279		287
57	TxNK_03	S	274	154+187+162	237	122+163	279+281	279	389+394	280
58	TxNK_19	S	274	143+191	237	122+163	270	204+265	394	280
59	TxNK_85	S	274	154+187	237	122+163	270+279+281	265+279	394	287
60	TxNK_92	S	274	154+187	237	122+163	270	265	394	287
61	NKxA_22	R	274	141+154+187	237	122+163	279+281	279	394	287
62	NKxA_45	R	278	135	237	122+163	279+281	279	394	287
63	NKxA_48	R	278	154+187	237	122+163	270+279+281	265+279	394	287
64	NKxA_52	R	278	135	237	122+163	279+281	279	394	285
65	NKxA_07	S	274	135+141	237	163	270+279+281	265+279		287
66	NKxA_46	S		135+141	237	163	279+281	204+279		285
67	NKxA_73	S	278	141+185+187	237	163	279+281	279		285
68	NKxA_74	S	278	135+141	237	163	270+279+281	265+279		285
69	AxNK_05	R		135	225	163	279+281	279		
70	AxNK_17	R	278	135	237	163	270+279+281	265+279		287
71	AxNK_59	R	278	135		122+163+163	279+281	279	394	
72	AxNK_62	R	274	135+141		163	270+279+281	265+279		287
73	AxNK_15	S	274	135+141	237	163	279+281	279		
74	AxNK_28	S	278	135	237	122+163	279+281	279	394	
75	AxNK_61	S	280-2	135+141		122+163	270+279+281	265+279	394	285
76	AxNK_71	S		130+154+187+207	237	122+163	279+281	175+279	394	285
77	TxA_005	R	278	141+191		163	270+279+281	265+279		
78	TxA_032	R		154+187	225	122+163	279+281	265	399+409+426	
79	TxA_083	R	278	141+191	237	122+163	270+279+281	265+279	389+394	280
80	TxA_086	R	278	141+191		122+163	270+279+281	265+279	389+394	280
81	TxA_025	S	278		225	122+163	256+270	265	399+409+426	
82	TxA_039	S	278		225	122+163	256+270	279	399+409+426	287
83	TxA_074	S	274	135	237	122+163	279+281	279	389+394	
84	TxA_077	S	278	135+141	237	122+163	279+281	279	394	
85	AxT_017	R	274	135+141+143+191	237	122+163	270+279+281	265+279	389+394	
86	AxT_063	R	274	141+191	237	122+163	270+279	265+279	394	280
87	AxT_067	R	278	143+191	237	122+163	270+279	265+279	394	280
88	AxT_015	S	274	135+141		163	279+281	279	394	280
89	AxT_041	S	278	141		122+163	270+279	265+279	394	280
90	AxT_050	S	278	135+141		163	279+281	279		
91	Avocet-YrA		278	130+135+141		122+163	279+281	279	426	285
92	Naxos		280-2	143+200+202	225	122+163	265+279+281	265+279	399+409+426	287
93	NK93602		278	154+187	237	163	270+279+281	265+279		287
94	T9010		274	143+191	237	122+163	267+270+279+281	265+267+279	389+394	280
95	Saar				241	122+163	265+279+281	190+265+279	394	
96	Folke		282	129	241	163	267+279+289	190+265+279	394	287

Vedlegg 2: Alleldata fra markøranalyse

Prøve	Linje	Kategori	wmc441	wmc475a	wmc475b	UP3B/1A
1	NxNK_22	R	181	135+149	176	900
2	NxNK_43	R	181	144	176	1100
3	NxNK_46	R	181	144	176	
4	NxNK_64	R	181	144		900
5	NxNK_29	S	181	144	176	1100
6	NxNK_30	S	181	135+144+149	176	900
7	NxNK_49	S	181	144	176	900
8	NxNK_69	S	181	144	176	900
9	NKxN_31	R	181	144	176	1100
10	NKxN_48	R	181	135+144+149	176	1100
11	NKxN_63	R	181	144	176	900
12	NKxN_72	R	181	135+149	176	1100
13	NKxN_17	S	181	144	176	900
14	NKxN_32	S	181	135+144+149	176	900
15	NKxN_42	S	181	135+144+149	176	900
16	NKxN_67	S	181	144	176	1100
17	NxT_012	R	181	135+144+149	176	1100
18	NxT_018	R	181	135+144+149	176	1100
19	NxT_027	R	181	135+144+149	176	1100
20	NxT_053	R	181	135+144+149	176	1100
21	NxT_068	R	181	135+144+149	176	1100
22	NxT_072	R	181	135+144+149	176	1100
23	NxT_080	R	181	135+144+149	176	1100
24	NxT_001	S	181	135+144+149	176	1100
25	NxT_013	S	181	135+144+149	176	1100
26	NxT_014	S	181	135+144+149	176	1100
27	NxT_020	S	181	135+144+149	176	
28	NxT_021	S	181	135+144+149	176	
29	NxT_034	S	181	135+144+149	176	
30	NxT_048	S	181	135+144+149	176	1100
31	NxA_013	R	181	135+144+149	174	1100
32	NxA_015	R	193	135+144+149	174	900
33	NxA_058	R	193	135+144+149	174	1100
34	NxA_060	R	193	135+144+149	174	1100
35	NxA_043	S	181	135+144+149	176	900
36	NxA_055	S	193	135+144+149	176	900
37	NxA_061	S	193	135+144+149	176	900
38	NxA_062	S	181	135+144+149	176	900
39	AxN_022	R	181	135+144+149	176	1100
40	AxN_029	R	181	135+144+149	174	1100
41	AxN_069	R	181	135+144+149	176	1100
42	AxN_072	R	181	135+144+149	176	1100
43	AxN_050	S	181	135+144+149	176	900
44	AxN_053	S	181	135+144+149	176	900
45	AxN_064	S	193	135+144+149	176	900
46	AxN_067	S	193	135+144+149	176	1100
47	NKxT_26	R	181	144	176	900
48	NKxT_33	R	181	144	176	900
49	NKxT_62	R	181	144	176	1100
50	NKxT_17	S	181	135+144+149	176	900
51	NKxT_69	S	181	144	176	900
52	NKxT_72	S	181	135+144+149	176	900
53	TxNK_18	R	181	135+149	176	900
54	TxNK_55	R	181	144	176	
55	TxNK_69	R	181	144	176	1100
56	TxNK_89	R	181	144	176	
57	TxNK_03	S	181	144	176	900
58	TxNK_19	S	181	144	176	1100
59	TxNK_85	S	181	144	176	900
60	TxNK_92	S	181	135+144+149	176	
61	NKxA_22	R	193	144	176	900
62	NKxA_45	R	181	135+144+149	174	900
63	NKxA_48	R	181	144	176	900
64	NKxA_52	R	193	144	176	900
65	NKxA_07	S	193	144	174+176	900
66	NKxA_46	S	181	144	176	900
67	NKxA_73	S	181	135+149	176	900
68	NKxA_74	S	181	135+149	174	900
69	AxNK_05	R	193	135+149	176	900
70	AxNK_17	R	181	144	176	900
71	AxNK_59	R	193	144	174	900
72	AxNK_62	R	193	135+149	174	900
73	AxNK_15	S	181	135+149	174	900
74	AxNK_28	S	193	135+144+149	174	900
75	AxNK_61	S	193	135+144+149	174	900
76	AxNK_71	S	193	144	174	900
77	TxA_005	R	181+193	135+144+149	174	1100
78	TxA_032	R	181	135+144+149	174	900
79	TxA_083	R	181	135+144+149	176	1100
80	TxA_086	R	181	135+144+149	176	1100
81	TxA_025	S	175	135+144+149	174	
82	TxA_039	S	175	144	174	
83	TxA_074	S	181	135+144+149	174	900
84	TxA_077	S	193	135+144+149	174	900
85	AxT_017	R	181	135+144+149	176	1100
86	AxT_063	R	193	135+144+149	174+176	1100
87	AxT_067	R	193	135+144+149	174	100
88	AxT_015	S	193	135+144+149	174	1100
89	AxT_041	S	193	135+144+149	176	1100
90	AxT_050	S	193	135+144+149	174	900
91	Avocet-VrA		193	135+144+149	174	900
92	Naxos		181	135+144+149	176	1100
93	NK93602		181	144		900
94	T9010		181	135+144+149	176	1100
95	Saar		181	135+149	174	900
96	Folke		175	144	174	900