



SZENT ISTVÁN EGYETEM

**SZŐLŐ FAJTÁK SZÍNVÁLTOZATAINAK ELKÜLÖNÍTÉSE ÉS *VITIS*
FAJOK MOLEKULÁRIS EVOLÚCIÓJÁNAK VIZSGÁLATA**

Doktori értekezés tézisei

Kerekes Adrienn

Gödöllő

2019

A Doktori Iskola

Megnevezés: **Növénytudományi Doktori Iskola**

Tudományága: **Növénytermesztési és kertészeti tudományok**

Vezetője: **Dr. Helyes Lajos**
Egyetemi tanár, az MTA doktora
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Kertészeti Technológiai Intézet

Témavezetők: **Dr. Kiss Erzsébet**
Egyetemi tanár, a mezőgazdasági tudományok kandidátusa
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Genetikai, Mikrobiológiai és Biotechnológiai Intézet

Dr. Szóke Antal
Egyetemi docens
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Genetikai, Mikrobiológiai és Biotechnológiai Intézet

.....
Dr. Kiss Erzsébet

Témavezető

.....
Dr. Szóke Antal

Témavezető

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

1 MUNKA ELŐZMÉNYEI, KITŰZÖTT CÉLOK

A termesztett szőlő (*Vitis vinifera* L. *subsp. vinifera*) az egyik legrégebbi és legfontosabb kultúrnövényünk. A szőlő egyik legfontosabb minőségi tulajdonsága a bogyók színe. Ez sok esetben meghatározhatja egy-egy fajta felhasználási típusát is: bor, csemege, szőlőlé. Az évezredek során a mutációk, a természetes hibridizáció, majd a 19. századtól kezdve a tudatos nemesítési és szelekciós munka eredményeként számtalan színváltozat alakult ki: fekete, kék, piros, rózsaszín, szürke és fehér/zöld. A bogyók színét a héjban felhalmozódó antociánok mennyisége és minősége határozza meg. Az ezt meghatározó genetikai faktorok tágabb értelemben tehát fontos domesztikációs géneknek is tekinthetők a feltételezett ős, a *Vitis sylvestris* GMEL.-ből történő házasítás során.

A szőlőfajok többségére és a *Vitis vinifera* L. fajták őséire jellemző fekete színből ezek a különböző színváltozatok az antocián bioszintézisben résztvevő gének és a működésüket szabályozó transzkripciós faktorok mutációi miatt alakultak ki. A fehér szín az UDP-glükóz: flavonoid 3-O-glükoziltranszferáz (*UFGT*) enzim génjének működését szabályozó két *Myb* transzkripciós faktor (*VvMybA1*, *VvMybA2*) funkcióvesztéses mutációjának eredményeképpen alakult ki, míg a színes változatok a *VvMybA1* gén kódoló régiójában történő inszerciókra/deléciókra (INDEL), pontmutációkra, illetve kimériszusra és az ebből adódó génexpressziós különbségekre vezethetők vissza.

A GrapeGen06 EU projekt egyik fontos célkitűzése volt az európai őshonos fajták morfológiai és mikroszatellit markerekkel történő leírása, jellemzése, a szinonímák és homonímák kiszűrése. A SZIE Genetika és Biotechnológia Intézete ebben a projektben összesen 259 Magyarországon termesztett és nemesített fajta és klón, köztük 97 kárpát-medencei fajta 12 mikroszatellit lókuszban történő jellemzését végezte el. A fajták között több olyan csoport (színvariáns) is van, melyek SSR allélmintázata megegyezik, így nem lehet egyedi mikroszatellit ujjlenyomattal jellemezni.

Mivel ezek a fajták, az ún. rügymutánsok (*conculta*) a bogyószínükben különböznek, így a köztük lévő genetikai különbségek az antocián-bioszintézisben résztvevő génekben és szabályozó régiókban keresendők.

Az utóbbi évtizedekben az új fajták nemesítése során egyre nagyobb figyelmet fordítanak az Észak-Amerikában és Ázsiában őshonos szőlő fajokra, amelyek értékes rezisztenciaforrások lehetnek a különböző biotikus és abiotikus stresszekkel szemben. Növekvő gazdasági jelentőségük ellenére a *Vitis* fajok evolúciója még nincsen teljesen tisztázva. A nemzetség filogenetikai, biogeográfiai és taxonómiai kutatásainak eredményei sokszor ellentmondásosak és sokan megkérdőjelezzik a belőlük levont következtetéseket.

Annak ellenére, hogy a szőlőfajok bogyószínében lényegesen kisebb variációk figyelhetők meg, mint a *Vitis vinifera* fajtánál, az antocián bioszintézist szabályozó transzkripciós faktorok kódoló régiójában már több mutációt is azonosítottak. Feltételezésünk szerint a *VvMybA* transzkripciós faktorokat kódoló régiókkal szorosan kapcsolt nem kódoló DNS szakaszok „semleges mutációi” is alkalmasak lehetnek a *Vitis* fajok evolúciójának vizsgálatára.

CÉLKITŰZÉSEK:

Régi kárpát-medencei fajták *VvMybA1* transzkripciós faktor gén allélösszetételének meghatározása és a felhasznált markerek alkalmazhatóságának bizonyítása.

Különböző származású színvariánsok egyedi elkülönítése *VvMybA1* és *VvMybA2* allélösszetételük meghatározásával.

A különböző földrajzi eredetű szőlő fajok *MybA1* és *MybA2* géneivel szorosan kapcsolt nem kódoló régióinak szekvencia-szintű összehasonlításával egy új filogenetikai kapcsolatrendszer felállítása a *Vitis* nemzetségen belül. A kapott eredményekből elkészített dendrogram szerkesztése és összehasonlítása a korábban publikált adatokkal.

2 ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1 Növényanyag

A vizsgálatunkban felhasznált kárpát-medencei fajtákat a PTE Szőlészeti és Borászati Kutatóintézet génbankjából kaptuk. A többi európai fajták levélmintáit szintén a PTE Szőlészeti és Borászati Kutatóintézetből, valamint a Szent István Egyetem soroksári fajtagyűjteményéből kaptuk. A szőlőfajok a PTE Szőlészeti és Borászati Kutatóintézet génbankjából, a SZIE soroksári, a németországi geiweilerhofi és az INRA franciaországi montpellier gyűjteményéből származtak.

2.2 DNS kivonás

A Magyarországról és Németországból származó fiatal levélmintákat a DNS kivonásig - 70°C-on tároltuk, Franciaországból vesszőket kaptunk, a DNS kivonása háncsból történt, minden esetben Qiagen DNeasy[®] Plant Mini Kit-el, a gyártó leírása alapján, majd a kinyert DNS mennyiségét és minőségét Nanodrop spektrofotométerrel ellenőriztük.

2.3 A vizsgálatokban szereplő markerek és PCR körülmények

A 118 kárpát-medencei fajta *VvMybA1* allélösszetételének meghatározásához KOBAYASHI és munkatársai (2004) által leírt primereket alkalmaztuk. Azokban az esetekben amikor a *VvMybA1* allélspecifikus primerekkel nem tudtuk a fenotípusnak megfelelő várt genotípust meghatározni, a 20D18CB9 CAPS markerrel vizsgáltuk a fajtákat, amelyet WALKER és munkatársai (2007) írtak le.

A polimeráz láncreakciókat Bio-Rad iCycler készülékben (Bio-Rad) végeztük el, a *VvMybA1* allélspecifikus vizsgálatban a touch-down PCR-t WTB-*Taq* polimeráz enzimet, míg a *Vitis* fajok esetében Phusion[®] High-Fidelity DNS polimeráz enzimet használtunk a gyártó leírásában megadott PCR körülményeket használva.

2.4 SNaPshot analízis és szekvenálás

A SNaPshot™ (Applied Biosystems) analízist a *VvMybA2* génben található *VvMybA2R44/K980* (WALKER et al. 2007) és a *VvMybA2C22* (CARRASCO et al. 2015) SNP polimorfizmust vizsgáltuk 43 kárpát-medencei és egyéb európai fajtákban. A SNaPshot™ SNP szekvenálást KERÉKES és munkatársai (2015) alapján hajtottuk végre.

A *Vitis* fajok filogenetikai vizsgálatát a *VvMybA* génekkel kapcsolt 20D18CB9 (WALKER et al. 2006) CAPS markerrel amplifikált PCR termék szekvenálásával végeztük el. A tisztított PCR termékeket pGEM-T Easy (Promega) vagy CloneJET1.2 (Thermo Scientific) klónozó vektorba ligáltuk. A minták szekvenálását ABI PRISM 310 Genetic Analyser (Applied Biosystems) készülékben végeztük el M13 univerzális vagy pJET1.2 primerekkel.

A szekvenciák illesztéséhez a MEGA6 programot, míg az illesztések grafikai bemutatásához a BioEdit 7.2.5. programot használtuk. A filogenetikai fa elkészítéséhez Megalign (Lasergene) programot használtunk Clustal W algoritmus alapján, 1000-es bootstrap érték megadásával.

3 EREDMÉNYEK

3.1 Kárpát-medencei fajták *VvMybA1* allél polimorfizmusának meghatározása

A régi kárpát-medencei fajták *VvMybA1* allélösszetételének meghatározása során a *VvMybA1* és a 20D18CB9 allélspecifikus primereket használtuk (KOBAYASHI et al. 2004, WALKER et al. 2006).

A 118 kárpát-medencei fajtából 78 *VvMybA1a/a* genotípusú, tehát mindkét allélján kimutatható a *Gret-1* inszerció, amely fehér fenotípus kialakulását eredményezi. Ez a 78 fajta tartalmazza azt a 4 fajtát is ('Gohér piros', 'Rózsás leányka', 'Szeredi', 'Hamuszőlő'), amelyek színes bogóval rendelkeznek ugyan, de ezt egyik általunk használt *VvMybA1* marker rendszerrel nem sikerült kimutatni.

A fajták közül 33 *VvMybA1a/c* allél kombinációt sikerült meghatározni, tehát egyik allélja funkcióképtelen a *Gret-1* inszerció miatt, míg másik allélja a vad típusú funkcióképes allélt hordozza. 3 fajta ('Ködös', 'Kék tihanyi', 'Tótika') esetében a *VvMybA1c* *Gret-1* inszerció nélküli vad típusú allélt sikerült kimutatni homozigóta formában. Végül 4 fajta esetében ('Furmint piros', 'Kéknyelű piros', 'Lisztes piros', 'Muskotály piros') a *VvMybA1a/b* genotípust különítettünk el, vagyis az egyik allélja hordozza a *Gret-1* retrotranszpozont, a másik allélja viszont a *Gret-1* kivágódását követően visszamaradt 3'LTR szekvenciájára utaló 'b' allélt sikerült kimutatni, amely a 'c' allélhoz hasonlóan szintén egy funkcióképes, színes fenotípust eredményező allél.

A fajták jelentős része a bogószínűnek megfelelő *VvMybA1* allél összetételt tartalmazza, de a 'Gohér piros' (Rg), a 'Hamuszőlő' (G), a 'Rózsás leányka' (Rg) és a 'Szeredi' (Rg) esetében nem sikerült piros allélra specifikus fragmentumot kimutatni. Ez az eredmény arra utalhat, hogy a *VvMybA* transzkripció faktor egy másik génje, vagy egy másik funkcióképes allélja alakítja ki a bogószínűt a fentebb említett 4 fajtában.

3.2 Szőlő rügmütánsok elkülönítése SNP polimorfizmus alapján

Korábbi munkákban is vizsgálták már, és próbálták elkülöníteni az egyes fajtacsoportokba tartozó szőlő fajtákat SSR és a *VvMybA1* transzkripciós faktor polimorfizmusa alapján (SZŐKE et al. 2012, BODOR & SZŐKE et al. 2014). Ezek közül azonban nem minden *conculata*ba tartozó fajtát sikerült elkülöníteni egymástól.

A sikeres elkülönítés érdekében kezdtük meg a fajták SNP alapú vizsgálatát, amelyet a *VvMybA2* transzkripciós faktort kódoló gén mutációja alapján határoztunk meg. *VvMybA2* transzkripciós faktor génjének kódoló szekvenciában történt pontmutációk miatt az antocián bioszintézis blokkolt.

SNP polimorfizmus alapján sikerült elkülönítenünk a ‘Csiljaki belűj’ és ‘Csiljaki krasznűj’, valamint a ‘Huszajne belűj’ és a ‘Huszajne krasznűj’ fajtákat. A ‘Korinthusi fekete’ T/T allélokat, míg a ‘Korinthusi piros’ a K980 pozícióban T/G funkcióképes allélt is hordoz, így ezeket a fajtákat is sikerült elkülönítenünk. A ‘Piquepoul gris’ és a ‘Piquepoul noir’ esetében is sikerült különbséget tenni SNP polimorfizmus alapján. A ‘Bakator piros’ és a ‘Bakator tüdőszínű’ szomatikus mutánsokat sem *VvMybA1*, sem *VvMybA2* polimorfizmusuk alapján nem tudtuk elkülöníteni, így az eltérő szín pontos genetikai hátterét nem ismerjük. A ‘Gohér piros’ *VvMybA2* polimorfizmusa alapján megkülönböztethető volt a fajtacsoportjának többi tagjától, viszont a ‘Gohér fehér’ és a ‘Gohér változó’ fajtákat nem sikerült SNP polimorfizmus alapján elkülöníteni egymástól. A ‘Bajor kék’ fajtát sikerült elkülöníteni a ‘Bajor szürke’ és ‘feketefájú’-tól, de az előző fajtacsoporthoz hasonlóan ebben az esetben sem sikerült SNP polimorfizmust kimutatni a két fajta között. A ‘Barátság’ két színvariánsa között sem tudtuk polimorfizmust kimutatni, hasonlóan az ‘Muskotály’- és az ‘Oportó’ fajtakörbe tartozó tagok között. A ‘Lisztes piros’ és a ‘Furmint piros’ fajtákat *VvMybA1* alapján igen, de *VvMybA2* alapján nem tudtuk elkülöníteni a *conculata* többi tagjától, vagyis SNP vizsgálat alapján azonos allélmintázatot sikerült kimutatnunk.

A *VvMybA2* gén SNP polimorfizmusát vizsgálva a ‘Gohér piros’ (Rg) és a ‘Rózsás leányka’ (Rg) esetében két funkcióképes allélt mutattunk ki (K980: T/G, C22: T/G), ami lehetővé teszi a színanyag termelést. A ‘Hamuszőlő’ (G) esetében nem végeztünk SNP vizsgálatot.

A ‘Szeredi’ (Rg) esetében az SNP polimorfizmus homozigóta mutáns allélt mutatott ki (K980: T/T, C22: T/T), tehát a *VvMybA1* és *VvMybA2* gének vizsgálata fehér boggyószínű kialakulásának molekuláris hátterét igazolja.

Fenotípusos megjelenése alapján azonban egyértelmű, hogy zajlik antocián bioszintézis. Ezekben az esetekben további markerrendszerekkel való vizsgálatok jelenthetnek megoldást, hogy kimutathassuk a színanyag megjelenésének genetikai hátterét.

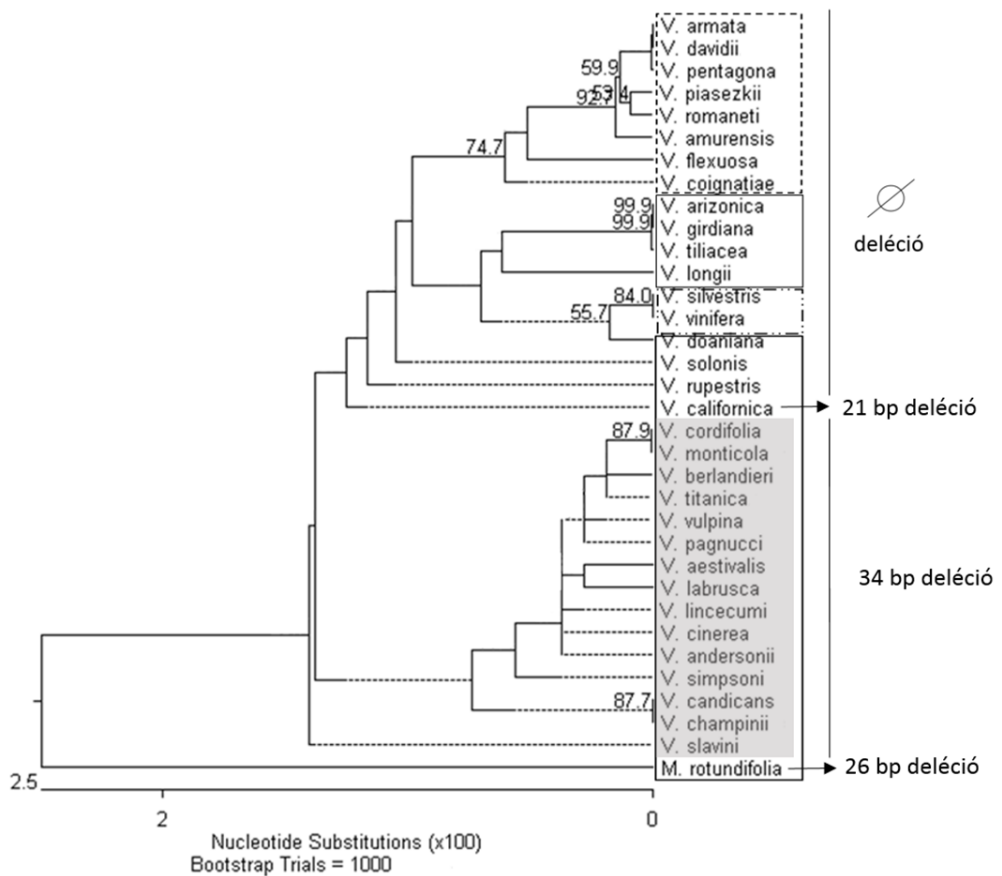
Az SNP szekvenálási eredmények alapján megállapítható, hogy 25 fajta homozigóta a *VvMybA2* gén K980 pozíciójában (24 T/T, 1 G/G), és 14 fajta heterozigóta (G/T). A C22 polimorfizmusát vizsgálva 27 homozigóta (26 T/T, 1 G/G), és 12 heterozigóta (G/T) fajtát mutattunk ki.

3.3 *Vitis* fajok filogenetikai vizsgálata

Munkánk során a *VvMybA1* és *VvMybA2* génekkel kapcsolt BAC könyvtár alapján tervezett (WALKER et al. 2007) 20D18CB9 marker szekvenciaszintű elemzésével egy új filogenetikai kapcsolatrendszert szeretnénk volna felállítani a *Vitis* nemzetségben. Előzetes vizsgálataink alapján ez az egyébként CAPS marker már restriktációs emésztés nélkül, agaróz gélen is detektálható hosszpolimorfizmust mutatott a *V. vinifera* L. és a fajok között. Ezeknek az alapján úgy gondoltuk, hogy a 20D18CB9 marker alkalmas lehet a fajok elterjedési területük és származásuk alapján történő elkülönítésére.

A vizsgálatainkban összesen 34 faj, 25 észak-amerikai, 8 ázsiai és a 2 eurázsiai faj szerepel. A PCR fragmentumok szekvenálása és a szekvenciák illesztése alapján a vizsgált 25 észak-amerikai faj közül 15 ugyanabban a pozícióban egy 34 bp méretű deléciót hordoz.

A *V. californica* ENGELM. és *Muscadinia rotundifolia* SMALL. a többtől eltérő helyen, tartalmaz egy 21, illetve egy 26 bp méretű deléciót a 20D18CB9 allélben. Az ázsiai- és eurázsiai fajok egyike sem tartalmazza ezt a deléciót, így külön csoportot képeznek. Az észak-amerikai fajok közül 7, a *V. arizonica* BENTH., a *V. girdiana* MUNSON., a *V. tiliacea* HEMSL., a *V. longii* PRINCE, a *V. doaniana* MUNSON., a *V. rupestris* SCHEELE és a *V. solonis* ENGELM. nem hordozzák ezt a deléciót, így a dendrogramon ezek elkülönülnek a deléciót hordozó észak-amerikai fajoktól.



1. ábra: A 20D18CB9 marker szekvenciájának illesztése alapján, Clustal W algoritmus alapján készített filogenetikai analízis az 50% < bootstrap-értékek feltüntetésével. Jelölések: - - - - - ázsiai fajok, ——— észak-amerikai fajok, - · - · - eurázsiai fajok, szürke keret: 34 bp-os deléciót hordozó észak-amerikai fajok.

3.4 Új tudományos eredmények

1. Meghatároztuk 118 kárpát-medencei fajta *VvMybA1* génre (*VvMybA1a*, *VvMybA1b*, *VvMybA1c*) vonatkozó polimorfizmusát.

2. Elsőként végeztük el a *VvMybA2* lokuszban 41 fajta SNP szekvenálását, köztük kárpát-medencei rügmütánsokét és más európai fajtáét.

2/1. SNP polimorfizmus alapján elkülönített fajták: ‘Korinthusi piros’, ‘Piquepoul noir’, ‘Bajor kék’, ‘Gohér piros’, ‘Csiljaki krasznűj’, ‘Huszajne krasznűj’.

2/2. SNP polimorfizmus alapján funkcióképes allél jelenlétét mutattuk ki a ‘Rózsás leányka’, ‘Gohér piros’ és a ‘Csiljaki krasznűj’ fajtákban.

3. Elsőként használtuk szőlőfajok filogenetikai elemzésére a bogyószint meghatározó *VvMybA1* és *VvMybA2* transzkripciós faktorokat kódoló génekkel kapcsolt 20D18CB9 markert.

3/1. Ezek alapján egy új filogenetikai kapcsolatrendszert írtunk le a *Vitis* fajokban.

3/2. Szekvenálási eredményeinkkel az észak-amerikai fajok között nagyobb mértékű polimorfizmust mutattunk ki, mint az ázsiai fajok esetében. A kapcsolt marker szekvencia elemzésével olyan 34 bp méretű deléciókat találtunk, amely csak az észak-amerikai fajokra jellemző.

3/3. A *V. californica* ENGELM. -ban és a *M. rotundifolia* SMALL. -ban olyan egyedi deléciókat találtunk, amelyek a későbbiekben fajspecifikus markerként is használhatóak.

4 KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Korábbi munkáink során a *VvMybA* transzkripciós faktorokat kódoló génekre tervezett PCR alapú markerekkel sikeresen elkülönítettünk olyan őshonos rügymutánsokat, amelyek a bogyóhéj színében különböznek (BODOR & SZŐKE et al. 2014, KERÉKES et al. 2015).

Az egyes fajtacsoportokra kapott eredményekből származási kapcsolatokra is következtetni tudunk. Mivel a ‘Lisztes piros’, a ‘Furmint piros’ és a ‘Muskotály piros’ a *VvMybA1b* allélt tartalmazzák, ezek a fehér színváltozatból alakultak ki a *Gret-1* retrotranszpozon kivágódásával. A muskotályos fajták közül a fekete színváltozatban kimutattuk az ősi retrotranszpozont nem tartalmazó *VvMybA1c* allélt, így ez tekinthető közülük a legrégebbinek.

A ‘Ködös’ (N), ‘Kék tihanyi’ (N) és a ‘Tótika’ (N) régi kárpát-medencei fajták homozigóta formában hordozzák a *VvMybA1c* allélt. A *VvMybA2* gén SNP polimorfizmusának vizsgálata még nem történt meg, amelyből megbízhatóbb következtetést tudnánk levonni a fajták ősi jellegéről, mindenesetre az, hogy homozigóta formában hordozzák a *VvMybA1c* allélt mindenképp ősi jellegre enged következtetni, hiszen a *Gret-1* retrotranszpozon inszerciója később történt meg. Ezt az evolúciós eseményt a *V. vinifera* L. fajtákban mutatták ki a többi fajtól való elválás után.

A vizsgált fajták jelentős része a bogyószínének megfelelő *VvMybA1* allél összetételt tartalmazza, de a ‘Gohér piros’ (Rg), a ‘Hamuszőlő’ (G), a ‘Rózsás leányka’ (Rg) és a ‘Szeredi’ (Rg) esetében nem sikerült funkcióképes *VvMybA1* allélt kimutatni. Ez az eredmény arra is utalhat, hogy a *VvMybA2* transzkripciós faktor génjének egy funkcióképes allélja alakítja ki a bogyószínt.

A ‘Szeredi’ (Rg) esetében az SNP polimorfizmus homozigóta mutáns allélt mutatott ki (K980: T/T, C22: T/T), tehát a *VvMybA1* és *VvMybA2* gének vizsgálata fehér bogyószín kialakulásának molekuláris hátterét igazolja. Fenotípusos megjelenése alapján azonban egyértelmű, hogy zajlik antocián bioszintézis. Ezekben az esetekben további markerrendszerekkel való vizsgálatok jelenthetnek megoldást, hogy kimutathassuk a színanyag megjelenésének genetikai hátterét.

Az észak-amerikai és ázsiai szőlő fajok többségének bogyója fekete vagy sötétkék színű, amely az antocián bioszintézist szabályozó *Myb* transzkripciós faktor gének nagyfokú konzerváltságára utalhatnak (PÉROS et al. 2015).

Ennek ellenére, munkánk során a *VvMybA* génekkel kapcsolt 20D18CB9 markerrel már agaróz gélen is detektálható hosszpolimorfizmust figyeltünk meg a fajok között. Szekvenszintű elemzéseink alapján egyes észak-amerikai és az ázsiai fajok között különbséget találtunk egy 34 bp méretű deléció, és több pontmutáció formájában. Azok az észak-amerikai fajok, amelyek nem hordozzák ezt a deléciót, az ázsiai fajokkal mutatnak szorosabb rokonsági kapcsolatot. Ez az eredmény a szőlő fajok terjedésével magyarázható, amely alátámasztja DONOGHUE et al. (2001) feltételezését, miszerint a szőlő Ázsiából a Bering szoroson keresztül jutott át az Újvilágba.

Bodor, P., Szőke, A., Tóth-Lencsés, K., Veres, A., Deák, T., Bisztray, Gy. D., Kiss, E., (2014): Differentiation of grapevine (*Vitis vinifera* L.) *conculata* members based on molecular tools. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 28: 14-20.

Carrasco, D., De Lorenzis G., Maghradze D., Revilla E., Bellido A., Failla O., Arroyo-García R. (2015): Allelic variation in the *VvMYBA1* and *VvMYBA2* domestication genes in natural grapevine populations (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*). *Plant Systematics and Evolution* 301: 1613–1624.

Donoghue, M. J., Bell, C. D., Li, J. (2001): Phylogenetic patterns in Northern Hemisphere plant geography. *International Journal of Plant Science*. 162: S41–S52.

Kerekes, A., De Lorenzis, G., Szőke, A., Kiss, E., Failla, O. (2015): Analysis of *VvMybA1* and *VvMybA2* genes in grape bud sports. *Vitis* (54): 45-48.

Kobayashi, S., Goto-Yamamoto, N., Hirokawa, H. (2004): Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. *Science* 304: 98.

Péros, J. P., Launay, A., Berger, G., Lacombe, T., This, P. (2015): *MybA1* gene diversity across the *Vitis* genus. *Genetica* 143: 373-384.

Szőke, A., Tóth-Lencsés, K., Heszky, L., Kiss, E. (2012): Red or white? Genetic basis of grape berry colour. *Hungarian Agricultural Research* 21: 4-6.

Walker, A. R., Lee, E., Robinson, S. P. (2006): Two new grape cultivars, bud sports of ‘Cabernet Sauvignon’ bearing pale-coloured berries, are the result of deletion of two regulatory genes of the berry colour locus. *Plant Molecular Biology* 62: 623–635.

Walker, A. R., Lee, E., Bogs, J., McDavid, D. A. J., Thomas, M. R., Robinson, S. P. (2007): White grapes arose through the mutation of two similar and adjacent regulatory genes, *Plant Journal* 49 (5): 772–785.

6 AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓK

Tudományos publikációk:

Angol nyelven

Kiss E, Tóth-Lencsés AK, Szőke A, Kerekes A, Veres A, Roznik D, Kozma P (2017): Origin of 'Csillám', a promising source for black rot resistance. VITIS 56: 53-54, 2 p.

Kerekes A, G De Lorenzis, Szőke A, Kiss E, O Failla (2015): Analysis of VvMybA1 and VvMybA2 genes in grape bud sports. VITIS 54: 45-48.

Tóth-Lencsés A K, Kerekes A, Szőke A, Lajter-Farkas B, T Lönhard, Kiss E, Kocsis L (2015): Marker assisted selection for berry colour in a 'Nektár' × 'Jacquez' grape progeny. VITIS 54: 51-52.

Magyar nyelven

Kerekes A, Tóth-Lencsés AK, Szőke A, Veres A, Kocsis L, Kozma P, Kiss E (2015): A bogyószín és a muskotályos íz genetikai háttere kárpát-medencei szőlőfajtákban. BORÁSZATI FÜZETEK Különkiadvány: pp. 17-20.

Tóth-Lencsés AK, Kerekes A, Veres A, Szőke A, Kiss E (2015): Keresztezéses nemesítéssel előállított szőlőfajták származásának vizsgálata DNS elemzéssel. BORÁSZATI FÜZETEK Különkiadvány: pp. 117-119.

Konferencia proceeding:

Angol nyelvű

Kerekes A, Tóth-Lencsés AK, , Kiss E, , Szőke A (2018): Phylogeny of *Vitis* species based on a VvMybA1 marker analysis. *Acta Horticulturae* 82 (1): 135-140.

Magyar nyelvű

Szőke A, Kerekes A, Tóth-Lencsés K, Kiss E (2016): A bogyószín evolúciója a szőlő fajokban. In: Nagy Zita Barbara (szerk.) LVIII. Georgikon Napok: Felmelegedés, ökolábnyom, élelmiszerbiztonság. 462 p. Keszthely: Pannon Egyetem Georgikon Kar, 2016. pp. 149-154. (ISBN:978-963-9639-85-0)

Szőke A, Veres A, Kerekes A, Tóth-Lencsés K, Bedzsó G, Kozma P, Kocsis L, Kiss E (2016): Növénynemesítés és génmegőrzés molekuláris genetikai módszerekkel. In: Nagy Zita Barbara (szerk.) LVIII. Georgikon Napok: Felmelegedés, ökolábnyom, élelmiszerbiztonság. 462 p. Keszthely: Pannon Egyetem Georgikon Kar, 2016. pp. 356-365. (ISBN:978-963-9639-85-0)

Konferencia összefoglalók (Abstract)

Magyar nyelvű

Kerekes A, Szőke A, Tóth-Lencsés K, Kiss E. (2016): A Vitis fajok filogenetikai vizsgálata az antocián bioszintézisben résztvevő gének alapján. XXII. Növénynemesítési Tudományos Napok, Budapest, p. 90. Szerk.: Veisz Ottó, Polgár Zsolt ISBN: 978-963-396-085-1

Szőke A, Veres A, Bedzsó G, Kerekes A, Kozma P, Kiss E (2016): Régi kárpát-medencei szőlő fajták származásának genetikai vizsgálata. XXII. Növénynemesítési Tudományos Napok, Budapest, p. 48. Szerk.: Veisz Ottó, Polgár Zsolt. ISBN: 978-963-396-085-1.

Kerekes A, Szőke A, Tóth-Lencsés K, Kiss E (2016): A bogyószín evolúciója a *Vitis* fajokban. In: Nagy Zita Barbara (szerk.) LVIII. Georgikon Napok: Felmelegedés, ökolábnyom, élelmiszerbiztonság. 462 p. Keszthely: Pannon Egyetem Georgikon Kar, 2016. pp. 149-154 ISBN:978-963-9639-85-0.

Szőke A, Veres A, Bedzsó G, Kerekes A, Kozma P, Kiss E (2016): Régi kárpát-medencei szőlő fajták származásának genetikai vizsgálata. In: Veisz Ottó, Polgár Zsolt (szerk.) XXII. Növénynevelési Tudományos Nap. Konferencia helye, ideje: Budapest, Magyarország, 2016.03.10 Budapest: Magyar Tudományos Akadémia, p. 48. (ISBN:978-963-396-085-1).

Szőke A, Veres A, Kerekes A, Tóth-Lencsés K, Bedzsó G, Kozma P, Kocsis L, Kiss E (2016): Növénynevelés és génmegőrzés molekuláris genetikai módszerekkel. In: Nagy Zita Barbara (szerk.) LVIII. Georgikon Napok: Felmelegedés, ökolábnyom, élelmiszerbiztonság. 462 p. Keszthely: Pannon Egyetem Georgikon Kar, 2016. pp. 356-365. (ISBN:978-963-9639-85-0).

Tóth-Lencsés A K , Kerekes A , Szőke A , Lajterné Farkas B , Lönhardt T, Kiss E , Kocsis L (2014): Bogyószín szelekció molekuláris markerekkel a 'Nektár' × 'Jacquez' szőlő utódnemzedékben. In: Veisz Ottó (szerk.) Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban: XX. Növénynevelési Tudományos Nap. 522 p. Konferencia helye, ideje: Budapest, Magyarország, 2014.03.18 Budapest: MTA Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Tudományos Bizottsága, pp. 464-468. (ISBN:978-963-8351-42-5).

Kerekes A , Szőke A , Veres A , Tóth-Lencsés A K , Kozma P , Kocsis L , Kiss E (2014): Szőlő homonímák DNS szintű azonosítása. Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban. In: Veisz Ottó (szerk.) Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban: XX. Növénynevelési Tudományos Nap. 522 p. Budapest, Magyarország, MTA Agrártudományok Osztályának Növénynevelési Tudományos Bizottsága, pp. 220-224. (ISBN:978-963-8351-42-5).

Angol nyelvű

Kerekes A, Szőke A, Tóth-Lencsés A K, Bedzsó G, Kiss E (2018): *Myb* gene based phylogeny of *Vitis* species. In: Tamás László, Zelenyánszki Helga. Fialat Biotechnológusok Országos Konferenciája („FIBOK 2018”), Budapest, Eötvös Lóránt Tudományegyetem, Természettudományi Kar p. 63.

Kerekes A, Szőke A, Tóth-Lencsés A K, Kiss E (2016): Phylogenetic analysis of *Vitis* species- a new aspect. Szerk.: Gócza Elen, Kiss Erzsébet, Maráz Anna, Várallyay Éva. Fialat Biotechnológusok Országos Konferenciája („FIBOK 2016”), Gödöllő Szent István Egyetem Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kara p.90.

Kerekes A , Szőke A , Veres A , Tóth-Lencsés A K , Kozma P , Kocsis L , Kiss E (2014): Analysis of grapevine berry colour variants at DNA level. In: Gabriella De Lorenzis, Laura Rustioni, Osvaldo Failla. Final Conference. Progress in *Vitis vinifera* diversity evaluation and use: Full Program and Abstract Book. COST Action FA1003 GRAPENET. Konferencia helye, ideje: Lisbon, Portugália, 2014.10.07 -2014.10.08. Portugal: p. 63.

Kerekes A, G De Lorenzis, Szőke A, Kiss E, O Failla (2014): Analysis of *VvMybA1* and *VvMybA2* genes in grape bud sports. In: Gabriella De Lorenzis, Laura Rustioni, Osvaldo Failla. Final Conference. Progress in *Vitis vinifera* diversity evaluation and use: Full Program and Abstract Book. COST Action FA1003 GRAPENET. Konferencia helye, ideje: Lisbon, Portugália, 2014.10.07 -2014.10.08. Portugal: p. 62.