

SZENT ISTVÁN EGYETEM  
KERTÉSZETTUDOMÁNYI KAR  
GENETIKA ÉS NÖVÉNYNEMESÍTÉS TANSZÉK



**SZILVAFAJTÁK JELLEMZÉSE SSR- ÉS S-LÓKUSZ  
MARKEREKKEL**

**Doktori (Ph.D.) értekezés tézisei**

**MAKOVICSNÉ ZSOHÁR NOÉMI**

**TÁMAVEZETŐ: DR. HALÁSZ JÚLIA**

**BUDAPEST**

**2019**

## **A doktori iskola**

**megnevezés:**

**Kertészettudományi Doktori**

**Iskola**

**Tudományága:**

**Kertészeti biológia**

**Vezetője:**

**Zámboriné dr. Németh Éva,**  
egyetemi tanár, DSc  
tanszékvezető, Gyógy- és  
Aromanövények Tanszék  
Szent István Egyetem,  
Kertészettudományi Kar

**Témavezető:**

**Dr. Halász Júlia**  
habilitált egyetemi docens, Ph.D.  
Genetika és Növénynemesítés Tanszék,  
Szent István Egyetem,  
Kertészettudományi Kar

A jelölt a Szent István Egyetem Doktori Szabályzatában előírt valamennyi feltételnek eleget tett, az értekezés műhely vitájában elhangzott észrevételeket és javaslatokat az értekezés átdolgozásakor figyelembe vette, azért az értekezés védési eljárásra bocsátható.

**Zámboriné dr. Németh Éva**  
**Iskolavezető**

**Dr. Halász Júlia**  
**Témavezető**

## 1. BEVEZETÉS

Hazánkban gazdasági szempontból a csonthéjas gyümölcsfajok között az európai szilva a jelentősebbek közé tartozik. Az európai szilva a Rosales renden belül a Rosaceae családba, a *Prunoideae* alcsaládba és a *Prunus* nemzetségbe tartozik, ezért termékenyülési típusát a gametofitikus inkompatibilitási rendszer határozza meg. A szilva egyike lehetett az első gyümölcsstermő növényeknek, melyek felkeltették az ember érdeklődését. Az ismert szilvafajok száma 20 és 40 közé tehető. Keletkezési helyüket tekintve megkülönböztetünk európai, ázsiai és amerikai szilvafajokat. A világon a legelterjedtebbek a házi (vagy európai) szilva (*Prunus domestica* L.) fajhoz tartozó fajták. A *P. domestica* hexaploid faj ( $2n=6\times=48$ ), melynek eredetéről több elmélet is keletkezett. Feltételezések szerint az allotetraploid kökény (*Prunus spinosa* L.,  $2n=4\times=32$ ) és a diploid cseresznyeszilva (*Prunus cerasifera* Ehrh.,  $2n=2\times=16$ ) spontán hibridizációjával alakulhatott ki az hexaploid szilva ma ismert formája (RYBIN 1936).

A szilva hazánkban taxonómiai és genetikai szempontból igen változatos képet mutat, amely nagyrészt a különböző *Prunus* fajok spontán hibridizációjának köszönhető, ráadásul a helyi tájfajtaikat évszázadokon át magról és sarjról egyaránt szaporították. A tájfajták fenntartása nemcsak az agrobiodiverzitás növelését jelenti, hanem értékes nemesítési alapanyagként is szolgálhat, így az „on farm” génmegőrzés nemcsak kulturális, hanem gazdasági szempontból is fontos törekvés.

A szilvafajták termésbiztonsága hasonlóan a többi csonthéjas gyümölcsfajhoz genetikailag meghatározott mechanizmusoktól és környezeti tényezőktől függ. Az egyik legfőbb befolyásoló faktor a termékenyülési képesség, ill. a csonthéjas gyümölcsfák többségére jellemző önmeddőség. A Rosaceae családba tartozó növényekre az ún. gametofitikus inkompatibilitás (GSI) jellemző, amelyet a 6. kromoszómán elhelyezkedő multiallélikus *S*-lókusz („sterilitás”) kódol. A lókuszban elhelyezkedő, egymással szorosan kapcsolt két gén szabályozza az önmeddő (ÖM) vagy öntermékenyülő (ÖT) fenotípus kialakulását. A 2 gén közül az egyik a bibében expresszálandó ribonukleáz (*S*-RN-áz) enzimet (MCCLURE és mts. 1989), míg a másik a pollentömlőben kifejeződő, ún. *S*-haplotípus-specifikus F-box (SFB) fehérjét kódolja (USHIJIMA és mts. 2003). A felismerési reakció, amely a mechanizmus alapját képezi, a két molekula részvételével, az *S*-RN-áz és az F-box fehérjék között játszódik le.

A legtöbb információ a diploid fajokra korlátozódik (pl. kajszi, őszibarack, mandula, cseresznye), míg a poliploid fajokról kevés információ áll a rendelkezésünkre. Hazánkban gazdasági szempontból a csonthéjas gyümölcsfajok közül a tetraploid meggy és a hexaploid európai szilva tekinthető kiemelkedő jelentőségűnek. Jól ismert, hogy mindkét poliploid fajnak számos önmeddő és öntermékeny fajtáját termesztik. A meggy esetében mára már japán és amerikai kutatók tisztázták a jelenség genetikai alapjait és a legfontosabb termesztett fajták *S*-genotípusát. Ezzel szemben azonban mind a mai napig csak néhány európai szilvafajta *S*-genotípusát sikerült meghatározni, melynek oka a hexaploid szilva genom rendkívüli komplexitása.

## 2. CÉLKITŰZÉSEK

- A hazai tájfajták genetikai variabilitásának felmérése mikroszatellit (SSR) markerek segítségével.
- Az így kapott eredmények összevetése a gazdaságilag jelentősebb szilvafajtákkal.
- A poliplod szilva növény *S*-allél-rendszerének a megismerése.
- A hexaploid szilvafajták önmeddőségéért felelős *S*-lókuszt jellemzése, variabilitásának felmérése.
- Az eddig ismert, három szilva *S*-allélon túl, további allélok azonosítása.
- A vizsgálatba vont szilvafajták *S*-genotípusának meghatározása.
- A molekuláris adatok alapján a szilva genetikai polimorfizmusának felmérése.

### 3. ANYAG ÉS MÓDSZER

#### 3.1. A vizsgálat tárgyát képező növényanyag

Vizsgálatainkba összesen 55 szilva genotípust [*P. domestica* L., *Prunus italica* Borkh., *Prunus insititia* L., *Prunus cerasifera* Ehrh., *Prunus syriaca* (Borkh.) Karp., *Prunus cocomilia* Ten., és a *Prunus besseyi* Bail. *Prunus salicina* Lindl. hybrid] vontunk be: 20 modern, gazdaságilag jelentős, 12 hagyományos- és 20 szilva tájfajtát, valamint 3 alanyfajtát. A szilva növényanyagok a Szent István Egyetem Gyümölcsstermő Növények Tanszék Soroksári Üzem és Tangazdaság ültetvényéből és a NAIK Gyümölcsstermesztési Kutatóintézet Ceglédi Kutató Állomásáról származnak.

#### 3.2. DNS-alapú vizsgálatok

A növények teljes genomi DNS-tartalmát fiatal levelekből és rügyekből DNeasy Plant Mini Kittel vontuk ki (Qiagen, Hilden, Németország). A DNS-kivonatok mennyiségi és minőségi paramétereit Nanodrop ND-1000 spektrofotométer (NanoDrop Technologies, Inc., Wilmington, DE, USA) készülékkel ellenőriztük.

A mikroszatellit régiók felszaporításához 7 primerpárt használtunk, melyeket különböző *Prunus* fajok vizsgálatára terveztek: CPSCT021 (MNEJJA és mts. 2004), CPDCT044 (MNEJJA és mts. 2005), BPPCT007, BPPCT025, BPPCT037, BPPCT039 (DIRLEWANGER és mts. 2002). A PCR-fragmentumok méretének meghatározása ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, Kalifornia, USA) automata DNS-szekvenátorral történt, amihez az 5' végen fluoreszcensen jelölt forward primereket (6-FAM) használtunk.

Az *S*-genotípus vizsgálatához a PaConsII-F és a PaConsII-R konszenzus primerpárt használtunk (SONNEVELD és mts. 2003).

Az *F-box* gén kódoló szakaszainak a felszaporításához konszenzus primer párt alkalmaztunk: 62F és 1010R (NUNES és mts. 2006).

Allél-specifikus reverse oldalú primereket is terveztünk néhány esetben: PdomAR-R, PdomB-R, PdomE-R, PdomH-R, PdTf-R, PdEm-R és PdHag-R.

A PCR-elegy mintánként 12,5 µl végtér-fogatban készült a 40-60 ng DNS, valamint 10 × DreamTaq Green puffer, 1,5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0,2 mM dNTP, 0,4 mM az adott primerek és 0,625 U DreamTaq DNS-polimeráz (Fermentas, Waltham, Massachusetts, USA) felhasználásával. A PCR-

reakció 2720 típusú PCR-készülékben (Applied Biosystems, Waltham, Massachusetts, USA) ment végbe a primerekhez közölt protokoll alapján.

A PCR-t követően 1%-os TBE agaróz-gélelektroforézis segítségével választottuk el a fragmentumokat egymástól (50 perc, 130 V). Etidiumbromid és UV-fény segítségével tettük láthatóvá a DNS-t. Az 500 bp-nál nagyobb fragmentumok méretének megállapításához 1 kb+ DNS-markert (Promega, Mannheim, Németország) használtunk.

SSR-analízis során a kapott adatokat az ABI PeakScanner 1.0 programmal (Applied Biosystems, Foster City, Kalifornia, USA) elemeztük.

S-PCR-vizsgálatot követően a DNS-fragmentumokat tisztítottuk, klónoztuk, majd megszekvenáltattuk (HALÁSZ és mts. 2014).

A DNS szekvenciák homológia vizsgálatához az NCBI BLAST szoftvert (ALTSCHUL és mts. 1990), a szekvenciák illesztéséhez a BioEdit 7.2.0. (HALL 1999) és a filogenetikai analízishez a MEGA6 (TAMURA és mts. 2013) programot használtuk.

### 3.3. Statisztikai analízis

A fragmentumok méretének (genotipizálás) meghatározásához a Peak Scanner 1.0 szoftvert és a GS500 LIZ standard-ot (Applied Biosystems) alkalmaztuk. Jaccard-indexen alapuló genetikai távolság mátrix használatával dendrogramot szerkesztettünk, és 2000 ismétléssel „bootstrap”-analízist végeztünk a PAST 2.17c program (HAMMER és mts. 2001) segítségével. A főkomponens-analízist („Principal Component Analysis”, PCA) szintén a PAST szoftverrel hajtottuk végre. A vizsgálatba vont szilvafajták genetikai összetételének további analízisét a Bayesian-klaszterezési megközelítést alkalmazó STRUCTURE 2.3.4. szoftver (PRITCHARD és mts. 2000) segítségével végeztük el. Meghatároztuk a vizsgált egyedek közötti genetikai csoportok számát. A legideálisabb K-érték becslését EVANNO és mts. (2005) nyomán a STRUCTURE Harvester program segítségével végeztük el (EARL és VON HOLDT 2012). PolySat szoftver segítségével kimutattuk a kapott alcsoportok közötti genetikai differenciálódás mértékét ( $F_{st}$ ) (CLARK és JASIENIUK 2011).

## 4. EREDMÉNYEK

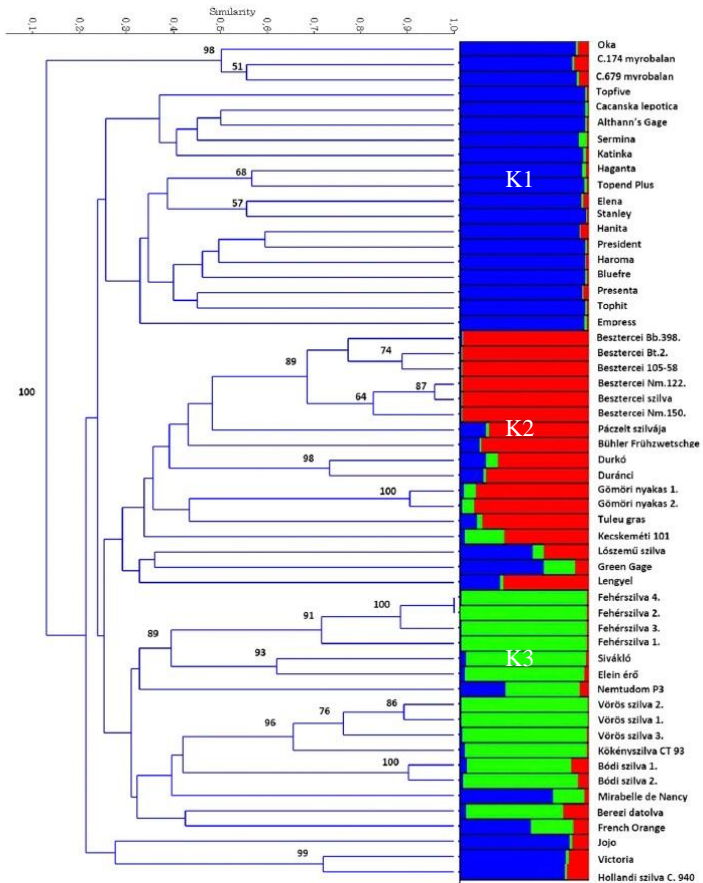
### 4.1. Az SSR-lókusz polimorfizmusa

A vizsgálat során összesen 7 primerpárt alkalmaztunk, melyeket már korábban különböző *Prunus* fajokra (*P. persica*, *P. dulcis* és *P. salicina*) terveztek és sikeresen alkalmaztak (DIRLEWANGER és mts. 2002, MNEJJA és mts. 2004, 2005). Megelőző kísérletekre alapozva, több *Prunus* fajnál is polimorfnek bizonyuló lókuszokat választottuk ki a vizsgálatainkhoz (GHARBI és mts. 2014), mind az 55 európai szilvafajta esetében. Minden egyes lókusz polimorfnek bizonyult. A lókuszokban valamennyi primerpár használatakor 6–27 allélt azonosítottunk. Összesen 135 allélt mutattunk ki minden értékelt lókuszban, ez azt jelenti, hogy az átlagos allélszám 19,3 lókuszonként. A vizsgált 7 lókusz adatait összegezve 100–268 bp között változott az allélok mérete. A legtöbb és legkülönbözőbb allélokat a CPSCT021-es és a CPDCT044-es lókuszokban azonosítottuk, ez esetben 26-27 allél volt detektálható, míg a legkisebb allélszámot a BPPCT037 lókusz mutatta, ahol csupán 6 allél volt kimutatható.

### 4.2. A vizsgált egyedek genetikai távolsága

A 7 mikroszatellit markerrel kapott adatokkal klaszteranalízist végeztünk a PAST program Jaccard-indexen alapuló genetikai távolság mátrix használatának segítségével, melynek az eredményét dendrogram szemlélteti (**1. ábra**). Az 55 szilvafajta jól láthatóan három különböző méretű csoportba rendeződött. Érdekesként jelenik meg azonban, hogy a vizsgálatba vont fajták hét különböző szilvafajt képviselnek, különböző ploiditási szintekkel (*P. domestica*, *P. italica*, *P. insititia*, *P. cerasifera*, *P. syriaca*, *P. besseyi*, *P. salicina* és *P. cocomilia*), ugyanakkor az azonos fajhoz tartozó minták nem feltétlenül csoportosultak össze. A szilva tájfajták között az azonos névvel szereplő genotípusok közül csupán a 'Fehérszilva 4' és a 'Fehérszilva 2' mutatott 100%-os azonosságot. A többi esetben az azonos név alatt nem teljesen azonos genotípusokat találtunk. A vizsgált 7 lókusz alapján is különbségek mutatkoztak a 'Vörös szilva', 'Gömöri nyakas' és 'Bódi szilva' néven különböző területekről begyűjtött genotípusok között.





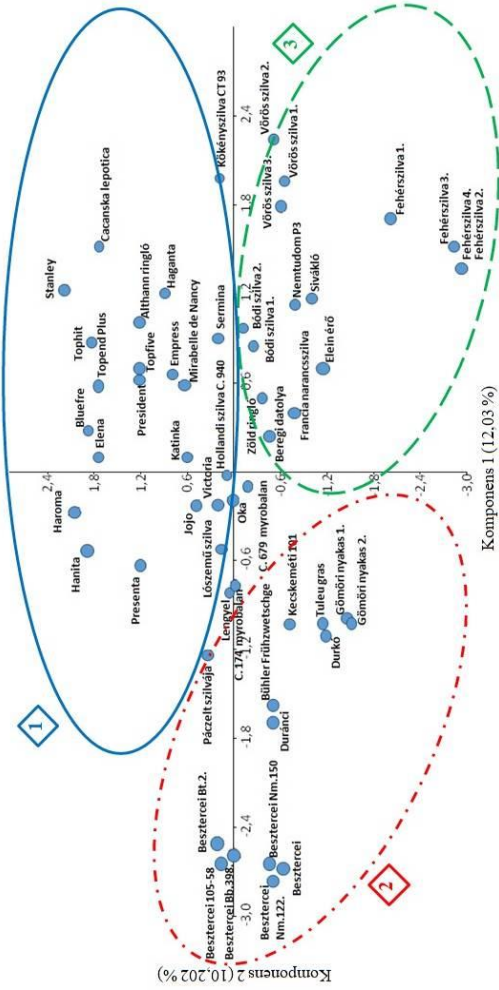
**1. ábra:** A vizsgált 55 európai szilvafajta genetikai hasonlóságát ábrázoló, szomszédösszevonó (neighbor joining) algoritmussal készített dendrogramja és a fajták közötti STRUCTURE analízis során meghatározott genetikai csoportok száma (K1=kék; K2=piros, K3=zöld).

### 4.3. A vizsgált fajták STRUCTURE analízise

STRUCTURE analízis segítségével meghatároztuk a vizsgált egyedek közötti genetikai csoportok számát, amely alapján a legnagyobb valószínűség szerint három fő klaszterbe sorolhatók a minták ( $K=3$ ). A legnagyobb klaszternek, az első (K1, kék) bizonyult 25 genotípussal, amely magába foglalja mind a külföldi és modern, mind pedig a hagyományos poliploid fajtákat illetve két diploid *P. cerasifera* alanyfajtát is. A magyar tájfajták és a magyar hagyományos fajták két különböző csoportot alkotnak, melynek következtében a második klaszterben (K2, piros) 16, míg a harmadik klaszterben (K3, zöld) 14 magyar genotípus található. Az  $F_{st}$  érték az alcsoportok közötti genetikai differenciálódást mutatja meg. Értéke 0 és 1 között alakul. A mi esetünkben a legkisebb  $F_{st}$  értéket a piros csoportba tartozó fajták (K2,  $F_{st} = 0,0234$ ) valamint a zöld csoport (K3,  $F_{st} = 0,0294$ ) fajtái között volt megfigyelhető. A legnagyobb  $F_{st}$  értéket a kék csoport (K1,  $F_{st} = 0,0431$ ) egyedei képviselték.

### 4.4. A vizsgált szilvafajták főkomponens-analízise

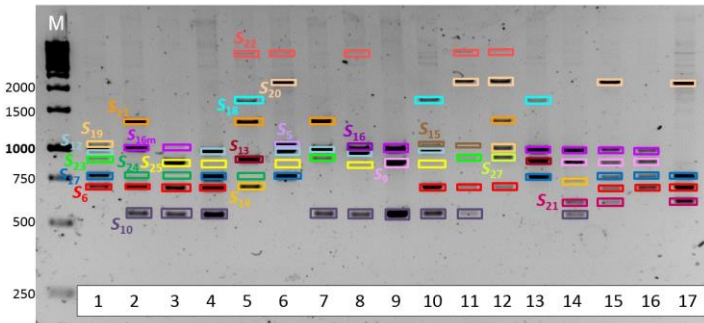
A főkomponens-analízis (PCA) megerősítette a klaszteranalízis során nyert eredményeinket (2. ábra). Az első két főkomponens a teljes variabilitás 10,2% illetve 12,3%-át magyarázza meg, mindazonáltal együttesen a 22,23%-át fejezi ki a teljes variabilitásnak. A PCA vizsgálat rámutatott, hogy a 'Besztercei' szilvák szépen elkülönülő csoportja jelentős genetikai távolságban áll a többi szilva genotípustól.



**2. ábra:** A *Prunus domestica*, *P. insititia*, *P. cerasifera*, *P. syriaca* és a *P. italica* egyedek genetikai távolságát bemutató PCA vizsgálat eredménye, a STRUCTURE program alapján kapott 3 fő klaszterrel feltüntetve.

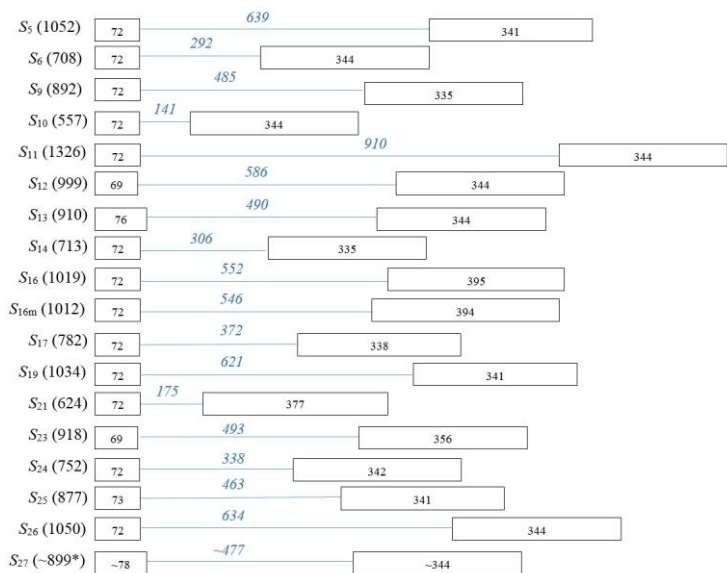
#### 4.5. Az *S*-genotípus meghatározása ILP-marker alapján

A szilvák termékenyülésére, akárcsak a Rosaceae növénycsalád más fajaihoz hasonlóan a gametofitikus inkompatibilitási rendszer a jellemző. 55 európai szilvafajta *S*-lókuszának analizését végeztük el. Az *S*-*RN-áz* gén 2. intron régiójának analízise során a fragmentumok mérete igen nagy variabilitást mutatott 550 és 4000 bp közötti értékekkel (**3. ábra**). Az *S*-*ribonukleáz* gén C2-C5 szakaszáról 113 db PCR-fragmentumot klónoztunk, majd az ismétléseket követően 339 db DNS-szekvencia állt a rendelkezésünkre az eredmények kiértékeléséhez. Összesen 24 különböző méretű fragmentumot detektáltunk, amelyből 11 allél részleges (C2-C5) (**4. ábra**), valamint 3 allél (*S*<sub>12</sub>, *S*<sub>13</sub>, *S*<sub>17</sub>) teljes (SP-C5) (**5. ábra**) szekvenciáját elsőként írtunk le. A kimutatott *S*-allélok azonosságának megerősítése végett, a részleges és a teljes *S*-*RN-áz* allélokat BLASTN homológiavizsgálattal ellenőriztük a GenBank adatbázisában. Megállapítottuk az *S*-*RN-áz* allélok jellemző intronméreteit.



**3. ábra:** Az európai szilvafajták által hordozott *S*-allélok kimutatása a *Prunus S-RN-áz* gén második intronrégióját amplifikáló, konszenzus PCR primerekkel [PaConsII-F és PaConsII-R; SONNEVELD és mts. (2003)]. Az azonos színű kerettel jelölt fragmentumok azonos *S*-allélt jeleznek. 1. 'Althann ringló', 2. 'Bluefre', 3. 'Cacanska leptotica', 4. 'Elena', 5. 'Empress', 6. 'Haganta', 7. 'Hanita', 8. 'Haroma', 9. 'Jojo', 10. 'Katinka', 11. 'Presenta', 12. 'President', 13. 'Sermina', 14. 'Stanley', 15. 'Topend Plus', 16. 'Topfive', 17. 'Tophit'; Marker: GeneRuler 1kb DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific).

Gazdasági szilvafajtákkal ellentétben a hagyományos fajták, mint a Besztercei klónok, illetve a tájfajták körében az azonos név alá kerülő genotípusok: a különféle Fehérszilva, Vörös szilva, Gömri nyakas és Bódi szilva fajták *S*-genotípusában, pusztán a gélképet tekintve nem észlelünk variabilitást, hiszen az azonos elnevezés alatt teljesen egységes mintázatot mutatnak.



\*becsült méret a kapott hasonlóság alapján

**4. ábra:** Az európai szilva korábban publikált (*S*<sub>5</sub>, *S*<sub>6</sub>; *S*<sub>9</sub>) és általunk azonosított (*S*<sub>10</sub>-*S*<sub>27</sub>) *S*-ribonukleáz alléljainak szerkezete. A téglalapok az exonokat, míg a vonalak a 2. intronrégiót jelölik. A téglalapokban, illetve a vonal felett elhelyezett számok az adott régió-, míg a zárójelben lévő értékek a megszekvenált részleges (C2-C5) *S*-RN-áz szekvencia méretét mutatják (bp).

		SP		C1		C2		
S9	LVLGFAFFSC	MS	GSYDYFQFVQWPPTNCR	RNRPC	RPRPLQPTI	IHLGWSNYSNFR	RPSKGTG	69
S12	LVLGFAFFSC	MS	GSYDYFQFVQWPPTNCR	RNRPC	NRPRLQPTI	IHLGWSNYSNFR	RPSNQTG	70
S13	LVLGFAFFSC	MS	GSYDYFQFVQWPPTNCR	RNRPC	RPRPLQPTI	IHLGWSNYSNFR	RPSNQTG	69
S17	LVLGFAFFSC	MS	GSYDYFQFVQWPPTNCR	RNRPC	NRPRLQPTI	IHLGWSNYSNFR	RPSNQTG	70
S6-Pdom	LVLGFAFFSC	MS	GSYDYFQFVQWPPTNCR	RNRPC	NRPRLQPTI	IHLGWSNYSNFR	RPSNQTG	70
		RHV		C3		RC4		
S9	ENFENKSER	RS	ILRISWPDVESGNDT	FWEGEWNKHGTCSE	ILNMQYFRS	AMMSNITELK	139	
S12	ENFENKSER	RS	ILRISWPDVESGNDT	FWEGEWNKHGTCSE	ILNMQYFRS	AMMSNITELK	139	
S13	ENFENKSER	RS	ILRISWPDVESGNDT	FWEGEWNKHGTCSE	ILNMQYFRS	AMMSNITELK	139	
S17	ENFENKSER	RS	ILRISWPDVESGNDT	FWEGEWNKHGTCSE	ILNMQYFRS	AMMSNITELK	140	
S6-Pdom	ENFENKSER	RS	ILRISWPDVESGNDT	FWEGEWNKHGTCSE	ILNMQYFRS	AMMSNITELK	140	
		RC4		C5				
S9	NASIVPHTC	MMYS	SDIVSPIKRA	ITPELLRCKR	DFVQVOLLHEV	VF	184	
S12	NASIVPHTC	MMYS	SDIVSPIKRV	ITPELLRCKR	DFEANP	OLLE	185	
S13	NASIVPHTC	MMYS	SDIVSPIKRA	ITPELLRCKR	DFAKP	OLLHEV	191	
S17	NASIVPHTC	MMYS	SDIVSPIKRA	ITPELLRCKR	DFVQVOLLHEV	VFCF	190	
S6-Pdom	NASIVPHTC	MMYS	SDIVSPIKRA	ITPELLRCKR	DFVQVOLLHEV	VVF	190	

**5. ábra:** Az NCBI adatbázisból letöltött ismert (*S*<sub>6</sub>-Pdom) illetve az általunk azonosított európai szilva *S-RN-áz* allélok (*S*<sub>9</sub>, *S*<sub>12</sub>, *S*<sub>13</sub>, *S*<sub>17</sub>) teljes, következtetett aminosav-szekvenciájának illesztése. A gén SP régióját kék, az öt konzervatív régiót rózsaszín (C1, C2, C3, RC4, C5) és a hipervariábilis (RHV) régiót zöld téglalap jelzi USHIJIMA és mts. (1998) alapján. A fekete keret a variábilis aminosavakat jelöli. Az illesztésben szereplő szekvencia NCBI adatbanki azonosítója: AM746947 (*S*<sub>6</sub>).

#### 4.6. Az új európai szilva *S-RN-áz* allélok filogenetikai elemzése

Annak érdekében, hogy az újonnan meghatározott európai szilva *S-RN-ázok* között azonosítsuk azokat a szekvenciákat, amelyek feltehetően transzspecifikusak, a MegaBLAST algoritmus alapú homológiaanalízis szekvenciaeredményei ismeretében a szilva *S-RN-ázok* következtetett fehérjeszekvenciáját illesztettük a velük legnagyobb mértékben hasonló, egyéb *Prunus* fajokból származó *S*-allélok következtetett aminosav-szekvenciájával, ezt követően meghatároztuk a szekvenciaegyezés százalékos értékét. A szilva *S-RN-áz* szekvenciák és az adatbázisból származó, velük homológiát mutató szekvenciák igen magas egyezést mutattak, mind a gazdasági (átlagosan nukleotidszinten: 96,8%; átlagosan fehérjeszinten: 93,2%), mind a tájfajtákat (átlagosan nukleotidszinten: 97,2%; átlagosan fehérjeszinten: 96,7%) illetően.

Vizsgálataink során hat olyan transzspecifikus allélt azonosítottunk, melyek intronrégiójukban is kimagasló azonosságot mutattak (95,9–99,6%): *S*<sub>11</sub> - *Psal* *S*<sub>26</sub>, *S*<sub>12</sub> - *Psal* *S*<sub>23</sub>, *S*<sub>14</sub> - *Pspin* *S*<sub>3-1</sub>, *S*<sub>14</sub> - *Pspin* *S*<sub>3-2</sub>, *S*<sub>14</sub> - *Psal* *S*<sub>25</sub>, *S*<sub>23</sub> - *Pspin* *S*<sub>8</sub>, *S*<sub>24</sub> - *Pavi* *S*<sub>30</sub>. Ezek viszonylag recens introgressziós események lenyomatának tekinthetők és alátámaszthatják az európai szilva komplex eredetét.

#### 4.7. A vizsgált szilvafajták S-genotípusának meghatározása

Összesen 55 különböző eredetű szilvafajta (20 modern, 12 hagyományos, 20 tájfajta és 3 alanyfajta) teljes vagy részleges S-genotípusát azonosítottuk (**1. táblázat**), így a vizsgálatba vont egyedek elkülönítése az egyedi S-genotípusuk alapján sikeresnek bizonyult.

**1. táblázat:** A vizsgálatba vont európai szilvafajták eredete, termékenyülési típusa, valamint a meghatározott S-genotípusa.

Szilvafajták	Faj	Termékenyülési képesség <sup>1</sup>	S-genotípus
Modern/Gazdasági szilvafajták	Althann ringló	<i>Prunus italica</i>	ÖM $S_6 S_{12} S_{17} S_{19} S_{23}$
	Bluefre	<i>P. domestica</i>	RÖT $S_6 S_{10} S_{11} S_{16m} S_{24}$
	Cacanska leptoca	<i>P. domestica</i>	RÖT $S_6 S_{10} S_{16m} S_{24} S_{25}$
	Elena	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_6 S_{10} S_{12} S_{17} S_{25}$
	Empress	<i>P. domestica</i>	ÖM $S_{11} S_{13} S_{14} S_{18} S_{22} S_{24}$
	Haganta	<i>P. domestica</i>	RÖT $S_5 S_{12} S_{17} S_{20} S_{22} S_{25}$
	Hanita	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_{10} S_{11} S_{12} S_{23}$
	Haroma	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_{10} S_{12} S_{16} S_{22} S_{25}$
	Hollandi szilva C. 940	<i>P. italica</i>	ÖT $S_6 S_{10} S_{17} S_{26}$
	Jojo	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_9 S_{10} S_{16m}$
	Lengyel	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_{10} S_{14} S_{17} S_{21} S_{26}$
	Katinka	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_6 S_{10} S_{12} S_{15} S_{18}$
	Oka	<i>P. besseyi</i> × <i>P. salicina</i>	ÖM $S_{10} S_{21}$
	Presenta	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_6 S_{10} S_{15} S_{20} S_{22} S_{23}$
	President	<i>P. domestica</i>	ÖM $S_6 S_{11} S_{19} S_{20} S_{22} S_{27}$
	Sermína	<i>P. cocomilia</i>	ÖM $S_{13} S_{16m} S_{17} S_{18}$
	Stanley	<i>P. domestica</i>	RÖT $S_9 S_{10} S_{14} S_{16m} S_{21}$
	Topend Plus	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_6 S_9 S_{16m} S_{17} S_{20} S_{21}$
	Topfive	<i>P. domestica</i>	RÖT $S_6 S_9 S_{16m} S_{17}$
	Tophit	<i>P. domestica</i>	RÖT $S_6 S_7 S_{17} S_{20} S_{21}$
Szilva tájfajták	Beregi datolya	<i>P. domestica</i>	RÖT $S_{10}$
	Bódi szilva 1.	<i>P. insititia</i>	ÖT $S_{10} S_{14} S_{17} S_{21} S_{26}$
	Bódi szilva 2.	<i>P. insititia</i>	ÖT $S_{10} S_{14} S_{17} S_{21} S_{26}$
	Duránci	<i>P. domestica</i>	RÖT $S_{10}$
	Durkó	<i>P. domestica</i>	RÖT $S_6 S_{10} S_{13} S_{17}$
	Elein érő	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_6 S_{10} S_{11} S_{17} S_{28}$
	Fehérszilva 1.	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_6 S_{10} S_{13} S_{17} S_{26}$
Fehérszilva 2.	<i>P. domestica</i>	ÖT $S_6 S_{10} S_{13} S_{17} S_{26}$	

1. táblázat: (Folytatás).

	Szilvafajták	Faj	Termékenyülési képesség <sup>1</sup>	S-genotípus
Szilva tájfajták	Fehérszilva 3.	<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{13} S_{17} S_{26}$
	Fehérszilva 4.	<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{13} S_{17} S_{26}$
	Gömöri nyakas 1.	<i>P. domestica</i>	RÖT	$S_{10} S_{14} S_{17} S_{26}$
	Gömöri nyakas 2.	<i>P. domestica</i>	RÖT	$S_{10} S_{14} S_{17} S_{26}$
	Kecskeméti 101	<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{17} S_{26}$
	Lószemű szilva	<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{17} S_{29}$
	Nemtudom P3	<i>P. insititia</i>	ÖT	$S_{10} S_{11} S_{17} S_{26} S_{28}$
	Páczelt szilvája	<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{17} S_{26}$
	Sivákló	<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{11} S_{17} S_{28}$
	Vörös szilva 1.	<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{17}$
	Vörös szilva 2.	<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{17}$
	Vörös szilva 3.	<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{17}$
	Hagyományos szilvafajták	Besztercei 105-58	<i>P. domestica</i>	ÖT
Besztercei Bb.398		<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_{10} S_{14} S_{17} S_{20}$
Besztercei Bt. 2		<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_{10} S_{14} S_{17} S_{20}$
Besztercei Nm.122.		<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_{10} S_{14} S_{17} S_{20}$
Besztercei Nm.150.		<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_{10} S_{14} S_{17} S_{20}$
Besztercei szilva		<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_{10} S_{14} S_{17} S_{20}$
Bühler Frühzwetschge		<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_{10}$
Francia narancsszilva		<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_{10}$
Mirabelle de Nancy		<i>P. syriaca</i>	RÖT	$S_{10} S_{14}$
Tuleu gras		<i>P. domestica</i>	HS	$S_6 S_{10}$
Victoria		<i>P. domestica</i>	ÖT	$S_6 S_{10} S_{17} S_{26}$
Zöld ringló	<i>P. italica</i>	ÖM	$S_{10}$	
Alany fajták	C. 174 mirobalán	<i>P. cerasifera</i>	ÖT	$S_{10} S_{21}$
	C. 679 mirobalán	<i>P. cerasifera</i>	ÖT	$S_{10} S_{17}$
	Kökényszilva CT 93	<i>P. insititia</i>	ÖT	$S_6 S_{10}$

<sup>1</sup>ÖM: Önmeddő; RÖT: Részben öntermékeny; ÖT: Öntermékeny; HS: Himsteril (HARSÁNYI 1979, SZABÓ 2001, SURÁNYI 2006a, KISSNÉ és MAROSI 2006, SURÁNYI 2014)



#### 4.8. Az európai szilva *F-box* gén polimorfizmusa

A rendszer pollenkomponensét kódoló *SFB* gén analízise során a kapott fragmentumok mérete 900 és 1000 bp között volt detektálható. 17 *Prunus domestica* fajtában összesen 10 eddig még nem ismert részleges *SFB*-allélszekvenciát izoláltunk. Mivel ezen szekvenciákat nem tudjuk hozzárendelni az azonosított *RN-áz* allélokhoz, ezért alfabetikus jelölést használtunk (*SFB<sub>A</sub>*-*SFB<sub>J</sub>*). Más *Prunus SFB*, *Malus* és *Pyrus SFB* szekvenciák használatával filogenetikai vizsgálatot végeztünk, mely tovább igazolta a *Prunoideae* és a *Maloideae* alcsaládok *S*-haplotípus *F-box* fehérijének különbözőségét az *S*-lókusz támogatva SI rendszerben.

#### 4.9. Funkcióvesztéssel járó mutációs események

A *Prunoideae* alcsaládban az *S*-lókuszt érintő mutációk több mint a felel pollenkomponensre jellemző, de előfordulnak bibeoldali mutációs események is. Sikertelenül azonosítottunk egy feltehetően funkcióképtelen *S-RN-áz* és egy *F-box* allélt is. Az *S<sub>16</sub>*-allél szekvenciájában bekövetkezett 2 nukleotidos szubsztitúció az intronrégiót megelőzően, ezáltal egy nonszensz mutációt okozva, melyben az *S<sub>16</sub>*-ben megjelenő GTA-triplet az *S<sub>16m</sub>*-ben TAA-ra, azaz stopkodonra változott. Az *SFB<sub>J</sub>*-allélszekvenciában több egynukleotidos szubsztitúció következett be, melyekből az első egy nonszensz mutációhoz vezetett, ugyanis a *P.dom.* *S<sub>9</sub>* *SFB*-ben a TTG-triplet az *SFB<sub>J</sub>*-ben TAG-ra, azaz stopkodonra változott.

#### 4.10. Új tudományos eredmények

1. Mikroszatellit markerek (SSR) segítségével igazoltuk, hogy a magyar szilva tájfajtákat jelentős mértékű genetikai polimorfizmus jellemzi. Adataink közvetlenül felhasználható információt adnak a hazai tájfajták nemesítési és termesztési programokban történő felhasználásához.
2. Több esetben bizonyítottuk, hogy a különböző területekről származó, azonos néven fenntartott tájfajták genetikailag nem egyöntetűek (Vörös szilva, Gömöri nyakas és Bódi szilva).
3. Az SSR-analízis során kapott eredményeink alapján a 'Fehérszilva' a 'Vörös szilva' tájfajtának egyik változata lehet, nem pedig a 'Besztercei' szilvából kialakult tájfajtánk, melyet 'Fehér Besztercei' néven írtak le.
4. Összesen 24 *S*-ribonukleáz allélt azonosítottunk hexaploid szilvafajok 55 fajtájában. Ezek közül 11 allél részleges (C2-C5), valamint 3 allél ( $S_{12}$ ,  $S_{13}$ ,  $S_{17}$ ) teljes (SP-C5) szekvenciáját elsőként határoztuk meg. Az *S-RN-áz* allélok jellemző intronméreteit megállapítottuk, ezért ILP-markerezéssel az allélok detektálhatók.
5. Összesen 10 új *SFB* allélszekvenciát határoztunk meg 17 *Prunus domestica* fajtában. A jellemzett allélokat alfabétikus jelöléssel ( $SFB_A$ - $SFB_J$ ) különítettük el.
6. Azonosítottunk egy feltehetően funkcióképtelen *S-RN-áz* és *F-box* allélt ( $S_{16m}$  és  $SFB_J$ ).
7. Meghatároztuk 55 különböző eredetű szilvafajta (20 modern, 12 hagyományos, 20 tájfajta és 3 alanyfajta) teljes vagy részleges *S*-genotípusát.

## 5. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

Dolgozatomban a hexaploid európai szilva (*Prunus domestica* L.) hazánkban fellelhető hagyományos- és tájfajtáinak genetikai variabilitását térképeztem fel és összevetettem a gazdaságilag fontosabb fajtákkal, valamint elvégeztem a *P. domestica* termékenyülési viszonyait irányító *S*-lókusz átfogó molekuláris szintű analízisét.

### 5.1. *Prunus domestica* fajták genetikai jellemzése mikroszatellit markerek (SSR) segítségével

Mikroszatellit markerek segítségével jellemeztük 20 gazdaságilag jelentős európai szilvafajta, 12 hagyományos-, 20 tájfajta és 3 alanyfajta genetikai variabilitását és megkülönböztethetőségét, illetve filogenetikai kapcsolatát. Vizsgálataink során diploid *Prunus* fajok analízisére terveztük, hét SSR primert alkalmaztunk. Mind a 7 lókusz polimorfnak bizonyult. Az általunk azonosított összes allélszám (135) és a kimutatott lókuszonkénti allélgyakoriság értéke (19,3), nagyon hasonlít az európai szilva más ehhez hasonló tanulmányaiban leírtakhoz. SEHIC és mts. (2015) 76 szilva genotípus vizsgálatakor lókuszonként 22,7 allélt talált, KAZIJA és mts. (2014) 62 szilvafajta vizsgálatba vonása lókuszonként 18,7 allélt jelentett, míg XUAN és mts. (2011a) 45 fajtában lókuszonként 20 allélt regisztrált. A fragmentumok hossza hasonló tartományba esett, mint az őszibarackban, japán szilvában vagy a mandulában található azonos mikroszatellitiek. A lókuszonkénti magas allélszámból fakadó polimorfizmus lehetővé tette a vizsgált genotípusok megkülönböztethetőségét, jelezve ezáltal, hogy a mikroszatellit analízis megfelelő eszköznek bizonyul, mind a szilvafajták azonosítása, mind pedig a szilvafajták genetikai ujjlenyomatának elkészítése során. MERKOUROPOULOS és kutatócsapata (2017) hasonlóan hét mikroszatellit marker alkalmazásával különített el 54 szilvafajtát sikeresen.

Az ötvenöt vizsgált genotípus klaszteranalízise három különböző csoportba sorolta a szilvafajtákat, amelyek hét különböző szilvafajt képviselnek, különböző ploiditási szintekkel. Az azonos fajhoz tartozó egyedek nem minden esetben csoportosultak egy klaszterbe. Mivel a fent említett fajok könnyen képesek egymással való hibridizációjuk során intermedier hibrideket létrehozni (NEUMÜLLER 2010), melynek eredményeképpen nem lehet markáns vonalat húzni a különböző fajokat reprezentáló genotípusok között. Ugyanakkor a dendrogram alapján kialakult csoportok teljes egészében megegyeznek a fajták státuszaik

szerinti csoportosításával, melynek értelmében beszélünk modern vagy gazdasági fajtákról, hagyományos vagy történelmi fajtákról illetve tájfajtákról. Továbbá a szilvafajták közül az ‘Oka’ és a két alnyfajtaként számon tartott mirobáln (‘C. 174 mirobáln’, ‘C. 679 mirobáln’), világosan elkülönül a többi genotípustól külön klasztert alkotva. A külföldi modern fajták elhelyezkedése a dendrogramon a magyar fajtákhoz képest erős hasonlóságot mutat, mint ami tapasztalható volt egy korábbi tanulmány kapcsán a ‘Stanley’ és a kelet-anatóliai hagyományos szilvafajták egymáshoz viszonyított kapcsolata esetén (ŐZ és mts. 2013).

STRUCTURE analízis segítségével meghatároztuk a vizsgált egyedek közötti genetikai csoportok számát, amely alapján a legnagyobb valószínűség szerint három fő klaszterbe sorolhatók a minták ( $K=3$ ). Továbbá meghatároztuk az alcsoportok közötti genetikai differenciálódás mértékét is ( $F_{st}$ ). Ezen és a filogenetikai vizsgálat, valamint a PCA analízis során kapott eredmények alapján megállapítható, hogy az európai szilvafajtákat jelentős mértékű genetikai variabilitás jellemzi. A köztudatban számos azonos néven szereplő táj- és hagyományos fajtánkról derült ki a vizsgálataink során, hogy azok nem teljesen azonos genotípust takarnak. Egyetlen kivétel a ‘Fehérszilva 2’ és ‘Fehérszilva 4’ tájfajták, amelyek teljes egyezőséget mutattak. A tájfajták sok esetben a hasonló morfológiai bélyegek alapján azonos elnevezés alá kerültek, és mivel hosszú időn át magról is történt a szaporításuk (HARSÁNYI 1979, SURÁNYI 2006a, 2014, TÓTH és mts. 2007), genetikailag nem egyöntetűek, de nagymértékben hasonlóak. A ‘Besztercei’ szilvák esetében régóta köztudott a fajtakörön belüli variabilitás, és a leromlás miatt indokolt volt a szelekció. A klónszelekcióval kiválasztott klónokról szóló első leírások (HARSÁNYI 1979) szerint érési időben, gyümölcsnagyságban és termőképességben jobbak az alapfajtánál, majd a későbbi leírások (SURÁNYI 2006a) már csak a termőképességben mutatkozó különbséget említik. A ceglédi génbankból származó 50 ‘Besztercei’ klónfajta vizsgálata eltéréseket mutatott, több mint 10 különböző morfológiai paraméterben, valamint a PPV ellenállóság mértékében is (SURÁNYI 2006b). Az általunk vizsgált hat ‘Besztercei’ szilva mindegyike különböző SSR-genotípust mutatott, két csoportba sorolódtak 3–3 mintával, és külön alcsoportot képeztek a többi szilvafajta között.

Továbbá vizsgálati eredményeink adták az első bizonyítékot arra vonatkozóan, hogy a különböző területekről származó, azonos nével ellátott tájfajták genetikailag nem mondhatóak egyöntetűnek (Vörös szilva, Gömöri nyakas és Bódi szilva), valamint a ‘Fehérszilva’ a ‘Vörös szilva’

tájfajtának egyik változata lehet, nem pedig a 'Besztercei' szilvából kialakult tájfajtánk. Mindazonáltal szabadföldi kísérletekkel is alátámasztották, hogy a 'Gömöri nyakas', 'Nemtudom P3', 'Fehérszilva', 'Beregi datolya' és a 'Vörös szilva' fajták PPV toleráns szilvafajtáknak bizonyultak, ezáltal az értékük tovább növekszik a jövőbeli termesztési és fajta-előállítási programok kapcsán. Továbbá, a 'Bódi szilva' és a 'Nemtudom P3' szilva tájfajták kiemelkedő abiotikus stressz rezisztenciával is bírnak (PETHŐ 2011, SURÁNYI 2014). A helyi szilva-illetve a tájfajták a faggyal és a szárazsággal szembeni rezisztencia nemesítésben perspektivikus donor fajtáknak bizonyulhatnak (PAUNOVIC 1988). Néhány magyar szilvafajtról bebizonyosodott, hogy igen hasznos genetikai forrást képviselnek, amelyek növelhetik a jövő szilvafajtáinak gyümölcsminőségét és beltartalmi értékeit, ezáltal az egészségmegőrzésben is hangsúlyos szerepet töltenének be. Korábbi tanulmányokból látható, hogy a szénhidrátprofil tekintetében is nagy különbségek mutatkoztak a magyar tájfajták és a modern külföldi fajták között. A 'Vörös szilva' és a 'Lőszemű szilva' fajták gyümölcssei szorbitolban igen gazdagok, míg a 'Bódi szilva', a 'Vörös szilva' és a 'Besztercei szilva' fajták terméseiben a monoszacharidok jelenléte a domináns (TÓTH 2013). TÓTH (1957) a 'Duránci' szilvafajta gyümölcslevében 22%-os össz cukortartalmat mutatott ki. A szilva gyümölcsének és levének laxáns hatása a fenolok (főként klorogén- és neoklorogén savak) és a szorbitol jelenlétének, valamint a gyümölcsök magas rosttartalmának tulajdonítható (STACEWICZ-SAPUNTZAKIS és mts. 2001). A múltban nem véletlenül számítottak a szilva gyümölcssei és egyes termékei szinte gyógyszernek. A szilva ezen beltartalmi összetételének köszönhetően, az egyszerű cukrok tekintetében jó energiaforrásnak számít, valamint elfogyasztását követően nem okozza a vércukorszint hirtelen növekedését sem. Emellett a szilva termésében felhalmozódó fenolos vegyületek és mikroelemek preventív hatóanyagként szolgálhatnak a különböző súlyos illetve krónikus betegségekkel, köztük a szív-érrendszeri betegségekkel, a rákkal és a csontritkulással szemben (IGWE és CHARLTON 2016). SAHAMISHIRAZI és mts. (2017) vizsgálataiban a 'Požegača' (syn. Besztercei szilva) szilvafajta a 178 szilvafajta között a tizenharmadik legmagasabb összfenoltartalmú helyet foglalta el, jelezve, hogy a genetikailag változatos tájfajták között fellelhetőek kiemelkedő beltartalmi összetétellel bíró genotípusok is, ahogyan az a magyar meggyfajta termesztési programban is tapasztalható volt (PAPP és mts. 2010). Adataink értékes információként szolgálhatnak a Magyarországon megtalálható európai szilvafajták jelentős genetikai sokféleségének felismerése által a jövőbeni termesztési programokba való

beillesztésbe. A molekuláris markerezési stratégiák kétségtelenül hozzájárulnak a szilvatermesztés megerősítéséhez, azáltal, hogy a tájfajták kiemelkedő tulajdonságait kombinálják más külföldi fajták által nyújtott kedvező tulajdonságokkal (pl. betegség-ellenállóság), elősegítve a tájfajták megőrzését, értékállóságát és a leghatékonyabb felhasználását is egyben.

Meghatároztuk a magyar tájfajták DNS-alapú azonosításának kidolgozásához szükséges egyedi SSR-ujjlenyomatokat.

## **5.2. A hexaploid szilvafajták termékenyülését meghatározó lókuszvარიabilitás**

A szilvák termékenyülésére, akárcsak a Rosaceae növénycsalád más fajaihoz hasonlóan a gametofitikus inkompatibilitási rendszer a jellemző. 55 európai szilvafajta *S*-lókuszáinak analizését végeztük el. Az *S-RN-áz* gén 2. intron régiójának analízise során a fragmentumok mérete igen nagy variabilitást mutatottak. Összesen 24 különböző méretű fragmentumot detektáltunk, növénymintánként legfeljebb 3-6 eltérő méretű fragmentum volt kimutatható. Az *S*-lókuszból kimutatott allél száma összhangban áll az SSR-eredményeinkkel, a lókuszból detektált SSR-allélok számával. Ilyen nagyszámú eltérő allél jelenléte az önmeddő *Prunus* fajok között nem egyedülálló: összehasonlításképp cseresznyében SONNEVELD és mts. (2001; 2003), BÉKEFI és mts. (2003) illetve De CUYPER és mts. (2005) korábban 19 különböző *S-RN-áz* allélt határoztak meg, hasonlóan mandulában ORTEGA és mts. (2005) illetve KODAD és mts. (2010), 29 *S*-allélt, kajsziban HALÁSZ és mts. (2005) 15 *S*-allélt azonosítottak (SUTHERLAND és mts. 2008), valamint az almában vagy a körtében számuk meghaladja az 50-et is (HALÁSZ és mts. 2011). Ráadásul a poliploid genomszerkezete még inkább kedvez a különböző allélok kialakulásának (AINOUCHE és WENDEL 2014).

Először SUTHERLAND és mts. (2004a,b) végzetek molekuláris vizsgálatokat a szilva *S*-lókuszában, az általuk azonosított három szilva *S*-allélt (*S*<sub>5</sub>, *S*<sub>6</sub>, *S*<sub>9</sub>) (SUTHERLAND és mts. 2008) is sikeresen kimutattuk a vizsgálatba vont genotípusok között. A kimutatott *S*-allélok azonosságának megerősítése végett, a részleges és a teljes *S-RN-áz* allélokat BLASTN homológiavizsgálattal ellenőriztük a GenBank adatbázisában.

Megállapítottuk az *S-RN-áz* allélok jellemző intronméreteit. A *Prunus S-RN-áz* allélok zömére helytálló az a kijelentés, hogy 2. intronjuk mérete meghaladja az 1. intron méretét. A termesztett cseresznyefajtákból és vad cseresznyepopulációkból izolált *S-RN-áz* allélok közül 21 allélnak ismerjük pontosan az 1. és 2. intron méretét, ugyanakkor mindössze egy allél esetén

bizonyult az első intron nagyobbak, mint a második (SONNEVELD és mts. 2003, WÜNSCH és HORMAZA 2004, De CUYPER és mts. 2005).

A vizsgálataink során minden esetben kizárólagosan más *Prunus* fajokban detektált *S-RN-áz* allélszekvenciákat kaptunk, mindezt a közös eredetük valószínűsége magyarázza (IGIC és KOHN 2001). SUTHERLAND és kutatócsapata (2008) szerint a második intronrégió összehasonlítása során a kapott azonossági értékek elkülönülő csoportokba voltak oszthatóak, mely szerint egyes transzspecifikus allélpárok intronjai kismértékű (<57,9%), míg mások, az elvártakhoz mérten nagyfokú hasonlósággal (74,1–99,9%) voltak jellemezhetőek. Analízisünk eredményei hasonlóan alakultak a SUTHERLAND és mts. (2008) által bemutatottakhoz képest, ugyanakkor hat olyan transzspecifikus allélt azonosítottunk, melyek intronrégiójukban is kimagasló azonosságot mutattak (95,9–99,6%): *S*<sub>11</sub> - *Psal* *S*<sub>26</sub>, *S*<sub>12</sub> - *Psal* *S*<sub>23</sub>, *S*<sub>14</sub> - *Pspin* *S*<sub>3-1</sub>, *S*<sub>14</sub> - *Pspin* *S*<sub>3-2</sub>, *S*<sub>14</sub> - *Psal* *S*<sub>25</sub>, *S*<sub>23</sub> - *Pspin* *S*<sub>8</sub>, *S*<sub>24</sub> - *Pavi* *S*<sub>30</sub>. Ezek viszonylag recens introgressziós események lenyomatának tekinthetők és alátámaszthatják az európai szilva komplex eredetét.

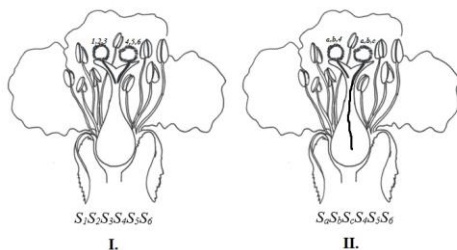
A rendszer pollenkomponensét kódoló *SFB* gén analízise során a kapott fragmentumok mérete 935 bp volt, mely a szakirodalomban fellelhető más fajok esetében kimutatott értékellek közel azonosnak bizonyult (NUNES és mts. 2006). 17 *Prunus domestica* fajtában összesen 10 új *SFB* allélszekvenciát izoláltunk, a kapott allélokot alfabetikus jelöléssel (*SFB*<sub>A</sub>-*SFB*<sub>J</sub>) különítettük el. SUTHERLAND és mts. (2008) vizsgálataik során a *P. domestica* 'Verity' fajtában három *SFB*-allélt azonosítottak, és ezen allélok aminosav-szekvenciái rendkívül szoros hasonlóságot mutattak más *Prunus* fajokban megtalálható *SFB*-allélokkal: *P. domestica* *S*<sub>5</sub> 97,0% -os azonosságot mutatott a *P. dulcis* 'Gabaix' fajta *S*<sub>10</sub>-alléllal; *P. domestica* *S*<sub>6</sub> 97,6% -os azonosságot mutatott a *P. salicina* 'Burmosa' fajta *S*<sub>A</sub>-alléljával, valamint *P. domestica* *S*<sub>9</sub> egy kicsit alacsonyabb 93,3% -os azonosságot mutatott a *P. avium* *S*<sub>4</sub> *SFB*-alléllal. Mi is hasonló mértéket tapasztaltunk a szekvenciák elemzése során. Továbbá más *Prunus SFB*, *Malus* és *Pyrus SFB* szekvenciák használatával filogenetikai vizsgálatot végeztünk, mely tovább igazolta a *Prunoideae* és a *Maloideae* alcsaládok *S*-haplotípus *F*-box fehérjéinek különbözőségét az *S*-lókusz támogatta *SI* rendszerben.

A *Prunoideae* alcsaládban az *S*-lókuszt érintő mutációk több, mint a fele a pollenkomponensre jellemző (HEGEDŰS és mts. 2012), de előfordulnak bibe oldali mutációs események is. Sikeresen azonosítottunk egy feltehetően funkcióképtelen *S-RN-áz* és *F-box* allélt (*S*<sub>16m</sub> és *SFB*<sub>J</sub>'). Mindkét esetben a gén fehérjekódoló régiójában bekövetkezett nukleotidszubsztitúcióval járó mutációt detektáltunk, mely nonszensz

mutációhoz, vagyis az allél funkcióvesztéséhez vezetett. Hasonló változás történt a meggy *S<sub>6m2</sub>-RN-áz*-ban, ahol szintén egy 2 bp-os szubsztitúció kereteltoldást eredményezett, amely egy korai stop kodon kialakulását idézte elő (TSUKAMOTO és mts. 2006). Később még egy ilyen eseményt azonosítottak: az *S<sub>36b2</sub>-RN-áz* az *S<sub>36b</sub>-RN-áz*-tól egy 1 bp-os szubsztitúcióban tér el a C2-es konzervatív régióban, amely ugyancsak egy korai stop kodont eredményez (TSUKAMOTO és mts. 2010).

Az önmeddő fajok termesztése során elengedhetetlen az *S*-genotípusok ismerete az ideális ültetvénytervezés érdekében, hiszen a megfelelő pollenadók hiányában elmarad a termékenyülés (TAO és IEZZONI 2010). Mivel a vizsgált növényanyagban rendkívül nagymértékű polimorfizmust tapasztaltunk, az összes szilvafajta egymással kompatibilisnek tekinthető, szinte mindegyik vizsgált fajta elérő *S*-genotípust mutat.

Az európai szilva *S*-haplotípusok teljes génszkevenciájának hiánya miatt, jelenleg semmilyen adat nem áll rendelkezésünkre az öntermékenyülés megjelenéséről. Amennyiben az öntermékenyülés molekuláris háttere azonos a meggy esetében leírt mechanizmussal, vagyis minimum két funkcióképtelen *S*-haplotípusra van szükség az öntermékenyülés kialakulásához (HAUCK és mts. 2006), akkor a hexaploid *P. domestica* esetében viszont három funkcióját veszített halotípus együttes jelenléte okozhat öntermékenyülő fenotípust (MAKOVICS-ZSOHÁR és HALÁSZ 2016).



**6. ábra:** A termékenyülési kapcsolatokat meghatározó gametofitikus inkompatibilitás feltételezett működése a hexaploid *Prunus domestica* esetében: ha a pollenszem egy vagy két mutáns allélt (a,b) hordoz, még nem okoz öntermékenyülést. Az öntermékenyülés csak akkor lehetséges, ha a pollen mindhárom allélja funkcióképtelen (a,b,c).



Az európai szilvafajták *S*-genotípusainak azonosítása az *S-RN-áz* allélok variabilitása alapján, valamint a *P. domestica* tájfajták és a gazdaságilag jelentősebb fajták genetikai variabilitásának és megkülönböztethetőségének jellemzése mikroszatellit markerek segítségével, mind gyakorlati, mind kultúrevolúciós szempontból értékes eredményeknek tekinthetők és fontos alapját képezik további vizsgálatoknak.

## 6. IRODALOMJEGYZÉK

1. AINOUCHE M.L., WENDEL J.F. (2014): Polyploid Speciation and Genome Evolution: Lessons from Recent Allopolyploids. In: PONTAROTTI P. (Szerk.): *Evolutionary Biology: Genome Evolution, Speciation, Coevolution and Origin of Life*. Cham: Springer, 87–113. p.
2. ALTSCHUL, S.F., GISH, W., MILLER, W., MYERS, E.W., LIPMAN, D.J. (1990): Basic local alignment search tool. In: *Journal of Molecular Biology*, 215 (3) 403–410. p.
3. BÉKEFI, ZS., TOBUTT, K.R., SONNEVELD, T. (2003): Determination of (in)compatibility genotypes of Hungarian sweet cherry (*Prunus avium* L.) accessions by PCR based methods. In: *International Journal of Horticultural Science*, 9: 37–42. p.
4. CLARK, L.V., JASIENIUK, M. (2011): POLYSAT: an R package for polyploid microsatellite analysis. In: *Molecular Ecology Resources*, 11: 562–566. p.
5. DE CUYPER, B., SONNEVELD, T., TOBUTT, K.R. (2005): Determining self-incompatibility genotypes in Belgian wild cherries. In: *Mol. Ecol.*, 14: 945–955. p.
6. DIRLEWANGER, E., COSSON, P., TAVAUD, M., ARANZANA, M.J., POIZAT, C., ZANETTO, A., ARÚS, P., LAIGRET, F. (2002): Development of microsatellite markers in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] and their use in genetic diversity analysis in peach and sweet cherry (*Prunus avium* L.). In: *Theoretical and Applied Genetics*, 105: 127–138. p.
7. EARL, D.A., VON HOLDT, B.M. (2012): STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. In: *Conserv. Genet. Resour.*, 4: 359–361. p.
8. EVANNO, G., REGNAULT, S., GOUDET, J. (2005): Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: A simulation study. In: *Mol. Ecol.*, 14: 2611–2620. p.
9. GHARBI, O., WÜNSCH, A., RODRIGO, J. (2014): Characterization of accessions of ‘Reine Claude Verte’ plum using *Prunus* SRR and phenotypic traits. In: *Scientia Horticulturae*, 169: 57–65. p.
10. HALÁSZ J., KURILLA A., HEGEDŰS A. (2014): Preliminary characterization of the self-incompatibility genotypes of European plum (*Prunus domestica* L.) cultivars. In: *International Journal of Horticultural Science*, 20 (3-4) 23–26. p.
11. HALÁSZ, J., HEGEDŰS, A., GYÖRGY, ZS., PÁLLINGER, É., TÓTH, M. (2011): S-genotyping of old apple cultivars from the Carpathian basin: methodological, breeding and evolutionary aspects. In: *Tree Genet. Genomes*, 7 (6) 1135–1145. p.
12. HALÁSZ, J., HEGEDŰS, A., HERMÁN, R., STEFANOVITS-BÁNYAI, É., PEDRYC, A. (2005): New self-incompatibility alleles in apricot (*Prunus armeniaca* L.) revealed. In: *Euphytica*, 145: 57–66. p.

13. HALL, T.A. (1999): BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. In: *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95–98. p.
14. HAMMER, Ř., HARPER, D.A.T., RYAN, P.D. (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. In: *Palaentol. Electron.*, Published online: [http://palaeco-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeco-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm). Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: paleontological statistics. Lekérdezés időpontja: 2015.08.24.
15. HARSÁNYI, J. (1979): Szilva. In: TOMCSÁNYI, P. (Szerk.): Gyümölcsfajtáink. Budapest: Mezőgazda Kiadó, 184–224. p.
16. HAUCK, N.R., YAMANE, H., TAO, R., IEZZONI, A.F. (2006): Accumulation of nonfunctional *S*-Haplotypes results in the breakdown of gametophytic selfincompatibility in tetraploid *Prunus*. In: *Genetics*, 172 (2) 1191–1198. p.
17. HEGEDŰS, A., LÉNÁRT, J., HALÁSZ, J. (2012): Review of sexual incompatibility in tree fruit species: molecular interactions and evolutionary dynamics. In: *Biol. Plantarum*, 56: 201–209. p.
18. IGWE, E.O., CHARLTON, K.E. (2016): A systematic review on the health effects of plums (*Prunus domestica* and *Prunus salicina*). In: *Phytother. Res.*, 30: 701–731. p.
19. KAZIJA, D. H., JELAČIĆ, T., VUJEVIĆ, P., MILINOVIĆ, B., ČIČEK, D., BIŠKO, A., PEJIĆ, I., ŠIMON, S., ŽULJ MIHALJEVIĆ, M., PECINA, M., NIKOLIĆ, D., GRAHIĆ, J., DRKENDA, P., NIKOLIĆ, D. (2014): Plum germplasm in Croatia and neighboring countries assessed by microsatellites and DUS descriptors. In: *Tree Genet. Genomes*, 10: 761–778. p.
20. KISSNÉ, SZ.F., MAROSI, R. (2006): Gyümölcs- és szőlőfajták. Budapest: Magyar Kertészeti Árudák Egyesülete, 26–31. p.
21. KODAD, O., ALONSO, J.M., I MARTÍ, A.F., OLIVEIRA, M.M., I COMPANY, R.S. (2010): Molecular and physiological identification of new *S*-alleles associated with self-(in) compatibility in local Spanish almond cultivars. In: *Scientia Horticulturae*, 123 (3) 308–311. p.
22. MAKOVICS-ZSOHÁR, N., HALÁSZ, J. (2016): Self-incompatibility system in polyploid fruit tree species- A review. In: *The International Journal of Plant Reproductive Biology*, 8 (1) 24–33. p.
23. MCCLURE, B.A., HARING, V., EBERT, P.R., ANDERSON, M.A., SIMPSON, R.J., SAKIYAMA, F., CLARKE, A.E. (1989): Style self-incompatibility gene products of *Nicotiana glauca* are ribonucleases. In: *Nature*, 342: 955–957. p.
24. MERKOUROPOULOS, G., GANOPOULOS, I., TSAFTARIS, A., PAPADOPOULOS, I., DROGOUDI, P. (2017): Combination of high resolution melting (HRM) analysis and SSR molecular markers speeds up plum genotyping: case study genotyping the Greek plum GeneBank collection. In: *Plant Genetic Resources*, 1: 10. p.
25. MNEJJA, M., GARCIA, J., HOWAD, W., BADENES, M. L., ARÚS, P. (2004): Simple-sequence repeat (SSR) markers of Japanese plum (*Prunus*

- salicina* Lindl.) are highly polymorphic and transferable to peach and almond. In: *Molecular Ecology Notes*, 4: 163–166. p.
26. MNEJJA, M., GARCÍAS-, J., HOWAD, W., ARÚS, P. (2005): Development and transportability across *Prunus* species of 42 polymorphic almond microsatellites. In: *Molecular Ecology Notes*, 5 (3) 531–535. p.
  27. NEUMÜLLER, M. (2010): Fundamental and Applied Aspect of Plum (*Prunus domestica*) Breeding. In: *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology*, 5 (1) 139–156. p.
  28. NUNES, M.D.S., SANTOS, R. A.M., FERREIRA, S.M., VIEIRA, J., VIEIRA, C.P. (2006): Variability patterns and positively selected sites at the gametophytic selfincompatibility pollen SFB gene in a wildself-incompatible *Prunus spinosa* (Rosaceae) population. In: *New Phytologist*, 172 (3) 577–587. p.
  29. ORTEGA, E., SUTHERLAND, B.G., DICENTA, F., BOŠKOVIĆ, R., TOBUTT, K.R. (2005): Determination of incompatibility genotypes in almond using first and second intron consensus primers: detection of new *S*-alleles and correlation of reported *S* genotypes. In: *Plant Breeding*, 124: 188–196. p.
  30. ÖZ, M.H., VURGUN, H., BAKIR, M., BÜYÜ, İ., YÜKSEL, C., ÜNLÜ, H.M., ÇUKADAR, K., KARADOĞAN, B., KÖSE, Ö., ERGÜL, A. (2013): Molecular analysis of East Anatolian traditional plum and cherry accessions using SSR markers. In: *Genetics and Molecular Research*, 12: 5310–5320. p.
  31. PAPP, N., SZILVÁSSY, B., ABRANKÓ, L., SZABÓ, T., PFEIFFER, P., SZABÓ, Z., NYÉKI, J., ERCISLI, S., STEFANOVITS-BÁNYAI, É., HEGEDŰS, A. (2010): Main quality attributes and antioxidants in Hungarian sour cherries: Identification of genotypes with enhanced functional properties. In: *Intl. J. Food Sci. Technol.*, 45: 395–402. p.
  32. PAUNOVIC, S.A. (1988): Plum genotypes and their improvement in Yugoslavia. In: *Fruit Var. J.*, 42: 143–151. p.
  33. PETHŐ, F. (2011): Tanulmány a Nemtudom szilváról. Újfehértó: Újfehértói GyKSz Nonprofit Közhasznú Kft.
  34. PRITCHARD, J.K., STEPHENS, M., DONNELLY, P. (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. In: *Genetics*, 155: 945–959. p.
  35. RYBIN, V.A. (1936): Spontane und experoment aller zeugte Bastarde zwischen Schwarzdorn und Kirschpflaume und das Abstammungs problem der Kulturpläume. In: *Planta*, 25: 22–58. p.
  36. SAHAMISHIRAZI, S., MOEHRING, J., CLAUPEIN, W., GRAEFF-HOENNINGER, S. (2017): Quality assessment of 178 cultivars of plum regarding phenolic, anthocyanin and sugar content. In: *Food Chem.*, 214: 694–701. p.
  37. SEHIC, J., NYBOM, H., HJELTNES, S.H., GAŠI, F. (2015): Genetic diversity and structure of Nordic plum germplasm preserved ex situ and onfarm. In: *Scientia Horticulturae*, 190: 195–202. p.
  38. SONNEVELD, T., ROBBINS, T. P., BOŠKOVIĆ, R., TOBUTT, K. R. (2001): Cloning of six cherry self-incompatibility alleles and development of allele-

- specific PCR detection. In: *Theoretical and Applied Genetics*, 102 (6) 1046–1055. p.
39. SONNEVELD, T., TOBUTT, K.R., ROBBINS, T.P. (2003): Allele-specific PCR detection of sweet cherry self-incompatibility (*S*) alleles *S*<sub>1</sub> to *S*<sub>16</sub> using consensus and allele-specific primers. In: *Theoretical and Applied Genetics*, 107 (6) 1059–1070. p.
  40. STACEWICZ-SAPUNTZAKIS, M., BOWEN, P.E., HUSSAIN, E.A., DAMAYANTI-WOOD, B.I., FARNSWORTH, N.R. (2001): Chemical composition and potential health effects of prunes: A functional food? *Crit. Rev. In: Food Sci. Nutr.*, 41: 251–286. p.
  41. SURÁNYI, D. (2006a): Szilva. Budapest: Mezőgazda Kiadó.
  42. SURÁNYI, D. (2006b): Nemzeti- és szívügyünk: a Besztercei szilva (történeti-pomológiai tanulmány). In: *Tájökológiai lapok*, 4. (1) 65–77. p.
  43. SURÁNYI, D. (2014): Szilvafajtáink. In: SOLTÉSZ, M. (Szerk.): Magyar gyümölcsfajták. Budapest: Mezőgazda Kiadó, 402–413. p.
  44. SUTHERLAND, B.G., ROBBINS, T.P., TOBUTT, K.R. (2004a): Primers amplifying a range of *Prunus S*-alleles. In: *Plant Breeding*, 123: 582–584. p.
  45. SUTHERLAND, B.G., TOBUTT, K.R., ROBBINS, T.P. (2004b): Molecular genetics of selfincompatibility in plums. In: *Acta Hort.*, 663: 557–562. p.
  46. SUTHERLAND, B.G., TOBUTT, K.R., ROBBINS, T.P. (2008): Trans-specific *S*-RNase and *SFB* alleles in *Prunus* self-incompatibility haplotypes. In: *Mol. Gene. Genomics*, 279: 95–106. p.
  47. SZABÓ, Z. (2001): Szilva. In: TÓHT, M. (Szerk.): Gyümölcsészet. Nyiregyháza: PRIMOM Sz-Sz-B. Megyei Vállalkozást élénkítő Alapítvány Vállalkozói Központ, 216–242. p.
  48. TAMURA, K., STECHER, S., PETERSON, D., FILIPSKI, A., KUMAR, S. (2013): MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. In: *Mol. Biol. Evol.*, 30 (12) 2725–2729. p.
  49. TAO, R., IEZZONI, A.F. (2010): The *S*-RNase-based gametophytic self-incompatibility system in *Prunus* exhibits distinct genetic and molecular feature. In: *Sci. Hortic.*, 123: 423–433. p.
  50. TÓTH, E. (1957): Élet- és alaktani összehasonlító vizsgálatok szilvafajtákon. In: *Kertészeti Kutató Intézet Évkönyve*, 2: 11–129. p.
  51. TÓTH, M. (2013): Régi gyümölcsfajták szerepe a modern gyümölcsészetben. Bevezető tanulmány. In: TOLNAY, G. (Szerk.): Bereczki-Dörgő levelezés. II. kötet. Budapest. ([http://portal.vfmk.hu/07\\_00000185](http://portal.vfmk.hu/07_00000185)).
  52. TÓTH, M., HUDÁK, K., GEISZLER, J. (2007): Gyümölcsfajta-kutatás az Aggteleki Nemzeti Park területén. XIII. Növénynevelési Tudományos Napok. In: KISS, J., HESZKY, L. (Szerk.): Összefoglalók. Budapest: MTA, 181. p.
  53. TSUKAMOTO, T., HAUCK, N.R., TAO, R., JIANG, N., AND IEZZONI, A.F. (2010): Molecular and genetic analyses of four nonfunctional *S* haplotype variants derived from a common ancestral *S* haplotype identified in sour cherry (*Prunus cerasus* L.). In: *Genetics*, 184 (2) 411–427. p.

54. TSUKAMOTO, T., HAUCK, N.R., TAO, R., JIANG, N., IEZZONI, A.F. (2006): Molecular characterization of three nonfunctional *S*-haplotypes in sour cherry (*Prunus cerasus*). In: *Plant Molecular Biology*, 62 (3) 371–383. p.
55. USHIJIMA, K., SASSA, H., DANDEKAR, A.M., GRADZIEL, T.M., TAO, R., HIRANO, H. (2003): Structural and transcriptional analysis of the self-incompatibility locus of almond. In: *Plant Cell*, 15: 771–781. p.
56. XUAN, H., DING, Y., SPANN, D., MÖLLER, O., BÜCHELE, M., NEUMÜLLER, M. (2011a): Microsatellite markers (SRR) as a tool to assist in identification of European plum (*Prunus domestica*). In: *Acta Horticulturae*, 918: 689–692. p.

## AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE

### Impakt faktoros folyóiratcikkek

**Makovics-Zsuhár, N.,** Tóth, M., Surányi, D., Kovács, Sz., Hegedűs, A., Halász, J. (2017): Simple Sequence Repeat markers reveal Hungarian plum (*Prunus domestica* L.) germplasm as a valuable gene resource. HortScience, 52 (12):1655–1660. DOI 10.21273/HORTSCI12406-17 **IF: 0,830** (Q2)

Halász, J., **Makovics-Zsuhár, N.,** Szőke, F., Ercisli, S., Hegedűs, A. (2017): Simple Sequence Repeat and S-locus genotyping to explore genetic variability in polyploid *Prunus spinosa* and *P. insititia*. Biochemical Genetics, 55 (1), 22–33. DOI 10.1007/s10528-016-9768-3 **IF: 1,927** (Q2)

### Lektorált folyóiratban (MTA listás) megjelent közlemények

**Makovics-Zsuhár, N.,** Surányi, D., Tóth, M., Kovács, Sz., Szőke, F., Hegedűs, A., Halász, J. (2017): Hazai szilva- és kökénygenotípusok genetikai jellemzése mikroszatellit markerekkel. Kertgazdaság, 49 (1): 26–34. p.

**Makovics-Zsuhár, N.,** Halász, J. (2016): Self-incompatibility system in polyploid fruit tree species- A review. The International Journal of Plant Reproductive Biology 8 (1) 24–33. p.

**Makovics-Zsuhár, N.,** Halász, J. (2015): A meggy és a szilva termékenyülését meghatározó molekuláris rendszer. Kertgazdaság, 47 (4): 48–56. p.

### Konferencia közlemények („full paper”)

**Makovics-Zsuhár, N.,** Hegedűs, A., Halász, J. (2017): S-allele constitution of hexaploid European plum cultivars. II International Workshop on Floral Biology and S-incompatibility in Fruit Species. May 23-26, 2016, Spain, Murcia. Acta Horticulturae, 1231: 151–155. p. ISBN 978-94-6261-228-0.

### Konferencia összefoglalók („abstract”)

**Makovics-Zsuhár, N.,** Hegedűs, A., Halász J. (2019): A hexaploid szilva (*Prunus domestica* L.) *S-RN-áz* alléljainak jellemzése. XXV. Növénynevelési Tudományos Nap, 2019. március 6-7., Összefoglalók (Szerk.: Bóna, L., Karsai, I., Polgár, Zs., Veisz, O.), MTA, Budapest, p. 384. ISBN: 978-963-8351-45-6.

**Makovics-Zsuhár, N.,** Hegedűs, A., Halász J. (2017): Poliploid szilvafajták genetikai variabilitásának jellemzése. Ifjú Tehetségek Találkozója, 2017. december 1., Összefoglaló (Szerk.: Fodor, M. és Bodor, P.), SZIE, Budapest, p. 69. ISBN 978-963-269-114-5.

**Makovics-Zsuhár, N.,** Hegedűs, A., Halász, J. (2017): Genetic variability of polyploid plum cultivars. 4th Transylvanian Horticulture and Landscape Studies Conference. Abstracts (Edit.: Benedek, K.), May 5-6, 2017, Romania, Tîrgu Mures, Book of abstracts, p. 30.

**Makovics-Zsuhár, N.,** Surányi, D., Tóth, M., Kovács, Sz., Szőke, F., Hegedűs, A., Halász, J. (2017): Magyar szilva tájfajták genetikai jellemzése. XXIII. Növénynevelési Tudományos Nap, 2017. március 7., Összefoglalók (Szerk.: Veisz O.), MTA, Budapest, p. 99. ISBN 978-963-8351-44-9.

**Makovics-Zsuhár, N.,** Surányi, D., Tóth, M., Kovács, Sz., Hegedűs, A., Halász, J. (2016): Poliploid szilvafajták genetikai variabilitásának jellemzése. XXII. Növénynevelési Tudományos Nap, 2016. március 10., Összefoglalók (Szerk.: Veisz O., Polgár Zs.), MTA, Budapest, p. 99. ISBN 978-963-396-085-1.

**Makovics-Zsuhár, N.,** Hegedűs, A., Halász, J. (2016): A hexaploid európai szilvafajták termékenyülését meghatározó S-allélrendszer jellemzése. Magyar Genetikusok Egyesülete, XV. Genetikai Műhelyek Magyarországon jubileumi konferencia, Szeged, 2016. szeptember 16. videoposzter <http://www.magenegy.hu/hu/videok/videoposzter>



**Makovicsné Zsohár Noémi** (2016): A hexaploid európai szilvafajták termékenyülését meghatározó S-allélrendszer jellemzése. Magyar Genetikusok Egyesülete, XIV. "Genetikai Műhelyek Magyarországon" jubileumi minikonferencia. Szeged (2016. szeptember 16.) (<http://www.magenegy.hu/hu/video/videoposzter>)

### **Tudományos könyvrészletek**

Halász, J., **Makovics-Zsohár, N.**, Hegedűs, A. (2016): A meggy termékenyülésének genetikai háttere. In: Intenzív meggytermesztés. Debreceni Egyetem, AGTC Kutatási és Fejlesztési Intézet, Kecskeméti Főiskola, Kertészeti Főiskolai Kar.

Kovács, Sz. és **Makovics-Zsohár, N.** (2019): A szilva anyagcseréje. (Szerk. Surányi D.) In: Magyar kultúrflóra: Szilva. (in press).