

SZENT ISTVÁN EGYETEM

**REZISZTENCIANEMESÍTÉSŐL KIEMELT MEGGY GENOTÍPUSOK
ÉRTÉKELÉSE POMOLÓGIAI TULAJDONSÁGOK ÉS ENDOGÉN
VEGYÜLETEK TESZTELÉSÉVEL**

SZÜGYI SÁNDOR ISTVÁN

GÖDÖLLŐ

2017

A doktori iskola

- Megnevezés:** Kertészettudományi Doktori Iskola
- Tudományága:** Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok
- Vezetője:** Zámboriné Dr. Németh Éva, az MTA doktora
egyetemi tanár, tanszékvezető
SZIE Kertészettudományi Kar
Gyógy- és Aromanövények Tanszék
- Témavezető:** Dr. Sárdi Éva, az MTA doktora
c. egyetemi tanár
SZIE Kertészettudományi Kar
Genetika és Növénynevelés Tanszék

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS.....	6
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS.....	8
2.1. A meggy rendszertani helye, génforrásai	8
2.2. Meggytermesztés jelentősége.....	9
2.2.1. A világ fajtahasználata és nemesítési irányzatai	10
2.2.2. Magyarország fajtahasználata és nemesítési irányzatai	11
2.3. A legfontosabb meggy nemesítési módszerek	12
2.3.1. Tájszelekciós nemesítés	13
2.3.2. Klónszelekciós nemesítés.....	13
2.3.3. Keresztezéses nemesítés.....	14
2.3.4. Rezisztencianemesítés	15
2.3.4.1. Blumeriellás levélfoltosodás	16
2.3.4.2. A cseresznye és a meggy monilíniás betegsége	17
2.4. Stresszhatások a növényvilágban	18
2.4.1. Abiotikus stressztényezők	21
2.4.2. Biotikus stressztényezők	21
2.5. A szénhidrátok szerepe a növényi stressz reakciókban.....	22
2.6. A kvaterner ammónium vegyületek és a stressztűrés közötti kapcsolat	31
2.7. A formaldehid eredete biológiai rendszerekben és a transz-metilézés.....	38
3. ANYAG ÉS MÓDSZER.....	44
3.1. A vizsgálatok helyszíne.....	44
3.2. A vizsgálatok anyaga.....	45
3.2.1. A vizsgált nemes fajták	46
3.2.2. Az 'Érdi bőtermő' és a 'Csengődi' szülőpár vizsgált hibridjei	47
3.2.2.1. <i>Monilinia laxa</i> fertőzéssel szemben ellenálló hibridek	47
3.2.2.2. <i>Monilinia laxa</i> fertőzéssel szemben közepesen ellenálló és fogékony hibridek.....	48
3.3. A vizsgálati módszerek	50
3.3.1. Öntermékenység vizsgálat.....	50
3.3.2. Gyümölcstömeg vizsgálatok	50
3.3.3. Rezisztencia vizsgálatok.....	51
3.3.3.1. <i>Monilinia laxa</i> izolátumok patogenitásának vizsgálata.....	51
3.3.3.2. Szabadföldi spontán fertőzések	51
3.3.3.3. Laboratóriumi fertőzések	52
3.3.3.4. Szabadföldi mesterséges fertőzések	53
3.3.4. Analitikai vizsgálatok.....	54
3.3.4.1. Mintavétel.....	54
3.3.4.2. Endogén vegyületek analitikai vizsgálata	55
3.4. Az adatok statisztikai értékelése.....	59

3.4.1. <i>Monilinia laxa</i> kórokozóval végzett fertőzések, öntermékenység vizsgálat, gyümölcstömeg vizsgálatok.....	59
3.4.2. Endogén vegyületek vizsgálatai.....	59
4. EREDMÉNYEK	60
4.1. Öntermékenység vizsgálatok	60
4.2. Gyümölcstömeg vizsgálatok.....	60
4.3. Érési idő meghatározása.....	61
4.4. <i>Monilinia laxa</i> izolátumok patogenitásának vizsgálata	62
4.5. Szabadföldi spontán fertőzések.....	62
4.6. Szabadföldi mesterséges fertőzések.....	63
4.7. Laboratóriumi fertőzések	64
4.8. Endogén vegyületek vizsgálata.....	65
4.8.1. Homeosztázisban végzett fajta- és hibrid-összehasonlítás.....	65
4.8.2. Szénhidrátok vizsgálata homeosztázisban	66
4.8.3. A szénhidrátok időfüggő mennyiségváltozása <i>Monilinia laxa</i> fertőzés hatására.....	72
4.8.3.1. Korai válaszreakciók.....	73
4.8.3.2. A normalizációs fázis vizsgálata.....	75
4.8.3.3. Téli időszakban végzett mesterséges fertőzés hatása.....	77
4.8.4. Metil-donor vegyületek és a betegség ellenállóság összefüggései	79
4.8.4.1. Összehasonlító vizsgálatok homeosztázisban, metil-donor vegyületek mérésével	79
4.8.4.2. A fertőzés hatásának nyomonkövetése	80
4.8.5. Az endogén formaldehid és a betegség-ellenállóság összefüggései	82
4.8.5.1. Összehasonlító vizsgálatok az endogén HCHO mérésével.....	82
4.8.5.2. A fertőzés hatásának nyomonkövetése	83
4.10. Új tudományos eredmények.....	85
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	86
5.1. <i>Monilinia laxa</i> kórokozóval szembeni ellenállóság vizsgálatok.....	86
5.2. Szénhidrátok és a <i>Monilinia laxa</i> ellenállóság összefüggései	88
5.2.1. Szénhidrátok vizsgálata stresszmentes állapotban.....	89
5.2.2. A szénhidrátok időfüggő mennyiségváltozása <i>Monilinia laxa</i> fertőzés hatására.....	91
5.3. Metil donor vegyületek és az ellenállóság összefüggései	94
5.3.1. Összehasonlító vizsgálatok homeosztázisban.....	94
5.3.2. Összehasonlító vizsgálatok endogén HCHO mennyiség alapján	95
5.3.2.1. A fertőzés hatásának nyomonkövetése	95
5.3.2.2. Az időfüggő válaszreakciók jelentősége.....	97
6. ÖSSZEFOGLALÁS.....	99
7. SUMMARY	101
8. MELLÉKLETEK.....	103

M1. Irodalomjegyzék	103
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	118

1. BEVEZETÉS

A gyümölcsstermesztés (ezen belül a meggytermesztés) stratégiai ágazatát képezi a magyar mezőgazdasági termelésnek, jelentősége az almatermesztéshez mérhető. A meggy termőhelyi igényei lehetővé teszik széleskörű termesztetőségét, országszerte szinte minden természeti, földrajzi tájegységben találunk alkalmas termőhelyet. A hazánkban szelektált, valamint keresztezéses nemesítéssel előállított fajták világfajtáknak számítanak, mert azokat az utóbbi évtizedektől kezdődően a világ számos országában (USA, Lengyelország, Németország) eredményesen bevonták a termesztésbe, némelyiket a nemesítéshez is felhasználják. A hazai nemesítésű meggyfajták jelentős exportpiaci pozíciót képviselnek. A versenyképesség további növelése érdekében hangsúlyosak lehetnek a kettős hasznosításra alkalmas (frissfogyasztás, ipari céltermelés) fajták. E differenciált fajtahasználatot a biológiai alapok növelésével, fajtakeresztezéssel, tájfajta-szelekcióval érhetjük el.

A csonthéjas, ezen belül a meggy ültetvények leggyakrabban előforduló kórokozói a *Monilinia* fajok. Az általuk okozott virág- és hajtásfertőzés általánosan elterjedt növényegészségügyi probléma, mely az elmúlt 15-20 évben többször járványos méreteket öltött hazánkban. Eddigi ismereteink szerint a termesztett meggy fajták széles változékonyságot mutatnak a *Monilinia* kórokozókkal szembeni ellenállóképesség tekintetében.

A meggytermesztés költséges tevékenység, ezért a termésbiztonság fokozásának, valamint a kockázatcsökkentésnek nagy a gazdasági jelentősége. A kockázatcsökkentés egyik módja a betegségekkel szemben ellenálló fajták telepítése, mellyel a termelési költségek közvetlenül is csökkenthetők (kevesebb növényvédőszer használat). A jó termőképességű, nagy termésbiztonságú fajták használatával pedig az egységnyi gyümölcsmennyiségre eső előállítási költség csökkenthető. E célok elérését megvalósítandó 1991-től kezdődően az USA Mezőgazdasági Minisztériuma támogatásával Amy Iezzoni professzorasszonnyal együttműködésben közös nemesítési programot kezdtünk el, "Betegségellenálló meggyfajták nemesítése" céljából (APOSTOL et al. 1995). A programban az 'Érdi bőtermő' anyafajtaként a 'Csengődít' pedig rezisztencia donorként használtuk és használjuk ma is. A folyamatos keresztezéses rezisztencia nemesítési programunk eredményeképp mára 120 db-ból álló, folyamatosan bővülő 'Érdi bőtermő' x 'Csengődi' F₁ hibridnemzedék

áll rendelkezésünkre, melyek *Monilinia laxa* kórokozóval szembeni szelekcióját Apostol János és Rozsnyay Zsuzsanna irányításával 2008-óta folytatjuk.

A fajtanemesítés, szűkebb értelemben a betegség ellenálló fajták előállítására hosszú távú, legalább 15-20 évet igénybevevő folyamat, melynek felgyorsítása alapvető fontosságú a nagyfokú alkalmazkodó képességgel rendelkező kórokozókkal szembeni küzdelemben. Ennek megvalósítása érdekében célirányos kutatásokat indítottunk el olyan endogén vegyületek, vegyületcsoportok (szénhidrát-tartalom, endogén formaldehid tartalom, metil-donor vegyületek) vizsgálatára irányítottan, melyek irodalmi adatok alapján fontos szerepet játszanak a növények különböző abiotikus és biotikus tényezőkkel szembeni ellenálló-képességében, illetve védekezési válaszaiban. A különböző gazda-patogén kapcsolatok szénhidrátok vizsgálatával történő tanulmányozásával foglalkozó tudományos cikkek száma ugyan még kevesebb, más megközelítésekhez viszonyítva, de mégis több növényfaj esetében bizonyították már, hogy a gazdanövény különböző részeiben mérhető szénhidrátok – köztük a monoszacharidok – indikátor szereppel is rendelkeznek a kórokozókkal szembeni védekezési reakciókban.

Az endogén metilezési és demetilezési folyamatoknak, és az azokban átmeneti termékként keletkező formaldehidnek a stressz hatások kompenzálásában betöltött szerepének vizsgálata napjainkban is korszerű kutatási terület. Az endogén formaldehid, és a formaldehid természetes potenciális generátorainak (pl.: betain, kolin, trigonellin, L-karnitin, N^ε-trimetil-L-lizin) fertőzés hatására bekövetkező mennyiségi változásán keresztül nyomon követés új megközelítést jelent a különböző rezisztencia szinteket képviselő fajták stressz-válaszainak összehasonlításában.

Vizsgálatainkban a *M. laxa* fertőzéssel szemben rezisztens 'Csengődi' és a fogékony 'Érdi bőtermő' fajtákat, valamint a mesterséges fertőzések alapján négy ellenállóságot és négy fogékonyságot mutató hibridjeiket hasonlítottuk össze a hancs szövegekben és levelekben mérhető szénhidrátok, endogén formaldehid és metil-donor vegyületeinek vizsgálata alapján. Az endogén vegyületek mennyiségi és minőségi meghatározásához OPLC-s (Overpressured Layer Chromatographic separation) technikát, és denzitometriás kiértékelés alkalmaztunk.

Célkitűzések

A dolgozat célkitűzései:

- olyan új, ígéretes, várhatólag a hazai fajtasortimentbe illeszthető hibridek kiválasztása, melyek az 'Érdi bőtermő' fajtához hasonlóan kiváló

gyümölcsminőségűek, öntermékenyek, de korábbi érési idejük és rendelkeznek a 'Csengődi' fajta ellenálló képességével.

- szelekció, a szülőfajták és hibridjeik *M. laxa* kórokozó gombával szembeni tolerancia vizsgálata szabadföldi spontán, szabadföldi és laboratóriumi mesterséges fertőzések alapján
- a szelektált genotípusok hánacs- és levél-szöveiteinek szénhidrát összetétele és a *M. laxa* fertőzéssel szembeni ellenállóságuk közötti összefüggés vizsgálata
- a hánacs-szövetek szénhidrát tartalmának fertőzés hatására bekövetkező időfüggő mennyiség-változásainak nyomon követése különböző rezisztencia szinteket képviselő hibrideken és szülőfajtáikon
- a betegség ellenállóság alapján szelektált meggy genotípusok hánacs- és levélszöveiteinek összehasonlítása metil-donor vegyületek és endogén formaldehid mérésével.
- *M. laxa* fertőzéssel kiváltott védekezési válasz vizsgálata metil-donor vegyületek és az endogén formaldehid időfüggő mennyiség változásainak nyomon követésével, különböző rezisztencia szinteket képviselő hibrideken és szülőfajtáikon.
- Összefüggések keresése a meggyfák *M. laxa* gombával szembeni ellenállósága/fogékonysága és a vizsgált endogén vegyületek mennyisége, fertőzéssel provokált mennyiség-változása között.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A meggy rendszertani helye, génforrásai

A termesztett meggyet (*Prunus cerasus* L.) a cseresznye (*Prunus avium* L.) és a cseplezsmeggy (*Prunus fruticosa* Pall.) spontán hibridjének tartják, miután svéd nemesítők ezt mesterséges keresztezésekkel is bizonyították (TÓTH 2001). Allotetraploidnak tekinthető $2n=4x=32$ kromoszómaszámmal (HORVATH et al. 2008). Elsődleges géncentruma – VAVILOV (1926) és ZSUKOVSKIJ (1971) szerint az ún. előázsiai (VI.) központban van. Ez a terület a Fekete-tenger és a Kaszpi-tenger közötti részt, továbbá a kis-ázsiai Türkmenisztánt és az arab félszigetet foglalja magában. A meggy elsődleges géncentrumának tekinthető még a nyugat-kínai hegyvidék ahol igen sok fajta található (I. Kína-Japán központ). Másodlagos géncentrumának az európai IX. központ tekinthető ZSUKOVSKIJ (1971) szerint. Feltehetőleg itt keletkeztek a félkultúr- és a kultúr fajták. Ez a Kárpát-medencét is

magában foglaló terület – a skandináv államoktól délre a Földközi-tengerig és Svájc nyugati határvidékéig – az elsődleges géncentruma a csepleszmegegynek (*Prunus fruticosa* Pall.). Ez a faj bizonyítottan szerepet játszott a ma termesztett ún. „nemes” megegyek kialakulásában (BRÓZIK 1982a). A megegy alakgazdag faj. Megkülönböztethetők:

- convar. *acida* (*frutescens*, *collina*) - cigánymegegyek,
- convar. *vulgaris* (*cerasus*) provar. *vulgaris* – üvegegyek,
- provar. *austera* – édes megegyek vagy morellák,
- provar. *marasca* – maraszka megegyek (APOSTOL 1994).

Mesterséges rendszerezések szerint, melyek olyan gyakorlati osztályozások, ahová a fajtakat valamilyen tulajdonságuk (a gyümölcshús állománya, a gyümölcshéj és a hús színe) alapján besorolhatjuk, a megegyek között két osztály különíthető el (BRÓZIK 1959):

- VII. osztály: édes megegyek - a gyümölcs festőlevű, sötéthéjú
- VIII. osztály: üvegegyek - a gyümölcs nem festőlevű, héja piros vagy világos piros

2.2. Megegytermesztés jelentősége

A világ megegy termése 2006 – 2010 között átlagosan 1,2 millió tonna volt, melynek 64%-át az európai megegytermesztés adta (1. táblázat).

1. táblázat: A világ megegytermesztése (2006-2010, ezer tonna)

Ország	2006-2010 évek átlaga		2006.	2007.	2008.	2009.	2010.
	mennyiség	%					
Világ összesen	1221,3	100,0	1081,7	1207,7	1263,2	1380,9	1172,9
USA	116,2	9,5	119,6	114,8	97,2	162,8	86,4
Európa összesen	784,6	64,2	727,4	781,1	822,9	862,3	729,2
EU	296,1	24,2	339,1	222,3	327,9	340,9	250,3
Lengyelország	167,2	13,7	194,9	107,6	201,7	189,2	142,7
Törökország	175,1	14,3	121,5	180,9	185,4	192,7	195
Irán	94,8	7,8	68	87	106,5	106	106,5
Németország	25,8	2,1	37,1	28,7	14,9	30,2	18,3
Szerbia	88,3	7,2	80,5	99,9	89,7	105,3	66,2
Magyarország	60,3	4,9	60,2	42,6	68,1	78,7	51,9

Forrás: FAOSTAT

A megegy alapvetően Kelet-Európa gyümölcse (KÁLLAYNÉ 2003), a legjelentősebb kelet-európai megegytermesztő államok, Lengyelország, Szerbia és Magyarország. A

világ három legnagyobb meggytermesztő országa Törökország (175 ezer tonna), Lengyelország (167 ezer tonna) és az USA (116 ezer tonna).

Ázsiában Törökországon kívül Irán meggytermesztése jelentős (95 ezer tonna). Európában Magyarország – évszárattól függően – a harmadik, negyedik legjelentősebb meggytermesztő állam.

2.2.1. A világ fajtahasználata és nemesítési irányzatai

A világ egyik legnagyobb meggytermesztő országa Törökország, mely a meggy elsődleges géncentrumának tekinthető. Törökország legjelentősebb termesztett meggy fajtája a 'Kütahya', melyet évszázadok óta termesztnek az ország egész területén. A fajta jelentős elterjedésére és termesztési hagyományaira alapozva klónszelekciós munkát folytatnak, azzal a céllal, hogy a legjobb termőképességű és gyümölcsminőségű változatot emeljék ki az ország egész területéről szelektált klónok közül (BURAK et al. 2005.)

Lengyelország legnagyobb mennyiségben termesztett meggy fajtája a 'Shattenmorelle', melyet intenzív termesztésre alkalmas meggyfajtákkal kívánnak kiegészíteni. Fajtakísérleteikben jól szerepelt a 'Lutowka IR-2', 'Sabina', valamint 'Lucya' fajta is. A magyar fajták közül az 'Újfehértói fürtös' 1990-ben, a 'Debreceni bőtermő' pedig 2006-ban került fel az engedélyezett fajták listájára (SZABÓ 2007).

Az Amerikai Egyesült Államokban, a legnagyobb mértékben a 'Montmorency' fajtát és helyi változatait, valamint származékait ('Meteor', 'Ferracida') termesztik (SZABÓ 2007). Az ország teljes termésének körülbelül 75%-a Michiganben, helyileg a Michigan-tó keleti partvonalán terem (APOSTOL et al. 1995). Michigan államban két magyar fajta, az 'Újfehértói fürtös' és az 'Érdi bőtermő' is elterjedt a termesztésben 'Balaton' és 'Danube' néven.

1983-ban, Amy Iezzony irányításával feltérképezték Kelet-Európa országainak (volt Jugoszlávia területe, Bulgária, Románia, Magyarország és Lengyelország) meggytermesztését, fajtahasználátát és nemesítési programját. A főbb kelet európai fajták és legígéretesebb hibridjeik pollenjét felhasználták a Michigani Állami Egyetem meggy nemesítési programjában (IEZZONI 1984). Olyan fajták előállítását a cél, melyek bőtermők, betegség ellenállóak és gyümölcs tulajdonságuk meghaladja a 'Montmorency' fajtát (IEZZONI et al. 2005). Ezen körút eredményeként született 1991-ben a magyar – amerikai közös nemesítési program, melynek célja a blumeriellás levélfoltossággal (*Blumeriella jaapii* (Rehm) v. Arx.) szemben rezisztens meggyfajták nemesítése (APOSTOL et al. 1995).

Németország fő fajtája a 'Shattenmorelle' az általa elfoglalt terület a meggytermő területek 85%-a (SZABÓ 2007). 1971-től 2000-ig Brigitte Wolfram irányította a Dresden - Pillnitz-ben folyó meggynevelési munkálatokat. Nemesítési programjában többek között a 'Köröser' ('Pándy' meggy változat) fajtát használta anyai szülőként, melynek eredményei a 'Korund', 'Karneol' és 'Morina' fajták. 2000-től Mirko Schuster folytatja munkásságát. Legfontosabb nemesítési céljai a kiváló gyümölcsminőség, nagy termőképesség, öntermékenység, moníliaval és a blumeriellás levélfoltosodással szembeni ellenállóság, valamint a gépi betakarításra való alkalmasság. Fajtái az 'Achat' és a 'Jade' melyek 2004-től vannak forgalomban és a legújabb a 'Rubellit', melynek szabadalmi oltalmazása folyamatban van (SCHUSTER és WOLFRAM 2008). A magyar fajták közül terjedőben van az 'Újfehértói fürtös', 'Ungarische Traubige' néven.

Szerbia fő fajtái az 'Oblacsinszka' és a 'Cigancsica' fajták, melyek az ország összes meggytermesztésének 85% -t képezik. Az apró gyümölcsű 'Oblacsinszka' fajtát főleg Délkelet Szerbiában termesztik. A nagy gyümölcsű fajták közül a 'Rexelle', 'Kelleris 14', 'Kelleris 16', 'Heimanns Rubin', 'Shattenmorelle', 'May Duke' és 'Sumandika' fajtákat főleg Észak-Szerbiában és az ország középső részén termesztik, ezen a területen elsősorban termesztik még a 'Majurka' tájfajtát és a 'Pándy' meggyet is (CEROVIC és RADICEVIC 2008). Nemesítési programjukban (Gyümölcs és Szőlő Kutató Központ, Cacak) több, mint negyven fajtát használtak fel, 10000 hibrid magoncot létrehozva, melyből azonban csak két fajta, a 'Cacanski rubin' és a 'Sumandika' fajta kapott állami elismerést. Ennek oka, hogy az 'Oblacsinszka' export igénye jóval meghaladja a nagyobb gyümölcsű meggyekét.

2.2.2. Magyarország fajtahasználata és nemesítési irányzatai

Magyarország fő meggy fajtája az 1950-60-as években a 'Pándy' meggy volt. A fajta mind Magyarországon, mind a környező országok piacain méltán elismert kitűnő beltartalmi tulajdonságai és sokoldalú felhasználhatósága miatt, azonban hazánkban nem termesztették olyan mértékben, amit a belső fogyasztás és az egyéb piaci igények kielégítése megkívánt volna. Ennek oka, hogy a fajta nem öntermékenyülő, azaz porzófajta nélkül terméketlen, továbbá a monília fertőzésre fogékony, ezért egy erős fertőzés következtében jelentős termésmennyiség csökkenés következik be. A 'Pándy' meggy termőképességének fokozása érdekében az 1950-es években Brózik Sándor megkezdte a fajta klónszelekcióját, melynek célja a fajtán belül az előnyösebb tulajdonságú egyedek kiválasztása, illetve a klóncsoportok létrehozásával, az

önmeddő fajta termésbiztonságának fokozása. Azonban a fajta termékenyülési problémáit a klóncsoport termesztési módszer kidolgozása sem oldotta meg maradéktalanul. Ezzel párhuzamosan Maliga Pál 1950-1976 között olyan keresztezéses nemesítési programot indított el mely megteremtette a jelenlegi fajtaszortimentünk alapjait. A nemesítési program eredményeként sorra születtek az öntermékeny hibridek, a 'Meteor korai', az 'Érdi bőtermő', az 'Érdi jubileum' fajták. Ezzel párhuzamosan Kelet-Magyarországon is megindult a tájfajta szelekcióra alapozott nemesítési munka, melynek eredményei az 'Újfehértói fürtös', 'Debreceni bőtermő', 'Kántorjánosi' és szelektált klónja a 'Kántorjánosi 3' öntermékeny fajták, melyek termesztésbe vonásával fokozatosan kiszorul a Pándy fajta a köztermesztésből. Napjainkban az árugyümölcsösök fő fajtái az 'Érdi bőtermő', 'Kántorjánosi', Debreceni bőtermő és az 'Újfehértói fürtös' fajták közül kerülnek ki, ezek a fajták adják a magyar meggy szaporítás több, mint 80%-át (SZABÓ 2007). Az elmúlt években növekvő érdeklődés figyelhető meg a Kelet-Magyarországon szelektált 'Éva' és 'Petri' fajta, valamint a hagyományos 'Cigánymeggyek' iránt. Jelenlegi meggy fajtaszortimentünk (a céltermesztésre javasolt 'Oblacsinszka' fajta kivételével) kizárólag csak hazai nemesítésű fajtákat tartalmaz, azaz mindegyikük hungarikumnak tekinthető.

2.3. A legfontosabb meggy nemesítési módszerek

A meggy nemesítés már a középkorban elkezdődött az értékes genotípusok szelekciójával, valamint szaporításával. Később az első mesterséges keresztezések a már szelektált szülőpárok között jöhettek létre. Ennek eredményeképpen számos fajta keletkezett. Jelenleg a meggy nemesítés Közép- és Délkelet-Európára, valamint kisebb jelentőséggel az Egyesült Államokra koncentrálódik. Az új keresztezéses nemesítéssel előállított fajták döntő többsége a tájfajta szelekció révén előállított szülőpárok felhasználásával keletkezik.

Azokon a területeken, ahol spontán szelekció révén sokféle helyi tájfajta megtalálható a célirányos keresztezéses nemesítési programok csupán fél évszázados múltat tekintenek vissza. Lengyelországban az új fajták a 'Lutówka' (syn. 'Schattenmorelle'), Németországban és Magyarországon a tájfajta 'Pándy', más néven 'Köröser Weichsel' (SCHUSTER és WOLFRAM, 2005, APOSTOL 2011) szülőfajták felhasználásával keletkeztek. Magyarországon, Romániában, Szerbiában és Dániában számos új fajtát állítottak elő a helyi klónszelekciók ('Pándy', 'Mocanesti', 'Oblacsinszka', 'Stevnsbaer') felhasználásával, illetőleg rendelkeznek ígéretes hibridekkel a helyi

klónok és fajták keresztezéséből (APOSTOL 2005, BUDAN et al. 2005, MILETIC et al. 2008). Oroszországban és Kanadában a fajták főként interspecifikus hibridek, mivel a faggyal szembeni ellenállóságot is figyelembe kell venni nemesítésük során (ZHUKOV és KHARITONOVA 1988, BORS 2005). Mivel a meggy nem őshonos Észak-Amerikában ezért mind a Kanadai, mind pedig az Egyesült Államokbeli nemesítési program Európából származó genotípusok felhasználására alapul (IEZZONI et al. 2005).

2.3.1. Tájszelekciós nemesítés

A meggy másodlagos géncentrumának az európai (IX. központ) tekinthető ZSUKOVSKIJ (1971) szerint. Feltehetőleg itt keletkeztek a félkultúr- és a kultúrfajták. Ennek megfelelően Magyarországon a meggy genotípusok széles skálája fellelhető. A népi szelekció eredményeként tájfajták illetve fajtakörök alakultak ki. Ilyen fontosabb "tájfajtakörök" a Kecel vidékén a "Pipacs" meggyek, Kiskőrös, Akasztó, Csengőd vidékén a "Bosnyák" meggyek, a nyírségi termőtájban a "Kántorjánosi" fajtakör. Harta környékén a "Hartai" meggy (APOSTOL 1994). Annak ellenére, hogy a tájszelekció kisebb költségű és időigényű nemesítési módszerek közé tartozik (BRÓZIK 1982b), jelentősége Magyarországon óriási, hiszen a jelenleg köztermesztésben lévő legnépszerűbb hat meggyfajta közül öt ('Újfehértói fürtös', 'Kántorjánosi', 'Debreceni bőtermő', 'Éva', 'Petri') az észak-kelet magyarországi tájfajta szelekció eredménye. A tájszelekciós nemesítéssel rezisztencia génforrások is bevihetők a meggykeresztezési programokba, melynek eredménye a Csengőd-Akasztó vidékén nagy arányban termesztett bosnyák meggyek közül szelektált ellenálló 'Csengődi' meggyfajta (APOSTOL 1990).

2.3.2. Klónszelekciós nemesítés

A klónszelekció azon a jelenségen alapul, hogy a fajták hajlamosak spontán rügymutációra. A fontos fajták következetes klónszelekciójának a célja, hogy fenntartsák a fajta eredeti tulajdonságait, de lehetőség nyílik olyan klónok kiválasztására is, melyek megfelelnek bizonyos nemesítési céloknak. A klónszelekció sikere a begyűjtött és megfigyelt növények számától, valamint a megfigyelés részletességétől függ (BRÓZIK 1996). A magyarországi klónszelekció egyik fontos célja volt az önmeddő 'Pándy' meggy ígéretes klónjainak kiemelése, növekedési erély, virágzási idő, érési idő és termőképesség alapján. Az 1951-ben megkezdett szelekciós

munka eredményeként a 'Pándy 48', a 'Pándy 279' és a 'Pándy Bb 119' meggy klónfajták kerültek köztermesztésbe (BRÓZIK 1982b). A 'Pándy' termékenyülési problémáit azonban a klónsoportos termesztési eljárás kidolgozásával sem sikerült maradéktalanul megoldani (SZABÓ 2007).

2.3.3. Keresztezéses nemesítés

A klónszelekciós nemesítéssel egyidőben kezdődött meg hazánkban a meggy keresztezéses nemesítése is, a 'Pándy' meggyéhez hasonló gyümölcsminőségű fajták előállítására céljából.

A keresztezéses nemesítés szükségessége mellett szólt a termésbiztonság fokozásán túl, még az a tény is, hogy az 1960-as évek előtt a meggy szüreti időszaka június 20-tól július 5-ig mindössze 2-3 hétig tartott. A nemesítési programot Maliga Pál indította 1950-ben. 1950-1954-ig mintegy 177.000 keresztezést végzett 10 különböző Pándy meggy klón és 10 más, a Pándy meggyet jól termékenyítő meggyfajta felhasználásával (APOSTOL 1994). Ezen időszak alatt Maliga több mint 4800 hibridet nevelt fel, a hibridek értékelése során 355 hibridet emeltek ki, melyek közül kerültek ki az 'Érdi bőtermő', 'Meteor korai', 'Favorit', 'Érdi nagygyümölcsű', 'Korai pipacsmeggy', 'Érdi jubileum', 'Maliga emléke' fajták.

A keresztezéses nemesítői munka főbb céljai (BRÓZIK 1982b):

- a termésbiztonság és a rendszeres, nagy hozamok elérése céljából korán termőre forduló, nagy termőkapacitású, öntermékeny,
- az érési időt széthúzó, korábbi - későbbi, illetve a jelenlegi főfajták közötti időben érő, hézagpótló,
- kiváló áruparaméterekkel, beltartalmi tulajdonságokkal rendelkező,
- kézi vagy gépi betakarításra alkalmas, hosszú kocsányú, illetve a kocsánytól jó határfokkal elváló (lerázható),
- spur, félspur, illetve középerős növekedési erélyű,
- különböző felhasználási módoknak (nyersfogyasztás, export, konzervipari feldolgozás, mélyhűtés) megfelelő fajtasorozatok, illetve fajtatípusok előállítása.

Az elmúlt húsz évben, a felsorolt nemesítői célok mellett, kiemelkedő fontosságúvá vált a meggy *M. laxa* gomba betegségével szembeni rezisztencia kialakítása.

A NAIK Gyümölcsstermesztési Kutatóintézet Érd elvira-majori kísérleti telepén évi 35000 cseresznye, illetve meggy virágot porzunk be, melynek eredményeként 5-600

hibridnövényt tudunk előállítani. A 35000 beporzott virág 60%-a a cseresznye 40%-a a meggynevelési programunk részét képezi.

A keresztezéses nemesítés sikere a keletkezett hibridmagok csírázókéességétől függ. A keresztezéses nemesítés nagy akadálya a hibrid magok rendellenes fejlődése, amely gyenge csírázó képességet eredményez. A hibrid magok átlagos csírázási képessége hagyományos körülmények között változó, gyakran kevesebb, mint 1%. Ha az embriókat eltávolítjuk a magból és azokat steril és kontrollált körülmények között neveljük, a magok csírázása elérheti a 20-25%-ot is (BALLA és BRÓZIK 1996).

2.3.4. Rezisztencianemesítés

A meggy nemesítése során fontos szempont, hogy a keresztezéssel előállított hibridek a jó és kívánatos termesztési, értékesítési adottságok mellett kellő toleranciával rendelkezzenek a meggyfák legveszedelmesebb kórokozóiival szemben. A *M. laxa* okozza a meggytermesztés számára a legjelentősebb növényvédelmi problémát. A betegség elleni védekezésre a kontakt és szisztemikus fungicidek széles választéka áll a termesztők rendelkezésére. Ezek megfelelő használatával megelőzhető a fertőzés létrejötte és a járványok kialakulása. A vegyszeres védekezés azonban nem ad minden esetben kielégítő védelmet, így az évről-évre fellépő fertőzés legyengíti a fát és a termő meggyfák egy részének pusztulásához vezethet. A virágzás idején szükségessé váló többszöri védekezés növeli a termesztési költségeket és növeli környezetünk vegyszer terhelését, ezért a környezetkímélő növényvédelem megvalósítása szempontjából fontos feladat a monília gombával szemben ellenálló meggyfajták előállítása. A NAIK Gyümölcsstermesztési Kutatóintézet nagy hagyományokkal rendelkezik a meggynevelési terén (Dr. Maliga Pál és Dr. Apostol János). A fajtanemesítés egyik célja a betegségekkel szembeni tolerancia minél szélesebb körű érvényesülése. A tájszelekcióból származó Csengődi fajta moníliával szembeni viselkedését Dr. Véghelyi Klára, Dr. Rozsnyay Zsuzsanna és Dr. Apostol János az 1990-es évek elejétől vizsgálják (SZÜGYI et al. 2012).

Hazánkban a csonthéjasok moníliás betegségét előidéző kórokozó a XIX-XX. század fordulójától ismert. E gombát főleg a meggy és a kajszi kórokozójaként emlegetik, amely virág és vesszőpusztulást idéz elő (GLITS és MEZŐ 2008).

2.3.4.1. Blumeriellás levélfoltosodás

Kezdetben a magyar - amerikai közös nemesítési program célja a blumeriellás levélfoltosodással szembeni rezisztencia átörökítése volt. A program első lépése olyan rezisztencia donort találni, mellyel sikeresen átörökíthető az ellenálló képesség a nemes fajtákba. A bosnyák meggy fajtakörbe tartozó 'Csengődi' meggyfajta kiváló, több kórokozóval szembeni nagyfokú toleranciával rendelkező donornak bizonyult. Üzemi körülmények között is bizonyította magas fokú ellenálló képességét (1. ábra). APOSTOL és VÉGHÉLYI (1993) kísérletei alapján az 'Érdi bőtermő' és a 'Csengődi' tesztkeresztezéséből származó hibridmagoncok nagy arányban (24 hibridből 22 tünetmentes volt) mutattak a 'Csengődi' fajtához hasonló blumeriella ellenállóságot. Ezeknek az eredményeknek az alapján feltételeztük a monília-val szembeni tolerancia sikeres örökítését is a vizsgálatba vont 'Érdi bőtermő' x 'Csengődi' hibridmagonc populációban.

A magyar – amerikai nemesítési program eredményeként jelenleg 120 egyedet magában foglaló, termőre fordult 'Érdi bőtermő' x 'Csengődi' hibridmagonc populációval rendelkezünk, melyek monília-fogékonyság vizsgálatát 2008-ban kezdtük.



1. ábra A blumeriellás levélfoltosodással szemben nagyfokú toleranciát mutató 'Csengődi' és az erősen fogékony 'Újfehértói fürtös' fajta üzemi körülmények között (fotó: Apostol 1988, Sóskút)

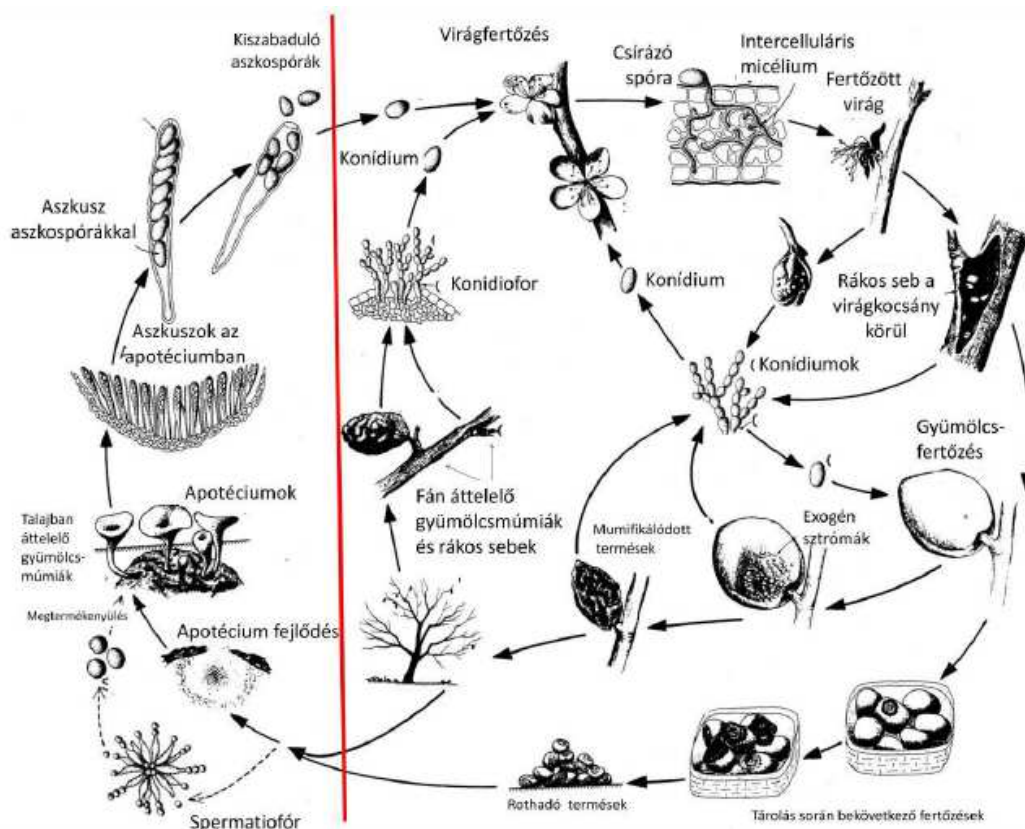
2.3.4.2. A cseresznye és a meggy moníliaiás betegsége

A blumeriellás levélfoltosodás mellett a cseresznye meggy moníliaiás betegsége a meggy legveszélyesebb kórokozója. Az utóbbi 15 évben egyre több alkalommal voltunk szemtanúi a csonthéjasok, főleg a meggyfák termését megtizedelő és fapusztulásokat okozó járványos éveknél (ROZSNYAY 2005). A meggyfajták monília-fogékonyságának vizsgálata során megállapították, hogy a blumeriellával szemben nagyfokú toleranciát mutató 'Csengődi' fajta a monília kórokozójával szemben is ellenálló, ezért rezisztencia donorként felhasználható meggynevelési programunkban. Az 'Érdi bőtermő', mely a magyarországi meggytermesztés egyik fő fajtája, a vesszőpusztulást okozó gombával szemben erősen fogékony (ROZSNYAY és SZÓDI 2009).

A kórokozó fertőzési folyamatát GLITS (2000) foglalja össze. A meggyen elsősorban a *Monilinia laxa* (Aderh. et. Ruhl.) jelentős, mely virágpusztulást, gyümölcsrothadást idéz elő. A virágpusztulás fellépésére ködös párás időszakban fokozottan lehet számítani. A *M. laxa* által kiváltott tünetek a meggy virágán, hajtásán, vesszőjén és ágán, valamint a cseresznye és meggy gyümölcsén figyelhetők meg. Virágfertőzés során a virágkocsány barnára színeződik, elhal, a virág csésze- és szíromlevelei barnák, petyhüdtek. A virágrészekben, elsősorban a kocsányon apró szürke exogén sztrómák figyelhetők meg. A virágfertőzés következtében termőnyársak elpusztulnak és tövüknél mézgacseppek jelennek meg. A hajtás alsó, vastagabb részén hosszú, ovális besüppedő foltok találhatóak, a hajtás csúcsa a levelekkel együtt elbarnul, elszárad és mézgacseppek is megjelennek. A több éves gallyakon, ágakon farészig besüppedő rákos sebek figyelhetők meg. Ha a rákos seb körkörös elhalást eredményez, akkor a fölötté lévő rész elszárad. Csapadékos időjárás esetén, a rákos sebekben apró, szürke exogén sztrómák jelennek meg. Gyümölcsök esetében csak akkor jelent veszélyt a kórokozó, ha azon valamilyen, néha még szabad szemmel sem látható folytonossági hiány (rovarrágás), keletkezik. Ebben az esetben a gyümölcsön a seb körül egyre nagyobbodó, barna színű rothadás látható, mely végül az egész gyümölcsre kiterjed. A foltokon elszórtan 2-3 mm átmérőjű okkersárga exogén sztrómák alakulhatnak ki. A fertőzés előrehaladtával a gyümölcskocsány elbarnul, a gyümölcs barna színű múmiává (álszkleróciummá) válik, és a fán marad.

A *M. laxa* jelentős fertőzésforrásai a gyümölcsmúmiák (álszkleróciumok). A gyümölcsmúmiákon található exogén sztrómákon az előző évben képződött

konidiumok télállóak, sőt a tél folyamán újabb konidiumok is keletkeznek. Tavasszal a gyümölcsmúmiákon új exogén sztrómák fejlődnek, amelyeken láncokban konidiumok fűződnek le. A meggy esetében a vesszőkön, ágakon lévő rákos sebek is fontos fertőzési források. A rákos sebekben a kórokozó micéliummal telel át, és tavasszal új exogén sztrómákat hoz létre. A különböző fertőzési formákon létrejött konidiumok légmozgással vagy esőcseppel a virágra jutnak. A virágra került konidiumok a bibén úgy csíráznak, mint a pollen. A konidiumok csíratömlője a bibecsatornán keresztül a hajtásokba kerül. A gomba apotéciumos ivaros alakja Európában ritkán található meg, a fertőzésmenetben nincs jelentősége. A kórokozó fejlődésmenetét a 2. ábra szemlélteti.



2. ábra A csonthéjas gyümölcsfajok monilíniás betegségének fejlődésmenete (AGRIOS 1997 nyomán GUTERMUTH 2013.)

2.4. Stresszhatások a növényvilágban

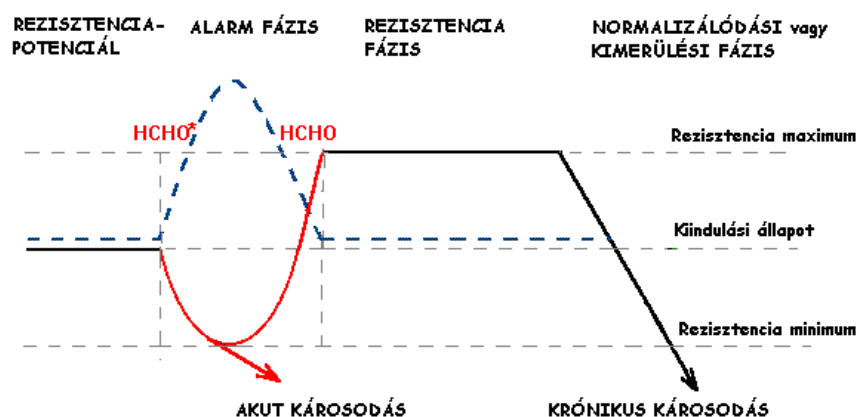
A stressz a szervezet túlterhelt, túlerőltetett állapota, a test aspecifikus reakciója mindenfajta megterheléssel szemben. Definíciója Selye János nevéhez fűződik, aki leírta annak biológiai és biokémiai, az élő szervezetben lejátszódó jelenségeinek hátterét (SELYE 1936).

A stressz az az élettani állapot, amelyben a növények növekedése, fejlődése és szaporodása a fokozott környezeti terhelés miatt a genomban meghatározott lehetőségek alatt marad (OSMOND et al. 1987).

A növényeket érő abiotikus és biotikus stressz-tényezők (hő-, fény-, szárazság-stressz és vegyszeres kezelések, kórokozók) különböző stressz-szindrómákat váltanak ki. Az abiotikus és biotikus stressz tényezők a növények fiziológiai állapotát befolyásolják (hatásukra megváltozik pl. a növekedés – és a virágzás ideje és intenzitása, csökken a növényi sejtfunkciók aktivitása és a klorofill mennyisége, stb.).

A különböző stressz hatások eltérő változásokat idéznek elő a növények endogén vegyületeiben, például az oldható fehérjék és szénhidrátok mennyiségileg és egyes aminosavak, szénhidrátok minőségileg is módosulnak. PIUS et al. (1998) megfigyelték, hogy stressz hatására megnövekszik a növényekben a szabadgyökök termelődése, s az így bekövetkező oxidatív veszély is szoros kapcsolatban áll a növényeket érő abiotikus illetve biotikus stresszekkel kiváltott változásokkal. A biotikus és az abiotikus stressz-kezelő mechanizmusokhoz kapcsolódóan az élő szervezetek, köztük a növények endogén vegyületeinek mennyiségében és minőségében változások indukálódnak. A stresszhatást megelőzően a növények ökológiai „niche”-ükön belül optimális fiziológiai állapotúak. A stressztényezők ebből az optimális állapotból kilendítik, és stressz szindrómára kényszerítik a növényeket (LICHTENTHALER 1996). A különböző eredetű stresszhatások által kiváltott folyamatot a stressz-szindróma (3. ábra) foglalja össze.

A STRESSZ-SZINDRÓMA FÁZISAI



3. ábra A stressz-szindróma fázisai SELYE (1964) és TYIHÁK et al. (1989) alapján SÁRDI (1994)

A kiindulási fázis, a rezisztencia-potenciál az „alapállapotot” írja le és azoknak az endogén vegyületeknek az összességével jellemezhető, melyek mennyiségi- és minőségi viszonyai befolyásolják, illetve meghatározzák az adott biológiai rendszer különböző stressz-hatásokkal szembeni ellenállóképességét.

Az alarm fázisban, a vészreakció folyamán, a stresszor hatására fokozódik a terhelés, a szervezet működése eltér a normálistól, ennek következtében csökken a vitalitás, a lebontó folyamatok kerülnek előtérbe a felépítő jellegűekkel szemben. Az ellenállás minimumának túllépése esetén akut károsodás következik be.

Amennyiben a "zavaró" hatás ezt a károsító értéket nem éri el, úgy az újabb stressz-hatással szemben időleges, vagy permanens rezisztencia alakulhat ki. Ennek oka lehet az ellenálló képesség kialakításában szerepet játszó anyagok felhalmozódása, vagyis a rezisztencia-potenciál növekedése, vagy a védekezés hatékonyabb útjainak megjelenése, illetve ezek együttes hatása.

A kimerülési szakasz az alkalmazkodóképességet meghaladó tartamú és mértékű igénybevétel esetén következik be és fokozatos leromláson keresztül a növény krónikus károsodásához, illetve pusztulásához vezet (SÁRDI 1994). A hatás erősségétől függően a stressz hatások megkülönböztethetők. Az eu-stressz enyhe stressz, mely aktiválja és stimulálja a növényeket, így pozitív hatással van a növényi anyagcsere folyamatokra, illetve fejlődésre. A dis-stressz drasztikus stressz, mely képes károsodást okozni, így negatívan befolyásolja növényt és a növényi fejlődést (LICHTENTHALER 1996). A két stressztípus között különbség van a rezisztencia fázis kiterjedésében. A dis-stressz alarm reakciója és kimerülési fázisa között gyors lefutású a rezisztencia válasz (NÉMETH 2002).

Az abiotikus stresszek és a fertőzések által okozott növényi nekrotikus tünetek (sejt és szövetelhalások) szoros kapcsolatba hozhatók a reaktív oxigén fajták káros hatásaival. A folyamat, mely a fertőzéstől, vagy stresszhatástól a reaktív oxigénfajták képződéséhez vezet, kevésbé kutatott terület. Az egyik hipotézis szerint a protein kinázoknak fontos szerepük van, mivel ezek az enzimek beindítják a NADPH-oxidáz működését, amelynek ismert szerepe van a reaktív oxigén fajták (szuperoxid anion, hidroxil szabadgyök, hidrogénperoxid) képzésében. A stressz hatására képződött reaktív oxigénfajtáknak kétféle hatás tulajdonítható: sejthalált okoznak a fertőzött vagy stresszek által károsított gazdanövényeken, de a fertőzést előidéző patogéneken is (KIRÁLY 2002).

2.4.1. Abiotikus stressztényezők

A mezőgazdasági termelésben legnagyobb problémát, az abiotikus tényezők közül, a szárazság, a magas só koncentráció és a hőmérsékleti ingadozások jelentik, melyekhez a növények fennmaradásuk érdekében sokféle módon alkalmazkodnak.

Az abiotikus környezeti hatások közül a szárazság direkt módon, míg a szikesedés, az alacsony és a magas hőmérséklet pedig indirekt módon képesek befolyásolni a növényi vízháztartást.

Létezik, egy másik csoportosítás, mely a stresszfaktorokat eredetük alapján természetes (pl. vízhiány, fagy, hőhatás, ásványi tápanyagok hiánya, szikesedés, nagy fényintenzitás, magas UV-sugárzás), illetve antropogén jellegű stressznek nevezi. Utóbbi csoportba tartozik minden olyan hatás, mely emberi tevékenységhez köthető, például ide sorolhatjuk a növényvédőszeres használatát, a légszennyező anyagokat, a toxikus fémek feldúsulását és a talaj elsavanyodását.

A különböző stresszfaktorok – gyakran jelentős gazdasági kárt, termés kiesést okozó - károsító hatásának leküzdését nehezíti, hogy egyrészt egyszerre többféle stresszhatással is számolni kell, továbbá az egyes stresszek fellépése mind térben és időben, mind intenzitásban változhat a vegetációs perióduson belül.

2.4.2. Biotikus stressztényezők

A növényt támadó vírus, baktérium, vagy gomba érzékelésén és azonosításán túl a növény képes koordinált rendszerben egy vagy több védekező mechanizmust kialakítani, melyek segítségével megpróbálja megakadályozni a kórokozó bejutását, szaporodását, nem utolsósorban végül annak elpusztítására törekszik (KLEMENT 1963). Az adott védekezési lehetőségeken kívül specifikusan illetve nem specifikusan indukálható reakciók is felléphetnek. A növényi kórokozókkal szembeni ellenállóság kutatása kulcsfontosságú a rezisztencianemesítésben, melynek célja a betegség megelőzése.

A növények fogékonyságát, vagy éppen ellenálló-képességét, és a kórokozók betegítő képességét, a gazdanövény és patogén kapcsolatával tudjuk leírni. Ez lehet kompatibilis vagy inkompatibilis kapcsolat. A növényi immunrendszer lényege abban áll, hogy képes megkülönböztetni saját és nem saját, idegen anyagokat (vírus, baktérium, gomba), illetve sejteket, és a felismerés után beindítani a védekezési rendszert, amivel az „idegen” hatástalanítására törekszik. Minden olyan esetben,

amikor ez a felismerés késlekedik vagy elmarad, a betegség súlyos formái jelentkeznek. A növények esetében kétféle védekezési rendszer különíthető el: általános (eredendő) nem specifikus rezisztencia, valamint a kórokozóra fajlagos, specifikus (hiperszenzitív) rezisztencia. Az előbbi lehet tünetmentes, az utóbbi sejt-, illetve néhány sejtre kiterjedő nekrozissal jár (SZARKA et al. 2002, KLEMENT 2004).

2.5. A szénhidrátok szerepe a növényi stressz reakciókban

A szénhidrátok és a stressz-tűrés kapcsolatának tanulmányozása elsősorban az abiotikus (kiemelten szárazság- és fagy-tűrés) hatásokkal kapcsolatosan kezdődtek. Kezdetben ezen irodalmak lényegesen gazdagabbak voltak, mint a biotikus stresszhatásokkal kapcsolatosak.

A szénhidrátok változása fontos jellemzője a növény fejlődésének (SÁRDI et al. 1999), és kiemelkedő szerepet játszanak az anyagcsere folyamataiban. HUDÁK et al. (2010) a különböző genotípusú burgonyafajták kalluszain vizsgálták a szárazság-stressz hatását. Megállapították, hogy a szárazsággal szemben ellenálló genotípusokban kiemelkedően magas a szénhidrátok (fruktóz, glükóz és szacharóz) koncentrációja, az érzékenyekhez képest. A szénhidrátok szerepet játszanak olyan abiotikus stressz-válaszok létrejöttében, melyek felelősek a szárazság-stressz során megfigyelhető öregedés indukálásáért. Másrészt viszont a hidegkezelés, mint stressz, késleltetett öregedést eredményezhet a cukrok felhalmozódása ellenére is (WINGLER és ROITSCH 2008).

A legtöbb növényt ért stresszhatás közvetlen károsító oka az oxidatív stressz. A szénhidrátok, különösképpen a fruktóz, glükóz és szacharóz központi szerepet játszanak a növények szerkezeti felépítésében, sejtszintű és növény szintű anyagcsere folyamatokban, számos stresszel (abiotikus, biotikus) szembeni válaszreakciókban. Stressz helyzetekben a reaktív oxigénfajták egyensúlyában fontos változások következnek be, melyre a cukrok ugyancsak hatással vannak, ezzel kapcsolatban azonban úgy tűnik, hogy a cukrok kettős szerepet töltenek be. Egyrészt részt vesznek a reaktív oxigénfajtákat előállító anyagcsere utakban, másrészt viszont táplálják a NADPH termelő utakat (pentóz-foszfát út) amely hozzájárul a reaktív oxigénfajták megkötéséhez (COUEÉ et al. 2006).

A szénhidrátok koncentráció-változása megfigyelhető a növények egyedfejlődése során, különböző környezeti hatásokra és a kórokozókkal szembeni védekező mechanizmusokkal is összefüggésbe hozható, sőt a szénhidrátok változása

napszaki periodicitást is mutat (SÁRDI et al. 1996, KORBULY et al. 2000, PEDRYC et al. 2004, 2006, LOVE et al. 2005).

A növénypatogén fertőzések változásokat okoznak a másodlagos anyagcserében, a növény védekezési mechanizmusainak beindításával és módosítják az elsődleges anyagcserét is, mellyel befolyásolják a növény növekedését és fejlődését. Ennek következtében a kórokozó támadás termés kiesést okoz még olyan esetekben is, melyekben a fertőzés hatására nem alakul ki betegség tünet és nem pusztul el a növény. Míg a védelmi reakciók szabályozását évtizedek óta intenzíven tanulmányozzák, még keveset tudunk a patogénfertőzés elsődleges anyagcserére gyakorolt hatásáról (BERGER et al. 2007).

A növények rendelkeznek azzal a képességgel, hogy felismerjék és reagáljanak a mikroorganizmusokra. A kórokozó felismerésének folyamata a növényi sejtek anyagcsere útvonalainak jelentős intenzitás változását eredményezi azért, hogy a védekezési reakciók kialakulhassanak, illetve aktivizálódhassanak, így gátolva a kórokozó szaporodását. Ezek a sejt szintű válaszok megnövekedett energia igényűek, azaz a szénhidrátok mennyiség-csökkenésével járnak, melyeket az elsődleges anyagcsere folyamatok biztosítanak (BOLTON 2009).

Nyilvánvaló okai vannak, hogy a kórokozókkal való kapcsolatba kerülés miatt változtatja meg a növények elsődleges anyagcseréjét. Korábbi kutatások kimutatták, hogy a védelmi reakciók beindítása energia- és anyagigényes folyamat (HEIL és BOSTOCH 2002; SWARBICK et al. 2006). Ez az asszimilátumok iránti megnövekedett igényhez vezet a növényben. Ezen túlmenően, a kórokozó megpróbálja befolyásolni a növény szénhidrát anyagcseréjét a saját igényei szerint. A kórokozó által elvont tápanyagok tovább növelik az asszimilátumok iránti igényt. Továbbá, patogén fertőzés gyakran vezet klorotikus vagy nekrotikus területek kialakulásához a fotoszintetizáló felületen, ami csökkenti a fotoszintetikus asszimilátumok produkcióját.

A fotoszintézisre gyakorolt hatást *in vivo* klorofill fluoreszcenciás vizsgálattal figyelték meg. Ezzel a módszerrel megvizsgálva a fertőzés hatását baktérium-, gomba- és vírusfertőzés esetében is a II. fotoszintetikus rendszer effektív kvantumhozamának lokális csökkenését figyelték meg, mely a fotoszintézis hatékonyságának romlását eredményezte. A legtöbb esetben a fertőzés hatására a klorofill fluoreszcenciájában bekövetkező változások már jóval, a szemmel látható tünetek megjelenése előtt detektálhatóak voltak (BERGER et al 2007).

A magasabb rendű növények olyan embriókból fejlődnek, melyek heterotróf módon táplálkoznak a táplálószöveikben raktározott anyagokból. Szöveti differenciációjuk és növekedésük során fotoszintetikusán aktív (source) leveleket fejlesztenek. Ezek szénhidrátokat exportálnak az olyan fotoszintetikusán kevésbé aktív, elnyelő (sink) szövetekbe, mint a gyökerek, gyümölcsök, gumók, melyekre a cukrok befogadása jellemző, bár ez a fiziológiai eloszlás sem statikus. A növényi szervek különböző elnyelési erősséggel rendelkeznek, ám ezen kívül szénhidrát tartalmukat a növényben rendelkezésre álló cukor mennyiségért versenyző szövetek száma is befolyásolja. Ezenfelül külső tényezők is módosíthatják a szénhidrát eloszlást, úgy, mint abiotikus stresszek és kórokozó fertőzések. Feltételezhető ezért, hogy komplex szabályozási mechanizmus felelős a szénhidrátok előállításáért a forrás szövetekben és felhasználásukért az elnyelő szervekben (ROITSCH 1999).

A növényekben a cukrok a fotoszintézisből származnak, szubsztrátként szerepelnek az anyagcserében és a komplex szénhidrátok bioszintézisében, biztosítva a szükséges forrásokat a növekedéshez és fejlődéshez az elnyelő, fotoszintetikusán kevésbé aktív (sink) szövetek számára. A cukrok másodlagos hírvivőként is szerepelnek oly módon, hogy a biotikus és abiotikus stresszhatásokra válaszolva befolyásolják a növény növekedését és fejlődését. A cukor-szignál hálózatok közvetlenül képesek szabályozni a gének expresszióját és hatással vannak más szignál útvonalakra is. A fotoszintézis során keletkező cukrok a háncs szöveten keresztül jutnak el az elnyelő szövetekhez (HAMMOND és WHITE 2007).

A fotoszintézis csökkenése és az ezzel egy időbe bekövetkező asszimilátum igény növekedése gyakran vezet a forrás szövetek elnyelő jellegű szövetekké alakulásához a növény-patogén kapcsolatok során. Az egyik indikátora a fertőzött levelek elnyelő jellege kialakulásának a sejtfal megnövekedett invertáz aktivitása. A sejtfali invertázok extracelluláris enzimek, melyek a szaharózt glükózzá és fruktózzá hasítják. Az így létrejött hexózatokat a hexóz-transzporterek a sejtbe szállítják. Ebből következik, hogy az extracelluláris invertázok fontosak az apoplasztikus floém szénhidrát tartalmának szabályozásában és kulcsszerepük van az elnyelő képesség meghatározásában. Az invertázok megnövekedett expressziójáról és aktivitásáról számoltak be számos növény-patogén kölcsönhatást leíró tanulmányban. Annak ellenére, hogy több publikáció leírja a patogén fertőzés hatását a szénhidrát anyagcserére, még mindig jelentős ismeretek hiányoznak arra vonatkozóan, hogyan befolyásolják ezek a növény-patogén kölcsönhatások eredményét. Számos tényező hozzájárul a szénhidrátok mennyisége és a fertőzés és rezisztencia kialakulása közötti

kapcsolat komplexitásához. Egyrészt, az endogén szénhidrát tartalom befolyásolja a védekezést, valamint a növény általános anyagcseréjét, másrészt, a cukrok nem csak a növény számára tápanyagok és szignálok, de épp úgy a kórokozónak is. Ezért az asszimilátumok szintjében történő változás befolyásolhatja a patogén szaporodását, terjedését és génexpresszióját is. Harmadrészt, bizonyos kórokozók szintén rendelkezhetnek extracelluláris cukrokra ható enzimekkel, mint pl: invertázok, fruktohexohidrolázok, fruktoziltranszferázok. Ezen enzimek expressziójával a kórokozó képes megváltoztatni a hexóz és szaharóz szinteket az apoplastban (BERGER et al. 2007).

A potenciális kórokozó gyors felismerése előfeltétele a hatásos védekezési válasz megindításának a növényekben, mely a specifikus szignál molekulák, elicitorok felismerésén alapul. Az elicitorok képződhetnek exogén, a kórokozók által, vagy endogén, a növényi sejtfal által előállított módon. Az elicitor felismerését követően számos biokémiai változás következik be, beindítva a gazdasejtek korai válaszreakcióját. A folyamat során megváltozik a növényben a plazmamembrán permeabilitása, a plazmamembránhoz kötött enzimek aktivitása, a kinázok, foszfatázok és foszfolipázok aktivitása és a szignál molekulák előállítása. A folyamat eredményeként a védekezésért felelős gének transzkripcionálisan aktiválódnak (GARCIA-GARRIDO és OCAMPO 2001).

A növényekben lezajló anyagcsere folyamatok és a biotikus hatásokra fellépő reakciók új megvilágításba helyezik a növényi fiziológia kapcsolatokat a növényvédelemben és a termesztésben egyaránt. ALIFERIS és JABAJI (2010) kísérlete során sikerült megfigyelnie burgonyában, hogy a biotikus stresszhatással van az aminosavak, a zsírsavak, a karbonsavak, valamint a szénhidrátok mennyiségi változására *Rhizoctonia solani* (palántadőlés) fertőzés esetén.

A glükóz, fruktóz és szacharóz tartalom, illetve a lebontásukért és képződésükért felelős enzimek aktivitásainak változását tanulmányozták *Burgonya Y* vírus nekrotikus törzsével fertőzött dohány növényeken az akut fertőzési időszak alatt. Ezen időszak első részében a szacharóz, glükóz és fruktóz felhalmozódását figyelték meg, egyidejűleg az őket metabolizáló enzimek (szacharázok, szaharóz szintáz és hexokinázok) aktivitásának csökkenésével és e szénhidrátok termeléséért felelős enzimek (szacharózfoszfát szintáz, glükóz-6-foszfát és fruktóz-6-foszfát foszfatáz) aktivitásának növekedésével. Az ezt követő időszakra mindkét foszfatáz csökkent aktivitása volt jellemző, melyek így nem tudtak elegendő cukrot termelni az erősen stimulált lebontó enzimek számára. Feltehetően ennek okán az előzőekben

megemelkedett cukortartalom jelentősen csökkent a növények leveleiben. A glükokináz, fruktokináz, szacharázok és szacharóz szintáz aktivitása erősen megnövekedett a vírusreplikáció csúcsán és negatívan korrelált a szabad glükóz, fruktóz és szacharóz tartalommal (SINDELAROVA et al. 1999).

LEHRER et al. (2010) szántóföldi körülmények között fertőztek Cukornád sárgalevelűség vírussal (*Sugarcane yellow leaf virus*, ScYLV) szemben érzékeny és rezisztens cukornádfajtákat. A hajtáscsúcsok és a szárak szénhidrát tartalmát vizsgálták. Az érzékeny fajtában magas, míg a rezisztensben nagyon alacsony vírus sűrűséget mértek. A fajták biomassza hozama különböző volt, de ez nem függött össze az érzékenységükkel, azonban szénhidrát összetételük a fogékonyságukkal kapcsolatban álló különbségeket mutatott. A hexózok szintje a fertőzött hajtáscsúcsban és a szárban is egyaránt alacsonyabb volt a fogékony fajták esetében az ellenállókhoz viszonyítva. Az érzékeny fajták szárában a keményítő szintje is alacsonyabb volt, mint ellenálló társaikéban.

A *Sugarcane yellow leaf virus* súlyos levéltüneteket okoz a cukornád hibridek levelén, melyeket a fotoszintetikus apparátus változása jelez. Annak érdekében, hogy meghatározzák a fertőzött növények fiziológiai állapotát, klorofill, fluoreszcenciás és gázcsere vizsgálatokat végeztek, melyek eredményeit összevetették levél anyagcsere vizsgálatokkal, pl: fotoszintetikus pigment és szénhidrát tartalom vizsgálattal. Egészséges növényekkel összehasonlítva, a fertőzött növények csökkent fotokémiai potenciális kvantum hatékonyságot mutattak a foto-rendszerüket tekintve és változások voltak tapasztalhatók a plasztokinon felhalmozásban is. A nettó CO₂ cserében is csökkenés volt tapasztalható, valószínűsíthetően a károsodott kvantum hozam következményeként. Ezen felül csökkenés volt található a levelek fotoszintetikus pigment tartalmában és a klorofill a / klorofill b színanyagok arányában. A szárak szacharóz tartalmának csökkenése valószínűleg a fertőzött cukornád növényekben kialakult alacsony CO₂ anyagcsere hatása. A ScYLV fertőzés hatására megnőtt a levelek cukortartalma. Az egészséges növényekhez képest a szacharóz halmozódott fel legnagyobb mértékben a fertőzött növények leveleiben, amit sorban követett az összes oldható cukortartalom és a redukáló cukrok változásának mértéke (GONCALVES et al. 2005).

Az Uborka mozaik vírus (*Cucumber mosaic virus*, CMV) fertőzés cukor transzportra gyakorolt hatásának vizsgálata céljából szénhidrát szinteket és különböző cukrok mennyiségét határozták meg fertőzött dinnye (*Cucumis melo* L.) növények hancs szövetnedveiből. A fotoszintetizáló, CMV-vel fertőzött levelekre jellemző volt

a redukáló cukrok magas koncentrációja és a viszonylag alacsony keményítő szint. A megváltozott szénhidrát szintet fokozott respiráció és csökkent nettó fotoszintetikus arány kísérte a fertőzött levelekben. Bár a sztachióz volt az uralkodó cukor a fertőzött levelek levélnyeléből nyert háncsnedvben, a fertőzött levelek háncsnedvében mégis a szacharóz volt jelen a legnagyobb mennyiségben. A fiatal levelek faháncsnedv cukorösszetételében talált változások nem voltak jelen az idős levelek esetében. Továbbá a szacharóz koncentráció emelkedése egyértelmű volt azoknál a fiatal leveleknél is, melyek nem mutattak tüneteket vagy tartalmaztak detektálható mennyiségű vírus részecskét (SHALITIN és WOLF 2000).

A szénhidrátok a növényekben hozzájárulhatnak szignálként a patogének elleni immunválaszhoz és valószínűleg indító molekulaként a patogénhez köthető molekuláris mintázatok (pathogen-associated molecular patterns, PAMP) és az effektor molekulák által előidézett immunválasz (effector triggered immunity, ETI) kialakulásához. Ezek a feltételezett szerepek nagyban függenek a hormonok és a fény bonyolult hálózatban összehangolt kapcsolatától.

A cukrok által közvetített növényi immunitás meghatározásában szerepet játszó cukor szignál utak felderítéshez mélyebb, alapvető kutatások szükségesek, mely talán megnyitja az utat a későbbiekben a biológiailag lebomló, cukorszerű vegyületek használatához a növényi betegségek elleni védelemre, mint olcsóbb és biztonságosabb alternatívái a jelenleg használt toxikus vegyszereknek (MOGHADDAM et al. 2012).

HEVESI et al. (2004) eredményei információt adnak arról, hogy a különböző kórokozók hogyan hasznosítják a szénhidrátokat és arról is, hogy mely szénhidrátokat részesítenek előnyben a gazdanövény felhalmozott készleteiből. Kísérletükben azt vizsgálták, hogy 49 különböző szénhidrát közül melyiket és milyen gyorsasággal képes hasznosítani az *Erwinia amylovora*. Eredményeik bizonyítják, hogy az egyszerű cukrokat képes leggyorsabban (pontosabban; 20-26 óra alatt) és teljes mértékben felhasználni.

Nemesítési és termesztési tapasztalatokból ismert, hogy adott babnövény különböző korú leveleinek baktériumos betegségekkel szembeni toleranciája eltérő, és ennek következtében meghatározott fertőzések egyazon növény, különböző korú, illetve fejlettségű levelein eltérő betegségtüneteket indukálhatnak (RUDOLPH et al 1994). A fogékony bab genotípusokon, baktériumokkal végzett fertőzések esetében megfigyelhető reakció-eltérések hátterében az egyes növényi szervekben (különböző fejlődési szakaszokban) található szénhidrátok, azok mennyiségei is szerepet játszhatnak úgy, hogy a baktériumok és növényi sejtek kapcsolatát, az alarm reakció

beindítását módosítják. SÁRDI et al. (1996, 1999) eredményei alapján a fiatal és idős bab levelek, valamint a hüvely szöveteiben a glükóz és a szacharóz mennyisége, illetve mennyiségi arányaik különbözőek. A fiatal levelekre magas glükóz koncentráció-jellemző, mely kedvez a kórokozó extracelluláris poliszacharid (EPS) burok képzésének, ami viszont az intercellulárisokban felszaporodva zsírfoltosodást okoz. Az EPS burok kialakulása megakadályozza a baktérium és a növényi sejtfal közvetlen érintkezését, emiatt a közvetlen kommunikáció (a kórokozó felismerése) nem jöhet létre. Ennek következtében a rezisztens reakciót jellemző gyors sejthalál (HR) nem alakul ki (STEFANI és RUDOLPH 1989, RUDOLPH et al. 1994). Ezzel szemben az idős levelekben, ahol a glükóz/szacharóz arány megváltozik, a burok képződése (az EPS termelés) elmarad, illetve késik (a szacharózt előzetesen le kell bontani), a felismerés megtörténik, és így rezisztens reakció, hiperszenzitív nekrozis indukálódik (SÁRDI et al. 1999). Ugyanezen - az ontogenezis egyes fázisaiban babnövényeken végzett biokémiai, valamint kórélettani - vizsgálati eredmények azt is bizonyították, hogy a gazda-patogén kapcsolatok vizsgálati eredményeinek helyes értelmezéséhez meghatározó fontosságú mind a növény, mind a vizsgált növényi rész fejlettségének, korának figyelembevétele. Az előbbi megállapításnak nagy jelentősége van úgy a betegségtünetek manifesztálódásában, mint a növény stressz hatására adott válaszreakcióinak tanulmányozásában (SÁRDI et al. 1996).

Különböző kísérleteket végeztek az utóbbi években arra irányulóan, hogy különböző gombás, baktériumos- és vírusbetegségek hogyan befolyásolják a különböző növényi részekben található szénhidrátok mennyiségét, erre adnak példát a következő tanulmányok.

A cukrok fontos jelző molekulái a növények metabolizmusának és fejlődésének szabályozásában. Az öregedő levelekben – a korábbi eredményekkel összhangban -, és biotikus stressz hatására bizonyos szénhidrátok képesek felhalmozódni. Ezen felül, mind a cukor-felhalmozódás, mind pedig a stressz képes levélöregedést eredményezni. Bakteriális vagy gomba általi fertőzés és a kártevő rovarok károsítása is hatással vannak a levelek öregedésére a cukrok szintjének megváltoztatásával, mely a szén anyagcsere közvetlen módosításával, vagy a növényi hormonok szintjének megváltoztatásán keresztül fejt ki hatását. *Arabidopsis*-on végzett kísérletek alapján bebizonyosodott, hogy a szénhidrátok általi öregedés-szabályozás is lehet kulcs a védekezési válaszok különböző megközelítésekkel végzett kutatási eredményeinek értelmezéséhez (WINGLER és ROITS 2008).

Több kutatás is foglalkozik azzal, hogy a termesztett növények miként “érzékelik” a biotikus stressz-hatásokat, milyen válaszreakciókban fejeződik ki a védekezés, illetve hogy a stressz-reakciók hatására bekövetkező változások hogyan befolyásolják a növény fiziológiáját és fejlődését.

Mikroorganizmusok hatására kialakult védekezési reakció során gyakran lassul a fotoszintézis. EZQUER et al. (2010) öt növényfaj, lúdfű (*Arabidopsis thaliana*), burgonya (*Solanum tuberosum*), dohány (*Nicotiana tabacum*), kukorica (*Zea mays*) és árpa (*Hordeum vulgare*) levelén végeztek arra irányuló kísérleteket, hogy hogyan változik a keményítő és más szénhidrátok mennyisége baktériumok és gombák, például alternáriás levélfoltosság (*Alternaria alternata*) fertőzés hatására. Valamennyi fajban keményítősint-emelkedést tapasztaltak. Enzimekre irányuló kísérletek alapján megállapították, hogy a burgonya levelekben megemelkedett keményítő szint mellett, az *Alternaria* gombás betegség, kiemelkedően magas enzimaktivitást idézett elő, például a szacharóz invertáz enzim esetében. Az invertáz a szacharóz hidrolízisét katalizálja, ezáltal glükóz és fruktóz keletkezik, tehát az enzimaktivitás változása együtt jár ezeknek a szénhidrátoknak a mennyiség-változásával is. Megállapították, hogy a gomba fertőzés hatására megnövekedett a levelekben mérhető glükóz tartalom, minden egyes növénynél. A burgonyanövényeknél és az *Arabidopsis*-nál kiemelkedően magas értékeket detektáltak a dohányhoz, a kukoricához, és az árpához képest.

Fehér eperfán (*Morus alba*) végzett élettani és biokémiai vizsgálatok azt mutatták, hogy az eperfa törpeség betegsége esetében az oldható szénhidrátok és a keményítő tartalom nő, egyúttal csökken a fotoszintézis mértéke, ami klorofill lebomlásával jár együtt (JI et al. 2009).

BENIKEN et al. (2011) biotikus (*Citrus tristeza vírus* és *Phytophthora spp.*) és abiotikus (sótartalom, lúgosság és szárazság) stresszhatásoknak kitétt citrus alanyokat hasonlítottak össze. A levelekben mérhető relatív víztartalmat, a párologtatás mértékét, valamint a klorofill, az oldható szénhidrátok és aminosavak mennyiségét mérték. Az alanyok fiziológiai és morfológiai tulajdonságai vízhiányos környezet hatására különbözőképpen változtak meg, továbbá eredményeik alapján, az együttesen jelentkező vírus és vízhiányos állapot hatására az alanyok leveleiben növekedett az oldható szénhidrátok és az aminosavak mennyisége.

A növényben lévő metabolikus folyamatok és a biotikus stresszre fellépő válaszreakciók új megvilágításba helyezik a növényi fiziológia kapcsolatokat a növényvédelemben és a termesztésben egyaránt. ALIFERIS és JABAJI (2012)

megfigyelték burgonyában, hogy a biotikus stressz hatással van az aminosavak, a zsírsavak, a karbonsavak, valamint a szénhidrátok mennyiség-változására *Rhizoctonia solani* (palántadőlés) fertőzés esetén.

MILCEVICOVA et al. (2010) kutatásai is erősítik eredményeinket. Fogékony és ellenálló *Malus* fajtákon vizsgálták az *Erwinia amylovora* fertőzés hatását a védekezési válaszokban szerepet játszó endogén komponensekre, például különböző szénhidrátok (glükóz, fruktóz és szacharóz) mennyiségére. Eredményeik azt igazolták, hogy az alacsony szénhidrát tartalom kedvezőtlen körülményeket biztosít a baktérium szaporodásának.

A citrus féléken klorózist (*Citrus variegated chlorosis*, CVC) okozó két baktériumfaj a *Xylella fastidiosa*, és a "Yellow shoot disease"-ért felelős "Huanglongbing, HLB" baktérium hatását vizsgálták szénhidrátok és más endogén vegyületek mennyiségével összefüggésben. A trópusi, szubtrópusi területeken előforduló bakteriális fertőzés tünetei a „sápadt levelek”, melyek zölden elhalnak, majd az egész növény a gyökeréig kiszárad, zölden pusztul el. A kísérletek alapján a szénhidrátok mennyiségi változása a tünetek megjelenésével szoros összefüggést mutat. A fertőzött levelekben található a legmagasabb glükóz és szacharóz koncentráció. A vizsgált minták közül legkevesebb szénhidrát az egészséges levelekben volt (CARDINALI et al. 2012).

LOVE et al. (2005) karfiol mozaik vírus *Cauliflower mosaic virus* (CaMV) hatását figyelték meg fehérrépa idősebb és fiatalabb levelein. A kísérletben 7 napos periódusokban vettek levélmintát 28 napon keresztül. Az oldható szénhidrátokra (glükóz, fruktóz, és szacharóz) vonatkozó mérések szerint az idősebb leveleken mind a fertőzött mind pedig a kontroll esetében folyamatos növekedést detektáltak. Fiatal leveleken, azonban a 28. nap után ismét lecsökkent a szénhidrát koncentráció. Glükózra megismételve a méréseket, a kifejlett (idősebb és nagyobb méretű) levelek esetén hasonló következtetésre jutottak. A fiatal levelekben azonban más volt az eredmény: a kontroll növényeken tartós, egyenletes glükóz mennyiséget mértek, a vírussal fertőzött leveleken azonban csak folyamatosan csökkenő vagy csak egy bizonyos minimum szint elérését követően növekvő glükóz mennyiséget mértek.

ALI et al. (2012) a peronoszpóra (*Peronospora sp.*) fertőzés hatását tanulmányozták rezisztens és fogékony szőlőfajtákon szénhidrátok vizsgálatával. A hat órás periódusban vett levélminták analízise alapján a fogékony fajtában magasabb glükóz tartalmat mértek, mint az ellenálló fajtában.

MANDAL et al. (2012) dohány mozaik vírussal (*Tobacco mosaic virus*) fertőzött dohány növényeket vizsgáltak. Azt találták, hogy a vírusfertőzés hatással van az anyagcserére, és a növényben lévő szénhidrátok mennyiség-változására, már a fertőzés utáni első órában. Az eredmények azt mutatták, hogy a fertőzött növényekben háromszor magasabb az össz-metabolitok, az aminosavak és a szénhidrátok (azon belül is a glükóz) koncentrációja, a kontrollhoz képest a fertőzés után vett mintákban.

2.6. A kvaterner ammónium vegyületek és a stressztűrés közötti kapcsolat

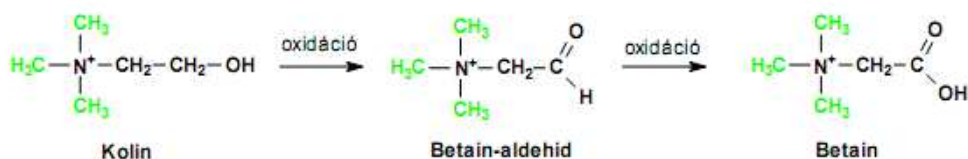
A kvaterner ammónium vegyületek és más metil-donor molekulák humán betegségek prevenciójával kapcsolatos jelentősége bizonyított, hatásmechanizmusuk vizsgálata intenzíven fejlődő kutatási terület, míg a növények stresszhatásokkal szembeni védekezésében betöltött szerepük kevésbé vizsgált.

A növények természetes élőhelyeiken gyakran ki vannak téve különféle stressz-hatásoknak, ezért kifejlesztnek olyan védelmi rendszereket, melyek növényi válaszreakciókkal segítik a stressz elleni védekező képességük kialakulását. A védekezési reakciókban szerepet játszó endogén vegyületek közül a formaldehid-ciklus (metilezési körfolyamat) vegyületei közé tartozó metil-donor N-metilezett vegyületekkel kapcsolatosan bizonyították, hogy a legtöbb biológiai rendszerben megtalálhatók, és kiemelkedően fontosak a növények életfolyamataiban. Még nem teljesen ismert, hogy ezek a vegyületek (pl. az N-metilezett kvaterner-ammónium vegyületek: kolin, betain, trigonellin, trimetil-lizin, karnitin) pontosan hogyan vesznek részt a stressz tolerancia kialakulásában, de hogy szerepük van, azt bizonyították (GOPAL et al. 1990., NUCCIO et al. 2001, SULPICE et al. 2003).

A kolin létfontosságú metabolit. Napjainkban egyre sokasodik azon publikációk száma, melyek arról adnak információt, hogy az emberi szervezetben is nélkülözhetetlen (BLUSZTAJN 1998, NICULESCU és ZEISEL 2002). A kolin egy ún. lipotróp anyag, mely humán szervezetekben képes emulgeálni a zsírokat, így részt vesz a zsírsavak felhasználásában, a szervezet méregtelenítésében, gátolja a koleszterin lerakódását, illetve az agy anyagcseréje során acetil-kolinná alakul, ami az ingerület továbbításában játszik szerepet. Szervezetünk is elő tudja állítani a kolint egyes anyagok közreműködésével, mint például metionin és szerin fehérjék, folsav, valamint a B12 vitamin. Foszfatidil-kolinként megőrzi a sejtmembrán épségét, szerepet játszik a sejten belüli kommunikációban valamint a sejtek információ-átadásában, energiaellátásában, a sejtstruktúrák és – funkciók megőrzésében is (VIVEKANANDA et al. 2000).

Az etanol-amin foszfatidil származékának metilezésekor egy kvaterner-ammónium származék, a foszfatidil-kolin más néven, lecitin keletkezik. A kolin és foszfatidil-etanolamin együttesen a biológiai membránok alkotóelemei, melyek arányának szabályozása elsősorban a transzmetilezés során valósul meg (NÉMETH 2002). A lecitin lebontásából, pedig kolin keletkezik, mely azután oxidációs lépéseken keresztül glicin-betainná képes alakulni (4. ábra).

4. ábra A kolin oxidációs lépései (NÉMETH 2002)



A betain kialakulási folyamatának ismerete és szabályozásának tanulmányozása például válasz lehet arra a kérdésre, hogy a felhalmozódás egy adaptív reakción keresztül történik, vagy véletlenszerű, stressz-hatástól függő válaszreakció, melyet már az 1958-as évektől kutatnak.

A glicin-betain keletkezése szerinből, stresszhatást nem kapott céklából (*Beta vulgaris*) vett levélmintán a következő képpen alakul: Szerin \Rightarrow Etanolamin \Rightarrow N-metil-etanolamin \Rightarrow N, N-dimetil-etanolamin \Rightarrow Kolin \Rightarrow Betain aldehid \Rightarrow Glicin betain.

A kvaterner-ammónium vegyületek közé tartozó glicin-betain (továbbiakban: betain) egy olyan amfoter vegyület, mely vízben rendkívül jól oldódik, és felhalmozódik bizonyos növényekben és mikroorganizmusokban, különböző típusú stressz hatására. Vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy az *in vitro* betain stabilizálja az enzimaktivitást és segíti a membránok épségének megőrzését a káros stressz hatásaival szemben, mint például a só-, hideg- és hő-stressz (GORHAM 1995).

A betain széles körben megtalálható prokarióták-, eukarióta mikroorganizmusok-, magasabb rendű növények-, és állatokban egyaránt. MURATA és OHNISI (2006) kimutatták, hogy baktériumokban a só-stressz a betain akkumulálódását idézte elő a védekezési reakció során.

SULPICE et al. (2003) összefüggést mutatott ki transzgénikus paradicsomok leveleiben és virágrészeiben a betain felhalmozódás és a só-tűrés kialakulása között. Kísérleteikben α -transzformálással segítették a betain szintézisét kolinból. Kimutatták, hogy a „normál” paradicsomhoz képest a transzgénikus növényekben fokozott tűrőképesség alakult ki különféle stresszhatásokkal szemben.

ALLARD et al. (1998) a búza fagytűrését és a felhalmozódott betain kapcsolatát vizsgálták a fagytűrő 'Frederick' és a fagyérzékeny 'Glenlea' búza fajtákon a hideg akkumulációs időszak alatt. Mindkét fajta esetében betain tartalom csökkenést mértek a hideg akklimatizációt nem befolyásoló magasabb hőmérsékleten (18-20 °C). A hideg akklimatizációt befolyásoló alacsonyabb hőmérsékleten (2-6 °C) azonban növekvő betain szintet mértek mindkét fajta esetében. A hideg akkumulációs időszak végére a fagytűrő fajta 30%-al több betaint szintetizált a fogékony fajtához viszonyítva.

A betain hozzájárul a baktériumok, a növényi és állati sejtek ozmotikus egyensúlyához és védi a sejtalkotókat szélsőséges *in vitro* körülmények között. Ennek megvalósítása érdekében HUANG et al. (2000) a „betain-termelő képességet” bejuttatták olyan növényekbe, melyekből azelőtt hiányzott. Három különböző fajba (*Arabidopsis*, *Brassica napus*, *Nicotiana tabacum*) beépítették azt a metabolikus lépést, ahol a kolin - egy mindenütt jelenlévő kvaterner ammónium vegyület - betainná oxidálódik a baktériumból származó kolin-oxidáz enzim génjének folyamatos expressziójával. A legmagasabb betain szint a vizsgált fajokban 18,6; 12,8 és 13 $\mu\text{mol/g}$ volt száraz anyagra számítva, ami 10-20-szor kevesebb, mint a természetes betain termelő fajokban mért szint. Mindemellett a „kolin-táplált” transzgénikus növények lényegesen erősebben szintetizáltak betaint. A növényeknek adott kolin mennyiségének növelése tovább növelte a betain szintézist 613 $\mu\text{mol/g}$ szárazanyagra *Arabidopsis*-ban, 250 $\mu\text{mol/g}$ szárazanyagra *Brassica napus*-ban és 80 $\mu\text{mol/g}$ száraz anyagra dohányban. Ezek a tanulmányok megmutatják az endogén kolin ellátás javításának jelentőségét a fiziológiailag releváns mennyiségű betain szintézisének támogatása érdekében. Mérsékelt stressz-tolerancia volt megfigyelhető néhány, de nem az összes betain-termelő transzgénikus vonalban a viszonylagos hajtásnövekedés alapján. Emellett megállapították, hogy a só-, a szárazság- és a fagy-stresszre adott válaszok különbözőek voltak a három fajnál.

SAKAMOTO és MURATA (2000) is hasonló következtetésre jutott. Spenótból és cukorrépából származó betain aldehid dehidrogenáz (BADH) enzim expresszióját idézték elő dohány növényben. A kezelés hatására a sóstressz-mentes spenót leveleiben a BADH enzim aktivitása elérte vagy meghaladta a sóstresszt követően mért értékeket. Azonban ők is rávilágítanak arra, hogy a BADH transzformált növények betain akkumulációja elégtelen, mivel az enzim működéséhez a kolin oxidációjára is szükség van.

Sok baktériumfajban is megtalálhatók olyan enzimek, amelyeket arra „használ”, hogy a kolin oxidációja során betain keletkezzen. McNEIL et al. (2001) transzformált dohánynövényekkel folytatott kísérletek során spenótból kivont, enzimaktivitáshoz köthető foszfoetanolamin N-metiltranszferázt (PEAMT) vizsgáltak, mely enzim ötszörösére növelte a foszfatidil-kolin tartalmat a dohány növényben.

HUANG et al. (2008) közösleges lúdfűvel (*Arabidopsis thaliana*) végeztek kísérletet, azt vizsgálva, hogyan lehetne csökkenteni egy, a keresztesvirágúak (*Brassicaceae*) magjában lévő, takarmányozási szempontból leginkább káros fenolos vegyületet (sinapoylcholine, másképpen: szinapin), és ezzel egy időben növelni a kolin mennyiségét. T-DNS beültetésével mutáns növényeket hoztak létre, melyeknek magjában a szinapoilkolin transzferáz (SCT) aktivitása jelentősen csökkent. Ez a SCT enzim kulcsszerepet játszik a szinapin kolinból történő szintézisében. Ennek hatására a mutánsokban a szinapin szintje 1% alá, a koliné pedig kétszeresére változott a vad típushoz képest. További kísérletekben az SCT mutánsba és a vad típusba *Arthrobacter pascens* baktériumból származó gént ültettek be, a kolin-oxidáz enzim termelése céljából, ami a kolinból – a növény stressz-tűrését javító - betainná való alakulásért felelős. A kolin oxigénázhoz köthető gén beültetését megelőzően sem a vad- típusú lúdfű, sem a mutáns magjában nem volt detektálható mennyiségben jelen a betain, de a kolin oxigénáz enzim hatására a betain-szint kétszeresére nőtt a kontrollhoz képest. Ezt az összefüggést a kolin és a betain bioszintézise közötti kapcsolat magyarázza.

Számos növényfajon végeztek kísérleteket a kolin szintézisre nézve. Jelentős különbségeket láttak abban, hogy hogyan szintetizálódik kolin a foszfatidil-kolinból. A libatopfélék (*Chenopodiaceae*) család növénye, a spenót (*Spinacia oleracea*) azon növények közé tartozik, amelyekben képes felhalmozódni a betain. SUMMERS és WERETILNYK (1993) a betain szerepét vizsgálták, valamint, hogy hogyan módosul a kolin szintetizálódása só-stressz hatására. A kísérlethez szikes, illetve jó termőtalajon nevelt növényeket használtak. Azt találták, hogy a szikes talaj hatására a spenót növények leveleiben nagyobb koncentrációjú kolin és betain mérhető. Ennek a kísérletnek az alapja egy olyan tanulmány volt, amelyben összefüggést figyeltek meg a betain mennyiségi növekedése, és a só-stressz között (COUGHLAN és JONES 1980). A kísérletet megismételve, a spenót növényeket 300 mM NaCl-ot tartalmazó vermikulitban 24 órán át előkezelték. Az eredmények kimutatták, hogy a levelekben felhalmozódott a betain (COUGHLAN és JONES 1982).

A kolin foszfo-trimetil-etanolaminból (foszfo-kolinból) képződik a foszfo-etanolamin három metilációs lépése után, hidrolízissel. Későbbi kutatásokban ezt a folyamatot vizsgálták a foto-periódussal összefüggésben, spenótban. A növényeket 8 óra fénynek és 16 óra sötétnek tették ki, ami azt mutatta, hogy a metilációt katalizáló enzim mennyiségének szintje a világos periódus végén a legmagasabb, míg az azt követő sötét szakaszban a legalacsonyabb. A meghosszabbított (> 16 óra) sötét periódus enzim-aktivitás csökkenéshez vezetett, ám ez a szint visszaállt, amikor ismét fényt kaptak a növények. Ezzel ellentétben a metilációs enzimek aktivitása nem mutatott szignifikáns különbséget a fény és a sötét periódus hatására. A növényekben 200 mM NaCl –os (só-stressz) kezelés hatására kétszeresére növekedett mindhárom metilációs enzim aktivitása, a kontrollhoz viszonyítva, de csak azoknál a növényeknél, melyek ezzel egyidejűleg fényt is kaptak. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy fény is szükséges a növény só-stressz okozta válaszreakciója során bekövetkező kolin termeléséhez (WERETILNYK et al. 1995).

A legtöbb növény kloroplasztizában két lépésben termelődik betain a kolin oxidációja során. Első lépésben a betain szintéziskor a kolin oxigenáz (CMO) enzim vesz részt az átalakulásban, mely egyes növényekben, mint például a dohányban is, alacsony szinten van jelen. Ennek tanulmányozására irányultak NUCCIO et al. (2001) kutatásai. Előállítottak egy olyan transzgenikus dohányt, amelybe spenótból származó CMO gént ültettek be, ami megfelelően működött. Só stressz hatására 10% nagyobb CMO szintet mértek, a spenóthoz képest. Azonban a betain mennyisége egyaránt alacsony maradt a kezelt és kezelést nem kapott növényekben, valamint kimutatták, hogy a betain a folyamat során nem bomlott le. Ennek kapcsán a CMO növényekhez bizonyos mennyiségű kolint adtak, és azt tapasztalták, hogy a kolin és a betain szint is legalább harmincszorosára növekedett. A kolin prekursorai (mono- és dimetil-etanolamin) szintén növelték a kolin és a betain szinteket, de az etanol-amin (nem metilezett származék) esetében nem következett be ez a változás, jelezve, hogy akadályba ütközik a metilezés első lépése. A közvetítő enzim, ami ezért felelős csak 3% -ban volt jelen a dohányban a spenóthoz képest. Azt a következtetést vonták le, hogy a rendelkezésre álló szabad kolin mennyiségének megnövelése szükséges ahhoz, hogy a dohány növényekben is olyan szinten legyen betain, mint azokban a növényekben, amelyek természetes körülmények között is nagyobb mennyiségben termelnek kolin oxidáz enzimet.

ÁDÁM et al. (1989) Árpa mozaik vírussal (BSMV, Barley stripe mosaic virus) és a *Poa semilatens* vírussal (PSLV, *Poa semilatent hordeivirus*) fertőzött árpa leveleket

vizsgáltak. Nem találtak összefüggést a tünetek súlyossága és a klorofill veszteség között, viszont nagymértékben növekedett a foszfatidil-kolin szint a levelekben fertőzés hatására.

ARAKAWA et al. (1990) a kvaterner ammónium vegyületek felhalmozódását vizsgálták stresszmentes és sóstressznek kitett árpa növények zöld levelében, etiolált levelében és gyökerében. Betaint és kolint találtak mind a stresszmentes, mind pedig a sóstressznek kitett levelekben egyaránt. Közvetlenül a stressz állapot előidézését követően a levelek betain tartalma folyamatos emelkedést mutatott, a stresszhatás hetedik napján megközelítőleg hétszeresére emelkedett a kiindulási állapothoz viszonyítva. A stresszmentes zöld levelek betain tartalma ötszöröse volt mind az etiolált levelekhez, mind pedig a gyökerekhez képest, mely a kloroplasztiszban történő intenzív betain szintézisre utal.

Míg számos növényfajban képes felhalmozódni a betain, addig a közönséges lúdfű (*Arabidopsis*), a rizs (*Oryza sativa*) és a dohány (*Nicotiana tabacum*) növények kivételt képeznek; nem tekinthetők betaint felhalmozó növényeknek.

Az *Arabidopsis*-on és *Nicotiana*-n végzett transzformálási beavatkozások sikeresen megnövelték a védekezésben bizonyítottan szerepet játszó komponensek mint például a betain termelődését, és ez megnyitja lehetőséget arra, hogy a későbbiekben az ipari növényekben (mint például a rizs, a burgonya vagy a cukorrépa) is növeljék ezen vegyületek termelődését (CHEN és NUCCIO. 2002).

Az utóbbi évek publikációi alapján több irányú kutatások foglalkoznak a betain szerepével. Egy 2011-ben megjelent, új szabadalom szerint például az antibiotikumok klónszelekciót le lehet váltani betain aldehid dehidrogenáz alapúra (DANIELL 2011).

AWAD és mtsai. (2015) a felületi betain kezelés hatását vizsgálták az 'El-Bayadi' asztali szőlőnél 30 napos tárolást, majd 2 napos pultontartást követően. Tanulmányuk szerint a betain részt vesz az ozmoregulációban, a sejtmembrán stabilizálásában, valamint fotoszintetikus pigmentként is funkcionál. A felületi betain kezelés csökkentette a rothadás miatti bogyóveszteséget, pozitív hatással volt a húskeménységre, a fenol és flavonoid koncentrációra és a peroxidáz és polifenol-oxidáz aktivitásra. Megállapították, hogy betain oldattal történő exogén kezelés hatására a bogyó hosszabb ideig megőrzi minőségét, így a kezelés természetes alternatívája lehet a tárolásban használatos szintetikus kemikáliáknak.

A publikációk túlnyomó része a kolinnal és a betainnal foglalkozik, ugyanakkor fontos megemlíteni a többi - általunk is vizsgált - kvaterner ammónium vegyület (trigonellin, karnitin és trimetil-lizinnek) szerepét is a védekezésben.

A trimetil-lizin (TML), mely sejtosztódást serkentő vegyület segíti a gabonanövények növekedését és fokozza a terméshozamot (KOVÁCS et al. 1984). Az N-metilezett lizineket kis mennyiségekben tartalmazó permetlé 50-150 ppm koncentrációjú oldatával végzett permetezés gátolta a klorofilok lebontását, serkentette a fehérje szintézist és növelte a fotoszintézis intenzitását (JENEY et al. 1980).

Babnövények metil-donor vegyületekkel, karnitinnel és trimetil-lizinnel történő vegyszeres kezelése az *Uromices phaseoli* kórokozóval szemben rezisztenciát indukált (TYIHÁK et al. 1990, 1998).

Hő-stressz hatására a vizsgált babnövény (*Phaseolus vulgaris*) 5°C-on tárolt leveleiben változatlan kolin tartalom mellett, a TML mennyisége nőtt és a trigonellin csökkent, 40 °C-on pedig a trigonellin szint változatlan, és a kolin-, valamint a TML koncentrációk csökkentek (TYIHÁK et al. 1989).

A "Kék-Duna" genotípusú mákszemek csíráztatásakor a hozzáadott trimetil-lizin hidroklorid (TML-HCl) hatására megnövekedett TML szint, mely serkentette a sejtosztódást. Hasonló eredményeket kaptak más növényi fajok (búza, árpa, bab, kender és len) esetében is (TYIHÁK et al. 1990).

A karnitin egy olyan vízoldható molekula, amely emberben, és általában az állatfajokban, mikroorganizmusokban és növényekben megtalálható. Fiziológiai szerepe van a hosszú szénláncú zsírsavak égetésében, valamint számos más anyagcsere- és sejtfunkciója is ismert.

Az L-karnitin molekula enzimatis reakciók segítségével észtereket tud képezni. Bár a humán szervezet alapvetően szintetizálni képes a karnitint (májban és vesében metionin és lizin segítségével), de táplálkozással is tudja biztosítani a megfelelő karnitin szintjét (REBOUCHE 1992). Érbetegségekben, szívelégtelenségben, hiányállapotokban kifejezett jótékony hatása van a karnitin kiegészítésnek (NAGY 2006).

Az *Arabidopsis thaliana*-ban a karnitin bioszintézis útja hasonlóságot mutat az emlősökkel, valamint a *Neurospora crassa* és a *Candida albicans* gombákkal. Elsőként a trimetillizin (TML) és γ -butirobetain (γ -BB) jelenlétét ellenőrizték, melyek a karnitin prekursorai gombákban és emlősökben. Mindkét összetevő jelenléte megmutatkozott a növénykivonatokban. Majd deutériummal jelölt TML-t szintetizáltak és bejuttatták közönséges lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) magoncokba. A kromatográfiai és tömegspektrometriás vizsgálatok tisztán kimutatták, hogy a γ -BB és karnitin is deutériummal jelölt lett, tehát a növényekben is ugyanazokból az

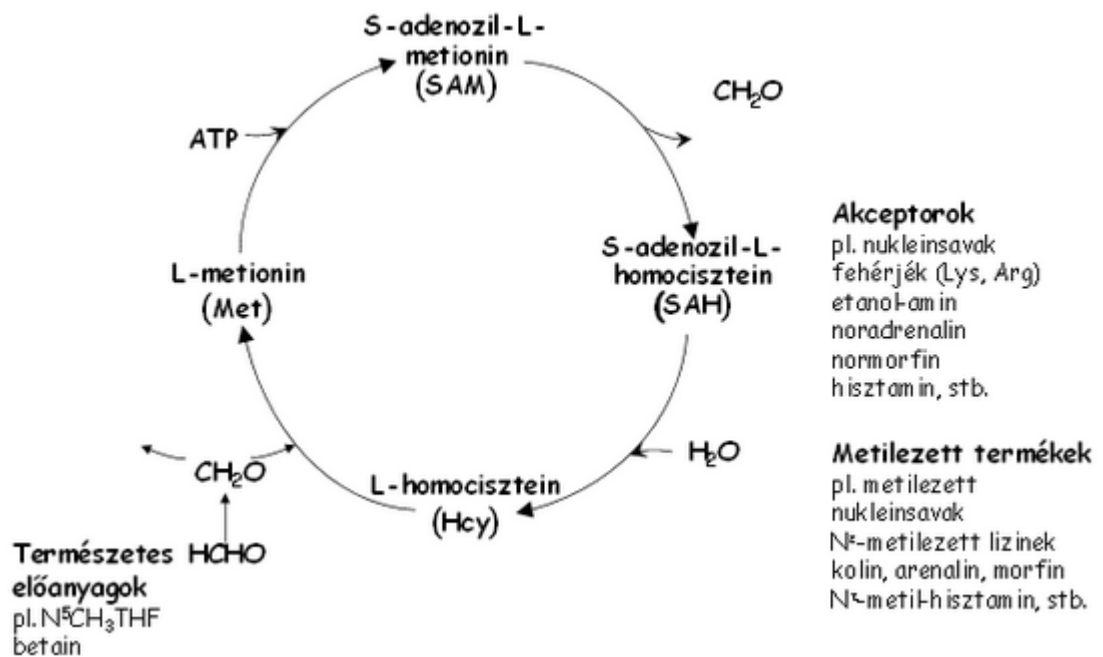
előanyagokból képződik a karnitin, mint az állatoknál és gombáknál (RIPPA et al. 2012).

A nikotinsav metilezésekor trigonellin keletkezik, ami állati és növényi szövetekben egyaránt előforduló kvaterner ammónium vegyület. Levelekben szintetizálódik, melyek öregedésével szintje csökken a kolinnal együtt, és terméséréskor felhalmozódik, főleg hüvelyesek (*Fabaceae*) magvaiban, mely család növényeiben hormonális szabályozóként is azonosították (SÁRDI és STEFANOVITS-BÁNYAI 1998, NÉMETH et al. 2000, EVANS 1981).

Bablevelekben (*Phaseolus vulgaris*) az endogén formaldehid tartalom változásait vizsgálva megállapították, hogy azok korrelálnak a hőmérséklet változásával. Változást tapasztaltak a trigonellin, a kolin és a trimetil-lizin formaldehid-generátorok koncentrációjában (TYIHÁK et al. 1989b).

2.7. A formaldehid eredete biológiai rendszerekben és a transz-metilezés

Az endogén formaldehid (HCHO) előfordulását és szerepét a metilációs és demetilációs folyamatokban számos kutatás tanulmányozta (KEDDERIS és HOLLENBERG 1983, HUSZTI és TYIHÁK 1986, TYIHÁK et al. 1992, CHELVAJARAN et al. 1993). A metilációs körfolyamat során a hisztamin-N-metiltranszferáz az emlősök szöveiteiben katalizálja a hisztamin metilációját (N-metil-hisztaminná). A metilációs körfolyamatban a SAM (S-adenozil-L-metionin, SAM) metildonorként viselkedik és S-adenozil-homociszteinné (SAH) alakul, mielőtt azonban metil csoportja eljut az akceptor molekulához, átmeneti termékként formaldehid keletkezik. Kutatások eredményei alapján megállapítást nyert, hogy a formaldehid képződés nem az enzimatis transzmetiláció mellékreakciója, hanem egy olyan folyamat, mely részét képezi az enzimatis transzformáció komplex mechanizmusának (5. ábra).



5. ábra A formaldehid ciklus áttekintése és lépései

A sejttanyagcsere szabályozás folyamataiban számos szubsztitúciós módosítást ismerünk (például: metilezés, foszforilezés, acetilezés, glikozilezés). A megfordítható reakciók hatnak a molekulák tömegére, hidrofóbicitására, oldhatóságára befolyásolva ezzel a molekulák funkcióját és az enzimaktivitást. Ilyen biokémiai szubsztitúciók közé tartozik a metilezés és demetilezés is.

A transz-metilezési folyamatok teljes körű biológiai hatása még kevésbé ismert, de azt mondhatjuk, hogy ezek a folyamatok fontos szerepet töltenek be a sejten belüli és a fehérjék közötti kölcsönhatásokban, hiszen általánosan előforduló átalakulásokban vesznek részt a biológiai rendszerekben. A metilezés közvetve befolyásolja a sejtek élettani, illetve anyagcsere-folyamatainak sebességét (PAIK et al. 1981) és szerepet játszik az elektronszállítási folyamatokban (POLASTRO et al. 1978). A mobilizálható metil-csoportoknak, és az endogén formaldehid (HCHO) előanyagainak tekinthető metil-donor vegyületeknek szerepe van a proliferációs folyamatokban is (TYIHÁK et al. 2001).

Bizonyítást nyert, hogy az enzimkatalizált metilezési reakciók közvetett úton, több lépésben valósulnak meg és azokban a formaldehidnek szerepe van, mert az egyes vegyületek enzimátikus metilezése formaldehiden (HCHO) keresztül megy végbe (HUSZTI és TYIHÁK 1986).

A HCHO a legegyszerűbb alifás aldehid, nagyon reakcióképes és a legkülönbözőbb endogén molekulákkal reagálhat. A metilezési és demetilezési folyamatok mindig formaldehidet generálnak eredetileg kontrolált körülmények

között (TYIHÁK et al. 1998). Tehát nem melléktermék a biológiai rendszerekben, hanem alapvető és nélkülözhetetlen összetevő, nagyrészt még ismeretlen funkciókkal, ezért előfordulásának megismerése, segít szerepeinek megismerésében. A mérhető HCHO tartalom képet ad a metilezési-demetilezési folyamatokról. A biológiai mintában dimedonnal, mint addukt képző vegyülettel „összegyűjthető” vegyületként a HCHO transzmetilezési reakciók sokaságából származhat, és fontos képet adhat a rendszerről. Az egyes növényfajokra (fajtákra) jellemző bélyeg lehet a növények HCHO szintje és a feltételezett fő formaldehid generátorok (endogén metil-donor vegyületek) felhalmozódása, bioszintézise, valamint mennyiségi és minőségi viszonyaik (SÁRDI 1994, NÉMETH 2002).

Biotikus vagy abiotikus stressz hatására a metilezett vegyületek demetileződhetnek, melynek során az átmeneti termékként keletkező HCHO részt vesz a biológiai rendszer stressz-érzékeny pontjait (pl. enzimfehérjék, nukleinsavak) metilezéssel levédő reakciókban (TYIHÁK és GULLNER 1987, CHELVERAJAN et al. 1993). A demetilezési folyamatokban keletkező gerjesztett HCHO és reakciótermékei (pl. H₂O₂-vel reagálva) szerepet játszhatnak a lombhullásban, a programozott sejthalálban, vagyis végeredményben a biológiai rendszer védekező mechanizmusában. Ezt támasztja alá, hogy a növényt ért különböző biotikus és abiotikus stressz hatására a HCHO szint jelentősen megnő, míg a HCHO generátorok szintje csökken (TRÉZL és PIPEK 1988, SÁRDI és TYIHÁK, 1998, SÁRDI és STEFANOVITS-BÁNYAI, 2006).

Nagy jelentőséggel bír a metilezett hisztonok felfedezése, melyek 100-200 aminosav molekulából álló, DNS regulációt szabályzó fehérjék, a kromatin (kromoszóma) alkotói. A hisztonok metilezése a sejtciklus G2 fázisában a legintenzívebb (LEE 1972, DUERRE és LEE 1974, TIDWELL 1986).

A metilezés feltehetőleg szerepet játszik a kromatin szerkezetének kialakításában, és ezen keresztül áttételesen a génaktivitás szabályozásában is (DUERRE és BUTTZ 1990).

Kimutatták a DNS bázisainak metilezését, megállapították továbbá a riboszomális-, és transzfer-RNS-eknek bizonyos bázisainak (például uracil timinné történő) metilezését is (STRYEER 1988).

Fontos az m-RNSek láncvégi zárósapkáinak metilációja is, melyek így hozzájárulnak a lánc stabilitásához és védelméhez, illetve a riboszómához való megfelelő kapcsolódásában segítenek (STRYEER 1988).

Az adenin ill. a citozin egységek metilezése fontos szerepet játszik a duplikációt követően a "szülő" és a komplementer "utód" láncok és az idegen DNS megkülönböztetésében, ill. a génaktivitás szabályozásában. A kettős hélix autentikus GATC szekvenciájában (G - guanin; A - adenin; T - timin; C - citozin) az adenin metilezett, a komplementer másolatban nem. Ez az eltérés szolgál alapul többek között a szintézisben hibásan kódolt DNS részek kijavításában (NÉMETH 2002).

A HCHO generátorok egyes anyagcsere-folyamatokban résztvevő endogén N-, S- és O- metilezett vegyületek metil-csoportjai a demetilezési reakciókban a HCHO előanyagainak tekinthetők. Kiemelkedően fontos az N-metilezett vegyületek szerepe (a sejtosztódást fokozó metil-lizineknek, vagy az aminosavakból keletkező kvaterner ammónium-vegyületeknek (NÉMETH 2002), ugyanis jelentőségük van a növények stressz-toleranciájának alakulásában is (BLUNDEN et al. 1985).

Az endogén folyamatokban szabad (mérgező) HCHO nem jelenik meg (TYIHÁK et al. 1998), csak kötött formában van a biológiai rendszerekben, különböző molekulákhoz különböző erősséggel kötötten. Az endogén formaldehid dimedon adduktként történő mérésén keresztül a biológiai transz-metilezés egyszerű analitikai módszerekkel követhető (SÁRDI és TYIHÁK 1994, 1998).

Napraforgó levelek vizsgálata alapján az N-metilezett vegyületek a csúcsi levelekben voltak legnagyobb mennyiségben megtalálhatók, mennyiségük a levél korával csökkent (TYIHÁK et al. 1992). Különböző növényfajok vizsgálatával tanulmányozták a metilezés és demetilezés folyamatát, a korai fejlődési szakaszokban a mérhető formaldehid magas szintjét és a teljes N-metilezett vegyületek felhalmozódását tapasztalták. Idősebb szövetekben már lecsökkent az utóbbiak mennyisége, míg a HCHO szint viszonylag magas maradt. A kísérlet eredménye a mérhető HCHO tartalomban különbséget, azaz korfüggést mutatott a görögdinnye csíranövény és az egy lomblevelés állapot vizsgálata során (SÁRDI, 1994, SÁRDI és TYIHÁK, 1998).

Azt, hogy az egyedfejlődés során a metilezési és demetilezési folyamatok eltérő sebességgel mehetnek végbe, és ezért az élőlények endogén HCHO tartalmának mérhető mennyisége fejlődési állapottól függhet SÁRDI és STEFANOVICS-BÁNYAI (1998) is vizsgálták. A transzmetilezési folyamatokban szerepet játszó vegyületek mennyiségének korfüggő változásait bab növényeken tanulmányozva megállapították, hogy az endogén HCHO mennyisége a legfiatalabb és a legidősebb levelekben volt a legmagasabb. A viszonylag nagyobb HCHO tartalom az idősebb levelekben a metilezett vegyületek peroxidáz vagy demetiláz enzimek által katalizált

demetilezési folyamatoknak tulajdonítható. A levélfejlődés és öregedés során a metilezett vegyületek közül a trigonellin és a kolin koncentrációja lecsökkent, míg a peroxidáz aktivitás folyamatosan nőtt az idő előrehaladtával. Az idősebb szövetekben a megnövekedett peroxidáz aktivitás szerepet játszhat a HCHO felhalmozódásban.

ALBERT et al. (1998) az ontogenezis korai szakaszát vizsgálták tömeg és sűrűség alapján válogatott makkegyedeken. A HCHO-tartalom kezdeti növekedését intenzív demetilezési folyamatokhoz kötötték, majd az ezt követő csökkenést a metilezési folyamatok előtérbe kerülésével magyarázták.

NÉMETH szerint - aki az ontogenezis korai szakaszait vizsgálta - a HCHO és természetes generátorai érzékeny indikátorai az ontogenezisnek. "A HCHO-tartalomban bekövetkező változások determinisztikusan követik az egyes egyedfejlődési állapotokat" (NÉMETH 2002).

A HCHO tartalom mérésére különböző, elsősorban kromatográfiai módszereket fejlesztettek ki, melyek során a HCHO dimedon, mint addukt-képző reagens hozzáadásával mutatható ki (FRISELL és MACKENZIE 1958, SÁRDI és TYIHÁK 1994). A kidolgozott és alkalmazott módszerek között van vékonyréteg kromatográfia (GERSBECK et al. 1989), személyi túlnyomásos rétegekromatográfia (OPLC) (TYIHÁK 1987) és HPLC-s analitikai módszer (SÁRDI és TYIHÁK, 1994).

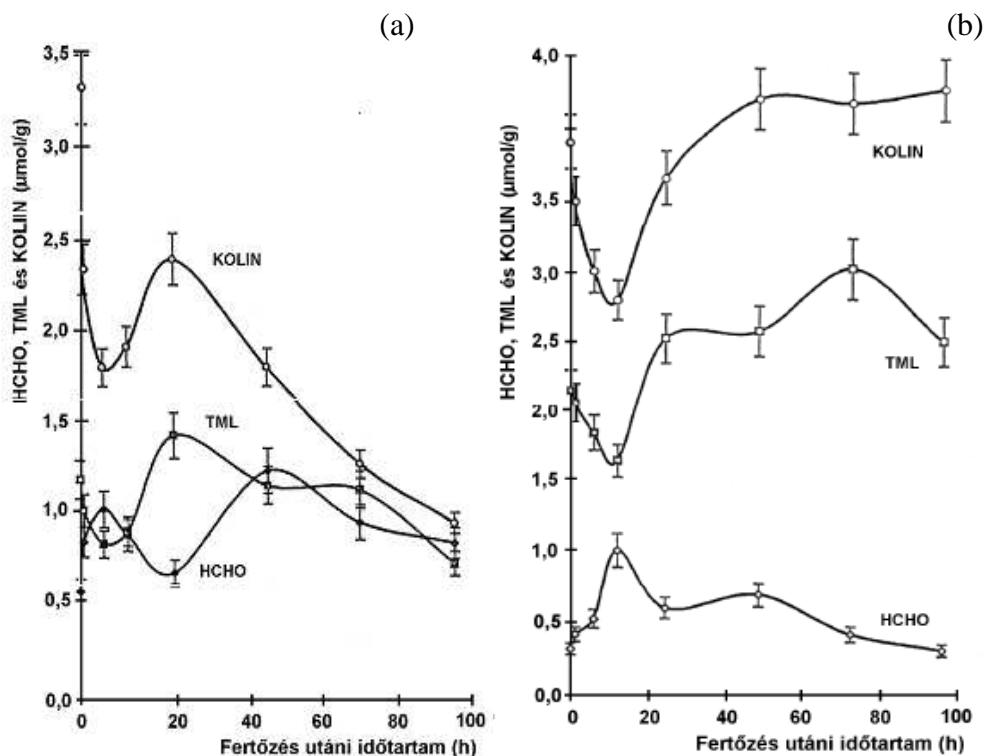
A HCHO dimedon adduktjának (formaldemeton), és a HCHO természetes potenciális generátorainak (betain, kolin, trigonellin, L-karnitin, N^ε-trimetil-L-lizin) meghatározására analitikai OPLC-s módszert dolgoztak ki eltérő eluensek használatával (TYIHÁK 1987, GERSBECK et al. 1989).

Az endogén formaldehid és generátorainak minőségi és mennyiségi változásai bizonyítottan kapcsolatban állnak különböző fiziológiai eseményekkel és környezeti hatásokkal, így azok "jelző-molekuláknak" tekinthetők, bár a metilezési és demetilezési reakciók összes molekuláris résztvevője nem teljesen tisztázott.

A növények különböző stressz-tényezők által kiváltott válaszreakcióban a kvaterner ammónium vegyületek mennyiségi változásai összefüggést mutatnak, például a kolin és trimetil- lizin koncentráció csökkenése mindig a formaldehid (HCHO) tartalom növekedésével van összefüggésben.

SÁRDI (1994) HCHO-t, kolint és TML-t detektált a fuzáriumos (*Fusarium oxysporum*) fertőzésre érzékeny és ellenálló görögdinnye fajták gyökereiben. Homeosztázisban az ellenálló genotípusban magas kolin és TML szint mellett, csökkent HCHO mennyiséget detektált a fogékonyhoz képest. Fertőzés hatására

hasonló tendenciájú, de időben és a mennyiségi változások mértéke tekintetében különböző változásokat tapasztalt (6. ábra).



6. ábra Kvaterner ammónium vegyületek időfüggő változásai a különböző stresszfázisokban az érzékeny (a) és rezisztens (b) görögdinnye változatban (SÁRDI 1994, SÁRDI és TYIHÁK 1998)

A kolin és TML szint egymáshoz viszonyítva hasonló, míg a HCHO-hoz képest fordított tendenciájú változást mutatott (SÁRDI 1994, SÁRDI et al. 2006).

Demetilációs folyamatok eredményeként növekedett az endogén HCHO tartalom valamint a demetiláz aktivitása vírusfertőzött dohánylevelek (*Nicotiana tabacum* cv. *Xanthi nc*) nyers kivonatához jelzett szénatomot tartalmazó L-metionint adagolva (BURGYÁN et al. 1982).

Az abiotikus stresszek (például a fényintenzitás-változás, vegyszeres kezelés, hőmérséklet-emelkedés, ill. csökkenés és a szárazság) szinte megegyező tüneteket idéznek elő az endogén HCHO és a metilezett vegyületek szintjeiben.

Datura innoxia kallusz kultúrák dimedonos kezelés - mint HCHO megkötő stressztényező -hatására jelentős változást mutatnak endogén HCHO-képző képességükben. Ugyanezen faj egyedeinek szárából készült szövettenyészeteket folyamatos és szabályozott fénynek és sötétnek tettek ki, melynek eredményeképp a kalluszban a HCHO szintje lecsökkent, mindkét esetben, a sötétben nevelt kalluszoknál intenzívebb volt a csökkenés. Ugyanakkor HCHO tartalmuk dimedonos

kezelés hatására ellentétes irányban változott. A négy héten keresztül fényen tartott kultúrák HCHO tartalma megemelkedett, a sötétben nevelteké pedig csökkent (LÁSZLÓ et al. 1998).

Hőhatásnak kitett babnövény levelei (*Phaseolus vulgaris*) jelentős eltéréseket mutatnak a HCHO és N-metilezett aminosav tartalomban. A kezelések során a 10 és 40 °C hőmérsékletek közötti tárolás emelte a HCHO tartalmat. 20 és 30 °C között kiegyensúlyozott demetilezési és metilezési folyamatokat mértek, amelyhez képest a hőmérséklet növelése inkább a demetilezést, csökkenése pedig a metilezést fokozta (TYIHÁK et al. 1989).

A fásszárú növények közül eddig elsősorban a kajszi- és őszibarackfák különböző növényi részeiben vizsgálták a formaldehid és természetes generátorainak (pl. kolin, TML, karnitin) mennyiségi és minőségi viszonyait. A kajszi- és őszibarack egyedfejlődésének különböző szakaszaiban a következőket figyelték meg: a csíranövények gyökereiben az N-metilezett vegyületek – közülük is elsősorban a TML – mennyisége igen magas volt. Az ontogenezis során idővel arányosan a mért értékek csökkenése tapasztalható (ROZSNYAY 1987).

A fentiekhez hasonló kísérletet ismételték meg (TYIHÁK et al. 1989) ugyancsak rákosodást, gutaütést okozó *Pseudomonas syringae* baktériummal és a *Leucostoma cinctum* gombával szemben különböző mértékben fogékony kajszi- és őszibarack fajtával. Ebben az esetben csak a növények leveleiben mérték a formaldehid és fő generátorainak mennyiségét.

A vizsgálatok során az őszi- és kajszi- és őszibarack fák félfás hajtásainak esetében az őszibarack leveleiben magasabb formaldehid-szintet mértek, mint a kajszi- és őszibarack leveleiben. Ugyancsak lényeges különbséget találtak a fogékony és rezisztens fajták összehasonlítása során. A teljes N-metilezett vegyületek szintje a rezisztens "vad" fajták és a természetben toleráns fajták leveleiben magasabb értéket mutatott, mint a fogékony fajták leveleiben mindkét faj esetében.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. A vizsgálatok helyszíne

A rezisztencianemesítéshez szükséges keresztezéseket a Nemzeti Agrárkutatói és Innovációs Központ Gyümölcsstermesztési Kutatóintézet Érd Elvira majori kísérleti telepén végeztük és végezzük jelenleg is. A kísérleti munka 1991-ben

kezdődött a Michigani Állami Egyetem és a Kutató intézet közötti együttműködési program keretében.

Érd Elvira major természeti adottságait az Érd-Elvira majori meteorológiai állomás (2010-2015) adatai szerint a következőkkel jellemezhetjük: az északi szélesség 47. fokának 20. percén, keleti hosszúság 18 fokának 51. percén fekszik, átlagos tengerszint feletti magassága 111 méter. A napfényes órák száma évenként átlagosan 1950 óra. Az évi középhőmérséklet 10,3 °C, a tenyészidőszak (IV-IX. hó) átlaghőmérséklete 17,0-17,5 °C. Az átlagos évi csapadékmennyiség 600-650 mm, melyből a tenyészidőszakra 385-400 mm jut. A tenyészidőszak relatív páratartalma átlagosan 68-70%. A talajvízszint átlagos mélysége 4 méter, ingadozása 1 méter.

3.2. A vizsgálatok anyaga

A kísérleti ültetvényt 1996-ban létesítették a keresztezéses nemesítés eredményeként létrejött hibrid magoncok vizsgálatának céljából (7. ábra). A kísérleti táblában a cseresznye keresztezéses nemesítési programból származó hibrid magoncok vannak túlsúlyban, de itt találhatóak a meggy hibrid magoncok is. Az ültetvényt az előző éves nemesítési programunk eredményességétől függően évente 1500-2000 új egyeddel bővítjük, melynek 5-10%-a meggy. A fákat 6 x 1,5 m távolságra ültettük, soronként 182 fát, a 20 sorban összesen 3640 fa van. Dolgozatomban a már termőre fordult 'Érdi bőtermő' x 'Csengődi' hibridmagonc populációjának legígéretesebb egyedeinek értékelési és vizsgálati adatait dolgoztam fel. A rezisztencianemesítési programunkat tovább folytatjuk, és évről évre értékeljük, minősítjük a meggy hibrideket, bővítjük a kísérleti ültetvényt.



7. ábra A hibrid ültetvény szíromhullás után (Érd-Elvira major, 2012)

3.2.1. A vizsgált nemes fajták

'Csengődi' meggyfajta

Államilag elismert választékbővítő fajta. Nemesítője: Apostol János. Magyar tájfajta szelekcióból származik. Középkorán virágzik, öntermékeny fajta. Termékenyíti az 'Érdi nagygyümölcsűt' és a középidőben nyíló 'Pándy 279' fajtákat. Rendszeresen és igen bőven terem. A terméseket csokrosan hozza. Későn fordul termőre, azonban a 8. év után igen bőtermő. Június 10-12-e körül érik. Gyümölcse középnagy, átlagosan 5 g tömegű, 21-22 mm átmérőjű. A héj színe kárminpiros, az érés végére sötétbordó. Húsa középkemény, rostos, bőlevű, erősen festőlevű, nehezen válik el a hosszú kocsányától. Gyümölcse nagy szárazanyag tartalmú. Fája igen erős növekedésű, fiatal korban erősen felfelé törekvő és a metszés hatására erős hajtásképződéssel reagál. A termőre fordult fa ágait a termések tömege széthúzza és boltozatos korona alakul ki. A meggy blumeriellás levélfoltosodás, a monília és citospóras ágelhalás betegségekkel szemben ellenálló, ezért integrált termesztésre alkalmas fajta (8. ábra), (APOSTOL 1998).



8. ábra 'Csengődi' meggyfajta

'Érdi bőtermő' meggyfajta

Államilag elismert áru fajta. Nemesítője Maliga Pál és Apostol János. A 'Pándy és a 'Nagy angol' keresztezésével állították elő. Korán virágzó, öntermékeny fajta. Igen bőtermő. Június 16-18-a körül érik, a 'Pándy' előtt 6-8 nappal. Gyümölcse középnagy, megjelenése az üveggmegyre emlékeztet. Tömege 5-6 g, átmérője 22-23 mm.

Alakja megnyúlt gömb. Héja sötét kárminpiros színű. Húsa sötétbordó, közepkemény, finoman rostos, bőlevű, közepesen festőlevű. Íze kellemesen édes-savas, harmonikus meggyíz. Kocsánya középhosszú. Fája sajmeggy alanyon középerős, meggy alanyon közepesenél gyengébb növekedésű. Koronája szétterülő gömb alakú. Helytelen koronakialakítás esetén a nagy termés tömege alatt a vázágak könnyen lehasadnak. Felkopaszodásra csak kissé hajlamos. Moniliás ágelhalás elleni védekezést igényel, továbbá ajánlott a metszési felületek védelme, sebfelületek kezelése. Sokoldalúan felhasználható, friss fogyasztásra, hűtő- és konzervipari célra egyaránt alkalmas (9. ábra), (APOSTOL 1998).



9. ábra 'Érdi bőtermő' meggyfajta

3.2.2. Az 'Érdi bőtermő' és a 'Csengődi' szülőpár vizsgált hibridjei

3.2.2.1. *Monilinia laxa* fertőzéssel szemben ellenálló hibridek

7/67-68

Középidőben virágzó, öntermékeny fajtajelölt. Öntermékenysége mértéke 10% körüli. Termőképessége közepes. Június 6-a körül érik, a 'Pándy' előtt 3 héttel. Gyümölcse nagy, megjelenése az üvegmeggyre emlékeztet. Tömege 6-7 g, átmérője 23-24 mm. Alakja megnyúlt gömb. Héja sötét kárminpiros színű. Húsa sötétbordó, közepkemény, finoman rostos, bőlevű, közepesen festőlevű. Íze kellemesen édes-savas, harmonikus meggyíz. Kocsánya középhosszú. Fája erős növekedésű. Koronája erősen felfelé törekvő. Elsősorban friss fogyasztásra javasolt fajtajelölt.

7/47

Középidőben virágzó fajtajelölt. Öntermékenysége mértéke 5% körüli. Termőképessége közepes. Június 6-a körül érik, a 'Pándy' előtt 3 héttel. Gyümölcse közepes, megjelenése a 'Csengődire' emlékeztet. Tömege 4-5 g, átmérője 18-20 mm. Alakja megnyúlt gömb. Héja sötét kárminpiros színű. Húsa sötétbordó, közepkemény, finoman rostos, bőlevű, közepesen festőlevű. Íze kellemesen édes-savas, harmonikus meggyíz. Kocsánya középhosszú. Fája erős növekedésű. Koronája erősen felfelé törekvő. Elsősorban friss fogyasztásra javasolt hibrid.

7/141

Középidőben virágzó önmeddő fajtajelölt. Termőképessége közepes. Június 10-e körül érik, az 'Érdi Jubileummal' egyidőben. Gyümölcse nagy, megjelenése az üvegmeggyre emlékeztet. Tömege 6-7 g, átmérője 23-24 mm. Alakja megnyúlt gömb. Héja sötét kárminpiros színű. Húsa sötétbordó, közepkemény, finoman rostos, bőlevű, közepesen festőlevű. Íze kellemesen édes-savas, harmonikus meggyíz. Kocsánya középhosszú. Fája erős növekedésű. Koronája erősen felfelé törekvő. Elsősorban friss fogyasztásra javasolt hibrid.

3.2.2.2. *Monilinia laxa* fertőzéssel szemben közepesen ellenálló és fogékony hibridek

9/5-6

Középkorán virágzó fajtajelölt. Öntermékenysége mértéke 5% alatti. Termőképessége közepes. Június 10-e körül érik, az 'Érdi Jubileummal' egyidőben. Gyümölcse középnagy, megjelenése az 'Érdi bőtermőre' emlékeztet. Tömege 6 g, átmérője 21-23 mm. Alakja gömb. Héja sötét kárminpiros színű. Húsa sötétbordó, közepkemény, finoman rostos, bőlevű, közepesen festőlevű. Íze kellemesen édes-savas, harmonikus meggyíz. Kocsánya középhosszú. Fája középérs növekedésű, gömb koronát nevel. Moniliás ágelhalással szemben ellenálló. Elsősorban friss fogyasztásra javasolt hibrid.

9/21

Középidőben virágzó fajtajelölt. Önmeddő. Termőképessége közepes. Június 10-e körül érik, az 'Érdi Jubileummal' egyidőben. Gyümölcse középnagy, megjelenése az 'Érdi bőtermőre' emlékeztet. Tömege 5-6 g, átmérője 20-22 mm. Alakja gömb. Héja sötét kárminpiros színű. Húsa sötétbordó, közepkemény, finoman rostos, bőlevű,

közepesen festőlevű. Íze kellemesen édes-savas, harmonikus meggyíz. Kocsánya középhosszú. Fája középerős növekedésű, felfelé törő koronát nevel. Moniliás ágelhalással szemben közepesen ellenálló. Elsősorban friss fogyasztásra javasolt hibrid.

9/24

Középkorán virágzó fajtajelölt. Önmeddő. Termőképessége közepes. Június 10-e körül érik, az 'Érdi Jubileummal' egyidőben. Gyümölcse nagy, megjelenése az 'Érdi bőtermőre' emlékeztet. Tömege 6-7 g, átmérője 22-23 mm. Alakja gömb. Héja sötét kárminpiros színű. Húsa sötétbordó, közepkemény, finoman rostos, bőlevű, közepesen festőlevű. Íze kellemesen édes-savas, harmonikus meggyíz. Kocsánya középhosszú. Fája gyenge növekedésű, gömb koronát nevel. Moniliás ágelhalással szemben közepesen ellenálló. Elsősorban friss fogyasztásra javasolt hibrid.

9/91

Korán virágzó fajtajelölt. Önmeddő. Termőképessége közepes. Június 5-7-e körül érik, az 'Érdi Jubileum' előtt egy héttel. Gyümölcse nagy, megjelenése az 'Érdi bőtermőre' emlékeztet. Tömege 6-7 g, átmérője 22-23 mm. Alakja gömb. Héja sötét kárminpiros színű. Húsa sötétbordó, közepkemény, finoman rostos, bőlevű, közepesen festőlevű. Íze kellemesen édes-savas, harmonikus meggyíz. Kocsánya középhosszú. Fája középerős növekedésű, gömb koronát nevel. Moniliás ágelhalással szemben ellenálló. Elsősorban friss fogyasztásra javasolt hibrid.

9/79-80

Korán virágzó fajtajelölt. Öntermékenységének mértéke 15%-ot meghaladó. Termőképessége kiváló. Június 12-e körül érik, az 'Érdi Jubileum' fajtával egyidőben. Gyümölcse közepes méretű, megjelenése az 'Érdi bőtermőre' emlékeztet. Tömege 5 g, átmérője 19-21 mm. Alakja gömb. Héja sötét kárminpiros színű. Húsa sötétbordó, közepkemény, finoman rostos, bőlevű, közepesen festőlevű. Íze kellemesen édes-savas, harmonikus meggyíz. Kocsánya középhosszú. Fája gyenge növekedésű, gömb koronát nevel. Moniliás ágelhalással szemben erősen fogékony. Elsősorban friss fogyasztásra javasolt hibrid.

3.3. A vizsgálati módszerek

3.3.1. Öntermékenység vizsgálat

A termésbiztonság alapvető feltétele az öntermékeny fajták használata, ezért a rezisztencia nemesítési programunkban alapvető fontosságúnak tartjuk a hibridek öntermékenység vizsgálatát.

Az öntermékenyülés vizsgálat elvégzéséhez a kiválasztott hibridek ágreszeit a virágzás „fújtt bimbós” stádiumában izolálni kell (10. ábra). Az izoláláshoz vízálló ragasztású vajpergamen zacskókat használtunk (11. ábra). Mielőtt a zacskó felhelyezésre kerül, megszámoljuk a bimbókat. A zacskókat a szíromhullást követően távolítjuk el úgy, hogy a rögzítés helye fölött 5-10 centiméterrel határozott mozdulattal letépjük a zacskót, meghagyva egy papírgallért a kijelölt hajtáson, így a későbbiekben könnyedén megtalálható a vizsgált gallyrész. Ebben az időszakban a gyümölcskötődés már megtörtént. Ezután az érési időben megszámoljuk a kijelölt gallyrészen a kötődött gyümölcsöket és a virágszámmal összevetve, százalékosan kifejezzük az öntermékenyülés mértékét. Abban az esetben beszélhetünk biztonságos öntermékenyülésről, ha az izolált virágok minimum 10%-ából fejlődik gyümölcs.



10. ábra Meggy gallyrészlet „fújtt virágbimbós” stádiumban öntermékenyülés vizsgálat előtt



11. ábra Az öntermékenyülés vizsgálatához felzacskózott 9/91-es hibrid

3.3.2. Gyümölcstömeg vizsgálatok

A gyümölcstömeg vizsgálatok során a gyümölcsöket teljes érésben szedtük, genotípusonként 1 kg-ot, melyekben megszámoltuk a gyümölcs darabszámot, és egyenként minden gyümölcsöt digitális mérleg segítségével lemértük. A méréseket 2010 és 2014 között minden évben megismételtük.

3.3.3 Rezisztencia vizsgálatok

3.3.3.1 *Monilinia laxa* izolátumok patogenitásának vizsgálata

A fajták és a szabadföldi spontán fertőzések alapján kiválasztott hibridek mesterséges fertőzéséhez különböző gazdanövényekről származó *M. laxa* gomba törzsek álltak rendelkezésünkre. Az öt féle monília izolátumot az MTA Növényvédelmi Kutatóintézetétől kaptuk (2. táblázat), melyek közül laboratóriumi mesterséges fertőzési kísérletek alapján választottuk ki a leginkább fertőzőképes törzset. Az izolátumok teszteléshez a fogékony 'Érdi bőtermő' szülőfajtát használtuk.

A *M. laxa* kórokozóval szembeni ellenállóság értékelése céljából párhuzamosan laboratóriumi és szabadföldi provokatív fertőzéseket is végeztünk (2010-2012), valamint értékeltük a spontán fertőzöttséget is (2011-2014).

2. táblázat: A különböző gazdanövényekről begyűjtött *M. laxa* izolátumok

Izolátum	Gazdanövény	Származási hely	Növényi rész
M4	Kajsziarack	Érd-Elvira major	Ágrész
M10	Meggy	Érd-Elvira major	Ágrész
M14	Meggy	Érd-Elvira major	Ágrész
M16	Meggy	Érd-Elvira major	Ágrész
M22	Kajsziarack	Érd-Elvira major	Ágrész

3.3.3.2. Szabadföldi spontán fertőzések

A szabadföldi spontán fertőzések megfelelő képet nyújtanak a fajták és hibrideik természetes ellenállóképességének értékeléséhez. Ahhoz, hogy a spontán fertőzés megfelelő mértékben megtörténhessen, a kísérleti ültetvényt következetesen évről-évre nem részesítettük monília elleni védelemben virágzás idején. A *M. laxa* fertőzéssel szembeni rezisztencia teszteléséhez az alappopulációból 8 ellenálló egyedet választottunk ki, kontrollként használva a két szülőfajtát. Nagy hangsúlyt fektettünk olyan egyedek kiválasztására, melyek a nagyfokú ellenállóképességet mutató 'Csengődi' szülőfajtát megközelítő, vagy azt meghaladó ellenállóképességet mutattak. A szabadföldi spontán bekövetkezett *M. laxa* fertőzést vizsgálatokat az elpusztult vesszők száma alapján értékeltük 2010 és 2012 között. A vizsgálatot június elején végeztük, amikor az elhalt leveles hajtások a száradás miatt jól elkülöníthetők az épen maradtaktól (12. ábra). Ekkor a vizsgált fák koronájának jobb és bal oldalán

véletlenszerűen leszámoltunk 50-50 vesszőt, majd az elszáradt hajtások száma alapján határoztuk meg a fogékonyság mértékét a kontroll szülőfajtákhoz viszonyítva.



12. ábra Szabadföldi spontán *M. laxa* fertőzés hatására bekövetkezett hajtáselhalás 'Érdi bőtermő' meggyfajtán (Érd-Elvira major, 2011)

3.3.3.3. Laboratóriumi fertőzések

A szabadföldi spontán fertőzések alapján kiválasztott meggy hibrideket és szülőfajtákat mesterségesen ROZSNYAY (1977) módszere alapján fertőztük laboratóriumi és szabadföldi körülmények között. A fertőzési módszert eredetileg a kajszi citospóras elhalását (*Cytospora cincta* Sacc.) okozó gombával történő laboratóriumi körülmények közötti mesterséges fertőzések elvégzésére dolgozták ki, de *M. laxa* gomba esetén is kiválóan alkalmazható.

A gombát PDA táptalajon tenyésztettük és a mesterséges fertőzéseket 12 napos micélium kultúrával végeztük két éves, 10-15 cm hosszú ágdarabokon úgy, hogy az ágdarabokon 6 mm átmérőjű lyukfúróval készített sebekre helyeztük a 6 mm átmérőjű micélium korongokat (13. ábra). A fertőzésre nedves vattát helyeztünk és alufóliával rögzítettük. Az ágdarabokat nedves perlitbe, cserépbe tettük. A kontroll ágdarabokat szintén lyukasztottuk, nedves vattával és fóliával befedtük. Genotípusonként és gomba izolátumonként 10-10 ágdarabot fertőztünk. A fertőzött ágdarabokat 20-22°C-on 12 napig inkubáltuk folyamatos öntözés, 8 óra megvilágított és 16 óra sötét periódus mellett. Az inkubáció után a vékony kérget hosszában eltávolítottuk és megmértük a gomba által a hánccszövetben okozott nekrosis kiterjedését, amit mm-ben határoztunk meg (14. ábra).



13. ábra Mesterséges fertőzés *M. laxa* izolátummal laboratóriumi körülmények között



14. ábra Mesterséges fertőzés hatására kialakuló nekrosis a 9/79-80-as hibriden

3.3.3.4. Szabadföldi mesterséges fertőzések

A vizsgálatra kijelölt egyedeken a szabadföldi mesterséges fertőzések során az 1-2 éves fás részeket részben a virágzás végén, részben a terméskötődés után fertőztük. A fertőzéshez a gomba 14 napos tenyészetét használtuk. A fertőzéseket a laboratóriumi fertőzészvizsgálatok fejezetben ismertetett módon végeztük termőfákon a gyümölcsösben. Az értékeléseket a fertőzést követő 20-24 napon végeztük mivel 35 nap múlva az érzékeny fajták esetében a fertőzött 1-2 éves vesszők egy része már teljesen elhalt (15. ábra). A vizsgálat folyamán a kérget eltávolítottuk, és megmértük a gomba által a háncsszövetben okozott nekrosis hosszirányú kiterjedését.



15. ábra Szabadföldi mesterséges *M. laxa* fertőzés hatására bekövetkezett hajtáselhalás 'Érdi bőtermő' meggyfajtán (Érd-Elvira major, 2011)

3.3.4. Analitikai vizsgálatok

3.3.4.1. Mintavétel

Fajtaösszehasonlítás

Fajtaösszehasonlító vizsgálatainkat stressz-mentes állapotban (homeosztázisban) végeztük a meggyfák leveleiből és hánccszöveiből. Az analitikai vizsgálatokhoz a *M. laxa* fertőzéssel szemben ellenálló 'Csengődi' és a fogékony 'Érdi bőtermő' fajtákról, valamint a szelekciós nemesítés keretében 3 éven keresztül végzett mesterséges fertőzések és a spontán fertőzések eredményei alapján kiválasztott hibridjeikről gyűjtött mintákat használtuk. A kísérlet alapjául szolgáló hibridállományban és fajtagyűjteményben fungicides kezelést nem végeztünk.

Az összehasonlító vizsgálatokhoz különböző évszakokban (tavasz, nyár, tél), több ismétlésben gyűjtöttünk mintákat. Tavasszal (május) és nyáron (július) a szülőpár mellett 4 ellenálló, és 4 fogékony hibridet vizsgáltunk, télen (december) a 'Csengődi' és az 'Érdi bőtermő' fajtákról, valamint hibridjeik közül a legellenállóbb 7/67-68 és legfogékonyabb 9/79-80 jelű hibridekről gyűjtött hánccmintákat használtuk.

A különböző endogén vegyületek analitikai vizsgálatát minden esetben ugyanazon homogenizált mintából történt bemérésekből végeztük.

A *M. laxa* fertőzés hatásának nyomonkövetése

A szénhidrát, endogén formaldehid, valamint a metil-donor vegyületek mennyiségében fertőzés hatására bekövetkezett időfüggő változásokat, a szabadföldi, valamint a laboratóriumi mesterséges vesszőfertőzések elvégzését követően vizsgáltuk. A fertőzéseket az „Anyag és módszer” fejezetben (3.3.3.4) leírtak alapján végeztük, és a fertőzést követően a mintákat 1, 2, 3, 6, 12, 24, 48, 72 óra, valamint 11 és 15 nap múlva gyűjtöttük. A fertőzött vesszők hánccszöveinek körkörös eltávolítása után, a tünetet még nem mutató szövetmintákat a fertőzött és egészséges szövetek határán lévő 5 mm-es zónából gyűjtöttük, feltételezve, hogy ezen a területen alakul ki a legintenzívebb kölcsönhatás a kórokozó és a növény között (16. ábra).



16. ábra Fogékony 'Érdi bőtermő' fajta körkörös eltávolított, fertőzött háncs szövete a tünetek megjelenése után

3.3.4.2. Endogén vegyületek analitikai vizsgálata

OPLC (Over Pressured Layer Chromatography) technika

A túlnyomásos rétegekromatográfiát (Over Pressured Layer Chromatography vagy Optimum Performance Layer Chromatography-t (OPLC) a hetvenes évek közepén magyar kutatók fejlesztettek ki. Az OPLC lényege, hogy a rétegrendszerű adszorbens-ágy felületét külső nyomással lezárjuk és a mozgó fázist kényszeráramlással, (túlnyomással) áramoltatjuk. A vizsgálat alapjául az un. ultramikro (UM) kamra szolgál, ezáltal a rétegen történő elválasztás reprodukálhatósága nő.

Az OPLC egyesíti a hagyományos rétegekromatográfia (thin layer chromatography, TLC) és a nagy-hatékonyságú oszlop-rendszerű folyadék kromatográfia (high performance liquid chromatography, HPLC) előnyeit, azaz a rétegekromatográfia párhuzamos analízis lehetőségét és a HPLC-re jellemző kényszeráramlást.

Programozhatóan azonos körülmények között vizsgálható egyszerre 10-15 minta, ami összehasonlító vizsgálatoknál alapvető fontosságú.

A minta-előkészítés egyszerűbb, gyorsabb, mint a HPLC-nél, a vizsgálati minta tisztítása és az alkotók szétválasztása sokszor ugyanazon a rétegen is elvégezhető.

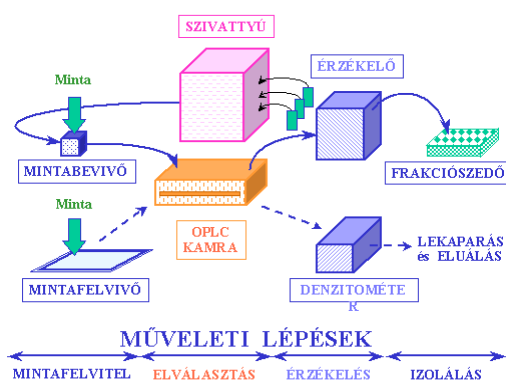
Egy adott mérési módszer könnyebben adaptálható különböző, egymástól eltérő eredetű biológiai minták vizsgálatára, mint a HPLC-s módszereknél.

Sorozatvizsgálatok rutin jellegű végzésére alkalmasabb, mint a HPLC, mert 1 minta vizsgálatára vetítve gyorsabb, és a vegyszerfelhasználás szempontjából is sokkal olcsóbb.

Pontossága kisebb, mint a HPLC-s vizsgálatoké, azonban ez a különbség elhanyagolható a biológiai minták esetén a mintavételből származó szórások különbségeihez képest.

A vizsgált minta mennyiségétől függően, az analitikai vizsgálatok (minőségi és mennyiségi meghatározás) mellett preparatív vizsgálatok céljára is alkalmas. Az analitikai eredmények birtokában “On-line” OPLC-val gyorsan izolálhatjuk az egyes alkotókat.

A folyadék szállító rendszert mikroprocesszor vezéri. A műveleti lépések közül a külső nyomás, a gyors szakasz és a kifejlesztéshez szükséges eluens mennyisége, és áramlási sebesség programozható, míg a kifejlesztési idő automatikusan kiszámoltatik kiszámított.



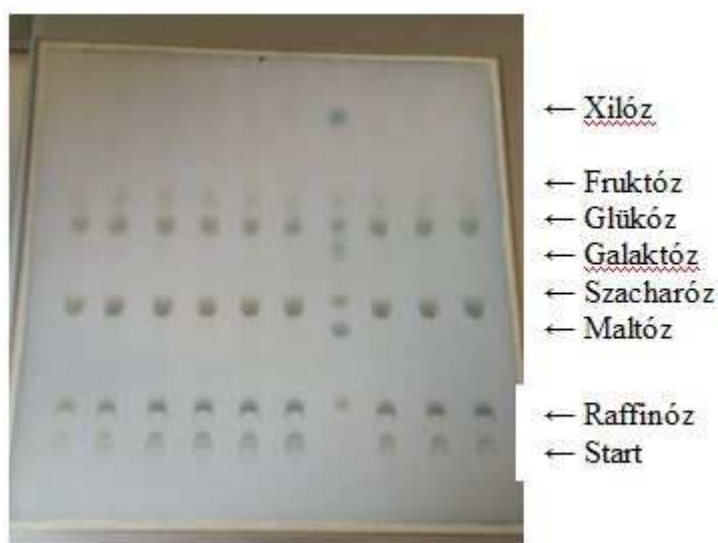
17. ábra Az OPLC műveleti lépései: folyamatos vonal “on-line” lépés; szaggatott vonal “off-line” lépés

Az egyes lépéseket térben és/vagy időben szétválaszthatjuk (“off-line”), vagy összeköthetjük (“on-line”). Ezek alapján az OPLC használatával az egész kromatográfiás folyamatot teljesen vagy részlegesen szétválasztott és/vagy összekötött módon végezhetjük el. A kromatográfiás folyamat műveleti lépéseinek (mintafelvitel, elválasztás, érzékelés és izolálás) különböző kapcsolódási lehetőségei következtében a túlnyomósos rétegekromatográfia nagyon sokoldalú (17. ábra) (TYIHÁK et al. 2012).

A szénhidrátok vizsgálata

A szénhidrát tartalom meghatározásához gyűjtött hánacs, valamint levélmintákat a feldolgozásig $-32\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on tároltuk. A feldolgozás során a mintákat, folyékony nitrogénnel homogenizáltuk. 0,3 g homogenizátumhoz 800 μl extraháló oldatot (metanol - H_2O = 80:20, v/v) adtunk, majd 10 perces ultrahangos rázatást követően a mintákat 10.000-es fordulaton, 10 percig centrifugáltuk. A felülúszóból

Hamilton fecskendővel Kieselgel 60 F₂₅₄ vékonyréteg lapra vittünk fel a mintákat és a minőségi és mennyiségi azonosításhoz szükséges standard vegyületeket (5 µl). A standard keverék 1 mg/ml koncentrációban xilózt, fruktózt, glükózt, galaktózt, szacharózt, maltózt és raffinózt tartalmazott, ami a vegyületek szeparálást követő vékonyréteg lapon való elhelyezkedési sorrendjét is mutatja felülről lefelé haladva (18. ábra). A szénhidrát frakciók elválasztása túlnyomásos rétegekromatográfiás módszerrel (OPLC; OPLC-NIT Kft., Budapest) többszöri kifejlesztéses eljárással történt. Az eluens acetonitril-desztillált víz 85:15 v/v arányú elegye volt. A 200 ml acetont, 20 ml foszforsavat (86%-os), 4 ml anilint és 4 g difenil-amint tartalmazó előhívó reagenst porlasztva vittük fel a vékonyréteg lapra, hogy az elválasztott vegyületek a színreakciót követően láthatóvá váljanak. Ezt követően szárítószekrényben 120°C-on tartottuk a lapokat 5 percig, aminek hatására különböző színben megjelentek az elválasztott szénhidrát vegyületek (18. ábra). Az előhívás után a szénhidrát frakciók mennyiségi értékelését denzitométerrel (Shimadzu CS-930 TLC/HPTLC scanner, Shimadzu Co., Kyoto, Japán) végeztük ($\lambda=540$ nm). A vizsgált minták denzitométer jelének a standardhoz való viszonyításával számítottuk ki a szénhidrátok koncentrációját.



18. ábra Szénhidrátok kromatogramja

Az endogén HCHO és a metil-donor vegyületek vizsgálata

Az endogén HCHO és a metil-donor vegyületek OPLC technikával történő vizsgálata ugyanabból a homogenizált mintából, ugyanazzal a módszerrel előkészített mintákból, egy vékonyréteglapon, többszörös, egymást követő kromatográfiás kifejlesztéssel elvégezhető.

A formaldehid vizsgálata

Az élő szervezetekben a HCHO nem szabad állapotban fordul elő, hanem különböző molekulákhoz különböző erősséggel kötötten (TYIHÁK et al. 1998). A könnyen mobilizálható metil-csoportokból átmeneti termékként keletkező HCHO dimedonnal megköthető, és dimedon adduktként történő mérésével a biológiai transzmetilezési folyamatok analitikai módszerekkel követhetők (GERSBECK et al. 1989, SÁRDI 1994, SÁRDI és TYIHÁK 1998).

Az addukt vegyület képzése céljából, a folyékony nitrogénnel homogenizált mintákhoz metanolos dimedon oldatot adtunk (0,5 g minta + 800 µl 0,03%-os metanolos dimedon oldat). A mintákat tartalmazó Eppendorf csöveket hűtőben tároltuk (4-5 °C), majd 48 óra elteltével 10 perces ultrahangos rázatást követően 10.000-es fordulaton, 10 percig centrifugáltuk. A felülúszóból Hamilton fecskendő segítségével mintánként 25-25 µl-t vittük fel a vékonyréteg lapokra (Kieselgel 60 F₂₅₄). A minőségi és mennyiségi azonosításhoz a kvaterner ammónium vegyületek (metil-donorok) standardjából 10µl-t, a formaldimedon standardból pedig 5 µl-t vittünk fel.

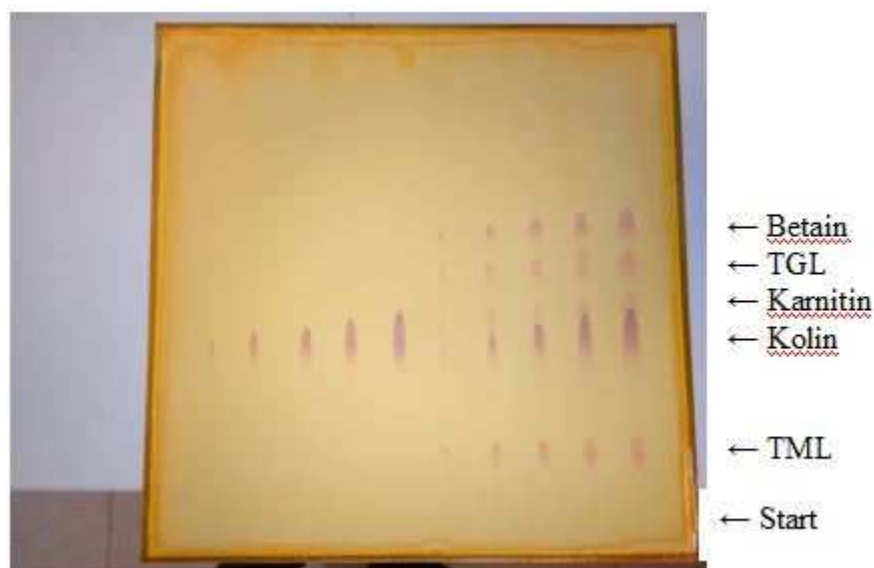
A kvaterner ammónium vegyületek standardként használt elegye N^e-trimetil-lizint (TML), karnitint, kolint, trigonellint (TGL) és betaint tartalmazott. Ezután egy három lépcsős futtatás következett. Az első futtatáshoz kloroform-diklórometán 65:35 V/V arányú elegyét használtuk. A kifejlesztés után, a lapok megszáradását követően a formaldehid formaldimedon adduktját UV tartományban ($\lambda=270$ nm), denzitométer (Shimadzu CS-930 TLC/HPTLC scanner) segítségével értékeltük. A további vizsgálatokhoz a lapokat acetonnal futtattuk az előforduló zavaró komponensek eltávolítása céljából.

A metilezett vegyületek vizsgálata

A formaldimedon mennyiségi kiértékelése és az acetonos „lemosás” után a metilezett vegyületek elválasztásához a vékonyréteg lapokat „szélezni” kell (a szorbensréteget a vékonyréteg lap mind a négy oldalán, a szélek mentén 2-3 mm vastagságban el kell távolítani, majd a lekapart felületet a szélek mentén Impress II polimer szuszpenzióval impregnálni). A „szélezés” folyamatára azért van szükség, hogy a harmadik, OPLC készülékben végzett futtatás során megakadályozzuk az

eluens túlnyomás hatására történő túlfutását. A vizsgálat során használt eluens n-propanol:metanol: 0,1 M Na-acetát 30:3:20 V/V arányú elegye volt.

A futtatott lapok „előhívása” Dragengorf reagenssel történt. A száradást követően a reagensnek köszönhetően láthatóvá váltak a mintában előforduló vegyületek (19. ábra). A megjelenő foltokat denzitométerrel (Shimadzu CS-930 TLC/HPTLC scanner) a látható fény tartományában ($\lambda=525$ nm) értékeltük.



19. ábra Metilezett vegyületek kromatogramja

3.4. Az adatok statisztikai értékelése

3.4.1. *Monilinia laxa* kórokozóval végzett fertőzések, öntermékenység vizsgálat, gyümölcstömeg vizsgálatok

Az adatok statisztikai elemzését kiértékelését Kruskal-Wallis modell segítségével végeztük, az átlagok összehasonlítását és a szignifikáns differenciákat Dunn féle nemparametrikus összehasonlítással végeztük 95%-os megbízhatósági szinten.

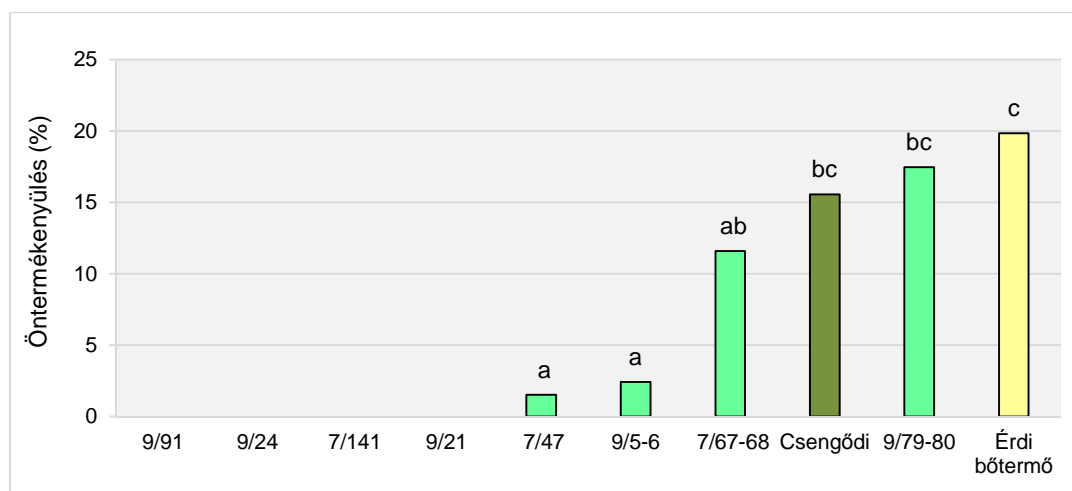
3.4.2. Endogén vegyületek vizsgálatai

Az adatok statisztikai értékelését Anova modell segítségével végeztük, az átlagok összehasonlítását, és a szignifikáns differenciákat Duncan teszt segítségével határoztuk meg 95%-os megbízhatósági szinten. Az adatok statisztikai értékeléséhez SPSS 22.0 (Chichago USA) programcsomagot használtuk.

4. EREDMÉNYEK

4.1. Öntermékenység vizsgálatok

A meggy termesztéstechnológia egyik fontos eleme az öntermékeny fajták használata. Mivel mindkét szülőfajta öntermékeny, ezért megvizsgáltuk a szelektált hibridek öntermékenyülésének mértékét (20. ábra). A kísérlet folyamán megállapítottuk, hogy az 'Érdi bőtermő' öntermékenyülése 19,8 %, a 'Csengődi' fajtáé 15,5%. A kiválasztott hibridek közül a 7/67-68-as, 7/47-es, 9/5-6-os és a 9/79-80-as kombinációk mutattak öntermékenyülést. A termesztéstechnológiai szempontból elvárt minimum 10%-os öntermékenyülést két hibrid a 7/67-68-as (11,6 %) és a 9/79-80-as (17,5 %) érte el. A 9/91-es, 9/24-es, 7/141-es és 9/21-es kombinációk nem mutattak öntermékenyülést.

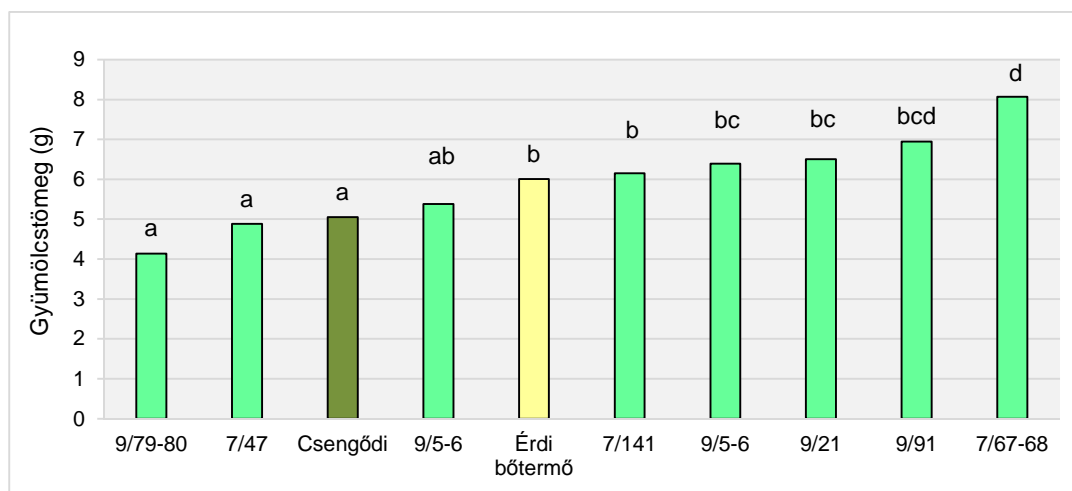


20. ábra A kiválasztott meggy hibridek öntermékenyülésének mértéke (Érd-Elvira major 2013-2015)

4.2. Gyümölcstömeg vizsgálatok

Fontos nemesítési szempontunk a moníliaval szemben nagyfokú ellenálló képességgel rendelkező, az 'Érdi bőtermő' meggyfajta gyümölcsminőségét és méretét elérő, vagy azt meghaladó, hasonlóan jó termőképességű hibridek szelekciója (21. ábra). Vizsgálataink alapján az 'Érdi bőtermő' meggyfajta átlagos gyümölcstömege 6 gramm volt, mely megegyezik az irodalmi adatokkal. A 'Csengődi' meggyfajta kisebb gyümölcsű, mint az 'Érdi bőtermő', amit saját méréseink is igazoltak, mivel a 'Csengődi' fajta átlagos gyümölcstömege 5 gramm volt (APOSTOL 1998). A vizsgált hibridek közül a 9/91-es és a 7/67-68-as gyümölcstömege (a 7/67-68-as hibrid esetében 8 grammot elérő) szignifikánsan meghaladta a nagyobb gyümölcsű szülőfajtaét. A 7/141-es, 9/5-6-os, és a 9/21-es hibridek átlagos gyümölcstömegei az

‘Érdi bőtermő’ körüli értékeket mutatnak. A 9/5-6-os hibrid átlagos gyümölcstömege a két szülőfajta között helyezkedik el. A 7/47-es hibrid átlagos gyümölcstömege a ‘Csengődi’ fajtához hasonló, a 9/79-80-as hibrid átlagos gyümölcstömege pedig szignifikánsan a legalacsonyabb a vizsgált genotípusok között.



21. ábra A kiválasztott meggy hibridek átlagos gyümölcstömege (Érd-Elvira major 2010-2014)

4.3. Érés idő meghatározása

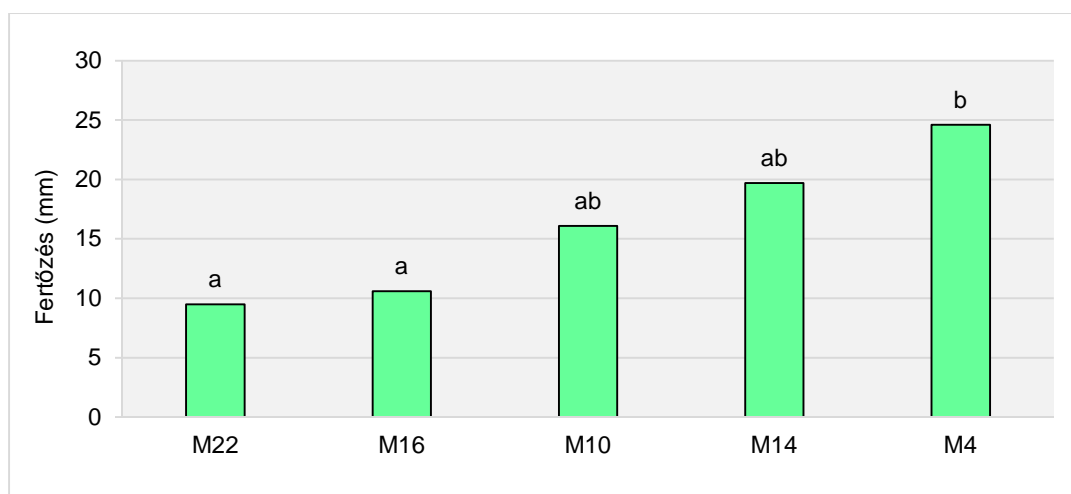
A nemesítési programunk további célkitűzése az ‘Érdi bőtermő’ meggy fajtánál korábbi érési idejű hibridek kiválasztása (3. táblázat). Az ‘Érdi bőtermő’ meggyfajta június 16-a körül ér, átlagosan 4-5 nappal később, mint a ‘Csengődi’ fajta. A vizsgált hibridek kivétel nélkül, mind az ‘Érdi bőtermő’ előtt érnek. A 9/21-es hibrid érési ideje a két szülőfajta közé esik. A 9/79-80-as, a 7/67-68-as, a 9/91-es, 9/5-6-os, 9/24-es és a 7/141-es hibridek érési ideje genotípustól és évjárártól függően átlagosan 7-16 nappal korábbi, mint a termesztési szempontból jelentős ‘Érdi bőtermő’ anyai szülőfajtáé.

3. táblázat: A kiválasztott hibridek érési idejének összehasonlítása

	2008	2009	2011	2012
7/141	06.05.	06.03.	06.02.	06.03.
9/5-6	06.05.	06.03.	06.02.	06.03.
9/24	06.05.	06.04.	06.03.	06.03.
7/47	06.05.	06.05.	06.02.	06.03.
9/91	06.05.	06.03.	06.02.	06.03.
7/67-68	06.08.	06.07.	06.08.	06.05.
9/79-80	06.09.	06.06.	06.07.	06.09.
Csengődi	06.12.	06.12.	06.14.	06.13.
9/21	06.14.	06.11.	06.17.	06.10.
Érdi bőtermő	06.16.	06.17.	06.18.	06.18.

4.4. *Monilina laxa* izolátumok patogenitásának vizsgálata

A rendelkezésünkre álló öt monília izolátummal laboratóriumi tesztfertőzéseket végeztünk az 'Érdi bőtermő' meggyfajtán, abból a célból, hogy megállapítsuk patogenitásukat (22. ábra). A vizsgált törzsek közül az M22-es, kajszibarackról és az M16-os, meggyről származó izolátumok fertőzték legkisebb mértékben a kontroll fajtát. Az M10-es, M4-es és M14-es izolátumok okozta fertőzések sokkal kifejezőbbek, közülük is a meggyről származó M4-es és a kajszibarackról származó M14-es izolátumok patogenitása volt a legnagyobb közöttük, azonban szignifikáns különbséget nem tudtunk kimutatni. További vizsgálatainkhoz a legnagyobb fertőzőképességgel rendelkező M4-es izolátumot használjuk.

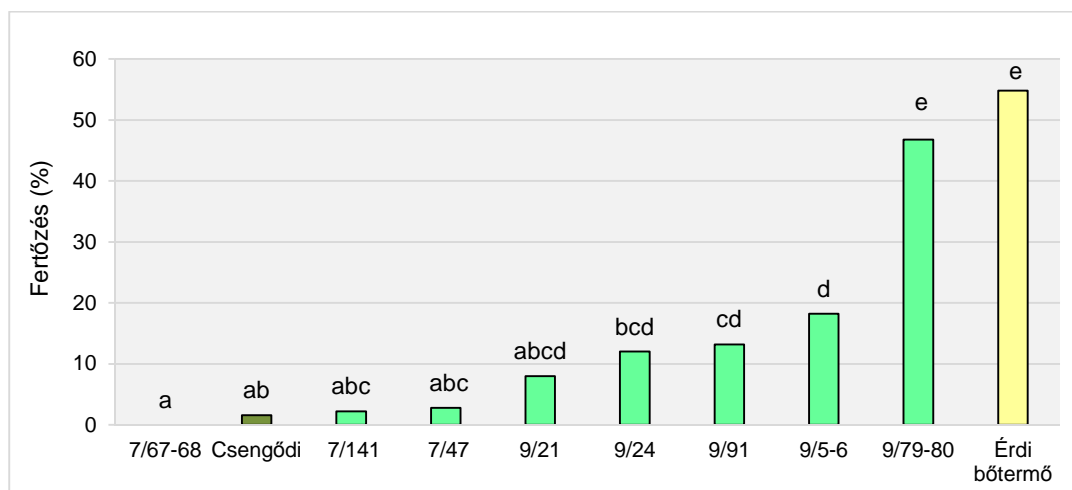


22. ábra Különböző *M. laxa* törzsek által okozott hánccselhalás mértéke 'Érdi bőtermő' meggyfajtán

4.5. Szabadföldi spontán fertőzések

A szabadföldi spontán fertőzések alapján megállapítható, hogy a szülőpár kórokozóval szembeni viselkedése a termesztési tapasztalatoknak megfelelő, az 'Érdi bőtermő' fajtán 54,8%-os, a 'Csengődi' fajtán mindösszesen 1,6%-os vesszőfertőződés volt tapasztalható. A nyolc hibrid kiválasztásánál fontos szempont volt, hogy a vesszőfertőzés mértéke ne haladja meg az érzékeny szülőfajta vesszőfertőzés mértékének 50%-át (23. ábra). A kiválasztott hibridek közül hat egyed érzékenysége a két szülőfajta közé esett. Ezek közül szignifikánsan legérzékenyebb a 9/79-80-as hibrid volt (24. ábra), vesszőfertőzésének mértéke 46,8%, tehát megközelíti az 'Érdi bőtermő' fajtát, ennek ellenére további vizsgálatokba vontuk, mivel a *M. laxa* fertőzéssel szembeni rezisztencia és a vizsgált endogén vegyületek mennyisége közötti kapcsolat vizsgálatánál fontos szerephez jutott, mint legfogékonyabb hibrid. Ezen kívül az összes kiválasztott hibrid vesszőfertőzésének mértéke 20% alatt maradt.

Kiemelendő a 9/5-6-os hibrid 20% körüli fertőzése, ez már szignifikánsan kevesebb, mint a legfogékonyabb 9/79-80-as hibridé, de még jóval érzékenyebb az ellenálló 'Csengődi' fajtánál. A 9/91-es, 9/24-es és a 9/21-es hibridek fertőzésének mértéke 10% körül mozgott, megközelítve az ellenálló szülői fajtát. A 7/141-es és 7/47-es hibridek vesszőpusztulásának mértéke közel megegyezett a 'Csengődi' fajtáéval. A 7/67-68-as hibriden spontán fertőzésből adódó vesszőpusztulást nem tapasztaltunk, tehát a 'Csengődi' rezisztens szülőnél nagyobb ellenállóképességet mutatott (25. ábra).



23. ábra A kiválasztott meggy hibridek spontán szabadföldi fertőzése *M. laxa* gombával (Érd-Elvira major, 2010-2012).



24. ábra Szabadföldi spontán fertőzés mértéke a 9/79-80-as fogékony hibriden

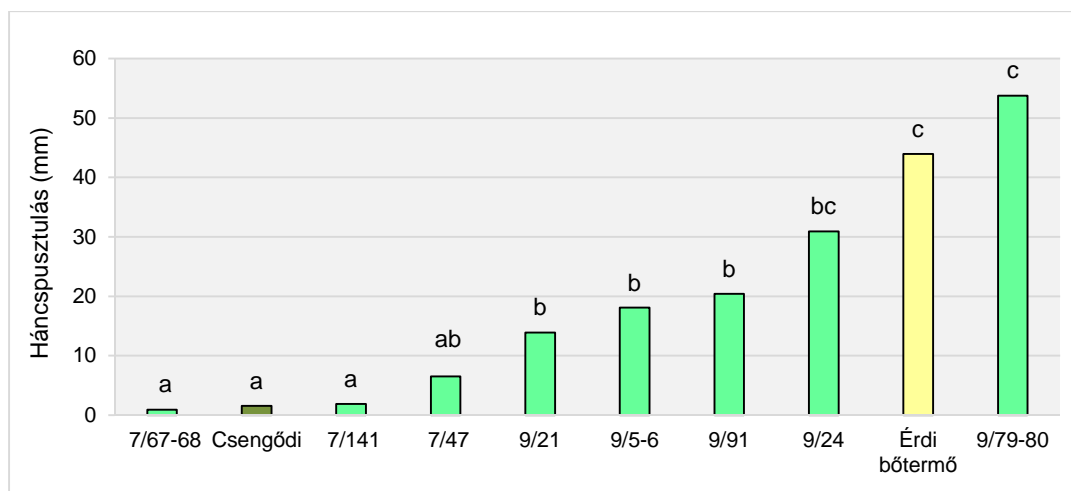


25. ábra Szabadföldi spontán fertőzés mértéke a 7/67-68-as ellenálló hibriden

4.6. Szabadföldi mesterséges fertőzések

A szabadföldi mesterséges fertőzések hatására legnagyobb mértékű vesszőpusztulást a 9/79-80-as hibridnél tapasztaltunk, megfertőződött vesszőin átlagosan 50 mm-t

meghaladó háncspusztulást mértünk. Az 'Érdi bőtermő' fajta esetében átlagosan 44 mm volt a háncspusztulás mértéke. A 9/24-es hibrid háncspusztulásának mértéke 30,9 mm-es volt, a 9/5-6-os és a 9/91-es hibridek háncspusztulásának mértéke pedig átlagban 20 mm körül mozgott. A 9/21-es hibrid esetében még 10 mm fölötti volt az elhalás mértéke, azonban a 7/47-es, 7/141-es, 7/67-68-as hibridek és a 'Csengődi' fajta esetében 10 mm alatti vesszőpusztulást mértünk. Tolerancia szempontjából kiemelkednek a 7/67-68-as és a 7/141-es hibridek, melyek az ellenálló apai szülőfajttal (1,5 mm-es vesszőpusztulás) közel megegyező értékeket mutattak (26. ábra).

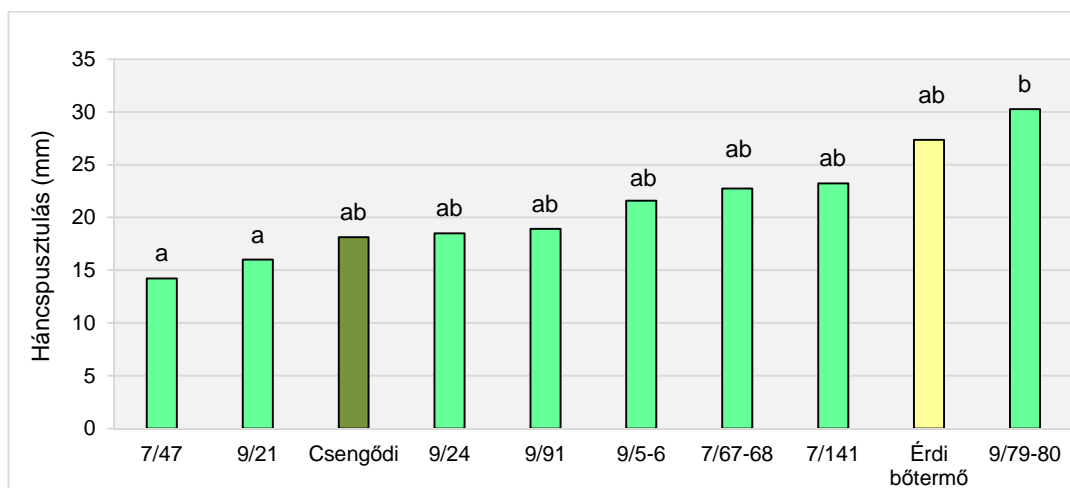


26. ábra A kiválasztott meggy hibridek mesterséges szabadföldi fertőzése *M. laxa* gombával (Érd-Elvira major, 2011-2014)

4.7. Laboratóriumi fertőzések

A *M. laxa* fertőzéssel szembeni ellenállóképesség további vizsgálata céljából a szülőfajtákon és a kiválasztott hibrideken elvégeztük a mesterséges laboratóriumi fertőzéseket is (27. ábra). A kórokozó számára biztosított optimális körülmények között extrém fertőzések tapasztaltunk. A provokatív fertőzések hatására erőteljes vesszőfertőzés volt a hibrideken és a szülőfajtákon egyaránt, de a kísérletekből jól látszott a szülőfajták és hibridjeik közötti eltérő fogékonyság. Az 'Érdi bőtermő' fajta ismét a legérzékenyebb csoportba került 27,3 mm-es átlagos háncspusztulással, nála csak 9/79-80-as hibrid bizonyult fogékonyabbnak 30,3 mm-es háncspusztulással (28. ábra). Fogékonyság szempontjából az 'Érdi bőtermő' és a 'Csengődi' fajta közé sorolhatóak a 7/141-es, 7/67-68-as, 9/5-6-os, 9/91-es és 9/24-es hibridek, melyek közül a 9/24-es és a 9/91-es hibridek az 'Érdi bőtermő' fajtánál már szignifikánsan kisebb fogékonyságúak voltak. Háncspusztulásuk mértéke 20 mm alatti, tehát a 'Csengődi' fajtával közel azonos volt. A hibridek közül két kombináció (9/21, 7/47)

fertőzöttségének mértéke kisebb volt, mint a 'Csengődi' fajtáé. Közülük szignifikánsan a 7/47-es hibrid bizonyult a legellenállóbbnak (29. ábra).



27. ábra A kiválasztott meggy hibridek *M. laxa* izolátummal történő mesterséges laboratóriumi fertőzésének mértéke három kísérleti év átlagában (2010-2012)



28. ábra Mesterséges fertőzés hatására kialakuló nekrozis a 9/79-80-as fogékony hibriden



29. ábra Mesterséges fertőzés hatására kialakuló nekrozis a 7/47-es ellenálló hibriden

4.8. Endogén vegyületek vizsgálata

Az endogén vegyületek vizsgálatait céljaikat tekintve két csoportba oszthatók.

- Homeosztázisban végzett fajta- és hibrid-összehasonlító vizsgálatok a *M. laxa* fertőzéssel szembeni betegségellenállóság és a választott endogén vegyületek mennyisége közötti összefüggés tanulmányozása céljából
- A *M. laxa* fertőzés hatásának nyomonkövetése az időfüggő válaszreakciók vizsgálata céljából, endogén vegyületek mennyiségváltozásának mérésével

4.8.1. Homeosztázisban végzett fajta- és hibrid-összehasonlítás

A NAIK Gyümölcsstermesztési Kutatóintézet - Érdi Kutató Állomásán több, mint 20 éve folyó meggy keresztezéses nemesítési program tapasztalatai alapján, in

vivo szabadföldi spontán fertőzésekkel, kóréletteni megfigyelésekkel jól elkülöníthetők a fajták és hibridek betegség-ellenállóságuk alapján.

Számos - túlnyomórészt abiotikus stressz-hatással kapcsolatos - publikált eredmény igazolta, hogy a szénhidrátok szerepet játszanak különböző stressz-válaszokban. A Genetika és Növénynevelés Tanszéken is több évtizede folyik az abiotikus stressz-hatások mellett elsősorban különböző gazda-patógén kapcsolatok vizsgálata annak a kérdésnek a megválaszolása céljából, hogy található-e összefüggés adott fajon belül a fajták betegség-ellenállósága és a különböző növényi szövetek szénhidrát, metil-donor vegyület, illetve endogén formaldehid tartalma között.

Vizsgálataink tervezésénél, a meggy-*M. laxa* kapcsolat tanulmányozásánál ezekre az eredményekre és tapasztalatokra támaszkodtunk. A vizsgálatainkat a fertőzési kísérletekbe vont fajtákon (2 db) és hibridjeiken (8 db) végeztük. Egy hibrid (9/79-80) kivételével mindegyik hibrid ellenállóbbnak bizonyult a betegséggel szemben az 'Érdi bőtermő' fajtához viszonyítva, azonban közöttük jelentős ellenállósági szint eltéréseket tapasztaltunk. A továbbiakban ezért azokat a hibrideket, melyek a szabadföldi mesterséges fertőzések alapján az Érdi bőtermőhöz viszonyítva 40%-ot meghaladó fertőződést mutattak (9/5-6, 9/91, 9/24, 9/79-80) fogékonyak, 40% alatti fertőződés esetén ellenállónak (7/47, 7/141, 7/67-68, 9/21) tekintettük.

4.8.2. Szénhidrátok vizsgálata homeosztázisban

Két hazai meggyfajtát ('Érdi bőtermő' és 'Csengődi') és utódnemzedékeiket hasonlítottuk össze a leveleikben, valamint a hánccszöveikben mérhető szénhidrátok mennyiségmérésével.

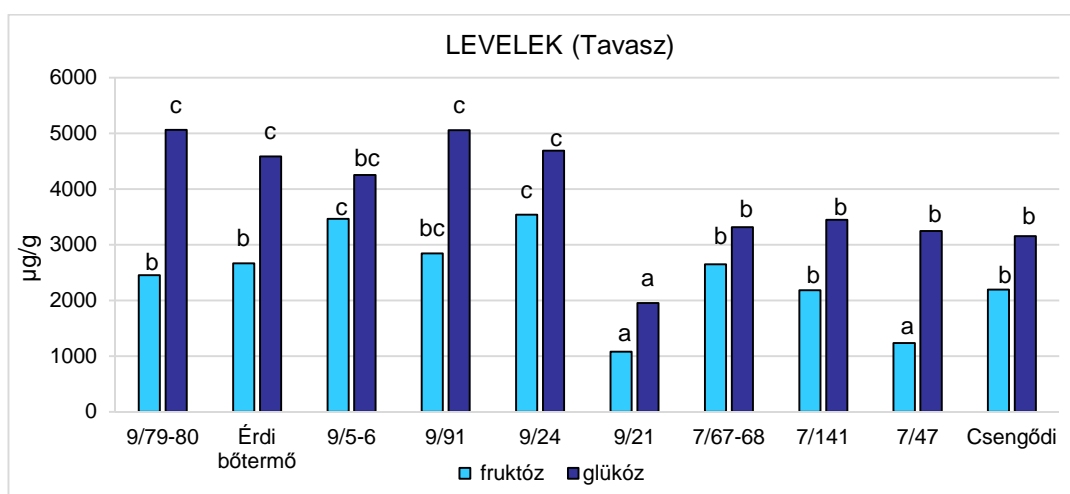
A szénhidrátok vizsgálatát az 'Érdi bőtermő' és 'Csengődi' fajtákon, a szabadföldi mesterséges fertőzések alapján 4 fogékony (9/79-80, 9/5-6, 9/91, 9/24), valamint 4 ellenálló (9/21, 7/141, 7/67-68, 7/47) hibriden végeztük. A "fertőzéses szelekció" eredményei alapján a betegségre legfogékonyabbnak a 9/79-80 jelű hibridet, míg legellenállóbbnak a 7/67-68-as hibridet nyilvánítottuk. Annak a kérdésnek a megválaszolása volt a célunk, hogy a vizsgált meggy genotípusok esetében mutatkozik-e összefüggés a különböző növényi részeikben mérhető szénhidrátok mennyisége és a *M. laxa* fertőzéssel szembeni ellenállóságuk között. A vizsgálatokkal kapott eredményeinket bemutató valamennyi ábránkon a növekvő betegség-ellenállóság sorrendjében szerepelnek a szülők és hibridjeik.

Az évente ismételt mesterséges fertőzések eredményei alapján kiválasztott és rangsorolt, egymástól jelentősen eltérő ellenállósági szinteket képviselő genotípusok

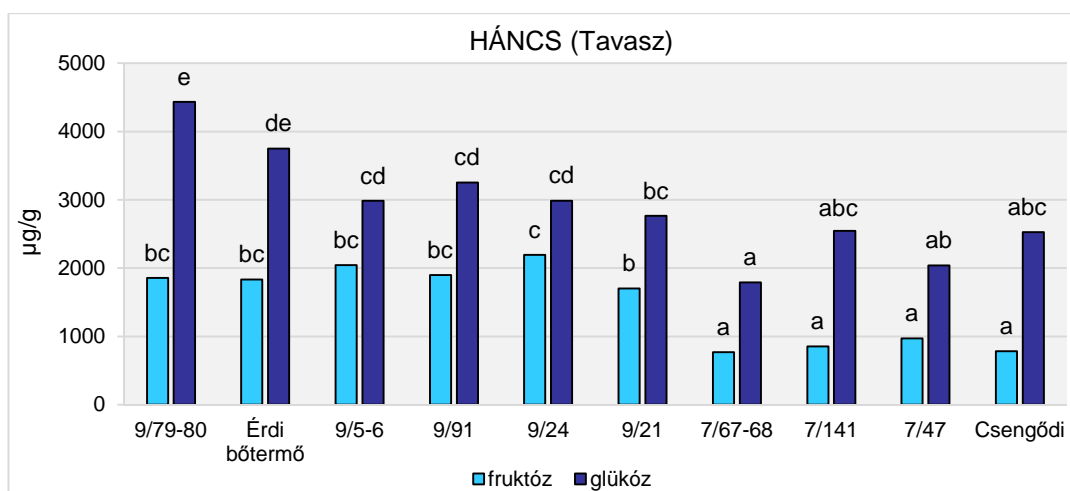
homeosztázisban mért szénhidrát mennyiségeit a 30-40. ábrák mutatják be. Az összehasonlító vizsgálatokat a 2015 és 2016-ban a vegetáció három időszakában végeztük el. A tavaszi (május) levél és hancs minták vizsgálati eredményei az 30-35. ábrákon, a nyári (július) mintáké az 36-39. ábrákon, a téli (december) hancs mintáké pedig a 40. ábrán láthatók.

A vizsgált növényi mintákban glükózt, fruktózt, szacharózt tudunk reprodukálhatóan detektálni. A tavasszal gyűjtött mintákban ezen kívül xilózt, míg a télen gyűjtöttekben raffinózt is mértünk.

A tavasszal elvégzett mérések eredményei, - elsősorban a levelek esetében - jól elkülöníthető különbségeket mutatnak a glükóz mennyisége alapján a fogékony és az ellenálló genotípusok között (30. ábra).



30. ábra 'Érdi bőtermő' és 'Csengődi' meggyfajták és hibridjeik levélszövetében homeosztázisban mérhető glükóz és fruktóztartalom tavasszal (május)



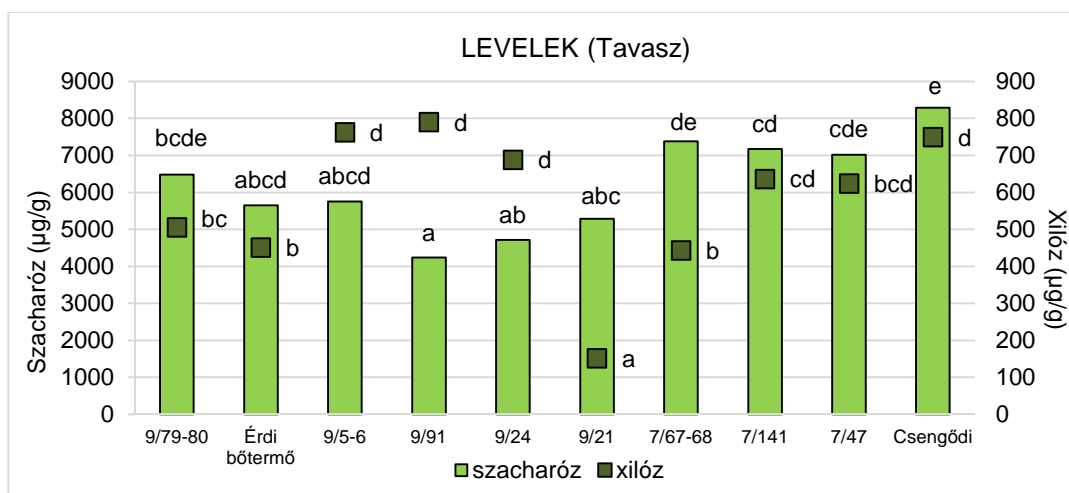
31. ábra 'Érdi bőtermő' és 'Csengődi' meggyfajták és hibridjeik hancsszövetében homeosztázisban mérhető glükóz- és fruktóztartalom tavasszal (május)

Tavasszal a levelekben, mindkét fajtára és hibridre vonatkozathatóan nagyobb a glükóz és 2 hibrid kivételével (9/21 és 7/47, ahol közel megegyező) a fruktóz

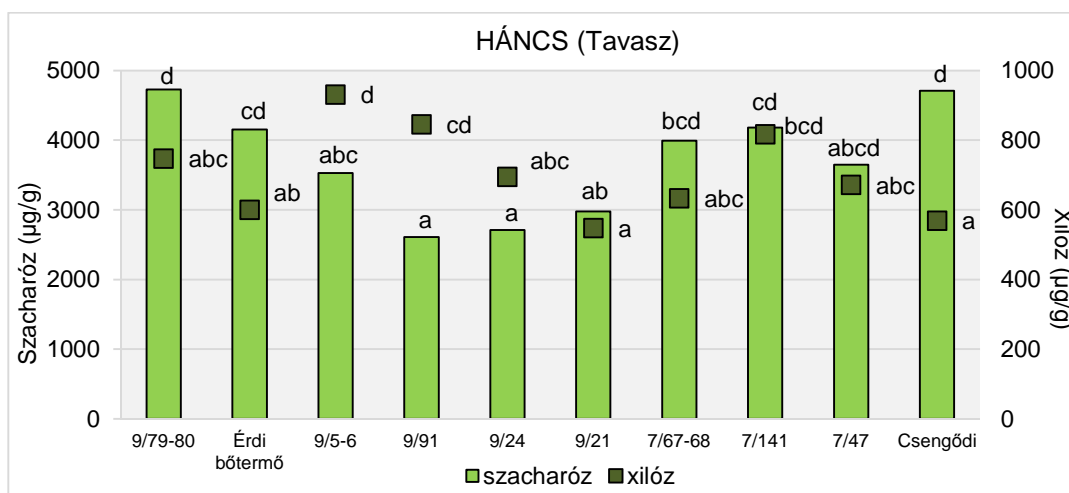
menyisége, mint a hánccs-szövetekben (30-31. ábra). A levelekben elsősorban a glükóz koncentrációja mutat összefüggést a betegség-ellenállósággal: a fogékony fajtában és hibridekben mennyisége szignifikánsan magasabb, mint az ellenállóknban.

A hánccsszövetekben is csökkenést mutat a glükóz mennyisége az ellenállóság növekedésével, de szignifikáns mennyiségi különbségek és összefüggés a fruktóz koncentrációval látható: a fogékony fajtában és hibridekben mennyisége közel duplája az ellenállóknban mért értékeknek (31. ábra).

A glükóz és fruktóz mellett szacharózt és xilózt tudunk még mennyiségileg és minőségileg detektálni a vizsgált tavaszi mintákban (32. ábra).



32. ábra 'Érdi bőtermő' és 'Csengődi' meggyfajták és hibridjeik levélszövetében homeosztázisban mérhető szacharóz- és xilóztartalom tavasszal (május)

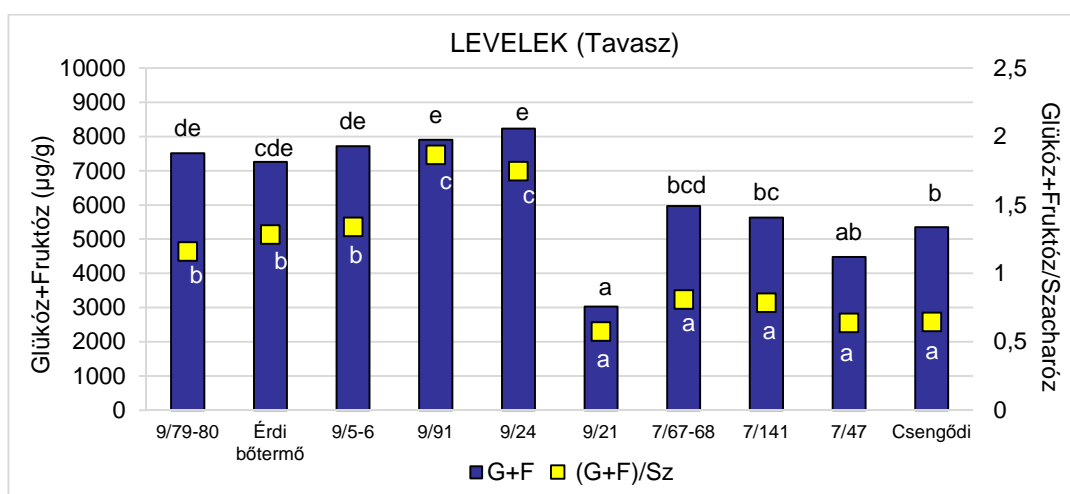


33. ábra Összehasonlítás a meggyfák hánccsszövetében homeosztázisban mérhető szacharóz- és xilóztartalom alapján, tavaszi (május) mintákban

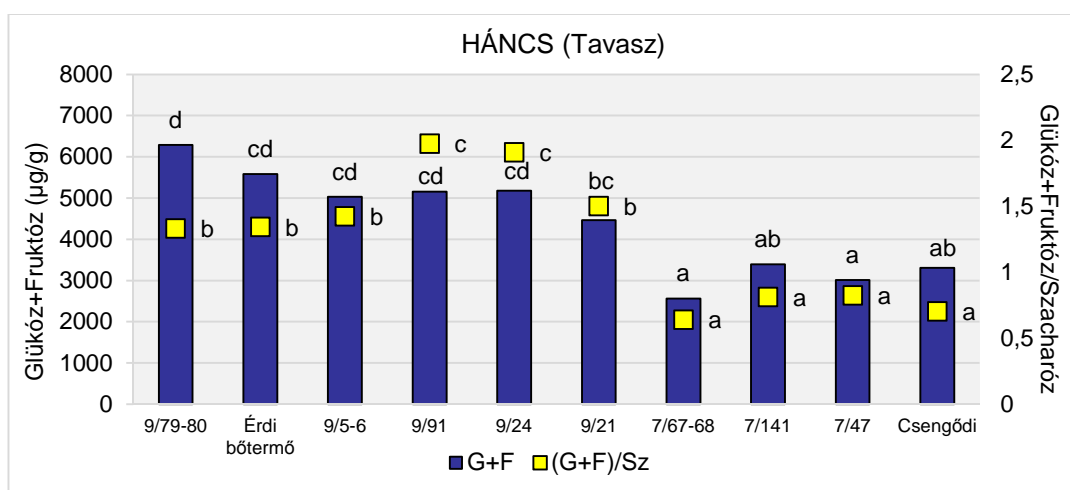
A májusi levelekben minden fajtára és hibridre vonatkoztathatóan magasabb szacharóz koncentrációkat mértünk, mint a hánccs szövetekben (32-33. ábra). A xilóz mennyiségével kapcsolatosan ilyen összefüggés nem figyelhető meg.

A fogékony fajta és hibridek többségében a szacharóz koncentráció alacsonyabb, mint az ellenállók leveleiben, míg a hánccszövetekben nem látható összefüggés. A xilóz mennyisége méréseink alapján nem mutat összefüggést a betegség-ellenállósággal.

A levelekben mért glükóz és fruktóz együttes mennyisége szintén jól mutatja azt az összefüggést, hogy a fogékony fajta és hibridek nagyobb mennyiségben tartalmazzák ezeket a szénhidrátokat, mint az ellenállók. A hánccs esetében is látható ez az összefüggés. Összehasonlítva a két monoszacharid és a szacharóz mennyiségi arányát az látható, hogy ez az arányszám a fogékony fajta és hibridek leveleiben szignifikánsan nagyobb, mint az ellenállókéban. Ez az összefüggés a hánccs vizsgálatoknál is megmutatkozik (34-35. ábra).

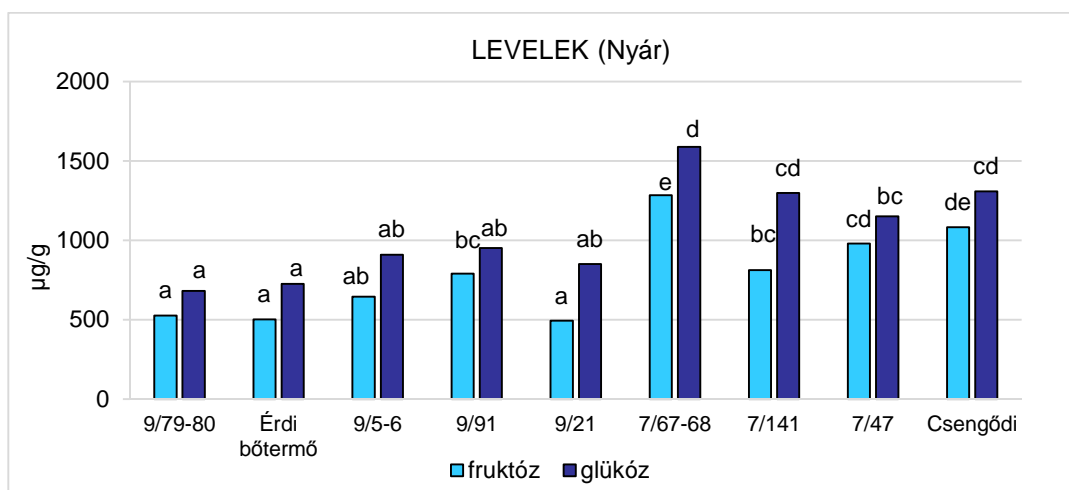


34. ábra A levelek homeosztázisban mérhető összesített glükóz- és fruktóztartalma (G+F), és a monoszacharidok szacharózhhoz viszonyított mennyiségi aránya (G+F/SZ) tavasszal



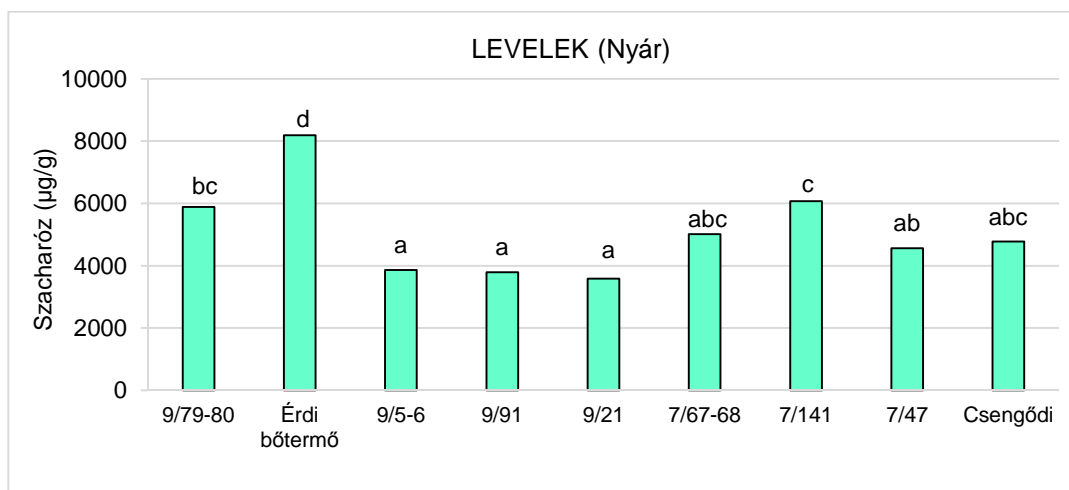
35. ábra A hánccs-szövetek homeosztázisban mérhető összesített glükóz és fruktóz tartalma (G+F), és a monoszacharidok szacharózhhoz viszonyított mennyiségi aránya (G+F/SZ), tavasszal

Nyáron (júliusban) megismételtük a vizsgált genotípusok leveleinek fertőzésmentes állapotban történő összehasonlító vizsgálatát. A 2015-ös nyári időszak rendkívül száraz és extrém meleg volt. Kísérleti növényeink hibrid parcellában találhatóak, sűrű térállásban (6 x 1,5 m). A vizsgálati időszak alatt többféle abiotikus stresszhatás (magas hőmérséklet, szárazság, UV sugárzás) is érte a növényeket, melyek feltételezéseink szerint egy megváltozott egyensúlyi állapotot eredményeztek a növényekben.



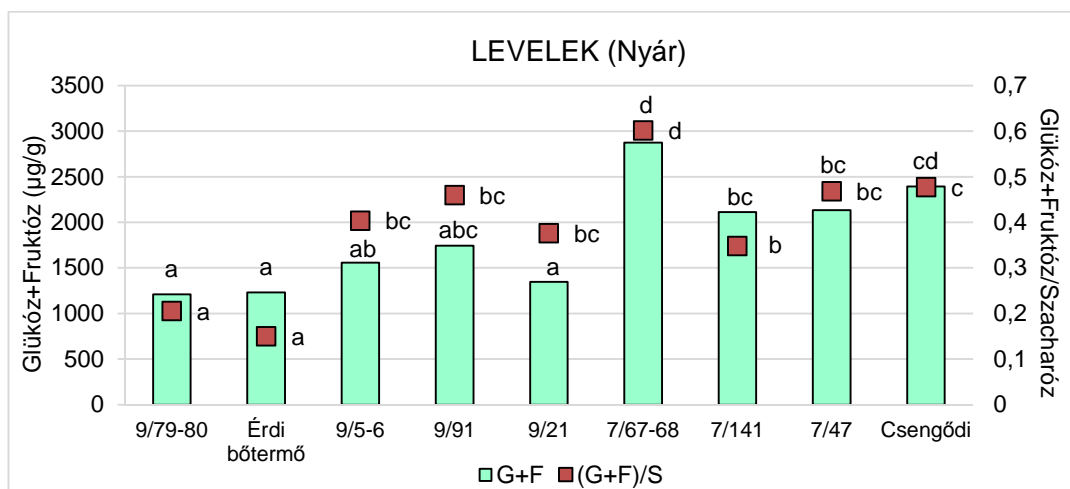
36. ábra 'Érdi bőtermő' és 'Csengődi' meggyfajták és hibridjeik levélszövetében homeosztázisban mérhető glükóz és fruktóztartalom nyári (2015. július) vizsgálat során

A nyáron gyűjtött minták vizsgálata alapján azt tapasztaltuk, hogy a fogékony fajta és hibridek leveleiben mérhető glükóz és fruktóz mennyisége jelentősen, szignifikáns mértékben csökkent a tavaszi értékekhez viszonyítva. Az ellenálló fajták leveleinek glükóz és fruktóz tartalma is csökkent, de kisebb arányban. További megfigyelés, hogy az érzékeny és ellenálló fajták egymáshoz viszonyított glükóz és fruktóz mennyisége ellentétes tendenciát mutat a tavaszi állapothoz viszonyítva (36. ábra).



37. ábra 'Érdi bőtermő' és 'Csengődi' meggyfajták és hibridjeik levélszövetében homeosztázisban mérhető szacharóztartalom nyári (2015. július) vizsgálat során

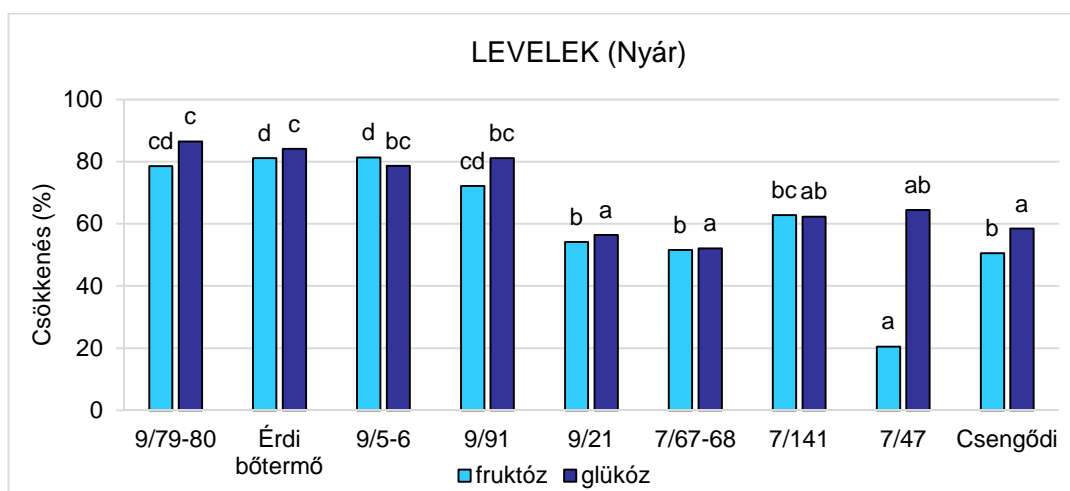
A vizsgált időszakban (július) az 'Érdi bőtermő' fajta kivételével a glükóz, valamint fruktóz koncentrációkhoz hasonlóan csökkent szacharóz mennyiséget mértünk a tavaszi értékekhez viszonyítva (37. ábra).



38. ábra A levél szövetek homeosztázisban mérhető összesített glükóz és fruktóz tartalma (G+F), és a monoszacharidok szacharózhoz viszonyított mennyiségi aránya (G+F/SZ) nyári (2015. július) mintákban

Összehasonlítva a monoszacharidok és a szacharóz mennyiségi arányát, szignifikáns eltérések csak két szélsőértékben tapasztalhatók, azaz legalacsonyabb a fogékony anyai szülőnél, valamint a legfogékonyabb hibridje esetében, a legmagasabb pedig a legnagyobb ellenállóságot mutató hibrid esetében volt (38. ábra).

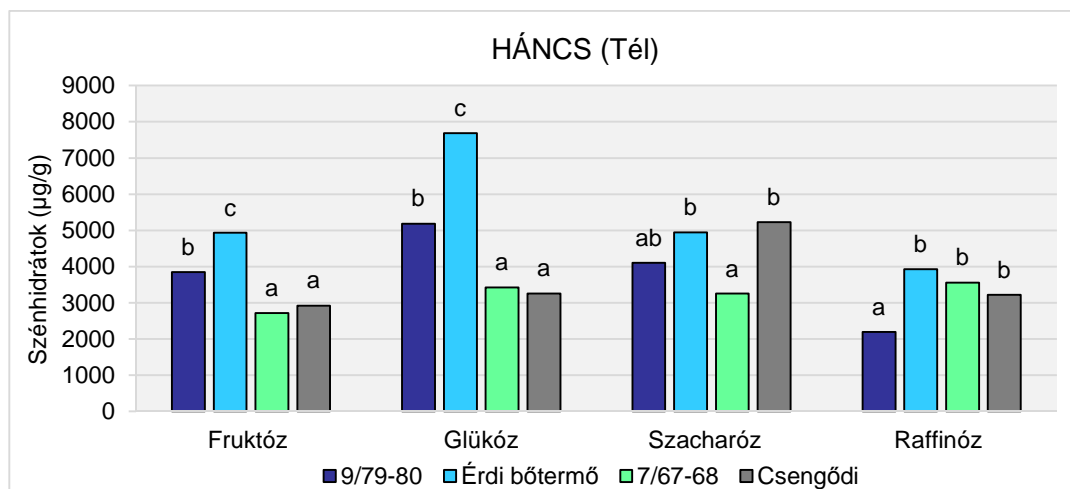
A vizsgálat idején (2015. július) a fogékony genotípusokban a monoszacharidok drasztikus csökkenése mérhető a tavaszi állapothoz viszonyítva. A rezisztens fajtákban is csökkenést tapasztaltunk, azonban kisebb mértékűt (39. ábra).



39. ábra A vizsgált genotípusok nyári, homeosztázisban mérhető monoszacharidjainak a tavaszi adatokhoz viszonyított %-os csökkenése

A homeosztázisban történő összehasonlítást, hancsszövetek vizsgálatával elvégeztük a téli (december) nyugalmi időszakban is. Fertőzésmentes állapotban a

fruktóz és glükóz tartalom alapján szignifikánsan elkülönülnek a fogékony és az ellenálló genotípusok. Az eddigi vizsgálatokkal összhangban a fogékony genotípusok esetében szignifikánsan magasabb glükóz és fruktóz tartalmat mértünk (40. ábra).



40. ábra 'Érdi bőtermő' és 'Csengődi' szülőfajták, valamint legfogékonyabb (9/79-80) és legellenállóbb (7/67-68) hibridjeik háncs szövetében mérhető szénhidrátok mennyisége téli (december) mintákban.

4.8.3. A szénhidrátok időfüggő mennyiségváltozása *Monilinia laxa* fertőzés hatására

hatására

A tavasszal - az aktuális környezeti hatások ismeretében stresszmentes állapotot feltételezve - végzett, homeosztázisban történt vizsgálatok eredményei alapján, a különböző ellenállósági szintet mutató fajták és hibridjeik jól elkülöníthetők a leveleikben és a háncsszöveteikben mérhető szénhidrátok, különösképpen a glükóz, és a glükóz+fruktóz, együttes mennyisége alapján. A nemesítési tapasztalatok mellett ezeket a vizsgálati eredményeket is figyelembe véve 2014 nyarán (július) – szélsőségektől mentes, a meggyfák és a *M. laxa* kórokozó számára egyaránt „ideálisnak” tekinthető időjárási viszonyok mellett - mesterséges vesszőfertőzéseket végeztünk, a szülőpárokon valamint a legnagyobb ellenállóképességet, illetve fogékonyságot mutató hibrideken. A két fogékony ('Érdi bőtermő', 9/79-80), valamint a két ellenálló ('Csengődi', 7/67-68) fajta, illetve hibrid a betegségellenállósági szint szélső értékeit képviselik, ezért a fertőzés hatását ezeken a genotípusokon vizsgáltuk. A hibrideken 19, a fajtákon 15 napig követtük nyomon a szénhidrátok időfüggő mennyiségváltozásaiban megnyilvánuló válaszreakciókat. Kezdetben a kontroll mellett, a fertőzést követően 1, 2, 3, 6, 12, 24 óra múlva történtek a mintavételek, amivel a védekezési válasz korai, alarm fázisban történő megnyilvánulását tanulmányoztuk. Az 1. napot követően a 2., 3., 11., 15. és a 19. napon gyűjtöttünk

mintákat, melyek vizsgálatával a válaszreakció későbbi szakaszát, a normalizációs fázist terveztük nyomon követni.

4.8.3.1. Korai válaszreakciók

Publikált eredmények alapján (SÁRDI 1994, SÁRDI et al. 2006) korai válaszreakciónak a fertőzést követő 24 órán belüli változásokat tekintettük. A szénhidrátok időfüggő mennyiség-változásával nyomon követett válaszreakciók vizsgálata folyamán glükózt, fruktózt és szacharózt tudunk reprodukálhatóan detektálni a fertőzött hánccszövetekben. A fruktóz és szacharóz koncentrációk időfüggő változása nem mutatott a fogékony és rezisztens csoportok válaszainak jellemzésére alkalmas eredményeket ennél a kísérletnél, ezért ezeknek a szénhidrátoknak további vizsgálata szükséges esetleges következtetések levonásához (4. táblázat).

4. táblázat: Fruktóz és szacharóz tartalom változása *M. laxa* kórokozóval szembeni korai válaszreakció során

	Érdi bőtermő		9/79-80		Csengődi		7/67-68	
	Fruktóz (µg/g)	Szacharóz (µg/g)	Fruktóz (µg/g)	Szacharóz (µg/g)	Fruktóz (µg/g)	Szacharóz (µg/g)	Fruktóz (µg/g)	Szacharóz (µg/g)
kontroll	672,42b	3980,41a	1499,56c	2703,06a	1826,85e	5223,61b	864,72b	4769,01b
1. óra	1606,95d	5185,83a	1012,65ab	2678,68a	1185,23cd	4360,03b	1052,17bc	3371,62a
2. óra	1204,70c	5315,66a	771,04a	2295,12a	1253,79d	4385,02b	1146,41c	3208,34a
3. óra	1063,76c	4943,05a	963,72a	2853,71a	774,34b	5276,58b	1314,52c	3502,72a
6. óra	427,28a	6800,73b	1053,03ab	2812,23a	831,91bc	5112,07b	1598,62d	2913,37a
12. óra	215,66a	4992,99a	1479,68c	4107,35b	729,95b	3035,19a	296,18a	3453,85a
24. óra	413,55a	4292,33a	1290,36bc	2637,19a	360,80a	3072,94a	355,56a	3154,12a

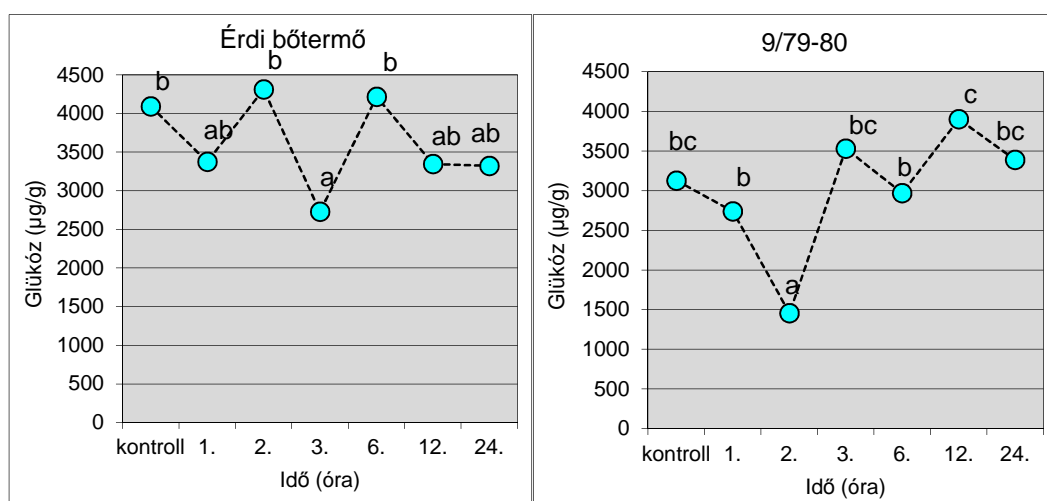
A fogékony ('Érdi bőtermő', 9/79-80-as hibrid) és rezisztens ('Csengődi', 7/67-68-as hibrid) genotípusok *M. laxa* fertőzés hatására adott, a glükóz szintjének változásával követett válaszai közötti eltéréseket saját vizsgálataink alapján is elsősorban a korai, - a fertőzést követő 24 órán belüli - változások mutatják.

A kontroll értékek összehasonlítása alapján a fogékony genotípusokban mérhető glükóz szint jelentősen meghaladja a rezisztenseknél detektált értékeket, tehát megerősítik a fajta-összehasonlításnál kapott összefüggéseket.

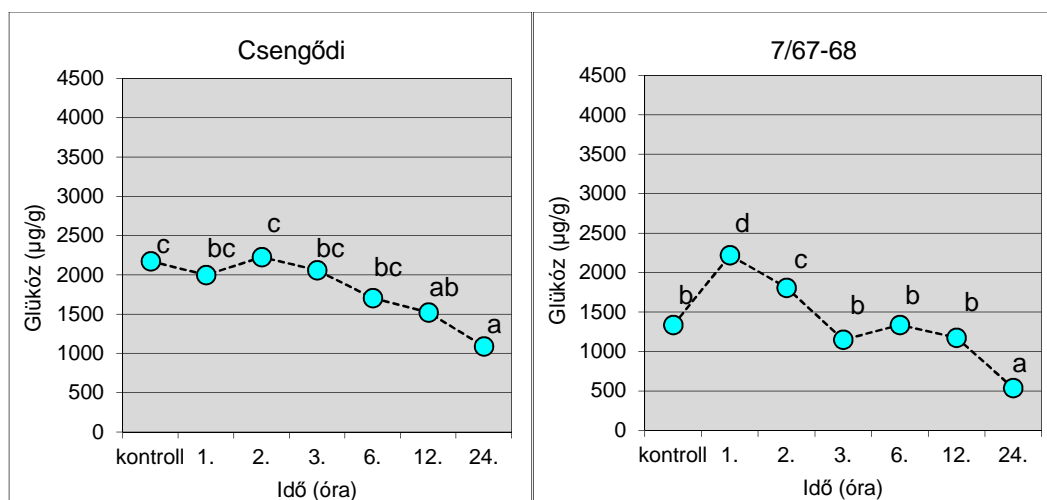
Az eredmények alapján az is megállapítható, hogy a betegségellenállósággal összefüggő válaszreakciók a glükóz szint változás alapján követhetők. A glükóz koncentrációjának időfüggő változásait a 41-42. ábrák mutatják. A fogékony genotípusoknál a fertőzést követő 1. órában a glükóz koncentrációja csökkenést mutat, azt követően ciklikusan változik. A 24. órában az 'Érdi bőtermő' koncentrációja alacsonyabb, a fogékony hibridnél hasonló, mint a kontroll érték (41. ábra).

A rezisztens genotípusok esetén a fertőzést követően az 1. órában a glükóz szintje nem változik szignifikánsan a 'Csengődinél', a rezisztens hibridnél azonban a fogékonynál tapasztaltnal ellentétben növekedést mutat, ezt követően mindkét esetben csökkenést detektáltunk. A 24. órás mintákban a glükóz mennyisége jelentősen kisebb (kevesebb, mint a fele) a kontroll értéknek (42. ábra).

A különböző ellenállósági csoportokon belüli korreláció vizsgálat eredményei alapján a glükóz változásban lineáris korrelációt csak az ellenálló csoportnál tudtunk kimutatni, mivel tagjainak ellenállósági szintje közel azonos volt. A fogékony genotípusok esetében az időfüggő glükózváltozás tendenciáiban figyelhető meg a hasonlóság, szignifikáns korrelációt nem tudtunk kimutatni, mivel fertőzés kezdeti szakaszában az „alarm” fázis során a fogékony genotípusok kevésbé képesek alkalmazkodni a kórokozó által indukált stresszkörülményekhez.



41. ábra A fogékony 'Érdi bőtermő' fajta és a fogékony 9/79-80-as hibrid *M. laxa* kórokozóval szembeni korai válaszreakciója a hánccszövet glükóz mennyiség-változása alapján



42. ábra Az ellenálló 'Csengődi' fajta és az ellenálló 7/67-68-as hibrid *M. laxa* kórokozóval szembeni korai válaszreakciója a hánccszövet glükóz mennyiség-változása alapján

4.8.3.2. A normalizációs fázis vizsgálata

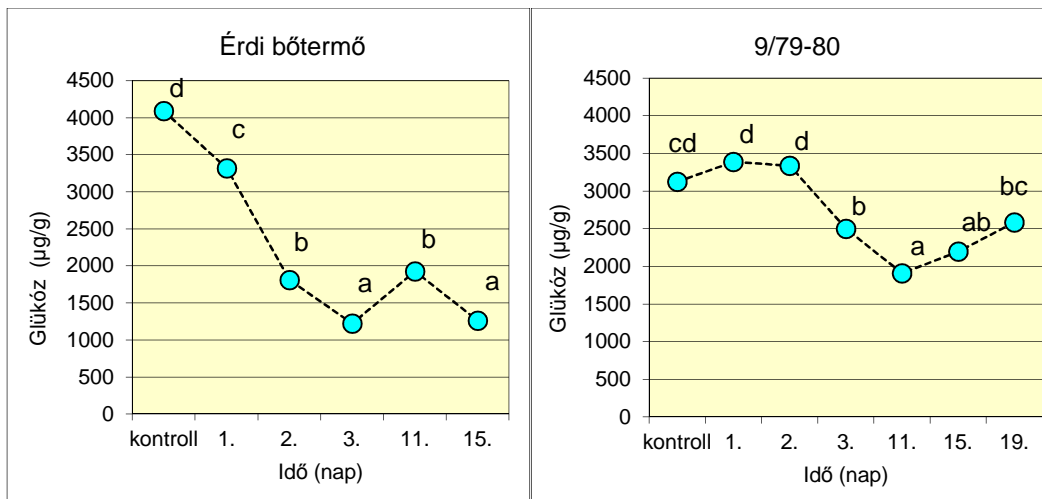
Az eddigi vizsgálatok a növények korai, biotikus stresszel szembeni válaszreakcióira, az alarm fázisban bekövetkezett szénhidrát összetétel változásának mérésére irányultak. A kórfolyamat későbbi alakulását nagyban meghatározza, hogy a fertőzött növény milyen gyorsan képes reagálni a behatoló kórokozóra. Ennek felderítése érdekében kiterjesztettük az időfüggő vizsgálatainkat 2, 3, 11, 15, valamint a hibridek esetén 19 napra.

A legfogékonyabb genotípus esetében látható hánccszövet elhalás már a 3. napon megjelent, azonban a rezisztens genotípusok esetében még a 19. napon sem tapasztaltunk nektrózist.

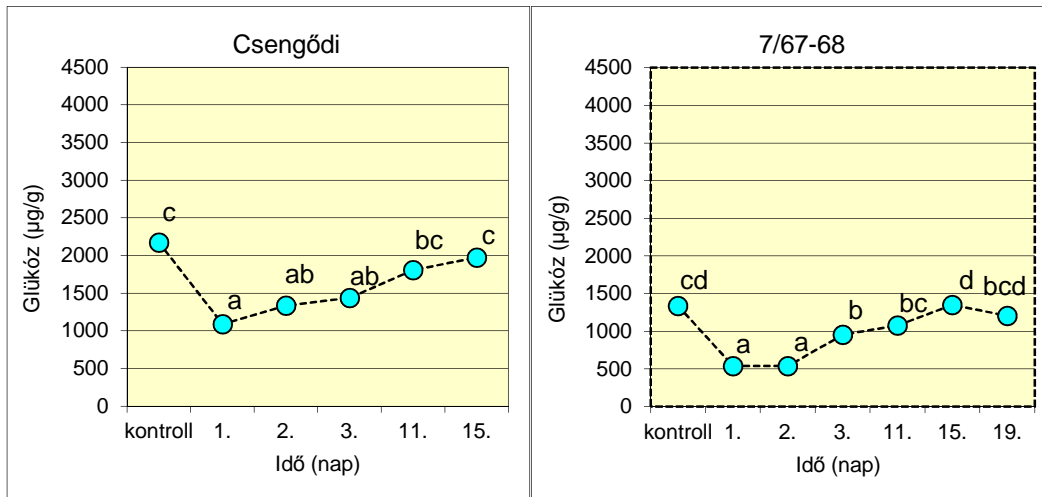
A glükóz mennyiség-változásában megmutatkozó válasz későbbi szakaszában, - kiemelve a glükóz koncentráció-változását -, a fogékony fajtánál a harmadik napon, a fogékony hibridnél egy mintavételi időponttal később mértünk glükóz minimumot. A két mintavétel közötti időintervallum olyan nagy, hogy ezek a megfigyelések következtetések levonására nem alkalmasak. A fertőzést követő 15. napon gyűjtött mindkét fogékony mintában szignifikánsan alacsonyabb glükóz szintet detektáltunk, mint a kontroll érték (43. ábra).

A rezisztens fajtánál és hibridnél a fertőzést követő 1. nap után minimumot mutat a glükóz mennyisége, ezt követően folyamatos emelkedést detektáltunk. A 15. napon a glükóz szintje megközelíti a kontroll értéket (44. ábra).

A különböző ellenállósági csoportokon belüli korreláció vizsgálat eredményei alapján lineáris korrelációt csak az ellenálló csoportban tudtunk kimutatni. Az, hogy a legfogékonyabb genotípusnál már a 3. napon megjelent a hánccszövet elhalás, magyarázata lehet annak, hogy a fogékony csoportnál nem találtunk hasonlóan szoros összefüggést.



43. ábra A fogékony 'Érdi bőtermő' fajta és a fogékony 9/79-80-as hibrid *M. laxa* kórokozóval szembeni későbbi, időfüggő válaszreakciója a hánccsszövet glükóz mennyiségváltozás alapján



44. ábra Az ellenálló 'Csengődi' fajta és az ellenálló 7/67-68-as hibrid *M. laxa* kórokozóval szembeni későbbi, időfüggő válaszreakciója a hánccsszövet glükóz mennyiségváltozás alapján

A fruktóz és szacharóz koncentrációk időfüggő változása ebben az esetben sem mutatott a fogékony és rezisztens genotípusokkal összefüggésbe hozható eredményeket, ezért ezeknek a szénhidrátoknak további vizsgálata szükséges esetleges következtetések levonásához (5. táblázat).

5. táblázat: Fruktóz és szacharóz tartalom alakulása *M. laxa* kórokozóval szembeni normalizációs fázis során

	Érdi bőtermő		9/79-80		Csengődi		7/67-68	
	Fruktóz (µg/g)	Szacharóz (µg/g)	Fruktóz (µg/g)	Szacharóz (µg/g)	Fruktóz (µg/g)	Szacharóz (µg/g)	Fruktóz (µg/g)	Szacharóz (µg/g)
kontroll	672,4b	3980,4ab	1499,6b	2703,1b	1826,9c	5001,25c	864,7b	4769,0d
1. nap	413,5a	4292,3ab	1290,0ab	2637,2b	360,8a	3072,9a	355,6a	3154,1b
2. nap	940,2c	5540,8b	1243ab	3001,1b	922,9b	3667,5ab	415,3a	3938,6c
3. nap	1002cd	3375,0a	1107,2a	2450,5ab	1413,3c	4440,3bc	925,1b	1860,7a
11. nap	897,8c	5217,3b	1300,8ab	1702,3a	2351,1d	4085,4abc	845,4b	3204,5b
15. nap	1167,1d	5112,8b	1443,591b	2871,5b	2949,7e	4246,5abc	1437,4c	3792,3bc
19. nap	-	-	1515,2b	3142,6b	-	-	1756,4d	3459,8bc

4.8.3.3. Téli időszakban végzett mesterséges fertőzés hatása

A homeosztázisban és a fertőzés hatására bekövetkező időfüggő szénhidrát mennyiség-változásainak tanulmányozására irányuló kísérleteink szabadföldön, *in vivo* történtek, képet adva a növények kórokozóval szembeni, természetes körülmények között, aktív állapotban mutatott válaszreakcióiról. A téli időszakban (december) végzett laboratóriumi *in vitro* mesterséges vesszőfertőzésekkel arra a kérdésre kerestük a választ, hogy nyugalmi időszakban is megmutatkoznak-e az előző vizsgálatoknál tapasztalt összefüggések?

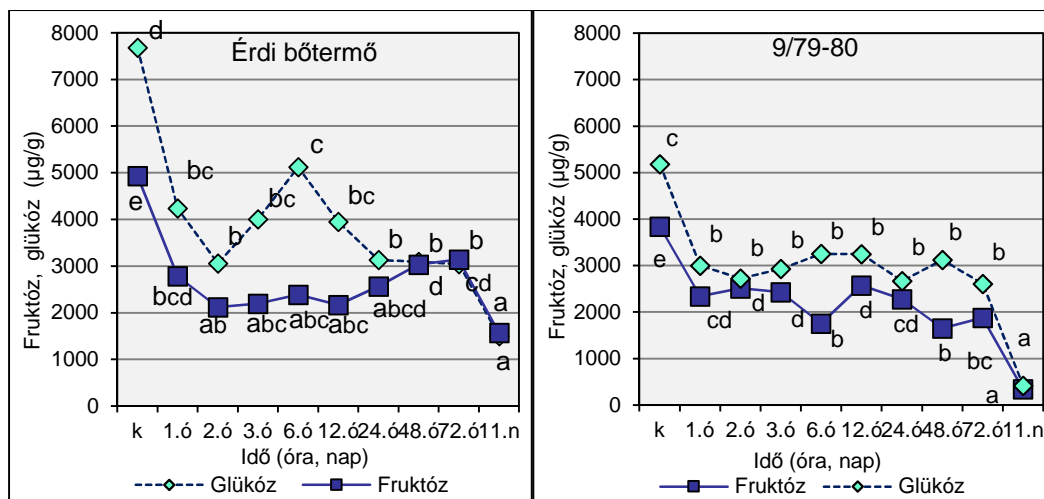
A télen gyűjtött mintákban a glükóz, fruktóz és szacharóz mellett raffinózt is tudunk detektálni. A szacharóz és a raffinóz koncentrációk időfüggő változása nem mutatott a fogékony és rezisztens genotípusokkal összefüggésbe hozható eredményeket ennél a kísérletnél, ezért ezeknek a szénhidrátoknak további vizsgálata szükséges esetleges következtetések levonásához.

6. táblázat: Szacharóz és raffinóz tartalom változása a téli időszakban végzett *in vitro* fertőzés hatására

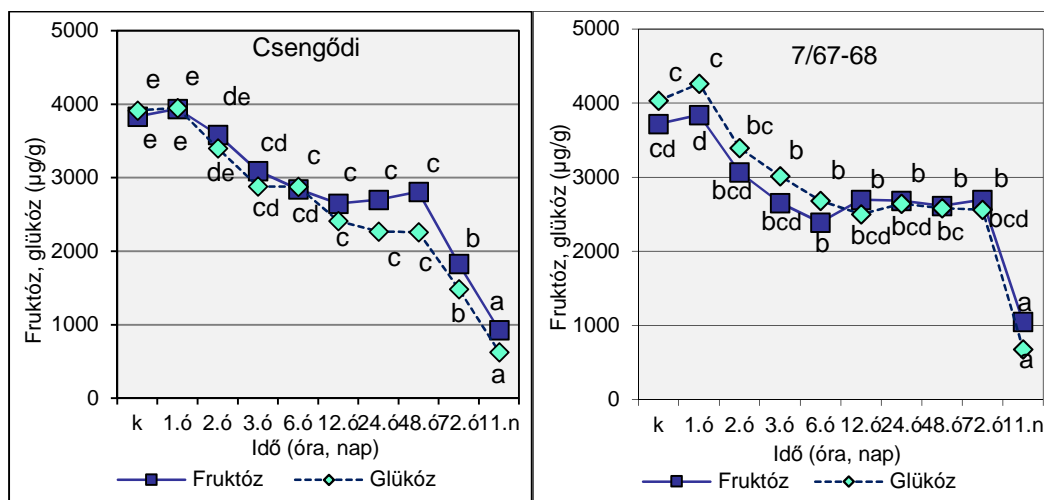
	Érdi bőtermő		9/79-80		7/67-68		Csengődi	
	Szacharóz µg/g	Raffinóz µg/g	Szacharóz µg/g	Raffinóz µg/g	Szacharóz µg/g	Raffinóz µg/g	Szacharóz µg/g	Raffinóz µg/g
kontroll	4947,13d	3929,82e	4102,66c	2194,60d	3252,25bcde	3557,37d	5231,15d	3216,72d
1. óra	3331,68c	1540,44bc	3339,61bc	2091,95cd	2667,03f	3445,64d	4947,67d	3620,63d
2. óra	3347,13c	1521,61bc	3657,35bc	2150,76d	2162,25b	3599,16d	4553,86cd	3506,06d
3. óra	3536,92cd	1526,74bc	3339,61bc	2256,62d	2309,73bcd	3125,42cd	4031,20bc	3183,98d
6. óra	4103,36d	1617,46bc	3175,36b	2093,02cd	2183,63bc	2375,97c	3700,24b	3677,92d
12. óra	3450,85c	1271,72ab	2990,78b	2002,67cd	2201,39bcd	2357,35c	3306,88b	3090,46d
24. óra	3224,28bc	1983,74d	3381,47bc	1692,06c	2918,15ef	2856,07cd	2128,18a	2185,01c
48. óra	3068,32bc	1377,83b	3813,62bc	1199,68b	2717,04cde	1416,68b	1730,76a	905,45b
72. óra	2624,00b	977,32a	3279,02bc	806,20a	2738,05de	982,00b	3249,92b	664,62ab
11. nap	1973,70a	1749,6cd	1369,81a	1269,8b	1341,12a	145,35a	1759,24a	129,77a

A megelőző tavaszi mesterséges fertőzéssel kiváltott válaszreakciókhoz hasonlóan a glükóz és a fruktóz mennyiségváltozásában fejeződtek ki legjobban a különböző ellenállósági szinteket képviselő genotípusok közötti eltérések.

A 45-46. ábrák kiemelve mutatják a glükóz és a fruktóz mennyiségváltozását a fertőzéstől eltelt idő függvényében.



45. ábra *M. laxa* kórokozóval szemben fogékony fajta és hibrid időfüggő válaszreakciója a glükóz és fruktóz mennyiségváltozás alapján, téli, *in vitro* mesterséges fertőzések hatására



46. ábra *M. laxa* kórokozóval szemben ellenálló fajta és hibrid időfüggő válaszreakciója a glükóz és fruktóz mennyiségváltozás alapján, téli, *in vitro* mesterséges fertőzések hatására

A laboratóriumi körülmények között, fertőzésmentes állapotban végzett szénhidrát meghatározás alapján, a télen gyűjtött hancsmintákban is a glükóz és a fruktóz tartalom mutatott szignifikáns eltérést (fogékonyakban magasabb, ellenállóknál alacsonyabb) a vizsgált genotípusok között. A glükóz és a fruktóz mennyiségének időfüggő változásait követve a kezdeti, első órában bekövetkezett változás jelentősen különbözik a két fogékonyági csoport között. A rezisztens genotípusok esetében az első órában nem detektáltunk szignifikáns változást, majd ezt követően folyamatos csökkenési tendencia tapasztalható. A fogékony genotípusok esetében egy hirtelen szignifikáns monoszacharid csökkenést mértünk a fertőzést követő első órában. Az Érdi bőtermő fajtában a 6. órában mérhető volt egy szignifikáns glükóztartalom emelkedés, azonban ezt követően mind a rezisztens, mind pedig a fogékony fajtákban csökkenő-stagnáló állapot következett, mely a 11. napra

szignifikáns csökkenésben nyilvánult meg (ebben az időszakban már az összes kísérleti minta nekrotikus tüneteket mutatott) (45-46. ábra).

Az eredmények alapján, a télen gyűjtött minták laboratóriumi mesterséges fertőzése alapján is megmutatkoztak a fogékony és a rezisztens genotípusok válaszreakciói közötti eltérések a glükóz és a fruktóz mennyiségváltozásának időbeli nyomon követésével.

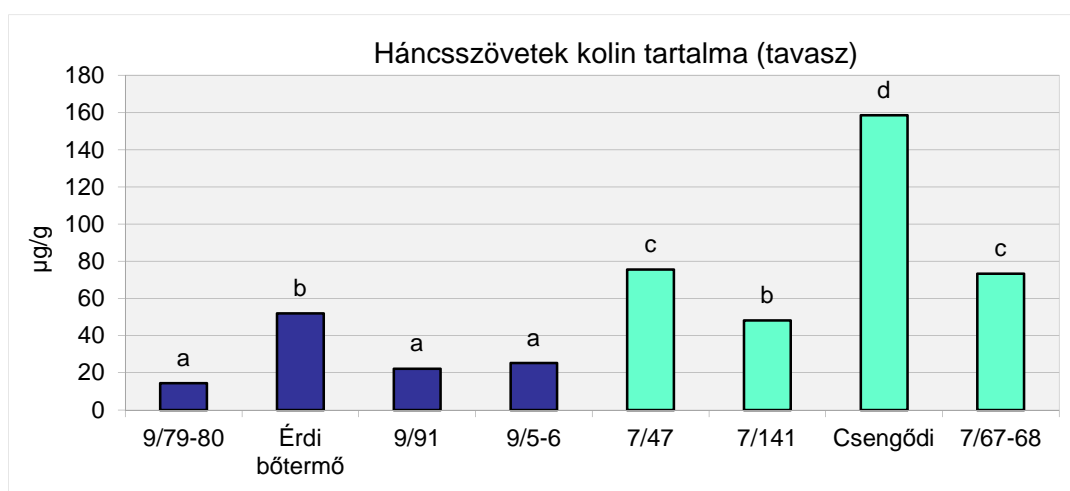
Az eredmények azt is mutatják, hogy a laboratóriumi körülmények között, 20 cm hosszúságú vessződarabokon végzett tesztfertőzések is alkalmasak a szénhidrátok koncentráció-változásában megnyilvánuló válaszok vizsgálatára. Ennek a megfigyelésnek a megerősítéséhez, illetve a legoptimálisabb körülmények definiálásához további vizsgálatok szükségesek.

4.8.4. Metil-donor vegyületek és a betegség ellenállóság összefüggései

4.8.4.1. Összehasonlító vizsgálatok homeosztázisban, metil-donor vegyületek mérésével

A szénhidrátok vizsgálatához hasonlóan építettük fel kísérleteinket, tehát először összehasonlító vizsgálatokat végeztünk abból a célból, hogy található-e összefüggés a meggy genotípusok *M. laxa* fertőzéssel szembeni ellenállósága és bizonyos kvaterner ammónium vegyületek mennyisége között.

A vizsgált genotípusok háncs szövet analíziséhez standardként használt metil-donor vegyületek (N^ε-trimetil-lizin, kolin, karnitin, trigonellin, betain) közül kolint tudtunk jól detektálhatóan kimutatni.

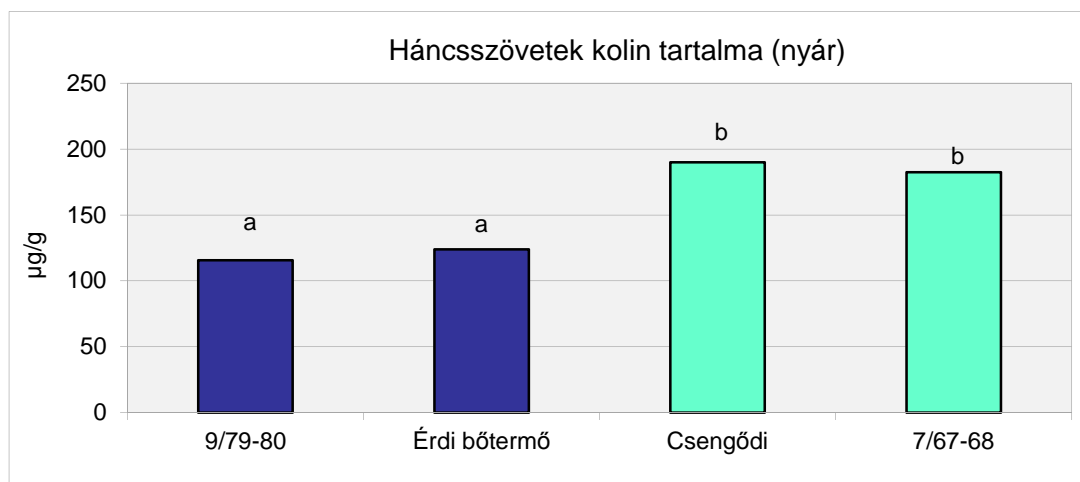


47. ábra Homeosztázisban mérhető kolin szint tavaszi (május) mintavétel esetén

Homeosztázisban, a májusi mintavétel alapján történt hancs szövet összehasonlító vizsgálatunkat az 'Érdi bőtermő' és 'Csengődi' fajtákon, és 3 fogékony, valamint 3 rezisztens hibriden végeztük. Ahogy a szénhidrátok vizsgálatával kapcsolatos eredmények ismertetésénél, ebben a fejezetben is minden ábrán a növekvő rezisztencia sorrendet követik a fajták és hibridek.

Az összehasonlítás eredményét a 47. ábra mutatja, melynek alapján a kolin koncentrációja az ellenálló genotípusok hancs szövetében jelentősen meghaladja – ebben a vizsgálatban az Érdi bőtermő kivételével, amit feltételezhetően mintavételi, vagy vizsgálati hiba okozhatott - a fogékonyakban mérhető mennyiséget.

A fajtasorból kiemelt genotípusok nyári fertőzésmentes állapotban történő összehasonlító vizsgálatának eredményeit a 48. ábra mutatja. A rezisztens fajta és hibrid hancsszöveiben jelentősen magasabb kolin koncentrációk detektálhatók, mint a fogékonyakban. A 'Csengődi' fajtában mért érték 47%-al magasabb, mint az 'Érdi bőtermő' fajtában, és 57%-al magasabb, mint a fogékony hibridben. A rezisztens hibrid esetében 53%-al magasabb a kolin mennyisége, mint az Érdi bőtermőben és 64%-al nagyobb, mint a fogékony hibridben.

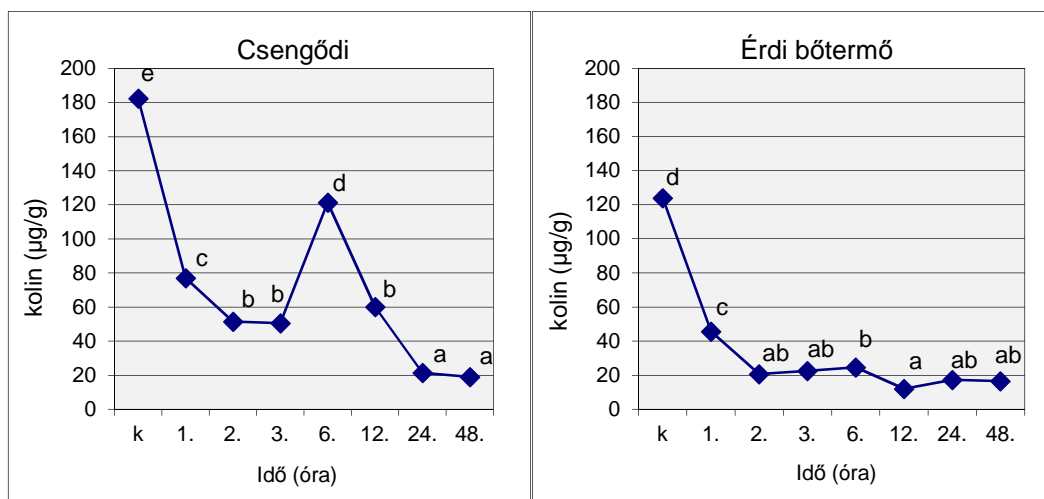


48. ábra Az ellenálló és fogékony meggy genotípusok homeosztázisban mért kolin szintje (júliusi mintavétel)

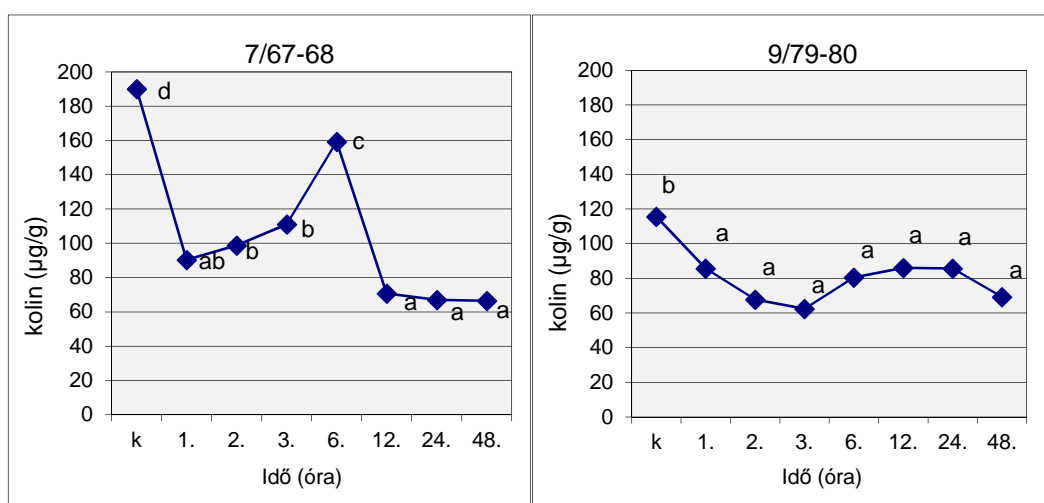
4.8.4.2. A fertőzés hatásának nyomonkövetése

Az összehasonlító vizsgálatok eredményei alapján a *M. laxa* gombával szemben fogékony 'Érdi bőtermő' fajtánál és a 9/79-80-as hibridnél, valamint a betegséggel szemben ellenálló 'Csengődi' fajtánál és a 7/67-68-as hibridnél vizsgáltuk a fertőzés hatására bekövetkező válaszreakciót, a metil-donor vegyületek időfüggő mennyiség-változásait. A védekezési válaszok vizsgálatát fertőzött hancsszövetekből vett mintákból végeztük.

A szénhidrátok vizsgálati eredményei alapján elsősorban a korai válaszreakciók mutattak rá az egymástól eltérő rezisztencia szinteket képviselő genotípusok válaszáinak különbözőségeire, ezért az ott alkalmazott mintavételi időpontoknak megfelelően, de csak a fertőzést követő 48. óráig tartott a mintavétel. A kolin koncentrációjának a fertőzéstől eltelt idő függvényében történő változását az 49-50. ábrák mutatják.



49. ábra A rezisztens (Csengődi) és fogékony (Érdi bőtermő) fajták háncs szövetében mért kolin időfüggő mennyiség-változása



50. ábra A rezisztens (7/67-68) és fogékony (9/79-80) meggy hibridek háncs szövetében mért kolin időfüggő mennyiség-változása

Homeosztázisban (K) az 'Érdi bőtermő' fogékony fajtában mérhető kolin mennyisége lényegesen alacsonyabb, mint a 'Csengődi' rezisztens fajtában mért érték (49. ábra). *M. laxa* gombával történt fertőzés hatására mindkét fajtánál már a 1. órában jól detektálható kolin szint csökkenés látható, de a mennyiségi változások mértéke különböző: a fogékosonál 63,2 %, az ellenállónál 57,8 % a csökkenés mértéke. Ezt követően további csökkenést detektáltunk a fertőzést követő 2. óras mintavételnél (a kontrollhoz viszonyítva a rezisztensnél: 71,8%, a fogékosonál: 83,2 %). A 'Csengődi'

rezisztens fajtánál - az alkalmazott mintavételi időpontok mellett - a 6. órás mintavételnél mértünk kolin szint maximumot, míg az Érdi bőtermőnél szignifikáns változás nem detektálható. Ezután a kolin mennyisége folyamatosan csökken a rezisztens fajtában, a fogékony fajta esetében szignifikáns változás nem mutatkozik. A 48. órás mintavételnél a Csengődi fajtában a kontrollhoz viszonyítottan 10,4 %-os, az Érdi bőtermőben 13,3 %-os kolin koncentrációt mértünk (49. ábra).

A hibrideknél tapasztalt változások a fajtáknál mutatkozó eredményekkel megegyezők, csak mennyiségi különbségeket detektáltunk a rezisztens fajta és hibrid, valamint a fogékony fajta és hibrid közötti azonos tendenciájú változások között (50. ábra).

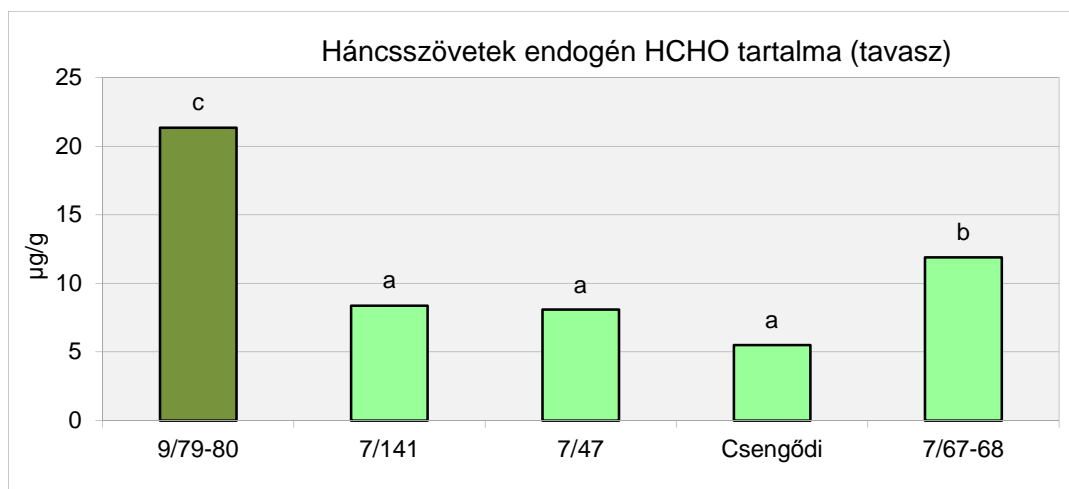
Megállapítható, hogy a kolin mennyiségmérésével a rezisztens és a fogékony genotípusok közötti, fertőzéssel kiváltott válaszreakciók különbözőségei „megjeleníthetők”.

4.8.5. Az endogén formaldehid és a betegség-ellenállóság összefüggései

Publikált eredmények alapján a növényi szövetekben mérhető, a metil-donor vegyületekről oxidatív demetilizációs folyamatokban leszakadó, könnyen mobilizálható metil-csoportok, illetve a belőlük átmeneti termékként keletkező formaldehid is szerepet játszik különböző abiotikus és biotikus tényezőkkel szembeni ellenálló képességükben, illetve védekezési válaszaikban.

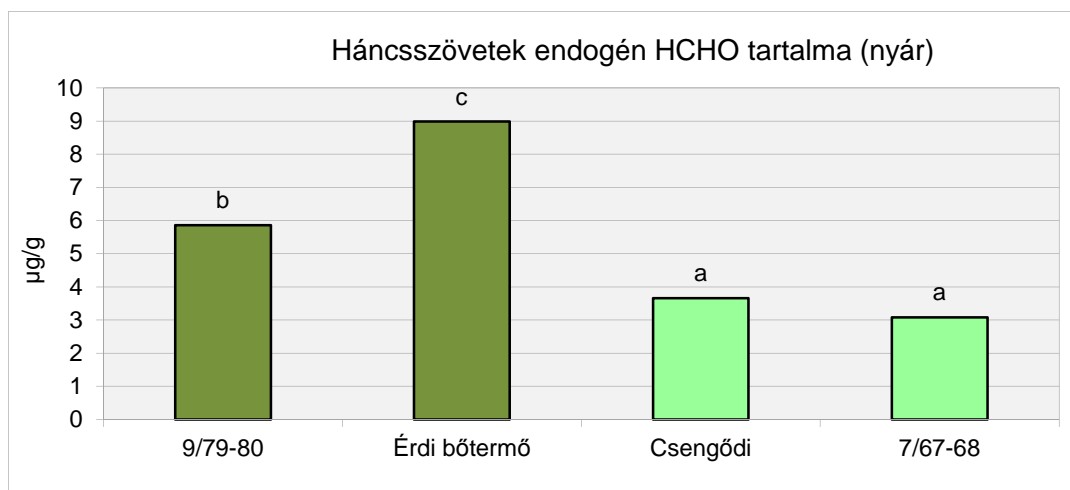
4.8.5.1. Összehasonlító vizsgálatok az endogén HCHO mérésével

Az endogén HCHO mérésén alapuló összehasonlítást a metilezett vegyületek vizsgálatánál alkalmazott mintákkal végeztük.



51. ábra Homeosztázisban a háncsszövetben mérhető endogén formaldehid szint tavaszi (május) mintavétel esetén

Az Érdi bőtermő fajta, valamint a 9/5-6 és a 9/91 hibridek mintáiban mintatárolási hiba miatt ennél a vizsgálatnál nem tudtuk a HCHO addukt vegyületét mennyiségileg értékelhetően detektálni, de a 9/79-80, - a vizsgáltak közül *M. laxa* gombával szemben legfogékonyabb - hibridhez viszonyítva látható, hogy az ellenálló fajtában és hibridekben a megköthető HCHO mennyisége jelentősen kisebb. A fertőzésmentes kontroll minták összehasonlításával kapott eredményeket az 51. ábra mutatja.



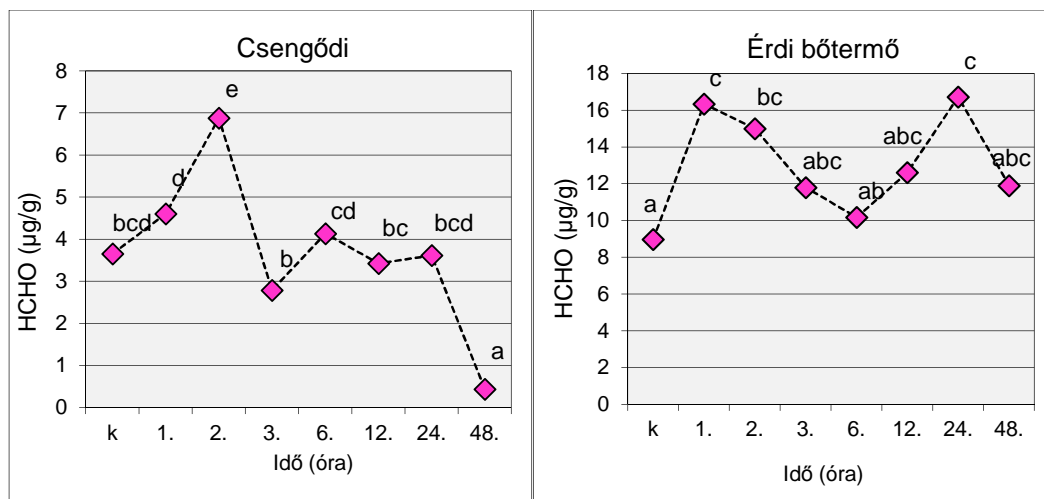
52. ábra Fogékony és ellenálló meggy genotípusok homeosztázisban mért endogén formaldehid szintje (júliusi mintavétel)

A vizsgált genotípusok háncs-szöveteiben mért endogén HCHO egymáshoz viszonyított mennyisége alapján levonható következtetés megegyezik az 51. ábra alapján megfigyelt összefüggéssel: a meggyfák *M. laxa* fertőzéssel szembeni fogékonysága a háncsszövetek nagyobb mennyiségű endogén HCHO tartalmával jellemezhető, mint a rezisztenseké.

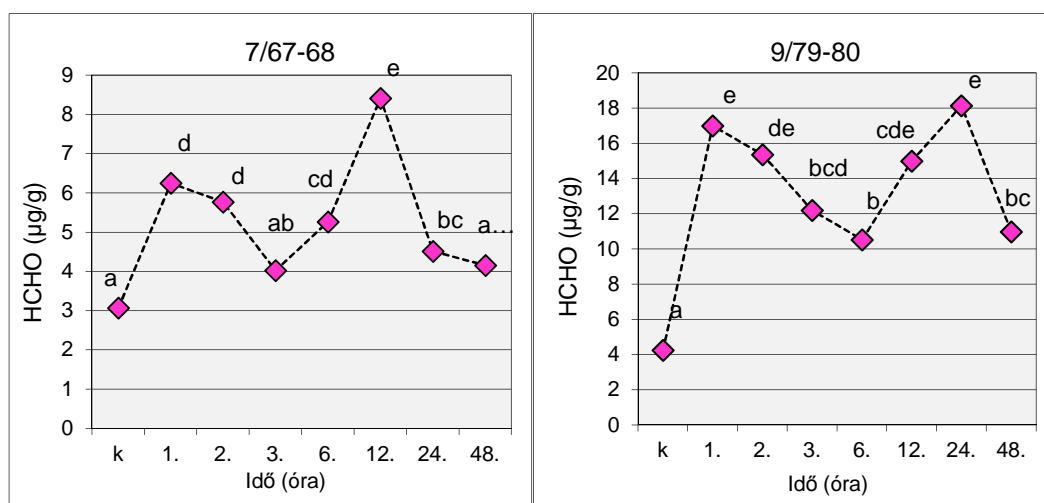
A kolin vizsgálatával kapott eredmények és a mért HCHO koncentrációk összehasonlítása alapján a könnyen mobilizálható CH₃-csoportok mennyisége és a betegségellenállóság között fordított tendenciájú összefüggést tapasztaltunk, mint a kolin (metil-donor vegyület) mennyiségével kapcsolatosan (51. és 52. ábrák).

4.8.5.2. A fertőzés hatásának nyomonkövetése

A két fogékony ('Érdi bőtermő', 9/79-80), valamint a két ellenálló ('Csengődi', 7/67-68) fajta, illetve hibrid a betegségellenállósági szint szélső értékeit képviseli, ezért a *M. laxa* fertőzéssel kiváltott stressz-választ ezeken a genotípusokon vizsgáltuk. A fertőzés hatását nyomonkövetve, homeosztázisban (K) az 'Érdi bőtermő' fogékony fajtában mérhető HCHO mennyisége lényegesen, 245,8%-al több (tehát közel 2,5 szerese), mint a 'Csengődi' rezisztens fajtában mért érték (53. ábra).



53. ábra A rezisztens ('Csengődi') és fogékony ('Érdi bőtermő') fajták háncs szövetében mért endogén formaldehid időfüggő mennyiség-változása



54. ábra A rezisztens (7/67-68) és fogékony (9/79-80) meggy hibridek háncs szövetében mért endogén formaldehid időfüggő mennyiség-változása

A szülőfajták összehasonlítása során a fertőzés hatására mindkét esetben már a 1. órában jól detektálható HCHO szint-emelkedés látható, de a mennyiségi változások mértékében jelentős különbségek vannak: a fogékonyonál 81,8 %, az ellenállónál 25,9 % a növekedés mértéke. Ezt követően a 'Csengődi' fajtánál további növekedést detektáltunk a fertőzést követő 2. óras mintavételnél (a homeosztázishoz viszonyítva 88,2 % növekedés). A rezisztens fajtánál a 3. óras mintavételnél mértünk minimumot, míg a fogékonyonál később, a 6. óras mintáknál. Ezután a HCHO mennyisége nő, a rezisztens fajta esetében a 6. órában a kontroll értékére emelkedik, majd ezt követően folyamatosan csökken, és a 48. órában a kontrollhoz viszonyítva 88 %-al kisebb a HCHO mennyisége. A fogékony fajtánál újabb maximum mutatkozik a fertőzést követő 24. órában, majd csökkenés detektálható. A 48. óras mintavételnél a 'Csengődi' fajtában 0,44 µg/g, az Érdi bőtermőben 11,9 µg/g HCHO koncentrációt mértünk (53.ábra).

A fogékony hibrid hánacs-szövetében mért időfüggő HCHO koncentráció-változás a maximumokhoz tartozó időpontok tekintetében is teljesen megegyező tendenciát mutat, mint az 'Érdi bőtermő' fogékony fajtánál megfigyelt változások. A mennyiségi különbségek alapján a 1. órás mintáknál a kontrollhoz viszonyítottan nagyobb növekedést (a kontroll 395,2%-a) detektáltunk a fogékony hibridnél, mint a fajtánál (54.ábra).

A rezisztens genotípusok válaszreakcióit összehasonlítva szintén a hibridben nagyobb a HCHO növekedése az 1. órás minták alapján. Mindkét esetben a 3. órás mintákban mértük a növekedést követő minimumot. Különbségeként emelhető ki, hogy a 48. órás minták összehasonlítása alapján a 'Csengődi' fajtában a HCHO-szint nagyon jelentősen lecsökken a kontrollhoz viszonyítva, míg a hibridben a kontroll értéket megközelítő HCHO koncentráció figyelhető meg.

Az endogén HCHO mérésével nyomonkövetett változások azt mutatják, hogy a fertőzéssel kiváltott fogékonysággal, illetve rezisztenciával összefüggő válaszreakciók különbözőségei „megjeleníthetők”

4.10. Új tudományos eredmények

- A stressz-mentes állapotban végzett hánacs- és levélvizsgálatok eredményei alapján a vizsgált szénhidrátok közül elsősorban a glükóz mennyisége hozható összefüggésbe a fajták és a hibridek *M. laxa* fertőzéssel szembeni ellenállóságával. A fogékony genotípusok levél- és hánacs-szöveiben szignifikánsan magasabb glükóz tartalom mérhető, mint a rezisztensekében.
- A monoszacharidok, elsősorban a glükóz időfüggő mennyiség-változásának nyomon követése alkalmasnak mutatkozik a fogékony és ellenálló meggygenotípusok *M. laxa* fertőzéssel kiváltott stressz-válaszai közötti különbségek „megjelenítésére”.
- A metil-donor vegyületek homeosztázisban történő összehasonlító vizsgálatával, a meggyfák hánacs-szöveinek kolin koncentrációja alapján, szignifikáns különbségeket mutattunk ki a fogékony (alacsonyabb kolin szint) és ellenálló (magasabb kolin szint) genotípusok között.
- A hánacs-szövetekben homeosztázisban mérhető endogén formaldehid szint ellentétes összefüggést mutat (fogékonyakban magasabb, ellenállóknál alacsonyabb) a mért kolin értékekhez viszonyítva, és szintén alkalmas a genotípusok betegségellenállóság alapján történő elkülönítésére.

- A fertőzéssel kiváltott válaszreakciók metilezési-demetilezési folyamataiban átmeneti termékként keletkező formaldehidnek, és a meggyfák növényi szöveteiben detektálható kolinnak, mint metil-donor vegyületnek a vizsgálata, mennyiségi változásaik nyomonkövetése alkalmas a fogékony és ellenálló genotípusok reakciói közötti különbségek „megjelenítésére”.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

5.1. *Monilina laxa* kórokozóval szembeni ellenállóság vizsgálatok

Eredményeink alapján megállapítható, hogy a kontroll fajták *M. laxa* kórokozóval szembeni viselkedése az eddig publikált rezisztencianemesítési adatokkal megegyező. A szabadföldi spontán fertőzések, a laboratóriumi és szabadföldi mesterséges fertőzések alapján az 'Érdi bőtermő' fajta erősen fogékonyak, a 'Csengődi' fajta pedig ellenállónak bizonyult. A két szülőfajta kórokozóval szembeni viselkedését ROZSNYAY (2004) szintén vizsgálta és hasonló eredményekre jutott-a mesterséges fertőzés hatására bekövetkező háncspusztulás alapján.

A hibridpopuláció elsődleges vizsgálatát a spontán szabadföldi fertőzésekre alapoztuk. Olyan hibrideket választottunk ki, melyek fertőzöttségének mértéke nem haladta meg az 'Érdi bőtermő', tehát az anyafajta fertőzöttségének ötven százalékát. A 120 hibrid magonc közül 7 felelt meg a követelményeinknek, melyek közül kettő (7/141-es és 7/47-es), a nagyfokú toleranciát mutató apai szülő, a 'Csengődi' toleranciával közel megegyező értéket mutatott. A 7/67-68-as hibriden a spontán fertőzés tünetei nem tapasztalhatók. A további négy hibrid (9/21, 9/24, 9/91, 9/5-6) spontán fertőzésének mértéke 10-20% között mozgott, mely ígéretesnek mondható a fogékony szülő fajtához viszonyítva. A 9/79-80-as hibrid spontán fertőzése megközelítette az 'Érdi bőtermő' szülőfajtaét, tehát nem mutatott megfelelő toleranciát, ezért fogékony hibridként beavagattuk kísérleteinkbe. Választásunk indokoltságát az elvégzett endogén vegyület vizsgálatok is visszaigazolták.

A mesterséges fertőzéseket az M4-es monília izolátummal szabadföldön és laboratóriumi körülmények között egyaránt elvégeztük. A szabadföldi (*in vivo*) mesterséges fertőzésekkel igazolni tudtuk a spontán szabadföldi fertőzések során felállított érzékenységi sort. A legerőteljesebb, 50 mm-t meghaladó átlagos háncspusztulás a 9/79-80-as hibriden volt tapasztalható, a 'Csengődi' fajtán az átlagos háncspusztulás csak csekély mértékű, 1,5 mm-es volt. A további hibrideken a spontán

fertőzésekhez hasonló tendenciájú, de erőteljesebb háncspusztulást mértünk. A 9/21-es, 9/91-es és a 9/5-6 hibridek esetében közel kétszeres volt a háncspusztulás mértéke. A spontán és mesterséges szabadföldi fertőzésekben tapasztalható különbségek, valószínűsíthetően a virágfertőzésfertőzéssel magyarázhatók. SZŐDI et al. (2008) kísérleteikben elvégezték hét meggyfajta kontrollált mesterséges virágfertőzését laboratóriumi körülmények között. A 'Csengődi' fajtán kívül az 'Érdi bőtermő', 'Pándy', 'Kántorjánosi', 'Újfehértói fürtös', 'Cigánymeggy 59' és az 'Érdi jubileum' fajtákat vizsgálták. Eredményeik alapján a 'Csengődi' fajta a harmadik legérzékenyebbnek bizonyult a virágfertőzés szempontjából. Ezután elvégezték a fajták szabadföldi mesterséges vesszőfertőzését is, és azt tapasztalták, hogy a 'Csengődi' a legkevésbé fogékony a vesszőfertőzésre. Mindezek tükrében elmondható, hogy a 'Csengődi' fajta virága megfertőződik ugyan, de a virágokon keresztüli vesszőfertőzés már nem, vagy csak nagyon kis mértékben megy végbe.

ROZSNYAY 2004-ben közölt adatai alapján is hasonló eredményt kapott, miszerint a 'Csengődi' virágai megfertőződtek a mesterséges fertőzés során ('Csengődi' 40%, 'Érdi bőtermő' 58%), de a virágfertőzés után a gomba nem hatolt be a növény fás részébe. ROZSNYAY és SZŐDI (2009) közlése szerint a 'Csengődi' vesszőfertőzés szempontjából ellenálló kategóriába sorolható, azaz a monília képes megfertőzni a fa fás hajtását, de csak helyi háncsszövet elhalást okoz és az ágakon a fertőzések helye három hónap múlva kalluszosodik, „beforr”. Elmondható, hogy a 9/21-es, 9/91-es és a 9/5-6-os hibridek szabadföldi körülmények között lezajlott valószínűsített virágfertőzése a 'Csengődi' fajtához hasonlóan csak kisebb mértékben terjedt át a vesszőre. Mesterséges vesszőfertőzés esetén azonban, nagyobb mértékű, vesszőpusztulás tapasztalható. Szabadföldi mesterséges fertőzések alapján legkisebb mértékű, 10 mm-alatti vesszőpusztulást a 7/47-es, 7/141-es és 7/67-68-as hibrideknél tapasztaltunk. Ezeket a hibrideket a szabadföldi spontán fertőzések esetében is a ellenálló kategóriába soroltuk tehát mind a virágfertőzés, mind a vesszőfertőzés szempontjából ellenállók.

A szabadföldi spontán fertőződés és a szabadföldi mesterséges fertőzés adatainak összehasonlítása alapján gyakorlatban hasznosítható eredmény lehet, hogy ha nincs növényvédelem, és a spontán fertőződés mértékét „jól megválasztott időben” adatfelvételezik, akkor, az megközelítően hasonló eredményt ad, mint a mesterséges szabadföldi fertőzések. Mesterséges laboratóriumi fertőzések hatására a két legfogékonyabb genotípus ('Érdi bőtermő', 9/79-80-as hibrid) a spontán és szabadföldi mesterséges fertőzések eredményei szerint viselkedett. Megállapítottuk

azonban hogy az eddigi kísérletekben jól szereplő 7/47-es, 7/141-es, 7/67-68-as hibrideken és az ellenálló 'Csengődi' fajtán az *in vitro* mesterséges fertőzések hatására jelentős háncspusztulás volt mérhető a mesterséges *in vivo* fertőzésekhez viszonyítva. Ennek feltételezhető oka, hogy a levágott vesszők az élő fákon levőkhöz képest immunitás szempontjából gyengébben viselkednek, amihez hozzájárulhat a megfertőzött vesszők 12 napig tartó 20-22 Celsius fokon, párás környezetben történő inkubációja, mely a kórokozó számára biztosít ideális feltételeket.

A hibrideken elvégzett öntermékenység vizsgálatok alapján a termesztéstechnológiai szempontból kívánatos 10%-os öntermékenység (APOSTOL 1994) mértékét mindkét szülőfajta ('Csengődi': 15%, 'Érdi bőtermő': 20%) elérte. A 7/47-es és 9/5-6-os hibridek öntermékenyülésének mértéke 10% alatt maradt, a 7/67-68-as hibrid, illetve a 9/79-80-as hibrid azonban meghaladta a kívánatos 10%-os öntermékenyülési mértéket.

A gyümölcsök átlagtömege alapján három hibrid (7/141, 9/5-6, 9/21) esetében mértünk az 'Érdi bőtermő' fajtához hasonló, 6 g körüli átlagos gyümölcstömeget. A 9/91-es és a 7/67-68-as hibrid esetében 7 gramm fölötti, sőt a 7/67-68-as hibrid esetében 8 grammos átlagos gyümölcstömeget mértünk. A jelen vizsgálat képet ad a vizsgált genotípusok által elérhető gyümölcsméretekről, azonban tényleges termőképesség megállapítására még nem alkalmas. A tényleges termőképesség megállapítása céljából a hibrid magoncokat üzemi körülmények között is tesztelni kell, ezért a legígéretesebb hibrid magoncokat az Intézet Érd Elvira-majori faiskolájában sajmeggy alanyra leszaporítottuk és jelenleg 4 fás parcellakísérletbe állítva üzemi körülmények között, valamint kihelyezett kísérletek formájában is vizsgáljuk. Az üzemi - félüzemi körülmények közötti tesztelésről még nem állnak rendelkezésünkre megbízható adatok, mert az eltelepített növényanyag még nem fordult termőre.

Érési idő tekintetében elmondható, hogy a kiválasztott hibridek kivétel nélkül az 'Érdi bőtermő' fajtánál korábban érnek. Hét kombináció (7/141, 9/5-6, 9/24, 7/47, 9/91, 7/67-68, 9/79-80) a középkorai érésű 'Csengődi' fajtánál is korábbi érésű, melyek az 'Érdi bőtermő' fajtához viszonyítva, genotípustól és évjárattól függően átlagosan 7-12 nappal korábban érnek.

5.2. Szénhidrátok és a *Monilinia laxa* ellenállóság összefüggései

Vizsgálatainkban egyrészt a különböző növényi részek szénhidrát tartalma és a *M. laxa* fertőzéssel szembeni betegség-ellenállóság közötti összefüggést, másrészt a fertőzést követő, a szénhidrátok mennyiségi változásaiban manifesztálódó korai és a

normalizációs fázisra jellemző védekezési válaszokat tanulmányoztuk meggy fajtákon és hibridjeiken. A 'Csengődi' (rezisztens) és az 'Érdi bőtermő' (fogékony) fajtákat, valamint a szabadföldi spontán és szabadföldi mesterséges fertőzések alapján eltérő ellenállóságot mutató hibridjeiket hasonlítottuk össze a levél- és hánccs szöveteikben homeosztázisban mérhető szénhidrátok vizsgálata alapján. Ezt követően a szülőpár, továbbá a legfogékonyabb ('9/79-80') és a legellenállóbb ('7/67-68') hibridjeik hánccsöveteiben mérhető szénhidrát frakciók, inokulálás hatására bekövetkező időfüggő mennyiségi változásait vizsgáltuk.

5.2.1. Szénhidrátok vizsgálata stresszmentes állapotban

A stresszmentes állapotban történő összehasonlítást három időpontban végeztük.

1. Tavasz (május) vizsgálatok

Tapasztalatok alapján kedvező esetben tavasszal (május) éri a növényeket a legkevesebb abiotikus stressz hatás (szárazság, hőség, UV sugárzás). Összehasonlító vizsgálatainkhoz azért választottuk először ezt az időszakot, hogy a homeosztázis jellemzésére irányuló, biotikus stressztűrést tanulmányozó kísérleti eredményeinket szélsőséges környezeti tényezők ne torzítsák.

Stressz-mentes állapotban végzett hánccs- és levélvizsgálataink eredményei alapján a detektált szénhidrátok közül a glükóz mennyisége hozható leginkább összefüggésbe a meggyfajták és hibridjeik *M. laxa* fertőzéssel szembeni ellenállóságával, és összefüggés mutatkozik a szénhidrátok egymáshoz viszonyított mennyiségi arányai alapján is. A kísérleteink alapján talált összefüggések megegyeznek SÁRDI et al. (1996, 1999) *Pseudomonas*-al szemben ellenálló és fogékony babfajták összehasonlításával kapott megfigyeléseivel, valamint paprika-*Xanthomonas* (SZARKA et al. 2002; SÁRDI et al. 2006), szőlő-*Botrytis* (KOVÁCS-NAGY et al. 2008; NÉMETH et al. 2009) gazda-patogén kapcsolatok hasonló megközelítésű vizsgálatával kapott eredményekkel. MILCEVICOVA et al. (2010) kutatásai is erősítik eredményeinket. Fogékony és ellenálló *Malus* fajtákon vizsgálták az *Erwinia amylovora* fertőzés hatását a védekezési válaszokban szerepet játszó endogén komponensekre. Eredményeik azt igazolták, hogy az alacsony szénhidrát tartalom (saját eredményeink alapján a rezisztens genotípusokat jellemző tulajdonság) kedvezőtlen körülményeket biztosít a baktérium szaporodásának.

A cukor frakciók elemzésével megállapítottuk továbbá, hogy glükóz, fruktóz és szacharóz mennyisége a levelekben magasabb, mint a hancs szövetekben. Ezen megfigyelésünket HONTY (2010) körtén végzett megfigyelései is alátámasztják, aki a glükóz és szacharóz mennyiségét hasonlította össze fogékony és rezisztens körtéfajtákban és mindkét cukorfrakció esetében a levelekben mért magasabb mennyiséget a hajtásokhoz viszonyítva.

2. Nyáron (július) végzett vizsgálatok

2015 júliusában, amikor összehasonlító vizsgálatot végeztük, rendkívül száraz, meleg időjárási viszonyok voltak. Kísérleti állományunk sűrű térállású (6 x 1,5 m) parcellában található, aminek köszönhetően a sok esetben extrém szárazsággal, hőséggel járó júliusi időjárás fokozott stresszhatásnak tette ki a növényeket. A nyár folyamán, erős és hosszantartó környezeti stressz alatt gyűjtött levélmintákban külön-külön, valamint együttesen mért glükóz és fruktóz mennyisége a szélsőséges abiotikus környezeti stresszhatásoktól mentesnek tekinthető tavaszi állapothoz viszonyítottan megváltozott belső egyensúlyi állapotot mutatott. Feltételezhetően ennek következtében a fogékony genotípusokban a monoszacharidok drasztikus csökkenése (80% körüli) mérhető a tavaszi állapothoz viszonyítva. A rezisztens genotípusokban is csökkenést mértünk, de kisebb mértékűt (50-60%), mint a fogékonyokban. A vizsgálati időszakban a fogékony és rezisztens genotípusok glükóz és fruktóz összetétele a tavaszi állapothoz viszonyítva ellentétes tendenciát mutat, feltételezhetően a mintagyűjtés alatt is fennálló abiotikus stresszhatások miatt.

3. Nyugalmi periódusban végzett, téli (december) vizsgálatok

A téli, nyugalmi periódusban a glükóz, fruktóz és szacharóz mellett xylózt is detektáltunk a hancsszövetekben. A szénhidrátok mennyisége alapján a tavaszi vizsgálatok eredményeivel megegyező összefüggést találtunk, tehát-ez a szélsőséges abiotikus stressz-hatásoktól mentes időjárás is alkalmas volt összehasonlító vizsgálatokra. A mérhető szénhidrátok közül nyugalmi időszakban is elsősorban a glükóz mennyisége és a *M. laxa* fertőzéssel szembeni ellenállóság között mutatkozott összefüggés. A tavaszi vizsgálathoz hasonlóan a fogékony genotípusokban magasabb, az ellenállóknál alacsonyabb glükóz szintet mértünk.

Különböző évszakokban végzett fajta-összehasonlító vizsgálataink tapasztalata azt mutatja, hogy szabadföldi körülmények között gyűjtött minták esetén

az összehasonlító vizsgálatoknál alapvető jelentőségű, hogy a mintavétel szélsőséges időjárási viszonyoktól mentes időszakban történjen.

5.2.2. A szénhidrátok időfüggő mennyiségváltozása *Monilinia laxa* fertőzés hatására

A szabadföldi mesterséges fertőzéseket 2014 júliusában végeztük. Az időjárás 2014 nyarán szokatlanul csapadékos volt, ami rendkívül kedvező volt a kórokozó számára (párás, enyhébb idő, kevesebb UV sugárzás). Ebben az évben a fertőzéssorozatunk különösen eredményes volt, amit az is mutatott, hogy a fogékony hibrid fajtán már három nap elteltével jól látható nekrotikus szövetelhalást figyeltünk meg. A mesterséges fertőzések alapján jól elkülöníthetővé vált a kísérletbe vont 2 szülőfajta, valamint a fogékony és az ellenálló hibridjük.

A monoszacharidok (glükóz és fruktóz) mennyisége, és fertőzés hatására bekövetkező mennyiségi változásai, a detektált változások tendenciája összefüggést mutatnak a meggyfajták (hibridek) betegség-ellenállóságával.

A fogékony genotípusok fertőzésmentes hancs szöveiben szignifikánsan magasabb glükóz tartalmat mértünk ebben az esetben is az ellenálló genotípushoz viszonyítva. (A fogékony 'Érdi bőtermő' hancs szövetében 88%-al volt magasabb a glükóz tartalom a 'Csengődi' fajtához, 206%-al volt magasabb az ellenálló hibridhez viszonyítva. A fogékony hibridben pedig 43%-al mértünk magasabb glükóz tartalmat a 'Csengődi' fajtához, 133%-al magasabbat pedig az ellenálló hibridhez viszonyítva). A fogékonyak átlagos glükóztartalma 53%-al magasabb, mint az ellenállóké.

Közvetlenül a fertőzést követően, a detektált szénhidrátok közül a glükóz mennyiségi változásának „iránya” jelentős eltérést mutat a két fogékonysági csoport között. A fertőzést követően rövid időn belül detektálható, már a fertőzés utáni első órában mutatkozik a különbség. A fogékony genotípusoknál kezdeti szignifikáns csökkenés mérhető, majd a 3. órától ciklikus glükózsztint változást mértünk. Ennek egyik oka, hogy a kórokozóval való kölcsönhatás eredményeként a fertőzést követő alarm fázisban a fogékony genotípusok egyensúlyi állapota megbomlik, ennek következtében csökken a vitalitás, a lebontó folyamatok kerülnek előtérbe a felépítő jellegűekkel szemben. Hasonló következtetésre jutott HONTY (2010) körte fajták baktériummal szembeni rezisztencia vizsgálata során, aki a fogékony fajtákban szintén magasabb, az ellenállóknál alacsonyabb glükóz szintet mért és a fogékony fajta esetében a glükóz szint kezdeti csökkenését és ciklikus változását, majd a készletek kimerülését is kimutatta. Feltételezése szerint a készletek kimerülését a kórokozó

fertőzése nyomán felgyorsult növényi anyagcsere, illetve maga a glükózt felhasználó kórokozó idézi elő. SÁRDI et al. (2006), valamint SZARKA (2008) hasonló következtetésre jutottak paprika- *Xanthomonas vesicatoria* gazda-patogén kapcsolat, fogékony, rezisztens, és általános védekezési rendszerrel (*gds*) bíró vonalak összehasonlító vizsgálatával.

A cukrok fertőzés hatására bekövetkező jelentős mennyiségcsökkenésével a növény gyors védekezési reakciója is elmaradhat, a kórokozó pedig jelentős kártételt okozhat. Ez egyrészt azzal magyarázható, hogy maga a védekezési reakció is energia igényes folyamat, valamint a kórokozó által felhasznált monoszacharidok miatt szükség van az asszimilátumok pótlására. A fogékony fajták esetében azonban a fertőzés miatt kialakuló jelentős szövetelhalás csökkenést idézhet elő a fotoszintetikus asszimilátumok előállításában (BERGER et al. 2007). A cukrok nemcsak a növekedéshez, légzéshez, tápanyag raktározáshoz szükséges vegyületek, hanem szignálként is funkcionálnak, azaz a szénhidrát tartalom változás esetén a génexpresszió szabályozásával képesek az alapvető anyagcsere folyamatok szabályozására (KOCH 1996).

Az ellenálló genotípusok esetén a fogékonyaknál tapasztalt kezdeti szignifikáns csökkenéssel ellentétben, a fertőzés kritikus első órájában glükózszint emelkedést mértünk. A fertőzés első órájában megnövekedett szénhidrát koncentráció a védekezés megindításához, mint szignál vegyület jöhet számításba (BERGER et al. 2007). HONTY (2010) rezisztens körtefajták vizsgálatánál szintén hasonló eredményre jutott.

A fertőzésre adott válasz normalizációs fázisában is vizsgáltuk a szénhidrátok mennyiségi változását és kiterjesztettük időfüggő vizsgálatainkat 2,3,11,15, valamint 19 napra. Az alkalmazott mintavételi időpontok mellett a glükóz minimumot az ellenálló genotípusok már az első nap elérték, ezt követően lassú emelkedés, stabilizálódási fázis következett, és a vizsgálati időszak végére a glükóz szint az ellenálló fajtánál, és a hibridnél is elérte a kiindulási értéket. A fogékony genotípusok esetében a glükóz szint minimuma a harmadik napon, vagy még később volt mérhető, továbbá a vizsgálat végén a glükóz szint szignifikánsan alacsonyabb volt a kezdeti állapothoz viszonyítva.

Téli időszakban laboratóriumi, *in vitro* körülmények között végzett fertőzés hatására bekövetkező hánccspusztulás mértéke jelentősen eltért a szabadföldi spontán fertőzésektől. A módszer provokatív, rendkívül kedvező körülményeket biztosít a kórokozó számára, így még az ellenálló genotípusokon is jelentős nekrosis figyelhető meg. A 11 napos vizsgálati ciklus végére a fertőzött vesszők jelentős része már

nekrotikus tüneteket mutatott, mérhető fruktóz és glükóz szintjük drasztikusan lecsökkent. A homeosztázisban mért glükóz tartalom, valamint annak változása alapján ebben az esetben is jól elkülöníthető eltérések tapasztalhatók a fogékony és az ellenálló genotípusok között, melyek összhangban vannak az *in vivo* fertőzésnél kapott eredményekkel.

A többféle megközelítésben elvégzett vizsgálati eredményekből látható, hogy a szénhidrátok fertőzést követő időfüggő mennyiségi változásainak nyomon követése alkalmas a fogékony és ellenálló fajták, hibridek védekezési válaszreakciói közötti különbségek megmutatására. Ez megegyezik SÁRDI et al. (2006), SZARKA (2008) paprika-*Xanthomonas* gazda-patogén kapcsolat vizsgálatával kapott eredményeivel, illetve DANIELE et al. (2003) publikált eredményeivel, mely a burgonya növényeken elvégzett mesterséges *Phytophthora infestans* fertőzés hatására bekövetkező időfüggő szénhidrát változások, valamint a rezisztencia kapcsolatát vizsgálták. Szintén alátámasztja eredményeinket MANDAL et al. (2012) kutatása, mely során dohány mozaik vírussal (*Tobacco mosaic virus*) fertőzött dohány növényeket vizsgáltak, hogy a vírushatás az anyagcserére már a fertőzés utáni első órában megmutatkozik a növényben lévő szénhidrátok mennyiség-változásában. A válaszreakciók detektálható gyorsaságát SÁRDI (1996), SZARKA et al. (2002), SÁRDI et al. (2006) is bizonyították.

A megfigyelt változások biokémiai hátterének pontos magyarázatához a vizsgálatok folytatása szükséges, azonban eredményeink alátámasztják, hogy a glükóz alapvető szerepet játszik a kórokozó-gazdanövény kapcsolat során kialakuló kölcsönös válaszreakciókban.

A fertőzést követő órákban bekövetkezett szénhidrát változásokról fás szárú növényekkel kapcsolatosan igen kevés publikált eredmény áll rendelkezésünkre, meggyfákra vonatkozó információkat nem találtunk.

Munkánk eredményei azt mutatják, hogy szénhidrátok *M. laxa* fertőzést követő mennyiségi változásának nyomonkövetése alkalmas a fogékony és rezisztens genotípusok válaszai közötti eltérések „megjelenítésére” meggyfák esetében, ami megegyezik lágyszárú növények hasonló megközelítéssel végzett vizsgálatainak eredményével.

5.3. Metil donor vegyületek és az ellenállóság összefüggései

5.3.1. Összehasonlító vizsgálatok homeosztázisban

Első lépésben homeosztázisban összehasonlító vizsgálatokat végeztünk abból a célból, hogy található-e összefüggés a meggy genotípusok *M. laxa* fertőzéssel szembeni ellenállósága és bizonyos kvaterner ammónium vegyületek mennyisége, valamint a transz-metilezési folyamatokban átmeneti termékként keletkező endogén formaldehid mennyisége között.

Kísérleteink elméleti alapja más gazda-patogén kapcsolatok vizsgálatával kapott eredmények voltak (SÁRDI 1994, SÁRDI és TYIHÁK 1998, SÁRDI 2006). Különböző metil-donor vegyületek stressz hatására történő demetileződése következtében labilisan kötött metil-csoportok szakadnak le, melyekből átmeneti termékként HCHO keletkezik. Ennek eredményeként a metilezett vegyületek mérhető mennyisége csökken, amellyel párhuzamosan nő az endogén formaldehid koncentrációja. Fás szárú növényekkel kapcsolatos, a fertőzésre adott válasz-reakciók ilyen megközelítésű kutatását leíró eredményeket nem találtunk.

Vizsgálataink alapján a kolin koncentrációja az ellenálló meggy genotípusok hánccsszövetében jelentősen meghaladja a fogékonyakban mérhető mennyiséget. Eredményeinket megerősítik ROZSNYAY et al. (1988) által őszi- és kajsziarackon elvégzett összehasonlító vizsgálatainak eredményei. Tíz kajszi- és tíz ősziarackfajta vizsgálatával kapott adatok összehasonlításával megállapították, hogy a termesztési tapasztalatok alapján rezisztensnek mutakozó fajták többségében magasabb kolin, trigonellin és TML mennyiségek mérhetők, mint a fogékony fajtákban. TYIHÁK et al. (1989), megismételték ezeket a vizsgálatokat és ugyancsak lényeges különbséget találtak a fogékony és rezisztens fajták összehasonlítása során. A teljes N-metilezett vegyületek szintje a rezisztens "vad" fajták és a termesztésben ellenálló fajták leveleiben magasabb értéket mutatott, mint a fogékony fajták leveleiben. A metil-donor vegyületek mennyisége és a stressztűrés közötti kapcsolatot SÁRDI (1994), SÁRDI és TYIHÁK (1998), SZARKA (2006) szabályozott körülmények között nevelt, lágyszárú növények vizsgálatával is bizonyították.

Számos kutatás dolgozik főleg a betain és a kolin vonatkozásában azon, hogy olyan, transzgenikus növényeket is előállítson, melyekben a metil donor vegyületek szintje sokszorosára emelhető a kiindulási fajtához viszonyítva (CHEN és NUCCIO 2002, NUCCIO et al. 2001, HUANG et al. 2008). Ezek a célok azokon a többségükben abiotikus stresszhatások vizsgálatával kapott eredményeken alapulnak, melyek

igazolták, hogy a metil-donor vegyületek nagyobb mennyisége összefügg a nagyobb stressztűréssel (SULPICE et al. 2003, ALLARD et al. 1998, SUMMERS et al. 1993).

5.3.2. Összehasonlító vizsgálatok endogén HCHO mennyiség alapján

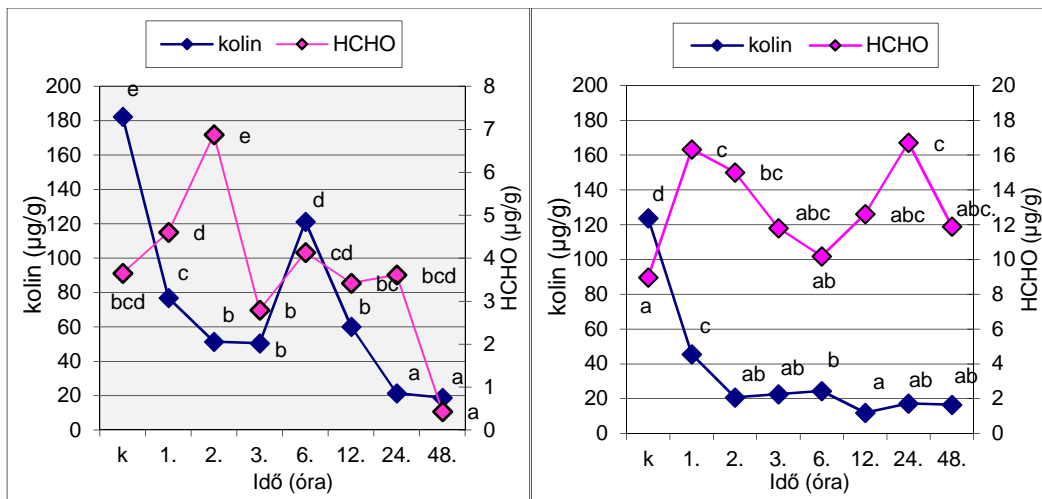
Az endogén HCHO mérésén alapuló homeosztázisban végzett összehasonlítást a metilezett vegyületek vizsgálatánál használt mintákkal végeztük.

5.3.2.1. A fertőzés hatásának nyomonkövetése

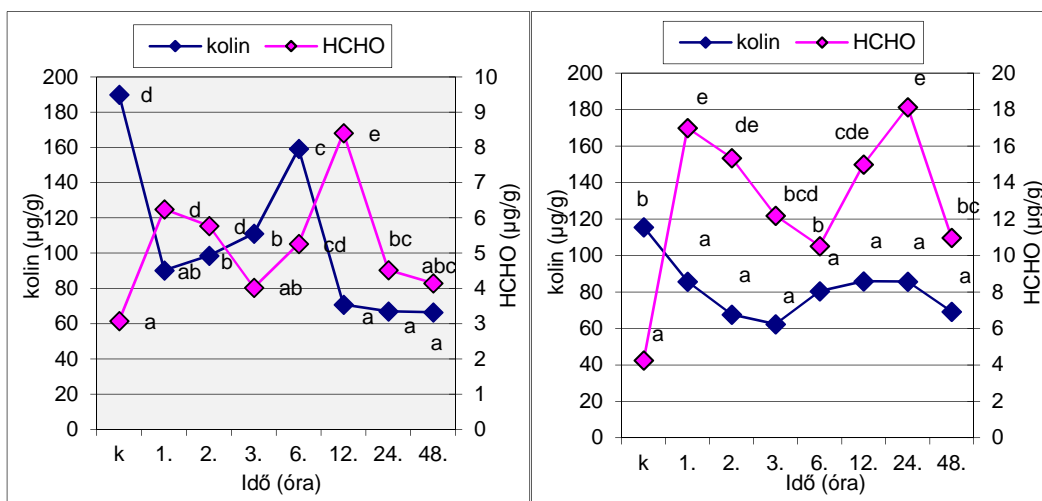
A transzmetilezés, vagyis a metilcsoportok eltávolítása illetve beépítése, kis energiaigényű, gyors és megfordítható szabályozást tesz lehetővé. A kolin tartalom és a vele összefüggésben az endogén formaldehid mennyiségi változásának dinamizmusában észlelt eltérés alapján a fogékony és rezisztens genotípusok egymástól jól elkülöníthetők (SÁRDI 1994, 2006, SZARKA 2006).

A szénhidrátok időfüggő vizsgálati eredményei alapján a meggyfák esetében elsősorban a korai válaszreakciók mutattak rá az egymástól eltérő rezisztencia szintet képviselő genotípusok válaszainak különbözőségeire.

A kolin vizsgálatával kapott eredmények és a mért endogén HCHO koncentrációk összehasonlítása alapján a könnyen mobilizálható metil csoportok mennyisége és a betegségellenállóság között fordított tendenciájú összefüggést tapasztaltunk, mint a kolin (metil-donor vegyület) mennyiségével kapcsolatosan. A homeosztázisban mért kolin szintek az ellenálló genotípusokban szignifikánsan magasabbak a fogékony genotípusokhoz viszonyítva. Ezzel egyidejűleg a könnyen mobilizálható metilcsoportok (HCHO) szintje a fogékony genotípusok esetében szignifikánsan magasabb az ellenállókhöz viszonyítva. A detektált metil-donor vegyület és a könnyen mobilizálható metil-csoportokból átmeneti termékként keletkező HCHO közötti kapcsolatot időfüggő mennyiség-változásaik nyomonkövetésével is igazoltuk. A mennyiségi összefüggéseket vizsgálva a kolin mennyisége mind a négy vizsgált genotípusnál szignifikánsan csökkenő tendenciát mutatott az első órában, mely a formaldehid ellentétes irányú gyors változásával párosult (55-56. ábrák).



55. ábra A rezisztens (szürke háttér) és fogékony (fehér háttér) meggy fajták hancs szövetében mért kolin és endogén formaldehid időfüggő mennyiség-változása



56. ábra A rezisztens (szürke háttér) és fogékony (fehér háttér) meggy hibridek hancs szövetében mért kolin és endogén formaldehid időfüggő mennyiség-változása

A rezisztens genotípusokban a kolin szint további alakulása azonban eltér a fogékony genotípusoktól, mind a 'Csengődi' fajta mind pedig a '7/67-68'-as hibrid esetében a 6. órás mintavételnél kolin szint maximumot mértünk, míg a fogékony genotípusoknál szignifikáns változás nem mutatkozott a hátralévő vizsgálati időszakban. Ezzel párhuzamosan, a kolin mennyiségváltozásával összhangban, az endogén formaldehid mennyiségének alakulása is jól megkülönböztethető változásokat mutat a két fogékonysági csoport között (55, 56. ábrák). Hasonló összefüggéseket publikált SÁRDI (1994, 2006), aki a Fuzáriumos (*Fusarium oxysporum*) fertőzésre érzékeny és ellenálló görögdinnye fajták gyökereiben HCHO-t, kolint és TML-t detektált. Homeosztázisban az ellenálló genotípusban magas kolin és TML szint mellett, csökkent HCHO mennyiség volt mérhető a fogékonyhoz képest. Fertőzés hatására hasonló tendenciájú, de időben és a mennyiségi változások mértéke tekintetében különböző változásokat tapasztalt. A kolin és TML szint egymáshoz

viszonyítva hasonló, míg a HCHO-hoz képest fordított tendenciájú változást mutatott. A görögdinnye-*Fusarium* gazda-patogén kapcsolat vizsgálatával kapott eredményeket és összefüggéseket (SÁRDI 1994) bab-*Pseudomonas* és paprika-*Xanthomonas* kapcsolatok vizsgálatával is megerősítették (SÁRDI 2006, SZARKA 2008). Fás szárú növényekkel kapcsolatos, hasonló megközelítésű publikációkat nem találtunk.

5.3.2.2. Az időfüggő válaszreakciók jelentősége

HAMMOND és WHITE (2007) szerint a cukrok másodlagos hírvivőként is szerepelnek oly módon, hogy a biotikus és abiotikus stresszhatásokra válaszolva befolyásolják a növény növekedését és fejlődését. A cukor-szignál hálózatok közvetlenül képesek szabályozni a gének expresszióját és hatással vannak más szignál útvonalakra is. GARCIA-GARRIDO és OCAMPO (2001) megállapították, hogy a potenciális kórokozó gyors felismerése előfeltétele a hatásos védekezési válasz megindításához a növényekben, mely a specifikus szignál molekulák, elicitorok felismerésén alapul. Az elicitorok képződhetnek exogén, a kórokozók által, vagy endogén a növényi sejtfal által előállított módon. Az elicitor felismerését követően számos biokémiai változás következik be, beindítva a gazdasejtek korai válaszreakcióját. A folyamat során megváltozik a növényben a plazmamembrán permeabilitása, a plazmamembránhoz kötött enzimek aktivitása, a kinázok, foszfatázok és foszfolipázok aktivitása és a szignál molekulák előállítása. A folyamat eredményeként a védekezésért felelős gének transzkripcionálisan aktiválódnak. Ezt a megfigyelés alátámasztják STEFANI és RUDOLPH, (1989) és RUDOLPH et al. (1994), SÁRDI et al. (1996, 1999) korábbi, a magas glükóz koncentráció és bakteriális betegséggel szembeni fogékonyság közötti összefüggések vizsgálatára irányuló kutatásai. Vizsgálataik alapján a károsított növényi szövetek magas glükóz koncentrációja kedvez a kórokozó extracelluláris poliszacharid (EPS) burok képzésének. Az EPS burok kialakulása megakadályozza a baktérium és a növényi sejtfal közvetlen érintkezését, emiatt a közvetlen kommunikáció (a kórokozó gyors felismerése) nem jöhet létre. Ennek következtében a rezisztens reakciót jellemző gyors sejthalál (HR) nem alakul ki.

A növények, kórokozókkal szembeni rezisztenciája gyakran attól függ, hogy a növény képes-e felismerni a kórokozót a fertőzés korai fázisában. Számos kórokozó azonban rendelkezik azzal a képességgel, hogy megkerülje a növény védekezési rendszerét és intenzíven szaporodjon a növényben anélkül, hogy közvetlenül kiváltaná a növény

védekezési válaszreakcióit, vagy késleltetve váltja ki. Ebben az esetben a növény „érzékenyebbé válik”, és a kórokozó jelentős károkat okozhat (MEHDY 1994).

A növények kórokozókkal szembeni gyors válaszreakcióját számos más megközelítéssel is vizsgálják. Egyik leginkább kutatott terület a reaktív oxigén fajták vizsgálata. A reaktív oxigénfajták generálása az egyik legkorábbi sejtszinten detektálható válasz a növényeknél azért, hogy megakadályozzák számos patogén gombafaj által okozott fertőzés kialakulását, valamint a kórokozó növénybe hatolását. Azonban nem csak a növények állítanak elő reaktív oxigénfajtákat, hanem a kórokozó gombák is azért, hogy megtörjék a növény védekezési rendszerét. Ez a folyamat elsődlegesen a nekrotróf gombákra (ilyen a *M. laxa* is) jellemző. A kórokozó korai felismerése még a szöveti nekrozis kialakulása előtt meg kell, hogy történjen a növények esetében, mert ha a szövetek elpusztulnak, a növény elveszíti a közvetlen sejtszintű kapcsolatot a kórokozóval és nem képes újabb védekezési válaszok indukálására, így az tovább folytathatja a megbetegítési folyamatot (VARGAS et al. 2012). A stressz hatására képződött reaktív oxigénfajtáknak (pl. szuperoxid anion, hidroxil szabadgyök, hidrogénperoxid) kétféle hatás tulajdonítható: sejthalált okoznak a fertőzött vagy stresszek által károsított gazdanövényeken, de a fertőzést előidéző patogénekben is (KIRÁLY 2002). Ezen aspektusból vizsgálva a formaldehidet, a demetilézéskor átmeneti terméként keletkező HCHO is szerepet játszhat a reaktív oxigénfajták keletkezésében és a növények kétirányba ható védekezési válaszaiban. MÓRICZ (2007) szerint az endogén formaldehid eltérő utakon (metilezés, demetilézés, biológiai oxidáció) szabadul fel és a legkülönbözőbb spontán és enzimatis reakciókban vesz részt, befolyásolva a mitotikus és apoptikus folyamatokat. A reaktív oxigén fajták az általunk vizsgált endogén vegyületekhez hasonlóan rendkívül gyorsan, pillanatszerűen megjelennek a növények elsődleges védekezési válaszául (WOJTASZEK 1997). TRÉZL és PIPEK (1988) közlése szerint a sejten belül és kívül folyamatosan keletkező hidrogénperoxid és endogén formaldehid között megvan a reakció lehetősége, hogy nagy energiájú szingulett oxigén és gerjesztett formaldehid keletkezzen. A HCHO és annak rövid életű reaktív oxidáns akciótermékei alapvető szerepet játszanak a betegségellenállóságban, de ugyanakkor képesek károsítani a sejtösszetevőket, mint nukleinsavakat, fehérjéket.

A meggy-*M. laxa* gazda-patogén kölcsönhatás endogén vegyületek mennyiségének, és mennyiségi változásainak mérésével történő vizsgálata azt mutatja, hogy ez a megközelítés alkalmas a fogékony és ellenálló genotípusok jellemzésére. A különböző szénhidrát frakciók vizsgálata, és a metilezési körfolyamatban átmeneti

termékként keletkező HCHO, valamint a metil-donor kolin mérésével nyomonkövetett változások alkalmasak a fertőzéssel kiváltott válaszreakciók különbözőségeinek „megjelenítésére”.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

Doktori dolgozatom a meggy moniliniás betegségével szembeni, a NAIK Gyümölcstermesztési Kutatóintézetében folyó nemesítési program eredményeit, valamint a rezisztencianemesítési program keretében szelektált meggy genotípusok betegségellenállóságával összefüggésbe hozható endogén vegyületek (szénhidrátok, kvaterner ammónium vegyületek, endogén formaldehid) szerepét mutatja be. A hazai meggytermesztés vezető fajtája az 'Érdi bőtermő'. Kiváló tulajdonságai ellenére azonban nagymértékben fogékony a meggy moniliniás betegséggel szemben. Ennek megváltoztatása érdekében az 1990-es évektől rezisztencianemesítési program indult betegségellenálló meggy fajták előállítására céljából. A program célja olyan genotípusok előállítása, melyek nagyfokú toleranciával rendelkeznek a meggy legfontosabb kórokozóival (elsősorban moniliniás betegség és blumeriellás levélfoltosodás), de rendelkeznek az 'Érdi bőtermő' fajtához hasonló gyümölcstulajdonságokkal és termőképességgel. Rezisztencia donorként a 'Csengődi' fajtát használták és használjuk jelenleg is. A hibridek szelekciós munkáiba 2008-ban kapcsolódtam be. A több éve folyó, termőképességre, gyümölcstulajdonságokra és spontán *M. laxa* fertőzésekre irányuló megfigyelések eredményeként választottuk ki a 8 legígéretesebb hibridet, melyek *M. laxa* kórokozóval szembeni viselkedését több aspektusból is megvizsgáltam.

Kutatási munkám alapvetően két, egymásra épülő részre osztható. Az első részben a kiválasztott genotípusok *M. laxa* kórokozóval szembeni ellenálló képességét vizsgáltuk szabadföldi spontán, szabadföldi mesterséges és laboratóriumi mesterséges fertőzések segítségével. A szabadföldi spontán és szabadföldi mesterséges fertőzések hasonló ellenállósági sorrendet mutattak. Ennek alapján megállapítható, hogy egy kivétellel mindegyik hibrid szignifikánsan ellenállóbb, mint a fogékony 'Érdi bőtermő' fajta, azonban a genotípusok ellenállósági szintje között jól elkülöníthető különbségek vannak. A fertőzési módok összehasonlítása alapján a szabadföldi mesterséges inokulálás alkalmasabbnak bizonyult a *M. laxa* fertőzéssel szembeni ellenállóság vizsgálatára, mint a laboratóriumi, mert az utóbbi eljárás túl provokatív, az izolált körülmények túl kedvezőek a kórokozó számára, ezért a megmutatkozó ellenállósági különbségek ellenére is megnehezítik az objektív értékelést.

További vizsgálatainkban arra kerestük a választ, hogy a különböző ellenállósági szintet mutató genotípusok *M. laxa* fertőzéssel szembeni viselkedése jellemezhető-e a hánccs, valamint levélszöveikben mérhető szénhidrátok, valamint metil-donor vegyületek és a könnyen mobilizálható metil-csoportokból átmeneti termékként keletkező formaldehid mennyiségének meghatározásával. Vizsgálataink tervezéséhez a SZIE Genetika és Növénynevelés Tanszékén több mint 20 éve folyó, különböző gazda-patogén kapcsolatok vizsgálatára irányuló kutatások eredményei adtak alapot.

Eredményeink alapján, homeosztázisban, a levelekben és a hánccsszövetekben mérhető szénhidrátok közül elsősorban a glükóz mennyisége hozható összefüggésbe a meggyfajták és hibridjeik betegség ellenállóságával. A fogékony csoportba sorolt genotípusoknál magasabb, az ellenállóknál szignifikánsan alacsonyabb glükóz tartalmat mértünk több, egymástól független vizsgálati időpontban is.

A fertőzéssel provokált védekezési válaszok tanulmányozása céljából vizsgáltuk a detektálható szénhidrátok, elsősorban a glükóz, a fruktóz és a szacharóz időfüggő mennyiségi változásait is. Eredményeink alapján a glükóz koncentrációváltozásának vizsgálatával a válaszreakciók nyomon követhetők, és az ellenállóság szempontjából szélső értékeket képviselő genotípusok válaszreakciói közötti különbségek „megjeleníthetők”.

A transz-metilézési folyamatokban átmeneti termékként keletkező formaldehid, és metil-donor vegyületek vizsgálata szintén alkalmasnak bizonyult a *M. laxa* fertőzéssel szemben fogékony és ellenálló meggygenotípusok jellemzésére. Homeosztázisban és különböző módon végzett fertőzéseket követően is vizsgáltuk a genotípusok hánccsszövetében mérhető metil-donor vegyületek és az endogén formaldehid mennyiségét. A metil donor vegyületek közül (kolin, betain, karnitin, trigonellin, trimetil-lizin) kolin sikert sikerült kimutatni, melynek mennyisége összefüggésbe hozható a rezisztenciával: mennyisége az ellenálló genotípusokban magasabb, a fogékonyakban alacsonyabb. Az endogén formaldehid mennyisége alapján, stressz-mentes állapotban ugyancsak elkülöníthetők a fogékony és ellenálló csoportok, és a metil-donor kolinnal ellentétes tendenciát mutató időfüggő mennyiségi változásai szintén alkalmasnak mutatkoznak a különböző válaszreakciók nyomon követésére. A vizsgált endogén vegyületek mennyiség-változásai alapján már a fertőzést követő első órában jól detektálható különbségek mérhetők a fogékony és ellenálló genotípusok között, ami ahhoz a régóta ismert és bizonyított megállapításhoz kapcsolódik, hogy a növények

gyors válaszreakciója, a kórokozó gyors felismerése alapvetően meghatározza a további kórfolyamatot.

A nemesítési programunk eredményeinek részeként dolgozatomban bemutattam a szelektált hibridek két, talán legfontosabb tulajdonságát az érési időt és a gyümölcsméretet. Ezek alapján a szelektált hibridek korábbi érésűek, mint az anyai szülőfajta elsősorban friss fogyasztásra valók.

A sikeres nemesítés előfeltétele, ha olyan nemesítési módszereket használunk, melyek, az igencsak hosszadalmas szelekciós munkát felgyorsíthatják. Eredményeink biztató előjelei lehetnek annak, hogy jelenlegi munkánkat tovább fejlesztve a jövőben az endogén vegyületek vizsgálatával lehetőség nyílhat arra, hogy már korai juvenilis stádiumban (virágzás előtt) elkülöníthetők legyenek a fogékony, illetve ellenálló genotípusok, megkönnyítve az időigényes szelekciós munkát. Az eredményeink alapján levonható következtetések elősegíthetik a különböző stratégiájú védekezési rendszerek biokémiai hátterének jobb megismerését és új, a kórtani megfigyeléseket kiegészítő biokémiai szemléletű tesztelési módszerek kidolgozását.

7. SUMMARY

My doctoral dissertation shows results of the breeding programme to brown rot blossom blight resistance running at the NARIC Fruitculture Research Institute. It also shows the role of endogenous compounds (carbohydrates, quaternary ammonium compounds, endogenous formaldehyde) associated with disease resistance of selected sour cherry genotypes. The most grown cultivar of the Hungarian sour cherry industry is the 'Érdi bőtermő'. Despite of its excellent fruit characteristics this cultivar is very susceptible to the brown rot blossom blight. For this reason a resistance breeding programme has been started since 1990, aiming to producing disease resistant cultivars. Aim of the breeding program is to produce genotypes having high tolerance against the most important diseases (mainly brown rot blossom blight and cherry leaf spot) of sour cherry, but their fruit characteristics and productivity are similar to 'Érdi bőtermő'. The 'Csengődi' cultivar is used and uses as resistance donor in the past decades as well as nowadays. I have been working in the selection breeding work of sour cherry since 2008. As a result of the selection work, which has been running for many years, 8 promising genotypes were chosen. Their behaviour to *M. laxa* pathogen was examined from different aspects.

My research work can be divided into two parts, each building on each other. In the first part the *M. laxa* resistance of the selected genotypes was examined with

spontaneous *in vivo*, artificial *in vivo*, and artificial *in vitro* infections. The order of disease resistance of spontaneous and artificial *in vivo* infections showed the same results. On this basis it can be considered that all but one of the eight hybrids were significantly resistant than the cultivar 'Érdi bőtermő', however between the resistance levels are well distinguished differences. On the basis of the comparison of different inoculation methods the artificial *in vivo* inoculation was the most suitable method for the examination of *M. laxa* resistance. The artificial *in vitro* infection is very provocative, the circumstances of isolation are too favourable to the pathogen thus, objective ranking is made more difficult despite of the detectable differences in resistance.

In the further examinations we asked whether the behaviour of different genotypes to *M. laxa* could be characterised with the determination of carbohydrates, methyl donor compounds and endogenous formaldehyde originated from leaf and phloem tissues. The basis of our examinations was that host – pathogen examinations which have been running on for 20 years at the SZIU Department of Genetics and Plant Breeding. Among the carbohydrates in leaves and in phloem tissues mainly the glucose quantity could be associated with the disease resistance of sour cherry cultivars and hybrids. In the susceptible group higher, while in the resistant group significantly lower glucose contents were measured, in more examination times which were independent of each other.

In order to study the inoculation induced defence reactions the time dependent changing of glucose, fructose and sucrose were examined. On this basis the defence reactions could be followed up well with the examination of concentration changing of glucose thus the differences between the most resistant and the most susceptible genotypes are well detectable.

The examination of the endogenous formaldehyde, a transient product during transmethylation processes, and the methyl donor compounds were also suitable for the characterisation of *M. laxa* resistant and susceptible sour cherry genotypes. In homeostasis, after different inoculation methods, the methyl donor compounds and the endogenous formaldehyde were measured in the phloem tissues of the genotypes. Among methyl donor (choline, betain, carnitine, trigonelline, trimethyl lysin) compounds the choline was well detectable. The quantity of choline could be associated with the resistance; its quantity is higher in the resistant and lower in the susceptible genotypes. On the basis of the quantity of endogenous formaldehyde the resistant and susceptible groups are also separable from each other in stress-free status.

Compared to choline, the time dependent changing of formaldehyde shows reverse tendency, which is also suitable for making differences between defence responses. On the basis of the quantitative changing of the examined endogenous compounds well detectable differences could be measured between the susceptible and resistant genotypes even in the first hour after the inoculation. This finding is confirmed by the fact that the fast disease response of the plants, the fast recognition of the pathogen determines basically the further disease process. Beyond the examinations of the resistance, as a part of our breeding programme, I have demonstrated two most important characteristics of the hybrids, the ripening time and the fruit size. On this basis ripening time of the selected hybrids is earlier than the 'Érdi bőtermő' and they are suitable for fresh consumption.

Basic criterion of the successful breeding is application of such breeding methods which can speed up the time-consuming selection work. Our results could be encouraging prognostications if we improve our current work with the examinations of endogenous compounds, it can be possible to separate the susceptible and resistant genotypes at an early juvenile age (before blooming), and this will make the time-consuming selection work easier. On the basis of our results, conclusions of this dissertation can contribute to understand the biochemical background of defence systems with different strategies and to work out new biochemical test methods to complete phytopathological observations.

8. MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

1. ÁDÁM, A., NAGY, P. D. (1989): Variations in membrane polar lipids of barley leaves infected with three strains of barley stripe mosaic virus and with poa semilattent virus. *Plant Science*. (61) 53-59. p.
2. AGRIOS, G. N. (1997): *Plant Pathology* (4th Edition). London. Academic Press.
3. ALBERT, L., NÉMETH, ZS. I., BARNÁ, T., VARGA, SZ., TYIHÁK, E. (1998): Measurement of endogenous formaldehyde in the early development stages of European Turkey oak (*Quercus cerris l.*). *Phytochemical Analysis* (9) 227. p.

4. ALI, K., MALTESE, A. F., FIGUEIREDO, A., REX, M., FORTES, M. A., ZYPRIAN, E., PAIS, S. M., VERPOORTE, R., CHOI, H.Y. (2012): Alterations in grapevine leaf metabolism upon inoculation with *Plasmopara viticola* in different time-points. *Plant Science*, (191-192) 100-107. p.
5. ALIFERIS, K. A, JABAJI, S., (2010): Metabolite Composition and Bioactivity of *Rhizoctonia solani* Sclerotial Exudates. *Journal of Agricultural and Food chemistry*, 58 (13) 7604-7615. p.
6. ALIFERIS, K. A., JABAJI, S. (2012): Deciphering plant pathogen interactions applying metabolomics: principles and applications. *Canadian Journal of Plant Pathology*. (34) 29-33. p.
7. ALLARD, F., HOUDE, M., KRÖL, M., IVANOV, A., HUNER, N.P.A., SARHAN, F., (1998): Betaine improves freezing tolerance in wheat. *Plant Cell Physiology*, 39 (11) 1194-1202. p.
8. APOSTOL, J. (1990): Biomeggy. *Kertészet és Szőlészet*, 39 (17) 3. p.
9. APOSTOL J., VÉGHÉLYI K. (1993): Results of testcrossing in order to get disease resistant sour cherry varieties. In: Schmidt, H., Kellerhals, M. (Szerk.): Progress in temperate fruit breeding. *Developments in Plant Breeding*. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers, 53-56. p.
10. APOSTOL J. (1994): A meggynevelés eredményei Budatétényben. Kandidátusi értekezés. MTA. Budapest.
11. APOSTOL, J., VÉGHÉLYI, K., IEZZONI, A., JONES, A. L: (1995): Magyar-amerikai együttműködés a betegségellenálló meggyfajták nevelése érdekében. *Új Kertgazdaság*, 1 (1-2) 1-3. p.
12. APOSTOL, J. (1998): Meggy. In: Soltész M. (Szerk): *Gyümölcsfajta-ismeret és -használat*. Budapest. Mezőgazda kiadó, 288-307. p.
13. APOSTOL, J., (2005): New Sour Cherry Varieties and Selections in Hungary. *Acta Horticulturae*, (667) 123-1226. p.
14. APOSTOL, J. (2011): Breeding sweet and sour cherry in Hungary. Zbornik radova III. savetovanja 'Inovacije u vocarstvu' Beograd 10 Febr. 2011, 49-57. p.
15. ARAKAWA, K., KATAYAMA, M., TAKABE, T. (1990): Levels of betaine aldehyde dehydrogenase activity in the green leaves and roots of barley. *Plant Cell Physiology*, 31 (6) 797-803. p.
16. AWAD, M. A., AL-QURASHI, A. D., MOHAMED, S. A. (2015): Postharvest trans – resveratrol and glycine betaine treatments affect quality, antioxidant

- capacity, antioxidant compounds and enzymes activities of 'El-Bayadi' table grapes after storage and shelf life. *Scientia Horticulturae*, (197) 350-356. p.
17. BALLA, I., BRÓZIK, S. (1996): Embryo culture of sweet cherry hybrids. *Acta Horticulturae*, (410) 385. p.
 18. BENIKEN, L., BEQQALI, M., DAHAN, R., BENKIRANE, R., OMARI, F. E., BENAOUZ, A., BENYAHIA, H., GABOUN, F. (2011): Evaluation of resistance of ten citrus rootstocks resistant to tristeza regarding the water deficit. *Fruits*, 66 (6) 373-384. p.
 19. BERGER, S., SINHA, A. K., ROITSCH, T. (2007): Plant physiology meets phytopathology: plant primary metabolism and plant-pathogen interactions. *Journal of Experimental Botany*, 58 (15-16) 4019-4026. p.
 20. BLUNDEN, G., GORDON, S. M., SMITH B. E., FLETCHER, R. L. (1985): Quaternary Ammonium Compounds in Species of the *Fucaceae* (*phaeophyceae*) from Britain. *British Phycological Journal*, (20) 105. p.
 21. BLUSZTAJN, J. K., (1998): Choline, a Vital Amine. *Science*, 281 (5378) 794-795. p.
 22. BOLTON, M.D. (2009): Primary metabolism and plant defense – fuel for the fire. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 22 (5) 487-497. p.
 23. BORS, R. H. (2005): Dwarf sour cherry breeding at the University of Saskatchewan. *Acta Horticulturae*, (667) 165-140. p.
 24. BRÓZIK, S. (1959): Csonthéjas termésűek. Cseresznye-meggy. Termesztett gyümölcsfajtáink 2. Budapest. Mezőgazdasági Kiadó, 7. p.
 25. BRÓZIK, S. (1982a): A cseresznye és a meggy botanikája. In: Pór J., Faluba Z. (Szerk.): *Cseresznye és meggy*. Budapest. Mezőgazdasági Kiadó, 31-47. p.
 26. BRÓZIK S. (1982b): A nemesítés. In: Pór J., Faluba Z. (Szerk.): *Cseresznye és meggy*. Budapest. Mezőgazdasági Kiadó, 49-55. p.
 27. BRÓZIK, S. (1996): Cherry breeding work and achievements in Hungary. *Acta Horticulturae*, (410) 43-46. p.
 28. BUDAN, S., MUTAFA, I., STOIAN, I., POPESCU, I. (2005) : Screening of 100 sour cherry genotypes for *Monilia laxa* field resistance. *Acta Horticulturae*, (667) 145-151. p.
 29. BURAK, M., ERBIL, Y., KAYNAS, K. (2005): Clonal selection of 'Kutahya' sour cherry. *Acta Horticulturae*, (667) 159-164. p.
 30. BURGYN, J., SZARVAS, T., TYIHÁK, E. (1982): Increased Formaldehyde Production from L-methionine (S-14CH₃) by Crude Enzyme of TMV-infected

- Tobacco Leaves. *Acta Phytopathologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, (17) 11. p.
31. CARDINALI, M. C. D., BOAS, P. R. V., MILORI, D. M. B. P., FERREIRA, E. J., SILVA, M. F. E., MACHADO, M. A., BELLETE, B. S., SILVA, M. F. D. F. (2012): Infrared spectroscopy: A potential tool in huanglongbing and citrus variegated chlorosis diagnosis. *Talanta*, 91 (91) 1–6. p.
 32. CEROVIC, R., RADICEVIC, S. (2008): Sour cherry research and production in Serbia and Montenegro. *Acta Horticulturae*, (8795) 493-496. p.
 33. CHELVERAJAN, R. I., FANNIN, F. F., BUSH, L. P. (1993): Study of nicotine demethylation in *Nicotiana otophora*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, (41) 858-862. p.
 34. CHEN, T. H. H., NUCCIO, M. (2002): Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Plant Biology*, 5 (3) 250–257. p.
 35. COUEÉ, I., SULMON, C., GOUESBET, G., EL AMRANI, A., (2006): Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, 57 (3) 449-459. p.
 36. COUGHLAN, S. J., JONES, R. G. W. (1980): Some Responses of *Spinacea oleracea* to Salt Stress. *Journal of Experimental Botany*, 31 (4) 883-893. p.
 37. COUGHLAN, S. J., JONES, R. G. W. (1982): Glycinebetaine biosynthesis and its control in detached secondary leaves of spinach. *Planta*, (154) 6-17. p.
 38. DANIELE, E., DOMMES J., HAUSMANN, J. F. (2003): Carbohydrates and resistance to *Phytophthora infestans* in potato plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 25 (2) 171-178. p.
 39. DANIELL, H. (2011): United States, Patent Application Publication, US 2011/0072541 A1
 40. DUERRE, J. A., BUTTZ, H. R. (1990): Histone methylation and gene regulation. In: W. PAIK, K., and Kim (Eds): *Protein Methylation*. Boca Raton, Florida. CRC Press, 125. p.
 41. DUERRE, J. A., LEE, C. T. (1974): In vivo methylation and turnover of rat brain histones, *Journal of Neurochemistry*, (823) 541. p.
 42. EVANS, L.S., TRAMONTANO, W.A. (1981): Is trigonelline a plant hormone? *American Journal of Botany*, 68 (9) 1282. p.

43. EZQUER, I., LI, J., OVECKA, M., BAROJA-FERNÁNDEZ, E., MUÑOZ, F.J., MONTERO, M., DÍAZ DE CERIO, J., HIDALGO, M., SESMA, M.T., BAHAJI, A., ETXEBERRIA, E., POZUETA-ROMERO, J. (2010): Microbial Volatile Emissions Promote Accumulation of Exceptionally High Levels of Starch in Leaves in Mono- and Dicotyledonous Plants. *Plant and physiology*, 51 (10) 1674-1693. p.
44. FRISELL, W. R., MACKENZIE, C. G. (1958): Formaldehyde determination by the dimedone procedure. *Methods of Biochemical Analysis*, (6) 63-67. p.
45. GARCIA-GARRIDO, J. M., OCAMPO, J. A., (2001): Regulation of the plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal of Experimental Botany*, 53 (373) 1377-1386. p.
46. GERSBECK, N., SCHÖNBECK, F., TYIHÁK, E. (1989): Measurement of formaldehyde and its main generators in *Erysiphe graminis* infected barley plants by planar chromatographic techniques. *Journal of Planar Chromatography* (2) 86-89. p.
47. GLITS, M. (2000): Gyümölcsfák betegségei. In: Glits M., Folk Gy. (Szerk): *Kertészeti Növénykórtan*. Budapest. Mezőgazda Kiadó, 206-208. p.
48. GLITS, M., Mező G. (2008): Csonthéjasok monilíniás betegsége. *Agrofórum*, 19 (4) 57-63. p.
49. GUTERMUTH, Á. (2013): A kajszi virágzárkor moníliás (*Monilinia laxa* (Aderh. & Ruhl.) betegséggel szembeni ellenállósága. Doktori (PhD) értekezés. Budapesti Corvinus Egyetem. Budapest.
50. GONÇALVES, M. C., VEGA, J., OLIVEIRA, J. G., GOMES, M. M. A. (2005): *Sugarcane yellow leaf virus* infection leads to alterations in photosynthetic efficiency and carbohydrate accumulation in sugarcane leaves. *Fitopatologia brasileira*, 30 (1) 10-16. p.
51. GOPAL, D. V. R. S., SREENIVASULU, P., NAYUDU, M. V. (1990): Effect of Bavistin on lipid metabolism in groundnut (*Arachis hypogaea L.*) leaves infected with *peanut green mosaic virus (PGMV)*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 37 (1) 1–8. p.
52. GORHAM, J.(1995): Betaines in higher plants: biosynthesis and role in stress metabolism. In: R. M. Wallsgrove. (Ed.): *Amino Acids and Their Derivatives in Higher Plants*. Cambridge. Cambridge University Press, 171–203. p.

53. HAMMOND, J. P., WHITE, P. J. (2007): Sucrose transport in the phloem: integrated root responses to phosphorus starvation. *Journal of Experimental Botany*, 59 (1) 93-109. p.
54. HEIL M., BOSTOCK R. M. (2002): Induced systemic resistance (ISR) against pathogens in the context of induced plant defences. *Annals of Botany*, (89) 503-512. p.
55. HEVESI M., FARKAS Á., KÁSA K., OROSZ-KOVÁCS ZS. (2004): Carbohydrate utilization of *Erwinia amylovora* in vitro. *International Journal of Horticultural Science*, 10 (2) 31-34. p.
56. HONTY, K. (2010): A körtefajták tűzelhalással szembeni ellenállósága és a betegség folyamatának jellemzése néhány biokémiai paraméter vizsgálatával. BCE Gyümölcsstermő Növények Tanszék, *Doktori értekezés*, 106-107 p.
57. HORVATH, A., ZANETTO, A., CHRISTMANN, H., LAIGRET, F., FAVAUD, M. (2008): Origin of sour cherry (*Prunus cerasus* L.) genomes. *Acta Horticulturae* (795) 131-136. p.
58. HUANG, J., HIRJI, R., ADAM, L., ROZWADOWSKI, K. L., HAMMERLIND, J.K., KELLER, W.A., SELVARAJ, G. (2000): Genetic Engineering of Glycinebetaine Production toward, Enhancing Stress Tolerance in Plants: Metabolic Limitations. *Plant Physiology*, (122) 747–756. p.
59. HUANG, J., ROZWADOWSKI, K., BHINU, V.S., SCHÄFER, U, HANNOUFA, A. (2008): Manipulation of sinapine, choline and betaine accumulation in Arabidopsis seed: towards improving the nutritional value of the meal and enhancing the seedling performance under environmental stresses in oilseed crops. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46 (7) 647-654. p.
60. HUDÁK, I., DOBRÁNSZKI, J., SÁRDI, É., HEVESI, M. (2010): Changes in carbohydrate content of potato calli during osmotic stress induced by mannitol. *Acta Biologica Hungarica*, 61 (2) 234–236. p.
61. HUSZTI, S., TYIHÁK, E. (1986): Formation of Formaldehyde from S-adenosyl-L- (methyl-3H) ethionine during Enzymatic Transmethylation of Histamine. *FEBS Letters*, (209) 362. p.
62. IEZZONI, A. F. (1984): Sour cherry breeding in Eastern Europe. *Journal of the American Pomological Society*, 38 (3) 7. p.
63. IEZZONI, A. F., SEBOLT, A. M., WANG, D. (2005): Sour cherry breeding program at Michigan State University. *Acta Horticulturae* (667) 131-134. p.

64. JENEY A., GYAPAY G., SZENDE B., BURICS L., TYIHÁK E. (1980): Methylation-like reaction of [3H-methyl]-N-5-trimethyllysine (TML) to chromatin components. *Biochemical Pharmacology*, (29) 2729. p.
65. JI, X., GAI, Y., ZHENG, C., MU, Z. (2009): Comparative proteomic analysis provides new insights into mulberry dwarf responses in mulberry (*Morus alba* L.). *Proteomics*, 9 (23) 5328-5339. p.
66. KÁLLAY, T.-NÉ. (2003): A cseresznye és a meggy gazdasági jelentősége, a termesztés jelenlegi helyzete. In: Hrotkó K. (Szerk.): *Cseresznye és meggy*. Budapest. Mezőgazda Kiadó, 12-16. p.
67. KEDDERIS, G. L., HOLLENBERG, P. F. (1983): Characterisation of the n-demethylation catalyzed by horseradish peroxidase. *Journal of Biological Chemistry*, 13 (258) 8129-8138. p.
68. KIRÁLY, Z. (2002): Az oxidatív stressz és az antioxidánsok szerepe a növény/patogén kapcsolatokban. *Acta Agraria Debreceniensis*, (9) 45-50. p.
69. KLEMENT, Z. (1963): Method For the Rapid Detection of the Pathogenicity of Phytopathogenic Pseudomonas. *Nature*, (199) 299-300. p.
70. KLEMENT, Z. (2004): A baktériummal fertőzött növény védekezési mechanizmusai. *Magyar Tudomány*, (10) 1108. p.
71. KOCH, K. E. (1996): Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, (47) 509-540. p.
72. KORBULY, J., STEFANOVITS-BÁNYAI, É., SÁRDI, É., PEDRYC, A. (2000): Effect of freezing treatments on sugar content of buds investigated in different *Vitis* genotypes. In: 6th International Symposium on Grapevine Physiology and Biotechnology, Heraklion, Greece. Abstracts, 107. p.
73. KOVÁCS-NAGY, E., BILEK, A., LACZ, E., BODOR, P., SÁRDI, É. (2008): Grape variety comparison of different stress tolerance based on the quantitative measurement of carbohydrates. *International Journal of Horticultural Science*, 14 (4) 7–10. p.
74. KOVÁCS, G., TYIHÁK, E., IRUSZNÁK, I., TRÉZL, L., FÖLDES, D, SZABÓ, B., BÓDI, I., CSÁSZÁR, SZ., SZOPKO, M., GOMBÁR, M. (1984): Hungarian Patent., 182. 677, and e.g. 1985. U.S. Patent 4 (532) 214. p.
75. LÁSZLÓ, I., SZŐKE, É., TYIHÁK, E. (1998): Relationship between abiotic stress and formaldehydeconcentration in tissue culture of *Datura innoxia* Mill. *Plant Growth Regulation*, (25) 195. p.

76. LEE, H. W., PAIK, W. K.(1972): Histone methylation during hepatic regeneration in rat. *Biochimica and Biophysica Acta*, (277) 107. p.
77. LEHRER, A., YAN, S. L., FONTANIELLA, B., ELSAYED, A., KOMOR, E. (2010): Carbohydrate composition of sugarcane cultivars that are resistant or susceptible to *Sugarcane yellow leaf virus*. *Journal of General Plant Pathology*, 76 (1) 62-68. p.
78. LICHTENTHALER, H. K. (1996): Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of Plant Physiology*, 148 4-14.
79. LOVE, J.A., MARTIN, T., GRAHAM, A.I., MILNER JOEL, J. (2005): Carbohydrate partitioning and sugar signalling in *Cauliflower mosaic virus*-infected turnip and *Arabidopsis*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 67 (2) 83-91. p.
80. MANDAL, R., KATHIRIA, P., PSYCHOGIOS. N., BOUATRA S., KRISHNAMURTHY, R., WISHART, D., KOVALCHUK, I. (2012): Progeny of *tobacco mosaic virus*-infected *Nicotiana tabacum* plants exhibit trans-generational changes in metabolic profiles. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 1 (2) 115–123. p.
81. MCNEIL, S. D., NUCCIO, M. L, ZIEMAK, M. J., HANSON, A. D. (2001): Enhanced synthesis of choline and glycine betaine in transgenic tobacco plants that overexpress phosphoethanolamine N-methyltransferase. *Proceedings of the National Academy of Science*, 98 (17) 10001-10005. p.
82. MEHDY, M.C. (1994): Active oxigen species in plant defense against pathogens. *Plant Physiology*, (105) 467-472 p.
83. MILCEVICOVA, R., GOSCH, C., HALBWIRTH, H., STICH, K., HANKE, M-V., PEIL, A., FLACHOWSKY, H., ROZHON, W., JONAK, C., OUFIR, M., HAUSMAN, J. F., MATUSIKOVA, I., FLUCH, S. (2010): *Erwinia amylovora*-induced defense mechanisms of two apple species that differ in susceptibility to fire blight. *Plant Science*, 179 (1-2) 60-67. p.
84. MILETIĆ, R., ŽIKIĆ, M., MITIĆ, N., NIKOLIĆ, R. (2008): Identification and in vitro propagation of promising 'Oblačinska' sour cherry selections in Eastern Serbia. *Acta Horticulturae*, (795) 159-162. p.
85. MOGHADAMM, M. R. B, VAN DEN ENDE, W. (2012): Sugars and plant innate immunity, *Journal of Experimental Botany*, 63 (11) 3989-3998. p.

86. MÓRICZ, Á. (2007): Néhány mikotoxin hatásmechanizmusának vizsgálata BioAréna rendszerben. ELTE TTK, MTA Növényvédelmi Kutatóintézete, *Doktori értekezés*. 115-116 p.
87. MURATA, N., OHNISHI, N. (2006): Glycinebetaine counteracts the inhibitory effects of salt stress on the degradation and synthesis of D1 protein during photoinhibition in *Synechococcus sp.* *Plant Physiology*, 141 (2) 758-765. p.
88. NAGY, E., (2006): A növényi stressztűrő-képességben és a humán egészségmegőrzésben egyaránt szerepet játszó endogén komponensek tanulmányozása. Budapesti Corvinus Egyetem, Budapest. Diploma dolgozat, 35. p..
89. NÉMETH ZS, I., (2002): A formaldehid és természetes generátorai, mint a környezeti hatások jelző molekulái a csertölgy ontogenezisének korai szakaszaiban. PhD értekezés, Sopron. Nyugat-magyarországi Egyetem
90. NÉMETH, ZS. I, SÁRDI, É., STEFANOVITS-BÁNYAI, É. (2009): State dependent correlations of biochemical variables in plants. *Journal of Chemometrics*, 23 (3-4) 197-210. p.
91. NÉMETH, ZS. I., ALBERT, L., VARGA, SZ. (2000): Relationship between dimedone shock and formaldehyde level in the germinating acorns of European Turkey oak. In: 5th International Jubilee Conference on Role of Formaldehyde in Biological Systems. October 9-13, 2000 Sopron, Hungary.
92. NICULESCU, M. D., ZEISEL, S. H. (2002): Diet, methyl donors and DNA methylation: interactions between dietary folate, methionine and choline. *Journal of Nutrition*, (132) 2333–2335. p.
93. NUCCIO, M. L., RUSSELL, L. B., NOLTE, K. D., RATHINASABAPATHI, B., GAGE, D. A., ANDREW, D. HANSON, D. A. (2001): The endogenous choline supply limits glycine betaine synthesis in transgenic tobacco expressing choline monooxygenase. *The Plant Journal*, 16 (4) 487–496. p.
94. OSMOND, C. B., SMITH, D. S., GUI-YING, B., SHARKEY, T. D. (1987): Stem photosynthesis in a desert ephemeral *Erigonum inflatum*: characterization of leaf and stem CO₂ fixation and H₂O vapour exchange under controlled condition. *Oecologia*. 72 (4) 542-549. p.
95. PAIK, W. K., FAROOQUI, Z. J., KIM, S., (1981): Protein methylation: Cytochrome c methylation as a model system. *Advances in Enzyme Regulation*, (19) 471–486. p.

96. PEDRYC, A., KORBULY, J., SÁRDI, É. (2004): Changing of bud's sugar content in grape cultivars with different cold tolerance. *Acta Horticulturae*, (640) 213-217. p.
97. PEDRYC, A., KORBULY, J., SÁRDI, É. (2006): Relationship between sugar concentration of grape buds and their freeze tolerance. *Acta Horticulturae*, (701) 57-62. p.
98. PIUS, P., KRISHNAMURTHY, K. V., NELSON, R. (1998): Changes in saccharide metabolism induced by infection of *Camellia sinensis* by *Exobasidium vexans*. *Biologia Plantarum*, 41 (1) 127-132. p.
99. POLASTRO, E., SCHNECK, A. G., LEONIS, J., KIM, S. W. K. (1978): Cytochrome C methylation. *International Journal of Biochemistry*, 9 (11) 795–801. p.
100. REBOUCHE, C. J. (1992): Carnitine function and requirements during the life cycle. *The FASEB Journal*, 6 (15) 3379-3386. p.
101. RIPPA, S., ZHAO, Y., MERLIER, F., CHARRIER, A., PERRIN, Y. (2012): The carnitine biosynthetic pathway in *Arabidopsis thaliana* shares similar features with the pathway of mammals and fungi. *Plant Physiology and Biochemistry*, (60) 109–114. p.
102. ROITSCH, T. (1999): Source-sink regulation by sugar and stress. *Current opinion in Plant Biology*, (3) 198-206. p.
103. ROZSNYAY, ZS. D. (1977): Cytospora cancer and dieback of Apricots. *EPO Bulletin*, 7 (1) 69-88. p.
104. ROZSNYAY, ZS. (1987): The study of quaternary ammonium compounds in apricot plants during the ontogenesis. In: Tyihák, E. and Gullner, G. (Eds): Second International Conference on the role of formaldehyde in biological systems. Keszthely, September 8-12. Budapest. SOTE Press
105. ROZSNYAY, ZS., TYIHÁK, E., CMOREK, É., KEREK, M., NYUJTÓ, F., PEDRYC, A. (1988): A teljes N-metilezett vegyületek, mint potenciális rezisztencia faktorok vizsgálata kajszi és őszibarack fajták növényi részeiben. III. Magyar Növényélettani Kongresszus 1988. július 5-7. Szeged.
106. ROZSNYAY, ZS. (2004): Meggyfajták monília-ellenállósága. *Kertészet és Szőlészet*, 53 (51-52) 15. p.
107. ROZSNYAY, ZS. (2005): A csonthéjasok monília-szerű betegségei az utóbbi évek tapasztalatainak tükrében. *Agrofórum*, 16 (1) 31-32. p.

108. ROZSNYAY. ZS., SZÓDI, SZ. (2009): Meggyfajták monília-fogékonyága. *Kertészet és Szőlészet*, 58 (9) 12-13. p.
109. RUDOLPH, K. W., GROSS, M., EBRAHIM-NESBAT, F., NÖLLENBURG, M., ZOMORODIAN, A., WYDRA, K., KLEMENT, Z. (1994): The role of extracellular polysaccharides as virulence factors for phytopathogenic pseudomonads and xantomonads. In: KADO, C. I., CROSA, J. H. (Eds): *Molecular mechanisms of bacterial virulence. Springer Netherlands*, 357-358 p.
110. SAKAMOTO, A., MURATA, N., (2000): Genetic engineering of glycinebetaine synthesis in plants: current status and implications for enhancement of stress tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 51 (342) 81-88. p.
111. SÁRDI, É., TYIHÁK, E. (1994): Simple determination of formaldehyde in dimedone adduct form in biological samples by high performance liquid chromatography. *Biomedical Chromatography*, (8) 313. p.
112. SÁRDI, É. (1994): A formaldehid és egyes generátorainak tanulmányozása *Fusarium oxiosporum f. sp. niveum*-mal fertőzött görögdinnye növényeken. MTA Kandidátusi értekezés. 127. p.
113. SÁRDI, É., VELICH, I., HEVESI, M., KLEMENT, Z. (1996): The role of endogenous carbohydrates in the Phaseolus-Pseudomonas host-pathogene interaction. 1, Bean ontogenesis and endogenous carbohydrate components. *Horticultural Science*, (28) 65-69. p.
114. SÁRDI, É., TYIHÁK, E. (1998): Relationship between dimedone concentration and formaldehyde Captured in plant tissues. *Acta Biologica*, 49 (2-4) 291-301. p.
115. SÁRDI, É., STEFANOVITS-BÁNYAI, É. (1998): Investigation of some methylated compounds and peroxidase activity during plant ontogenesis in snap bean. *Acta Biologica*, 49 (2-4) 381-391. p.
116. SÁRDI, É., TYIHÁK, E. (1998): Change of biotransformation steps of formaldehyde cycle in water-melon plants after infection with *Fusarium oxysporum*. *Acta Biologica*, 49 (2-4) 353-362. p.
117. SÁRDI, É., VELICH I., HEVESI M., KLEMENT, Z. (1999): Ontogenesis- and biotic stress dependent variability of carbohydrate content in snap bean (*Phaseolus vulgaris L.*). *Zeitschrift für Naturforschung*, (54) 782-787. p.

118. SÁRDI, É., STEFANOVITS BÁNYAI, É. (2006): Relationship between peroxidase activity and the amount of fully N-methylated compounds in bean plants infected by *Pseudomonas savastanoi* pv. *Phaseolicola*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 28 (2) 523-528. p.
119. SÁRDI, É. (2006): A növények betegséggellenállósága és az endogén transzmetilezési folyamatok kapcsolata. MTA doktori értekezés
120. SÁRDI, É., SZARKA, E., CSILLÉRY, G., SZARKA, J. (2006): Biochemical examination of the General Defense System of plants by OPLC. *Journal of Planar Chromatography*, 19 (109) 233-237. p.
121. SCHUSTER, M., WOLFRAM, B. (2005): Sour Cherry Breeding at Dresden-Pillnitz. *Acta Horticulturae*, (667) 127-130. p.
122. SCHUSTER, M., WOLFRAM, B., (2008): New sour cherry cultivars from Dresden-Pillnitz. *Acta Horticulturae*, (795) 83-86. p.
123. SELYE, H. (1936): A syndrome produced by various noxious agents. *Nature*, (138) 32-34. p.
124. SELYE, H. (1964): From Dream to Discovery. New York: McGraw-Hill
125. SHALITIN, D., WOLF, S. (2000): *Cucumber Mosaic Virus* Infection Affects Sugar Transport in Melon Plants. *Plant Physiology*, 123 (2) 597-604. p.
126. SINDELAROVA, M., SINDELAR, L., BURKETOVA, L. (1999): Changes in glucose, fructose and saccharose metabolism in tobacco plants infected with *potato virus Y*. *Biologia Plantarum*, 42 (3) 431-439. p.
127. STRYEER, L. (1988): *Biochemistry*, 3th ed., V. H. Freeman & Co., New York, 678. p.
128. STRYEER, L. (1988): *Biochemistry*, 3th ed., V. H. Freeman & Co., New York, 720. p.
129. STEFANI, E., RUDOLPH, K. (1989): Induced resistance in bean leaves pretreated with extracellular polysaccharides from phytopathogenic bacteria. *Journal of Phytopathology*. 124 (3) 189-199 p.
130. SULPICE, R., TSUKAYA, H., NONAKA, H., MUSTARDY, L., CHEN, T.H.H., MURATA, N. (2003): Enhanced formation of flowers in salt-stressed *Arabidopsis* after genetic engineering of the synthesis of glycine betaine. *The Plant Journal*, 36 (2) 165–176. p.
131. SUMMERS, S.P., WERETILNYK, E. A. (1993) Choline Synthesis in Spinach in Relation to Salt Stress. *Plant Physiology*, (103) 1269-1 276. p.

132. SWARBRICK, P.J., SCHULZE-LEFERT, P., SCHOLES, J.D. (2006): Metabolic consequences of susceptibility and resistance in barley leaves challenged with powdery mildew. *Plant, Cell and Environment*, (29) 1061-1076. p.
133. SZABÓ, T. (2007): Az északkelet-magyarországi meggy tájfajta szelekció eredményei és gazdasági jelentősége. Doktori értekezés. MTA. Budapest
134. SZARKA, E. (2008): Növények általános védekezési rendszerének biokémiai és genetikai vizsgálata. BCE Genetika és növénynevelés Tanszék, *Doktori értekezés* 116-123. p.
135. SZARKA, J., SÁRDI, É., SZARKA, E., CSILLÉRY, G. (2002): General defense system in the plant kingdom III. *International Journal of Horticultural Science*, 8 (3-4) 45-54. p.
136. SZARKA, J., TOLDI, O., SZARKA, E., REMENYIK, J., CSILLÉRY, G. (2006): General defense reaction in the plant kingdom. *Acta Agronomica Hungarica*, 54 221-232. p.
137. SZÓDI, SZ., ROZSNYAY, ZS., RÓZSA, E., TURÓCZI, GY. (2008): Susceptibility of sour cherry cultivars to isolates of *Monilia laxa* (Ehrenbergh) Saccardo et Voglino. *International Journal of Horticultural Science*, 14 (1-2) 83-87. p.
138. SZÜGYI, S., ROZSNYAY, ZS., APOSTOL, J. (2012): Betegség ellenálló meggy hibridek jellemzése. *Agrofórum extra*, (43) 28-31. p.
139. TIDWELL, T., ALLFREY, V.G., MIRSKY, A.E. (1986): The methylation of histones during regeneration of the liver. *Journal of Biological Chemistry*, (243) 707. p.
140. TÓTH, M. (2001): Meggy. In: G. Tóth M. (Szerk.): *Gyümölcsészet*. Nyíregyháza. Primom Sz-Sz-B. Vállalkozásélénkítő Alapítvány Vállalkozói Központ, 268. p.
141. TRÉZL, L., PIPEK, J. (1988): Formation of excited formaldehyde in model reactions simulating real biological systems. *Journal of Molecular Structure*, (170) 213-223 p.
142. TYIHÁK, E. (1987): Overpressured layer chromatographic methods in the study of the formaldehyde cycle in biological systems. *Trends in Analytical Chemistry*, (6) 90-94. p.
143. TYIHÁK, E., GULLNER, G. (1987): Is there a formaldehyde cycle in biological systems? In: 2nd International Conference on the Role of

- Formaldehyde in Biological Systems: proceedings. Budapest, SOTE Press. 155. p.
144. TYIHÁK, E., ROZSNYAI, ZS., TIMON, B. (1989): A formaldehyd természetes főgenerátorainak vizsgálata kajszi- és őszibarack leveleiben. Növényvédelmi Tudományos Napok, 1989. febr. 21-22, Budapest.
145. TYIHÁK, E., KIRÁLY, Z, GULLNER, G., SZARVAS, T. (1989): perature-dependent Formaldehyde Metabolism in Bean Plants. The Heat Shock Response, *Plant Science*, (59) 133. p.
146. TYIHÁK, E., SZENDE, B., TRÉZL, L. (1990): Biological effects of methylated amino acids. In: PAIK, W. K. KIM, S. (Eds): Protein Methylation. Boca Raton, Florida. CRC Press. 363. p.
147. TYIHÁK, E., ROZSNYAI, ZS., SÁRDI, É., SZŐKE, É. (1992): Formaldehyde cycle and the cell poliferation: Plant tissue model. In: TYIHÁK, E. (Ed): *Hungarian Biochemical Society*, Budapest, 139-144. p.
148. TYIHÁK, E., ALBERT, L., NÉMETH, ZS. I., KÁTAY, GY., KIRÁLY-VÉGHÉLY, ZS., SZENDE, B. (1998): Formaldehyde cycle and the natural formaldehyde generators and captures. *Acta Biologica Hungarica*, 49 (2-4) 225. p.
149. TYIHÁK, E., TRÉZL, L., SZENDE, B. (1998): Formaldehyde cycle and the phases of stress syndrome. In: CSERMELY, P. (Ed): *Stress of Life: From Molecules to Man. Annals of the New York Academy of Sciences*, (851) 259. p.
150. TYIHÁK, E., BOCSI, J., TÍMÁR, F., RÁCZ, G., SZENDE, B. (2001): Formaldehyde promotes and inhibits the proliferation of cultured tumour and endothelial cells. *Cell Proliferation*, (34) 135-141 p.
151. TYIHÁK, E., MINCSOVICS, E., MÓRICZ, Á. M. (2012): Overpressured layer chromatography: from the pressurized ultramicro chamber to BioArena system. *Journal of chromatography*, (1232) 3-18. p.
152. VARGAS, W. A., SANZ MARTIN, J. M., RECH, G. E., RIVERA, P. L., BENTO, E. P., DIAZ-MINGUEZ, D. M., THON, M. R., SUKNO, S. A. (2012): Plant defense mechanisms are activated during biotrophic and necrotrophic development of *Colletotrichum graminicola* in maize. *Plant Physiology*. (158) 1342-1358 p.
153. VAVILOV, N. J. (1926): The maintainous districts as the home of agriculture. Studies on the origin of cultivated lands. *Bulletin of Applied Botany*, 16 (2) 218-220. p.

154. VIVEKANANDA, J., AWASTHI, V., AWASTHI, S., SMITH, D. B., KING, R. J. (2000): Hepatocyte growth factor is elevated in chronic lung injury and inhibits surfactant metabolism; *American Journal of Physiology. Lung Cellular & Molecular Physiology*, 278 (2) 382-392. p.
155. WERETILNYK, E. A., SMITH, D. D., WILCH, G. A., SUMMERS, P. S. (1995): Enzymes of Choline Synthesis in Spinach (Response of Phospho-Base N-Methyltransferase Activities to Light and Salinity). *Plant Physiology*, 109 (3) 1085–1091. p.
156. WINGLER, A, ROITSCH, T. (2008): Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress responses. *Plant Biology*, 10, Supplement s1, 50–62. p.
157. WOJTASZEK, P. (1997): Oxidative burst: an early plant response to pathogen infection. *Biochemical Journal*, (322) 681-692 p.
158. ZHUKOV, O.S., Kharitonova, E.N. (1988): *Selektzja vishni*. Publisher Agropromizdat, Moscow
159. ZSUKOVSKIJ, P. M. (1971): Novije ocsagi proischozsdenija i gencetri kulturnich rasztenij i ukoendemiesije mikrocentri rodszvennich vidov. *Botanicheskii Zhurnal*, (53) 4. p.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Elsősorban köszönet illeti témavezetőmet Dr. Sárdi Évát, hogy kutatói szemléletnyújtásával, tapasztalatával és tudásával segített elsajátítani az endogén vegyületek vizsgálatához szükséges ismereteket és az ehhez kapcsolódó laboratóriumi analitikai módszereket. Odaadó és fáradhatatlan munkája mindig segítségemre volt, hasznos tanácsai és iránymutatásai nagymértékben hozzájárultak az értekezés elkészüléséhez.

Köszönöm Dr. Rozsnyay Zsuzsannának, hogy a monília rezisztencia vizsgálatok során szakmai tudásával a kezdetektől fogva irányította és támogatta munkámat.

Köszönöm Dr. Apostol Jánosnak, akitől a nemesítési munka alapjait tanulhattam meg.

Köszönöm Dr. Kállay Tamásné és Szenci Győző segítségét a kertészeti kutatás alapjainak elsajátításában.

Köszönet illeti a NAIK Gyümölcsstermesztési Kutatóintézet vezetőségét, hogy lehetőséget biztosítottak a kísérletek elvégzéséhez.

Köszönöm az Intézeti munkatársaknak, különös tekintettel Varjas Virágnak és Izsépi Ferencnek, akik a fertőzések elvégzéséhez szükséges tenyészetek előkészítésében, a minták feldolgozásában és a statisztikai értékelésben nyújtottak segítséget.

Köszönet illeti a Kutatóintézet fenológusait, akiknek segítségére bármikor számíthattam a mintavételezések során és a gyümölcsminőség vizsgálatokban.

Ezúton szeretnék továbbá köszönetet mondani a Genetika és Növénynemesítési Tanszék vezetőinek, hogy lehetőséget biztosítottak a kísérleteim elvégzéséhez és a Tanszék munkatársainak a tőlük kapott segítségért.

Köszönöm továbbá Családomnak, kiváltképp feleségemnek, Krisztának, hogy végig mellettem álltak és támogatták munkámat.