

Doktori értekezés tézisei

Hidvégi Norbert Tibor

Gödöllő

2023



**Az erdei szamócából (*Fragaria vesca* L. Rügen)
izolált *SPATULA* és *SPIRAL* gének és
promótereinek azonosítása és funkcionális
jellemzése**

Doktori értekezés tézisei

Hidvégi Norbert Tibor

Gödöllő

2023

A doktori iskola

Megnevezés: **Növénytudományi Doktori Iskola**

Tudományága: **Növénytermesztési és kertészeti tudományok**

Vezetője: **Dr. Helyes Lajos**
Egyetemi tanár, DSc.
MATE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Kertészeti Technológiai Intézet

Témavezető: **Dr. Kiss Erzsébet**
Professor emeritus, CSc.
MATE, Genetika és Biotechnológia Intézet
Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar

.....
Dr. Helyes Lajos
Iskolavezető

.....
Dr. Kiss Erzsébet
Témavezető

Bevezetés és célkitűzés

A Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem Genetika és Biotechnológiai Intézet és jogelődje korábbi kutatásai során *Fragaria x ananassa* Duch. cv. Elsanta (szamóca) receptákulum és aszmag szövetek mRNS transzkriptumokat tanulmányozták.

A transzkriptumok között szerepeltek a *SPATULA* és *SPIRAL* gének is. A *SPATULA* és *SPIRAL* gének tanulmányozása számos publikációban fellelhető, ugyanakkor ezeknek a géneknek a tényleges funkciója teljes mértékben még nincsen tisztázva. Az *Arabidopsis thaliana* (L.)-ban a *SPATULA* gén szerepet játszik az összes szövet fejlődésében. Egy transzkripciósfaktort kódol, amely a nagy bázikus hélix-hurok-hélix (bHLH) család tagja (HEIM és mtsai., 2003, TOLEDO-ORTIZ és mtsai., 2003).

A gyümölcsöket attól függően, hogy az etilén miként befolyásolja az érési folyamataikat, valamint respirációs ráta növekedés érésük előrehaladtával tapasztalható-e, az utóérők (klimaktérikus) és a nem utóérők (nem klimaktérikus) csoportjába sorolhatjuk.

Az *Arabidopsis thaliana* (L.)-ból származó *SPATULA* gén fontos szerepet tölt be a termőlevél és becő fejlődésében, ezen kívül olyan szövetekben is mutat expressziót, ahol a fejlődést és a szövetek abszcisszióját segíti elő. Az *Arabidopsis thaliana* (L.) *SPATULA* (*AtSPT*) a levél méretet is szabályozza, továbbá megmutatkozik a becők (gyümölcsök) leválási zónáiban, fejlődő portokokban, embriókban, a gyökérsúcsok bórszövetében is.

A *SPIRAL1* (*SPR1*) és *SPIRAL2* (*SPR2*) géneket mutáns *Arabidopsis* növényekben azonosították először, ahol a gyökerek jobbra csavarodnak, nem balra. Az *spr1* mutáns növények abnormális helikális gyökérnövekedést mutattak, mely kiegészült a hipokotil abnormális fejlődésével is. Az *spr2*

mutáns növények esetében a levélnyel és virágszirmok is csavarodott állapotot mutattak. Az *spr2* mutánsok gyökér epidermális sejtjeiben a bazális elongációs zónában lévő mikrotubulusok kortikális tömbjei abnormálisan helikálisak voltak.

Genomi szinten a transzkripció szabályozásában azonosíthatóak fontos szerepet betöltő regulátor elemek (transzkripció faktorok, *enhancerek*, *silencerek*). A transzkripció faktorok a DNS-hez kötődve a genetikai információ DNS-ről RNS-re történő átírását szabályozó fehérjék.

Céljaink között szerepelt, hogy a *Fragaria vesca* L. *SPATULA* (*FvSPT*), *Fragaria vesca* L. *SPIRAL1-like1* (*FvSPR1-like1*) és *Fragaria vesca* L. *SPIRAL1-like2* (*FvSPR1-like2*) gének promóter régióin TF (transzkripció faktor) és CRE (*cis*-szabályozó elem) szekvenciákat azonosítsunk, melyeket a paradicsom (*Solanum lycopersicum* L. cv. Micro Tom) és *A. thaliana* (L.) *SPATULA* és *Arabidopsis thaliana* (L.) *SPIRAL* (*AtSPR*) gének promóter régióival hasonlítsunk össze. Az összehasonlítást *in silico* elemzésekkel kívántuk elvégezni a JASPAR és PLACE adatbázisokban.

További terveink között szerepelt, hogy az *in silico* promóter elemzések alapján elkészítsük az *FvSPT*, *FvSPR1-like1* és *FvSPR1-like2* gének proteinek deléciós vonalait, és azokat *sGFP* (szintetikus zöld fluoreszcens fehérje) riporter génnel fuzionáltatva meghatározzuk a riporter gén expressziójának intenzitását a dohány növény (*Nicotiana benthamiana* L.) levelében és *Solanum lycopersicum* L. cv. Micro Tom bogyótermésben tranziens expresszió hatására.

Az *FvSPT*, *FvSPR1-like1* és *FvSPR1-like2* gének funkcionális jellemzéséhez komplementációs tesztet terveztünk elvégezni az *Arabidopsis thaliana* (L.) Col-0 *spt* és *spr1-2* mutáns növényeken.

Anyag és módszer

A felhasznált növényanyag

A kísérleteink során az *FvSPT*, *FvSPRI-like1* és *FvSPRI-like2* géneket és promótereiket a *Fragaria vesca* L. cv. Rügen diploid szamócából izoláltuk. A promóter deléciós vonalak létrehozása során az *sGFP* riporter génnel fuzionáltatott *FvSPT*, *FvSPRI-like1* és *FvSPRI-like2* géneket tranziens expresszióval a dohány növény leveleiben és Micro Tom bogyó termésében expresszáltattuk. A komplementációs tesztekhez az *Arabidopsis thaliana* (L.) *spt* és *spr1-2* mutáns növényeket használtuk.

Az *Arabidopsis thaliana* (L.), szamóca és dohány növények nevelési körülményei

A növények magjait általános virágföldbe vetettük el, 6 cm átmérőjű cserepekbe. Az *A. thaliana* (L.) növényeket a HIDVÉGI és mtsai. (2020) által leírt módon neveltük. A szamóca és dohány növényeket a HIDVÉGI és mtsai. (2021) alapján neveltük.

A *Fragaria vesca* L. cv. 'Rügen' növény *SPATULA* (*FvSPT*) és *SPIRAL* (*FvSPR*) génjeinek azonosítása és felszaporítása PCR technikával

A BALOGH és mtsai. (2005) és TISZA és mtsai. (2010) által azonosított *FaSPATULA* és *FaSPRIAL1-like1* és *FaSPIRAL1-like2* géneket használtuk fel *in silico* elemzéseinkhez. A *Fragaria vesca* L. *SPIRAL1-like1* (*FvSPRI-like1*; XM_004297177; LOC01307108), *SPIRAL1-like2* (*FvSPRI-like2*; XM_004299243; LOC101309836), *Arabidopsis thaliana* (L.) *SPIRAL1-like2* (*AtSPRI-like2*; BT024676), *F. vesca* L. *SPATULA* (*FvSPT*; XM_004287975 és AY679615) és *A. thaliana* (L.) *SPATULA* (*AtSPT*; BT026462) gének homológiájának azonosítását és a primerek tervezését a HIDVÉGI és mtsai. (2020) által leírtak szerint végeztük el.

A genomi DNS-t (gDNS) a *F. vesca* L. cv. Rügen növényből izoláltunk, majd PCR technikával felszaporítottuk az *FvSPT*, az *FvSPRI-1* és *FvPSRI-2* géneket és promótereiket a HIDVÉGI és mtsai. (2020) által leírtak szerint.

Az *FvSPT*, *FvSPRI-like1* és *FvSPRI-like2* gének és promótereik klónozása bináris vektorba

A tisztított PCR termékeket a pDONR221 entry vektorba (Life Technologies, Carlsbad, CA, USA), majd a pGWB401 bináris vektorba (NAKAGAWA és mtsai., 2007) klónoztuk. A pGWB401 vektort használtuk az *A. thaliana* (L.) *spt* (NASC ID: N857133) és *spr1-2* (NASC ID: N6547) mutáns növények (Col) transzformálására (HIDVÉGI és mtsai., 2020).

Az *Arabidopsis thaliana* (L.) transzformációja *Agrobacterium tumefaciens*-el.

Az *spr1-1/spr1-2* és *spt* mutáns *A. thaliana* (L.) növények genetikai transzformációját a HIDVÉGI és mtsai. (2020) szerint végeztük el.

Az *Arabidopsis thaliana* (L.) növények T₃ és T₄ generációinak RT-qPCR vizsgálata

Az *A. thaliana* (L.) növények T₃ és T₄ generációit RT-qPCR (valós idejű kvantitatív polimeráz-láncreakció) módszerrel vizsgáltuk meg (HIDVÉGI és mtsai., 2020).

Az *Arabidopsis thaliana* (L.) növények T₃ és T₄ generációinak fenotípusos vizsgálatai

Az *A. thaliana* (L.) vad típusú, mutáns és transzformáns növények T₃ és T₄ generáció egyedei esetében meghatároztuk a habitus, a gyökér, a becő és a mag/becő számát (háromszoros biológiai és technikai ismétlésben) a HIDVÉGI és mtsai. (2020) által közölt módszer alapján.

A promóterek *in silico* analízise

Az *S. lycopersicum* L. cv. Micro Tom *SPATULA* (*MtSPT*) (Gene ID: 101,266,791, NC_015439.3) és *SPIRALI-like2* (*MtSPRI-like2*) (Gene ID: 101,257,849, NC_015440.3) gének esetében, *Fragaria vesca* *FvSPT* (XM_004287975; LOC101290893), *FvSPRI-like1* (XM_004297177; LOC01307108) és *FvSPRI-like2* (XM_004299243; LOC101309836) gének promótereikhez, az *A. thaliana* (L.) *AtSPT* (BT024676) és *AtSPRI-like2* (BT026462) gének promótereinek *in silico* elemzését a HIDVÉGI és mtsai. (2021) által leírtak szerint végeztük el.

A promóter deléciós vonalak felszaporítása PCR technikával

A start kodon előtti régiókat azonosítva az *FvSPT* (3100 bp) és *FvSPRI-like2* (2800 bp) gének promótereinek esetében PCR technikával készítettük el az 500 bp (*FvSPR500*, *FvSPT500*), 1000 bp (*FvSPR1000*, *FvSPT1000*), 2000 bp (*FvSPR2000*, *FvSPT2000*) és 3000 bp (*FvSPT3000*) deléciós vonalakat a start kodon előtti régiókról. A PCR reakció után a PCR termékeket a HIDVÉGI és mtsai. (2021) által leírtak szerint azonosítottuk.

TOPO[®] és gateway[®] LR klónozás

Az *FvSPT500*, *FvSPT1000*, *FvSPT2000* és *FvSPT3000* deléciós vonalakat az *FvSPT* promóterrégióról és az *FvSPR500*, *FvSPR1000* és *FvSPR2000* deléciós vonalakat az *FvSPR* promóterrégióról a pENTR[™] Directional TOPO[®] vektorba irányítottan klónoztuk a HIDVÉGI és mtsai. (2021) által leírtak szerint. A pGWB604 (NAKAGAWA és mtsai., 2007) (GenBank: AB543113.1) bináris vektorba építettük a promóterrégiókat (HIDVÉGI és mtsai., 2021). Klónozással az *FvSPR500::pGWB604*, *FvSPR1000::pGWB604*, *FvSPR2000::pGWB604*, *FvSPT500::pGWB604*, *FvSPT1000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604*, és *FvSPT3000::pGWB604* vektorkonstrukciókat hoztuk létre.

A promóter deléziós vonalak *Agrobacterium* közvetített transzformációja

A transzformációhoz *Agrobacterium tumefaciens* GV3101 törzsét (Intact Genomics, Creve Coeur, MI, USA) használtuk a HIDVÉGI és mtsai. (2021) által alkalmazott módszer alapján. A BERGKESSEL és GUTHRIE (2013) tanulmány alapjául szolgáló protokoll szerint kolónia PCR-t használtunk a pozitív kolóniák kiválasztásához.

Az agroinfiltráció paradicsomba és dohányba

A vektorkonstrukciót tartalmazó *A. tumefaciens* kolóniákat paradicsom bogyótermésbe és dohány levélbe agroinjektáltuk a HIDVÉGI és mtsai. (2021) által leírtak szerint. A transzformáns növényeket 3 nappal az agroinjektálás után a HIDVÉGI és mtsai. (2021) által közölt módszerrel szelektáltuk. Csak az *sGFP* pozitív növényegyedeket vizsgáltuk RT-qPCR módszerrel.

A GFP fluoresszencia kimutatása UV fényvel

A GFP fluoresszencia meglétét a HIDVÉGI és mtsai. (2021) által közölt módszerrel azonosítottuk.

Az *sGFP* expresszió mennyiségi meghatározása qPCR módszerrel

Azon növényegyedek esetében, ahol UV fényvel sikeresen detektáltuk az *sGFP* jelenlétét, azokat qPCR módszerrel is megvizsgáltuk a WANG és mtsai. (2004), valamint a HIDVÉGI és mtsai. (2021) által közölt módszerek alapján.

Eredmények és megvitatásuk

A promóter szekvencia elemzés

A promóter szekvencia elemzés során összehasonlítottuk a JASPAR2020 és a PLACE 30.0 által kapott adatokat. Az adatok összehasonlítása után különböző feltételezett TFBS-eket és CRE-eket elemeztünk az *AtSPR1-like2*, *AtSPT*, *FvSPR1-like1*, *FvSPR1-like2*, *FvSPT*, *MtSPR1-like2* és *MtSPT* gének promóter szekvenciáiban. Sikeresen azonosítottunk 222, 364, 117, 186, 323, 473 és 484 transzkripció faktor kötőhelyet (TFBS), valamint találtunk 473, 645, 248, 30, 548, 733 és 719 CRE-t az *AtSPR1-like2*, *AtSPT*, *FvSPR1-like1*, *FvSPR1-like2*, *FvSPT*, *MtSPR1-like2* és *MtSPT* gének promóter szekvenciáiban.

Összehasonlítottuk a paradicsom virágzásával, gyümölcsfejlődésével és érésével kapcsolatos különböző promóter régiókat (TF és CRE) *S. lycopersicum*, *A. thaliana* (L.) és *F. vesca* L. növényekben. Az *MtSPR1-like2*, *FvSPR1-like2*, *FvSPR1-like2*, *FvSPR1-like1*, *FvSPR1-like1*, *AtSPR1-like2*, *MtSPT*, *FvSPT* és *AtSPT* gének promóter szekvenciáiban 16, 25, 7, 5, 34, 24 és 29 TFBS volt (HIDVÉGI és mtsai., 2021).

Az *MtSPR1-like2*, *FvSPR1-like2*, *FvSPR1-like2*, *FvSPR1-like1*, *AtSPR1-like2*, *MtSPT*, *FvSPT* és *AtSPT* gének szekvenciáiban 11, 25, 6, 1, 27, 26 és 16 CRE volt. A PLACE 30.0 adatbázis alapján az auxin, etilén, GA₃ és citokinin által szabályozott CRE-eket osztályoztuk. Az etilén esetében 1, auxinnál 8 és GA₃-nál 1 CRE-t azonosítottunk (HIDVÉGI és mtsai., 2021).

A szamóca és paradicsom gyümölcsérése etilén szabályozása alatt áll, amely meghatározza a színét a zöld (éretlen) és piros (érett) átmenetek között (TISZA és mtsai., 2010, LI és mtsai., 2017). Az auxin és etilén egyensúly befolyásolhatja a gyümölcsérés folyamatait (SU és mtsai., 2015). Az *FvSPR1-like2* és *FvSPT* gének promóterein azonosítottunk ARF1, ARF2, ARF34, ARF5, ARF8, ATHB15, ATHB20, ATHB53, CAMTA1, EDT1, HAT2,

KAN1, KUA1, MYB124, MYB73, OBP3, RVE1, SGR5, TGA1A és TGA2 kötőhelyeket (HIDVÉGI és mtsai., 2021). Az auxin-válasz faktorok (ARF) specifikusan az 5'-TGTCTC-3' DNS szekvencia helyekhez tudnak kötődni az auxin responsive promóter elemek mentén (AuxRE; MAJER *et al.*, 2012). Az ARF TF-eket *A. thaliana* (L.) növényekben azonosították először (MAYER és mtsai., 1999, ELLIS és mtsai., 2005, NAGPAL és mtsai., 2005, VIDAURRE és mtsai., 2007, ZHANG és mtsai., 2014). Azonosítottunk ARFAT és SURECOREATSULTR11 *cis*-reguláló elemeket is, amelyek ARF kötőhelyű szekvenciákat tartalmaznak (MARUYAMA-NAKASHITA és mtsai., 2005) az *FvSPRI-like2* és *FvSPT* gének promóterein. Az AUXRETGA1GMGH3 CRE egy kötőhely az AuxRE fehérjékhez, amelyek az ARF-eket szabályozzák (GUILFOYLE és mtsai., 1998). Az auxin és etilén egyensúly fenntartásához és szabályozásához köthető ATHB, EDT1, HAT2, KAN1, KUA1, MYB, OBP, RVE1, SGR5, és TGA2 TF-eket először *A. thaliana* (L.) növényekben azonosították (SAWA és mtsai., 2002, JOHNSON és mtsai., 2003, KANG és mtsai., 2003, MATTSSON és mtsai., 2003, BOWMAN, 2004, HAWKER és BOWMAN, 2004, SON és mtsai., 2004, PRIGGE és mtsai., 2005, MORITA és mtsai., 2006, KIM és mtsai., 2013, MEISSNER és mtsai., 2013, LU és mtsai., 2014, CAI és mtsai., 2015, CHEN és mtsai., 2015) míg a CAMTA1 TF-et repcében (*Brassica napus* L.) (BOUCHÉ és mtsai., 2002) és a TGA1A TF-et dohány növényben (*Nicotiana tabacum* L.) (PASCUZZI és mtsai., 1998).

Az AGL42 (DORCA-FORNELL és mtsai., 2011), ARR2 (WEIRAUCH és mtsai., 2014), CMTA3 (BOUCHÉ és mtsai., 2002), DREB26 (KRISHNASWAMY és mtsai., 2011), ERF13 (SINGH és mtsai., 2002), KUA1 (LU és mtsai., 2014), MYB59 (LI és mtsai., 2006), PIF5 (KHANNA és mtsai., 2007), WRKY25 (LI és mtsai., 2011) és WRKY8 (CHEN és mtsai., 2013) helyeket azonosítottuk az *FvSPRI-like2* és *FvSPT*

gének promóterein. Az AGL42 egy MADS-box TF, amely a virágzási időt szabályozza, valamint elősegíti a virágzás folyamatát. Azok a gének, melyeket az AGL42 szabályoz, leggyakrabban a levelekben, virágbimbókban, szirmokban és az *A. thaliana* (L.) becőiben expresszálnak (DORCA-FORNELL és mtsai., 2011). Az AGL42 TF-et azonosítottuk az *MtSPR1-like2*, *AtSPR1-like2*, *MtSPT*, *FvSPT* és *AtSPT* gének promóterein.

Az ARR1, ATHB34, BEE2, FUS3, MYB33, MYR2, SOC1, SRM1 és STZ TF-eket azonosítottunk az *FvSPR1-like2* és *FvSPT* gének promóterein. A GARE1OSREP1 CRE szabályozza a gibberellin-responsive elemeket a MYB33 TF-al együtt (SUTOH és YAMAUCHI, 2003). Emellett azonosítottunk ARR10 (HWANG és SHEEN, 2001), ARR11, ARR14, ARR18 és OsRR22 (TSAI és mtsai., 2012) TFBS-eket az *FvSPR1-like2* és *FvSPT* géne promóterein. A gibberellin szabályozásában résztvevő TF-ek motívumait és működését elsősorban *A. thaliana* (L.) és *Oryza sativa* L. növényekben igazolták az ARR1 (SAKAI és mtsai., 2001), ATHB34 (HENRIKSSON és mtsai., 2005), BEE2 (FRIEDRICHSEN és mtsai., 2002), FUS3 (TSUCHIYA és mtsai., 2004), MYB33 (GOCAL és mtsai., 2001), MYR2 (ZHAO és mtsai., 2011), SOC1 (LEE és mtsai., 2008), SRM1 (WANG és mtsai., 2015) és STZ (MITTLER és mtsai., 2006), ARR10 (HWANG és SHEEN, 2001), ARR11 (IMAMURA és mtsai., 2003), ARR14 (MASON és mtsai., 2004), ARR18 (LIANG és mtsai., 2012) és OsRR22 (TSAI és mtsai., 2012) TF-ok esetében.

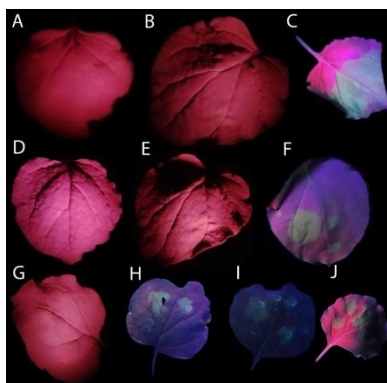
A promóter deléziós vonalak létrehozása

In silico módszerekkel sikeresen azonosítottuk a promóter régiókat, mely után PCR módszerrel felszaporítottuk a rövidebb promóter-szakaszokat. A PCR termékeket bináris vektorba klónoztuk, ezzel kialakítva az *FvSPR500::pGWB604*, *FvSPR1000::pGWB604*, *FvSPR2000::pGWB604*, *FvSPT500::pGWB604*, *FvSPT1000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604* és

FvSPT3000::pGWB604 deléciós vonal konstrukciókat. A sikeres *E. coli* transzformációkat kolónia PCR-el ellenőriztük deléciós vonal specifikus primerekkel.

Azokat az *E. coli* kolóniákat, amelyekben a megfelelő méretű fragmentum szaporodott fel a PCR során, kiválasztottuk plazmid izoláláshoz, hogy *A. tumefaciens* baktériumba klónozzuk a deléciós konstrukciókat. Az *A. tumefaciens* baktériumokat is kolónia PCR módszerrel vizsgáltuk meg, hogy kiválasszuk a pozitív kolóniákat.

Az *sGFP* gén fluoresszencia az *FvSPR2000::pGWB604*, *FvSPT1000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604*, *FvSPT3000::pGWB604* és *CaMV35S::sGFP* (pGWB405) dohány vonalak esetében volt csak detektálható UV fényel (1. ábra). A paradicsom zöld bogyóterméseiben az *sGFP* azonosítható volt az *FvSPR2000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604*, *FvSPT3000::pGWB604* és *CaMV35S::sGFP* (pGWB405) vonalakban (2. ábra).



1. ábra: Az *sGFP* riporter gén azonosítása UV fényel dohány növényekben.

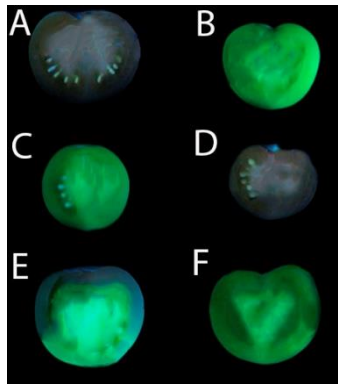
A: Vektorkonstrukció nélküli *A. tumefaciens*, B: Kontroll kezeletlen növény,

C: *CaMV35S::sGFP* (pGWB405), D: *FvSPR500::pGWB604*,

E: *FvSPR1000::pGWB604*, F: *FvSPR2000::pGWB604*,

G: *FvSPT500::pGWB604*, H: *FvSPT1000::pGWB604*,

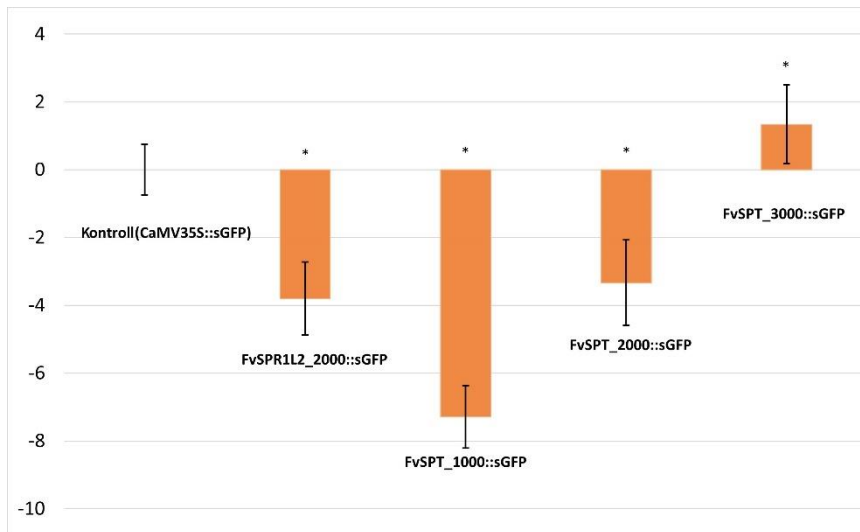
I: *FvSPT2000::pGWB604*, J: *FvSPT3000::pGWB604*



2. ábra: Az *sGFP* ripotergén expressziója UV fényvel megvilágított transzformáns paradicsom növény bogyóterméseiben. A: Kontroll kezeletlen növény, B: *CaMV35S::sGFP* (pGWB405), C: *FvSPR2000::pGWB604*, D: *FvSPT1000::pGWB604*, E: *FvSPT2000::pGWB604*, F: *FvSPT3000::pGWB604*

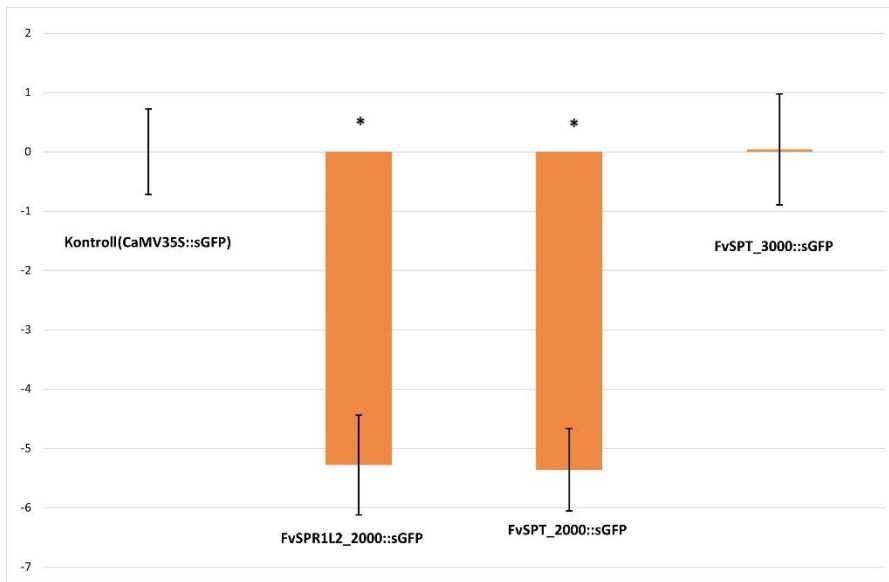
A promóter deléciós vonalak RT-qPCR vizsgálata

Az RT-qPCR módszerrel sikeresen azonosítottuk az *sGFP* gén jelenlétét, meghatároztuk az expressziójának intenzitását a paradicsom bogyóterméseiben és a dohány leveleiben. A dohánylevelekben az *sGFP* génexpressziós intenzitása 0,072, 0,006, 0,099 és 2,532 volt az *FvSPR2000::pGWB604*, *FvSPT1000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604* és *FvSPT3000::pGWB604* vonalak esetében, a *CaMV35S::sGFP* pozitív kontrollhoz viszonyítva. Az expressziós logaritmikus fold change (LFC) értékek -3,8, -7,29, -3,33 és 1,34 voltak az *FvSPR2000::pGWB604*, *FvSPT1000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604* és *FvSPT3000::pGWB604* vonalak esetében (3. ábra).



3. ábra: A dohánylevelekben detektált *sGFP* gén LFC értékei. Csillaggal (*) jelölt értékek statisztikailag szignifikánsan ($p < 0,001$) eltérőek voltak a kontrollhoz mérten

A paradicsom bogyótermésben az *sGFP* génexpressziós intenzitása 0,026, 0,024 és 1,028 volt az *FvSPR2000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604* és *FvSPT3000::pGWB604* vonalakban a $\Delta\Delta Ct$ értékek alapján. Az expressziós LFC értékek -5,28, -5,36 és 0,04 voltak az *FvSPR2000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604* és *FvSPT3000::pGWB604* vonalakban a *CaMV35S::sGFP* pozitív kontrollhoz viszonyítva (4. ábra).



4. ábra: Paradicsom bogyótermésében detektálható *sGFP* gén LFC értékei. A csillaggal (*) jelölt értékek statisztikailag szignifikánsan ($p < 0,001$) eltérőek voltak a kontrollhoz képest

Az *FvSPR2000::pGWB604*, *FvSPT1000::pGWB604* és *FvSPT2000::pGWB604* vonalak $\Delta\Delta Ct$ értékei statisztikailag szignifikánsak ($p < 0,05$) a kontrollhoz képest. Ugyanakkor az *FvSPT3000::pGWB604* $\Delta\Delta Ct$ értékei voltak statisztikailag szignifikánsak ($p < 0,05$) a pozitív kontrollhoz viszonyítva (*CaMV35S::sGFP*) a dohány növény leveleiben, de a paradicsom bogyóban nem.

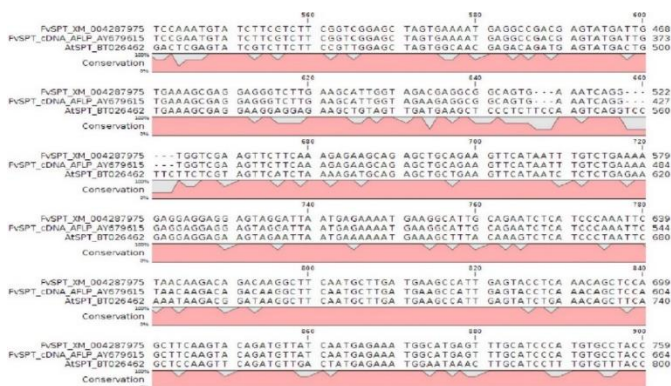
A kísérlet az *FvSPR1-like2* és *FvSPT* gének promótereire irányult elsősorban, amelyek fontos szerepet játszanak a sejtek fejlődésében, virágzásában és a gyümölcs fejlődésében (NAKAJIMA és mtsai., 2004, REYES-OLALDE és mtsai., 2017, HIDVÉGI és mtsai., 2020). A tranzien expressziót meghatározza a ripotergén (*sGFP*) kizárólagos expressziója az infiltrált területen, valamint az expressziós kazetta (vektor konstrukció) összetétele, de az *Agrobacterium* törzs és denzitása is befolyásolhatja a ripotergén expresszióját (TYURIN és mtsai., 2020).

Az *FvSPR500::pGWB604* és *FvSPR1000::pGWB604* konstrukciók nem működtek a dohánylevelekben, míg az *FvSPR2000::pGWB604* működött. Az *FvSPR2000::pGWB604* konstrukcióban az *sGFP* expresszált a paradicsom gyümölcsben. Sikeresen azonosítottunk ARF1, ARF2, ARF5 és ARF8 TFBS-eket az *FvSPR1-like2* gén promóterének -1067 bp és -1059 bp közötti deléciós vonalán. Ezek a TFBS-ek nem voltak azonosíthatóak a -500 és -1 bp közötti és -501 és -1000 bp közötti deléciós vonalakban. A TFBS-ek ARF családja fontos szerepet játszik az ARF-irányított auxin szabályozásban a gyümölcstermések érése során (LIU és mtsai., 2015). Talán ez magyarázatot szolgálhat arra, hogy miért csak az *FvSPR2000::pGWB604* konstrukció tudta indukálni az *sGFP* expresszióját a dohánylevelekben és paradicsom bogyótermésekben. Az *FvSPT1000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604* és *FvSPT3000::pGWB604* konstrukciók működtek dohánylevélben, ugyanakkor az *FvSPT1000::pGWB604* konstrukció nem működött a paradicsom bogyótermésben. Az *FvSPT500::pGWB604* konstrukció nem működött paradicsom bogyótermésben és a dohányleveleiben. Az *FvSPT1000::pGWB604* konstrukciónak alacsonyabb *sGFP* expressziója volt, mint az *FvSPT2000::pGWB604* konstrukciónak. Ezt a génexpressziós intenzitás-különbséget a MYB59, WRKY25 és WRKY8 TFBS-ek okozhatják, amelyet az etilén szabályoz (LI és mtsai., 2006, CHEN és mtsai., 2013). Az etilén-auxin interakció fontos szerepet játszhat az *FvSPT* gén promóterének szabályozásában, ami antagonist hatást okoz az etilén és auxin között a paradicsom bogyótermésének érése során (LI és mtsai., 2017). Az *FvSPT1000::pGWB604* konstrukcióban nincsenek MYB59, WRKY25 és WRKY8 TFBS-ek, mert ezek csak a -1256 és -1248, -1609 és -1602 és -1610 és -1602 között helyezkednek el, amelyek csak az *FvSPT2000::pGWB604* konstrukcióban találhatóak meg. Az *FvSPT1000::pGWB604*, *FvSPT2000::pGWB604* és *FvSPT3000::pGWB604* konstrukciók működtek a

dohányleveleiben, de az *FvSPT1000::pGWB604* konstrukció nem működött a paradicsom bogyótermésben.

Az *A. thaliana* (L.) *spt* és *spr1-2* mutáns növények komplementációs tesztje

Sikeresen izoláltuk a *F. vesca* L. *FvSPT*, *FvSPR1-like1* és *FvSPR1-like2* géneket (BALOGH és mtsai., 2005, POLGÁRI és mtsai., 2010), melyek a gyümölcserésben fontos szerepet játszanak. Kísérletünk során az *A. thaliana* (L.) *spt* és *spr1-2* mutáns növényeket komplementáltunk az *F. vesca* *SPT* és *SPR* génjeivel. Az *in silico* elemzések során azonosítottuk a promóter régiókat és géneket az *FvSPT*, *FvSPR1-like1* és *FvSPR1-like2* gének esetében, amelyek homológiát mutattak az At1g69230 és At4g36930 génekkel az *F. vesca* L. genomszekvencia alapján (<http://www.rosaceae.org>) (SHULAEV és mtsai., 2011). A homológia 84,03%, 69,45% és 74,24% volt az *FvSPT* (XM_004287975) és *AtSPT* (At4g36930), *FvSPR1-like1* (XM_004297177) és *AtSPR1-like2* (At1g69230), valamint az *FvSPR1-like2* (XM_004299243) és *AtSPR1-like2* (At1g69230) között (5. és 6. ábra).



5. ábra: Homológia az *FvSPT* (*Fragaria vesca* L. *SPATULA*) (XM_004287975), *FvSPT* cDNS (AY679615) és *AtSPT* (*Arabidopsis thaliana* (L.) *SPATULA*) (BT026462) gének között (CLC Main Workbench v7)



6. ábra: Homológia az *FvSPR1-like1* (*Fragaria vesca* L. *FvSPR1-like1*) (XM_004297177), *FvSPR* (*Fragaria vesca* L. *SPIRAL*) (AY695666), *AtSPR1-like2* (BT024676) és *FvSPR1-like2* (XM_004299243) gének között (CLC Main Workbench v7)

Sikeresen felszaporítottuk PCR módszerrel az *FvSPT* (6600 bp), *FvSPR1-like1* (9647 bp) és az *FvSPR1-like2* (2443 bp) géneket és promótereiket. Az *FvSPT::pGWB401*, *FvSPR1-like1::pGWB401* és *FvSPR1-like2::pGWB401* vektorkonstrukciók összeépítése után kolónia PCR-el igazoltuk a gének és promótereik megfelelő beépülését.

Az *A. thaliana* (L.) *spt* és *spr* mutáns növényeket (60 növényegyed/vektorkonstrukció) floral dip módszerrel transzformáltuk. A transzformált növényegyedeket kanamicin szelektív ágenssel kezeltük 3 napos, 1 hetes és 2 hetes állapotban a transzformáció elvégzése után, 100 mg/mL, 200 mg/mL és 400 mg/mL koncentrációval. A szelektív kezelést túlélő *A. thaliana* (L.) növényegyedeket direkt PCR módszerrel is megvizsgáltuk, igazolva, hogy a promóter és gén megfelelően található meg a növényben.

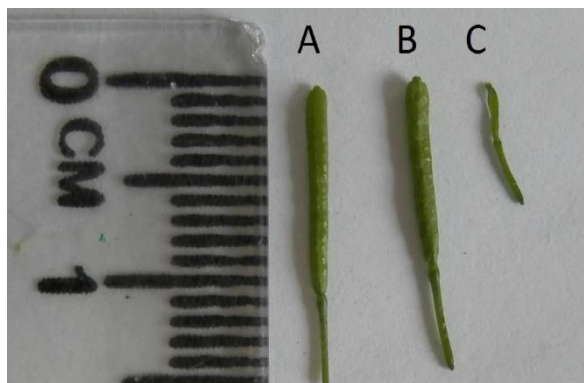
Az átlagos transzformációs hatékonyság 7,6%-os volt a másodlagos virágzatok ismételt floral dip transzformációval. A 6 hetes transzformáns növények fenotípusos tulajdonságait összehasonlítottuk a vad típusú Col-0 *A.*

thaliana (L.) növényekéivel. Az *spt* mutáns növények statisztikailag szignifikánsan kisebbek voltak, mint a vad típus.



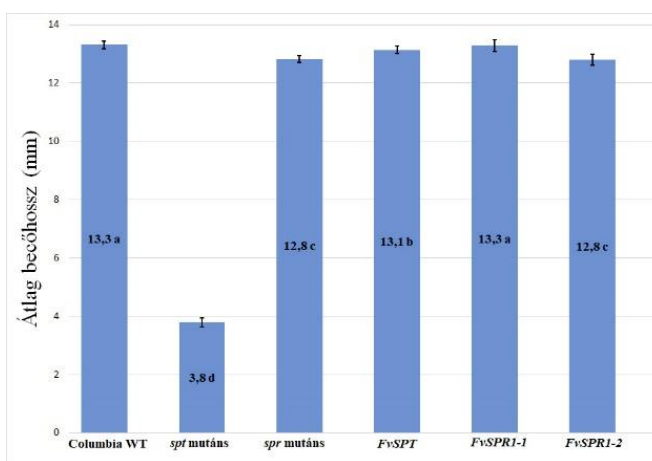
7. ábra: 8 hetes *A. thaliana* (L.) növények habitusa. A: Col-0 vad típus, B: *spt* mutáns, C: *spt* mutáns és D: *FvSPT1-like2::pGWB401* komplementált növények.

Az *FvSPT::pGWB604* transzformáns növényegyedek szignifikánsan magasabbak voltak, mint az *spt* mutáns növényegyedek, míg a vad típushoz képest azonosak voltak (7. ábra). Ezzel igazoltuk, hogy az *spt* mutáns növényt komplementálni lehetett az *F. vesca* L. növény *SPT* génjével és promóterével.



8. ábra: *A. thaliana* (L.) növények becőinek összehasonlítása. A: Col-0 vad típusú növény, B: *FvSPT::pGWB401* komplementált növény, C: *spt* mutáns növény.

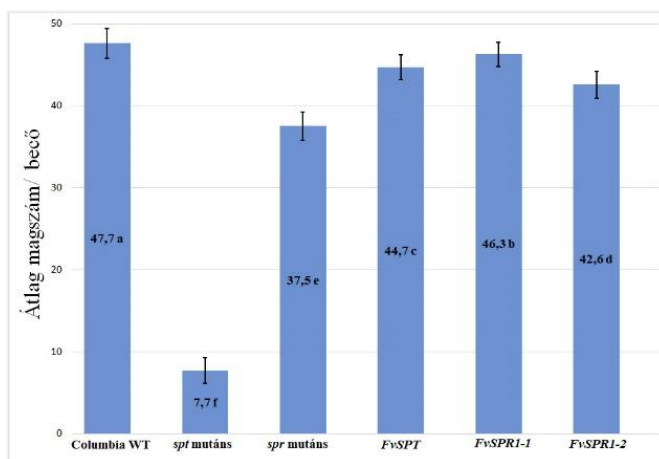
A becőhossz összehasonlításakor (átlagosan 12 darab becő/nvényegyed) a vad típus, *spt*, *spr* mutáns és komplementált növényeket hasonlítottuk össze (8. ábra). Az összehasonlítás során az *spt* mutáns növénynek volt a legrövidebb becőhossza (3,8 mm), míg a vad típusnak és az *FvSPT/FvSPR1-like1/FvSPR1-like2* komplementált vonalnak szignifikánsan hosszabb becőjük volt (12,8 – 13,3 mm). Az *spr* mutáns növényhez viszonyítva csak az *FvSPR1-like1* komplementált növény esetében volt szignifikáns becőhossz növekedés (9. ábra).



9. ábra: *A. thaliana* (L.) növények becőhossza (mm). Col WT (vad típus): Col-0 vadítus, *spt* mutáns: *spatula* mutáns, *spr* mutáns: *spiral* mutáns, *FvSPT*: *FvSPT::pGWB401* komplementált Col-0, *FvSPR1-1*: *FvSPR1-like1::pGWB401* komplementált Col-0 és *FvSPR1-2*: *FvSPR1-like2::pGWB401* komplementált Col-0. Az oszlopokban lévő számok melletti betűk jelölik a statisztikailag szignifikánsan eltérő egyedeket a Col-0 vad típusú növényekhez képest az ANOVA ($p < 0,001$) analízis során. 80 növényegyed/kísérlet/vonal és három biológiai ismétlés

Az *spt* mutáns növényegyedek kisebb mag/becő (7,7) arányt produkáltak, mint a vad típus (47,7) (10. ábra). Az *spr* mutáns növényegyedek

szignifikánsan rövidebb becőket növesztettek a vadtypushoz képest (9. ábra) és szignifikánsan kisebb mag/becő arányt is produkáltak (37,5) mint a vadtypus (47,7) (10. ábra). A magszám az *FvSPT::pGWB401* komplementált növényegyedekben a vártnak megfelelően szignifikánsan nagyobb volt, mint az *spt* mutáns növényegyedekben, de szignifikánsan kevesebb, mint a vadtypusban (10. ábra).



10. ábra: A mag/becő átlagának grafikonja. Columbia WT: Col-0 vadtypus, *spt* mutáns: *spatula* mutáns, *spr* mutáns: *spiral* mutáns, *FvSPT::FvSPT::pGWB401* komplementált Col-0, *FvSPRI-1::FvSPRI-like1::pGWB401* komplementált Col-0, *FvSPRI-2::FvSPRI-like2::pGWB401* komplementált Col-0. Az oszlopokban lévő számok melletti betűk jelölik a statisztikailag szignifikánsan eltérő egyedeket a Col-0 vadtypusú növényekhez képest az ANOVA ($p < 0,001$) analízis során. 80 növényegyed/kísérlet/vonal és három biológiai ismétlés

Az *FvSPRI-like1::pGWB401* és *FvSPRI-like2::pGWB401* komplementált növényekben szignifikánsabb nagyobb volt a magszám, mint az *spr* mutáns növényekben, ugyanakkor szignifikánsan kevesebb, mint a vadtypusban (10. ábra).



11. ábra: Gyökér eltérései 1 hetes *A. thaliana* (L.) növényekben.
 A: *FvSPR1-like2::pGWB401* komplementált Col-0, B: Col-0 vad típus,
 C: *spr* mutáns, D: *FvSPR1-like1::pGWB401* komplementált (Mérce: 5 mm)



12. ábra: Gyökér eltérései 2 hetes *A. thaliana* (L.) növényekben.
 A: *spr* mutáns, B: *FvSPR1-like1::pGWB401* komplementált
 C: *FvSPR1-like2::pGWB401* komplementált Col-0,
 D: Col-0 vad típus (Mérce: 5 mm)

A vad típus és *spr* mutáns növényegedek között a gyökér növekedési különbségek megfigyelhetőek a 11. és a 12. ábrán. Az *spr* mutációt egyedül az *FvSPR1-like2::pGWB401* vektorkonstrukció tudta helyreállítani (11. és 12. ábra). Az *FvSPR1-like1* növények esetében hasonló helikális gyökérnövekedés volt megfigyelhető, mint amilyennel az *spr* mutáns növény

is rendelkezik. A kutatások azt igazolják, hogy három recesszív *A. thaliana* (L.) *spr* mutáns növény létezik, *spr1-1*, *spr1-2* és *spr1-3* (NAKAJIMA és mtsai., 2006). Kutatásainkhoz az *spr1-2* mutáns növényeket használtuk, így várhatóan ezt a mutációt csak az *FvSPR1-like2::pGWB401* konstrukció tudja komplementálni, míg az *FvSPR1-like1::pGWB401* konstrukció nem. Ezzel kísérletben igazolható, hogy az *FvSPR1-like1* és az *FvSPR1-like2* gének nem azonos funkcióval rendelkeznek. A komplementált *A. thaliana* (L.) növények esetében RT-qPCR módszerrel igazoltuk és mértük meg az *FvSPT*, *FvSPR1-like1* és *FvSPR1-like2* gének expressziós intenzitását. A primereket exon-exon határra terveztük, amely különböző méretű fragmentumokat szaporít fel gDNS-ből és cDNS-ből. Az RT-qPCR eredményeink igazolják, hogy az *FvSPT::pGWB401*, *FvSPR1-like1::pGWB401* és *FvSPR1-like2::pGWB401* konstrukciók működnek és expresszálnak a komplementált *A. thaliana* (L.) növényekben.

Eredményeink igazolták, hogy az oktoploid *F. x ananassa* Duch. cv. Elsanta szamócából cDNS-AFLP módszerrel izolált *FaSPT* és *FaSPR* gének (BALOGH és mtsai., 2005) nemcsak az *AtSPT*, *AtSPR1-like1* és *AtSPR1-like2* génekkel mutatnak hasonlóságot, hanem a diploid szamóca (*F. vesca* L.) *FvSPT*, *FvSPR1-like1* és *FvSPR1-like2* génekkel is, valamint képesek komplementálni az *A. thaliana* (L.) *spt* és *spr1-2* mutáns növényeket, a fenotípusos elváltozásait a vadtypushoz képest, HEISLER és mtsai. (2001) kutatásaival hasonlóan, ahol az *AtSPT2* allél *spt2* mutációját *AtSPT* génnel komplementálták. A szakirodalom azt igazolja, hogy az *SPR1-1*, *SPR1-2* és *SPR1-3* mutációk ugyanazon fenotípusos elváltozásokat okozzák a gyökér fejlődésében az *A. thaliana* (L.) növény esetében (FURUTANI és mtsai., 2000). Kutatásunkkal ugyanakkor igazoltuk, hogy az *spr1-2* mutációt csakis az *FvSPR1-like2* génnel lehetséges komplementálni.

5. Következtetések és javaslatok

Kutatásaink során összehasonlítottuk az *AtSPR1-like1*, *AtSPT*, *FvSPR1-like1*, *FvSPR1-like2*, *FvSPT*, *MtSPR1-like2* és *MtSPT* gének promótereit a JASPAR2020 és PLACE 30.0 adatbázisok alapján. Érés-specifikus gének révén elsősorban a virágzással, gyümölcsfejlődéssel és éréssel kapcsolatos promóter régiókat azonosítottunk (TFBS és CRE). A CRE-k funkcióját tekintve auxin, etilén, GA₃ és citokinin hormonok által voltak szabályozva. Kutatásaink során az *FvSPR1-like2* gén promóter régióján ARF specifikus TFBS-eket, valamint ARFAT és SUPERCOREATSULTR11 *cis*-reguláló elemeket azonosítottunk, melyek az auxin szabályozása alatt állnak. Az *FvSPR1-like2* és *FvSPT* gének promóter régióin AGL42 TFBS-t azonosítottunk, amely a szakirodalomban fellelhető adatok alapján a virágbimbóban és szirmokban expresszálandó géneket szabályozza az *A. thaliana* (L.) növényben. Ugyanezen AGL42-t azonosítottuk az *FvSPR1-like2* és *FvSPT* génekkel homológiát mutató *MtSPR1-like2*, *AtSPR1-like2*, *MtSPT* és *AtSPT* gének promóterein.

Az *FvSPR* és *FvSPT* gének promóterein azonosítottuk a MYB59, WRKY25 és WRKY8 TFBS-eket, melyek a szakirodalom szerint etilén szabályozása alatt vannak. A tudományos publikációk azt igazolják, hogy az etilén-auxin interakció fontos szerepet játszik a gyümölcsérés során. Kutatásunk is azt igazolta, hogy az *FvSPT* gén promóterének deléciós vonalaival fuzionáltatott *sGFP* riporter gén nem kapcsol be, ha az etilén szabályozása alatt lévő TFBS-ek (MYB59, WRKY25 és WRKY8) nem voltak megtalálhatóak a szekvenciában.

Sikeresen komplementáltuk az *spt* és *spr1-2* mutáns *A. thaliana* (L.) növényeket az *FvSPT* és *FvSPR1-like2* génekkel. A homológia 84,03% és 74,23% volt az *FvSPT* és *AtSPT*, valamint *FvSPR1-like2* és *AtSPR1-like2*

gének között. A mutáns gének komplementálásának sikerességét biztosította a nagyobb arányú homológia is. A floral dip transzformációs módszer átlagos hatékonysága 7,6% volt a másodlagos virágzatok ismételt transzformációjával. A fellelhető szakirodalomnak megfelelően várható transzformációs hatékonysági eredményeket kaptunk az *A. thaliana* (L.) esetében. Az FvSPT::pGWB604 transzformáns növényegyedek azonos magasságot és becőhosszt, magszám/becő arányt mutattak a Col-0 WT (vad típus) növényekkel. Az FvSPR1-like2::pGWB604 transzformáns növényegyedek esetében volt csak megfigyelhető a WT és *spr* mutáns növények közötti gyökér növekedési különbségek helyreállítása. A jelenlegi kutatások azt igazolják, hogy három recesszív *A. thaliana* (L.) *spr* mutáns növény létezik, *spr1-1*, *spr1-2* és *spr1-3*. Az *spr1-1*, *spr1-2* és *spr1-3* mutációk a szakirodalom szerint ugyanolyan fenotípusos elváltozásokat okoznak a gyökér fejlődésében, ugyanakkor kutatásainkkal igazoltuk, hogy az *spr1-2* mutációt az *FvSPR1-like2* génnel komplementálható, míg az *FvSPR1-like1* génnel nem.

Az elmúlt években a transzgenikus módszerek és technikák gyors fejlődésnek indultak számos gén funkcionális jellemzése révén. Molekuláris genetikai kutatóknak számos lehetősége van szövetspecifikus promótereket izolálniuk, mely a transzgen működését hatékonyabbá teszi. A transzkripció szabályozás megértésének legfontosabb eszköze a transzkripció faktorok és *cis*-reguláló elemek azonosítása a promóter régióban. Számos adatbázis érhető el ezen régiók azonosításához és szabályozásának megértéséhez, melyek különböző növényfajokat összesítenek referenciaként. Az újabb promóterek és azok szabályozó régióinak azonosítása fontos területe a mezőgazdasági cégeknek és kutatóinak, ami újabb lehetőséget teremthet a szövet- és sejt-specifikus promóterek használatára a genetikailag módosított kultúrnövények újabb generációjában.

6. Új tudományos eredmények

1. A diploid szamóca (*Fragaria vesca* L.) *FvSPT*, *FvSPR1-like1* és *FvSPR1-like2* gének promóter régiójában, valamint az *AtSPT*, *AtSPR1-like2*, *MtSPT* és *MtSPR1-like2* gének promóter régióiban azonosítottuk *in silico* módszerekkel TFBS és CRE szabályozó elemeket. Ezeket a szabályozó elemeket funkcionálisan hozzá tudtuk rendelni auxin, etilén, GA₃ és citokinin hormonok által szabályozott régiókhoz, amelyek a virágbimbóban és szirmokban expresszáló géneket szabályozza.
2. Az *FvSPT* és *FvSPR* gének promóter deléciós vonalait létrehozva, igazoltuk, hogy ezen promóter régiók *sGFP* riporter génnel fúzionáltatva expresszálódnak a deléciónagyságtól függően a dohány növény levelében és Micro Tom paradicsom növény bogyó termésében. Az *FvSPR* gén promóter deléciós vonalaival igazoltuk, hogy az *sGFP* riporter gén nem kapcsol be, ha az auxin vagy etilén hormon szabályozásához szükséges TF vagy CRE elemek hiányoznak a promóter régióból.
3. Az *A. thaliana* (L.) *spt* mutáns növény esetében bizonyítottuk, hogy a diploid szamóca *FvSPT* génje komplementálni tudja a fenotípusosan jelentkező alacsonyabb növénymagasságot, becőhosszt és becő/magszám arányt.
4. Az *A. thaliana* (L.) *spr1-2* mutáns növény esetében bizonyítottuk, hogy a diploid szamóca *FvSPR1-like1* gén nem képes komplementálni a fenotípusos elváltozásokat, míg az *FvSPR1-like2* gén teljesen képes komplementálni a gyökér fejlődési elváltozásokat.

Irodalomjegyzék

- BALOGH, A., KONCZ, T., TISZA, V., KISS, E., HESZKY, L. (2005): The effect of *1-MCP* on the expression of several ripening-related genes in strawberries. *HortScience*, 40, 2088-2090.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.40.7.2088>
- BERGKESSEL, M., GUTHRIE, C. (2013): Colony PCR. *Methods in enzymology*. Elsevier.
- BOUCHÉ, N., SCHARLAT, A., SNEDDEN, W., BOUCHEZ, D., FROMM, H. (2002): A novel family of calmodulin-binding transcription activators in multicellular organisms. *Journal of Biological Chemistry*, 277, 21851-21861.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M200268200>
- BOWMAN, J. L. (2004): Class III HD-Zip gene regulation, the golden fleece of ARGONAUTE activity? *Bioessays*, 26, 938-942.
<https://doi.org/10.1002/bies.20103>
- CAI, X. T., XU, P., WANG, Y., XIANG, C. B. (2015): Activated expression of AtEDT1/HDG11 promotes lateral root formation in *Arabidopsis* mutant *edt1* by upregulating jasmonate biosynthesis. *Journal of Integrative Plant Biology*, 57, 1017-1030.
<https://doi.org/10.1111/jipb.12347>
- CHEN, L., ZHANG, L., LI, D., WANG, F., YU, D. (2013): WRKY8 transcription factor functions in the TMV-cg defense response by mediating both abscisic acid and ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, E1963-E1971. <https://doi.org/10.1073/pnas.1221347110>
- CHEN, Q., LIU, Y., MAERE, S., LEE, E., VAN ISTERDAEL, G., XIE, Z., XUAN, W., LUCAS, J., VASSILEVA, V., KITAKURA, S. (2015): A coherent transcriptional feed-forward motif model for mediating auxin-sensitive PIN3 expression during lateral root development. *Nature Communications*, 6, 8821.
<https://doi.org/10.1038/ncomms9821>
- DORCA-FORNELL, C., GREGIS, V., GRANDI, V., COUPLAND, G., COLOMBO, L., KATER, M. M. (2011): The *Arabidopsis* SOC1-like genes AGL42, AGL71 and AGL72 promote flowering in the shoot apical and axillary meristems. *The Plant Journal*, 67, 1006-1017.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04653.x>
- ELLIS, C. M., NAGPAL, P., YOUNG, J. C., HAGEN, G., GUILFOYLE, T. J., REED, J. W. (2005): AUXIN RESPONSE FACTOR1 and AUXIN RESPONSE FACTOR2 regulate senescence and floral organ abscission in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 132, 4563–4574. <https://doi.org/10.1242/dev.02012>

- FRIEDRICHSEN, D. M., NEMHAUSER, J., MURAMITSU, T., MALOOF, J. N., ALONSO, J., ECKER, J. R., FURUYA, M., CHORY, J. (2002): Three redundant brassinosteroid early response genes encode putative bHLH transcription factors required for normal growth. *Genetics*, 162, 1445-1456. <https://doi.org/10.1093/genetics/162.3.1445>
- FURUTANI, I., WATANABE, Y., PRIETO, R., MASUKAWA, M., SUZUKI, K., NAOI, K., THITAMADEE, S., SHIKANAI, T., HASHIMOTO, T. (2000): The *SPIRAL* genes are required for directional control of cell elongation in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 127, 4443-4453. <https://doi.org/10.1242/dev.127.20.4443>
- GOCAL, G. F., SHELDON, C. C., GUBLER, F., MORITZ, T., BAGNALL, D. J., MACMILLAN, C. P., LI, S. F., PARISH, R. W., DENNIS, E. S., WEIGEL, D. (2001): *GAMYB-like* genes, flowering, and gibberellin signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 127, 1682-1693. <https://doi.org/10.1104/pp.010442>
- GUILFOYLE, T., HAGEN, G., ULMASOV, T., MURFETT, J. (1998): How does auxin turn on genes? *Plant Physiology*, 118, 341-347. <https://doi.org/10.1104/pp.118.2.341>
- HAWKER, N. P., BOWMAN, J. L. (2004): Roles for class III HD-Zip and *KANADI* genes in *Arabidopsis* root development. *Plant Physiology*, 135, 2261-2270. <https://doi.org/10.1104/pp.104.040196>
- HEIM, M. A., JAKOBY, M., WERBER, M., MARTIN, C., WEISSHAAR, B., BAILEY, P. C. (2003): The basic helix-loop-helix transcription factor family in plants: a genome-wide study of protein structure and functional diversity. *Molecular Biology and Evolution*, 20, 735-747. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg088>
- HEISLER, M. G., ATKINSON, A., BYLSTRA, Y. H., WALSH, R., SMYTH, D. R. (2001): *SPATULA*, a gene that controls development of carpel margin tissues in *Arabidopsis*, encodes a bHLH protein. *Development*, 128, 1089-1098. <https://doi.org/10.1242/dev.128.7.1089>
- HENRIKSSON, E., OLSSON, A. S., JOHANNESSON, H., JOHANSSON, H., HANSON, J., ENGSTRÖM, P., SÖDERMAN, E. (2005): Homeodomain leucine zipper class I genes in *Arabidopsis*. Expression patterns and phylogenetic relationships. *Plant Physiology*, 139, 509-518. <https://doi.org/10.1104/pp.105.063461>
- HIDVÉGI, N., GULYÁS, A., TEIXEIRA DA SILVA, J. A., WICAKSONO, A., KISS, E. (2021): Promoter analysis of the *SPATULA* (*FvSPT*) and *SPIRAL* (*FvSPR*) genes in the woodland diploid strawberry

- (*Fragaria vesca* L.). *Biologia Futura*, 72, 373-384.
<https://doi.org/10.1007/s42977-021-00089-x>
- HIDVÉGI, N. T., GULYÁS, A., TEIXEIRA DA SILVA, J. A., POSTA, K., KISS, E. (2020): Complementation of wild strawberry (*Fragaria vesca* L.) *SPATULA* (*FvSPT*) and *SPIRAL* (*FvSPR*) genes in *Arabidopsis thaliana*. *Columella: Journal of Agricultural and Environmental Sciences*, 7, 23-34.
<https://doi.org/10.18380/SZIE.COLUM.2020.7.1.23>
- HWANG, I., SHEEN, J. (2001): Two-component circuitry in *Arabidopsis* cytokinin signal transduction. *Nature*, 413, 383-9.
<https://doi.org/10.1038/35096500>
- IMAMURA, A., KIBA, T., TAJIMA, Y., YAMASHINO, T., MIZUNO, T. (2003): *In vivo* and *in vitro* characterization of the ARR11 response regulator implicated in the His-to-Asp phosphorelay signal transduction in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiology*, 44, 122-31. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcg014>
- JOHNSON, C., BODEN, E., ARIAS, J. (2003): Salicylic acid and NPR1 induce the recruitment of trans-activating TGA factors to a defense gene promoter in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 15, 1846-1858.
<https://doi.org/10.1105/tpc.012211>
- KANG, H. G., FOLEY, R. C., OÑATE-SÁNCHEZ, L., LIN, C., SINGH, K. B. (2003): Target genes for OBP3, a Dof transcription factor, include novel basic helix-loop-helix domain proteins inducible by salicylic acid. *The Plant Journal*, 35, 362-372. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01812.x>
- KHANNA, R., SHEN, Y., MARION, C. M., TSUCHISAKA, A., THEOLOGIS, A., SCHAFFER, E., QUAIL, P. H. (2007): The basic helix-loop-helix transcription factor PIF5 acts on ethylene biosynthesis and phytochrome signaling by distinct mechanisms. *The Plant Cell*, 19, 3915-3929. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.051508>
- KIM, J. H., NGUYEN, N. H., JEONG, C. Y., NGUYEN, N. T., HONG, S.-W., LEE, H. (2013): Loss of the R2R3 MYB, AtMyb73, causes hyper-induction of the SOS1 and SOS3 genes in response to high salinity in *Arabidopsis*. *Journal of Plant Physiology*, 170, 1461-1465.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.05.011>
- KRISHNASWAMY, S., VERMA, S., RAHMAN, M. H., KAV, N. N. (2011): Functional characterization of four APETALA2-family genes (RAP2. 6, RAP2. 6L, DREB19 and DREB26) in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology*, 75, 107-127. <https://doi.org/10.1007/s11103-010-9711-7>
- LEE, J., OH, M., PARK, H., LEE, I. (2008): SOC1 translocated to the nucleus by interaction with AGL24 directly regulates LEAFY. *The*

- Plant Journal*, 55, 832-843. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03552.x>
- LI, J., LI, X., GUO, L., LU, F., FENG, X., HE, K., WEI, L., CHEN, Z., QU, L.-J., GU, H. (2006): A subgroup of MYB transcription factor genes undergoes highly conserved alternative splicing in *Arabidopsis* and rice. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1263-1273. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj094>
- LI, J., TAO, X., BU, J., YING, T., MAO, L., LUO, Z. (2017): Global transcriptome profiling analysis of ethylene-auxin interaction during tomato fruit ripening. *Postharvest Biology and Technology*, 130, 28-38. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2017.03.021>
- LI, S., FU, Q., CHEN, L., HUANG, W., YU, D. (2011): *Arabidopsis thaliana* WRKY25, WRKY26, and WRKY33 coordinate induction of plant thermotolerance. *Planta*, 233, 1237-1252. <https://doi.org/10.1007/s00425-011-1375-2>
- LIANG, Y., WANG, X., HONG, S., LI, Y., ZUO, J. (2012): Deletion of the initial 45 residues of ARR18 induces cytokinin response in *Arabidopsis*. *Journal of Genet Genomics*, 39, 37-46. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2011.12.004>
- LIU, K., YUAN, C., LI, H., LIN, W., YANG, Y., SHEN, C., ZHENG, X. (2015): Genome-wide identification and characterization of auxin response factor (ARF) family genes related to flower and fruit development in papaya (*Carica papaya* L.). *BMC Genomics*, 16, 901. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-2182-0>
- LU, D., WANG, T., PERSSON, S., MUELLER-ROEBER, B., SCHIPPERS, J. H. (2014): Transcriptional control of ROS homeostasis by KUODA1 regulates cell expansion during leaf development. *Nature Communications*, 5, 3767. <https://doi.org/10.1038/ncomms4767>
- MARUYAMA-NAKASHITA, A., NAKAMURA, Y., WATANABE-TAKAHASHI, A., INOUE, E., YAMAYA, T., TAKAHASHI, H. (2005): Identification of a novel cis-acting element conferring sulfur deficiency response in *Arabidopsis* roots. *The Plant Journal*, 42, 305-314. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02363.x>
- MASON, M. G., LI, J., MATHEWS, D. E., KIEBER, J. J., SCHALLER, G. E. (2004): Type-B response regulators display overlapping expression patterns in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 135, 927-37. <https://doi.org/10.1104/pp.103.038109>
- MATTSSON, J., CKURSHUMOVA, W., BERLETH, T. (2003): Auxin signaling in *Arabidopsis* leaf vascular development. *Plant Physiology*, 131, 1327-1339. <https://doi.org/10.1104/pp.013623>
- MAYER, K., SCHÜLLER, C., WAMBUTT, R., MURPHY, G., VOLCKAERT, G., POHL, T., DÜSTERHÖFT, A., STIEKEMA,

- W., ENTIAN, K.-D., TERRY, N. (1999): Sequence and analysis of chromosome 4 of the plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 402, 769-777. <https://doi.org/10.1038/47134>
- MEISSNER, M., ORSINI, E., RUSCHHAUPT, M., MELCHINGER, A. E., HINCHA, D. K., HEYER, A. G. (2013): Mapping quantitative trait loci for freezing tolerance in a recombinant inbred line population of *Arabidopsis thaliana* accessions tenela and C24 reveals *reveille1* as negative regulator of cold acclimation. *Plant, Cell & Environment*, 36, 1256-1267. <https://doi.org/10.1111/pce.12054>
- MITTLER, R., KIM, Y., SONG, L., COUTU, J., COUTU, A., CIFTCI-YILMAZ, S., LEE, H., STEVENSON, B., ZHU, J. K. (2006): Gain- and loss-of-function mutations in *Zat10* enhance the tolerance of plants to abiotic stress. *FEBS Lett*, 580, 6537-42. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2006.11.002>
- MORITA, M. T., SAKAGUCHI, K., KIYOSE, S. I., TAIRA, K., KATO, T., NAKAMURA, M., TASAKA, M. (2006): A C₂H₂-type zinc finger protein, *SGR5*, is involved in early events of gravitropism in *Arabidopsis* inflorescence stems. *The Plant Journal*, 47, 619-628. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02807.x>
- NAGPAL, P., ELLIS, C. M., WEBER, H., PLOENSE, S. E., BARKAWI, L. S., GUILFOYLE, T. J., HAGEN, G., ALONSO, J. M., COHEN, J. D., FARMER, E. E. (2005): Auxin response factors *ARF6* and *ARF8* promote jasmonic acid production and flower maturation. *Development*, 132, 4107–4118. <https://doi.org/10.1242/dev.01955>
- NAKAGAWA, T., KUROSE, T., HINO, T., TANAKA, K., KAWAMUKAI, M., NIWA, Y., TOYOOKA, K., MATSUOKA, K., JINBO, T., KIMURA, T. (2007): Development of series of gateway binary vectors, pGWBs, for realizing efficient construction of fusion genes for plant transformation. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 104, 34-41. <https://doi.org/10.1263/jbb.104.34>
- NAKAJIMA, K., FURUTANI, I., TACHIMOTO, H., MATSUBARA, H., HASHIMOTO, T. (2004): *SPIRAL1* encodes a plant-specific microtubule-localized protein required for directional control of rapidly expanding *Arabidopsis* cells. *The Plant Cell*, 16, 1178-1190. <https://doi.org/10.1105/tpc.017830>
- NAKAJIMA, K., KAWAMURA, T., HASHIMOTO, T. (2006): Role of the *SPIRAL1* gene family in anisotropic growth of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 47, 513-522. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcj020>
- PASCUZZI, P., HAMILTON, D., BODILY, K., ARIAS, J. (1998): Auxin-induced stress potentiates trans-activation by a conserved plant

- basic/leucine-zipper factor. *Journal of Biological Chemistry*, 273, 26631-26637. <https://doi.org/10.1074/jbc.273.41.26631>
- POLGÁRI, D., KALAPOPOS, B., TISZA, V., KOVÁCS, L., KERTI, B., HESZKY, L., KISS, E. (2010): *In silico* analysis of a putative *SPIRAL* gene related to strawberry ripening. *Acta Agronomica Hungarica*, 58, 267-272. <https://doi.org/10.1556/AAgr.58.2010.3.9>
- PRIGGE, M. J., OTSUGA, D., ALONSO, J. M., ECKER, J. R., DREWS, G. N., CLARK, S. E. (2005): Class III homeodomain-leucine zipper gene family members have overlapping, antagonistic, and distinct roles in *Arabidopsis* development. *The Plant Cell*, 17, 61-76. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.026161>
- REYES-OLALDE, J. I., ZUÑIGA-MAYO, V. M., SERWATOWSKA, J., CHAVEZ MONTES, R. A., LOZANO-SOTOMAYOR, P., HERRERA-UBALDO, H., GONZALEZ-AGUILERA, K. L., BALLESTER, P., RIPOLL, J. J., EZQUER, I. (2017): The bHLH transcription factor *SPATULA* enables cytokinin signaling, and both activate auxin biosynthesis and transport genes at the medial domain of the gynoecium. *PLoS Genetics*, 13, e1006726. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006726>
- SAKAI, H., HONMA, T., AOYAMA, T., SATO, S., KATO, T., TABATA, S., OKA, A. (2001): ARR1, a transcription factor for genes immediately responsive to cytokinins. *Science*, 294, 1519-1521. <https://doi.org/10.1126/science.1065201>
- SAWA, S., OHGISHI, M., GODA, H., HIGUCHI, K., SHIMADA, Y., YOSHIDA, S., KOSHIBA, T. (2002): The *HAT2* gene, a member of the HD-Zip gene family, isolated as an auxin inducible gene by DNA microarray screening, affects auxin response in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 32, 1011-1022. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01488.x>
- SHULAEV, V., SARGENT, D. J., CROWHURST, R. N., MOCKLER, T. C., FOLKERTS, O., DELCHER, A. L., JAISWAL, P., MOCKAITIS, K., LISTON, A., MANE, S. P., BURNS, P., DAVIS, T. M., SLOVIN, J. P., BASSIL, N., HELLENS, R. P., EVANS, C., HARKINS, T., KODIRA, C., DESANY, B., CRASTA, O. R., JENSEN, R. V., ALLAN, A. C., MICHAEL, T. P., SETUBAL, J. C., CELTON, J. M., REES, D. J. G., WILLIAMS, K. P., HOLT, S. H., ROJAS, J. J. R., CHATTERJEE, M., LIU, B., SILVA, H., MEISEL, L., ADATO, A., FILICHKIN, S. A., TROGGIO, M., VIOLA, R., ASHMAN, T. L., WANG, H., DHARMAWARDHANA, P., ELSER, J., RAJA, R., PRIEST, H. D., BRYANT, D. W., FOX, S. E., GIVAN, S. A., WILHELM, L. J., NAITHANI, S., CHRISTOFFELS, A., SALAMA, D. Y., CARTER, J., GIRONA, E. L., ZDEPSKI, A.,

- WANG, W. Q., KERSTETTER, R. A., SCHWAB, W., KORBAN, S. S., DAVIK, J., MONFORT, A., DENOYES-ROTHAN, B., ARUS, P., MITTLER, R., FLINN, B., AHARONI, A., BENNETZEN, J. L., SALZBERG, S. L., DICKERMAN, A. W., VELASCO, R., BORODOVSKY, M., VEILLEUX, R. E., FOLTA, K. M. (2011): The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*). *Nature Genetics*, 43, 109-116. <https://doi.org/10.1038/ng.74010.1038/ng.740>
- SINGH, K. B., FOLEY, R. C., OÑATE-SÁNCHEZ, L. (2002): Transcription factors in plant defense and stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 5, 430-436. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00289-3](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00289-3)
- SON, O., CHO, H.-Y., KIM, M.-R., LEE, H., LEE, M.-S., SONG, E., PARK, J. H., NAM, K. H., CHUN, J.-Y., KIM, H.-J. (2004): Induction of a homeodomain–leucine zipper gene by auxin is inhibited by cytokinin in *Arabidopsis* roots. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 326, 203-209. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2004.11.014>
- SU, Y. H., LIU, Y. B., BAI, B., ZHANG, X. S. (2015): Establishment of embryonic shoot–root axis is involved in auxin and cytokinin response during *Arabidopsis* somatic embryogenesis. *Frontiers in Plant Science*, 5, 792. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00792>
- SUTOH, K., YAMAUCHI, D. (2003): Two cis-acting elements necessary and sufficient for gibberellin-upregulated proteinase expression in rice seeds. *The Plant Journal*, 34, 635-45. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01753.x>
- TISZA, V., KOVÁCS, L., BALOGH, A., HESZKY, L., KISS, E. (2010): Characterization of *FaSPT*, a *SPATULA* gene encoding a bHLH transcriptional factor from the non-climacteric strawberry fruit. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48, 822-826. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.001>
- TOLEDO-ORTIZ, G., HUQ, E., QUAIL, P. H. (2003): The *Arabidopsis* basic/helix-loop-helix transcription factor family. *The Plant Cell*, 15, 1749-1770. <https://doi.org/10.1105/tpc.013839>
- TSAI, Y. C., WEIR, N. R., HILL, K., ZHANG, W., KIM, H. J., SHIU, S. H., SCHALLER, G. E., KIEBER, J. J. (2012): Characterization of genes involved in cytokinin signaling and metabolism from rice. *Plant Physiology*, 158, 1666-84. <https://doi.org/10.1104/pp.111.192765>
- TSUCHIYA, Y., NAMBARA, E., NAITO, S., MCCOURT, P. (2004): The FUS3 transcription factor functions through the epidermal regulator *TTG1* during embryogenesis in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 37, 73-81. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01939.x>

- TYURIN, A. A., SUHORUKOVA, A. V., KABARDAEVA, K. V., GOLDENKOVA-PAVLOVA, I. V. (2020): Transient gene expression is an effective experimental tool for the research into the fine mechanisms of plant gene function: advantages, limitations, and solutions. *Plants*, 9, 1187. <https://doi.org/10.3390/plants9091187>
- VIDAURRE, D. P., PLOENSE, S., KROGAN, N. T., BERLETH, T. (2007): AMP1 and MP antagonistically regulate embryo and meristem development in *Arabidopsis*. *Development* 134, 2561–2567. <https://doi.org/10.1242/dev.006759>
- WANG, G. J., GENTRY, T. J., GRASS, G., JOSEPHSON, K., RENSING, C., PEPPER, I. L. (2004): Real-time PCR quantification of a green fluorescent protein-labeled, genetically engineered *Pseudomonas putida* strain during 2-chlorobenzoate degradation in soil. *Fems Microbiology Letters*, 233, 307-314. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2004.tb09497.x>
- WANG, T., TOHGE, T., IVAKOV, A., MUELLER-ROEBER, B., FERNIE, A. R., MUTWIL, M., SCHIPPERS, J. H., PERSSON, S. (2015): Salt-related MYB1 coordinates abscisic acid biosynthesis and signaling during salt stress in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 169, 1027-1041. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00962>
- WEIRAUCH, M. T., YANG, A., ALBU, M., COTE, A. G., MONTENEGRO-MONTERO, A., DREWE, P., NAJAFABADI, H. S., LAMBERT, S. A., MANN, I., COOK, K. (2014): Determination and inference of eukaryotic transcription factor sequence specificity. *Cell*, 158, 1431-1443. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.08.009>
- ZHANG, J.-Y., HE, S.-B., LI, L., YANG, H.-Q. (2014): Auxin inhibits stomatal development through MONOPTEROS repression of a mobile peptide gene STOMAGEN in mesophyll. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, E3015-E3023. <https://doi.org/10.1073/pnas.1400542111>
- ZHAO, C., HANADA, A., YAMAGUCHI, S., KAMIYA, Y., BEERS, E. P. (2011): The *Arabidopsis* Myb genes *MYR1* and *MYR2* are redundant negative regulators of flowering time under decreased light intensity. *The Plant Journal*, 66, 502-515. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04508.x>

PUBLIKÁCIÓK

Az értekezés témaköréhez kapcsolódó publikációk

Tudományos publikációk (angol nyelvű)

Hidvégi, N., Gulyás, A., Teixeira da Silva, J. A., Wicaksono, A., Kiss, E. (2021). Promoter analysis of the *SPATULA* (*FvSPT*) and *SPIRAL* (*FvSPR*) genes in the woodland diploid strawberry (*Fragaria vesca* L.). *Biologia Futura*. 72 (3): 373-384. Q2; IF:1,069

Hidvégi, N., Gulyás, A., Teixeira da Silva, J. A., Posta, K., Kiss, E. (2020). Complementation of wild strawberry (*Fragaria vesca* L.) *SPATULA* (*FvSPT*) and *SPIRAL* (*FvSPR*) genes in *Arabidopsis thaliana*. *Columella: Journal of agricultural and environmental sciences*. 7: 1, 23-34.

Tudományos publikációk (magyar nyelvű)

Hidvégi, N., Gulyás, A., Kerti, B., Kiss, E. (2014). Komplementációs teszttel vizsgált szamóca *spatula* (*FASPT*) gén funkcionális jellemzése. In: Veisz, Ottó (szerk.). *Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban: XX. Növénynevelési Tudományos Nap*. Budapest, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, pp. 190-194., 5 p.

Hidvégi, N., Kovács, L., Szőke, A., Gulyás, A., Heszky, L., Kiss, E. (2013). A szamóca *SPATULA* gén (*FaSPT*) funkcionális elemzése komplementációs teszttel. In: Ferencz, Á. (szerk.). *Gazdálkodás és Menedzsment Tudományos Konferencia: Környezettudatos gazdálkodás és menedzsment*. Kecskemét, 2013. szeptember 5. Kecskemét, Magyarország: Kecskeméti Főiskola Kertészeti Főiskolai Kar, pp. 935-939., 5 p.

Konferencia kiadványok (angol nyelvű)

Hidvégi, N., Gulyás, A., Tarczy, D., Kiss, E. (2016). Functional analysis of *Spatula* (*FVSPT*) and *Spiral* (*FVSPR*) ripening-related genes and promoters

of *Fragaria vesca*. In: Gócza, E., Kiss, E., Maráz, A., Várallyay, É. (szerk.). *Fiatal Biotechnológusok Országos Konferenciája "FIBOK 2016": Program és összefoglalók*. p. 43.

Hidvégi, N., Gulyás, A., Kerti, B., Kiss, E. (2014). Complementation test with strawberry *spatula* gene in mutant *Arabidopsis*. In: Maráz, A; Pfeiffer, I; Vágvolgyi, Cs. (szerk.). *Fiatal Biotechnológusok Országos Konferenciája "FIBOK 2014": Program és összefoglalók*. Szeged, Magyarország: JATEPress Kiadó, p. 52.

Hidvégi, N., Kovács, L., Szőke, A., Tisza, V., Gulyás, A., Dénes, F., Heszky, L., Kiss, E. (2012). Characterization of *FASPT* gene and promoter in strawberry fruit. In: Bedő, Z., Láng, L. (szerk.). *Plant Breeding for Future Generations: Proceedings of the 19th EUCARPIA General Congress*. Martonvásár, Magyarország: Agricultural Institute, Centre for Agricultural Research, Hungarian Academy of Sciences. p. 309.

Konferencia kiadvány (magyar nyelvű)

Hidvégi, N., Kovács, L., Szőke, A., Tisza, V., Gulyás, A., Dénes, F., Heszky, L., Kiss, E. (2012). A *FaSPT* gén és promóter jellemzése szamócában. In: Veisz, O. (szerk.) *XVIII. Növénynevelési Tudományos Napok: Magyar Tudományos Akadémia Székháza*. Budapest, 2012. március 6.: összefoglalók Martonvásár, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság. pp. 89-89., 1 p.

Az értekezés témájához nem közvetlenül kapcsolódó tudományos közlemények

Tudományos publikációk (angol nyelvű)

Agius, D., Kapazoglou, A., Avramidou, E., Baranek, M., Carneros, E., Caro, E., Castiglione, S., Ciatelli, A., Radanovic, A., Ebejer, J., Gackowski, D., Guarino, F., Gulyás, A., **Hidvégi, N.**, Hoenicka, H., Inácio, V., Johannes, F.,

Karalija, E., Lieberman-Lazarovich, M., Martinelli, F., Maury, S., Mladenov, V., Morais-Cecílio, L., Pecinka, A., Tani, E., Testillano, P., Todorov, D., Valledor, L., Vassileva, V. (2023). Exploring the crop epigenome: a comparison of DNA methylation profiling techniques. *Frontiers in Plant Science*. 14: 1-24 D1; IF:5,6

Hidvégi, N., Gulyás, A., Dobránszki, J. (2022). Ultrasound, as a hypomethylating agent, remodels DNA methylation and alters mRNA transcription in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Physiologia Plantarum*. 174 (5); 1-16. D1; IF:6,4

Dobránszki, J., **Hidvégi, N.**, Gulyás, A., Tóth, B., Teixeira da Silva, J.A. (2021). Transcription profile of potato (*Solanum tuberosum* L.) growing *in vitro*. *Journal of Plant Growth Regulation*. 40 (2): 749-760. Q1; IF:4,64

Hidvégi, N., Gulyás, A., Dobránszki, J., Teixeira da Silva, J. A. (2020). Mining sequences with similarity to *XTH* genes in the *Solanum tuberosum* L. transcriptome: introductory step for identifying homologous *XTH* genes. *Plant signaling and behavior*. 15 : 10. Q1; IF: 1,671

Dobránszki, J., **Hidvégi, N.**, Gulyás, A., Tóth, B., Teixeira da Silva, J. A. (2020). Abiotic stress elements in *in vitro* potato (*Solanum tuberosum* L.) exposed to air-based and liquid-based ultrasound: A comparative transcriptomic assessment. *Progress in Biophysics and molecular Biology JPBM*. 1559 p. Q3; IF: 2,175

Dobránszki, J., **Hidvégi, N.**, Gulyás, A., Tóth, B., Teixeira da Silva, J. A. (2020). Transcription profile of potato (*Solanum tuberosum* L.) growing *in vitro*. *Journal of plant growth regulation*. 1-12. Q1; IF: 2,672

Teixeira da Silva, J. A., **Hidvégi, N.**, Gulyás, A., Tóth, B., Dobránszki, J. (2020). Transcriptomic Response of *In Vitro* Potato (*Solanum tuberosum* L.)

to Piezoelectric Ultrasound. *Plant Molecular Biology Reporter*. 1-15. Q2; IF: 1,336

Teixeira da Silva, J. A., Nezami-Alanagh, E., Barreal, M. E., Kher, M. M., Wicaksono, A., Gulyás, A., **Hidvégi, N.**, Magyar-Tábori, K., Mendler-Drienyovszki, N., Márton, L., Landín, M., Gallego, P. P., Driver, J. A. (2020). Shoot tip necrosis of *in vitro* plant cultures: a reappraisal of possible causes and solutions. *Planta*. 252 : 3. 47. Q1; IF: 3,390

Gulyás, A., Dobránszki, J., Kiss, E., Teixeira da Silva, J. A., Posta, K., **Hidvégi, N.** (2019). Changes in DNA methylation pattern of apple long-term *in vitro* shoot culture and acclimatized plants. *Journal of plant physiology*. 239: 18-27. Q1; IF: 3,013

Dobránszki, J., **Hidvégi, N.**, Gulyás, A., Teixeira da Silva, J. A. (2019). mRNA transcription profile of potato (*Solanum tuberosum* L.) exposed to ultrasound during different stages of *in vitro* plantlet development. *Plant molecular biology*. 100(4-5): 511-525. Q1; IF: 3,302

Teixeira da Silva, J. A., **Hidvégi, N.**, Gulyás, A., Dobránszki, J. (2019). mRNA transcription profile of potato (*Solanum tuberosum* L.) in response to explant cutting. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*. 138(1): 143-152. Q1; IF: 2,196

Ali, M. A., Gyulai, G., **Hidvégi, N.**, Kerti, B., Al Hemaïd, F. M., Pandey, A. K., Lee, J. (2014). The changing epitome of species identification–DNA barcoding. *Saudi journal of biological sciences*. 21(3): 204-231. Q2; IF: 1,784

Tudományos publikáció (magyar nyelvű)

Gulyás, A., Dobránszki, J., Kiss, E., **Hidvégi, N.** (2019). Genetikai stabilitás és génexpressziós vizsgálatok alma hajtástenyészetekben. *Kertgazdaság*. 51(4): 17-29.

Konferencia kiadványok (angol nyelvű)

Hidvégi, N., Dobránszki, J., Tóth, B., Gulyás, A. (2023). The XTH gene expression changes in tomato and potato under environmental mechanical forces (rainfall, wind and touch). In: *Abstract Book: 3rd EPI-CATCH Conference CA19125 - Epigenetic Mechanisms of Crop Adaptation to Climate Change, Institute of Plant Physiology and Genetics, Szófia, Bulgária, 57.*

Dobránszki, J., Gulyás, A., **Hidvégi, N.** (2023). DNA methylation and mRNA transcription background of enhanced seedling growth after seed ultrasonication. In: *Abstract Book: 3rd EPI-CATCH Conference CA19125 - Epigenetic Mechanisms of Crop Adaptation to Climate Change, Institute of Plant Physiology and Genetics, Szófia, Bulgária, 57.*

Hidvégi, N., Dobránszki, J., Tóth, B., Gulyás, A. (2022). Functional analysis of XTH genes in potato (*Solanum tuberosum*) and tomato (*Solanum lycopersicum*). In: *Biotechnology at the University of Debrecen - 2022 International Symposium Abstract Book, Debrecen, 59. ISBN: 9789634904670*

Dobránszki, J., **Hidvégi, N.**, Gulyás, A., Pesti-Asbóth, G., Bíróné Molnár, P., Forgács, I., Gálné Remenyik, J. (2022). Ultrasound enhances plant growth and development by altering the DNA methylation, mRNA transcription and hormonal balance. In: *Biotechnology at the University of Debrecen - 2022 International Symposium : Abstract Book, Debreceni Egyetem, Printart-Press Kft., Debrecen, 20. ISBN: 9789634904687*

Gulyás A., **Hidvégi, N.**, Kiss, E., Posta, K., Dobránszki, J. (2019). Epigenome of *Malus domestica*. In: Kende, Z., Bálint, Cs., Kunos, V. (szerk.). *18th Alps-Adria Scientific Workshop: Alimentation and Agri-environment*. Abstract book. Gödöllő, Magyarország: Szent István Egyetem Egyetemi Kiadó. pp. 60-61.

Gulyás, A., **Hidvégi, N.**, Dobránszki, J., Posta, K., Kiss, E. (2018). Analysis of long term *in vitro* propagated methylome in apple. In: Tamás, L., Zelenyánszki, H. (szerk.). *Fiatal Biotechnológusok Országos Konferenciája "FIBOK 2018"*. Abstract Book. Szeged, Magyarország : JATEPress Kiadó. pp. 119-119.

Gulyás, A., **Hidvégi, N.**, Kiss, E., Dobránszki, J. (2014). Comparison of methylation patterns between *in vivo* and *in vitro* apples. In: Maráz, A., Pfeiffer, I., Vágvölgyi, Cs. (szerk.) *Fiatal Biotechnológusok Országos Konferenciája "FIBOK 2014"*. Program és összefoglalók. Szeged, Magyarország : JATEPress Kiadó. p. 51.

Gulyás, A., **Hidvégi, N.**, Kiss, E., Dobránszki J. (2013). Molecular analysis of apple varieties maintained *in vitro* and *in vivo*. „VIII. Kárpát-medencei Biológia Szimpózium – I. Fenntartható fejlődés a Kárpát-medencében” nemzetközi konferencia absztraktkötet. p. 94-95.

Mravcsik, Z., Gyulai, F., Emődi, A., Kerti, B., **Hidvégi, N.**, Vinogradov, S., Gyulai, G., Rovner, I. (2013). Measuring diversity: morphometric monitoring of variation in wheat (*Triticum* ssp.) seed populations. In: [sn] (szerk.). *2nd Conference of Cereal Biotechnology and Breeding*. Book of Abstracts: Budapest, Magyarország: Akadémiai Kiadó. p. 67.

Mendel, Á., Kovács, L., **Hidvégi, N.**, Kiss, E. (2013). Isolation and characterization of promoters of genes involved in polyamine metabolism in strawberry. In: Hohol, R., Heiszler, Zs. (szerk.). *Hungarian Molecular Life Sciences 2013*. Programme and book of abstracts. Budapest, Magyarország: Diamond Congress Kft. p. 180 Paper: P-074.

Emődi, A., Gyulai, F., Mravcsik, Z., **Hidvégi, N.**, Kerti, B., Vinogradov, S., Gyulai, G., Rovner, I. (2013). Morphometry of einkorn (*Triticum m. monococcum*) seed populations for providing digital tools for cultivation and

variety registration. In: [sn] (szerk.). *2nd Conference of Cereal Biotechnology and Breeding*. Book of Abstracts. Budapest, Magyarország: Akadémiai Kiadó. p. 66.

Konferencia kiadványok (magyar nyelvű)

Hidvégi, N., and Gulyás, A. (2023). A lencse (*Lens culinaris* L.) teljes genomjának összeszerelése HPC (szuperszámítástechnikai) környezetben. In: Karsai, Ildikó; Pauk, János; Veisz, Ottó; Polgár, Zsolt; Bóna, Lajos (szerk.) *XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok* : Martonvásár, Magyarország : MTA Agrártudományi Kutatóközpont 126 p.

Hidvégi, N., Gulyás, A., Tóth, B., Dobránszki, J. (2021). A burgonya (*Solanum tuberosum* L.) *in vitro* fejlődésének transzkriptomikai analízise. In: *Biotechnológia a Debreceni Egyetemen. Fókuszban az agrár- és élelmiszerbiotechnológia: Tudományos Szimpózium előadás összefoglalók, Debreceni Egyetem MÉK Agrár Genomikai és Biotechnológiai Központ, Debrecen, 32-34.* ISBN: 9789634903512

Kerti, B., **Hidvégi, N.**, Gulyás, A., Kiss, E. (2014). A homoktövis (*Hippophae rhamnoides*) porzós és termős egyedeinek genotípus azonosítása. In: Veisz, O. (szerk.). *Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban: XX. Növénynevelési Tudományos Nap.* Budapest, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság. pp. 225-229., 5 p.

Gulyás, A., **Hidvégi, N.**, Kiss, E., Dobránszki J. (2014). Metilezetségi vizsgálatok *in vitro* és *in vivo* fenntartott almafajtákban. In: Veisz, O. (szerk.). *Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban: XX. Növénynevelési Tudományos Nap.* Budapest, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság. pp. 150-154.

Mravcsik, Z., Gyulai, F., Emődi, A., Kerti, B., Vinogradov, S., **Hidvégi, N.**, Rovner, I., Gyulai, G. (2014). Régészeti szőlőmagleletek (*Vitis vinifera*) molekuláris és digitális magmorfometriai azonosítása. In: Veisz, O. (szerk.). *Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban: XX. Növénynevelési Tudományos Nap*. Budapest, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság. pp. 319-324., 522 p.

Emődi, A., Gyulai, F., Mravcsik, Z., Kerti, B., **Hidvégi, N.**, Vinogradov, S., Szabó, T. A., Rovner, I., Gyulai, G. (2014). Alakor tétélek (*Triticum monococcum L. ssp. monococcum*) digitális magmorfometriai elemzése. In: Veisz, O. (szerk.). *Növénynevelés a megújuló mezőgazdaságban: XX. Növénynevelési Tudományos Nap*. Budapest, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság. pp. 125-129., 5 p.

Mendel, Á., Kovács, L., **Hidvégi, N.**, Kiss, E. (2013). A szamóca poliamin metabolizmusában működő gének promótereinek izolálása és jellemzése. In: Hoffmann, B., Kollaricsné, Horváth, M. (szerk.). *XIX. Növénynevelési Tudományos Nap*. Összefoglalók Budapest, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság. p. 118.