

**Válasz Prof. Dr. Pauk János egyetemi magántanárnak, az MTA doktorának, Halász
Júlia Csonthéjas gyümölcsfajok termékenyülési viszonyainak genetikai háttere c.
akadémiai doktori (DSc) értekezéséről készített bírálatára**

Köszönöm Opponensemnek, Prof. Dr. Pauk Jánosnak, hogy doktori értekezésem bírálatát elvállalta. Köszönöm a kedvező megítélését, a részletes értékelést, a javaslatokat, felvetéseket és kérdéseket, melyekre az alábbiakban szeretnék sorrendben válaszolni.

Opponensem felvetette, hogy talán túl sok fajjal foglalkozik az értekezés és a kajszi vizsgálatokban elért eredmények önmagukban is elegendőek lettek volna fő témaként. Azért döntöttem a növényfajok kibővítése mellett, mert PhD disszertációmban (2007) csak a kajszifajták termékenyülését meghatározó *S*-allél-rendszer genetikai jellemzésével foglalkoztam. Egyrészt szerettem volna azt bemutatni, hogy a fokozat megszerzését követően a diploid rendszertől elszakadva az izgalmas kihívásokat és nehézséget jelentő magasabb ploidszintű fajokkal is értünk el eredményeket. Másrészt pedig tágabb értelmezésbe tudtam elhelyezni az egyes fajoknál nyert adatainkat, hiszen nemcsak a közvetlenül megjelenő *S*-lókusz információkat dolgoztuk fel, hanem bepillantást nyerhettünk abba is, hogy az inkompatibilitási rendszer megváltozása milyen hatást gyakorol az adott faj kultúrevolúciós történetére. Összefüggéseit tekintve jobban értelmezhetők az öntermékenyülés megjelenésének genetikai következményei a különböző csonthéjas fajok vizsgálatával.

Az Irodalmi áttekintés fejezet 2. ábrája, az „Az inkompatibilitási rendszerek négyféle csoportosítása” saját szerkesztésű ábra. Azért szerettem volna az izolált módon, különböző leíró forrásmunkákban megtalálható adatokat szintetizálni, hogy az inkompatibilitási rendszerek sokfélesége különösebb utánajárást nem igénylő módon is könnyen átlátható, bemutatható legyen. Természetesen ez az ábra az egyetemi oktatás során is jó szolgálatot tesz. A Célkitűzések fejezetet azért az Irodalmi áttekintést követően helyeztem el, mert úgy véltem, az olvasó csak a téma részletes bemutatása után kaphat képet arról, hol vannak azok az ismereti hiányok, melyek egyben a munkánk célkitűzését is meghatározták, ráadásul a nemzetközi publikációs gyakorlat is ezt a sorrendiséget követi. Ugyanakkor elfogadom Opponensem kritikáját, hogy egy ilyen terjedelmes mű esetében kissé talán valóban hosszúnak tűnik, ha csak az értekezés egyharmadán túl kerülnek elő a vizsgálati célok.

Az Opponensem által javasolt Új tudományos eredmények fejezet átgondolását és hét pontba történő összefoglalását elfogadom.

A témával kapcsolatos kérdésekre adott válaszaim:

1. Az öntermékenyülési képesség sokkal ritkábban, de előfordul természetes populációk körében is, főként a megporzó rovarok nélküli területeken, szélsőségesen mostoha körülmények között, általában rövid életsiklusú növényekre jellemző, ahol ez a túlélés egyetlen esélye. Leggyakrabban az adott faj elterjedési területének határánál észlelhető a jelenség (Busch, 2005, *Heredity*, 94: 159-165). A rendszer sérülékenysége pont azt a rugalmasságot adja meg, hogy a faj fennmaradása érdekében előfordulhat öntermékenyülés. A beltenyésztés okozta leromlást (inbreeding depression) elsősorban a káros hatású recesszív génváltozatok felhalmozódása, homozigóta állapotba kerülése okozza (Waller, 2021, *Evolution*, 75: 779-793). A csonthéjas fajok között egyedülálló módon az őszibarack az egyetlen faj, ahol az összes ismert fajta öntermékenyülő. Molekuláris adatok alapján az inkompatibilitás megváltozása valószínűleg a természetbe vonás előtt következett be. A kínai géncentrum nedvesebb, csapadékosabb területein a megporzó rovarok aktivitásának csökkenésével az öntermékenyülési képesség előnyt jelentett a fennmaradás érdekében. Az öntermékenyülésre ható gyenge szelekciós nyomás mellett öntermékenyülő és önmeddő egyedek is élhettek egymás mellett, ami elég időt jelentett a káros hatású allélok kiszorulására. Ennek lehet a következménye, hogy a faj genomjára ugyan jelentős mértékű homozigótaság jellemző, a beltenyésztéses leromlás nem jelentkezik (Tao és mts., 2007, *Plant Mol. Biol.*, 63: 109–123). Azt is mondhatnánk, hogy az öntermékenyülési képesség kialakulása nélkül ma nem létezne az őszibarack mint faj, így az inkompatibilitási rendszer kikapcsolása a túlélés záloga volt. Az ismert genomszekvenciák alapján a legtöbb öntermékenyülő fajnál evolúciós léptékben nem túl régen történt meg a változás, ezért a lehetséges káros hatások még nem jelentkeznek. Más esetekben pedig a termékenyülési rendszer megváltozása előtt kellő mértékű idegentermékenyülésből adódó nagy variabilitás alakult ki, ami lassítja a beltenyésztés okozta leromlás folyamatát (Wright és mts., 2013, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: 20130133). Bizonyos esetekben igazolták például, hogy az öntermékenyülés hatására egy adott helyhez történő adaptáció sikeres lehet, mert az egyes populációk között így nincs génáramlás és a kolonizáció is bekövetkezik (Hereford, 2010, *Am. J. Bot.* 97: 298–302.). Rövid távon, a felsorolt helyzetekben megjelenő ismert pozitív hatása miatt nem jelenthető ki egyértelműen, hogy az öntermékenyülés az evolúció teljes zsákutcájának tekinthető (Nieuwenhuis és mts., 2018, *Nature Communications*, 9: 1639). A fentiek mellett én úgy gondolom még egy izgalmas aspektust számításba kell vennünk. Az életfolyamatokban döntő szerepet játszó molekulák kémiai, biokémiai sajátágaik révén

elkerülhetetlenül hordozzák a megváltozás képességét. A változások leggyakrabban negatív következményekkel járnak, az ilyen mutációt hordozó egyedek tragikus véget érnek, viszont csak ez a változási képesség produkálhat jobban működő variánsokat, alakíthat ki új funkciókat, így adhat esélyt a fejlődésre evolúciós léptékekben. Az önmeddőséget meghatározó gének a *Prunus* fajok 6-os kromoszómájának szubtelomérikus régiójában helyezkednek el, ahol a lehető legkisebb (bár messze nem nulla!) a rekombináció esélye. A lókuszon belül lejátszódó rekombináció a különböző allélok specifikus régióinak összekeverésével tönkre tehetné az inkompatibilitási gátat. A kromoszomális lokalizáció tehát arra utal, hogy az evolúció során minden elérhető védelmet biztosítani próbált a genom a rendszer működéséhez. Tökéletes védelem azonban nem létezik, és mint láttuk sok esetben ez járhat kedvezőtlen következményekkel, ugyanakkor más esetekben éppen ez a sérülékenység teszi lehetővé a túlélést.

2. Az egykori Budapesti Corvinus Egyetem szigetcsépi génbanki ültetvényének Soroksárra történő átköltöztetése 2005-ben kezdődött a telepítéssel és pár évig, a fák termőre fordulásáig mindkét telephely működött. A költözésre azért volt szükség, mert így létrejött az összes tanszéket egyesítő telep, ami megkönnyíti az üzem munkájának szervezését, csökkenti a telep fenntartási és üzemeltetési költségeit, racionalizálja a munkaerő gazdálkodást, valamint lehetőséget adott az ültetvény megújítására. Az ültetvény fő célja a növényanyag biztosítása oktatási és kutatási feladatok elvégzéséhez BSc, MSc és PhD szinten, terepgyakorlatok helyszíne, adott nemesítési célokhoz keresztezési partnerek felhasználása, érdeklődés esetén szaporítóanyag közzététele. A szabadföldi génbanki ültetvény főként kajszai (*Prunus armeniaca* L.) és egyéb *Prunus* fajok (mandula, cseresznyeszilva, őszibarack) tétéleiből áll. A kajszinemesítési telep területe három különböző funkciójú részre tagolódik, amelyek összterülete 6,6 ha: fajtagyűjtemény (760 fa került telepítésre, általában 5 fa tételenként), mikroklon tábla (520 fa telepítése valósult meg, általában 5-10 fa mikroklononként) és hibrid (magonc) tábla (550 fa telepítése történt meg). A génbanki anyagok zömében az első csoportból kerülnek ki (a jelenleg állami elismeréssel rendelkező fajták nélkül), illetve a második és harmadik csoportból értékesnek bizonyuló nemesítési alapanyagok (az összes tétel töredéke) került be a génbanki tételek közé. A legutóbbi génbanki pályázatunkban 174 kajszai, 24 mandula és közel 10 egyéb fajhoz tartozó genotípus szerepelt, amivel a Szigetcsépen fenntartott és áttelepíteni kívánt genotípusok zömét sikerült megtartani, de koránt sem mindegyiket. Voltak, amelyek kondíciója már Szigetcsépen is világossá tette, hogy az adott környezeti körülmények között nem tarthatók fenn hosszú távon, ezeknél a

szaporítás sem volt sikeres, voltak, amelyek fenntartása nem is volt indokolt tovább. Azt sem lehet azonban letagadni, hogy a folyamatos intézményi átszervezések, az anyagi források és a munkaerő hiánya, valamint a szükséges vegyszerek és eszközök beszerzését sújtó adminisztrációs terhek következményeitől nem mentes a génbanki ültetvényünk, és folyamatosan veszítünk el tétéleket.

A Tanszékünk hatáskörébe tartozó orosz, ukrán, üzbég cseresznyefajták és genotípusok fenntartásáról az akkori vezetőség lemondott. Mivel kutatócsoportunk ezen tétéleken végzett vizsgálatait alapján értékes genotípusokról, nemesítési alapanyagokról van szó, két magánkertbe történt meg a növények leszaporítása, „megmentése”, amely ma is jó állapotban van. A legsajnálatosabb aspektus talán az, hogy számottevő bővülése a génbanki ültetvényeinknek évtizedek óta nem volt. Stratégiai jelentőségű lenne a genetikai alapok bővítése, ahogyan ezt a nyugat-európai és egyesült államokbeli génbankok zöme közel fél évszázada prioritásnak tekinti ahhoz, hogy a nemesítési programok sikerrel vegyék fel a versenyt a folyton változó tényezők mellett is gazdaságon természetű új fajták előállítására. Tanszéki munkatársaink az elmúlt két évtizedben mindössze néhány török birsfaajtát és néhány olasz cseresznyefajtát tudtak beszerezni, az előbbieket befogadta a soroksári tangazdaság, utóbbiak egy települési kezdeményezéssel létesített ültetvényben kaptak helyet.

A génbanki ültetvény átköltözésekor még hallgató voltam, így a munka szervezésében és végrehajtásában tevőlegesen én nem vettem részt.

3. Kloroplasztisz és ITS szekvenciaadatok alapján a *Prunus* nemzetség fajai három kládba rendeződnek: a „magányos virágúak” (pl. őszibarack, mandula), „sátorvirágzatúak” (pl. cseresznye, meggy) és „fürtvirágzatúak” (Chin és mts., 2014, Mol. Phylogenetics Evol., 76: 34-48). A fürtvirágzatúak közé magasabb ploidszintű fajok tartoznak, mint amilyen például a *P. lusitanica*, $2n = 8 \times = 64$, és a dolgozatban vizsgált *P. laurocerasus*, $2n = 22 \times = 176$. Az ebben a csoportban jellemző poliploidizációs események feltehetően a klád kialakulásában fontos szerepet játszottak és a klád parafiletikus, alloplloid eredetűnek tekinthető (Zhao és mts., 2016, PLoS One, 11: e0157123). Az ősi hibridizáción túl a nem redukálódott ivarsejtekkal történő termékenyülés is hozzájárult a magasabb ploidszintek kialakulásához, ami nem egyedi esemény a nemzetségben (pl. *P. cerasus*) (Tavaud és mts., 2004, Heredity, 93: 631-638). Az események lezajlását és időbeli eloszlását tekintve még feltételezések szintjén is sok a nyitott kérdés, különösen a fürtvirágzatúak kládjában (Hodel és mts., 2021, Mol. Phylogenetics Evol., 160: 107118.), azonban kijelenthető, hogy a poliploid jelleg nem egyedi a nemzetségben. Ilyen mértékű kromoszómaszám-változás „genomi sokkhatásnak” is nevezhető, ami felveti a

kérdést, hogy milyen módon tudnak a gének zavartalanul működni ilyen nagy példányszám esetén. Az allopoloidok működési mechanizmusa úgy képzelhető el, mintha egy autót különböző, eltérő márkájú gépjárműtípusok alkatrészeinek felhasználásával raktak volna össze egy teljesen új motorral. Az ortológ gének működésének összehangolása, több példány inaktiválása történhet szekvenciaváltozások, mutációk hatására (pl. transzlokáció, transzpozíció, indel) vagy a génszabályozás következtében. Ez utóbbi a transzkripció cisz- és transzregulátor-elemek interakciójával vagy kis RNS-ek közvetítette géncsendesítéssel mehet végbe. Harmadik lehetőségként epigenetikai szabályozással, pl. a kromatinszerkezet módosításával is megtörténhet bizonyos gének inaktiválása (Chen és Ni, 2006, Bioessays, 28: 240-252). A babérmeggy kromoszómakészletét tekintve nem számít csúcstartónak a növényvilágban, mert például a *Voanioala gerardii* pálmafaj ($2n = 550, 38\times$) vagy a *Ophioglossum reticulatum* páfrány ($2n = 1440, 96\times$) (Goswami, 2013, The Nucleus, 56: 69-80.) is jelentősen meghaladja a kromoszóma- és kromoszómasorozat számát. A poliploidia kialakulása önmagában a genetikai variabilitás egy jelentős forrását és a fajképződés egyik alapvető mechanizmusát képezi, ami az állatvilágban főként a párosodási rendszerek, az ivari kromoszómák miatt nem alakult ki (csak nagyon ritka esetekben), míg a növényvilágban széleskörűen elterjedt. Ennek fő oka éppen az ivar meghatározásának eltérő genetikai hátterében van, hiszen ivari kromoszómák hiányában a megsokszorozódott kromoszómakészlettel is sikeres lehet az ivaros szaporodás (Woodhouse és mts., 2009, Nature Education 2:1). Az, hogy mely növényfaj és nemzetség milyen genetikai szabályozás következtében „tűri el” nagyobb mértékben a poliploidizációt másokhoz képest, még mind a mai napig több megválaszolatlan kérdést tartogat (Morris és mts., 2024, Annual Review of Genetics, 58), melyekben minden bizonnyal szerepet kapnak a fent bemutatott mechanizmusok: milyen hatékonysággal lehet a kromoszómarégiók, gének példányait inaktiválni, szabályozni genetikai és epigenetikai folyamatokkal.

Még egyszer köszönöm Opponensem véleményét, tisztelettel:

Budapest, 2024. október 3.

egyetemi tanár
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem
Genetika és Biotechnológia Intézet
Növénybiotechnológia Tanszék
Kertészeti Növénygenetika Csoport