

Válasz Dr. Molnár István, MTA doktora opponensi véleményére.

Mindenekelőtt nagyon nagy tisztelettel megköszönöm bírálómnak, hogy elvállalta doktori dolgozatom bírálatát. Köszönöm a dolgozatról összességében kialakított pozitív véleményét. Köszönöm részletes, szakmai alapokon nyugvó észrevételeit, az általános bírálati részben is feltett számos kérdését. Az ezekre a kérdésekre adott válaszaim a következők.

A burgonya nemesítésének szakirodalma rendkívül sokrétű és igen nagy terjedelmű. Ez egyértelműen magának a termesztett burgonya sajátosságainak köszönhető. A burgonya autotetraploid növény, rendkívül heterozigóta, vegetatívan szaporított, meglehetősen sok a kórokozója, kártevője, biotikus és abiotikus stresszekre érzékeny, termőképessége, minősége számos tényező függvénye. A nemesítési célok és az azok eléréséhez vezető utak is ennek megfelelően nagyon sokrétűek. A burgonyanemesítés akár csak egyes szakterületei, pl. vírusrezisztenciára való nemesítés, vagy a fajon belüli és fajok közötti keresztezési korlátok szakirodalmának részletes feldolgozása is kimeríthetné egy-egy dolgozat teljes terjedelmét. Dolgozatomban ezért arra törekedtem, hogy a burgonyanemesítés általam művelt szakterületeihez, a bemutatandó eredményekhez konkrétan kapcsolódó szakirodalmakat dolgozzam fel. Ezzel utalni szeretnék bírálóm azon észrevételeire, ahol hiányolja egyes részterületek szakirodalmának említését, vagy részletesebb kifejtését (pl. a *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* faj evolúciója, vagy közelebbi rokon fajai ploidia szintjének, egyéb tulajdonságainak ismertetése). Hasonló okból nem szerepel részletesen a dolgozatban a beltenyésztéses leromlás, a diploid, dihaploid nemesítési technikák, vagy az endospermium megtermékenyítő képesség és egyéb keresztezési korlátok jelentőségének részletes bemutatása sem. Bár e tématerületek legfontosabb összegző publikációit (szakkönyvek és review-k) igyekeztem a dolgozatban megemlíteni (pl. Bradshaw 2022: Potato Breeding. Theory and Practice, Zhang et al. 2019: The genetic basis of inbreeding depression in potato, vagy Bashir et al. 2021: Wild potatoes: A genetic reservoir for potato breeding). Bírálóm szintén hiányolja, hogy az 1.8. „Biotikus stresszrezisztencia” fejezetben nem tértem ki a fontosabb rezisztenciagének ismertetésére. Indokom ugyanaz, mint az előzőekben. Szinte minden vad burgonyafajban számos vírus, baktérium, gomba rezisztenciagén és azok több formája is ismert (pl. HR hiperszenzitív rezisztencia gén: *PVS Ns* gén, *PVX Nx* gén; ER extrém rezisztencia gén: *RYsto*, *RVYadg*, *RVYchc*, *PVX RX* gén -melyekkel mi is dolgoztunk; rassz specifikus „R” és nem rassz specifikus „r” gén a fitoftóra rezisztencia esetében a *S. demissum* fajtól származóan

(R1-11 gének), melyekkel szintén dolgoztunk; QTL típusú genomi régiók). Mulasztásból az erre a szakterületre vonatkozó legfrissebb és legrészletesebb összefoglaló publikáció, egy review, Islam et al. 2024: Resistance to biotic and abiotic stress in potato: the origin of the genes and corresponding molecular markers, csak az 1.9. Abiotikus stresszrezisztencia tárgyalásánál lett megemlítve, holott e cikk részletesen tárgyalja a biotikus stressz rezisztencia géneket is.

Bírálóm felvetette azt is, hogy dolgozatomban miért nem említettem meg a Keszthelyen, Taller János vezetésével folyó burgonya genomszekvenálási projektet? Elsősorban azért, mert ez a munka jelenleg alapkutatási szintű és eddigi eredményei még nagyon távol állnak a nemesítésben való hasznosíthatóságtól. Mindazonáltal az elmúlt több, mint 20 évben folyamatosan együtt dolgoztunk Taller Jánossal és munkacsoportjával. Korábban Cernák István, jelenleg pedig Frank Krisztián kollégánk dolgozik szoros együttműködésben velük, amely együttműködésből számos olyan közös publikáció született, amelyek a dolgozatomban is szerepelnek. Közös PhD hallgatóink eredményeit azonban szándékosan nem építettem be a dolgozatba.

Kérdésként merült fel, hogy más növényekhez hasonlóan a burgonya rezisztenciagének többsége szintén az NBS-LRR csoportba tartozik-e?

Az eddig leírt burgonya vírusrezisztencia-génekben is található leucinban gazdag ismétlődést tartalmazó domén. Ennek megfelelően, ezek a gének is bizonyítottan, vagy feltételezetten az NBS-LRR géncsaládba tartoznak. Gomba- illetve baktérium kórokozók elleni rezisztencia géneket a burgonyában lényegesen kevesebbet elemeztek ilyen szintig. A *P. infestans* rezisztenciáért felelős génekről azonban ismert, hogy szintén az NBS-LRR géncsaládba tartoznak, a *Fusarium oxysporum* rezisztenciáért felelős génekről szintén feltételezik, hogy receptorfehérjék (Kagimbo és Du 2026).

Bírálóm véleménye alapján a modern biotechnológiai módszerek, mint marker alapú szelekció, géntérképezés, genomszekvenálás burgonyanemesítésben való felhasználásával kapcsolatban meglehetősen szűkszavúan dolgoztam fel a terület szakirodalmát. Mint általában a dolgozatban, ebben az esetben is igyekeztem a szakterület eredményeit összefoglaló, olyan review publikációkra hivatkozni, amelyekben a terület legutóbbi elért eredményei egy dolgozatba összegyűjtve ismerhetők meg (pl. Slater et al. 2014, Ramakrishnan et al. 2015).

Bírálom a dolgozat általános bírálati részén túl az egyes fejezetekkel kapcsolatban is számos kérdést tett fel. A feltett kérdések és az azokra adott válaszaim a következők:

- **Milyen fény és hőmérsékleti viszonyok, fény/sötét ciklusok mellett történt az F1 keresztezési populációk magoncainak felnevelése?**

Kontrollálható üvegház hiányában természetes fény és hőmérsékleti viszonyok mellett évi két alkalommal való magvetés alapján március-július és július-október hónapokban történt és történik a magoncok felnevelése.

- ***A magonc családok paramétereinek felvételezésénél és kiértékelésénél (héj és hússzín, kívánt gumószám, sütési/főzési szín, stb. hogyan érvényesült a szubjektivitás csökkentése?***

A tulajdonságokra nézve egyenként és összességében is a kidolgozott módszertannal igyekeztem a lehető legminimálisabbra szorítani a szubjektivitást. Ezért határoztam meg előre, hogy mi az adott család tagjaitól elvárt kívánt héj és hússzín, mekkora az elvárt optimálisnak tartott tövenkénti gumószám, illetve az attól +/- irányban való eltéréstől függő értékszám. A nyers, sütési és főzési szín kiértékelésére a világban léteznek ugyan műszeres megoldások, számunkra azonban ezek nem voltak elérhetők. A nemesítésben szükséges nagy mintaszám miatt a műszeres megoldások kevésbé praktikusak, lassúak, továbbá pl. az Anyatövek bírálata során, amikor egy genotípust egyetlen egyed reprezentál, s a döntés kint a szántóföldön kell meghozni, a betakarítással egyidőben, a mérést el sem lehetne végezni. A konyhatechnológiai minőségvizsgálatok is több száz egyeddel történnek, ezért ezeket az értékeket rendszerint a nemesítő nem egyedül, hanem egy nagy gyakorlattal rendelkező 2-3 fős értékelő panel állapítja meg, egy standard mintához, kontrol genotípushoz hasonlítva. A kiértékelő módszer egyediségét, újdonságát pont az adja, hogy az egyes családok egyedei tulajdonságainak összessége alapján számszerűsíteni lehet a családok egymáshoz és az elvárthoz viszonyított általános nemesítési értékét.

- **Mi bizonyítja az egyes fajokból származó Ry rezisztenciagének monogénes jellegét, hol lettek ezek az eredmények lepublikálva?**

A *S. stolniferum*, *S. chacoense*, *S. andigenum* és *S. hougassi* vad burgonyafajok Ry extrém rezisztencia génjeinek monogénes öröklődése a múlt század '60-as, '70-es éveitől ismert (Swiezynski 1994, Ross et al. 2021). A fajok és génjeik jellemzése nem a mi eredményünk. Nemesítési programunkban mi már eleve csak fajhibridekkel dolgoztunk. Saját esetünkben öröklődésgenetikai vizsgálatot csupán a génekre nézve

a heteroduplex vonalak előállítása és jellemzése során végeztünk. Erről két publikációban is beszámoltunk (Polgár et al. 2003, Gorji et al. 2017).

- **Hogyan magyarázható, hogy a legjobb összbenyomás értéket kapott vonalak aránya alapján a „96.300 x Kuroda” kombináció a középmezőnyben foglalt helyet ugyanakkor ebből a kombinációból kerültek ki a második legnagyobb arányban „A” klónnak kiválasztott vonalak?**

A legjobb összbenyomás értéket kapott vonalak aránya egy család esetében csak egy a felvételezett öt paraméterből. Rajta kívül felvételeztük a kívánt gumószínű egyedek arányát, az átlagos gumószám értéket, az átlagos összbenyomás értéket, és az „A” klónnak kiválasztott egyedek arányát. A kapott eredményekből határoztuk meg a családok egymáshoz viszonyított nemesítési értékét, melyet a következő évi magvetés megtervezésénél tudtunk figyelembe venni. Az egyedek adatainak felvételezése azonban egy adott pillanatban egyszerre történik, s az csak később, az adatok összesítése után derül ki, hogy pl. az adott családban mekkora a legjobb összbenyomás értéket kapott egyedek aránya. Jelen esetben valószínűleg a kívánt gumószínű egyedek magas aránya magyarázza, hogy miért választottunk ebből a családból arányosan több egyedet tovább vinni a következő évre „A” klónnak. A döntés helyességét később visszaigazolta egyébként a viszonylagos nemesítési értéket mutató rangsor, ahol ez a család a vizsgált 37 családból a harmadik legjobb lett.

- **Van e információ a 4.2 fejezetben bemutatott heteroduplex nemesítési vonalak morfológiai, agronómiai és fertilitási tulajdonságairól? Fel lettek-e ezek a vonalak használva a fajtaelőállító nemesítésben? Szerepelt e valamelyik ilyen vonal a 4.3.1. fejezetben bemutatott PVX és PVY rezisztencia vizsgálatokban?**

Természetesen igen, minden olyan paramétert ezeknél a vonalaknál is felvételeztünk, amit a többi nemesítési vonalnál is. Mindegyik vonalnak meghatároztuk a fertilitást is. A két homoduplex vonal kivételével (*S. tub. ssp. adg.* háttér) mindegyik vonal hímsteril így csak anyaként használhatók – ezt a tulajdonságot a *S. stoloniferum* háttér örökíti. Ezekben a vonalakban a „vad” faj eredetű genetikai háttér még viszonylag magas, közvetlen fajtaelőállító keresztezésre ezért csak nagyon kis hatékonysággal használhatók. Hosszú tenyészidő, fehér gumóhússzín, nagy gumókötésszám, gumóalaktartási instabilitás, közepes konyhatechnológiai minőség, magas nyers szürkülési érték jellemzi őket. Mindazonáltal rendszeresen végzünk keresztezéseket ezekkel a vonalakkal, utódaik közül fajtajelölt azonban még nem került ki. Két heteroduplex PVY rezisztens vonal esetében szántóföldi provokációs kísérletben igazoltuk a vonalak a magas fitoftóra rezisztenciáját (90.364 és 96.367). A 90.364 és a 97.1011 keresztezési család esetében az utódok 45 %-a bizonyult fitoftóra rezisztensnek, tehát az anyai vonal rezisztenciája jól kombinálódott az apai vonalával.

- **Előfordulhat-e, hogy ugyanaz a kromoszóma szegmentum felelős a fitoftóra és az Y vírus rezisztenciáért is?**

Erre nem tudok válaszolni, ilyen vizsgálatokat nem végeztünk, de természetesen előfordulhat.

- **Bírálóm kérdezi, hogy a White Lady x Pecaro család SCARRysto4 markerrel végzett PVY gén kimutatásánál miért nem mellékeltem az adatokhoz fenotípusos rezisztencia eredményeket?**

Azért, mert ebben az esetben a cél a marker konkrét szelekcióra való alkalmazása volt nem annak hatékonyságának bizonyítása. Két korábbi publikációmban már igazoltuk (Cernák et al. 2008a, 2008b), hogy ez a marker majd minden általunk vizsgált PVY rezisztens genotípusban megtalálható volt, a szelekció hatékonysága közel 100%.

- **Ugyan ez a kérdés merült fel a PVX rezisztenciát biztosító Rx1 és Rx2 génekhez kapcsolt 5Rx1 és 106Rx markerek használatával kapcsolatban is.**

Itt a válasz nagyon egyszerű. Azért nem volt szükség fenotipizálásra, mert mindkét rezisztenciagént már korábban klónozták és a markereket ismert génszekvenciákra tervezték. Így a gének kimutatása 100%-os hatékonyságú (Bendahmane et al. 1999, 2000).

- **Hány kórokozóval és hány molekuláris markerrel történik jelenleg szelekció a keszthelyi nemesítési programban?**

Jelenleg humán erőforrás és pénzügyi nehézségek miatt mindössze a Burgonya Y és Burgonya X virussal szembeni rezisztenciagénekre történik szelekció, ezekre is csak nagyon korlátozott mintaszámban.

- **Folyik e szelekció a *S. bulbocastanum* eredetű klónozott fitoftóra rezisztenciagénre marker alapú szelekció Keszthelyen?**

Nem, ilyen jellegű munka jelenleg nem folyik.

- **Folyik-e Keszthelyen bármilyen génklónozási munka saját nemesítési alapanyagra alapozva?**

Nem folyik ilyen jellegű munka. A „kutatóintézetnek” jelenleg termelőüzemmé való átalakítása zajlik, némi nemesítési tevékenység meghagyásával.

A bírálat végén külön feltett kérdések és az azokra adott válaszaim:

Az értekezésben többször is esik szó az autotetraploid burgonya nehézkes, öröklődéséről.

Mi ennek az oka?

Itt valószínűleg félreérthetően fogalmaztam, a dolgozatban, hiszen nyilvánvalóan nem a burgonya öröklődése nehézkes, hanem a nemesítés maga, az egyes tulajdonságok öröklődésnek irányítása, a szülői gének génkombinációja eredményének előreláthatósága, tervezhetősége. Ezért van szükség tesztkeresztezésekre. A *S. tuberosum* erősen heterozigóta faj. Minden génnek négy alléja van és minden fontos agronómiai tulajdonságot több gén kódol. A beltenyésztéses nemesítést (diploidizáció, haploidizáció) a burgonya nem tűri. Beltenyésztett vonalak keresztezésekor nem kapunk hibrid vigort, mint más fajoknál. A kromoszómaszám csökkentés hatására fertilitási problémák és olyan jelentős teljesítmény

csökkenés jelentkezik, amely a kromoszómaszán duplázásával, vagy beltenyésztett vonalak keresztezésével nem állítható helyre. Legalább is, a legutóbbi időkhöz ez így volt elfogadott.

A termesztett burgonya rokonsági köréhez tartozó vad fajok, mint génforrások köre rendkívül széles. Kérdéseim, hogy melyek a leggyakrabban alkalmazott rokon fajok, ezekből ismeretei szerint a betegségrezisztencián kívül milyen tulajdonságokat sikerült eddig átvinni a burgonyába, és végül, milyen molekuláris módszereket alkalmazna a jelölt ezen idegen kromoszóma régiók nagyfelbontásban történő kimutatására a burgonya genomában?

A leggyakrabban alkalmazott rokonfajok azok, amelyeket a keszthelyi programban is használunk, a *S. tub. ssp. andigenum*, *S. demissum*, *S. vernei*, *S. stoloniferum*, *S. acaule*, *S. chacoense* és a *S. phureja*. Ezeket a fajokat legfőképp valamely rezisztenciagén beépítésére alkalmazzák, de pl. történtek törekvések a *S. acaule* fagyűrűsének átvitelére, a *S. phureja* kapcsán a rövid nyugalmi idő beépítésére, a keményítő- és a karotinoid tartalom növelésére, valamint a főzési és sütés minőség, az íz javítására. A *S. commersonii* és a *S. chacoense* fajokat használták pl. az alacsonyabb redukáló cukor és kisebb akrilamid képződés örökítése miatt. Egyes fajok pl. a *S. stenotomum* és a *S. commersonii* eltérő arányban akumulálják a gumókban lévő két keményítőformát az amilózt és az amilopektint, ami az ipari feldolgozhatóság miatt fontos.

Burgonyában is használatosak azok a technikák (pl. FISH/GISH, SSR, SCAR, SNP, KASP alapú markerek, NGS), mint pl. a búzanemesítésben, ahol szintén vad rokon fajokat is felhasználnak a nemesítésben. Még szakmai pályafutásom kezdetén magam is használtam fajspecifikus DNS szekvenciákat, Southern dot blot hibridizációs technikával és PCR alapú fajspecifikus primereket a *S. tuberosum* x *S. brevidens* szomatikus hibridek jellemzésére. A technikák azóta sokat fejlődtek. A szakirodalom alapján jelenleg a legelterjedtebb módszer burgonyában az SNP alapú KASP jellemzés. Amennyiben ez kiegészül a GISH használatával, akkor az idegen DNS inszerció pontos genomi helye is meghatározható. Erre példa egy 2022-es publikáció (Gavrilenko et al.) akik a *S. stoloniferum* fajból származó kromoszómák és kromoszóma szegmensek beépülését mutatták ki kétszeresen visszakeresztett *S. tuberosum* fajhibridekben. Egy legújabb 2023-as publikációban pedig Yasumoto és Muranaka közölt eredményeket rövid idegen DNS szekvenciák kimutatására NGS alapú K-mer analízissel, génszerkesztett növényekben (rizs, búza, szója) a GMO mentesség igazolására. Burgonyás szakirodalom azonban erről a módszerről még nincs.

További kérdésem a 800 genotípust számláló in vitro génbanki gyűjtemény kapcsán, hogy jelenleg hány vad *Solanum* faj genomja található meg hibridszármazékok formájában a gyűjteményben, illetve mennyire jellemzett ennek a gyűjteménynek a fenotípus és genotípusos tulajdonságai?

A dolgozatban felsoroltam a legtöbb olyan fajt, melyek genetikai állománya legjobb tudomásom szerint az 1960-as évektől napjainkig beépítésre került a keszthelyi nemesítési programba. Számuk bizonyítottan több, mint 10. A program első 22 évének pedig adatai azonban nem állnak rendelkezésünkre. Génbanki cserék alapján a fajok száma akár lényegesen nagyobb is lehet ennél. A jelenlegi génbanki tételek mindegyike szántóföldi, vagy üvegházi körülmények között fenotipizált, mindegyikük átesett az in vitro vírus, ill. kórokozómentesítésen. Legtöbbjükről ismert a pedigree alapján, hogy mely fajból, mely rezisztenciagéneket hordozhatják. Részletesebb genotipizálási munka, ami alatt konkrét rezisztenciagének DNS alapú kimutatását értem csupán egyes fajtáinknál valósult meg, ill. azoknál a vonalaknál, ahol a kiválasztás valamely molekuláris marker megléte alapján történt.

Tud-e további példákat hozni olyan burgonyanemesítési programokra, ahol Markerkapcsolt Szelekciót alkalmaznak. A betegségrezisztencián kívül vannak-e egyéb tulajdonságok melynek nyomon követésére alkalmas a MAS a burgonya esetében?

A nagy Nyugat-Európai konkurens cégek, mint a holland AGRICO és a HZPC, a német Europlant tudomásom szerint rendelkeznek molekuláris genetikai laboratóriummal, ahogy az állami és magán (FritoLay) keretek között működő USA béli nemesítőhelyek is. Ők már több, mint egy évtizede alkalmazzák a MAS-t elsősorban fonálféreg, burgonyarák és fitoftóra rezisztenciagének kimutatására, illetve sterilitást okozó gének kiszűrésére a TPS (hibrid burgonyamag) programokban (Solynta 2025). További példa pl. Zhang és munkatársainak (2020) eredménye, akik a gumókötés idejét befolyásoló egyik génhez azonosítottak kapcsolt markert (stCEN). A több gén által meghatározott (un. poligénes) tulajdonságokhoz köthető markerek fejlesztése (pl. a termőképesség, minőség, szárazság-, vagy hidegtűrés) szintén intenzíven kutatott terület. Ezekben az esetekben a tulajdonságok örökítéséhez kapcsolódó nagyobb genomi régiók, QTL-ek azonosítására van lehetőség pl. SNP és SSR markerekkel. Schönhals és munkatársai pl. 2016-ban publikáltak eredményeket a termőképesség és a magas keményítőtartalom együttes örökítéséhez kapcsolódó markerfejlesztésről, vagy pl.

Dann et al. (2011) a tenyésztő és a fitoftóra rezisztencia együtt öröklődését befolyásoló DNS régiókról. A genetikai markereket ezen felül burgonya esetében is lehet pl. genetikai diverzitás vizsgálatra, heterozigótaság/homozigótaság jellemzésére, fajok összehasonlítására, rokonsági fok megállapítására, pedigree adatok pontosítására, fajtaazonosításra, fajtavédelem biztosítására (DUS vizsgálat) felhasználni (pl. Li et al. 2018, Ahmad et al. 2022).

Az elmúlt évtizedekben intenzív kutatások folynak számos gazdaságilag jelentős növényfaj esetében új nemesítési módszerek, pl. a genom-alapú szelekció, vagy a hibrid nemesítés alkalmazása területén. Milyen lehetőségeket lát e módszereknek a bevezetésére a burgonya esetében?

Genom alapú szelekció gyakorlatifelhasználásáról burgonya esetében nem tudok. A hibrid burgonyafajta, ill. burgonyamag (TPS) előállítás nehézsége a sterilitást és beltenyésztéses depressziót okozó gének kiszűrése a szülőpartnerekben, illetve a homogén termést adó keresztezési kombinációk (populációk) esetében a megfelelő szülők kiválasztása. Erre a holland Solynta (2025) cég fejlesztett ki és szabadalmaztatott olyan módszert, ami marker alapú szelekción alapul. A program eredményeként a közelmúltban több hibrid fajta is elismerésre került. A fajták gyakorlati bevezetését a fajtafenntartás és a termesztéstechnológia lecserélésének szükségessége nehezíti (nagy tömegű hibrid mag előállítás, magvetés, palántázás – vetőgumó használata helyett).

A komplex értékelési folyamatban, úgy tűnik még mindig vannak szubjektív elemek. Milyen alkalmazási lehetőségeket lát a mesterséges intelligencia alkalmazására az értékelés és a szelekció áteresztőképességének növelésére?

A nemesítésben, különösen a burgonyanemesítésben véleményem szerint a szubjektivitást teljességgel kiküszöbölni a jövőben sem lesz lehetséges. Amire az AI-t alkalmazni lehetne szerintem az leginkább a legjobb kombinációt adó szülőpartnerek kiválasztása, összepárosítása, a szülői vonalak specifikus kombinálódó képességének becslése, felmérése révén. Ehhez azonban óriási adatbázisokkal kellene a nemesítőknek rendelkezniük a felhasznált szülőpartnerekről, utódaikról.

Hivatkozott irodalmak:

Islam, S., Li, J., Rahman, M. A., Xie, F., Song, B., & Nie, B. (2024). Resistance to biotic and abiotic stress in potato: the origin of the genes and corresponding molecular markers. *Phytopathology Research*, 6, 4.
<https://doi.org/10.1186/s42483-023-00222-9>

Ahmad D, Zhang Z, Rasheed H, Xu X, Bao J. (2022): Recent advances in molecular improvement for potato tuber traits. *Int. J. Mol. Sci.*, doi: 10.3390/ijms23179982. PMID: 36077378; PMCID: PMC9456189.

Bashir, I., R. Nicolao, G. Heiden (2021): Wild potatoes: A genetic reservoir for potato breeding. In Rai M. K., Kalia R. K., Singh R., Sharma R., & Dhawan A. K. (Eds.), *Wild germplasm for genetic improvement in crop plants* (pp. 215–240). Academic Press

Bendahmane A, Baulcombe DC, Kanyuka K (1999) The Rx gene from potato controls separate virus resistance and cell death responses. *Plant Cell* 11(5):781–791 377.

Bendahmane A, Querci M, Kanyuka K, Baulcombe DC (2000) Agrobacterium transient expression system as a tool for the isolation of disease resistance genes: application to the Rx2 locus in potato. *Plant J* 21(1):73– 379.

Bradsaw JE. (2022a): *Potato Breeding. Theory and Practice*, Springer, ISBN-10: 3030644162, ISBN-13: 978-3030644161

Cernák I, Decsi K, Vaszily Zs, Wolf I, Polgár Zs, Taller J (2008a):
PCR-alapú markerek alkalmazása a PVY extrém rezisztenciagént hordozó burgonya
genotípusok szelekciójára. *Növénytermelés*. Tom. 57 no. 3. 245-251.

Cernák, I., K. Decsi, S. Nagy, I. Wolf, Z. Polgár, G. Gulyás, Y. Hirata, J. Taller (2008b):
Deveelopment of a locus-specific marker and localisation of the *Ry_{sto}* gene based on

linkage to a catalase gene on chromosome XII in the tetraploid potato genome.

Breeding Science 58: 309-314.

Danan S, Veyrieras JB, Lefebvre V. (2011): Construction of a potato consensus map and QTL meta-analysis offer new insights into the genetic architecture of late blight resistance and plant maturity traits. *BMC Plant Biology* 2011, 11:16.

Gavrilenko TA, Pendinen GI, Yermishin AP. GISH Analysis of the Introgression of the B Subgenome Genetic Material of Wild Allotetraploid Species *Solanum stoloniferum* into Backcrossing Progenies with Potato. *Agronomy*. 2022; 12(4):787.

<https://doi.org/10.3390/agronomy12040787>

Gorji, A.M, R. Ahmadvan, J. Taller, Z. Polgar (2017):

Genetic multiplex state study of some advanced potato clones conferring Potato virus Y NTN (PVYNTN) extreme resistance. *Crop Breeding Journal* 7 (2), 15-22 DOI:

10.22092/cbj.2018.112932.

Islam, S., Li, J., Rahman, M. A., Xie, F., Song, B., & Nie, B. (2024). Resistance to biotic and abiotic stress in potato: the origin of the genes and corresponding molecular markers. *Phytopathology Research*, 6, 4.

<https://doi.org/10.1186/s42483-023-00222-9>

Kagimbo, J.A., Du, Z. Global advances in research on plant resistance genes: an updated compilation and bibliometric analysis. *Phytopathol Res.* **8**, 13 (2026).

<https://doi.org/10.1186/s42483-025-00399-1>

Li Y.,·C. Colleoni,·J. Zhang,·Q. Liang,·Y. Hu,·H. Ruess,·R. Simon,·Y. Liu,·H. Liu,·G.Yu,·E. Schmitt,·C. Ponitzki,·G. Liu,·H. Huang,·F. Zhan,·L. Chen,·Y. Huang, D.Spooner, B.Huang Genomic (2018) Analyses Yield Markers for Identifying Agronomically Important Genes in Potato, *Molecular Plant*, 2018; 11, 473-484.

Polgár Zs., Wolf I., Lönhard M., Horváth S. (2003):

A burgonya Y vírus NTN törzsével szembeni rezisztenciagént heteromultiplex formában hordozó szülőpartnerek előállítás.

IX. Növénynevelési Tudományos Napok, Budapest, 2003 március 5-6. Összefoglalók 59. old.

Ramakrishnan A. P., C.E Ritland, R. Blas, A. Riseman (2015): Review of Potato Molecular Markers to Enhance Trait Selection, Am. J. Pot. Res. 92(4) 455-472, DOI:[10.1007/s12230-015-9455-7](https://doi.org/10.1007/s12230-015-9455-7)

Ross BT, Zidack NK and Flenniken ML (2021) Extreme Resistance to Viruses in Potato and Soybean. Front. Plant Sci. 12:658981. doi: 10.3389/fpls.2021.658981

Schönhals, E.M., Ortega, F., Barandalla, L. et al. Identification and reproducibility of diagnostic DNA markers for tuber starch and yield optimization in a novel association mapping population of potato (*Solanum tuberosum* L.). Theor Appl Genet 129, 767–785 (2016). <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2665-7>.

Slater AT, Cogan NO, Hayes BJ, Schultz L, Dale MF, Bryan GJ, Forster JW. (2014): Improving breeding efficiency in potato using molecular and quantitative genetics. Theor Appl Genet. 127(11):2279-92. doi: 10.1007/s00122-014-2386-8., PMID: 25186170.

SOLYNTA (2025): <https://www.solynta.com/true-potato-seed-varieties/>, 2025.02.01.

Swiezynski K. M. (1994): Inheritance of resistance to viruses.

in: Potato Genetics ed. by Bradsaw JE., G.R. Mackay, ISBN-10: 0851988695

Yasumoto, S., Muranaka, T. Foreign DNA detection in genome-edited potatoes by high-throughput sequencing. *Sci Rep* **13**, 12246 (2023). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-38897-x>

C, Wang P, Tang D, Yang Z, Lu F, Qi J, Tawari NR, Shang Y, Li C, Huang S. (2019): The genetic basis of inbreeding depression in potato. Nat Genet. 2019 Mar;51(3):374-378. doi: 10.1038/s41588-018-0319-1. Epub 2019 Jan 14. PMID: 30643248

Zhang, X., Campbell, R., Ducreux, L.J.M., Morris, J., Hedley, P.E., Mellado-Ortega, E., Roberts, A.G., Stephens, J., Bryan, G.J., Torrance, L., Chapman, S.N., Prat, S. and Taylor, M.A. (2020): Terminal flower-1/centroradialis inhibits tuberisation via protein interaction with the tuberigen activation complex. Plant Journal, 103: 2263-2278.

<https://doi.org/10.1111/tpj.14898>

Keszthely. 2026. 06. 08.



Dr. Polgár Zsolt