

CSERESZNYEFAJTÁK TERMÉKENYÜLÉSI SAJÁTOSSÁGAINAK
VIZSGÁLATA HAGYOMÁNYOS ÉS MOLEKULÁRIS MÓDSZEREKKEL

Békefi Zsuzsanna

Budapest, 2005.

A doktori iskola

megnevezése: Interdiszciplináris (Kertészettudományi) Doktori Iskola
tudományága: Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok
vezetője: Dr. Papp János

egyetemi tanár, D.Sc.

Budapesti Corvinus Egyetem Kertészettudományi Kar

Gyümölcstermő Növények Tanszék

Témavezetők: Dr. G. Tóth Magdolna
egyetemi tanár, habil. dr.
Budapesti Corvinus Egyetem Kertészettudományi Kar
Gyümölcstermő Növények Tanszék

Dr. Apostol János

főiskolai tanár, C.Sc.

Érdi Gyümölcs- és Dísznövénytermesztési Kutató-Fejlesztő Kht.

A jelölt a Budapesti Corvinus Egyetem Doktori Szabályzatában előírt valamennyi feltételnek eleget tett, az értekezés műhelyvitájában elhangzott észrevételeket és javaslatokat az értekezés átdolgozásakor figyelembe vette, ezért az értekezés nyilvános vitára bocsátható.

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

A Budapesti Corvinus Egyetem Élettudományi Doktori Tanács **2005. június 7-i** határozatában a nyilvános vita lefolytatására az alábbi bíráló Bizottságot jelölte ki:

A Bizottság

Elnöke: Papp János, DSc, Budapesti Corvinus Egyetem

Tagjai:

Pótelnöke:

Titkár:

1. Velich István, DSc, Budapesti Corvinus Egyetem
2. Szalay László, PhD, Budapesti Corvinus Egyetem
3. Nyéki József, DSc, Debreceni Egyetem, Agrártudományi Centrum
4. Porpáczy Aladár, DSc, Pannon Agrártudományi Egyetem

Póttagjai:

1. Pedryc Andrzej, CSc, Budapesti Corvinus Egyetem
2. Surányi Dezső, DSc, Ceglédi Gyümölcstermesztési Kutató-Fejlesztő Intézet Kht.

Opponensei:

1. Soltész Miklós, DSc, Kecskeméti Főiskola, Kertészeti Főiskolai Kar
2. Bisztray György, CSc, Budapesti Corvinus Egyetem

Pótopponensei:

1. Szabó Zoltán, DSc, Debreceni Egyetem, Agrártudományi Centrum
2. Hegedüs Attila, PhD, Budapesti Corvinus Egyetem

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS	3
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	6
2.1. A CSERESZNYE (<i>PRUNUS AVIUM</i> L.) BOTANIKÁJA.....	6
2.2. A CSERESZNYETERMESZTÉS JELENTŐSÉGE	6
2.2.1. Cseresznyetermesztés a világon és Magyarországon.....	7
2.2.2. Magyar nemesítésű fajták helye a termesztésben.....	7
2.3. TERMÉKETLENSÉG, STERILITÁS, INKOMPATIBILITÁS, S-ALLÉLOK	8
2.4. A CSERESZNYE-TERMÉKENYÜLÉS KUTATÁSÁNAK HAGYOMÁNYOS MÓDSZEREI.....	10
2.4.1. Szabadföldi idegentermékenyülési vizsgálatok	10
2.4.2. Szabadföldi öntermékenyülési vizsgálatok.....	12
2.4.3. Pollentömlő-növekedés vizsgálatok	14
2.4.3.1. A pollentömlő útja a bibétől a magházig.....	15
2.4.3.2. A pollentömlő-növekedésére ható legfontosabb tényezők	16
2.4.3.3. A pollentömlő-növekedés és az inkompatibilitási reakciók.....	18
2.4.3.4. A pollentömlő-növekedés tanulmányozásának lehetőségei.....	19
2.5. A TERMÉKENYÜLÉS KUTATÁSÁNAK MOLEKULÁRIS-SZINTŰ MÓDSZEREI	19
2.5.1. A termékenyülés molekuláris biológiájának alapelvei.....	19
2.5.2. A termékenyülés kutatásának molekuláris biológiai módszerei a Rosaceae családban	22
2.6. A ROSACEAE CSALÁDBA TARTOZÓ FONTOSABB GYÜMÖLCSFAJOK S-ALLÉL RENDSZERE	24
2.7. A CSERESZNYE TERMÉKENYÜLÉSE, S-ALLÉL RENDSZERE	25
3. ANYAG ÉS MÓDSZER.....	29
3.1. SZABADFÖLDI TESZT-KERESZTÉZÉSEK	31
3.1.1. Öntermékenyülési vizsgálatok.....	31
3.1.2. Idegentermékenyülési vizsgálatok.....	33
3.2. POLLENTÖMLŐ-NÖVEKEDÉS	35
3.2.1. In vivo pollentömlő-növekedés.....	35
3.2.2. In vitro pollentömlő-növekedés.....	36
3.3. TERMÉKENYÜLÉSI VIZSGÁLATOK DNS-TECHNIKÁVAL	37
3.3.1. A vizsgálat tárgyát képező növényanyag	37
3.3.2. DNS-kivonás	39
3.3.3. PCR-reakció és gélelektroforézis konszenzus primerek használatával - 2. intron.....	39
3.3.4. PCR-reakció és gélelektroforézis konszenzus primerek használatával - 1. intron.....	40
3.3.5. PCR-reakció és gélelektroforézis allélspecifikus primerekkel	41
4. EREDMÉNYEK	43

4.1. ÖNTERMÉKENYÜLÉSI VIZSGÁLATOK	43
4.2. IDEGENTERMÉKENYÜLÉSI VIZSGÁLATOK	51
4.2.1. Évjáratok jellemzése	51
4.2.2. Inkompatibilitás, gazdaságos természhozás	52
4.2.3. Hazai cseresznyefajták S-allél azonosítási eredményeinek gyakorlati alkalmazhatósága	56
4.3. POLLENTÖMLŐ-NÖVEKEDÉS VIZSGÁLATOK.....	59
4.3.1. Pollentömlő-növekedés vizsgálata in vivo.....	59
4.3.2. Pollentömlő-növekedés vizsgálat in vitro.....	65
4.4. HAZAI FAJTÁK S-GENOTÍPUSÁNAK VIZSGÁLATA PCR-TECHNIKÁVAL.....	66
4.5. CSERESZNYEFAJTÁK TÁRSÍTÁSA	73
4.6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	75
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	76
5.1. HAZAI FAJTÁK S-GENOTÍPUSÁNAK MEGHATÁROZÁSA PCR-TECHNIKÁVAL	76
5.2. CSERESZNYEFAJTÁK IDEGENTERMÉKENYÜLÉSE AZ S-GENOTÍPUSOK ISMERETÉNEK TÜKRÉBEN.....	78
5.3. CSERESZNYEFAJTÁK ÖNTERMÉKENYÜLÉSE	84
5.4. POLLENTÖMLŐ-NÖVEKEDÉS	86
6. ÖSSZEFOGLALÁS	89
7. MELLÉKLETEK.....	97
1. MELLÉKLET: FELHASZNÁLT IRODALOM.....	97
2. MELLÉKLET: CSERESZNYEFAJTÁK INKOMPATIBILITÁSI CSOPORTOKBA SOROLÁSA	109
3. MELLÉKLET:.....Az 1. és 2. INTRON ANALÍZISEKHEZ HASZNÁLT KONSZENZUS PRIMEREK NUKLEOTID SZEKVENCIÁJA	112
4. MELLÉKLET:..... A KÍSÉRLETEK SORÁN HASZNÁLT ALLÉLSPECIFIKUS PRIMEREK SZEKVENCIÁJA ÉS A HOZZÁJUK TARTOZÓ TAPADÁSI HŐMÉRSÉKLETEK	113
5. MELLÉKLET: IDŐJÁRÁSI ADATOK ÉS A VIRÁGZÁSI IDŐ ALAKULÁSA.....	114
6. MELLÉKLET: AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN KÉSZÜLT PUBLIKÁCIÓK	119
8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	121

1. BEVEZETÉS

A cseresznye – mint a téli vitaminhiányos időszak után elsőként érő gyümölcsfajok egyike – táplálkozásunkban fontos szerepet tölt be. Hazánk ökológiai adottságai a cseresznye termesztésére kedvezőek, mégis, az utóbbi években mind az ültetvények területe, mind a termésmennyiség drasztikusan visszaesett. Ültetvényeink többsége nagy térállású, előregedett, termés hozamuk messze elmarad a kívánatostól. Fajtaszerkezetük nem megfelelő, a korszerű nagy gyümölcsű, rendszeresen termő fajták csak lassan kerülnek a termesztésbe.

A hazai- és világpiacon azonban a cseresznye egyre jobban keresett árucikk, ezért újabb ültetvények létesítése lenne indokolt, ahol az intenzív művelésmód mellett környezetkímélő termesztéssel, a piaci igényeknek megfelelő fajták bevezetésével jó eredmények érhetők el.

A magyar cseresznyenemesítés a világ nemesítő műhelyei közti versenyben előkelő helyet vívott ki az elmúlt évtizedekben, amely Brózik Sándor, majd Apostol János nevéhez fűződik.

A nemesítő munka eredménye az a fajtasorozat, melynek tagjai május végétől július végéig friss cseresznyét kínálnak a fogyasztóknak. A sorozatban számos olyan ígéretes cseresznyefajta található, amelyek még nincsenek a köztermesztésben, jelenleg állami elismerésre, illetve európai uniós szabadalomra bejelentett fajtajelöltek.

A cseresznye alapvetően önmeddő gyümölcsfaj, az ültetvényekben ezért csak együttvirágzó és egymást kölcsönösen jól termékenyítő fajták telepítésével várható termés. Az 1970-es évektől jelentek meg az első öntermékeny cseresznyefajták, melyek pollenadó nélkül is jól teremnek. A világon elsők között hazánkban is nemesítettek öntermékeny fajtákat. Ezek közül az 'Alex' már termesztésbe került, de az új jelöltek között is van néhány öntermékeny ('Sándor', 'Pál', 'Péter') fajta. Az Országos Mezőgazdasági Minősítő Intézet által állami elismerésben részesített új magyar cseresznyefajták - köztük a fent említett fajtajelöltek -

a közeljövőben a termesztésbe kerülnek, ezért a fajtatársításhoz szükséges tulajdonságaik részletes megismerése különösen indokolt.

Az új nemesítésű cseresznyefajták termékenyülésével kapcsolatban kevés információval rendelkezünk, de a régi fajtákat sem ismerjük eléggé. Munkánk fő célja ezért a hazai cseresznyefajták termékenyülési viszonyainak tisztázása, melyet hagyományos és molekuláris módszerek felhasználásával kívántunk megvalósítani.

A gyümölcsfajok termékenyülési vizsgálatai a molekuláris technikák térhódításának következtében nagy változáson mentek át. A gyümölcsfajok többségének önmeddősége

gametofitikus jellegű, a termékenyülését genetikailag az ún. S-lókusz szabályozza, amely számos allélváltozattal (S-allélok) rendelkezik. A termékenyülés kérdéseit ennek a lókusznak DNS- és fehérjeszintű vizsgálatával közelítik meg, az eredmények alapján egymást kölcsönösen nem termékenyítő inkompatibilitási csoportokat állítanak fel. A nemzetközi szakirodalomban így a hagyományos termékenyülési vizsgálatok megfogytak, ugyanakkor a molekuláris szinten kapott eredményeket szabadföldi körülmények között a gyakorlatban nem minden esetben ellenőrzik. Bár a gyümölcsfajok S-allél kutatásában a cseresznye inkompatibilitási rendszerével kiterjedten foglalkoznak, a magyar fajták genotípusát azonban eddig még nem írták le.

A dolgozat témáját Brózik Sándor javasolta, mivel új fajtáinak termékenyülésére vonatkozóan csak hiányos ismeretek álltak rendelkezésre. Erre vonatkozó kutatásainkat hagyományos szabadföldi termékenyülési vizsgálati módszerekkel kezdtük el 1999-ben. A kapott eredmények azonban több esetben ellentmondóak voltak. Munkánk egy része a 2001-ben és 2002-ben fellépő tavaszi fagy miatt megghiúsult. Időközben a termékenyülés vizsgálatának új lehetőségeit ismertük meg. Először a Magyarországon kevesek által használt pollentömlő-növekedés vizsgálatokat kezdtük el, mely a termékenyülést a szövetek szintjén követi nyomon. A cseresznye-termékenyülés molekuláris genetikai ismereteinek felhasználásával kutatásunk a kezdeti elképzelésekhez képest új irányba indult. A cseresznye-termékenyülés DNS-szintű vizsgálatának meghonosításával elindítottuk a gyümölcsfajok termékenyülésének genetikai alapokon történő kutatását. Munkánk mindkét - hagyományos és molekuláris - kutatási módszerrel kapott eredményeinket tartalmazza.

Munkánkban az alábbi célokat tűztük ki:

1. Cseresznyefajták szabad- és öntermékenyülési mértékének megállapítása szabadföldi körülmények között, autogám és geitonogám megporzási módszerekkel.
2. Cseresznyefajta-kombinációk idegentermékenyülési mértékének megállapítása szabadföldi körülmények között.
3. A fenti eredmények alapján társítható és nem társítható fajták körének meghatározása.
4. Termékenyülési vizsgálatok molekuláris módszerének bevezetése hazai cseresznyefajtáknál.
5. A hazánkban termesztett cseresznyefajták S-alléljainak molekuláris módszerekkel történő meghatározása.
6. A molekuláris módszerekkel kapott eredmények összevetése szabadföldi termékenyülési vizsgálatok eredményeivel.
7. Cseresznyefajták *in vivo* és *in vitro* pollentömlő-növekedésének vizsgálata.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A cseresznye (*Prunus avium* L.) botanikája

A cseresznye (*Prunus avium* L.) taxonómiaiilag a Rosaceae család Prunoideae alcsaládjába tartozik, kromoszómaszáma diploid ($2n=16$). Rokon növénycsoportjai a Spiroideae alcsalád, az almatermésűeket magában foglaló Maloideae, valamint a Rosoideae alcsalád a *Rubus* és *Fragaria* gyümölcstermő növénynemzetségekkel.

A Prunoideae alcsaládra a csonthéjas termés jellemző. Az alcsaládon belüli *Prunus* nemzetségbe a cseresznye mellett más termesztett gyümölcsfajok is tartoznak, a legfontosabbak a meggy (*P. cerasus* L.), kajszli (*P. armeniaca* L.), házi szilva (*P. domestica* L.), őszibarack (*P. persica* L.), mandula (*P. amygdalus* Batsch).

Mintegy 30 különféle cseresznyefaj ismert. A *Cerasus avium* subsp. *avium* (madárcseresznye) a gyertyános-tölgyesek elegyfája. Kertészeti szempontból a *Prunus serrulata*, *Prunus subhirtella* fajokat Japánban díszfaként használják. A *Prunus mahaleb* L. (sajmeggy) a cseresznye és meggy alanyaként ismert. A *Prunus fruticosa* Pall (csepleszmegegy) a termesztett meggy őse (TERPÓ 1987).

A cseresznye- és a meggy típusokat HOGG (1860; cit. WEBSTER 1996) foglalta rendszerbe. Megkülönböztetett puha és kemény húsú cseresznyét, mindkét csoporton belül sötét és világos húsú típusokat különített el. Linné rendszere szerint a termesztett cseresznyének két változata ismert: a provar. *juliana* (szívcsesznyék) és a provar. *duracina* (ropogós cseresznyék), ezt a csoportosítást a gyakorlatban ma is használjuk. A szívcsesznyék sötét és puha húsúak, a ropogós cseresznyék húsa világos és kemény. Truschess és Lucas rendszerére alapozva MOHÁCSY és MALIGA (1956) a cseresznyefajtákat három fő csoportra bontotta: fekete, tarka és sárga cseresznyék. Ezeken a csoportokon belül különböztették meg a szívcsesznyét és ropogós cseresznyét, ahol az előbbieket a puha, az utóbbiakat a kemény gyümölcshús jellemzi. Emellett ismeretesek a félmeggyek (Duke cherry), melyek a cseresznye és a meggy kereszteződéséből származó tetraploid csoportot képezik (WEBSTER 1996).

2.2. A cseresznyetermesztés jelentősége

A cseresznye gyümölcsét elsősorban frissen fogyasztjuk, egyike az első tavaszi-koranyári gyümölcsöknek. Feldolgozott formában cseresznyebefőtt mellett gyorsfagyasztott terméket és gyümölcslét készítenek belőle, a cukrász- és a szeszipar is előszeretettel keresi.

2.2.1. Cseresznyetermesztés a világon és Magyarországon

A világon a mérsékelt égövön valamennyi földrészen természetnek cseresznyét. A legnagyobb mennyiséget az USA állítja elő (190 000 t évente). Jelentős Törökország és Irán, Európában pedig Olaszország és Németország cseresznyetermelése (KÁLLAYNÉ 2003).

Hazánkban a cseresznye elsősorban a háztáji gazdaságok, házikertek gyümölcse volt, bár létesültek nagyüzemi cseresznyeültetvények is. A privatizációt követően a cseresznyetelepítési kedv nagyon visszafogott volt, amely napjainkig jellemző. Az áru gyümölcs-termesztés 1995 után kezdődő rekonstrukciója óta mintegy 500 ha új cseresznyeültetvényt létesítettek. A KSH 2001. évi statisztikai felmérései szerint a cseresznye áru gyümölcsösök területe 1200 ha, melynek több, mint fele idősebb ültetvény. Az ültetvények területe Pest megyében a legnagyobb, ezt követi Fejér, Bács-Kiskun, majd Jász-Nagykun-Szolnok megye (KÁLLAYNÉ 2003).

A termelt cseresznye mennyiségének folyamatos csökkenésének lehetünk tanúi Magyarországon. A '90-es évek második felétől az országos össztermés 20 ezer tonna körül alakult, majd tovább csökkent 15 ezer tonnára. A 2002. és 2003. évek kedvezőtlen időjárása (fagy, erős monília fertőzések) 10 ezer tonna alá csökkentette a termésmennyiséget.

A jó minőségű cseresznye iránt ugyanakkor egyre nő a kereslet a világpiacokon. Nagy gyümölcsű, jól szállítható, biztonságosan termő fajták telepítésével, intenzív művelésmód alkalmazásával, környezetkímélő növényvédelmi technológiával a belföldi piaci igények kielégítése mellett a külpiacokon is eredményesek lehetnénk. A termesztéshez szükséges ökológiai feltételeink adottak, hazai nemesítésű cseresznyefajtáink versenyképesek az európai és amerikai nemesítésű fajtákkal, ezért indokoltnak tartjuk új cseresznyeültetvények létesítését.

2.2.2. Magyar nemesítésű fajták helye a termesztésben

A magyar cseresznyenemesítés az 1950-es években indult meg Brózik Sándor vezetésével - az Érdi Gyümölcs- és Dísznövénytermesztési Kutató - Fejlesztő Kht. jogelődjénél, a Kertészeti Kutató Intézetben -, mely munkába a '70-es évektől Apostol János is bekapcsolódott. Elsősorban a hazai szelekciós és keresztezéses nemesítés eredménye az a fajtaszortiment, mely két hónapon át egymás után érő fajtákkal jelentkezik a piacokon.

A hazai cseresznyés kertekben a '80-as évekig meghatározó volt a 'Germersdorfi óriás' fajtakör (Germersdorfi' klónok), melyet az ültetvények összterületének kb. felén termesztettek. Napjainkra a 'Germersdorfi óriás' telepítési aránya csökkent és főként az új telepítésekben növekszik az új nemesítésű fajták aránya (KÁLLAYNÉ 2003). Az Országos Mezőgazdasági

Minősítő Intézet évről évre újabb fajtákat részesít állami elismerésben, melyek csak ezután kerülnek köztermesztésbe.

A magyar nemesítésű cseresznyefajták külföldön is keresettek. Néhány fajta szaporítási jogát Chile, Olaszország, Németország már megvásárolta, egyes fajtajelöltjeink európai szabadalmaztatása is megindult. Cseresznyefajtáink és hibridjeink a világ számos fajtakísérleti ültetvényében állnak vizsgálat alatt.

A dolgozatban vizsgált cseresznyefajták és -fajtajelöltek tulajdonságaira itt nem térek ki, más munkában a részletes fajtaleírások megtalálhatók (G. TÓTH 1997; APOSTOL és BRÓZIK 1998; BRÓZIK és APOSTOL 2000; APOSTOL 2003).

2.3. Terméketlenség, sterilitás, inkompatibilitás, S-allélok

A gyümölcsfajok terméketlenségének, hiányos kötődésének termékenyülés-biológiai szempontból két formája van: a sterilitás és az inkompatibilitás.

Sterilitásról (más szóval meddőségről) akkor beszélünk, ha az adott növény utódok létrehozására képtelen az ivarszervek vagy az ivarsejtek képződésének rendellenessége miatt (MÁNDY 1964). Morfológiai sterilitásnál az ivarszervek rendellenes fejlődése vagy hiánya akadályozza a szaporodást (portok- vagy pollensterilitás; termősterilitás). A kondicionális sterilitás nem öröklődik, a kedvezőtlen környezeti és termesztési tényezők váltják ki. Citológiai sterilitás (származékmeddőség) esetén sejtosztódáskor a kromoszómák rendellenes párosodása miatt az ivarsejtek gyakran funkcióképtelenek lesznek, mely meddőséghez vezethet.

Inkompatibilitásnál a megtermékenyülés megghiúsul, holott az egylaki növény fertilis, az ivarsejtek szabályos fejlődésűek (DE NETTANCOURT 1977). Ez a genetikailag szabályozott jelenség akadályozza meg bizonyos fajoknál a saját pollennel való termékenyülést (más szóval önmeddőség, ön-inkompatibilitás, auto-inkompatibilitás), kiküszöbölve a fajok hosszú távú sikeressége szempontjából előnytelen beltenyészést, illetve bizonyos egyedek közti szaporodást az amúgy öntermékeny fajoknál.

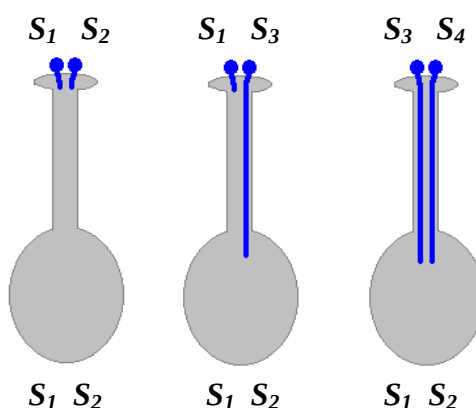
Kölcsönös meddőségről (kölcsönös inkompatibilitás, inter-inkompatibilitás) akkor beszélünk, ha két fajta között hiúsul meg a termékenyülés. Az inkompatibilitás LEWIS (1954) rendszere szerint lehet heteromorf és homomorf. Heteromorf inkompatibilitás esetén egyazon fajon belül a virágok közt morfológiai különbségeket figyelhetünk meg. A legismertebb példa erre a disztília a *Primula* nemzetségnél, amikor a virágok termői jóval túlnyúlnak a porzókon, vagy a porzók sokkal hosszabbak a termőnél, ezért az önmegporzásnak fizikai akadályai

vannak. Az eltérő morfológia mellett biokémiai folyamatok is megakadályozzák az öntermékenyülést. Gyümölcsfajoknál heteromorf inkompatibilitást eddig nem írtak le.

Homomorf inkompatibilitásnál a virágok közt morfológiai különbségek nincsenek vagy nem okozzák a termékenyülés elmaradását. A homomorf inkompatibilitásnak két típusa van, mindkét folyamatért az EAST és MANGELSDORF (1925) által *S* betűvel jelölt genetikai faktor felelős. Ma már tudjuk, hogy az *S*-faktor egyetlen lókusznak (az ún. *S*-lókusznak) felel meg, mely számos allélváltozattal (*S*-allélok) rendelkezik. Sporofitikus inkompatibilitásnál a megporzás kimenetele a pollenadó diploid növény genotípusa által meghatározott. Az inkompatibilitási reakció a bibén jelentkezik, a pollenek nem hajtanak tömlőt vagy nem jutnak le a bibeszálba. Sporofitikus inkompatibilitás a Cruciferae családnál fordul elő, a legtöbbet tanulmányozott példa a *Brassica* nemzetség (THOMPSON és KIRCH 1992, McCUBBIN és KAO 2000). Gametofitikus inkompatibilitás esetén a pollen genotípusa határozza meg az inkompatibilitási reakciót és a pollentömlő-növekedés gátlásában nyilvánul meg. Heteromorf inkompatibilitás

24 növény családnál fordul elő, sporofitikus inkompatibilitás 6 családnál, gametofitikus inkompatibilitás a családok majdnem felénél (EBERT et al. 1989).

A gametofitikus inkompatibilitás genetikai működési elvét EAST és MANGELSDORF (1925) tisztázta a *Nicotiana* nemzetség példáján (**1. ábra**).



1. ábra: A gametofitikus inkompatibilitás működési elve EAST és MANGELSDORF (1925) nyomán. Inkompatibilis (bal szélső), részben kompatibilis (középső) és teljesen kompatibilis (jobb szélső) kombinációk.

Ha a haploid pollenszemben levő *S*-allél megegyezik a diploid bibeszálban levő *S*-allélok bármelyikével, a pollen által fejlesztett pollentömlő a bibeszálban elakad. A megporzás

inkompatibilis, ha mindkét szülő ugyanazokat az S-allélokat hordozza, részben kompatibilis, ha az egyik allél közös és teljesen kompatibilis, ha a szülők S-alléljai teljesen eltérőek.

Így az 1. ábrán látható esetben

$S_1S_2 \times S_1S_2$ inkompatibilis;

$S_1S_2 \times S_1S_3$ részben kompatibilis, az utódok 1:1 arányban S_1S_3 és S_2S_3 genotípusúak;

$S_1S_2 \times S_3S_4$ teljesen kompatibilis, az utódok 1:1:1:1 arányban S_1S_3 , S_1S_4 , S_2S_3 és S_2S_4 genotípussal rendelkeznek.

Cseresznyénél LEWIS (1949) írta le először, hogy az S-faktor egyetlen lókusznak (az ún. S-lókusznak) felel meg és arra a következtetésre jutott, hogy az S-lókusznak legalább két részből áll, az egyik rész a bibeszálban, a másik a pollenben fejeződik ki, melyek nem rekombinálódnak egymással. Ez az állítás a mai napig elfogadott: a bibeszálban és a pollenben működő komponens két, egymással szorosan kapcsolt génnek felel meg, melyek az inkompatibilitási reakcióban egymással kölcsönhatásba lépnek.

2.4. A cseresznye-termékenyülés kutatásának hagyományos módszerei

WAITE (1894) munkája volt az első, mely gyümölcsfajok hagyományos termékenyülési vizsgálatain alapult: egy csupán 'Williams' fajtából álló körteültetvény terméketlenségére hívta fel a figyelmet. Cseresznyénél először GARDNER (1914) állapította meg, hogy a régi fajták cseréje a 'Bing', 'Lambert' és 'Napoleon' fajtákra az ültetvények terméketlenségéhez vezetett, mivel ez utóbbi fajták önmeddőek és kölcsönösen sterilek. Ma már tudjuk, hogy azonos inkompatibilitási csoportba tartoznak (TOBUTT et al. 2001).

2.4.1. Szabadföldi idegentermékenyülési vizsgálatok

A cseresznyénél gyakorlati szempontból fontos az egymást kölcsönösen jól termékenyítő (kompatibilis) fajtapárok meghatározása. Ennek legkézenfekvőbb módszere a hagyományos szabadföldi termékenyülési vizsgálat (teszt-keresztelés), mely a mai napig fontos technika a virágzásbiológia kutatói körében. A XX. század elejétől kezdődően világszerte folynak ezzel a hagyományos módszerrel kísérletek a kompatibilis kombinációk meghatározásának érdekében (GARDNER 1914; KOBEL és STEINEGGER 1933). A legnagyobb volumenű, hagyományos termékenyülési eredményeken alapuló munka a cseresznyénél MATTHEWS és DOW (1969) klasszikussá vált összesítése.

A legtöbb kutató természetesen a saját hazájukban fontos cseresznyefajták termékenyülési kérdései érdekelték. STÖSSER (1966) helyi német cseresznyefajták között állapított meg kompatibilis és inkompatibilis kombinációkat. A holland DE VRIES (1968) az idegentermékenyülés értékelésére terméskötődési csoportokat állapított meg.

SCHMIDT és TIMMANN (1997) a jorki kutatóintézetben nemesített fajták S-genotípusát határozta meg szabadföldi termékenyülési vizsgálatokkal és pollentömlő-növekedés tanulmányozásával, mely kísérleteket STEHR (2000) egészítette ki. GODINI et al. (1998) néhány fajta ön- és idegentermékenyülésének mértékét hasonlította össze. ARZANI és KHALIGHI (1998) Irán fő cseresznyefajtája, a 'Siah Mashad' számára keresett megfelelő pollenadó partnereket. Hasonlóan a Taurus hegységben termesztett török cseresznyefajtakört jól termékenyítő fajtákat határozott meg PAYDAŞ et al. (1998).

Hazánkban a cseresznyénél MALIGA (1952) végzett először termékenyülési vizsgálatokat. Munkájával az akkoriban legnagyobb mértékben termesztett, rosszul termő 'Badacsonyi óriás' és a 'Germersdorfi óriás' fajták számára megfelelő termékenyítő fajtákat határozott meg (rég Magyar és külföldi fajták köréből) és vizsgálta azok termékenyítő képességét. Öntermékenyülési kísérletekben mindkét fajta önmeddőnek bizonyult és kölcsönösen inkompatibilis volt az 'Olivet' fajtával. BRÓZIK (1962) szintén a 'Germersdorfi óriás' termékenyülését tanulmányozta. Megállapította, hogy a 'Szomolyai rövidsárú', 'Solymári szívcserecsnye' és 'Hedelfingeni óriás' fajták a 'Germersdorfi óriás' fajtával kölcsönösen jól termékenyülnek, a 'Bing' és 'Badacsonyi óriás' fajták viszont vele kölcsönösen inkompatibilisek. A 'Germersdorfi óriás' 0,1-3%-os pszeudofertilitásáról is beszámolt. BRÓZIK és NYÉKI (1975) meghatározta az egymást kölcsönösen termékenyítő és együttvirágzó fajtakombinációkat az akkoriban termesztett Magyar fajták körében. Későbbi munkájukban a kölcsönösen termékenyítő fajták sorát kiegészítették az egymást kölcsönösen nem termékenyítő cseresznyefajták csoportjaival (BRÓZIK és NYÉKI 1980): 'Márki korai' x 'Kelebiai korai' x 'Hulin korai'; 'Germersdorfi óriás' x 'Magyar porc' x 'Olivet' x 'Badacsonyi óriás'; 'Jaboulay ropogós' x 'Ramon Oliva' x 'Nagypáli cseresznye'. NYÉKI (1989) hagyományos teszt-keresztezésekre alapozva hazai és külföldi fajtákat termékenyülési csoportokba sorolt. APOSTOLNÉ (1994) a Magyarországon akkor termesztésben levő fajták kölcsönös termékenyülési viszonyait tisztázta. BRÓZIK és APOSTOL (2000) fajtaleírásaiban megnevezte a dolgozat tárgyát képező új cseresznyefajták és fajtajelöltek számára megfelelő pollenadókat. SZABÓ et al. (2002) a hazánkban eddig cseresznyével kapcsolatos termékenyülési ismereteket foglalta össze. NYÉKI et al. (2003) felhívták a figyelmet, hogy a gyümölcsfajok S-genotípus meghatározása fontos feladat a virágzásbiológiai kutatások terén. A

gyümölcsfajok virágzásfenológiai és fajtatársítási ismereteit SOLTÉSZ (1996; 2002) foglalta össze.

A méhmegporzás kutatási területén BENEDEK (1996; 2002) munkáit említjük.

2.4.2. Szabadföldi öntermékenyülési vizsgálatok

Az öntermékeny fajták termesztésének előnye, hogy tömbösen telepíthetők: nincs szükség az ültetvényekben az üzemszervezési munkákat megnehezítő pollenadó fajták elhelyezésére. Az öntermékeny fajták bármely cseresznyefajta számára univerzális pollenadók (THOMPSON 1996). Hátrányuk, hogy hajlamosak a túlkötődésre, ezáltal némely fajta gyümölcssei elaprósodnak.

A cseresznyefajták öntermékenyülését szabadföldi módszerekkel többen tanulmányozták. Annak ellenére, hogy a cseresznyét önmeddő gyümölcsfajként írták le, néhányan egyes fajták jelentős öntermékenyüléséről számoltak be. Így STANCEVIC (1971) a 'Black Tartarian' és 'Emperor Francis' fajták öntermékenységét állapította meg, mely fajtákat jelenleg nem sorolnak az öntermékenyek közé (TOBUTT et al. 2005). STÖSSER (1966) a 'Dritte Schwarze' fajtánál kismértékű öntermékenyülést kapott, melyet kísérleti hibának tulajdonított. GODINI et al. (1998) néhány öntermékeny fajta mesterséges ön- és idegentermékenyülést követő terméskötődését hasonlította össze annak céljából, hogy megállapítsa, lehet-e öntermékeny cseresznyefajtákat tömbösen telepíteni. A kétféle vizsgálatot követő kötődési eredmények hasonlóan alakultak, amelyek alátámasztották az öntermékeny cseresznyefajták egyfajtás blokkokba való ültetésének gyakorlati lehetőségét. Ugyanakkor felhívta a figyelmet a méhek szerepének fontosságára, mert pollenátvitel biztosítása nélkül öntermékeny fajtáknál sem kapott termést, valamint ezen fajták szabadtermékenyülése is nagyobb volt, mint mesterséges öntermékenyítéssel, ahol a pollentranszfert ecsettel végezték el. WOLFRAM (1999) a 'Stella' fajtától származó keresztezéses utódnemzedék öntermékenyülését vizsgálta szabadföldi módszerekkel, a magoncok fele bizonyult öntermékenynek, mint ahogy az az adott fajtakombinációknál ('Nabigos' x 'Stella') és 'Na 145' x 'Stella') az öntermékenység hasadási arányainak megfelelően várható volt. APOSTOL (1999a) a 'Bigarreau Burlat' x 'Stella' cseresznyefajta-kombinációk utódnemzedékében vizsgálta az öntermékenyülés mértékét. Az utódok 48%-a önmeddőnek bizonyult.

Hazánkban MALIGA (1952) 23 cseresznyefajta öntermékenyülését vizsgálta, izolált-megporzatlan ill. saját virágporral megporzott virágokon. Közülük néhány fajtánál 1-5%-os kötődést kapott, de gyakorlati szempontból ezeket is önmeddőknek nyilvánította. BRÓZIK (1962) a 'Germersdorfi óriás' öntermékenyülését tanulmányozta és azt teljesen önmeddőnek

találta. Megállapította az első inter-inkompatibilis kombinációkat. NYÉKI (1989) 14 cseresznyefajtán végzett öntermékenyülési vizsgálatokat. Eredményei szerint egyik fajta sem volt képes öntermékenyülésre, egy-egy vizsgálati év kivételével, amikor is a 'Germersdorfi óriás' fajtánál 1,5%, a 'Vic' fajtánál 0,5% kötődést kapott. A csonthéjas fajok szabad-, illetve öntermékenyülés-mértékének megállapítására terméskötődési csoportokat állított fel. APOSTOLNÉ (1994) a 'Stella' fajtát 35,7-66,0%-ban öntermékenynek találta. WOLFRAM et al. (1990) meggyre dolgozott ki termékenyülési skálát, amely szerint a termesztés számára akkor kielégítően öntermékeny egy meggyfajta, ha a kötődés nagyobb, mint 20%. KERÉKNÉ (1981) hazai meggyfajták körében végzett öntermékenyülési vizsgálatokat.

Az öntermékenyülés és a szabadtermékenyülés mértéke közötti összefüggést több szerző vizsgálta. Erre a jelenségre először TÓTH (1957) mutatott rá szilvánál, amit SZABÓ és NYÉKI (1987), majd SZABÓ (1989) megerősítettek. Meggy-nél NYÉKI (1989) bizonyította be, hogy a nagyobb mértékben öntermékenyülő fajták szabadtermékenyülése is nagyobb. SZABÓ (2002) igazolta meggy, európai szilva, kajszai és őszibarack fajoknál e két tényező pozitív kapcsolatát.

A világon az elsők között a hazai nemesítési munka fontos célkitűzése lett az öntermékeny cseresznyefajták előállítása. Brózik Sándor a 'Bigarreau Burlat' x 'Stella' kombinációból öntermékeny hibrideket állított elő. Közülük emelt ki néhányat, melyek ma állami fajtaelismerésre bejelentett fajták vagy további értékelés alatt álló ígéretes hibridek (APOSTOL 1999a). A John Innes Intézetből beszerezett, 'Cherry Self Fertile 46' névvel ellátott fajtát felhasználva nemesítette 'Alex' nevű, államilag elismert fajtánkat (BRÓZIK és APOSTOL 2000). A DNS polimeráz láncreakció (Polimerase Chain Reaction; PCR) technikával végzett vizsgálataiból kiderült, hogy míg a világon az ismert öntermékeny fajtákban az S_4' allél felelős az öntermékenyséért, az 'Alex' esetében az S_3' (SONNEVELD et al. 2003) idézi elő. Hazánkban a jelenleg államilag elismert öntermékeny cseresznyefajták: 'Alex', 'Sunburst', ideiglenes szaporításra engedélyezettek: 'Stella', 'Sweetheart' (HARSÁNYI és MÁDINÉ 2004). A világon ismert fontosabb öntermékeny cseresznyefajtákat az **1. táblázat** foglalja össze.

1. táblázat: A jelenleg ismert fontosabb öntermékeny cseresznyefajták és származásuk

Fajta	Nemesítés helye, éve	Anyai szülő	Apai szülő	Hivatkozás
Alex	Magyarország, 1970	Van	Cherry Self Fertile 46	4
Black Star	Olaszország	Lapins	Bigarreau Burlat	7
Blaze Star	Olaszország	Lapins	nincs adat	7
Cashmere	USA	Stella	Early Burlat	8
Celeste	Kanada, 1993	Van	New Star	1
Columbia	USA	Stella	Beaulieu	3
Glacier	USA	Stella	Early Burlat	8
Index	USA	Stella	O.P.	8
Isabella	Olaszország, 1993	Starking Hardy Giant	Stella	1
Lala Star	Olaszország	nincs adat	nincs adat	7
Lapins	Kanada, 1983	Van	Stella	1
Liberty Bell	USA	Rainier x Bing	Stella	3
Newstar	Kanada és Olasz., 1987	Van	Stella	1
Sandra Rose	Kanada, 1996	2C-61-18	Sunburst	2
Santina	Kanada, 1996	Stella	Summit	2
Sir Don	Ausztrália	Stella	Black Douglas	6
Sir Tom	Ausztrália	Stella	Black Douglas	6
Skeena	Kanada, 1997	2N60-07 (Bing x Stella)	2N-38-32 (Van x Stella)	2
Sonata	Kanada, 1996	Lapins	2N-39-5 (Van x Stella)	2
Staccato	Kanada	Sweetheart	nincs adat	5
Starcrimson	USA, 1980	Garden Bing	Stella	1
Stella	Kanada, 1970	Lambert	JI 2420	1
Sunburst	Kanada, 1983	Van	Stella	1
Sumesi	Kanada, 1988	nincs adat	nincs adat	2
Sweetheart	Kanada, 1993	Van	New Star	1
Tehravivee	Kanada	nincs adat	nincs adat	-
Vandalay	Kanada	nincs adat	nincs adat	-

1. BARGIONI (1996)

2. ALBERTINI és STRADA (2001)

3. OLMSTEAD et al. (in press)

4. BRÓZIK és APOSTOL (2000)

5. KAPPEL szem. közl.

6. GRANGER szem. közl.

7. SANSAVINI szem. közl.

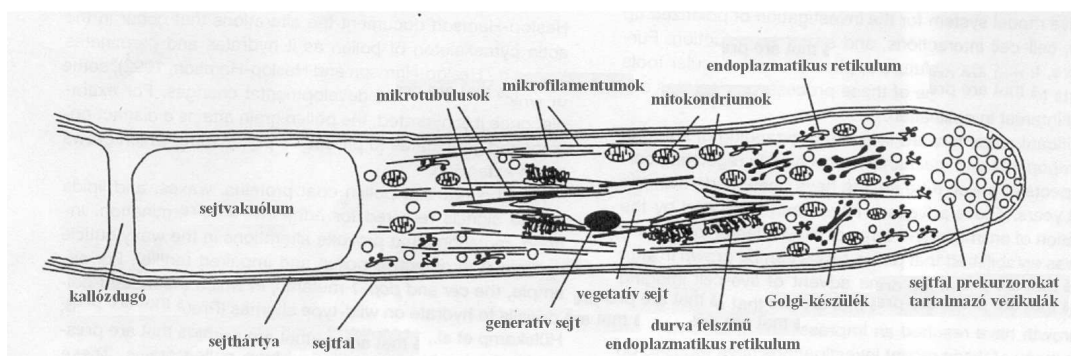
8. LANG et al. (1998)

2.4.3. Pollentömlő-növekedés vizsgálatok

Zárva termő növényeknél a bibére kerülő pollenszembben lévő hímivarsejteknek el kell jutniuk az embriózsákba, hogy a kettős megtermékenyítés megtörténhessen. A hímivarsejtek szállításának feladatát a pollentömlő tölti be.

A pollentömlő egyetlen speciális óriássejtnek tekinthető, mely a bibén levő pollentől akár a magházig elér. A tömlővég tartalmazza a citoplazmát, amelyben a sejtorganellek (endoplazmatikus retikulum, mitokondrium, Golgi-készülék), a vegetatív és a generatív sejt található. A pollentömlő-növekedése mindig a tömlővégre korlátozódik, ahol pektin és cellulóz

keletkezik és itt történik a pollentömlő falát alkotó anyagok bioszintézise. A pollentömlő ezen aktív részét egy kallóz (szénhidrát sejtfal-alkotórész) dugó választja el az óriás-sejt többi részétől, amely vakuolizálódik. Ahogy a pollentömlő növekszik, a kallózdugók a sejtet mindig újabb szakaszokra tagolják (FRANKLIN-TONG 1999; **2. ábra**). A pollentömlő kihajtása és növekedése növényfajonként kisebb-nagyobb eltéréseket mutathat, növekedését a környezeti tényezők erősen befolyásolják.



2. ábra: A pollentömlő felépítése (FRANKLIN-TONG 1999 nyomán)

2.4.3.1. *A pollentömlő útja a bibétől a magházig*

A *Prunus* nemzetségre jellemző pollentömlő-növekedést először STÖSSER (1980) vizsgálta énél, meggyénél és szilvánál. A pollentömlő a megduzzadt papillák között növekszik, majd behatol a bibeszál szállítószövetébe (ún. transzmissziós szövet). Ez a szállítószövet megnyúlt, plazmában gazdag sejtekből áll, intercellulárisai szénhidrátokban (feltehetően pektinben) gazdagok, mely a szállítószövetekben található keményítővel együtt táplálja a pollentömlő-növekedését. A bibeszál és a magház közt a szállítószövet összeszűkül és a pollentömlő a magház hasi varrata mentén növekszik, de jóval lassabban, mint a bibeszálban. Míg a cseresznye bibéjének felületéről néhány száz tömlő indul el, a magházban már csak 1-6 tömlő található (STÖSSER és ANVARI 1981), - mint ezt más gyümölcsnemzetségeknél és - fajoknál is tapasztalták (*Eucerasus*, *Pseudocerasus*: SCHMIDT 1976; szeder: ENGELHARDT és STÖSSER 1979). A jelenség okát még nem tisztázták, feltehetően a pollentömlők tápanyag iránti versenyében keresendő. A magüregben a pollentömlő növekedése az eddig szövettanilag "kiépített utat" elhagyva bizonytalanná válik, cseresznye- és meggyfajtáknál a pollentömlők rendellenesen elágazódnak, torzulnak (STÖSSER és ANVARI 1981).

A pollentömlő magüregbeli viselkedése az *Oenothera* nemzetségnél jobban ismert (ENGELHARDT és STÖSSER 1979). A pollentömlők képesek voltak megkülönböztetni az életképes és életképtelen magkezdeményeket, feltehetően a kémiai vonzás-taszítás alapján.

Egy magkezdeménybe mindig csak egy pollentömlő hatolt be. A pollentömlő-növekedés szabályozásában a kalciumnak kiemelt szerepe van, de a szabályozás folyamata jelenleg még nem ismert. A pollentömlő-növekedését a magüregben kémiai ingerek mellett a víz- és elektromos potenciál különbségek is irányíthatják.

A *Prunus* nemzetség pollentömlő-növekedésének jellegzetességeit a magházban HERRERO (2000) tanulmányozta őszibaracknál. A pollentömlő felismeri az életképes magkezdeményt, ahol a külső integumentum és a mikropile, mint szekretáló szövetrészek irányítják növekedését, végül a tömlő belép a magkezdeménybe.

A pollentömlő jellemzésére szolgál annak növekedési sebessége, melyet a pollentömlőnek a megporzástól a bibeszál alapjának eléréséig vagy a megtermékenyülésig eltelt idő megjelölésével fejeznek ki. Cseresznyénél és meggyénél szabadföldi körülmények között a pollentömlők a bibétől indulva 2-3 nap alatt érik el a bibeszál alapját, ugyanakkor a bibétől a magkezdemény eléréséig 6-8 nap telik el (STÖSSER és ANVARI 1981). A megporzástól a megtermékenyülésig eltelt idő hossza cseresznyénél 3-4 nap (BRADBURY 1929; TUKEY 1933, 1934), más szerzők szerint 1-3 nap (POPATOV és DUTOVA 1973, cit. NYÉKI 1974).

2.4.3.2. A pollentömlő-növekedésére ható legfontosabb tényezők

A pollentömlő-növekedés sebességét a hőmérséklet erősen befolyásolja. LEWIS (1942, 1954) az *Oenothera*, *Primula* és *Prunus* nemzetségeknél kimutatta, hogy a magas hőmérséklet a kompatibilis tömlők növekedését gyorsítja, az inkompatibilis tömlők növekedése - a gátló reakciók magas hőmérsékleten való felgyorsulása miatt - lassabb.

Hazánkban NAGY (1965) végzett pollentömlő-növekedési vizsgálatokat magyar meggyfajtákkal, három különböző hőmérsékleti tartományban. A 'Paraszt meggy' pollentömlő-növekedésére a 27-29 °C volt a legkedvezőbb minden vizsgált fajtakombinációban. Az 'Egri fürtös' pollentömlői számára az 'Eugénia' és 'Királyi Amarella' termőkben a 20-22 °C, míg a 'Pándy' virágokban a 27-29 °C volt kedvező.

KERÉKNÉ (1981) öntermékeny meggyfajták pollentömlő-növekedését vizsgálta önmegporzást követően, különböző hőmérsékleteken. 20 °C-on a virágok 68-83%-a tartalmazott pollentömlőt, ez az arány magasabb és alacsonyabb hőmérsékleteken kisebb volt. 30 °C-on a saját pollen az öntermékeny és önmeddő fajták bibéjén egyaránt alig hajtott ki. CEROVIĆ és RUŽIĆ (1992a) megállapították, hogy az általuk vizsgált meggyfajták esetében a

hőmérséklet és a bibeszálban levő pollentömlők száma között parabolikus összefüggés van, és a legtöbb tömlőt a virágok 15-20 °C hőmérsékleten tartalmazták.

Termékenyülés szempontjából a túl alacsony hőmérsékleten a pollentömlő olyan lassan nő, hogy mire a magkezdeményhez ér, többnyire az elöregszik. A túl magas hőmérséklet viszont a magkezdemény előregedését jelentősen gyorsítja és hiába gyors a pollentömlő, a petesejt már nem funkcióképes. Hőmérséklettől függően megállapítható az egyes fajták ún. hatékony megporzási időszaka (EPP = effective pollination period). Ezt a nemzetközileg használt fogalmat WILLIAMS (1966, cit. NYÉKI 1974) vezette be, melyet napokban adnak meg, a petesejt (embriózsák) élettartamából kivonva a pollentömlő embriózsákiig növekedéséhez szükséges napok számát. Az EPP hossza évenként és fajtánként változik, cseresznyénél 4-5 nap, egyéb csonthéjas gyümölcsfajoknál 2-6 nap, nagymértékben az időjárástól függően (STÖSSER és ANVARI 1983). A magkezdemény előregedését kallózlerakódás jelzi, mely a magkezdemény chalaza felőli oldaláról indul. Az előregedett magkezdemények UV fényben a pollentömlőhöz hasonló módszerrel megfestve fluoreszkálnak. A magkezdemény életképességének elvesztése cseresznyénél és meggyénél szabadföldi körülmények között 5-6 nappal az anthesis után következik be (STÖSSER és ANVARI 1982). CEROVIĆ és RUŽIĆ (1992b) tapasztalatai szerint alacsony (5 °C) hőmérsékleten gyors a magkezdemények degenerációja. Az életképtelen magkezdemény közelében a pollentömlő-növekedése irányát veszti, csavarodott, elágazódik, a vége visszagörbül.

CEROVIĆ et al. (1998) az optimális megporzás idejének megállapítására regressziós függvényeket dolgoztak ki, melyek egyik fő faktora a hőmérséklet, a másik pedig a megporzó partner. A bibére kerülő pollen mennyisége és a megporzó fajta befolyással van a pollentömlő-növekedésére, így a kötődésre is. Ha nagy mennyiségű virágpor érkezik a bibe felületére, az a pollentömlők hatékonyabb növekedését eredményezi. Így van ez például almánál (WILLIAMS és MAIER 1977), ezzel szemben a diónál a túl sok virágpor jelenléte csökkenti a kötődést (SZENTIVÁNYI 1990).

A pollentömlő-növekedésre számos egyéb tényező közvetett hatással van. Szerepet játszik a fák tápanyag-, fény- és vízellátottsága (PREIL 1970), a fák növényvédőszeres kezelése.

2.4.3.3. *A pollentömlő-növekedés és az inkompatibilitási reakciók*

A pollen tömlőfejlesztésében és a pollentömlő-növekedésében előforduló gátlások az inkompatibilitási reakciók fontos kísérő jelenségei.

A gametofitikus inkompatibilitásnál a gátlás a bibeszálban jelentkezik, ahol a pollentömlő-növekedése leáll. Az elakadt pollentömlők vége a benne felhalmozódott kallóz miatt megvastagszik és anilinkék festékkel megfestve fluoreszcenciát mutat. A papillák kicsik és nagy szekretáló képességgel rendelkeznek (BUBÁN 1996). SAGE et al. (1994) és HERRERO (2000) szerint az inkompatibilitás egyes fajoknál a magházban is felléphet.

Mivel az inkompatibilitást a pollentömlő-növekedés lassulása, leállása, rendellenes formája jelzi, tanulmányozása alkalmas a fajták ön- és kölcsönös inkompatibilitásának kimutatására.

A fajtapárok kompatibilitását SCHMADLAK (1965, cit. BRÓZIK és NYÉKI 1980) az ún. "affinitási tényező"-vel jellemzi, amely nem más, mint a bibeszál alapja és a termőbe behatolt pollentömlők százalékos aránya.

Az inkompatibilitási reakciók gátlásának helyét illetően a vélemények eltérnek. CEROVIĆ és RUŽIĆ (1992a) a 'Čačanski Rubin' meggyfajtánál a bibeszál felső harmadánál tapasztalt több évben is idegenmegporzást követően inkompatibilitási jelenséget. STÖSSER (1980) cseresznyénél szintén a bibeszál felső harmadát jelöli meg, mint a pollentömlő-növekedés gátlásának helyét. Cseresznyénél SCHMIDT és TIMMANN (1997) akkor tekint egy kombinációt kompatibilisnek, ha a pollentömlő eléri a magházat. *In vitro* pollentömlő-növekedés és szabadföldi termékenyülési vizsgálatok segítségével a német jorki kutatóintézet néhány cseresznyefajtájának S-allél összetételét és inkompatibilitási viszonyait határozták meg. A részben és teljesen kompatibilis kombinációk között pollentömlő-növekedésben nem tapasztaltak különbséget.

ORTEGA et al. (2002) mandulafajták különbséget találtak a teljesen és részben kompatibilis megporzások pollentömlő-növekedése között. A részben kompatibilis kombinációkban az inkompatibilis pollentömlők a bibeszál felső és középső részében elakadtak. Mégis, a bibeszál alapját elérő pollentömlők számában már nem volt különbség a kétféle kombináció között - a kompatibilis tömlők száma is csökkent, feltehetően a tápanyagért való versengés következtében.

PETROPOULOU és ALSTON (1998) szerint almafajtáknál alacsony hőmérsékleten (5 °C, 10 °C és 15 °C) nincs különbség a teljesen és részben kompatibilis fajtakombinációk pollentömlő-növekedésében. Szerintük egy részben inkompatibilis fajtánál a bibe jó fogadókészsége ellensúlyozhatja az inkompatibilitási reakciókat. A pollentömlők száma a

kötődési eredményekkel jól korrelált. Ugyanakkor ANVARI és STÖSSER (1981) alma önmegporzásával a bibeszál felső, illetve középső harmadánál a pollentömlő-növekedés gátlását figyelte meg.

2.4.3.4. A pollentömlő-növekedés tanulmányozásának lehetőségei

A pollentömlő-növekedésének vizsgálata történhet *in vivo* és *in vitro* környezetben. *In vivo* esetben a mesterséges megporzás szabadföldön történik. Hátránya, hogy a hőmérséklet nem kontrollált. Az *in vitro* módszereknél virágzó ágakat, virágokat ellenőrzött körülmények közé helyezünk, itt történik a mesterséges megporzás is. Egyes tapasztalatok szerint (EGEA et al. 2002) az ágak, virágok eltávolításával okozott stressz módosítja a pollentömlő-növekedési eredményeket.

A pollentömlőt a szövettani vizsgálatok útján való tanulmányozásához azt előbb láthatóvá kell tenni. LINSKENS és ESSER (1957) fedezték fel, hogy a pollentömlő falában lerakódó kallóz anilinkékkel megfesthető, mely ezt követően UV-fényben fluoreszcenciát mutat. Ezt a módszert többen adaptálták kis módosításokkal (MARTIN 1959; KHO és BAËR 1968).

A mi vizsgálatainkban a PREIL (1970) által leírt módszert használtuk, mely az "Anyag és módszer" fejezetben részletes ismertetésre kerül.

A termőt, illetve alkotórészeit kétféle preparátumon tanulmányozhatjuk. Az ún. "Quetsch" (angolul squash) preparátumnál a termőt vagy részeit festés után tárgylemezre helyezzük és fedőlemezzel letakarjuk, amit enyhén megnyomunk, így a szövetrészek mikroszkópos vizsgálatra alkalmassá válnak. A másik módszernél a termőt paraffinba vagy metakrilátba ágyazzák, az így előkészített mintából mikrotom segítségével sorozatmetszetek készíthetők.

A Quetsch preparátumok gyorsabban elkészíthetők, de nem alkalmasak a pollentömlők pontos helyének meghatározására (STÖSSER 1980).

2.5. A termékenyülés kutatásának molekuláris-szintű módszerei

2.5.1. A termékenyülés molekuláris biológiájának alapelvei

Az inkompatibilitás molekuláris alapjait legrészletesebben a Solanaceae, Scrophulariaceae, Papaveraceae és Rosaceae növénycsaládokat képviselő növényeknél tanulmányozták, ez utóbbi különösen fontos számunkra, hiszen az almatermésű és csonthéjas

gyümölcsfajok - így a cseresznye is - ebbe a családba tartoznak. Érdekes, hogy egyes növénycsoportoknál az inkompatibilitás folyamatának más-más biokémiai háttere van. A Solanaceae, Scrophulariaceae és Rosaceae család esetében bibeszálban kifejeződő, szövetspecifikus fehérjék - ribonukleázok - felelősek az inkompatibilis pollentömlők növekedésének gátlásáért. A két család inkompatibilitási rendszerének hasonlósága miatt a Solanaceae családba tartozó fajok körében felfedezett ismeretek jól hasznosíthatóak a Rosaceae családban folyó kutatások során.

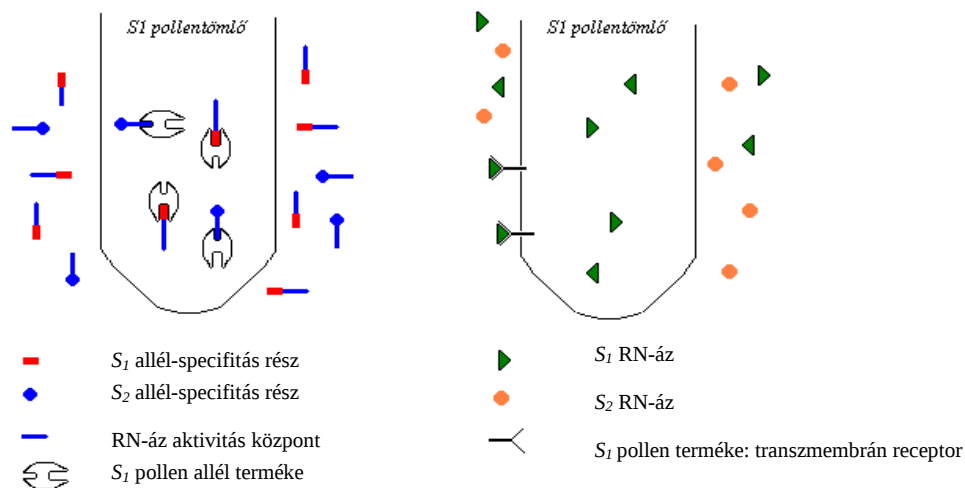
Az inkompatibilitás molekuláris genetikai kutatásai akkor indultak el, amikor a bibeszálkomponens mibenlétére dohánynál (*Nicotiana glauca*) fény derült. BREDEMEIJER és BLAAS (1981) pozitív kapcsolatra lett figyelmesek S-allélok és bizonyos fehérjék között, melyek csak a bibeszálban fordultak elő és koncentrációjuk a virágfejlődéssel párhuzamosan növekedett. WILLIAMS et al. (1982) hasonló összefüggést mutattak ki cseresznyénél is. McCURE et al. (1989) bizonyították be, hogy ezeknek a bibeszálban található szövetspecifikus glikoproteineknek RN-áz-aktivitásuk van. A bibeszálban kifejeződő gén által kódolt fehérjét a közhasználatban ettől fogva S-RN-ázoknak nevezzük.

A pollenkomponens meghatározása a mai napig az egyik legizgalmasabb kérdés az inkompatibilitás molekuláris genetikai kutatásai számára. A feltevés, hogy a pollenkomponens szintén RN-áz, számos esetben elbukott. DODDS et al. (1999) például S-RN-ázokat kódoló gént épített a pollenbe, mely által S-RN-áz képződött ugyan, de a transzformált növény inkompatibilitási kísérletekben való viselkedését nem változtatta meg. A pollen-gén célravezető azonosításának módja, ha pollenkomponens mutánsokat vizsgálunk - ezek olyan öntermékeny mutánsok, ahol a bibeszálfunkció szabályos, a pollenfunkció viszont sérült.

A pollenkomponens-gén szorosan kapcsolt a bibeszálkomponens-génhez és szintén nagyon sokféle allélváltozattal rendelkezik. Mivel közel található az S-RN-áz génhez, a pollen-gént a szomszédos szekvenciák letapogatásával határozzák meg. USHIJIMA et al. (2003) mandulánál végzett ilyen vizsgálatokat és azonosított egy feltételezhető pollenkomponens-gént, melyet SFB-vel (S haplotype-specific F-box protein) jelölnek. Ez a gén egy ún. F-box fehérjét kódol, mely az ubiquitin-ligázok közé tartozik. ENTANI et al. (2003) kajszinál három F-box fehérjét azonosított, melyek az egyes S-allélokhöz kapcsolódnak.

Az S-RN-ázok feltehetően RNS molekulák lebontásával gátolják az inkompatibilis pollentömlőket, mintegy citotoxikus anyagként viselkednek. Az inkompatibilitási reakció lefolyására kétféle elméleti magyarázat létezik (KAO és McCUBBIN 1996): a "receptor modell" (vagy gatekeeper modell) és az "inhibitor modell" (**3. ábra**). A receptor modell szerint a pollenkomponens egy allélspecifikus receptorfehérje, melyen keresztül csak az azonos S-allél

által kódolt S-RN-ázok juthatnak be a pollentömlőbe és akadályozzák annak növekedését. Az inhibitor modellnél minden S-RN-áz bejut a pollentömlőbe. A pollenkomponenst ennél a modellnél egy RN-áz inhibitor fehérjének képzelik, mely a pollentömlőben minden S-RN-áz aktivitását gátolja, kivéve a vele megegyező genotípusúakét.



3. ábra: Az inkompatibilitási reakció két feltételezhető modellje (KAO és McCUBBIN 1996 nyomán) Bal oldal: inhibitor modell, jobb oldal: receptor modell

2.5.2. A termékenyülés kutatásának molekuláris biológiai módszerei a Rosaceae családban

SONNEVELD et al. (2005) öntermékeny mutáns cseresznyefajták F-box vizsgálata alapján feltételezik, hogy a KAO és McCUBBIN (1996) által bemutatott inhibitor modellnél az S-RN-áz aktivitásának gátlása általános, ugyanakkor az F-boxnak létezik egy másik - specifikus - komponense, mely az S-allélok felismerésért felelős. Az öntermékeny cseresznyefajtákban az általános gátlásért felelős gén sérül (delécióval vagy frame-shift mutációval).

A gametofitikus inkompatibilitás tanulmányozásának egyik lehetősége a fehérjék elválasztásán alapuló technikák alkalmazása. Ebben az esetben az inkompatibilitási reakcióban részt vevő S-RN-ázokat a bibeszálból kivonjuk - mely fehérjék allélonként különbözőek - , majd gélelektroforézis segítségével elválasztjuk őket. Az elválasztás történhet izoelektromos fókuszálással vagy non-equilibrium pH grádiens elektro-fókuszálással (NEPHGE), melyekre például cseresznyénél találhatunk (BOŠKOVIĆ és TOBUTT 2001). A módszer hátránya, hogy a vizsgálatokat - lévén az S-RN-ázok szövetspecifikusak - csak bibeszálakból lehet elvégezni, tehát a mintagyűjtés a virágzási időre korlátozódik.

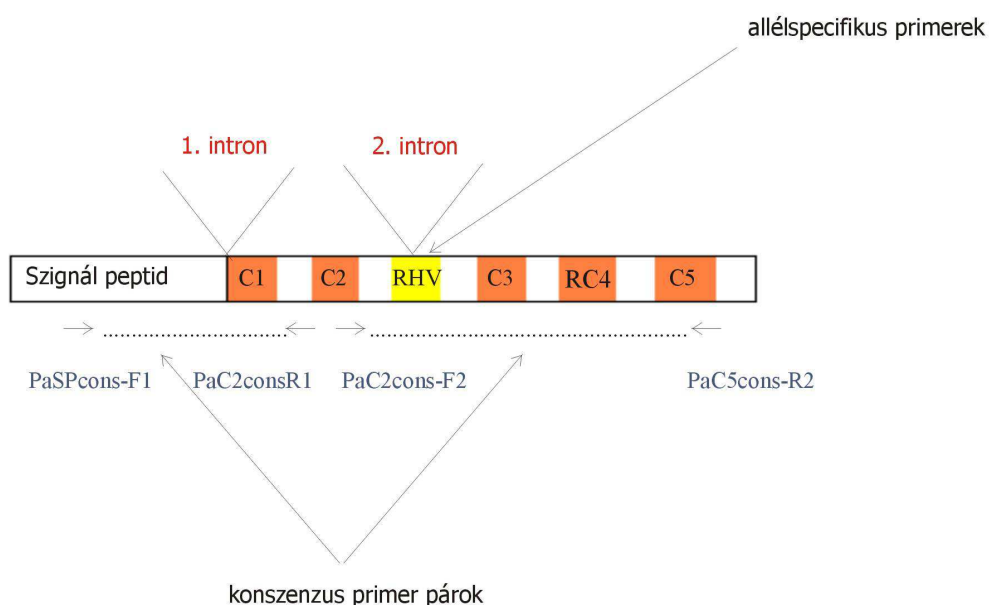
Az allélok kimutatása és megkülönböztetése DNS-szinten is történhet, a technika megértéséhez az S-RN-áz fehérjék szerkezetét az alábbiakban ismertetjük.

A Rosaceae S-RN-ázok funkciójukat, kifejeződésüket, szerkezetüket tekintve hasonlítanak a Solanaceae S-RN-ázokra, szerkezetüket a **4. ábra** mutatja be. Ez a fehérje öt konzervatív régiót (C1, C2, C3, RC4 és C5) tartalmaz, amelyek szekvenciája állandó, mind időben és mind az egyes genotípusoknál (A Rosaceae családban a C4 régiót RC4 jelzéssel illetik, a Solanaceae család C4 régiójától való nagyobb eltérései miatt). A hipervariábilis régió

a C2 és C3 konzervatív régiók között helyezkedik el, amelynek szekvenciája allélonként változik. A hipervariábilis régió allélonként eltérő szekvenciája miatt lehetőség nyílt ún. allélspecifikus primereket tervezni, melyek csak egy-egy allélváltozat detektálására alkalmasak.

Az S-RN-áz szekvenciája két intront tartalmaz, mely intronok hossza allélonként polimorfizmust mutat. Az ún. 1. intron a szignál peptid közelében, az ún. 2. intron a hipervariábilis régióban található. A DNS-alapú molekuláris markerek kifejlesztésénél a konzervatív régiókra támaszkodva ún. konszenzus primereket terveztek (TAO et al. 1999; WIERSMA et al. 2001; SONNEVELD et al. 2003), melyek a fenti intronokat közrefogják, így az egyes allélok között az intronok hosszúsága alapján különbséget tehetünk.

A különböző cseresznye S-allélokhöz tartozó szekvenciákat SONNEVELD et al. (2003) határozták meg.



4. ábra: A Rosaceae S-RN-áz szerkezete (USHIJIMA et al. 1998 nyomán) és a SONNEVELD et al. (2001; 2003) által tervezett primerek kötődési helye

A DNS-technika előnye, hogy vegetatív szövetrészekből is eredményt ad, így az év bármely szakában elkezdhetjük a vizsgálatokat.

2.6. A Rosaceae családba tartozó fontosabb gyümölcsfajok S-allél rendszere

A Rosaceae család minden gyümölcsfajára jellemző a gametofitikus inkompatibilitás.

A Rosaceae családnál először SASSA et al. (1992) a japán körtéknél (*Pyrus serotina* Rehd.) mutatta ki, hogy az S-allélok termékei ribonukleáz enzimek. Azóta más gyümölcsfajoknál is felismerték, hogy az inkompatibilitási reakcióban az S-RN-ázok játszanak főszerepet.

CRANE és LAWRENCE (1929) megállapította, hogy a **mandulafajták** öntermékenységeért az S_f allél felelős, mely domináns az összes többi S-allél felett. Későbbi kutatások alapján kiderült, hogy ennek az öntermékenységet hordozó allélnek nincs ribonukleáz terméke (BOŠKOVIĆ et al. 1999b), ugyanakkor allélspecifikus primerekkel jól kimutatható (ORTEGA és DICENTA 2003). Az első mandulafajták S-alléljait (S_1 - S_4 , S_7 és S_8) CROSSA RAYNAUD és GRASELLEY (1985) írták le. Az S-allélok és az RN-ázok kapcsolatát mandula esetében BOŠKOVIĆ et al. (1997b) mutatták ki. Jelenleg 16 inkompatibilitási csoport ismert mandulánál és 77 fajta genotípusát határozták meg (BOŠKOVIĆ et al. 2003).

Kajszinál (*Prunus armeniaca* L.) - mivel korábban a fajták túlnyomó része öntermékeny volt - az első inkompatibilitási genotípusokat a többi csonthéjas fajhoz viszonyítva későn írták le (SZABÓ és NYÉKI 1991). Az önmeddő fajták elterjedése az utóbbi néhány évtizedben vált jelentőssé. Mindezidáig nyolc allélt írtak le, köztük az öntermékenységet felelős S_c -t (BURGOS et al. 1998; ALBURQUERQUE et al. 2002). Feltehetően az S-allélváltozatok száma kajszinál is több. A hazai kajszifajták S-allél vizsgálata molekuláris markerek segítségével már elkezdődött. Megállapítást nyert, hogy az "óriás" fajtakör tagjainak S-genotípusa megegyező (HALÁSZ et al. 2004; PEDRYC et al. 2005). Az S-RN-áz fehérje- és az azt kódoló gén DNS-szintű vizsgálatával számos hazai fajta S-alléljainak azonosításában értek el eredményeket.

A **meggy** (*Prunus cerasus* L.) inkompatibilitási rendszerét bonyolulttá teszi, hogy tetraploid faj, mely a cseresznye és a csepleszmeggy fajok közti hibridizációból keletkezett (OLDEN és NYBOM 1968). Az (ön)inkompatibilitás működéséről meggyenél semmi biztosat nem tudunk. Feltevések szerint a diploid, heteroallélikus pollen kompatibilis az olyan bibeszálban, mely a pollen egyik, vagy mindkét allélját hordozza (LEWIS és MODLIBOWSKA 1942). Annyi bizonyos, hogy meggyenél a cseresznyében előforduló allélok közül megtaláltak néhányat és leírtak új, a csepleszmeggyenél előforduló allélokat (TOBUTT et al. 2004).

Almánál az inkompatibilitás kutatása nagy múltra tekint vissza. KOBEL et al. (1939) 11 S-allélt azonosított hagyományos termékenyülési módszerek segítségével. BROOThAERTS et al. (1995) alma S-RN-ázok szekvenciáját határozták meg és tisztázták szerepüket a termékenyülésben. A számos párhuzamosan folyó vizsgálat az S-allél nomenklatúrában, fajták genotípusának meghatározásában problémákat okozott. BROOThAERTS (2003) mindezekből egységes rendszert alkotott, mely alapján 22-24 S-allél fordult elő az almafajtákban; a legtöbb ismert fajta genotípusát BOŠKOVIĆ és TOBUTT (1999) közölte.

Körténél (*Pyrus communis* L.) a fajták közti kölcsönös inkompatibilitás nem túl gyakori jelenség. Molekuláris technikával eddig tizenkétféle S-allélt mutattak ki (ZUCCHERELLI et al. 2002, ZISOVICH et al. 2004), az ismert genotípusú fajták száma korlátozott. Sokkal több információ áll rendelkezésre a japán körték (nashi-k) termékenyüléséről, melyből a Rosaceae család termékenyülésének molekuláris genetikai kutatása elindult (SASSA et al. 1992). TAKASAKI et al. (2004) szerint ma mintegy negyven japán körtefajta S-allél összetételét írták le és eddig kilenc allél létezéséről tudunk.

A **szilva** (*Prunus domestica* L.) termékenyülésének molekuláris genetikája még szintén feltáratlan, ugyanis ez a faj hexaploid: az allélok kölcsönhatása bonyolultabb, mint diploid fajok esetében. A témában a közeljövőben várhatók új tudományos eredmények (SUTHERLAND szem. közl.).

Őszibarackfajták S-allél összetételét még nem vizsgálták, valószínűleg azért, mert a termesztett fajták jórészt öntermékenyek.

Itt kell megemlíteni a **japán szilva** (*Prunus salicina* Lindl.) és **japán kajszi** (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.) körében végzett részletes molekuláris genetikai kutatásokat, melyekkel elsősorban japán kutatók foglalkoznak (BEPPU et al. 2003).

USHIJIMA et al. (1998) alma, japán körte, mandula és cseresznye S-RN-áz szekvenciákat hasonlítottak össze és nagymértékű hasonlóságot tapasztaltak a különböző *Prunus* fajok S-allél-szekvenciái között, melyek jól elkülönültek az almatermésű fajok hasonló alléljeitől.

2.7. A cseresznye termékenyülése, S-allél rendszere

A cseresznye önmeddősége (ön-inkompatibilitása) és a fajták közötti kölcsönös meddősége (kölcsönös inkompatibilitása) régóta ismert (GARDNER 1914; KOBEL és STEINEGGER 1933; CRANE és BROWN 1937). CRANE és LAWRENCE (1929) ezen jelenségeket egy számos allélváltozattal rendelkező, ún. S-lókusznak tulajdonították. Az azonos

S-allélváltozatot hordozó fajták egymást nem termékenyítik és egyazon inkompatibilitási csoportba tartoznak.

A cseresznye kompatibilitásának kérdéseit a világ különböző részein az 1990-es évek végéig elsősorban hagyományos teszt-keresztezésekkel vizsgálták.

A cseresznye termékenyülésének tanulmányozói számára alapmű MATTHEWS és DOW (1969) munkája, melyben teszt-keresztezésekre alapozva mintegy 160 fajta S-genotípusát közölték. Hat S-allélt különböztettek meg és a fajtákat 10 inkompatibilitási csoportba sorolták. Ezen felül az 'O' csoportba az addig ismeretlen S-genotípusú fajták kerültek, melyek minden más fajtát termékenyítő "univerzális pollenadók".

Az 1970-es évek elejéig minden cseresznyefajta önmeddő volt és a más fajtákkal való kölcsönös inkompatibilitásuk igen gyakran jelentkezett (CRANE és BROWN 1937). Az önmeddőség genetikai gátját 1954-ben törték át, amikor az angol John Innes intézetben öntermékeny magoncokat sikerült előállítani. A keresztezések egy részét röntgensugárral kezelt pollennel végezték, más részüknél öntermékenyítéstől vártak spontán mutációt (LEWIS és CROWE 1954). Ebből a nemesítési programból három fajtát emeltek ki, melyeket világszerte felhasználtak a különböző cseresznyenemesítési programokban, így hazánkban is. A JI 2420 és JI 2434 fajták az 'Emperor Francis' (S_3S_4) x 'Napoleon' (S_3S_4 , röntgensugárzással kezelt pollen) keresztezésből származnak. A JI 2538 a 'Merton 42' ('Bigarreau Schrecken' S_1S_3 x 'Governor Wood' S_3S_6) öntermékenyítéséből keletkezett (MATTHEWS 1970). A JI 2420 fajtánál az öntermékenységet az S_4 allél mutációjából ered, amely a pollenkomponens funkciójának sérülését okozta (LEWIS és CROWE 1954; MATTHEWS 1970), genotípusa S_4S_4' (BOŠKOVIĆ et al. 2000b, 2000c). (A pollenkomponens-génben mutációt szenvedett öntermékeny allélokat a fölérjük tett vesszővel jelzik, mint pl. S_3' , S_4'). A JI 2434 fajtánál az S_3 allél

szenvedett

mutációt.

Két különböző klónja terjedt el, az east mallingi klón ($S_3'S_4$) és az ahrensburgi (S_3S_3' vagy $S_3S_3^0$ - ahol a 0 elvesztett S-RN-áz aktivitást és pollen-funkciót jelöl) (BOŠKOVIĆ et al. 2000). A JI 2538 genotípusa S_1S_3' vagy $S_1'S_3$ (SCHMIDT et al. 1999). Hazánkban Brózik Sándor is a John Innes intézetből kapott öntermékeny fajtákat, 'Cherry Self Fertile 45' és 'Cherry Self Fertile 46' néven, melyeket cseresznyenemesítési programjában felhasznált.

Az első öntermékeny cseresznyefajta a 'Stella' volt (LAPINS 1971), melyet Summerlandben, Kanadában állítottak elő a JI 2420 felhasználásával. Ezután újabb öntermékeny fajták születtek a világ különböző nemesítői műhelyeiben, közülük legismertebbek a 'Lapins', 'Sunburst' (LANE és SCHMIDT 1984), 'New Star' (LANE és

SANSAVINI 1988), 'Sweetheart'. Közülük eddig a 'Stella' fajtát használták fel leginkább öntermékeny fajták előállítására.

A csonthéjas gyümölcsfajok között a cseresznye volt az első, melynél a termékenyülést szabályozó genetikai tényezőket molekuláris szinten vizsgálták és érték el eredményeket.

1996-ban BOŠKOVIĆ és TOBUTT igazolta, hogy a cseresznye S-allélok termékei bibeszálban termelődő ribonukleáz fehérjék, az ún. S-RN-ázok. A bibeszálból izolált S-RN-ázok vizsgálatával újabb S-allélokat és inkompatibilitási csoportokat fedeztek fel (BOŠKOVIĆ et al. 1997a). BOŠKOVIĆ és TOBUTT (2001) a MATTHEWS és DOW (1969) munkájában található fajták genotípusát S-ribonukleázok vizsgálatával újra tesztelte, néhány fajta esetében módosította és a listát új fajtákkal egészítette ki.

Mivel az S-ribonukleázok vizsgálatához a virág (bibeszál) szükséges, a kutatók olyan módszereket próbáltak ki, melyek segítségével az S-allélok vegetatív szövetekből is kimutathatók. GRANGER (1996) kapcsoltságot fedezett fel a glutamát-oxaloacetát-transzamináz (GOT), az izocitrát-dehidrogenáz (IDH) izoenzimek, valamint az S-lókusz között. BOŠKOVIĆ et al. (2000a) ezzel ellentétben úgy találta, hogy egy cseresznye utódpopulációban az S-genotípus és a *Got-1*, valamint *Idh-1* lókuszok hasadása nem volt azonos - tehát ezek az izoenzimek nem kapcsolnak az S-lókusszal. A fenti szerzők azonban kapcsoltságot találtak az észteráz egyik izoenzimje (*Est-5*) és az S-lókusz között, mely alapján célzott keresztezésekkel és izoenzim vizsgálatokkal az S-genotípusra következtetni lehet. A DNS-szintű vizsgálatok biztató eredményeinek megjelenését követően az izoenzim-vizsgálatok nem folytatódtak.

A cseresznye termékenyülésének DNS-szintű tanulmányozása az ezredforduló előtt indult meg. TAO et al. (1999), WIERSMA et al. (2001) és SONNEVELD et al. (2003) az S-RN-áz két polimorf intron régiójának (1. és 2. intron) felszaporításához különféle konszenzus primerpárokat terveztek és az intronok hosszúságbeli különbsége alapján bizonyos S-allélokat elkülönítettek. SONNEVELD et al. (2001, 2003) allélspecifikus primereket tervezett, melyek egy-egy konkrét S-allélváltozatot detektálnak, így alkalmasak a konszenzus primerek felhasználása után megalkotott, az adott fajta S-genotípusára vonatkozó hipotézisek megerősítésére.

Magyarországon a CRANE és LAWRENCE (1929) által leírt S-allélokra vonatkozó ismereteket MALIGA (1944) is idézte és felismerte azok jelentőségét. NYÉKI (1989) megállapította néhány cseresznyefajta S-allél összetételét.

A világ kutatóintézeteiben párhuzamosan folyó S-allél analízisek eredményeit rendszeresen összesítik. A legutóbbi összesítés szerint (TOBUTT et al. 2005) jelenleg 13 S-allélváltozat ismert a termesztett cseresznyénél : S_1 - S_{16} , melyből $S_3=S_8$ (SONNEVELD et al.

2001), $S_5=S_{15}$ (TOBUTT et al. 2001) és $S_7=S_{11}$ (SONNEVELD et al. 2003). A fajták 26 inkompatibilitási csoportba sorolhatók, valamint továbbra is létezik egy univerzális termékenyítőket tartalmazó "O" és az öntermékenyeket tartalmazó "SC" csoport.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

A kísérletek tárgyát államilag elismert fajták, állami elismerésre bejelentett fajtajelöltek képezték, valamint olyan tételek (nemesítésből származó hibridek, régi fajták, stb.), melyek a nemesítők számára fontosak (**2. táblázat**). A 2003. évi LII. törvény szerint a növényfajta olyan növénycsoport, „amely nemesítői tevékenység eredményeként jött létre”. SIMON (1968) meghatározása szerint a fajta a természetes fajokból nemesítéssel előállított kultúrváltozat (cultivar). A fenti fogalommeghatározásoknak így megfelelünk, ha a dolgozat további részeiben az egyszerűség kedvéért minden vizsgált növénytetelt egységesen a "fajta" fogalommal illetjük. Meg kell említeni, hogy a gazdasági értelmezés szerint egy nemesítési végtermék akkor tekinthető fajtának, ha piaci és termesztési értéke megfelel a gazdasági követelményeknek (DIBUZ és SOLTÉSZ 1998). A vizsgált fajták közül ilyen értelemben a 'Trusenszkaja 2' és 'Cherry Self Fertile 46' inkább nemesítési alapanyagoknak tekinthetők.

A legtöbb fajtajelölt nemesítői jelzéssel és előzetes fajtanevvel is rendelkezik, a teljesség kedvéért a nemesítői jelzést a **2. táblázatban** még feltüntetjük, a továbbiakban azonban - a táblázatban zárójelben szereplő - előzetes fajtaneveket használjuk.

2. táblázat: A vizsgált cseresznyefajták, fajtajelöltek és hibridek és származásuk

Fajta neve	Anyai szülő	Apai szülő	A szülőkre vonatkozó irodalmi forrás
Államilag elismert fajták:			
Alex	Van	Cherry Self Fertile 46	Brózik és Apostol (2000)
Germersdorfi 3	a német Schneiders Späte Knorpelkirsche fajta klónjának vélt, szülei ismeretlenek		Brózik és Apostol (2000)
Hedelfingeni óriás	a német Hedelfingen fajtával azonosnak vélt, szülei ismeretlenek		Brózik és Apostol (2000)
Katalin	Germersdorfi óriás	Podjebrad	Brózik és Apostol (2000)
Kavics	Germersdorfi óriás	Budakalászi helyi fekete	Brózik és Apostol (2000)
Linda	Hedelfingeni óriás	Germersdorfi óriás	Brózik és Apostol (2000)
Margit	Germersdorfi óriás	ismeretlen (szabadbeporzás)	Brózik és Apostol (2000)
Münchebergi korai	Flamentiner(?)	Márki korai	Brózik és Apostol (2000)
Rita	Trusenszkaja 2	H 2	Brózik és Apostol (2000)
Solymári gömbölyű	ismeretlen, solymári tájszelekció		Apostol (2003)
Sunburst	Van	Stella	Bargioni (1998)
Szomolyai fekete	ismeretlen, tájszelekció az Egri fekete fajtakörből		-
Valerij Cskalov	Rozovaja	ismeretlen (szabadbeporzás)	Apostol (2003)
Vera	Ljana (Trusenszkaja 6)	Van	Brózik és Apostol (2000)

Fajta neve	Anyai szülő	Apai szülő	A szülőkre vonatkozó irodalmi forrás
Fajtajelöltek (bejelentő: Érdi Gyümölcs- és Dísznövénytermesztési Kutató-Fejlesztő Kht., Budapest)			
III-42/114 (Carmen)	Sárga Dragán	H 203	Brózik és Apostol (2000)
IV-3/41 (Anita)	Trusenszkaja 2	H 3	Brózik és Apostol (2000)
IV-6/5 (Péter)	Bigarreau Burlat	Stella	Brózik és Apostol (2000)
IV-6/12 (Sándor)	Bigarreau Burlat	Stella	Brózik és Apostol (2000)
IV-6/39 (Pál)	Bigarreau Burlat	Stella	Brózik és Apostol (2000)
IV-13/20 (Aida)	Moldvai fekete	H 236	Brózik és Apostol (2000)
IV-13/51 (Tünde)	Sárga Dragán	Bigarreau Burlat	Brózik és Apostol (2000)
Krupnoplodnaja	ismeretlen	ismeretlen	-
Stella	Lambert	JI 2420	Bargioni (1998)
Egyéb tételek			
IV-5/5	Trusenszkaja 2	H 1	Apostol (szem. közl.)
IV-6/66	Bigarreau Burlat	Stella	Brózik és Apostol (2000)
IV-6/240	ismeretlen	ismeretlen	-
IV-13/120	Sárga Dragán	Bigarreau Burlat	Apostol (szem. közl.)
Badacsonyi óriás	ismeretlen, a Germersdorfi óriás fajtával azonosítják		Faluba (1982)
Botond	709. törzsfa, Solymár	ismeretlen (szabadbeporzás)	Apostol (2003)
Cherry Self Fertile 46	azonosnak tekintik a JI 2420 klónnal		Apostol (2003)
Germersdorfi 1	a német Schneiders Späte Knorpelkirsche fajta klónjának vélt, szülei ismeretlenek		Brózik és Apostol (2000)
Magyar porc	ismeretlen, a Germersdorfi óriás fajtával azonosítják		Faluba (1982)
Trusenszkaja 2	ismeretlen	ismeretlen	-

3.1. Szabadföldi teszt-keresztezések

A mesterséges megporzási kísérleteket az Érdi Gyümölcs- és Dísznövénytermesztési Kutató-Fejlesztő Kht. Érd-Elvira majori telepén állítottuk be. Az ültetvényekben a napfényes órák száma átlagosan évi 1950 óra, az évi középhőmérséklet 9,9-10 °C, a tenyészidőszak átlaghőmérséklete 16,7-16,9 °C, az évi csapadékmennyiség 550-570 mm. A talaj mészlepedékes csernozjom, melynek összes mésztartalma 5%, humusztartalma 2,3-2,5% (AMBRÓZY és KOZMA 1990). A virágzáskori napi középhőmérséklet, napi minimum és maximum hőmérséklet adatokat a kísérleti telep meteorológiai állomása rögzítette (5. melléklet).

Fajtánként egy-négy fán végeztük a kísérleteket, melyeket 1993-95 között telepítettek. A cseresznyefák sajmeggy alanyon, 8 x 5 m, ill. 7 x 5 m sor- és tőtávolságra helyezkednek el.

3.1.1. Öntermékenyülési vizsgálatok

A kísérleteket 1999 és 2001 években végeztük. A vizsgált fajták (hibridek): 'Sándor', 'Pál', IV-6/66, IV-6/240, 'Alex', 'Stella'. Származásukat a 2. táblázat tartalmazza.

Az elvégzett kezelések az alábbiak voltak BRÓZIK (1962) szerint:

Szabadtermékenyülés

Izolált-megporzatlan virágok (autogámia)

Saját virágporral megporzott virágok (geitonogámia)

Szabadtermékenyülés: virágzáskor a koronában a négy égtáj irányában ág-szakaszokat jelöltünk ki és teljes virágzásban megszámoltuk rajtuk a virágokat (fajtánként átlagosan 100-200 virágot).

Az izolált-megporzatlan kezelésnél fehérbimbós ágakat izoláltunk pergamen zacskók felhasználásával. Kombinációként átlagosan 100-100 bimbót izoláltunk, az esetleg már kinyílt virágokat az izolátorokból eltávolítottuk. Amikor az izolátorokban a virágok kinyíltak, megszámoltuk őket és az izolátort visszahelyeztük.

A saját virágporral való megporzásnál az izolálást a fent leírtak szerint végeztük. Amikor a virágok kinyíltak és a bibék fogadóképes állapotukba kerültek, elvégeztük a megporzást. Az izolátor zacskón belül levő, frissen felnyílt portokokat tartalmazó virágok közül néhányat

leszedtünk, melyeket az izolátoron belüli többi virághoz érintve megporoztuk azokat (geitonogámia). A megporzott virágokat megszámloltuk és az izolátort visszahelyeztük.

Sziromhullást követően az izolált-megporzatlan és saját virággal megporzott virágokról az izolátorokat eltávolítottuk.

A kötődött gyümölcsöket mindhárom kezelésnél az adott fajta teljes érési idejében számloltuk meg. A megporzott virágok és kötődött gyümölcsök darabszámából határoztuk meg a kötődött gyümölcsök %-os arányát.

A hőmérséklet adatokat az Érdi Gyümölcs- és Dísznövénytermesztési Kutató-Fejlesztő Kht. kísérleti területén elhelyezett meteorológiai mérőműszerei szolgáltatták (**5. melléklet**).

Az öntermékenység és szabadtermékenyülés mértékének megállapítására az alábbi skálákat használtuk:

• **öntermékenyülés izolált-megporzatlan virágok esetén (NYÉKI 1989):**

1 teljesen önmeddő	0%
2 önmeddő	0,1-1%
3 részben öntermékenyülő	1,1-10%
4 öntermékenyülő	10,1-20%
5 igen nagy mértékben öntermékenyülő	>20%

• **szabadtermékenyülés képessége (BRÓZIK és NYÉKI 1980):**

1 kicsi	<10%
2 közepes	10,1-20%
3 nagy	20,1-30%
4 igen nagy	>30%

Az évek, kezelések és fajták termékenyülésre gyakorolt hatását, valamint ezen tényezők kölcsönhatását többtényezős teljes véletlen elrendezésű variancia-analízissel vizsgáltuk. Egytényezős teljes véletlen elrendezésű variancia-analízissel fajtákon *belül* a különféle megporzási módok közti különbségeket elemeztük.

Az öntermékenyülés szabadtermékenyülést követő termés-kötődésre gyakorolt hatását egyváltozós lineáris regresszió-analízissel vizsgáltuk. A statisztikai elemzéseket a Statgraphics 5.1 program segítségével végeztük el.

3.1.2. Idegentermékenyülési vizsgálatok

A mesterséges megporzási kísérleteket 1999-2003 között állítottuk be 27 fajtakombinációban. A vizsgált fajtakombinációk az alábbiak voltak:

Anyai szülők	Apai szülők
‘Aida’	‘Sándor’, IV-6/66, IV-6/240
‘Rita’	‘Sándor’, IV-6/66, IV-6/240
‘Vera’	‘Sándor’, IV-6/66, IV-6/240
‘Carmen’	‘Alex’, ‘Katalin’, ‘Linda’, ‘Stella’, ‘Sunburst’
‘Germersdorfi 3’	‘Alex’, ‘Katalin’, ‘Linda’, ‘Stella’, ‘Sunburst’
‘Kavics’	‘Alex’, ‘Carmen’ ‘Katalin’, ‘Linda’, ‘Sunburst’
‘Margit’	‘Alex’, ‘Katalin’, ‘Stella’

A fajtapárok tagjait úgy választottuk ki, hogy azok virágzási ideje - irodalmi adatok alapján - átfedi egymást (**3. táblázat**).

A fajták virágzáskezdetének, fővirágzásának és virágzás végének időpontjait rögzítettük (**5. melléklet**). Virágzáskezdetnek azt a napot vettük, amikor a virágbimbók 1-5%-a kinyílt, fővirágzásnak, amikor 50-70%-a és virágzás végének, amikor a virágok 95-100%-a kinyílt (NYÉKI 1989).

3. táblázat: Cseresznyefajták virágzási- és érési ideje, gyümölcsmérete

Fajta	Virágzási időcsoport	Érési idő (hónap, dekád)	Gyümölcs-méret (g)	Forrás
IV-6/66	közép	VI. 1.	6-7	Apostol és Brózik 1998
IV-6/240	középkorai	V. 3.	3-3,5	Apostol és Brózik 1998; Brózik szem. közl.
Aida	középkésői	VI. 2.	7-9	Brózik és Apostol (2000)
Alex	közép	VII. 1.	7-8	Brózik és Apostol (2000)
Carmen	késői	VI. 1-2.	8-11	Brózik és Apostol (2000)
Germersdorfi 3	késői	VI. 3.	7-9(-11)	Brózik és Apostol (2000)
Katalin	középkésői	VI. 3.	8-10	Brózik és Apostol (2000)
Kavics	közép	VI. 3.	6-7	Brózik és Apostol (2000)
Linda	középkésői	VI. 3.	7-9	Brózik és Apostol (2000)
Margit	középkésői	VI. 2.	6-8	Brózik és Apostol (2000)
Pál	középkorai	VI. 2-3.	7-9	Brózik és Apostol (2000)
Rita	középkorai	V. 2.	5-6	Brózik és Apostol (2000)
Sándor	korai	V. 3 - VI. 1.	4	Brózik és Apostol (2000)
Sunburst	késői	VI. 3.- VII. 1.	8-10	Brózik és Apostol (2000)
Stella	késői	VI. 3.	5-7	Brózik és Apostol (2000)
Vera	középkorai	VI. 2.	7-8	Brózik és Apostol (2000)

2003-ban a PCR-technikával meghatározott S-allélok működését a gyakorlatban szabadföldi idegentermékenyülési vizsgálatokkal 36 kombináció esetén ellenőriztük. A vizsgálatba bevont fajták (mindegyik anyai és apai partnerként is szerepelt):

III-42/114 ('Carmen'), IV-6/240, H 264 ('Botond'), 'Germersdorfi 3', 'Hedelfingeni óriás', 'Katalin', 'Krupnoplodnaja', 'Linda', 'Margit', 'Rita', 'Van', 'Vera'.

A fajták megporzandó virágait nem kasztráltuk, mert azok önmeddőek.

A vizsgált fajták eredetét a 2. **táblázat** tartalmazza.

A koronában 1-2 m magasságban a négy égtáj irányában fehérbimbós ágakat izoláltunk pergamen zacskók felhasználásával. Kombinációnként átlagosan 100-100 bimbót izoláltunk, ezt 2-7 izolátor felhelyezésével értük el. A kinyílt virágokat előzetesen mindig eltávolítottuk.

A virágpor nyeréséhez a leendő megporzó fajtákról fehérbimbós ágakat szedtünk. Néhány kombinációban – a virágzási idők közti eltérések miatt - szükség volt zárt bimbós ágak begyűjtésére, ezeket vízbe állítva egy napig szobahőmérsékleten hajtattuk. A bimbókból a portokokat kézzel kinyertük és 48 órán át szobahőmérsékleten, fénytől védve állni hagytuk. 48 óra elteltével a portokok felrepedtek. A portokokat üvegbottal megtörtük, hogy az összes pollen kiszabaduljon belőlük, majd a virágport felhasználásig 4 °C-os hűtőbe helyeztük.

Amikor a megporzandó fajtán a virágok az izolátorokban kinyíltak és a bibék a pollent fogadni tudták, elvégeztük a megporzást. Az izolátorokból a bimbókat eltávolítottuk, hogy csak a kinyílt virágok maradjanak. A virágport fogpiszkáló segítségével vittük fel a bibék felületére. A megporzott virágokat megszámloltuk, majd az izolátorokat visszahelyeztük. Sziromhullást követően az izolátorokat eltávolítottuk. A kötődött gyümölcsöket az adott fajta teljes érési idejében számloltuk meg.

A megporzott virágok és kötődött gyümölcsök darabszámából kombinációnként, azon belül izolátoronként meghatároztuk a kötődött gyümölcsök %-át. Kombinációnként 2-5 év adatait összesítettük.

A fajtapárokat gyümölcskötődési % alapján ezt követően két szempont szerint csoportosítottuk. NYÉKI és SZABÓ (1995) által kidolgozott rendszer alapján meghatároztuk a kötődés alapján inkompatibilis kombinációkat, amely szerint

Inkompatibilis kombináció:	kötődés 0-1%
Részen inkompatibilis kombináció:	kötődés 1,1-5%
Kompatibilis kombináció:	nagyobb, mint 5%

Cseresznyeültetvényekben a 20 t/ha termésátlag jövedelmező termést biztosít a termesztőknek. Az ehhez tartozó fánként szükséges gyümölcskötődési határértéket 15%-ban állapítottuk meg és a NYÉKI és SZABÓ (1995) rendszere alapján kompatibilis kombinációkat 15% alatti terméskötődésű - nem gazdaságos - és 15% feletti - gazdaságosan termeszthető - csoportokra bontottuk. A 15%-os értéket egy félintenzív ültetvény 20 t/ha termésátlag eléréséhez fánként szükséges termésének és a cseresznye átlagos virágsűrűségének adataiból határoztuk meg (DRUART 1996 cit. SZABÓ 2002; SIMON 1999), a vizsgált fajták gyümölcsméretét átlagosan 7 g-nak vettük (BRÓZIK és APOSTOL 2000).

3.2. Pollentömlő-növekedés

3.2.1. *In vivo* pollentömlő-növekedés

A pollentömlő-növekedést *in vivo* körülmények között három vizsgálati évben (2000, 2001, 2002) tanulmányoztuk. A vizsgálat tárgyát képező fajtakombinációk:

‘Margit’ x ‘Alex’ és ‘Germersdorfi 3’ x ‘Alex’.

Mesterséges megporzás:

A ‘Margit’ és ‘Germersdorfi 3’ fajtákat a szabadföldi idegentermékenyülési vizsgálatoknál leírt folyamatot követve az ‘Alex’ fajttal megporoztuk, kombinációként kb. 1500 virágot.

A megporzást követően az izolátor zacskókat visszahelyeztük.

Mintagyűjtés:

A megporzott és izolált virágokból a megporzást követő 24, 48, 72, 96 és 120 óra múlva (1-5 nap) kombinációként 2x10 virágot gyűjtöttünk be. A virágokat 70%-os etil-alkohol - propionsav - formaldehid 8:1:1 térfogatarányú fixáló oldatot (FPA oldat) tartalmazó fiolákba szedtük, kocsánnyal együtt. A fixáló oldatban levő virágokat 4 °C-on tároltuk.

Szövetteni vizsgálatok:

A virágok előkészítése és a szövetteni vizsgálatok PREIL (1970) módszere alapján történtek az alábbiak szerint:

A virágokat először folyó csapvízzel 1 órán keresztül (1dl/perc vízcseré) tisztítottuk meg a fixáló oldattól. A virágok ezt követően 18 óra hosszat 8 M NaOH oldatban álltak, hogy a

szövetek "meglágyuljanak". Végül a tömény lúgoldatot folyóvízzel mostuk le 6 órán keresztül. A pollentömlők megfestéséhez a virágokat legalább 24 órára 0,1% anilinkék és 0,1 N K_3PO_4 oldatba helyeztük.

A mikroszkópos vizsgálatokhoz a termőt a virágból kipreparáltuk. A bibeszálat a magházról leválasztottuk és egy csepp glicerín kíséretében a tárgylemezre helyeztük. A bibeszálat a fedőlemez ráhelyezésekor enyhén szétnyomtuk (Quetsch preparátum). A pollentömlőket Fluoval típusú mikroszkóp segítségével fluoreszcens üzemmódban tanulmányoztuk. A használt nagyítás 100,8 illetve 252-szeres volt. Az UV fényszűrő BG 12 (334-509nm).

A bibén kihajtó pollenek és a bibeszál felső, középső és alsó harmadában található pollentömlők számát rögzítettük minden egyes mintánál (2 x 10 db).

Adatok feldolgozása, értékelése:

Az azonos időpontban begyűjtött minták adataiból átlagokat képeztünk. A pollentömlők ilyen módon kapott pollentömlő átlag darabszámát a bibén csírázó pollenszemek százalékában fejeztük ki. A pollentömlő-növekedés dinamikájának tanulmányozásához az egyes bibeszálrészekben pollentömlőt tartalmazó virágok arányát mintánként a begyűjtött virágok számának százalékaként fejeztük ki.

A pollentömlő-növekedés fajták szerinti különbségeit varianciaanalízis segítségével értékeltük. A független minták egyváltozós összehasonlítását a Ministat 3.2. statisztikai program felhasználásával valósítottuk meg (VARGHA 2000). Mivel az elméleti szórások között szignifikáns különbség volt, a varianciaanalízishez Welch-féle d-próbát használtunk. A kétváltozós varianciaanalízis esetében a Statgraphics 5.1 programot használtuk.

3.2.2. In vitro pollentömlő-növekedés

Az *in vitro* pollentömlő-növekedést 2002-ben vizsgáltuk az alábbi kombinációkban:

‘Vera’ (S_1S_3) x ‘Van’ (S_1S_3) - S-allélok alapján inkompatibilis kombináció

‘Alex’ (S_3S_3) x ‘Van’ - S-allélok alapján részben kompatibilis kombináció

Az apai szülőként használt ‘Van’ fajta virágait fehér bimbós állapotban gyűjtöttük. A pollen kinyerése és a virágpor tárolása a 3.1.2. pontnál leírtak szerint történt.

A mesterséges megporzáshoz az anyai szülőként használt fajták virágait fehér bimbós állapotban gyűjtöttük (fajtánként 2 x 10 virágot). Az 'Alex' virágait - mivel öntermékeny fajta - kasztráltuk: csipesz segítségével eltávolítottuk a porzókat és a szíromleveleket (radikális kasztrálás). A mesterséges megporzást SCHMIDT és TIMMANN (1997) módszere szerint végeztük, a következők szerint:

A 'Vera' és 'Alex' virágait a begyűjtést (ill. kasztrálást) követően a kocsányuknál fogva 1%-os agar táptalajba szúrtuk és szobahőmérsékleten letakart Petri csészékben tartottuk. Egy nap elteltével a bibéken megjelentek a szekrétrumcseppek. Ekkor a 'Van' fajta pollenjével fogpiszkáló segítségével a virágokat egyesével megporoztuk, majd a Petri csészéket letakarva 48 órán át szobahőmérsékleten tartottuk. Kompatibilis kombinációnál ez az idő elég ahhoz, hogy a pollentömlő elérje a magházat. Ezt követően a virágokat - hasonlóan az *in vivo* megporzásnál leírtakhoz - FPA-oldatban fixáltuk. A szövettani vizsgálatok az *in vivo* pollentömlő-növekedésnél leírtak szerint történtek.

3.3. Termékenyülési vizsgálatok DNS-technikával

A DNS-technikára alapozott vizsgálatokat az East Malling Research kutatóintézet laboratóriumában 2003-ban végeztük .

3.3.1. A vizsgálat tárgyát képező növényanyag

A DNS-vizsgálatokba minden Magyarországon államilag elismert cseresznyefajtát, ideiglenes szaporításra engedélyezett fajtajelöltet és a nemesítő intézet által fontosnak tartott egyéb fajtát/hibridet bevontunk. Egyes fajtákat (Germersdorfi fajtakör, 'Hedelfingeni óriás') - annak ellenére, hogy azonos néven S-genotípusuk már leírásra került - kísérletbe állítottunk, mert előfordul, hogy különböző országokban azonos név alatt más fajtát (vagy a fajta más klónját) termesztnek. Az 'Alex', 'Aida', 'Péter' és 'Vera' S-genotípusát korábban már meghatározták (SONNEVELD et al. 2003), a teljesség kedvéért azonban bevontuk kísérleteinkbe.

A növényanyag az Érdi Gyümölcs- és Dísznövénytermesztési Kutató-Fejlesztő Kht. érdi telepéről származott: a termesztett fajták az intézet vírusmentes központi törzsültetvényéből, a fajtajelöltek és hibridek a fajta-összehasonlító kísérleti ültetvényekből kerültek begyűjtésre. A vizsgálatok céljára 2003. januárjában vesszőket gyűjtöttünk be. A kontroll fajtákat az angliai East Malling Research kutatóintézet bocsátotta rendelkezésünkre. A kiválasztott fajták

genotípusát már leírták (SONNEVELD et al. 2001, 2003; TOBUTT et al. 2001), a cseresznyében eddig leírt allélok mindegyike a kontroll fajtákban szerepel.

A kontroll fajtákat a **4. táblázat** tartalmazza. A kísérletbe vont fajták az alábbiak voltak (a fajták származása a **2. táblázatban** található):

‘Aida’, ‘Anita’, ‘Alex’, ‘Badacsonyi óriás’, ‘Botond’, ‘Carmen’, ‘Cherry Self Fertile 46’, ‘Germersdorfi 1’, ‘Germersdorfi 3’, ‘Hedelfingeni óriás’, ‘Katalin’, ‘Kavics’, ‘Krupnoplodnaja’, ‘Linda’, ‘Magyar porc’, ‘Margit’, ‘Münchebergi korai’, ‘Pál’, ‘Péter’, ‘Rita’, ‘Sándor’, ‘Solymári gömbölyű’, ‘Szomolyai fekete’, ‘Trusenszkaja 2’, ‘Tünde’, ‘Valerij Cskalov’, ‘Vera’, IV-5/5, IV-6/66, IV-6/240, IV-13/120.

4. táblázat: A DNS-vizsgálatokban felhasznált kontroll fajták és S-genotípusuk (SONNEVELD et al. 2003)

Fajta	Genotípus
Early Rivers	S_1S_2
Victor	S_2S_3
Lapins	S_1S_4'
Napoleon	S_3S_4
Late Black Bigarreau	S_4S_5
Colney	S_5S_6
Charger	S_1S_7
Inge	S_4S_9
Orleans 171	S_7S_{11}
Schneiders Späte Knorpelkirsche	S_3S_{12}
Noble	S_6S_{13}
Dikkeloen	S_5S_{14}

3.3.2. DNS-kivonás

A DNS kivonását a DOYLE és DOYLE (1987) által leírt CTAB miniprep módszernek SONNEVELD et al. (2001) általi módosításaival az alábbiak szerint végeztük:

A fajták vesszőiről fajtánként 1-1 rügyről (virág- vagy hajtásrügy) a rügypikkelyeket eltávolítottuk, a megtisztított rügyeket egyenként 1,5 ml-es Eppendorf-csőbe tettük és azonnal folyékony nitrogénbe téve lefagyasztottuk. A rügyeket egy törőpálca segítségével porrá őröltük. A DNS kinyeréséhez a mintákhoz az alábbi anyagokat adtuk:

- 750 µl kivonó puffer (mindvégig fagyott állapotban tartott mintákhoz; összetétele: 2% CTAB, 1,4 M NaCl, 20 mM EDTA, 100 mM Tris pH 8,0; 2%PVP 40, 1% merkaptotanol); inkubálás 3 percig 65 °C-on

- 750 µl 24:1 arányú kloroform: izoamil-alkohol elegy (jól összerázva), 10 perc centrifuga (130rpm). Felülúszót megtartjuk.

- 450 µl izopropanol (-20 °C-on tárolt), 5 perc centrifuga (130 rpm). A felülúszót eltávolítjuk.

- 500 µl 70%-os etanol (-20 °C-on tárolt), 5 perc centrifuga (130 rpm).

A felülúszót óvatosan leöntve a DNS az Eppendorf-cső alján maradt. A csöveket 2 órán át nyitva tartva szobahőmérsékleten szárítottuk. A DNS-t ezután 1µg/ml RN-áz A-t tartalmazó TE oldatban (pH 8) újra feloldottuk és 37 °C-on 30 percig inkubáltuk. Az így kapott DNS-mintákat -20 °C-on tároltuk.

3.3.3. PCR-reakció és gélelektroforézis konszenzus primerek használatával - 2. intron

PCR-reakció során DNS-célszekvenciákat (jelen esetben a 2. intron régiót) szaporítunk fel. A folyamat során a PCR-készülékben először a DNS-t denaturáljuk. Ezt követően a primerek a felszaporítani kívánt DNS-szakaszt közrefogó szekvenciákhoz tapadnak. A hőstabil DNS-polimeráz jelenlétében a primerek által közrefogott szakaszon a reakcióban jelen lévő nukleotidokból (dNTP) komplementer szakasz szintetizálódik. A fenti ciklus többszöri ismétlésével a kívánt célszekvencia felszaporodik, amely így kimutatható mennyiségben lesz jelen.

A PCR-reakcióban mintánként 20 ng DNS-hez 25µl térfogatú reakcióelegyet készítettünk. Kontrollként DNS helyett desztillált vizet (dH₂O) tartalmazó "vak" mintát is bevontunk. A reakcióelegy végső koncentrációja az alábbi volt (SONNEVELD et al. 2003):

1x PCR puffer (Qiagen; tartalmaz ismeretlen mennyiségű Tris-HCl-t, KCl-ot és (NH₄)₂SO₄-ot, valamint 15 mM MgCl₂-ot),

2 mM MgCl₂
0,25v% Q oldat (Qiagen)
0,2 mM dNTP
0,2 µM forward primer (forward: a DNS 5'→3' irányában) (PaConsII-F)
0,2 µM reverse primer (reverse: a DNS 3'→5' irányában) (PaConsII-R)
1,25 U Taq DNS polimeráz

A reakcióelegyet jégen állítottuk össze. A PCR-reakció PTC-200-as készülékben (MJ Research) az alábbi ciklusok szerint zajlott (SONNEVELD et al. 2003):

1. 2 min 94 °C
2. 10 sec 94 °C
3. 2 min 58 °C
4. 2 min 68 °C
5. a 2-4. lépést még kilenc alkalommal ismételve
6. 10 sec 94 °C
7. 2 min 58 °C
8. 2 min 68 °C(+10 sec alkalmanként)
9. a 6-8. lépést még 24 alkalommal ismételve

A PCR-termékeket ezt követően gélelektroforézis segítségével választottuk el. Az alkalmazott 1,3%-os agaróz gélek 20 cm szélesek és 25 cm hosszúak voltak. A gélek szélén 1 kb+ molekulaméret markert használtunk. A gélelektroforézis 60 V feszültségen folyt és a brómfenolkékkel jelölt front 16 h alatt érte el a gél alját. A géleket 0,5 µl/ml etidium-bromid oldatban festettük, majd ultraibolya transzilluminátor alatt fotókat készítettünk róluk.

3.3.4. PCR-reakció és gélelektroforézis konszenzus primerek használatával - 1. intron

Az 1. intron vizsgálatánál - a 2. intronnál leírtakkal megegyezően - 20 ng DNS-hez 25 µl térfogatú reakcióelegyet készítettünk. A reakcióelegy végső koncentrációja az alábbi volt (SONNEVELD et al. 2003):

1x PCR puffer (Qiagen; tartalmaz ismeretlen mennyiségű Tris-HCl-t, KCl-ot és (NH₄)₂SO₄-ot, valamint 15 mM MgCl₂-ot),
1 mM MgCl₂
0,2 mM dNTP
0,2 µM forward primer (PaConsI-F)
0,2 µM reverse primer (PaConsI-R)
0,625 U Taq DNS polimeráz

A PCR-reakció PTC-200-as készülékben (MJ Research) az alábbi ciklusok szerint zajlott (SONNEVELD et al. 2003):

1. 2 min 94 °C
2. 1 min 94 °C
3. 1 min 54 °C
4. 1 min 72 °C
5. a 2-4. lépést még 34 alkalommal ismételve
6. 5 min 72 °C

A PCR-reakciót követő gélelektroforézis alkalmával 2%-os agaróz géleket használtunk (méretük 20 x 25 cm). A gélek szélén 1 kb+ molekulaméret markert futtattunk. A gélelektroforézis 17 órán át 60 V feszültségen folyt. A géleket 0,5 µl/ml etidium-bromid oldatban festettük, majd a 2. intronnál leírt módon fotóztuk.

Az 1. és 2. intron analízis gélmintázatait a SONNEVELD et al. (2003) által megadott PCR-termékek méretei alapján értékeltük (**25. táblázat**).

3.3.5. PCR-reakció és gélelektroforézis allélspecifikus primerekkel

Mivel az allélspecifikus primerek pontosan az adott allél DNS-szekvenciájára illeszkednek, minden egyes allél esetében külön PCR-reakciót kellett beállítani különböző primerpárokkal és a hozzájuk tartozó "primer tapadási" hőmérsékletekkel. Ezt a vizsgálatot minden fajta esetében a cseresznyénél a kísérlet elvégzésekor rendelkezésre álló összes allélra ($S_1, S_2, S_3, S_4, S_5, S_6, S_7, S_9, S_{10}, S_{12}, S_{13}, S_{14}, S_{16}$) nézve elvégeztük.

A reakcióelegyek elkészítése és a PCR-készülék típusa megegyezik a konszenzus primereknél leírtakkal. A PCR-reakció ellenőrzéséhez belső kontrollként egy olyan primer párt használtunk, mely olyan szekvenciát szaporít fel, mely minden genotípusban megtalálható (Pal primerek). A reakcióelegy összetétele és végső koncentrációja az alábbiak szerint alakult (SONNEVELD et al. 2001):

- 1x PCR puffer (Life Technologies)
- 2,5 mM $MgCl_2$
- 0,2 mM dNTP
- 0,1 µM forward primer
- 0,1 µM reverse primer
- 0,1 µM Pal forward primer (Pa-F₃)
- 0,1 µM Pal reverse primer (Pa-R₄)
- 0,625 U Taq DNS-polimeráz

A PCR-reakció ciklusainak száma (SONNEVELD et al. 2001) alapján:

1. 3 min 94 °C
2. 30 sec 94 °C
3. 30 sec tapadási hőmérséklet
4. 1 min 72 °C
5. a 2-4. lépést még 34 alkalommal ismételve
6. 5 min 72 °C

A PCR-termékeket elektroforézis segítségével választottuk el 1,5%-os agaróz gélen, 90 V-on és 1h alatt. A gélek szélén 1 kb+ molekulaméret markert használtunk. A géleket 0,5 µl/ml etidium-bromid oldatban festettük, majd ultraibolya transzilluminátor alatt fotókat készítettünk.

A PCR-reakciókban felhasznált primerek nukleotid-szekvenciáját és az allélspecifikus primerekhez tartozó tapadási hőmérsékleteket SONNEVELD et al. (2001 és 2003) alapján a **3. és 4. mellékletben** közöljük.

4. EREDMÉNYEK

4.1. Öntermékenyülési vizsgálatok

Munkánk során néhány hazai nemesítésű cseresznyefajta öntermékenyülésének mértékét kívántuk meghatározni szabadföldi mesterséges megporzási kísérletekkel. A vizsgált fajták többségének apai szülője a 'Stella' öntermékeny fajta, melytől ezt a tulajdonságot örökölhették. A IV-6/240 hibrid szüleit nem ismerjük; a nemesítők megfigyelései alapján öntermékenynek mutatkozott, amit szükséges volt megvizsgálni. Emellett ellenőrizni kívántuk a hazánkban a termesztésbe került 'Alex' és 'Stella' fajták öntermékenyülésének mértékét is. Követni kívántuk az öntermékeny fajták szabadtermékenyülését, autogám és geitonogám megporzást követő gyümölcskötődésének alakulását, ezek egymáshoz való viszonyát. A vizsgált évek és megporzási módok terméskötődési eredményeit az 5. táblázatban mutatjuk be.

5. táblázat: Cseresznyefajták különböző megporzási (megporzódási) módokat követő terméskötődése 1999-ben és 2001-ben

Fajta	Év	Terméskötődés (%)		
		Szabad-termékenyülés	Autogám megporzás	Geitonogám megporzás
IV-6/66	1999	45,1	57,5	52,4
	2001	44,4	30,4	59,6
IV-6/240	1999	13,9	0,0	0,0
	2001	27,3	3,3	0,0
Alex	1999	62,1	24,5	57,0
	2001	38,8	10,4	65,7
Pál	1999	52,9	4,5	56,6
	2001	14,2	19,8	34,4
Sándor	1999	59,5	22,2	71,7
	2001	40,2	17,9	51,0
Stella	1999	43,8	36,1	75,1
	2001	32,2	15,9	18,2

A vizsgált fajták többsége mindkét vizsgálati évben 10% feletti terméskötődést adott mindkét öntermékenységet vizsgáló módszerrel (autogám és geitonogám megporzás). Egyedüli kivétel a IV-6/240 fajta volt, mely autogám megporzást követően 1999-ben 0,0%, 2001-ben 3,3% kötődést, geitonogám megporzást követően mindkét évben 0,0 % kötődést mutatott (5. ábra).



a)



b)



c)

5. ábra: A IV-6/240 fajta termékenyülése 2001-ben, a megporzást követő 25. napon
a) szabadtermékenyülés, b) autogám megporzás, c) geitonogám megporzás

1999-ben a szabadtermékenyülést követő legyengébb gyümölcskötődést a IV-6/240 fajtánál figyeltük meg (13,9%). A többi fajta kötődése ennél a kezelésnél 40% feletti volt, közülük a legnagyobb mértékű kötődést az 'Alex' fajtánál rögzítettük (62,1%). Izolált-megporzatlan kezelésnél a már említett IV-6/240 fajtán kívül a kötődés 4,5%-tól ('Pál') 57,5%-ig (IV-6/66) terjedt. Geitonogám megporzást követően a 0%-tól eltekintve (IV-6/240) a legkisebb - de a megporzási módhoz képest nagyon jó - gyümölcskötődés 52,4% (IV-6/66), a legnagyobb 71,7% ('Alex') volt.

Az egyes évjáratok virágzás alatti hőmérsékleti viszonyait és a vizsgált fajták virágzási idejét a **6. és a 7. táblázat** mutatja be.

1999-ben a vizsgált legkorábban virágzó fajták (IV-6/66, 'Sándor', IV-6/240) virágzáskezdetétől a legkésőbb virágzó 'Alex' virágzásának végéig 10 nap telt el.

A fajták fővirágzása alatti és az azt követő hőmérsékleti értékek (13,7-17,5 °C napi maximum) kedvezőek voltak a pollentömlő-növekedésre. A hőmérséklet napközben a virágok nektártermelésére és a méhjárás számára is kedvezően alakult. A fajták virágzási idejének egybeesése, az egyes napok hőmérsékletének hasonló alakulása miatt a vizsgált fajták

terméskötődésére közel azonos időjárási viszonyok hatottak. A terméskötődésben rejlő eltérések ezért a fajták közötti különbségekből erednek.

6. táblázat: A virágzási idő hőmérsékletének alakulása és a vizsgált fajták virágzási ideje 1999-ben

Dátum	Napi minimum	Napi maximum	Fajták virágzási ideje (K= virágzás kezdete, F=fővirágzás, V= virágzás vége)					
			IV-6/66	Sándor	IV-6/240	Stella	Pál	Alex
04.06.	5,9	17,2						
04.07.	6,3	17,5	K	K	K			
04.08.	5,4	16,2				K	K	
04.09.	4,5	15,9	F					
04.10.	5,2	16,4		F		F		K
04.11.	3,9	15,9			F		F	
04.12.	3,2	15,0	V					
04.13.	3,4	16,1		V		V		F
04.14.	2,6	14,2			V		V	
04.15.	2,5	13,9						
04.16.	2,3	13,7						V

2001-ben a virágzás elhúzódott, a virágzástartam a vizsgált fajtákra vonatkoztatva 21 nap volt. A ‘Sándor’, IV-6/240 és ‘Pál’ fajták virágzási ideje alatti hőmérsékleti értékek a termékenyülés számára nem kedveztek, virágzástartamuk 13, 12, ill. 10 napig tartott. Április 15-én a legalacsonyabb hőmérséklet -4,0 °C volt, amely a virágzás bármely stádiumában a virágok több mint 50%-ának elfagyását eredményezheti (SZABÓ 1997). Ehhez hozzájárul, hogy az izolátorokban mérhető hőmérséklet az izolátorokon kívül mért értéknél alacsonyabb.

A ‘Sándor’ fajtát fővirágzása után - a megporzásokat követően - érte a fagy, ezért a terméskötődés mértékét a fagy is csökkenthette. A többi fajta esetében a szemmel láthatóan fekete termőjű fagyott virágokat a mesterséges megporzás alkalmával eltávolítottuk és csak az ép virágokat poroztuk meg.

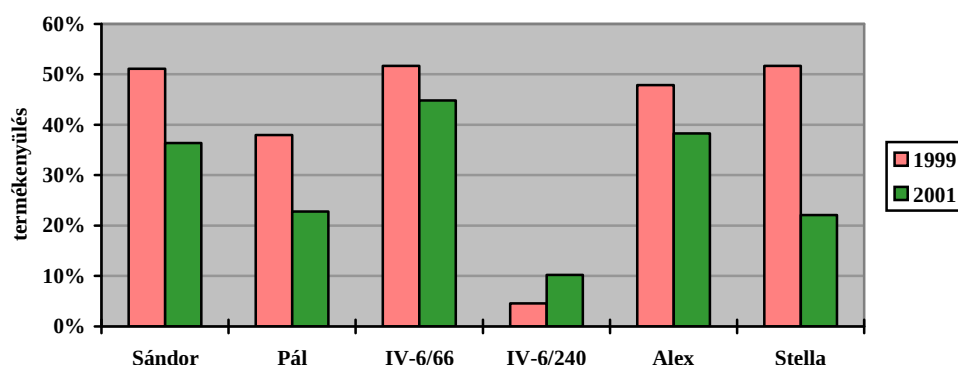
A később virágzó ‘Stella’, IV-6/66 és ‘Alex’ fajták termékenyülése számára kedvezőbb hőmérsékleti értékeket mértünk, a napi maximum 10-15 °C körül alakult.

A fentiek ellenére a fajták közötti kötődési különbségek nem mutatták az időjárás hatását. A ‘Sándor’ szabadtermékenyülése 2001-ben például az egyik legjobb volt (40,2%) és az öntermékenységet vizsgáló kísérletekben sem volt kisebb a kötődése a többi fajtához képest. A fajták közti kötődési különbségek az évjárat hatásával nem magyarázhatóak.

7. táblázat: A virágzási idő alatti hőmérséklet alakulása és a vizsgált fajták virágzási ideje 2001-ben

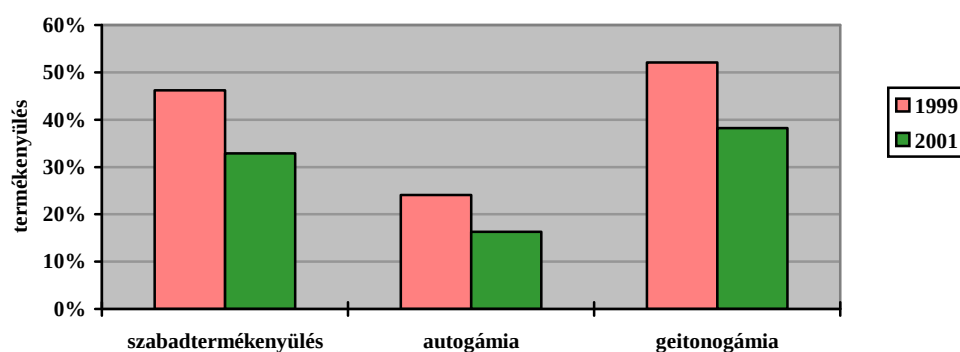
Dátum	Napi minimum	Napi maximum	Fajták virágzási ideje (K= virágzás kezdete, F=fővirágzás, V= virágzás vége)					
			Sándor	IV-6/240	Pál	Stella	IV-6/66	Alex
04.07.	0,5	18	K					
04.08.	5,5	14,3						
04.09.	4,3	6,3		K				
04.10.	4,3	8						
04.11.	4	14,5	F		K			
04.12.	3,8	16						
04.13.	-1	7,8						
04.14.	-2,5	7,8				K		
04.15.	-4	10		F			K	
04.16.	2,3	15			F			
04.17.	4,3	10						
04.18.	1	14,8						
04.19.	-0,7	16	V				F	K
04.20.	4,5	13,5		V	V	F		
04.21.	5,8	14						F
04.22.	4,8	12						
04.23.	4	13,5						
04.24.	6,5	18						
04.25.	2	21,5				V	V	
04.26.	5	17						
04.27.	2,8	20,5						V

Az egyes évjáratok között az összes kezelés terméskötődési átlagát (szabadtermékenyülés, autogám és geitonogám kötődés) figyelembe véve különbséget fedezhetünk fel (**6. ábra**). A gyümölcskötődés mértéke 1999-ben nagyobb volt, mint 2001-ben, kivéve a IV-6/240 fajtát, amelynél 2001-ben elsősorban az eredményesebb szabadtermékenyülés járult hozzá a nagyobb kötődéshez, melynek oka tisztázatlan maradt.



6. ábra: Cseresznyefajták terméskötődésének (a szabadtermékenyülés, autogám és geitonogám megporzási eredmények átlaga) alakulása 1999-ben és 2001-ben

Az évjáratbeli különbségek az egyes kezeléseknél is megmutatkoztak (**7. ábra**).



7. ábra: Az évjárat hatása a különféle kezelések természkötődésére (a vizsgált fajták természkötődési eredményeinek átlagából)

Az évek természkötődéseit átlagotuk és a fajtákat NYÉKI (1989), BRÓZIK és NYÉKI (1980) szerint öntermékenyülési és szabadtermékenyülési csoportokba soroltuk (**8. táblázat**). Az eredmények alapján a IV-6/240 fajta kivételével mindegyik fajta öntermékenynek bizonyult. Izolált-megporzatlan kezelést követően kiemelkedő öntermékenységet a IV-6/66 (44,0%) és a 'Stella' (26,0%) mutatott (5-ös érték, igen nagymértékben öntermékenyülők). Legkevésbé a 'Pál' fajta volt hajlamos autogám úton kötődni (12,2%).

A saját virágporral történő megporzásnál minden öntermékeny fajta kötött gyümölcsöt. A legnagyobb természkötődést a 'Sándor' fajtánál kaptuk (71,7%), a legkisebb - az önmeddő IV-6/240-tól eltekintve - a 'Pál' fajta esetében volt (45,5%).

A IV-6/240 szabadtermékenyülése volt a leggyengébb (20,6%). Öntermékenyek között a 'Pál' gyümölcskötődése volt a legkisebb (33,6%). A szabadtermékenyülés mértéke az 'Alex' fajtánál volt a legnagyobb (50,5%).

8. táblázat: Cseresznyefajták természkötődési csoportokba sorolása két év (1999 és 2001) természkötődési eredményeinek átlaga alapján

Fajta	Öntermékenyülés (Izolált megporzatlan)	Szabadtermékenyülés
IV-6/66	5	4
IV-6/240	2	2-3*
Alex	4	4
Pál	4	3
Sándor	4-5*	4
Stella	5	3

*a vizsgálati évek átlagában a kötődés a két kategória határán volt

öntermékenyülés izolált-megporzatlan virágok esetén (NYÉKI 1989):

1 teljesen önmeddő	0%
2 önmeddő	0,1-1%
3 részben öntermékenyülő	1,1-10%
4 öntermékenyülő	10,1-20%
5 igen nagymértékben öntermékenyülő	>20%

szabadtermékenyülés képessége (BRÓZIK és NYÉKI 1980):

1 kicsi	<10%
2 közepes	10,1-20%
3 nagy	20,1-30%
4 igen nagy	>30%

Az egyes tényezők (év, kezelés, fajta) hatását a terméskötődésre statisztikailag elemeztük, melyből az önmeddő IV-6/240 hibridet kihagytuk. Az eredményeket a **9. táblázat** foglalja össze. Statisztikai vizsgálataink szerint nincs szignifikáns kölcsönhatás az egyes változók (fajta x kezelés, fajta x év és kezelés x év) között. A terméskötődés mértékét tekintve az évek közt szignifikáns különbséget tapasztaltunk, a különbségeket részletesen az előzőekben már tárgyaltuk. 1999-ben az évi átlagos kötődés 48,1%, míg 2001-ben 32,9% volt.

A kezelések között szignifikáns különbségeket figyelhettünk meg. Az izolált-megporzatlan kezelés szignifikánsan különbözött a szabadtermékenyüléstől és a saját virággal való megporzástól, azoknál mindig gyengébb kötődést eredményezett. A legnagyobb kötődést a geitonogám megporzás adta (46,9%), ezt követte a szabadtermékenyülés (39,5%), végül az autogám megporzás (20,2%).

9. táblázat: Az évek, kezelések és fajták termékenyülésre gyakorolt hatásának statisztikai értékelése

A variancia forrása	Eltérés-négyzetösszeg	Szabadságfok (d.f.)	Számított F-érték)	Valószínűség*
<i>Fajta</i>	0,115	4	1,202	0,381
<i>Kezelés</i>	0,469	2	9,793	0,007
<i>Év</i>	0,173	1	7,219	0,027
<i>Fajta x kezelés</i>	0,096	8	0,502	0,825
<i>Fajta x év</i>	0,046	4	0,481	0,749
<i>Kezelés x év</i>	0,010	2	0,214	0,812
<i>Hiba</i>	0,192	8	0,024	

*a valószínűség szignifikanciája $P < 0,05$

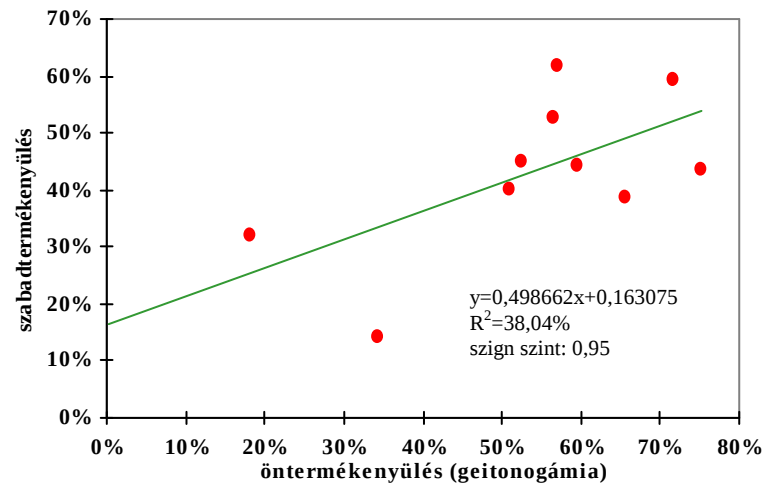
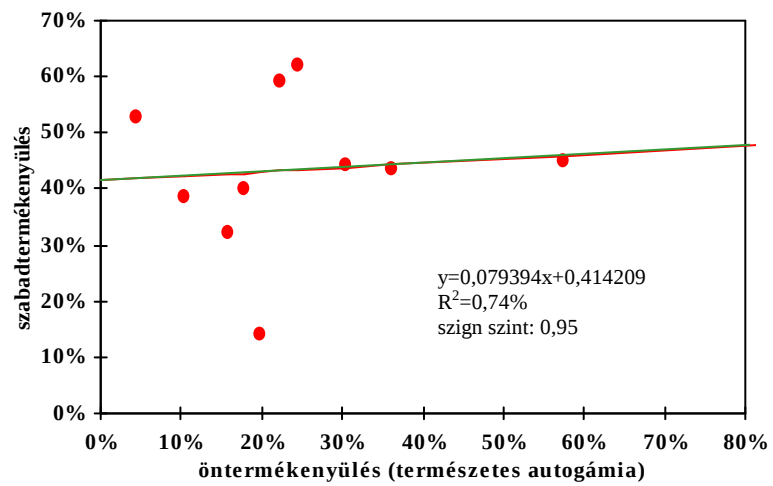
Az egyes fajtákon *belül* a kezelések közötti különbségeket a **10. táblázat** szemlélteti. Egy oszlopban (egy fajtánál) az azonos betűkkel jelölt megporzási módok kötődés mértéke közt nincs szignifikáns különbség. A ‘Stella’ és a IV-6/66 fajtánál mindhárom kezelés hasonló gyümölcskötődési eredményeket adott. Ezzel szemben a ‘Sándor’ fajtánál számottevő különbségek vannak a megporzási módok közt.

10. táblázat: Az egyes cseresznyefajták kötődése (%) a különféle kezeléseket követően (szabadtermékenyülés, autogám- és geitonogám megporzás) *

	IV-6/66	IV-6/240	Alex	Pál	Sándor	Stella
<i>Szabad-termékenyülés</i>	44,8 a	20,6 a	50,5 a	33,6 a	49,9 a	38,0 a
<i>Autogám megporzás</i>	44,0 a	1,7 b	17,5 b	12,2 a	20,1 b	26,0 a
<i>Geitonogám megporzás</i>	56,0 a	0,0 b	61,4 a	45,5 b	71,7 c	46,7 a

*az azonos oszlopban azonos betűvel jelölt kezelések közt nincs szignifikáns különbség

Egyváltozós regresszió-analízissel arra kerestük a választ, hogy a szabadtermékenyülés mértékét mennyiben határozza meg az öntermékenyülést követő terméskötődés. A változók összefüggését legjobban egyenes illesztésével jellemezhetjük, a lineáris regresszió-analízis eredményeit a **8. ábra** szemlélteti. A szabadtermékenyülést követő terméskötődés változását a természetes autogám megporzás 0,74%-ban magyarázza, míg ugyanezt a geitonogám megporzás 38,04%-ban. A vizsgált öt fajta esetében tehát az öntermékenyülés szintje nem befolyásolja lényegesen a szabadtermékenyülésben mutatkozó terméskötődést. Az R^2 értékek összehasonlítása alapján a geitonogám megporzás valamivel közelebb áll a természetes úton való megporzódáshoz.



8. ábra: Az öntermékenyülés hatása a szabadtermékenyülést követő terméskötődésre lineáris regresszió-analízissel

4.2. Idegentermékenyülési vizsgálatok

4.2.1. Évjáratok jellemzése

A vizsgálati évek (1999-2003) meteorológiai adatait és a fajták virágzási idejét az **5. melléklet** tartalmazza. 1999-ben a vizsgált fajták virágzástartama 11 nap volt. A vizsgált fajták fővirágzási ideje egymáshoz közel esett A leghidegebb nap minimum hőmérséklete 2,5 °C volt. Napközben a hőmérséklet minden fajta esetében kedvező volt a megporzásra és termékenyülésre (napi maximum hőmérsékletek: 13,7-17,5 °C). Csapadék a virágzási időszak alatt nem hullott, a virágok méhlátogatottsága megfelelő volt.

2000-ben a fajták virágzástartama az előző évihez hasonló, 12 nap volt. A fajták virágzási ideje az 1999-hez viszonyított alacsonyabb éjszakai hőmérsékletek miatt azonban jobban elkülönült egymástól. A fővirágzás és azt követő maximum hőmérséklet (15,5-27,3 °C) szintén kedvezett a megporzásnak és megtermékenyülésnek. 2000-ben sem hullott csapadék, a virágzás alatt végig napos idő volt.

2001-ben a virágzás elhúzódott, a vizsgált fajták esetében 22 napig tartott. A virágzási időszak kezdetén a magas hőmérséklet és a levegő magas relatív páratartalma kedvezett a korán virágzó 'Rita' és 'Sándor' termékenyüléséhez. Az április 14-15-én bekövetkezett fagy (-2,5-4 °C) azonban ezeknél a fajtáknál a kötődött virágokat (terméskezdeményeket) meggritkította. A később virágzó fajták virágait a fagy eltérő mértékben károsította. Amely fajták teljes virágzásban voltak a fagy idején ('Aida', IV-6/240, 'Pál'), becsléseink szerint a virágok 30-50%-ában a termők elfagytak. A portokok nem károsodtak. A később virágzó, anyai szülőnek használt 'Margit', 'Carmen', 'Germersdorfi 3' és 'Kavics' fajták termői szemmel láthatóan nem károsodtak. Fővirágzási idejük alatt és azt követően az időjárás melegedésnek indult és az időjárási feltételek a termékenyülésnek kedveztek.

2002-ben a virágzás korán, már április 2-án elkezdődött és hosszan - a vizsgált fajtákat tekintve 24 napig - elhúzódott. A korán virágzó 'Rita' és 'Aida' fajtákat a fagy teljes virágzásban érte, ezért a virágok elfagyása olyan mértékű (70-80%) volt, hogy azokon termékenyülési vizsgálatokat nem tudtunk végezni. A középidőben virágzó fajták virágzási ideje húzódott el a legjobban, a virágzás alatt jelentős mennyiségű csapadék esett és a hőmérséklet is csak lassan emelkedett. A borult, esős idő a méhjárnak nem kedvezett. A később virágzó fajtákat ('Vera', 'Margit', 'Kavics', 'Carmen', 'Germersdorfi 3') a fagy fehérbimbós állapotukban érte. A bimbók megfigyeléseink szerint jobban tűrték a fagyot, az elfagyás mértéke fajtától függően 10-30% volt. Megporzáskor a szemmel láthatóan elfagyott

(fekete) termőjű virágokat eltávolítottuk és az ép virágokat poroztuk meg. Ezeknél a fajtáknál a termékenyülés számára kedvezőbb volt a hőmérséklet (nappali maximum 15-23 °C).

2003-ban a vizsgált fajták virágzástartama 14 nap volt. A fajták fővirágzása egymástól elkülönült, a fajták virágzása elhúzódott az éjszakai hűvös időjárás miatt. A nappali hőmérséklet (17,5-30,2 °C napi maximum) kedvezett a megporzásnak és megtermékenyülésnek. A virágzás idején csak egyszer volt számottevő (15,3 mm) csapadék.

4.2.2. Inkompatibilitás, gazdaságos terméshozás

Az idegentermékenyülési vizsgálatok egyik célja a kötődési eredmények alapján inkompatibilis fajtakombinációk meghatározása volt. Másrészt a kompatibilis fajtapárok között a gazdaságos termés hozására képes, biztonsággal együtt telepíthető, valamint az ültetvénytelepítésre alkalmatlan kombinációkat kívántuk megkülönböztetni. Hangsúlyozni kell, hogy az idegentermékenyülési vizsgálatok elvégzése és az adatok feldolgozása idején a fajták S-genotípusa ismeretlen volt.

Az egyes fajtakombinációk kötődését a **11-17. táblázatok** tartalmazzák.

A legjobb terméskötődési eredményt a 'Vera' x IV-6/66 kombináció adta 2000-ben (78,3%). Egyes fajtakombinációk bizonyos években egyáltalán nem hoztak termést, ilyen volt például a 'Vera' x IV-6/240 kombináció 2000-ben és 2003-ban.

Az alábbiakban az egyes fajtakombinációkat külön értékeltük, az "Anyag és módszer" fejezetben leírtak szerint.

11. táblázat: Az 'Aida' fajta kötődési eredményei (%-ban) különböző pollenadókkal történő idegentermékenyítést követően

Év	IV-6/66	IV-6/240	Sándor
2000	24,0	17,0	3,3
2001	1,3	8,9	3,3
2003	34,3	-	-
Átlag	19,9	13,0	3,3

2001-ben az 'Aida' fajtát fővirágzási idejében érte a fagy (a minimum hőmérséklet -1 és -4 °C közé süllyedt (**5. melléklet**)). Becsléseink szerint a fagy az 'Aida' virágok 20-30%-át károsította. A IV-6/66 és IV-6/240 porzópartnerekkel elért terméskötődés értékei ezért a többi évben rögzített értékektől elmaradnak.

Az 'Aida' x IV-6/66 kombináció kötődése 2000-ben és 2003-ban meghaladta a 15%-ot. A kötődési eredmények alapján megállapítjuk, hogy az 'Aida' x IV-6/66 gazdaságosan együtt termesztendő fajtakombináció. Az 'Aida' fajta a IV-6/240 fajtával 2000-ben 15% feletti gyümölcskötődést adott. Az 'Aida' a 'Sándor' fajtával megporozva mindkét vizsgált évben csekély mértékű kötődést mutatott. Mivel az előbbi két kombinációnál csak két év vizsgálati adata áll rendelkezésre (közülük az egyik fagyos év volt) és a kötődési eredmények nem egybehangzóak, ezt a két fajtakombinációt tovább szükséges vizsgálni.

12. táblázat: A 'Vera' fajta kötődési eredményei (%-ban) különböző pollenadókkal történő idegentermékenyítést követően

Év	IV-6/66	IV-6/240	Sándor
2000	78,3	0,0	24,2
2001	8,6	1,0	7,9
2003	48,2	0,0	58,6
Átlag	45,0	0,3	30,2

A 'Vera' x IV-6/240 kombináció mindhárom év kötődési eredménye alapján inkompatibilis. A másik két fajtával a 'Vera' két évben bőséges termést hozott, kivéve a kritikus 2001. évet, amikor a fagy miatt a terméskötődés gyenge volt. Két, termékenyülés szempontjából kedvező év egybehangzó gyümölcskötődési eredménye alapján a 'Vera' x IV-6/66, illetve a 'Vera' x 'Sándor' fajtakombinációk javasolhatók az együttes telepítésre. Ezekben az apai partnerek öntermékenyek, ezért szintén biztonságos termést hoznak.

13. táblázat: A 'Rita' fajta kötődési eredményei (%-ban) különböző pollenadókkal történő idegentermékenyítést követően

Év	IV-6/66	IV-6/240	Sándor
2000	24,8	33,6	12,9
2001	17,8	15,8	17,5
2003	49,4	36,2	29,8
Átlag	30,7	28,5	20,1

A 'Rita' fajta igen jó kötődési eredményeket adott az öntermékeny pollenadó fajtákkal és a kötődések évek közti szórása sem számottevő. Még a kedvezőtlen 2001. évben is minden vizsgált pollenadó fajtával 15% felett termékenyült. (A 'Rita' fajta virágai ebben az évben a fagyok előtt termékenyültek, melyeket a fagy kisebb arányban károsított.) A 'Rita' x IV-6/66 és 'Rita' x 'Sándor' fajtakombinációk együtt termesztendők. A 'Rita' és IV-6/240 fajták

társíthatóságát a IV-6/240 x 'Rita' kombináció termékenyülésének vizsgálatával kell alátámasztani a IV-6/240 önmeddősége miatt.

14. táblázat: A 'Carmen' fajta kötődési eredményei (%-ban) különböző pollenadókkal történő idegentermékenyítést követően

Év	Alex	Katalin	Linda	Stella	Sunburst
2000	2,8	-	-	9,1	-
2001	7,3	31,2	0,0	0,0	7,9
2002	13,4	-	-	-	-
2003	6,7	37,6	35,2	19,3	41,9
Átlag	7,6	34,4	17,6	9,5	24,9

A 'Carmen' fajta egyik pollenadóval sem mutatkozott inkompatibilisnek. Amikor 2001-ben a 'Katalin' fajtát használtuk apai szülőként, a többi megporzó fajtával ellentétben a fagy miatt nem csökkent a terméskötődés mértéke. A jelenség magyarázata lehet, hogy a 'Katalin' pollenjének nagyobb a fagytűrése. A 'Carmen' fajtát az öntermékeny 'Alex' négy éven át 15% alatt termékenyítette, ezért ezt a fajtakombinációt ültetvényekbe nem ajánljuk. A 'Katalin' mindkét vizsgálati évben ideális pollenadónak bizonyult. Ugyanakkor a 'Katalin' x 'Carmen' kombináció termékenyülését vizsgálni kell ahhoz, hogy a két fajta együttes telepítésének lehetőségéről véleményt tudjunk mondani. A 'Linda' és 'Sunburst' fajták termékenyítéséről csak két-két, egymásnak ellentmondó termékenyülési eredmény született, ezért a fenti fajtakombinációk további vizsgálata szükséges.

15. táblázat: A 'Germersdorfi 3' fajta kötődési eredményei (%-ban) különböző pollenadókkal történő idegentermékenyítést követően

Év	Alex	Katalin	Linda	Stella	Sunburst
1999	4,6	-	0,0	21,4	0,8
2000	0,8	23,3	-	-	7,7
2001	1,4	-	-	-	-
2002	34,6	-	-	-	-
2003	3,4	15,0	0,0	40,9	-
Átlag	9,0	19,2	0,0	31,2	4,3

A 'Germersdorfi 3' fajta termékenyülésre kedvező évjáratokban és az átlagos kötődési adatok alapján inkompatibilis a 'Linda' és 'Sunburst' pollenadókkal, közülük 'Linda' pollentől a két vizsgálati év egyikében sem kötött gyümölcsöt. Az öt vizsgált pollenadó fajta közül a

‘Stella’ és ‘Katalin’ fajta két évben következetesen jól termékenyítette. Közülük a ‘Germersdorfi 3’ x ‘Stella’ kombinációt javasoljuk együttes telepítésre, ahol a pollenadó partner is – annak öntermékenysége miatt – biztonságosan terem. Ugyanakkor szükségesnek látjuk a ‘Katalin’ x ‘Germersdorfi 3’ kombináció termékenyülésének vizsgálatát. A ‘Germersdorfi 3’ x ‘Alex’ kombináció esetében négy évben a kötődés értéke 5%-nál kisebb volt, így együtt telepíteni ezt a két fajtát nem ajánlatos. Ebben a kombinációban 2002-ben kiugróan nagy (34,6%) kötődést tapasztaltunk, melynek oka tisztázatlan maradt.

16. táblázat: A ‘Kavics’ fajta kötődési eredményei (%-ban) különböző pollenadókkal történő idegentermékenyítést követően

Év	Alex	Carmen	Katalin	Linda	Sunburst
1999	2,4	0,7	-	0,0	0,0
2001	2,5	0,0	15,7	0,8	9,7
2002	4,7	-	9,8	0,6	2,6
Átlag	3,2	0,4	12,8	0,5	4,1

A ‘Kavics’ fajttal négy pollenadó - ‘Alex’, ‘Carmen’, ‘Linda’, ‘Sunburst’ - inkompatibilis kombinációt képez, ahol az egyes évek kötődési értékei sem haladták meg az 5%-ot annak ellenére, hogy a vizsgált 1999 és 2002. évek időjárása a ‘Kavics’ termékenyülése számára kedvező volt. A ‘Kavics’ kompatibilisnek bizonyult a ‘Katalin’ fajttal, de a két év adatai közti szórás miatt további vizsgálatot igényel, hogy a kombináció képes-e gazdaságos terméshozásra.

17. táblázat: A ‘Margit’ fajta kötődési eredményei (%-ban) különböző pollenadókkal történő idegentermékenyítést követően

Év	Alex	Katalin	Stella
1999	12,8	0,0	4,1
2000	9,7	-	5,3
2001	6,6	-	1,0
2002	3,5	0,0	-
2003	-	0,0	-
Átlag	8,2	0,0	3,5

A ‘Margit’ a ‘Katalin’ és ‘Stella’ fajtákkal mindhárom vizsgált évben - beleértve a kedvező időjárású 1999 és 2003. éveket is - inkompatibilis volt. A ‘Katalin’ fajta pollenjével

egyetlen gyümölcsöt sem kötött. A 'Margit' x 'Alex' kombináció ugyan kompatibilis, de a kombináció kötődése a gazdaságos terméshez még a kedvező évjáratokban is gyenge.

4.2.3. Hazai cseresznyefajták S-allél azonosítási eredményeinek gyakorlati alkalmazhatósága

A hazai termesztett cseresznyefajták és néhány fajtajelölt termékenyülésért felelős S-alléljai meghatározásra kerültek (BÉKEFI et al. 2003). 2003-ban célzott keresztezéseket végeztünk azzal a céllal, hogy a fajták termékenyülése megfelel-e az S-genotípusok alapján megállapított kompatibilitás-viszonyoknak. A kísérletben részt vevő fajták S-alléljainak ismeretében kompatibilis, részben kompatibilis és inkompatibilis kombinációkat válogattunk össze. Minden keresztezést mindkét irányban elvégeztük (**18. táblázat**).

A 2003-as év kedvező volt a szabadföldi keresztezések végzésére: a hőmérséklet a megtermékenyítésre az egész virágzási idő alatt optimális volt. Az elért legjobb kötődés 66,1% volt. A várhatóan kompatibilis kombinációkban a kötődés minden esetben - általában jóval - meghaladta az 5%-ot.

A feltételezhetően inkompatibilis kombinációkban az igen jó termékenyülést hozó év ellenére is a kötődés értéke a legtöbb esetben 0% volt és nem lépte túl az 5%-ot. A 'Linda' x 'Germersdorfi 3' kombinációjában 4,1%-os kötődést kaptunk. A 'Hedelfingeni óriás' és a 'Botond' kölcsönös termékenyítésével a gyümölcskötődés mértéke 2,6%. Az elméletileg részben inkompatibilis kombinációkban a kötődés értékei jóval meghaladták az 1,1, sőt a teljes kompatibilitás határát jelentő 5%-ot is. A **9. és 10. ábra** egy inkompatibilis és egy teljesen kompatibilis kombináció termés-kötődését szemlélteti.



9. ábra: Kölcsönösen inkompatibilis kombinációk terméskötődése a megporzást követő 45. napon. Balra: IV-6/240 (S_1S_3) x 'Van' (S_1S_3), jobbra: 'Van' (S_1S_3) x IV-6/240 (S_1S_3)



10. ábra: Kölcsönösen kompatibilis kombinációk terméskötődése a megporzást követő 45. napon. Balra: 'Katalin' (S_4S_{12}) x Krupnoplodnaja (S_5S_9), jobbra: Krupnoplodnaja (S_5S_9) x 'Katalin' (S_4S_{12})

18. táblázat: Cseresznyefajták S-alléljainak ellenőrzése céljából végzett szabadföldi termékenyülési vizsgálatok eredményei (Érd-Elvira, 2003)

Várhatóan kompatibilis kombinációk:				
<i>Any</i>	<i>S-genotípus</i>	<i>Apa</i>	<i>S-genotípus</i>	<i>Kötődés%</i>
Rita	S_5S_{22}	Vera	S_1S_3	17,5
Vera	S_1S_3	Rita	S_5S_{22}	66,1
Rita	S_5S_{22}	IV-6/240	S_1S_3	36,2
IV-6/240	S_1S_3	Rita	S_5S_{22}	35,3
Vera	S_1S_3	Katalin	S_4S_{12}	60,9
Katalin	S_4S_{12}	Vera	S_1S_3	27,5
Katalin	S_4S_{12}	IV-6/240	S_1S_3	58,5
IV-6/240	S_1S_3	Katalin	S_4S_{12}	37,3
Katalin	S_4S_{12}	Krupnoplodnaja	S_5S_9	30,7
Krupnoplodnaja	S_5S_9	Katalin	S_4S_{12}	63,2
Carmen	S_4S_5	Germersdorfi 3	S_3S_{12}	37,9
Germersdorfi 3	S_3S_{12}	Carmen	S_4S_5	9,8
Carmen	S_4S_5	Linda	S_3S_{12}	35,2
Linda	S_3S_{12}	Carmen	S_4S_5	35,0
Botond	S_3S_4	Krupnoplodnaja	S_5S_9	32,7
Krupnoplodnaja	S_5S_9	Botond	S_3S_4	52,7
Hedelfingeni óriás	S_3S_4	Krupnoplodnaja	S_5S_9	9,2
Krupnoplodnaja	S_5S_9	Hedelfingeni	S_3S_4	64,6
Krupnoplodnaja	S_5S_9	Margit	S_4S_{12}	54,4
Margit	S_4S_{12}	Krupnoplodnaja	S_5S_9	4,0
Várhatóan inkompatibilis kombinációk:				
<i>Any</i>	<i>S-genotípus</i>	<i>Apa</i>	<i>S-genotípus</i>	<i>Kötődés%</i>
Katalin	S_4S_{12}	Margit	S_4S_{12}	0
Margit	S_4S_{12}	Katalin	S_4S_{12}	0
Van	S_1S_3	IV-6/240	S_1S_3	0
IV-6/240	S_1S_3	Van	S_1S_3	0
Botond	S_3S_4	Hedelfingeni	S_3S_4	1,6
Hedelfingeni óriás	S_3S_4	Botond	S_3S_4	2,6
Germersdorfi 3	S_3S_{12}	Linda	S_3S_{12}	0
Linda	S_3S_{12}	Germersdorfi 3	S_3S_{12}	4,1
Vera	S_1S_3	Van	S_1S_3	0
Van	S_1S_3	Vera	S_1S_3	0
Vera	S_1S_3	IV-6/240	S_1S_3	0
IV-6/240	S_1S_3	Vera	S_1S_3	0
Várhatóan részben inkompatibilis kombinációk:				
<i>Any</i>	<i>S-genotípus</i>	<i>Apa</i>	<i>S-genotípus</i>	<i>Kötődés%</i>
Katalin	S_4S_{12}	Germersdorfi 3	S_3S_{12}	48,6
Germersdorfi 3	S_3S_{12}	Katalin	S_4S_{12}	15,0
Carmen	S_4S_5	Krupnoplodnaja	S_5S_9	24,0
Krupnoplodnaja	S_5S_9	Carmen	S_4S_5	37,4

4.3. Pollentömlő-növekedés vizsgálatok

4.3.1. Pollentömlő-növekedés vizsgálata in vivo

A pollentömlő-növekedés természetes körülmények közti lefolyását egy teljesen kompatibilis ('Margit' x 'Alex') és egy részben kompatibilis ('Germersdorfi 3' x 'Alex') fajtakombináció példáján kívántuk tanulmányozni, három vizsgálati éven keresztül, az időjárás hatásának figyelembe vételével. Különösen a kétféle kombináció közti pollentömlő-növekedés különbsége és a hőmérséklet hatása állt figyelmünk középpontjában.

A pollentömlő-növekedés lefutását - dinamikáját - az egyes bibeszálrészek különböző szintjeiben pollentömlőt tartalmazó virágok %-os arányával jellemezhetjük. A 'Germersdorfi 3' és 'Margit' fajták pollentömlő-növekedésének dinamikáját a **11-13. ábra** szemlélteti. Először meghatároztuk, hogy virágonként melyik volt a leghosszabb pollentömlő által elért bibeszálrész. Ezt követően megállapítottuk, hogy a leghosszabb pollentömlő által elért egyes bibeszálrészekhez hány virág tartozik és azt az összes virág (100%) arányában fejeztük ki.

Mindhárom évben eltérés mutatkozott a két fajtakombináció pollentömlő-növekedés dinamikájában.

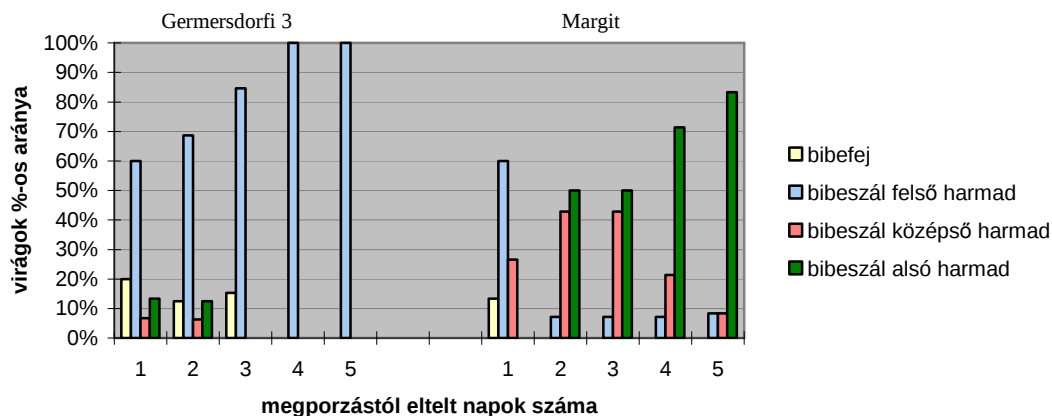
'Germersdorfi 3' x 'Alex' kombináció pollentömlő-növekedése:

Megállapítható volt, hogy a 'Germersdorfi 3' x 'Alex' kombináció pollentömlő-növekedése egyik évben sem követte a kompatibilis és részben kompatibilis kombinációknál elméletileg várt utat - vagyis hogy az idő múlásával a bibeszál egyre mélyebb részeiben pollentömlőt tartalmazó virágok aránya növekedett volna. A 2000. év teljesen eltért a többi vizsgálati évtől. A pollentömlők már a megporzás utáni első nap elérték a bibeszál alsó harmadát, de ott növekedésük megállt. A harmadik naptól a bibeszál alsó-, sem középső részében sem találtunk pollentömlőt. A másik két évben (2001 és 2002) a virágok 60%-ban a pollentömlők eljutottak a bibeszál közepéig, de az alsó harmadot már nem érték el. Érdekes lehet, hogy a hűvösebb 2001. évben a középső harmadot előbb (a második napon) érték el a tömlők és nagyobb arányban, mint 2002-ben, amikor pedig kedvezőbb volt az időjárás.

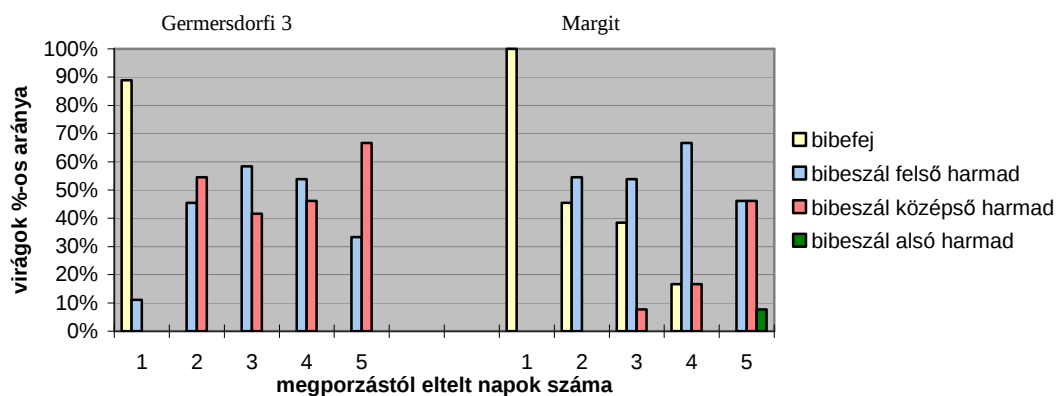
'Margit' x 'Alex' kombináció pollentömlő-növekedése:

A 'Margit' x 'Alex' kombinációban minden évben a megporzástól időben távolodva csökkent azon virágok aránya, melyekben a pollentömlők csak a bibeszál felső részeiben fordultak elő. A bibeszál középső-alsó részében pollentömlőt tartalmazó virágok aránya viszont

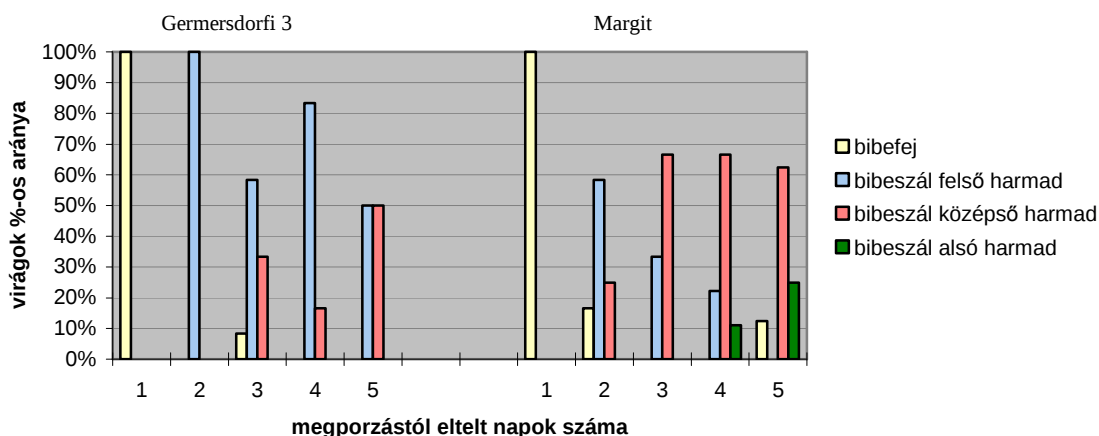
az idővel növekedett. A leggyorsabban 2000-ben nőttek a pollentömlők, 2001-ben viszont lassan növekedett az egyre mélyebb bibeszálrészekben pollentömlőt tartalmazó virágok aránya.



11. ábra: A 'Germersdorfi 3' és 'Margit' pollentömlő-növekedés dinamikája 2000-ben



12. ábra: A 'Germersdorfi 3' és 'Margit' pollentömlő-növekedés dinamikája 2001-ben



13. ábra: A 'Germersdorfi 3' és 'Margit' pollentömlő-növekedés dinamikája 2002-ben

Különbség a kompatibilis és részben kompatibilis fajtakombinációk között

Vizsgáltuk, hogy a pollentömlő-növekedés dinamikája mennyiben ad választ a kompatibilitás különböző fokozataira. Erre a célra több, egymás után következő évben a részben-kompatibilis ‘Germersdorfi 3’ x ‘Alex’ és a teljesen kompatibilis ‘Margit’ x ‘Alex’ kombinációk pollentömlő-növekedését figyeltük meg a virágzástól eltelt napok függvényében.

A ‘Germersdorfi 3’ x ‘Alex’ és ‘Margit’ x ‘Alex’ kombinációk, illetve az egyes bibeszálrészekben megfigyelhető pollentömlő-növekedés között először az összes rendelkezésre álló adat (minden vizsgálati év, és megporzástól eltelt napok száma) felhasználásával kerestünk különbséget. A fajta és bibeszálrész pollentömlő-növekedésre gyakorolt hatását kétváltozós variancia-analízissel vizsgáltuk (**19. táblázat**).

A ‘Germersdorfi 3’ x ‘Alex’ és ‘Margit’ x ‘Alex’ kombinációk között a pollentömlők arányát tekintve nincs szignifikáns különbség. Ugyanakkor az egyes bibeszálrészek a pollentömlő-arányokban különböznek. A fajta és bibeszálrészek egymással nem állnak kölcsönhatásban, az együttes hatás nem szignifikáns.

19. táblázat: A pollentömlők arányának kétváltozós varianciaanalízise

Szóródás oka	Szabadságfok	Szórásnégyzet	F-érték	Valószínűség*
<i>Fajta</i>	1	0,003	0,30	0,589
<i>Bibeszál</i>	2	0,730	80,69	0,000
<i>Fajta x bibeszál</i>	2	0,047	5,17	0,0077
<i>Hiba</i>	84	0,009		

*a valószínűség szignifikanciája $P < 0,05$

A következő vizsgálatnál az adatokat szétbontottuk és a kombinációk közötti különbségeket az egyes bibeszálrészekben önállóan kerestük (**20. táblázat**). Az eredmények azt mutatják, hogy a két kombináció a bibeszál felső és középső részénél csak 10%-os ($p < 0,1$) szignifikancia-szinten különbözik. A bibeszál alsó harmadánál még ezen a szinten sincs különbség. A varianciaanalízis eredményei alapján a ‘Germersdorfi 3’ x ‘Alex’ és a ‘Margit’ x ‘Alex’ kombinációk között a pollentömlők számát illetően egyik bibeszálrészben sincs számottevő különbség.

20. táblázat: A ‘Germersdorfi 3’ és ‘Margit’ fajták pollentömlő-növekedésének különbségei a bibeszál egyes részeiben

Bibeszálrész	Fajta	Esetek száma (db)	Pollentömlők aránya a bibén kihajtó pollenek számához képest (%)		Welch-féle d-próba (d érték)
			Átlag	Szórás	
<i>bibeszál felső harmad</i>	Germersdorfi 3	15	0,365	0,153	1,911+
	Margit	15	0,265	0,133	
<i>bibeszál középső harmad</i>	Germersdorfi 3	15	0,0591	0,0716	-1,808+
	Margit	15	0,109	0,0794	
<i>bibeszál alsó harmad</i>	Germersdorfi 3	15	0,0093	0,0248	-1,688
	Margit	15	0,0267	0,0313	

+: $p < 0,1$ szinten szignifikáns

A **21. táblázatban** a pollentömlő százalékos arányait mutatjuk be az egyes bibeszálrészekben, a megporzást követő egyes napokon. 2000-ben míg a ‘Germersdorfi 3’ bibeszálában a legtöbb pollentömlő a megporzást követő első napon volt, addig a ‘Margit’ fajtánál a harmadik napon. A ‘Germersdorfi 3’ bibeszáljainak alsó harmadába a pollentömlők már a megporzást követő első napon elérték, a harmadik naptól azonban ebben a régióban nem volt pollentömlő. Ezzel szemben a ‘Margit’ fajtánál a bibeszál alsó részében a második naptól kezdve figyeltünk meg pollentömlőt, amelyek az ezt követő napokon mindig jelen voltak. A ‘Germersdorfi 3’ fajta esetében az idő múlásával a pollentömlők aránya mindhárom bibeszálrészben csökkenő tendenciát mutatott.

2001-ben mindkét fajta a legtöbb pollentömlőt a megporzástól számított ötödik napon tartalmazta. A bibeszál alsó harmadát csak a ‘Margit’ bibeszáljában található pollentömlők érték el.

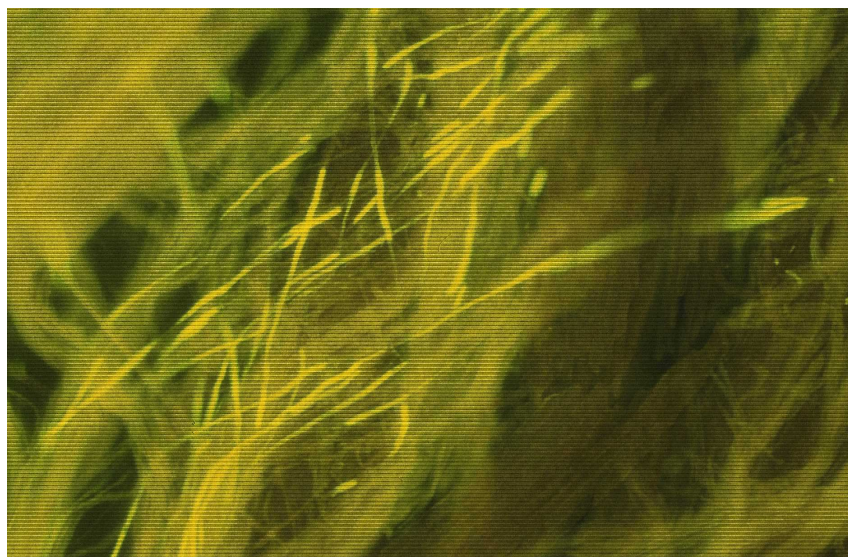
2002-ben a megporzástól számított negyedik napon találtuk a legtöbb pollentömlőt mindkét fajtánál. A ‘Germersdorfi 3’ fajta bibeszáljának alsó harmadában pollentömlő nem volt. ‘Margit’ fajtánál a csírázó pollenszemek 3,7-5,7%-ának tömlői elérték a bibeszál alsó harmadát.

Az adatok alapján megállapítható, hogy a megporzástól eltelt első napon bármelyik bibeszálrészben a ‘Germersdorfi 3’ virágaiban találunk több pollentömlőt. A többi napokon a bibeszál felső harmadában a két fajta közül a ‘Germersdorfi 3’ termőkben nagyobb (vagy a ‘Margit’ fajtához hasonló) a pollentömlők %-a, ugyanakkor a középső és alsó harmadban a ‘Margit’ fajta virágaiban nagyobb a pollentömlők száma. A pollentömlők a ‘Margit’ bibeszáljának alsó harmadát a megporzástól számított 2. napon érték el.

A három év adatainak átlagai alapján a bibeszál felső harmadában a megporzást követő első-második napon a ‘Germersdorfi 3’ virágokban találunk több pollentömlőt, míg a bibeszál középső és alsó harmadában a harmadik-ötödik napon a ‘Margit’ termőjében.

21. táblázat: A bibén csírázó pollenszemek átlagos darabszáma és a hozzá viszonyított pollentömlők aránya a ‘Germersdorfi 3’ és a ‘Margit’ fajta termőjé(be)n

Fajta	G M		G M		G M		G M		G M		G M	
Megporzástól eltelt napok	1		2		3		4		5		Átlag 1-5	
2000												
Bibén csírázó pollenszemek (db)	26,1	31,9	23,7	36,6	18,5	24,6	11,8	31,8	10,5	28	18,1	30,6
Bibeszál felső harmad (%)	52,5	24,1	54,0	39,1	49,7	43,1	39,8	38,1	37,1	36,6	46,6	36,2
Bibeszál középső harmad (%)	20,3	17,9	16,9	22,4	0,0	26,4	0,0	17,6	0,0	15,1	7,4	19,9
Bibeszál alsó harmad (%)	7,7	0,0	6,3	8,5	0,0	6,5	0,0	5,7	0,0	4,2	2,8	5,0
Átlag (bibeszál, %)	26,8	14,0	25,7	23,3	16,6	25,3	13,3	20,5	12,4	18,6	19,0	20,3
2001												
Bibén csírázó pollenszemek (db)	18,6	21,6	40,3	16,5	44,7	16,8	39,1	20,9	49,9	17,2	38,5	18,6
Bibeszál felső harmad (%)	10,8	0,0	39,0	37,6	28,0	33,9	35,5	29,2	48,3	33,1	32,3	26,8
Bibeszál középső harmad (%)	0,0	0,0	8,2	0,0	3,6	6,0	0,0	9,6	9,0	10,5	4,2	5,2
Bibeszál alsó harmad (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,8	0,0	1,2
Átlag (bibeszál, %)	3,6	0,0	15,7	12,5	10,5	13,3	11,8	12,9	19,1	16,5	12,1	11,0
2002												
Bibén csírázó pollenszemek (db)	25,9	37,8	35,3	30	35,6	35,6	23,6	27,2	34,5	35	31,0	33,1
Bibeszál felső harmad (%)	0,0	0,0	25,5	14,7	34,8	22,2	47,0	23,5	45,8	22,3	30,6	16,5
Bibeszál középső harmad (%)	0,0	0,0	0,0	7,7	5,6	11,8	16,9	9,9	8,1	8,6	6,1	7,6
Bibeszál alsó harmad (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,7	0,0	5,7	0,0	1,9
Átlag (bibeszál, %)	0,0	0,0	8,5	7,5	13,5	11,3	21,3	12,4	18,0	12,2	12,3	8,7
Átlag 2000-2002												
Bibén csírázó pollenszemek (db)	23,5	30,4	33,1	27,7	32,9	25,7	24,8	26,6	31,6	26,7	29,2	27,4
Bibeszál felső harmad (%)	21,1	8,0	39,5	30,5	37,5	33,1	40,8	30,3	43,7	30,7	36,5	26,5
Bibeszál középső harmad (%)	6,8	6,0	8,4	10,0	3,1	14,7	5,6	12,4	5,7	11,4	5,9	10,9
Bibeszál alsó harmad (%)	2,6	0,0	2,1	2,8	0,0	2,2	0,0	3,1	0,0	5,2	0,9	2,7
Átlag (bibeszál, %)	10,1	4,7	16,6	14,4	13,5	16,6	15,5	15,3	16,5	15,8	14,5	13,4



14. ábra: Pollentömlők a ‘Margit’ bibeszáljának felső harmadában (100,8 x nagyítás)

Pollentömlő-növekedés összefüggése a hőmérséklettel

A pollentömlő-növekedést az időjárás - különösen a hőmérséklet - erősen befolyásolja. A pollentömlő-növekedés vizsgálatok ideje alatt mért hőmérsékleti értékeket a **22. táblázat** tartalmazza. A ‘Germersdorfi 3’ és ‘Margit’ fajta virágait az egyes években azonos napokon termékenyítettük.

22. táblázat: A hőmérséklet alakulása a megporzást követő napokon, 2000-2002-ben

Megporzástól eltelt napok*	Napi középhőmérséklet (°C)			Napi minimum (°C)			Napi maximum (°C)		
	2000	2001	2002	2000	2001	2002	2000	2001	2002
1.	15,3	7,2	12,8	12,5	1,0	4,3	25,0	14,8	20,8
2.	15,9	8,7	12,8	12,7	-0,7	8,8	25,4	16,0	20,5
3.	16,2	9,7	13,2	11,0	4,5	7,5	24,9	13,5	20,3
4.	17,4	9,7	12,5	9,0	5,8	5,5	25,6	14,0	22,5
5.	17,3	7,5	13,1	10,0	4,8	7,5	24,0	12,0	23,5
Átlag	16,4	8,6	12,9	11,0	3,1	6,7	25,0	14,1	21,5

*a megporzás ideje 2000-ben: IV. 18., 2001-ben: IV. 19., 2002-ben: IV. 20.

2000-ben a pollentömlő-növekedés szempontjából kedvező középhőmérsékleti értékeket mértünk, irodalmi adatok (KERÉKNÉ 1981) szerint a pollentömlők 20 °C-on nőnek a leggyorsabban.

2001-ben a cseresznyevirágzás ideje alatt fagyot tapasztaltunk. A lehülés a ‘Germersdorfi 3’ és ‘Margit’ fajták megporzása előtt jelentkezett, mely a virágokat károsíthatta. A fagyott

virágokat azonban a megporzáskor eltávolítottuk, így csak a szemmel láthatóan ép virágokat poroztuk meg. A megporzás utáni időjárás jóval hűvösebb volt, mint 2000-ben, de a nappali hőmérsékletek kedveztek a pollentömlő-növekedésnek.

2002-ben erősebb fagyok jelentkeztek, mint 2001-ben, de a 'Germersdorfi 3' és 'Margit' pollentömlő-növekedés céljából való megporzása ismét a fagyok utáni időszakra esett, így az nem jelentett problémát. A napi alacsony hőmérsékleti minimum értékek a pollentömlő-növekedés sebességét csökkentik, de a napközben mért 20,3-23,5 °C hőmérsékleti maximum optimális a pollentömlő-növekedés számára.

Az egyes évek pollentömlő-növekedésre gyakorolt hatását a pollentömlők arányának alakulásával (a bibén csírázó pollenszemek számához képest) vizsgáltuk (**23. táblázat**). Az eredmények alapján az egyes évek között a pollentömlő-arányt tekintve 10%-os megbízhatósági szinten van különbség. 2000-ben a virágokban több pollentömlőt figyelhettünk meg, mint az azt követő években.

23. táblázat: Egyváltozós variancia-analízis a 2000, 2001 és 2002. év pollentömlő-növekedése alapján

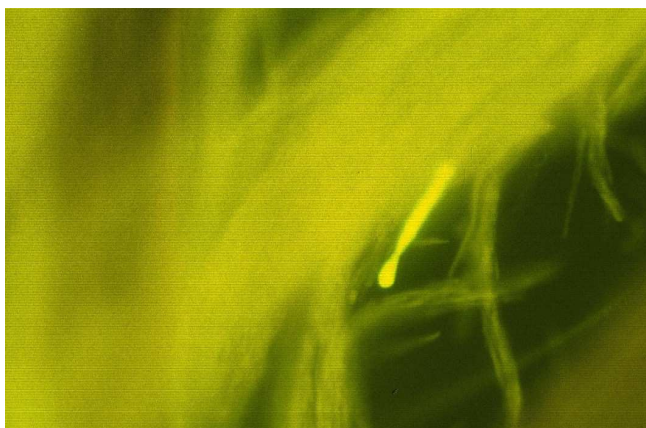
Év	Esetek száma (db)	Pollentömlők aránya a bibén csírázó pollenek számához képest (%)		Welch-féle d-próba (d érték)
		Átlag	Szórás	
2000	30	0,197	0,179	2,677+
2001	30	0,116	0,154	
2002	30	0,105	0,137	

+: $p < 0,1$ szinten szignifikáns

4.3.2. Pollentömlő-növekedés vizsgálat in vitro

Az adatok felvételezésénél minden egyes vizsgált virágnál a pollentömlők maximális lehatolási helyét (1., 2. vagy 3. bibeszál harmad) rögzítettük. Ezt követően az egyes bibeszálrészekhez tartozó virágok arányát számítottuk ki. Az eredményeket a **24. táblázat** mutatja. A részben kompatibilis 'Alex' x 'Van' kombinációban a virágok 50%-ában a pollentömlők leértek a bibeszál alsó harmadába. Az 'Alex' bibeszálának alsó harmadában - azokban az esetekben, ahol lehatoltak odáig - a 'Van' pollentömlők száma 1-8 között változott.

Ezzel szemben a 'Vera' x 'Van' kombináció összes virágában a pollentömlők a bibeszálnak csak a felső harmadáig jutottak le. Ennél a kombinációnál a pollentömlő vége több esetben megvastagodott és anilinkékkel megfestve erősen fluoreszkált (**15. ábra**), ami az inkompatibilitás egyértelmű tünete.



15. ábra: Megvastagodott pollentömlővég a 'Vera' (S_1S_3) x 'Van' (S_1S_3) kombinációban
(252 x nagyítás)

24. táblázat: Virágok megoszlása a pollentömlők maximális lehatolásának helye szerint

Pollentömlők maximális lehatolásának helye	Virágok aránya (%)	
	'Alex' (S_3S_3) x 'Van' (S_1S_3) (részben kompatibilis kombináció)	'Vera' (S_1S_3) x 'Van' (S_1S_3) (inkompatibilis kombináció)
Bibeszál <i>felső</i> harmad	20	100
Bibeszál <i>középső</i> harmad	30	0
Bibeszál <i>alsó</i> harmad	50	0

4.4. Hazai fajták S-genotípusának vizsgálata PCR-technikával

A molekuláris genetikai vizsgálatok célja a magyar cseresznyefajta-szortiment és néhány nemesítési szempontból fontosabb fajta S-genotípusának meghatározása volt. SONNEVELD et al. (2003) munkája révén négy magyar nemesítésű fajta ('Alex', 'Aida', 'Péter' és 'Vera') genotípusa leírásra került, a teljesség kedvéért azonban ezeket a fajtákat is bevontuk vizsgálatainkba.

Konszenzus primerekkel az S-RN-áz gén intron régióit PCR-reakciókkal felszaporítottuk (külön az 1. és a 2. intront). Az egyes allélokhoz tartozó intron régiók fragmentumai gélelektroforézis során a méretüknek megfelelően válnak szét, így méretüket (bázispárban) a mintákkal együtt párhuzamosan futó molekulaméret marker segítségével megadhatjuk.

A 2. intron hosszúsága allélonként nagyobb különbségeket mutat, így elektroforézist követően a sávok elválása egyértelműbb, mint az 1. intron esetén, ezért először ennek

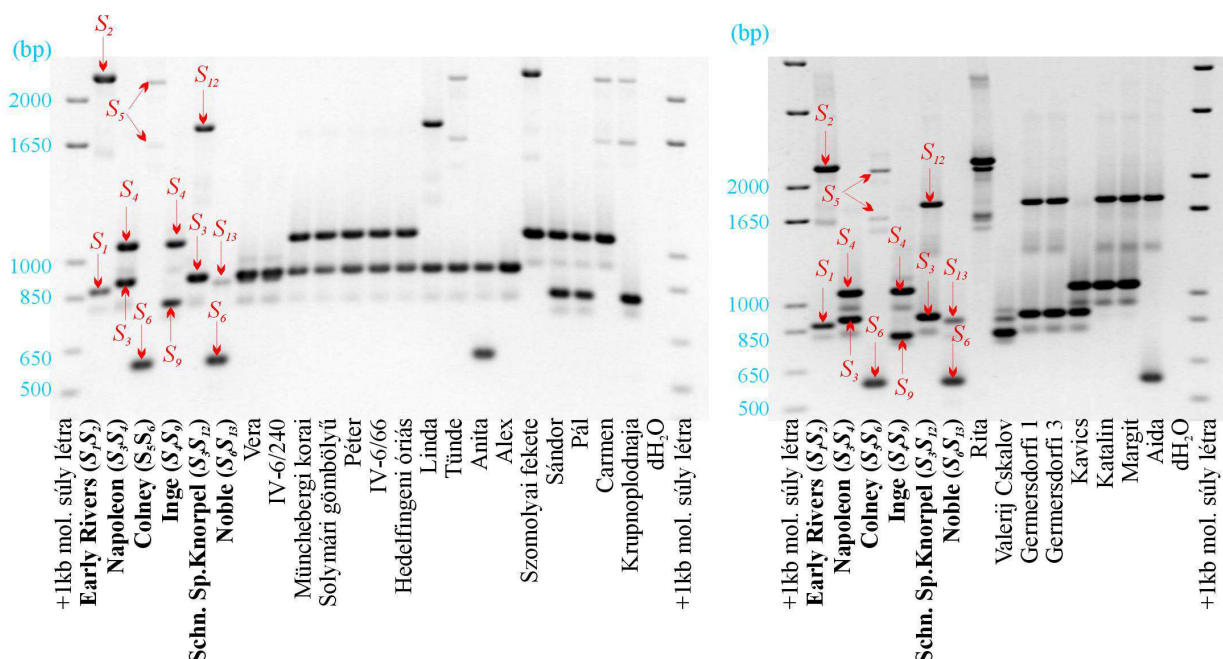
eredményeit mutatjuk be. A fontosabb vizsgált fajták 2. intron régiójának felszaporítását követő elektroforetikus mintázatát a **16. ábra** mutatja. A kontroll fajták fragmentumainak mérete megegyezett az egyes allélokra közölt adatokkal (**25. táblázat**), így a kontroll fajták mintázata alapján az egyes allélok megbízhatóan beazonosíthatóak. Az $S_1/S_3/S_{13}$ allélokat nehezebb volt elkülöníteni, mivel ezek fragmentum hossza közel azonos (874, 898, illetve 874 bp) - mintázatuk így hasonló. Igaz, az S_{13} allél ritka a termesztett cseresznyefajtákban. A ‘Vera’ és IV-6/240 fajtáknál például kevéssel a 850 bp-t jelző magasság fölött egy vastagabb sávot látunk, mely a fent említett allélok közül elméletileg bármely hármat jelentheti. Ugyanez az eset áll fenn az $S_2/S_5/S_7$ alléloknál, elkülönítésüket megkönnyíti, hogy az S_5 allélnál gyakran egy másodlagos sáv is látható 1650 bp magasságában - mint ahogy ez a ‘Colney’ kontroll fajtánál is jól kivehető. Az S_7 allél eddig csak alanyfajtákban fordult elő (DE CUYPER et al. 2005), így ennek jelenléte sem valószínű.

25. táblázat: Különböző S-allélok PCR-termékeinek mérete az első és második intron analízis során használt konszenzus primerekkel (SONNEVELD et al. 2003 nyomán)

S-allél	A PCR-termékek mérete konszenzus primerekkel (bp)*	
	1. intron	2. intron
S_1	456	874 (és ~ 800)
S_2	419	2204 (és ~ 1800)
S_3	303	898 (és ~ 825+~ 950)
S_4	523	1064 (és ~950+ ~ 1200)
S_5	462	2159** és ~ 1650
S_6	518	577
S_7	420	2385 (és ~ 1850)
S_9	428	798
S_{10}	439	734
S_{12}	420	1773 (és ~ 1500)
S_{13}	Nem szaporodik fel	874** (és ~ 490 + ~ 330)
S_{14}	407	719
S_{16}	485	1454**

*a zárójelben megadott méretek másodlagos termékeket jelentenek (a gélen halványabb sávok láthatóak), melyek nem minden alkalommal jelennek meg.

** az S_5 , S_{13} és S_{16} sávok nagyon halványak

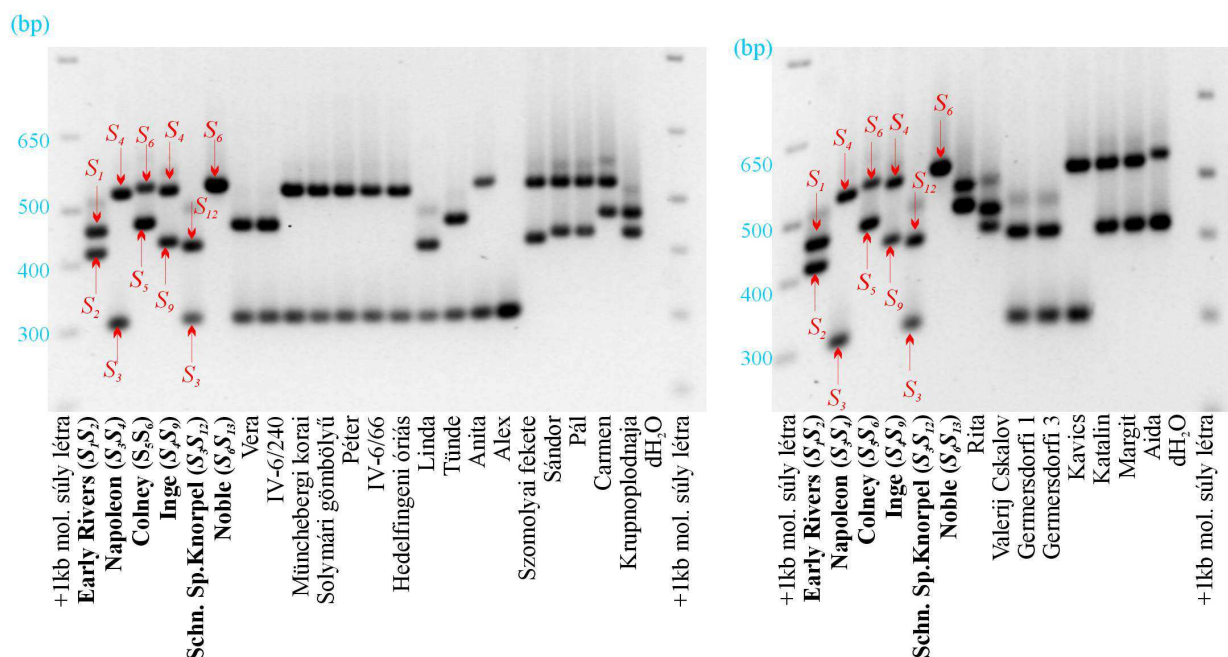


16. ábra: A legfontosabb cseresznyefajták 2. intron primerekkel kapott elektroforetikus mintázata

A kérdéses allélok azonosításához és a többi fajta eredményeinek megerősítéséhez végeztük el az 1. intron régió felszaporítását, majd a fragmentumok elektroforézissel történő elválasztását. A fontosabb fajták elektroforetikus mintázatát a **17. ábra** mutatja.

A kontroll fajták fragmentumainak hossza megegyezett az egyes alléloknál várt értékekkel (**25. táblázat**). A sávok kontroll fajtákkal és a molekulásúly-létrával történő összehasonlítása után az S-genotípusokra a 2. intron analízisének eredményeitől függetlenül ismét következtettünk. Az 1. intron analízist követően az S_4/S_6 , valamint az S_1/S_5 allélok választhatók szét nehezebben - ezek viszont a 2. intron hosszúságuk alapján jól elkülönülnek. További problémát jelentett az $S_2/S_7/S_9/S_{12}$ allélok elkülönítése. Ezek egy része a 2. intron hossz alapján jól azonosíthatók. A 2. és 1. intron analízist követően így az S_2/S_7 allélok továbbra is nehezen elkülöníthetők maradtak. Az S_{13} allél 1. intron régiója nem ad elegendő fragmentumot, így a gélen nem látható (mint pl. a **16. ábrán** a 'Noble' kontroll fajtánál). Így ahol az 1. intron vizsgálatot követően két sáv mutatkozik a gélen, ott az S_{13} allél nincs jelen.

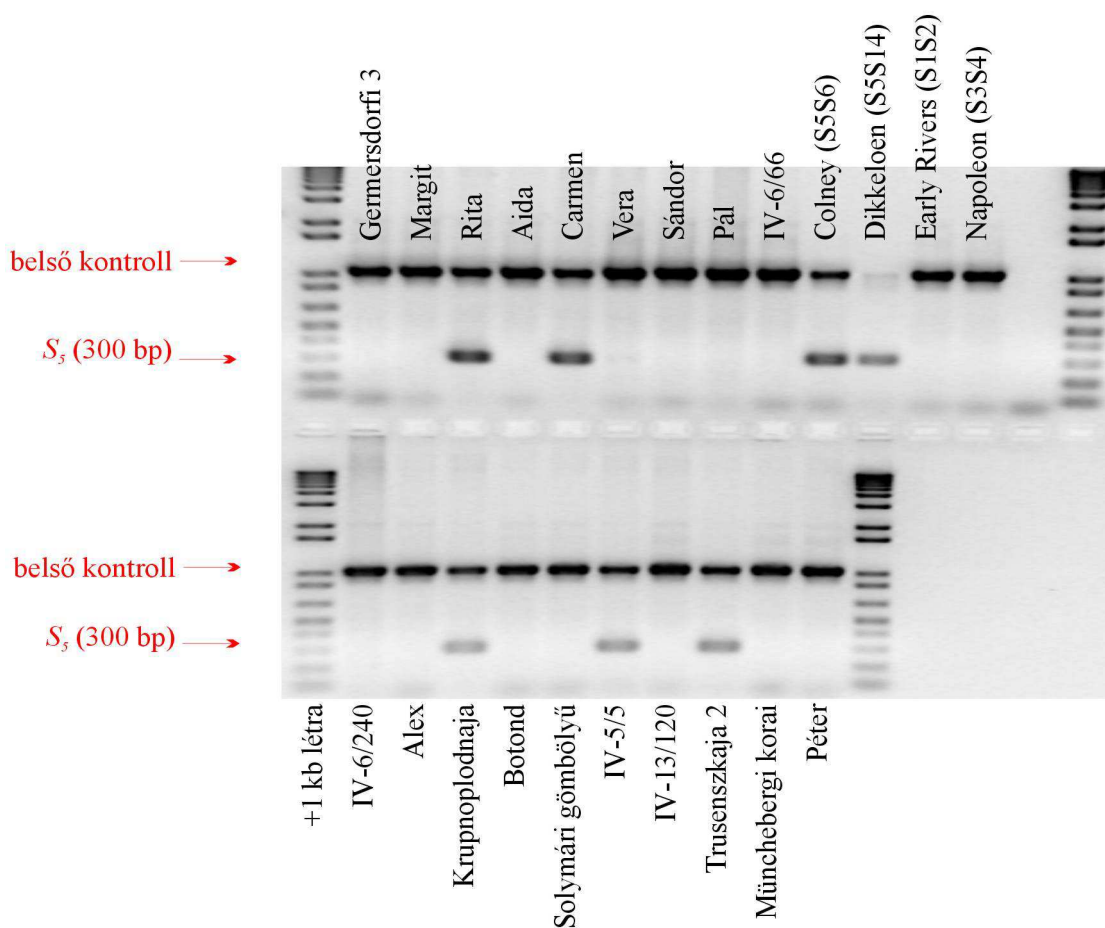
A két intron-hossz vizsgálat után a fajták S-genotípusára előzetes következtetéseket tettünk (**26. táblázat**).



17. ábra: A legfontosabb cseresznyefajták 1. intron primerekkel kapott elektroforetikus mintázata

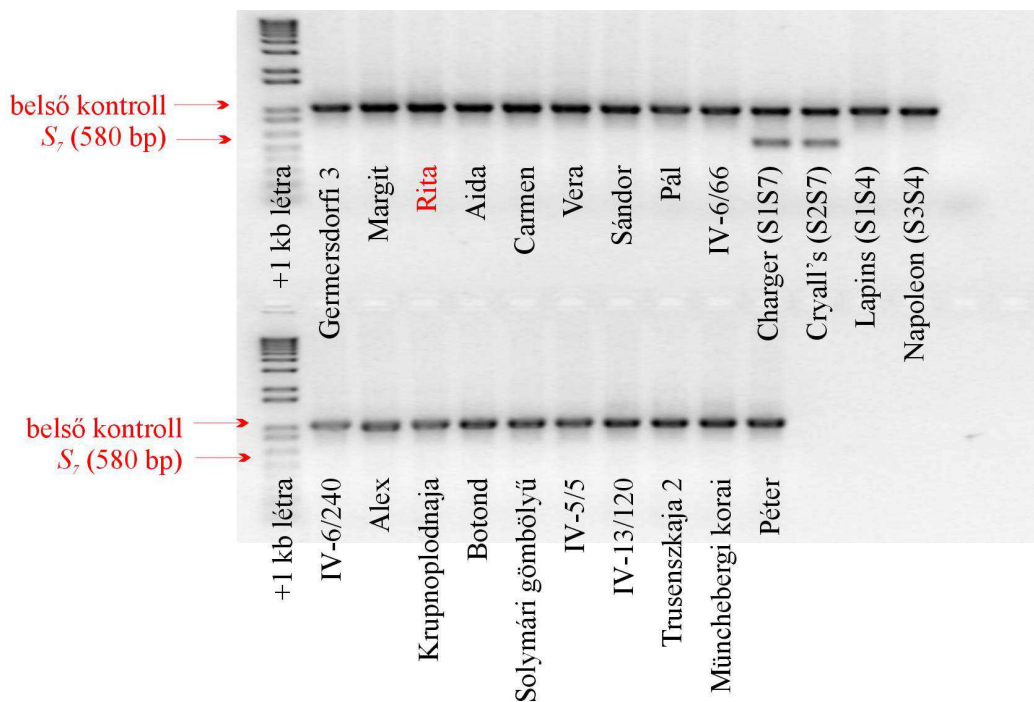
Az allélspecifikus primerek használata alkalmas a konszenzus primerekkel kapott eredmények megerősítésére, mivel ez a vizsgálat az *S*-RN-áz gén más régiója alapján és a fragmentum megléte-hiánya szerint mutatja ki az adott allélt. Az allélspecifikus primerekkel kapott eredmények igazolták a konszenzus primerekkel már előzetesen meghatározott genotípusok helytállóságát. Példaként bemutatunk néhány allélra vonatkozó mintázatot.

Az *S*₅ allélspecifikus primerekkel felszaporított fragmentumok mintázatát mutatja a **18. ábra**. A kontroll fajták mellett a ‘Rita’, ‘Carmen’, ‘Krupnoplodnaja’, IV-5/5 és ‘Trusenszkaja 2’ fajtákban jelent meg az *S*₅ allél jelenlétére utaló sáv.



18. ábra: Cseresznyefajták elektroforetikus mintázata S_5 allélspecifikus primerekkel

Az S_7 allélspecifikus primerekkel kapott mintázatot a **19. ábra** szemlélteti. A kontroll fajtákon kívül egyik fajtában sem fordult elő az S_7 allél.



19. ábra: Cseresznyefajták elektroforetikus mintázata S_7 allélspecifikus primerekkel

A ‘Szomolyai fekete’ fajtánál bebizonyosodott, hogy az S_2 allélt valóban hordozza. A ‘Rita’ fajtában allélspecifikus primerekkel az S_5 allélt kimutattuk, de más allélt nem tudtunk beazonosítani, sem az S_2 , sem az S_7 allélokra utaló fragmentumot nem kaptunk. A konszenzus primerek segítségével felszaporított 2. intron hosszúsága az elektroforetikus mintázat és a molekulaméret marker összehasonlítása alapján kb. 2300 bp, az 1. intron mérete megközelítően 420 bp (utóbbi méretét szekvenáló készülék segítségével pontosítottuk az 1. intron analízis alkalmával kapott ferde gél miatt, a részleteket e helyen nem közöljük). Bár ezek az intron hosszok hasonlóak az S_2 és S_7 allélok méreteihez (**25. táblázat**), az S_2 és S_7 allélspecifikus primerek nem adtak terméket. Ezek alapján a ‘Rita’ feltehetően egy eddig termesztett cseresznyénél le nem írt új allélt hordoz. Később közölt eredmények (DE CUYPER et al. 2005) alapján a fenti intron méretek megegyeznek néhány vadcsesznye tétel esetében leírt S_{22} alléllal.

A fentiek alapján a vizsgált fajták S-genotípusát meghatároztuk és a fajták szüleinek ismeretében a nemzetközileg használt rendszer szerint (TOBUTT et al. 2001, 2005) inkompatibilitási csoportokba soroltuk (**26. táblázat**).

26. táblázat: Cseresznyefajták PCR-vizsgálatokat követően megállapított S-genotípusa inkompatibilitási csoportok szerint

Fajta	Konszenzus primerekkel kapott előzetes genotípus	Allélspecifikus primerek, megerősítés														Végső eredmények	
		S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₅	S ₆	S ₇	S ₉	S ₁₀	S ₁₂	S ₁₃	S ₁₄	S ₁₆	Genotí- pus	Inkomp. csoport	
Vera	S ₁ S ₃	+		+											S ₁ S ₃	II	
IV-6/240	S ₁ S ₃	+		+											S ₁ S ₃		
13/120	S ₁ S ₃	+		+											S ₁ S ₃		
Münchebergi korai	S ₃ S ₄			+	+										S ₃ S ₄	III	
Solymári gömbölyű	S ₃ S ₄			+	+										S ₃ S ₄		
Hedelfingeni óriás	S ₃ S ₄			+	+										S ₃ S ₄		
Kavics	S ₃ S ₄			+	+										S ₃ S ₄		
Botond	S ₃ S ₄			+	+										S ₃ S ₄		
5/5	S ₄ S ₅				+	+									S ₄ S ₅	V	
III-42/114 (Carmen)	S ₄ S ₅				+	+									S ₄ S ₅		
IV-3/41 (Anita)	S ₃ S ₆			+			+								S ₃ S ₆	VI	
IV-13/51 (Tünde)	S ₃ S ₅			+		+									S ₃ S ₅	VII	
Szomolyai fekete	S ₂ S ₄ ? S ₄ S ₇ ?		+		+			-							S ₂ S ₄	XIII	
Trusenszkaja 2	S ₅ S ₆					+	+								S ₅ S ₆	XV	
Valerij Cskalov	S ₁ S ₉	+							+						S ₁ S ₉	XVIII	
Linda	S ₃ S ₁₂			+							+				S ₃ S ₁₂	XXII	
Germersdorfi 1	S ₃ S ₁₂			+							+				S ₃ S ₁₂		
Germersdorfi 3	S ₃ S ₁₂			+							+				S ₃ S ₁₂		
Badacsonyi óriás	S ₃ S ₁₂			+							+				S ₃ S ₁₂		
Magyar porc	S ₃ S ₁₂			+							+				S ₃ S ₁₂		
IV-13/20 (Aida)	S ₆ S ₁₂						+				+				S ₆ S ₁₂	XXIV	
Katalin	S ₄ S ₁₂				+						+				S ₄ S ₁₂	XXVII (új)	
Margit	S ₄ S ₁₂				+						+				S ₄ S ₁₂		
Krupnoplodnaja	S ₅ S ₉					+			+						S ₅ S ₉	O	
Rita	S ₅ S ₂ ? S ₅ S ₇ ? S ₅ S _{új} ?		-			+		-							S ₅ S ₂₂		
IV-6/5 (Péter)	S ₃ S ₄ '			+	+										S ₃ S ₄ '	SC	
IV-6/66	S ₃ S ₄ '			+	+										S ₃ S ₄ '		
IV-6/12 (Sándor)	S ₄ 'S ₉				+				+						S ₄ 'S ₉		
IV-6/39 (Pál)	S ₄ 'S ₉				+				+						S ₄ 'S ₉		
Alex	S ₃ S ₃ '			+											S ₃ S ₃ '		
Cherry Self Fertile 46	S ₁ S ₃ '	+		+											S ₁ S ₃ '		

*SC: Self-compatible (Öntermékeny)

PCR-technikával jelenleg nem tehető különbség az öntermékenységet hordozó S₄/S₄', csakúgy, mint az S₃/S₃' allélok között. A fajták szüleinek ismeretében, azonban az öntermékenységre következtetni tudunk. Így a 'Péter', IV-6/66, 'Sándor', 'Pál' fajták öntermékenyek, mivel szülei a 'Bigarreau Burlat' (S₃S₉) és 'Stella' (S₃S₄') fajták. Az S₄ allél

tehát csak a Stellától származhat és így öntermékenységet hordoz (azaz S_4). Az 'Alex' fajta esetében hasonlóan SONNEVELD et al. (2003) eredményeihez csak egyetlen sávot kaptunk konszenzus primerekkel, mely sáv az S_3 allélnak felel meg. A gyakorlatban tapasztalt öntermékenysége (BRÓZIK és APOSTOL, 2000) és szülei alapján tehető az SC csoportba, genotípusa S_3S_3 '. A 'Cherry Self Fertile 46' fajta az 'Alex' öntermékeny fajta apai szülője. Az 'Alex' fajtában az S_3 allél hordozza az öntermékenységet, ezért a 'Cherry Self Fertile 46' fajta genotípusa S_1S_3 ' és az öntermékeny fajták csoportjába került.

Az univerzális termékenyítőket tartalmazó O csoportba került a 'Rita' és 'Krupnoplodnaja' fajta. Ide ugyanis azokat a fajták kerülnek, melyek genotípusa egyedi, így minden más fajtával teljesen vagy részben kompatibilisek.

A 'Katalin' és 'Margit' fajta genotípusa is új, de mivel ezt a genotípust két fajta is képviseli, ezért már új inkompatibilitási csoportot képeznek.

4.5. Cseresznyefajták társítása

Az előző fejezetekben ismertetett eredmények és a virágzási idők ismerete alapján meghatároztuk a jól és rosszul termékenyülő (vagy inkompatibilis) fajtakombinációkat, valamint azokat, melyeknél további termékenyülési vizsgálatok szükségesek. A jól termékenyülő kombinációkon belül megkülönböztettük azokat, melyek tagjai irodalmi adatok (APOSTOL és BRÓZIK 1998; BRÓZIK és APOSTOL 2000 - **3. táblázat**) alapján együtt virágoznak, így együttes telepítésre ajánlottak.

A fajták virágzási ideje a legtöbb fajta esetében a fenti forrásmunkákban leírtak szerint alakult. Az 'Aida' fajta virágzási ideje azonban öt éves megfigyelési adataink alapján (**5. melléklet**) középkorai, az 'Alex' fajta középkései, a 'Vera' középidőben virágzik. A fajta csoportosítást a fentiek figyelembevételével a **27. táblázat** tartalmazza.

27. táblázat: Cseresznyefajták párosítása termékenyülőképességük szerint

Jól termékenyülő, együtt virágzó, együttes telepítésre javasolt fajtakombinációk:	Jól termékenyülő, de nem együtt virágzó fajtakombináció, együttes telepítésük nem javasolt:	Rosszul termékenyülő vagy inkompatibilis fajtakombinációk:	Fajtakombinációk, melyek termékenyülésének további vizsgálata szükséges:
		<i>rosszul termékenyülő kombinációk:</i>	
Aida x IV-6/66	Vera x Sándor		Aida x IV-6/240
Carmen x Katalin		Carmen x Alex	Aida x Sándor
Germersdorfi 3 x Stella		Germersdorfi 3 x Alex	Carmen x Linda
Germersdorfi 3 x Katalin		Germersdorfi 3 x Linda	Carmen x Sunburst
Rita x IV-6/66		Germersdorfi 3 x Sunburst	Kavics x Katalin
Rita x Sándor		Kavics x Alex	Rita x IV-6/240
Vera x IV-6/66		Kavics x Carmen	
		Kavics x Linda	
		Kavics x Sunburst	
		Margit x Alex	
		Margit x Katalin	
		Margit x Stella	
		<i>inkompatibilis fajtacsoportok:</i>	
		Vera, IV-6/240, Van, IV-13/120	
		Margit, Katalin	
		Botond, Hedelfingeni óriás, Kavics, Münchebergi korai, Solymári gömbölyű	
		Linda, Germersdorfi 1, Germersdorfi 3, Badacsonyi óriás, Magyar porc	
		IV-5/5, Carmen	

Az együttes telepítésre alkalmas fajtapárok megporzó partnerei közül a IV-6/66, a ‘Sándor’ és a ‘Stella’ fajták öntermékenyek, a reciprok kombinációk termékenyülését ezért nem szükséges vizsgálni.

A jól termékenyülő ‘Carmen’ x ‘Katalin’ és ‘Germersdorfi 3’ x ‘Katalin’ fajtakombinációkban a pollenadó partner önmeddő, ezért a reciprok kombinációk termékenyülését vizsgálni kell.

4.6. Új tudományos eredmények

1. Termékenyülési vizsgálatokkal igazoltuk a 'Sándor', 'Pál' és IV-6/66 fajták öntermékenységet és a IV-6/240 fajta önmeddőségét.
2. Idegentermékenyülési vizsgálatokkal meghatároztuk az együttes telepítésre ajánlott fajtakombinációkat ('Aida' x IV-6/66, 'Carmen' x 'Katalin', 'Germersdorfi 3' x 'Stella', 'Germersdorfi 3' x 'Katalin', 'Rita' x IV-6/66, 'Rita' x 'Sándor', 'Vera' x IV-6/66).
3. A cseresznyénél hazánkban elsőként alkalmazott pollentömlő-növekedési vizsgálati módszerekkel különbséget mutattunk ki a 'Margit' x 'Alex' - kompatibilis - és 'Germersdorfi 3' x 'Alex' - részben kompatibilis - fajtakombinációk pollentömlő-növekedése között.
4. Molekuláris biológiai módszerekkel meghatároztuk 28 cseresznyefajta termékenyülésének genetikai háttérében álló S-alléljait, a fajtákat inkompatibilitási csoportokba soroltuk. Az eredmények alapján megállapítottuk a magyar cseresznyefajták körében kölcsönösen inkompatibilis kombinációkat.
 - A cseresznye inkompatibilitási csoportjaiba illeszkedő új csoportot (XXVII) határoztunk meg, melybe a 'Katalin' és 'Margit' fajta sorolható.
 - A 'Rita' fajtajelöltben egy eddig termesztett cseresznyénél le nem írt, csak vadcsesznyékben előforduló új allélt (S_{22}) fedeztünk fel.
 - Az S-allélok molekuláris szintű vizsgálatával megállapítottuk, hogy a 'Hedelfingeni óriás' (S_3S_4) és a 'Valerij Cskalov' (S_1S_9) fajták nem azonosak a világon másutt azonos/hasonló néven termesztett 'Hedelfingen' (S_3S_5), illetve 'Valerij Chkalov' (S_1S_6) fajtákkal.
 - Azonosítottuk a magyar cseresznyenemesítésben az öntermékenység bevitelének céljából széleskörűen felhasznált 'Cherry Self Fertile 46' fajtát és meghatároztuk S-genotípusát (S_1S_3).

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

5.1. Hazai fajták S-genotípusának meghatározása PCR-technikával

Hagyományosan a cseresznye ön- és kölcsönös termékenyülését szabadföldi vizsgálatokkal tanulmányozták. Ilyen módszerrel sikerült meghatározni számos fajta S-genotípusát, közülük a legnagyobb volumenű munka MATTHEWS és DOW (1969) nevéhez fűződik. A szabadföldi vizsgálatok eredményét számos tényező befolyásolhatja - az időjárási viszonyok, termőhely, a fa kondíciója, egészségi állapota, a megporzó fajta pollenjének minősége stb. - így könnyen előfordulhat, hogy egymásnak ellentmondó kötődési eredményeket kapunk. A PCR-alapú technikák használata lehetővé teszi, hogy ezeket a tényezőket kiküszöböljük és a termékenyülést a genom szintjén tanulmányozzuk.

Munkánkban PCR-technikával 28 cseresznyefajta S-genotípusát határoztuk meg. A vizsgált növényanyag vírusmentes központi törzsültetvényből származott, melyek fajtaazonossága ellenőrzött. A genotípusokat a ribonukleáz fehérjét kódoló S-RN-áz gén két intron régiójának vizsgálatával határoztuk meg. Az eredményeket a DNS más szakaszaira tervezett allélspecifikus primerek felhasználásával megerősítettük. A genotípusok ismeretében a fajtákat nemzetközileg használt (TOBUTT et al. 2005) inkompatibilitási csoportokba soroltuk (26. táblázat). A fentiek alapján az ültetvényt telepítőknek a cseresznyefajták kiválasztásához fontos információt szolgáltatunk, ugyanis az azonos inkompatibilitási csoportba tartozó fajták kölcsönösen nem termékenyítik egymást, míg a különböző csoportba tartozók igen – amennyiben virágzási idejük is egybeesik. A saját és TOBUTT et al. (2005) által közölt inkompatibilitási csoportok alapján hazai és más országokban termesztett fajták kölcsönös termékenyülési viszonya is megállapítható. Az S-allél vizsgálatok eredményeit a gyakorlatban ellenőrizve beigazolódott, hogy a megállapított kompatibilitási csoportok segítségével az azonos csoportba tartozó fajták ténylegesen nem termékenyítik egymást.

A fajták S-alléljainak ismerete a nemesítők számára is hasznos, mert nemesítési programjaikban az egymást kölcsönösen nem termékenyítő kombinációk kizárhatók. Emellett fennáll az a lehetőség is, hogy tudatosan olyan kombinációkat válasszanak ki, amelyek eredményei mindkét allélra nézve öntermékeny hibridek (BOŠKOVIĆ et al. 1999a). Ezeket keresztezésekben tovább használva 100%-ban öntermékeny utódokat kaphatnak. Az eredmények segítik a nemesítőt, hogy tudatosan sokféle S-allélt vigyen be a terméketlenség elkerülése érdekében. A magyar fajták között láthatjuk, hogy nagy az S_3S_4 genotípusú fajták

aránya (28 fajtából 5) és ez a genotípusa a 'Bing' és 'Napoleon' fajtának is, amelyek az USA cseresznyetermesztésének területileg számottevő részét teszik ki.

A 'Rita' fajtában olyan allélt találtunk, melynek 1. és 2. intron-hossz analízisét és allélspecifikus PCR-reakcióját követő elektroforetikus mintázata nem egyezett meg egyik leírt alléllal sem ($S_1 - S_{16}$; SONNEVELD et al. 2003). Intron méretei ugyanakkor megegyeznek DE CUYPER et al. (2005) munkájában vad cseresznyefajtáknál leírt S_{22} . allél adataival. Munkánkban először számolunk be az S_{22} .allél jelenlétéről termesztett cseresznyénél. Mivel a 'Rita' fajta anyai szülőjének ('Trusenszkaja 2') genotípusa vizsgálataink szerint S_5S_6 , az S_{22} allél az apai szülő H2 fajtától ered, mely a 'Germersdorfi óriás' szabadtermékenyüléséből származik (APOSTOL szem. közl.).

Eredményeink alapján a 'Germersdorfi 1' és 'Germersdorfi 3' fajták S-genotípusa (S_3S_{12}) azonos és megegyezik a német 'Schneiders Späte Knorpelkirsche' genotípusával. A kutatók körében elterjedt az a nézet (APOSTOL 2003), hogy a Germersdorfi fajtakör a 'Schneiders Späte Knorpelkirsche' fajtából eredeztethető - és nem a szintén német Germersdorfer fajtából. STÖRTZER (1992) állítása szerint viszont a 'Germersdorfer' a 'Schneiders Späte Knorpelkirsche' fajta szinonim neve. Tovább bonyolítja a helyzetet, hogy a 'Badacsonyi óriás' és 'Magyar porc' cseresznyéink is gyümölcs-morfológiai szempontból a magyar Germersdorfi-ra hasonlítanak és S-genotípusuk is ugyanúgy S_3S_{12} (**26. táblázat**). A jövőben a fent említett fajták kapcsolatát mikroszatellit alapú ujjlenyomat-vizsgálatokkal tisztázni kell. A Rosaceae családra vonatkozó, mikroszatellit markerekkel történő vizsgálatok lehetőségét PEDRYC et al. (2002) összefoglaló munkája értékeli.

Az 'Alex' fajta genotípusát SONNEVELD et al. (2003) közlésének megfelelően mi is S_3S_3' -nek találtuk. Ez a fajta azért érdekes, mert jelenleg az egyetlen, amelyben az öntermékenységet nem az S_4 , hanem az S_3 allél hordozza. Szabadföldi termékenyülési vizsgálataink igazolták öntermékenységét.

A 'Tünde' (S_3S_5) és IV-13/120 (S_1S_3) genotípusa és szülői viszonyaik alapján az anyai szülő, a 'Sárga Dragán' genotípusára következtetni tudunk. A 'Sárga Dragán' genotípusa S_1S_5 , melyet SCHUSTER (szem. közl.) PCR-vizsgálatokkal megerősített.

Kísérleti eredményeink szerint a 'Hedelfingeni óriás' néven termesztett fajtánk genotípusa S_3S_4 és nem egyezik meg a korábban a Nyugat-Európában 'Hedelfingen' néven termesztett fajta genotípusával (S_3S_5 , BOŠKOVIĆ ÉS TOBUTT 2001). Feltételezzük, hogy a 'Hedelfingeni óriás' és a 'Hedelfingen' különböző fajták.

Hasonló a helyzet az Oroszországból származó 'Valerij Cskalov' fajtával. Az általunk 'Valerij Cskalov' néven S_1S_9 allélokkal jellemzett fajtát 'Valery Chkalov' néven TOBUTT et

al. (2005) S_1S_6 -nak határozta meg. A fenti fajtakérdések tisztázására szintén DNS-vizsgálatokat kell végezni.

Mint ahogy a 'Hedelfingeni óriás' és 'Valerij Cskalov' fajták esete mutatja, előfordulhat, hogy azonos fajtanév alatt eltérő fajtákat értenek a világ különböző részén. Ezért rendkívül fontos, hogy a magyar változatot vizsgáljuk meg és ne vegyünk át információkat egy fajtáról anélkül, hogy nem győződünk meg a szóban forgó fajták azonosságáról.

5.2. Cseresznyefajták idegentermékenyülése az S-genotípusok ismeretének tükrében

Amikor a dolgozat tárgyát képező témában a kísérleteket elkezdtük – gondolunk itt a szabadföldi és pollentömlő-növekedési vizsgálatokra –, a cseresznye-termékenyülés tárgykörében molekuláris biológiai ismeretek még csak korlátozott számban álltak rendelkezésre. A hazai fajták S-genotípusa ismeretlen volt – meghatározásuk céljából történtek vizsgálatok (NYÉKI 1989), melyek hagyományos szabadföldi termékenyülési vizsgálati módszereken alapultak és csak néhány fajtáról adtak információt. Később nyílt lehetőségünk DNS-alapú módszer segítségével a hazai cseresznyefajták S-genotípusának meghatározására, így a szabadföldi vizsgálatokkal kapott eredményeket ezen ismeretek birtokában értékelhetjük.

Az S-genotípusok megismerését követően a kapott inkompatibilitási csoportok működésének ellenőrzése érdekében végzett célzott keresztezések megerősítették, hogy a DNS-szinten megállapított genotípusok a gyakorlatban is működnek. A 2003. év időjárása nagyon kedvező volt szabadtermékenyülési vizsgálatok végzésére: a hőmérséklet a megtermékenyítésre az egész virágzási idő alatt optimális volt. Az azonos inkompatibilitási csoportba sorolt fajták a termékenyülési vizsgálatokban is kölcsönösen meddőnek mutatkoztak. Szabadföldi kísérleteink megerősítették, hogy a 'Botond' (S_3S_4) x 'Hedelfingeni óriás' (S_3S_4), 'Germersdorfi 3' (S_3S_{12}) x 'Linda' (S_3S_{12}), 'Margit' (S_4S_{12}) x 'Katalin' (S_4S_{12}), 'Van' (S_1S_3) x IV-6/240 (S_1S_3), 'Vera' (S_1S_3) x IV-6/240 (S_1S_3), 'Vera' (S_1S_3) x 'Van' (S_1S_3), és ezek reciprok kombinációi inkompatibilisek. Gyümölcskötődésük 0% vagy ahhoz közel álló érték volt minden vizsgálati évben. Az S-allélok alapján teljesen kompatibilis kombinációk jól kötődtek. A részben és teljesen kompatibilis kombinációk kötődése között nem volt különbség.

Véleményünk szerint az "inkompatibilis", "részben kompatibilis" és "kompatibilis" kifejezéseket helyesebb lenne akkor használni, ha azokat S-genotípusok alapján állítjuk. A PCR-technikával kapott S-genotípusok alapján ugyanis elméletileg kompatibilis – részben

kompatibilis fajtakombinációk között is akadt olyan, melyek a kötődési kategóriák (NYÉKI 1989) alapján "inkompatibilisnek" bizonyultak. Ezek a kombinációk valójában tehát kompatibilisek, de gyengén kötődtek. Ezeknél a fajtakombinációknál az átlagos terméskötődés 0%-nál nagyobb volt, egyes években előfordult 5%-nál nagyobb érték is. Gyakran csak két év adatai álltak rendelkezésre, de az évek közti szórás nem volt jelentős. Ha megfigyeljük, melyek ezek a kombinációk, akkor igen gyakran a 'Kavics', 'Margit' és 'Germersdorfi 3' mint anyai szülők szerepelnek – melyek közül az első kettő a Germersdorfi leszármazottja. Ezeknél a fajtáknál az S-géneken kívül feltehetően egyéb tényezők is befolyásolják a kötődést. A 'Germersdorfi óriás' általános rossz termékenyülőképességét már MALIGA (1952) és BRÓZIK (1962) is leírta.

A jövőben érdemes lenne egyéb tényezők (virágmorfológia, ezen belül ivarszervek morfológiája, esetleges rendellenessége; eltérő termőhelyek hatása) szerepének tisztázása.

A vizsgált 27 fajtakombinációból 11-et gyümölcskötődés alapján kompatibilisnek találtunk, de gazdaságos termésmennyiséget ennek ellenére nem produkáltak. Ezek a fajtapárok együtt telepíthetők, de termésingadozásra lehet számítani. Amely kombinációkban két év kötődési adata állt rendelkezésre, újabb évek vizsgálata szükséges.

A termesztők számára a **27. táblázat**ban megjelölt kombinációk javasolhatók. Az 'Aida' fajta számára a IV-6/66 a három évből kettőben kiválóan termékenyítette - a rossz eredményt 2001-ben adta. A 'Vera' fajta a 'Sándor' fajtával termékenyül megbízhatóan, a IV-6/66 fajtát mint pollenadót még legalább egy évig szükséges vizsgálni. A 'Rita' fajta minden vele együtt virágzó fajtával jól termékenyül, termékenyülőképessége stabil. A 'Carmen' fajta pollenadójának a 'Katalin' fajtát javasoljuk, mert mindkét vizsgálati évben azt jól termékenyítette.

A 'Germersdorfi 3' fajta számára a 'Stella' és 'Katalin' fajták bizonyultak jó termékenyítő partnernek. A 'Katalin' fajtát a IV-6/240 pollenja jól termékenyíti, de virágzási idejük elkerüli egymást. A 'Kavics' és 'Margit' fajták problémájáról már szóltunk, sajnos számukra biztonságos termést biztosító porzópartnert továbbra sem találtunk.

A kombinációk összeállításánál elsősorban a BRÓZIK és APOSTOL (2000) közlése alapján együtt virágzó fajtákat tettük párba, de teljes biztonsággal csak akkor ajánlhatjuk ezeket a kombinációkat a termesztőknek, ha virágzási idejük átfedése megerősítést nyert.

A PCR-technikával kapott S-allél eredmények tehát teljes biztonsággal meghatározzák az egymással nem társítható fajták körét, de emellett szükségesnek látjuk a genetikailag kompatibilis- és részben kompatibilis kombinációk kötődésének ellenőrzését szabadföldi termékenyülési vizsgálatokkal. Az irodalomban több szerző közül a cseresznye termékenyülési

viszonyaira vonatkozó adatokat, információkat. Az alábbiakban ezeket az eredményeket vetjük össze saját megfigyeléseinkkel. 1952-ben MALIGA megállapította, hogy a 'Germersdorfi óriás' x 'Olivet', valamint a 'Badacsonyi óriás' x 'Olivet' kölcsönösen nem termékenyítik egymást.

A fentiekből az következik, hogy a 'Germersdorfi óriás' x 'Badacsonyi óriás' szintén inter-inkompatibilis kombináció. Kísérleteinkben mind a 'Germersdorfi 3', mind a 'Badacsonyi óriás' genotípusa S_3S_{12} , tehát ez a két fajta egymással valóban kölcsönösen inkompatibilis, amit BRÓZIK (1962) szintén megemlíti.

A BRÓZIK (1962) által inter-inkompatibilisnek leírt 'Germersdorfi óriás' (S_3S_{12}) x 'Bing' (S_3S_4) kombináció a fajták S-genotípusa alapján részben kompatibilis. A Szomolyai rövidszárú és Solymári szívcseresznye a fenti szerző szerint kölcsönösen kompatibilisek a 'Germersdorfi óriás' fajtával. Ha a 'Szomolyai rövidszárú' és 'Solymári szívcseresznye' fajták S-genotípusa azonos a ma termesztett 'Szomolyai fekete' (S_2S_4) és 'Solymári gömbölyű' (S_3S_4) fajtákkal, akkor mindkét fajta valóban kölcsönösen kompatibilis (teljesen, illetve részben) a 'Germersdorfi óriás' fajtával.

APOSTOLNÉ (1994) tisztázta a '90-es évek elején hazánkban fontos cseresznyefajták termékenyülését. Azóta új fajtajelöltek kerültek előtérbe, melyek nem képezhették az ő kísérleti anyagát, ezért kevés az olyan kombináció, mely e dolgozatban is szerepel. Eredményeink egybehangzóak abban, hogy a 'Germersdorfi 3' fajtát a 'Katalin' és a 'Stella' jól termékenyíti. Viszont amíg APOSTOLNÉ a 'Margit' x 'Stella' kombinációban 15-25% kötődést kapott, a mi szabadföldi kísérleteinkben mindössze 3,5% volt az átlagos kötődés. Hasonló a helyzet a 'Kavics' x 'Linda' kombinációban, ahol APOSTOLNÉ 25% feletti gyümölcskötődést tapasztalt, a mi megfigyeléseink szerint mindössze 0,7% volt.

A fajták S-genotípusának meghatározását követően – szemben APOSTOLNÉ kötődési eredményeivel - a 'Linda' (S_3S_{12}) x 'Germersdorfi 1', 'Germersdorfi 3' (S_3S_{12}), 'Hedelfingeni óriás' (S_3S_4) x 'Kavics' (S_3S_4), 'Hedelfingeni óriás' (S_3S_4) x 'Solymári gömbölyű' (S_3S_4), valamint a 'Solymári gömbölyű' (S_3S_4) x 'Kavics' (S_3S_4) és reciprok kombinációk inkompatibilisnek bizonyultak.

NYÉKI (1980) cseresznyefajták között inkompatibilitási csoportokat állított fel szabadföldi termékenyülési vizsgálatok alapján. Az említett szerző néhány régi, ma már gyűjteményes fajtát is használt, melyek közül a 'Badacsonyi óriás' és 'Magyar porc' fajtákat munkánkban mi is vizsgáltuk. Ezen fajták és a 'Germersdorfi óriás' fajta S-genotípusa megegyezett (S_3S_{12}), ezért eredményeink alátámasztják a szerző azon megállapítását, hogy a 'Germersdorfi óriás', 'Magyar porc' és 'Badacsonyi óriás' inter-inkompatibilis kombinációk.

NYÉKI (1989) megállapításával szemben, mely szerint a 'Germersdorfi óriás' fajta - amelyet a 'Schneiders Späte Knorpelkirsche' fajtaival azonosít - genotípusa S_3S_4 , eredményeink ellentmondanak. DNS vizsgálataink alapján a 'Germersdorfi 1' és 'Germersdorfi 3' fajták genotípusát S_3S_{12} -nek találtuk, hasonlóan, mint TOBUTT et al. (2001) a 'Schneiders Späte Knorpelkirsche' fajtát. A genotípusok ismeretében a 'Lambert' (S_3S_4 ; TOBUTT et al. 2001) és a 'Germersdorfi óriás' fajta nem tartozik azonos inkompatibilitási csoportba. A szerző által leírt 'Venus' (S_1S_3) x 'Germersdorfi óriás' (S_3S_{12}) viszont valóban részben kompatibilis kombináció, mert az S_3 allél mindkét fajtában előfordul. A 'Sam' fajtát ma már a XIII. inkompatibilitási csoportba sorolják (TOBUTT et al. 2001), mert genotípusa (S_2S_4) már nem egyedülálló.

A 'Germersdorfi óriás' fajtaival kapott gyenge terméskötődés így genetikailag nem lenne indokolt, mert a kombináció elméletileg teljesen kompatibilis. Vizsgálataink során bebizonyosodott a 'Germersdorfi 3' rossz termékenyülőképessége, ezért a 'Germersdorfi óriás' x 'Sam' kombináció gyenge kötődése valószínűleg ennek volt köszönhető. NYÉKI (1989) eredményeiben a részben kompatibilis fajtakombinációk gyümölcskötődése 0-4,8% között volt. Saját adataink alapján a részben kompatibilis kombinációk 0,4-34,4% között termékenyültek, míg a teljesen kompatibilis kombinációk 3,3-30,7%-ban. Véleményünk szerint tehát a teljesen és részben kompatibilis fajtakombinációk terméskötődése nem különbözik.

APOSTOL (1999a) közlése szerint a Bigarreau Burlat (S_3S_9) x 'Stella' (S_3S_4) utódnemzedékének közel fele (48%) önmeddőnek bizonyult - autogám megporzást követően a virágok 0%-a kötött gyümölcsöt. Ugyanakkor a szülők S-genotípusa alapján az ebből a kombinációból származó utódok 100%-ának öntermékenynek kellene lennie. Az autogám úton való termékenyítés - a mi kísérleteinkben is - gyengébb kötődést ad, mint a geitonogám megporzás. Véleményünk szerint az APOSTOL által vizsgált populáció öntermékenyülését ezért geitonogám megporzást követően is érdemes lenne megvizsgálni.

BRÓZIK és APOSTOL (2000) táblázatos formában összefoglalták a ma termesztésben levő cseresznyefajták vagy termesztésbe kerülő fajtajelöltek számára javasolt pollenadókat. A mi tapasztalatainkkal egyezik, hogy az 'Aida' (S_6S_{12}) fajtát a 'Pál' ($S_4'S_9$) jól termékenyíti, hasonlóan a 'Vera' (S_1S_3) x 'Sándor' ($S_4'S_9$), a 'Kavics' (S_3S_4) x 'Katalin' (S_4S_{12}) és a 'Rita' (S_5S_{22}) x 'Pál' ($S_4'S_9$) szintén megfelelő termést adó, kompatibilis kombinációk. A szerzők tapasztalataival szemben azonban az 'Aida' (S_6S_{12}) x 'Sándor' ($S_4'S_9$), 'Germersdorfi 3' (S_3S_{12}) x 'Sunburst' (S_3S_4) és 'Kavics' (S_3S_4) x 'Alex' (S_3S_3) kombinációk ugyan genetikailag nem inkompatibilisek, mégis gyenge kötődést adtak. PCR-technikával kapott eredményeink nem támasztják alá azt a megállapítást, hogy a Germersdorfi 1 (S_3S_{12}) x 'Linda' (S_3S_{12}),

‘Germersdorfi 3’ (S_3S_{12}) x ‘Linda’ (S_3S_{12}), ‘Solymári gömbölyű’ (S_3S_4) x ‘Hedelfingeni óriás’ (S_3S_4), ‘Hedelfingeni óriás’ (S_3S_4) x ‘Kavics’ (S_3S_4) és ezek fordított kombinációjaiban a partnerek egymásnak jó pollenadói, mert a kombinációkon belüli fajták azonos inkompatibilitási csoportba tartoznak, így egymást nem termékenyíthetik. A ‘Germersdorfi 3’ (S_3S_{12}) x ‘Linda’ (S_3S_{12}) és reciprok kombináció szabadföldi kísérleteinkben is bizonyította megállapításunkat, 0% kötődést adott.

BRÓZIK és APOSTOL személyes közlése, valamint APOSTOL (2003) szerint a magyar cseresznyenemesítési programban az angliai John Innes intézetből származó ‘Cherry Self Fertile 45’ és ‘Cherry Self Fertile 46’ nevű öntermékeny fajtákat használták fel az 1970-es években.

A John Innes intézet anyagait átnézve azonban ilyen néven nem találtunk fajtákat, az akkor az egykori Kertészeti Kutató Intézetbe beérkezett növényanyagról dokumentáció nem maradt. Ha feltételezzük, hogy a ‘Cherry Self Fertile 45’ és ‘Cherry Self Fertile 46’ ténylegesen a John Innes intézetből származó fajták, utólag érdemes lenne megtudni, hogy a három JI klónból melyek ezek. Sajnos többszöri átszaporítás után ma csak a ‘Cherry Self Fertile 46’ fajta maradt meg, melyet megvizsgáltunk és genotípusát S_1S_3 -nak találtuk. Az ‘Alex’ fajta - a ‘Van’ x ‘Cherry Self Fertile 46’ utódja - genotípusát SONNEVELD et al. (2003) meghatározta és S_3S_3 -nek találta. A ‘Cherry Self Fertile 46’ fajtában az öntermékenységet így csak az S_3 allél hordozhatja - genotípusa tehát S_1S_3 - ha ez a meglévő növényanyag a többszöri átszaporítás után fajtaazonos a John Innes intézetből származó fajtával. APOSTOL (2003) közlése - mely szerint a ‘Cherry Self Fertile 46’ azonos a JI 2420 (S_4S_4) klónnal - tehát nem valószínű. A JI 2434 és JI 2538 klónok azok, ahol az S_3 allél hordozhatja az öntermékenységet (BOŠKOVIĆ et al. 2000b, c; SCHMIDT et al. 1999). SONNEVELD et al. (2003) felhívják a figyelmet, hogy MATTHEWS és LAPINS (1967) munkájában a JI 2538 a 1411/46 számon szerepelt. A fentiek alapján és SONNEVELD et al. (2003) megállapításának megfelelően feltételezzük, hogy a ‘Cherry Self Fertile 46’ a JI 2538-nak felel meg. A világon a JI 2538 klónnak ez a ‘Cherry Self Fertile 46’ fa az egyetlen példánya. SONNEVELD et al. (2005) megemlíti, hogy az ‘Alex’ és a JI 2434 fajta S_3 allélmintázatának rendellenessége hasonló.

Az elmondottak tanulsága, hogy az utókor munkájának megkönnyítése érdekében igen fontos lenne a nemesítőknek a keresztezésben felhasznált utódok genotípusát rögzíteni.

A javasolt pollenadók esetében a virágzási időkre is tekintettel kell lenni, melyeket BRÓZIK és APOSTOL (2000) a "javasolt pollenadók" rovatban figyelembe vettek. Mivel ez a dolgozat a virágzási idők megfigyelésére nem terjedt ki, az adatok ütköztetésére nem kerülhet sor.

Azokban az esetekben, ahol az ellentmondó eredmények elméletileg kompatibilis kombinációk eltérő termékenyülési szintjéről számolnak be, újabb, több évre és termőhelyre kiterjedő vizsgálatok szükségesek.

Az öntermékeny fajták önálló inkompatibilitási csoportot alkotnak a világ cseresznyefajtáinak S-genotípusát összefoglaló munkákban (legutóbbi munka: TOBUTT et al. 2005; **2. melléklet**). Az ezen fajták nemesítésénél szülőként használt öntermékeny fajták pollen S-génje funkcióját veszítette (LEWIS és CROWE 1954). Az ily módon sérült allélt hordozó hímivarsejtek akadálytalanul bejutnak bármilyen S-genotípusú fajta embriózsákjába, valamennyi fajtával teljesen- vagy részben kompatibilisek (THOMPSON 1996).

Az öntermékeny fajták véleményünk szerint is univerzális termékenyítők. Termékenyítőképességükben mutatkoznak különbségek, amit a fajtatársításnál figyelembe kell venni. Kísérleteinkben öntermékeny pollenadóval való megporzást követően kötődése alapján 16 kombinációból egyetlen kombináció ('Aida' x 'Sándor') volt inkompatibilis. Az öntermékeny fajták közül a 'Sunburst', 'Alex' és 'Stella' fajta termékenyítőképessége gyenge volt, melynek okát tisztázni kell. Szükségesnek tartjuk a fajták pollenképzés-menetének, pollen-minőségének és mennyiségének vizsgálatát, mert elképzelhető, hogy ez okozza a rossz termékenyítőképességet (BÉKEFI 2004b).

Szabadszízi idegentermékenyülési vizsgálati eredményeinkből azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a részben kompatibilis kombinációk terméskötődése gyakorlatilag nem kisebb, mint a teljesen kompatibilis kombinációk esetében. A bibe felületére több száz pollenszem érkezik, melyekből elméletileg a fele kompatibilis (mint ahogy a részben kompatibilis kombinációknál várható). A pollenek által fejlesztett pollentömlők száma az elején mind a teljesen kompatibilis, mind a részben kompatibilis kombinációknál igen nagy, ami a bibeszálban haladva mindkét esetben lecsökken és csak néhány éri el a magházat, s ezek közül rendszerint csak egy termékenyít.

A pollenadó fajták közül itt szeretnénk kiemelni a 'Katalin' és IV-6/66 fajtát, amelyek kiváló termékenyítőképességgel rendelkeznek a velük elméletileg kompatibilis fajtákon. A 'Katalin' fajtával még a rosszul termékenyülő 'Kavics' és 'Germersdorfi 3' fajták esetén is jó kötődést kaptunk.

Szabadszízi termékenyülési vizsgálatokkal alátámasztottuk, hogy az egyes fajtáknál molekuláris módszerekkel meghatározott S-allélok a gyakorlatban meghatározzák a fajták termékenyülési sajátosságait. SCHMIDT et al. (1999) szerint, ha az S-allélok molekuláris módszerekkel meghatározzuk, nincs szükség termékenyülési kísérletekre. Valóban, az S-allélok

ismeretében az egymással teljesen inkompatibilis kombinációk szabadföldi vizsgálatok nélkül kiszűrhetők. Az elméletileg részben vagy teljesen kompatibilis kombinációknál azonban szükség van szabadföldi termékenyülési vizsgálatokra, illetve a termékenyülést meghatározó egyéb tényezők elemzésére (pollenmennyiség és -minőség vizsgálata, virágmorfológia stb.), mert ezek bizonyos fajtáknál befolyásolhatják a kötődést (pl. feltehetően a 'Margit' és 'Kavics' fajtánál).

Termékenyülési vizsgálataink a cseresznyeültetvények fajtatársításhoz adnak információt, eredményeinket közzétettük (BÉKEFI 2004a). Ugyanakkor a társítható fajták körének megállapításához egyéb virágzásbiológiai ismeretekre - a fajták együttvirágzásának tisztázására, a méhlátogatottság értékelésére - is elengedhetetlenül szükség van, mely vizsgálatok e dolgozat kereteit meghaladták. Az új cseresznyefajták és fajtajelöltek virágzási idejének vizsgálata folyamatban van, amely a termékenyülési vizsgálatokkal kiegészítve jelenthet igazán hasznos és megbízható információkat a termesztők számára.

Az öntermékeny cseresznyefajták nemesítése szempontjából az *S*-allélok DNS-szintű vizsgálatának szintén kiemelt jelentősége van. Egy adott fajtakombináció utódnemzedékének öntermékenyülését eddig csak termőkorú fák vizsgálatával lehetett megállapítani. DNS-alapú technika használatával – a szülők genotípusának ismeretében – az utódpopulációban az öntermékeny utódok már magonc korban kiemelhetők. Ennek szellemében 2005-ben megkezdtük a 'Cherry Self Fertile 46' utódpopuláció tagjainak öntermékenységi vizsgálatát. SONNEVELD et al. (2005) eredményei alapján a jövőben olyan, az *F*-box gén vizsgálatán alapuló DNS-szintű módszer megjelenése várható, mely alkalmazásával az öntermékeny cseresznyefajták szelekciójához nem lesz szükség a szülők genotípusának ismeretére.

5.3. Cseresznyefajták öntermékenyülése

A 'Stella' és 'Alex' fajták öntermékenyülését eredményeink alátámasztották. Ezek a fajták és a 'Sándor', 'Pál', IV-6/66 fajták megbízhatóan öntermékenyek. Mivel ezen fajták terméskötődése két évben bizonyította öntermékenységet, több év vizsgálata nem szükséges. A IV-6/240 önmeddősége bebizonyosodott, szemben más közlések megállapításaival (APOSTOL 1999b). Termékenyülési vizsgálataink során az izolált-saját pollennel megporzott virágok nem kötöttek termést. Az autogám megporzást követő terméskötést feltehetően kísérleti hiba (nem kívánt idegenmegporzás?) okozhatta.

Az itt leírt szabadföldi kísérleteket követően a vizsgálat tárgyát képező hazai cseresznyefajták termékenységeért felelős *S*-alléljait BÉKEFI et al. (2003) meghatározták.

Molekuláris módszerekkel bebizonyosodott, hogy a 'Sándor', 'Pál', IV-6/66 tartalmazza az öntermékenységet hordozó S_4 allélt, míg a IV-6/240 nem.

A IV-6/240 szabadtermékenyülésének mértéke kisebb volt az öntermékeny fajták szabadtermékenyüléséhez képest. KERÉKNÉ (1981) tapasztalatai szerint az öntermékeny meggyfajták szabadtermékenyülése jobb az önmeddő fajták szabadtermékenyüléséhez képest. Mivel a IV-6/240 az egyik legkorábban virágzó fajták egyike, kevés fajta virágzik vele egy időben, ezért szabadtermékenyülésének esélye is kisebb, mint más, később virágzó fajtáké

A 'Stella' termékenyülésével kapcsolatos adatokat más szerzők is közölnek, melyek a mi eredményeinktől számottevően nem különböznek. LANGE (1979) a 'Stella' szabadtermékenyülését követően az általunk megfigyelt értékeknél nagyobb, a kétféle öntermékenyülési vizsgálat után kisebb kötődést kapott. APOSTOLNÉ (1994) kísérleteiben viszont a 'Stella' természetes autogám megporzást követően jobban kötődött, mint a mi vizsgálatainkban.

Az izolált megporzatlan kezelést követő gyümölcskötődés a szabadtermékenyüléssel és geitonogám megporzással kapott kötődési eredményektől szignifikánsan különbözött, amely azt igazolja, hogy megfelelő termés eléréséhez szükség van pollenátvitelre. A fentiek megegyeznek GODINI et al. (1998) tapasztalataival. Négy öntermékeny cseresznyefajta esetében autogám megporzással jóval gyengébb kötődést kaptak, mint szabadtermékenyülést vagy geitonogám megporzást követően. KERÉKNÉ (1981) öntermékeny meggyfajtáknál tapasztalt hasonló jelenséget. NYÉKI (1989) önmeddő, részben öntermékeny és öntermékeny meggyfajták autogám megporzását követően minden általa vizsgált fajta esetében kisebb kötődést kapott (átlagosan 11,6%), mint geitonogám megporzás esetén (átlagosan 20,6%). Az autogám megporzás általában nem adott kielégítő termésmennyiséget.

Az öntermékeny fajták saját virágporral beporzott virágai eredményeink szerint jobban termékenyültek, mint szabadtermékenyülés esetén. Hasonlóan MILTIADIS et al. (1984) mandulavirágok geitonogám megporzása után nagyobb kötődést kapott (56,8%), mint szabadtermékenyülés és autogám megporzást követően (38, ill. 40%). Ezzel szemben GODINI et al. (1998) mesterséges megporzást követő kötődési eredményei cseresznyefajtáknál gyengébbek voltak, mint szabadtermékenyülés után: a méhek "jobb munkát végeztek", mint a megporzó ecset.

A fajták kis száma miatt az öntermékenység és szabadtermékenyülés közti kapcsolatra a cseresznyére általános következtetést levonni nem lehet, a vizsgálatot több öntermékeny fajta bevonásával kell megismételni.

5.4. Pollentömlő-növekedés

A pollentömlő-növekedés tanulmányozása ismert technika a növények inkompatibilitásának vizsgálatára. Ugyanakkor a vélemények eltérőek az inkompatibilitási gátlás helyét illetően. Ezért úgy véljük, hogy egy kombináció akkor biztosan kompatibilis, ha a pollentömlő eléri a magházat. Az általunk is használt "Quetsch" szövettani technika - a termő szétlapítása - nem volt alkalmas arra, hogy a magházban a pollentömlők jelenlétét tanulmányozzuk, mert azok a technika következtében eredeti helyükről elmozdulnak - mint ahogy STÖSSER (1980) is említi. Vizsgálataink ezért csak a bibeszálban található pollentömlőkre terjedtek ki.

Különbség a kompatibilis és részben kompatibilis fajtakombinációk között

A pollentömlők számát nagymértékben befolyásolják a pollenszemek kihajtási képességéből adódó különbségek, ezt kiküszöböltük azzal, hogy a pollentömlők számát a bibén csírázó pollenszemek arányában fejeztük ki.

A statisztikai elemzések alapján a 'Margit' (S_4S_{12}) x 'Alex' (S_3S_3) és 'Germersdorfi 3' (S_3S_{12}) x 'Alex' (S_3S_3) kombinációk között a pollentömlők bibén csírázó pollenszemekhez viszonyított arányát tekintve nincs különbség, az egyes bibeszálrészeket önállóan tekintve sem. Ez azt jelenti, hogy a szóban forgó teljesen és részben kompatibilis kombinációk pollentömlő-növekedés alapján statisztikai vizsgálatokkal nem elkülöníthetők. Ugyanakkor a 'Germersdorfi 3' bibeszálak alsó harmadában két évben egyáltalán nem találtunk pollentömlőt, szemben a 'Margit' fajtaival.

A statisztikai értékelést az összes rendelkezésre álló adat felhasználásával végeztük el, ezért azok az átlagok körül erős szórást mutatnak. Ez a tény arra utal, hogy az adatokat ebben az esetben nem célszerű összevontan értékelni, ezért a valósághoz közelebb áll, ha az alapadatok szintjén kimutatott kisebb különbségeket is figyelembe vesszük. Az alapadatok összehasonlítása révén nyert eredmények alapján a két fajtakombináció pollentömlő-növekedése között különbségek vannak. Az viszont nem tisztázott, hogy a 'Germersdorfi 3' x 'Alex' kombináció vontatottabb pollentömlő-növekedése a részben kompatibilis jellegből adódik, vagy a 'Germersdorfi 3' fajta örökletes sajátossága. A részben kompatibilis kombinációkban elméletileg a pollentömlők 50%-a inkompatibilis, a másik 50%-a kompatibilis és ezeknek is csak kis része hatol le a bibeszál aljáig. SCHMIDT és TIMMANN (1997) szerint a teljesen és a részben kompatibilis cseresznyekombinációk között pollentömlő-növekedésben nem tehető különbség, ugyanis mindkét esetben csak néhány pollentömlő éri el a bibeszál alapját, azaz pollentömlő-számot tekintve a bibeszál alsó harmadában nincs eltérés.

Esetünkben a 'Germersdorfi 3' x 'Alex' kombinációnál pollentömlő csak 2000-ben érte el a bibeszál alját, a többi vizsgált évben a kapcsolat inkompatibilisnek mutatkozott, ugyan genetikailag részben kompatibilis. Ez a jelenség arra utal, hogy a 'Germersdorfi 3' pollentömlő-növekedését a termékenyülést irányító S-gének mellett más öröklött tényezők (virágmorfológia, ivarszervek rendellenessége) is befolyásolhatják. Érdemes lett volna megvizsgálni, hogy a megporzást követő 6-10. napon eljutnak-e pollentömlők a bibeszál aljáig. A 'Margit' x 'Alex' kombinációnál a pollentömlők a 2. napon elérték a bibeszál alsó harmadát, amely megfelel STÖSSER és ANVARI (1981) által szabadföldi körülmények között tapasztalt pollentömlő-növekedési sebességgel.

ORTEGA et al. (2002) mandulafajtákkal végzett kísérletében a részben kompatibilis kombinációk esetében több pollentömlő akadt el a bibeszál felső és középső harmadában, mint a teljesen kompatibilis kombinációnál. A bibeszál alját elérő pollentömlők száma azonban nem különbözött. Megfigyeléseinkben a 'Germersdorfi 3' bibeszálának felső részében akadálytalanul haladó pollentömlők száma a bibeszál közepén lecsökken, ezért a gátlás helye a bibeszál középső harmadára tehető.

Pollentömlő-növekedés összefüggése a hőmérséklettel

Mivel a kísérletek nem szabályozott hőmérsékleti körülmények között folytak, így a hőmérséklet pollentömlő-növekedésre gyakorolt hatására vonatkozóan a rendelkezésre álló adatok alapján csupán tendencia jellegű megállapításokat tehetünk.

Az eredmények alapján a pollentömlők arányának változása és az egyes évjáratokban a pollentömlő-növekedés időszakában mért hőmérsékleti értékek alakulása között pozitív kapcsolat volt. A legmelegebb év 2000 volt, a pollentömlők aránya a virágokban ekkor volt a legnagyobb.

A 'Margit' x 'Alex' kombinációban az egyes évek időjárási viszonyai jobban megmutatkoznak. A bibeszál alsó harmadát a legmelegebb 2000. évben érték el leghamarabb a pollentömlők (a 2. napon) és az 5. napra már a virágok 80%-ában itt megtalálhatók a tömlők. A hűvös 2001-ben csak az ötödik napon jutottak el a bibeszál alsó régióiba.

Pollentömlő-növekedés vizsgálat *in vitro*

In vitro körülmények között történt megporzás és pollentömlő-növekedés tanulmányozásával az inkompatibilis és részben kompatibilis fajtakombinációk egyértelműen elkülöníthetők voltak. Az inkompatibilis 'Vera' (S_1S_3) x 'Van' (S_1S_3) kombinációnál a pollentömlők elakadtak, a gátlás helye a bibeszál felső harmada volt, CEROVIĆ és RUŽIĆ

(1992a) valamint STÖSSER és ANVARI (1981) tapasztalataival egyezően. A részben kompatibilis 'Alex' (S_3S_3) x 'Van' (S_1S_3) fajtapárnál a tömlők a bibeszál aljáig lehatoltak. A pollentömlő-növekedés vizsgálata is alátámasztja, hogy a 'Vera' és 'Van' fajta S-genotípusa valóban megegyezik, az 'Alex' és 'Van' fajtáé viszont különbözik.

Az *in vitro* technika - annak ellenére, hogy az ágak, virágok stresszhatásnak vannak kitéve, ha elválasztjuk a természetes környezetétől - az ellenőrzött, egyenletes körülmények biztosításából fakadóan alkalmasabb az inkompatibilitás tanulmányozására, mint az *in vivo* környezet. Kísérleteinkben a radikális kasztrálás nem befolyásolta hátrányosan a pollentömlő-növekedést és nem támasztják alá EGEA et al. (2002) véleményét, miszerint a virágrészek eltávolítása káros hatással lenne a pollentömlő-növekedési kísérletekre. A vizsgálatokat célszerű kiegészíteni a magkezdemény életképességének mikroszkópos elemzésével, valamint a használni kívánt pollen életképességének meghatározásával.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A cseresznye primőr gyümölcse iránt hazai és nemzetközi piacokon nagy a kereslet. A magyar cseresznyenemesítés gondoskodik a fogyasztói igényeknek megfelelő új fajták előállításáról. A cseresznyeültetvények termésbiztonságának feltétele a fajták termékenyülési viszonyainak ismerete. A cseresznye ugyanis alapvetően önmeddő gyümölcsfaj és a fajták között kölcsönös meddőség (inkompatibilitás) áll fenn. Inkompatibilitása gametofitikus, a folyamatot egyetlen lókuszt szabályozza, melynek számos allélváltozata (S-allélok) lehet (CRANE és LAWRENCE 1929). Az azonos S-genotípusú fajták inkompatibilitási csoportot képeznek. Eddig 13 S-allélt és 28 inkompatibilitási csoportot írtak le (TOBUTT et al. 2005). A fajták

S-alléljainak ismeretében a kompatibilis, egymást kölcsönösen termékenyítő fajták köre meghatározható.

Az S-lókuszt a bibeszálban kifejeződő S-RN-áz és pollenben expresszáldó F-box génekből áll (LEWIS 1949). A Solanaceae családnál derült fény arra, hogy a bibeszálkomponens-gén termékei bibeszál-specifikus fehérjék, az S-RN-ázok (BREDEMEIJER és BLAAS 1981; McCLURE et al. 1989). Az S-RN-ázok az RNS lebontásával gátolják az inkompatibilis pollentömlő növekedését.

Az S-allélok azonosítása molekuláris módszerekkel történhet fehérje- és DNS-szinten. A DNS-szintű PCR-vizsgálatok az S-RN-áz génre tervezett primerek használatával folynak. Az egyik lehetséges vizsgálat, amikor az S-RN-áz ún. hipervariábilis régiójára allélspecifikus primereket terveznek. Egy másik módszer szerint az S-RN-áz konzervatív régióira illeszkedő konszenzus primereket használnak, ahol az S-allélok elkülönítése a primerek által közrefogott intron hosszúságbeli különbségein alapul (SONNEVELD et al. 2001, 2003).

A cseresznyefajták S-alléljait kezdetben hagyományos szabadföldi termékenyülési vizsgálatok segítségével határozták meg. Ezek közül kiemelkedik MATTHEWS és DOW (1969) munkája: 160 fajta S-genotípusát határozták meg. Hazánkban MALIGA (1952) végzett először cseresznye termékenyülési vizsgálatokat, majd BRÓZIK (1962) foglalkozott ezzel a témával. Mindketten elsősorban az akkor legnagyobb arányban termesztett 'Germersdorfi óriás' és 'Badacsonyi óriás' fajták ön- és idegentermékenyülését vizsgálták. Magyarországon termesztett fajták körében az első inkompatibilitási csoportot BRÓZIK és NYÉKI (1980) írta le. NYÉKI és SZABÓ (1995) az inkompatibilitás jellemzésére terméskötődési csoportokat alkottak. A cseresznye-termékenyüléssel foglalkozó munkák közül APOSTOLNÉ (1994)

munkáját említjük, aki az akkor újnak számító fajták körében meghatározta az egymást kölcsönösen termékenyítő fajtapárokat.

1954-ben LEWIS és CROWE előállította az első öntermékeny cseresznye genotípusokat. A nemesítés egyik fő célkitűzése ezt követően az öntermékeny fajták létrehozása lett. Az első öntermékeny cseresznyefajta a 'Stella' (LAPINS 1971) volt, hazai nemesítésű öntermékeny fajta az 'Alex', állami fajtaelismerésének éve 1999.

A termékenyülés vizsgálatának régi módszere a pollentömlő-növekedés tanulmányozása a virágokban. Ennek lényege, hogy a megporzott virágokban a pollentömlőt speciális festékekkel (többnyire anilinkék) megfestik, majd a virágokból preparátumokat készítenek és UV-fluoreszcens mikroszkóp segítségével vizsgálják. A pollentömlő egyetlen óriás sejtnek tekinthető, melynek növekvő csúcsi része aktív és hordozza a hímivar-sejteket. A *Prunus* nemzetségre jellemző pollentömlő-növekedést először STÖSSER (1980) írta le. A pollentömlők növekedését a környezeti tényezők erősen befolyásolják. A hőmérséklet emelkedésével a kompatibilis tömlők növekedése gyorsabb, az inkompatibilis tömlőké lassabb (LEWIS 1942, 1954). Magyarországon meggyfajták pollentömlő-növekedését különböző hőmérsékleteken NAGY (1965) és KERÉKNÉ (1981) vizsgálták.

A fajták közötti inkompatibilitás a pollentömlő-növekedésének gátlásában jelentkezik. Az inkompatibilis pollentömlők vége a benne felhalmozódott kallóz következtében megvastagodik, megfestve erősen fluoreszkál. Cseresznyénél és meggyénél az inkompatibilis pollentömlők növekedése egyes szerzők szerint a bibeszál felső harmadában áll le (STÖSSER 1980, CEROVIĆ és RUŽIĆ 1992a), mások (SCHMIDT és TIMMANN 1997) akkor biztosak a kompatibilitásban, ha a pollentömlők elérik a magházat.

Dolgozatunkban az új cseresznyefajták termékenyülését vizsgáltuk. Meg kívántuk állapítani a cseresznyefajták ön- és szabadtermékenyülésének mértékét. Idegentermékenyülési vizsgálatokkal tisztázni kívántuk az együtt telepíthető, megbízható termést adó fajták körét, valamint azokat, melyek egymást nem termékenyítik. Céljainkat kezdetben a termékenyülés hazai úttörőinek módszerével, hagyományos termékenyülési vizsgálatokkal valósítottuk meg. A sokszor egymásnak ellentmondó eredmények újabb technikák használatát vetették fel, ezért megkezdtük a cseresznyefajták *in vivo* és *in vitro* pollentömlő-növekedésének vizsgálatát. A cseresznye-termékenyülés molekuláris biológiai kutatásában született új módszerek megjelenésével célul tűztük ki a módszer honosítását és a magyar fajták S-genotípusának meghatározását.

Termékenyülési vizsgálatokkal igazoltuk a 'Sándor', 'Pál' és IV-6/66 fajták öntermékenységet és a IV-6/240 fajta önmeddőségét. A vizsgált évek és fajták adatait

összesítve a megporzási módok közül a legnagyobb kötődést a geitonogám megporzás adta (46,9%), majd a szabadtermékenyülés (39,5%), végül az autogám megporzás (20,2%). Az öntermékenyülés és szabadtermékenyülés mértéke között összefüggés nem volt megállapítható.

Idegentermékenyülési vizsgálatok alapján megállapítottuk, hogy az 'Aida' x IV-6/66, 'Carmen' x 'Katalin', 'Germersdorfi 3' x 'Stella', 'Germersdorfi 3' x 'Katalin', 'Rita' x IV-6/66, 'Rita' x 'Sándor', 'Vera' x IV-6/66 fajtapárok megbízható termést adnak. Meghatároztuk azokat a fajtakombinációkat is, melyek együttes telepítését nem javasoljuk.

Molekuláris biológiai módszerekkel meghatároztuk 28 cseresznyefajta termékenyülésének genetikai hátterében álló S-alléljait, a fajtákat inkompatibilitási csoportokba soroltuk. A legtöbb fajtában előforduló allél az S_3 , míg az S_2 csak egy fajtában ('Szomolyai fekete') fordult elő.

Az eredmények alapján meghatároztuk a magyar cseresznyefajták körében kölcsönösen inkompatibilis kombinációkat. Szabadföldi termékenyülési vizsgálatokkal igazoltuk, hogy az S-allélok a cseresznye termékenyülés-viszonyait alapvetően meghatározzák.

A 'Rita' fajtajelöltben egy eddig termesztett cseresznyénél le nem írt, eddig csak vadcsereznyékben előforduló új allélt (S_{22}) fedeztünk fel. Új inkompatibilitási csoportot (XXVII) határoztunk meg (genotípusa S_4S_{12}), melybe a 'Katalin' és 'Margit' fajták tartoznak. Eredményeink szerint a 'Hedelfingeni óriás' néven termesztett fajtánk genotípusa S_3S_4 és nem egyezik meg a korábban a Nyugat-Európában 'Hedelfingen' néven termesztett fajta genotípusával (S_3S_5). Feltételezzük, hogy a 'Hedelfingeni óriás' és a 'Hedelfingen' különböző fajták. Hasonló a helyzet az Oroszországból származó 'Valerij Cskalov' fajtával. Az általunk 'Valerij Cskalov' néven S_1S_9 allélokkal jellemzett fajtát 'Valery Chkalov' néven TOBUTT et al. (2005) S_1S_6 -nak határozták meg.

A 'Germersdorfi 1', 'Germersdorfi 3', 'Badacsonyi óriás' és 'Magyar porc' fajták genotípusa megegyezik és azonos a német 'Schneiders Späte Knorpelkirsche' fajta genotípusával (S_3S_{12}). A fajták rokonságát mikroszatellit alapú vagy más DNS-alapú ujjlenyomat vizsgálatokkal tisztázni kell.

A PCR-technikával kapott S-genotípusok alapján elméletileg kompatibilis – részben kompatibilis fajtakombinációk között is akadtak olyanok, melyek gyengén kötődtek ('Aida' x 'Sándor', 'Germersdorfi 3' x 'Sunburst', 'Linda' x 'Sunburst', 'Kavics' x 'Alex', 'Kavics' x 'Carmen', 'Kavics' x 'Linda', 'Kavics' x 'Sunburst', 'Margit' x 'Pál' és 'Margit' x 'Stella'. Az anyai szülők - az 'Aida' fajtát kivéve - a rossz termékenyülőképességű (MALIGA 1952, BRÓZIK 1962) 'Germersdorfi óriás' leszármazottai. Ezeknél a fajtáknál az S-géneken kívül feltehetően egyéb tényezők (ivarszervek morfológiája, esetleges rendellenessége) is

befolyásolják a kötődést. A fajták S-genotípusának ismerete tehát nem minden esetben elégséges a jól termékenyülő kombinációk kiválasztására.

A magyar cseresznyenemesítésben az öntermékenység bevitelének céljából széles körűen felhasznált Cherry Self Fertile 46 fajtát S-genotípusa és irodalmi adatok (MATTHEWS és LAPINS 1967, SONNEVELD et al. 2003) egyeztetése alapján azonosnak véljük az angol JI 2538 öntermékeny klónnal .

A ‘Margit’ x ‘Alex’ és ‘Germersdorfi 3’ x ‘Alex’ kompatibilis és részben kompatibilis kombinációk pollentömlő-növekedése között különbséget találtunk. Az viszont nem tisztázott, hogy a ‘Germersdorfi 3’ x ‘Alex’ kombináció vontatottabb pollentömlő-növekedése a részben kompatibilis jellegből adódik, vagy a ‘Germersdorfi 3’ fajta örökletes tulajdonsága.

Véleményünk szerint az *in vitro* pollentömlő-növekedés az ellenőrzött, egyenletes körülmények biztosításából fakadóan alkalmasabb az inkompatibilitás tanulmányozására, mint *in vivo*. A radikális kasztrálás nem befolyásolta hátrányosan a pollentömlő-növekedést.

A dolgozatban leírtak alapján, aki a fajták virágzás- és termékenyülésbiológiájának kutatására szánja magát, számíthat rá, hogy eredményei nem mindig a vártak megfelelően alakulnak és a kísérletek végén sok tisztázatlan kérdés marad. A kérdések megválaszolásához közelebb kerülünk, ha azonos problémán párhuzamosan több módszerrel, több éves ismételtségekben kutatócsoportok dolgoznak.

SUMMARY

Sweet cherry, being one of the first-fruits, is much in demand on Hungarian and international markets. Hungarian fruit breeding provides new cultivars that meet the consumer's requirements. Knowledge of fertilisation conditions is a prerequisite for good yield. Sweet cherry is basically self-incompatible and incompatibility among cultivars often occurs. Incompatibility in cherry is gametophytic, and controlled by a single locus with a series of alleles (the so called S-alleles) (CRANE and LAWRENCE 1929). Cultivars having the same S-alleles form an incompatibility group. Thirteen S-alleles and twenty-eight incompatibility groups have been described so far (TOBUTT et al. 2005). With knowledge of S-genotypes of cultivars determining inter-compatible cultivars is straightforward. The locus S consists of two parts: the stylar and the pollen component genes (LEWIS 1949). In the plant family Solanaceae it has been discovered that the products of the stylar part are style-specific proteins, the S-RNases (BREDEMEIJER and BLAAS 1981; McCLURE et al. 1989). S-RNases degrades incompatible pollen tubes.

Identification of S-alleles with molecular methods can be performed on protein and DNA level. Analyses on DNA level are carried out by with PCR methods using primers designed for the stylar S-RNase gene. One possibility is using allele-specific primers that amplify the so called "hypervariable region" of S-RNase. The other alternative is applying consensus primers - built on conserved regions of the S-RNase - that amplify two intron regions. This method is based on intron length polymorphism (SONNEVELD et al. 2001, 2003).

At first the S-genotypes of sweet cherry cultivars were identified by traditional field test-crosses. One of the most famous work is of MATTHEWS and DOW (1969) who genotyped 160 cultivars. In Hungary, the first scientists dealing with pollination experiment are MALIGA (1952) and BRÓZIK (1962). Both of the studied self- and cross-incompatibility of the widely grown cultivars in Hungary: 'Germersdorfi óriás' and 'Badacsonyi óriás'. The first incompatibility groups among cultivars grown in Hungary were determined by BRÓZIK and NYÉKI (1980). Describing incompatibility, NYÉKI and SZABÓ (1995) established fertility groups based on fruit set. Among new cultivars that time, APOSTOLNÉ (1994) determined cross-compatible sweet cherry cultivar pairs.

Sweet cherry had been regarded self-incompatible when LEWIS and CROWE (1954) obtained the first self-compatible selections. The first self-compatible cultivar was 'Stella' (LAPINS 1971). 'Alex' is the first self-compatible cultivar bred in Hungary (approved in 1999).

A traditional method in fertilisation studies is examining pollen tube growth. Pollen tubes in pollinated flowers are stained with a special reagent (mainly aniline blue). and studied by means of fluorescent microscopy. Pollen tube can be regarded as a single huge cell. Its tip is active and carries the sperm cells, separated from the reminder of the pollen tube. STÖSSER (1980) was the first describing pollen tube growth characteristics of the genus *Prunus*. Pollen tube growth is highly affected by environmental factors. Increasing temperature accelerates compatible pollen tube growth, whereas at higher temperature incompatible tubes grow slower. (LEWIS 1942, 1954). In Hungary, the effect of different temperatures on sour cherry pollen tube growth was studied by NAGY (1965) and KERÉKNÉ (1981).

Incompatibility results in interrupted pollen tube growth. Incompatible pollen tube ends are swallowed and when dyed, fluoresce intensely due to the accumulated callose in its tip. According to STÖSSER (1980), CEROVIĆ and RUŽIĆ (1992a), incompatible pollen tubes of sweet- and sour cherry interrupted at the upper third of the style, while others (SCHMIDT and TIMMANN 1997) regards a cultivar pair compatible if a pollen tubes reaches the ovary.

In our work fertility conditions of novel sweet cherry cultivars were studied. Our goal was to determine the level of fruit set following self- and open pollination. We wanted to determine cultivar pairs that produce economic yield as well as incompatible ones. At the beginning of our work we used traditional field test-crosses. In some cases the results were inconsistent therefore our attention turned towards new methods such as *in vivo* and *in vitro* pollen tube growth studies. Recently molecular methods in sweet cherry compatibility were developed. We started to adopt some of these methods and apply them in genotyping Hungarian cultivars.

By field test-crosses we have proved that cultivars ‘Sándor’, ‘Pál’, IV-6/66 are self-compatible and that IV-6/240 is self-incompatible. Comparing the different pollination treatments the highest fruit set was obtained by geitonogamy (46,9%) followed by open pollination (39,5%) and autogamy (20,2%). Relationship between the level of fruit set followed by self- and open pollination was not found.

On the basis of fruit set it can be concluded that ‘Aida’ x IV-6/66, ‘Carmen’ x ‘Katalin’, ‘Germersdorfi 3’ x ‘Stella’, ‘Germersdorfi 3’ x ‘Katalin’, ‘Rita’ x IV-6/66, ‘Rita’ x ‘Sándor’, ‘Vera’ x IV-6/66 cultivar pairs produce economic yield. Unsuitable cultivar combinations were also determined.

S-genotype of 28 sweet cherry cultivars grown in Hungary were determined by molecular methods. These cultivars have been assigned to incompatibility groups. The most frequent allele was S_3 , whereas S_2 appeared in one cultivar (‘Szomolyai fekete’) only. On the basis of S-

allele results cross-incompatible cultivars were identified. Field test-crosses proved that *S*-alleles are indeed determining factors in sweet cherry pollination.

In the cultivar ‘Rita’ we discovered an allele (S_{22}) that had not been detected in cultivated sweet cherry but appears in wild cherry. We have established a new incompatibility group, XXVII to which the cultivars ‘Katalin’ and ‘Margit’ belongs. According to our results the genotype of the cultivar ‘Hedelfingeni óriás’ is S_3S_4 that does not correspond to the genotype of a Western-European cultivar ‘Hedelfingen’ (S_3S_5). We assume that ‘Hedelfingeni óriás’ and ‘Hedelfingen’ are two different cultivars. Similar situation occurred in case of ‘Valerij Cskalov’, a cultivar originating from Russia. We have genotyped this cultivar as S_1S_9 , whereas TOBUTT et al. (2005) reported a cultivar named ‘Valery Chkalov’ being S_1S_6 .

The *S*-genotype of Germersdorfi 1, ‘Germersdorfi 3’, ‘Badacsonyi óriás’ and ‘Magyar porc’ is the same and identical with the genotype described for the German cultivar, ‘Schneiders Späte Knorpelkirsche’ (S_3S_{12}). Relationship of these cultivars must be clarified by fingerprinting, e.g. microsatellite markers.

Among genetically compatible - partially compatible cultivar combinations some combinations with poor fruit set were found (‘Aida’ x ‘Sándor’, ‘Germersdorfi 3’ x ‘Sunburst’, ‘Linda’ x ‘Sunburst’, ‘Kavics’ x ‘Alex’, ‘Kavics’ x ‘Carmen’, ‘Kavics’ x ‘Linda’, ‘Kavics’ x ‘Sunburst’, ‘Margit’ x ‘Pál’, ‘Margit’ x ‘Stella’). In these combinations the maternal parents are the predecessors of ‘Germersdorfi óriás’ (except the cultivar ‘Aida’) that is famous for its low fruiting ability (Maliga 1952, Brózik 1962). We assume that in these cases other factors than *S*-alleles also play role (morphology, abnormality of sexual organs). Knowing *S*-genotypes is not always sufficient to select high yielding cultivar pairs.

According to its *S*-genotype and relevant reports (MATTHEWS and LAPINS 1967, SONNEVELD et al. 2003) we regard the selection ‘Cherry Self Fertile 46’ (that was widely used in sweet cherry obtaining self-compatible seedlings) to be the same as JI 2538.

Differences were found in pollen tube growth of ‘Margit’ x ‘Alex’ (fully compatible) and ‘Germersdorfi 3’ x ‘Alex’ (partially compatible). It is not clear whether the slow pollen tube growth in ‘Germersdorfi 3’ style could be attributed to its partial compatibility or it is related to ‘Germersdorfi 3’ to its own. In our opinion *in vitro* pollen tube growth is more reliable for studying incompatibility than *in vivo* as in former case constant environmental conditions can be ensured. Castrating the anthers and petals (radical method) did not retard pollen tube growth.

According to the work described in this thesis if anyone decides to do pollination research can expect inconsistent results. Research teams working on the same problem parallel with different methods as well as the most possible replications are required.

7. MELLÉKLETEK

1. melléklet: Felhasznált irodalom

- ALBERTINI A., STRADA G.D. (2001): Monografia di cultivar di Ciliegio dolce e acido (Sweet and sour cherries monography). Roma: Istituto Sperimentale per la Frutticoltura. 349 p.
- ALBURQUERQUE N., EGEA J., PÉREZ-TORNEO O., BURGOS L. (2002): Genotyping apricot cultivars for self-(in)compatibility by means of RNases associated with S alleles. *Plant Breeding* 121: 343-347.
- AMBRÓZY P., KOZMA F. (1990): Érd-Ercsi hátság. Éghajlat. 101. p. In: PÉCSI S. (Szerk.): *Magyarország Kistájainak Katasztere I.* Budapest: MTA Földrajztudományi Kutató Intézet.
- ANVARI S.F., STÖSSER R. (1981): Über das Pollenschlauchwachstum beim Apfel. *Mitt. Klosterneuburg* 31: 24-30.
- APOSTOL J-NÉ (1994): Cseresznyefajták és -hibridek értékelése. Budapest: MTA, Kandidátusi értekezés.
- APOSTOL J. (1999a): Distribution of some characteristics in the sweet cherry progeny 'Bigarreau Burlat' x 'Stella'. *Acta Horticulturae* 484: 245-247.
- APOSTOL J. (1999b): Results of the sweet cherry breeding programme in Hungary. *Acta Horticulturae* 484: 177-178.
- APOSTOL J. (2003): Cseresznye- és meggynevelés, a fontosabb fajták leírása. 37-95. p. In: HROTKÓ K. (Szerk.): *Cseresznye és meggy*. Budapest: Mezőgazda Kiadó.
- APOSTOL J., BRÓZIK S. (1998): Cseresznye. 309-329. p. In: SOLTÉSZ M. (Szerk.): *Gyümölcsfajta-ismeret és -használat*. Budapest: Mezőgazda Kiadó.
- ARZANI K., KHALIGHI A. (1998): Pre-season pollen collection and outdoor hybridization for pollinizer determination in sweet cherry cv. 'Siah Mashad'. *Acta Horticulturae* 468: 575-579.
- BARGIONI G. (1996): Sweet cherry scions: characteristics of the principal commercial cultivars, breeding objectives and methods. 73-112. p. In: WEBSTER A.D., LOONEY N.E. (Eds.): *Cherries: Crop physiology, production and uses*. Cambridge: CAB International. 513 p.

- BENEDEK P. (1996): Insect pollination of fruit crops. 287-340.p. In: NYÉKI J., SOLTÉSZ M. (Eds.): *Floral biology of temperate zone fruit trees and small fruits*. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- BENEDEK P. (2002): Rovarmegporzás. 25-54. p. In: NYÉKI, J., SOLTÉSZ, M., SZABÓ Z. (Szerk.): *Fajtatársítás a gyümölcsültetvényekben*. Budapest: Mezőgazda Kiadó.
- BÉKEFI ZS., TOBUTT K.R., SONNEVELD T. (2003): Determination of (in)compatibility genotypes of Hungarian sweet cherry (*Prunus avium* L.) accessions by PCR based methods. *International Journal of Horticultural Science* 9: 37-42.
- BÉKEFI ZS. (2004a): Incompatibility studies of Hungarian sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars by traditional test crossings. *International Journal of Horticultural Science* 10: 43-47.
- BÉKEFI ZS. (2004b): Self-fertility studies of some sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars and selections. *International Journal of Horticultural Science* 10: 21-26.
- BEPPU K., TAKEMOTO Y., YAMANE H., YAEGAKI H., YAMAGUCHI M., KATAOKA I., TAO R. (2003): Determination of S-haplotypes of Japanese plum (*Prunus salicina* Lindl.) cultivars by PCR and cross-pollination tests. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 78: 315-318.
- BOŠKOVIĆ R., RUSSELL K., TOBUTT K.R. (1997a): Inheritance of stylar ribonucleases in cherry progenies, and reassignment of incompatibility alleles to two incompatibility groups. *Euphytica* 95: 221-228.
- BOŠKOVIĆ R., RUSSEL K., TOBUTT K.R., RIDOUT M.S. (2000a): An isoenzyme marker linked to the incompatibility locus in cherry. *Theoretical and Applied Genetics* 100: 512-518.
- BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R. (1996): Correlation of stylar ribonuclease zymograms with incompatibility alleles in sweet cherry. *Euphytica* 90: 245-250.
- BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R. (1999): Correlation of stylar ribonuclease isoenzymes with incompatibility alleles in apple. *Euphytica* 107: 29-43.
- BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R. (2001): Genotyping cherry cultivars assigned to incompatibility groups by analysing stylar ribonucleases. *Theoretical and Applied Genetics* 103: 475-485.
- BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R., BATTLE I., DUVAL H. (1997b): Correlation of ribonuclease zymograms and incompatibility genotypes in almond. *Euphytica* 97: 167-176.

- BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R., BATTLE I., DUVAL H., MARTINEZ-GOMEZ P., GRADZIEL T.M. (2003): Styler ribonucleases in almond: correlation with and prediction of incompatibility genotypes. *Plant Breeding* 122: 70-76.
- BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R., DUVAL H., BATTLE I., DICENTA F., VARGAS F.J. (1999b): A styler ribonuclease assay to detect self-compatible seedlings in almond progenies. *Theoretical and Applied Genetics* 99: 800-810.
- BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R., RUSSEL, K. (1999a): Selection of sweet cherry seedlings homozygous for self-compatibility. *Acta Horticulturae* 484: 249-253.
- BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R., SCHMIDT H., SONNEVELD T. (2000b): Re-examination of (in)compatibility genotypes of two John Innes self-compatible sweet cherry selections. *Theoretical and Applied Genetics* 101: 234-240.
- BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R., SONNEVELD T., CEROVIĆ R. (2000c): Recent advances in cherry self-(in)compatibility studies. *Acta Horticulturae* 538: 351-354.
- BRADBURY D. (1929): A comparative study of the developing and aborting fruits of *Prunus cerasus*. *Amer. Journ. Bot.* 16: 226-242.
- BREDEMEIJER G.M.M., BLAAS J. (1981): S-specific proteins in styles of self-incompatible *Nicotiana glauca*. *Theoretical and Applied Genetics* 59: 185-190.
- BROOHAERTS W., JANSSENS G.A., PROOST P., BROEKAERT W.F. (1995): cDNA cloning and molecular analysis of two self-incompatibility alleles from apple. *Plant Molecular Biology* 27: 499-511.
- BROOHAERTS W. (2003): New findings in apple S-genotype analysis resolve previous confusion and request the re-numbering of some S-alleles. *Theoretical and Applied Genetics* 106: 703-714.
- BRÓZIK S., APOSTOL J. (2000): Cseresznye. 13-45. p. In: BRÓZIK S., KÁLLAY TNÉ (Szerk.): *Csonthéjas gyümölcsfajták*. Budapest: Mezőgazda Kiadó. 187 p.
- BRÓZIK S. (1962): A Germersdorfi óriás cseresznyefajta termékenyülési viszonyai. *Kísérletügyi Közlemények* 2: 111-144.
- BRÓZIK S., NYÉKI J. (1975): A cseresznye és a meggy termékenyülési viszonyai. 136-145. p. In: BRÓZIK S., NYÉKI J. (Szerk.): *Gyümölcstermő növények termékenyülése*. Budapest: Mezőgazdasági Kiadó.
- BRÓZIK S., NYÉKI J. (1980): A cseresznye. A meggy. 195-233. p. In: NYÉKI J. (Szerk.): *Gyümölcsfajták virágzásbiológiája és termékenyülése*. Budapest: Mezőgazdasági Kiadó.

- BUBÁN T. (1996): Pollination and fertilization. 156-184.p. In: NYÉKI J., SOLTÉSZ M. (Eds.): *Flower biology of temperate zone fruit trees and small fruits*. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- BURGOS L., PÉREZ-TORNERO O., BALLESTER J., OLMOS E. (1998): Detection and inheritance of stylar ribonucleases associated with incompatibility alleles in apricot. *Sexual Plant Reproduction* 11: 153-158.
- CEROVIĆ R., RUŽIĆ D. (1992a): Pollen tube growth in sour cherry (*Prunus cerasus* L.) at different temperatures. *Journal of Horticultural Science* 67: 333-340.
- CEROVIĆ R., RUŽIĆ D. (1992b): Senescence of ovules at different temperatures and their effect on the behaviour of pollen tubes in sour cherry. *Scientia Horticulturae* 51: 321-327.
- CEROVIĆ R., MIĆIĆ N., ĐURIĆ G., JEVTIĆ S. (1998): Modelling pollen tube growth and ovule viability in sour cherry. *Acta Horticulturae* 468: 621-628.
- CRANE M.B., BROWN A.G. (1937): Incompatibility and sterility in the sweet cherry, *Prunus avium* L. *Journal of Pomology and Horticultural Science* 15: 86-116.
- CRANE M.B., LAWRENCE W.J.C. (1929): Genetical and cytological aspects of incompatibility and sterility in cultivated fruits. *Journal of Pomology and Horticultural Science* 7: 276-301.
- CROSSA RAYNAUD P., GRASSELLY C. (1985): Existence de groupes d'interstérilité chez l'amandier. *Options Méditer. CIHEAM/IAMZ* 85/I, 43-45.
- DE CUYPER B., SONNEVELD T., TOBUTT K.R. (2005): Determining self-incompatibility genotypes in Belgian wild cherries. *Molecular Ecology* 14: 945-955.
- DE NETTANCOURT D. (1977): Incompatibility in Angiosperms. Springer, Berlin, Germany, 230 p.
- DE VRIES D. P. (1968): Compatibility of cherries in the Netherlands. *Euphytica* 17: 207-215.
- DIBUZ E., SOLTÉSZ M. (1998): A fajták elnevezése, a fajtanevek használata. 13. p. In: SOLTÉSZ M. (Szerk.): Gyümölcsfajtaismeret és -használat. Budapest: Mezőgazda Kiadó.
- DODDS P.N., FERGUSON C., CLARKE A.E., NEWBIGIN E. (1999): Pollen-expressed S-RNases are not involved in self-incompatibility in *Lycopersicon peruvianum*. *Sexual Plant Reproduction* 12: 76-87.
- DOYLE J.J., DOYLE J.L. (1987): A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.

- DRUART P. (1996): The relationship between flowering and fruiting of cherry as a function of training system and rootstock. *Acta Horticulturae* 410: 489-493.
- EAST E. M., MANGELSDORF A.J. (1925): A new interpretation of the hereditary behaviour of self-sterile plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 11: 166-171.
- EBERT P.R., ANDERSON M.A., BERNATZKY R., ALTSCHULER M., CLARKE A.E. (1989): Genetic polymorphism of self-incompatibility in flowering plants. *Cell* 56: 255-262.
- EGEA J., ORTEGA E., CÁNOVAS J.A., DICENTA F. (2002): The influence of previous self-pollination on later cross-pollination in self-incompatible almond cultivars. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 77: 467-469.
- ENGELHARDT D., STÖSSER R. (1979): Pollenschlauchwachstum und Samenentwicklung bei der Brombeere. *Gartenbauwissenschaft* 44: 121-128.
- ENTANI T., IWANO M., SHIBA H., CHE F.S., ISOGAI A., TAKAYAMA S. (2003): Comparative analysis of the self-incompatibility (S-) locus region of *Prunus mume*: identification of a pollen-expressed F-box gene with allelic diversity. *Genes to Cells* 8: 203-213.
- FALUBA Z. (1982): A fajtahasználat és várható alakulása. Cseresznye. 56-73. In: PÓR J., FALUBA Z. (Szerk.): *Cseresznye és meggy*. Budapest: Mezőgazdasági Kiadó.
- FRANKLIN-TONG V.E. (1999): Signaling and the modulation of pollen tube growth. *The Plant Cell* 11: 727-738.
- G. TÓTH M. (1997): Cseresznye. 237-256. p. In: G. TÓTH M. (Szerk.): *Gyümölcsészet*. Nyíregyháza: Primom Vállalkozásélénkítő Alapítvány.
- GARDNER V.R. (1914): A preliminary report on the pollination of the sweet cherry. 37. p. Corvallis, Oregon, USA: Oregon Agricultural College Press.
- GRANGER AR. (1996): Inheritance and linkage of isozymes in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 93: 426-430.
- GODINI A., PALASCIANO M., COZZI G., PETRUZZI G. (1998): Role of self-pollination and horticultural importance of self-compatibility in cherry. *Acta Horticulturae* 468: 567-571.
- HALÁSZ J., RUTHNER SZ., BÉKEFI ZS., PEDRYC A.: (2004) S-genotype characterization of several Hungarian apricot varieties. 14th FESPB Congress, Krakow. *Acta Physiol. Plant.* 26: 168.
- HARSÁNYI J., MÁDY RNÉ (2004) (Szerk.): Szőlő- és Gyümölcsfajták leíró jegyzéke. 165pp

- HERRERO M. (2000): Changes in the ovary related to pollen tube guidance. *Annals of Botany* 85:79-85.
- HOGG R. (1860): The Fruit Manual. London: Cottage Gardener Office.
- KÁLLAY TNÉ (2003): A cseresznye és meggy gazdasági jelentősége, a termesztés jelenlegi helyzete. In: HROTKÓ K. (Szerk.): *Cseresznye és meggy*. Budapest: Mezőgazda Kiadó. 12-26. p.
- KAO T.H., McCUBBIN A.G. (1996): How flowering plants discriminate between self and non-self pollen to prevent inbreeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 93: 12059-12065.
- KERÉKNÉ V.P. (1981): Meggyfajták és fajtajelöltek termékenyülés-biológiája. Budapest: Doktori értekezés, Kertészeti Egyetem.
- KHO Y.O., BAËR J. (1968): Observing pollen tubes by means of fluorescence. *Euphytica* 17: 298-302.
- KOBEL F.P., STEINEGGER P. (1933): Die Befruchtungsverhältnisse Schweizerischer Kirschensorten. *Landwirtschaftlichen Jahrbuch der Schweiz* 47: 973-1018.
- KOBEL F., STEINEGGER P., ANLIKER J. (1939): Weitere Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse der Kirschensorten. *Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz* 53: 546-595.
- LANE W.D., SANSAVINI D. (1988): New Star. *Rivista Frutticoltura* 1:19-24.
- LANE W.D., SCHMIDT H. (1984): Lapins and 'Sunburst' sweet cherry. *Canadian Journal of Plant Science* 64: 211-214.
- LANG G., OPHARDT D., OLMSTEAD J. (1998): Sweet cherry breeding at Washington State University. *Acta Horticulturae* 468: 97-104.
- LANGE W.D. (1979): Pollination of self-fertile sweet cherry. *Journal of Horticultural Science* 34: 87-89.
- LAPINS K.O. (1971): 'Stella', a self-fruitful sweet cherry. *Canadian Journal of Plant Science* 51: 252-253.
- LEWIS D. (1942): The physiology of incompatibility in plants I. The effect of temperature. *J. Genet.* 44: 13-26.
- LEWIS D. (1949): Structure of the incompatibility gene II. Induced mutation rate. *Heredity* 3: 339-355.
- LEWIS D. (1954): Comparative incompatibility in Angiosperms and Fungi. *Adv. Genet.* 6: 235-281.

- LEWIS D., CROWE L.K. (1954): Structure of the incompatibility gene. IV. Types of mutations in *Prunus avium* L. *Heredity* 8: 357-363.
- LEWIS D., MODLIBOWSKA I. (1942): Genetical studies in pear IV. Pollen tube growth and incompatibility. *Journal of Genetics* 43: 211-222.
- LINSKENS H. F., ESSER K. (1957): Über eine spezifische Anfärbung der Pollenschläuche im Griffel und die Zahl der Kallosepfropfen nach Selbstung und Fremdung. *Naturwissenschaft* 44: 16.
- MALIGA P. (1944): Adatok a meggyfajták termékenyülési viszonyaihoz, különös tekintettel a Pándy meggyre. *Kert. és Szől. Főisk. Közl.* 10: 287-319.
- MALIGA P. (1952): Badacsonyi és Germersdorfi cseresznye termékenyülési adatai. *Agrár Egy. Kert. és Szőlőgazdasági Kar Évkönyve* p27-49.
- MÁNDY GY. (1964): Kertészeti növények nemesítése táblázatokban. Mezőgazdasági Könyvkiadó, Budapest, 33 p.
- MARTIN F.M. (1959): Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34: 125-128.
- MATTHEWS P., DOW K.P. (1969): Incompatibility groups: sweet cherry (*Prunus avium*). 540-544. p. In: KNIGHT, R.L. (ed.): *Abstract Bibliography of Fruit Breeding & Genetics to 1965, Prunus*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal.
- MATTHEWS P. (1970): Genetics and exploration of self-fertility in the sweet cherry. *Proceedings of the Angers Fruit Breeding Symposium*, 307-316. p.
- MATTHEWS P., LAPINS K. (1967): Self-fertile sweet cherries. *Fruit Varieties and Horticultural Digest* 21: 36-37.
- McCLURE B.A., HARING V., EBERT P.R., ANDERSON M.A., SIMPSON R.J., SAKIYAMA F., CLARKE A.E. (1989): Style self-incompatibility gene products of *Nicotiana glauca* are ribonucleases. *Nature* 342: 955-957.
- McCUBBIN A.G. és KAO T.H. (2000): Molecular recognition and response in pollen and pistil interactions. *Annual Review of Cell Developmental Biology* 16: 333-364.
- MILTADIS D., VASILAKAKIS M.D., PORLINGIS I.C. (1984): Self-compatibility in 'Truaito' almond and the effect of temperature on selfed and crossed pollen tube growth. *HortScience* 19: 659-661.
- MOHÁCSY M., MALIGA P. (1956): Cseresznye- és meggytermesztés. Budapest: Mezőgazdasági Kiadó.
- NAGY P. (1965): Termőrügyképződéssel és termékenyüléssel kapcsolatos vizsgálatok. 258-274. p. In: *Kertészeti Kutató Intézet 1965. évi jelentései*, Budapest.

- NYÉKI J. (1974): Meggyfajták virágzása és termékenyülése. Budapest: Kandidátusi értekezés.
- NYÉKI J. (1989): Csonthéjas gyümölcsűek virágzása és termékenyülése. Budapest: MTA Doktori Értekezés.
- NYÉKI J., SZABÓ Z. (1995): Cross-incompatibility in stone fruits. *Horticultural Science* 28: 23-31.
- NYÉKI J., SOLTÉSZ M., SZABÓ Z., BENEDEK P. (2003): Megoldásra váró kutatási feladatok a gyümölcsfajok virágzásbiológiájában. *Lippay János – Ormos Imre – Vas Károly Tudományos Ülésszak Összefoglalók, Kertészettudomány*. Budapest. 338-339. p.
- OLDEN E.J., NYBOM N. (1968): On the origin of *Prunus cerasus* L. *Hereditas* 59: 327-345.
- OLMSTEAD J.W., WHITING M.D., LANG G.A. (in press): New sweet cherry cultivars and selections from Washington State University. *Acta Horticulturae*.
- ORTEGA E., DICENTA F. (2003): Inheritance of self-compatibility in almond: breeding strategies to assure self-compatibility in the progeny. *Theoretical and Applied Genetics* 106: 904-911.
- ORTEGA E., EGEA J., CÁNOVAS J.A., DICENTA F. (2002): Pollen tube dynamics following half- and fully-compatible pollinations in self-compatible almond cultivars. *Sexual Plant Reproduction* 15:47-51.
- PAYDAŞ S., ETİ S., DERİN K., YAŞA E. (1998): Investigations on the finding of effective pollinator(s) for Taurus sweet cherries. *Acta Horticulturae* 468: 583-590.
- PEDRYC A., RUTHNER SZ., BISZTRAY, GY. (2002): The use of SSR markers in family Rosaceae. *International Journal of Horticultural Science* 2: 29-33.
- PEDRYC A., HALÁSZ J., HEGEDŰS A. (2005): Kajszfajták termékenyülési viszonyainak vizsgálata izoelektromos fókuszálással és S-PCR analízissel. 118. p. In: KERTÉSZ Z. (Szerk.): *XI. Növénynevelési Tudományos Napok, 2005. március 3-4., Összefoglalók*. Budapest: MTA.
- PETROPOULOU S.P., ALSTON F.H. (1998): Selecting for improved pollination at low temperatures in apple. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 73: 507-512.
- POPATOV ÉS DUTOVA (1973): Itogi szravnitelnogo izucsenija biologicseszkin oszobennosztj visni v raznüh ekologicseszkih uszlovijah. *Izvestija. TSZHA* 1: 138-150.
- PREIL W. (1970): Fluoreszenzmikroskopische Beobachtung des Wachstums von Pollenschläuchen im Griffel- und Fruchtknotengewebe. *Zeiss Inf.* 18: 24-25.
- SAGE T.L., BERTIN R.I., WILLIAMS E.G. (1994): Ovarian and other late-acting self-incompatibility systems. 372-400. p. In: WILLIAMS, E.G., CLARKE, A.E., KNOX,

- R.B. (Eds.): *Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- SASSA H., HIRAN, H., IKEHASHI H. (1992): Self-incompatibility-related RNases in styles of Japanese pears (*Pyrus serotina* Rehd.). *Plant Cell Physiology* 33: 811-814.
- SCHMADLAK J. (1965): Untersuchungen des Pollenschlauchwachstums in Apfelgriffeln I. Pollenkeimung auf der Narbe, Affinitätskoeffizient und Eindringungstiefe der Pollenschläuche in den Griffel. *Archiv für Gartenbau* 13: 497-514.
- SCHMIDT H. (1976): Untersuchungen zur Züchtung schwachwachsender Unterlagen III. Die Kompatibilitätsverhältnisse bei Kreuzungen innerhalb der beiden Prunus-Sektionen Eucerasus und Pseudocerasus. *Z. Pflanzenzüchtung* 77: 1-35.
- SCHMIDT H., TIMMANN E. M. (1997): On the genetics of incompatibility in sweet cherries 1. Identification of S alleles in self incompatible cultivars. *Gartenbauwissenschaft* 62: 102-105.
- SCHMIDT H., WOLFRAM B., BOŠKOVIĆ R. (1999): Befruchtungsverhältnisse bei Süßkirschen. *Erwerbsobstbau* 41 42-45. p.
- SIMON G. (1999): A korrekciós metszés szerepe a "módosított Brunner-orsó" cseresznyefák koronaszervezetének fenntartásában. Budapest. Ph.D. értekezés.
- SIMON T. (1968): A növények rendszerének alapjai. 36-37. p. In: HORTOBÁGYI T. (Szerk.): Növénytan 2. Növényrendszertan és növényföldrajz. Budapest: Tankönyvkiadó.
- SOLTÉSZ M. (1996): Flowering. 80-131. p. In: NYÉKI J., SOLTÉSZ M. (Eds.): *Floral biology of temperate zone fruit trees and small fruits*. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- SOLTÉSZ M. (2002): Gyümölcsültetvények fajtatársítása. 13-24. p. In: NYÉKI J., SOLTÉSZ M., SZABÓ Z. (Szerk.): *Fajtatársítás a gyümölcsültetvényekben*. Budapest: Mezőgazda Kiadó.
- SONNEVELD T., ROBBINS T.P., BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R. (2001): Cloning of six cherry self-incompatibility alleles and development of allele-specific PCR detection. *Theoretical and Applied Genetics* 102: 1046-1055.
- SONNEVELD T., TOBUTT K.R., ROBBINS T.P. (2003): Allele-specific PCR detection of sweet cherry incompatibility (S) alleles S_1 to S_{16} using consensus and allele-specific primers. *Theoretical and Applied Genetics* 107: 1059-1070.
- SONNEVELD T., TOBUTT K.R., VAUGHAN S.P., ROBBINS T.P. (2005): Loss of pollen-S function in two self-compatible selections of *Prunus avium* is associated with deletion/mutation of an S haplotype-specific F-box gene. *Plant Cell* 17: 37-51.

- STANCEVIC A.S. (1971): Fertility examinations in some important sweet cherry cultivars (in Serbian). *Jugoslovensko Vocarstvo* 17-18: 149-162.
- STEHR R. (2000): Befruchtungsversuche zu Süßkirschen. *Mitt. OVR* 55: 5-13.
- STÖRTZER M. (1992): Süßkirsche. p. 148. In: STÖRTZER M., WOLFRAM B., SCHURICHT W., MÄNNEL R. (Eds.): Steinobst. Radebeul: Neumann Verlag.
- STÖSSER R. (1966): Befruchtungsbiologische und embriologische Untersuchungen bei der Süßkirsche. Thesis. Institut für Obstbau und Gemüsebau der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim.
- STÖSSER R. (1980): Über das Wachstum von Pollenschläuchen bei Prunus, dargestellt anhand von Schnittpräparaten. *Angewandte Botanik* 54: 319-327.
- STÖSSER R., ANVARI S. F. (1981): Das Wachstum der Pollenschläuche im Fruchtknotengewebe von Kirschen. *Gartenbauwissenschaft* 46:154-158.
- STÖSSER R., ANVARI S.F. (1982): On the senescence of ovules in cherries. *Scientia Horticulturae* 16: 29-38.
- STÖSSER, R., ANVARI, S.F. (1983): Pollen tube growth and fruit set as influenced by senescence of stigma, style and ovules. *Acta Horticulturae* 139: 13-22.
- SZABÓ Z. (1989): Európai és japán szilvafajták virágzása, termékenyülése, társítása. Thesis. Budapest: MTA.
- SZABÓ Z. (1997): A kedvezőtlen meteorológiai hatások mérséklése. 353-359. p. In: SOLTÉSZ M. (Szerk.): *Integrált gyümölcstermesztés*. Budapest: Mezőgazda Kiadó.
- SZABÓ Z. (2002): Csonthéjas gyümölcsűek termésbiztonságának egyes tényezői. Thesis. Budapest: MTA.
- SZABÓ Z., NYÉKI J. (1987): Szilvafajták társítása. Lippay János Tudományos Ülésszak előadásai. *Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kiadványai* 1: 451-462.
- SZABÓ Z., NYÉKI J. (1991): Blossoming, fertilization and associated placing of apricot varieties. *Acta Horticulturae* 293: 295-302.
- SZABÓ Z., NYÉKI J., SOLTÉSZ M. (2002): Cseresznye. 177-192. p. In: NYÉKI J., SOLTÉSZ M., SZABÓ Z. (Szerk.): *Fajtatársítás a gyümölcstütnvényekben*. Budapest: Mezőgazda Kiadó.
- SZENTIVÁNYI P. (1990): Effect of fertility auto-regulation on productivity of walnut. *Acta Horticulturae* 284: 251.
- TAKASAKI T., OKADA K., CASTILLO C., MORIYA Y, SAITO T., SAWAMURA Y., NORIOKA N., NORIOKA S., NAKANISHI T. (2004): Sequence of the S₉-RNase

- cDNA and PCR-RFLP system for discriminating S_1 -to S_9 allele in Japanese pear. *Euphytica* 135: 157-167.
- TAO R., YAMANE H., SUGIURA A., MURAYAMA H., SASSA H., MORI H. (1999): Molecular typing of S-alleles through identification, characterisation and cDNA cloning for S-RNases in sweet cherry. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 124: 224-233.
- TERPÓ A. (1987): Növényrendszertan az ökonómbotanika alapjaival. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, p568-587.
- THOMPSON M. (1996): Flowering, pollination and fruit set. 223-242. p. In: WEBSTER A.D., LOONEY N.E. (Eds.): *Cherries: Crop physiology, production and uses*. Cambridge: CAB International. 513 p.
- THOMPSON R.D. és KIRCH H.H. (1992): The S-locus of flowering plants: when self-rejection is self-interest. *Trends in Genetics* 8: 381-387.
- TOBUTT K.R., BOŠKOVIĆ R., CEROVIĆ R., SONNEVELD T., RUŽIĆ D. (2004): Identification of incompatibility alleles in the tetraploid species sour cherry. *Theoretical and Applied Genetics* 108: 775-785.
- TOBUTT K.R., SONNEVELD T., BOŠKOVIĆ R. (2001): Cherry (in)compatibility genotypes - harmonization of recent results from UK, Canada, Germany, Japan and USA. *Eucarpia Fruit Breeding Section Newsletter* 5: 41-46.
- TOBUTT K.R., SONNEVELD T., BEKEFI Z., BOŠKOVIĆ R. (2005): Cherry (in)compatibility genotypes - an updated cultivar table. *Acta Horticulturae* 663 667-671. p.
- TÓTH E. (1957): Élet- és alaktani összehasonlító vizsgálatok szilvafajtákon. *Kertészeti Kutató Intézet Évkönyve* 2: 11-129.
- TUKEY H.B. (1933): Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium*. *Bot. Gaz.* 94: 433-468. (Cit. NYÉKI J. 1974)
- TUKEY H.B. (1934): Growth of the embryo, seed and pericarp of the sour cherry (*Prunus cerasus*) in relation to season of fruit ripening. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 31: 125-144. (Cit. NYÉKI J. 1974)
- USHIJIMA K., SASSA H., TAO R., YAMANE H., DANDEKAR A.M., GRADZIEL T.M., HIRANO H. (1998): Cloning and characterisation of cDNAs encoding S-RNases from almond (*Prunus dulcis*): primary structural features and sequence diversity of the S-RNases in Rosaceae. *Molecular and General Genetics* 260: 261-268.

- USHIJIMA K., SASSA H., DANDEKAR A.M., GRADZIEL T.M., TAO R., HIRANO H. (2003): Structural and transcriptional analysis of the self-incompatibility locus of almond: identification of a pollen-expressed F-box gene with haplotype-specific polymorphism. *The Plant Cell* 15: 771-781.
- VARGHA A. (2000): Matematikai statisztika pszichológiai, nyelvészeti és biológiai alkalmazásokkal. Budapest: Pólya Kiadó, 345-370. p.
- WAITE M.B. (1894): The pollination of pear flowers. *U.S.D. Agr. Div. Veget. Pathol. Bull.* 5: 3-86.
- WEBSTER A.D. (1996): The taxonomic classification of sweet and sour cherries and a brief history of their cultivation. 3-24. p. In: WEBSTER A.D., LOONEY N.E. (Eds): *Cherries: Crop physiology, production and uses*. Cambridge: CAB International, 513 p.
- WIERSMA P.A., WU Z., ZHOU L., HAMPSON C., KAPPEL F. (2001): Identification of new self-incompatibility alleles in sweet cherry (*Prunus avium* L.) and clarification of incompatibility groups by PCR and sequencing analysis. *Theoretical and Applied Genetics* 102: 700-708.
- WILLIAMS R.R. (1966): The effective pollination period for some apple and pear varieties. *Rep. Long Ashton Res. Stn.* p136-138.
- WILLIAMS R.R., MAIER M. (1977): Pseudocompatibility after self-pollination of the apple Cox's Orange Pippin. *J. Hort. Sci.* 52: 475-483.
- WILLIAMS E.G., RAMM-ANDERSON S., DUMAS C., MAU S.L., CLARKE A.E. (1982): The effect of isolated components of *Prunus avium* L. styles on in vitro growth of pollen tubes. *Planta* 156: 517-519.
- WOLFRAM B. (1999): Self-fertility as a factor of yield potential in progenies of sweet and sour cherries. *Acta Horticulturae* 484: 291-296.
- WOLFRAM B., ULRICH B., RICHTER C. (1990): Investigations into self-fertility of progenies in cross experiments with sour cherry cultivars and clones and its influence on yield. *Advances in Fruit Breeding, Berlin, Academy of Agriculture*. 165-171. p.
- ZISOVICH A.H., STERN A.R., SHAFIR S., GOLDWAY M. (2004): Identification of seven S-alleles from the European pear (*Pyrus communis*) and the determination of compatibility among cultivars. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 79: 101-106.
- ZUCCHERELLI S., TASSINARI P., BROOHAERTS W., TARTARINI S., DONDINI L., SANSAVINI S. (2002): S-allele characterization in self-incompatible pear (*Pyrus communis* L.). *Sexual Plant Reproduction* 15: 153-158.

2. melléklet: Cseresznyefajták inkompatibilitási csoportokba sorolása (TOBUTT et al. 2005 nyomán)

Az alábbi összesítés a jelenleg ismert S-genotípusú fajtákat tartalmazza.

Group I S_1S_2

Baumanns May A
Bedford Prolific A
Black Downton
Black Tartarian
Kanada Giant
Carnation C
Early Rivers
Emperor Francis B
FI/3
Kastanka
Knight's Early Black
Nanni
Ronald's Heart
Roundel
Sparkle
Summit
Ursula Rivers

Group II S_1S_3

Belle Agathe
Bigarreau de Schrecken
Black Elton
Caroon B
Cristallina
Erika
Frogmore Early
Gil Peck
Kouka-Nishiki
LaLa Star
Merton Crane
Oktavia
Olympus
Regina
Samba
Sonnet
Sumele
Tropirichterova
Valeska
Van
Venus
Vera
Victoria Black A
Waterloo
Windsor A

Group III S_3S_4

Angela
Bigarreau Esperen
Bing
Büttners Späte Rote Kn
Emperor Francis
Heinrichs Riesen
Kristin
Lambert
Late Maria
Namare
Namosa
Napoleon
Querfurter Königskirsche
Somerset
Star
Turkey Heart B
Ulster
Vernon
Yellow Spanish

Group IV S_2S_3

Allman Gulrod
Cavaller
Kassins
Kentish Bigarreau
Knight's Bigarreau
Late Amber
Ludwig's Bigarreau
Merton Premier
Naresa
New Moon
Sue
Vega
Velvet
Victor
Viva
Vogue

Group V S_4S_5

Late Black Bigarreau
Turkey Heart

Group VI S_3S_6

Donnisens Gelbe Kn

Durone Nero No. 3
 Early Amber
 Elton Heart
 Gownor Wood
 Hartland
 Kordia
 Merton Heart
 Merton Marvel
 Nanyo
 Sasha
 Satonishiki
 Stark's Gold
 Turkish Black

Group VII S_3S_5

Bigarreau Gaucher
 Bilago
 Black eagle A
 Bradbourne Black
 Fruhe Luxburger
 Hedelfingen
 Hooker's Black
 Nadino

Group VIII S_2S_5

Malling Black Eagle
 Mona BC
 Vista

Group IX S_1S_4

Bada
 Black Giant
 Black Republican
 Chinook
 Dawson
 Early Lyons
 Hudson
 Merton Late
 Merton Reward
 Rainier
 Rube
 Republican
 Salmo
 Summer Jewel
 Sylvia
 Symphony
 Viscount

Group X S_6S_9

Bigarreau de Jaboulay

Bigarreau de Mezel
 Black Tartarian E
 Early Lyons
 Lyons
 Penny
 Ramon Oliva

Group XI S_2S_7

Cryall's Seedling
 Early Purple (Hinode)
 Gulgne d'Annonay

Group XII S_6S_{13}

Durona di Vignola
 Noble
 Turca

Group XIII S_2S_4

Deacon
 Mal Bigarreau
 Namada
 Noir de Schmidt
 Ord
 Patricia
 Peggy Rivers
 Royalton
 Sam
 Schmidt
 Tragana d'Edesis
 Vic

Group XIV S_1S_5

Alma
 Annabella
 Basler Adler
 Beta
 Bianca
 Noir de Guben
 Secunda
 Seneca
 Valera

Group XV S_5S_6

Colney
 Erianne
 Zweitfruhe

Group XVI S_3S_9

Bigarreau Burlat
 Bigarreau Moreau
 Chelan
 Mona MI

Nabigos
Naline
Naprumi
Tieton
Windlerova Rana

Group XVII S_4S_6

Beni-Shuho
Elton Heart
Merton Glory
Nutberry Black

Group XVIII S_1S_9

Norbury's Early Black
Smoky Dun

Group XIX S_3S_{13}

Reverchon
Sir Tom
Wellington A

Group XX S_1S_6

Alfa
Beni-Sakaya
Bowyer Heart
Hertford
Merla
Mermat
Rockport Big (Takasago)
Valery Chkalov

Group XXI S_4S_9

Inge
Merchant
Merpet
Summersun

Group XXII S_3S_{12}

Noir de Meched
Princess
Schneider's Späte Kn

Group XXIII S_3S_{16}

Strawberry Heart
Rodmersham Seedling

Group XXIV S_6S_{12}

Aida
Flamentiner

Group XXV S_2S_6

Great Black Delicious

Knauff's Riesen

Group XXVI S_5S_{13}

Ferbolus
Godnestone Black

Group O (Univerzális pollenadók)

Charger S_1S_7

Dikkeloen S_5S_{14}

Orleans 171 S_7S_{10}

**Group SC (Öntermékenyek,
melyek univerzális pollenadók)**

Alex S_3S_3'

Blaze Star $S_4'S_6$

Celeste S_1S_4'

Columbia $S_4'S_9$

Early Star $S_4'S_9$

Glacier $S_4'S_9$

Index S_3S_4'

Lapins S_1S_4'

Newstar S_3S_4'

Peter S_3S_4'

Sandra Rose S_3S_4'

Santina S_1S_4'

Sir Don $S_4'S_{13}$

Skeena S_1S_4'

Sonata S_3S_4'

Staccato S_3S_4'

Starkrimson S_3S_4'

Stella S_3S_4'

Sunburst S_3S_4'

Sumesi S_3S_4'

Sweetheart S_3S_4'

Tehranivee S_3S_4'

Vandalay S_3S_4'

3. melléklet: Az 1. és 2. intron analízisekhez használt konszenzus primerek nukleotid szekvenciája (SONNEVELD et al. 2003 nyomán)

Felszaporított intron régió	Primer	Szekvencia (5'→3')	Tapadási hőmérséklet (oC)
1. intron	PaConsI-F PaConsI-R	(C/A)CT TGT TCT TG(C/G)TTT (T/C)GC TTT CTT C CAT G(A/G)A TGG TGA A(A/G)T (T/A)TT GTA ATG G	54
2. intron	PaConsII-F PaConsII-R	G GCC AAG TAA TTA TTC AAA CC CA(T/A) AAC AAA (A/G)TA CCA CTT CAT GTA AC	58

*F=forward, R=reverse

4. melléklet: A kísérletek során használt allélspecifikus primerek szekvenciája és a hozzájuk tartozó tapadási hőmérsékletek (SONNEVELD et al. 2001 és 2003 nyomán)

Az S1-S16 allélokra tervezett allélspecifikus primerek és a kontrollként használt primerek (Pal) nukleotid szekvenciája a hozzájuk tartozó tapadási hőmérsékleti értékekkel és PCR-termékek méretével (Sonneveld et al. 2001 és 2003)

S-allél	Primer	Szekvencia (5'→3')	Tapadási hőmérséklet (oC)	A PCR-termék mérete (bp)
S1	PaS1-F PaS1-R	GTA ATT GCA ACG GGT CAA AAT ATG AG ACA ACT CAG TAT TAG TTG CTG GAT CA	56	820
S2	PaS2-Fnew PaS2-R	CC TGC TTA CTT TGT CAC GCA AAG TGC AAT CGT TCA TTT G	57-61	640
S3	PaS3-F PaS3-R	GGG TCG CGA TTT AAG AAA GAG C AAC AAT CGT ACT TTG TGA TGA CTT TAG G	60	960
S4	PaS4-F PaS4-R	CAC TGG GTC GCT GTT TAA CTT TAG G TTG CAT TTG ATT AAG TGA GGC TTC A	60	820
S5	PaS5-F PaS5-R	ACA TGG TAC ATG TTC CCA ACG GAT C CTG CTG TTC GAT TAC AGT CAA TAT GTA C	50	300
S6	PaS6-F PaS6-R	ACT GGA CCG CAA TTT AAG CG AGT TGC TGC TTT AAT GGG TGC A	53	470
S7	PaS7-F PaS7-R	AGC TTC TTT AGC GAC GTT AGA TG TGC ATT TGG TTT AGT TTC TCT ACA	55-60	584
S9	PaS9-F PaS9-R	TT TGT TAC GTT ATG AGC AGC AG ATG AAA CAA TAC ATA CCA CTT TGC TA	58-62	495
S10	PaS10-F PaS10-R	GTT TGA CGA TGC TCA GTA TCA C GT ACT TCC ATC TTT GTC TTG CAC	58-62	505
S12	PaS12-F PaS12-R	ATT CTG ATG CTG GTC CTA TAG AAC TCA GGC TTA TTA GGG TG	59-63	562
S13	PaS13-F PaS13-R	CA ATG GGT CGC AAT TTG ACG A CGA GGA GGT GGA TTC GAA CAC TTG	62-66	306
S14	PaS14-F PaS14-R	G CAG AAT TTG GTA TGT GTT GGA GG ATC GCT GGA AGT ATT GCA TTA T	61-65	468
S16	PaS16-F PaS16-R	T CAT CAA TTG CGT GAT TAG CAG TGT ACC ATG TTT GTT CCA TTC CAT	57-61	429
kontroll	Pal1(Pa)-F3 Pal1(Pa)-R4	C AAA TTG AAG CTG CAG CAA TTA TGG A GG TAA GAC CTG CAT TCC GTA ATC CTG TT		-

5. melléklet: Időjárási adatok és a virágzási idő alakulása

Hőmérsékleti értékek alakulása és cseresznyefajták virágzási ideje 1999-ben (K=virágzás kezdete, F=fővirágzás, V=virágzás vége)

Dátum	Napi minimum hőm. (oC)	Napi maximum hőm. (oC)	Napi középhőm. (oC)	IV-6/66	Rita	Sándor	Aida	Stella	Sunburst	IV-6/240	Carmen	Pál	Kavics	Vera	Margit	Germersdorfi 3	Linda	Alex	Katalin
04.01.	6,6	18	14,2																
04.02.	6,3	17,2	13,3																
04.03.	6,5	17,9	14,2																
04.04.	5,8	16,8	13,5																
04.05.	5,2	16,1	12,9																
04.06.	5,9	17,2	14		K				K	K									
04.07.	6,3	17,5	14,6	K		K			K	K	K	K							
04.08.	5,4	16,2	13				K	K			K	K	K	K					
04.09.	4,5	15,9	12,3	F									K	K	K		K		K
04.10.	5,2	16,4	13,4		F	F	F	F	F							K		K	
04.11.	3,9	15,9	11,9							F	F	F	F	F					
04.12.	3,2	15	10,1	V											F	F	F		
04.13.	3,4	16,1	11,3		V	V	V	V		V	V	V	V					F	F
04.14.	2,6	14,2	8,8						V	V	V	V		V	V				V
04.15.	2,5	13,9	8											V	V		V		
04.16.	2,3	13,7	7,5													V		V	
04.17.	3,4	14,7	8,9																
04.18.	3	14,2	7,9																
04.19.	2,3	13,1	6,2																
04.20.	2,9	14	8,3																
04.21.	3,1	14,6	8,2																
04.22.	4,2	15	8,8																
04.23.	4,3	15,3	9																
04.24.	4,7	15,6	10,1																
04.25.	4,8	16,5	11,3																
04.26.	5,2	18,8	13,9																
04.27.	5,6	20	14,1																
04.28.	5,9	20,3	14,4																
04.29.	6	22,5	14,8																
04.30.	7,5	22,9	15,2																

Hőmérsékleti értékek alakulása és cseresznyefajták virágzási ideje 2000-ben (K=virágzás kezdete, F=fővirágzás, V=virágzás vége)

Dátum	Napi minimum hőm. (oC)	Napi maximum hőm. (oC)	Napi középhőm. (oC)	Sándor	Rita	Aida	IV-6/240	Pál	Sunburst	IV-6/66	Carmen	Margit	Katalin	Linda	Vera	Kavics	Germersdorfi 3	Stella	Alex
04.01.	3,5	15,2	8,7																
04.02.	3,6	15,5	9,9																
04.03.	4,2	16,3	11,2																
04.04.	4,7	16,6	13,8																
04.05.	5	17,1	12,8																
04.06.	3,2	15,1	8,3																
04.07.	1,9	11	5,3																
04.08.	0,5	8,2	5,2																
04.09.	-0,8	7,5	4,8																
04.10.	1,1	6,6	6,6																
04.11.	1,3	6,2	7,2																
04.12.	1,5	7,1	9	K	K														
04.13.	2,2	8	11,5			K													
04.14.	4,4	9,9	12,6				K	K	k	K	K								
04.15.	4,9	15,5	14,5	F	F							K	K	K	K				
04.16.	4,2	18,2	12,7			F										K			
04.17.	5,1	19	15,1	V	V		F	F	F								K	K	
04.18.	6,1	19,2	16,5			V				F	F	F	F	F					K
04.19.	6,3	22	17,5				V								F	F	F		
04.20.	7	24,5	18,5					V	V	V	V							F	
04.21.	7,2	27,3	18,9									V	V	V	V	V			F
04.22.	7,7	25,1	18,3														V	V	
04.23.	7,8	22,1	17,9																V
04.24.	6,9	20,5	16																
04.25.	6,8	21	15,6																
04.26.	6,2	19,9	16,3																
04.27.	5,2	19,7	16,9																
04.28.	5,5	21,5	17,9																
04.29.	6,1	23	18,3																
04.30.	6,6	23,4	19,1																

Hőmérsékleti értékek alakulása és cseresznyefajták virágzási ideje 2001-ben (K=virágzás kezdete, F=fővirágzás, V=virágzás vége)

Dátum	Napi minimum hőm. (oC)	Napi maximum hőm. (oC)	Napi középhőm. (oC)	Rel. páratartalom (%)	Csapadék (mm)	Rita	Sándor	Aida	IV-6/240	Pál	IV-6/66	Margit	Vera	Stella	Sunburst	Alex	Carmen	Katalin	Linda	Germersdorfi 3	Kavics
04.01.	-1,7	19	8,4	73,3	0																
04.02.	-0,7	19,5	10	65,4	0																
04.03.	-1,2	19	9	66,5	0																
04.04.	-2	21	11,4	56,3	0																
04.05.	2	11,8	8,1	72,3	0																
04.06.	1,8	16	8,5	62,1	0	K															
04.07.	0,5	18	10,9	61,2	0		K	K													
04.08.	5,5	14,3	9,9	78,7	7,4																
04.09.	4,3	6,3	5,2	97	4,2				K												
04.10.	4,3	8	6,2	97,7	1,6	F															
04.11.	4	14,5	9,4	93	1,4		F			K											
04.12.	3,8	16	10,1	79,4	0																
04.13.	-1	7,8	3,8	64	0																
04.14.	-2,5	7,8	2,4	67,7	0	V								K							
04.15.	-4	10	3,8	59,6	0			F	F		K										
04.16.	2,3	15	7,8	68,2	1,8					F		K									
04.17.	4,3	10	6,6	96,1	3,4								K								
04.18.	1	14,8	7,2	75,8	0										K						K
04.19.	-0,7	16	8,7	78,2	0,4		V				F	F	F			K	K		K		
04.20.	4,5	13,5	9,7	90,5	2,6				V	V				F	F					K	
04.21.	5,8	14	9,7	96	2,4			V								F	F	F			
04.22.	4,8	12	7,5	88	0														F		
04.23.	4	13,5	8,1	76,9	0															F	F
04.24.	6,5	18	11,5	59,8	0																
04.25.	2	21,5	13,3	58,8	0					V	V	V	V		V		V				
04.26.	5	17	11,7	71	0										V		V				
04.27.	2,8	20,5	11,7	62,9	0											V		V	V	V	V
04.28.	0	23,3	12,7	61,8	0																
04.29.	2,8	25,3	15,2	59	0																
04.30.	7,5	26,5	18,4	56,4	0																

Hőmérsékleti értékek alakulása és cseresznyefajták virágzási ideje 2002-ben (K=virágzás kezdete, F=fővirágzás, V=virágzás vége)

Dátum	Napi minimum hőm. (oC)	Napi maximum hőm. (oC)	Napi középhőm. (oC)	Rel. páratartalom (%)	Csapadék (mm)	Sándor	Rita	Aida	Pál	IV-6/66	Vera	Margit	Stella	Sunburst	IV-6/240	Katalin	Linda	Germersdorfi 3	Carmen	Alex	Kavics
04.01.	-2,2	19,8	9,3	60,2	0,0																
04.02.	-20,0	22,0	4,6	49,1	0,0	K	K														
04.03.	5,5	18,0	11,6	48,0	0,0			K													
04.04.	1,3	12,5	6,4	58,1	0,0																
04.05.	-1,7	13,8	5,5	61,8	0,0	F															
04.06.	-3,7	6,0	1,7	59,9	0,0				K												
04.07.	-6,2	8,3	0,7	58,7	0,0		F	F													
04.08.	-8,0	12,8	2,9	57,2	0,0					K											
04.09.	1,5	13,3	6,5	55,3	0,0																
04.10.	1,0	5,8	3,5	93,5	14,0										K						
04.11.	3,8	10,3	6,6	93,0	1,0									K							
04.12.	4,8	9,5	6,9	92,3	3,6																
04.13.	5,5	18,3	10,7	88,9	10,4	V		V			K					K					
04.14.	6,8	15,0	10,0	96,1	31,4				F			K	K				K				K
04.15.	3,5	15,5	9,1	85,7	0,2					F							K			K	
04.16.	3,5	17,5	10,2	72,6	0,0		V				F	F	F	F				K			
04.17.	4,3	20,8	12,8	70,0	0,0										F	F					
04.18.	8,8	20,5	12,8	77,8	2,2												F	F			
04.19.	7,5	20,3	13,2	85,0	0,0													F	F	F	
04.20.	5,5	22,5	12,5	86,0	1,6									V	V						
04.21.	7,5	23,5	13,1	83,2	1,2					V	V	V	V								
04.22.	9,3	21,3	13,9	82,8	0,8																
04.23.	8,8	19,8	13,7	69,9	0,0				V							V	V	V	V		V
04.24.	7,5	18,5	12,2	79,3	0,4																
04.25.	4,5	20,3	12,1	73,8	0,0															V	
04.26.	4,8	19,8	12,6	71,8	0,0																
04.27.	5,3	18,0	10,2	80,8	1,2																
04.28.	1,5	18,8	11,3	63,2	0,0																
04.29.	5,0	22,3	14,0	69,5	0,2																
04.30.	3,3	21,3	13,2	64,9	0,0																

Hőmérsékleti értékek alakulása és cseresznyefajták virágzási ideje 2003-ban (K=virágzás kezdete, F=fővirágzás, V=virágzás vége)

Dátum	Napi minimum hőm. (oC)	Napi maximum hőm. (oC)	Napi középhőm. (oC)	Rel. páratartalom (%)	Csapadék (mm)	Rita	Aida	Sándor	IV-6/66	Kavics	IV-6/240	Germersdorfi 3	Katalin	Linda	Pál	Sunburst	Margit	Vera	Stella	Carmen	Alex
04.01.	-2,7	17,3	7,7	42,0	0,0																
04.02.	-0,1	22,6	9,6	50,7	0,0																
04.03.	4,8	14,5	9,0	67,3	1,2																
04.04.	-1,4	14,6	9,1	47,4	0,0																
04.05.	-5,1	13,6	4,1	71,5	3,3																
04.06.	-2,0	5,7	1,4	56,1	5,1																
04.07.	-3,9	6,1	1,1	54,1	0,0																
04.08.	-5,4	6,5	1,4	49,9	0,7																
04.09.	-7,5	9,8	2,0	56,3	0,2																
04.10.	-3,8	17,6	8,5	56,9	11,4																
04.11.	-2,0	11,1	6,3	76,9	0,4																
04.12.	-3,0	13,5	6,8	67,7	0,0																
04.13.	4,1	19,9	12,1	53,6	0,0																
04.14.	9,0	18,7	13,6	50,5	0,0																
04.15.	3,3	21,0	13,0	55,4	0,0																
04.16.	2,3	21,4	12,6	51,0	0,0																
04.17.	3,1	21,1	12,0	53,4	0,0	K															
04.18.	4,5	19,5	12,2	45,7	0,0		K	K													
04.19.	0,8	18,1	10,2	58,8	0,0	F			K	K	K		K	K			K				
04.20.	0,6	19,5	10,3	58,3	0,0		F	F			K	K			K	K		K			
04.21.	1,1	21,5	11,1	46,7	0,0				F	F	F		F	F	F	F			K	K	
04.22.	-0,1	25,6	12,5	43,5	0,0								F	F	F	F					
04.23.	6,1	22,2	12	61,0	3,4	V	V	V	V								F	F			
04.24.	4,3	17,7	10,6	74,1	0,2														F	F	F
04.25.	2,2	23,2	12,3	64,9	0,0					V											
04.26.	1,8	26,1	15,6	52,2	0,0																
04.27.	6,8	17,5	13,4	74,1	15,3						V							V			
04.28.	4,5	24,9	14,8	71,6	0,0							V	V	V	V	V				V	V
04.29.	8,7	28,5	17,7	67,2	0,0														V		
04.30.	7,2	30,2	19,7	58,3	0,0																

6. melléklet

Az értekezés témakörében készült publikációk:

BÉKEFI Z., APOSTOL J., BORONKAY G. (1999): Flowering dynamics in the Hungarian sour cherry genebank. *Acta Horticulturae* 538: 117-122.

BÉKEFI ZS., TOBUTT K. R., SONNEVELD T. (2003): Determination of (in)compatibility genotypes of Hungarian sweet cherry (*Prunus avium* L.) accessions by PCR based methods. *International Journal of Horticultural Science* 9: 37-42.

BÉKEFI ZS., TOBUTT K. R., SONNEVELD T. (2003): Hazai cseresznye fajták termékenyülési kérdéseinek tisztázása PCR-technikával (Clarification of fertility conditions among Hungarian sweet cherry cultivars by PCR based method). *Lippay János - Ormos Imre - Vas Károly Tudományos ülésszak 2003. november 6-7. Összefoglalók.* 62-63. p.

BÉKEFI ZS. (2004): Incompatibility studies of Hungarian sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars by traditional test crossings. *International Journal of Horticultural Science* 10: 43-47.

BÉKEFI ZS. (2004): Self-fertility studies of some sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars and selections. *International Journal of Horticultural Science* 10: 21-26.

BÉKEFI ZS., TOBUTT K. R., SONNEVELD T. (2004): A cseresznye termékenyülés genetikai hátterében álló S-allélok előfordulása hazai fajtákban. *X. Növénynevelési Tudományos Napok Összefoglalók.* 77. p.

HALÁSZ J., HEGEDŰS A., HERMÁN R., BÉKEFI ZS., PEDRYC A. (2004) Characterization of S-allele composition in some Hungarian apricot cultivars by PCR analysis and S-RNase detection. In: FÁRI M.G., HOLB I. (Eds.): *5th International Symposium on in vitro culture and horticultural breeding. September 12-17., Debrecen, Hungary. Book of Abstracts and Programme* 209. p.

HALÁSZ J., HEGEDŰS A., HERMÁN R., BÉKEFI ZS., PEDRYC A. (2004): Compatibility assesment of Pannonian apricot genotypes by PCR analysis and isoelectric focusing. In: MARTÍNEK J., POKLUDA R., KOBZA F. (Eds.): *International Conference on Horticulture Post-graduate (PhD) Study System and Conditions in Europe. 17-19 November, 2004. CD-ROM,* 77-82. p. (ISBN 80-7157-801-0.)

HALÁSZ J., RUTHNER S., BÉKEFI Z., PEDRYC A. (2004): S-genotype characterization of several Hungarian apricot varieties. *14th FESPB Congress, Cracow. Book of Abstracts. Acta Physiologiae Plantarum* 26: 168-169.

HALÁSZ J., RUTHNER SZ., **BÉKEFI ZS.**, PEDRYC A. (2004): Kajszi fajták kompatibilitásának vizsgálata pollentömlő-analízissel. In: SUTKA J. (Szerk.): *X. Növénynevelési Tudományos Napok, 2004. február 18-19., Összefoglalók*. MTA, Budapest, 105. p.

BÉKEFI Z., BRÓZIK S. (2005): Cross-compatibility studies in some Hungarian sweet cherry hybrids. *Acta Horticulturae* 667: 75-81.

HALÁSZ J., HEGEDŰS A., HERMÁN R., **BÉKEFI ZS.**, PEDRYC A.: (2005): Preliminary results of the investigation of the genetic background of self-incompatibility in apricot. In: KUČERA L., KRŠKA B. (Eds.): *Seminář nové metody ve studiu a šlechtění ovočných dřevin, Lednice, 2005. Febr. 25.* 65-70. p. ISBN 80-86555-59-3.

BÉKEFI Z., TOBUTT K. R., SONNEVELD T. (2005): Genotyping Hungarian sweet cherry cultivars for self-incompatibility. *Acta Horticulturae* 663: 657-660.

BÉKEFI ZS., HALÁSZ J. (2005): Pollen tube growth in sweet cherry (*Prunus avium* L.) styles in compatible, half compatible and incompatible pollinations. *International Journal of Horticultural Science* 11: 63-68.

TOBUTT K.R., SONNEVELD T., **BEKEFI Z.**, BOŠKOVIĆ R. (2005): Cherry (in)compatibility genotypes - an updated cultivar table. *Acta Horticulturae* 663: 667-671.

8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom Kállay Tamásnének bátorító szavaiért, melyek a dolgozat megírásához kitartást adtak és Szenci Győzőnek a türelméért, mellyel a dolgozat írása alatt nélkülözni tudta munkámat. Köszönöm Apostol Jánosnak hasznos szakmai tanácsait és G. Tóth Magdolnának, hogy mindig tudott rám időt szakítani.

Hálás vagyok Nyéki Józsefnek, hogy mindvégig figyelemmel kísérte munkámat.

Köszönöm Ken Tobuttnak és Tineke Sonneveldnek, hogy bevezettek a molekuláris biológia rejtelmeibe, mely által az S-allél kutatás "rabja" lettem.

Hálával tartozom Solymosi Józsefnének és Monok Péternek, hogy a kísérleteimben segítettek.