

Doktori értekezés tézisei

Kovács Zsófia
Gödöllő
2023



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

Antociánosodó paprika genotípusok összehasonlító analitikai és genetikai vizsgálata az
érés során

DOI: 10.54598/003970

Kovács Zsófia
Gödöllő
2023

A doktori iskola

megnevezése: Növénytudományi Doktori Iskola

tudományága: Növénytermesztés- és Kertészettudományok

vezetője: **Dr. Helyes Lajos**
egyetemi tanár, az MTA doktora
MATE
Kertészettudományi Intézet
Zöldség és Gombatermesztési Tanszék

Témavezetők: **Dr. Veres Anikó**
Egyetemi docens, PhD
MATE, Genetika és Biotechnológia Intézet

Dr. Szőke Antal
Egyetemi docens, PhD
MATE, Genetika és Biotechnológiai Intézet

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezetők jóváhagyása

1. A munka előzményei, célkitűzések

A *Solanaceae* családba tartozó paprika (*Capsicum annuum* L.) egyike a legszélesebb körben termesztett zöldségeknek. A friss fogyasztásra termesztett paprikák nemcsak hazánkban, de a környező országokban is kiemelkedően fontosak. Piaci értékét számos tényező befolyásolja, például a termések alakja, íze és csípőssége. Mindezek mellett, a színe is fontos értékmérő tulajdonság. Érése során a paprika termése különböző színű lehet a benne felhalmozott pigmentektől függően, így a *Capsicum* család egy nagyszerű modell a termés színének kialakításában fontos szerepet játszó másodlagos anyagcseretermékek bioszintetikus útvonalainak tanulmányozására.

A *Capsicum* fajokban számos fitonutriens vegyület található, melyek az emberi szervezetre pozitív hatással bírnak, illetve rendelkeznek bizonyos fokú antioxidáns kapacitással, ilyenek például a termések színét kialakító pigmentek, a klorofillek, karotinoidok és antociánok is. Ezek közül az antociánok jótékony hatását már több évtizede felismerték, és igazolták többek közt az oxidatív stressz és betegségek elleni védelem területén. Továbbá antioxidáns kapacitásuk és antimikrobiális aktivitásuk is bizonyított.

A közelmúltban tapasztalható trendek alapján a fogyasztók egyre tudatosabban fordulnak az úgynevezett funkcionális élelmiszerek piaca felé, azaz olyan élelmiszereket keresnek, melyek az élvezeti értékükön túl egészségvédő szereppel is bírnak. A paprika beltartalmi értékeit tekintve minden ilyen fogyasztói igényt ki tud elégíteni, hiszen a C-vitamin tartalma és karotinoid felhalmozása az egyik legmagasabb a gyümölcsök és zöldségek közt, illetve a burgonyafélék családján belül végzett összehasonlítás alapján a totál polifenol mennyisége is kiemelkedő. Ha ezeket az egyébként is kedvező beltartalmi mutatókat az antociánok additív hatásával kombináljuk, akkor a paprika valóban szuper élelmiszernek tekinthető.

Hazánkban a paprikatermesztés évszázados múltra tekint vissza, olyan nemesítők gyűjteményeiben, mint Csilléry Gábor, a különböző mértékben antociánosodó mutánsok tárháza található, melyek beltartalmi adatainak és genetikai vizsgálatainak összehasonlítása jó alapot biztosíthat a paprika funkcionális élelmiszerként történő nemesítésére.

A kutatások kezdetén az alábbi célokat tűztem ki:

- Az antocián bioszintetikus útvonal szabályozásának vizsgálata az érés folyamán különböző mértékben liluló paprika fajok, fajták és nemesítési vonalak generatív és vegetatív szöveteiben
- Az antocián bioszintézis szabályozásban szerepet játszó transzkripciós faktorok és a bioszintetikus útvonalban szereplő struktúrgének kapcsolatának elemzése.
- Az antociánosodó paprika genotípusok beltartalmi mutatóinak vizsgálata az érés folyamán, különös tekintettel a termések polifenolos összetevőire.
- Az antocián termelő paprikák antimikrobiális hatásának vizsgálata.
- A paprika antocián bioszintézisét befolyásoló genotípus-környezet-fenofázis interakció meghatározása.

2. Anyag és módszer

2.1. A vizsgálatokhoz használt növényanyag

A kísérletekhez alkalmazott antociánosodó *C. chinense*, illetve a *C. annuum* cecei típusú antociánosodó mutáns vonalak 5 generációját, és a *C. annuum* x *C. chinense* vagy reciprok *C. chinense* x *C. annuum* fajhibrid növényanyagot a PepGen Kft. biztosította. A *C. annuum* 'Cancun', 'Royal Black', 'Azteco' és 'Black Pearl' kereskedelmi forgalomban kapható extrém antociánosodó fajták mellett, a PepGen Kft. még egy további fajtát, a 'Zulu'-t bocsájtotta rendelkezésemre. Kontrollként *C. annuum* 'Kaldom', 'Soroksári' és 'Fehérözön', illetve a *C. chinense* 'Bhut Jolokia' fajtákat használtam. Az általam előállított térképezési populáció a *C. annuum* 'Kaldom' × *C. annuum* 'Black Pearl' keresztezéséből származik.

2.2. Antociánosodó nemesítési vonalak genotipizálása

Az antocián termelődéséért felelős *MYBa*, valamint az antocián bioszintézisét feltehetőleg szabályozó két másik R2R3-MYB transzkripció faktorok konzervált régióra degenerált primereket terveztem a gének együttes vizsgálatára. A három transzkripció faktor kódoló és promóter régiójának szekvenáltatása után, a különbségekre SNP kimutatásra alkalmas tetra-primer amplification refractory mutation system (tARMS) primer rendszert terveztem. Az antocián felhalmozódást felerősítő retrotranszpozon inszerció kimutatására alkalmas génspecifikus primerekkel szűrtem az extrém lila paprikákat. A további genotipizálásra iPBS, CAPS, SSR, MSAP és AFLP módszerekkel használtam.

2.3. *LINE-1* retrotranszpozon inszerció hatása az antocián bioszintézisre

A kísérlet előzményeképp olyan fajtákat kerestem, amelyek tartalmazzák a *LINE-1* retrotranszpozon inszerciót. Ezen fajták közös jellemzője, hogy mind a vegetatív mind a generatív szerveik nagyfokú antocián felhalmozódást mutatnak. Anyaként a 'Kaldom'-ot kasztráltam és a 'Black Pearl' egyedekről gyűjtött pollennel poroztam. Az F₁ nemzedéket két csoportra osztottam, és eltérő megvilágítás alatt neveltem. A fény és a retrotranszpozon inszerció hatását mind a vegetatív, mind a generatív szerveken analitikai és génexpressziós módszerekkel vizsgáltam. Az F₁ növények önbeporzását követően 196 darab F₂ növény fenotípusos adatait kéthetente felvételeztem 10 szövet tekintetében egy négy fokú skála alapján. A fenotipizálás mellett 103 növényt genotipizáltam. Az F₂ növények generatív szerveinek génexpressziós mintázatát is vizsgáltam.

2.4. CaMYBa vírus indukálta géncsendesítése (VIGS)

A VIGS-hez pTRV-1, pTRV-2 (Tobacco Rattle Virus) vektorokat használtam, illetve kontrollként pTRV-PDS konstrukciót alkalmaztam. Az előkészített inszert és vektor ligálását követően, a rekombináns konstrukcióval először *E. coli*-t (DH5 α) majd *A. tumefaciens*-t (GV3101) transzformáltam CaCl₂ kezelést követő hősokkos módszerrel. Az *A. tumefaciens* transzformációját követően négy leveles fiatal *N. benthamiana* növények 3-3 levelének a fonáki részét infiltráltam. A PDS konstrukció által okozott 'photobleaching' megjelenését követően a felső levélemelet tüneteket mutató leveleit mozsárban összetörtem, és karborundummal előzőleg beszórt szikleveles paprika (*C. annuum* 'Black Pearl') levelekbe dörzsöltem üvegbot segítségével. A géncsendesét követően a növények génexpressziós vizsgálatait végeztem.

2.5. Beltartalmi mutatók változása a termésérés során

A növényekről a termésérés négy jól behatárolható érésfázisában termést gyűjtöttem: két gazdaságilag érett fázisban 20 és 30 nappal a terméskötés után (GÉ1 és GÉ2), 40 nappal terméskötés után, a kormos fázisban (K), teljes biológiai érettségen túl, 60 nappal terméskötés után (BÉ). A terméseknek begyűjtéskor meghatároztam azok átlagos színárnyalatát, pH-ját és oldható szárazanyag tartalmát. Mértem a termések Totál Monomer Antocianin tartalmát (TMA), Totál Polifenol tartalmát (TPC), Totál Flavonoid tartalmát (TFC), Totál Karotinoid tartalmát (TC), a vasredukáló képességen alapuló antioxidáns kapacitást (Ferric Reducing Ability of Plasma - FRAP), illetve három enzimatisz antioxidánst is, a kataláz, peroxidáz és szuperoxid-dizmutáz enzimek aktivitását. Ugyanezekben az érésfázisokban vizsgáltam a termések antocián bioszintézisében bekövetkező génexpresszióbeli változásokat is.

2.6. Paprika extraktumok antimikrobiális hatása

A paprika kivonatok antimikrobiális hatását agardiffúziós módszerrel határoztam meg a CLSI (Clinical and Laboratory Standards Institute) M02 kissé módosított protokollja alapján. Négy Gram-pozitív (*Bacillus subtilis* ATCC 6633, *Bacillus cereus* ATCC 10876, *Enterococcus faecalis* ATCC 15433, *Staphylococcus aureus* ATCC 29213) és három Gram-negatív (*Escherichia coli* ATCC 25922, *Klebsiella pneumoniae* ATCC 13883, *Pseudomonas aeruginosa* ATCC 10145) baktériumot használtam fel. A növényi kivonatokhoz 100 mg/ml-es oldatokat készítettem, a lyukakba pipettázását követően a csészéket 24 órán keresztül 35 \pm 1 °C-on inkubáltam, majd a gátlási zónák átmérőjét milliméter pontossággal lemértem.

3. Eredmények és azok megvitatása

A kísérletek középpontjában három R2R3-MYB transzkripciós faktor áll. Ezek közül a kutatásom kezdetén csak a *CaMYBa* avagy a *CaAN2* a (továbbiakban *Ca10g11650*) génről bizonyították, hogy szabályozza az antocián bioszintézist a paprika vegetatív és generatív szöveteiben egyaránt. Ezen gén mellett, a tizedik kromoszómán másik két feltehetőleg antocián bioszintézist szabályozó R2R3-MYB transzkripciós faktor is található, a *Ca10g11690* és a *Ca10g11710*.

Degenerált primereket terveztem a három transzkripciós faktor konzervált régióira, hogy vizsgálni tudjam, hogy az eltérő színváltozatokat ezeknek a géneknek a megléte vagy hiánya okozza-e. Vizsgálataim során a vegetatív és generatív szövetek színétől és a vizsgált fajtától, illetve fajtól függetlenül, a *Ca10g11650* gén mellett a *Ca10g11690* és a *Ca10g11710* géneket is ki tudtam mutatni. Az általam detektált és az irodalomban leírt SNP-k nem voltak teljes bizonyossággal fenotípushoz köthetőek. Mivel a szekvencia polimorfizmusok nem vezettek konzekvens eredményre, a tARMS marker rendszeren túl SSR, iPBS, AFLP és MSAP módszerekkel vizsgáltam a növényeket, ugyanakkor önállóan egyik marker rendszer sem volt alkalmas a növények termésszín szerinti megkülönböztetésére, még úgy sem, hogy az egyik SSR mindössze 18925 bázispárra van az A lókusztól 5' irányban, ugyanakkor ez a marker sem tudott egyértelműen különbséget kimutatni a minták közt.

Ahhoz, hogy a *Ca10g11650* gén szerepét az antocián bioszintézisben vizsgálni tudjam egy hasadó populációt hoztam létre. A keresztezési partnerek közül az apaként használt 'Black Pearl' fajta a *Ca10g11650* génjében egy LINE-1 retrotranszpozon inszerciót hordoz, amely inszerció egy funkcionyeréses mutáció révén felerősíti az antocián bioszintézist. Az F₁ nemzedéket két csoportra osztottam, Hibrid-1 csoportot a csírázástól a mintagyűjtésig eltelt hónapok alatt naponta átlagosan 2304 W/m² globális sugárzás érte, a Hibrid-2 csoportot pedig ugyanezen időszak alatt naponta 3200 W/m². A hibridekből képzett csoportok közül magasabb génexpressziót a növénynevelő lámpa alatt tartott mintáknál mértem, a *Ca10g11690* és a *Ca10g11710* is a 2. csoport esetén expresszált legerősebben, melyet növénynevelő lámpa alatt tartottam. A Hibrid-2 csoportra mért beltartalmi mutatók mind a GÉ2 fázisban, mind pedig a teljes biológiai érettségben magasabbak voltak, mint a Hibrid-1 csoporté. Ennél a csoportnál a TFC-t tekintve még a 'Black Pearl'-nél is magasabb értékeket mértem mindkét érésfázisban, míg a FRAP tekintetében a GÉ2 fázisban detektáltam magasabb, bár szignifikánsan nem különböző értéket.

Az F₂ egyedek fenotípusos megoszlása alapján a populációban egy lókusztól befolyásolt az antociánosodás. A fenotípusos adatok alapján a LINE-1 retrotranszpozon inszerció miatti felerősített antocián bioszintézis a generatív szervek esetén fejtette ki jobban a hatását. A fenotípusos és genotípusos adatokat összevetve 10 olyan növényt találtam, amelyek esetében ellentmondó eredményeket kaptam. A felerősített antocián bioszintézis révén a genotípusuk és fenotípusuk alapján csoportosított F₂ egyedek generatív szerveinek génexpressziós mintázatát is megvizsgáltam. A portok, porzószáll és bibe esetén a *Ca10g11650* expressziója az apai, illetve a heterozigóta egyedekben is kimutatható. A *Ca10g11690* és a *Ca10g11710* gének expressziója ugyanakkor csak a bibében és a porzószállban volt kimutatható, a portokban nem.

A VIGS vizsgálatokban a *Ca10g11650*, azaz a *MYBa* gén csendesítése nem okozott teljes antocián mentességet, ugyanakkor, mind a bioszintetikus útvonal korai és kései struktúrgénjeire, mind pedig a bHLH és WD40 transzkripciós faktorokat kódoló génekre egyaránt hatással volt. A korai struktúrgének közül a géncsökkentett növényekben a *CHI* expressziója szignifikánsan csökkent mind a virág, mind a levél esetén, az *F3H* a virágban nem, míg a *CHS* expressziója egyik szövetben sem mutatott szignifikáns eltérést a kontroll növényhez képest. Annak ellenére, hogy a szakirodalomban számos helyen írnak a *MYBa* gén késői struktúrgénekre való hatásáról, ez a hatás az *ANS* esetén nem volt szignifikáns egyik szövetben sem. A géncsökkentett növényekben ugyanakkor mind a virágban, mind a levelekben szignifikáns csökkenés volt tapasztalható a *DFR* és az *UFGT* expressziójában. A *bHLH* expressziója csökkent, de nem szignifikáns mértékben, a *WD40* expressziójában alig tapasztalható visszaesés a virágoknál, a levelek esetén ez a változás szintén nem szignifikáns mértékű.

A *C. annuum* antociánosodó nemesítési vonalakban az antociánok jelenléte tranziens, az érés során lebomlanak. Így TMA csak a korai fenofázisokban, kimutatható, kivéve a *C. chinense* 'Pim. Ney.' fajtát és a '11270' antociánosodó mutáns nemesítési vonalat, ahol az összes fenofázisban mérhető volt az antocián tartalom. Két esetben a fehér színű paprikákban is detektálható volt az antociánok jelenléte, bár a terméseken nem volt észrevehető fenotípusos elváltozás. A TPC esetén száraz tömegre vonatkoztatva átlagosan magasabb értékeket mértem a gazdaságilag érett fázisokban, de a termésérés során egy csökkenő trend volt megfigyelhető. A legmagasabb értéket a 'Pim. Ney.' esetén mértem, amely paprika értékei jelentősen különböztek a többi genotípusától. A gazdasági érettségben lila termésű mutánsok esetén magasabb értékeket vártam, a megnövekedett antocián felhalmozódás következtében, ugyanakkor, a fehér

termésű paprikák esetén a GÉ1 fázisban 1,5-2-szer magasabb értékeket mértem. A legtöbb genotípus magas antioxidáns kapacitás értékeket mutatott GÉ1-nél, majd a kormos fázisban csökkenés következett be, és enyhe növekedés a biológiai éréskor. A legmagasabb antioxidáns kapacitást a 'Pim. Ney.' genotípusnál mértem, ugyanakkor ez volt az egyetlen csípős genotípus, így a kapszaicin tartalma is hozzájárulhatott a magasabb antioxidáns kapacitás értékeihez. Az érés előrehaladtával a flavonoidok mennyisége csökkent a termésekben, ellenben a karotinoid-tartalom jelentős növekedése figyelhető meg, a 'Soroksári' fajta esetén ez a növekedés nyolcszoros volt. A termések fitonutriens összetétele és antioxidáns kapacitása közti korrelációt vizsgálva, a FRAP és a TPC értékek erős pozitív korrelációt mutattak ($r = 0,906$), a TMA pedig erős pozitív korrelációt mutatott mind a FRAP-pal ($r = 0,849$), mind a TPC-vel ($r = 0,848$), ami azt jelzi, hogy az antociánok jelenléte az érés során megnövekedett antioxidáns kapacitással függhet össze. Ugyanakkor ez az egyes fitonutrienseknek csak a trendjét határozta meg, a mennyiségüket nem, hiszen mind az antioxidáns kapacitás mind pedig a TPC tekintetében a nem liluló genotípusok esetén magasabb értékeket mértem, mint a liluló genotípusoknál, így nem igazolódott be azon hipotézis, miszerint a magasabb antociántartalom kimutathatóan hozzájárul akár a TPC-hez, akár a FRAP-hoz. Eredményeim azt mutatják, hogy a TMA-t, a TPC-t és a FRAP-ot a genotípus befolyásolta, míg a TFC-re a leginkább ható tényező a termések fenofázisa volt.

Ugyanebben a négy fenofázisban génexpressziós vizsgálatokat is folytattam, és egy korreláció analízis segítségével határoztam meg az antocián tartalom és a vizsgált gének közti összefüggéseket. Eredményeim alapján a *CHS* esetén sem az antocián tartalom, sem a három vizsgált R2R3-MYB transzkripció faktor közt nincs szignifikáns összefüggés. A *CHI* expressziója ellenben szorosan korrelál az antocián tartalommal ($r=0,589^{**}$) és a *Ca10g1170* MYB transzkripció faktor expressziójával ($r=0,978^{**}$), míg alacsonyabb szignifikancia szinten a *Ca10g11650* gén expressziójával is ($r=0,487^*$). Az *F3H* magas szignifikancia szinten is szoros korrelációt mutat az összes vizsgált transzkripció faktorial és az antocián tartalommal is. Az általam vizsgált genotípusok esetén az *ANS* és az *UFGT* expressziója erős korrelációt mutatott a TMA-val, addig ezt nem sikerült kimutatni az *F3'5'H*, *DFR* és *GST* esetén. Ugyanakkor a *DFR* és két vizsgált MYB transzkripció faktor közt alacsonyabb szignifikancia szinten pozitív korrelációt tudtam kimutatni. Ezzel szemben az *ANS* mindhárom transzkripció faktor expressziójával szorosan összefügg magasabb szignifikancia szinteken is. Az R2R3-MYB transzkripció faktorokat tekintve, mindhárom vizsgált gén expressziója szoros pozitív korrelációt mutat a termések antocián tartalmával.

Ahogy az úgynevezett 'super food'-okra, úgy a szintetikus antioxidánsokat kiváltó antimikrobiális hatással bíró természetes antioxidánsokra is egyre nagyobb a kereslet akár az élelmiszeripar akár a gyógyszeripar részéről. Ezért az antociánosodó nemesítési vonalak ily módon történő felhasználhatóságát vizsgáltam. Az agardiffúziós kísérletek alapján a vizsgált baktériumok ellen a *C. chinense* fajtának volt átlagosan a legnagyobb antimikrobiális aktivitása. A kivonatok összeségében az *E. faecalis* ellen fejtették ki leginkább a hatásukat, a legellenállóbb baktérium a *B. cereus* volt. A különböző genotípusok antimikrobiális hatásával összefüggésben vizsgáltam azok beltartalmi mutatóit a *C. annuum* esetén két érésfázisban, a *C. chinense* fajtáknál pedig teljes biológiai érettségben, különös tekintettel a polifenolos vegyületekre. A totál polifenol tartalomnak és a totál flavonoid tartalomnak nem volt szignifikáns hatása a gátlási zónákra. Ellenben a totál monomer antocián tartalom jelentős hatást gyakorolt a gátlási zónák méretére. A TMA a legnagyobb hatást az *E. coli* és az *E. faecalis* baktériumokra gyakorolta. A genotípus hatás a *P. aeruginosa* és *B. subtilis* kivételével minden vizsgált faj esetén szignifikáns volt. A vizsgált érésfázis és a genotípus együttes hatása csak az *E. coli* esetén nem volt szignifikáns.

4. Következtetések és a javaslatok

Az R2R3-MYB transzkripció faktorokat kódoló gének – *Ca10g11650*, *Ca10g11690* és *Ca10g11710* – szekvenciabeli polimorfizmusainak vizsgálata után valószínűsíthető, hogy az általam detektált, illetve a szakirodalom alapján vizsgált polimorfizmusok az eltérő faj, illetve fajtahasználat miatt adódnak, hiszen egyik vizsgált különbséget sem tudtam teljes bizonyossággal a különböző fenotípusokhoz kötni. Szakirodalmi adatok alapján nincs egyetértés a *CaMYBa* hatásáról az antocián bioszintetikus út strukturális génjeire, mint ahogy abban sem, hogy a struktúrgének expressziója és a termékek antocián tartalma hogyan függ össze. Ahogy a géncsendesítés esetén, úgy a termékek vizsgálatakor sem tudtam kimutatni statisztikailag igazolható összefüggést a *Ca10g11650* és a *CHS* expressziója közt, ugyanakkor mindkét kísérlet során a vizsgált szövetek esetén megfigyelhető trend arra enged következtetni, hogy a *Ca10g11650* nem közvetlenül a *CHS*-t szabályozza, hanem feltehetőleg az útvonal korábbi génjeire van hatással. Ezért indokolt a vizsgálatokat kiterjeszteni az általános fenilpropanoid útvonal további génjeire is. Ezzel szemben a *CHI* és az *F3H* az összesített adatok alapján a *Ca10g11650* expressziójával szorosan összefügg. Tehát ennek tükrében, a vegetatív és generatív szöveteknél kapott eredmények alapján a *Ca10g11650* nem csak a bioszintetikus útvonal kései génjeit szabályozza, hanem a korai gének közül a *CHI* és az *F3H* génekre is hatással van.

A beltartalmi mutatókat tekintve, szoros pozitív összefüggés tapasztalható az antocián tartalom és a minták antioxidáns kapacitása között, tehát kijelenthető, hogy az antociánok statisztikailag igazolhatóan hozzájárulnak az antioxidáns kapacitáshoz a vizsgált fajtákban és nemesítési vonalakban, így az antociánosodó fajták fogyasztása a funkcionális táplálkozás részévé kell, hogy váljon. Bár bizonyos fajtákban a stressz indukálta antociánosodás nemkívánatos tulajdonság, ugyanakkor az antociánok hatása igazolható volt az *E. coli* és *E. faecalis* ellen, így tehát érdemes nem csak funkcionális élelmiszerként, hanem potenciális egészségvédő termékként tekinteni ezekre a növényekre. Az azonos keresztezésből származó, azonos genetikai háttérrel rendelkező hibridek tartási körülményei közt csak egy faktort megváltoztatva, nemcsak az antocián bioszintézisben szerepet játszó gének expressziójában volt különbség, hanem a megnövekedett fény hatására a TMA, TPC, TFC és FRAP értékek is magasabbak voltak a több fényt kapó F₁ egyedekben, így ezt a termesztéstechnológia során az árnyékolás esetén érdemes figyelembe venni.

5. Új tudományos eredmények

1. Bizonyítottam, hogy az eddig leírt szekvencia polimorfizmusok, melyek segítségével az antociánosodás alapján tudták szelektálni a mintákat, nagymértékben faj, illetve fajtafüggőek és nem általános érvényűek a *Capsicum* fajokon belül.
2. Meghatároztam, hogy a négy érésfázis során vizsgált beltartalmi mutatók közül a TMA-t, TPC-t és FRAP-ot a genotípus, míg a TFC-t a vizsgált fenofázis befolyásolta elsősorban.
3. Szövet-specifikus génexpressziós vizsgálatokkal elsőként bizonyítottam, hogy a *Ca10g11650* gén mellett, a *Ca10g11690* és a *Ca10g11710* szerepe is igazolható az antocián bioszintézisre mind a vegetatív, mind a generatív szövetek esetén. A termésérés 4 fenofázisában mért génexpressziós adatok, illetve a *Ca10g11650* géncsendesítése alapján igazoltam, hogy a *Ca10g11650* gén nem csak az antocián bioszintetikus útvonal kései génjeire van hatással, hanem a koraiak közül a *CHI* és *F3H* génekre is.
4. A szakirodalomban található ellentmondások tisztázásakor igazoltam, hogy míg a *CHI* és *F3H* gének expressziója összefügg a vizsgált szövetek antocián tartalmával, addig a *CHS* esetén ez az összefüggés csak trend-szerű.
5. Igazoltam paprikában az antociánok szerepét mind a termések összes antioxidáns kapacitására, mind pedig azok antimikrobiális hatására egy Gram-pozitív (*E. faecalis*) és egy Gram-negatív (*E. coli*) baktérium faj esetén.
6. Bizonyítottam, hogy az azonos keresztezésből származó, azonos genetikai háttérrel rendelkező F₁ egyedek eltérő fény mennyiség hatására nem csak az antocián bioszintetikus aktivitásukban különböztek, hanem igazoltam a fény hatását az egyéb polifenolos összetevők mennyiségére is, és végső soron a termések összes antioxidáns kapacitására.
7. A *C. annuum* 'Black Pearl' és 'Kaldom' keresztezésével létrehozott hasadó populációt vizsgálva bizonyítottam, hogy az antocián bioszintézist egy gén határozza meg. Ugyanakkor, ugyanebből a keresztezésből származó F₂ egyedek generatív szöveiteinek elemzésekor bizonyítottam, hogy a *Ca10g11650* mellett a *Ca10g11690* és a *Ca10g11710* is részt vesz a termés, szíromlevél, bibe és porzósál színének kialakításában. A portok esetén viszont csak a *Ca10g11650* szerepe mutatható ki.

6. A szerző publikációs tevékenysége

Disszertáció témájához kapcsolódó tudományos folyóiratcikk, IF-es angol:

Kovács, Zs. ✉; Bedő, J.; Pápai, B.; Tóth-Lencsés, A. K.; Csilléry, G.; Szőke, A.; Bányai-Stefanovits, É.; Kiss, E.; Veres, A. (2022), Ripening-Induced Changes in the Nutraceutical Compounds of Differently Coloured Pepper (*Capsicum annuum* L.) Breeding Lines, ANTIOXIDANTS 11: 4 Paper: 637, **IF: 7,0**

Jarret, R. L.; Barboza, G. E.; Costa B., Fabiane R. da; Berke, T.; Chou, Y.-Y.; Hulse-Kemp, A.; Ochoa-Alejo, N.; Tripodi, P.; Veres, A.; **Kovacs, Zs.**; Garcia, C. C. et al. (2019), *Capsicum*—An Abbreviated Compendium, JOURNAL OF THE AMERICAN SOCIETY FOR HORTICULTURAL SCIENCE 144: 1 pp. 3-22., 20 p., **IF: 1,144**

Egyéb tudományos folyóiratcikk, IF-es angol:

Bedő, J.; Tóth-Lencsés, A. K.; **Kovács, Zs. ✉**; Pápai, B.; Szőke, A.; Kiss, E.; Veres, A. (2023), Microsatellite-Based Molecular Diversity in Sour Cherry Genotypes (*Prunus cerasus* L.) Cultivated in Hungary, HORTICULTURAE 9: 8 p. 892, 16 p. **IF: 3,1**

Pápai, B. ✉; **Kovács, Zs.**; Tóth-Lencsés, A. K.; Bedő, J.; Csilléry, G.; Veres, A.; Szőke, A. (2023), Evaluation of Abnormal Hypocotyl Growth of Mutant *Capsicum annuum* Plants, AGRICULTURE-BASEL 13: 2 p. 481, **IF: 3,6**

Tudományos folyóiratcikk, lektorált angol:

Kovács, Zs.; Csilléry, G.; Szőke, A.; Kiss, E.; Veres, A. (2017), Characteristics and regulation of anthocyanin biosynthesis in pepper – review, COLUMELLA: JOURNAL OF AGRICULTURAL AND ENVIRONMENTAL SCIENCES 4: 1 pp. 47-58., 12 p.

Tudományos folyóiratcikk, Konferencia kiadvány (proceeding):

Kovács, Zs. ✉; Csilléry, G.; Pápai, B.; Tóth-Lencsés, A. K.; Bedő, J.; Veres, A.; Szőke, Antal (2023), A LINE-1 retrotranszpozon inszerció hatása a paprika antocián bioszintézisére, In: Karsai, Ildikó; Pauk, János; Veisz, Ottó; Polgár, Zsolt; Bóna, Lajos (szerk.) XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: MTA Agrártudományi Kutatóközpont, 158 p. pp. 136-140., 4 p.

Pápai, B.; Becző, A.; Gubala, D.; **Kovács, Zs.**; Csilléry, G.; Szőke, A.; Veres, A. (2023), A tti (tortuous internode) mutáns paprika *in vitro* analízise,

mikroszaporítási kísérlete, In: Karsai, Ildikó; Pauk, János; Veisz, Ottó; Polgár, Zsolt; Bóna, Lajos (szerk.) XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: MTA Agrártudományi Kutatóközpont, 158 p. pp. 145-148., 4 p.

Kovács, Zs.; Csilléry, G.; Kondrák, M.; Veres, A.; Bedő, J.; Szőke A.; Kiss, E.; Stefanovits-Bányai, É.; (2018), Antioxidant Capacity of *Capsicum* Genotypes Exhibiting Differential Lilac Colouration During Maturity, In: Tünde, Alapi; István, Ilisz (szerk.) Proceedings of the 24th International Symposium on Analytical and Environmental Problems, Szeged, Magyarország: University of Szeged (2018) 426 p. pp. 308-312., 5 p.

Tudományos folyóiratcikk, Előadás összefoglalás, poszter:

Csilléry, G.; Ruskó, J.; Pápai, B.; **Kovács, Zs.**; Fári, M.; Szamosi, Cs. (2023), A tti és Pcx gének alkalmazása az ámpolna típusú paprika fajták nevelése során, In: Karsai, Ildikó; Pauk, János; Veisz, Ottó; Polgár, Zsolt; Bóna, Lajos (szerk.) XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: MTA Agrártudományi Kutatóközpont (2023) 158 p. pp. 118-118., 1 p.

Szamosi, Cs.; Palotás, G.; Tímár, Z.; Pápai, B.; **Kovács, Zs.**; Fári, M.; Ruskó, J.; Csilléry, G. (2023), A kereskedelmi célú paprika nevelés helyzete, kihívásai és kitérés lehetőségei, In: Karsai, Ildikó; Pauk, János; Veisz, Ottó; Polgár, Zsolt; Bóna, Lajos (szerk.) XXIX. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: MTA Agrártudományi Kutatóközpont 158 p. pp. 35-35., 1 p.

Bedő, J.; **Kovács, Zs.**; Tóth-Lencsés, K.; Szőke, A.; Kiss, E.; Veres, A. (2022) Magyarországon termesztett meggy genotípusok értékmérő tulajdonságainak vizsgálata, In: Polgár, Zsolt; Karsai, Ildikó; Bóna, Lajos; Matuz, János; Taller, János (szerk.) XXVIII. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Keszthely, Magyarország: Magyar Növénynevelők Egyesülete (2022) 122 p. pp. 100-100., 1 p.

Fákó, V.; **Kovács, Zs.**; Veres, A. (2022), Molecular and nutraceutical analysis of extreme purple (*Capsicum chinense* x *Capsicum annuum*) pepper hybrids, In: Bánfalvi, Zsófia; Gócsa, Elen; Olasz, Ferenc; Pál, Magda; Posta, Katalin; Várallyay, Éva (szerk.) „FIBOK 2022”: Fialat Biotechnológusok V. Országos Konferenciája: Program és angol nyelvű összefoglalók, Gödöllő, Magyarország: MATE Genetika és Biotechnológia Intézet, 125 p. pp. 38-38., 1 p.

Kovács, Zs.; Kókai, A.; Csilléry, G.; Veres, A.; Szőke, A. (2022), Genetic background of lilac colouration in pepper fruits (*Capsicum annuum* L.), In: Bánfalvi, Zsófia; Gócsa, Elen; Olasz, Ferenc; Pál, Magda; Posta, Katalin;

Várallyay, Éva (szerk.) „FIBOK 2022”: Fialat Biotechnológusok V. Országos Konferenciája: Program és angol nyelvű összefoglalók, Gödöllő, Magyarország: MATE Genetika és Biotechnológia Intézet, 125 p. pp. 55-55., 1 p.

Kovács, Zs.; Pápai, B.; Csilléry, G.; Veres, A.; Szőke, A. (2022), Line-1 retrotranszpozon inszerció genetikai vizsgálata F₁ és F₂ hibrid *C. annuum* nemzedékben, In: Polgár, Zsolt; Karsai, Ildikó; Bóna, Lajos; Matuz, János; Taller, János (szerk.) XXVIII. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Keszthely, Magyarország: Magyar Növénynevelők Egyesülete, 122 p. pp. 54-54., 1 p.

Pápai, B.; Gubala, D.; Loureiro, B.; **Kovács, Zs.;** Veres, A.; Szőke, A.; Csilléry, G. (2022), Gravitropic And Phototropic Response Of Procumbent (Pcx) And Tortuosa (Tti) Mutant Peppers, In: Bánfalvi, Zsófia; Gócza, Elen; Olasz, Ferenc; Pál, Magda; Posta, Katalin; Várallyay, Éva (szerk.) „FIBOK 2022”: Fialat Biotechnológusok V. Országos Konferenciája: Program és angol nyelvű összefoglalók, Gödöllő, Magyarország: MATE Genetika és Biotechnológia Intézet (2022) 125 p. pp. 57-57., 1 p.

Pápai, B.; **Kovács, Zs.;** Veres, A.; Szőke, A.; Csilléry, G. (2021), A Pcx paprika mutáns elfekvő tulajdonságának vizsgálata, In: Karsai, Ildikó; Bóna, Lajos; Veisz, Ottó; Polgár, Zsolt; Mihály, Róbert; Balla, Krisztina (szerk.) XXVII. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Martonvásár, Magyarország: ELKH Agrártudományi Kutatóközpont, Mezőgazdasági Intézet (2021) 66 p. pp. 46-46., 1 p.

Kovács, Zs.; Szőke, A; Kiss, E; Csilléry, G; Veres, A (2020), MikroRNS-ek mint lehetséges poszt-transzkripcionális génszabályzók az antocián bioszintézisben, In: Bóna, Lajos; Karsai, Ildikó; Matuz, János; Pauk, János; Polgár, Zsolt; Veisz, Ottó (szerk.) XXVI. Növénynevelési Tudományos Napok: Összefoglaló kötet, Szeged, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság, Magyar Növénynevelők Egyesülete (2020) 113 p. p. 91, 1 p.

Kovács, Zs.; Szőke, A.; Csilléry, G.; Kiss, E.; Veres, A. (2020), Study of genes governing the anthocyanin biosynthetic pathway in purple *Capsicum* mutants, In: Tünde, Pusztahelyi; Levente, Czeglédi; Éva, Domokos-Szabolcsy; Tamás, Emri (szerk.) 4th National Conference of Young Biotechnologists "FIBOK 2020" online conference: abstract book, Debrecen, Magyarország: Debreceni Egyetem (2020) 113 p. p. 43

Kovács, Zs.; Csilléry, G.; Szőke, A.; Kiss, E; Veres, A.; (2020), Correlation between the patterns of anthocyanin, total polyphenol content and antioxidant capacity of *Capsicum annuum* L. in different phenophases, In: Abstract book of the 19th Alps-Adria Scientific Workshop, 26th April - 1st May 2020, Wisła,

Poland: Correlation between the patterns of anthocyanin, total polyphenol content and antioxidant capacity of *Capsicum annuum* L. in different phenophases, p. 40, 1 p.

Bedő, J.; **Kovács, Zs.**; Tóth-Lencsés, K.; Almalkawi, N.; Kiss, E.; Veres, A. (2019), Őszibarack genotípusok molekuláris genetikai vizsgálat mikroszatellit markerekkel, In: Karsai, Ildikó (szerk.) Növénynevelés a 21. század elején: kihívások és válaszok: XXV. Növénynevelési Tudományos Nap, Budapest, Magyarország: MTA Agrártudományok Osztálya Növénynevelési Tudományos Bizottság (2019) 502 p. pp. 222-225., 4 p.

Bedő, J.; **Kovács, Zs.**; Tóth-Lencsés, K.; Kiss, E.; Veres, A.; (2019), Microsatellite based assessment of genetic distances within *Prunus* genus, In: Kende, Zoltán; Bálint, Csaba; Kunos, Viola (szerk.) 18th Alps-Adria Scientific Workshop: Alimentation and Agri-environment: Abstract book, Gödöllő, Magyarország: Szent István Egyetemi Kiadó (2019) 186 p. pp. 26-27., 2 p.

Kovács, Zs.; Szőke, A.; Csilléry, G.; Kiss, E.; Kondrák, M.; Veres, A.; (2019), MicroRNAs as Potential Post-Transcriptional Gene Regulators in Anthocyanin Biosynthesis, In: Véronique, Lefebvre; Marie-Christine, Daunay (szerk.) Innovations in Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant: Proceedings of the 17th EUCARPIA Meeting on Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant, Avignon, Franciaország: Institut national de la recherche agronomique (INRA), 261 p. p. 202, 1 p.

Kovács, Zs.; Csilléry, G.; Kiss, E.; Szőke, A.; Veres, A.; (2018) Paprika (*Capsicum annuum* L) genotípusok genetikai diverzitás vizsgálata iPBS retrotranszpozon markerekkel, In: Karsai, Ildikó; Polgár, Zsolt (szerk.) XXIV. Növénynevelési Tudományos Nap: Összefoglalók, Budapest, Magyarország: Magyar Tudományos Akadémia (MTA), 139 p. p. 99, 1 p.

Kovács, Zs.; Csilléry, G.; Kiss, E.; Szőke, A.; Veres, A. (2018), Molecular diversity analysis of pepper (*Capsicum annuum*) genotypes based on iPBS retrotransposon markers, In: Tamás, László; Zelenyánszki, Helga (szerk.) Fialat Biotechnológusok Országos Konferenciája "FIBOK 2018": Abstract Book, Szeged, Magyarország: JATEPress (2018) p. 123, 1 p.