



SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM

Természettudományi és Informatika Kar Biológia Doktori Iskola

**A PlantSize fenotipizáló program alkalmazása az abiotikus  
stressztoleranciát biztosító *SPQ* gének funkcionális jellemzésére**

Doktori értekezés tézisei

**Faragó Dóra**

Témavezetők:

Dr. Szabados László, tudományos tanácsadó

Dr. Zsigmond Laura Alexandra, tudományos munkatárs



Szegedi Biológiai Kutatóközpont  
Növénybiológiai Intézet  
Arabidopsis Molekuláris Genetikai Csoport

Szeged

2019

# BEVEZETÉS

---

A növények alkalmazkodását a szélsőséges környezeti körülményekhez molekuláris szinten számos tényező koordinálja, a különböző stresszmechanizmusok hátterében álló szabályozó hálózatok, metabolikus útvonalak feltérképezése fontos célpontja a növénybiológiai alap kutatásoknak. Az *Arabidopsis thaliana* modell növényen végzett kutatások révén számos olyan gént azonosítottak, amelyek szerepet játszanak a stresszhatások érzékelésében és kivédésében, viszont extrém körülmények között a stresszérzékenysége végett ez a növény nem tanulmányozható. Erre a problémára nyújt megoldást a szárazság- és sótűrő extremofil növények alkalmazása, melyek közül a halofiták fontos génforrásként szolgálhatnak a mezőgazdasági növényfajok stressztűrésének fokozásában (Ahuja és mtsai., 2010; Mishra és Tanna, 2017).

A növények fenotípusát a környezet és a genetikai állományuk széleskörűen befolyásolják, hatást gyakorolnak a növekedésükre és fejlődésükre, illetve fiziológiai és molekuláris tulajdonságaikra is. Ennek következtében a növények szerkezeti és fiziológiai tulajdonságainak a precíz leírására és megfigyelésére van szükség a fenotípusuk jellemzése során. Az alapvetően pontos és megbízható klasszikus módszerek révén mindez megvalósítható, de sok esetben a növények megsemmisítésével és számos hosszadalmas analitikai lépéssel és méréssel járnak, ezért a nagy számú kísérletek végrehajtása sokszor bonyodalmas vagy épp lehetetlen. A nagy egyedszámú kísérletek elvégzése nem csak időigényes folyamat, de számos hibalehetőséggel járhat. A nem invazív képelemző módszerek fejlesztése és alkalmazása megoldást nyújt ezekre a problémákra, mivel a képalapú technológiák által lehetőség nyílt számos morfológiai és fiziológiai paraméter valós idejű és nagyszámú mérésére, elemzésére (Furbank és Tester, 2011; Dhondt és mtsai., 2013; Rungrat és mtsai., 2016). A legtöbb képelemző program és automata fenotipizáló rendszer komoly programozói hátteret és anyagi forrást igényel, ami nem minden laboratórium számára adott.

A csoportunkban fejlesztett PlantSize *in vitro* fenotipizáló program segítségével alkalmunk nyílt a megváltozott stressztoleranciát mutató transzgenikus vonalak és mutánsok valós idejű, gyors és költséghatékony jellemzésére. Segítségével sikeresen azonosítottuk a környezeti stresszel szemben ellenálló *Lepidium crassifolium* SPQ (Small Paraquat resistance) gént, alkalmazásával bebizonyítottuk, hogy nem csak az *Arabidopsis thaliana* megfelelőjének, de mindkét SPQ fehérjének fontos szerepe van a hormon- és egyéb növényi stresszválasz szabályozásában.

# CÉLKITŰZÉSEK

---

PhD tanulmányaim kezdetekor (2014) a *Lepidium crassifolium* stressztoleranciáját biztosító gének azonosítására irányuló alkalmazott kutatási projektbe csatlakoztam, ahol a feladatom néhány, kiválasztott *Lepidium* gént expresszázó *Arabidopsis* vonal részletes analízise volt. A stressztolerancia javítását célzó kutatási programok napjainkban nagy áteresztőképességű és költséges rendszereket igényelnek, viszont az alkalmazásuk hatékonyabbá és pontosabbá teheti a génazonosításhoz elengedhetetlen fenotipizálási folyamatot. A stressztűrésben szerepet játszó gének azonosítása és jellemzése a jövőben segítheti a mezőgazdasági haszonnövények genetikai állományának javítását. Ezek alapján célul tűztük ki:

1. Költséghatékony és felhasználóbarát fenomikai program fejlesztését;
2. A képelemző módszerek gyakorlati alkalmazását a megváltozott stressztoleranciát mutató transzgénikus vonalak és mutánsok jellemzése során;
3. A halofita *Lepidium crassifolium*ból izolált és környezeti stresszel szemben toleranciát okozó gének tesztelését, egy kiválasztott gén részletes jellemzését;
4. A paraquat rezisztenciáért felelős *Lepidium crassifolium* és *Arabidopsis thaliana* Small Paraquat resistance (*SPQ*) gén leírását és ezek összehasonlítását;
5. Az *SPQ* fehérje hormon és egyéb stresszválasz szabályozásában betöltött szerepének a felderítését;
6. Az *SPQ* fehérjét túltermelő transzgénikus *Arabidopsis thaliana* növények vízhiányhoz történő alkalmazkodásának a megfigyelését.

# ALKALMAZOTT MÓDSZEREK

---

## PlantSize fenotipizáló program fejlesztése:

- A PlantSize képelemző programot a MATLAB (2016b verzió) programrendszer specifikus képfeldolgozó programcsomag (Image Processing Toolbox™) segítségével fejlesztettük.
- A képkalkotás során hagyományos digitális kamerát alkalmaztunk.
- A kalibrációs munkák során minden esetben, mint teszt és kontroll növény, az *Arabidopsis thaliana* Columbia ökotípusát (Col-0) használtuk. A program használhatóságának a visszaigazolására a *phyB-9* mutánst vettük igénybe.
- A rozetták méretének, színének és alakjának a meghatározására irányuló kalibrációs munkák során alkalmazott módszerek:
  - Friss és száraz tömeg mérések;
  - klorofill és antocián tartalom exmeghatározása spektrofotometriás mérésekkel.
- A PlantSize az egyedi növények rozettájához tartozó morfológiai és fiziológia paramétereket számolja ki. A rozetta méretét meghatározó paraméterek:
  - terület (Pixel area), a növények által lefedett terület pixelben;
  - friss tömeg (Weight);
  - konvex terület (Convex area), a rozettát körülölelő burkon belüli pixelhalmaz;
  - konvex százalék (Convex %), a konvex burkon belül elhelyezkedő növényi pixelhalmaz százalékos aránya a teljes pixelhalmazhoz viszonyítva.
  - A növények fiziológia állapotát a klorofill ( $\mu\text{g Chl./pixel}$ ) és antocián (ng Anth./pixel) értékekkel jellemzi, melyek meghatározása a növényekhez tartozó Hue (színárnyalat) értékeit alapján történt (Sass és mtsai., 2012).

### ***Lepidium crassifolium* és *Arabidopsis thaliana* SPQ jellemzése:**

- Az SPQ (LcSPQ, AtSPQ) fehérjéket *in silico* módszerekkel azonosítottuk.
- A teljes hosszúságú SPQ cDNS-t konstitutív promóter (pCaMV 35S) jelenlétében fejeztettük ki, majd vad típusú (Col-0) növények kromoszómáiba építettük be.
- Az SPQ fehérjék sejten belüli lokalizációjának a vizsgálatára LcSPQ-GFP és AtSPQ-GFP fúziós konstrukciókat állítottunk elő, melyeket *Arabidopsis* gyökér eredetű sejtszuspenziós kultúrákba és vad típusú (Col-0) növényekbe transzformáltunk.
- Az *AtSPQ* gén jellemzése és funkciójának feltárása céljából két független mutáns allélt genotipizáltunk.
- A vizsgált transzgénikus és mutáns vonalak *in vitro* jellemzésére a PlantSize fenotipizáló programot alkalmaztuk.
- Csírázás, gyökérnövekedés és hipokotil megnyúlás vizsgálata. A kísérletek során készített fényképeket a FIJI képfeldolgozó program segítségével elemeztük ki.
- Modulált fluoreszcencia kioltásának az analízise Imaging-PAM fluorométer készülékkel.
- Lipid-peroxidációs mérések
- Poliamin tartalom meghatározása
- Sztómazáródás vizsgálata
- Életképesség vizsgálata dehidráció során: levelek relatív víztartalmának (RWC) meghatározása, túlélési tesztek, Imaging-PAM fluorométer alkalmazása a PSII-n keresztüli lineáris elektrontranszport sebességének (ETR) a mérésére.

### **Egyéb technikák és módszerek:**

fehérje extraktumok differenciál centrifugálással történő frakcionálása, Western blot analízis, valós idejű kvantitatív RT-PCR, lokalizációs vizsgálatok spinning disk konfokális mikroszkóppal.

# AZ ÉRTEKEZÉS EREDMÉNYEI

---

## 1. Kis paraquat rezisztens (SPQ) fehérje azonosítása:

- A halofita *Lepidium crassifoliumban* azonosítottunk egy kis fehérjét, melynek a túltermeltetése paraquat rezisztenciát eredményezett (SPQ) a transzgénikus *Arabidopsis thaliana* növényekben (Rigó és mtsai., 2016).
- *In silico* elemzések során úgy tűnik, hogy az SPQ szerű fehérjék megtalálhatók minden magasabb rendű növényben. A *Lepidiumban* azonosított SPQ *Arabidopsis* homológja 70 aminosav hosszúságú és 8 kDa tömegű kis fehérje, ami 95 %-os szekvencia hasonlóságot mutat a sziki zsázsában beazonosított fehérjével. Az elemzés szerint a SPQ fehérje szekvenciák egyetlen egy konzervált doménnel, egy N-terminális szignál szekvenciával rendelkeznek.
- A vad típusú *Lepidium* és *Arabidopsis* növényekben az *SPQ* gének expresszióját só, ozmotikus és oxidatív stresszkezelések nem befolyásolták számottevően. Az interneten hozzáférhető *Arabidopsis* expressziós adatbázisok szerint az *AtSPQ* gén transzkripcióját nem, vagy csak kismértékben befolyásolják a környezeti hatások, vagyis az expressziós adatok nem utalnak arra, hogy a két növényfajban található *SPQ* géneknek szerepük lehet az abiotikus stresszhatások szabályozásában.
- Ennek ellenére az *LcSPQ* és *AtSPQ* cDNS-ek túltermeltetése figyelemreméltó paraquat rezisztencia kialakulásához vezetett a transzgénikus *Arabidopsis* növényekben (Rigó és mtsai., 2016), ami arra enged következtetni, hogy a rezisztencia nem a *Lepidium SPQ* sajátossága, hanem az *SPQ*-k megemelkedett expressziójának a következménye.
- További szekvencia analízisek nem mutattak hasonlóságot más paraquat rezisztenciáért felelős génekkel, tehát az SPQ fehérjének egyedülálló szerepe van a herbicid rezisztencia kialakulásában.

## 2. Az SPQ fehérjék szerepe a hormon és oxidatív stresszválasz szabályozásában:

- Az SPQ túltermelése csökkentette a paraquat által kiváltott károsodás mértékét a fotoszintézis során, és elhárította a PSII működésének a hanyatlását, mivel a herbicid hatására jelentkező PSII maximális és működő fotokémiai kvantumhatásfokának a csökkenése csak a vad típusú növényekben volt megfigyelhető, míg a transzgénikus növényekben nem. Az SPQ fehérjék védő funkciója valószínűleg nem korlátozódik csak a fotoszintézis során lezajló folyamatokra, mivel a megnövekedett expressziójuk következtében fellépő paraquat rezisztencia megfigyelhető volt a sötétben csíráztatott etiolált növényeken és a nem fotoszintetizáló gyökereken is. Ezt a feltételezést támasztja alá a GFP-fuzionált SPQ fehérjék vizsgálata *Arabidopsis* sejtekben, ami citoplazmatikus lokalizációra utal.
- Mivel a SPQ-GFP fehérjék nem mutattak plazmamembránhoz kötött lokalizációt, így valószínűsíthető, hogy azok direkt módon nem a paraquat felvételének mechanizmusát szabályozzák.
- Eredményeink szerint a túltermelő transzgénikus *Arabidopsis* növények hasonló poliamin tartalommal rendelkeznek, mint a vad típusú Columbia, illetve putreszin, spermin és spermidin hasonló módon gátolta a vad típusú és a SPQ-túltermelő növények gyökérnövekedését. Habár az SPQ fehérjék szerepét a transzport folyamatokban nem zárhatjuk ki, nem valószínű, hogy SPQ túltermelés következtében kialakuló rezisztencia a poliamin metabolizmussal vagy felvétellel áll kapcsolatban.
- A SPQ-túltermelő növények fokozott érzékenységet mutattak az ABS-el szemben, míg a funkcióvesztéses *spq1* mutáns toleráns volt a hormonra az alkalmazott csírázás, növekedés és a sztómazáródási tesztekben.
- A SPQ fehérjék megemelkedett aktivitása következtében kialakuló paraquat rezisztencia és ABS hiperszenzitivitás közötti kapcsolat valószínűleg a ROS-hoz kapcsolódó jelátviteli utak módosításával, befolyásolásával magyarázható.

### 3. Az SPQ fehérjét túltermelő transzgenikus növények szárazságtoleranciája:

- Az SPQ-túltermelő növények megemelkedett szárazságtoleranciája az ABS hiperszenzitivitással járó gyorsabb sztómazáródás következménye is lehet.
- Mindemellett az SPQ-túltermelő vonalak sztómazáródása közrejátszhat a szárazságstressz alatt az oxidatív károsodás csökkenésében is, ami pozitív hatással lehet a fotoszintézisre is. Az SPQ növények hosszantartó dehidráció után a vad típusnál jobban megőrizték az életképességüket és egyúttal PSII-n keresztüli lineáris elektrontranszport sebessége (ETR) is kevésbé csökkent. Míg a zárósejtek ABS érzékenysége csökkentette a levelek gázcseréjét, a csökkent oxidatív károsodás megkönnyítette a fotoszintetikus reakciók fenntarthatóságát.
- Habár az SPQ fehérjék pontos funkciójának megértése további kísérleteket igényel, eddigi eredményeink alapján kijelenthetjük, hogy a SPQ fehérjék fontos összekötő pontként szolgálhatnak az ABS és H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> szabályozási rendszerben, ami a paraquat rezisztencia kialakulásáért is felelős lehet. Az SPQ gének megnövekedett aktivitása által biztosított szárazságtolerancia és herbicid rezisztencia agrobiotechnológiai szempontból is érdekes lehet.

### 4. PlantSize képelemző program fejlesztése:

- Annak érdekében, hogy a *Lepidium crassifolium* géneket expresszáló transzgenikus *Arabidopsis thaliana* vonalak stressztűrését hatékonyan jellemezhesük, egy képelemző programot fejlesztettünk, és kidolgoztunk egy kép analízáláson alapuló fenotipizálási protokollt. A digitális fotókat feldolgozó PlantSize program segítségével egyszerűen és költséghatékonyan kaphatunk információt a növények fenológiai és fiziológiai jellemzőiről.
- A PlantSize programmal egyszerre több növényt is vizsgálhatunk és többféle paraméterekről szerezhetünk információt: egyidejűleg vizsgálható a növények mérete, alakja és színe (klorofill és antocián tartalom), ami egyedülállónak mondható az *in vitro* képelemző alkalmazások között. A technológia alkalmazása nem igényel költséges berendezéseket, a képalkotás egy hagyományos digitális kamera segítségével történik, majd a program felhasználóbarát felületén keresztül a képelemzés gyorsan (kb. 5-10 másodperc/fotó) elvégezhető.
- A szabad forráskódú program elérhetővé teszi a nagy áteresztő képeségű adatok generálását olyan laborokban is, ahol a költséges fenotipizáló platformok használata nem megoldható.



- A technológiát alapvetően *in vitro Arabidopsis* növények vizsgálatához optimalizáltuk, de megfelelő kalibrációt követően bármilyen lapos levélzettel, rozettával rendelkező növény jellemzésére is alkalmassá tehető.
- A PlantSize segítségével könnyen és költséghatékonyan tudtuk meghatározni a transzgenikus és vad típusú növények *in vitro* növekedési ütemét, klorofill és antocián tartalmát a különböző stresszkezelések (paraquat, só, ozmotikus stressz, ABS) során.
- A PlantSize rendszer segítségével sikerült olyan nagyszámú mérést elvégezni, ami a *Lepidium* cDNS klónokat expresszáló transzgenikus *Arabidopsis* vonalak jellemzéséhez szükséges volt.
- A kvantitatív adatok birtokában a korábbiaknál pontosabban tudtuk meghatározni azokat a kicsi, de szignifikáns növekedési, morfológiai vagy élettani különbségeket, amik a stressztoleranciát jellemezték.

# ÖSSZEFOGLALÁS

---

A COS rendszer segítségével *Lepidium crassifolium*-ban sikeresen azonosítottunk egy kis fehérjét (Small Paraquat Resistance protein, LcSPQ), melynek túltermeltetése az *Arabidopsis thaliana* transzgenikus növényekben paraquat rezisztenciát eredményezett. A LcSPQ homológjainak azonosítása révén azt találtuk, hogy SPQ típusú gén minden, a különböző adatbázisokból elérhető, genomszekvenciával rendelkező és általunk vizsgált növényben megtalálható. Az AtSPQ gén expressziójának megemlése szintén paraquat rezisztenciát eredményezett, míg a gén funkcióvesztéses mutációja (*spq1*) enyhe érzékenységet okozott. A 69 illetve, 70 aminosavból álló, citoplazmában lokalizált LcSPQ illetve AtSPQ fehérjék fokozott aktivitása nem csak paraquat rezisztenciát eredményezett, de megnövelte ABS hormonnal szembeni érzékenységüket is, míg az *spq1* mutáns abszcizinsav toleranciát mutatott. Mind a *Lepidium*ből mind az *Arabidopsis*ből származó SPQ fehérjét túltermelő növények megemelkedett ellenállóképességet mutattak a vízhiány okozta szárazságstresszel szemben. A transzgenikus növények jobban túlélték a kiszáradást és fotoszintetikus elektrontranszportjuk is stabilabb maradt, mint a vad típusú *Arabidopsis* növényeknek. Bár a pontos molekuláris funkciója ezeknek a kis fehérjéknek nem ismert, az egyértelmű, hogy többféle stresszel kapcsolatos szabályozó mechanizmust befolyásolnak. További jellemzésük a szárazságtűréssel kapcsolatos agrobiotechnológiai alkalmazások kifejlesztéséhez vezethet.

A számítógépes képelemzés egyre elterjedtebb vizsgálati módszer, segítségével egyszerűen és gyorsan nyomon követhetjük a növények fejlődése során bekövetkező változásokat. Munkánk során egy olyan nem destruktív módszert fejlesztettünk ki, mellyel információt szerezhetünk az *Arabidopsis thaliana* növények morfológiai és fiziológiai paramétereiről. A rozetta morfológiai jellemzőinek meghatározása során lineáris kapcsolatot találtunk annak mérete és friss tömeg között, és hasonló tendenciát figyeltünk meg a friss tömeg és a pixel számok növekedése között is. A klorofill-tartalom meghatározása során pozitív korrelációt állapítottunk meg a növények Hue értéke (színárnyalat) és a mért klorofill tartalom között, míg az antocián tartalom esetében inverz összefüggést találtunk. A PlantSize alkalmazással egyszerűen és költséghatékonyan kaptunk adatokat az növények rozetta méretéhez köthető paramétereinek (terület, konvex hull, lefedettség, friss súly) valamint a klorofill és antocián tartalmának változásáról. A program és a kidolgozott analitikai módszer segítségével hatékonyan és pontosan tudtuk a stresszhatások következményeit vizsgálni, a *Lepidium* cDNS klónokat túltermelő transzgenikus növények növekedését, élettani jellemzőit nem destruktív módon tanulmányozni, stressz toleranciájukat jellemezni.

# TUDOMÁNYOS KÖZLEMÉNYEK

---

## A dolgozat alapját képező közlemények:

**Faragó D.** és Sass L., Valkai I., Andrási N., Szabados L (2018) plantsize offers an affordable, non-destructive method to measure plant size and color *in vitro*. *Front. Plant Sci.* **9**, 219.

doi: 10.3389/fpls.2018.00219

MTMT: 3343909

**Impakt faktor: 4,298**

## A dolgozat alapját szolgáló egyéb közlemények:

Rigó G. és Valkai I., **Faragó D.**, Kiss E., Van Houdt, S., Van de Steene, N., Hannah, M., Szabados L. (2016). Gene mining in halophytes: functional identification of stress tolerance genes in *Lepidium crassifolium*. *Plant Cell Environ.* **39**, 2074–2084.

doi: 10.1111/pce.12768

MTMT: 3080577

**Impakt faktor: 6,960**

**Faragó D.**, Zsigmond L., BenyóD., Ayaydin F., Alcazar R, Rigó G., Szabados L. (2019) Small Paraquat resistance proteins modulate paraquat and ABA responses and confers drought tolerance to overexpressing *Arabidopsis* plants. *Plant Cell and Environment*. **Közlés alatt.**

## Szabadalom:

SPQ által biztosított szárazságtűrés. (Magyarországi és Európai, folyamatban).

## Konferenciák:

1. Conference of Scientific Student Association 2012 (Különdíjas).
2. Szabados L., Papdi Cs., Pérez-Salamó I., Rigó G., Joseph M. P., Valkai I., Andrási N., **Faragó D.**, Hannah M., Koncz Cs. (2016) Functional identification of stress regulatory genes in model and extremophile plants using the Conditional Overexpressing System (COS). International Conference on "EMERGING BIOTECHNOLOGIES", Kakatiya University, Warangal, India.
3. Szabados L., Rigó G., Valkai I., **Faragó D.**, Kiss E., Van Houdt S., Van de Steene N., Hannah M. A. (2016) Gene mining in extremophile plants: stress tolerance genes from *Lepidium crassifolium*. Plant Biology Europe, EPSO/FESPB 2016 Congress, Prague, Czech Republic, ID841.
4. Szabados L., Rigó G., Valkai I., **Faragó D.**, Kiss E., Koncz Cs., Van Houdt S., Van de Steene N., Hannah M. A. (2017) Gene mining in model and halophytic plants: functional identification of stress regulatory genes by random gene transfer and large-scale genetic screens. TASARD 2017 Conference, New Delhi, India.
5. Szabados L., Rigó G., Valkai I., **Faragó D.**, Kiss E., Van Houdt S., Van de Steene N., Hannah M. A. (2017) Gene mining in extremophile plants: stress tolerance genes from *Lepidium crassifolium*. Hungarian Molecular Life Sciences 2017 Conference, Eger, Hungary.
6. Szabados L., Rigó G., Valkai I., **Faragó D.**, Kiss E., Koncz Cs., Van Houdt S., Van de Steene N., Hannah M. A. (2017) Gene mining in model and halophytic plants: functional identification of stress regulatory genes by random gene transfer and large-scale genetic screens. Straub Napok, Szeged.
7. **Faragó D.**, Sass L., Valkai I., Andrási N., Szabados L. (2017) PlantSize: a növények in vitro növekedésének mérése, nem-destruktív monitorozása. A MAGYAR NÖVÉNYBIOLÓGIAI TÁRSASÁG XII. KONGRESSZUSA, Szeged.
8. **Faragó D.**, Sass .L, Valkai I., Andrási N., Szabados L. (2018) PlantSize: an affordable, non-destructive method to measure plant size and color in vitro. Plant phenotyping for future climate challenges, COSTFA1306 Meeting, 2018.03.20-21. Leuven, Belgium.

9. **Faragó D.**, Sass L., Valkai I., Andrási N., Szabados L. (2018) PlantSize: an affordable, non-destructive method to measure plant size and color in vitro. (NE3) FIATAL BIOTECHNOLÓGUSOK ORSZÁGOS KONFERENCIÁJA, Budapest.

10. **Faragó D.**, Rigó G., Zsigmond L., Szabados L. (2019) Small paraquat resistant protein controlling stress responses in higher plants. Hungarian Molecular Life Sciences 2019 Conference, Eger, Hungary.

11. **Faragó D.**, Sass L., Valkai I., Andrási N., Szabados L. (2019) PlantSize: an affordable, non-destructive method to measure plant size and color in vitro. Hungarian Molecular Life Sciences 2019 Conference, Eger, Hungary.

#### **Tudományos kurzusok:**

- CNR-IGV Institute of Plant Genetics, Portici, Italy, (2015.11.30-12.14) Scientific Cooperation between CNR and Hungarian Academy of Sciences (MTA), Hungary, Grant no. AMMCNT – CNR 72935.

- Summer School on Image Analysis for Plant Phenotyping. (2016) Trainee Grant (COST-TS-ECOST-TRAINING\_SCHOOL-FA1306), Wageningen, Netherland.

- Summer School on Image Analysis for Plant Phenotyping. (2017) Trainee Grant (COST-TS-ECOST-TRAINING\_SCHOOL-FA1306), Wageningen, Netherland.

#### **A doktori munkám anyagi hátterét az alábbi pályázatok finanszírozták:**

GINOP-2.3.2-15-2016-00001, NKFI FK-128920 és Magyar Tudományos Akadémia Fialtal Kutatói Ösztöndíja.