

Doktori (PhD) értekezés tézisei

**Búzafajták ozmotikus- és szárazságstressz alatti akklimatizációja,
a glutation transzferázok szerepe a stresszválaszban**

Készítette:
Gallé Ágnes

Témavezető:
Dr. Csiszár Jolán
egyetemi docens

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM
Természettudományi és Informatikai Kar
Növénybiológiai Tanszék
Biológia Doktori Iskola

Szeged
2010.

1. Bevezetés

A helyhez kötött életmódú magasabb rendű növények folyamatos kapcsolatban állnak környezetükkel, erősen függnék a hatásaitól. A környezeti tényezők befolyásolják fejlődésüket, növekedésüket, és meghatározzák produktivitásukat. Abban az esetben, ha ezek a környezeti hatások az adott fajra jellemző optimum értékeken kívül esnek (túl alacsony, illetve túl magas hőmérséklet, kiegyenlítetlen ásványi táplálkozás, nem megfelelő fényviszonyok, vízhiány), a növény stresszhelyzetbe kerül. A stressz által kiváltott növényi védekező reakciók hatékonysága alapján megkülönböztethetünk stresszérzékeny és stressztűrő növényeket. A mezőgazdasági szempontú növénynevelés legfontosabb célja éppen az, hogy stresszérzékeny haszonnövényeinket fokozatosan stressztűrővé alakítsa. Ennek megvalósításához elengedhetetlen a stresszválaszok összetevőinek pontos megismerése. Elsőként azokat a fiziológiai paramétereket kell azonosítani, amelyek stresszhelyzetben nemcsak az egyed túlélését, hanem a hozamcsökkenés elkerülését is biztosítják. A hatékony fiziológiai stresszválaszokért minden esetben gének, géncsoportok tehetőek felelőssé, amelyek pontos ismerete nagymértékben elősegítheti a nevelési folyamatot.

A világon az egyik legértékesebb és legnagyobb területen termesztett gabonaféle a búza. A búzanövények hozamának két meghatározó eleme a megtermékenyítés folyamata és a szemfeltöltődés. A szemfeltöltődés során tápanyagtranszport történik a fejlődő búzaszemekbe a zászlóslevélből, amely ezzel párhuzamosan szabályozott öregedési folyamaton esik át. A vízhiány befolyásolhatja a zászlóslevél szenescenciáját és így hozamcsökkenést okozhat. A növényekben mind a vízhiány, mind az öregedési folyamatok során toxikus metabolitok akkumulálódhatnak, melyek hatékony eltávolításában jelentős szerepet játszanak a glutation transzferázok. A glutation transzferáz izoenzimesaládba igen szerteágazó funkciókkal rendelkező fehérjék tartoznak, melyeknek eddig nyolc csoportját azonosították (ϕ , zeta, tau és θ , dehidroaszcorbát redukáz, lambda, tetraklórhidrokinon dehalogénáz és mikroszómális GST), és egyik legismertebb funkciójuk a toxikus metabolitok GSH konjugációval történő méregtelenítésének katalizálása. A talaj vízpotenciáljának csökkenése után a glutation transzferáz (GST) enzimek által katalizált detoxifikáció fokozódása a stresszvédekezés meghatározó tényezőjévé válhat. Ezért kísérleteink egyik célja volt párhuzamosan vizni a szárazság esetén fellépő élettani jelenségek és a GST aktivitás között, lehetőség szerint azonosítani olyan GST transzkriptumokat, amelyeknek szerepe lehet a szenescencia folyamatában és/vagy a vízhiány kivédésében.

Munkánk során különböző, szárazságra érzékeny és szárazságot jól toleráló búzafajtákat hasonlítottunk össze, két kísérleti rendszerben. Az egyik kísérletsorozatot növényházban nevelt kalászos növényeken végeztük, de ezek a kísérletek időigényesek, ezért folyadékkultúrában nevelt búza csíranövényeken is elvégeztük kísérleteinket, a stresszt a tápoldat ozmolaritásának megemelésével indukálva. A kétféle kísérleti rendszer alkalmazásával kapott eredményeinket összevetettük és megállapítottuk, hogy bizonyos gének termékei mind a két stresszválaszban szerepet játszanak, míg más esetben a kalászos növényekben a szárazság erőteljesebb expressziós emelkedést okozott.

Eredményeinket az abszcizinsav szint és -bioszintézis alakulásával összefüggésben is vizsgáltuk. A stresszélettan terén hasznosítható eredményeink a búza nemesítők számára is új ötlettel szolgálhatnak a szárazsággal szemben ellenálló fajták előállításához.

2. Célkitűzések

A búza az egyik legérzékenyebb növényünk a vízellátás elégtelenségeivel szemben. Szárazságstressz hatására búzában a GST izoenzimcsalád mind fehérje, mind expressziós szintű indukciója ismert. Kevésbé kutatott terület viszont, hogy a GST izoenzimcsalád mely tagjaihoz kapcsolható ez a jelenség, és búza növények esetében milyen életszakaszban melyik GST csoport kap nagyobb hangsúlyt a stressz elleni védekezésben. Olyan búzafajták esetében, amelyek védekezésének jelentős eleme a GST izoenzimcsalád fényt akartunk deríteni a GST expresszió és az ABS (stresszhormon) szint közötti kapcsolatra.

Dolgozatomban a következő kérdésekre kerestem választ:

1. Melyik fajtában mutat meghatározható változást a korai szemfeltöltődési periódus alatt a zászlólevél szenescenciája? Kimutatható-e összefüggés a vizsgált periódusban a szenescencia iniciációja és a GST aktivitás és -expresszió között?

2. Milyen indukciókat mutat a GST és GPOX aktivitás szárazság hatására a hozam alapján rezisztens és szenzitív búzafajtákon? A szárazság alatt is stabil ezerszemtömeget mutató fajtáknál milyen csoportú és melyik GST gének indukálódnak öntözésmegvonás következtében?

3. Hogyan változik a búza csíranövények vízháztartása ozmotikus stressz kezelés esetén, és van-e kapcsolat a búza fajták szárazságtűrése és ozmotikus stressz toleranciája között?

4. Milyen változások detektálhatóak a GST aktivitásban és a tau, phi és zeta csoportú gének expressziójában kontroll és ozmotikus stressz körülményei között?

5. Az izohidrikus és szöveti dehidrációt toleráló fajták akklimatizációs folyamata során mutat-e különbségeket az abszcizinsav tartalom? Milyen jelentőséggel bír a GST expressziós regulációjában az ABS hormontartalom a jelentős GST indukciót mutató fajták esetében?

3. Anyagok és módszerek

Növényi anyag:

A kísérletek során hat, eltérő eredetű és szárazságtűrős búzafajtát használtunk:
Triticum aestivum cv. Plainsman – szárazságtűrő

GK Öthalom – közepesen szárazságtűrő,

GK Élet – szárazságra érzékeny

Mv Emese - szárazságtűrő

Cappelle Desprez - szárazságra érzékeny

Kobomugi – félsivatagi körülményekhez adaptálódott szárazságtűrő

Alkalmazott kezelések:

Két kísérleti rendszerben dolgoztunk: ozmotikus stressznek tettünk ki egy hetes búza csíranövényeket és kalászó búza növényeknél öntözésmegvonással szárazságstresszt indukáltunk.

Az egy hetes búza csíranövények ozmotikus stressz kezelését fokozatosan, polietilén glikollal (PEG) idéztük elő (7. napon 100 mOsm-ra, 9. napon 200 mOsm-ra, 11. napon 400 mOsm-ra emeltük a tápoldat ozmolaritását). A kalászó növényeken végzett kísérletek során a talajszárazságot vízmegvonással idéztük elő (kontroll növényeket a talaj 100 %-os vízkapacitásának 60 %-ra, a szárazságstressznek kitett növényeket a 25 %-ra öntöztük vissza a talaj tömege alapján).

Vízháztartási paraméterek, és sztómakonduktancia vizsgálata:

A vízpotenciál nyomáskamrával, a relatív víztartalom meghatározás úsztatásos módszerrel, a sztómakonduktancia mérése steady-state porométerrel történt.

Pigmenttartalmak és malondialdehyd tartalom meghatározása:

A klorofill, karotinoid és malondialdehyd tartalmak meghatározása spektrofotométer segítségével történt.

Abszcizinsav hormon és aldehid oxidáz enzimaktivitás vizsgálata:

Az abszcizinsav tartalmakat kompetitív ELISA módszerével, az abszcizin-aldehyd oxidáz aktivitást aktivitás poliakrilamid gélben vizsgáltuk.

GST és GPOX aktivitás meghatározása:

A GST és GPOX enzimek meghatározását spektrofotométerrel végeztük.

GST szekvencia keresés és analízis:

A GST szekvenciák keresését *in silico* végeztük (DDBJ/EMBL/GenBank illetve a DFCI-TGI adatbázisokban), a szekvenciákat ClustalW program segítségével illesztettük.

Relatív transzkript szint meghatározás:

A vizsgált gének transzkript szintjét kvantitatív Real-Time PCR technikával határoztuk meg.

4. Eredmények

Szárazságstressz hatása különböző szárazságtűrésű búza növények zászlós leveleinek öregedési folyamatára, fiziológiai paramétereire és GST expressziójára

Hat búzafajta szárazságstresszel szembeni válaszreakcióit vizsgáltuk az antézis után, a korai szemfeltöltődési periódusban. A szemfeltöltődés szempontjából a zászlóslevélnek kiemelkedő szerepe van, ugyanis innen történik a tápanyagtranszport az érésben lévő szemekbe. A zászlóslevél szenescenciájának hossza és lefutása a hozam meghatározó tényezője, amit jelentősen befolyásol a szárazságstressz, ezért a hatékony stressz elleni védekezés a zászlóslevélen a hozam meghatározója lehet.

1. A vizsgált időszakban (korai tejes érési és tejes érési periódusban) három fajta esetében láttuk az öregedési folyamat megindulásának jeleit a szenescencia paraméterekben: Mv Emese, Plainsman és Cappelle Desprez. Az irodalmi adatok alapján várttal ellentétben nem emelkedett a pigmenttartalommal fordított arányban a kivonható össz GST aktivitás az öregedés mérhető jeleit mutató Mv Emese és Cappelle Desprez fajták esetében sem, feltehetően a szignifikáns GST aktivitás indukció csak bizonyos izoenzimeknél jelentkezik és/vagy a normál lefutású szenescencia későbbi pontján mutatkozik meg.

2. Szárazság alatti hozamstabilitás szempontjából a legkiemelkedőbbnek a Plainsman és a Kobomugi bizonyultak. A Plainsman esetében a jól öntözött mintákban a legmagasabb GST, GPOX aktivitás és expresszió értékeket mértük és szárazság stresszre jelentős indukciót mutattunk ki. A Kobomugi GST aktivitása szárazságra minden mintavételi napon megemelkedett, a legmagasabb GST transzkript szint emelkedéseket stressz hatására ennél a két fajtánál detektáltunk.

Az öntözésmegvonás mind phi mind tau csoportba tartozó gének transzkript szintjének emelkedését okozta, a búzafajták többségében a legkiemelkedőbb transzkript szint emelkedéseket a *TaGSTF6* és *TaGSTUIB/C* esetében figyeltük meg, ami a gének által kódolt

fehérjék stresszválaszban betöltött jelentős szerepére utal. A két, szárazság hatására is változatlan ezerszemtömeget mutató fajta, Plainsman és Kobomugi, stressz válaszainak különbözősége abban is megmutatkozott, hogy szárazság hatására a phi és tau csoportokon belül eltérő gének mutattak kiemelkedő indukciót (Kobomugi esetében a *TaGSTU1C*, *TaGSTU19E50*, Plainsmannál a *TaGSTU1B* és *GSTF6*).

Ozmotikus stressz hatása búza csíranövények fiziológiai paramétereire és GST expressziójára

3. A növények víz- és ozmotikus stresszel szemben különböző stratégiákat követhetnek, egy részük képes a szöveti vízpotenciál csökkenését tolerálni, míg másik csoportjuk, az izohidrikus növények, a talaj vízpotenciáljának csökkenése ellenére képesek a szövetek vízpotenciálját megőrizni. A vízháztartási paraméterek alapján a Cappelle Desprez, GK Öthalom és Plainsman búzafajták a szöveti deszikkációt tolerálásával védekezőnek, míg Kobomugi izohidrikusnak bizonyult. A legalacsonyabb vízpotenciál és relatív víztartalom változásokat a Plainsman és a Kobomugi mutatta, ennél a két fajtánál volt a vízhiánynak legkisebb hatása az ezerszemtömegegre.

4. A GST aktivitás ozmotikus stressz hatására az izohidrikus Kobomugi gyökerében indukálódott legjelentősebben a többi fajtához viszonyítva (hasonlóan a kalászoló növények zászlóslevelében mért eredményekhez), míg a hozam alapján rezisztensnek minősülő Plainsman esetében a GST aktivitás nem emelkedett meg jelentősen. Plainsman fajta szárazságstressz alatti védekezésének egyik jelentős komponense csíranövény korban az aszkorbát ciklus elemeinek az aktiválása (Secenji és mtsai 2010a), ami magyarázhatja az ozmotikus stresszre szinte változatlan GST izoenzimek aktivitását és expresszióját. A szenzitív Cappelle Desprez fajta GST aktivitása és a vizsgált GST gének transzkript szintjei a kalászoló növényeken mért adatokkal összhangban lassú stresszválaszra utalnak, ami a vízháztartási paraméterek értékeinek, illetve az ezerszemtömegnek a csökkenését okozta. Ozmotikus stressz hatására kiemelkedő GST aktivitás- és expressziós indukciót mutatott GK Öthalom fajta.

Ozmotikus stressz hatására mind a négy fajta esetében a tau csoportú gének jelentősebb transzkriptszint emelkedést mutattak. Különösen kiemelkedő értékeket mutatott a kezelés hatására, az irodalmi adatok alapján kiemelkedő CDNB-vel szembeni katalitikus aktivitással rendelkező *TaGSTU2* fehérje mRNS szintje.

5. Kobomugi hajtás és gyökér ABS tartalma a hormon hatékonyabb hajtás irányú transzportjára utal, mint GK Öthalom esetében. Az ozmotikus stressz hatására Kobomugi a sztómakonduktanciája már PEG kezelés kezdetén jelentősen lecsökken az ozmotikus

stressznek kitett mintákban, ami a szövetek vízpotenciáljának a megőrzésének fontos eleme. A megemelkedett ABS tartalom kialakításában mindkét vizsgált búzafajta esetében (Kobomugi és GK Öthalom) szerepet játszott az AAO2-es izoenzim aktivitásának emelkedése a gyökérben.

Az ABS bioszintézis út egyik elemének a gátlása a *TaGSTU1C* és *TaGSTU2* génexpressziót lecsökkentette GK Öthalom fajtában ozmotikus stressz alatt és kontroll körülmények között is. Kobomuginál sem a kontroll esetben, sem PEG kezelés alatt az említett gének expressziójában nem tapasztaltunk szignifikáns változást az ABS bioszintetikus út gátlása után.

Kobomugi esetében az ABS tartalomtól kevésbé függő regulációjú GST izoenzimek lehetővé teszik az ozmotikus stressz során felhalmozódó mérgező metabolitok eltávolítását a gyökér sejtekből a stresszre *de novo* szintetizálódó ABS nagy fokú xilém transzportja esetén is.

10. Publikációs lista

(* az értekezéshez közvetlenül kapcsolódó közlemények)

*1. **Gallé Á**, Csiszár J, Secenji M, Guóth A, Cseuz L, Tari I, Györgyey J, Erdei L. Glutathione transferase activity and expression patterns during grain filling in flag leaves of wheat genotypes differing in drought tolerance: Response to water deficit J Plant Physiol 2009;166:1878-1891.
IF: 2,456

2. Guóth A, Tari I, **Gallé Á**, Csiszár J, Pécsváradi A, Cseuz L, Erdei L. Comparison of the drought stress responses of tolerant and sensitive wheat cultivars during grain filling: changes in flag leaf photosynthetic activity, ABA levels and grain yield. J Plant Growth Reg 2009;28:167–176.
IF: 2,109

*3. Sečenji M, Lendvai Á, Miskolczi P, Kocsy G, **Gallé Á**, Szűcs A, Hoffmann B, Sárvári É, Schweizer P, Stein N, Dudits D, Györgyey J. Differences in root functions during long-term drought adaptation: comparison of active gene sets of two wheat genotypes. Plant Biol DOI:10.1111/j.1438-8677.2009.00295.x
IF : 1.944

4. Guóth A, Benyó D, Csiszár J, **Gallé Á**, Horváth F, Cseuz L, Erdei L, Tari I. Relationship between osmotic stress-induced abscisic acid accumulation, biomass production and plant growth in drought tolerant and sensitive wheat genotypes. Acta Physiol Plant DOI: 10.1007/s11738-009-0453-6
IF: 0.807

5. Tari I, Kiss Gy, Deér AK, Csiszár J, Erdei L, **Gallé Á**, Gémes K, Horváth F, Poór P, Szepesi Á, Simon LM. Salicylic acid-induced increases in aldose reductase activity and sorbitol accumulation in tomato plants under salt stress. Biol Plantarum. 2010 (accepted)
IF (2008) 1.426

6. Guóth A, Tari I, **Gallé Á**, Csiszár J, Horváth F, Pécsváradi A, Cseuz L, Erdei L. Chlorophyll *a* fluorescence induction parameters of flag leaves characterize genotypes and not the drought tolerance of wheat during grain filling under water deficit. Acta Biol Szeged, 2009;53(1)1-7.

7. Szepesi Á, Csiszár J, **Gallé Á**, Gémes K, Tari I. Effects of long-term salicylic acid pre-treatment on tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill. L. cvar. Rio Fuego) under salt stress tolerance: changes in glutathione S-transferase activities and anthocyanin contents. Acta Agron Hung 2008;58:129-138.

8. Csiszár J, Lantos E, Tari I, Madoşă E, Wodala B, Vashegyi Á, Horváth F, Pécsváradi A, Szabó M, Bartha B, **Gallé Á**, Lazár A, Coradini G, Staicu M, Postelnicu S, Mihacea S, Nedelea G, Erdei L. Antioxidant enzyme activities in *Allium* species and their cultivars under water stress. Plant Soil Environ 2007;53:517-523.

9. Tari I, Csiszár J, **Gallé Á**, Bajkán Sz, Szepesi Á, Vashegyi Á. Élettani megközelítések gazdasági növényeink szárazságtűrésének genetikai transzformációval történő javítására. Bot Közlem 2003;90:113-132.

Tudományos folyóiratban megjelent konferencia absztraktok

- *1. **Gallé Á**, Csiszár J, Secenji M, Tari I, Guóth A, Györgyey J, Erdei L.: Monitoring the levels of phi and tau group GST genes in wheat cultivars under osmotic stress. *Acta Biol Szeged* 2008;52:95-96.
2. Guóth A, Tari I, **Gallé Á**, Csiszár J, Cseuz L, Erdei L. Changes in photosynthetic performance and ABA levels under osmotic stress in drought tolerant and sensitive wheat genotypes. *Acta Biol Szeged* 2008;52:91-92.
- *3. **Gallé Á**, Csiszár J, Secenji M, Tari I, Györgyey J, Dudits D, Erdei L. Changes of glutathione S-transferase activities and gene expression in *Triticum aestivum* during polyethylene-glycol induced osmotic stress. *Acta Biol Szeged* 2005;49:95-96.
4. Csiszár J, Fehér-Juhász E, Kótai É, Ivankovits-Kiss O, Horváth GV, Mai A, **Gallé Á**, Tari I, Pauk J, Dudits D, Erdei L. Effect of osmotic stress on antioxidant enzyme activities in transgenic wheat calli bearing *MsALR* gene. *Acta Biol Szeged* 2005;49:49-50.
- *5. **Gallé Á**, Csiszár J, Tari I, Erdei L. Changes in water and chlorophyll fluorescence parameters under osmotic stress in wheat cultivars. *Acta Biol Szeged* 2002;46:85-86.

Egyéb kiadványban megjelent konferencia absztraktok

1. Csiszár J, Poór P, **Gallé Á**, Benyó D, Horváth E, Kolbert Zs, Erdei L, Tari I. (2010) Role of H₂O₂, NO and peroxidases in the elongation growth of roots. International Conference on Molecular Aspects of Plant Development, 23-26. February, 2010, Vienna, Austria, Book of Abstracts, pp. 45.
2. **Gallé Á**, Csiszár J, Bartha B, Erdei L. The effect of heavy metal stress on GST activity and transcript amounts of GST and ABC transporter genes in *Brassica juncea*. 16-17 April 2009, COST Action 859 – WG1 & WG2 Workshop and MC Meeting Szeged
3. Csiszár J, **Gallé Á**, Guóth A, Erdei L, Tari I. Different reactions in root growth and peroxidase activities in root segments of wheat genotypes under osmotic stress. International Conference on Plant Abiotic Stress Tolerance, 8-11. February, 2009, Vienna, Austria, Book of Abstracts, pp. 89.
4. **Gallé Á**, Csiszár J, Secenji M, Guóth A, Tari I, Györgyey J, Erdei L. GST (glutathion S-transferáz) aktivitás- és génexpressziós vizsgálatok ozmotikus stressznek kitett búza növényeken. IX. Magyar Növénybiológiai Kongresszus, Szeged, 2008. július 7-9
5. Guóth A., Tari I., **Gallé Á.**, Csiszár J., Cseuz L., Erdei L. Fotoszintetikus hatékonyság és ABS tartalom változása ozmotikus stressz hatására szárazságtűrő és szenzitív búza genotípusokban. IX. Magyar Növénybiológiai Kongresszus, Szeged, 2008. július 7-9. 2008
6. Guóth A., Tari I., **Gallé Á.**, Csiszár J., Pécsváradi A, Cseuz L., Erdei L. Drought response strategies under grain filling in wheat. Changes in photosynthesis, ABA levels and grain

yield. XVI. Congress of FESPB Federation of European Societies of Plant Biology, 17-22. August, 2008, Tampere, Finland, Abstract book, pp.134 2008

7. **Gallé Á.**, Csiszár J., Secenji M., Tari I., Guóth A., Dudits D., Györgyey J., Erdei L. Studies on glutathione S-transferase activities and gene expression levels in *Triticum aestivum* cultivars during polyethylene glycol-induced osmotic stress. 2nd World Conference of Stress, 23-26 August, Budapest, Hungary, Book of Abstracts, pp. 151. 2007

8. Guóth A., Tari I., **Gallé Á.**, Csiszár J., Cseúz L., Erdei L. Comparison of changes in photosynthesis, chlorophyll fluorescence parameters and abscisic acid levels in wheat cultivars under drought stress during grain filling and in seedlings under osmotic stress. 2nd World Conference of Stress, 23-26 August, Budapest, Hungary, Book of Abstracts, pp. 214. 2007

9. **Gallé Á.**, Csiszár J., Secenji M., Tari I., Guóth A., Dudits D., Györgyey J., Erdei L. Studies on glutathione S-transferase activities and gene expression levels in *Triticum aestivum* cultivars during polyethylene glycol-induced osmotic stress. 9th International Symposium Interdisciplinary Regional Research ISIRR, Novi Sad, 37 2007

10. **Gallé Á.**, Csiszár J., Tari I., Erdei L. Induction of senescence during grain filling in wheat cultivars due to water stress. 3th EPSO Conference, Visegrád, Hungary, 2006. 184.

11. Csiszár J, Tari I, **Gallé Á.**, Lendvai Á, Miskolczi P, Secenji M, Király É, Györgyey J, Erdei L. The role of glutathione S-transferases in the drought stress tolerance of different wheat genotypes. XVII. International Botanical Congress, Vienna, Austria, 17-23 July 2005

12. Tari I, Csiszár J, **Gallé Á.**, Bartha B, Horváth F, Pécsváradi A, Szepesi Á, Zeller D, Erdei L. The role of ABA and NO in the drought stress acclimatisation mechanisms of wheat genotypes. XVII. International Botanical Congress, Vienna, Austria, 17-23 July 2005

13. Csiszár J, Tari I, **Gallé Á.**, Király É, Erdei L. Investigation of drought tolerance of wheat varieties: the importance of glutathione S-transferase and peroxidase activities. Acta Physiol Plant 26: S 194 2004

IF: 0,438

Egyéb közlemények

1. Csiszár J, Guóth A, Kolbert Zs, **Gallé Á.**, Tari I. Starch content and α -amylase activities in different wheat cultivars. Zárójelentés. 56-65. old. Magyarország-Románia INTERREG IIIA Határon Átnyúló Együttműködési Programkomponens (projekt szám: HURO-06-02/006) 2008

2. **Gallé Á.**, Csiszár J, Secenji M, Tari I, Györgyey J, Dudits D, Erdei L. Changes of glutathione S-transferase activities and gene expression in *Triticum aestivum* during polyethylene-glycol induced osmotic stress. Képzés és innováció a növénybiológiai felsőoktatásban SZTE Növényélettani Tanszék: 151-162 2006

3. Csiszár J, Tari I, **Gallé Á.**, Király É, Sija É, Pécsváradi A, Erdei L. Antioxidative responses of wheat varieties with different drought stress tolerance under osmotic stress. Képzés és innováció a növénybiológiai felsőoktatásban SZTE Növényélettani Tanszék: 136-150 2006