

**Tobamovírusokkal fertőzött *Solanaceae*
növényekben meginduló védekezési
reakciók biokémiai mechanizmusai**

Juhász Csilla

Doktori (Ph.D.) Értekezés Tézisei

Témavezető: Dr. Gullner Gábor
tudományos főmunkatárs

Eötvös Lóránd Kutatási Hálózat
Agrártudományi Kutatóközpont
Növényvédelmi Intézet

Szegedi Tudományegyetem
Természettudományi és Informatikai Kar
Biológia Doktori Iskola

2021

Bevezetés

A korszerű növényvédelmi kutatások egyik fő célja olyan mezőgazdasági eljárások kifejlesztése, amelyekkel lényegesen csökkenthető a káros mellékhatásokat okozó szintetikus kémiai növényvédőszeres felhasználása. Egy lehetséges út ennek eléréséhez a kórokozók szemben rezisztens növények mezőgazdasági használata. Kiemelt kutatási területnek kell ezért tekinteni a növényi betegség-ellenállóság biokémiai, molekuláris mechanizmusainak vizsgálatát. Kutatómunkám alapvető célja ezért a mezőgazdasági szempontból jelentős hazai kultúrnövényeink valamint az őket károsító mikrobiális kórokozók között kialakuló kölcsönhatások molekuláris szintű vizsgálata volt.

A rezisztencia-mechanizmusok feltárásához szükséges a fertőzések hatására a növényekben aktiválódó védekezési folyamatok megismerése. A kórokozó felismerése után jelátviteli folyamatok indulnak meg a növényi sejtekben, amelyek aktiválják a sejtmagban található védekezési géneket. A védekezési gének aktiválódását egy bonyolult, többszintű rendszer szabályozza, amelyben döntő szerepet játszanak a transzkripciós faktor fehérjék, ill. a növényi védekezési

hormonok. A védekezési folyamatok közül az alábbi részterületek kutatására összpontosítottam:

a) A vírusfertőzött növényi sejtekben meginduló enzimatis lipíd peroxidáció lehetséges szerepe a rezisztenciában. A lipíd-peroxidáció jelensége, amely részben a lipoxigenáz (LOX) enzimek katalízisével történik, sok esetben megfigyelhető rezisztens növényekben és szerepet játszik a kórokozó-felismerés után aktiválódó jelátviteli folyamatokban is.

b) A WRKY típusú transzkripciós faktorok szerepe a vírusokkal szembeni rezisztenciában: a kórokozót a növényi sejten belül felismerő rezisztencia-fehérjék szorosan együttműködnek egyes WRKY típusú transzkripciós faktorokkal. Ezek a növényi sejtben elhelyezkedő fehérjék nagymértékben befolyásolják a védekezési gének átíródását, így a betegséggel szembeni rezisztencia kialakulását.

Célkitűzések

A munkánk alapvető célkitűzése az volt, hogy korszerű módszerekkel feltárjuk a paprika - tobamovírus

kölcsönhatások során a fertőzött levelekben meginduló védekezési reakciókat. Két témakört vizsgáltunk:

LOX témakör:

- 1) Hogyan replikálódik a két vizsgált tobamovírus a fertőzött paprika levelekben, illetve milyen mértékben indukálják a kórfolyamathoz-kapcsolt (PR) fehérjéket kódoló géneket?
- 2) Hogyan befolyásolja a két vizsgált tobamovírus a fertőzött paprika levelekben a különböző specificitású LOX izoenzimeket (9- és 13-LOX) kódoló *LOX* gének kifejeződését?
- 3) A legfontosabb növényi védekezési hormonok (szalicilsav, jázmonsav és etilén) hogyan befolyásolják a *LOX* gének expresszióját, illetve hogyan hatnak a LOX enzimaktivitásra?
- 4) Milyen mértékben változtatják meg a tobamovírus fertőzések a védekezési hormonok bioszintézisében szerepet játszó enzimeket kódoló gének aktivitását a fertőzött paprika levelekben?
- 5) Milyen szabályozó nukleotid motívumokat tartalmaznak a vizsgált paprika LOX gének promóter DNS szakaszai?

WRKY témakör:

6) Melyek azok a paprika *WRKY* gének, amelyek jelentősen indukálódnak az inkompatibilis paprika - tobamovírus kölcsönhatás során?

7) Hogyan hatnak a legfontosabb növényi védekezési hormonok az egyes *WRKY* gének expressziójára?

8) Milyen szabályozó nukleotid motívumokat tartalmaznak a vizsgált paprika *WRKY* gének promóter DNS szakaszai?

9) Egy kiválasztott *WRKY* gén tranziens túltermeltetése *Nicotiana benthamiana* tesztnövények leveleiben hogyan változtatja meg a Dohány mozaik vírus (TMV) fertőzés által okozott szisztemikus elhalást?

Anyagok és módszerek

Kísérleteinkhez a TL 1791 paprika (*Capsicum annuum* L.) nemesítési vonalat használtuk, amely tartalmazza az L^3 rezisztenciagént. A növényeket levelét fertőztük az Óbuda paprika vírus (ObPV) (inkompatibilis kölcsönhatás) vagy a Paprika enyhe tarkulás vírus (PMMoV) (kompatibilis kölcsönhatás) szuszpenzióival. Külön kísérletekben a paprika leveleket növényi hormonokkal, ill. hormon

előanyagokkal (nátrium-szaliciláttal, metil-jazmonáttal és 1-aminociklopropán-1-karboxilsavval) is kezeltük.

A paprika *WRKY2* gén tranziens kifejeztetésére *Nicotiana benthamiana* növényeket használtunk fel, amelyeket egyes kísérletekben TMV-vel fertőztünk.

A tobamovírusok replikációját Western-blot módszerrel követtük. Ezzel párhuzamosan a vírus köpenyfehérje kódoló gének expresszióját reverz transzkripció-polimeráz láncreakciós (RT-PCR) technikával is vizsgáltuk. A LOX enzimaktivitásokat spektrofotometriás módszerrel mértük meg. A hidrogén-peroxid felhalmozódását a fertőzött paprika levelekben 3,3'-diamino-benzidin (DAB) festéssel mutattuk ki.

Az új paprika *LOX* gének azonosításához bioinformatikai (*in silico*), RT-PCR és 3'-RACE módszereket használtunk. A paprika levelekben a vírusfertőzések, illetve a hormonkezelések hatására lejátszódó génexpressziós változásokat RT-PCR, illetve valósídejű, kvantitatív RT-qPCR módszerekkel vizsgáltuk.

Egyes paprika védekezési géncsaládok szekvenciáit részben saját kísérletekben klónoztuk, részben *in silico* azonosítottuk. A géncsaládok szekvencia homológia viszonyait bemutató törzsfákat ClustalW, Muscle és MEGA6

programokkal készítettük el. A promóter analíziseket a PlantCARE és a PLACE internetes adatbázisok segítségével végeztük el.

A paprika *WRKY2* gén funkciójának jobb megismeréséhez olyan tranziens módon transzformált *N. benthamiana* növényeket hoztunk létre, melyek ezt a gént fokozottan fejezik ki. A TMV replikációját és egyes növényi védekezési gének expresszióját RT-PCR és RT-qPCR módszerekkel vizsgáltuk a *WRKY2* génnel tranziens módon transzformált növények, illetve az üres vektorral transzformált kontroll növények leveleiben.

Eredmények

1) Az ObPV fertőzött paprika levelekben 3,3'-diaminobenzidinnel történő hisztokémiai festéssel kimutattuk a hidrogén-peroxid felhalmozódását 3 nappal a fertőzést követően. A kompatibilis PMMoV - paprika kapcsolatban nem volt megfigyelhető jelentős mennyiségű H_2O_2 felhalmozódás.

2) A PMMoV-fertőzött paprika növények középső, fertőzött (inokulált), illetve felső, nem fertőzött leveleiben is kimutatható volt a vírus köpenyfehérje szint fokozatos

emelkedése PAGE és Western blot módszerrel. Az ObPV és PMMoV vírus köpenyfehérjéket kódoló mRNS-ek mennyiségét RT-PCR módszerrel detektáltuk a fertőzött paprika levelekben. Kimutattuk, hogy az ObPV replikációja jelentősen lassabb, mint a PMMoV replikációja.

3) *In silico* feltérképeztük a paprika genomban található kórfolyamathoz kapcsolt (PR) fehérjék közül a PR-1, PR-4, PR-10 fehérje-családok szekvenciáit és elkészítettük hasonlósági törzsfájukat. Összehasonlítottuk egy *PR-1*, *PR-4*, *PR-10* és egy defenzin gén expresszióját RT-PCR módszerrel az ObPV- és PMMoV-inokulált paprika levelekben, és megállapítottuk, hogy az inkompatibilis paprika - ObPV kölcsönhatás esetén ezeknek a géneknek az átíródása igen erőteljesen megemelkedett, míg a kompatibilis paprika - PMMoV kapcsolatban a gének átíródása nem vagy csak igen gyengén indukálódott.

4) Klónoztuk és megszekvenáltattuk három új paprika LOX gén (*13-LOXa*, *9-LOXb* és *9-LOXd*) teljes, illetve egy tovább új LOX gén (*13-LOXc*) részleges szekvenciáját. Az adatokat a NCBI GenBank-jában elhelyeztük (azonosító kódjaik: JF304313, DQ473539, DQ473540 és KC404864).

5) A saját kísérletek és *in silico* vizsgálatok segítségével feltérképeztük a paprika genomban található LOX fehérjék

szekvenciáit, és elkészítettük hasonlósági törzsfájukat. Összehasonlítottuk három *9-LOX* gén (*9-LOX1*, *9-LOXb* és *9-LOXd*) és két *13-LOX* gén (*13-LOXa* és *13-LOXc*) expresszióját RT-PCR módszerrel az ObPV- és PMMoV-inokulált paprika levelekben. Megállapítottuk, hogy a *9-LOX* gének gyorsan és erőteljesen aktiválódnak az inkompatibilis paprika - ObPV kölcsönhatás esetén, míg a kompatibilis paprika - PMMoV kölcsönhatásban csak gyenge indukció volt megfigyelhető. A *13-LOX* gének aktiválódása nem tért el jelentősen az ObPV- és a PMMoV-inokulált levelekben, és az indukció mértéke jóval elmaradt a *9-LOX* gének esetében mért értékektől.

6) A hormonkezelések nagyon különböző hatást gyakoroltak az öt vizsgált paprika *LOX* gén kifejeződésére. A nátrium-szalicilát kezelés a *9-LOX1*, *13-LOXa*, *13-LOXc* és *9-LOXd* gének átmeneti aktiválódásához vezetett, míg a *9-LOXb* kifejeződésére csak kismértékben hatott. A metil-jazmonát kezelés a legjelentősebb indukciót a *9-LOX1*, *13-LOXa* és *9-LOXb* gének esetén váltotta ki, míg a *13-LOXc* és *9-LOXd* csak kevésbé aktiválódott. Az 1-aminociklopropán-1-karboxilsav (ACC) kezelés jelentősen aktiválta a *9-LOX1*, *13-LOXa* és *9-LOXb* géneket. Ezekkel ellentétben, a *13-LOXc* és a *9-LOXd* génekre nem volt hatással az ACC kezelés.

7) Spektrofotometriás mérésekkel kimutattuk, hogy az 5 mM ACC kezelés gyors és jelentős LOX össz-enzimaktivitás növekedéshez vezetett pH 6,0 és pH 9,0 értékeken mérve is. Az ACC-vel ellentétben a nátrium-szalicilát és a metil-jazmonát kezelések csak kései és gyenge LOX össz-aktivitás növekedést okoztak.

8) *In silico* módszerekkel megvizsgáltuk egyes, már ismert promóter nukleotid elemek előfordulását a transzlációs start helyet megelőző 1500 bp hosszúságú nukleotid szakaszon a *9-LOX1*, *13-LOXa*, *9-LOXb*, *13-LOXc* és *9-LOXd* gének genomi DNS szekvenciájában. A *LOX* gének promótereiben megtalálható, az etilén-indukálhatósággal kapcsolatos ERE motívumok száma korrelációt mutatott a *LOX* gének ACC-indukálhatóságával. A többi hormon, illetve nukleotid motívum esetében nem találtunk ilyen korrelációt.

9) *In silico* feltérképeztük a paprika genomban található, a különböző oxilipinek bioszintézisében részt vevő legfontosabb fehérjék (allénoxid-szintetáz, allénoxid-cikláz, hidroperoxid-liáz és diviniléter-szintetáz enzimek) szekvenciáit és elkészítettük hasonlósági törzsfájukat. Egy új allénoxid-szintetáz gén (*9-AOS1*) részleges szekvenciáját

klónoztuk és megszekvenáltattuk (GenBank-i azonosító kódja: KC404862).

10) Megvizsgáltuk kilenc, az oxilipinek bioszintézisében szerepet játszó enzimet kódoló gén expresszióját az ObPV- és PMMoV-inokulált paprika levelekben. Két hidroperoxidliáz gén (*9-HPL1* és *9-HPL2*) expressziója igen jelentősen és gyorsan indukálódott a PMMoV-inokulált levelekben, a hatás tranziens módon jelentkezett. Az ObPV-inokulált levelekben a két gén kifejeződése nem változott meg szignifikáns módon.

11) Az oxilipin anyagcseréhez kapcsolódva megvizsgáltuk egy patatin-szerű lipáz enzimet kódoló gén (*PAT1*) expresszióját is. Az ObPV-inokuláció erőteljesen és már igen korai időpontokban indukálta a *PAT1* gént, ami időben megelőzte a *LOX* gének expresszióját. A PMMoV fertőzés szintén megnövelte a *PAT1* gén transzkriptumok szintjét, de csak jóval későbbi időpontokban, mint az ObPV esetében.

12) Megvizsgáltuk ObPV és PMMoV fertőzött paprika levelekben több olyan gén expressziójának változását, amelyek fontos szerepet játszi különböző védekezési hormonok bioszintézisében. Az ObPV-inokuláció jelentősen aktiválta három fenilalanin-ammónia liáz (*PAL*) enzimet kódoló gént kifejeződését. A paprika izokorizmat-szintetáz

(ICS) enzimet kódoló gén kifejeződése nem változott meg szignifikánsan sem ObPV- sem PMMoV-inokuláció hatására. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy az inkompatibilis paprika - ObPV kölcsönhatásban bekövetkező szalicilsav akkumulációban az egyes PAL izoenzimeknek lehet szerepe. Az ObPV-inokuláció hatására gyorsan és nagymértékben aktiválódott egy paprika ACC-oxidáz (*ACO*) gén is, amely az etilén bioszintézisben játszik szerepet.

13) *In silico* feltérképeztük a paprika genomban található 9-cisz-epoxikarotinoid dioxigenáz (*NCED*) és karotinoid hasító dioxigenáz (*CCD*) enzimek fehérjeszekvenciáit és elkészítettük hasonlósági törzsfájukat. Összehasonlítottuk három *NCED* és egy *CCD* gén expresszióját az ObPV- és PMMoV-inokulált paprika levelekben. Az inkompatibilis paprika - ObPV kölcsönhatás esetén a *CCD1* gén átíródása erőteljesen aktiválódott, míg a kompatibilis paprika - PMMoV kapcsolatban a gén átíródása csak gyengén indukálódott. A három *NCED* gén expresszióját nem befolyásolta szignifikáns módon sem az ObPV- sem a PMMoV-inokuláció.

14) A paprika WRKY transzkripció faktor fehérjék vizsgálata során klónoztuk és megszekvenáltattuk egy új *WRKY* gén (*WRKY70*) teljes kódoló szekvenciáját (GenBank-

i azonosító kódja: KF484401). Kimutattuk, hogy a *WRKY70* gén expressziója igen robusztus módon aktiválódik nátrium-szalicilát kezelés, és kisebb mértékben ObPV-inokuláció hatására is. PMMoV-inokuláció nem változtatta meg a *WRKY70* gén expresszióját szignifikáns módon.

15) Összehasonlítottuk nyolc paprika *WRKY* gén indukálhatóságát az ObPV- és PMMoV-inokulált paprika levelekben, és megállapítottuk, hogy két *WRKY* gén (*WRKY-a* és *WRKY2*) igen gyorsan és nagymértékben aktiválódik az ObPV-inokulált paprika levelekben, míg csak lassabban és kisebb mértékben a PMMoV-inokulált levelekben.

16) *In silico* módszerekkel megvizsgáltuk egyes, már ismert promóter nukleotid elemek előfordulását a transzlációs start helyet megelőző 1500 bp hosszúságú nukleotid szakaszon a *WRKY70*, *WRKY-a*, és *WRKY2* gének genomi DNS szekvenciájában. Mindhárom gén promóterében találtunk etilén által aktiválható ERE motívumokat. A *WRKY2* gén promótere 3 ERE motívumot is tartalmazott, ami magyarázhatja a gén etilén-indukálhatóságát. A *WRKY70* gén promóterében feltűnően sok szalicilsavval indukálható nukleotid motívumot találtunk, ami összhangban van saját kísérleti eredményeinkkel, amelyek

igazolták a gén gyors és igen erőteljes indukcióját nátrium-szalicilát hatására.

17) A paprika *WRKY2* gén funkcionális vizsgálata érdekében transzgenikus *N. benthamiana* növényeket hoztunk létre, amelyek leveleiben a *WRKY2* gén tranziens módon kifejeződött. Megvizsgáltuk a paprika *WRKY2* génnel történő genetikai transzformáció hatását három védekezési gén expressziójára a tranziens módon transzformált *N. benthamiana* levelekben. A kórfolyamathoz kapcsolódó *NtPR-1b* gén expressziója szignifikáns módon megemelkedett a transzformáció hatására, míg az *NbGSTU1* és *NtWRKY1* gének expressziója nem változott.

18) Megvizsgáltuk négy *N. benthamiana* védekezési gén (*NtPR-1a*, *NbPR-10*, *9-NbLOX1* és *NtWRKY1*) expresszióját a paprika *WRKY2* génnel illetve az üres expressziós vektorral transzformált *N. benthamiana* levelekben a TMV-inokulációt követően. A *WRKY2* génnel történt transzformáció a négy védekezési gén közül csak az *9-NbLOX1* gén expresszióját növelte meg szignifikáns módon, a többi három védekezési gén expresszióját nem befolyásolta.

19) A paprika *WRKY2* génnel illetve az üres expressziós vektorral transzformált *N. benthamiana* leveleket TMV-vel

inokuláltuk, majd megvizsgáltuk a TMV replikáció sebességét a fertőzést követő különböző időpontokban a TMV köpenyfehérjét kódoló *CP* gén transzkriptum mennyiségének a mérésével. A *WRKY2* gén tranziens kifejeződése nem befolyásolta szignifikáns módon a TMV replikációját a fertőzött levelekben.

20) A TMV fertőzés szisztemikus nekrozist okoz a *N. benthamiana* növényeken, ami a növény teljes elpusztulásához vezet. A *WRKY2* génnel történt transzformáció nem akadályozta meg ugyan a szisztemikus elhalást a transzformált *N. benthamiana* esetében, de igen jelentősen, mintegy 3 nappal késleltette azt. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a paprika *WRKY2* gén kifejeződése a *N. benthamiana* növényekben a TMV fertőzés lokális hatásait alapvetően nem módosítja, viszont jelentősen befolyásolja a vírushatás szisztemikus hatását. Ezek szerint a *WRKY2* gén túltermelésének hatására a TMV növényen belüli lokális (sejtről-sejtre történő) és hosszú távú transzportja is gátolható.

Summary

The aim of our studies was to reveal key biochemical mechanisms underlying the resistance of pepper plants against tobamoviruses. We compared plant defense reactions during the incompatible pepper-ObPV and the compatible pepper PMMoV interactions. We identified those defense reactions, which were rapidly and robustly activated during the incompatible interaction, while they were only weakly induced or not at all in the compatible interaction. In the early phase of our work we cloned the complete coding sequence of three pepper lipoxygenase genes and a gene encoding a WRKY transcription factor as well as the partial sequence of a lipoxygenase and a 9-allene oxide synthase gene (GenBank JF304313, DQ473539, DQ473540, KF484401, KC404864 és KC404862). Later, as the entire pepper genome sequence has been published, we prepared the dendrograms of protein sequences of pepper PR-1, PR-4, PR-10 and lipoxygenases as well as those proteins that are participating in the biosynthesis of oxylipins and in the catabolism of carotenoids. We demonstrated that pepper genes encoding pathogenesis related proteins (BPR-1, PR-4, PR-10 and a defensin), 9-lipoxygenases (9-LOX1, 9-LOXb, 9-LOXd), a lipase (PAT1)

and WRKY transcription factors (WRKY-a, WRKY2) can play principal roles in virus resistance. The bioinformatic analysis of the promoter sequences of lipoxygenase genes revealed a correlation between the ethylene-inducibility of these genes and the number of ethylene-specific nucleotide motifs in the promoter regions. We found that the marked accumulation of salicylic acid in ObPV-inoculated pepper leaves can be explained by the activation of the phenylpropanoid pathway of salicylic acid biosynthesis. We observed that salicylic acid very robustly induced the expression of the pepper *WRKY70* gene, which was sequenced by us. We carried out the functional analysis of the pepper *WRKY2* gene by creating transgenic *N. benthamiana* plants transiently overexpressing *WRKY2*. By infecting the transgenic plants with TMV we demonstrated that in the inoculated leaves, the overexpression of *WRKY2* did not modify the TMV replication rate. On the other hand, *WRKY2*-overexpression significantly delayed the systemic necrosis of virus-infected plants. These results showed that the overexpression of *WRKY2* probably hinder both the local (cell-to-cell) and long-distance movement of TMV.

Publikációs lista

MTMT: 10035112

A doktori eljárás alapját képező közlemények

Rys M, **Juhász C**, Surówka E, Janeczko A, Saja D, Tóbiás I, Skoczowski A, Barna B, Gullner G (2014) Comparison of a compatible and an incompatible pepper-tobamovirus interaction by biochemical and non-invasive techniques: chlorophyll a fluorescence, isothermal calorimetry and FT-Raman spectroscopy. *Plant Physiology and Biochemistry* 83: 267-278. IF: 2,756

Juhász C, Tóbiás I, Ádám A L, Kátay G, Gullner G (2015) Pepper 9- and 13-lipoxygenase genes are differentially activated by two tobamoviruses and by hormone treatments. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 92: 59-69. IF: 1,371

Referált folyóiratban megjelent további közlemények

Király L, Künstler A, Fattinger M, Höller K, **Juhász C**, Müller M, Gullner G, Zechmann B (2012) Sulfate supply influences compartment specific glutathione metabolism and confers enhanced resistance to *Tobacco mosaic virus* during a hypersensitive response. *Plant Physiology and Biochemistry* 59: 44-54. IF: 2,756

Hernández JA, Gullner G, Clemente-Moreno MJ, Künstler A, **Juhász C**, Díaz-Vivancos P, Király L (2016) Oxidative stress and antioxidative responses in plant-virus interactions. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 94: 134-148. IF: 1,371

Dziurka M, Janeczko A, **Juhász C**, Gullner G, Oklestková J, Novák O, Saja D, Skoczowski A, Tóbiás I, Barna B (2016) Local and systemic hormonal responses in pepper leaves during compatible and incompatible pepper-tobamovirus interactions. *Plant Physiology and Biochemistry* 109: 355-364. IF: 2,928

Gullner G, **Juhász C**, Németh A, Barna B (2017) Reactions of tobacco genotypes with different antioxidant capacities to powdery mildew and *Tobacco mosaic virus* infections. *Plant Physiology and Biochemistry* 119: 232-239. IF: 2,718

Balogh E, **Juhász C**, Dankó T, Fodor J, Tóbiás I, Gullner, G (2020) The expression of several pepper fatty acid desaturase genes is robustly activated in an incompatible pepper-tobamovirus interaction, but only weakly in a compatible interaction. *Plant Physiology and Biochemistry* 148: 347-358. IF:3,800

Egyéb közlemények

Juhász C, Gullner G (2014) The monoterpenoid (S)-carvone massively up-regulates several classes of glutathione S-transferase genes in tobacco leaf discs. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 49: 163-176. IF: 0

Balogh E, **Juhász C**, Dankó T, Fodor J, Tóbiás I, Gullner G (2019) A zsírsav-deszaturáz gének aktiválódása paprika levelekben tobamovírus fertőzések hatására. *Növényvédelem* 80: 446-453. IF: 0

Előadások, poszterek

Juhász C, Künstler A, Király L, Tóbiás I, Gullner G (2011) Up-regulated expression of a 13-lipoxygenase gene in pepper leaves inoculated with tobamoviruses. 10th International Conference on Reactive Oxygen and Nitrogen Species in Plants, July 5-8, 2011, Budapest, Hungary. Abstract Book p. 248.

Juhász C, Künstler A, Király L, Almási A, Tóbiás I, Gullner G (2011) Up-regulation of genes encoding PR-proteins, lipoxygenases and a patatin-like lipase in pepper leaves inoculated with tobamoviruses. Conference on PR-Proteins and Induced Resistance against Pathogens and Insects, Neuchâtel, Switzerland, 4 - 8 September 2011. Abstract Book p. 84.

Juhász C, Künstler A, Király L, Almási A, Tóbiás I, Gullner G (2012) A lipoxienázok szerepe a paprika-Tobamivírus kölcsönhatásokban. XXII. Keszthelyi Növényvédelmi Fórum, 2012 január 25-27.

Juhász C, Tóbiás I, Gullner G (2012) Up-regulation of defense genes in pepper leaves inoculated with two different Tobamoviruses. 9th International Conference on Plant Functioning under Environmental Stress, September 12-15, 2012 Cracow, Poland. Acta Physiologiae Plantarum 34 (Suppl. 1): S24-S25.

Juhász C, Tóbiás I, Gullner G (2013) Lipoxigenáz-függő reakcióutak Tobamovírusokkal fertőzött paprika levelekben. XXIII. Keszthelyi Növényvédelmi Fórum, 2013 január 23-25, Georgikon for Agriculture 16 (1): p. 78.

Juhász C, Kristály AM, Tóbiás I, Gullner G (2014) A WRKY transzkripciós faktorok szerepe tobamovírusokkal fertőzött paprika növényekben. XXIV. Keszthelyi Növényvédelmi Fórum, 2014. január 22-24. Georgikon for Agriculture 19: 63-67.

Összesített IF: 17,700