

DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

**A kitozán és a flagellin22 által indukált lokális és
szisztémikus védekezési válaszok etilén,- fény,- valamint
napszakfüggésének vizsgálata paradicsom növényekben**

Czékus Zalán

Témavezetők:

Dr. Poór Péter

egyetemi docens

Dr. Ördög Attila

egyetemi adjunktus

Biológia Doktori Iskola
Növénybiológiai Tanszék

SZTE TTIK



Szeged

2022

BEVEZETÉS

A növények növekedését és fejlődését az abiotikus tényezőkkel szembeni tolerancia mellett szükségszerűen meghatározza a patogénekkal szembeni védekezés hatékonysága, mely a mezőgazdasági növénytermesztés szempontjából is kiemelt jelentőségű. Ezen okból kifolyólag, napjainkban a növénybiológiai kutatások jelentős hányada irányul a növénypatogén kórokozókkal szembeni ellenállóképesség fokozására. Laboratóriumi körülmények között az egyik legelterjedtebben használt, növényi védekezési válaszok indukciójára képes elicitor molekulák a gomba sejtfal eredetű kitozán (CHT), valamint a bakteriális ostor felépítésében részt vevő flagellin 22 aminosavas epitópja (flg22). A növény-patogén interakciók kimenetelét ugyanakkor alapvetően meghatározzák a külső környezeti körülmények, mint a fény, éppúgy, mint a napszak vagy a növények endogén cirkadián órája. Azonban annak ellenére, hogy a fény egyaránt befolyásolja a fotoszintézis hatékonyságát, a reaktív oxigénformák (ROS) és reaktív nitrogénformák termelődését, valamint a növényi stresszhormonok metabolizmusát, a biotikus stresszválaszok fényfüggésének pontos mechanizmusa nagyrészt ismeretlen. Az egyik legfontosabb, növényi védekezésben szerepet játszó hormon a gáz halmazállapotú etilén (ET), ugyanakkor a biotikus stressz során betöltött pontos funkciójára és fény általi regulációjára vonatkozó információk a szakirodalomban gyakran ellentmondásosak és hiányosak. Az infekció helyén képződő, hosszútávú szignalizációs molekulák lehetővé tehetik a szisztémikus rezisztencia kialakulását, melynek fény,- napszak,- illetve ET-függése szintén napjaink stresszbiológiai kutatásainak az egyik legújabb területe.

Munkánk során célul tűztük ki a CHT és flg22 által kiváltott gyors és lassan indukálódó védekezési válaszok napszak-, illetve fényfüggésének feltárását, mely az irodalmi adatok alapján még nem ismert. A lokális rezisztencia mellett az egész növényre kiterjedő, szisztémikus válaszokat az intakt paradicsom növények disztális leveleinek vizsgálatával határoztuk meg. Az ET különböző elicitorok által indukált fény- és napszakfüggő lokális és szisztémikus védelmi válaszokban betöltött szerepét tisztázva kísérleteinket ET receptor mutáns (*Never ripe*) paradicsom növényeken is elvégeztük.

CÉLKITŰZÉSEK

Munkánk során célul tűztük ki a gomba sejtfal eredetű CHT, valamint a bakteriális flg22 elicitorok által indukált védekezési válaszok napszakfüggő regulációjának tanulmányozását, intakt paradicsom növények levelében. A védekezési válaszok cirkadián regulációja mellett különös figyelmet szenteltünk a fény direkt szabályozó szerepének feltárására, ugyanis, míg a növényi védekezési folyamatok molekuláris mechanizmusa széleskörűen kutatott, azok különböző környezeti faktorokkal való kölcsönhatása még kevésbé feltárt. Ugyanakkor a lokális védekezési válaszok mellett, az elicitorok által indukált szisztémikus válaszok detektálására is fókuszáltunk, melynek érdekében kísérleteinket intakt növények meghatározott levélemelein végeztük el. Mivel még nem született olyan összefoglaló tanulmány, mely a különböző szisztémikus szignálok aktiválódásának és terjedésének gyorsaságát ugyanazon növényfajban, ugyanazon környezeti körülmények között vizsgálná, munkánk során a „gyors” és „lassú” védekezési válaszokat egyaránt tanulmányozva monitoroztuk ezen folyamatok időfüggését. Az elicitor kezelések által indukált lokális és szisztémikus védekezési válaszok ET-függésének felderítése érdekében vizsgálatainkat ET receptor mutáns (*Never ripe*) paradicsom növényeken is elvégeztük, mivel az ET alapvetően meghatározhatja a védekezési válaszokat biotikus stressz során, a hormon pontos szerepe azonban még jórészt ismeretlen.

Kutatásaink során az alábbi főbb kérdésekre kerestük a választ:

1. Hogyan hat a különböző napszakokban alkalmazott CHT kezelés a paradicsom növények lokális és szisztémikus leveleinek sztómamozgására, valamint a zárósejtek ROS és nitrogén-monoxid (NO) produkciójára az idő függvényében?
2. Milyen napszakfüggő változások figyelhetők meg a zárósejtek és mezofillum sejtek klorofill fluoreszcencia indukciós paramétereiben a CHT kezeléseket követően a különböző időpontokban, illetve hogyan hat a különböző napszakokban történő CHT kezelés a védekezésben szerepet játszó hormonok szignalizációjára?
3. A cirkadián szabályozástól függetlenül, a növények gyors, CHT-indukálta védekezési válaszainak kialakulása függ-e a fény jelenlététől? Emellett szerepet játszik-e az ET a gyors, CHT által indukált lokális és szisztémikus ROS és NO

- produkció, a sztómazáródás, az ET akkumuláció, valamint a PR3 expresszió szabályozásában?
4. A CHT által kiváltott védekezési folyamatok aktivációja hozzájárulhat-e az ER stressz kialakulásához? Megfigyelhető-e ezzel párhuzamosan lokális vagy szisztémikus UPR, hogyan befolyásolja ezek kialakulását az aktív ET jelátvitel hiánya?
 5. Milyen különbségek figyelhetők meg a különböző napszakokban alkalmazott flg22 kezelések során indukálódó, gyors lokális és szisztémikus válaszok során a ROS és NO metabolizmusban? Hogyan befolyásolja mindezt az ET?
 6. Hogyan változnak a fény- vagy sötétszakaszban történő flg22 kezeléseket követően a rövid időn belül indukálódó hormonális szignalizációs folyamatok, és a főbb védekezési hormonok (ET, JA, SA) lokális és szisztémikus akkumulációja?
 7. Milyen hatással van a fény jelenléte vagy hiánya a kezelés időpontjában a flg22 hosszútávú, fotoszintetikus aktivitásra gyakorolt hatásaira a sztómákban és a mezofillum sejtekben?
 8. Hogyan befolyásolja az ET és a fény a flg22 által kiváltott, hosszútávú főbb védekezési válaszokat, illetve hatással van-e a későbbiekben a növények felépítő anyagcseréjére?

ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

1. A növénynevelés és az alkalmazott kezelések

Kísérleteinkhez *Solanum lycopersicum* L. cv. Ailsa Craig vad típusú (VT) és ET receptor mutáns *Never ripe* (*Nr*) paradicsom növényeket használtunk fel, melyeket hidropónikus rendszerben, üvegházi körülmények között neveltünk. A gomba eredetű és bakteriális elicitorok által indukált védekezési válaszok tanulmányozása érdekében 8 hetes növények hajtáscsúctól számított 6. levélemeletén található levelek abaxiális felszínét kezeltük $100 \mu\text{g mL}^{-1}$ CHT, illetve $5 \mu\text{M}$ flg22 végkoncentrációjú kezelőoldatokkal, mókusször ecset segítségével. A lokális védekezési reakciók mellett az egész növényre kiterjedő, szisztémikus válaszok detektálása érdekében minden kísérletet elvégeztünk a kezelt levélemelethez képest disztálisan elhelyezkedő, hajtáscsúctól számított 5. levélemeletről származó „szisztémikus” leveleken is.

2. A beállított kísérleti elrendezések

A VT növények CHT által indukált napszak- valamint fényfüggő hatásainak tanulmányozása érdekében a késő délutáni (17:00), esti (21:00), valamint hajnali (4:00) kezeléseket követően a védekezési válaszok monitorozását szintén különböző időpontokban (5:00; 9:00; 15:00) végeztük a lokális és szisztémikus levelekben. A fény közvetlen hatásának vizsgálatához a reggel (8:00) történő CHT kezeléseket követően párhuzamosan tartottunk növényeket fényben, illetve sötétben a 9, illetve 15 órakor történő mintavételekig.

További kísérleteink során a CHT kezeléseket rövidtávú hatásaira fókuszálva a reggel (8:00) kezelt növények gyors védekezési válaszait egy órával később (9:00) vizsgáltuk meg. A CHT kezeléseket követően a növények egy részét mesterséges sötét környezetben tartva a CHT-indukálta gyors lokális és szisztémikus védekezési válaszok direkt fényfüggését tanulmányoztuk.

A flg22 által indukált gyors védelmi válaszreakciók napszakfüggésének feltárása érdekében a fényszakasz végén (17:00), valamint a sötétszakasz kezdetén (21:00) végeztük a flg22 kezeléseket, melyeket követően 30 perc (17:30, 21:30) vagy 1 óra elteltével (18:00, 22:00) detektáltuk a lokális és szisztémikus védekezési válaszok indukcióját.

A flg22 kezeléseket által kiváltott hosszútávú lokális és szisztémikus védelmi válaszreakciók napszakfüggését a fényszakasz végén (17:00), valamint a sötétszakasz kezdetén (21:00) történő flg22 kezeléseket követően, a következő fényciklus kezdetén (9:00) vizsgáltuk meg.

3. Zárósejteken végzett kísérletek

- Epidermisz-nyúzatok készítése
- A sztómaapertúra vizsgálata mikroszkóppal
- A zárósejtek ROS és NO produkciójának meghatározása fluoreszcens festéssel
- A zárósejtek klorofill fluoreszcencia indukciós paramétereinek meghatározása Microscopy-PAM készülékkel

4. Intakt leveleken végzett kísérletek

- A szuperoxid gyökönion tartalom kvantitatív meghatározása
- A hidrogén-peroxid produkció kvantitatív meghatározása
- A nitrogén-monoxid akkumuláció meghatározása fluoreszcens festéssel

- A klorofill fluoreszcencia indukciós paraméterek meghatározása PAM-2000 készülékkel
- A sztómakonduktancia és a CO₂ asszimiláció meghatározása hordozható fotoszintézis-mérő műszerrel
- Az etilénprodukciónak meghatározása gázkromatográf segítségével
- A szalicilsav és jázmonsav tartalom meghatározása HPLC és UPLC analízissel
- RNS izolálás, DNáz kezelés, cDNS írás, qRT-PCR
- A fehérjetartalom meghatározása
- A kitináz aktivitás meghatározása spektrofotométerrel
- Western blot analízis

A statisztikai elemzésekhez az egy- vagy kétutas ANOVA varianciaanalízist követően Duncan,- vagy Holm-Sidak-féle tesztet használtunk.

EREDMÉNYEK

Munkánk során megvizsgáltuk, hogy a gomba eredetű CHT elicitor a különböző napszakokban alkalmazott kezelések időpontjától függően hogyan befolyásolja az intakt paradicsom növények lokális, illetve szisztémikus védekezési válaszait. A különböző fiziológiai és molekuláris változások cirkadián regulációjának tanulmányozása mellett célul tűztük ki azok direkt, fény általi szabályozásának, illetve ET-függésének pontosabb megismerését ET inszenzitív, *Nr* mutáns paradicsom növények vizsgálatával. A CHT mellett munkánk második felében egy bakteriális elicitor, a flg22 lokális és szisztémikus hatásait előzetes megfigyeléseink alapján választott két különböző napszakban detektáltuk, melynek során kitüntetett figyelmet fordítottunk azok ET-függésének feltárására. A gyors, napszak- és fényfüggő flg22 által indukált védelmi válaszreakciók vizsgálata mellett a későbbiekben kitértünk azok hosszútávú rezisztenciát biztosító hatásainak tanulmányozására is.

Munkánk során az alábbi, főbb következtetéseket állapítottuk meg:

1. A CHT kezelések intakt paradicsom növényekre gyakorolt hatásai napszak- valamint fényfüggők, mivel hajnalban (5:00) kizárólag a fényszakasz végén (17:00) alkalmazott CHT kezelések gátolják a sztómák nyitódását, míg reggel (9:00) a hajnalban (4:00), illetve a fényszakasz kezdetén (8:00) kezelt növények sztómái záródnak szignifikánsan. Míg a zárósejtek ROS produkciója szoros korrelációt mutat az ekkor indukálódó sztómazáródással, a NO akkumulációja elsősorban délután (15:00) fokozódik.
2. A CHT a zárósejtekben reggel (9:00) csökkenti a PSII effektív kvantumhatásfokát (Φ_{PSII}), viszont az a mezofillum sejtekben hajnalban (5:00) esik vissza a kezeléseket követően.
3. Az *SIPRI* és *SIERF1* kifejeződése már hajnalban (5:00) is fokozódik, az *SIPRI* expressziójának maximumát azonban reggel (9:00) éri el a sötétszakasz kezdetén (21:00) történő CHT kezeléseket követően, mely a védekezési válaszok késleltetett, napszakfüggő indukcióját feltételezi. A mesterséges sötét környezetben tartott növényekben azonban gátlódik az *SIPRI* kifejeződése, mely a cirkadián reguláció mellett a fény alapvető szabályozó szerepét bizonyítja a CHT-indukálta rezisztencia kialakításában. A fényszakasz kezdetén (8:00) történő CHT kezeléseket követően az intakt paradicsom növények disztális leveleiben reggel (9:00) fokozott ROS és NO produkcióval, valamint *SIPRI* és *SIERF1* expresszióval kísért sztómazáródás figyelhető meg, mely alapján kijelenthető, hogy a CHT akár már 1 órán belül is képes a szisztémikus válasz indukciójára a korai fényperiódusban.
4. A fényciklus kezdetén (8:00) alkalmazva a CHT 1 órán belül lokálisan és szisztémikusan egyaránt fokozza az ET, valamint a O_2^- akkumulációját, azonban kizárólag a fényen tartott VT paradicsom növények levelében. A O_2^- produkciója viszont gátolt a sötétben, illetve az ET inszenzitív *Nr* mutánsokban, mely a CHT-indukálta lokális és szisztémikus védekezési válaszok fény-, illetve ET-függését feltételezi. A NO termelődése azonban független a fény jelenlététől, illetve az ET szignalizációtól a CHT kezeléseket követően, mivel mind a VT és *Nr* növények lokális és szisztémikus leveleiben akkumulálódik a fényben, illetve a sötétben.
5. A kitinázt kódoló *SIPR3* expressziója szignifikánsan fokozódik lokálisan a fényszakasz kezdetén (8:00) alkalmazott CHT kezelésekre hatására a fény jelenlétében, mely a VT növényekben a disztális levelekre is kiterjed, valamint az a sötétben is megfigyelhető. Ezzel nagy hasonlóságot mutat a PR3 fehérje

- akkumulációja, azonban 1 órán belül a kitináz enzimek aktivitása még nem fokozódik.
6. A CHT kezelés UPR kialakulását eredményezi paradicsom növényekben. A CHT mindössze 1 óra alatt szignifikánsan fokozza az ER chaperon *SIBiP* lokális expresszióját, valamint a BiP fehérje akkumulációját az ET szignalizációtól, valamint a fény jelenlététől függetlenül, kivéve a szisztemikus UPR-t, ami ET általi szabályozást mutatott.
 7. A *flg22* elicitor által indukált gyors védekezési válaszok az intakt paradicsom növényekben eltérően indukálódnak a különböző napszakokban történő kezeléseket követően. A *flg22* a fényperiódus végén (17:00) alkalmazva 1 óra elteltével szignifikánsan fokozza a H_2O_2 , valamint a NO lokális, míg a O_2^- szisztemikus akkumulációját a VT növényekben, azonban sem a sötétszakasz kezdetén alkalmazva (21:00), sem a *Nr* mutánsokban nem befolyásolja a szintjüket.
 8. A fényszakasz végén (17:00) történő *flg22* kezelés 1 órán belül lokális ET, JA, valamint SA akkumulációt indukál, viszont a sötétszakaszban (21:00) alkalmazva nem fokozza a termelődésüket. A jelátvitelükben szerepet játszó *SIPR1*, *SIERF1* és *SIDEF* expressziója szintén a napszak,- valamint ET-függő módon indukálódik a *flg22* kezeléseket követően.
 9. A VT növények disztális leveleiben a *flg22* a fényszakasz végén (17:00) alkalmazva 1 óra alatt fokozza az *SIERF1*, valamint az *SIDEF* kifejeződését, továbbá sztómazáródást indukál, mely az ET esszenciális szerepét bizonyítja a *flg22*-indukálta gyors szisztemikus válaszok kialakulásában a fényperiódus végén.
 10. A *flg22* sem a fényszakasz végén (17:00), sem a sötétszakasz kezdetén (21:00) alkalmazva nem befolyásolja másnap reggel (9:00) a klorofill fluoreszcencia indukációs paramétereket az intakt paradicsom növények mezofillum sejtjeiben, viszont a délutáni (17:00) kezeléseket követően a következő fényperiódus kezdetén (9:00) jelentősen csökken a Φ_{PSII} , valamint a fotokémiai kioltás (qP) a lokális és szisztemikus levelek zárósejtjeiben.
 11. A fényperiódus végén (17:00) történő *flg22* kezelés másnap reggel (9:00) fokozza a ROS, valamint NO produkcióját a sztómákban, mely hozzájárul a lokális és szisztemikus sztómazáródáshoz, valamint a CO_2 asszimiláció csökkenéséhez a növényekben.

12. A flg22 által indukált hosszútávú szignalizációs folyamatok napszakfüggésük mellett az ET szabályozása alatt állnak, mivel a *Nr* mutánsokban nem indukálódik ROS és NO akkumuláció, melynek következtében a sztómák sem záródnak.

SUMMARY

The aim of our work was to investigate the daytime- and light-dependent effects of the fungal cell wall-derivative chitosan (CHT) and the bacterial flagellin22 (flg22) elicitors on the local and systemic defence responses of intact tomato plants. We also aimed to better understand their ethylene (ET)-dependent regulation, by studying ET insensitive *Never ripe (Nr)* mutant tomato plants.

Based on our observations, the effects of CHT are highly daytime-dependent, as it inhibits the opening of stomata at dawn (5:00 a.m.) upon treatments in the afternoon (5:00 p.m.) whereas CHT applied at dawn (4:00 a.m.) or at the beginning of the light period (8:00 a.m.) leads to stomatal closure in the morning (9:00 a.m.) accompanied with elevated ROS production in the guard cells. The relative transcript accumulation of *SIPR1* and *SIERF1* start to increase at dawn (5:00 a.m.), but the maximal expression of *SIPR1* is reached in the morning (9:00 a.m.) after CHT treatments at night (9:00 p.m.). When applied in the morning (8:00 a.m.), CHT increases the accumulation of ET and O₂⁻ both locally and systemically within 1 hour, which are inhibited in the dark as well as in the *Nr* mutants, suggesting the light- and ET-dependence of CHT-induced local and systemic defence responses. The expression of *SIPR3* and accumulation of PR3 are significantly increased locally by CHT in the presence of light in 1 hour. The application of CHT triggers ER stress and unfolded protein response (UPR) based on increased *SIBiP* expression, however the systemic UPR is ET-dependent. The rapid defence responses induced by flg22 also show daytime-dependence. Treatment with flg22 in the afternoon (5:00 p.m.) induces local ET, jasmonic acid and salicylic acid accumulation within 1 hour, but does not increase their production when applied in the dark period (9:00 p.m.). The expression of *SIPR1*, *SIERF1* and *SIDEF* is also induced in a time-of day- and ET-dependent manner upon flg22 treatment. Flg22 applied in the afternoon (5:00 p.m.) significantly reduces the effective quantum efficacy of PSII (Φ_{PSII}) and photochemical quenching (qP) of the guard cells of both local and systemic leaves of tomato plants in the next morning (9:00 a.m.). Flg22-induced long-term signalling processes are regulated by

ET, as ROS and NO accumulation are not induced in *Nr* mutants, preventing stomatal closure.

PUBLIKÁCIÓS LISTA

MTMT azonosító: 10058420

Referált folyóiratokban megjelent közlemények

(A *-gal jelölt közlemények közvetlenül kapcsolódnak a Ph.D. értekezéshez)

***Czékus, Z.**, Koprivanacz, P., Kukri, A., Iqbal, N., Ördög, A., Poór, P. (2022). The role of photosynthetic activity in the regulation of flg22-induced local and systemic defence reaction in tomato. *Photosynthetica*, 60(2), 105-114. **IF: 2,482 (2021)**

Takács, Z., **Czékus, Z.**, Tari, I., Poór, P. (2022). The role of ethylene signalling in the regulation of salt stress response in mature tomato fruits: Metabolism of antioxidants and polyamines. *Journal of Plant Physiology*, 153793. **IF: 3,686 (2021)**

Czékus, Z., Szalai, G., Tari, I., Khan, M. I. R., Poór, P. (2022). Role of ethylene in ER stress and the unfolded protein response in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 181, 1-11. **IF: 5,437 (2021)**

Dudits, D., Cseri, A., Török, K., Sass, L., Zombori, Z., Ferenc, Gy., Poór, P., Borbély, P., **Czékus, Z.**, Vankova, R., Dobrev, P., Szántó, J., Bagi, Z., Kovács, K. L. (2022). Triploid Hybrid Vigor in Above-Ground Growth and Methane Fermentation Efficiency of Energy Willow. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1-14. **IF: 6,627 (2021)**

Iqbal, N., **Czékus, Z.**, Angeli, C., Bartók, T., Poór, P., Ördög, A. (2022). Fumonisin B1-Induced Oxidative Burst Perturbed Photosynthetic Activity and Affected Antioxidant Enzymatic Response in Tomato Plants in Ethylene-Dependent Manner. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42. <http://doi.org/10.1007/s00344-022-10665-7> **IF: 4,64 (2021)**

***Czékus, Z.**, Kukri, A., Hamow, K. Á., Szalai, G., Tari, I., Ördög, A., Poór, P. (2021). Activation of Local and Systemic Defence Responses by Flg22 Is Dependent on Daytime and Ethylene in Intact Tomato Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(15). **IF: 6,208**

***Czékus, Z.**, Iqbal, N., Pollák, B., Martics, A., Ördög, A., Poór, P. (2021). Role of ethylene and light in chitosan-induced local and systemic defence responses of tomato plants. *Journal of Plant Physiology*, 263. **IF: 3,686**

Gallé, A., **Czékus, Z.**, Tóth, L., Galgóczy, L., Poór, P. (2021). Pest and disease management by red light. *Plant Cell and Environment*, 44(10), 3197-3210. **IF: 7,947**

Iqbal, N., **Czékus, Z.**, Ördög, A., Poór, P. (2021). Ethylene-dependent effects of fusaric acid on the photosynthetic activity of tomato plants. *Photosynthetica*, 59(2), 337-348. **IF: 2,482**

Iqbal, N., **Czékus, Z.**, Poór, P., Ördög, A. (2021). Plant defence mechanisms against mycotoxin fumonisin B1. *Chemico-Biological Interactions*, 342. **IF: 5,168**

Czékus, Z., Csikos, O., Ördög, A., Tari, I., Poór, P. (2020). Effects of Jasmonic Acid in ER Stress and Unfolded Protein Response in Tomato Plants. *Biomolecules*, 10(7). **IF: 4,879**

Czékus, Z., Farkas, M., Bakacsy, L., Ördög, A., Gallé, Á., Poór, P. (2020). Time-Dependent Effects of Bentazon Application on the Key Antioxidant Enzymes of Soybean and Common Ragweed. *Sustainability*, 12(9). **IF: 3,251**

***Czékus, Z.**, Poór, P., Tari, I., Ördög, A. (2020). Effects of Light and Daytime on the Regulation of Chitosan-Induced Stomatal Responses and Defence in Tomato Plants. *Plants-Basel*, 9(1). **IF: 3,93**

Gallé, Á., **Czékus, Z.**, Bela, K., Horváth, E., Ördög, A., Csiszár, J., Poór, P. (2019). Plant Glutathione Transferases and Light. *Frontiers in Plant Science*, 9. **IF: 4,402**

Poór, P., **Czékus, Z.**, Tari, I., Ördög, A. (2019). The Multifaceted Roles of Plant Hormone Salicylic Acid in Endoplasmic Reticulum Stress and Unfolded Protein Response. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(23), 5842. **IF: 4,556**

Poór, P., Borbély, P., **Czékus, Z.**, Takács, Z., Ördög, A., Popović, B., Tari, I. (2019). Comparison of changes in water status and photosynthetic parameters in wild type and abscisic acid-deficient sitiens mutant of tomato (*Solanum lycopersicum* cv. Rheinlands Ruhm) exposed to sublethal and lethal salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 232, 130-140. **IF: 3,013**

Gallé, Á., **Czékus, Z.**, Bela, K., Horváth, E., Csiszár, J., Poór, P. (2018). Diurnal changes in tomato glutathione transferase activity and expression. *Acta Biologica Hungarica (1983-2018)*, 69(4), 505-509. **IF: 0,679**

Poór, P., Ördög, A., **Czékus, Z.**, Borbély, P., Takács, Z., Kovács, J., Tari, I. (2018). Regulation of the key antioxidant enzymes by developmental processes and environmental stresses in the dark. *Biologia Plantarum*, 62(2), 201-210. **IF: 1,384**

Takács, Z., Poór, P., Borbély, P., **Czékus, Z.**, Szalai, G., Tari, I. (2018). H₂O₂ homeostasis in wild-type and ethylene-insensitive *Never ripe* tomato in response to salicylic acid treatment in normal photoperiod and in prolonged darkness. *Plant Physiology and Biochemistry*, 126, 74-85. **IF: 3,404**

Poór, P., Takács, Z., Bela, K., **Czékus, Z.**, Szalai, G., Tari, I. (2017). Prolonged dark period modulates the oxidative burst and enzymatic antioxidant systems in the leaves of salicylic acid-treated tomato. *Journal of Plant Physiology*, 213, 216-226. **IF: 2,833**

Összesített IF: 80,699

Referált folyóiratokban megjelent absztraktok

Zalán, C. (2021). Role of jasmonic acid in chitosan-induced plant defence responses. *Acta Biologica Szegediensis*, 65(1), 125-125.

Zalán, C. (2019). Chitosan-induced changes of immune responses in tomato plants. *Acta Biologica Szegediensis*, 63(1), 69-69.

Zalán, C. (2018). Effects of tunicamycin on photosynthetic activity. *Acta Biologica Szegediensis*, 62(1), 107-107.

Könyvfejezetek

Poór, P., **Czékus, Z.**, Ördög, A. (2020). A főbb növényi nem-enzimatikus antioxidánsok szerepe sötétben. *Oxidatív Stressz és Antioxidáns Védekezés a Növényvilágtól a Klinikumig* (pp. 20-28).

Poór, P., **Czékus, Z.**, Ördög, A. (2020). Role of Jasmonates in Plant Abiotic Stress Tolerance. *Improving Abiotic Stress Tolerance in Plants* (pp. 155-176).

Poór, P., **Czékus, Z.**, Ördög, A. (2019). Role and Regulation of Glucose as a Signal Molecule to Salt Stress. *Plant Signaling Molecules: Role and Regulation under Stressful Environments* (p. 193).

Poór, P., **Czékus, Z.**, Ördög, a. (2019). Role of Nitric Oxide in Physiological and Stress Responses of Plants Under Darkness. *Reactive Oxygen, Nitrogen and Sulfur Species in Plants: Production, Metabolism, Signaling and Defense Mechanisms* (pp. 515-531).

Konferencia előadások

Czékus, Z., Koprivanacz, P., Kukri, A., Nadeem, I., Ördög, A., Poór, P. (2021). A sztómareguláció és a fotoszintézis szerepének vizsgálata az flg22 által indukált napszak-függő védekezésben. *A Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság XI. Kongresszusa, Zoom meeting, Magyarország, 2021.08.27.* (p. 21).

- Czékus, Z.**, Iqbal, N., Kukri, A., Koprivanacz, P., Ördög, A., Poór, P. (2021). Hexokinázok szerepének vizsgálata a flagellin-indukálta védekezési folyamatokban. *XXIV. Tavasz Szél Konferencia*, Zoom meeting, Magyarország, 2021.05.28-30. (p. 169).
- Iqbal, N., **Czékus, Z.**, Ördög, A., Poór, P. (2021). Ethylene-dependent effects of fumonisin B1 on the metabolism of reactive oxygen species in tomato plants. *XXIV. Tavasz Szél Konferencia*, Zoom meeting, Magyarország, 2021.05.28-30. (p. 168).
- Nadeem, I., **Zalán, C.**, Attila, Ö., Péter, P. (2021). Ethylene-dependent effects of fumonisin B1 on the ROS metabolism in tomato plants. *A Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság XI. Kongresszusa*, Zoom meeting, Magyarország, 2021.08.27. (p. 10).
- Poór, P., **Czékus, Z.**, Iqbal, N., Ördög, A., Borbély, P., Takács, Z., Tari, I. (2021). A növények védekezése a sötétben. *XIII. Magyar Növénybiológiai Kongresszus*, Szeged, Magyarország, 2021.08.24-27. (p. 42).
- Poór, P., **Czékus, Z.**, Koprivanacz, P., Kukri, A., Nadeem, I., Ördög, A. (2021). A bakteriális elicitor flg22 napszakfüggő hatása a mezofillum és a zárósejtek fotoszintetikus aktivitására. *XVI. Magyar Növényanatómiai Szimpózium*, Zoom meeting, Magyarország, 2021.11.12. (p. 12).
- Czékus, Z.**, Iqbal, N., Csóré, D., Martics, A., Pollák, B., Ördög, A., Poór, P. (2020). Az etilén és a fény szerepének vizsgálata a kitozán által indukált védekezési folyamatokban. *XXIII. Tavasz Szél Konferencia*, Zoom meeting, Magyarország, 2020.10.16. (pp. 125-125).
- Iqbal, N., **Czékus, Z.**, Poór, P., Ördög, A. (2020). Ethylene-dependent effects of fumonisin B1 on the photosynthetic activity of tomato plants. *XXIII. Tavasz Szél Konferencia*, Zoom meeting, Magyarország, 2020.10.16. (pp. 133-133).
- Nadeem, I., **Zalán, C.**, Péter, P., Attila, Ö. (2020). Ethylene-dependent effects of Fusaric acid on the photosynthetic activity of tomato plants. *IX. Interdiszciplináris Doktorandusz Konferencia*, Zoom meeting, Magyarország, 2020.11.27-28. (p. 170).
- Zalán, C.**, Nadeem, I., Atina, M., Boglárka, P., Attila, Ö., Péter, P. (2020). Investigation of chitosan-induced plant defence responses regulated by jasmonic acid. *IX. Interdiszciplináris Doktorandusz Konferencia*, Zoom meeting, Magyarország, 2020.11.27-28. (p. 169).
- Czékus, Z.**, Kukri, A., Ördög, A., Poór, P. (2019). Kitozán-indukálta védelmi folyamatok fény- és napszakfüggő szabályozása paradicsomban. *XXII. Tavasz Szél Konferencia*, Debrecen, Magyarország, 2019.05.03-05. (pp. 174-174).
- Czékus, Z.**, Poór, P., Kukri, A., Tari, I., Ördög, A. (2019). Kitozán indukálta védekezés napszak- és fényfüggő hatásának vizsgálata. *Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság X. Kongresszusa*, Szeged, Magyarország, 2019.08.29-30. (pp. 20-20).
- Poór, P., **Czékus, Z.**, Farkas, M., Bakacsy, L., Ördög, A., Gallé, Á. (2019). Herbicid alkalmazásának napszakfüggő hatásai az antioxidáns védelmi rendszerre. *Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság X. Kongresszusa*, Szeged, Magyarország, 2019.08.29-30. (pp. 38-38).
- Borbély, P., Bajkán, S., Poór, P., **Czékus, Z.**, Tari, I. (2018). Az etilén prekursor, 1-aminociklopropán-1-karbonsav hatása paradicsom növények fotoszintetikus aktivitására. *Hazai Fotoszintézis-Kutatók Találkozója*, Mátrafüred, Magyarország, 2018.11.07-09. (p. 17).
- Czékus, Z.**, Kukri, A., Ördög, A., Poór, P. (2018). A kitozán által kiváltott immunválasz fényregulációja és napszak függése paradicsomban: a zárósejtek fotoszintézisének szerepe. *Hazai Fotoszintézis-Kutatók Találkozója*, Mátrafüred, Magyarország, 2018.11.07-09. (p. 11).
- Borbély, P., **Czékus, Z.**, Hegedűs, D., Gamze, K., Poór, P., Tari, I. (2017). Az etilén szerepe a reaktív oxigén- és nitrogénformák akkumulációjának szabályozásában sóstressznek kitett paradicsom növényekben. *Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság IX. Kongresszusa és az MTA ÉKB Mikroelem Munkabizottságának Tudományos Ülése*, Gödöllő, Magyarország, 2017.08.25-26. (p. 25).
- Czékus, Z.**, Csikos, O., Ördög, A., Poór, P. (2017). Szalicilsav indukálta ER stressz vizsgálata paradicsomban. *Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság IX. Kongresszusa és az MTA ÉKB Mikroelem Munkabizottságának Tudományos Ülése*, Gödöllő, Magyarország, 2017.08.25-26. (p. 26).

Kovács, J., Poór, P., Borbély, P., **Czékus, Z.**, Tari, I. (2017). Sóstresszre adott válaszreakciók paradicsomban: nitrogénmonoxid, reaktív oxigénfémak és proteolízis indukciója abszcizinsav hiányos mutánsokban. *Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság IX. Kongresszusa és az MTA ÉKB Mikroelem Munkabizottságának Tudományos Ülése*, Gödöllő, Magyarország, 2017.08.25-26. (p. 24).

Poór, P., Hegedűs, D., Borbély, P., Ördög, A., Bódi, N., Bagyánszki, M., **Czékus, Z.**, Tari, I. (2017). Szalicilsav hatása a fotoszintetikus apparátusra sötétben. *XV. Magyar Növényanatómiai Szimpózium*, Budapest, Magyarország, 2017.09.07. (pp. 13-13).

Poór, P., **Czékus, Z.**, Borbély, P., Takács, Z., Tari, I. (2017). Növényi antioxidáns enzimek szalicilsav kezelést követő etilénfüggő szabályozása sötétben. *Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság IX. Kongresszusa és az MTA ÉKB Mikroelem Munkabizottságának Tudományos Ülése*, Gödöllő, Magyarország, 2017.08.25-26. (p. 15).

Poór, P., Takács, Z., Borbély, P., **Czékus, Z.**, Ördög, A., Szalai, G., Tari, I. (2017). Szalicilsav kezelést követő etilénfüggő változások paradicsom növények H₂O₂ homeosztázisában fényben és sötétben. *A Magyar Növénybiológiai Társaság XII. Kongresszusa*, Szeged, Magyarország, 2017.08.30-09.01. (p. 11).

Zoltán, T., **Zalán, C.**, Péter, P., Péter, B., Irma, T. (2016). Effect of the light on the salicylic acid-induced oxidative stress in tomato. *Closing Conference of Hungary-Serbia IPA Cross-border Co-operation Programme HUSRB/1203/221/173 „PLANTTRAIN”*, Novi Sad, Szerbia, 2016.05.23-24. (p. 15).

Poór, P., Németh, E., Patyi, G., **Czékus, Z.**, Takács, Z., Szepesi, Á., Tari, I. (2015). Fény és sötét által szabályozott oxidatív robbanás és antioxidáns rendszer szalicilsav kezelt paradicsom levelekben. *A Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság VIII. Kongresszusa*, Budapest, Magyarország, 2015.11.05-06. (p. 25).

Posztterek

Czékus, Z., Koprivanacz, P., Kukri, A., Iqbal, N., Ördög, A., Poór, P. (2021). A fotoszintetikus aktivitás szerepe a flg22 által indukált védekezési reakciókban. *XIII. Magyar Növénybiológiai Kongresszus*, Szeged, Magyarország, 2021.08.24-27. (p. 62).

Czékus, Z., Iqbal, N., Pollák, B., Martics, A., Ördög, A., Poór, P. (2021). Ethylene- and light-dependent regulation of chitosan-induced defence responses in tomato plants. *8th Plant Nitric Oxide International Meeting*, Zoom meeting, Magyarország, 2021.07.07-09. (p. 53).

Iqbal, N., **Czékus, Z.**, Ördög, A., Poór, P. (2021). Ethylene-dependent effects of fumonisin B1 on the photosynthetic activity in tomato plants. *XIII. Magyar Növénybiológiai Kongresszus*, Szeged, Magyarország, 2021.08.24-27. (p. 67).

Iqbal, N., **Czékus, Z.**, Ördög, A., Poór, P. (2021). FB1 perturbed redox homeostasis and nitric oxide production in tomato plants and activated defense mechanisms in ethylene-dependent manner. *8th Plant Nitric Oxide International Meeting*, Zoom meeting, Magyarország, 2021.07.07-09. (p. 60).

Nadeem, I., **Zalán, C.**, Attila, Ö., Péter, P. (2021). Fusaric acid-induced changes in the photosynthetic activity of tomato plants. *II. Plant Pests and Diseases Forum*, Zoom meeting, Portugália, 2021.03.24. (p. 18).

Ördög, A., **Czékus, Z.**, Martics, A., Pollák, B., Iqbal, N., Poór, P. (2021). Az etilén szerepének vizsgálata az flg22 által indukált szisztemikus védekezési reakciókban. *XIII. Magyar Növénybiológiai Kongresszus*, Szeged, Magyarország, 2021.08.24-27. (p. 82).

Zalán, C., András, K., Iqbal, N., Boglárka, P., Atina, M., Dóra, Cs., Attila, Ö., Péter, P. (2021). Investigation of the effects of daytime on the phytohormone-mediated defence responses of tomato plants. *Plant Biology Europe 2021*, Zoom meeting, Olaszország, 2021.06.28-07.01. (p. 123).

Zalán, C., Nadeem, I., Boglárka, P., Atina, M., Attila, Ö., Péter, P. (2021). Chitosan-induced local and systemic defence responses of tomato plants: The role of ethylene and light. *II. Plant Pests and Diseases Forum*, Zoom meeting, Portugália, 2021.03.24. (p. 31).

Zalán, C., András, K., Iqbal, N., Boglárka, P., Atina, M., Dóra, C., Attila, Ö., Péter, P. (2020). Daytime-dependent regulation of flagellin-induced defence responses in tomato plants. *4th National Conference of Young Biotechnologists*, Zoom meeting, Magyarország, 2020.11.05-27. (p. 39).

- Attila, Ö., **Zalán, C.**, András, K., Angela, G. L., Marina, Z. S., Péter, P. (2019). Organ-specific and daytime-dependent effects of exogenous flg22 elicitor treatments on the photosynthetic activity of tomato leaves. *9th Conference of the Polish Society of Experimental Plant Biology*, Toruń, Lengyelország, 2019.09.09-12. (p. 90).
- Gallé, Á., Pelsöczy, A., **Czékus, Z.**, Csiszár, J., Poór, P. (2019). Glutation-transzferáz enzimek fényindukálhatósága búzában. *Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság X. Kongresszusa*, Szeged, Magyarország, 2019.08.29-30. (pp. 45-45).
- Kukri, A., **Czékus, Z.**, Pollák, B., Csóré, D., Ördög, A., Poór, P. (2019). Flg22 elicitor etilénfüggő hatásainak vizsgálata paradicsom levelében. *Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság X. Kongresszusa*, Szeged, Magyarország, 2019.08.29-30. (pp. 48-48).
- Ördög, A., **Czékus, Z.**, Kukri, A., Poór, P. (2019). Exogén flg22-kezelés napszak- és szerv-függő hatása paradicsom növények fotoszintézisére. *Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság X. Kongresszusa*, Szeged, Magyarország, 2019.08.29-30. (pp. 49-49).
- Péter, P., **Zalán, C.**, András, K., Angela, G. L., Marina, Z. S., Attila, Ö. (2019). Activation of defense responses by flg22 elicitor is dependent on the daytime and ethylene in intact tomato leaves. *9th Conference of the Polish Society of Experimental Plant Biology*, Toruń, Lengyelország, 2019.09.09-12. (p. 89).
- Zalán, C.**, András, K., Péter, P., Attila, Ö. (2019). Chitosan-induced plant defence responses are influenced by light and daytime in tomato. *9th Conference of the Polish Society of Experimental Plant Biology*, Toruń, Lengyelország, 2019.09.09-12. (p. 92).
- Péter, P., **Zalán, C.**, Attila, Ö. (2018). Chitosan elicited immune response reduced photosynthetic electron transport in the guard cells of tomato plants under different light conditions. *Plant Biotic Stresses & Resistance Mechanisms III*, Bécs, Ausztria, 2018.07.02-03. (p. 38).
- Zalán, C.**, Orsolya, C., Dóra, H., Péter, B., Attila, Ö., Péter, P. (2018). Investigation of dark modulated endoplasmatic reticulum (ER) stress in tomato plants. *Fiatal Biotechnológusok Országos Konferenciája "FIBOK 2018"*, Budapest, Magyarország, 2018.03.28-29. (p. 116).
- Czékus, Z.**, Csikos, O., Takács, Z., Ördög, A., Bódi, N., Bagyánszki, M., Tari, I., Poór, P. (2017). Szalicilsav okozta ER stressz hatásának vizsgálata paradicsomban. *A Magyar Növénybiológiai Társaság XII. Kongresszusa*, Szeged, Magyarország, 2017.08.30-09.01. (p. 44).
- Czékus, Z.**, Csikos, O., Takács, Z., Ördög, A., Bódi, N., Bagyánszki, M., Tari, I., Poór, P. (2017). Szalicilsav indukálta ER stressz vizsgálata paradicsom növényekben. *XV. Magyar Növényanatómiai Szimpózium*, Budapest, Magyarország, 2017.09.07. (pp. 28-28).
- Ördög, A., **Czékus, Z.**, Gamze, K., Poór, P. (2017). A fény szabályozó szerepe a kitozán indukálta sztómazáródásban. *A Magyar Növénybiológiai Társaság XII. Kongresszusa*, Szeged, Magyarország, 2017.08.30-09.01. (p. 60).
- Ördög, A., **Czékus, Z.**, Gamze, K., Poór, P. (2017). A fény szabályozó szerepe a kitozán indukálta sztómazáródásban. *XV. Magyar Növényanatómiai Szimpózium*, Budapest, Magyarország, 2017.09.07. (p. 37).
- Péter, P., Zoltán, T., Péter, B., **Zalán, C.**, Irma, T. (2017). Ethylene dependent changes in hydrogen-peroxide homeostasis after salicylic acid treatment in tomato. *International Conference Plant Molecular Physiology*, Bécs, Ausztria, 2017.23-24. (p. 21).
- Péter, P., Zoltán, T., Péter, B., **Zalán, C.**, Gábor, P., Irma, T. (2016). Involvement of ethylene in hydrogen-peroxide metabolism in the leaves of salicylic-acid treated tomato. *Plant Biology Europe EPSO/FESPB 2016 Congress*, Prága, Csehország, 2016.06.26-29. (pp. 198-198).
- Péter, P., **Zalán, C.**, Gábor, P., Péter, B., Judit, K., Zoltán, T., Irma, T. (2016). Investigation of Salt Stress-Induced Changes in Water Status, Photosynthetic Parameters and Cysteine Protease Activity in Wild Type and Abscisic Acid-Deficient *Sitiens* Mutant of Tomato (*Solanum Lycopersicum* cv. Rheinland Ruhm). *Plant Model Species: Fundamentals and Applications*, Bécs, Ausztria, 2016.02.04. (p. 23).

Ismeretterjesztő folyóiratcikkek

- Czékus, Z.**, Poór, P. (2020). Éjszakai virágzás. *TermészetBÚVÁR*, 75(4), 6-9.

NYILATKOZAT

Mint az alábbi közlemények felelős szerzője igazolom, hogy Czékus Zalán Ph.D. jelölt jelentős mértékben hozzájárult az alábbi tudományos publikációk létrehozásához, és tézisében közölt eredményeit más Ph.D. értekezésben nem használjuk fel.

Czékus, Z., Koprivanacz, P., Kukri, A., Iqbal, N., Ördög, A., Poór, P. (2022). The role of photosynthetic activity in the regulation of flg22-induced local and systemic defence reaction in tomato. *Photosynthetica*, 60(2), 105-114.

Czékus, Z., Kukri, A., Hamow, K. Á., Szalai, G., Tari, I., Ördög, A., Poór, P. (2021). Activation of Local and Systemic Defence Responses by Flg22 Is Dependent on Daytime and Ethylene in Intact Tomato Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(15).

Czékus, Z., Iqbal, N., Pollák, B., Martics, A., Ördög, A., Poór, P. (2021). Role of ethylene and light in chitosan-induced local and systemic defence responses of tomato plants. *Journal of Plant Physiology*, 263.

Czékus, Z., Poór, P., Tari, I., Ördög, A. (2020). Effects of Light and Daytime on the Regulation of Chitosan-Induced Stomatal Responses and Defence in Tomato Plants. *Plants-Basel*, 9(1).

Dr. Poór Péter
egyetemi docens

SZTE TTIK Növénybiológiai Tanszék

Dr. Ördög Attila
egyetemi adjunktus

SZTE TTIK Növénybiológiai Tanszék

Szeged, 2022. szeptember 5.