

DOKTORI (Ph.D.) ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

**A GOMBA EREDETŰ ELICITOR KITOZÁN HATÁSA  
A ZÁRÓSEJTEK MŰKÖDÉSÉRE:  
A SZTÓMAMOZGÁS ÉS A ZÁRÓSEJT  
FOTOSZINTÉZISÉNEK KAPCSOLATA**

**Ördög Attila**

Témavezető: Dr. Horváth Ferenc

*egyetemi adjunktus*



Biológia Doktori Iskola

Természettudományi és Informatikai Kar

Szegedi Tudományegyetem

Növénybiológiai Tanszék

2014

## BEVEZETÉS

A zárósejtek, a növényi epidermisz olyan speciális tulajdonságú sejtjei, melyek turgoruk változtatásával a gázcserét, a párologtatást és a levelek hőmérsékletét egyaránt meghatározzák. A zárósejtek mellett, hogy a párologtatáson keresztül segítik a levelek hőmérsékletének szabályozását, néhány mikrométeres szenzorként is működnek. Egyaránt képesek a belső hormonális és a külső környezeti jelek érzékelésére. Mindemellett, rendkívül fontos szerepük van a patogének elleni harcban is. A növényi sejtfal emésztésére képtelen patogének a nyitott sztómákon, mint természetes nyílásokon keresztül bejutva akár az egész növény megfertőzésére képesek. A sztómáknak így, mint a növényi immunrendszer első bástyáinak fontos szerepük van a különböző mikroorganizmusok felismerésében, és a megfelelő védekezési válaszok elindításában. A zárósejtek képesek az egyes mikroorganizmusokhoz kapcsolható molekuláris mintázatok (MAMP) felismerésére, mint például a kitozán, gomba sejtfal származék felismerésére is. Az érzékelést követően a kitozán hatására gátlódik a fény indukálta sztómanyitódás, továbbá a sztómazáródásban szereplő különböző jelátviteli komponensek és transzporterek is aktiválódnak. A sztómazáródás és nyitódás során egyaránt szerepet játszik a plazmamembránban található  $H^+$ -ATPáz, mely ATP energiáját felhasználva protonokat juttat az extracelluláris térbe, növelve a membrán két oldala között fennálló, protonokra vonatkozó elektrokémiai potenciálkülönbséget. A  $H^+$ -ATPáz energiáját elsősorban a mitokondriumok biztosítják, azonban mivel a fotoszintézis gátló DCMU használata csökkent nyitottságot eredményez, így arra lehet következtetni, hogy a nyitódás során a felhasznált energia egy része (nagyjából 35%) a zárósejtekben található kloroplasztiszokból származtatható. Annak érdekében, hogy megvizsgáljuk a kitozán lehetséges fotoszintézis-gátló hatását, nyomon követtük a nap folyamán a kitozán-kezelt növények zárósejtjeinek fotoszintetikus aktivitását Mycroscopy-PAM fluoriméter (Walz GmbH, Németország) segítségével. Mivel a kitozán molekuláris szerkezetéből adódóan nem juthat be a sejtekbe, így a jelátvitel során bizonyítottan felhalmozódó anyagok ( $H_2O_2$  és NO) fotoszintézisre gyakorolt hatását is megvizsgáltuk.

## CÉLKITŰZÉSEK

Munkánkban az egyik legáltalánosabb gomba MAMP, a kitozán sztómaműködésre gyakorolt hatását vizsgáltuk lóbab (*Vicia faba L.*) modellnövényben. A kitozán a sejtmembrán számára átjárhatatlan, hatását így feltehetően csak a sejtfelszíni receptorokon keresztül képes kifejteni. Receptorával való kapcsolódása különböző jelátviteli utakat indukálhat, ezért célunk a lehetséges jelátvivő molekulák azonosítása, és azok lehetséges fotoszintézisre gyakorolt hatásának részletes vizsgálata volt.

Az alábbi kérdésekre kerestük a választ:

1. Vajon a *Vicia faba* zárósejtjei képesek-e a kitozán molekulát, mint MAMP vegyületet felismerni, és hatására bekövetkezik-e sztómazáródás illetve sztómanyitódás-gátlás? Amennyiben igen, akkor vajon a  $H_2O_2$  és NO, mint jelátvivő komponens szerepel-e a kitozán-indukált jelátviteli utak hálózatában? E jelátvivő molekulák mely kompartmentumokban és a kitozán kezelés után mennyi idővel keletkeznek?
2. A zárósejtek környezetében lévő parenchima réteg mezofillum sejtjei vajon befolyásolják-e a kitozán sztómaműködésre gyakorolt hatását?
3. Vajon a kitozán befolyásolja-e a zárósejtek fotoszintetikus aktivitását, ezáltal csökkentve vagy növelve a záródáshoz és nyitódáshoz szükséges ATP és NADPH mennyiségét?
4. Tilakoid membránok és intakt levelek esetében már igazolták, hogy a NO gátolja a PSII donor és akceptor oldali elektronátadási folyamatait. Amennyiben sikeresen azonosítani tudnánk a kitozán indukálta  $H_2O_2$  és NO megjelenését, exogén  $H_2O_2$  és NO-donorok használatával tesztelni szeretnénk ezek fotoszintetikus elektrontranszportláncra gyakorolt hatását zárósejtekben.

## ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

- Kísérleti növény: Lóbab (*Vicia faba L.*)
- Nevelési körülmények: a növényeket 4 hetes korukig hidropónikusan neveltük módosított Hoagland tápoldatban (2 mM  $Ca(NO_3)_2$ , 1 mM  $MgSO_4$ , 0,5 mM KCl, 0,5 mM  $KH_2PO_4$ , 0,5 mM  $Na_2HPO_4$ , 0,001 mM  $MnSO_4$ , 0,005 mM  $ZnSO_4$ , 0,0001 mM  $(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ , 0,01 mM  $H_3BO_4$ , and 0,02 mM Fe(III)-EDTA, pH 6,0).

- Kísérleti oldatok:
  - Inkubációs oldat : 10 mM MES, 10 mM KCl, 100  $\mu$ M CaCl<sub>2</sub> (pH 6,15 TRIS)
  - 100  $\mu$ g ml<sup>-1</sup> alacsony molekula tömegű (LMW) kitozán oldat 1 mM Na-acetát tartalmú inkubációs oldatban oldva
  - S-nitrozo-glutation (GSNO), mint NO donor
  - 100  $\mu$ M H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>
- A keletkezett NO mennyiségét NO-elektrod segítségével amperometriás módon határoztuk meg (ISO-NOP; World Precision Instruments Inc., USA).
- Kezelési időpontok: hajnali kísérletek során 5:30-kor (a sztómányitódás gátlásának vizsgálata), míg a napközbeni kísérletek esetében 10:00-kor (a sztómazáródás indukciójának és a sztómányitódás gátlásának vizsgálat) inkubációs oldattal, kontrollként és 100  $\mu$ g ml<sup>-1</sup> kitozán tartalmú oldattal.
- Sztóma pórusátmérő meghatározása: frissen készített epidermisz nyúzatokon történt, ezekről mikroszkópos (Nikon Eclipse TS-100, Japán) felvételt készítettünk, melyeket az ImagePro 5 program (Media Cybernetics, USA) segítségével elemeztünk ki. Minden kezelés esetében legalább 90 db sztómát vizsgáltunk meg.
- Epidermisz nyúzatok előkészítése a zárósejteken végzett Microscopy-PAM mérésekhez: a mérések előtt 5 perces kezelés történt a hipoozmotikus inkubációs oldatban, a mezofillum sejtek, vagy a nyúzás során keletkezett mezofillum törmelék eltávolítására.
- A klorofill *a* fluoreszcencia mérések Microscopy-PAM fluoriméter (Walz GmbH, Németország) segítségével történtek, melyek során gyors fényválasz görbéket vizsgáltunk meg.
- A fluoreszcencia indukció és kioltási analízis során a következő paramétereket vizsgáltuk meg (a gyors fényválasz görbék alapján):
  - A sötétadaptált PSII reakciócentrumok (RC) maximális kvantumhatásfokát ( $F_v/F_m$ )
  - A fotokémiai kioltási együtthatókat ( $qP$  és  $qL$ ), melyek a nyitott PSII reakciócentrumok részarányát becsülik nem-kapcsolt ( $qP$ ) és kapcsolt ( $qL$ ) reakciócentrumok esetén
  - A PSII reakciócentrumok effektív kvantumhatásfokát ( $\Phi_{PSII}$ )

- A fényadaptált PSII reakciócentrumok maximális fotokémiai kvantumhatásfokát az  $F_v'/F_m'$  paraméterrel becsültük
- A PSII rendszeren keresztüli lineáris elektrontranszport sebességét (ETR)
- A nem-fotokémiai kioltást a Stern-Volmer típusú nem-fotokémiai kioltással (NPQ) becsültük
- A H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (AmplexRed, 1mM) és a NO (DAF-FM, 10 μM) kvalitatív vizsgálata fluoreszcens jelölők segítségével konfokális lézer pásztázó mikroszkóp használatával történt.
- Statisztikai analízis: Student-féle t-próba segítségével (OriginPro 8.6, OriginLab Corporation, USA).

## EREDMÉNYEK

A kitozán, a β-1,4-glükózamin láncokból felépülő gomba sejtfalalkotó molekula kék fény-indukált sztómanyitódás-gátló, és sztómazáródást serkentő hatását több növényfaj esetében bizonyították. A sztómanyitódáshoz és záródáshoz vezető jelátviteli útvonalak és az ionáramlást irányító transzporterek szerteágazó hálózatát a kitozán több ponton befolyásolhatja. Kísérleteink során e hatás igazolását tűztük ki célul *Vicia faba L.* modellnövény esetén.

1. Elsőként igazoltuk, hogy *Vicia faba* esetében a levelek kitozánnal történő permetezése nem indukált sztómazáródást, azonban a sztómanyitódást meggátolta. Mivel ezen eredmények az irodalomból ismert korábbi eredményeknek csak részben feleltethetők meg, így további kísérletek során a kitozán hatására aktiválódó jelátviteli komponensek megjelenését is megvizsgáltuk. Specifikus fluoreszcens jelölők segítségével szintén elsőként igazoltuk, hogy a H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> és a NO, mint jelátvivő molekulák a *Vicia faba* zárósejtek kloroplasztiszaiban a kitozán-kezelést követő 1 órán belül felhalmozódtak. Szintén elsőként térünk ki arra, hogy érdekes módon a H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> felhalmozódás feltehetően elsősorban a kloroplasztiszok sztrómájában és a sejtmagokban volt megfigyelhető, míg a NO a kloroplasztiszokon kívül a citoplazmában és pórus körüli sejtfalakban is megjelent.
2. Abaxiális epidermisz nyúzatok alkalmazásával hasonló eredményeket kaptunk, melyek segítségével ki tudtuk zárni a mezofillum sejtek kitozán indukált sztómamozgásokban betöltött szerepét.

3. Mivel a sztómák nyitódásában és a nyitott állapot fenntartásában a fotoszintetikus eredetű ATP és NADPH fontos szerepet tölt be, ezért a kitozán zárósejtek fotoszintetikus aktivitására gyakorolt hatását is megvizsgáltuk. Az abaxiális epidermiszben található zárósejtek fotoszintetikus aktivitását PAM klorofill fluorimetriás módszerrel tanulmányoztuk. Kísérleteink során új eredményként azt tapasztaltuk, hogy a hajnalban kezelt növények zárósejtjeiben jelentősen lecsökkent a PSII rendszeren keresztüli ETR értéke, ami a kontroll növényekhez képest a nap hátralevő részében is alacsony maradt. A fotokémiai kioltási együtthatók ( $qP$  és  $qL$ ), a  $\Phi_{PSII}$  és az NPQ más és más kinetikát mutatva ugyan, de szintén teljesen lecsökkentek. Érdekes módon a napközbeni kitozán-kezelések során egyik paraméter esetében sem tapasztaltunk hasonló változást.
4. Mivel a kitozán zárósejtek fotoszintézisére gyakorolt hatását feltehetően a sejtfelszíni receptorok által indukált jelátviteli utak révén fejtheti ki, megvizsgáltuk a már korábban igazolt jelátviteli komponensek ( $H_2O_2$  és NO) esetleges fotoszintézisre gyakorolt hatását is. Míg a  $H_2O_2$  esetében nem tapasztaltuk a kitozán-kezelésre jellemző változásokat, a nagy koncentrációban külsőleg alkalmazott NO esetében a kitozán-kezeléshez nagyon hasonló gátlást figyeltünk meg az ETR, a  $qP$ ,  $qL$ , a  $\Phi_{PSII}$ , és az NPQ paraméterek esetében is. Az irodalomban először igazoltuk, hogy a NO-kezelés hatása reverzibilisnek mutatkozik, ugyanis a NO sejtek környezetéből történő gyors eltávolítása révén az egyes fluoreszcencia paraméterek a kiindulási értékeikre tértek vissza. A NO lineáris elektrontranszportláncot gátló hatása megfelelően nagy koncentrációjú bikarbonáttal feloldhatónak bizonyult. Az eredmény arra utal, hogy gátlást túlnyomó részben az okozza, hogy a NO a vele a kötőhelyért versengő bikarbonátot a  $Q_A$  és  $Q_B$  közti nem-hem  $Fe^{2+}$ -ről leszorítja. Fontos azonban azt is megjegyezni, hogy a kitozán hatására történő sztómazáródás következtében a levelek belsejében a  $CO_2$  koncentrációja lecsökkenhet, így a kitozán a Calvin-Benson ciklus lassításával is hozzájárulhat a zárósejtek fotoszintetikus aktivitásának csökkenéséhez.

A kapott eredmények alapján kijelenthetjük, hogy a kitozán feltehetőleg a NO bioszintézisének aktiválásán keresztül a zárósejtek fotoszintézisét gátolja, ezáltal a fotoszintetikus eredetű ATP és a NADPH mennyiségét csökkenti, mely a sztómanyitódás elmaradásához és a sztómazáródás folyamatának elősegítéséhez egyaránt hozzájárulhat.

## PUBLIKÁCIÓS LISTA

### A disszertációhoz felhasznált tudományos dolgozatok:

1. \*Wodala B, **Ördög A**, Horváth F  
The cost and risk of using sodium nitroprusside as a NO donor in chlorophyll fluorescence experiments  
JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY 167:(13) pp. 1109-1111. (2010)  
IF: 2.677
2. \***Ördög A**, Wodala B, Hideg É, Ayaydin F, Deák Z, Horváth F  
Chitosan elicited immune response reduces photosynthetic electron transport and ion channel activity in the guard cells of Vicia  
ACTA BIOLOGICA SZEGEDIENSIS 55:(1) pp. 135-138. (2011)
3. \***Ördög A**, Wodala B, Rózsavölgyi T, Tari I, Horváth F  
Regulation of guard cell photosynthetic electron transport by nitric oxide  
JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY 64 (5), pp. 1357-1366 (2013)  
IF: 5.242

### További tudományos dolgozatok:

1. **Ördög A**, Wodala B, Horváth F  
Investigating the role of potassium channel KAT1 in NO mediated stomatal closure  
ACTA BIOLOGICA SZEGEDIENSIS 52:(1) pp. 163-165. (2008)
2. Lehotai N, Kolbert Zs, Pető A, Feigl G, **Ördög A**, Kumar D, Tari I, Erdei L  
Selenite-Induced Hormonal and Signalling Mechanisms during Root Growth of Arabidopsis thaliana L.  
JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY 63:(15) pp. 5677-5687. (2012)  
IF: 5,364
3. Wodala B, Eitel G, Gyula TN, **Ördög A**, Horváth F  
Monitoring moderate Cu and Cd toxicity by chlorophyll fluorescence and  $P_{700}$  absorbance in pea leaves  
PHOTOSYNTHETICA 50 (3): 380-386, 2012  
IF: 1,00
4. Feigl G , Kumar D, Lehotai N, Tugyi N, Molnár T, **Ördög A** , Szepesi T, Gémes K, Laskay G, Erdei L, Kolbert Z  
Physiological and morphological responses of the root system of Indian mustard (Brassica juncea L. Czern.) and rapeseed (Brassica napus L.) to copper stress  
ECOTOXICOLOGY AND ENVIRONMENTAL SAFETY 94: pp. 179-189. (2013)  
IF: 2,203

5. Peto A, Lehotai N, Feigl G, Tugyi N, **Ördög A**, Gémes K, Tari I, Erdei L, Kolbert Z  
Nitric oxide contributes to copper tolerance by influencing ROS metabolism in Arabidopsis  
PLANT CELL REPORTS 32:(12) pp. 1913-1923. (2013)  
IF: 2,509

#### **Konferencia előadások, posztterek:**

1. **Ördög A**, Wodala B, Horváth F  
Investigating the role of potassium channel KAT1 in NO mediated stomatal closure  
A Magyar Növénybiológiai Társaság IX. Kongresszusa (2008)
2. Kolbert Zs, Vashegyi Á, **Ördög A**, Lehotai N, Méri Á, Erdei L  
Short-time effect of copper ion (Cu<sup>2+</sup>) in nitric oxide (NO) production in Sorghum sudanense L. roots  
Uptake, Sequestration and Detoxification. An integrated approach. COST Action 859 Workshop. Szeged, Magyarország, 2009.04.16-2009.04.17. p. 58
3. Horváth F, **Ördög A**, Rózsavölgyi T, Wodala B  
Nitric oxide modulates guard cell photosynthesisI  
3rd Plant NO Club International Meeting. Olomouc, Csehország, 2010.07.14-2010.07.17., Palacký University, p. 16.
4. Horváth F, **Ördög A**, Rózsavölgyi T, Wodala B  
Nitric oxide modulates guard cell photosynthesis  
11 th Inetrnational Symposium Interdisciplinary Regional Research: ISIRR 2010 Szeged, Magyarország, 2010.10.13-2010.10.15.
5. **Ördög A**, Rózsavölgyi T, Wodala B, Hideg É, Deák Z, Ferhan A, Tari I, Horváth F  
Effect of chitosan on guard cell photosynthesis: XVIII Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (FESPB)  
XVIII Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (FESPB). Valencia, Spanyolország, 2010.07.04-2010.07.09. p. 186.
6. **Ördög A**, Wodala B, Hideg É, Ayaydin F, Deák Zs, Horváth F  
Chitosan affects guard cell photosynthesis and membrane transport  
10th International Conference on Reactive Oxygen and Nitrogen Species in Plants. Budapest, Magyarország, 2011.07.05-2011.07.08. p.122
7. **Ördög A**, Wodala B, Hideg É, Ayaydin F, Deák Zs, Horváth F  
Chitosan affects guard cell photosynthesis and membrane transport  
XXIV Scandinavian Plant Physiology Congress. Stavanger, Norvégia, 2011.08.21-2011.08.25. pp. 87-88
8. **Ördög A**, Wodala B, Hideg É, Ayaydin F, Deák Zs, Horváth F  
Chitosan elicited immune response reduces photosynthetic electron transport and ion channel activity in the guard cells of Vicia  
A Magyar Növénybiológiai Társaság X. Kongresszusa, 2011. augusztus 31.-szeptember 2., Szeged, Magyarország p. 9.
9. Wodala B, **Ördög A**, Ayaydin F, Bernula P, Horváth F  
Investigating pathogen elicitor-induced stomatal responses in various plant species.  
11TH CROATIAN BIOLOGICAL CONGRESS. Sibenik, Horvátország, 2012.09.16-2012.09.21. p. 177.
10. Feigl G, Kumar D, Pető A, Lehotai N, **Ördög A**, Molnár Á, Kolbert Zs, Erdei L



- The effect of zinc on the microelement homeostasis and the metabolism of reactive signal molecules in *Brassica juncea* and *Brassica napus*.  
COST Action FA 0905 - Mineral improved crop production for healthy food and feed: Third Annual Workshop. Lisszabon, Portugália, 2012.10.23-2012.10.26. p. 32.
11. Lehotai N, L Lyubenova, N Drews, **Ördög A**, Feigl G, Kolbert Zs, Erdei L, P Schröder  
The possibilities and enzymatic background of Se and Zn biofortification of pea plants.  
COST Action FA 0905 - Mineral improved crop production for healthy food and feed: Third Annual Workshop. Lisszabon, Portugália, 2012.10.23-2012.10.26. p. 28.
12. **Ördög A**, Wodala B, Tari L, Horváth F.  
A H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> és a NO szerepe a bikarbonát indukálta sztómazáródásban *Arabidopsis thaliana* Col-0 és gpa 1-3 növényekben. A MAGYAR SZABADGYÖK-KUTATÓ TÁRSASÁG VII. KONFERENCIÁJA, Debrecen, 2013. augusztus 29-31.
13. **Ördög A**, Csiszár J, Gallé Á, Kolbert Zs, Pécsváradi A, Poór P, Székely Á, Szepesi Á, Wodala B, Tari I.  
Dél-Alföldi eredetű élelmiszerek makro- és mikroelem tartalmának összehasonlítása. A MAGYAR SZABADGYÖK-KUTATÓ TÁRSASÁG VII. KONFERENCIÁJA, Debrecen, 2013. augusztus 29-31.
14. **Ördög A**, Csiszár J, Erdei L, Gallé Á, Kolbert Zs, Pécsváradi A, Poór P, Székely Á, Szepesi Á, Wodala B, Tari I  
Characterization of Hungarian honeys from Csongrád County in terms of mineral content  
Food Science Conference 2013 – With research for the success of Darányi Program, Budapest, 2013.11.7-8.

# NYILATKOZATOK



SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM  
TERMÉSZETTUDOMÁNYI ÉS  
INFORMATIKAI KAR  
NÖVÉNYBIOLÓGIAI TANSZÉK  
SZEGED, 6726, Középfasor 52.  
Tel./Fax: (62) 544-307  
E-mail: [tari@bio.u-szeged.hu](mailto:tari@bio.u-szeged.hu)  
Tanszékvezető: Dr.Tari Irma

DEPARTMENT OF PLANT BIOLOGY  
FACULTY OF SCIENCE AND  
INFORMATICS  
UNIVERSITY OF SZEGED  
H-6726 SZEGED, Középfasor 52  
Phone/Fax: +36-62-544-307  
E-mail: [tari@bio.u-szeged.hu](mailto:tari@bio.u-szeged.hu)  
Head of Department: Dr.IrmaTari



## Nyilatkozat

Alulírottak kijelentjük, hogy az Ördög et al közleményben (Ördög A, Wodala B, Rózsavölgyi T, Tari I, Horváth F; Regulation of guard cell photosynthetic electron transport by nitric oxide, JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY 64 (5), pp. 1357-1366, 2013) megjelent és a jelölt által a Szegedi Tudományegyetemre benyújtott doktori (Ph.D.) értekezésében felhasznált tudományos eredmények eddig nem szerepeltek más Ph.D. értekezés tudományos eredményei között. Továbbá tudomásul vesszük, hogy a fenti tudományos eredmények a jövőben nem szerepelhetnek más Ph.D. értekezés eredményei között.

Ördög Attila (jelölt)

.....  
*Ördög Attila*

Wodala Barnabás (társszerző)

.....  
*Wodala Barnabás*

Rózsavölgyi Tamás (társszerző)

.....  
*Rózsavölgyi Tamás*

Tari Irma (társszerző)

.....  
*Tari Irma*

Horváth Ferenc (témavezető, társszerző)

.....  
*Horváth Ferenc*

Szeged, 2014. március 7.



SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM  
TERMÉSZETTUDOMÁNYI ÉS  
INFORMATIKAI KAR  
NÖVÉNYBIOLÓGIAI TANSZÉK  
SZEGED, 6726, Középfasor 52.  
Tel./Fax: (62) 544-307  
E-mail: [tari@bio.u-szeged.hu](mailto:tari@bio.u-szeged.hu)  
Tanszékvezető: Dr.Tari Irma

DEPARTMENT OF PLANT BIOLOGY  
FACULTY OF SCIENCE AND  
INFORMATICS  
UNIVERSITY OF SZEGED  
H-6726 SZEGED, Középfasor 52  
Phone/Fax: +36-62-544-307  
E-mail: [tari@bio.u-szeged.hu](mailto:tari@bio.u-szeged.hu)  
Head of Department: Dr.IrmaTari



### Társszerzői nyilatkozat

Alírással igazolom Ördög Attila hozzájárulását a Wodala et al., 2010-es tanulmány (Wodala B, Ördög A, Horváth F; The cost and risk of using sodium nitroprusside as a NO donor in chlorophyll fluorescence experiments; JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY 167:(13) pp. 1109-1111., 2010) létrehozásához. Kijelentem, hogy a jelöltnek meghatározó fontosságú szerepe volt a publikáció eredményeinek lemérésében és kiértékelésében egyaránt.

Nyilatkozom, hogy az adott tanulmányt nem fogom felhasználni Ph.D. fokozat megszerzéséhez, és hogy a jelöltön kívül más jelöltnek nem adok ki hasonló tartalmú nyilatkozatot.

Szeged, 2014. március 7.

Dr. Wodala Barnabás, Ph.D.