

Doktori (Ph.D.) értekezés tézisei

A szalicilsav előkezelés hatása a sóstressz akklimatizációra különös tekintettel
a glutation transzferázok szerepére paradicsom és lúdfű növényekben

Készítette:

Horváth Edit

Témavezető:

Dr. Csiszár Jolán

egyetemi docens

Biológia Doktori Iskola

Szegedi Tudományegyetem
Természettudományi és Informatikai Kar
Növénybiológiai Tanszék



Szeged

2015

BEVEZETÉS

A növényeket a környezetükben számos stresszhatás érheti, amelyeket biotikus és abiotikus stresszorok idézhetnek elő. A sóstressz egyike a legjelentősebb abiotikus stresszoroknak, amely a növények csaknem minden fiziológiai és biokémiai folyamatára hatással van, csökkenti a növekedést és a termés hozamot, felgyorsult fejlődést, szeneszcenciát és a növény pusztulását okozza. A termés hozam csökkenés visszaszorítására több megoldás is létezik, amelyek egyike a nemesítés során a stressztűrőbb fajták szelektálása. Ahhoz, hogy a nemesítés hatékonyabb legyen, a növények stressz ellenállóságának jobb megismerése nélkülözhetetlen, az akklimatizációban szerepet játszó folyamatok megértése és a stressztoleranciában fontos gének azonosítása szükséges. A növények stressztűrésének javítására a nemesítés mellett más módszereket is keresnek. A szalicilsav (SA) „priming” hatása már több mint 20 éve ismert és exogén alkalmazása ilyen alternatív megoldás lehet. A külsőleg alkalmazott SA sóstresszel szembeni ellenállóságot képes kiváltani, azonban bebizonyosodott, hogy ez a hatás függ a növények fejlődési stádiumától, a kezelés módjától és az alkalmazott koncentrációtól.

Korábbi kísérletekben már kimutatták, hogy az abszcizinsav (ABS) szintjének változása szerepet játszik a SA előkezelés sóstressz akklimatizációjára gyakorolt pozitív hatásában paradicsom (*Solanum lycopersicum*) növényekben. Ezért paradicsom növényekben megvizsgáltuk az ABS bioszintézishez kapcsolódó gének expresszióját és egyes enzimek aktivitását. Emellett munkánk során célul tűztük ki a széles koncentráció-tartományban és hosszútávú előkezelésben alkalmazott SA hatásainak vizsgálatát a genetikai modellként széleskörben alkalmazott lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) növényeken. A lúdfű modellnövényként lehetőséget kínál a folyamatok hátterének jobb megismerésére. Kísérleteinkhez kidolgoztunk egy hidropónikus rendszert és a másodlagosan alkalmazott sóstressz során vizsgáltuk a hosszú távú SA előkezelés hatását lúdfű növények növekedésére, ROS tartalmára és lipidperoxidációjára kifejtett hatását. Összehasonlítottuk az antioxidáns enzimek aktivitásában bekövetkező változásokat az előkezelés és a sóstressz során, a másodlagosan jelentkező oxidatív stressz káros hatásának kivédésében fontos glutation transzferáz (GST) enzimes család GST és glutation peroxidáz aktivitását és az egyes *AtGST* gének expressziójában bekövetkező változásokat. Kiválasztottunk két *AtGST* mutáns lúdfű vonalat (*Atgstf9* és *Atgstu19*), hogy egyetlen *GST* gén mutációjának hatását tanulmányozzuk rövidtávú SA- vagy NaCl kezelés

hatására. Továbbá paradicsomban is vizsgáltuk a GST aktivitásában és expressziójában megfigyelt változások alapján a GST enzimesaládot.

CÉLKITŰZÉSEK

A dolgozatban a következő kérdésekre kerestünk választ:

Arabidopsis thaliana L. növényen végzett hosszútávú kísérletekben:

1. Hogyan hatnak a különböző SA koncentrációk a lúdfű növények növekedésére és egyéb fiziológiai paramétereire? Hogyan befolyásolja a több hétig tartó előkezelés a később alkalmazott sóstresszre adott választ? Milyen változásokat idéz elő a SA az enzimatis antioxadánsok aktivitásában és milyen módon befolyásolja a sóstressz választ?
2. Melyek azok a SA koncentrációk, amelyek sikeresen indukálják a „priming”-ot a növényekben és milyen fiziológiai változásokkal hozható összefüggésbe a sikeresebb akklimatizáció?
3. Hogyan változnak a GST és GPOX aktivitások az előkezelések és a másodlagosan alkalmazott sóstressz hatására? Van-e összefüggés a növények GST aktivitásában mért változások és a kiválasztott GST gének expressziója között?

Arabidopsis thaliana L. GST mutáns növényeken végzett rövidtávú kísérletekben:

4. Kihatással van-e egyetlen GST mutációja a növények életképességére és GST aktivitására kontroll, NaCl- és SA kezelés során? Milyen fenotípusos változást idézhet elő egyetlen GST gén mutációja a magas só- és SA kezelése során?

Solanum lycopersicum Mill. L. cvar. Rio Fuego növényeken végzett kísérletekben:

5. Milyen változásokat idéz elő a SA „priming” a paradicsom növények GST és GPOX aktivitásában? Van-e összefüggés az aktivitásban mért különbségek és a GST gének kifejeződése között?

6. Az ABS szintjében megfigyelt változások magyarázhatóak-e az AO aktivitásának és az ABS bioszintézis gének kifejeződésének különbségeivel?
7. Milyen hasonlóság illetve különbség van a két vizsgált növényfaj esetében a SA előkezeléssel indukált „priming” jelenségben, sóstressz akklimatizációban?
8. Találunk-e összefüggést a vizsgált GST gének expressziójának változása és az 5' végi szabályozó régióban lévő *cis*-elemek között? Mennyire hasonlóak a vizsgált szabályozó elemek az ortológ szekvenciákban?

ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

Arabidopsis thaliana L. növényeken végzett hosszútávú vizsgálatokhoz 5 hetes növényeket kezeltünk hidropónikus körülmények között 10^{-9} - 10^{-5} M SA oldatokkal 2 héten keresztül, amit egy hét 100 mM NaCl kezelés követett. *Solanum lycopersicum* Mill. L. cvar. Rio Fuego esetében a szintén hidropónikus rendszerben nevelt 4 hetes növényeket 3 hétig kezeltük 10^{-7} és 10^{-4} M SA oldatokkal és ezt követően 1 héten keresztül 100 mM NaCl-dal egészítettük ki a tápoldatot.

Arabidopsis thaliana L. vad típusú és GST mutáns (*Atgst19* és *Atgstf9*) csíranövények esetében az ½ MS tápsót tartalmazó táptalajt egészítettük ki 10^{-5} M SA-val vagy 150 mM NaCl-dal és így vizsgáltuk a kezelések hatását 48 h ill. 2 hét elteltével.

Mértük a növények gyökér- és hajtáshosszát, valamint ezek tömegében a kezelések hatására bekövetkező változásokat. Az elemtartalom meghatározása induktív csatolású plazma tömegspektrométerrel (ICP-MS) történt. Az életképességet és a reaktív oxigénforma tartalmat fluoreszcens mikroszkópiával vizsgáltuk. A H₂O₂ és malondialdehid tartalom, az antioxidáns enzimaktivitások, köztük a szuperoxid dizmutáz, kataláz, gvajakol peroxidáz, glutation transzferáz, glutation peroxidáz és dehidroaszorbát redukáz aktivitások meghatározása spektrofotometriás módszerrel történt. Az aldehid oxidáz aktivitást poliakrilamid gélelektroforézissel vizsgáltuk.

A génszekvenciákat *in silico* azonosítottuk és a homológián alapuló törzsfát a ClustalW, MEGA5 és Dendroscope 3 programok segítségével készítettük. A promóteranalízist *in silico* a

gének start kodonja előtti 1,5 kbp szakaszon végeztük el a PlantCARE adatbázisban. A génexpressziós vizsgálatokhoz RNS-t izoláltunk TRI reagenssel és a Primer3 program segítségével tervezett primerpárok felhasználásával kvantitatív RT-PCR módszert alkalmaztunk.

A vizsgálati eredmények matematikai-statisztikai feldolgozását és kiértékelését a SigmaPlot 11.0 (Systat Software Inc, USA) szoftverrel végeztük.

EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE

Kísérleteink során a lúdfű és paradicsom növények SA előkezelést követő sóstressz akklimatizációban résztvevő egyes elemeit vizsgáltuk és a következő főbb megfigyeléseket tettük:

Arabidopsis thaliana L. növényen végzett hosszútávú kísérletekben:

1. A széles koncentráció tartományban alkalmazott SA (10^{-9} - 10^{-5} M) a szakirodalomnak megfelelően koncentrációfüggő módon hatottak a lúdfű növények hajtás- és gyökérnövekedésére. Minden SA koncentráció serkentette a hajtás növekedését, sóstressz során pedig a magasabb koncentrációjú, 10^{-6} és 10^{-5} M SA-val történő előkezelések bizonyultak leghatékonyabbnak a növekedésgátlás kivédésében. A SA kezelések befolyásolták a Na és K elemtartalmakat és elősegítették a később alkalmazott sóstressz esetén a K felvételét, gyökérben csökkentették a Na akkumulációt, levélben viszont a Na akkumulálódását serkentették. 10^{-6} és 10^{-5} M SA kezelés hatására nőtt a K/Na arány a gyökerekben, ami hozzájárulhatott a növekedés fenntartásához. Emellett a SA előkezelés csökkentette a H_2O_2 és MDA felhalmozódást lúdfűben. „Priming” hatása a 10^{-5} M SA koncentrációnak volt, amely segített megőrizni a növények növekedését sóstressz során, ami kulcsfontosságú szerepet tölt be a sikeresebb akklimatizációban.
2. Az antioxidáns enzimek működésével kapcsolatban megállapítható, hogy a KAT aktivitás gyökérben és levélben egyaránt csökkent, a SOD aktivitása a kontrollhoz

hasonló szintet mutatott, és a POD aktivitása gyökérben a 10^{-6} és 10^{-5} M SA kezelések hatására megemelkedett. A különböző SA koncentrációk eltérő módon hatottak a sóstresszre adott antioxidáns válaszra. A 10^{-6} és 10^{-5} M SA előkezelés sókezelés hatására még inkább megemelte a POD aktivitását gyökérben, levélben pedig nőtt a SOD aktivitása. Eredményeink arra utalnak, hogy a magasabb POD és/vagy SOD aktivitás a SA előkezelt növényekben hozzájárult a megemelkedett sóstressz akklimatizációhoz, főként a 10^{-6} és 10^{-5} M SA előkezelt lúdfű növényekben.

3. A SA előkezelések koncentrációfüggő módon megemelték a GST és GPOX aktivitást lúdfűben, és 10^{-5} M SA alkalmazása elősegítette sóstressz során a GST és GPOX aktivitások további emelkedését, ellentétben az előkezelés nélkül alkalmazott sókezelés hatásával, ahol a GPOX aktivitása csökkent. A további vizsgálatokra kiválasztott *AtGSTU19* és *AtGSTU24* gének transzkript szintjének emelkedése legalább részben eredményezhette a GST és GPOX aktivitásokban tapasztalt indukciót.

Arabidopsis thaliana L. GST mutáns növényeken végzett rövidtávú kísérletekben:

4. Az *Arabidopsis* inszerciós mutáns csíranövényeken alkalmazott sóstressz és SA kezelés során a GST aktivitásban és a gyökérnövekedésben megfigyelhető különbségek arra utalnak, hogy mindkét AtGST szerepet játszik a magas só- és SA koncentrációk által indukált folyamatokban. A gyökérnövekedésben mért csökkenés a mutánsokban az *AtGSTU19* és *AtGSTF9* izoenzimiek a sóstressz válaszban betöltött pozitív szerepére utalnak, feltehetően azért, hogy szabályozzák a detoxifikáló folyamatokat és ezzel a sejtek homeosztázisának fenntartását és végső soron a növények növekedését segítik elő.

Solanum lycopersicum Mill. L. cvar. Rio Fuego növényeken végzett kísérletekben:

5. A SA „priming” a paradicsom növényekben is megemelte a sóstressz után mért GST és GPOX aktivitást. Az *SIGSTF4* és *SLGSTU26* expressziója a levélben, az *SIGSTT2*, *SIGSTZ2* és *SIGSTL3* kifejeződése a gyökérben megemelkedett, így elképzelhető, hogy

ezen gének termékei hozzájárulhattak a magasabb GST és GPOX aktivitásokhoz és fontosak a megnövekedett stressztolerancia kialakításában.

6. Az ABS szintjében korábban megfigyelt változások részben magyarázhatóak az AO aktivitásában és az ABS bioszintézis gének kifejeződésében tapasztalt különbségekkel. Az előkezelések során a SA indukálta az ABS bioszintézis gének expresszióját, főként a gyökérben, azonban csak a 10^{-4} M SA koncentráció indukálta a hormon levélben történő akkumulációját (Szepesi és mtsai. 2009). A sóstressz után megfigyelhető ABS bioszintézis gének repressziója és az AO aktivitás gátlása a 10^{-4} M SA előkezelt mintákban nem akadályozta meg az ABS kontroll szint feletti tartását (Szepesi és mtsai. 2009). Ezek alapján feltételezzük, hogy a „priming” hatására az ABS lebontás is gátlódik. Azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a paradicsom növények SA-val kiváltott „priming”-ja összetett folyamat, ami az ABS akkumuláció szabályozásán túl más, SA- és ABS jelátvitel-függő folyamatokat is magába foglalhat.
7. Bár a két növényfaj növekedésére a „priming”-ot kiváltó SA előkezelés különbözően hatott (paradicsomban a 10^{-4} M csökkentette, lúdfüben a 10^{-5} M SA koncentráció fokozta), a sóstressz során mindkét fajra a nagyobb gyökér- és hajtáshossz volt jellemző, ami legalább részben a hasonló Na- és K elemtartalombeli változásoknak tudható be (a paradicsomban mért K és Na tartalmak Szepesi és mtsai. 2009-es cikkében szerepelnek). Az előkezelések a paradicsomban leírtakhoz (Gémes és mtsai. 2011) hasonlóan csökkentették a H_2O_2 és MDA akkumulációt lúdfüben is. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a SA-szabályozása alatt álló akklimatizáció a ROS- és peroxid detoxifikáló enzimek aktivitásának szabályozásán keresztül képes a sóstressz okozta oxidatív károsodás csökkentésére. Ebben a folyamatban az antioxidáns enzimek és a GST-k is fontos szerepet töltenek be paradicsomban (Tari és mtsai. 2015, Szepesi és mtsai. 2008) és lúdfüben egyaránt. Mindkét növényfajban megemelkedett a GST és GPOX enzimek aktivitása és specifikus mintázatot mutatott a *GST* gének transzkript szintje a „priming”-ot követő sóstressz után. Mindkét fajban azonosítottunk olyan *GST* géneket, amelyek indukciót mutattak „priming” során, így arra következtethetünk, hogy az enzimaktivitásokban mért változások egy része a kulcsfontosságú detoxifikáló enzimek génextpressziójának változásával magyarázhatók.

8. A *GST* gének 5' promóter régiójának cisz-ható elemeit vizsgálva megállapíthatjuk, hogy a génexpresszió komplex szabályozás alatt áll. Egyértelmű összefüggést bizonyos elemek előfordulása és az expresszió szabályozása között egyik növényfaj *GST* szekvenciái esetében sem találtunk. Az ortológ szekvenciák promóter régiójának szabályozó elemei nagyon eltérőek lehetnek, így a gének hasonlósága alapján nem lehet általános következtetéseket levonni a különböző növényfajokban megfigyelhető expressziós mintázat alakulására vonatkozóan.

Tudományos közlemények referált folyóiratokban

(A *-gal jelölt közlemények közvetlenül kapcsolódnak a PhD értekezéshez)

***Horváth E**, Csiszár J, Gallé Á, Poór P, Szepesi Á, Tari I (2015) Hardening with salicylic acid induces concentration-dependent changes in abscisic acid biosynthesis of tomato under salt stress. *Journal of Plant Physiology* 183: 54-63. **IF (2014): 2,557**

***Horváth E**, Bela K, Papdi Cs, Gallé Á, Szabados L, Tari I, Csiszár J (2015) The role of *Arabidopsis* glutathione transferase F9 gene under oxidative stress in seedlings. *Acta Biologica Hungarica* 66 (4). (accepted) **IF (2014): 0,589**

Tari I, Csiszár J, **Horváth E**, Poór P, Takács Z, Szepesi Á (2015) Alleviation of the adverse effect of salt stress in tomato by salicylic acid shows time- and organ-specific antioxidant response. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* (doi/10.1515/abcsb-2015-0008). **IF (2014): 0,662**

Bela K, **Horváth E**, Gallé Á, Szabados L, Tari I, Csiszár J (2015) Plant glutathione peroxidases: Emerging role of the antioxidant enzymes in plant development and stress responses. *Journal of Plant Physiology* 176: 192-201. **IF (2014): 2,557**

*Csiszár J, **Horváth E**, Váry Zs, Gallé Á, Bela K, Brunner Sz, Tari I (2014) Glutathione transferase supergene family in tomato: salt stress-regulated expression of representative genes from distinct GST classes in plants primed with salicylic acid. *Plant Physiology and Biochemistry* 78: 15-26. **IF: 2,756**

Csiszár J, Gallé Á, **Horváth E**, Dancsó P, Gombos M, Váry Zs, Erdei L, Györgyey J, Tari I (2012) Different peroxidase activities and expression of abiotic stress-related peroxidases in apical root segments of wheat genotypes with different drought stress tolerance under osmotic stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 52: 119-129. **IF: 2,775**

***Horváth E**, Gallé Á, Szepesi Á, Tari I, Csiszár J (2011) Changes in aldehyde oxidase activity and gene expression in *Solanum lycopersicum* L. shoots under salicylic acid pre-treatment and subsequent salt stress. *Acta Biologica Szegediensis* 55: 83-85.

Gémes K, Poór P, **Horváth E**, Kolbert Zs, Szopkó D, Szepesi Á, Tari I (2011) Cross-talk between salicylic acid and NaCl-generated reactive oxygen species and nitric oxide in tomato during acclimation to high salinity. *Physiologia Plantarum* 142: 179-192. **IF: 3,112**

*Csiszár J, Váry Zs, **Horváth E**, Gallé Á, Tari I (2011) Role of glutathione transferases in the improved acclimation to salt stress in salicylic acid-hardened tomato. *Acta Biologica Szegediensis* 55: 67-68.

Horváth E (2009) Protoplast isolation from *Solanum lycopersicum* L. leaf tissues and their response to short-term NaCl treatment. *Acta Biologica Szegediensis* 53: 83-86.

Szepesi Á, Csiszár J, Gémes K, **Horvath E**, Horvath F, Simon ML, Tari I (2009) Salicylic acid improves acclimation to salt stress by stimulating abscisic aldehyde oxidase activity and

abscisic acid accumulation, and increases Na⁺ content in leaves without toxicity symptoms in *Solanum lycopersicum* L. Journal of Plant Physiology 166: 914-925. **IF: 2,500**

Szepesi Á, Poór P, Gémes K, **Horváth E**, Tari I (2008) Influence of exogenous salicylic acid on antioxidant enzyme activities in the roots of salt stressed tomato plants. Acta Biologica Szegediensis 52: 199-200.

Összesített impakt faktor: 17,508

Horváth E, Brunner Sz, Bela K, Papdi Cs, Szabados L, Tari I, Csiszár J (2015) Exogenous salicylic acid-triggered changes in the glutathione transferases and peroxidases are key factors in the successful salt stress acclimation of *Arabidopsis thaliana*. Functional Plant Biology (benyújtva, IF (2014): 3,145)

Konferencia kiadványban megjelent absztraktok

Konferencia előadások

Csiszár J, Bela K, **Horváth E**, Gallé Á, Brunner Sz, Szabados L, Ayaydin F, Tari I (2015) Oxidative stress responses – The redox regulated aspect and molecular investigations. HUSRB/1203/221/173 "PLANTTRAIN" Joint development of higher education and training programmes in plant biology in support of knowledge-based society, Opening Conference. 2015.04.20-2015.04.21. Szeged, Magyarország. Book of Abstracts p. 10.

Tari I, Borbély P, Csiszár J, Gémes K, **Horváth E**, Kovács J, Poór P, Szepesi Á, Takács Z (2014) Sóstressz tolerancia fokozása szalicilsavval paradicsomban: az abszcizinsav szerepe. Paál Árpádtól a molekuláris növénybiológiáig: Tudományos ülés Paál Árpád születésének 125. és intézetigazgatói kinevezésének 85. évfordulója alkalmából. 2014.12.16. Budapest, Magyarország. p. 55 (ISBN:978-963-284-561-6)

Csiszár J, Brunner Sz, Bela K, **Horváth E**, Lehotai N, Feigl G, Papdi Cs, Perez I, Kovács H, Szabados L, Ayaydin F (2014) Redox homeostasis in plants - its significance, components and evaluation. 11th Congress of the Hungarian Society of Plant Biology. 2014.09.27-2014.09.29. Szeged, Magyarország. Book of Abstracts S1-07.

Horváth E, Kolbert Zs, Lehotai N, Feigl G, Tari I, Erdei L (2013) Role of reactive oxygen and nitrogen species in poplar plants during abiotic stresses. IPA OXIT Conference Oxidative stress tolerance in plants: from models to trees HUSRB/1002/214/036: 2013.11.14. Novi Sad, Szerbia. Book of Abstracts p. 6.

Horváth E, Brunner Sz, Bela K, Csenki D, Papdi Cs, Szabados L, Tari I, Csiszár J (2013) Hosszútávú szalicilsav kezelés hatásának vizsgálata lúdfű növényekben. A Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság VII. Konferenciája. 2013.08.29-2013.08.31. Debrecen, Magyarország. Program és Absztraktok p. 19.

Horváth E, Kolbert Zs, Lehotai N, Feigl G, Tari I, Erdei L (2012) Role of reactive oxygen- and nitrogen species in poplar plants during zinc, copper and polyethylene glycol treatments. HUSRB/1002/214/036 "OXIT" Characterization and oxidative stress tolerance in plants: from models to trees. Interim conference. 2012.11.20. Szeged, Magyarország. Programme and Abstracts p. 11.

Tari I, Gémes K, **Horváth E**, Poór P, Szepesi Á, Csiszár J (2011) Regulation of antioxidant defence systems and abscisic acid biosynthesis by salicylic acid in tomato roots. 10th International Conference on Reactive Oxygen and Nitrogen Species in Plants. 2011.07.05-2011.07.08. Budapest, Magyarország. p. 37.

Tari I, Gémes K, **Horváth E**, Poór P, Szepesi Á, Csiszár J (2011) A szalicilsav szerepe a paradicsom sóstressz rezisztenciájának fokozásában: interakció az abszcizinsav és az etilén jelátviteli folyamataiban. A Magyar Növénybiológiai Társaság X. Kongresszusa. 2011.08.31.- 2011.09.02. Szeged, Magyarország.

Csiszár J, Gallé Á, **Horváth E**, Dancsós P, Gombos M, Benyó D, Kolbert Zs, Secenji M, Györgyey J, Tari I, Erdei L (2010) Peroxidase activities and expression level during osmotic stress in roots of wheat genotypes differing in drought tolerance. ISIRR 2010 - 11th International Symposium "Interdisciplinary

Regional Research": Hungary-Romania-Serbia. 2010.10.13-2010.10.15. Szeged, Magyarország. p. 24. (ISBN:978-963-508-600-9)

Tari I, Csiszár J, Gallé Á, Guóth A, **Horváth E**, Poór P (2009) Az abszcizinsav szerepe vízpotenciált megtartó és vízpotenciál csökkenést toleráló búza genotípusok szárazságtűrési stratégiájában. Miniszimpózium a Debreceni Egyetem Növényteni Tanszéke megalakulásának 80. évfordulójára, 2009.11.13-2009.11.14. Debrecen, Magyarország.

Tari I, Csiszár J, Gémes K, **Horváth E**, Szepesi Á, Poór P, Sulyok Z (2008) A szalicilsav, mint allelopatikus anyag. IX. Magyar Növénybiológiai Kongresszus. 2008.07.7-2008.07.09. Szeged, Magyarország.

Konferencia poszterek

Bela K, **Horváth E**, Kovács H, Csiszár J (2015) Importance of *Arabidopsis thaliana* glutathione peroxidases under drought and heat stresses. VISCEA, Plant Abiotic Stress Tolerance III. 2015.06.29-2015.07.01. Bécs, Ausztria. Programme and Abstracts p. 57.

Csiszár J, **Horváth E**, Bela, K, Brunner Sz, Lehotai N, Feigl G, Papdi Cs, Perez I, Kovács H, Szabados L, Ayaydin F, Tari I (2015) Redox homeostasis in salt treated *Arabidopsis thaliana* primed with salicylic acid. VISCEA, Plant Abiotic Stress Tolerance III. 2015.06.29-2015.07.01. Bécs, Ausztria. Programme and Abstracts p. 55.

Horváth E, Bela K, Csomor G, Brunner Sz, Papdi Cs, Szabados L, Csiszár J (2015) Modulation of salt stress responses in *Arabidopsis thaliana* glutathione transferase mutants. VISCEA, Plant Abiotic Stress Tolerance III. 2015.06.29-2015.07.01. Bécs, Ausztria. Programme and Abstracts p. 41.

Horváth E, Bela K, Brunner Sz, Papdi Cs, Szabados L, Csiszár J (2014) Salt stress responses of *Arabidopsis* glutathione transferase mutants. 11th Congress of the Hungarian Society of Plant Biology. 2014.09.27-2014.09.29. Szeged, Magyarország. Book of Abstracts p. 43.

Bela K, **Horváth E**, Kovács H, Csiszár J (2014) Role of glutathione peroxidases in maintenance of redox homeostasis under drought and heat stresses in *Arabidopsis thaliana*. 11th Congress of the Hungarian Society of Plant Biology. 2014.09.27-2014.09.29. Szeged, Magyarország. Book of Abstracts p. 38.

Horváth E, Brunner Sz, Bela K, Csenki D, Papdi Cs, Szabados L, Tari I, Csiszár J (2013) The influence of salicylic acid pre-treatments on the salt stress response of *Arabidopsis thaliana*. Oxidative stress and cell death in plants: Mechanisms and implications. 2013.07.26-2013.07.28. Firenze, Olaszország. Programme and Abstract Book pp. 40-41.

Csiszár J, **Horváth E**, Váry Zs, Gallé Á, Szepesi Á, Brunner Sz, Tari I (2012) Role of glutathione transferases in the hardening effect of salicylic acid in tomato. VIPCA II. Plant Abiotic Stress Tolerance II. 2012.02.22-2012.02.25. Wien, Ausztria. Paper 91.

Horváth E, Váry Zs, Brunner Sz, Gallé Á, Gémes K, Tari I, Csiszár J (2012) Hardening effect of salicylic acid - role of glutathione transferases in the improved stress tolerance. The 10th International Ph.D. Student Conference on Experimental Plant Biology. 2012.09.03-2012.09.05. Brno, Csehország. Book of Abstract p. 99.

Csiszár J, Gallé Á, **Horváth E**, Dancsó P, Pintér B, Gombos M, Váry Zs, Erdei L, Györgyey J, Tari I (2011) Differences in growth, H₂O₂ production, peroxidase activity and peroxidase transcript amounts during osmotic stress in roots of two wheat genotypes. 1st Congress of Cereals Biotechnology and Breeding. 2011.05.24-2011.05.27. Szeged, Magyarország. Book of Abstracts pp. 73-74.

Csiszár J, Váry Zs, **Horváth E**, Gallé Á, Szepesi Á, Gémes K, Poór P, Tari I (2011) Enhanced expression and activities of some GST isoenzymes during salt stress and their putative role in the elimination of reactive oxygen species in salicylic acid-primed tomato. 10th International Conference on Reactive Oxygen and Nitrogen Species in Plants. 2011.07.05-2011.07.08. Budapest, Magyarország. p. 156.

Csiszár J, Váry Zs, **Horváth E**, Gallé Á, Gémes K, Tari I (2011) Role of glutathione transferases in the hardening effect of salicylic acid in tomato. 2nd International Training Course Alumni Conference: Multidisciplinary Approaches to Biological Problems. 2011.11.01-2011.11.03. Szeged, Magyarország. p. 9.

Horváth E, Gallé Á, Dancsó P, Benyó D, Györgyey J, Tari I, Csiszár J (2011) H₂O₂ content, peroxidase activities and expression of stress-related peroxidases and their possible relationship under

osmotic stress in two wheat genotypes differing in drought tolerance. 7th International Symposium: Structure and Function of Roots. 2011.09.05-2011.09.09. Nový Smokovec, Szlovákia. pp. 74-75.

Poór P, **Horváth E**, Gallé Á, Csizsár J, Tari I (2011) Salt stress- and salicylic acid-induced programmed cell death in tomato leaves. Experimental Plant Biology in 3P: Past, Present, Perspectives. 2011.09.06-2011.09.09. Wrocław, Lengyelország. p. 75.

Csizsár 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. Molecular Aspects of Plant Development Conference. 2010.02.23-2010.02.26. Wien, Ausztria. p. 45.

Horváth E, Gallé Á, Váry Zs, Szepesi Á, Csizsár J, Tari I (2010) Abscisic aldehyde oxidase activity and gene expression levels in salicylic acid pre-treatment and subsequent NaCl stress. ISIRR 2010 - 11th International Symposium "Interdisciplinary Regional Research": Hungary-Romania-Serbia. 2010.10.13-2010.10.15. Szeged, Magyarország. p. 93. (ISBN: 978-963-508-600-9)

Egyéb közlemények

Bela K, **Horváth E**, Kovács H, Brunner Sz, Csizsár J (2014) Investigation of the role of *Arabidopsis thaliana* glutathione peroxidases in drought, chilling and heat stress responses using insertion mutants. Tavaszí Szél 2014/Spring Wind 2014 Konferenciakötet V.. Konferencia helye, ideje: Debrecen, Magyarország, 2014.03.21-2014.03.23. (Doktoranduszok Országos Szövetsége, Biológiai és Kémiai Tudományok Osztálya) pp. 582-590. (ISBN:978-963-89560-9-5)

Bela K, Mainé Csizsár J, **Horváth E**, Brunner Sz, Zsigmond L (2013) Glutathion peroxidázok ozmotikus stresszválaszban betöltött szerepének tanulmányozása *Arabidopsis thaliana* inszerciós mutánsokkal. Tavaszí Szél, 2013: Spring wind, 2013. 659 p. Sopron, Magyarország, 2013.05.31-2013.06.02. Budapest: Doktoranduszok Országos Szövetsége, 2013. pp. 350-356. 1-2. kötet (ISBN: 978-963-89560-2-6)

Horváth E, Kolbert Zs, Lehotai N, Feigl G, Tari I, Erdei L (2013) Role of reactive oxygen and nitrogen species in poplar plants during abiotic stress. HUSRB/1002/214/036 "OXIT" Characterization and oxidative stress tolerance in plants. 2013.11.14 Novi Sad, Szerbia. Book of final report pp. 63-70.

Gallé Á, Csizsár J, Kolbert Zs, Szepesi Á, Benyó D, Krastinyté V, Kisielyté N, Durbecq A, **Horváth E**, Szabó-Hevér Á, Mesterházy Á, Tari I, Erdei L (2012) Investigation of oxidative stress responses in wheat flag leaves after inoculation with *Fusarium* species. HURO/0901/147/2.2.2 Szeged - Timisoara Axis for the Safe Food and Feed SZETISA1. 2012.05.15-2012.05.16. Szeged, Magyarország. Book of Final Report. pp. 78-91.

Szepesi Á, Gallé Á, Csizsár J, Brunner Sz, Benyó D, Feigl G, **Horváth E**, Szabó-Hevér Á, Mesterházy Á, Tari I, Erdei L (2012) Non-enzymatic antioxidant responses of wheat flag leaves after *Fusarium culmorum* and *F. graminearum* infections. HURO/0901/147/2.2.2 Szeged - Timisoara Axis for the Safe Food and Feed SZETISA1. 2012.05.15-2012.05.16. Szeged, Magyarország. Book of Final Report pp. 74-77.

