

Doktori (Ph.D.) értekezés tézisei

**Növényi glutation peroxidáz enzimek
vizsgálata lúdfűben**

Bela Krisztina

Témavezető:
Dr. Mainé Dr. Csiszár Jolán
egyetemi docens

BIOLÓGIA DOKTORI ISKOLA

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM
Természettudományi és Informatikai Kar
Növénybiológiai Tanszék



Szeged

2018

Bevezetés

A klímaváltozás során bekövetkezett hatások miatt a növényélettani kutatások terén kiemelt jelentősége lett a stresszélettani kutatásoknak. A szélsőséges időjárási események gyakoribbá válása súlyos veszteségeket okoz a mezőgazdasági termelésben. A növények folyamatosan ki vannak téve a környezet hatásainak, melyek egy részének jelentős változása káros lehet számukra, stresszorként jelentkezik, stresszfolyamatokat vált ki bennük. A környezeti stresszhatások következtében másodlagos stresszként oxidatív stressz is kialakul. Ennek során a reaktív oxigénformák (ROS) felhalmozódása által könnyen felborulhat a növények redukciós állapota, sérülhetnek a membránok, fehérjék és nukleinsavak, ezáltal károsodik növekedésük, fejlődésük. Hogy ezt elkerüljék, a növények az antioxidáns védelmi rendszer teljes arsenáljával vértetik fel magukat.

A növényi glutation peroxidáz-szerű enzimek (GPXL) az antioxidáns enzimek tagjai, melyek tioredoxin (vagy glutation) redukáló komponens segítségével képesek a H_2O_2 és szerves hidroperoxidok bontására vízzé, vagy a megfelelő alkoholokká. Leginkább az állati foszfolipid hidropoxid glutation peroxidázokhoz (PHGPX) hasonlítanak, azonban katalitikus helyükön azoktól eltérően nem szelenociszteint, hanem ciszteint tartalmaznak. A cisztein kémiai tulajdonságai miatt a szelenociszteint tartalmazó enzimekével összevetve aktivitásuk is alacsonyabb. Ez felveti a lehetőséget, hogy

esetleg az enzimatisz antioxiidans funkciójukon kívül más folyamatokban is szerepük lehet. *Arabidopsisban thaliana*-ban 8 izoenzimet azonosítottak, melyek különböző sejtorganellemben lokalizálódnak, megtalálhatóak a citoplazmában, sejtmagban, a plazmamembránhoz kötve, a mitokondriumban, kloroplasztiszban és az ER-ben is. A lúdfü az élettani kutatások gyakran használt modellnövénye, mivel genetikai háttere ismert, és számos mutáns áll rendelkezésre. Kísérleteink során T-DNS inszerciós mutáns növényeket (*Atgpxl1-8*) használtunk az AtGPXL fehérjék stresszválaszban betöltött szerepének vizsgálatához. Összehasonlítottuk a vad típusú (Col-0) és mutáns növények károsodását abiotikus stresszhatásra a H₂O₂ és malondialdehid (MDA) tartalmakon keresztül, valamint megvizsgáltuk a növényekben néhány, peroxid bontásban vagy detoxifikációban fontos antioxiidans enzim aktivitását, valamint nem-enzimatisz antioxiidans tartalmakat. Kiválasztott *Atgpxl* mutáns növényekben kifejeztetett redox érzékeny zöld fluorszcens fehérje (roGFP2) segítségével tanulmányoztuk egy-egy GPXL hiányának hatását a glutation redox potenciál (*E_{GSH}*) alakulására. A GPXL fehérjék biokémiai tulajdonságainak megismeréséhez heterológ rendszerben termeltetett, majd tisztított enzimeken végeztünk kísérleteket.

Célkitűzések

A glutation peroxidázokat már közel 60 éve vizsgálják állatokban, növényekben viszont számos kérdés megválaszolatlan még, hiszen

nagyon sok eltérés van a két csoport között. Több *AtGPXL* gén is aktiválódhat abiotikus stressz hatására, vagy hormon kezelésre. A promóter régiók *in silico* vizsgálatát követően több cisz-szabályozó elem is megtalálható esetükben, melyek abiotikus- vagy biotikus stresszválaszhoz kötődnek, vagy valamely hormonhoz kapcsolódnak. Mindezek ellenére a növényi glutation peroxidázok (GPXL-ek) szerepe a stressz válaszbán, jelátviteli folyamatokban, vagy a fejlődés szabályozásában még nem teljesen tisztázott. Munkánk során az *Arabidopsis*-ben található 8 GPXL vizsgálatát tűztük ki célul.

A dolgozatban a következő kérdésekre kerestük a választ:

- 1) Milyen redukáló ágenst és szubsztrátot részesítenek előnyben az egyes *AtGPXL* enzimek?
- 2) Milyen élettani folyamatok változnak meg az *Arabidopsis* növények hajtásában és gyökerében egy-egy *AtGPXL* hiányában, vagy csökkent transzkript szint hatására kontroll körülmények között?
- 3) Mi lehet az *AtGPXL*-ek szerepe a stresszválaszbán? Milyen változásokat figyelhetünk meg a vad típusú és *Atgpxl* mutáns növények élettani folyamataiban abiotikus stressz hatás alatt?
- 4) Hogyan változik a 8 *AtGPXL* transzkript szintje a hajtásban és gyökérben ozmotikus stressz hatására?

- 5) Lehet-e szerepük az AtGPXL-eknek a növények növekedésében és fejlődésében? Hogyan befolyásolhatják a redox állapotot? Részt vehetnek-e jelátviteli folyamatokban?

Anyagok és módszerek

Lúdfű (*Arabidopsis thaliana* L. Heynh, Columbia ökotípus) vad típusú (Col-0) és a glutation peroxidáz-szerű (*AtGPXL*) génekben T-DNS inszerciót tartalmazó mutáns növényeket (*Atgpxl1-8*) használtunk a kísérletek egy részénél. Az *Atgpxl2* és *Atgpxl3* mutáns gyökerek redox potenciáljának meghatározásához a növényeket redox érzékeny zöld fluoreszcens fehérjével (roGFP2-vel) transzformált, majd stabil konstrukciót tartalmazó Col-0 növényekkel kereszteztük. A növényeket abiotikus stresszhatásnak tettük ki különböző nevelési körülmények között (hidropónikusan, táptalajon, talajban), eltérő életkorban (5, 14 napos csíranövények és 6, 10 hetes kifejlett növények). Az abiotikus stresszt kiváltottuk különböző koncentrációjú NaCl, mannitol, polietilén glikol, illetve H₂O₂ kezelésekkel, ezen kívül alkalmaztunk alacsony- és magas hőmérsékleti stresszt, valamint szárazságstresszt.

Mértük a növények tömegét, rozettaátmérőjét és gyökérhosszát. Az életképességet és a reaktív oxigénformák szintjét fluoreszcens mikroszkópiával vizsgáltuk. A génexpressziós vizsgálatokhoz RNS-t izoláltunk LiCl-os módszerrel, majd cDNS írást követően a Primer3 program segítségével tervezett primerpárok felhasználásával

kvantitatív RT-PCR módszert alkalmaztunk. A H_2O_2 és malondialdehid tartalom, az antioxidáns enzimek (tioredoxin peroxidáz, glutation peroxidáz, glutation transzferáz, gvajakol peroxidáz, aszkorbát peroxidáz, kataláz) aktivitása és a nem enzimikus antioxidánsok mennyiségének meghatározása spektrofotometriás módszerrel történt. A fél-cella redox potenciált a meghatározott glutation tartalmakból számítottuk ki. Glutation függő redox potenciált kalkuláltunk roGFP2 fehérje segítségével, mely vizsgálatokat lézer pásztázó konfokális mikroszkópon végeztünk.

A GPXL enzimek biokémiai tulajdonságainak vizsgálatához *Escherichia coli* BL21/Origami baktériumokban termeltettük a rekombináns fehérjéket, melyeket a kivonás után His-Trap oszlopon tisztítottunk. Az aktivitásmérések, valamint a tisztított roGFP2 oxidációjának detektálása „plate reader” spektrofotométeren történt.

A korrelációs analíziseket R program segítségével, az eredmények matematikai-statisztikai feldolgozását és kiértékelését a SigmaPlot11.0 szoftverrel végeztük.

Eredmények összefoglalása

Kísérleteink során az AtGPXL fehérjék biokémiai tulajdonságainak megismeréséhez heterológ rendszerben termeltetett, majd tisztított enzimeken végeztünk kísérleteket, vizsgáltuk a különböző peroxidok lebontását néhány kiválasztott redukáló szubsztrát jelenlétében. Ezen kívül rekombináns roGFP2 segítségével vizsgáltuk az AtGPXL

fehérjék jelátadó képességét. Kísérleteink során összehasonlítottuk az eltérő körülmények között nevelt különböző korú vad típusú (Col-0) és mutáns növények abiotikus stresszválaszát. A továbbiakban pedig kiválasztott *Atgpxl* mutáns növényekben kifejeztetett roGFP2 redox szenzor segítségével tanulmányoztuk az egy-egy GPXL hiányának hatását a glutation redox potenciál (E_{GSH}) alakulására. Eredményeink alapján az alábbi megállapításokat tettük:

1. A rekombináns AtGPXL2, AtGPXL3 és AtGPXL8 enzimek mindegyike képes a H_2O_2 , valamint a szerves hidroperoxidok lebontására *in vitro* körülmények között. Mindhárom kiválasztott rekombináns enzim előnyben részesíti a TRX redukáló szubsztrátot a GSH-val szemben, ráadásul a TRX-ok között is különbséget tesznek, a TRXh2 és TRXh3 redukáló komponenssel magasabb, míg a TRXh9-el jóval alacsonyabb peroxidáz aktivitást detektáltunk. Az AtGPXL8 enzimkinetikai paramétereinek (K_M , v_{max}) meghatározása a már publikált eredményekhez hasonló értékeket eredményezett.
2. Kontroll körülmények között a különböző életkorban vizsgált mutáns növények H_2O_2 , vagy MDA tartalma gyakran magasabb volt a vad típusban meghatározottnál. A hidropónikusan nevelt *Atgpxl5*, -6, -7 és -8 mutáns növényekben megemelkedett H_2O_2 , az *Atgpxl2* mutánsban pedig megemelkedett MDA tartalmakat detektáltunk. Megváltozott az antioxidáns rendszer aktivitása, a mutánsok

hajtásában a TPOX aktivitás lecsökkent, míg az APX megemelkedett, gyökérükben pedig a nem-enzimatis antioxiidánsok mennyisége volt több. A növények feltehetően ezzel kompenzálják egy-egy AtGPXL hiányát.

3. Abiotikus stresszkezelések hatását többféle nevelési rendszerben, különböző életkorban vizsgálva azt tapasztaltuk, hogy egyes mutáns növények érzékenyebbek voltak a vad típushoz képest. Az *Atgpx12* mutáns H₂O₂ tartalma jelentősen megemelkedett ozmotikus stressz hatására, az *Atgpx13* csíranövények hajtásában pedig só- és ozmotikus stressz is a Col-0-hoz képest nagyobb mértékű össz ROS szint emelkedést okozott. Hidropónikusan nevelt mutáns növények általában a nem-enzimatis antioxiidáns tartalom mennyiségének növelésével igyekeztek kompenzálni az ozmotikus stresszt. A hajtások, illetve gyökerek eltérő stresszválaszára a korrelációs analíziseink is rávilágítanak.
4. Az *AtGPXL* gének expressziója stressz- és szervspecifikusan változott meg só- és ozmotikus stressz hatására. 100 mM NaCl kezelés a hajtásban főleg az *AtGPXL6* és -8, gyökérben viszont az *AtGPXL1*, -3 és -8 indukcióját okozta. Ettől eltérően az izoozmotikus PEG kezelés hatására a hajtásokban az *AtGPXL4* és -8, míg a gyökerekben pedig az *AtGPXL1* és -4 aktiválódtak. Ezen eredmények arra utalnak, hogy az adott

AtGPXL-eknek specifikus szerepük lehet az ozmotikus stresszválaszban.

5. Kísérleteinkben a mutáns növényekben gyakran megváltozott a glutation tartalmából számított E_{hc} érték, ami utal a redox állapot meghatározásában játszott szerepükre. Más megközelítéssel, roGFP2 szenzor fehérje segítségével is megvizsgálva, az *Atgpx12* és *Atgpx13* mutáns gyökerek egyes zónáiban eltértek az E_{GSH} értékek a vad típusétól, általában a gyökércsúcsok állapota oxidáltabb volt. A kapott eredmény megerősíti funkciójukat a redox állapot szabályozásában, amelyen keresztül a növekedést, fejlődést is befolyásolhatják. Ráadásul a rekombináns GPXL fehérjék roGFP2 oxidációs vizsgálata során arra is fény derült, hogy képesek az oxidációs jel továbbítására *in vitro*, így *in vivo* akár más fehérjékkel való kölcsönhatás révén is részt vehetnek jelátviteli folyamatokban.

Köszönetnyilvánítás

Munkánkat egy befejezett, és egy jelenleg is futó OTKA-program (OTKA K 105956 és NKFI-6 K 125265) anyagilag fedezte. A jelölt tanulmányait a Szegedi Tudományegyetem Biológia Doktori Iskolája állami ösztöndíjjal finanszírozta, módszerek elsajátításához a külföldi utazást a Campus Hungary pályázata támogatta.

A doktori eljárást alapját képező 2db közlemény

- Bela K**, Riyazuddin R, Horváth E, Hurton Á, Gallé Á, Takács Z, Zsigmond L, Szabados L, Tari I, Csiszár J (2018) Comprehensive analysis of antioxidant mechanisms in *Arabidopsis* glutathione peroxidase-like mutants under salt- and osmotic stress reveals organ-specific significance of the AtGPXL's activities. *Environmental and Experimental Botany*, 150: 127-140. **IF: 4,369 (2017)**
- 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*, 42(12): 1129-1140. **IF: 2,491**

Referált folyóiratban megjelent közlemények

- Bela K**, Riyazuddin R, Horváth E, Hurton Á, Gallé Á, Takács Z, Zsigmond L, Szabados L, Tari I, Csiszár J (2018) Comprehensive analysis of antioxidant mechanisms in *Arabidopsis* glutathione peroxidase-like mutants under salt- and osmotic stress reveals organ-specific significance of the AtGPXL's activities. *Environmental and Experimental Botany*, 150: 127-140. **IF: 4,369 (2017)**
- 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: 3,121**
- Attacha S, Solbach D, **Bela K**, Moseler A, Wagner S, Schwarzländer M, Aller I, Müller SJ, Meyer AJ (2017) Glutathione peroxidase-like enzymes cover five distinct cell compartments and membrane-surfaces in *Arabidopsis thaliana*: Subcellular localization of GPXLs in *Arabidopsis*. *Plant Cell and Environment*, 40: 1281-1295. **IF: 6,173**
- 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: 2,971**
- 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*, 42(12): 1129-1140. **IF: 2,491**

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: 406-418.

IF: 0,605

Csiszár J, Horvát 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

Összesített IF: 22,486

Egyéb szakmai anyagok

Könyvfejezetek

Bela K, Bangash SAK, Csiszár J (2017) Plant Glutathione Peroxidases:
Structural and Functional Characterization, Their Roles in Plant
Development. In: Anwar HM, Mostofa MG, Vivancos PD, Burritt DJ,
Fujita M, Tran LSP (szerk.) Glutathione in Plant Growth, Development,
and Stress Tolerance. Cham (Svájc): Springer International Publishing,
pp. 99-111.

Bela K, Bangash SAK, Riyazuddin R, Csiszár J (2017) Plant Glutathione
Peroxidases: Antioxidant Enzymes in Plant Stress Responses and
Tolerance. In: Anwar HM, Mostofa MG, Vivancos PD, Burritt DJ, Fujita
M, Tran LSP (szerk.) Glutathione in Plant Growth, Development, and
Stress Tolerance. Cham (Svájc): Springer International Publishing,
pp. 113-126.

Csiszár J, Horváth E, **Bela K**, Gallé Á (2016) Glutathione-Related Enzyme
System: Glutathione Reductase (GR), Glutathione Transferases (GSTs)
and Glutathione Peroxidases (GPXs). In: Gupta DK, Palma JM, Corpas
FJ (szerk.) Redox State as a Central Regulator of Plant-Cell Stress
Responses. Cham (Svájc): Springer International Publishing, pp. 137-
158.

Konferencia közlemények

Csiszár J, **Bela K**, Horváth E, Hurton Á, Ködmön P, Csomor G, Ayaydin F
(2016) A redox állapot jelentősége és vizsgálata növényekben. In: Rajnai
Z, Fregán B, Marosné Kuna Zs (szerk.) Tanulmánykötet a 7. BBK
előadásából, pp. 130-137.

Bela K, Horváth E, Kovács H, Brunner Sz, Csiszár J (2014) Investigation of
the role of *Arabidopsis thaliana* glutathione peroxidases in drought,

chilling and heat stress responses using insertion mutants. In: Csiszár I, Kőmíves PM (szerk.) Tavasz Szél 2014 / Spring Wind 2014 V. kötet, pp. 582-590.

Bela K, Mainé Csiszár J, Horváth E, Brunner Sz, Zsigmond L (2013) Glutathion peroxidázok ozmotikus stresszválaszban betöltött szerepének tanulmányozása *Arabidopsis thaliana* inszerciós mutánsokkal. In: Keresztes G (szerk.) Tavasz Szél, 2013: Spring Wind 2013 1-2. kötet, pp. 350-356.

Konferencia előadások

Csiszár J, **Bela K**, Riyazuddin, Horváth E, Hurton Á, Zsigmond L, Gallé Á (2017) A növényi glutathion peroxidázok: miért fontosak? A Magyar Növénybiológiai Társaság XII. Kongresszusa. 30. August – 1. September 2017, Szeged, Hungary.

Bela K, Horváth E, Hurton Á, Riyazuddin, Csiszár J (2016) Studies on *Arabidopsis thaliana* glutathione peroxidases. Closing Conference of the Hungary-Serbia IPA Cross-border Co-operation Programme “Joint development of higher education and training programmes in plant biology in support of knowledge-based society” (PLANTTRAIN, ID: HUSBR/1203/221/173). 23-24. May 2016, Novi Sad, Serbia.

Csiszár J, Zsigmond L, Horváth E, Hurton Á, **Bela K**, Rigó G, Szabados L (2016) Introduction of AtPPR40 gene into tomato using Agrobacterium transformation system. Closing Conference of the Hungary-Serbia IPA Cross-border Co-operation Programme “Joint development of higher education and training programmes in plant biology in support of knowledge-based society” (PLANTTRAIN, ID: HUSBR/1203/221/173). 23-24. May 2016, Novi Sad, Serbia.

Horváth E, **Bela K**, Ködmön P, Csomor G, Papdi, Cs, Szabados L, Csiszár J (2016) Role of *Arabidopsis thaliana* glutathione transferases in salt- and osmotic stress responses. Closing Conference of the Hungary-Serbia IPA Cross-border Co-operation Programme “Joint development of higher education and training programmes in plant biology in support of knowledge-based society” (PLANTTRAIN, ID: HUSBR/1203/221/173). 23-24. May 2016, Novi Sad, Serbia.

Bela K (2016) The role of the plant glutathione peroxidases. Conference of the Doctoral School in Biology, 16-17. May 2016, Szeged, Hungary.

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. Opening Conference of the Hungary-Serbia IPA Cross-border Co-operation Programme “Joint development of higher education and training programmes in plant biology in support of

- knowledge-based society” (PLANTTRAIN, ID: HUSBR/1203/221/173). 20-21. April, 2015, Szeged, Hungary.
- Bela K**, Horváth E, Attacha S, Bangash SAK, Kovács H, Csiszár J (2015) Növényi glutation peroxidázok lúdfüben. Magyar Növénybiológiai Társaság, Fialat Növénybiológusok előadássorozata, 06. February 2015, Pécs, Hungary.
- 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, 27-29. August 2014, Szeged, Hungary.
- Bela K**, Horváth E, Kovács H, Brunner Sz, Csiszár J (2014) Investigation of the role of *Arabidopsis thaliana* glutathione peroxidases in drought, chilling and heat stress responses using insertion mutants. Tavasz Szél Konferencia 21-23. March 2014, Debrecen, Hungary.
- Horváth E, Brunner Sz, **Bela K**, Csenki D, Papdi Cs, Szabados L, Tari I, Csiszár J (2013) Hosszútávú szalicilsav kezelés hatásának vizsgálata lúdfü növényekben. A Magyar Szabadgyök-Kutató Társaság VII. Konferenciája, 29-31. August 2013, Debrecen, Hungary.
- Bela K**, Mainé Csiszár J, Horváth E, Brunner Sz, Zsigmond L (2013) Glutation peroxidázok ozmotikus stresszválaszban betöltött szerepének tanulmányozása *Arabidopsis thaliana* inszerciós mutánsokkal. Tavasz Szél Konferencia 31. May – 02. June 2013, Sopron, Hungary.

Konferencia poszterek

- Horváth E, Gallé Á, **Bela K**, Hurton Á, Holinka B, Riyazuddin, Csiszár J (2017) Can the mutation of *AtGSTU24* gene modify salt stress response? A Magyar Növénybiológiai Társaság XII. Kongresszusa. 30. August – 1. September 2017, Szeged, Hungary.
- Riyazuddin, **Bela K**, Horváth E, Hurton Á, Gallé Á, Hajnal ÁB, Csiszár J (2017) Role of *Arabidopsis* glutathione peroxidase-like 4 (GPXL4) enzyme in roots under salt stress. A Magyar Növénybiológiai Társaság XII. Kongresszusa. 30. August – 1. September 2017, Szeged, Hungary.
- Bela K**, Horváth E, Hurton Á, Riyazuddin, Takács Z, Bangash SAK, Csiszár J (2017) Investigation of *Arabidopsis thaliana* glutathione peroxidase-like enzymes. New Phytologist - next generation scientists, 24-26. July 2017, Norwich, United Kingdom.
- Bela K**, Horváth E, Hurton Á, Riyazuddin, Bangash SAK, Ayaydin F, Csiszár J (2016) Detection of the *in vivo* redox state in *Atgpx3* mutant plants using redox sensitive GFP2. FIBOK 2016, 21-22. March 2016, Gödöllő, Hungary.

- Hurton Á, Mándity Gy, Zsigmond L, Horváth E, **Bela K**, Derdák J, Rigó G, Csiszár J (2016) Introducing the *AtPPR40* gene into tomato and optimization of methods for regeneration of transformants. FIBOK 2016, 21-22. March 2016, Gödöllő, Hungary.
- Attacha S, **Bela K**, Moseler A, Aller I, Meyer AJ (2015) Subcellular localization of glutathione peroxidase-like enzymes in *Arabidopsis thaliana*. Botanikertagung 2015, 30. August – 03. September 2015, Munich, Germany.
- Bela K**, Horváth E, Kovács H, Csiszár J (2015) Importance of *Arabidopsis thaliana* glutathione peroxidases under drought and heat stresses. International Conference „Plant Abiotic Stress Tolerance III”, 29. June – 1. July 2015, Vienna, Austria.
- 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. International Conference „Plant Abiotic Stress Tolerance III”, 29. June – 1. July 2015, Vienna, Austria.
- Horváth E, **Bela K**, Brunner Sz, Papdi Cs, Szabados L, Csiszár J (2015) Modulation of salt stress responses in *Arabidopsis* glutathione transferase mutants. International Conference „Plant Abiotic Stress Tolerance III”, 29. June – 1. July 2015, Vienna, Austria.
- Takács Z, Poór P, **Bela K**, Szepesi Á, Tari I (2015) Comparison of exogenous salicylic acid-induced polyamine catabolism in the presence of light or in darkness in tomato leaf. 12th International Conference on Reactive Oxygen and Nitrogen Species in Plants: from model systems to field, 24-26. June 2015, Palazzo della Gran Guardia, Verona, Italy.
- 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, 27-29. August 2014, Szeged, Hungary.
- 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, 27-29. August 2014, Szeged, Hungary.
- 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; 26-28 June 2013, Florence, Italy.

Nyilatkozat

Mint az alábbi közlemények felelős-, illetve első szerzője igazolom, hogy Bela Krisztina Ph.D. jelölt jelentős mértékben hozzájárult az alábbi tudományos publikáció létrehozásához, és tézisében közölt eredményeit más Ph.D. értekezésben nem használjuk fel.

Bela K, Riyazuddin R, Horváth E, Hurton Á, Gallé Á, Takács Z, Zsigmond L, Szabados L, Tari I, Csiszár J (2018) Comprehensive analysis of antioxidant mechanisms in Arabidopsis glutathione peroxidase-like mutants under salt- and osmotic stress reveals organ-specific significance of the AtGPXL's activities. *Environmental and Experimental Botany*, 150: 127-140.

Szeged, 2018. június 14.

Dr. Mainé Dr. Csiszár Jolán
egyetemi docens
SZTE-TTIK Növénybiológiai Tanszék

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*, 42(12): 1129-1140.

Szeged, 2018. június 14.

Horváth Edit
tudományos munkatárs
MTA-SZBK Növénybiológiai Intézet

Dr. Mainé Dr. Csiszár Jolán
egyetemi docens
SZTE-TTIK Növénybiológiai Tanszék