

**AKADÉMIAI DOKTORI ÉRTEKEZÉS
TÉZISEK**

**A szalicilsav által szabályozott növényi védekezési válaszok
és az intracelluláris oxidatív stressz vizsgálata**

Poór Péter

**Növénybiológiai Tanszék
Szegedi Tudományegyetem**

2025

1. Bevezetés

A klímaváltozás, valamint a szélsőséges időjárási jelenségek gyakoribbá válása egyre jobban veszélyezteti a növénytermesztést, ami számos kihívás elé állítja a gazdáktól a növénynemesítőkön és agrárszakembereken át a kutatókat is. E környezeti hatások kapcsán megváltozik/megváltozhat a növényeket körülvevő mikróbák összetétele, mely hatással lehet a növények mindennapi életére, növekedésére, fejlődésére és védekezési válaszáira egyaránt. Ezek mellett, ezekkel szoros kapcsolatban jelenik meg a minél ellenállóbb, minél nagyobb hasznot hozó fajták szelektálásának és nemesítésének igénye is. Összességében tehát a környezet-mikrobiális kapcsolat-növény hármasság alapos és mély ismerete és (alap)kutatása szükségsszerű, hogy minél jobban leírjuk és megértsük az egyes biológiai folyamatokat, melyek a változások, válaszok hátterében állnak, így biztosítva lehetőséget a tudományos ismeretek gyakorlati szempontú felhasználására is. Minél mélyebb a tudásunk egy-egy jelenség kapcsán, annál hatékonyabb és célzottabb lehet az esetlegesen szükséges beavatkozás például a növények védekezésének fokozása érdekében.

A növények védekezését számos külső és belső tényező befolyásolja, azonban a gyors és hosszabb távú növényi válaszok és stratégiák fő szabályozói a növényi hormonok és a közöttük kialakuló kölcsönhatások. Ezek közül a növényi védekezésben szerepet játszó egyik fő molekula a szalicilsav (SA), melyről csupán az utóbbi 30 évben nőtt meg szignifikánsan az ismeretünk. Ma már tudjuk, hogy az eltérő növényfajok és fajták alap SA szintje más és más lehet, mely jelentősen befolyásolhatja az adott faj/fajta védekezési válaszait. Ismerjük az SA jelátvitelét és receptorát, melynek koncentrációfüggő működésével kapcsolatosan még több kérdés tisztázatlan maradt. Emellett ismerjük, hogy már 10-15 percen belül jelentős változásokat indukál az SA sejtszinten, a több óra/nap alatt kifejtett szervezetszintű hatása mellett. Jelen dolgozat is ezekhez a vizsgálatokhoz kapcsolódik, és azt elemzi, hogy a napszak és a fény jelenléte/hiánya hogyan befolyásolja az SA növényi védekezési válaszok kialakításában játszott szerepét. Ugyanakkor a gyors növényi védekezési válaszok generálásában egy-egy sejtorganelumnak és a rá gyakorolt hormonhatásnak, valamint a sejtorganelumok interakciójának kulcsszerepe lehet. A dolgozatban az SA jelátvivő és effektor molekuláiként is funkcionáló reaktív oxigénformák (ROS) különböző sejtorganelumokban (citoplazma, kloroplasztisz, mitokondrium, endoplazmatikus retikulumban) történő keletkezésére, valamint azok metabolizmusára gyakorolt hatása kapcsán végzett kutatásokat foglalom össze és mutatom be.

2. Célkitűzések

1. **Befolyásolja-e a napszak és a sötét az SA által indukált jelátvitelt a növények lokális és szisztémikus védekezési válaszai során gombaelicitor kitozán (CHT) alkalmazása esetén?**
 - Hogyan befolyásolja a sötétség az SA által indukált jelátvitelt és a növények lokális és szisztémikus védekezési válaszait paradicsom növények leveleiben?
 - Milyen szerepet játszik ebben a ROS és hogyan változik a ROS produkció az eltérő környezeti körülmények hatására?
 - Kialakul-e UPR a CHT kezelést követően és ezt befolyásolja-e a fény jelenléte vagy hiánya?
2. **Hogyan hatnak a különböző koncentrációjú SA kezelések a ROS metabolizmusára fényen és sötétben?**
 - Befolyásolja-e az SA akkumulációját a paradicsom növények leveleiben a fény hiánya?
 - Hogyan hat az SA a két eltérő környezeti körülmény mellett a levelek életképességére és a lipidperoxidációra?
 - Hogyan befolyásolják az SA kezelések a koncentráció és az idő függvényében a ROS produkciót a normál fotoperióduson fényen és sötétben?
 - Hogyan változik a különböző SA koncentrációjú kezelések hatására a ROS metabolizmusában részt vevő főbb enzimek aktivitása és az őket kódoló paradicsom gének kifejeződése fényen és a sötétben?
3. **Hogyan hatnak a különböző koncentrációjú SA kezelések a fotoszintetikus aktivitásra és a kloroplasztiszokra fényen és sötétben?**
 - Hogyan változnak a főbb fotoszintetikus paraméterek a különböző koncentrációjú SA kezeléseket követően a paradicsom növények leveleiben fényen és sötétben?
 - Hogyan hatnak a különböző SA kezelések a kloroplasztiszok szerkezetére az eltérő környezeti körülmények hatására?
 - Hogyan befolyásolják a különböző koncentrációjú SA kezelések a szénhidrátok akkumulációját fényen és a sötétben?
4. **Hogyan változik a HXK-k aktivitása a napszak során és mi a szerepük az SA-indukálta mitokondriális ROS produkcióban?**
 - Hogyan változik a paradicsom növények eltérő korú leveleiben a nap során a HXK-k aktivitása és az őket kódoló gének kifejeződése?

- Hogyan hatnak a különböző koncentrációjú SA kezelések a HXK-k aktivitásra és az őket kódoló gének kifejeződésére?
- Hogyan hatnak a különböző koncentrációjú SA kezelések a mitokondriumok szerkezetére és a mitokondriális cyt c szintre?
- A letális koncentrációjú SA kezelés hatására változó mtHXK aktivitás hogyan befolyásolhatja a mitokondriális ROS produkciót?

5. Hogyan befolyásolja a ROS metabolizmust az SA az ER stressz során?

- Milyen szerepe van az SA-nak és hogyan befolyásolhatja a ROS produkciót az ER stressz során paradicsom növények leveleiben?
- Hogyan szabályozhatja az SA a glutation szinteket és a glutation metabolizmusában szerepet játszó enzimeket, valamint az őket kódoló főbb paradicsom géneket az ER stressz során?
- Hogyan befolyásolja az ER stressz a kloroplasztikus ROS produkciót?
- Hogyan hat az ER stressz a fotoszintetikus aktivitásra és ebben milyen szerepet játszhat az SA?

3. Anyagok és módszerek

3.1. Növénynevelési körülmények

Kísérleteinkhez *Solanum lycopersicum* L. (cv. Ailsa Craig, Moneymaker, Castlemart) vad típusú (VT), SA hidroxilázt túltermelő (*NahG*), JA inszenzitív *jai1* (*jasmonic acid-insensitive 1*) és ET receptor mutáns *Never ripe* (*Nr*) paradicsom növényeket használtunk fel. A paradicsom növények magjainak csíráztatása 3 napon keresztül, sötétben, 26°C-on történt desztillált vízzel benedvesített szűrőpapíron, Petri-csészében. A csírázást követően a növényeket kettő hetes korukig perlitben, majd 8 hetes korukig (virágzás előtti fázis) hidropónikus kultúrában neveltük. A tápoldat cseréjét heti három alkalommal végeztük. A növények kontrollált körülmények között nőttek, 12/12 órás nappali/éjszakai fotoperiódusban (6:00-18:00 fényszakasz, 18:00-6:00 sötétszakasz), 200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fényintenzitás alatt, 24/22°C nappali/éjszakai hőmérsékleten, és 55-60%-os relatív páratartalom mellett (Poór és mtsai. 2011). A kísérleteket minden esetben legalább három alkalommal ismételtük.

3.2. Alkalmazott kezelések

3.2.1. A kitozán (CHT) kezelések

A CHT kezelőoldat készítéséhez törzsoldatként alacsony molekulatömegű CHT-t (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA) használtunk fel 100 mM nátrium-acetát pufferben (pH 3,6) feloldva, 10 mg ml⁻¹ végkoncentrációban (Shepherd és mtsai. 1997). Ebből a törzsoldatból inkubációs puffer segítségével [10 mM KCl, 5 mM 2-(N-morfolino)-etánszulfonsav (MES), pH 6,15] hígítottunk 1 mM nátrium-acetát és 100 $\mu\text{g ml}^{-1}$ CHT végkoncentrációjú kezelőoldatot. Kontroll kezelésként a CHT nélküli, 1 mM nátrium-acetát tartalmú inkubációs puffert alkalmaztuk (Ördög és mtsai. 2011). A vizsgálatok során a szakirodalom tükrében az alábbi időpontokban kapták a növények a gomba elicitor CHT kezelést: a fényperiódus végén, késő délután (17:00), a sötét periódus elején, este (21:00), a sötét periódus végén, hajnalban (4:00), valamint a fényperiódus elején, reggel (8:00). A kezeléseket követően a védekezési válaszok lokális és szisztémikus detektálása szintén különböző időpontokban (5:00; 9:00; 15:00) történt. A fény növényi védekezési válaszokra gyakorolt közvetlen hatásának vizsgálatához a reggel (8:00) végzett CHT kezeléseket követően párhuzamosan tartottunk növényeket fényben és sötétben, az egy órával későbbi mintavételig (9:00). A lokális védekezési válaszok mellett az egész növényre kiterjedő, szisztémikus válaszokat a CHT-kezelt levélemelethez képest feljebb elhelyezkedő, a hajtásúcstól számított 5. levélemeleten detektáltuk.

3.2.2. Az SA és a hormonkezelések

A paradicsom növények az SA és a hormonkezeléseket a tápoldattal együtt kapták. A korábbi eredményeink alapján (Poór és mtsai. 2011; 2013), szubletális 0,1 mM és letális 1 mM SA koncentrációkkal 24 órán át kezeltük a növényeket. Az ER stressz és UPR vizsgálata során a JA kezeléseket 1 és 10 μ M koncentrációkban alkalmaztuk hat órán keresztül, míg az ET prekursor 1-aminociklopropán-1-karbonsav (ACC) kezeléseket 0,1 és 1 mM koncentrációkban, 24 órán át (Borbély és mtsai. 2019). A mérésekhez az intakt paradicsom növények teljesen kifejlett leveleit használtuk fel. A kezelések reggel 9 órakor, 3 órával a fényperiódus kezdete után történtek.

3.2.3. Az ER stressz indukciója és az UPR modulálása

Az ER stressz és UPR vizsgálata során a paradicsom növényeket az ER stresszt indukáló, 0,5 μ g ml⁻¹ tunikamicin (Tm) kezelésnek tettük ki a tápoldaton keresztül alkalmazva, 24 órán át. Az ER stressz és UPR modulálásához a növényeket 1 mM 4-fenilvajsav (PBA) kémiai chaperon kezeléseknél is alávetettük (Watanabe és Lam, 2008). A mérésekhez az intakt paradicsom növények teljesen kifejlett leveleit használtuk fel.

3.3. RNS izolálás, DNáz kezelés, cDNS írás, qRT-PCR

A növények leveleiből történő RNS izolálás TRI reagenssel történt (Gallé és mtsai. 2009). Az RNS mintát DNáz enzimmel (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA USA) kezeltük, majd reverz transzkriptáz (RT) enzimet (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA USA) felhasználva cDNS-t szintetizáltunk. A gének relatív transzkript szintjét kvantitatív valós-idejű PCR (qRT-PCR) készülékkel mértük meg (qTOWER Real-Time qPCR System, Analytik Jena, Jéna, Németország). Az NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) és Sol Genomics (<http://solgenomics.net/>) adatbázisokból azonosított szekvenciákra a Primer3 szoftver (<https://primer3.ut.ee/>) felhasználásával terveztünk primereket, melyek génspecifitását az NCBI BLAST segítségével ellenőriztük vissza (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) (Takács és mtsai. 2016). A kontrollhoz képest a kezelések hatására bekövetkező relatív transzkript szintváltozásokat a $2^{(-\Delta\Delta C_t)}$ módszer alapján határoztuk meg (Livak és Schmittgen, 2001).

3.4. A sztómaapertúra vizsgálata

A mintavételek időpontjában a kontroll és kezelt növények leveleinek abaxiális oldaláról epidermisz-nyúzatokat készítettünk, majd pufferbe (10 mM KCl, 5 mM MES, pH 6,15)

helyezve a tárgylemezre téve azonnal lefényképeztük őket mikroszkóp segítségével (Nikon Eclipse TS-100, Nikon Instruments, Tokió, Japán) (Melotto és mtsai. 2006). A sztómák pórusátmérőjét az Image-Pro Plus 5.1 szoftverrel (Media Cybernetics, Inc., Rockville, MD, USA) határoztuk meg az epidermisz-nyúzatok véletlenszerűen kiválasztott területein.

3.5. A szuperoxid-gyökanion ($O_2^{\cdot -}$) produkciójának meghatározása

A levelek szuperoxid-gyökanion produkcióját nitrokék-tetrazólium-klorid (NBT; Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA) felhasználásával határoztuk meg spektrofotométer segítségével (KONTRON, Milánó, Olaszország) (Chaitanya és Naithani, 1994).

3.6. A hidrogén-peroxid (H_2O_2) szintjének meghatározása

A levelek H_2O_2 szintjeinek meghatározásához kálium-jodidot (Molar Chemicals Kft., Halásztelek, Magyarország) használtunk fel és a változást spektrofotométer (KONTRON, Milánó, Olaszország) segítségével detektáltuk (Velikova és mtsai. 2000).

3.7. A BiP fehérje kimutatása és mennyiségének meghatározása

A BiP fehérje mennyiségének változását Western blot segítségével vizsgáltuk meg. A mintákat anti-BIP (AS09 481, 1:2000) és anti-Aktin (AS13 2640, 1:3000) elsődleges (nyúl) antitestekkel (Agrisera, Vännäs, Svédország) jelöltük. Mosást követően, torna-peroxidáz (HRP) enzimmel konjugált, kecskében termelt anti-nyúl IgG másodlagos antitesttel (Agrisera, Vännäs, Svédország) jelöltük a célfehérjéhez specifikusan kötődött elsődleges antitesteket. Ezt követően HRP szubsztrátként funkcionáló, luminol- és H_2O_2 tartalmú oldatokban kezeltük a membránt (Western Chemiluminescent HRP Substrate, Immobilon, Millipore, USA), majd a kemilumineszcens szignált C-DiGit Western Blot Scannert (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) felhasználva detektáltuk (Meng és mtsai. 2016).

3.8. Az SA tartalom meghatározása

A kontroll és kezelt levelek SA tartalmát nagynyomású folyadékkromatográfiás (HPLC) módszerrel határoztuk meg reverz-fázis oszloppal (Supelcosil ABZ Plus, 5 μ m; 150x4,6 mm) ellátott HPLC készülékkel (WATERS, Milford, MA, USA) (Pál és mtsai. 2005).

3.9. Az ionkieresztés vizsgálata

Az életképességet az ionkieresztés (Electrolyte leakage, EL) alapján határoztuk meg 1 cm átmérőjű levélkorongokat felhasználva, melyekből három darabot tettünk 20 ml ioncserélt desztillált vízbe, 2 órán keresztül áztatva őket szobahőmérsékleten a sötétben (Sun és mtsai. 2010). Az inkubáció és a forralás után az oldat vezetőképességét konduktivitást mérő készülékkel (OK-102/1 Radelkis, Budapest, Magyarország) mértük meg.

3.10. A malondialdehid (MDA) tartalom meghatározása

A levélmintákban a lipidek peroxidációját a malondialdehid (MDA) tartalom változása alapján határoztuk meg spektrofotométer (KONTRON, Milánó, Olaszország) segítségével (Ederli és mtsai. 2004).

3.11. A NADPH-oxidáz enzimaktivitás meghatározása

A NADPH-oxidáz enzim aktivitásának meghatározása gélelektroforézissel (szeparáló gél: 30% akrilamid és 0,8% biszakrilamid) történt (Carter és mtsai. 2007). A jelöléshez 50 mM Tris-HCl (pH 7,4) pufferben feloldottunk 0,2 mM NBT-t, 0,1 mM MgCl₂-ot, 0,2 mM NADPH-t, valamint 1 mM CaCl₂-ot.

3.12. Az antioxidáns enzimek aktivitásának mérése

A főbb antioxidáns enzimek (SOD, KAT, APX, POD) aktivitásának mérését spektrofotométer (KONTRON, Milánó, Olaszország) segítségével végeztük (Tari és mtsai. 2015). Az összfehérje tartalmat Bradford (1976) módszere alapján határoztuk meg.

3.13. A fotoszintetikus aktivitás meghatározása

A klorofill fluoreszcencia és a PSI (P700) abszorbancia változásait DUAL-PAM-100 (Heinz-Walz, Effeltrich, Németország) fluoriméter segítségével szimultán detektáltuk a levelekben, DUAL-E és DUAL-DR mérőfejek használatával (Klughammer és Schreiber, 2008).

3.14. A fotoszintetikus pigmentek mennyiségének mérése

A fotoszintetikus pigmentek mennyiségét acetonnal történő kivonást követően spektrofotométer (KONTRON, Milánó, Olaszország) segítségével detektáltuk (Sims és Gamon, 2002).

3.15. A keményítőtartalom és az oldható cukrok mennyiségének meghatározása

A szénhidrátok (keményítő és oldható cukrok) méréséhez a mintákat 80%-os etanollal eldörzsöltünk és antronnal reagáltattuk el. A szénhidrátok tartalmát spektrofotometriásan (KONTRON, Milánó, Olaszország) mértük meg (Hansen és Møller, 1975).

3.16. Transzmissziós elektron mikroszkópia (TEM)

A mintákat először 2%-os paraformaldehid és 2% glutáraldehidet tartalmazó 0,1 M kálium-foszfát puffer (pH 7,4) elegyében helyeztük, majd 1 órán át 1%-os (m/v) OsO₄-ben fixáltuk. Ezt követően Embed812 gyantába (Electron Microscopy Sciences, Hatfield, PA, USA) beágyazott blokkokat használtunk a metszetek elkészítéséhez, amelyeket nikkelrácsra helyeztük fel. A rácsokra helyezett mintákat uranil-acetáttal (Merck, Darmstadt, Németország) és ólom-citráttal (Merck, Darmstadt, Németország) kontrasztfestettük, majd JEOL JEM 1400 transzmissziós elektronmikroszkóp (Jeol Ltd., Tokió, Japán) segítségével vizsgáltuk és fényképeztük (Talapka és mtsai. 2016). A citokróm c (cyt c) kieresztés vizsgálatához a grideket anti-cyt c nyúl poliklonális primer antitesttel (Agrisera, Vännäs, Svédország; 1:1500) inkubáltuk, majd protein A-arany-konjugált anti-nyúl (18 nm-es aranyrészecskék, Jackson Immuno Research, West Grove, PA, USA, 1:20 végső hígítás) másodlagos antitesttel jelöltük.

3.17. A hexokináz (HXK) enzim aktivitásának mérése

A hexokináz aktivitását a levelekben és a tisztított mitokondriumokban Whittaker és mtsai. (2001) alapján határoztuk meg spektrofotométer (KONTRON, Milánó, Olaszország) segítségével.

3.18. A glükóztartalom mérése

A levelek glükóztartalmának meghatározása egy moduláris Shimadzu HPLC rendszerrel (Shimadzu Corp., Kyoto, Japán) történt, amely két LC20-AD pumpával, egy DGU-14A gáztalanítóval, egy SIL-20A automatikus mintavevővel, egy CTO-10ASVP oszloppal, egy RID-10A detektorral, valamint egy CBM-20A rendszervezérlővel volt ellátva.

3.19. Mitokondriumok izolálása és integritásuk vizsgálata

A paradicsom növények leveleiből a mitokondriumok izolálását Camacho-Pereira és mtsai. (2009) alapján végeztük el. A mitokondrium szuszpenzióban a KAT és a citokróm *c*-oxidáz (COX; EC 1.9.3.1) aktivitásának mérését használtuk markerként a mitokondriális frakciók tisztaságának és integritásának értékelésére (Chen és mtsai. 2009).

3.20. A mitokondriális ROS és nitrogén-monoxid (NO) produkció mérése

A mitokondriális ROS és NO produkció detektálásához 10 μ M 2',7'-dikloro-dihidro-fluoreszcein-diacetát (H₂DCF-DA) vagy 4,5 diaminofluoreszcein-FM DA (DAF-FM DA) fluoreszcens festékeket használtunk fel (Camacho-Pereira és mtsai. 2009), melyek fluoreszcenciáját spektrofotométerrel (Hitachi f-4500; Tokió, Japán) követtük nyomon.

3.21. A glutation szintek meghatározása

Az oxidált (GSSG) és redukált (GSH) szinteket a levelekben Griffith (1980) módszere alapján határoztuk meg spektrofotométer (KONTRON, Milánó, Olaszország) segítségével.

3.22. A glutation metabolizmusával kapcsolatos enzimek aktivitásának mérése

A glutation metabolizmusával kapcsolatos főbb enzimek (GR, DHAR, GPOX, GST) aktivitásának meghatározása spektrofotométer (KONTRON, Milánó, Olaszország) segítségével történt (Smith és mtsai. 1988; Edwards és Dixon, 2005; Horváth és mtsai. 2015).

3.23. A kloroplasztiszok izolálása

A paradicsom növények leveleiből a kloroplasztiszok izolálását Grabsztunowicz és Jackowski (2013) módszere alapján végeztük el. A kloroplasztiszokat Percoll gradiensen tisztítottuk tovább (Bhattacharya és mtsai. 2020).

3.24. A kloroplasztisz ROS produkciójának detekciója *in vitro*

Az izolált kloroplasztiszok ROS produkcióját 10 μ M H₂DCF-DA felhasználásával tettük láthatóvá Zeiss Axiowert 200M fluoreszcens mikroszkóp (Carl Zeiss Inc., Jéna, Németország) segítségével (Poór és mtsai. 2013).

3.25. A kloroplasztisz H₂O₂ produkciójának detekciója *in vivo*

A kontroll és Tm-kezelt paradicsom növények leveleiből készített levélkorongokat Leica Stellaris 5 lézerpásztázó konfokális mikroszkóppal (Leica Microsystems, Heidelberg, Németország) vizsgáltuk meg 30 perces 50 µM Amplex™ Red (AR; Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, US) oldatban történt inkubáció után, TRIS/HCl puffer (pH 7,4) felhasználásával (Poór és mtsai. 2015).

3.26. Statisztikai analízis

A mért adatokat Microsoft Excel (2016) és SigmaPlot 11 (Systat Software Inc., Erkrath, Németország) programok segítségével dolgoztuk fel és értékeltük ki. A kontrolltól való szignifikáns különbségeket az egyutas ANOVA varianciaanalízist követően Duncan- vagy Tukey-féle teszttel állapítottuk meg, ahol a statisztikailag szignifikáns, különböző betűvel jelölt átlagok $P \leq 0,05$ valószínűségi szinten térnek el egymástól. Az eredményeket átlag $\pm$ standard hiba (SE) formátumban ábrázoltuk.

4. Az eredmények összefoglalása

Kísérleteink első részében elsőként igazoltuk intakt paradicsom növények kifejtett leveleiben, hogy a gomba elicitor CHT kezelés növények védekezésére gyakorolt hatása napszakfüggő, mely szorosan kapcsolódhat az SA jelátviteléhez, az *SIPR1* SA markergén expressziós változása alapján. A sötét periódus előtt, 17:00 órákor alkalmazott CHT kezelés ugyanis másnap minden vizsgált időpontban (5:00, 9:00, 15:00) indukálta az *SIPR1* expresszióját, azonban a sötét periódus elején, 21:00 órákor alkalmazva a CHT kezelést reggel 9:00 órákor váltotta ki a maximális *SIPR1* expressziót. A növények védekezésében történt későbbi válaszok hátterében a sötétség és napi ritmus szabályozó szerepe állhatott. A CHT által indukált gyors védekezési válaszok a reggel 5:00 és 8:00 órákor alkalmazott kezelések után mutatkoztak, ahol nemcsak lokálisan nőtt az *SIPR1* relatív transzkript szintje a kezeléseket követő egy órán belül, hanem a szisztémikus levelekben is, melyet sztómazárás is követett. A reggel 8:00 órákor, párhuzamosan sötétben végzett kísérletek jól mutatják a CHT által indukált SA jelátvitel fényfüggését, mivel az a fényben mértékhez képest ez kevésbé aktiválódott. A CHT által indukált védekezési válaszok részeként megvizsgáltuk a reggel 8:00 órákor történő kezeléseket követően a szuperoxid-gyökanion produkciót és a H_2O_2 szintekben történt változásokat. Míg a szuperoxid-gyökanion produkció a CHT hatására szignifikánsan fokozódott lokálisan és szisztémikusan egyaránt, addig ez a sötétben nem volt megfigyelhető. Ugyanakkor a CHT kezeléseket követően egy órán belül a H_2O_2 szintek nem változtak jelentősen. Ezzel párhuzamosan a védekezéshez szükséges fehérjék (pl.: PR-ek) szintézise nagy nyomást jelenthet az ER számára, ezért megvizsgáltuk, hogy a BiP chaperonra hogyan hat a paradicsom növények levelében a CHT kezelés. Az *SIBiP* expressziója fokozódott a CHT hatására lokálisan és szisztémikusan egyaránt, mely nem mutatott fényfüggést, mivel sötétben egyaránt nőtt a vizsgált gén relatív transzkript szintje és kismértékben a fehérje szintje is.

Az SA által indukált védekezési válaszok fényfüggésének pontosabb megértéséhez az intakt paradicsom növényeket a gyökéren keresztül exogén SA kezeléseknek tettük ki, szubletális (0,1 mM) és PCD-t indukáló (1 mM) koncentrációkban. Vizsgálataink elején megmértük, hogy a normál fényperiódus alatt és a sötétben történt SA kezelések befolyásolják-e a levelekben mért szabad SA szinteket. Méréseink alapján megállapítható, hogy az exogén SA kezelések a koncentráció függvényében fokozták a paradicsom levelek szabad- és összes SA tartalmát, melyek nem függtek a fény jelenlététől vagy annak hiányától a vizsgálat 24. órájában. Az SA kezelések növények életképességére gyakorolt hatását az ionkieresztés és

a lipidperoxidáció változásával követtük nyomon. Az 1 mM SA kezelés fokozta az ionkieresztést és a lipidperoxidációt az MDA tartalom változása alapján, de míg szignifikánsan magasabb MDA szinteket és ionkieresztést eredményezett a normál fotoperióduson a fényben mérve a 24. órára, addig a sötétben történt 1 mM SA kezelés hatására ez lényegesen kisebb mértékű volt. Ezekkel az adatokkal jól korrelálnak a szuperoxid-gyökanion és H_2O_2 szintekben bekövetkező időfüggő változások, viszont míg a szuperoxid-gyökanion produkció a kezelések 6. órájára, addig a H_2O_2 tartalom változása a 24. órára emelkedett meg szignifikánsan az 1 mM SA kezelés esetében a fényben, ami szignifikánsan kisebb volt a sötétben történt kezelések hatására. A ROS metabolizmusban résztvevő enzimek, mint például a NADPH-oxidáz, SOD, APX és POD aktivitása szintén fokozódott az 1 mM SA kezelés hatására normál fotoperióduson a fényben történt kezelések során 24 óra elteltével, mely a sötétben elmaradt a POD kivételével. Hasonló, de kisebb mértékű és sokszor nem szignifikáns változásokat detektáltunk a 0,1 mM SA kezelés esetén ezekben az enzimekben. Ugyanakkor a H_2O_2 elbontásában szerepet játszó KAT enzim aktivitását az SA kezelések a fénytől függetlenül gátolták a 24. órára. A főbb enzimatisz antioxiidánsokat kódoló gének közül az 1 mM SA kezelés hatására az enzimaktivitás változásának megfelelően nőtt az *SIRBOH1*, *SlMnSOD*, *SlCu/ZnSOD*, *SlKAT1*, *SlAPX1* és *SlAPX2* gének expressziója, mely a sötétben történt SA kezelés hatására kisebb mértékű volt vagy nem változott szignifikánsan a kontrollhoz képest. Megállapítható tehát, hogy a letális koncentrációjú SA kezelés hatására bekövetkező szuperoxid-gyökanion produkció és H_2O_2 szint-növekedés, a ROS metabolizmusában résztvevő NADPH-oxidáz, SOD, APX és POD enzimaktivitás-fokozódás, valamint az említett őket kódoló gének expressziós növekedése fényfüggő.

A ROS metabolizmust jelentősen befolyásolhatja az SA fotoszintetikus apparátusra és kloroplasztiszokra gyakorolt hatása a növényekben. Vizsgálataink során megállapítottuk, hogy a letális koncentrációjú SA kezelés a fény jelenlététől vagy hiányától függetlenül csökkentette az F_v/F_m fotoszintetikus paraméter értékét. Ugyanakkor a q_L paraméter a szubletális koncentrációjú SA kezelés hatására a sötétben történt kezelés esetén szignifikánsan csökkent. Ennek az alacsonyabb SA koncentrációnak a fotoszintetikus apparátusra gyakorolt fényfüggő hatását tovább bizonyította a $Y(II)$ és $Y(I)$ csökkenése is, valamint a $Y(NPQ)$ és $Y(ND)$ növekedése is, mely a sötétben történő 0,1 mM SA kezelések esetében a védelmi folyamatok aktiválódásának elmaradását tükrözheti. A letális koncentrációjú SA kezelés esetén elsőként mutattuk ki, hogy nemcsak a PSII, hanem a PSI rendszerre is jelentős hatása van, az 1 mM SA kezelés ugyanis szignifikánsan csökkentette a $Y(II)$ és $Y(I)$, valamint a $Y(NA)$ paraméter értékeit, de fokozta a $Y(NO)$ és $Y(NPQ)$, valamint a $Y(ND)$ paraméterek értékeit a fény

jelenlététől vagy hiányától függetlenül. Ugyanakkor a Y(CEF)/Y(II) érték 1 mM SA kezelés hatására történő növekedése a sötétben történt kezelés esetében kisebb maradt a fényhez képest, mely eltérő fotoprotektív folyamatok aktivációjára utalhat a két környezeti tényező esetén. A kezelések nem okoztak a fotoszintetikus pigmentek mennyiségében lényeges csökkenést. Ugyanakkor a fotoszintézis termékeiben, a levelek keményítő tartalmában és az oldható cukrok akkumulációjában jelentős változások történtek az SA kezelések hatására. Az SA kezelések ugyanis csökkentették a levelek keményítő tartalmát az alkalmazott koncentrációk függvényében a normál fotoperióduson a fényben mérve, mely a sötétben alapvetően alacsonyabb volt, és az SA kezelések nem befolyásolták ezt. Ezzel párhuzamosan a levelek oldható cukortartalma az alkalmazott SA kezelések növekvő koncentrációjának függvényében nőtt, míg a sötétben nem változott. TEM analízist követően megállapítható, hogy az 1 mM SA oldattal kezelt növények leveleiben a kloroplasztiszok elvesztették normál szerkezetüket, gömb alakúak, hosszúkásak vagy ívesek voltak. Emellett a letális koncentrációjú SA kezelés hatására a tilakoid membránok tágulását, tilakoid vezikulák megjelenését és hosszú, hullámos, deformált lumeneket figyelhettünk meg. Ugyanakkor az 1 mM SA kezelés a kloroplasztiszok vakuolizációját okozta, de a lumenben nem eredményezett jelentős deformációt a sötétben történt kezelések esetében. A TEM felvételek elemzése alapján a kloroplasztiszok területe, a keményítőszemcsék száma, a gránumok magassága és szélessége az alkalmazott SA koncentrációk függvényében a normál fotoperióduson a fényben csökkent, míg a sötétben nem vagy kisebb mértékben változott. Ezzel szemben a kloroplasztiszok lumenjének magassága az SA hatására jelentősen nőtt a fényben, mely a sötétben nem volt megfigyelhető, igazolva az SA kloroplasztiszok szerkezetére gyakorolt fényfüggő hatását.

A cukrok metabolizmusában és a mitokondriális PCD gátlásában is szerepet játszó HXK-ok szerv- és fényfüggő működése kapcsán megállapítottuk, hogy a HXK-ok glükózfüggő specifikus aktivitása levélemelet- és fotoperiódus-függő változást mutatott a paradicsom növényekben, mely a kifejlett levelekben volt a legnagyobb a normál fotoperióduson, és ami a meghosszabbított 24 órás sötétség hatására korábban nőtt, majd lecsökkent a fényben mértékhez képest. A HXK aktivitás változásához hasonlóan, az enzimet kódoló gének közül az *SIHXK1* és az *SIHXK4* transzkriptum szintjei mutatták a legjelentősebben napi ingadozást a kifejlett levelekben a normál fotoperióduson. A sötétben azonban az *SIHXK3* gén fejeződött ki a legszignifikánsabban és a legkorábban, valamint ez mutatta a legjelentősebb változást elsősorban az idősebb levelekben, az *SIHXK1* génhez hasonlóan. Az SA kezelések hatására a HXK aktivitás a 6. órától szignifikánsan lecsökkent a normál fotoperióduson, melyet jelentős glükózakkumuláció kísért a paradicsom növények kifejlett leveleiben. Ezzel párhuzamosan az

SA kezelések hatására a napiritmust mutató vizsgált *SIHXK* gének relatív transzkript szintje szignifikánsan lecsökkent a kezelések 6. órájától. A levelek mezofillumában található parenchima sejtek mitokondriumait TEM analízisnek kitéve megállapíthattuk, hogy a letális koncentrációjú SA kezelések a mitokondriális kriszták duzzadását és dezorganizációját, valamint a mitokondriumok szétesését és vakuolizációját okozták. Ezzel párhuzamosan szignifikánsan lecsökkent a mitokondriumok cyt c szintje, mely az 1 mM SA kezelés hatására bekövetkező PCD indukcióját igazolta a paradicsom növények kifejlett leveleiben. Az 1 mM SA kezelés hatására emellett csökkent a COX és mtHXK aktivitás a kezelt levelekből származó mitokondriumokban. Ugyanakkor az mtROS és mtNO produkció fokozódott az SA-kezelt növények leveleinek mitokondriumaiban, melyet a HXK enzim szubsztrátjának számító glükóz nem befolyásolt, viszont az mtROS produkciót a HXK inhibitor NAG szignifikánsan növelte, igazolva, hogy az SA hatására csökkent mtHXK aktivitás a NAG jelenlétében hozzájárulhat az mtROS termelés fokozódásához.

Vizsgálataink során igazoltuk, hogy nemcsak az SA, hanem más jelentős, védekezésben szerepet játszó hormonok, mint például a JA és az ET is részt vesz az ER stressz kiváltásában és az UPR indukciójában a paradicsom *BiP* gén expressziójának változása alapján. Emellett különböző hormon mutáns és transzgenikus paradicsom növények felhasználásával igazoltuk, hogy a Tm kezelés által indukált *SlBiP* génexpresszió növekedése kisebb mértékű volt a *NahG*, *jai1* és *Nr* paradicsom növények leveleiben a VT növényekhez képest. A kémiai chaperon PBA kezelés mérsékelte a Tm által kiváltott ER stresszt, mely azonban nem függött az SA jelenlététől, viszont a JA szignifikánsan befolyásolta azt. Az SA szerepét tovább vizsgálva megállapíthatjuk, hogy az SA kezelések általában fokozták a szuperoxid-gyökanion produkciót a Tm kezeléshez hasonlóan, amelyet az együttes Tm+SA kezelés nem befolyásolt szignifikánsan, azonban a PBA csökkentette azt. Ehhez hasonlóan változott a levelek H₂O₂ tartalma is, a Tm és Tm+SA kezelések növelték a VT levelekben, míg a PBA csökkentette azt. A *NahG* növények leveleiben nem volt szignifikáns változás a mért ROS tartalomban a kezelések hatására, de az alap H₂O₂ szintek általában magasabbak voltak, míg a szuperoxid-gyökanion szintek alacsonyabbak a VT levelekben mértékhez képest. A GSH és GSSG szinteket szignifikánsan növelte a Tm és PBA kezelés a VT növények leveleiben. Ugyanakkor az 1 mM-os SA kezelés hasonló GSH és GSSG felhalmozódást eredményezett a Tm kezeléshez képest és nem különbözött az SA+Tm együttes kezelés-okozta változásoktól. A legalacsonyabb GSH és GSSG szinteket általában a *NahG* növények leveleiben mértük, utalva az SA jelentős szerepére a folyamatban. A GR, DHAR és GST enzimek aktivitását fokozta a Tm kezelés, azonban csak a DHAR és GST aktivitás mutatott jelentősebb SA-függést a paradicsom

növények leveleiben. A GPOX aktivitás nem változott szignifikánsan a Tm és PBA kezelések hatására. A glutation metabolizmusban részt vevő kulcsenzimeket kódoló vizsgált paradicsom gének közül az *SIGR2* és *SIGGT*, valamint az *SIGSTT2* aktiválódott az SA-tól függően, mivel ezen gének relatív transzkript szintje a *NahG* növények leveleiben alacsony volt és az SA kezelés hatására fokozódott a VT levelekben. Az *SIGR1*, *SIGSTF2*, *SIGSTU5* és *SIGTT3* gének expressziója nem változott jelentősen a Tm kezelés hatására, míg az *SIGSH1* és *SIDHAR2* expressziója csökkent a VT növények leveleiben. A PBA kezelés ugyanakkor fokozta az *SIGR1*, *SIGR2*, *SIGSTT2* és *SIGSTT3* gének transzkripcióját, mely szerepet játszhat a Tm-indukálta ER stressz mérséklésében, ahogyan a lipidperoxidáció és az ionkieresztés is csökkent a VT növények leveleiben a kémiai chaperon kezelés hatására. Az SA további szerepét erősíti az ER stressz és a redox folyamatok szabályozásában, hogy a *NahG* növények leveleiben alacsonyabb maradt az MDA szint és az ionkieresztés a Tm kezelés hatására, a VT növényekben mértekhez képest. Mindemellett megvizsgáltuk, hogy az SA-tól függően a kloroplasztiszok milyen szerepet töltenek be a Tm által kiváltott ER stressz és UPR során. Igazoltuk, hogy a sötétben történő Tm kezelés hatására az *SIBiP* expressziója szignifikánsan alacsonyabb és a H₂O₂ akkumulációja valamivel kisebb maradt a fényben mértekhez képest a VT növények leveleiben. Izolált kloroplasztiszok felhasználásával igazoltuk, hogy a Tm kezelés csak közvetetten hathat a kloroplasztiszok ROS produkciójára. Ezzel párhuzamosan konfokális mikroszkópia segítségével bizonyítottuk, hogy a Tm-kezelt növények leveleiben szignifikánsan megnőtt a kloroplasztikus ROS produkció. Ennek alapján a kloroplasztisz tehát a Tm-indukált ROS közvetett forrása és egyben célpontja is lehet. Éppen ezért az ER stressz fotoszintetikus apparátusra gyakorolt hatásának tanulmányozása során megvizsgáltuk a Tm hatását, és megfigyeltük, hogy a Tm kezelés szignifikánsan csökkentette a Y(I) és Y(II), valamint a Y(NA) fotoszintetikus paraméterek értékeit és párhuzamosan növelte a Y(ND), NPQ és CEF értékeit. Ugyanakkor ezek a változások, az NPQ kivételével még kifejezettebbek voltak a *NahG* növények leveleiben, utalva az SA UPR során betöltött védekezést elősegítő szerepére.

5. Tézispontok

- A gomba elicitor hatására történő *SIPR1* expresszió napszakfüggést mutatott a paradicsom növények kifejtett leveleiben. Ezzel párhuzamosan a levelekben történt lokális és szisztémikus sztómazáródás és mértéke szintén függött a CHT kezelés alkalmazásának időpontjától.
- A CHT által indukált egy órán belüli lokális *SIPR1* indukció a sötétben nem figyelhető meg a fényperiódus elején történt kezelés során, mely a CHT kezelésre adott SA-függő védekezési válaszok fényfüggését igazolja. Ennek részeként a CHT kezelés-indukálta lokális és szisztémikus szuperoxid-gyökanion produkció kisebb mértékű a sötétben történt CHT alkalmazás hatására a fényben mértékhez képest. Ugyanakkor az UPR markergén *SIBiP* expressziójának egy órán belüli fokozódása nem mutatott fényfüggést.
- A gyökéren keresztül alkalmazott exogén szubletális és letális 0,1 és 1 mM SA kezelések a koncentráció függvényében szignifikánsan megemelték a levelek szabad és teljes SA tartalmát a 24. órára, mely nem mutatott fényfüggést.
- A 0,1 és 1 mM SA kezelések hatására az alkalmazott koncentráció függvényében fokozódott a levelekben a lipidperoxidáció és az ionkieresztés mértéke a 24. órára normál fotoperióduson, a fényben, mely azonban kisebb mértékű vagy változatlan maradt a sötétben történt SA kezelések hatására.
- Az SA kezelések az alkalmazott koncentráció és az idő függvényében fokozták a paradicsom növények leveleiben a szuperoxid-gyökanion produkciót és növelték a H_2O_2 szinteket a normál fotoperióduson a fényben, mely a sötétben szignifikánsan kisebb vagy változatlan maradt.
- A ROS metabolizmusban résztvevő főbb enzimek közül a letális koncentrációjú SA kezelés hatására jelentősen fokozódott a NADPH-oxidáz, a SOD, az APX és a POD aktivitása a normál fotoperióduson, a fényben, míg a sötétben ez a hatás kisebb mértékű volt vagy elmaradt a 24. órára. Mindkét koncentrációjú SA kezelés a fény jelenlététől vagy hiányától függetlenül gátolta a KAT enzim aktivitását. Az enzimeket kódoló gének közül az *SIRBOH1*, *SlMnSOD*, *SlCu/ZnSOD*, *SlKAT1*, *SlAPX1* és *SlAPX2* letális koncentrációjú SA kezelés által kiváltott relatív transzkript szintnövekedése mutatott fényfüggést, mivel azok a sötétben jelentősen kisebbek voltak vagy elmaradtak a fényben mértékhez képest.
- Az SA letális koncentrációban a fény jelenlététől vagy hiányától függetlenül csökkentette a Y(II) és Y(I), valamint a Y(NA) fotoszintetikus paraméterek értékeit, és ezzel

párhuzamosan növelte a Y(NO) és Y(NPQ), valamint a Y(ND) paraméterek értékeit. Ezek a változások az alacsonyabb koncentrációjú, 0,1 mM SA kezelések esetén a sötétben voltak kimutathatók, utalva a fotoszintetikus apparátusra gyakorolt SA hatás koncentráció- és fényérzékenységre.

- TEM analízis segítségével kimutattuk, hogy az 1 mM SA kezelés hatására a paradicsom növények leveleiben a kloroplasztiszok elvesztették normál szerkezetüket, gömb alakúak, hosszúkásak vagy ívesek voltak. Emellett a letális koncentrációjú SA kezelés hatására a tilakoid membránok tágulását, tilakoid vezikulák megjelenését és hosszú, hullámos, deformált lumeneket figyelhettünk meg. Ugyanakkor az 1 mM SA kezelés a kloroplasztiszok vakuolizációját okozta, de a lumenben nem eredményezett jelentős deformációt a sötétben történt kezelések esetében. Emellett a kloroplasztiszok területe, a keményítőszemcsék száma, a gránumok magassága és szélessége az alkalmazott SA koncentráció függvényében a normál fotoperióduson a fényben csökkent, míg a sötétben nem változott szignifikánsan. Ugyanakkor a kloroplasztiszok lumenjének magassága az SA kezelés hatására fokozódott a fényben, mely a sötétben nem volt megfigyelhető.
- Az SA kezelések csökkentették a levelek keményítő tartalmát az alkalmazott SA kezelések erősségének függvényében a normál fotoperióduson a fényben mérve, mely a sötétben alapvetően alacsonyabb volt és elmaradt. Ezzel párhuzamosan a levelek oldható cukortartalma az alkalmazott SA kezelések növekvő koncentrációjának függvényében nőtt, míg a sötétben nem változott.
- A HXK-ok glükózfüggő specifikus aktivitása levélemelet- és fotoperiódus-függő változást mutatott a paradicsom növényekben, mely a kifejlett levelekben volt a legnagyobb a normál fotoperióduson, és ami a meghosszabbított 24 órás sötétség hatására korábban nőtt, majd lecsökkent a fényben mértékhez képest. A HXK enzimeket kódoló paradicsom gének közül az *SlHXK1* és az *SlHXK4* transzkriptum szintjei mutattak a legjelentősebben napi ingadozást a kifejlett levelekben a normál fotoperióduson, fényen. A sötétben azonban az *SlHXK3* gén fejeződött ki a legszignifikánsabban és a legkorábban, valamint a legjelentősebb változást elsősorban az idősebb levelekben mutatta, az *SlHXK1* génhez hasonlóan.
- Az SA kezelések szignifikánsan csökkentették a HXK aktivitást a 6. órától normál fotoperióduson a paradicsom növények kifejlett leveleiben, melyet jelentős glükózakkumuláció kísért a 24. órára. Ezzel párhuzamosan az SA kezelések hatására a

napiritmust mutató vizsgált *SLHXX* gének relatív transzkript szintje szintén szignifikánsan lecsökkent az SA kezelések 6. órájától.

- Az SA kezelések a mitokondriális kriszták duzzadását és dezorganizációját, valamint a mitokondriumok szétesését és vakuolizációját okozták, mellyel párhuzamosan szignifikánsan lecsökkent a mitokondriumok cyt c szintje, igazolva az 1 mM SA PCD-t indukáló hatását.
- Az 1 mM SA kezelés hatására csökkent a HXK és COX aktivitás a kezelt levelekből származó mitokondriumokban és ezzel párhuzamosan fokozódott az mtROS és mtNO produkciója. A HXK enzim szubsztrátjának számító glükóz hozzáadása a mitokondrium szuszpenzióhoz nem befolyásolta az mtROS produkcióját, viszont a HXK inhibitor NAG alkalmazása szignifikánsan növelte azt, igazolva, hogy az SA kezelés hatására vagy a NAG jelenlétében csökkent mtHXK aktivitás hozzájárulhat az mtROS termelés fokozódásához és a PCD indukcióhoz.
- Kimutattuk, hogy az ER stressz és UPR szabályozásában részt vesz az SA mellett a JA és az ET is, mivel az exogén SA, JA és ACC kezelések fokozták az *SLBiP* expresszióját, ami az ER stresszt kiváltó Tm hatására a *NahG*, *jai1* és *Nr* paradicsom növények leveleiben alacsonyabban maradt. A kémiai chaperon PBA hatása kevésbé függött az SA-tól, mint a JA és ET hormonoktól a Tm kezelés mellett.
- A *NahG* növények leveleiben nem volt szignifikáns változás a szuperoxid-gyökanion és a H₂O₂ tartalomban az ER stressz kezelések hatására a kezletlen VT kontrollhoz képest, de az alap H₂O₂ szint magasabb volt, míg a szuperoxid-gyökanion szint alacsonyabb a VT levelekben mértékhez képest.
- A GSH és GSSG szinteket szignifikánsan növelte a Tm és PBA kezelés a VT növények leveleiben. Emellett az 1 mM SA kezelés hasonló GSH és GSSG felhalmozódást eredményezett a Tm kezeléshez képest és nem különbözött az SA+Tm együttes kezelés- okozta változásoktól. A legalacsonyabb GSH és GSSG szinteket általában a *NahG* növények leveleiben mértük, utalva az SA jelentős szerepére a folyamat szabályozásában.
- A glutation metabolizmusában szerepet játszó enzimek közül a GR, a DHAR és a GST enzimek aktivitását fokozta a Tm kezelés, azonban csak a DHAR és GST aktivitás mutatott jelentősebb SA-függést a paradicsom növények leveleiben. A GPOX aktivitás nem változott szignifikánsan a Tm és PBA kezelések hatására sem.
- A glutation metabolizmusában részt vevő kulcsenzimeket kódoló paradicsom gének közül az *SLGR2* és *SLGGT*, valamint az *SLGSTT2* aktiválódott az SA-tól függően, mivel ezen

gének relatív transzkript szintje a *NahG* növények leveleiben alacsony volt és az SA kezelés hatására fokozódott a VT levelekben. Az *SIGR1*, *SIGSTF2*, *SIGSTU5* és *SIGTT3* gének expressziója nem változott szignifikánsan a Tm kezelés hatására, míg az *SIGSH1* és az *SIDHAR2* expressziója csökkent a VT növények leveleiben. A PBA kezelés ugyanakkor fokozta az *SIGR1*, *SIGR2*, *SIGSTT2* és *SIGSTT3* gének transzkripcióját, mely szerepet játszhat a Tm-indukálta ER stressz mérséklésében.

- Az SA további szerepét erősíti az ER stressz és a redox folyamatok szabályzásában, hogy a *NahG* növények leveleiben alacsonyabb maradt az MDA szint és az ionkieresztés a Tm kezelést követően, a VT növényekben mértékhez képest.
- A sötétben történő Tm kezelés hatására az *SiBiP* expressziója szignifikánsan alacsonyabb és a H₂O₂ akkumulációja valamivel kisebb maradt a fényben mértékhez képest a VT növények leveleiben. Izolált kloroplasztiszok felhasználásával igazoltuk, hogy a Tm kezelés csak közvetetten hathat a kloroplasztiszok ROS produkciójára. Konfokális mikroszkópia segítségével bizonyítottuk, hogy a Tm-kezelt növények leveleiben szignifikánsan megnőtt a kloroplasztikus ROS produkció.
- A Tm kezelés szignifikánsan csökkentette a Y(I) és Y(II), valamint a Y(NA) fotoszintetikus paraméterek értékeit és párhuzamosan növelte a Y(ND), az NPQ és a CEF értékeit. Ugyanakkor ezek a változások, az NPQ kivételével kifejezettebbek voltak a *NahG* növények leveleiben, igazolva az SA UPR során betöltött védekezést segítő szerepét.

6. Irodalomjegyzék

- Bhattacharya, O., Ortiz, I., Walling, L. L. (2020). Methodology: an optimized, high-yield tomato leaf chloroplast isolation and stroma extraction protocol for proteomics analyses and identification of chloroplast co-localizing proteins. *Plant Methods*, 16, 1-21.
- Borbély, P., Bajkán, S., Poór, P., Tari, I. (2019). Exogenous 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid controls photosynthetic activity, accumulation of reactive oxygen or nitrogen species and macroelement content in tomato in long-term experiments. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38, 1110-1126.
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1-2), 248-254.
- Camacho-Pereira, J., Meyer, L. E., Machado, L. B., Oliveira, M. F., Galina, A. (2009). Reactive oxygen species production by potato tuber mitochondria is modulated by mitochondrially bound hexokinase activity. *Plant Physiology*, 149(2), 1099-1110.
- Carter, C., Healy, R., O'Tool, N. M., Naqvi, S. S., Ren, G., Park, S., ... Thornburg, R. W. (2007). Tobacco nectaries express a novel NADPH oxidase implicated in the defense of floral reproductive tissues against microorganisms. *Plant Physiology*, 143(1), 389-399.
- Chaitanya, K. K., Naithani, S. C. (1994). Role of superoxide, lipid peroxidation and superoxide dismutase in membrane perturbation during loss of viability in seeds of *Shorea robusta* Gaertn. f. *New Phytologist*, 126(4), 623-627.
- Chen, X., Wang, Y., Li, J., Jiang, A., Cheng, Y., Zhang, W. (2009). Mitochondrial proteome during salt stress-induced programmed cell death in rice. *Plant Physiology and Biochemistry*, 47(5), 407-415.
- Ederli, L., Reale, L., Ferranti, F., Pasqualini, S. (2004). Responses induced by high concentration of cadmium in *Phragmites australis* roots. *Physiologia Plantarum*, 121(1), 66-74.
- Edwards, R., Dixon, D. P. (2005). Plant glutathione transferases. *Methods in Enzymology*, 401, 169-186.
- Gallé, Á., Csiszár, J., Secenji, M., Guóth, A., Cseuz, L., Tari, I., ... Erdei, L. (2009). Glutathione transferase activity and expression patterns during grain filling in flag leaves of wheat genotypes differing in drought tolerance: response to water deficit. *Journal of Plant Physiology*, 166(17), 1878-1891.
- Griffith, O. W. (1980). Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine. *Analytical Biochemistry*, 106(1), 207-212.
- Hansen, J., Møller, I. B. (1975). Percolation of starch and soluble carbohydrates from plant tissue for quantitative determination with anthrone. *Analytical Biochemistry*, 68(1), 87-94.
- Horváth, E., Bela, K., Papdi, C., 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), 406-418.
- Klughammer, C., Schreiber, U. (2008). Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. *PAM Application Notes*, 1(2), 201-247.
- Livak, K. J., Schmittgen, T. D. (2001). Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method. *Methods*, 25(4), 402-408.
- Melotto, M., Underwood, W., Koczan, J., Nomura, K., He, S. Y. (2006). Plant stomata function in innate immunity against bacterial invasion. *Cell*, 126(5), 969-980.
- Meng, F., Luo, Q., Wang, Q., Zhang, X., Qi, Z., Xu, F., ... Sun, G. (2016). Physiological and proteomic responses to salt stress in chloroplasts of diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *Scientific Reports*, 6(1), 23098.

- Ördög, A., Wodala, B., Hideg, É., Ayaydin, F., Deák, Z., Horváth, F. (2011). Chitosan elicited immune response reduces photosynthetic electron transport and ion channel activity in the guard cells of *Vicia*. *Acta Biologica Szegediensis*, 55, 135-138.
- Pál, M., Horváth, E., Janda, T., Páldi, E., Szalai, G. (2005). Cadmium stimulates the accumulation of salicylic acid and its putative precursors in maize (*Zea mays*) plants. *Physiologia Plantarum*, 125(3), 356-364.
- Poór, P., Gémes, K., Horváth, F., Szepesi, A., Simon, M. L., Tari, I. (2011). Salicylic acid treatment via the rooting medium interferes with stomatal response, CO₂ fixation rate and carbohydrate metabolism in tomato, and decreases harmful effects of subsequent salt stress. *Plant Biology*, 13(1), 105-114.
- Poór, P., Kovács, J., Szopkó, D., Tari, I. (2013). Ethylene signaling in salt stress-and salicylic acid-induced programmed cell death in tomato suspension cells. *Protoplasma*, 250, 273-284.
- Poór, P., Kovács, J., Borbély, P., Takács, Z., Szepesi, Á., Tari, I. (2015). Salt stress-induced production of reactive oxygen-and nitrogen species and cell death in the ethylene receptor mutant Never ripe and wild type tomato roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 97, 313-322.
- Sims, D. A., Gamon, J. A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81(2-3), 337-354.
- Smith, I. K., Vierheller, T. L., Thorne, C. A. (1988). Assay of glutathione reductase in crude tissue homogenates using 5, 5'-dithiobis (2-nitrobenzoic acid). *Analytical Biochemistry*, 175(2), 408-413.
- Sun, J., Li, L., Liu, M., Wang, M., Ding, M., Deng, S., ... Chen, S. (2010). Hydrogen peroxide and nitric oxide mediate K⁺/Na⁺ homeostasis and antioxidant defense in NaCl-stressed callus cells of two contrasting poplars. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 103, 205-215.
- Talapka, P., Berkó, A., Nagy, L. I., Chandrakumar, L., Bagyánszki, M., Puskás, L. G., ... Bódi, N. (2016). Structural and molecular features of intestinal strictures in rats with Crohn's-like disease. *World Journal of Gastroenterology*, 22(22), 5154.
- Tari, I., Csiszár, J., Horváth, E., Poór, P., Takács, Z., Szepesi, Á. (2015). The alleviation of the adverse effects of salt stress in the tomato plant by salicylic acid shows a time-and organ-specific antioxidant response. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 57(1), 21-30.
- Takács, Z., Poór, P., Tari, I. (2016). Comparison of polyamine metabolism in tomato plants exposed to different concentrations of salicylic acid under light or dark conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 108, 266-278.
- Velikova, V., Yordanov, I., Edreva, A. J. P. S. (2000). Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*, 151(1), 59-66.
- Watanabe, N., Lam, E. (2008). BAX inhibitor-1 modulates endoplasmic reticulum stress-mediated programmed cell death in Arabidopsis. *Journal of Biological Chemistry*, 283(6), 3200-3210.
- Whittaker, A., Bochicchio, A., Vazzana, C., Lindsey, G., Farrant, J. (2001). Changes in leaf hexokinase activity and metabolite levels in response to drying in the desiccation-tolerant species *Sporobolus stapfianus* and *Xerophyta viscosa*. *Journal of Experimental Botany*, 52(358), 961-969.

7. A tézisek alapjául szolgáló, nemzetközi referált folyóiratokban megjelent szakcikkek (*levelező szerző)

- Takács, Z., **Poór, P.**, Tari, I. (2016). Comparison of polyamine metabolism in tomato plants exposed to different concentrations of salicylic acid under light or dark conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 108, 266-278.
- 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.
- 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.
- Poór, P.***, Takács, Z., Patyi, G., Borbély, P., Bencsik, O., Szekeres, A., Tari, I. (2018). Dark-induced changes in the activity and the expression of tomato hexokinase genes depend on the leaf age. *South African Journal of Botany*, 118, 98-104.
- 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.
- Poór, P.***, Borbély, P., Bódi, N., Bagyánszki, M., Tari, I. (2019). Effects of salicylic acid on photosynthetic activity and chloroplast morphology under light and prolonged darkness. *Photosynthetica*, 57(2).
- Poór, P.***, Patyi, G., Takács, Z., Szekeres, A., Bódi, N., Bagyánszki, M., Tari, I. (2019). Salicylic acid-induced ROS production by mitochondrial electron transport chain depends on the activity of mitochondrial hexokinases in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Journal of Plant Research*, 132, 273-283.
- 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.
- Poór, P.*** (2020). Effects of salicylic acid on the metabolism of mitochondrial reactive oxygen species in plants. *Biomolecules*, 10(2), 341.
- 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*, 9(1), 59.
- 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), 1031.
- 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, 153461.
- Takács, Z., **Poór, P.***, Tari, I. (2021). Interaction between polyamines and ethylene in the response to salicylic acid under normal photoperiod and prolonged darkness. *Plant Physiology and Biochemistry*, 167, 470-480.
- 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.
- Czékus, Z., Milodanovic, D., Koprivanacz, P., Bela, K., López-Climent, M. F., Gómez-Cadenas, A., **Poór, P.*** (2023). The role of salicylic acid on glutathione metabolism under endoplasmic reticulum stress in tomato. *Plant Physiology and Biochemistry*, 205, 108192.
- Iqbal, N., Ördög, A., Koprivanacz, P., Kukri, A., Czékus, Z., **Poór, P.*** (2024). Salicylic acid- and ethylene-dependent effects of the ER stress-inducer tunicamycin on the photosynthetic light reactions in tomato plants. *Journal of Plant Physiology*, 295, 154222.

8. További nemzetközi referált folyóiratokban megjelent közlemények (*levezető szerző)

- Sós-Hegedűs, A., Juhasz, Z., **Poór, P.**, Kondrak, M., Antal, F., Tari, I., ... Bánfalvi, Z. (2014). Soil drench treatment with β -aminobutyric acid increases drought tolerance of potato. *PLoS One*, 9(12), e114297.
- 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.
- Poór, P.**, Kovács, J., Borbély, P., Takács, Z., Szepesi, Á., Tari, I. (2015). Salt stress-induced production of reactive oxygen-and nitrogen species and cell death in the ethylene receptor mutant *Never ripe* and wild type tomato roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 97, 313-322.
- Tari, I., Csiszár, J., Horváth, E., **Poór, P.**, Takács, Z., Szepesi, Á. (2015). The alleviation of the adverse effects of salt stress in the tomato plant by salicylic acid shows a time-and organ-specific antioxidant response. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*, 57(1).
- Kovács, J., **Poór, P.**, Kaschani, F., Chandrasekar, B., Hong, T. N., Misas-Villamil, J. C., ... van der Hoorn, R. A. (2017). Proteasome activity profiling uncovers alteration of catalytic $\beta 2$ and $\beta 5$ subunits of the stress-induced proteasome during salinity stress in tomato roots. *Frontiers in Plant Science*, 8, 107.
- Ördög, A., Tari, I., Bátor, Z., **Poór, P.*** (2017). Mineral content analysis of unifloral honeys from the Hungarian Great Plain. *Journal of Elementology*, 22(1).
- Popović, B. M., Štajner, D., Ždero-Pavlović, R., Tari, I., Csiszár, J., Gallé, Á., **Poór, P.**, ... Orlović, S. (2017). Biochemical response of hybrid black poplar tissue culture (*Populus* $\times$ *canadensis*) on water stress. *Journal of Plant Research*, 130, 559-570.
- Takács, Z., **Poór, P.**, Szepesi, Á., Tari, I. (2017). *In vivo* inhibition of polyamine oxidase by a spermine analogue, MDL-72527, in tomato exposed to sublethal and lethal salt stress. *Functional Plant Biology*, 44(5), 480-492.
- Ördög, A., **Poór, P.***, Štajner, D., Popović, B., Bátor, Z., Tari, I. (2018). Comparison of the mineral content of processed spice samples of sweet and hot paprika from the Szeged region. *Journal of Elementology*, 23(2).
- Borbély, P., Bajkán, S., **Poór, P.**, Tari, I. (2019). Exogenous 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid controls photosynthetic activity, accumulation of reactive oxygen or nitrogen species and macroelement content in tomato in long-term experiments. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38, 1110-1126.
- Feigl, G., Horváth, E., Molnár, Á., Oláh, D., **Poór, P.**, Kolbert, Z. (2019). Ethylene-nitric oxide interplay during selenium-induced lateral root emergence in *Arabidopsis*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38, 1481-1488.
- 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.
- 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, 1944.
- Kolbert, Z., Feigl, G., Freschi, L., **Poór, P.** (2019). Gasotransmitters in action: nitric oxide-ethylene crosstalk during plant growth and abiotic stress responses. *Antioxidants*, 8(6), 167.
- Allaga, H., Bóka, B., **Poór, P.**, Nagy, V. D., Szűcs, A., Stankovics, I., ... Körmöczi, P. (2020). A composite bioinoculant based on the combined application of beneficial bacteria and fungi. *Agronomy*, 10(2), 220.

- Borbély, P., **Poór, P.**, Tari, I. (2020). Changes in physiological and photosynthetic parameters in tomato of different ethylene status under salt stress: Effects of exogenous 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid treatment and the inhibition of ethylene signalling. *Plant Physiology and Biochemistry*, 156, 345-356.
- 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), 3872.
- Cseri, A., Borbély, P., **Poór, P.**, Fehér, A., Sass, L., Jancsó, M., ... Dudits, D. (2020). Increased adaptation of an energy willow cultivar to soil salinity by duplication of its genome size. *Biomass and Bioenergy*, 140, 105655.
- Tóth, L., Boros, É., **Poór, P.**, Ördög, A., Kele, Z., Váradi, G., ... Galgóczy, L. (2020). The potential use of the *Penicillium chrysogenum* antifungal protein PAF, the designed variant PAFopt and its γ -core peptide P γ opt in plant protection. *Microbial Biotechnology*, 13(5), 1403-1414.
- Gallé, Á., Czékus, Z., Tóth, L., Galgóczy, L., **Poór, P.*** (2021). Pest and disease management by red light. *Plant, Cell Environment*, 44(10), 3197-3210.
- Iqbal, N., Czékus, Z., **Poór, P.***, Ördög, A. (2021). Plant defence mechanisms against mycotoxin Fumonisin B1. *Chemico-biological interactions*, 343, 109494.
- Czajlik, A., Holzknecht, J., Galgóczy, L., Tóth, L., **Poór, P.**, Ördög, A., ... Batta, G. (2021). Solution structure, dynamics, and new antifungal aspects of the cysteine-rich miniprotein PAFC. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(3), 1183.
- 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), 8354.
- 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.
- 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), 1-12.
- Dudits, D., Cseri, A., Török, K., Sass, L., Zombori, Z., Ferenc, G., ... Kovács, K. L. (2022). Triploid hybrid vigor in above-ground growth and methane fermentation efficiency of energy willow. *Frontiers in Plant Science*, 13, 770284.
- Kaur, H., Hussain, S. J., Kaur, G., **Poór, P.**, Alamri, S., Siddiqui, M. H., Khan, M. I. R. (2022). Salicylic acid improves nitrogen fixation, growth, yield and antioxidant defence mechanisms in chickpea genotypes under salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(5), 2034-2047.
- Riyazuddin, R., Bela, K., **Poór, P.**, Szepesi, Á., Horváth, E., Rigó, G., ... Csiszár, J. (2022). Crosstalk between the Arabidopsis glutathione peroxidase-like 5 Isoenzyme (AtGPXL5) and ethylene. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(10), 5749.
- 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*, 277, 153793.
- Tóth, L., **Poór, P.**, Ördög, A., Váradi, G., Farkas, A., Papp, C., ... Galgóczy, L. (2022). The combination of *Neosartorya* (*Aspergillus*) *fischeri* antifungal proteins with rationally designed γ -core peptide derivatives is effective for plant and crop protection. *BioControl*, 67(2), 249-262.
- Szepesi, Á., **Poór, P.**, Bakacsy, L. (2022). Short-term salicylic acid treatment affects polyamine metabolism causing ROS–NO imbalance in tomato roots. *Plants* 11 (13): 1670.

- Czékus, Z., Martics, A., Pollák, B., Kukri, A., Tari, I., Ördög, A., **Poór, P.*** (2023). The local and systemic accumulation of ethylene determines the rapid defence responses induced by flg22 in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Journal of Plant Physiology*, 287, 154041.
- Gallé, Á., Farkas, M., Pelsőczy, A., Czékus, Z., Kukri, A., Dorner, Z., ... **Poór, P.*** (2023). Contribution of Glutathione Transferases in the Selective and Light-Dependent Effect of Flumioxazin on Winter Wheat (*Triticum aestivum* L.) and Its Typical Weed Common Poppy (*Papaver rhoeas* L.). *Agronomy*, 13(8), 2053.
- Iqbal, N., Czékus, Z., **Poór, P.***, Ördög, A. (2023). Ethylene-dependent regulation of oxidative stress in the leaves of fusaric acid-treated tomato plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 196, 841-849.
- Iqbal, N., Czékus, Z., Angeli, C., Bartók, T., **Poór, P.***, Ördög, A. (2023). 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(3), 1865-1878.
- Pelsőczy, A., Horváth, E., Czékus, Z., Kukri, A., **Poór, P.***, Gallé, Á. (2023). Nocturnal Red Light Application Modulated the Fumonisin B1-Induced Changes in Glutathione Transferases of Different Wheat Cultivars. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(10), 6319-6331.
- Szepesi, Á., Bakacsy, L., Fehér, A., Kovács, H., Pálfi, P., **Poór, P.**, ... Zsigmond, L. (2023). L-Aminoguanidine Induces Imbalance of ROS/RNS Homeostasis and Polyamine Catabolism of Tomato Roots after Short-Term Salt Exposure. *Antioxidants*, 12(8), 1614.
- Kukri, A., Czékus, Z., Gallé, Á., Nagy, G., Zsindely, N., Bodai, L., ... **Poór, P.*** (2024). Exploring the effects of red light night break on the defence mechanisms of tomato against fungal pathogen *Botrytis cinerea*. *Physiologia Plantarum*, 176(4), e14504.
- Iqbal, N., Czékus, Z., Ördög, A., **Poór, P.*** (2024). Fusaric acid-evoked oxidative stress affects plant defence system by inducing biochemical changes at subcellular level. *Plant Cell Reports*, 43(1), 2.
- Nazir, F., **Poór, P.**, Gupta, R., Kumari, S., Nawaz, K., Khan, M. I. R. (2024). Plant hormone ethylene: A leading edge in conferring drought stress tolerance. *Physiologia Plantarum*, 176(1), e14151.
- Iqbal, N., **Poór, P.*** (2024). Plant Protection by Tannins Depends on Defence-Related Phytohormones. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-18.

9. Köszönetnyilvánítás

Hálasan köszönöm egykori témavezetőm, Dr. Görgényi Miklósné Dr. Tari Irma Tanárnőnek minden javaslatát és tanácsát! Köszönöm, hogy szakdolgozó koromtól fogva fáradhatatlanul tanított és támogatott! Köszönöm iránymutatását és szüntelen segítségét!

Köszönöm Prof. Dr. Fehér Attilának minden támogatását és segítségét, valamint az inspiráló és biztosságot nyújtó légkört, amit a Növénybiológiai Tanszéken teremtett!

Köszönöm munkacsoportom tagjainak, közvetlen kollégáimnak, Dr. Czékus Zalán, Dr. Ördög Attila, és Bécs Attiláné Eta minden segítségét és állhatatos munkáját! Köszönöm a baráti és kreatív légkört, valamint a lelkes és lelkiismeretes munkavégzést!

Köszönöm Dr. Takács Zoltán, Dr. Kovács Judit, Dr. Borbély Péter Gábor, Dr. Nadeem Iqbal korábbi PhD hallgatóinknak barátságát, lelkesedését és rengeteg munkáját!

Köszönöm a tézisek alapjául szolgáló tanulmányok társszerzőinek, Dr. Bagyánszki Mária, Dr. Bela Krisztina, Dr. Bencsik Ottó, Dr. Bódi Nikoltett, Csíkos Orsolya, Prof. Dr. Aurelio Gómez Cadenas, Dr. Iqbal Khan, Koprivanacz Péter, Kukri András, Dr. Maria López-Climent, Martics Atina, Milodanovic Dávid, Pollák Boglárka, Dr. Szekeres András önzetlenségét, minden munkáját és segítségét!

Köszönöm a HUN-REN ATK Növényélettani és Metabolomikai Osztály munkatársainak és különösen is Prof. Dr. Szalai Gabriella minden támogatását, segítségét és tanácsát!

Köszönöm Dr. Cséplő Ágnes és Dr. Gallé Ágnes minden segítségét és tanácsát!

Köszönöm Dr. Ferhan Ayaydin minden segítségét!

Köszönöm egykori és jelenlegi PhD és szakdolgozóinknak a munkáját és minden segítségét!

Köszönöm Dóri Erika, Kispálné Szabó Ibolya, Kapásné Török Éva, Pál Erika, Porkoláb Erzsébet és Tandari Mária minden segítségét és munkáját!

Köszönöm az SZTE Növénybiológiai Tanszék minden volt és jelenlegi munkatársának, aki segítette a munkámat!

Köszönöm feleségem és családom lelkesítését és minden támogatását!

Végezetül szeretném megköszönni az NKFIH OTKA FK 138867, FK 124871, PD 112855 és az OTKA K 101243 pályázatok, valamint az Új Nemzeti Kiválósági Program és a MTA Bolyai János Kutatási Ösztöndíj biztosította anyagi támogatást a kísérletek megvalósításához.