

Válaszok az akadémiai doktori kapcsán Dr. Kocsy Gábor kérdéseire

Mindenekelőtt szeretném kifejezni hálámat Dr. Kocsy Gábor akadémiai doktori értekezésem bírálata kapcsán végzett munkájáért! Köszönöm méltatását és a kutatási téma fontosságának elismerését!

Köszönöm a dolgozat részletes bírálatának első elemeként tett észrevételét, valamint a rövidítések jegyzéke kapcsán kiemelt megjegyzéseit. Valóban, sajnos egyes esetekben kimaradt a rövidítések angol megfelelője, illetve az angol fordítása. Ennek oka, hogy a rövidítések jelentős részét rendszeresen használjuk a hétköznapokban vagy a szaknyelvben a feloldásuk nélkül, ill. a magyar fordításuk sok esetben nehézkes vagy nem fejezné ki a legoptimálisabban az adott fogalmat. Ugyanakkor a teljesség és az egységesség miatt valóban szükség lett volna ezeket is következetesen leírni, melyet ezúton pótolnék:

Angol rövidítések:

CM: Chorismate mutase

NahG: Bacterial salicylate hydroxylase

NB-LRR: Nucleotide-binding leucine-rich repeat

NLR: Nucleotide-binding and leucine-rich repeat receptors

PEP: Phosphoenolpyruvate

PR: Pathogenesis-related

qP: Photochemical quenching

Magyar fordítás:

CPR5: Patogenezissel kapcsolatos gének konstitutív expresszora 5

EDS: Fokozott betegség-érzékenység

ERQC: Endoplazmatikus retikulum minőség-ellenőrzője

NPR1: A patogenezissel kapcsolatos 1-es gén nem-expresszálója

Nr: Soha nem érett

RIDD: IRE1-től függő szabályozott lebomlás

S1P: Első helyszíni proteáz

UPR: Fel nem tekeredett fehérje-válasz

Hiányzó rövidítések:

GGT: γ -Glutamyltransferase (g-glutamil-transzferáz). Az enzim a GSH lebontásában vesz részt a glutamát és a cisztein közötti g-glutamil kötés hasításával.

GXP: Glutathione peroxidases (glutathion peroxidázok). Az enzim többek között a H_2O_2 semlegesítésben játszik szerepet a GSH felhasználásával.

Köszönöm észrevételét, az első öt összefoglaló ábra a bevezetés egyes alfejezeteihez összefoglalásként készült a szöveg megírását követően, és sajnos valóban elmaradt a szövegközi hivatkozásként történő beszúrásuk.

Köszönöm észrevételét az anyagok és módszerek fejezet kapcsán, a Y(NO) figyelmenlenségéből szerepel kétszer, a PBA kezelést pedig 24 óráig alkalmaztuk.

Köszönöm észrevételét, a többszöri ellenőrzés ellenére sajnos az eredmények fejezet az anyagok és módszerek fejezethez hasonlóan valóban a 4-es számozást kapta.

Az eredmények alapján feltett kérdéseire az alábbi válaszokat adnám:

1. „Mi lehet annak az oka, hogy a 21 órakor végzett CHT kezelést követően másnap 9-kor a *PR1* gén kifejeződése nagymértékben nőtt, míg a 4-kor történt kezelés után az 5-kor megfigyelt átmeneti emelkedést követően a transzkript szintje visszaesett a kontrollban mért értékre?”

A lokális és szisztémikus védekezési válaszok és ennek részeként az SA és az általa regulált válaszok kialakulásához több mobil jel (jelátvivő) összehangolt működése szükséges. Ezek közül a dolgozatban bemutatott ROS (Mhamdi és mtsai. 2010), a NO (Lea és mtsai. 2004), továbbá újabb eredményeink alapján a Pip vagy az ET produkciója napszak- ill. fényfüggő. Meg kell továbbá azt is említeni, hogy az alap SA, JA és ET szintek sem állandóak, hanem a nappal és az éjszaka során eltérő mértékűek a levelekben (Finlayson és mtsai. 1998; Karapetyan és Dong, 2018). Genoud és mtsai. (2002) írták le elsőként, hogy a *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 vagy az exogén SA (0,25 mM) kezelés hatására jelentkező *PR1* expresszió a sötétben elmarad lúdfüben. Emellett azt is leírták, hogy az a *phyB* mutánsokban is alacsonyabb. Klessig és munkacsoportja (Liu és mtsai. 2011) volt az első, aki leírta, hogy a fertőzés után kapott fényexpozíció hossza határozza meg pl. a MeSA szerepét a gyors és szisztémikus védekezési válaszok kialakításában. Éjszaka vagy a sötét periódus kezdetén a növényi védekezési válaszok késtek, míg reggel a fényszakasz elején erőteljesebben jelentkeztek. Ezek alapján az este 21 órakor alkalmazott CHT kezelés nem váltott ki olyan mértékű SA-mediálta választ, mint a fényszakasz elején alkalmazott SA kezelés annak első órájában. Ugyanakkor a levélen maradt CHT hatására másnap a reggeli órákban aktiválódott az SA-által szabályozott védekezés a fokozott *PR1* expresszió alapján, azaz megkésett, ahogy ezt a fertőzések kapcsán Klessig és munkacsoportja korábban megfigyelte (Liu és mtsai. 2011). A hajnali gyors emelkedés hátterében a napszakfüggő változások és a fényszakasz kezdetének regulációja áll, mely során a védekezési gének a kísérleti növényekben programszerűen, ekkor kezdenek emelkedni a fény bekapcsolása vagy az ezelőtti fázisban (Karapetyan és Dong, 2018). Emellett igazolt az is, hogy az LHY a védekező gének pozitív szabályozójaként nagyobb érzékenységgel reagál az SA indukciójára reggel, mint este (Zhou és mtsai. 2015).

Az egy órán belüli magas *PR1* expresszió, majd ennek csökkenésének hátterében az áll, hogy egy-egy fertőzés (ebben az esetben elicitor) hatására a növények védekezése a molekuláris biológiai folyamatok által (receptor-ligand kötés és az általa aktivált jelátvitel) nagyon gyorsan, percekben belül kell, hogy megtörténjen, melyet később (5-30 perc) követnek fiziológiai válaszok (pl. sztómazárás), melyek „tartóssága” változó (pl. 180-360 perc a sztómazárás fenntartása; Devireddy és mtsai. 2020). A növények védekezésében szerepet játszó hormonok szintje hasonló kezelésekre hatására már akár 30-60 percen belül eléri maximumát, mely ezt követően már 2-3 órával lecsökken (Chen és mtsai. 2020), azonban fiziológiai-morfológiai hatásuk hetek/hónapok múlva is kimutatható, feltételezhetően epigenetikai változások miatt (Balmer és mtsai. 2015).

- Balmer, A., Pastor, V., Gamir, J., Flors, V., & Mauch-Mani, B. (2015). The ‘prime-ome’: towards a holistic approach to priming. *Trends in Plant Science*, 20(7), 443-452.
- Chen, S., Zhang, L., Cai, X., Li, X., Bian, L., Luo, Z., ... & Xin, Z. (2020). (E)-Nerolidol is a volatile signal that induces defenses against insects and pathogens in tea plants. *Horticulture Research*, 7.
- Devireddy, A. R., Liscum, E., & Mittler, R. (2020). Phytochrome B is required for systemic stomatal responses and reactive oxygen species signaling during light stress. *Plant Physiology*, 184(3), 1563-1572.
- Finlayson, S. A., Lee, I. J., & Morgan, P. W. (1998). Phytochrome B and the regulation of circadian ethylene production in sorghum. *Plant Physiology*, 116(1), 17-25.
- Genoud, T., Buchala, A. J., Chua, N. H., Métraux, J. P. (2002). Phytochrome signalling modulates the SA-perceptive pathway in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 31(1), 87-95.
- Karapetyan, S., Dong, X. (2018). Redox and the circadian clock in plant immunity: A balancing act. *Free Radical Biology and Medicine*, 119, 56-61.

- Lea, U. S., Ten Hoopen, F., Provan, F., Kaiser, W. M., Meyer, C., & Lillo, C. (2004). Mutation of the regulatory phosphorylation site of tobacco nitrate reductase results in high nitrite excretion and NO emission from leaf and root tissue. *Planta*, 219(1), 59-65.
- Liu, P. P., von Dahl, C. C., Klessig, D. F. (2011). The extent to which methyl salicylate is required for signaling systemic acquired resistance is dependent on exposure to light after infection. *Plant Physiology*, 157(4), 2216-2226.
- Mhamdi, A., Queval, G., Chaouch, S., Vanderauwera, S., Van Breusegem, F., Noctor, G. (2010). Catalase function in plants: a focus on Arabidopsis mutants as stress-mimic models. *Journal of Experimental Botany*, 61(15), 4197-4220.
- Zhou, M., Wang, W., Karapetyan, S., Mwimba, M., Marqués, J., Buchler, N. E., & Dong, X. (2015). Redox rhythm reinforces the circadian clock to gate immune response. *Nature*, 523(7561), 472-476.

Köszönöm az ábrák kapcsán írt formai megjegyzéseit (méretek, feliratok), melyekkel egyetérték és a későbbiekben figyelek rájuk.

Köszönöm a 4.2. fejezet kapcsán írt korrelációs analízis elvégzésére tett javaslatot is. A későbbiekben, ha lehetőség nyílik további ROS (pl. OH•, ¹O₂) és egyéb antioxidáns enzimek és nem-enzimatikus antioxidánsok mérésére, feltétlenül elvégezzük, hogy még pontosabb és teljesebb képet kapjunk a folyamatokról egy adott időpontban.

2. „A 35. ábra szerint az O₂⁻ mennyisége kontroll körülmények közt a NahG mutánsban a vadtypushoz képest kisebb, a H₂O₂ szintje pedig nagyobb volt. A tm és PBA kezelések után nem volt ilyen különbség. Mi lehet ennek az oka?”

Köszönöm kérdését! Az egyik lehetséges oka az lehet, hogy bár ebben a dolgozatban az SA ER stressz és UPR folyamatában betöltött szerepét vizsgáljuk, ismert, hogy mindkettő modulátor többek között más védekezésben szerepet játszó hormonra is hat pl.: JA (Czékus és mtsai. 2020), ET (Czékus és mtsai. 2022), melyek szintén befolyásolják az SA-tól függetlenül is a ROS, köztük az O₂⁻ szintjét (Xia és mtsai. 2015). Mint azt itt is kimutattuk, a Tm hatására indirekt módon, az oxidatív robbanás részeként a kloroplasztiszban is keletkezik ROS, mely az SA és az általa szabályozott védekezés hiányában a mutánsokban is fokozódhat. A PBA kapcsán pedig meg kell állapítanunk, hogy bár a molekuláris biológiai vizsgálatok alapján valóban kémia chaperon (Watanabe és Lam, 2008), biokémiai és fiziológiai szinten aspecifikus, melyekben az ET és a ROS metabolizmusra gyakorolt hatása jelentősebb (Watanabe és Lam, 2008). Ezt jelenleg is vizsgáljuk.

- Czékus, Z., Csíkos, 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., 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.
- 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.
- Xia, X. J., Zhou, Y. H., Shi, K., Zhou, J., Foyer, C. H., & Yu, J. Q. (2015). Interplay between reactive oxygen species and hormones in the control of plant development and stress tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 66(10), 2839-2856.

Köszönöm javaslatát a 36. ábra kapcsán. A GSH/GSSG arányra és a redox változásokra vonatkozó diszkussziót szándékosan kerültük a növényi ER stresszről ma rendelkezésre álló adatok hiánya miatt. Míg ez, illetve a glutation ER-be történő transzportja élesztőben jól leírt pl. Toledano és munkacsoportja által (Ponsoero és mtsai. 2017), addig mi Uzilday és mtsai. (2017) munkája alapján az ER stressz során változó GSH metabolizmusra és ebben az SA szerepére fókuszáltunk, a paradicsom növény nyújtotta lehetőségekkel. Reméljük a

közeljövőben a növényekben is ismertté válnak ezek a rendkívül érdekes és összetett folyamatok!

- Ponsero, A. J., Igarria, A., Darch, M. A., Miled, S., Outten, C. E., Winther, J. R., ... & Toledano, M. B. (2017). Endoplasmic reticulum transport of glutathione by Sec61 is regulated by Ero1 and Bip. *Molecular Cell*, 67(6), 962-973.
- Uzilday, B., Ozgur, R., Sekmen, A. H., Turkan, I. (2017). Endoplasmic reticulum stress regulates glutathione metabolism and activities of glutathione related enzymes in Arabidopsis. *Functional Plant Biology*, 45(2), 284-296.

Köszönöm javaslatát az összefoglaló ábrák kapcsán, sajnos a terjedelmi korlátok miatt már nem volt lehetőségem ezeket a dolgozat részeként elkészíteni, inkább a bevezetés részhez készítendő összefoglaló ábrákra fókuszáltam, hogy az kellőképpen bemutassa a szakmai háttérinformációkat.

3. Kérdésként merült fel a sztómareguláció kapcsán, hogy „*Van-e irodalmi adat kitozán és a spektrum együttes hatásának vizsgálatára?*”

Lee és mtsai. (1999) vizsgálták elsőként a CHT hatását a sztómaműködésre és ezzel párhuzamosan a ROS produkció változására, fehér fény alatt. A szerzők elsőként állapították meg, hogy a CHT kezelés gátolja a kék-fény által indukált sztómanyitódást, melynek egyik komponense lehet a kék fény által aktivált H⁺-ATPázok gátlása (Ördög és mtsai. 2011). Habár később a reggeli sztómanyitódás gátlása mellett a napközbeni gátlást is kimutatták (Khokon és mtsai. 2010), sajnos a különböző fényhullámhosszokon (melyek szignifikáns hatással lehetnek egyéb folyamatokra) a CHT hatását nem vizsgálták a gázcserenyílások működésére. Ugyanakkor más tanulmányok elemezték a CHT hatását más morfológiai ill. fiziológiai változásokra eltérő fényhullámhosszokon. Duan és mtsai. (2023) például fekete törpeberkenyében (*Aronia melanocarpa*) azt találták, hogy a kék vagy vörös fényvel történő LED kezelések növelhetik a palánták magasságát, de csak a kék fény fokozza azok vastagodását. A napfényhez képest a kék fénynek való kitettség növelheti a levél nitrogén- és foszforkoncentrációját, a SOD aktivitását és a termékek antocián tartalmát, melyet a CHT kezelés még tovább fokozhat. Ennek egyébként nagy gazdasági jelentősége lehet hasonló, magas antociántartalmú haszonnövényeknél.

- Duan, Y., Wei, X., Zhao, W., Li, J., Yang, G., Zhou, S., ... & Guo, B. (2023). Natural bioactive substances in fruits of *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott exposed to combined light-type, chitosan oligosaccharide, and spent mushroom residue treatments. *Plants*, 12(3), 604.
- Khokon, M.A.R.; Uraji, M.; Munemasa, S.; Okuma, E.; Nakamura, Y.; Mori, I.C.; Murata, Y. Chitosan-induced stomatal closure accompanied by peroxidase-mediated reactive oxygen species production in *Arabidopsis*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 2010, 74, 2313–2315
- Lee, S., Choi, H., Suh, S., Doo, I. S., Oh, K. Y., Jeong Choi, E., ... & Lee, Y. (1999). Oligogalacturonic acid and chitosan reduce stomatal aperture by inducing the evolution of reactive oxygen species from guard cells of tomato and *Commelina communis*. *Plant Physiology*, 121(1), 147-152.
- Ördög, A.; Wodala, B.; Hideg, É.; Ayaydin, F.; Deák, Zs.; Horváth, F. Chitosan elicited immune response reduces photosynthetic electron transport and ion channel activity in the guard cells of *Vicia*. *Acta Biol. Szeged.* 2011, 55, 135–138.

4. További kérdésként merült fel, hogy „*Van-e irodalmi adat a CHT más ROS-ra kifejtett lehetséges hatásáról?*”

Habár Lee és mtsai. (1999) ill. Khokon és mtsai. (2010) is vizsgálták a sztómákban történő ROS produkció változását és H₂O₂-ről írnak, de az alkalmazott H₂DCF-DA fluoreszcens festék több

ROS-t detektál. Ugyanakkor Ördög és mtsai. (2011) a CHT hatására H_2O_2 produkciót írtak le a sztómákban, Amplex Red fluoreszcens festékkel. Khokon (2010) és legutóbb Jahan és mtsai. (2025) különböző kémiai modulátorokat is alkalmaztak, úgymint a H_2O_2 -gátló KAT enzim, a NADPH-oxidáz-gátló DPI, illetve a peroxidáz-gátló SHAM (ez utóbbi az AOX gátlója is), eredményeik alapján pedig megállapítható, hogy az általuk vizsgált O_2^- mellett a H_2O_2 is szereplője a CHT-indukálta sztómazáródásnak. Jahan és mtsai. (2025) ugyanakkor a reaktív karbonil formákat (pl.: 4-hidroxi-(E)-2-hexenal és 4-hidroxi-(E)-2-nonenal) is ide sorolja. Meg kell jegyezni, hogy a sztómákban lejátszódó folyamatokat általában fluoreszcens festékek segítségével vizsgálják *in vitro*, mely sok esetben aspecifikus vagy mesterséges körülmény. Ugyanakkor Ördög és mtsai. (2011), valamint a mi eredményeink alapján bizonyított, hogy a CHT negatívan hat a sztómák kloroplasztiszainak fotoszintetikus aktivitására, így feltételezhető, hogy az 1O_2 és OH^- szintek is változnak, melyeket eddig még nem vizsgáltak, bár akár fluoreszcens festékek segítségével lehetőség lenne rá pl. az 1O_2 esetében (SOSG), vagy egyéb biokémiai módszerekkel a levélben (Babbs és mtsai. 1989). Munkacsoportunk is elkezdte ezen módszerek használatát az új vizsgálataink kapcsán, hogy még teljesebb képet kapjunk a ROS metabolizmus változásáról.

Babbs, C. F., Pham, J. A., & Coolbaugh, R. C. (1989). Lethal hydroxyl radical production in paraquat-treated plants. *Plant Physiology*, 90(4), 1267-1270.

Jahan, I., Islam, M. M., Nakamura, T., Nakamura, Y., Munemasa, S., Mano, J. I., & Murata, Y. (2025). Reactive carbonyl species function downstream of reactive oxygen species in chitosan-induced stomatal closure. *Physiologia Plantarum*, 177(1), e70094.

Köszönöm, egyetértek a véleménnyel, talán a kevesebb és tömörebb összefoglalás és tézispont jobb lett volna, ugyanakkor igyekeztem, hogy szakmailag a lehető legpontosabb állítások legyenek az általánosságok helyett megfogalmazva. Mivel azonban minden bírálom soknak találta a tézispontok számát, így azokat összevonva az alábbiakra rövidíteném le:

1. A CHT-kezelés által kiváltott SA-függő védekezési válaszok (SIPR1 expresszió, sztómazáródás és szuperoxid-gyökönion produkció) napszak- és fényfüggést mutattak paradicsomban, míg az UPR-válaszhoz kapcsolódó SIBiP expresszió fénytől függetlenül fokozódott.
2. Az exogén SA kezelések koncentrációfüggően növelték a paradicsomlevelek szabad és teljes SA-tartalmát, valamint fokozták az oxidatív stresszhez kapcsolódó folyamatokat (pl. lipidperoxidáció, ionkieresztés, ROS produkció) normál fotoperióduson, fényben, melyek a sötétben jelentősen kisebb mértékűek vagy változatlanok maradtak, ami az SA-indukált oxidatív stresszfolyamatok fényfüggését igazolja.
3. A letális koncentrációjú SA kezelés fényben fokozta a ROS-metabolizmusban szereplő enzimek aktivitását és több antioxidáns enzim génjének expresszióját (SIRBOH1, SIMnSOD, SICu/ZnSOD, SIKAT1, SIAPX1 és SIAPX2), míg sötétben ezek a hatások csökkentek vagy elmaradtak. Ezzel szemben a KAT enzim aktivitását mindkét SA koncentráció fénytől függetlenül gátolta.
4. Az SA kezelések koncentráció- és fényfüggő módon befolyásolták a fotoszintetikus apparátus működését: letális koncentrációban csökkentették a fotoszintetikus hatékonyságot jelző paramétereket (pl. Y(II) és Y(I)), miközben növelték az energiavesztéssel kapcsolatos értékeket. Az alacsonyabb koncentrációjú SA hatásai főként sötétben voltak kimutathatók, ami az SA fotoszintézisre gyakorolt hatásának fényérzékenységét igazolja.
5. A letális koncentrációjú SA kezelés fényben jelentős ultrastrukturális változásokat idézett elő a kloroplasztiszokban, valamint csökkentette a keményítőtartalmat és növelte az oldható cukrok mennyiségét. Ezek a változások sötétben kisebb mértékben vagy egyáltalán nem

jelentkeztek, ami arra utal, hogy az SA által kiváltott kloroplasztisz-károsodás és szénhidrát-anyagcsere változások nagymértékben fényfüggők.

6. A paradicsom HXK aktivitása és az SIHXXK gének expressziója levélemelet-, napszak- és fényfüggő változást mutatott, melyben normál fotoperióduson az SIHXXK1 és SIHXXK4, míg sötétben elsősorban az SIHXXK3 játszott meghatározó szerepet. Az SA kezelések ezzel párhuzamosan csökkentették a HXK aktivitást és az SIHXXK gének transzkript szintjét, miközben jelentős glükózfelhalmozódást idéztek elő a levelekben.

7. A letális koncentrációjú SA kezelés ultrastrukturális károsodásokat okozott a mitokondriumokban, csökkentette a cyt c szintet, valamint mérsékelte a HXK és COX aktivitást, ami fokozott mtROS- és mtNO-produkcióval társult. A HXK gátlása tovább növelte az mtROS képződését, igazolva, hogy a csökkent mtHXXK aktivitás hozzájárulhat az SA-indukált PCD kialakulásához.

8. Az ER stressz és az UPR szabályozásában az SA mellett a JA és az ET is részt vesz, mivel ezek a hormonok fokozzák az SIBiP expresszióját, míg hormonok érzékelésénk hiányában az ER stresszválasz gyengébb maradt. Az SA hiánya a ROS-homeosztázis és a glutation-anyagcsere megváltozásával járt együtt, amit a NahG növények eltérő H₂O₂-, szuperoxid-, GSH- és GSSG-szintjei igazoltak.

9. A Tm-indukált ER stressz fokozta több glutation-metabolizmusban részt vevő enzim aktivitását és gén expresszióját, melyek közül több SA-függő szabályozást mutatott (*SIGR2*, *SIGGT*, *SIGST2*). Emellett a PBA kezelés több antioxidáns gén transzkripcióját növelte, ami hozzájárulhat az ER stressz káros hatásainak mérsékléséhez.

10. Izolált kloroplasztiszok felhasználásával igazoltuk, hogy a Tm kezelés csak közvetetten hathat a kloroplasztiszok ROS produkciójára. A Tm kezelés kedvezőtlenül befolyásolta a fotoszintetikus apparátus működését, csökkentve a fotoszintetikus hatékonyságot és növelve a védelmi mechanizmusokhoz kapcsolódó paramétereket. Ezek a változások a NahG növényekben erőteljesebben jelentkeztek, ami alátámasztja az SA védő szerepét az UPR során.

Köszönöm pozitív véleményét a tézisfüzet kapcsán is, végezetül szeretnék választ adni a dolgozat kapcsán felmerült általános kérdésekre:

I. „Befolyásolhatja-e a növények nevelésekor vagy kezelésekor használt fényspektrum a szalicilsav élettani és biokémiai hatásait?”

Köszönöm kérdését, ez és más kísérleti eredményeinek (Kukri és mtsai. 2025), valamint a vonatkozó szakirodalom alapján igen, teljes mértékben. Habár a fény mennyiségének hatását és szerepét a növényekben képződő SA tartalomra és az SA által indukált jelátviteli komponensekre (pl.: ROS) régebb óta ismerjük (Lv és mtsai. 2015), a speciális hullámhosszú LED-ek megjelenésével és könnyű elérhetőségével lehetőség nyílt a speciális hullámhosszú fények összehasonlító tanulmányozására (Borbély és mtsai. 2022). Válaszomban azonban az élettani hatások részletezése helyett az alábbi, alap molekuláris biológiai eredményekre hivatkoznék:

Kimutatták, hogy a vörös fény indukálja az SA felhalmozódását paprikában a *CaHY5* TF aktiválásával (Yang és mtsai. 2023). A *CaHY5* csendesítése csökkentette az SA felhalmozódását, amit a *CaPAL3*, *CaPAL7* és *CaPR1* gének expressziós szintjének csökkenése is kísérte a vizsgált növényekben.

Emellett mások is azt találták, hogy a vörös fény indukálta az *ICS* expresszióját és az SA felhalmozódását segítette elő több növényfajban is (Dhakar és mtsai. 2015; Wang és mtsai. 2023).

Ugyanakkor mások leírták, hogy a kék fény a fehér fényhez képest nem befolyásolta (Szalai és mtsai. 2025), vagy valamivel alacsonyabb SA szintet eredményezett (Gu és mtsai. 2023) kontroll körülmények között.

- Borbély, P., Gasperl, A., Pálmai, T., Ahres, M., Asghar, M. A., Galiba, G., ... & Kocsy, G. (2022). Light intensity- and spectrum-dependent redox regulation of plant metabolism. *Antioxidants*, 11(7), 1311.
- Dhakal, R., Park, E., Lee, S. W., & Baek, K. H. (2015). Soybean (*Glycine max* L. Merr.) sprouts germinated under red light irradiation induce disease resistance against bacterial rotting disease. *PLoS One*, 10(2), e0117712.
- Guo, Y., Gong, C., Cao, B., Di, T., Xu, X., Dong, J., ... & Su, N. (2023). Blue light enhances health-promoting sulforaphane accumulation in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) sprouts through inhibiting salicylic acid synthesis. *Plants*, 12(17), 3151.
- Kukri, A., Czékus, Z., Gallé, Á., Szöllősi, R., Nagy, G., Zsindely, N., ... & Poór, P. (2025). Nocturnal red light modulates the ethylene production and the downstream transcriptional networks that control plant defence responses at dawn. *Plant Stress*, 101145.
- Lv, F., Zhou, J., Zeng, L., & Xing, D. (2015). β -cyclocitral upregulates salicylic acid signalling to enhance excess light acclimation in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, 66(15), 4719-4732.
- Szalai, G., Dernovics, M., Gholizadeh, F., Pál, M., Darkó, É., Nagy, K., ... & Janda, T. (2025). Exploring the impact of blue light on cold acclimation mechanisms in wheat: A comparative analysis of leaf and root responses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 227, 110078.
- Wang, L., Wu, X., Xing, Q., Zhao, Y., Yu, B., Ma, Y., ... & Qi, H. (2023). PIF8-WRKY42-mediated salicylic acid synthesis modulates red light induced powdery mildew resistance in oriental melon. *Plant, Cell & Environment*, 46(5), 1726-1742.
- Yang, Y., Li, Y., Guang, Y., Lin, J., Zhou, Y., Yu, T., ... & Dang, F. (2023). Red light induces salicylic acid accumulation by activating CaHY5 to enhance pepper resistance against *Phytophthora capsici*. *Horticulture Research*, 10(11), uhad213.

II. „Részlet vesz-e a szinglet oxigén és a hidroxilgyök a szalicilsav által szabályozott növényi védekezési válaszokban?”

Igen, a kloroplasztiszt tartalmazó növényi részekben nagyobb valószínűséggel, különösen is a nagy koncentrációjú SA felhalmozódással járó folyamatok során (pl. HR). A szinglet oxigén kapcsán elsőként Danon és mtsai. (2005) írták le fényre nagy mennyiségű szinglet oxigént termelő lúdfű *flu* és *flu-NahG* duplamutánsok segítségével, hogy az SA részben (az ET mellett) szükséges a PCD indukciójához, azaz hatással van a szinglet oxigén produkciójára. Később azt is kimutatták, hogy az SA ürömben (*Artemisia annua*) is képes szinglet oxigén felhalmozódást generálni (Guo és mtsai. 2010). A pontos mechanizmust Lv és mtsai. (2019) tisztázták: az SA az NPR1-aktiválást követően a SIGMA FACTOR BINDING PROTEIN1 (SIB1) expressziójához vezet. Ez a fotoszintézissel kapcsolatos nukleáris gének (*PhANG*) és plasztiszgének (*PhAPG*-k) felfelé vagy lefelé irányuló szabályozásában vesz részt, ami megzavarhatja a fénybegyűjtő antennakomplex és a PSII magfehérjék közötti arányt. A PSII homeosztázisának zavara végül a PSII által $^1\text{O}_2$ termelődéséhez vezet. A nukleáris kódolású kloroplasztikus fehérje, az EXECUTER1, amely feltehetően $^1\text{O}_2$ -érzékelő, detektálja a megnövekedett $^1\text{O}_2$ -szintet, és közvetíti az $^1\text{O}_2$ által kiváltott, genetikailag szabályozott sejthalál programot. Ugyanakkor azt is kimutatták nemrég, hogy az $^1\text{O}_2$ serkenti az SA és JA bioszintézisét, melyben az EXECUTER1 kulcsszerepet játszik (Geng és mtsai. 2024). Emellett leírták, hogy az SA egy EXECUTER1/2-független $^1\text{O}_2$ úton fokozza az *Alternaria alternata* elleni védelmet lúdfűben, és antagonizálja a JA bioszintézisét (Guo és mtsai. 2026). Ezek mellett mások azt is kimutatták, hogy az SA idő- és koncentrációfüggő módon növeli az $^1\text{O}_2$ kioltásában (is) résztvevő α -tokoferol szintet paradicsomban (Chandra és mtsai. 2024) és dohánysejt-szuszpenziós tenyészetben (Harish és mtsai. 2024), míg más esetekben csökkentheti azt (Meher és mtsai. 2018), aláhúzva, de igazolva az SA sokrétű szerepét. A tokoferol mellett a karotinoidek szinglet oxigénnel történő reakciója β -ciklocitrál keletkezését eredményezheti

(β CC) (Triantaphylidès és Havaux, 2009), mely az *ICS1* expresszióját indukálva, az SA gyors akkumulációját és jelátvitelének aktiválódását okozhatja (Lv és mtsai. 2015).

A hidroxilgyökök kapcsán kimutatták, hogy az SA képes (közvetve?) csökkenteni azt alacsonyabb koncentrációban lucerna mozaikvírus fertőzés alatt (Sofy és mtsai. 2021), *Fusarium* fertőzés során (Sobhy és mtsai. 2023), továbbá betakarítást követő érés (Zhang és mtsai. 2024), illetve szárazságstressz alkalmával (Korgaonker és Bhandari, 2023). A hidroxilgyökök semlegesítésében szerepet játszó prolin (Szabados és Saviouré, 2010) és a flavonoidok (Hernández és mtsai. 2009) szintjére is szignifikáns hatással van az SA. Kimutatták, hogy az SA növeli a prolin szintet (Lee és mtsai. 2019), a prolin pedig az SA szintet (Chen és mtsai. 2011). Emellett az SA jelentős hatással van a flavonoidok metabolizmusára és növelheti ezek szintjét is (Gondor és mtsai. 2016).

- Chandra, H. M., Shanmugaraj, B., Sharma, A., & Ramalingam, S. (2024). Elicitation and precursor induced approaches for the enhancement of α -tocopherol production using suspension cultures of *Solanum lycopersicum*. *Current Plant Biology*, 39, 100377.
- Chen, S., Zimei, L., Cui, J., Jiangang, D., Xia, X., Liu, D., Yu, J. (2011). Alleviation of chilling-induced oxidative damage by salicylic acid pretreatment and related gene expression in eggplant seedlings. *Plant Growth Regulation*, 65, 101-108.
- Danon, A., Miersch, O., Felix, G., op den Camp, R. G., & Apel, K. (2005). Concurrent activation of cell death-regulating signaling pathways by singlet oxygen in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 41(1), 68-80.
- Geng, R., Li, X., Huang, J., & Zhou, W. (2024). The chloroplast singlet oxygen-triggered biosynthesis of salicylic acid and jasmonic acid is mediated by EX1 and GUN1 in Arabidopsis. *Plant, Cell & Environment*, 47(8), 2852-2864.
- Gondor, O. K., Janda, T., Soós, V., Pál, M., Majláth, I., Adak, M. K., ... Szalai, G. (2016). Salicylic acid induction of flavonoid biosynthesis pathways in wheat varies by treatment. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1447.
- Guo, X. X., Yang, X. Q., Yang, R. Y., & Zeng, Q. P. (2010). Salicylic acid and methyl jasmonate but not Rose Bengal enhance artemisinin production through invoking burst of endogenous singlet oxygen. *Plant Science*, 178(4), 390-397.
- Guo, Y., Shi, J., Wang-Zhu, X., Mi, L., Wang, H., Chen, M., ... & Chen, S. (2025). Salicylic acid suppresses $^1\text{O}_2$ -mediated susceptibility to *Alternaria alternata* in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, eraf432.
- Harish, M. C., Balamurugan, S., & Sathishkumar, R. (2024). Elicitor-mediated enhancement of α -tocopherol in cell suspension cultures of *Nicotiana tabacum*. *International Journal of Plant Biology*, 15(3), 534-541.
- Hernández, I., Alegre, L., Van Breusegem, F., Munné-Bosch, S. (2009). How relevant are flavonoids as antioxidants in plants?. *Trends in Plant Science*, 14(3), 125-132
- Korgaonker, S., & Bhandari, R. (2023). Alleviation of drought stress effects in two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars by foliar application of salicylic acid. *Russian Journal of Plant Physiology*, 70(6), 131.
- Lee, B. R., Islam, M. T., Park, S. H., Jung, H. I., Bae, D. W., Kim, T. H. (2019). Characterization of salicylic acid-mediated modulation of the drought stress responses: Reactive oxygen species, proline, and redox state in *Brassica napus*. *Environmental and Experimental Botany*, 157, 1-10.
- Lv, F., Zhou, J., Zeng, L., Xing, D. (2015). β -cyclocitral upregulates salicylic acid signalling to enhance excess light acclimation in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, 66(15), 4719-4732.
- Lv, R., Li, Z., Li, M., Dogra, V., Lv, S., Liu, R., ... & Kim, C. (2019). Uncoupled expression of nuclear and plastid photosynthesis-associated genes contributes to cell death in a lesion mimic mutant. *The Plant Cell*, 31(1), 210-230.
- Meher, H. C., Singh, G., & Chawla, G. (2018). Metabolic alternations of some amino acids, coenzymes, phytohormones and vitamins in chickpea crop grown from seeds soaked with defense stimulator. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(3), 45.
- Sobhy, S., Abo-Kassem, E. E. M., Saad-Allah, K. M., & Hafez, E. E. (2023). Physiological and molecular effects of calcium and salicylic acid on *Fusarium graminearum*-infected wheat seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(9), 5796-5815.
- Sofy, A. R., Sofy, M. R., Hmed, A. A., Dawoud, R. A., Refaey, E. E., Mohamed, H. I., & El-DougDoug, N. K. (2021). Molecular characterization of the Alfalfa mosaic virus infecting *Solanum melongena* in Egypt and the control of its deleterious effects with melatonin and salicylic acid. *Plants*, 10(3), 459.
- Szabados, L., Saviouré, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, 15(2), 89-97
- Triantaphylidès, C., Havaux, M. (2009). Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling. *Trends in Plant Science*, 14(4), 219-228.

Zhang, X., Liu, Y., Zhang, W., Yang, W., An, S., Guo, M., & Chen, G. (2024). Salicylic acid treatment ameliorates postharvest quality deterioration in 'France' prune (*Prunus domestica* L. 'Ximei') fruit by modulating the antioxidant system. *Foods*, 13(18), 2871.

III. „A kapott eredmények milyen gyakorlati alkalmazási lehetőségek alapjául szolgálhatnak?”

Köszönöm utolsó kérdését, mely a környezettudatos gondolkodás, a fenntarthatóság igénye és a gyors klímaváltozás korában különösen is fontos lehet! Az SA sokrétű szerepe miatt (pl.: védekezés vagy sejthalál) több szempontból is felhasználhatók lehetnek az eredmények. Egyrészt, ha az SA alap szint napszakfüggését nézzük, egyes növények (gyomok) irtásánál használhatjuk ki a megszerzett tudást és optimalizálhatjuk pl. fotoszintézist gátló herbicidek használatát, ahogy azt két kísérletünkkel is bizonyítottuk (Czékus és mtsai. 2020; Gallé és mtsai. 2023). Kísérleteinkkel igazoltuk, hogy az esti, sötét periódus előtt alkalmazott fotoszintézist gátló gyomirtószerek lassabban és nagyobb koncentrációban mutattak hasonló hatást a hajnal/reggel alkalmazott kisebb mennyiségű szerekhez képest.

Egy pályázat keretén belül pedig azt vizsgáltuk, hogy rövid ideig tartó, adott hullámhosszú fény (vörös) alkalmazásával fel lehet-e kapcsolni a növények védekezését (Koprivanacz és mtsai. 2025; Kukri és mtsai. 2025). Az eredményeink alapján kimutattuk, hogy már 15-30 perces vörös fényvel történő megvilágítás képes volt a növények hajnali lecsökkentett védelmét fokozni. Az éjszakai vörös fényvel történő rövid megvilágítás olyan transzkripciós és metabolikus változásokat eredményeztek, melyek fokozták többek között az SA jelátvitelén keresztül a paradicsomnövények ellenállását *Botrytis cinerea* vagy *Pseudomonas syringae* fertőzésekkel szemben. Emellett hosszú távon a paradicsomtermések minőségére is jótékony hatással bírt. Ezen kísérletek eredményeit megpróbáljuk nagyüzemi üvegházban történő paradicsomtermesztés során is tesztelni.

Az ER stressz és az UPR kapcsán nyert eredményeinket felhasználva, jelenleg is különböző kémiai chaperonokat tesztelünk biotikus stresszhatás kivédésére. A kémiai chaperonok bevethetőek lennének permetezve, a tápoldatba keverve vagy a magokat bevonva különböző stresszorok ellen.

Végezetül az eredményeink felhasználhatóak olyan permetszerek alkalmazása vagy tesztelése kapcsán, melyek SA analógok vagy az SA jelátvitelén keresztül hatnak. Egy K+F munkánk keretén belül egy ilyen terméket vizsgálunk. Az itt kapott eredmények is megdöbbentően igazolják, hogy a permetezést követően egy-hat órán belül lezajlik az az SA által indukált molekuláris biológiai-biokémiai-életteni folyamat a szántóföldön, mely hosszú távon, hetekkel később a termés mennyiségében és minőségében jótékonyan jelentkezik. Ezt azért fontos hangsúlyozni, mert a kívánt hatás eléréséhez nem mindegy, hogy mikor és hogyan juttatjuk ki a kezelőszert, ill. tudatosítani kell, hogy az már akár órákon belül hathat.

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.

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.

Koprivanacz, P., Kukri, A., Milodanovic, D., Martics, A., Czékus, Z., Gallé, Á., ... & Poór, P. (2025). Red light improved photosynthesis and defence-related metabolism in tomato in a leaf level-dependent manner. *Plant Stress*, 18, No-101104.

Kukri, A., Czékus, Z., Gallé, Á., Szöllősi, R., Nagy, G., Zsindely, N., ... & Poór, P. (2025). Nocturnal red light modulates the ethylene production and the downstream transcriptional networks that control plant defence responses at dawn. *Plant Stress*, 101145.

Poór Péter: A szalicilsav által szabályozott növényi védekezési válaszok és az intracelluláris oxidatív stressz vizsgálata

Végezetül szeretném megköszönni még egyszer Dr. Kocsy Gábor alapos bírálatát, észrevételeit és tanácsait, valamint izgalmas szakmai kérdéseit!
Bízom válaszaim elfogadásában és a doktori eljárás további támogatásában!

Köszönettel:
Szeged, 2026. május 8.



Dr. Poór Péter