

# **Akadémiai doktori értekezés tézisei**

**Dr. Csiszár Jolán**

## **A glutation és a kapcsolódó enzimrendszerek szerepe a növényi stresszválaszban, redox regulációban**



**Szegedi Tudományegyetem**  
**Természettudományi és Informatikai Kar**  
**Növénybiológiai Tanszék**  
**2025**

## 1. Bevezetés

A magasabb rendű növények helyhez kötött életmódjuk miatt különösen érzékenyek a környezeti hatásokra, amelyek alapvetően meghatározzák anyagcseréjüket, növekedésüket és fejlődésüket. Az extrém környezeti tényezők, például az alacsony vagy magas hőmérséklet, szárazság, ársztás, talaj magas sótartalma, nehézfém szennyeződés - amelyeket abiotikus stresszoroknak nevezünk - mind a természetes növénytakaróban, mind a termesztett növények esetében jelentős biomassza csökkenést és termés veszteséget okozhatnak. A gazdaságilag jelentős növények esetében a termés csökkenés a genetikailag meghatározott maximális terméshozamhoz viszonyítva általában meghaladja az 50%-ot, de kukorica esetében több mint 60%-os, búzában több mint 80 %-os kiesést is okozhatnak (Szigeti, 2018). A növények számára kedvezőtlen környezeti feltételek napjainkban a globális klímaváltozás, valamint egyes ipari és mezőgazdasági tevékenységek hatására tovább erősödnek. A növények védekezési mechanizmusainak, valamint az ezekkel összefüggő fiziológiai és génexpressziós változásoknak a megismerése kulcsfontosságú a termésbiztonság megőrzése, sőt fokozása szempontjából.

A különböző stresszhatások közös eleme a reaktív oxigénformák (reactive oxygen species, ROS) képződése. Az evolúció során az oxigén-anyagcsere szabályozása, valamint a ROS-termelés, -felhalmozódás és -lebomlás a növényekben központi szerepet kapott az energia-anyagcserétől kezdve a növekedésen, fejlődésen és védekezésen át (Foyer és Kunert, 2024). A ROS legfontosabb szerepe mind a „normál” anyagcsere, mind a különböző stresszhatások során a redukciós-oxidációs (redox) állapot befolyásolása, valamint számos élettani folyamat szabályozása. A jelenlegi szemlélet szerint a ROS-formák nem csupán káros melléktermékek, hanem fontos jelátvivő molekulák is, nagymértékű felhalmozódásuk azonban a növekedés leállításához és sejthalálhoz vezethet. A magasabb rendű növények rendkívül hatékony enzimatis és nem-enzimatis antioxidáns védelmi rendszerekkel rendelkeznek, amelyek egyrészt biztosítják a ROS kevésbé reaktív formákká történő átalakítását és „kioltását”, másrészt közvetítik a ROS-szintben bekövetkező változásokat a megfelelő válaszreakciók kiváltása érdekében. A növények az oxidánsokat és antioxidánsokat a metabolizmus és a környezet változásainak megfelelően rugalmas integrátorokként használják. A redox kölcsönhatások minden növény fejlődése és alkalmazkodása szempontjából alapvető jelentőségűek. A különböző redox-aktív molekulák egymással szoros kölcsönhatásban

működnek, és mindegyik állapota befolyásolhatja a növényi anyagcserét és a környezeti válaszokat.

A redox folyamatok kulcsszereplői az aszkorbinsav és glutation redukált és oxidált formái (redukált aszkorbinsav: AsA, dehidroaszkorbinsav: DHA, redukált glutation: GSH, oxidált glutation: GSSG), valamint az ezekhez kapcsolódó enzimrendszerek, amelyek a ROS, különösen a viszonylag stabil  $H_2O_2$  koncentrációjának ingadozásait csillapítják, és a sejtek redox homeosztázisát bizonyos keretek között tartják. Növényekben a  $H_2O_2$  redukatív detoxifikációjának elsődleges szubsztrátja az AsA, amelynek folyamatos regenerációját a Foyer–Halliwell–Asada ciklus (aszkorbinsav–glutation ciklus, ASC–GSH ciklus) biztosítja. A GSH tripeptid ( $\gamma$ -glutamil-ciszteinil-glicin) a DHA-t redukálja, miközben GSSG keletkezik, amelyet a glutation-reduktáz (GR) redukál vissza. Az AsA/DHA, különösen pedig a GSH/GSSG redox párok jelentős redox pufferként működnek (Noctor és mtsai., 2012), mennyiségük és redukciós állapotuk a növényi sejtek általános állapotának indikátora lehet. A GSH központi szerepet tölt be a növényi jelátviteli folyamatokban, és más redox rendszerekkel (pl. tioredoxin, glutaredoxin) együtt számos hormonjelátviteli útvonal szabályozásában vesz részt. Mivel egyes enzimek kofaktora is, kiemelt figyelem irányult a GSH-t hasznosító enzimekre, amelyek a redox folyamatok megfelelő reakciósebességét és specifitását biztosítják.

Dolgozatomban a GSH mellett elsősorban a GR és a növényi glutation-peroxidáz-szerű (GPXL) enzimek stresszválaszban és redox regulációban betöltött szerepét vizsgálom, és kísérleteink eredményeit mutatom be. Mivel a kedvezőtlen környezeti tényezők a növények növekedésére és termésmennyiségére is hatással vannak, a védekezési mechanizmusok, valamint az érintett fiziológiai és génexpressziós változások megismerése kulcsfontosságú a termésbiztonság megőrzése és fokozása szempontjából. A stressztűrést növelő mechanizmusok aktiválása endogén módon és exogén kezeléssel is elérhető: az abiotikus stresszel szembeni ellenállóság fokozására a megfelelő koncentrációban alkalmazott szalicilsav (SA) előkezelés hatását vizsgáltuk. A kémiai edzés befolyásolja az antioxidánsok működését és a sejtes redox homeosztázist, ugyanakkor az ezt közvetítő mechanizmusok, fehérjemódosulások, jelátviteli és transzkripciós változások kevésbé ismertek. Bár az utóbbi időben egyre nagyobb hangsúlyt kap a termesztett növényfajok vizsgálata, de a szerteágazó összefüggések feltárása leginkább modellrendszerekben várható. Munkánk során különböző paradicsom (*Solanum lycopersicum*) fajtákat valamint lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) Col-0 vad típust, továbbá GR és GPXL gének T-DNS inszerciós mutánsait alkalmaztuk, valamint a redox állapot *in vivo* tanulmányozása céljára

kifejlesztett, genetikailag kódolt redox szenzort (redox-érzékeny zöld fluoreszcens fehérje, roGFP) kifejező növényeket és GPXL-túltermelő *Arabidopsis* vonalakat használtunk.

## 2. Célkitűzések

Doktori értekezésem azon kutatásaim összefoglalása, amelyek során egyrészt célul tűztük ki a paradicsomban korábban megfigyelt szalicilsav-indukált stressztolerancia-fokozás lúdfűben történő tanulmányozását, másrészt a redox-kapcsolt folyamatok - kiemelten a GSH mennyiségének és redox állapotának, valamint a glutation-reduktáz (GR) és glutation peroxidáz-szerű (GPXL) enzimek - szerepének vizsgálatát az SA kezelésre és/vagy sóstresszre adott válaszban, illetve a stressztolerancia kialakításában.

A következő kérdéskörökre kerestünk választ:

1. Hogyan alakul a redox állapot, a ROS és a főbb antioxidánsok szintje a lúdfű és paradicsom növényekben sóstressz hatására? Hogyan módosulnak ezek a paraméterek - különös tekintettel a GSH szintjére és redukáltságára, valamint a GSH-kapcsolt enzimek aktivitására - a stressztoleranciát hatásosan fokozó magasabb ( $10^{-4}$  vagy  $10^{-5}$  M), illetve egy alacsonyabb ( $10^{-7}$  M) SA-koncentrációval történő kezelés során? Van-e szerepe a redox állapot változásnak az SA által kiváltott indukált állapot kialakulásában?
2. A GR és GPXL enzimek stresszválaszban és a redox állapot kialakításában betöltött szerepét részletesebben vizsgálva az alábbi kérdéseket tettük fel:
  - Mennyiben tér el az *Arabidopsis gr1* mutánsok redox állapota a vad típusú növényekétől különböző fejlődési állapotban és nevelési körülmények között?
  - A GR1 hiánya mennyire befolyásolja a NaCl- és SA kezelésekre adott válaszreakciókat?
  - Befolyásolja-e a különböző GPXL enzimek hiánya az *Atgpxl1-8* mutáns növények redoxpotenciálját, növekedését és sóstresszel szembeni érzékenységét?
  - Hogyan módosítja az *AtGPXL4* és *AtGPXL5* gének mutációja és túltermelése a növekedési folyamatokat kontroll körülmények között és sóstresszt követően?
  - Milyen következtetések vonhatók le a növények redox állapotának meghatározásából? Tükrözi-e, és ha igen, milyen mértékben a glutation redoxpotenciál a növények aktuális fiziológiai állapotát és/vagy stressznek való kitettségét ?

### 3. Eredmények

#### 3.1 A szalicilsav koncentráció-függő hatása a ROS-szintre, a redox állapotra és az antioxidáns védekezésre *Arabidopsis thaliana* növényekben

A szalicilsav nemcsak védekezést segítő stresszhormonként ismert, hanem oxidatív stresszt kiváltó ágensként is. Ez utóbbi hatására fókuszálva hidroponikusan, Hoagland tápoldatban nevelt, 5 hetes *Arabidopsis thaliana* növények  $10^{-7}$  illetve a  $10^{-5}$  M SA kezelése során vizsgáltuk a ROS-szint, az antioxidáns mechanizmus egyes elemeinek és a redox állapotnak a változását háromhetes időtartamban, hetenkénti mintavételezéssel. Az SA ROS-akkumuláló hatása a  $10^{-7}$  M SA-val kezelt növények hajtásában minden vizsgált időpontban megfigyelhető volt, míg a gyökerekben csak a kezelés 2. hetéig. A magasabb SA koncentráció ( $10^{-5}$  M) esetében a mért  $H_2O_2$  mennyisége - érdekes módon - alacsonyabbnak bizonyult, és különösen jelentősen csökkent a 3. hétre a kontroll mintákhoz képest. Ez az eredmény utalhat a ROS-átalakító antioxidáns mechanizmusok hatékonyabb aktiválására.

A redoxpotenciál változását redox-szenzitív zöld fluoreszcens protein (roGFP1) redox próbát kifejező *A. thaliana* Col-0 növények leveleiben vizsgáltuk ( $E'_{roGFP1}$ ) (Meyer és mtsai., 2007). A fluoreszcens mikrotiter-leolvasóval ("plate reader"; FLUOstar OPTIMA, BMG Labtech, Durham, NC, USA, az SZTE Mikrobiológiai Tanszék) kapott eredményeink alapján a vízkultúrák nevelés önmagában is befolyásolta a növények redox állapotát a kísérlet teljes időtartama alatt. A  $10^{-7}$  illetve  $10^{-5}$  M SA kezelést követően a legoxidáltabb redoxpotenciált (legkisebb abszolút érték) a relatíve magasabb SA koncentráció esetén, két hét elteltével mértük. Míg a kontroll növények leveleinek  $E'_{roGFP1}$  értéke  $-283,6 \pm 10,7$  mV volt, addig  $10^{-5}$  M SA jelenlétében ez az érték több mint 20 mV-tal pozitívabbnak bizonyult. Azonban a következő hétre a  $10^{-5}$  M SA-kezelt növények redoxpotenciálja már a kontrollhoz hasonlóvá vált, ami a redox homeosztázis átmeneti felborulását, majd helyreállítását tükrözi.

A glutation és a kapcsolódó antioxidáns enzimek redoxállapot-fenntartásban betöltött szerepét vizsgálva kimutattuk, hogy a lúdfű növények szalicilsavval történő kezelése során a magasabb SA koncentráció lényegesen nagyobb mértékben növelte a redukált glutation forma (GSH) mennyiségét, mint az oxidált (GSSG) formáét, továbbá több antioxidáns enzim, pl. az aszkorbát peroxidáz (APX), glutatio-peroxidáz (GPOX) és GR aktivitását is indukálta. Különösen kiemelhető a GR aktivitás jelentős növekedése. Ezzel párhuzamosan a GSH-függő dehidroaszkorbát-reduktáz (DHAR) aktivitása csökkent, míg a NAD(P)H-függő

monodehidroaszorbát reduktáz (MDHAR) működése nem változott (Horváth és mtsai., 2015; Csiszár és mtsai., 2018).

### **3.2 A hosszútávú exogén SA-kezelés megváltoztatja a GSH- és ASC-tartalmat, valamint számos ROS-átalakító enzimet aktivál paradicsomban is**

A lúdfűnél alkalmazott kísérleti rendszerhez nagyon hasonló kísérletsorozatban 5 hetes paradicsom (*Solanum lycopersicum* L) növények három héten át alkalmazott  $10^{-7}$  és  $10^{-4}$  M SA-kezelést követően vizsgáltuk a redox állapotot meghatározó főbb paramétereket a Rio Fuego fajtában. Eredményeink közül kiemelhető, hogy  $10^{-4}$  M SA jelenlétében a paradicsomnövények is alacsonyabb ROS szinttel és kevésbé oxidált redox állapottal rendelkeztek, mint az alacsonyabb SA koncentrációval kezelték. SA hatására megemelkedett az ASC- és GSH-tartalom, valamint több ROS-átalakító enzim aktivitása is, azonban a legnagyobb mértékű növekedést a GR aktivitása mutatta. Ez mind a hajtásban, mind a gyökérben megfigyelhető volt a magasabb koncentrációjú SA jelenlétében a kezeletlen kontroll növényekhez viszonyítva (Csiszár és mtsai., 2014; Tari és mtsai., 2015).

### **3.3 Az SA genotípus-függő módon szabályozza az ASC- és GSH-szinteket, a GSH bioszintézisében és re-redukciójában érintett paradicsom géneket, és gyors redoxpotenciál-változást idéz elő**

A molekuláris vizsgálatok során is gyakran használt Ailsa Craig és Moneymaker paradicsom fajták összehasonlításával rámutattunk az eltérő ASC- és GSH-mennyiség jelentőségére a stresszválaszban, valamint a GSH bioszintézis kulcsenzimét (glutathion szintetáz1, GSH1) illetve a visszaredukciót biztosító GR enzimet kódoló gének SA általi, genotípus-függő szabályozására. Négyhetes, Hoagland tápoldatban nevelt növények SA-kezelése után 24 órával végzett vizsgálataink alapján megállapítottuk, hogy míg a Moneymaker fajtát magasabb ASC- és GSH-tartalom, valamint ezzel összhangban magasabb *SIGSH1*, *SIGR1* és *SIGR2* expressziós értékek jellemezték, addig a vizsgált géneket a  $10^{-4}$  M SA nagyobb mértékben szabályozta felül (upregulálta) az Ailsa Craig fajtában. Mind a GSH-szintézis fokozása, mind a GR aktivitás indukciója a komplex SA-hatás jelentős összetevőjének tekinthető. A mért GSH- és GSSG-mennyiségekből számolt redoxpotenciál érték 24 óra elteltével a Moneymaker fajtában negatívabb volt – jelentősen redukált állapotot jelezve –, mint a kezeletlen kontroll gyökerekben. Ezek az eredmények alátámasztják, hogy az SA hatása nemcsak koncentráció-, hanem genotípus-függő módon is érvényesül. (Gallé és mtsai., 2021).

A roGFP2 redox szenzor alkalmazásával *in vivo* módon igazoltuk az SA GSH redox potenciálra gyakorolt gyors hatását is. A genetikailag kódolt roGFP2 redox próbát *Arabidopsis* növényekben fejeztették ki (Schwarzlander és mtsai., 2008). A megfelelő plazmid-konstrukciót *Rhizobium rhizogenes* transzformációval juttattuk be paradicsomba, majd lézer-szkennelő konfokális fluoreszcens mikroszkóppal (Olympus Fluoview FV1000, Olympus Life Science Europe GmbH, Hamburg, Németország; HUN-REN SZBK Mikroszkópos Sejtanalízis Laboratórium) mutattuk ki az SA-indukált redox változásokat paradicsom gyökerekben. Eredményeink *in vivo* igazolták a GSH redoxpotenciálra gyakorolt gyors SA-hatást paradicsomban is.

### **3.4 A ROS és redox reakciók jelentősége lúdfű és paradicsom növények NaCl kezelésre adott válaszában**

A közeg magas sókoncentrációja elsődlegesen csökkenti a vízpotenciált, ozmotikus stresszt okoz és hosszabb távon ionos stresszt vált ki, ugyanakkor igen jelentős a másodlagos stresszként kialakuló oxidatív stressz komponens hatása is, így összetett módon befolyásolja a növények növekedését és fejlődését (Balasubramaniam és mtsai., 2023). A magas GSH/GSSG arány fenntartása fontos szerepet játszik a növények antioxidáns kapacitásának erősítésében, a magas sókoncentrációhoz való alkalmazkodásban és a sótolerancia kialakulásában (Shalata és Neumann, 2001; Gill és mtsai, 2013). Eredményeink szerint a 7 hetes Rio Fuego paradicsom növények 100 mM NaCl-kezelése után egy héttel az ASC mennyisége ugyan nagyobb volt a sóstressznek kitett növényekben, mint a kezeletlen kontrollban, a GSH mennyisége azonban csökkent. Megállapítottuk, hogy az ASC és GSH mennyiségének növekedése az adott kezelésre átmeneti jellegű. Sóstressz hatására az AsA mennyisége a kezelést követő 2. napig, a GSH szintje a 3. napig emelkedett mind a hajtásban, mind a gyökérben. A kísérlet 7. napjára - amikor korábbi eredményeink szerint a stresszkezelés már látható tüneteket okozott (Tari és mtsai., 2002; Poór és mtsai., 2011) - a GSH mennyisége jelentősen csökkent, illetve a gyökér GSSG-tartalma szignifikánsan megemelkedett, ami kimerülési állapotra utalhat. Ugyanakkor számos antioxidáns enzim aktivitása fokozódott a sóstresszt követően, köztük a szuperoxid-dizmutáz (SOD), az aszkorbát-peroxidáz (APX), a kataláz (KAT), a DHAR, a GR, a glutation-transzferáz (GST) és a glutation-peroxidáz (Csiszár és mtsai., 2014; Tari és mtsai., 2015).

Nagyon hasonló mintázatot figyelhettünk meg a 7 hetes *Arabidopsis* növények tápoldatának 100 mM NaCl-dal történő kiegészítését követően egy héttel. A hajtásban nőtt az AsA- és a GSH-mennyiség, valamint az APX, DHAR, GST és GR aktivitása, míg gyökérben az

emelkedett SOD, DHAR és gvajacol peroxidáz (POD) aktivitás mellett kiemelkedően magas GSH mennyiséget mértünk (Horváth és mtsai., 2015, Csiszár és mtsai., 2018). Ezek az antioxidáns komponensek hozzájárulnak sóstressz által indukált ROS semlegesítéséhez vagy eltávolításához, és aktivitásuk fokozásával nagymértékben mérsékelhetők a magas sótartalom következtében a növényeken kialakuló fiziológiai, biokémiai és morfológiai tünetek.

Az Ailsa Craig és Moneymaker paradicsom fajták 24 órás, 100 és 150 mM NaCl-kezelését követően a gyökerekben az AsA/DHA és a GSH/GSSG mennyiségekben és arányokban egyaránt NaCl -koncentráció- és genotípus-függő változásokat tapasztaltunk. A Moneymaker fajta - amely kontroll körülmények között is magasabb GSH tartalommal rendelkezett - a sóstressz hatására nagyobb mértékben fokozta mind a GSH bioszintézis sebességét meghatározó *GSH1* gén, mind a *GR1* és *GR2* kifejeződését, mint az Ailsa Craig fajta. A számított  $E'_{\text{GSH}}$  redoxpotenciál értékek a kezelt gyökerekben is a kontrollhoz hasonló redox állapotot mutattak. Az Ailsa Craig esetében 100 mM NaCl hatására a GSH mennyisége csökkent, azonban a magasabb (150 mM) NaCl-koncentráció már a kontrollhoz hasonló szintet és  $E'_{\text{GSH}}$ -értéket eredményezett. Az *SlGSH1* és *SlGR1*, *SlGR2* expresszió változások alapján ehhez mind a GSH bioszintézisének, mind a GSSG redukciójának fokozása hozzájárult (Gallé és mtsai., 2021).

### 3.5 A megfelelő koncentrációjú SA-előkezelés a GSH-tartalom növelésével elősegítheti a redoxpotenciál fenntartását a másodlagosan alkalmazott sóstressz esetén is

Lúdfű növényekben bizonyítottuk a megnövekedett GSH „pool” (GSH készlet) szerepét az SA stressztolerancia-fokozó hatásában, az ún. „primed”, illetve „edzett” állapot kialakulásában (ez utóbbi kifejezést a növények abiotikus stresszekkel szemben megnövekedett ellenállóságának leírására használjuk.) A roGFP1 redox próbát kifejező *Arabidopsis* növények hajtásában a redoxpotenciál az egy héten át alkalmazott 100 mM NaCl-kezelést követően mintegy 20 mV-tal vált pozitívabbá a kezeletlen kontroll növényekhez viszonyítva, ami oxidáltabb redox állapotra utal. A két héten át alkalmazott  $10^{-7}$  vagy  $10^{-5}$  M SA-előkezelés csökkentette ezt a különbséget, jelezve az előkezelés védő hatását. Míg a  $10^{-7}$  M SA-előkezelést követően alkalmazott sóstressz kisebb mértékű redoxpotenciál-eltolódást eredményezett, addig a  $10^{-5}$  M SA-előkezelt növények  $E'_{\text{roGFP1}}$  értéke nem különbözött a kezeletlen kontrollokétól, ami a redox homeosztázis fenntartására utal. Eredményeink alapján a GSH-mennyiség növekedése nagymértékben hozzájárult ahhoz, hogy a  $10^{-5}$  M SA-előkezelt, sikeresen edzett *gr1* mutánsok

a másodlagosan alkalmazott sóstresszt követően képesek voltak redox homeosztázisuk helyreállítására, illetve fenntartására.

Összefoglalva, eredményeink szerint a megemelkedett GSH-szintézis meghatározó szerepet játszik a redox homeosztázis megőrzésében az egyhetes, 100 mM NaCl-kezelést követően, mind SA jelenlétében, mind pedig a GR1 izoenzim működésének hiányában (**Csiszár és mtsai., 2018**).

### **3.6 Lúdfű glutation-peroxidáz-szerű enzimek szerepe a redox állapot fenntartásában és a sóstressz válaszban**

A glutation-peroxidázok a kevésbé ismert és tanulmányozott, hem kofaktort nem tartalmazó tiol-peroxidázok közé tartoznak. Katalizálják a  $H_2O_2$  és a szerves hidroperoxidok - köztük lipid-peroxidok – vízzé, illetve megfelelő alkoholokká történő redukálását GSH-t vagy tioredoxint (TRX-et) használva redukáló ágensként (Pei és mtsai, 2023). Számos növényi glutation-peroxidáz elsősorban TRX-et használ redukálószerként, ugyanakkor kapcsolatot képezhet a két fő redox rendszer között (Jung és mtsai., 2002; Iqbal és mtsai, 2006). Mivel ezek az enzimek lényegesen különböznek az állati glutation-peroxidázoktól, egyes szerzők szerint helyesebb a glutation-peroxidáz-szerű (glutathione peroxidase-like, GPXL) elnevezés alkalmazása (Attacha és mtsai., 2017; Noctor, 2025), ezért munkánk során mi is ezt a nomenklatúrát követjük. Feltételezett szerepük a ROS-semlegesítés mellett a sejtek redox homeosztázisának védelme, sőt a ROS és a funkcionális redox jelátvitel összekapcsolása is, például a tiol/diszulfid egyensúly és a fehérje-funkciók szabályozásán keresztül (Iqbal és mtsai., 2006; Meyer és mtsai., 2021). Jelentőségük az elmúlt évtizedekben került előtérbe (**Bela és mtsai., 2015; 2022**). A redox állapot meghatározásában, illetve az abiotikus stresszválaszban betöltött szerepüket *Arabidopsis thaliana* növényeken vizsgáltuk.

A lúdfűben azonosított 8 izoenzim (AtGPXL1-8) különböző sejtorganellumokban lokalizálódik. Az *Atgpxl1-8* T-DNS inszerciós mutánsokba a roGFP2 redox próbát keresztezéssel bejuttatva megállapítottuk, hogy redox állapotuk a vad típushoz viszonyítva általában oxidáltabb volt. Például az *Atgpxl1* és *Atgpxl7* sziklevelekben, valamint az *Atgpxl1* és *Atgpxl4* gyökerekben is több mint 20 mV eltérést mértünk az  $E'_{roGFP2}$  ( $=E'_{GSH}$ ) értékekben a vad típusú növényekhez képest. Az össz ROS szinteket 2',7'-diklór-dihidro-fluoreszcein-diacetát ( $H_2DCFDA$ ) festéssel vizsgálva a mutáns csíranövényekben kimutattuk, hogy több ROS-t akkumuláltak, mint a Col-0 vad típus. Mind a csíranövényekben, mind a 6 hetes, hidroponikus kultúrában nevelt növényekben végzett, 100 mM NaCl-kezelést követő

redoxpotenciál- és ROS-meghatározások, valamint a főbb nem-enzimatikus és enzimatis antioxiidánsok vizsgálata egyaránt arra utalt, hogy az AtGPXL fehérjék a ROS- és redox homeosztázisban ún. finomhangoló szerepet töltenek be. Ebben *in vivo* a glutation- és/vagy tioredoxin-függő peroxidáz (GPOX és/vagy TPOX) aktivitásuk is jelentős szerepet játszik. Ugyanakkor egy-egy AtGPXL gén mutációja esetén - különösen erősebb stressz jelenlétében - más mechanizmusok is aktiválódhatnak a ROS-akkumuláció meghatározott keretek között tartása érdekében. Több esetben kimutattuk az ASC- és GSH-mennyiség növekedését is, ami – a *gr1* mutánsoknál megfigyeltékhez hasonlóan – részben kompenzálhatta az enzimhiány redox állapotra gyakorolt káros hatását (Bela és mtsai., 2018; 2025).

### 3.7 Az AtGPXL4 és AtGPXL5 fehérjék sóstressz válaszbán betöltött szerepének részletesebb vizsgálata

100 mM NaCl kezelés hatására az *Arabidopsis* Col-0 növényekben mért expresszió változások alapján a sóstresszre hajtásban az AtGPXL5 szabályozódott felül jelentősebben, míg gyökerekben az AtGPXL4 kifejeződése indukálódott (Bela és mtsai., 2018).

A membránokhoz kapcsolódó AtGPXL4 és AtGPXL5 fehérjék szerepének részletesebb vizsgálatához az őket kódoló géneket túltermeltettük (OX-AtGPXL4, OX-AtGPXL5), továbbá *Atgpxl4/Atgpxl5* dupla mutáns (*gpxl4/gpxl5*) vonalakat hoztunk létre. A mutáns vonalak megemelkedett, illetve az OX-GPXL4 és OX-GPXL5 növények Col-0-hoz hasonló H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> és MDA szintje alátámasztja a ROS- és lipidperoxid szint-szabályozásban játszott fontos szerepüket. Míg a vizsgált gének expressziójában igen nagy különbségek találhatók az adott génben mutáns és az azt túltermelő növények között, a mérhető GPOX aktivitásban csak kisebb eltéréseket tapasztaltunk kontroll körülmények között és 24 órás sóstresszt követően is. Sem az AtGPXL4-, sem az AtGPXL5-túltermelő növények GPOX aktivitása nem mutatott emelkedést a vad típushoz képest, ami jelzi, hogy ez a funkció a komplex antioxiidáns mechanizmus részeként szigorúan szabályozott. Érdekes módon a legnagyobb GPOX aktivitást a dupla mutánsban mértük mind kontroll körülmények között, mind sóstressz alkalmazása után, ami arra utal, hogy az AtGPXL4 és AtGPXL5 hiányában más, hasonló aktivitásokkal rendelkező enzimek (pl. redundáns GPXL izoenzimek, GPOX aktivitással rendelkező glutation-transzferázok) aktiválódhattak. Az OX-AtGPXL4 növények TPOX aktivitása azonban kb. kétszerese volt a vad típusban mért értékeknek. Bár mindkét izoenzim plazmamembránhoz kapcsolódva található (Attacha és mtsai., 2017), ez az eredmény azt mutatja, hogy szubsztrát-specifitásuk, aktivitásuk különböző lehet, és a sejtben eltérő funkciót tölthetnek be. Eredményeink alapján az AtGPXL4, és különösen az AtGPXL5 egyik legfontosabb szerepe a

redox állapot módosítása, azonban a pontos mechanizmus feltárása, pl. a GSH bioszintézisre gyakorolt hatásuk további vizsgálatot igényel (**Riyazuddin és mtsai. 2019; 2022**, és közöletlen eredmények).

### 3.8 Az AtGPXL fehérjék a növekedést is befolyásolják

Az *Atgpl1-8* csíranövények fenotípusát a Col-0 vad típushoz viszonyítva számos eltérés jellemzi, például az elsődleges gyökér hosszában és az oldalgyökerek számában. A Col-0 vad típusú csíranövények só- és ozmotikus stresszre adott válaszát vizsgálva megállapítottuk, hogy a ROS-szintek és az oldalgyökerek számát és növekedését jellemző paraméterek között erősebb negatív összefüggés mutatkozott, mint a ROS és az elsődleges gyökér növekedése között. Ez a korreláció azonban a mutánsokban szignifikánsan megváltozott. Az *Atgpxl1-8* csíranövényeken végzett kísérleteink során NaCl-kezelést követően megnövekedett ROS-szinteket figyeltünk meg, különösen a hajtásokban. Eredményeink arra utalnak, hogy az AtGPXL-ek ROS-függő hatásai kulcsszerepet játszanak a csíranövények fejlődésének szabályozásában, valamint az abiotikus stresszekre adott válaszokban. Az izoenzim-specifikus mintázat továbbá azt jelzi, hogy az AtGPXL fehérjék egyedi módon lépnek kölcsönhatásba más jelátviteli útvonalakkal.

Az AtGPXL4 és AtGPXL5 hajtásnövekedésben betöltött szerepét vizsgálva tápkockába vetett *Atgpxl4*, *Atgpxl5* T-DNA inszerciós mutáns, *Atgpxl4/Atgpxl5* dupla mutáns és az OX-GPXL4 és OX-GPXL5 *Arabidopsis* növények tölevélrózsza növekedését két hónapos korukig követtük nyomon. Megállapítottuk, hogy a növények tölevélrózsája a legtöbb esetben a vad típuséhoz hasonlóan növekedett. Szignifikánsan kisebb rozetta átmérőt csak az *Atgpxl4* mutáns esetében mértünk két időpontban. Ezzel szemben az *AtGPXL5* gént túltermelő növények rozetta átmérője minden mintavételi időpontban meghaladta a vad típusét, ami az AtGPXL5 fehérje hajtásnövekedésben betöltött pozitív szerepére utal. Eredményeink összességében azt demonstrálják, hogy az AtGPXL fehérjék a növényi jelátviteli hálózat integrált elemei, és a redox-szabályozáson keresztül a növekedési folyamatokat is befolyásolhatják (**Riyazuddin és mtsai. 2019; 2022; Bela és mtsai., 2022; 2025**).

#### 4. Új tudományos eredmények

- Bizonyítottuk, hogy az alkalmazott, magasabb szubletális szalicilsav-koncentráció (lúdfű esetében  $10^{-5}$  M, paradicsomnövényeknél  $10^{-4}$  M SA) hosszabb távon hatékonyabban aktiválja a védelmi, ROS-átalakító mechanizmusokat, aminek következtében az így kezelt növények a  $10^{-7}$  M SA hatásához képest kevésbé oxidált redox állapottal rendelkeztek.
- Genetikailag kódolt roGFP redox szenzor alkalmazásával elsőként mutattuk ki az SA koncentrációfüggő hatását a sejtes redox állapotra *in vivo* mind rövid távú (1 óra), mind hosszabb távú (1–3 hét) kezelések során *Arabidopsis thaliana* növényekben. Megállapítottuk, hogy a  $10^{-5}$  M SA-előkezelés stressztoleranciát fokozó hatása együtt jár a redox homeosztázisnak a kezeletlen kontrollhoz hasonló szintre történő helyreállításával.
- A roGFP2 redox szenzor *Rhizobium rhizogenes*-közvetítette transzformációjával *in vivo* igazoltuk az SA által indukált redox változásokat paradicsomgyökerekben is.
- Megállapítottuk, hogy a GSH-bioszintézis fokozása és a glutation-reduktáz (GR) aktivitásának indukciója egyaránt meghatározó elemei az SA komplex hatásmechanizmusának. Igazoltuk, hogy az *Arabidopsis gr1* mutánsban kialakuló megemelkedett GSH-szintek részben kompenzálhatták a GR hiányának kedvezőtlen hatásait, és stabilizálhatták a redox állapotot a később alkalmazott sóstressz során is.
- Különböző paradicsomfajták összehasonlításával kimutattuk az ASC- és GSH-tartalom fajták közötti különbségeit, valamint a GSH bioszintézisének kulcsenzimét és a GR gének genotípusfüggő, SA által közvetített szabályozását.
- Megállapítottuk, hogy a paradicsomnövények 100 mM NaCl-kezelése átmenetileg megnöveli az ASC és a GSH mennyiségét. Egy hét elteltével a GSH szintje jelentősen csökken, miközben a gyökér GSSG-tartalma megemelkedik, ami kimerülési állapotra utal.
- A roGFP2 redox próba Atgpxl1–8 T-DNS inszerciós mutánsokba történő bejuttatásával kimutattuk, hogy az AtGPXL fehérjék a ROS- és redox homeosztázis fenntartásában finomhangoló szerepet töltenek be, amelyben GPOX és/vagy TPOX aktivitásuk is jelentős.
- AtGPXL4 és AtGPXL5 géneket túltermelő vonalakat, valamint gpxl4/gpxl5 dupla mutánsokat hoztunk létre. Eredményeink alapján mindkét plazmamembrán-kapcsolt izoenzim szerepet játszik a ROS- és lipidperoxid-szintek, valamint a sejtes redox állapot szabályozásában, ugyanakkor szubsztrát specifitásuk és *in vivo* funkciójuk eltérő lehet.
- Igazoltuk, hogy az AtGPXL fehérjék ROS-függő hatásai szerepet játszanak a csíranövények fejlődésének és az abiotikus stresszekre adott válaszok szabályozásában. Kimutattuk továbbá az AtGPXL5 fehérje pozitív szerepét a hajtásnövekedésben.

## 5. Összefoglalás

A reaktív oxigénformák napjaink szemlélete szerint nem csupán a sejtkárosodás melléktermékei, hanem az aerob sejtek döntéshozatali folyamataiban részt vevő, kulcsfontosságú jelátvivő molekulák. A reaktív oxigén- és nitrogénformák, az enzimatis antioxiánsok aktivitása és a nem-enzimatis antioxiánsok mennyisége, oxidált/redukált formáik aránya határozzák meg a sejtek redukciós-oxidációs, azaz redox állapotát. A ROS-szintek finom szabályozása, valamint a sejtek redox állapotának fenntartása alapvető jelentőségű a növények fejlődése és a biotikus, illetve abiotikus stresszekhez való alkalmazkodása szempontjából. E folyamatok központi elemei a glutation- és aszkorbát-alapú antioxiáns rendszerek, valamint a redox folyamatokat katalizáló enzimek hálózata.

Munkánk során a szalicilsav (SA) redox szabályozásban betöltött szerepét, különös tekintettel a glutation rendszerre, különböző növényfajokban és stresszörülmények között vizsgáltuk. Kimutattuk, hogy az alkalmazott, fajspecifikusan optimalizált szubletális SA-koncentrációk hosszabb távon hatékonyabban aktiválták a védelmi, ROS-átalakító mechanizmusokat, mint az alacsonyabb dózisok. Ennek eredményeként a növények alacsonyabb ROS-szinttel és kevésbé oxidált redox állapottal rendelkeztek. A sikeres SA-előkezelést az ASC- és GSH-tartalom, valamint a GR aktivitásának jelentős növekedése kísérte, miközben a citoplazmatikus GSH redox állapota átmeneti oxidációt követően visszaállt a kontrollhoz hasonló szintre.

Különböző paradicsomfajták összehasonlításával igazoltuk, hogy az antioxiáns kapacitás és a glutation-anyagcsere SA általi szabályozása genotípusfüggő. Sóstressz hatására az ASC és a GSH mennyisége, valamint azok redox arányai koncentráció- és fajtaspecifikusan változtak. A magasabb alap GSH-tartalommal rendelkező fajták erőteljesebb génexpressziós válaszokat mutattak a GSH-bioszintézis és a glutation-redukció kulcsenzimek esetében. Időbeli vizsgálataink alapján az antioxiáns válasz egyes elemei átmeneti jellegűek voltak, míg elhúzódó stressz esetén kimerülési állapot jelei váltak megfigyelhetővé.

*Arabidopsis thaliana* növényekben genetikailag kódolt redox szenzorok alkalmazásával *in vivo* igazoltuk, hogy az SA-előkezelés képes mérsékelni a sóstressz által kiváltott redox-eltolódást, és elősegíti a redox homeosztázis helyreállítását még a glutation redukcióban érintett mutáns háttérben is. Eredményeink arra utalnak, hogy a megnövekedett GSH-szintek részben kompenzálhatják az antioxiáns rendszer egyes elemeinek kiesését.

A kevésbé ismert *Arabidopsis* glutation-peroxidáz-szerű (AtGPXL) fehérjecsalád szerepének vizsgálata során kimutattuk, hogy ezek az enzimek a ROS- és redox homeosztázis finomhangolásában vesznek részt. A mutáns és túltermelő vonalak elemzése alapján az AtGPXL fehérjék hiánya vagy túlzott jelenléte csak korlátozott mértékben módosította az össz glutatio-peroxidáz (GPOX) aktivitást, ugyanakkor jelentősen befolyásolta a redox állapotot és a nem enzimikus antioxidánsok szintjét. A membránokhoz kapcsolódó AtGPXL4 és AtGPXL5 különösen fontosnak bizonyultak a redox szabályozásban, valamint utóbbi a hajtásnövekedés befolyásolásában. Fenotípusos elemzések alapján az AtGPXL fehérjék a növényi jelátviteli hálózat integrált elemei, amelyek a stresszválaszok és a növekedési folyamatok összehangolásában egyaránt szerepet játszanak.

## 6. A tézisek alapjául szolgáló publikációk (a felelős szerzőség csillaggal jelölve)

- Csiszár J\***, Horváth E, Váry Zs, Gallé Á, Bela K, Brunner Sz, Tari I (2014) Glutathione transferase supergene family in tomato: salt stress-regulated expression of representative genes from distinct GST classes in plants primed with salicylic acid. **Plant Physiol Biochem** 78: 15-26. **IF: 2,756**; Független hivatkozások száma: 155
- 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 Biol Cracov Bot** 57(1): 21-30. **IF: 0,625**; Független hivatkozások száma: 32
- Horváth E, Brunner Sz, Bela K, Papdi Cs, Szabados L, Tari I, **Csiszár J** (2015) Exogenous salicylic acid-triggered changes in the glutathione transferases and peroxidases are key factors in the successful salt stress acclimation of *Arabidopsis thaliana*. **Funct Plant Biol** 42: 1129-1140. **IF: 2,491**; Független hivatkozások száma: 34
- Bela K, Horváth E, Gallé Á, Szabados L, Tari I, **Csiszár J\*** (2015) Plant glutathione peroxidases: emerging role of the antioxidant enzymes in plant development and stress responses. **J Plant Physiol** 180: 192-201. **IF: 2,971**; Független hivatkozások száma: 330
- Bela K, Riyazuddin R, Horváth E, Hurton Á, Gallé Á, Takács Z, Zsigmond L, Szabados L, Tari I, **Csiszár J\*** (2018) Comprehensive analysis of antioxidant mechanisms in *Arabidopsis* glutathione peroxidase-like mutants under salt- and osmotic stress reveals organ-specific significance of the AtGPXL's activities. **Env Exp Bot** 150: 127-140. **IF: 3,712**; Független hivatkozások száma: 28
- Csiszár J\***, Brunner Sz, Horváth E, Bela K, Ködmön P, Riyazuddin R, Gallé Á, Hurton Á, Papdi Cs, Szabados L, Tari I (2018) Exogenously applied salicylic acid maintains redox homeostasis in salt-stressed *Arabidopsis gr1* mutants expressing cytosolic roGFP1. **Plant Growth Regul** 86:181-194. **IF: 2,473**; Független hivatkozások száma: 42
- Riyazuddin R, Bela K, Horváth E, Rigó G, Gallé Á, Szabados L, Fehér A, **Csiszár J\*** (2019) Overexpression of the *Arabidopsis* glutathione peroxidase-like 5 gene (*AtGPXL5*) resulted in altered plant development and redox status. **Env Exp Bot** 167:103849, 13 p. **IF: 4,27**; Független hivatkozások száma: 16

- Gallé Á, Bela K, Hajnal Á, Faragó N, Horváth E, Horváth M, Puskás L, **Csiszár J\*** (2021) Crosstalk between the redox signalling and the detoxification: GSTs under redox control? **Plant Phys Bioch** 169: 149-159. **IF: 5,437**; Független hivatkozások száma: 6
- Bela K, Riyazuddin R, **Csiszár J\*** (2022) Plant glutathione peroxidases: Non-heme peroxidases with large functional flexibility as a core component of ROS-processing mechanisms and signalling. **Antioxidants** 11(8):1624, 18 p. **IF: 7,0**; Független hivatkozások száma: 33
- Bela K, Tompa B, Riyazuddin R, Horváth E, Jász K, Hajnal Á, Bangash SAK, Gallé Á, **Csiszár J\***(2025) The manifestation of the dual ROS-processing and redox signaling roles of glutathione peroxidase-like enzymes in development of *Arabidopsis* seedlings, **Antioxidants** 14(5): 518, p 22. **IF: 6,6**; Független hivatkozások száma: -

## 7. A tézisekben szereplő egyéb idézett közlemények

- Attacha S, Solbach D, Bela K, Moseler A, Wagner S, Schwarzländer M, Aller I, Müller SJ, Meyer AJ (2017) Glutathione peroxidase-like enzymes cover five distinct cell compartments and membrane surfaces in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ* 40(8):1281-1295.
- Balasubramaniam T, Shen G, Esmaeili N, Zhang H (2023) Plants' response mechanisms to salinity stress. *Plants* 12(12):2253.
- Foyer CH, Kunert K (2024) The ascorbate–glutathione cycle coming of age. *J Exp Bot* 75:2682–2699.
- Gill SS, Anjum NA, Hasanuzzaman M, Gill R, Trivedi DK, Ahmad I, Pereira E, Tuteja N (2013) Glutathione and glutathione reductase: a boon in disguise for plant abiotic stress defense operations. *Plant Physiol Bioch* 70:204-212.
- Iqbal A, Yabuta Y, Takeda T, Nakano Y, Shigeoka S (2006) Hydroperoxide reduction by thioredoxin-specific glutathione peroxidase isoenzymes of *Arabidopsis thaliana*. *FEBS J* 273:5589–5597.
- Jung BG, Lee KO, Lee SS, Chi YH, Jang HH, Kang SS, Lee K, Lim D, Yoon SC, Yun DJ, Inoue Y, Cho MJ, Lee SY (2002) A Chinese cabbage cDNA with high sequence identity to phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidases encodes a novel isoform of thioredoxin-dependent peroxidase. *J Biol Chem* 277 (15):12572-12578.

- Meyer AJ, Brach T, Marty L, Kreye S, Rouhier N, Jacquot JP, Hell R (2007) Redox-sensitive GFP in *Arabidopsis thaliana* is a quantitative biosensor for the redox potential of the cellular glutathione redox buffer. *Plant J* 52: 973–986.
- Meyer AJ, Dreyer A, Ugalde JM, Feitosa-Araujo E, Dietz KJ, Schwarzländer M (2021) Shifting paradigms and novel players in Cys-based redox regulation and ROS signaling in plants—and where to go next. *Biol Chem* 402: 399-423.
- Noctor G (2025) Hydrogen peroxide, ascorbate, and glutathione: building the Foyer-Halliwell-Asada pathway. *Planta* 261(6):132.
- Noctor G, Mhamdi A, Chaouch S, Han Y, Neukermans J, Marquez-Garcia B, Queval G, Foyer CH (2012) Glutathione in plants: an integrated overview, *Plant Cell Environ* 35: 454-484.
- Pei J, Pan X, Wei G, Hua Y (2023) Research progress of glutathione peroxidase family (GPX) in redoxidation. *Front Pharmacol* 14:1147414.
- Poór P, Gémes K, Horváth F, Szepesi Á, Simon ML, Tari I (2011) Salicylic acid treatment via the rooting medium interferes with stomatal response, CO<sub>2</sub> fixation rate and carbohydrate metabolism in tomato, and decreases harmful effects of subsequent salt stress. *Plant Biol* 13(1):105-114.
- Schwarzländer M, Fricker MD, Müller C, Marty L, Brach T, Novak J, Sweetlove LJ, Hell R, Meyer AJ (2008) Confocal imaging of glutathione redox potential in living plant cells. *J Microsc* 231:299-316.
- Shalata A, Neumann PM (2001) Exogenous ascorbic acid (vitamin C) increases resistance to salt stress and increases resistance to salt stress and reduces lipid peroxidation. *J Exp Bot* 52:2207–2211.
- Szigeti Z (2018) A növényi stresszel kapcsolatos felfogásunk változásai. *Bot Közlem* 105(2):165-178.
- Tari I, Csiszár J, Szalai G, Horváth F, Pécsváradi A, Kiss G, Szepesi Á, Szabó M, Erdei L (2002) Acclimation of tomato plants to salinity stress after a salicylic acid pre-treatment. *Acta Biol Szeged* 46:55–56.

## 8. A PhD fokozat megszerzése után született további fontosabb közlemények

- Tari I, **Csiszár J**, Gémes K, Szepesi Á (2006) Modulation of Cu<sup>2+</sup> accumulation by (aminoethoxyvinyl)glycine and methylglyoxal bis(guanyldrazone), the inhibitors of stress ethylene and polyamine synthesis in wheat genotypes. **Cer Res Com** 34:989-996. **IF: 1,037**; Független hivatkozások száma: 2
- Csiszár J\***, Lantos E, Tari I, Madoşă E, Wodala B, Vashegyi Á, Horváth F, Pécsváradi A, Szabó M, Bartha B, Gallé Á, Illés E, Lazăr A, Coradini G, Staicu M, Postelnicu S, Mihacea S, Nedelea G, Erdei L (2007) Antioxidant enzyme activities in *Allium* species and their cultivars under water stress. **Plant Soil Environ** 53: 511-516. **IF: -**; Független hivatkozások száma: 58
- Székely Gy, Ábrahám E, Cséplő Á, Rigó G, Zsigmond L, **Csiszár J**, Ayaydin F, Strizhov N, Jásik J, Schmelzer E, Koncz Cs, Szabados L (2008) Duplicated *P5CS* genes of *Arabidopsis* play distinct roles in stress regulation and developmental control of proline biosynthesis. **Plant J** 53:11-28. **IF: 6,493**; Független hivatkozások száma: 638
- Szepesi Á, **Csiszár J**, Gallé Á, Gémes K, Poór P, Tari I (2008) Effects of long-term salicylic acid pre-treatment on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. L.) salt stress tolerance: changes in glutathione S-transferase activities and anthocyanin contents. **Acta Agron Hung** 56:129-138. **IF: -**; Független hivatkozások száma: 25
- Tari I, Camen D, Coradini G, **Csiszár J**, Fediuc E, Gémes K, Lazar A, Madosa E, Mihacea S, Poor P, Postelnicu S, Staicu M, Szepesi Á, Nedelea G, Erdei L (2008) Changes in chlorophyll fluorescence parameters and oxidative stress responses of bush bean genotypes for selecting contrasting acclimation strategies under water stress. **Acta Biol Hung** 59:335-345. **IF: 0,619**; Független hivatkozások száma: 14
- Gallé Á, **Csiszár J**, Secenji M, Guóth A, Cseuz L, Tari I, Györgyey J, Erdei L (2009) Glutathione transferase activity and expression pattern during grain filling in flag leaves of wheat genotypes differing in drought tolerance: response to water deficit. **J Plant Physiol** 166:1878-1891. **IF: 2,500**; Független hivatkozások száma: 77
- Guóth A, Tari I, Gallé Á, **Csiszár J**, Pécsváradi A, Cseuz L, Erdei L (2009) Comparison of the drought stress responses of tolerant and sensitive wheat cultivars during grain filling: changes in flag leaf photosynthetic activity, ABA levels and grain yield. **J Plant Growth Reg** 28:167- 176. **IF: 2,438** ; Független hivatkozások száma: 106

- Szepesi Á, **Csiszár J**, Gémes K, Horváth E, Horváth F, Simon LM, Tari I (2009) Salicylic acid improves the acclimation to salt stress by stimulating abscisic aldehyde oxidase activity and abscisic acid accumulation, and increases  $\text{Na}^+$  contents of the leaves without toxicity symptoms in *Solanum Lycopersicum* L. **J Plant Physiol** 166:914-925. **IF: 2,500**; Független hivatkozások száma: 168
- Guóth A, Benyó D, **Csiszár J**, Gallé Á, Horváth F, Cseuz L, Erdei L, Tari I (2010) Relationship between osmotic stress-induced abscisic acid accumulation, biomass production and plant growth in drought tolerant and sensitive wheat genotypes. **Acta Physiol Plant** 32:719-727. **IF: 1,344**; Független hivatkozások száma: 20
- Tari I, Kiss Gy, Deér AK, **Csiszár J**, Erdei L, Gémes K, Horváth F, Poór P, Szepesi Á, Simon LM (2010) Salicylic acid-induced increases in aldose reductase activity and sorbitol accumulation in tomato plants under salt stress. **Biol Plant** 54:677-683. **IF: 1,582**; Független hivatkozások száma: 59
- Csiszár J\***, Gallé Á, Horváth E, Dancsó P, Gombos M, Váry Zs, Erdei L, Györgyey J, Tari I (2012) Different peroxidase activities and expression of abiotic stress-related peroxidases in apical root segments of wheat genotypes with different drought stress tolerance under osmotic stress. **Plant Physiol Bioch** 52: 119-129. **IF: 2,775**; Független hivatkozások száma: 96
- Gallé Á, **Csiszár J**, Benyó D, Laskay G, Leviczky T, Erdei L, Tari I (2013) Isohydric and anisohydric strategies of wheat genotypes under osmotic stress: Biosynthesis and function of ABA in stress responses. **J Plant Physiol** 170: 1389-1399. **IF: 2,770**; Független hivatkozások száma: 57
- Fehér-Juhász E, Majer P, Sass L, Lantos Cs, **Csiszár J**, Turóczy Z, Mihály R, Mai A, Horváth VG, Vass I, Dudits D, Pauk J (2014) Phenotyping shows improved physiological traits and seed yield of transgenic wheat plants expressing the alfalfa aldose reductase under permanent drought stress. **Acta Physiol Plant** 36:663–673. **IF: 1,584**; Független hivatkozások száma: 41
- 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. **J Plant Physiol** 183:54-63. **IF: 2,971**; Független hivatkozások száma: 70

- Horváth E, Bela K, Papdi Cs, Gallé Á, Szabados L, Tari I, **Csiszár J** (2015) The role of *Arabidopsis* glutathione transferase *F9* gene under oxidative stress in seedlings. **Acta Biol Hung** 66:406-418. **IF: 0,605**; Független hivatkozások száma: 17
- Benyó D, Horváth E, Németh E, Leviczky T, Takács K, Lehotai N, Feigl G, Kolbert Zs, Ördög A, Gallé R, **Csiszár J**, Szabados L, Erdei L, Gallé Á, (2016) Physiological and molecular responses to heavy metal stresses suggest different detoxification mechanism of *Populus deltoides* and *P. x canadensis*. **J Plant Physiol** 201: 62-70. **IF: 3,121**; Független hivatkozások száma: 34
- Popović BM, Štajner D, Ždero-Pavlović R, Tari I, **Csiszár J**, Gallé Á, Poór P, Galović V, Trudić B, Orlović S (2017) Biochemical response of hybrid black poplar tissue culture (*Populus x canadensis*) on water stress. **J Plant Res** 130: 559-570. **IF: 2,000**; Független hivatkozások száma: 5
- Gallé Á, Benyó D, **Csiszár J**, Györgyey J (2019) Genome-wide identification of the glutathione transferase superfamily in the model organism *Brachypodium distachyon*. **Funct Plant Biol** 46(11):1049-1062. **IF: 2,916**; Független hivatkozások száma: 6
- Horváth E, Bela K, Holinka B, Riyazuddin R, Gallé Á, Hajnal Á, Hurton Á, Fehér A, **Csiszár J** (2019) The *Arabidopsis* glutathione transferases, AtGSTF8 and AtGSTU19 are involved in the maintenance of root redox homeostasis affecting meristem size and salt stress sensitivity. **Plant Sci** 283: 366-374. **IF: 3,591**; Független hivatkozások száma: 24
- Gallé Á, Czékus Z, Bela K, Horváth E, Ördög A, **Csiszár J**, Poór P (2019) Plant glutathione transferases and light. **Front Plant Sci** 9:1944. **IF: 4,578**; Független hivatkozások száma: 61
- Podar D, Macalik M, Réti K-O, Martonos I, Török E, Carpa R, Weindorf D, **Csiszár J**, Székely Gy (2019) Morphological, physiological and biochemical aspects of salt tolerance of halophyte *Petrosimonia triandra* grown in natural habitat. **Physiol Mol Biol Plant** 25:1335–1347. **IF: 2,177**; Független hivatkozások száma: 9
- Horváth E, Bela K, Gallé Á, Riyazuddin R, Csomor G, Csenki D, **Csiszár J\*** (2020) Compensation of mutation in *Arabidopsis* glutathione transferase (*AtGSTU*) genes under control or salt stress conditions. **Int J Mol Sci** 21(7):2349. **IF: 4,556**; Független hivatkozások száma: 18

- Riyazuddin R, Bela K, Poór P, Szepesi Á, Horváth E, Rigó G, Szabados L, Fehér A, **Csiszár J\*** (2022) Crosstalk between the *Arabidopsis* glutathione peroxidase-like 5 isoenzyme (AtGPXL5) and ethylene. **Int J Mol Sci** 23(10):5749. **IF: 5,6**; Független hivatkozások száma: 6
- Gallé Á, Pelsőczy A, Benyó D, Podmaniczki A, Szabó-Hevér Á, Poór P, Tóth B, Horváth E, Erdei L, **Csiszár J** (2022) Systemic response to *Fusarium graminearum* and *culmorum* inoculations: changes in detoxification of flag leaves in wheat. **Cer Res Com** 50: 1055–1063. **IF: 1,6**; Független hivatkozások száma: 4
- Otulak-Kozieł K, Kozieł E, Horváth E, **Csiszár J** (2022) AtGSTU19 and AtGSTU24 as moderators of the response of *Arabidopsis thaliana* to turnip mosaic virus. **Int J Mol Sci** 23(19):11531. **IF: 5,6**; Független hivatkozások száma: 8
- Horváth E, Bela K, Kulman K, Faragó N, Riyazuddin R, Gallé Á, Puskás G L, **Csiszár J** (2023) Glutathione transferases are involved in salicylic acid-induced transcriptional reprogramming. **J Plant Growth Regul** 42: 4497–4510. **IF: 3,9**; Független hivatkozások száma: 1
- Horváth E, Kulman K, Tompa B, Hajnal ÁB, Pelsőczy A, Bela K, Gallé Á, **Csiszár J** (2023) Glutathione transferases are involved in the genotype-specific salt-stress response of tomato plants. **Antioxidants** 12(9):1682. **IF: 6,0**; Független hivatkozások száma: 2
- Gallé Á, Farkas M, Pelsőczy A, Czékus Z, Kukri A, Dorner Z, Ördög A, **Csiszár J**, Bela K, 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. **IF: 3,3**; Független hivatkozások száma:1
- Hajnal Á, Gallé Á, Gaál M, Tompa B, Pelsőczy A, **Csiszár J**, Horváth E (2025) Exploring the variety-specific roles of glutathione transferases in tomato osmotic stress response. **Plant Sci** 112645. **IF: 4,1**; Független hivatkozások száma:1

## Könyvfejezet

- Csiszár J**, Horváth E, Bela K, Gallé Á (2016) Glutathione-related enzyme system: Glutathione reductase (GR), glutathione transferases (GSTs) and glutathione peroxidases (GPXs). In: Gupta DK, Palma JM, Corpas FJ (Eds) Redox state as a central regulator of plant-cell stress responses. Springer, 2016. pp.137-158. DOI: 10.1007/978-3-319-44081-1\_7, ISBN: 978-3-319-44080-4
- Bela K, Bangash SAK, **Csiszár J** (2017) Plant glutathione peroxidases: Structural and functional characterization, their roles in plant development. In: Hossain MA, Mostofa MG, Diaz-Vivancos P, Burritt DJ, Fujita M, Tran LSP (Eds) Glutathione in plant growth, development, and stress tolerance, Springer, Cham, 2017. pp. 99-111. DOI: 10.1007/978-3-319-66682-2, ISBN: 978-3-319-66681-5
- Bela K, Bangash SAK, Riyazuddin, **Csiszár J** (2017) Plant glutathione peroxidases: Antioxidant enzymes in plant stress responses and tolerance. In: Hossain MA, Mostofa MG, Diaz-Vivancos P, Burritt DJ, Fujita M, Tran LSP (Eds) Glutathione in plant growth, development, and stress tolerance. Springer, Cham, 2017. pp. 113-126. DOI: 10.1007/978-3-319-66682-2, ISBN: 978-3-319-66681-5

## 9. Köszönetnyilvánítás

Kutatásaimat az egyetemi diploma megszerzése után, 1983-tól a Szegedi Tudományegyetem, (korábbi neve: József Attila Tudományegyetem) Növénybiológiai Tanszékén (korábbi neve: Növényélettani Tanszék) végeztem. Köszönöm az SZTE vezetőségének, hogy lehetővé tették, hogy az Egyetemen dolgozhassak. Külön köszönöm korábbi **tanszékvezetőimnek, Dr. Zsoldos Ferencnek<sup>†</sup>, Dr. Erdei Lászlónak, Dr. Tari Irmának, Dr. Fehér Attilának**, akik a PhD megszerzése utáni időszakban támogattak, és számtalan pályázat révén megteremtették a kutatói munka feltételeit az SZTE Növénybiológiai Tanszéken. Itt ismertetett kutatásaimhoz anyagi fedezetet a tanszéki nagyobb pályázatok mellett elsősorban az OTKA/NKFIH K 76854, K 105956, K 121027, K 125265 és a K 138589 pályázatok nyújtottak.

Hálásan köszönöm első- és legfontosabb **szak- és témavezetőimnek, Dr. Szabó Margitnak és Dr. Tari Irmának** a felbecsülhetetlen szakmai és erkölcsi támogatást, bizalmat. Különösen hálás vagyok, hogy a csoportjukba fogadtak, megszerettették a növénybiológiát, türelmesen tanítottak, és lehetőséget biztosítottak a kutatómunka folytatására a PhD előtti és utáni időszakban is, és az elmúlt évtizedekben mind emberileg, mind szakmailag építő jellegű és baráti tanácsaikkal számtalan módon támogattak. Sok szeretettel ajánlom nekik a dolgozatomat!

Szeretnék köszönetet mondani a Növénybiológiai Tanszék minden jelenlegi és volt munkatársának a közös kutatásokkal eltelt évekért, mely igen eredményes és felejtethetetlen időszaknak bizonyult. A közvetlen, sőt családias munkahelyi légkör, a jó hangulat megteremtésén túl a felmerülő problémák megoldásában is hatalmas segítséget nyújtottak.

**Külön köszönet illeti** a Növényi Molekuláris Csoport tagjait (**Dr. Gallé Ágnes, Dr. Horváth Edit, Brunner Szilviát, Dr. Bela Krisztinát, Benyó Dánielt, Hurton Ágnes, Dr. Riyazuddin Riyazuddint, Hajnal Ádám Banabást, Tompa Bernátot és Jász Krisztián Sándort**), többségük PhD hallgatóm is volt. Kitartó és áldozatos munkájukkal segítettek a bemutatott eredmények elérésében is, és általánosságban abban, hogy csoportunk szakmai sikereket érjen el, valamint a szakmai mellett baráti kapcsolatok alakuljanak ki. Köszönöm volt szak- és diplomadolgozóim érdeklődését, munkájukat, amivel hozzájárultak eredményeinkhez, és lelkesedésüket, ami kitartó munkára készítetett.

Kiemelt köszönettel és hálával tartozom a Növénybiológiai Tanszék volt és jelenlegi laboránsainak, **Porkoláb Erzsébetnek, Meszlényi Máriának, Tandari Máriának, Kapásné Török Évának, Bécs Attiláné Etának, Dóri Erikának** (és mindenkinek, akiket név szerint nem említettem meg) az évek során nyújtott sok segítségért, precíz és áldozatos munkájukért, amellyel segítették a kísérletek gyors és hatékony kivitelezését, és hogy mindig fordulhattam valakihez. Nélkülük ezek az eredmények sokkal nehezebben jöhettek volna létre! **Pál Erika** a pályázatok pénzügyi menedzselésében jelentett nagy segítséget, köszönet érte!

Nagyon köszönöm az **SZBK Növénybiológiai Intézet munkatársainak** szakmai együttműködésüket, barátságukat, a sok tanácsot, segítséget az új technikák elsajátításában!

Legnagyobb köszönettel pedig **szüleimnek** tartozom, hogy lehetővé tették számomra a tanulást, mindenben támogattak, és állandó biztonságot nyújtottak.

És nem utolsósorban nagy-nagy köszönet **gyermekeimnek**, tágabb **családomnak, páromnak** és **barátaimnak** a megértésükért, szeretetükért, inspiráló támogatásukért! Köszönöm, hogy erőt adtok a munkámhoz, mellettem álltatok és báztatok bennem!