

**PhD értekezés tézisei**

**A növények stresszadaptációját kísérő génexpressziós és anyagcsereváltozások tanulmányozása**

**Majláth Imre**

Témavezető:

**Dr. Szalai Gabriella**  
tudományos tanácsadó



**MTA ATK Mezőgazdasági Intézet**

**Martonvásár**

**2012**

## Bevezetés

A globális klímaváltozásnak köszönhetően világszerte egyre gyakoribbak az éves hőmérsékleti vagy csapadékeloszlási szélsőségek. Az időjárás szélsőségei hazánkat sem kímélik. A gyorsan változó környezeti tényezők a növényekben új adaptációs folyamatokhoz vezetnek. Az ennek hatására bekövetkező morfológiai, genetikai és élettani változások a haszonnövények esetén a minőséget és mennyiséget kedvezőtlenül befolyásolhatják, amely a növénynemesítőket és a gazdákat újabb, jelentős kihívások elé állítja.

Munkánk során a megfelelő fagyűrés kialakulásához vezető hidegakklimáció és a fényintenzitás szerepének pontosabb megismerését tűztük ki célul. A búza (*Triticum aestivum* L.) hazánkban, de az egész fejlett világban az egyik legfontosabb gabonanövény. Az *Arabidopsis thaliana* a biológiai kutatások széleskörűen használt modellnövénye. Utóbbi ismert genetikai háttérrel rendelkezik. Természetes változatai, mutánsai és transzgenikus vonalai sokféle molekuláris és élettani probléma megismerésének vizsgálatára alkalmas teszi.

Búzában a stresszválasz genetikai hátterére fókuszáltunk. Korábbi eredményeink alapján ismert, hogy az őszi búza hidegedzése alatt a fényintenzitás mértéke kiemelkedő fontosságú a megfelelő fagyűrés kialakulásához. A korábbi élettani vizsgálataink után a továbbiakban kíváncsiak voltunk a hidegedzés alatt bekövetkező génextpressziós eltérésekre különböző (tavasz és őszi) búzafajtákban, illetve az eltérő fényintenzitások hatására. A microarray vizsgálat elvégzése után a következő kérdésekre kerestük a válaszokat: **(I) Hogyan a befolyásolja a fényerősség a búza génextpresszióját a hidegedzés alatt? Mely gének mutatnak szignifikáns aktivitásváltozást a hideg és a különböző megvilágítások hatására? (II) Milyen más védővegyületek lehetnek felelősek a búza megfelelő fagyűrésének kialakításában?**

*Arabidopsis*-ban az antioxidáns-, a hormonális-, illetve más metabolikus védekezési utakhoz kapcsolódó változásokat vizsgáltuk a hidegedzése alatt. Elsőként fagyasztási tesztekkel vizsgáltuk, hogy **vannak-e fagyűrésbeli eltérések különböző aszkorbát- és szalicilsav-hiányos *Arabidopsis* genotípusokban (III)?** A következő lépésben arra voltunk kíváncsiak, hogy **milyen módon változott meg az *Arabidopsis* genotípusok fagy elleni védekezési stratégiája az egyes kezelési hőmérsékleteken, illetve mely élettani tényezők állhatnak az eltérő a megemelkedett fagytolerancia hátterében (IV)?**

Hasonló kísérleti rendszerben vizsgáltuk egy nemrégiben újra leírt, kevésbé ismert élettani hátterű *Arabidopsis* mutánst, az *Atnoa1* (Nitric Oxide Associated)-t. A *noa1* mutánsok

fagyűrészsel szemben való vizsgálata után a következő kérdés merült fel: **mely stresszellenes utak lehetnek a felelősek a megfelelő fagytolerancia kialakulásáért (V)?**

Munkánk utolsó részében az árnyékkerülési tünetegyüttes polimorfizmusára ható hőmérséklet és a fényminőség hatását vizsgáltuk *Arabidopsis* introgressziós vonalakban. Ebben a vizsgálatban arra voltunk kíváncsiak, hogy **mely gének felelősek az árnyék-kerülési tünetegyüttes kialakításáért (VI)?**

### **Anyagok és módszerek**

A génexpressziós vizsgálatainkhoz őszi (*Triticum aestivum* L. var. Mv Emese) és tavaszi (*T. aestivum* L. var. Nadro) búzanövényeket használtunk. A magokat talaj:homok=3:1 (v:v) keverékébe ültettük. A növényeket talajon, az MTA-ATK-MGI (Martonvásár) fitotronjában 20 °C-on neveltük. A fényintenzitás PPFD=250  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  volt (NL). A hidegzés 12 napig 5 °C-on történt Ekkor a NL mellett egy alacsonyabb fényintenzitást (LL, PPFD=20  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) is alkalmaztunk.

Az élettani vizsgálatokhoz az *Arabidopsis thaliana* Columbia (Col-0)-t mint vad típust, négy mutánst – *vtc2-1*: aszkorbát(AA)-hiányos (Conklin és mtsai. 2000), *eds5*: alacsony SA szinttel rendelkezik (Nawrath és mtsai. 2002), *sid2*: a SA szintézisében károsodott (Wildermuth és mtsai 2001), *noal*: NO hiányos mitokondriális cGTPáz mutáns (Moreau és mtsai. 2008) –, valamint két transzgenikus vonalat – GLOáz: L-gülono-1,4-lakton oxidáz, amely *vtc*-be transzformálva annak komplementációját okozza (Radzio és mtsai. 2003), NahG: egy SA lebontó enzim transzgenjét hordozza, amely a SA-t katekollá alakítja – használtunk. A növények csíráztatása három hétig 23 °C-on, rövidnappalos megvilágítás és PPFD=50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mellett talajon történt. Utána 21°C-on, PPFD=150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mellett hosszúnappalon neveltük tovább a növényeket. A hidegzés a 8. héttől 4 napig 4 °C-on PPFD=90  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  körülmények között zajlott. A fagytesztek -9 °C és -11 °C-on sötétben, 24 óráig tartottak. A túlélők számlálását 21 nappal a fagyasztás után végeztük el.

A QTL térképezésekhez *Ler* genetikai hátterű Cvi introgressziós NIL2-8 növényeket használtunk (Keurentjes és mtsai. 2007). A csíráztatás Lehle-táptalajon, 4 napig 4 °C-on sötétben, a növények nevelése 21 °C-on, hosszúnappalos megvilágítás és PPFD=130  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitás alkalmazása mellett történt. Az árnyékkerülés polimorfizmusának megfigyelésére a 3. héttől 16 °C-os hőmérsékleten folyamatos, PPFD=100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  intenzitású és alacsony R/FR (Red/Far Red) arányú megvilágítást alkalmaztunk. A fotomorfofenetikai változásokat vizuálisan értékeltük.

A géneexpressziós vizsgálatához az RNS izolálása TRIzol reagenssel (Invitrogen) történt. Az RNS amplifikációja és jelölése a gyártói utasítások (Agilent) alapján lett végrehajtva, melyet Agilent 4X44K Wheat Chip-re hibridizáltattuk. Az adatok elsődleges analízise a LIMMA lmFit és eBayes funkcióinak lineáris modellje szerint történt (Smyth 2004). A p-értékek Benjamini és Hochberg (1995) tesztelési módszeréhez lettek igazítva. Az Agilent chip letölthető gyári annotációja hiányosnak bizonyult, ezért a reannotációs adatokkal kiegészítve a géneket GO (Gene Ontology) kategóriákba soroltuk be.

A *Ler*(Cvi) NIL-ben a SAS-QTL térképezéséhez a DNS kivonása 96 well plate-n, jéghideg izopropanol hozzáadásával történt. A genotipizálás 2. kromoszóma 12,65 és 11,61 Mb-os régiójában két allélspecifikus In/Del marker-, míg a 11,16 régióban egy SNP marker segítségével történt.

Az élettani vizsgálatokhoz közül az  $F_v/F_m$  és a  $\Delta F/F_m'$  kvantumhatékonysági paramétereket PAM-2000 (Walz, Effeltrich, Németország) készülékkel mértük. Az  $F_v/F_m$  mérést 30 perces sötétadaptáció előzte meg. A relatív klorofilltartalom meghatározásához CL-01 klorofill mérő (Hansatech Instruments Ltd, Norfolk, England) berendezést használtunk. A mérések a harmadik teljesen kifejlett levélen történtek.

Az ionkiáramlás mérése a fagyasztott levélminták desztillált vízben való rázatása utáni vezetőképesség mérése alapján, Automatic Seed Analyzer (ASA610, Agro Science) berendezés használatával történt.

A prolin meghatározását a ninhidrin reakció alapján (Bates és mtsai. 1973) végeztük el. A polifenolok meghatározására az ún. gallsav ekvivalens módszert alkalmaztuk Salluca és mtsai. (2008) leírása alapján.

Az aszkorbát (AA) méréséhez a mintákat metafoszforsavban homogenizáltuk. Az összes AA-tartalom meghatározásához ditio-treitolos redukciót használtunk. A mérést HPLC-vel (Waters 2690) végeztük izokratikus módon. Az oxidált forma mennyiségét az össz és a redukált forma különbsége adta.

Az antioxidáns enzimek izolálását Janda és mtsai. (1999) szerint végeztük. A mérésekhez Shimadzu UVVIS 160A spektrofotométert használtunk. A glutation-reduktáz (GR) aktivitásának meghatározásakor a 5,5'-ditio-bis-(2-nitro-benzoészav) (DTNB) redukcióját mértük 412 nm-en a Smith és mtsai (1988) által leírtak szerint. Az aszkorbát-peroxidáz (APX) aktivitásának mérésekor az AA fogyását követtük nyomon 290 nm-en, míg a kataláz (CAT) aktivitását 240 nm-en mértük, a hidrogénperoxid fogyását nyomon követve (Janda és mtsai. 1999). A gvajakol-peroxidáz (GPX) esetén a gvajakol oxidációja nyomán

bekövetkező abszorbancianövekedést spektrofotométerrel nyomon követve mértük (Ádám és mtsai. 1995).

A monodehidro-aszkorbát-reduktáz (MDHAR) kivonását és mérését Krivosheeva és mtsai. (1996) alapján végeztük. A reakció során a dehidro-AA AA-tá történő átalakulását detektáltuk 265 nm-en.

A szalicilsav HPLC-s analízisét Meuwly és Métraux (1993) által leírt módszer szerint végeztük. Az extrakciót metanollal történt. Belső standardként orto-anizinsavat és extrakciós carrierként para-hidroxi-benzoosavat használtunk. A méréshez Waters típusú HPLC-t használtunk.

A poliaminok meghatározása minták perklórsavas extrahálása után a származékképzés danzil-kloriddal Smith és Davies (1985) módszerét követve, HPLC-s (Waters) méréssel történt.

Az ACC és MACC méréséhez a minták előkészítését Tari és Nagy (1994) leírása, illetve annak bizonyos módosításai alapján végeztük. Az ACC-t annak etilénné való átalakítása után gázkromatográfiásan mértük, Lizada és Yang (1979) leírását követve. Az MACC-tartalmat a hidrolízis előtt és után mért ACC-tartalom különbsége adja.

A eredmények többsége 5x3 mérés átlagát tükrözi. Azok az esetek, ahol az előbbiektől eltérően jártunk el, a dolgozat adott fejezetében külön említésre kerültek. A szignifikancia vizsgálatokhoz a Student-féle kétmintás t-próbát, a szimilaritásanalízishez főkomponens-analízist (PCA) használtunk.

## **Eredmények és következtetések**

1. A globális génexpressziós vizsgálat eredményei alapján megállapítottuk, hogy mely gének aktivitása milyen mértékben változott meg az egyes fajták esetén a hideg, illetve a fényintenzitás hatására. A két fajtának és fényintenzitásnak megfelelően négy összehasonlítást végeztünk: Mv Emese *normál fényintenzitás (NL)* vs Nadro NL, Mv Emese *alacsony fényintenzitás (LL)* vs Nadro LL, Mv Emese NL vs Mv Emese LL, Nadro NL vs Nadro LL.

Az egyes összehasonlításokban a kontrollhoz viszonyított legalább kétszeres FC (fold change) értékkel és korrigált  $p \leq 0,05$  értékkel rendelkező géneket válogattuk ki. Az alacsony fényintenzitás hatására az őszi fajtában, az Mv Emesében 97, míg a tavasziban, a Nadroban 106 gén mutatott aktivitásemelkedést. Hasonlóan, az eltérő fényintenzitás alapján való összehasonlítás után az alacsony fényintenzitáson 387 gén mutatott csökkent aktivitást az őszi fajtában, míg a tavasziban 243. Ezek között vannak az általános stresszproteinek (CBF

transzkripciós faktorok, LEA proteinek, dehydrinek, alacsony hőmérséklet-indukálta fehérjék), a membránok szintézisében és integritásában szerepet játszó enzimek (foszfoetanolamin-metiltranszferáz), valamint egyes, a hidegstressz elleni védekezésben részt vevő hormonok szintézisében szerepet játszó enzimek (aldehid-oxidáz2, 1-aminociklopropán-1-karboxilát-oxidáz), illetve az egyes ozmotikumok szintézisében szerepet játszó enzimek (fruktán-1-fruktoziltranszferáz). Más gének termékei közvetlenül vagy közvetve a fotoszintézisre hatnak (feoforbid a oxigenáz, klorofill kötő proteinek, citokróm P450). A fajták eltérő fényintenzitásokon összehasonlított génexpressziós listái között kevés átfedés van. Az egyik ilyen gén az etilén szintézisben fontos enzim, az ACC oxidáz génje, a másik a glutation-S-transzferáz génje, melyek mindkét fajta esetén megvilágításfüggést mutattak. Több, a stresszhez kötődő gén (cold acclimation protein, dehydrinek és a CBF transzkripciós faktorok génjeinek expressziója normál fényintenzitáson magasabb volt az Mv Emesében, mint a Nadroban.

Az Mv Emese és Nadro normál fényintenzitáson lévő expresszióváltozást mutató génjeit az Mv Emese normál és alacsony fényen lévő génjeinek listájával összehasonlítva egy alacsony fényintenzitás- és fajtafüggő (Nadro) hatás mutatható ki, amely azt jelenti, hogy egyes (pl.: aldehid oxidáz-2) gének a Nadroban normál fényintenzitás hatására vagy az Mv Emesében alacsony fényintenzitás hatására csökkent aktivitást mutatnak.

Amikor a génexpressziós listák között a Nadro normál vs. alacsony fényintenzitás és a normál fényintenzitás esetén az Mv Emese vs. Nadro összehasonlítást elvégeztük, egy fajta és fényintenzitásfüggő expressziószabályozást figyeltünk meg. Normál fényintenzitáson a glutation-S-transzferáz génje, a citokróm P450 génje és egy lipoxigenáz gén expressziója magasabb volt a Nadroban, mint az Mv Emesében, alacsony fényintenzitáson azonban szupresszáva voltak.

Az egyes kezelések génlistáinak összehasonlítása azt mutatja, hogy a normál fényintenzitásnak jelentős hatása van a génexpresszióra a hidegedzés alatt, viszont az egyes kezeléseken és fajtákban tapasztalt expresszióváltozások pontosabb feltárása még további vizsgálataink tárgyát képezik.

2. Az ozmoprotektánsok közül igazoltuk a fényintenzitás prolinszintre való hatását a hidegedzés alatt búzában. A NL-on a hidegedzés 3. napján egy átmeneti csúcs volt megfigyelhető mindkét fajta esetén. A 7. és az utolsó, 12. napon a 3. napi csúcshoz viszonyítva alacsonyabb volt a prolin szintje, de a kontroll hőmérsékleten mért szintjéhez képest még ezek az értékek is szignifikánsan magasabbnak bizonyultak. Az alacsony fényintenzitáson egyik fajta esetén sem volt kimutatható változás.

A összes fenolosvegyület-tartalmat hidegedzés első hat napján naponta mértük. A hidegedzés 3. napja előtt mindkét búzafajta esetén, mind LL-on, mind NL-on egy átmeneti csökkenést figyeltünk meg. Ezután folyamatos, lassú emelkedés volt látható. Ez a tendencia mindkét fajta és kezelés esetén közel hasonló volt. A Nadro esetén az utolsó napon a kontrollhoz (a hidegedzés előtti nevelési hőmérséklet) képest szignifikánsan magasabb össz fenolos vegyület szint volt kimutatható mindkét fényintenzitás alatt, míg az őszi fajtában, az Mv Emesében csak a NL esetén.

3. Az *Arabidopsis* mutánsokat és transzgenikus vonalakat a fagyasztás után 21 nappal tekintettük túlélőnek. A  $-9^{\circ}\text{C}$ -on fagykezelt növényeknél a túlélők aránya 40-50% volt. A legalacsonyabb számú a GLOáz egyedei esetén, míg a legmagasabb számú túlélő pedig a *sid2* növényeknél volt.  $-11^{\circ}\text{C}$ -on jóval alacsonyabb számban voltak megfigyelhetők a túlélő növények. A GLOáz, az *eds5* és a NahG esetén egyáltalán nem-, míg a Col-0, a *sid2* esetén is csak 20% alatt voltak megfigyelhető túlélő egyedek. A *vtc2-1* növények között csak egy-egy túlélő egyed volt látható. A fagyasztási tesztekben kapott túlélésbeli különbségek bizonyítják, hogy a különböző élettani jellegekre mutáns és transzgenikus változatok fagyűrése eltérő meglehetősen eltérő.

4. A fagyűrésbeli eltérések élettani hátterének tanulmányozása során kiderült, hogy hidegedzés hatására megváltozott klorofilltartalom hatással lehet a kvantumhasznosítási paraméterekre. A kvantumhasznosítás paraméterek csökkenése a  $\Delta F/F_m'$  esetén volt a legkifejezettebb. A fotoszintézishez kötődő paraméterek változása több genotípus esetén is hasonlóságot mutatott. Az antioxidáns enzimek közül a kontroll és az edzési hőmérsékleten mért adatokat összehasonlítva azt tapasztaltuk, hogy a GR aktivitása mindegyik genotípus esetén szignifikánsan megemelkedett. Az MDHAR esetén nem, az APX-nél csak az *eds5* és a *sid2* esetén volt megfigyelhető aktivitás emelkedés. A Col-0, illetve a *vtc2-1* genotípusokban általánosan csökkent az AA formák mennyisége. A SA mennyisége SA-hiányos mutánsokban, illetve NahG transzgenikus vonalban kismértékű csökkenés volt megfigyelhető. Hidegedzés hatására a *vtc2-1*-ben és a GLOáz-ban szignifikánsan csökkent, míg a NahG-ben emelkedett a szabad forma mennyisége a kontroll hőmérsékleten mérthez viszonyítva. Az SA kötött formájának genotípusok közötti aránya mindkét hőmérsékleten jelentős eltéréseket mutatott. A kötött SA szintje a *vtc2-1* és az *eds5* esetén szignifikánsan lecsökkent a hidegedzés hatására. A Col-0 szintén csökkenést, a GLOáz, a *sid2* és a NahG kisebb emelkedést mutatott. A poliaminok (PA) közül a putreszcin szintjében hidegedzés hatására szignifikánsan megemelkedett a putreszcin mennyisége. A spermin a másik olyan poliamin, melynek a szintjében a hideg jelentősebb változásokat, csökkenést okozott. Az egyes

genotípusok közötti különbségeket összehasonlítva sem a kontroll, sem az edzési hőmérsékleten nem volt jelentős különbség. A PA-ok mennyiségi változásai arra engednek következtetni, hogy a putreszcin és a spermin szintje a hideg által erősen befolyásolt. A putreszcin nagy mértékű emelkedését annak átmeneti felhalmozódása is okozhatta, míg a spermin képződése lassabb folyamat lehet. Az ACC értékeit kontroll és a hidegedzésen szignifikáns eltérés szintén nem volt kimutatható. Kisebb mértékben, de a Col-0 -ban és a *vtc2-1*-ben emelkedett, míg a GLOáz-ban csökkent az ACC mennyisége. Az MACC a hidegedzés hatására kismértékű csökkenést mutatott a Col-0-ban, a *vtc2-1* -ben és a NahG-ben, míg a GLOáz -ban emelkedett. A *sid2* MACC szintjében szignifikáns volt a csökkenés.

5. Az edzetlen *Atnoal* növények jóval érzékenyebbek voltak a fagyra, a sejthártya jobban károsodott, ami az ionegyensúly felbomlásához vezet, mint a hidegedzettek. A *noal* kevesebb klorofillt tartalmazott, mint a Col-0. Az Fv/Fm és a dF/Fm' paraméter szignifikánsan alacsonyabb volt a *noal* növények esetén, mint a vad genotípusban. Az antioxidáns enzimek közül az edzési hőmérsékleten szignifikánsan magasabb volt a mutáns GR aktivitása, mint a Col-0 esetén. A mutánsokban magasabb volt a szabad és a kötött SA szintje, amely a kontroll és a hidegedzett növényekben is szignifikáns volt. A poliaminok közül a putreszcin szintjében sem a kontroll sem az edzési hőmérsékleten nem volt eltérés a két genotípus között. A hidegedzés azonban mindkét fajtában szignifikáns emelkedést okozott. A spermin mennyisége mindkét genotípus esetén szignifikánsan lecsökkent a hideg hatására. Genotípusok közötti eltérés csak a kontroll hőmérsékleten volt, ahol a *noal*-ben szignifikánsan magasabb volt a spermin szintje.

6. Az árnyék-kerülési tünetegyüttes (SAS) polimorfizmusa hőmérsékletfüggését kísérleteinkben igazoltuk. Korábbi megfigyelések szerint 20°C alatti hőmérsékleten a növények többek között megnyúlt levél-, illetve petiólumhosszal reagálnak az alacsony R/FR megvilágításra (SAS1 stratégia). Vizsgálatunkban egy héttel az alacsony R/FR megvilágítás kezdete után 16 °C-on a petiólumhosszabbodás a 10. naptól volt megfigyelhető. Az élettani vizsgálatok megfigyelésének eredményei és az F2, valamint az F3 genotipizálásának eredményei jól korreláltak. A térképezés után megállapítottuk, hogy a SAS QTL a 11,2 MB régióban helyezkedik el a 2. kromoszómán. Ebben a régióban az Erecta (ER), illetve az Erecta-szerű gének (ERL1, ERL2) találhatóak, melyek általános, szerteágazó szerepet töltenek be a fotomorfo-genetikus folyamatokban. Vizsgálatunk eredményeivel igazoltuk az előbbi gének árnyék-kerülési tünetegyüttesben való részvételét.



## Az eredményeinkből levonható megállapítások

- (I) A búzában végzett globális génextpressziós vizsgálat eredményei alapján a fényintenzitás fontos befolyásoló tényezőnek bizonyult a hidegperiódus alatt. A fagytolerancia kialakításában résztvevő, szignifikáns expresszióváltozást mutató géneket sikerült azonosítanunk, melyek egyrészt a fotoszintetikus folyamatokhoz, a fagy elleni védelem kialakulásához, másrészt a glutation-, illetve a hormonanyagcseréhez kapcsolódnak.
- (II) Őszi és tavaszi búzában a prolin szintje normál megvilágítás mellett a hidegedzés egész ideje alatt magasabbnak bizonyult, mint az edzés előtt. Alacsony fényintenzitáson azonban egyik fajta esetén sem tapasztaltunk jelentős eltérést.
- (III) *Arabidopsis* aszkorbát- és szalicilsav-hiányos mutáns és transzgenikus változatok fagyűrése meglehetősen eltérőnek bizonyult. Egy kritikus fagyponthoz alatti hőmérsékletig a növények képesek a regenerációra, amely vizsgálataink alapján  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ -nak bizonyult.
- (IV) Megállapítottuk, hogy a vizsgált élettani változók közül az antioxidáns enzimeknek, az aszkorbátnak és a szalicilsavnak kisebb, míg a poliaminoknak jelentősebb szerepük van a hideg károsító hatásai elleni védelemben, illetve a megfelelő fagytolerancia kialakításában.
- (V) Az *Atmoa1* mutánsok hideggel szembeni ellenállóképességének tanulmányozása során a fotoprotektív folyamatok jelentőségét, valamint a szalicilsav és a poliaminok szerepét sikerült kimutatnunk.
- (VI) *Arabidopsis*-ban az alacsony hőmérsékleti viszonyok alatti árnyék kerülésért felelős (SAS1) QTL-t a 2. kromoszóma 11,2 MB régiójára térképeztük. A jelölt génként az Erecta (ER), illetve az Erecta-szerű géneket (ERL1, ERL2) azonosítottuk.

### Hivatkozások:

- Ádám A, Bestwick CS, és mtsai., 1995, *Planta* 197: 240–249.  
Bates LS, Waldren RP, és mtsai., 1973, *Plant and Soil* 39/1: 205–207.  
Benjamini Y, Hochberg Y, 1995, *J Roy Stat Soc* 57: 289–300.  
Conklin PL, Saracco SA, és mtsai., 2000, *Genetics* 154: 847–856.  
Janda T, Szalai G, és mtsai., 1999, *Planta* 208: 175–180.  
Keurentjes JJB, Bentsink L, és mtsai., 2007, *Genetics* 175: 891–905.  
Krivoshcheva A, Tao DL, és mtsai., 1996, *Planta* 200/3: 296–305.  
Lizada MCC, Yang SF, 1979, *Anal Biochem* 100: 140–146.  
Meuwly P, Métraux JP, 1993, *Anal Biochem* 214: 500–505.  
Moreau M, Lee GI, és mtsai., 2008, *J Biol Chem*. 283/47: 32957–32967.  
Nawrath C, Heck S, és mtsai., 2002, *The Plant Cell* 14: 275–286.

- Radzio JA, Lorence A, *és mtsai.*, 2003, Plant Molecular Biology 53: 837–844.  
 Salluca TG, Peñarrieta JM, *és mtsai.*, 2008, Revista Boliviana de Química 25/1: 58–61.  
 Smith IK, Vierheller TL, *és mtsai.*, 1988, Anal. Biochem 175: 408–413.  
 Smith MA, Davies PJ, 1985, Plant Physiol 78: 89–91.  
 Smyth GK, 2004, Stat Appl Genet Mol Biol 31: 1–25.  
 Tari I, Nagy M, 1994, Physiol Plant 90: 353–357.  
 Wildermuth MC, Dewdney J, *és mtsai.*, 2001, Nature 414: 562–565.

## A tézisek alapjául szolgáló közlemények jegyzéke

### A Referált tudományos folyóiratokban megjelent dolgozatok

- Majláth I**, Szalai G, Soós V, Sebestyén E, Balázs E, Vanková R, Dobrev PI, Tandori J, Janda T (2012): Effect of light on the gene expression and hormonal status of winter and spring wheat plants during cold hardening. Phys. Plant. 145/2: 296–314. **IF: 3.112**
- Majláth I**, Szalai G, Vankova R, Papp I, Janda T (2011): *Atnoa1* mutant Arabidopsis plants induce compensation mechanisms to reduce the negative effects of the mutation. J. Plant Physiol. 168: 1184–1190. **IF: 2.791**
- Szalai G, Horgosi Sz, Soós V, **Majláth I**, Balázs E, Janda T (2011): Salicylic acid treatment of pea seeds induces its de novo synthesis. J. Plant Physiol. 168: 213–219. **IF: 2.791**

### B Összefoglalók konferenciakiadványokban

- Majláth I**, Szalai G, Janda T (2012): Exploration of cold signalling related to ascorbate and salicylic acid in Arabidopsis thaliana. XVIII. Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology, Freiburg 29 July-3 August 2012 p. 372.
- Majláth I**, Szalai G, Papp I, Vanková R, Janda T (2011): *Atnoa1* mutation may induce temperature acclimation mechanisms in Arabidopsis thaliana. Acta Biologica Szegediensis 55/1: 113–115.
- Majláth I**, Szalai G, Janda T (2011): Exploration of cold signalling related to ascorbate and salicylic acid in Arabidopsis thaliana. Acta Biologica Szegediensis 55/1: 117–118.
- Majláth I**, Szalai G, Papp I, Vanková R, Janda T (2011): *ATNOA1* mutation may induce temperature acclimation mechanisms in Arabidopsis thaliana. The bioenergy question: Reality or wishful thinking? – Pannonian Plant Biotechnology Workshops, Tulln 16-18 May 2011.
- Majláth I**, Szalai G, Soós V, Sebestyén E, Balázs E, Vanková R, Dobrev P, Tari I, Tandori J, Janda T (2011): Role of light in the development of freezing tolerance in wheat. In: Veisz O (szerk.): Climate Change: Challenges and Opportunities in Agriculture: AGRISAFE Final Conference. Budapest, Magyarország, 2011.03.21-2011.03.23. Agricultural Research Institute of the Hungarian Academy of Science, pp. 312–315. (ISBN:978-963-8351-37-1)
- Szalai G, **Majláth I**, Soós V, Balázs E, Popova L, Janda T (2011): Soaking seeds in salicylic acid may improve the stress tolerance of pea plants. In: Veisz O (szerk.): Climate Change: Challenges and Opportunities in Agriculture: AGRISAFE Final Conference. Budapest, Magyarország, 2011.03.21-2011.03.23. Agricultural Research Institute of the Hungarian Academy of Science, pp. 352–355. (ISBN:978-963-8351-37-1)

- Majláth I**, Szalai G, Vanková R, Papp I, He Z, Janda T (2010): Interaction between nitric oxide- or salicylic acid-mediated pathways and ascorbate levels in cold-hardened Arabidopsis plants. XVII. Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology, Valencia 4-9 July 2010 p.114.
- Janda T, **Majláth I**, Szalai G, Soós V, Sebestyén E, Balázs E, Vanková R, Dobrev P, Tari I, Tandori J (2010): Light-dependent regulatory mechanisms during cold hardening in wheat. XVII. Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology, Valencia 4-9 July 2010 p.43.
- Majláth I**, Tandori J, Vanková R, Janda T, Szalai G (2009): Újabb eredmények a fénynek a gabonafélék hidegedződésében betöltött szerepével kapcsolatban. XVI. Növénynevelési Tudományos Napok – Összefoglalók. 2009 március 11., MTA Székháza, Budapest
- Szalai G, Horgosi Sz, **Majláth I**, Janda T (2009): A szalicilsavas magáztatás hatásai gazdasági növényekben. Előadás, XVI. Növénynevelési Tudományos Napok – Összefoglalók. 2009 március 11., MTA Székháza, Budapest
- Janda T, Páldi E, **Majláth I**, Papp I, Szalai G (2009): Fagyállóságot befolyásoló tényezők gabonafélékben és lúdfűben. 80 éves a Debreceni Egyetem Növénytan Tanszéke – Botanikai minikonferencia. 2009 november 14., Debreceni Egyetem Élettudományi Épület, Debrecen