

GALLÉ ÁGNES:

**A növényi méregtelenítéssel (glutation transzferázokkal)  
kapcsolatos kutatások a Szegedi Tudományegyetem  
Növénybiológiai Tanszéken**

**Összefoglalás**

A növényeknek a sikeres élet szempontjából alapvetően fontos a hatékony méregtelenítés, emiatt kifejlesztettek egy hatékony rendszert a mérgező vegyületek átalakítására, eltávolítására. Ennek a rendszernek a részei glutation transzferáz fehérjék csoportjai, mely enzimek képesek összekapcsolni a növényi sejtre mérgező anyagot valamilyen más molekulával, így kevésbé mérgező terméket létrehozva. A Szegedi Tudományegyetem Növénybiológiai Tanszékén részletes kutatások folynak az enzimes család szerepének felderítésére. A kutatások eleinte búza (*Triticum aestivum*) növények felhasználásával zajlottak (2000-es évek elejétől), majd a vizsgálati növények köre később kibővült indiai mustárral, nyárfával, paradicsommal, lúdfüvel, szálkaperjével és pipaccsal is (*Brassica juncea*, *Glycine max*, *Populus alba*, *Solanum lycopersicum*, *Arabidopsis thaliana*, *Brachypodium distachyon*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Papaver rhoeas*). Jelenleg az SZTE TTIK BI Növénybiológiai Tanszékén már két csoport foglalkozik a glutation transzferáz enzimek pontos szerepének és szabályozásának azonosításával: a Növényi Molekuláris Biológia Csoport (2000-es évek elejétől folyamatosan), és a Növényi Stresszfiziológiai és Fotoszintézis Kutatócsoport (2017-től). Remélhetőleg, ez a lassan húsz éve tartó kutatási téma fennmarad, és eredményei továbbra is szerves részét képezheti a nemzetközi irodalomnak.

**Kulcsszavak:** fényszabályozás; glutation transzferáz; modellnövény; növényi méregtelenítés; növényi stressz

## Bevezetés

A növények többnyire helyhez kötött életmódot folytatnak, emiatt az alkalmazkodóképességük egészen szélsőséges és lenyűgöző tud lenni. Egy parlagfű környezeti tényezőktől függően (fény mennyiség) például több mint egy méteresre is nőhet, de akár öt centiméteresen is tud virágozni. A helyhez kötött életmód miatt a növényeknek -többek között- a környezetből származó mérgeanyagokkal is hatékonyan el kell bánni ahhoz, hogy sikeresen szaporodjanak és utána befejezzék az életciklusukat. A külső forrásból származó (talajban, levegőben vagy öntözővízben lévő) mérgeanyagokon kívül a növényekben, a növényi sejteken belül is felszabadulhatnak, termelődhetnek növényi sejteket károsító anyagok. Ezek a fitotoxikus vegyületek keletkezhetnek akkor is, ha a növényt valamilyen stressz éri, azaz valamilyen környezeti tényező a növény számára nagyon kedvezőtlenül változik. Így például, ha szárazság alakul ki, a növényekben mérgeanyagok pl.: szabadgyökök, reaktív oxigén származékok alakulnak ki, ezek pedig meg tudják támadni a sejtek fő alkotóit, a fehérjéket, a nukleinsavakat és a lipideket. A folyamat eredményeképpen a sejtekben további mérgező vegyületek jelennek meg, például a lipidek feldarabolódásából származó kis, reaktív molekulák (Gallé 2010).

Ezek alapján könnyen belátható, hogy a növényeknek a sikeres élet szempontjából alapvetően fontos a hatékony méregtelenítés. A növények kifejlesztettek egy hatékony rendszert a mérgező vegyületekkel szemben, amely képes az átalakításukra, metabolizmusukra, és az eltávolításukra. Ehhez a három fázishoz három enzimsoport kapcsolódik. Az első fázist képző enzimek a mérgeanyagok átalakítását végzik, különböző funkcionális csoportokat alakítanak ki (pl. citokróm P450 monooxigenáz). A második fázist olyan konjugáló enzimsoportok képviselik, melyek képesek összekapcsolni az átalakított mérgeanyagot valamilyen más molekulával, például a glükózil transzferázok és

glutation transzferázok csoportjai. Működésük végeredményeképpen vízben könnyebben elegyedő és kevésbé mérgező anyagok jönnek létre. A méregtelenítés harmadik fázisában ATP-függő membránpumpák felismerik és a vakuólumba szállítják az összekapcsolt terméket (Marrs, 1996).

A második fázisban szereplő glutation transzferázok (GST-k) az egész élővilágban elterjedt fehérjék, kimutatták őket állatokban, növényekben és gombákban is. A méregtelenítésben betöltött jelentős szerepüket hangsúlyozza ki, hogy az első növényi GST-eket gyomirtószer-rezisztens kukoricából izolálták (Frear és Swanson, 1970). Gabonafélékben különösen nagy mennyiségben fordulnak elő, akár az összes fehérje 2%-át is kitehetik (Pascal és Scalla, 1999; Dixon és mtsai. 2002). Működésük során egy növényi sejtekben nagyobb mennyiségben előforduló tripeptidet (glutationt) kapcsolnak a méreganyagra, mely így már kevésbé lesz káros a növényi sejt számára. A felfedezésük óta rengeteg funkciójukra fény derült, többek között a növényi hormonok hatását is befolyásolják és a sejthalál késleltetésére is képesek (Pan és mtsai. 2001). Növényekben tizennégy csoportjuk ismert és búzában például 330 *GST* gént azonosítottak (Wang és mtsai. 2019). A Szegedi Tudományegyetem Növénybiológiai Tanszékén részletes kutatások folynak az enzimes család szerepének felderítésére.

A továbbiakban nagy vonalakban ismertetni fogom az említett kutatási téma fejlődését, történetét a Növényélettani és Növénybiológiai Tanszékeken, az ismertetés szubjektív és személyes vonatkozásokat is tartalmaz.

## **A glutation transzferázok kutatásának kezdetei a Szegedi Tudományegyetem Növényélettani Tanszékén**

A glutation transzferázzal kapcsolatos kutatások kezdetei abba az időszakba vezetnek vissza bennünket, amikor még a Növénybiológiai Tanszék nem ezen a néven létezett, hanem külön Növényélettani és Növénytani Tanszékek voltak. Ekkoriban még az Ady téren (Egyetem utca 2.) voltak az említett tanszékek az Ökológiai, az Állattani, és Embertani Tanszékekkel együtt. Ebben az időszakban a patinás egyetem utcai épület magas, boltíves folyosóin és tágas laborjaiban folyt a növényélettani munka is, ezek a folyosók adtak helyet a régi Convion típusú növénynevelő kamráknak (melyek jellemző zakatolása egy másodrendű horrorfilm kísézőzenéjének is tökéletesen beillett volna), és a tágas, üveggel fedett növénynevelő helyiségnek, melynek a teteje a galambok előszeretettel látogatott randihelyszíne volt. Ezen a Tanszéken kezdte közös munkáját Dr. Csiszár Jolán (témavezetőként, 1. ábra) és Dr. Gallé Ágnes (PhD hallgatóként), akik közösen kezdtek el a glutation transzferázokkal foglalkozni. A GST enzimcsaládot, mint érdekes kísérleti témát elsőként az akkori tanszékvezető, Dr. Erdei László professzor úr említette és Dr. Csiszár Jolán ekkor fogott hozzá növényi kalluszok segítségével kísérleteteket végezni, mely során figyelemmel kísérte a GST-k stresszválaszban betöltött szerepét (Csiszár és mtsai. 2004).



**1. ábra:** Dr. Csizsár Jolán a jelenlegi Növényi Molekuláris Biológiai Csoport vezetője 2004-ben a Növényélettani Tanszéken (Szeged, Egyetem utca 2).

Ekkoriban a kollektíva a „IV-es labor” munkatársaiként működött. Ide tartozott Dr. Szabó Margit tanárnő is (2. ábra), akivel együtt különleges, otthonos hangulata lett a labornak, annak ellenére, hogy minden sarokban megbújt egy-egy mérgező vegyszer vagy izotóp. A labor sok kincset rejtegetett, melyre leginkább a 2007-es újszegedi költözés derített fényt, többek között itt volt Szabó Margit tanárnő cirill betűs írógépe is, ami még az egykor oroszul tanult munkatársak szemében is kuriózumnak számított.



**2. ábra:** Dr. Szabó Margit tanárnő a Növényélettani Tanszéken 2001-ben Margit napi köszöntés alkalmával.

A laborban a GST-vel és növényi méregtelenítéssel kapcsolatos munka további megalapozója egy érdekes szárazságstresszes kísérlet volt, melyet az úgynevezett Búzakonzorcium pályázatának égisze alatt végezett el Dr. Györgyey János és Dr. Szécsényi Mária. Ők ekkor olyan géneket kerestek, melyek a búza szárazság toleranciájában játszanak szerepet. Az első nekifutásra azonosított 30 génből 9 *GST* volt, ami jelentősen kihangsúlyozta az enzimsalád jelentőségét a szárazság alatt. Ebből az együttműködésből életre szóló barátság, számos cikk és pár közös pályázat is született. Ahhoz, hogy vizsgálni lehessen a *GST*-ket, elsőként össze kellett gyűjteni az akkoriban internetes adatbázisokban elérhető *GST* szekvenciákat. Nehézsége volt a munkának, hogy a búza DNS szekvenciája (genomja) még nem volt ismert, így a genom-szekvenciák még nem voltak elérhetőek. Kis DNS szekvenciákat kellett alapul venni, melyek bizonytalan, változó minőségű megszekvenált DNS darabok

adatai voltak nagy mennyiségben. Miután a búza GST rokonsági fa és a hozzá kapcsolódó kutatás befejeződött, 2009-ben megjelent az első ehhez kapcsolódó publikáció is (Gallé és mtsai. 2009). Ez a cikk bemutatta a szárazság-stressz hatására a GST-k aktivitás- és kifejeződésbeli változásait kalászó búzában. Amellett, hogy szárazságra indukálódó GST-eket sikerült azonosítani, a cikkben bizonyos *GST* géneket az öregedés folyamatával is kapcsolatba sikerült hozni.

Ahhoz, hogy a 2009-es cikk létrejöhesse és ahhoz, hogy molekuláris biológiai módszereket fel tudjunk használni a Növényélettani Tanszéken, nagyon nagy segítséget jelentett a 2003-2007-es periódusban elnyert, gyakorlatilag mesebeli összeg, melyet műszerpályázaton és különböző határon átnyúló projekteken és a „Búzakonzorciumokon” nyert Dr. Erdei László tanszékvezető professzor úr, Dr. Görgyényiné Dr. Tari Irma tanárnő szellemi és szakmai segítségével (3. ábra). Ennek az időszaknak a pozitív hatása a mai napig érezhető, jelenleg is azokból a módszertani alapokból merítünk, melyeket ekkor fektettünk le, közösen a Tanszék vezetésével. Ténylegesen a PCR (qPCR) alapú technikák, elektroforetikus elválasztási módszerek, és az *in silico* kutatási lehetőségek ekkor lettek állandó részei a labor munkájának. A későbbi 2007-es költözés Újszegedre, a Biológiai Intézet jelenlegi épületébe már inkább csak a környezet változását hozta, addigra a molekuláris biológiai módszereket már rutinszerűen használtuk a tanszéken, és a GST kutatás már javában zajlott ekkor.



**3. ábra:** Dr. Görgyényiné Dr. Tari Irma tanárnő kitüntetésének ünneplése Dr. Erdei László tanszékvezető professzor úrral a Növényélettani Tanszéken (Szeged, Egyetem utca 2).

### **A glutathion transzferázokkal kapcsolatos kutatások az új Növénybiológiai Tanszéken**

2007 után a GST kutatás más növényfajok bevonásával expandálódott. Az első faj 2007-ben az indiai mustár volt, mely növény rendkívül alkalmas talajok tisztítására (fitoremediációra), ugyanis pl.: a nehézfémeket nagyon sikeresen képesek a hajtásukba szállítani, és ott felhalmozni. Mindehhez nagy szükség van egy hatékony méregtelenítési rendszerre, mely a mérgező anyagot, nehézfémet (vagy a nehézfém jelenlétében kialakuló más mérgező anyagokat) hamar a vakuóumba juttatja. Ebben a folyamatban természetesen nagyon jelentős a detoxifikáció második lépését katalizáló GST-k csoportja. Méréseink valóban alátámasztották mindezt a nehézfémekkel kapcsolatban, viszont ezzel a növényvel kapcsolatban volt egy másik nagyon izgalmas projektünk is: az emberi gyógyszer hatóanyagok hatását vizsgáltuk a mustár növény gyökerére Dr.



Barta Bernadett kolleganőnkkel. A kutatás elindító gondolata a szennyvizeink magas gyógyszerhatóanyag tartalma volt. Az emberek által bevett gyógyszerek ugyanis csak meglepően kis százaléka hasznosul ténylegesen, a hatóanyagok jó részét vizeletünkkel a szennyvízhálózatba bocsátjuk, ami végül jelentős környezeti terhelést eredményezhet. A kutatásaink során a leggyakrabban használt három fájdalomcsillapító hatóanyag (ibuprofén, paracetamol és diklofenák) hatását vizsgáltuk indiai mustár növényekre (*Brassica juncea*), leginkább a növények gyökerének GST expressziójára. Az eredmény a szubjektív humán hatásukkal teljesen összecsengő lett: a legjelentősebben a diklofenák indította be a növényi méregtelenítést, ezt követte az ibuprofén és végül a paracetamol.

A növényi talajtisztításhoz kapcsolódó kutatásainkat nyárfák vizsgálatával folytattuk. Munkánk során ekkor nyárfák méregtelenítési folyamatait vizsgáltuk nehézfém szennyezés hatására. Ekkor már kialakulóban volt a Növényi Molekuláris Biológiai Csoport, Dr. Csiszár Jolán vezetésével (4. ábra), melynek tagjai ekkoriban Dr. Gallé Ágnes, Dr. Horváth Edit és Benyó Dániel voltak. Benyó Daniel kutatása során azonosított olyan GST gént, melynek az átíródása stresszmentes környezetben nem történik meg, míg stressz hatására igen jelentősen megemelkedik expressziója (Benyó és mtsai. 2016).



**4. ábra:** A Növényi Molekuláris Biológia Csoport 2014-ben az újszegedi Biológiai Intézet teraszán. Balról: Dr. Horváth Edit, Dr. Gallé Ágnes, Dr. Csiszár Jolán, Dr. Bela Krisztina és Benyó Dániel.

Miután Horváth Edit PhD hallgatóként csatlakozott a csoporthoz, és kutatásai révén a vizsgált növényfajok közé a paradicsom és a lúdfű is bekerült. A lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) a kétszikű növények közkedvelt modellfaja, melyet könnyű kezelhetősége és kis genomja miatt gyakran használnak kísérleti növénynek élettani és molekuláris biológiai kísérletekben. Lúdfűben mutatta ki Dr. Horváth Edit a szalicilsav előedzés pozitív hatásait, mely enyhíteni tudta a később fellépő sóstressz okozta károsodások mértékét. Ebben a folyamatban is szerepe volt a GST enzimeknek, különösen AtGSTU19 és AtGSTU24 fehérjéknek (Horváth és mtsai. 2015). Dr. Horváth Edit és Dr. Bela Krisztina munkája kapcsán a csoportunk működése egy nagyon fontos módszerrel, a transzformálással is bővült. Ennek segítségével sikerült további fontos funkciókat rendelnie az AtGSTU19-as és AtGSTU24-es fehérjékhez: működésüket összefüggésbe hozta a teljes növényi sejt redox állapotával (Horváth és mtsai 2020).

Bela Krisztina 2009-ben csatlakozott a csoporthoz (ekkor még szakdolgozó hallgatóként). Munkája középpontjában repce és lúdfű növények glutathion peroxidáz enzimeit állnak, mégis sok ponton bekapcsolódott a GST-k kutatásába; a legutóbb elfogadott cikkben (Gallé és mtsai. 2021) a paradicsom GST-k és a redox állapot pontos kapcsolatára mutat rá, miszerint az enzimes család tagjai nem csak szabályozásuk alatt tartják a redox potenciált, de maga a potenciál is visszahat az enzim kifejeződésére, ami egyfajta sajátos öngerjesztő folyamat meglétét feltételezi a növényi méregtelenítésben, mely bizonyos stresszfolyamatokra bekapcsolódik.

2021-re a csoportunk létszáma folyamatosan nőtt, először 2015-ben Riyazzudin Riyazzudin csatlakozott a csoporthoz majd Hurton Ágnes és Hajnal Ádám PhD hallgatók, és ahogyan a csoport mérete, úgy a GST-kkel kapcsolatos kutatás is gazdagodott számos új módszerrel, mikroszkópos technikával és *in silico* kutatási lehetőséggel.

### **Együttműködések és újabb kutatási témák a növényi GST-k kapcsán**

A molekuláris módszerek egyre nagyobb térhódításával a molekuláris technikákat egyre többen kezdték el használni a Növénybiológiai Tanszéken is, így már nem csak egy laborban kaptak helyet a műszerek, és idővel a GST-kel és a növényi méregtelenítéssel kapcsolatos kutatás egy másik csoport munkájában is előkelő helyet kapott.

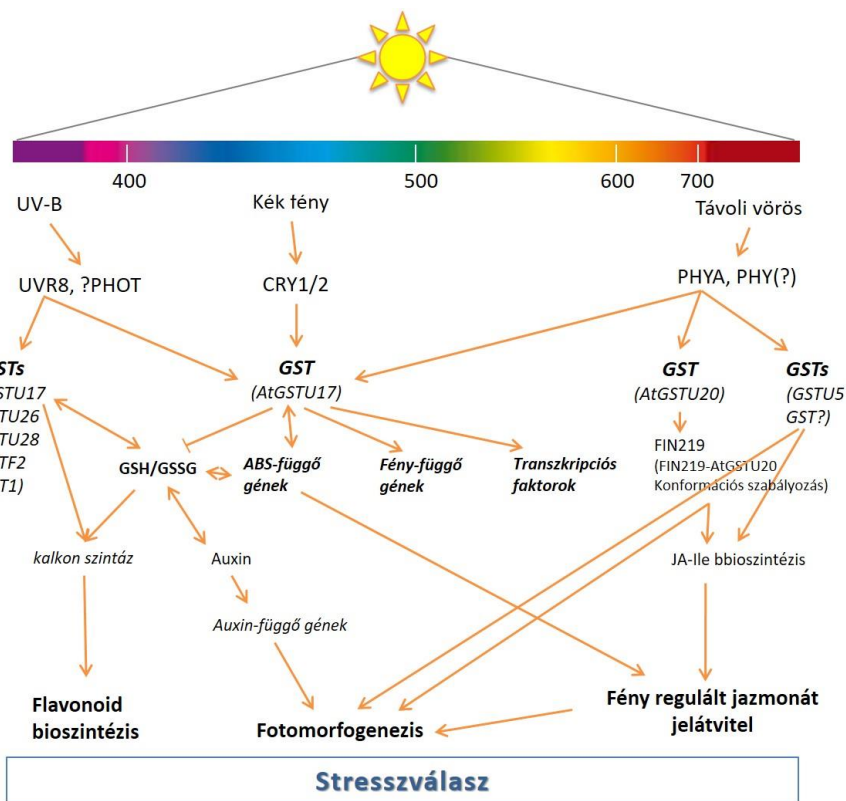
A Növényi Stresszfiziológiai és Fotoszintézis Kutatócsoport (Dr. Poór Péter vezetésével, 5. ábra) 2017 körül jelentős kooperációba kezdett a Növényi Molekuláris Biológiai Csoporttal, melynek köszönhetően a GST-k aktivitásának és génkifejeződésének napi ritmusát sikerült meghatározni paradicsomban és búzában (Gallé és mtsai 2018. és Pelsöczi és mtsai publikálás alatt). A cikkekben fény derült arra a tényre, hogy éjszaka ezek az enzimek sokkal kevésbé

aktívak, mint nappal. Fényszabályozásuk UV-B-, kék- és vörös fény receptorokon keresztül is történik (Gallé és mtsai. 2019, 6. ábra). Eddigi eredményeink alapján a GST-k aktivitása fénnel is szabályozható, ami célzott bekapcsolásukat teszi lehetővé kritikus időpontokban (pl. növények éjszakai rövid megvilágításával).



**5. ábra:** A Növényi Stresszfiziológiai és Fotoszintézis Kutatócsoport tagjai a 2021-es Magyar Növénybiológiai Társaság konferenciáján (Czékus Zalán, Dr. Ördög Attila, Dr. Poór Péter és Nadeem Iqbal).

A Növényi Stresszfiziológiai és Fotoszintézis Kutatócsoporttal történő együttműködés eredményeképpen két másik témában is születtek eredmények: a gyomirtószerekkel szembeni növényi válaszok vizsgálta és a gombákkal szembeni ellenállóság fokozását célozták meg kísérleteink.



**6. ábra:** Egy feltételezett modell, mely a GST enzimek lehetséges fényfüggő szabályozásának jelátviteli útvonalaait mutatja be. A forrása Gallé és mtsai. 2019-es összefoglaló cikke. A modell a fényfüggő transzkripciós és transzkripció utáni szabályozását írja le. ABA – abszcizinsav, CRY1/2 – kriptokróm 1/2, GSH – redukált glutation; GSSG – oxidált glutation, JA-Ile – jazonil-izoleucin; MYB – mieloblasztózis transzkripciós faktor, PHOT – fototropin, PHY – fitokróm; UVR8 – UV rezisztencia lókus 8.

A GST-knek számos ponton jelentős szerep jut a mezőgazdasági termelés során. Amellett, hogy ezeknek az enzimeknek a működése a természetben növények aszályal, kórokozókkal és kártevőkkel szembeni védekezési reakcióik sikerességét meghatározza, még a permetszerek lebontásában is jelentős szerepük van. Az állománykezelésre használt gyomirtó permetszerek működését a nagyfokú szelektivitás jellemzi, hiszen a gyomnövényt károsítja, de a ter-

mesztett növényre -ideális esetben- csak kis mértékben hat. E mögött a szelektivitás (és kultúrnövény részéről ellenállóság) mögött többféle mechanizmus állhat, melyek között szerepel a természetett növény hatékonyabb méregtelenítése is. Bizonyos permetszerek a fotoszintézisre hatnak, annak valamely folyamatát gátolják (pl. a fényszakasz elektrontranszportját vagy a fotoszintetikus pigmentek bioszintézisét). Így mind a hatásuk, mind a növényekben történő lebomlásuk is fényhez kötődik, az utóbbi a GST-k és egyéb méregtelenítő és antioxidáns védekezés miatt. Egy 2020-ban publikált tanulmányban, mely Czékus Zalán és Farkas Máté közreműködésével jött létre (Czékus és mtsai. 2020) megvizsgáltuk egy permetszer (bentazon) kijuttatásának napszak függését, szója (*Glycine max*), és az egyik jellemző gyomfaja, a parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) felhasználásával. A membránok állapota, a reaktív oxigénszármazékok megjelenése és az antioxidáns enzimek aktivitása egymással összecsengően kiemelte a hajnali permetezés hatásosságát az éjszakai időpontokkal szemben. Igen szembetűnő különbség mutatkozott a szója és a parlagfű alap GST aktivitása között. A kultúrnövény lényegesen magasabb glutation konjugációs aktivitást mutatott, mint a gyomnövény.

A kísérlet mtsaiap gondolatát őszi búza és jellemző gabonagyomnövénye: a pipacs (*Papaver rhoeas*) párosával is megismételtük. A kísérlethez a fotoszintetikus pigmentek termelődését gátló flumioxazin hatóanyagot használtuk, mely – az előző kísérlet eredményével összecsengő módon – szintén a fény hatására jelentősebb romboló hatást fejtett ki a pipacs növény membránjain és a fotoszintézist is erősebben gátolta. A GST aktivitások meghatározása ismét igen nagy különbséget mutatott a kultúrnövény és a gyomnövény között, ebben az esetben is: jelentősen nagyobb alap aktivitással bírt az őszi búza.

Növényvédőszer tekintetében az Európai Unióban az elmúlt években számos változás történt: számos hatóanyagot kivontak, forgalmazásukat visz-

szaszorították, ugrásszerűen megemelkedett a műtrágya ára és előállítási költségei, és elterjedt a mezőgazdasági drón használat. Ezek következményeként egyre inkább előtérbe kerültek a növényvédelem környezetkímélő és költségkímélő megoldásai. A GST-vel kapcsolatos eddigi vizsgálataink rámutattak arra a tényre, hogy például búza esetében a GST-k éjszakai aktivitás csökkenését ellensúlyozni lehet éjszakai megvilágítással (vörös fényimpulzussal), így vissza lehet „kapcsolni” az enzimeket, illetve aktivitásukat fenntartani éjszaka is (közöletlen eredményeink). Ilyen fényimpulzust lehetséges akár drón segítségével is biztosítani a szabadföldi növényeknek.

Búza kalászfuzáriózis betegségének kórokozói (pl: *Fusarium graminearum*) a búzakaralások kibújása után a virágzás környékén támadják meg a kalászokat. A kalászfuzáriózis elleni növényi védekezésben döntő jelentőséggel bír a gomba toxinjainak ártalmatlanítása. Azok a fuzárium fajok, melyek kenyérbúza fuzáriózis betegségét okozzák, több különböző méregmolekulát termelnek, melyek közül a leggyakrabban előforduló a dezoxinivalenol. Ez a toxin konjugációs célpontja a GST enzimeknek, melyek így növényi sejtekre kifejtett káros hatásait mérsékelni tudják (Gullner és mtsai. 2018).

Ehhez a témához csatlakozott Pelsőczy Alina szakdolgozó, akinek a segítségével kerestük a választ, hogy hatékony lehet-e a búzanövények vörös fényvel történő előkezelése a fuzárium (*Fusarium graminearum*) által okozott fertőzés kivédésében. Ennek a vizsgálatára a kalászosítás előtt és alatt, összesen egy hétig, éjszaka vörös fényvel megvilágítottuk néhány búza parcellát és megvizsgáltuk mesterséges fertőzés után a növényeket. Hozam adatokat, a membránok állapotát, antioxidáns enzimeket és természetesen GST enzimeket elemeztünk két választott búzafajtában. Összességében megállapítható, hogy a két vizsgált, eltérő betegségellenállóságú búzafajta éjszakai megvilágításra és *Fusarium* fertőzésre adott reakciója között különbség mutatkozott: az egyik

fajta esetében a GST-k a vörös fényre, míg a másik esetében inkább a patogén jelenlétére aktiválódtak. Így az eredeti elképzelést részben alátámasztották az adatok, de búzafajtánként eltérő lehet a vörösfény hatása.

## **Összefoglalás**

A GST téma jelenleg egyre dinamikusabban tágul és fejlődik, az alkalmazott kutatáshoz közelít és egyre több együttműködési lehetőség körvonalazódik nemcsak a Tanszékünkön belül, hanem az SZTE Biológiai Intézetén belül is, illetve továbbá hazai és nemzetközi szinten is. Remélhetőleg ez a lassan húsz éve tartó kutatási téma fennmarad, és továbbra is eredményeink szerves részét képezheti a nemzetközi GST irodalomnak.

## **Köszönetnyilvánítás**

A munka a NKFIH OTKA K-138589 és FK-138867 pályázat támogatásával készült.

## **Irodalom**

- 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* 2016;201:62-70.
- Csiszár J, Szabó M, Erdei L, Márton L, Horváth F, Tari I. (2004) Auxin autotrophic tobacco callus tissues resist oxidative stress: The importance of glutathione S-transferase and glutathione peroxidase activities in auxin heterotrophic and autotrophic calli. *J Plant Physiol* 2004;161:6:691-699.
- Czékus Z, Farkas M, Bakacsy L, Ördög A, Gallé Á, és Poór P. (2020). Time-Dependent Effects of Bentazon Application on the Key Antioxidant Enzymes of Soybean and Common Ragweed. *Sustainability* 2020;12(9),3872.
- Dixon DP, Laphorn A, Edwards R. (2002) Plant glutathione transferases. Protein family review. *Genome Biol* 2002;3:3004.1-3004.10.



- Frear DS, Swanson HR. (1970) Biosynthesis of S-(4-ethylamino-6-isopropylamino-2S-triazine) glutathione: partial purification and properties of glutathione S-transferase from corn. *Phytochem* 1970;9:2123-2132.
- Gallé Á. (2010) Búzafajták ozmotikus- és szárazságstressz alatti akklimatizációja, a glutation transzferázok szerepe a stresszválaszban Doktori (PhD) értekezés
- Gallé Á, Czékus Z, Bela K, Horváth E, Csiszár J, Poór P. (2018) Diurnal changes in tomato glutathione transferase activity and expression. *A Biol Hun* 2018;69(4);505-509.
- Gallé Á, Czékus Z, Bela K, Horváth E, Ördög A, Csiszár J, Poór P. (2019) Plant glutathione transferases and light. *Front Plant Sci* 2019;9:1944.
- 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 Physiol Biochem* 2021;169,149-159.
- Gullner G, Komives T, Király L. és Schröder P. (2018). Glutathione S-transferase enzymes in plant-pathogen interactions. *Front Plant Sci* 2018;9:1836.
- 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* 2015;42:1129-1140.
- 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 Scis* 2020;21;7: 2349.
- Marrs KA. (1996) The function and regulation of glutathione S-transferases in plants. *Annu Rev Plant Phys* 1996;47:127-158.
- Pan L, Kawai M, Yu LH, Kim KM, Hirata A, Umeda M, Uchimiya H. (2001) The *Arabidopsis thaliana* ethylene-responsive element binding protein (AtEBP) can function as a dominant suppressor of Bax-induced cell death of yeast. *FEBS Lett* 2001;508:375- 378.
- Pascal S, Scalla R. (1999) Purification and characterization of a safener-induced glutathione S-transferase from wheat (*Triticum aestivum*). *Physiol Plant* 1999;106:17-27.
- Wang R, Ma J, Zhang Q. és mtsai. (2019) Genome-wide identification and expression profiling of glutathione transferase gene family under multiple stresses and hormone treatments in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genomics* 2019;20:986.

