

KOLBERT ZSUZSANNA, ERDEI LÁSZLÓ:

## **A nitrogén-monoxid jelmolekulával foglalkozó kutatások múltja, jelene és jövője a Szegedi Tudományegyetem Növénybiológiai Tanszékén**

### **Összefoglalás**

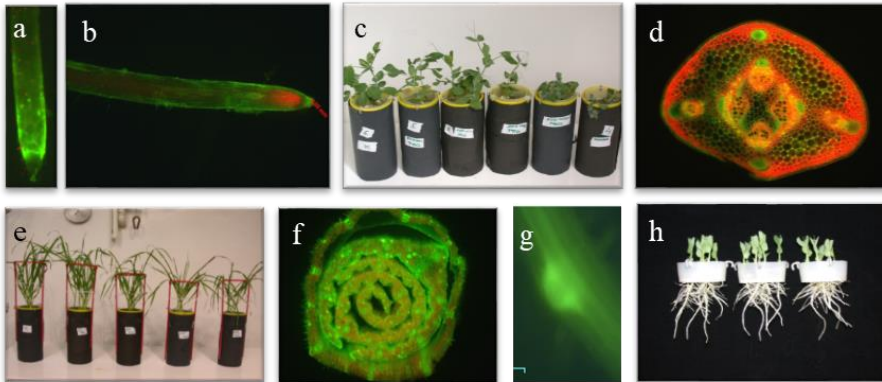
A nitrogén-monoxid (NO) hatásainak tanulmányozása 2004-ben kezdődött meg az SZTE Növénybiológiai Tanszékén, hat évvel a mérőföldkőnek számító felfedezése után. Az ekkor rendkívül nagy érdeklődésre számot tartó nemzetközi kutatási irányvonalba illeszkedtünk be azáltal, hogy stressz- és hormonkezelés hatására vizsgáltuk a NO képződését és szerepét a gyökérfejlődésben, valamint valószínűsítettük a nitrát reduktáz enzim szerepét a gyökér NO termelésében. Az „SZTE Nitrogén-monoxid Jelátviteli Kutatócsoport” megalakulását követően, megtartva a kezdeti kutatási irányvonalat, növényi hormonok (auxin, citokinin, etilén, strigolakton) és a NO jelmolekula kapcsolatát jellemeztük a gyökérfejlődési folyamatok során. Később nehézfémek- és nem fém elemek többlete által kiváltott stresszfolyamatokat tanulmányoztunk, majd elkezdtünk a NO mellett egyéb molekulákat, az ún. reaktív nitrogénformákat (RNF) is vizsgálni, és a kutatócsoportunk nevét „SZTE Reaktív Nitrogénforma Jelátviteli Kutatócsoport”-ra változtattuk. A stresszhatásra megváltozott RNF metabolizmus és jelátvitel stresszt enyhítő hatását, valamint az RNF túlprodukciója nyomán kialakuló nitro-oxidatív stresszt tanulmányoztuk részletesen. Majd nyitva az új irányvonalak felé, négy évvel ezelőtt, az SZTE vegyészeivel együttműködésben elkezdtük tanulmányozni a nanoanyagok által kiváltott nitro-oxidatív folyamatokat. Legújabb kutatásaink pedig egy mezőgazdasági problémára, a növényi cinkhiányra összpontosítanak. Az elmúlt 18, NO/RNF kutatással töltött esztendőben igyekeztünk a nemzetközi kutatási irányvonalakat követve újabb és újabb aspektusokból megismerni ezt az érdekes, multifunkciós molekulacsaládot, ami a kutatási háttérproblémák változtatásával valósult meg, a NO/RNF molekulákat fókuszban tartva. A sikeres kutatómunkához elengedhetetlennek tartjuk a kiépített hazai és nemzetközi kutatási együttműködéseinket, melyek fenntartása és további építése a jövőben is feladatunk.

**Kulcsszavak:** nitrogén-monoxid, Növénybiológiai Tanszék, reaktív nitrogénformák, Szegedi Tudományegyetem

### **A kezdetek, vagyis „hogyan kerül nitrogén-monoxid a növényekbe”?**

A nitrogén-monoxidot (NO) 1772-es felfedezésétől kezdve légszennyező gázkomponensként ismerték egészen az 1987-es esztendőig, amikor három tudós orvosi-életteni Nobel-díjat kapott a NO állati/emberi szervezetben való értágító hatásának és jelátvitelének felfedezéséért. Érdekes módon, ennél jóval hamarabb, már 1979-ben leírták, hogy a növényi szervezet NO-ot (és nitrogén-dioxidot) bocsájt ki, amennyiben herbicid kezeléseknél teszik ki azokat (a kísérleteket Lowell Klepper végezte szója növényen, Klepper 1979). Ez a felfedezés jóval csekélyebb figyelmet kapott, mint az értágító hatás leírása, és további csaknem 20 évnek kellett eltelnie ahhoz, hogy a NO-ot, mint a védekezésben résztvevő jelmolekulát azonosítsák kórokozó fertőzésnek kitett növényben (Delledonne és mtsai. 1998; Durner és mtsai. 1998) és abiotikus stresszek esetén (Leshem és mtsai. 1998). Ezeket a mérőföldkőnek számító felfedezéseket követően fellendült a NO kutatása a növényekben is, és a világ minden részén számos kutatócsoport kezdett bele a kisméretű, de sokrétű funkcióval bíró molekula tanulmányozásába. Ebbe a nemzetközi kutatási trendbe kapcsolódott be Tanszékünk Erdei László professzor (akkori tanszékvezető) által vezetett kutatócsoportja 2004-ben. Ekkor vásárolt a Tanszék egy modern fluoreszcens mikroszkópot, amivel lehetőségünk nyílt a NO jelmolekula szintjének változásait időben és térben detektálni. Mivel Tanszékünk kutatási profilja ebben az időben a stresszélettan volt, így a NO-dal kapcsolatos első vizsgálatainkban ozmotikus stressznek kitett növényfajokkal (pl. borsó, búza, lúdfű) foglalkoztunk, és a NO gyökérfejlődésben játszott szerepére valamint auxin hormonnal való interakciójára fókuszáltunk (1. ábra). A nemzetközi kutatásban ekkor forró pontnak számított a NO enzimikus forrásának felderítése a növényekben, ezért figyelmünket mi is ez irányba fordítottuk, és mutáns lúdfű vonalak felhasználásával igazoltuk a nitrát reduktáz enzim részvételét a NO termelésben auxin kezelésnek és ozmotikus stressznek kitett gyökerekben

(Kolbert és mtsai. 2008, 2010). Ezen korai munkáinkat két nagymúltú, európai, növényélettani folyóiratban közzétettük 2008-ban majd 2010-ben. Elmondható, hogy eredményeink nagy érdeklődésre tartanak számot, hiszen egyik cikkünk ezidáig 115 független hivatkozással rendelkezik.



**1. ábra:** A kezdeti kísérleti rendszereink, melyekben a nitrogén-monoxid fluoreszcens mikroszkópiás tanulmányozása zajlott. Búza (a) és borsó (b) növények gyökérsúcsai fluoreszcens jelölést követően, borsó növények vízkultúra nevelése és ozmotikus stresszkezelése (c), borsó szárának keresztmetszete fluoreszcens jelölést követően (d), búza vízkultúra nevelése és ozmotikus stresszkezelése (e), fluoreszcensen jelölt búzaszár keresztmetszet (f), fluoreszcensen jelölt lúdfű oldalgyökér kezdemény (g), borsó növények gyökérrendszere (h). A mikroszkópos felvételeken a zöld emisszió a NO szintjét és lokalizációját jelzi, a vörös emisszió a klorofill pigment autofluoreszcenciája.

### **Továbbra is fókuszban a NO és növényi hormonok kapcsolatának tanulmányozása**

A kezdeti sikereket követően a növényi NO kutatása aktívan folytatódott tovább a Tanszéken, immáron több lelkes PhD hallgató csatlakozásával az ekorkortájt megalakult „SZTE Nitrogén-monoxid Jelátviteli Kutatócsoport” berkein belül. Kiemelt témánk maradt a növényi hormonok és a NO kapcsolatainak vizsgálata, és több érdekes interakciót azonosítottunk az elmúlt években auxin és NO (Pető és mtsai. 2011), citokinin és NO (Lehotai és mtsai. 2016), etilén és NO (Feigl és mtsai. 2019), valamint strigolakton és NO (Oláh és

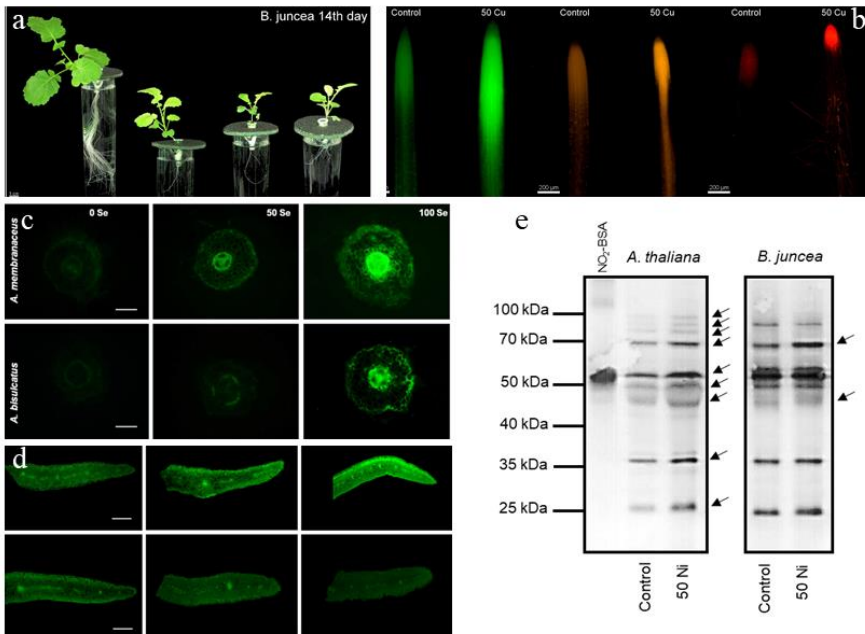
mtsai. 2020) jelek között lúdfű mutáns és transzgenikus vonalak felhasználásával. Ezekben a munkákban is a gyökérfejlődés szabályozásának megértése volt a célunk a NO új szerepeinek felismerése mellett.

### **A folytatás, vagyis a kutatási fókusz kiszélesítése a háttérprobléma megváltoztatásával**

A hormon-NO kapcsolatokat feltáró munkáink mellett a nemzetközi irányvonalat figyelembe véve aktuálissá vált a vizsgálati fókuszunk tágítása, vagyis, hogy a NO mellett a sejtekben megtalálható reakciótermékeivel, az ún. reaktív nitrogénformákkal (RNF) és ezek fehérjékre gyakorolt hatásával is elkezdjük részletesebben foglalkozni. Így névváltoztatást eszközölve immáron az „SZTE Reaktív Nitrogénforma Jelátviteli Kutatócsoport” keretein belül folytatódott a munka. A stresszélettan témakörénél maradtunk, de bizonyos nehézfémek és nem-fémes elemek többletének gyökérfejlődésre gyakorolt hatásaival, és ebben a RNF szerepeivel kezdünk el foglalkozni modell és gazdasági fajokban, valamint olyan növényekben, amelyek képesek nagy mennyiségű elem felvételére és tűrésére. Kérdésünk az volt, hogy a NO a már általunk is azonosított növekedést szabályozó hatásán túl játszik-e valamiféle szerepet az elemtöbbletek által okozott stressz tűrésében. Lúdfű modell rendszerekben vizsgáltunk, és legjelentősebb felfedezésünk az volt, hogy kimutattuk a RNF-függő *S*-nitrozilációs fehérjemódosítás szerepét a reaktív oxigénforma (ROF) szintek regulációjában cinktöbbletnek kitett növényben (Kolbert és mtsai. 2019).

A RNF azonban kétarcú molekulacsalád, vagyis a stresszhatásra fokozódó RNF és ROF képződés másodlagos, nitro-oxidatív stresszt okoz a sejtekben, mely során a DNS, RNS, lipidek, fehérjék oxidatív és nitrozatív folyamatok révén károsodnak, végül sejthalálhoz vezetve. A nitrozatív fehérjemódosítás másik esete (az *S*-nitroziláció mellett) a tirozin nitráció, mely során tirozin-

tartalmú célfehérjék szenvednek el szerkezeti és működés béli módosulást. Jelentősebb felfedezéseink a nitrozatív stressz indikátora, a tirozin nitráció szerv-, idő- és koncentrációfüggő jellegének kimutatására vonatkoztak elemtöbbletek (pl. cink, réz, szelén, nikkel) hatására a fent említett növényekben (pl. Feigl és mtsai. 2013; Molnár és mtsai. 2018; Kolbert és mtsai. 2018, 2020; Borbély és mtsai. 2021; 2. ábra).



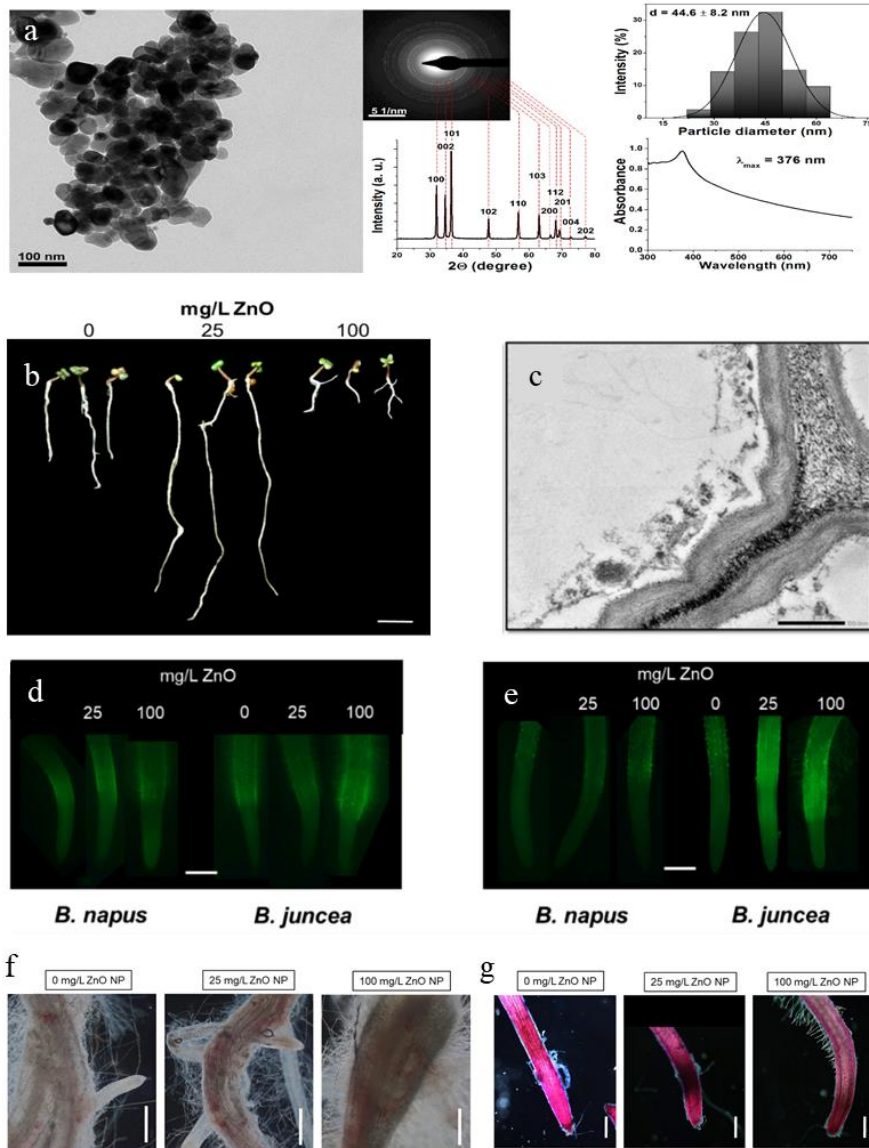
**2. ábra:** A nehézfémek és nem fémes elemek többlete által kiváltott nitro-oxidatív stresszt vizsgáló kísérleti rendszereink. Mustár (*Brassica juncea*) vízkultúrárs nevelése és réz-szulfát koncentrációkkal való kezelése (a), nitrogén-monoxid (zöld), szuperoxid gyökánion (narancsszín) és hidrogén-peroxid (vörös) képződése a réz-kezelt mustár gyökércsúcsaiban (b), a tirozin nitráció kimutatása immunjelöléssel szelén-kezelt érzékeny *Astragalus membranaceus*, és tűrő *Astragalus bisulcatus* fajok gyökér keresztmetszeteiben (c) és sziklevél keresztmetszeteiben (d), a tirozin nitráció kimutatása western blot analízissel nikkel-kloriddal kezelt lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) és mustár gyökerében (NO<sub>2</sub>-BSA, nitrált marhaszérum albumin, pozitív kontroll). A fehérjesávok immunjelének erősödése a kontrollhoz képest a nikkel hatására fokozódó tirozin nitrációra utal. Az ábrák az alábbi publikációinkból származnak: Feigl és mtsai. 2013 (a, b), Kolbert és mtsai. 2018 (c, d), Kolbert és mtsai. 2020 (e).

Foglalkozunk a lipidek nitrálásával is, és együttműködve az SZTE Farmakognóziai Intézet kollégáival elsőként mutattuk ki, hogy a repce csírák nagy mennyiségű nitro-olajsavat tartalmaznak, ami NO-t felszabadítva elősegíti a csírázásukat (Vollár és mtsai. 2020).

Az elemtöbbletek hatása, mint kutatási irányvonal azért is bizonyult szerencsés választásnak, mert eredményeinket a klasszikus növényélettani folyóiratok mellett, több esetben környezettudomány profilú lapokban tudtuk közzélni.

### **Nyitás az új trendek felé, vagyis a nanoanyagok és a nitro-oxidatív stressz**

A nanotechnológia elmúlt évtizedekben tapasztalt robbanásszerű fejlődése egyszerre kívánatos és káros hatásokat is von maga után. A nanoipar által előállított vagy a természetben keletkező nanoanyagok (pl. szén-alapú, fém, fém-oxid, kitozán nanorészecskék, nanoműanyagok) kapcsolatba kerülnek a helyhez kötött életmódú növényekkel, és stresszt jelentnek számukra. Ezért a növényi stresszélettan tudományában az elmúlt évtizedben szükségessé vált olyan kutatások bevezetése, melyek a növények nanoanyagok jelenlétére adott reakcióit tanulmányozzák. Kutatócsoportunk elsőként fém-oxid (egészen pontosan cink-oxid) nanorészecskék csírázást, csíranövény növekedést, sejtfal összetételét befolyásoló hatását vizsgálta, és kimutatta a nanorészecskék növényi sejtekbe való felvételét. Ezeken túlmenően elsőként határoztuk meg a cink-oxid nanorészecske kezelés nitro-oxidatív stresszt kiváltó hatását repce és mustár növényekben (Molnár és mtsai. 2020 ab; 3. ábra).



**3. ábra:** A nanoanyagok (cink-oxid, ZnO) hatására bekövetkező nitro-oxidatív stresszt és sejtformódásokat vizsgáló rendszereink. A ZnO nanorészecskék fiziko-kémiai jellemzése (a), repce csíranövények megjelenése ZnO nanorészecske kezelést követően (b), nanorészecskék kimutatása transzmissziós elektronmikroszkóppal repce gyökérsajt falában (denz jelek, c), peroxinitrit (d) és nitrogén-monoxid (e) jelölése repce és mustár gyökércsúcaiban, lignin jelölése repce gyökérében (vörösarna jelek, f), pektin poliszacharid jelölése repce gyökércsúcsában (rózsaszín jel, g). Az ábrák az alábbi publikációinkból származnak: Molnár és mtsai. 2020ab.

Jelenleg is folynak vizsgálataink egyéb fém-oxid és szén-alapú nanoanyagok növényekre gyakorolt hatásaival kapcsolatban, és a munkák fókuszpontja továbbra is a NO/RNF jelátvitel. Ezek a vizsgálatok nem valósulhatnak meg vegyészkutatók segítségével nélkül, így sikeres együttműködést folytatunk az SZTE Alkalmazott és Környezeti Kémiai Tanszék, valamint az SZTE Szervetlen és Analitikai Kémiai Tanszék munkatársaival.

### **Egy gyakorlati jellegű, mezőgazdasági probléma vizsgálata, vagyis a RNF jelátvitel szerepe a cinkhiány válaszban**

Helyenként a fém, nemfémes elemsszennyezések és nanoanyag szennyezések jelenthetnek növényzetet is érintő környezetvédelmi problémát. Ennek ellenére úgy gondoltuk, hogy a nanoanyag kutatásaink folytatása mellett a vizsgálati profilunk egy gyakorlat-orientáltabb téma irányába való fordítása jobban illeszkedik a nemzetközi trendekbe, ahol a növénytermesztés optimalizálása a változó klimatikus viszonyok mellett egy központi kérdéskör. Legújabb kutatásinkban a cink, mint esszenciális tápelem hiányára adott növényi válaszokkal foglalkozunk. A téma ezért is tűnik jó választásnak, mert nincs elérhető irodalmi adat a NO/RNF jelátvitel szerepéről a cinkhiány válasz szabályozásában, bár a cinkhiány számos ponton érintheti a NO/RNF metabolizmust és jelátvitelt. Ennek a hipotézisnek a tesztelésébe kezdtünk bele a közelmúltban gazdasági növényfajokat (pl. repce, kukorica, borsó) és alap kutatási modellnövényt (lúdfű) használva vizsgálati organizmusokként.

### **Összefoglalás és a növényi NO kutatás jövője a Tanszéken**

A növényi NO kutatása az SZTE Növénybiológiai Tanszékén immáron 18 éves múltra tekint vissza. Ez idő alatt a nemzetközi kutatási irányvonal a hatás megfigyelésétől a NO-hatásmechanizmus molekuláris folyamatainak magyarázata felé mozdult el. Ezeket a kutatási trendeket folyamatosan szem előtt



tartva változott kutatócsoportunkban a háttérprobléma a NO jelátvitel, mint fókuszpont megtartásával (4. ábra). Szép eredményeket értünk el a NO-hormon kapcsolatok feltárásával a gyökérfejlődés szabályozásában; ezek a munkák főként a strigolakton-NO, karrikin-NO és az etilén-NO interakciókra összpontosítva kisebb kapacitással jelenleg is folynak. Másik jelentősebb vizsgálati témánk volt az elmúlt években a NO stressztűrést fokozó szerepe elemtöbbletek hatására, valamint sokat foglalkoztunk az elemtöbbletek által kiváltott nitrooxidatív stressz faj-, időtartam-, koncentráció- és szervfüggésével. A nanoanyagok és a növények kapcsolatának feltárása egy sok lehetőséget és új felfedezéseket rejtgető téma, ezért a jövőben egy fontos kutatási irányként tervezzük folytatni a megkezdett vizsgálatokat, illetve tervezzük új kísérleti rendszereket felállítani a témában. A közelmúltban megkezdett, növényi cinkhiányra vonatkozó vizsgálataink szintén perspektivikusak. Ezt a témát egyrészt molekuláris szinten vizsgálódva (RNF-függő gének kifejeződése, transzkriptom analízis), másrészt nano-cink és nano-NO adagolás hatásának vizsgálatával tervezzük kiegészíteni illetve folytatni. Kiemelt fontosságúnak tartjuk a már kiépített hazai és nemzetközi kutatási együttműködéseink fenntartását illetve kiterjesztését a jövőben, hiszen hitvallásunk szerint a jelentős eredményeket csak összefogással lehet elérni. Csoportunk erre vonatkozó mottóját – melyet a jövőben is szem előtt tartunk majd- az alábbi Arisztotelésztől származó idézet kiválóan megfogalmazza:

*„Az igazság kutatása egyrészt nehéz, másrészt könnyű. Jele ennek, hogy bár senki nem ragadhatja azt meg méltóképpen, nem is tévesztheti el teljesen, hanem kiki tud valami helyeset mondani. S ha így az egyes ember semmivel vagy csak nagyon kevéssel járul is hozzá az igazsághoz, valamennyiök összefogásából mégis egy csomó tudás születik meg.“*



**4. ábra:** A kísérleti rendszereink sematikus összefoglalása. Vizsgálataink középpontjában a nitrogén-monoxid (NO) jelmolekula áll, mely metabolizmusát, jelátvitelét több aspektusból tanulmányozzuk. Az elmúlt csaknem húsz évben foglalkoztunk a NO és bizonyos növényi hormonok közötti kapcsolatok feltárásával, a NO stressztűrést fokozó hatásával cink, szelén és réz terhelés esetén, a NO/reaktív nitrogénformák (RNF) nitro-oxidatív stresszt kiváltó hatásával cink (Zn), szelén (Se) és nikkel (Ni) terhelések esetén, valamint nanoanyag (cink-oxid ZnO, nikkel-oxid NiO és többfalú szén nanocső MWCNT) kezelése hatására. Legújabb vizsgálataink a NO/RNF jelátvitel és a cinkhiány kapcsolatára összpontosítanak.

### **Köszönetnyilvánítás**

Hálával tartozunk a kutatócsoport összes volt és jelenlegi kollegájának, hallgatójának, és az együttműködő hazai és külföldi kutatóknak, akik áldozatos munkája révén születtek meg az eredményeink, és tudott épülni a kutatócsoport. Köszönjük továbbá az anyagi támogatást a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatalnak (K48436, PD100504, K120383, PD120962, KH129511, K135303) és az Európai Uniónak (EFOP-3.6.1-16-2016-00008).

## Irodalom

- Borbély P, Molnár Á, Valyon E, Ördög A, Horváth-Boros K, Csupor Dezső, Fehér Attila, Kolbert Zs (2021) The effect of foliar selenium (Se) treatment on growth, photosynthesis, and oxidative-nitrosative signalling of *Stevia rebaudiana* leaves. *ANTIOXIDANTS* 10, 72.
- Delledonne M, Xia Y, Dixon RA, Lamb C (1998) Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. *NATURE* 394:585-588.
- Durner J, Wendehenne D, Klessig DF (1998) Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP, and cyclic ADP-ribose. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA* 95:10328-10333.
- Feigl G, Kumar D, Lehotai N, Tugyi N, Molnár Á, Ördög A, Szepesi Á, Gémes K, Laskay G, Erdei L, Kolbert Zs (2013) Physiological and morphological responses of the root system of Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern.) and rapeseed (*Brassica napus* L.) to copper stress. *ECOTOXICOLOGY AND ENVIRONMENTAL SAFETY* 94:179-189.
- Feigl G, Horváth E, Molnár Á, Oláh D, Poór P, Kolbert Zs (2019) Ethylene-Nitric Oxide Interplay During Selenium-induced Lateral Root Emergence in *Arabidopsis*. *JOURNAL OF PLANT GROWTH REGULATION* 38:1481-1488.
- Klepper L (1979) Nitric oxide (NO) and nitrogen dioxide (NO<sub>2</sub>) emissions from herbicide-treated soybean plants. *ATMOSPHERIC ENVIRONMENT* (1967) 13:537-542.
- Kolbert Zs, Bartha B, Erdei L (2008) Exogenous auxin-induced NO synthesis is nitrate reductase-associated in *Arabidopsis thaliana* root primordia. *JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY* 165:967-975.
- Kolbert Zs, Ortega L, Erdei L (2010) Involvement of nitrate reductase (NR) in osmotic stress-induced NO generation of *Arabidopsis thaliana* L. roots. *JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY* 167:77-80.
- Kolbert Zs, Molnár Á, Szöllösi R, Feigl G, Erdei L, Ördög A (2018) Nitro-oxidative stress correlates with se tolerance of *Astragalus* species. *PLANT AND CELL PHYSIOLOGY* 59:1827-1843.
- Kolbert Zs, Molnár Á, Oláh D, Feigl G, Horváth E, Erdei L, Ördög A, Rudolf E, Barth TK, Lindermayr C (2019) S-nitrosothiol signalling is involved in regulating hydrogen peroxide metabolism of zinc-stressed *Arabidopsis*. *PLANT AND CELL PHYSIOLOGY* 60:2449-2463.
- Kolbert Zs, Oláh D, Molnár Á, Szöllösi R, Erdei L, Ördög A (2020) Distinct redox signalling and nickel tolerance in *Brassica juncea* and *Arabidopsis thaliana*. *ECOTOXICOLOGY AND ENVIRONMENTAL SAFETY* 189, 109989.

- Lehotai N, Feigl G, Koós Á, Molnár Á, Ördög A, Pető A, Erdei L, Kolbert Zs (2016) Nitric oxide-cytokinin interplay influences selenite sensitivity in *Arabidopsis*. *PLANT CELL REPORTS* 35:2181-2195.
- Leshem YY, Kuiper PJC, Erdei L, Lurie S, Perl-Treves R (1998) Do Selye's mammalian „GAS” concept and „co-stress” response exist in plants? *ANNALS OF THE NEW YORK ACADEMY OF SCIENCES* 851:199-208.
- Molnár Á, Feigl G, Trifán V, Ördög A, Szöllösi R, Erdei L, Kolbert Zs (2018) The intensity of tyrosine nitration is associated with selenite and selenate toxicity in *Brassica juncea* L. *ECOTOXICOLOGY AND ENVIRONMENTAL SAFETY* 147:93-101.
- Molnár Á, Papp M, Kovács DZ, Bélteky P, Oláh D, Feigl G, Szöllösi R, Rázga Zs, Ördög A, Erdei L, Rónavári A, Kónya Z, Kolbert Zs (2020a) Nitro-oxidative signalling induced by chemically synthesized zinc oxide nanoparticles (ZnO NPs) in Brassica species. *CHEMOSPHERE* 251, 126419.
- Molnár Á, Rónavári A, Bélteky P, Szöllösi R, Valyon E, Oláh D, Rázga Zs, Ördög A, Kónya Z, Kolbert Zs (2020b) ZnO nanoparticles induce cell wall remodeling and modify ROS/RNS signalling in root of Brassica seedlings. *ECOTOXICOLOGY AND ENVIRONMENTAL SAFETY* 206, 111158.
- Oláh D, Feigl G, Molnár Á, Ördög A, Kolbert Zs (2020) Strigolactones interact with nitric oxide in regulating root system architecture of *Arabidopsis thaliana*. *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE* 11, 1019.
- Pető A, Lehotai N, Lozano-Juste J, León J, Tari I, Erdei L, Kolbert Zs (2011) Involvement of nitric oxide and auxin in signal transduction of copper-induced morphological responses in *Arabidopsis* seedlings. *ANNALS OF BOTANY* 108:449-457.
- Vollár M, Feigl G, Oláh D, Horváth A, Molnár Á, Kúsz N, Ördög A, Csupor D, Kolbert Zs (2020) Nitro-oleic acid in seeds and differently developed seedlings of *Brassica napus* L. *PLANTS-BASEL* 9, 406.

