

OTKA K83642 számú pályázat zárójelentése
2011.07.01. – 2015.06.30.

A stressz hatására bekövetkező edződési, korai virágzási és elhalási folyamatok jellemzése gabonafélékben

Összefoglalás

Hipotézisünk szerint a különböző környezeti stresszek erősségüktől, időtartamuktól és a növények fejlődési állapotától függően edződést, korai virágzást vagy elhalást válthatnak ki. Kísérleteink célja az volt, hogy kiderítsük a redox rendszer ezen folyamatokban betöltött szerepét és az általa szabályozott anyagcsereutakat. Ozmotikus stressz, alacsony hőmérséklet, nehézfémek vagy redukáló- és oxidálószer alkalmazásával módosítottuk a növények redox állapotát, amit az aszkorbát és a glutation redukált és oxidált formáinak mennyiségében és redukációs potenciáljában, valamint a hidrogén-peroxid koncentrációjában bekövetkezett változások jeleztek. Transzkriptóm-elemzéssel kimutattuk, hogy ezeket a változásokat a génkifejeződés jelentős módosulásai kísérték. A befolyásolt gének közt számos olyat találtunk, mely szerepet játszik a stresszválasz (Cbf transzkripciós faktorok génjei), a fejlődés (vernalizációs gének) és az elhalás (poli(ADP-ribóz)-polimeráz génje) szabályozásában. Anyagcsereszinten a szabad aminosavak közül a glutaminsav koncentrációjában bekövetkezett változásokat kell kiemelni, mivel ez az aminosav a stresszválaszban és a fejlődés szabályozásában fontos szerepet játszó glutation, prolin és putreszcin előanyaga. Eltérő stressztűrési és fejlődési habitusú gabonagenotípusokat összehasonlítva korrelációs elemzéssel sikerült összefüggést találni a vizsgált biokémiai paraméterek változásai, a stressztűrés mértéke és a fejlődési folyamatok közt.

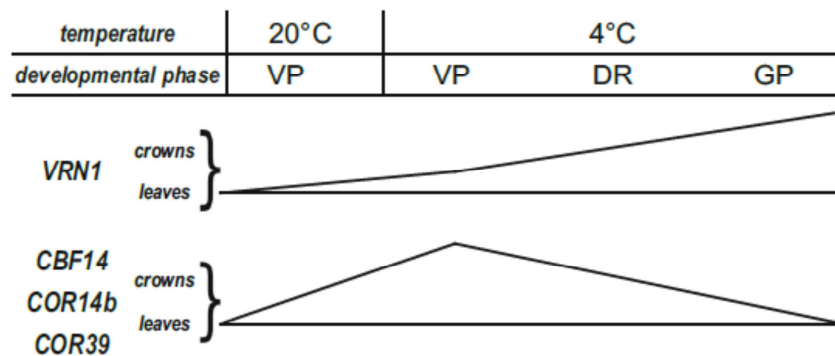
Bevezetés

A különböző környezeti stresszhatások egyik fontos következménye a reaktív oxigénszármazékok (hidrogén-peroxid, hidroxil-gyök, szuperoxid-gyök) felhalmozódása. Ezek egyrészt károsíthatják az életfontosságú makromolekulákat, másrészt viszont különböző jelátviteli utakon keresztül aktiválhatják a növény védekezési mechanizmusait és módosíthatják növekedését, valamint fejlődését (Kocsy és mtsai., 2013). Szélsőséges esetekben nagy koncentrációban felhalmozódva a sejtek elhalását is előidézhetik. A reaktív oxigénszármazékok eltávolítását az antioxidánsok végzik, melyek közül különösen fontos az aszkorbát és a glutation. A két molekula redukált és oxidált formájának mennyiségével és az ebből kiszámolható redukációs potenciállal jellemezhetjük a redox környezetet, melynek változása módosítja a redox-érzékeny gének és fehérjék aktivitását.

Korábbi kísérleteinkben eltérő hidegtűrési kukoricavonalak és eltérő fagytűrési búzagenotípusok összehasonlításával mutattuk ki a glutation stresszválaszban betöltött szerepét. Jelen vizsgálatainkban a redox szabályozásnak a stressz hatására bekövetkező edződési, korai virágzási és elhalási folyamatokban feltételezett szerepét kívántuk tanulmányozni gabonafélékben. A redox változásokat közvetve stresszkezelésekkel (ozmotikus stressz és alacsony hőmérséklet; a hőkezelést a kísérleti rendszer egyszerűsítése érdekében kihagytuk) vagy közvetlenül vegyszeres kezelésekkel (redukáló- és oxidálószer) idéztük elő, és az antioxidánsok és a reaktív oxigénformák mérésével mutattuk ki a levelekben és a bokrosodási csomókban. A növények redox-függő stresszválaszát és esetleges elhalását morfológiájuk, növekedésük, fotoszintézisük és életképességük vizsgálatával követtük nyomon. A virágkezdemények megjelenését a hajtástenyészcsovcok tanulmányozásával mutattuk ki. A bekövetkező élettani változásokat próbáltuk összekapcsolni az anyagcsere megfigyelt módosulásával a transzkriptumok (transzkriptóm-elemzés) és a metabolitok (szalicilsav, szabad aminosavak, poliaminok) szintjén, hogy modellt alkothassunk a stresszválasz, virágzás és elhalás redox kontrolljáról.

A redox állapot, a fagyűrés és a génkifejeződés változása a vegetatív/generatív átmenet során búzában

Vizsgálataink célja annak a kiderítése volt, hogy a redox állapot, valamint a virágzással és fagyűréssel kapcsolatos gének kifejeződése milyen mértékben változik meg a vegetatív/generatív átmenet során búzában (**Boldizsár és mtsai, 2015**). A mérsékelt fagyűrő *Triticum aestivum* ssp. *aestivum* cv. Chinese Spring (CS) recipiens genotípust, a kevésbé fagyűrő CS(*T. ae. ssp. spelta* 5A) [CS(Tsp5A)] és a nagyobb mértékben fagyűrő CS(*T. ae. ssp. ae.* cv. Ch 5A) [CS(Ch5A)] szubsztitúciós vonalakat hasonlítottuk össze, mivel az 5A kromoszómán található a virágzást és fagyűrést szabályozó gének. A vizsgált tiolok (cisztein, glutation és hidroximetil-glutation) redukált és oxidált formáinak mennyisége és redukációs potenciálja szignifikánsan különbözött egyes fejlődési állapotokban a 3 genotípus közt. A fagyűrésben szerepet játszó gének kifejeződése hideg hatására a vegetatív fázisban emelkedett, mely változás nagyobb volt a CS-ben és a CS(Ch5A)-ban a CS(Tsp5A)-hoz képest (**1. ábra**). A virágzással kapcsolatos gének expressziója a vegetatív/generatív átmenettől (kettős befűződés a hajtáscsúcson) fokozatosan nagyobb lett a fagyűrőképesség egyidejű csökkenésével. Ez az eredmény a hidegződés és a vegetatív/generatív átmenet összehangolt szabályozását jelzi. Az egyes fejlődésekben bekövetkezett redox és génkifejeződési változások közt nem találtunk összefüggést ebben a kísérleti rendszerben.

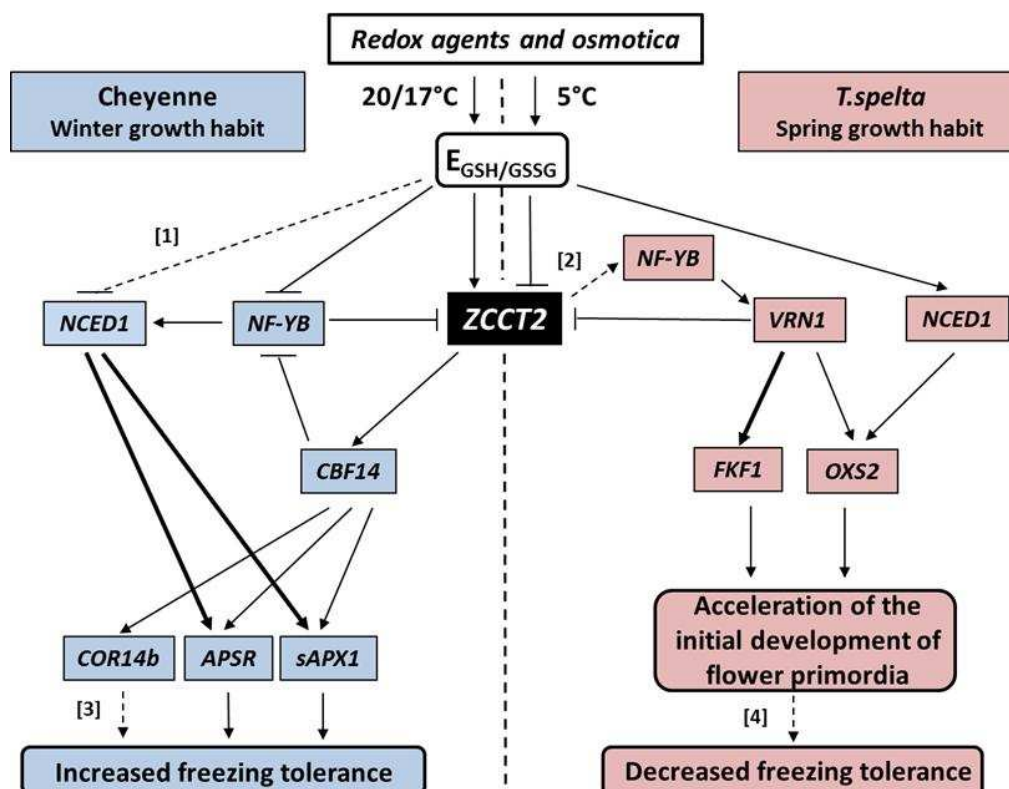


1. ábra. A virágzás szabályozásában (*VRN1*) és a fagyűrésben (*CBF14*, *COR14b*, *COR39*) szerepet játszó gének expressziós változásai a vegetatív/generatív átmenet során búzában (**Boldizsár és mtsai, 2015**). VP: vegetatív fázis, DR: kettős befűződés (vegetatív/generatív átmenet jele), GP: generatív fázis.

Az előző bekezdésben leírt vizsgálatokat vad típusú *Triticum monococcum*-ban és annak *VRN1* gént nem tartalmazó deléciós mutánsában (*mvp2*) is elvégeztük a *VRN1* gén hatásának kimutatása céljából (**Boldizsár és mtsai., nem publikált adatok**). A tiolok mennyisége a kettős befűződés fejlődési állapotban jelentősen magasabb volt a többihez képest, de a vad típusú és a mutáns növények közt nem volt szignifikáns különbség sem a levélben, sem a bokrosodási csomóban. Mivel a bokrosodási csomó tartalmazza a fagyűrésben és a vegetatív/generatív átmenetben fontos szerepet játszó hajtás-tenyészőcsúcst, ebben a szervben hasonlítottuk össze a transzkripció mintázatát a vegetatív/generatív átmenet (kettős befűződés) és a generatív fázis (kalászkezdemények kialakulása) idején a két genotípusban oligonukleotid microarray-jel (40 000 oligo). Az array eredmények qRT-PCR-rel történő validálása során a két módszerrel kapott eredmények közt nagy korrelációt kaptunk ($r^2=0.98$). Számos olyan gént (*CBFIVB*, ferritin génje) találtunk, melynek kifejeződése a vad típusban a generatív fázisban változott jelentősen, míg a mutánsban folyamatosan nagyobb/kisebb volt a vad típusban az átmenet idején mért értéktől. Ez az eltérés a *VRN1* gén szabályozó hatásával magyarázható, melynek kifejeződése az átmenet után jelentősen csökkent, a mutánsból pedig hiányzik ez a gén. A *VRN1* gén deléciója befolyásolta a szalicilsav és a metabolizmusában szereplő (hidroxil)fahéjsav mennyiségét is a vegetatív/generatív átmenet során.

A redox állapot vegyszeres módosításának hatása a vegetatív/generatív átmenetre és a fagyűrésre búzában

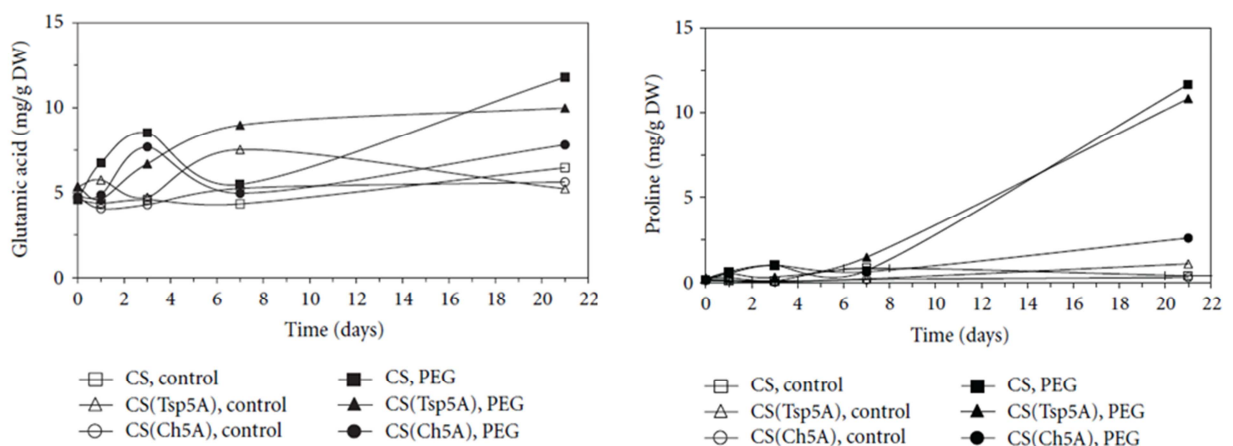
Ezekben a kísérletekben azt vizsgáltuk, hogy a redoxállapot redukáló- (aszorbinsav, glutation) és oxidálószerekkel (H_2O_2 , glutation-diszulfid) történő közvetlen, vagy ozmotikumokkal (polietilén-glikol és NaCl) történő közvetett módosítása milyen hatással van a búza fagyűrésére és virágzására (Gulyás és mtsai., 2014). Egy tavaszi fagyérzékeny (*Triticum aestivum* ssp. *spelta*, Tsp) és egy őszi fagyűrő búzagenotípus (*T. ae.* ssp. *aestivum* cv. Cheyenne, Ch) bokrosodási csomójában hasonlítottuk össze a vegyszerekkel előidézett redoxváltozásokat, melyeket a tiol és tiol-diszulfid (cisztein/cisztin, (hidroximetil)glutacion/(hidroximetil)glutacion-diszulfid) redoxpárok redukációs potenciáljával jellemeztünk. A legtöbb vegyszer növelte a redukációs potenciált a Ch-ban. A Tsp-ben csak a glutationnak és az aszorbinsavnak volt ilyen hatása. A növények növekedése lelassult a kezelések miatt, de látható sérüléseket nem figyeltünk meg, valamint a fotoszintézis hatékonysága és a H_2O_2 hajtás-tenyészőcsúcsban történő felhalmozódása sem változott. A vegyszerek hidegedzéssel történő kombinációja következtében a Ch fagyűrése nagyobb, a Tsp-é pedig kisebb lett (kivéve a Tsp-nél a H_2O_2 -ot, NaCl-ot és a polietilén-glikolt) a membránsérülés vezetőképességi mérésekkel történő vizsgálata alapján. A kezelések nem befolyásolták a hajtás-tenyészőcsúcs vizsgálatával nyomon követett vegetatív/generatív átmenetet a Ch-ban, viszont a NaCl és az aszorbinsav felgyorsította azt a Tsp-ben. Számos virágzással és stresszválasszal kapcsolatos gén redox-függő változásait követtük nyomon. A vizsgált paraméterek korrelációs elemzése alapján egy modellt hoztunk létre (2. ábra), mely szerint a vegetatív/generatív átmenetet szabályozó, hőmérséklet- és redox állapot-függő *ZCCT2* gén aktiválása a fagyűréssel kapcsolatos gének indukciója révén növeli a Ch fagyűrését, míg repressziója a virágzási gének befolyásolása révén gyorsítja a virágkezdemények kialakulását a Tsp-ben.



2. ábra. A redox kezelések vegetatív/generatív átmenetre és fagyűrésre búzában kifejtett hatását magyarázó modell, melyben a *ZCCT2* gén központi helyet foglal el. (Gulyás és mtsai., 2014). Az ábra baloldalán a fagyűréssel, jobboldalán a virágzással kapcsolatos gének szabályozási hálózata látható. $E_{GSH/GSSG}$: a glutation redukációs potenciálja.

A rövid és a hosszú távú ozmotikus stressz által előidézett szabad aminosav- és poliamin-felhalmozás összehasonlítása búza kromoszóma szubsztitúciós vonalakban

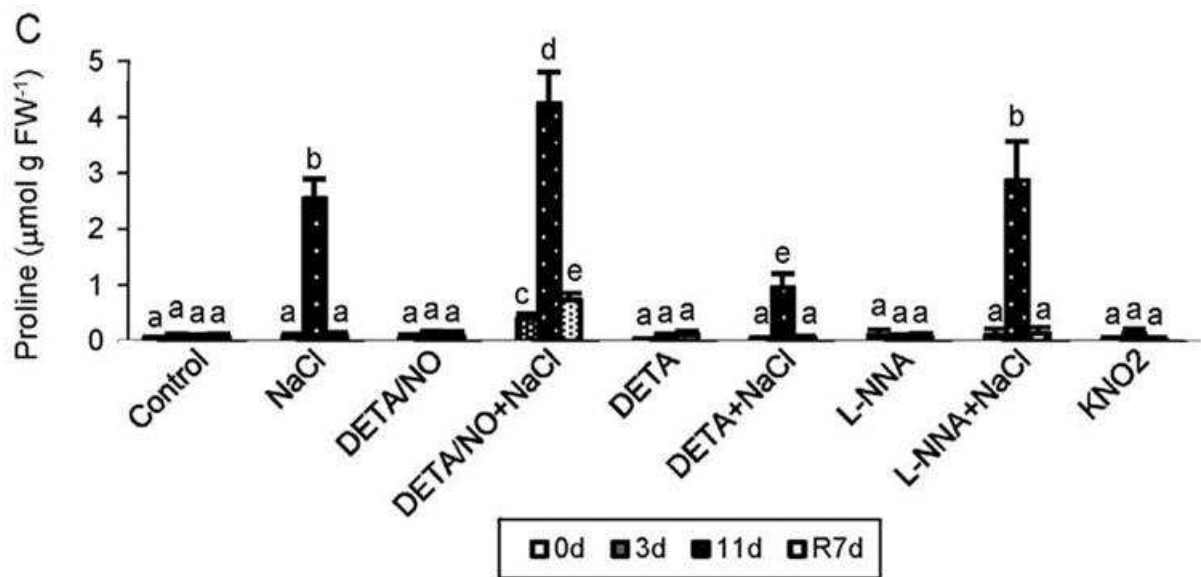
A kísérletek célja az volt, hogy a stresszválaszban fontos szerepet betöltő 5A kromoszómának a rövid és hosszú távú ozmotikus stressz során a szabad aminosav-felhalmozódásra kifejtett szerepét a CS, a Ch és a Tsp búzafajtákból előállított 5A kromoszóma szubsztitúciós vonalakban összehasonlítsuk (Kovács és mtsai., 2012). Az összes szabad aminosav-tartalom már 3 nap polietilén-glikol (PEG) kezelés után is emelkedett, de nagymértékű változás csak 21 nap után volt detektálható, mely a CS(Ch5A)-ban kisebb volt a másik két genotípushoz képest. A legtöbb aminosav mennyisége egy átmeneti növekedést mutatott 3 nap ozmotikus stressz után, ahogy ez a glutaminsav esetében is megfigyelhető (3. ábra). Ezután egy folyamatos, de lassúbb növekedés volt tapasztalható a 21 napos kezelés során. A glutaminsav a glutation, a putreszcin és a prolin prekursora, ezért felhalmozódása a 3 felsorolt vegyület fokozott szintézisét is lehetővé teszi. E feltételezésnek megfelelően a prolin koncentrációjának növekedését is megfigyeltük, mely különösen nagy mértékű volt a CS és CS(Tsp5A) genotípusokban (3. ábra). A prolin felhalmozódása azért fontos az ozmotikus stressz során, mert csökkenteni képes annak károsító hatását a sejt ozmotikus nyomásának befolyásolása révén. Számos aminosav esetében, ahogy ez a glutaminsavnál és a prolinnál is látható, eltért az akkumuláció mértéke a genetikai háttérül szolgáló CS-ben és a két szubsztitúciós vonalban. Ez azt jelzi, hogy az 5A kromoszóma stresszválaszban betöltött szerepéhez a szabad aminosavak felhalmozódásnak szabályozása is hozzátartozik. A szabad aminosavakhoz hasonlóan, a poliaminok felhalmozódása is jellegzetesen eltért a rövid és hosszú távú oxidatív stressz során.



3. ábra. Az ozmotikus stressz hatása a glutaminsav és a prolin koncentrációjára búzában (Kovács és mtsai., 2012). CS: *Triticum aestivum* ssp. *aestivum* cv. Chinese Spring, CS(Tsp5A): CS(*T. ae.* ssp. *spelta* 5A) szubsztitúciós vonal, CS(Ch5A): CS(*T. ae.* ssp. *ae.* cv. Cheyenne 5A) szubsztitúciós vonal, PEG: polietilén-glikol.

A nitrogén-oxid szerepe a kukorica szabad aminosavtartalmának szabályozásában a sóstressz során

Vizsgálataink célja az volt, hogy megfigyeljük az NO-szintézis módosításának hatását a sóstressz által előidézett aminosavfelhalmozásra és stressztűrésre kukoricában (Boldizsár és mtsai., 2013). NaCl hatására csökkent a kukorica hajtásának és gyökerének friss tömege. Ez a csökkenés kisebb volt az NaCl és az NO-donor együttes alkalmazása esetén, és nagyobb az NaCl és az NO-szintézist gátló L-NNA tápoldathoz történő egyidejű hozzáadásakor. Érdekes módon, NO hatására kisebb lett a glutation mennyiségének NaCl által indukált növekedése, és az NaCl kezeléstől eltérően, nem növekedett a glutation redukciós potenciálja. Az NO-kezelés következtében megváltozott a szabad aminosavak mennyisége és aránya. Ezek közül a változások közül ki kell emelni, hogy az NaCl és az NO-donor együttes alkalmazása esetén a sóstresszt követő regenerációs szakaszban jelentősen na-



4. ábra. A nitrogén-oxid szerepe a kukorica szabad prolintartalmának szabályozásában a sóstressz során (Boldizsár és mtsai., 2013). DETA/NO: NO donor, L-NNA: NO szintézis gátlója.

gyobb volt a prolin mennyisége a többi kezeléshez képest (4. ábra). A prolin felhalmozódásnak fokozása jelentős szerepet játszhat az NO sóstressz elleni védőhatásában. Génkifejeződési vizsgálataink alapján a szabad aminosavak szintjének módosulása sok esetben a megfelelő gének expressziós változásaival magyarázható.

A különböző hormonok hatása a redox rendszerre, a stresszválaszra és a fejlődésre búzában

Ezekben a kísérletekben arra voltunk kíváncsiak, hogy az NO, a szalicilsav (SS) és az abszcizinsav (ABS) kezelések milyen hatással vannak a búza hajtásának redox állapotára, fejlődésére és stresszválaszára. A növények tápoldatához adtuk a három vegyületet vagy szintézisük gátlószereit. A 3 napos, 20/17°C-on történő ABS-kezelés hatására mind a glutation, mind a prekursor cisztein mennyisége csökkent, mely a szintézis gátlására utal. A kezeléseket 4 napig 5°C-on folytatva az SS-nek és az NO-képződés gátlásának volt hasonló hatása. Ez a két kezelés növelte a tiolok oxidált formáinak arányát is. Tehát mind a három kezelés befolyásolta a tanulmányozott tiolok redoxállapotát. Az NO, ABS, SA, valamint gátlószereik az alkalmazott koncentrációban nem voltak hatással a növekedésre, ahogy ezt a gyökerek és hajtások friss tömegének változása jelezte. Az ABS szintézisének gátlása jelentősen csökkentette a fagyűrést, mely hatás közvetítésében szerepet játszhatott a glutation mennyiségének ABS által előidézett csökkenése.

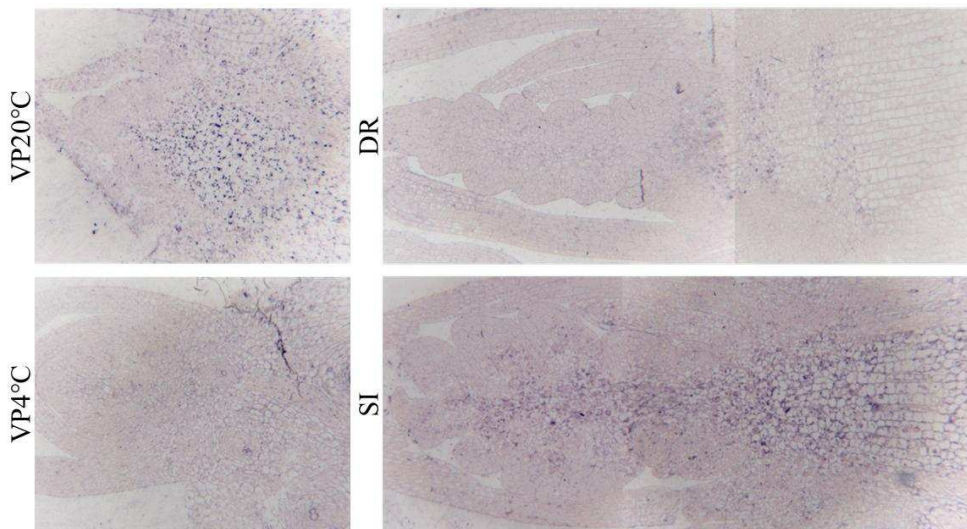
Redox-érzékeny mikroRNS-ek és célgénjeik azonosítása és szerepük vizsgálata

Kísérleteink célja a mikroRNS-eken (miRNS) és a redox rendszeren alapuló szabályozó mechanizmusok kapcsolatának feltárása volt. Hidrogén-peroxidtal kezelt és kontroll búzanövények (cv. Chinese Spring) leveléből készült mikroRNS- és degradom-könyvtárak következő generációs szekvenálásával történő összehasonlításával (Y. Yao pekingi laboratóriumával együttműködve) választottuk ki azokat a miRNS-eket és célgénjeiket, melyeknek kifejeződése redox kotnroll alatt áll. A H₂O₂-vel előidézett redox változásokat a H₂O₂, mennyiségének, az aszkorbát és a glutation redukált és oxidált formái arányának és redukciós potenciáljának mérésével monitoroztuk. 11 redox-érzékeny miRNS-t és azok 15 célgénjét azonosítottuk, melyek a transzkripció, a fotoszintézis, a sejtosztódás, a fejlődés és a stresszválasz szabályozásában vesznek részt. Részletes vizsgálatra a taemiR3106a-t és annak β-karotén-izomerázt kódoló célgénjét választottuk ki. Az enzim a hajtások és gyökerek

elágazását szabályozó strigolaktonok szintézisében vesz részt. A búzagénnel árpát és *Arabidopsis*-t transzformáltunk, a gén beépülését és kifejeződését bizonyítottuk. A homozigóta transzformánsok kiválogatása és jellemzése folyamatban van. A strigolakton-szintézissel kapcsolatos *Arabidopsis* mutánsokat is beszereztünk a gén funkcionális jellemzése céljából. A β -karotén-izomerázt és a zöld fluoreszcens fehérjét kódoló fúziós konstrukcióval transzformáltunk *Arabidopsis*-t a későbbi *in situ* lokalizáció, illetve FRET-en (fluorescent resonance energy transfer) alapuló fehérjekölcsönhatási vizsgálatok céljából.

A génkifejeződés és az antioxidánsok *in situ* vizsgálata

A fejlődés és a stresszválasz szabályozásának jobb megértése céljából elvégeztük a virágzást és a hidegződést befolyásoló vernalizációs gének (*VRN1*, *VRN3*) kifejeződésének *in situ* vizsgálatát búzahajtás-tenyészőcsúcsokban (**Boldizsár és mtsai, nem publikált eredmények**). A génexpresszió jellegzetes eltéréseket mutatott a hidegkezelés és a vegetatív/generatív átmenet különböző szakaszaiban. A *VRN1* gén nagy mértékű kifejeződését mutattuk ki a hajtástenyészőcsúc közepső részén a vegetatív fázisban és a kalászkezdemény kialakulása során (**5. ábra**). Állandó szinten kifejeződő kontrollként a foszfolukanát-dehidrogenázt használtuk. A mikroRNS-ek esetében a szabályozott célgének *in situ* vizsgálatához hoztuk létre a célgén és a zöld fluoreszcens fehérje génjének fúziós konstrukcióival transzformált *Arabidopsis* növényeket. Az anyagcseretermékek közül a glutation *in situ* kimutatását kezdtük el a búza-apexekben. Nehézséget okozott a minták előkészítése során a különböző reagenseknek a hajtástenyészőcsúc vastagabb részeibe történő bejuttatása.



5. ábra. A *VRN1* gén kifejeződésének *in situ* vizsgálata a CS(Ch5A) szubsztitúciós vonal hajtástenyészőcsúcsában.

A glutation és a fitokelatinok részvétele a nehézfémek fitoextrakciójában vízínövényekben

Bár ezeket a kísérleteket nem gabonafélékben végeztük, témájuk kapcsolódik az OTKA pályázathoz, mivel a glutationból képződő fitokelatinok nehézfém-kivonásban betöltött szerepét tanulmányoztuk vízínövényekben (Török és mtsai., 2015). A témát Majdik Kornélia (Kolozsvar, Babes-Bolyai E.) megkeresésére kezdtük el, akinek PhD-hallgatója laboratóriumunkban végezte el kísérletei egy részét. A 3 vizsgált vízínövény közül a *Lemna minor* halmozta fel a fitokelatinokat a legnagyobb mennyiségben és polimerizációs fokban (1. táblázat). A fitokelatinok koncentrációja összefüggést mutatott a szintézisükben részt vevő anyagcseretermékek mennyiségével és enzimek aktivitásával, valamint a nehézfém-felhalmozási képességgel.

1. táblázat. A nehézfémek hatása a fitokelatinok koncentrációjára vízínövényekben (Török és mtsai., 2015). PC_x: fitokelatin x polimerizációs fokkal, C: kontroll, Cd: kadmium, M: egyidejű cink + réz + kadmium kezelés. A különböző betűvel jelölt értékek szignifikánsan különböznek (P<5%).

Species	PCs	PCs (nmol/g fresh weight)		
		C	Cd	M
<i>E. canadensis</i>	PC ₂	1.88 ^a ± 00.42	1.34 ^b ± 00.43	1.36 ^b ± 00.2
	PC ₃	15.96 ^a ± 01.7	13.38 ^a ± 02.1	15.94 ^a ± 01
	Total	17.84 ^a ± 01.0	14.72 ^b ± 01.3	17.32 ^a ± 00.9
<i>S. natans</i>	PC ₂	2.19 ^a ± 00.073	1.51 ^b ± 00.5	0.70 ^c ± 00.05
	PC ₃	16.30 ^a ± 01.3	16.42 ^a ± 00.3	12.16 ^b ± 01.4
	Total	18.49 ^a ± 01.1	17.93 ^a ± 00.4	12.86 ^b ± 00.8
<i>L. minor</i>	PC ₂	0.96 ^b ± 00.13	1.32 ^a ± 00.46	1.23 ^b ± 00.26
	PC ₃	9.87 ^b ± 00.7	12.61 ^a ± 01	14.36 ^a ± 01.1
	PC ₄	0 ^c	4.07 ^b ± 00.7	8.86 ^a ± 00.9
	PC ₆	0 ^c	42.22 ^b ± 0.57	51.30 ^a ± 0.4
	PC ₇	0 ^c	44.31 ^a ± 0.5	33.89 ^b ± 0.7
	Total	10.83 ^c ± 00.8	119.25 ^a ± 1	109.64 ^b ± 0.7

Következtetések

1. A búza alacsony hőmérsékleten történő vegetatív/generatív átmenete során a glutation-függő redox állapot, valamint a fagyűrész és a virágzással kapcsolatos gének kifejeződése különbözik egymástól az eltérő fagyűrész és fejlődési habitusú 5A kromoszóma szubsztitúciós vonalakban.
2. A virágzást szabályozó ZCCT2 fehérje génjének kifejeződése függ a redox állapottól, és összehangoltan szabályozza a hidegdedzést és a virágkezdemények kialakulását búzában.
3. A szabad aminosavak és a poliaminok mind a rövid, mind a hosszú távú ozmotikus stresszhez történő alkalmazkodásban fontos szerepet tölthetnek be, amit a koncentrációik jellegzetes változásai mutatnak 3 és 21 nap stressz után.
4. Az NO befolyásolja a sóstressz során végbemenő szabad aminosav felhalmozódást, és ezen keresztül a stressztűrőképességet kukoricában.
5. A H₂O₂-függő mikroRNS-ek célgénjeinek funkciói alapján feltételezhető, hogy a mikroRNS-ek szerepet játszanak a búza fejlődésének és stresszválaszának redox szabályozásában.
6. A vízínövények nehézfém-extrakciós képessége függ a glutationból képződő fitokelatinok polimerizációs fokától.

A pályázat eredményeit bemutató impaktfaktoros cikkek:

1. Kovács Z., Simon-Sarkadi L., Vashegyi I., **Kocsy G.** (2012): Different Accumulation of Free Amino Acids during Short- and Long-Term Osmotic Stress in Wheat. *The Scientific World Journal*, ID: 216521, 10 pages
IF: 1,730; független hivatkozások száma: 2
2. Boldizsár Á., Simon-Sarkadi L., Szirtes K., Soltész A., Szalai G., Keyster M., Ludidi N., Galiba G., **Kocsy G.** (2013): Nitric oxide affects salt-induced changes in free amino acid levels in maize. *J. Plant Physiol.*, 170: 1020-1027.
IF: 2,770; független hivatkozások száma: 2
3. **Kocsy G.**, Tari I., Vanková R., Zechmann B., Gulyás Z., Poór P., Galiba G. (2013): Redox control of plant growth and development. *Plant Sci.*, 211: 77-91.
IF: 4,114; független hivatkozások száma: 7
4. Gulyás Z., Boldizsár Á., Novák A., Szalai G., Pál M., Galiba G., **Kocsy G.** (2014): Central role of the flowering repressor ZCCT2 in the redox control of freezing tolerance and the initial development of flower primordia in wheat. *BMC Plant Biology*, 14:91.
IF: 3,813
5. Boldizsár Á., Carrera D.Á., Gulyás Z., Vashegyi I., Novák A., Kalapos B., Pál M., Galiba G., **Kocsy G.** (2015): Comparison of redox and gene expression changes during the vegetative/generative transition in crowns and leaves of wheat chromosome 5A substitution lines at low temperature. *Journal of Applied Genetics*, doi:10.1007/s13353-015-0297-2, in press.
IF: 1,477
6. Török A., Gulyás Z., Szalai G., **Kocsy G.**, Majdik C. (2015): Phytoremediation capacity of aquatic plants is associated with the degree of phytochelatin polymerization. *Journal of Hazardous Materials*, doi:10.1016/j.jhazmat.2015.06.042, in press.
IF: 4,529

Összesített IF: 18,43; független hivatkozás: 11