

Doktori (Ph.D.) értekezés tézise

**HOSSZÚTÁVÚ SZALICILSAV ELŐKEZELÉS HATÁSA
PARADICSOM NÖVÉNYEK SÓSTRESSZ
AKKLIMATIZÁCIÓJÁRA**

SZEPESI ÁGNES

Témavezető: Dr. Tari Irma, egyetemi docens

Biológia Doktori Iskola

Szegedi Tudományegyetem

Természettudományi és Informatikai Kar

Növénybiológiai Tanszék

Szeged

2009

BEVEZETÉS

A magas sókoncentrációtól származó sóstressz a jelenleg művelés alatt álló területek egyharmadát érinti, így rendkívül fontos a sótolerancia mechanizmusának megismerése, stressztoleráns fajok szelektálása, vagy biotechnológiai módszerekkel való előállítás. A sótolerancia javítására a paradicsom esetében is rendelkezésre állnak a hagyományos nemesítési módszerek, próbálkoztak genetikailag módosított növényekkel és gyakori a nevelési feltételek változtatása is, amely sötürőbbé teheti a kérdéses genotípust. Ez utóbbi szintén hagyományosnak tekinthető, olyan edzési eljárásokat jelent, amelyek növelik a növénykérek abiotikus stressztoleranciáját. A szalicilsav kezelést (SA), mint a sóstressz akklimatizációt javító kémiai edzést, kísérleteink előtt nem alkalmazták egyértelműen sikeresen, hiszen a hatás sokszor ellentétessé vált, és a SA kezelés gátolta az ezt követő csírázást vagy a vegetatív fejlődést. A külsőleg adott SA sóstressz ellen nyújtott védő hatásáról már több munka született, viszont az eredmények ellentmondóak voltak, mivel a SA hatása függ a kezelés módjától, a növény fejlődési stádiumától és a koncentráció nagyságától. Magas ($> 10^{-3}$ M) SA koncentrációk kivédhetetlen oxidatív stresszt jelentenek a növény számára, viszont az általunk alkalmazott alacsony koncentrációkkal (10^{-7} M és 10^{-4} M SA) olyan edzési eljárás dolgozható ki, amely lehetővé teszi a munkámban alkalmazott sóstresszel (100 mM NaCl) szembeni tolerancia kialakítását talaj nélküli kultúrákban nevelt paradicsomban.

CÉLKITŰZÉSEK

Paradicsom (*Solanum lycopersicum* Mill. L.) növények sótoleranciájának fokozása

Kérdésként vetődik fel tehát, hogy az allelopatikus hatást kiváltó SA koncentrációk befolyásolják-e, s ha igen, milyen mechanizmussal a növények sóstresszel szembeni rezisztenciáját?

- Okoz-e az irodalmi adatoknak megfelelő változást, vagyis vízpotenciál csökkenést a hosszú időtartamú szalicilsav előkezelés, milyen változások történnek a paradicsom vízháztartási paramétereiben, vízpotenciáljában, ozmotikus potenciáljában?
- Történik-e SA előkezelés hatására ozmotikus adaptáció? Fokozza-e a SA a szerves ozmotikumok akkumulációját és esetlegesen szerves ozmotikumok szintézisét? Ha igen, melyek ezek a szerves ozmotikumok illetve ozmoprotektív anyagok, amelyek elősegítik az ozmotikus adaptációt sóstressz alatt?

- Mi a szerepe a SA-nak az akklimatizáció sikerességét meghatározó abszcizinsav (ABS) bioszintézisének indukciójában és az ABS tartalmak változásában? Hat-e az előkezelés az egyik regulációs pontot jelentő abszcizinaldehid oxidáz aktivitásra? Hogyan változik az ABS koncentráció a sóstressz alatt?
- Hogyan változnak a stresszrezisztencia markerek, a klorofill-*a* fluoreszcenciaindukciós paraméterek, klorofill a/b arány és a lipidperoxidáció a 100 mM-os NaCl-dal kiváltott sóstressz alatt az előkezelt paradicsomokban?
- Hogyan hat a SA előkezelés az ABS által indukált védőmechanizmusok aktiválódására sóstressz alatt? Hogyan változik a poliaminok és a prolin koncentrációja az előkezelt növényekben?
- Hogyan hat a SA az enzimatis és nem enzimatis antioxidáns védőmechanizmusokra, így az aszkorbinsav és a glutation redukált és oxidált formáinak mennyiségére és a detoxifikációban szerepet játszó enzimek aktivitására? Vizsgáltuk továbbá, hogy miképpen befolyásolja az előkezelés ugyanezeket a paramétereket a sóstressznek kitett növényekben.
- A SA előkezelések hatására akumulálódó prolin fontos kompatibilis ozmotikum és antioxidáns. Vizsgáltuk, hogy a különböző prolin koncentrációk hogyan hatnak a paradicsom levélből izolált protoplasztok életképességére. Mikroszkópos festésekkel vizsgáltuk meg a sóstressz hatását prolin különböző koncentrációival kezelt protoplasztokon a nitrogén monoxid és hidrogén-peroxid képződésére, és vizsgáltuk, hogy a kezelések milyen koncentrációviszonyok mellett javítják, vagy csökkentik a protoplasztok életképességét.
- A paradicsom antioxidáns védekező mechanizmusai sóstressz alatt összehasonlíthatók-e szárazságstresszre toleráns bab genotípusok válaszaival?
- A fentiek figyelembevételével jelen munka egyik célja volt a SA által indukált akklimatizációs folyamatok összehasonlítása a sótoleráns, vad paradicsom faj, a *Solanum pennellii* sóstresszre adott, az irodalomban leírt válaszreakcióival.

ALKALMAZOTT MÓDSZEREK

Növényi anyag:

Paradicsom (*Solanum lycopersicum* Mill. L. cvar Rio Fuego) növények és levélprotoplasztok
Törpe bab (*Phaseolus vulgaris nanus* L.) genotípusok

Alkalmazott kezelések:

Hosszútávú (3 hét) SA előkezelés két koncentrációval (10^{-7} M SA, 10^{-4} M SA)

7 napig tartó sókezelés 100 mM NaCl koncentrációval

Szárazságstressz vízmegvonással

Vízháztartási és fotoszintetikus paraméterek vizsgálata:

A vízpotenciál nyomáskamrával, az ozmotikus potenciál automata ozmométerrel, a sztómakonduktancia mérése steady-state porométerrel történt. A *kl-a* fluoreszcenciaindukciós paraméterek vizsgálatát pulzus-amplitúdó modulált fluoriméterrel végeztük. A K^+ fevétel monitorozásához $^{86}Rb^+$ izotópos jelölést alkalmaztunk. Az elemtartalmak meghatározása atomabszorpciós spektroszkópiával, a klorofill és a karotinoid pigmenttartalmak meghatározása spektrofotométer segítségével történt.

Abszcizinsav hormon vizsgálata:

Az abszcizinsav tartalmakat kompetitív ELISA módszerével, az abszcizin-aldehid oxidáz aktivitást aktivitás gélben vizsgáltuk.

Szerves ozmotikumok tartalmainak meghatározása:

Az összes cukortartalom, a szacharóz, a glükóz és a fruktóz, a prolin tartalom, a szorbitol tartalom meghatározása és az ahhoz kapcsolódó aldóz reduktáz enzim aktivitásának meghatározása spektrofotometriás úton történt.

Poliaminok analízise:

A poliaminokat HPLC segítségével analizáltuk.

Protoplaszt életképesség, NO és H_2O_2 tartalom vizsgálata:

A levél mezofillum protoplaszt eredetű sejtek életképességének meghatározását FDA-tal (fluorescein diacetát), a NO fluoreszcens kimutatását DAF-2 DA-val (4,5-diaminofluorescein diacetát), a H_2O_2 felszabadulást 2,7-diklorofluorescein-diacetát festék (DC-FDA) alkalmazásával hajtottuk végre, a mintákat Zeiss Axiowert 200M típusú fluoreszcens mikroszkóp segítségével vizsgáltuk.

Az oxidatív stressz elleni védekezési rendszer vizsgálata:

Az antioxidáns védekezési rendszer enzimatis és nem enzimatis komponenseinek vizsgálatát spektrofotometriás úton végeztük el.

EREDMÉNYEK

Vizsgálataim célja az volt, hogy nyomonkövessük a hosszútávú előkezelésként alkalmazott szalicilsav hatását a paradicsom növények sóstressz akklimatizációjára. Megállapítottuk, hogy a 10^{-4} M-os szalicilsavas előkezelés alkalmas volt a paradicsom növények ionos ozmotikus stressz toleranciájának javítására, ezzel szemben a 10^{-7} M-os SA előkezeléssel nem értünk el eredményt.

A dolgozatban a témával kapcsolatosan a következő új eredmények születtek:

1. Megállapítottuk, hogy a 10^{-7} és 10^{-4} M-os SA előkezelés gátolta a legfontosabb szervetlen ozmotikum, a K^+ ($^{86}Rb^+$) felvételét. Mindkét általunk használt koncentráció szignifikáns vízpotenciál csökkenést okozott és sztómazáródást eredményezett a kezelést követő első héten a paradicsom növényekben. Ezzel szemben a növekedésgátlás csak a 10^{-4} M-os előkezelésnél figyelhető meg. A SA allelopatikus, növekedésgátló hatását ebben az esetben tehát nem a növények vízháztartására gyakorolt hatásán keresztül fejtí ki.
2. Szervetlen ozmotikumok híján a gyökér nem tud a környezetből vizet felvenni csak abban az esetben, ha ozmotikumok akkumulációjával vagy térfogati adaptációval koncentráódik a sejtnekv, és a gyökér sejtjeinek vízpotenciálja a tápoldat vízpotenciálja alá csökken. Ez az ozmotikus stressz aktiválhatja szerves ozmotikumok szintézisét. Háromhetes SA előkezelés után a hajtás szöveteiben ozmotikus és/vagy térfogati adaptáció és ezt követően vízpotenciál növekedés történt. Ez elsősorban szénhidrátok, mint szerves ozmotikumok akkumulációja következtében vált lehetővé. Az előkezelés hatására mind a gyökérben, mind a hajtásban nőtt az oldható cukortartalom. Míg a gyökérben elsősorban a szacharóz, a levelekben a hexózok, a glükóz és a fruktóz akkumulálódott. A sóstressz tehát egy ozmotikusan adaptálódott növény szöveteit éri a 100 mM-os NaCl kezeléskor.
3. Bizonyítottuk, hogy a SA előkezelés az ozmotikus adaptáció ellenére is indukálja az ABS szintézisét, és szignifikánsan megemelkedett ABS koncentráció alakult ki a 10^{-4}

M-os SA-val kezelt növények levelében és gyökereiben az előkezelés végére. Így már a második stresszor előtt aktiválódhat az ABS jelátviteli út és az ABS-indukált génexpresszió.

4. Megállapítottuk, hogy az ABS szintézisének fokozódása az abszcizinaldehid oxidáz AO1 izoenzime aktiválódásának következménye, amelynek aktivitása 10^{-7} M előkezelésnél mérsékelten, 10^{-4} M-os előkezelésnél pedig szignifikánsan megnő a gyökérben és a hajtásban. Megállapítottuk, hogy a SA az ozmotikus és sóstresszel szembeni védőhatását részben az ABS szintézis és akkumuláció előzetes fokozásával fejtí ki.
5. Néhány fontos stresszmarker segítségével bebizonyítottuk, hogy a 10^{-4} M-os SA előkezelt növények fiziológiai paraméterei a 100 mM NaCl kezelést követően a sóstressznek kitett kontrollénál jobb értékeket mutattak. A fotoszintézis primér fotokémiai folyamatai (F_v/F_m , Φ_{PSII} , qP) is a kontrolléval azonos vagy jobb hatékonysággal működtek, nőtt a Kl-a/Kl-b arány, a karotinoidok mennyisége, csökkent a lipidperoxidáció.
6. A SA előkezelt növények, különösen a 10^{-4} M-os koncentrációnál a Na^+ ionokat jelentős mértékben akkumulálták a hajtásban, és ott a nátrium szervesen ozmotikumként, a halofiták egy részére jellemző módon a vízpotenciál emelésében játszott szerepet.
7. A SA előkezelés mindkét koncentrációnál szignifikánsan megemelte az aldóz redukáz (AR) aktivitást, és az AR által katalizált reakcióban keletkező szorbitol tartalmakat a hajtásban. Mivel a szorbitol mennyisége nem elegendő ahhoz, hogy számottevő szerepe legyen az ozmotikus adaptációban, az aldóz redukáz aktivitás növekedésének nagyobb jelentősége lehet a NADPH reciklizációjában.
8. A SA előkezelt növények fiatal leveleiben sóstressz alatt szignifikáns prolin akkumuláció mérhető. Ez kompatibilis ozmotikumként adaptációs válasz is lehet, koncentrációtól függően azonban programozott sejthalált is okozhat. Mezofill protoplastok életképességét a 100 mM-os prolin kezelés mérsékelten, a 100 mM-os NaCl és a 100 mM prolinnal kombinált sóstressz szignifikánsan csökkentette. Az 1

mM-os prolinkezelés a sejtek életképességét javította sóstressz alatt is. Habár a sejtekben a H_2O_2 nem csökkent szignifikánsan, a NO nem emelkedett meg az 1 mM-os prolinnal kezelt sejtekben. Az életképesség csökkenése azoknál a kezeléseknél figyelhető meg, ahol a H_2O_2 mellett a NO is magas marad.

9. A 10^{-4} M-os SA-val előkezelt növények hajtásában sóstressz alatt a putreszcin szintje emelkedett meg szignifikánsan, míg gyökerében sóstressz alatt magas maradt a spermidin és a spermin koncentrációja. Ezek a poliaminok nemcsak a ROS-t generáló NADPH oxidázt gátolhatják, hanem közvetlenül védik a makromolekulák (DNS, fehérjék, membránok) integritását Na^+ ionok jelenlétében. A sóstressz alatti magas spermin koncentrációk jellemzik a halofita fajokat is.
10. A SA előkezelés abiotikus stressz akklimatizációt javító hatásához nélkülözhetetlenek az antioxidáns rendszerekben bekövetkező változások. Ennek alapja az, hogy a SA koncentrációtól függően megemelheti a szövetek H_2O_2 koncentrációját. A sóstressz akklimatizáció sikerességének fokozását hosszútávú SA előkezeléssel saját eredménynek tekinthetjük. Megállapítható, hogy azoknál a kezeléseknél, ahol a sóstressz károsító hatásai jelentkeznek, a fiatal levelekben és a gyökerekben magas szuperoxid dizmutáz aktivitás (K, 10^{-7} M SA), átmenetileg (10^{-7} M SA, fiatal levél, gyökér) vagy tartósan csökkent kataláz aktivitás (K, fiatal levél) figyelhető meg sóstressz alatt. Ezekben a mintákban (K, 10^{-7} M SA fiatal levél, gyökér) tartósan magas marad a peroxidáz (POD) aktivitás, ami azonban hozzájárulhat a H_2O_2 elbontásához. A 10^{-4} M-os, akklimatizációt elősegítő SA kezelésnél a magas POD aktivitások a kísérlet végére lecsökkennek, ami az oxidatív stressz csökkenésére utal.
11. Az eltérő SA előkezelések különböző módon befolyásolták az aszkorbát-glutation ciklus kulcsenzimének, az aszkorbát peroxidáznak az enzimaktivitásait. A 10^{-7} M SA előkezelt növények a változatlan aszkorbát peroxidáz (APX) mellett megmaradó magas POD aktivitás ellenére sem voltak hatékonyak a celluláris hidrogén-peroxid eliminálásában. Ezzel szemben a 10^{-4} M SA előkezelés megemelte az APX enzimaktivitásokat a fiatal hajtásban és a gyökérben egyaránt, ami a nem enzimatisz antioxidánsok magas koncentrációja mellett lehetővé tette a reaktív oxigénformák sikeres detoxifikációját.

12. Az antioxidáns enzimek működéséhez és egyes nem enzimikus antioxidánsok redukált állapotának fenntartásához szükséges glutation reductáz rendkívül magas alapaktivitása és a sóstressz általi indukáltsága tovább segíti a 10^{-4} M SA-val előkezelt növényekben a sóstressz akklimatizációt.
13. A SA előkezelések növelték a különböző növényi szervekben, de különösen a fiatal levelekben az aszkorbinsav és a glutation mennyiségét. Megállapítottuk, hogy szemben a többi kezeléssel, a 10^{-4} M-os SA előkezelt növények a gyökerekben akkumulálták a nem enzimikus antioxidánsokat, az aszkorbinsavat és a glutationt sóstressz alatt, ami hatékony védelmet idézett elő a reaktív oxigénformák ellen. A kísérlet végére ugyanezekben a gyökerekben nagyobb arányban fordultak elő a nem enzimikus antioxidánsok redukált formái, mint a sóstressznek kitett kontrollban. Ez különösen fontos, hiszen a magas sókoncentrációnak kitett gyökérben nagyon fontos a hatékony ROS inaktiválás a megfelelő növényi homeosztázis fenntartása érdekében.
14. A SA előkezelés a termesztett paradicsomban a halofita vad paradicsomfajhoz, a *S. pennellii*-hez hasonló fiziológiai változásokat indukált. Elősegítette a Na^+ hajtásba irányuló transzportját és ott szervesen ozmotikumként való felhasználását, ami a halofitákhoz hasonlóan megnövelte a relatív növekedési sebességet sóstressz alatt. A gyökérben a halofita fajhoz hasonlóan a 10^{-4} M-os SA előkezelt növényekben is a nem enzimikus antioxidánsok, a glutation és aszkorbinsav jelentik az oxidatív stresszel szemben a fő védelmi vonalat.

PUBLIKÁCIÓS LISTA

(* az értekezéshez közvetlenül kapcsolódó közlemények)

- * 1. **Szepesi Á.**, Csiszár J., Gémes K., Horváth E., Horváth F., Simon L.M., Tari I (2009) Salicylic acid improves the acclimation to salt stress by stimulating abscisic aldehyde oxidase activity and abscisic acid accumulation, and increases Na⁺ contents of the leaves without toxicity symptoms in *Solanum lycopersicum* L. J. Plant Physiol. 166 (9): 914-925. **IF:2.239**
- * 2. Tari, I., D. Camen, G. Coradini, J. Csiszár, E. Fediuc, K. Gémes, A. Lazar, E. Madosa, S. Mihacea, P. Poor, S. Postelnicu, M. Staicu, **Á. Szepesi**, G. Nedelea, L. Erdei (2008) Changes in chlorophyll fluorescence parameters and oxidative stress responses of bush bean genotypes for selecting contrasting acclimation strategies under water stress. Acta Biol. Hung. 59: 335-345. **IF: 0,447**
- *3. **Szepesi, Á.**, Csiszár, J., Gallé, Á., Gémes, K., Poór P., Tari I. (2008) Effects of long-term salicylic acid pre-treatment on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. L.) salt stress tolerance: changes in glutathione S-transferase activities and anthocyanin contents. – Acta Agronomica Hungarica 58:(2) 129-138.
4. Tari, I. Kiss, Gy., Deér, AK, Csiszár, J., Horváth, F., Poór, P., **Szepesi, Á.**, Simon, LM. (2009 or 10) Salicylic induced increases in aldose reductase activity and sorbitol accumulation in tomato under salt stress.-Submitted to Biol. Plantarum, **IF: 1,259**
5. Tari, I., Csiszár, J., Gémes, K., **Szepesi Á.** (2006) Modulation of Cu²⁺ accumulation by (aminoethoxyvinyl)glycine and methylglyoxal bis(guanylhydrazone), the inhibitors of stress ethylene and polyamine synthesis in wheat genotypes. – Cer. Res. Com. 34: 989-996. **IF: 1.03**
- *6. **Á. Szepesi**, J. Csiszár, Sz. Bajkán, K. Gémes, F. Horváth, L. Erdei, A. Deér, LM. Simon, I. Tari (2005) Role of salicylic acid pre-treatment on the acclimation of tomato plants to salt- and osmotic stress. – Acta Biol Szeged, 49: 123-125.

Tudományos folyóiratban megjelent konferencia absztraktok:

1. Gémes K, Poór P, Sulyok Z, **Szepesi Á**, Szabó M, Tari I (2008) Role of salicylic acid pre-treatment on the photosynthetic performance of tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill. L. cvar. Rio Fuego) under salt stress. Acta Biol Szeged 52 (1):161-162.

- *2. **Szepesi Á.**, Poór P, Gémes K, Horváth E, Tari I (2008) Influence of exogenous salicylic acid on antioxidant enzyme activities in the roots of salt stressed tomato plants. *Acta Biol Szeged* 52 (1):199-200.

Egyéb kiadványban megjelent konferencia absztraktok:

1. Gémes, K., **Szepesi, Á.**, Guóth, A., Tari, I. (2007) Role of photosynthetic performance in salt stress acclimation of tomato after salicylic acid pre-treatment. 2nd World Conference of Stress, 23-26 August, Budapest, Hungary, Book of Abstracts, pp. 213.
2. **Szepesi, Á.**, Gémes, K., Tari, I. (2007) Salicylic acid pre-treatment induced antioxidant defence processes in tomato (*Lycopersicon esculentum*) during salt stress. RoS in Plants 2007, September 12-14, Gent, Belgium
3. **Szepesi, Á.**, Csiszár, J., Gémes K., Tari I. (2006) Salicylic acid improves the acclimation of tomato to high salinity by stimulating abscisic acid biosynthesis and accumulation. XV FESPB Congress of European Societies of Plant Biology, 17-21 July 2006, Lyon, France, Book of Abstracts, pp. 174.
4. **Szepesi, Á.**, Csiszár, J., Gémes, K., Tari I. (2006) Salicylic acid improves the acclimation of *Lycopersicon esculentum* to high salinity by approximating its salt stress response to that of the wild species *L. pennellii*. - 3rd EPSO Conference, „Plant Dynamics: from Molecules to Ecosystems”, Visegrád, Hungary, 28 May – 1 June, 2006 Book of Abstracts, pp.163.
5. I. Tari, J. Csiszár, Á. Gallé, B. Bartha, F. Horváth, A. Pécsváradi, **Á. Szepesi**, D. Zeller, L. Erdei (2005) The role of ABA and NO in the drought stress acclimatisation mechanisms of wheat genotypes. XVII. International Botanical Congress, Vienna, Austria, Europe, 17-23 July 2005, Abstracts, pp. 253.
6. Tari, I., Csiszár, J., Horváth, F., Pécsváradi, A., **Szepesi, Á.**, Zeller, D., Erdei, L. (2004) Drought stress resistance of bean genotypes II.: Do drought-hardened plants suffer from fever?- Innováció és szakemberképzés az alkalmazott növénybiológiában. Zárójelentés. 19-36. old. Magyarország – Románia PHARE CBC Program (projekt szám: HU 2002/000,627,03-14). Román-magyar miniszimpózium.
7. Csiszár, J., Tari, I., **Szepesi, Á.**, Gallé, Á., Bartha, B., Bajkán, Sz., Zeller, D., Vashegyi, Á., Pécsváradi, A., Horváth, F., Lazar, A., Dorin, C., Staicu, M., Petolescu, C., Gabor, L., Erdei, L. (2004). Az antioxidáns védőmechanizmus egyes elemeinek vizsgálata zöldségfélékben szárazságstressz hatására. - Zárójelentés. 37-43. old. Magyarország –

- Románia PHARE CBC Program (projekt szám: HU 2002/000,627,03-14). Román-magyar miniszimpózium.
8. Tari, I., Csiszár, J., Gallé Á., Bajkán Sz., **Szepesi Á.**, Vashegyi Á. (2004) Élettani megközelítések gazdasági növények szárazságtűrésének genetikai transzformációval történő javítására. Bot. Közlem. 90: 139-158.
 9. Tari, I., Simon, LM:, Deér, KA, Csiszár, J., Bajkán, Sz., Kis, Gy., **Szepesi, Á.** (2004) Influence of salicylic acid on salt stress acclimation of tomato plants: oxidative stress responses and osmotic adaptation. . – Acta Physiol. Plant. , The 14th FESPB Congress, August 23-27, 2004, Cracow, Poland, Book of Abstracts, pp. 237. **(IF: 0.379)**
 10. **Szepesi Á.**, Tari I. (2003) A fotoszintetikus hatékonyság szerepe a szalicilsavval előkezelt paradicsom növények sóstressz akklimatizációjában. – V. Magyarországi Fotoszintézis Konferencia és Fotoszintézis Iskola, Noszvaj, 2003. szeptember 15-16. Abstracts, P15.

Díjak, elismerések:

MTA Szegedi Akadémiai Bizottság 2007. évi pályázata **II. díj**

Deák Ferenc Ösztöndíj pályázat 2008/2009 nyertese

Jelen Ph.D. értekezés elkészítését a TO38392 számú OTKA pályázat, valamint az Oktatási és Kulturális Minisztérium Deák Ferenc Ösztöndíj Pályázata (2008/2009) támogatta.