

History of soil fertility enhancement with inoculation methods

A termékenységet javító baktériumos talajoltás történeti áttekintése

MATICS Heléna^{1*}, BIRÓ Borbála²

¹ Pannon Egyetem Georgikon Kar Állat és Agrárkörnyezet-tudományi Doktori Iskola, 8360 Keszthely Deák Ferenc u. 16.

* Correspondence e-mail:mtcshel@gmail.com

² Budapesti Corvinus Egyetem Kertészettudományi Kar, Talajtan és Vízgazdálkodás Tanszék 1118 Budapest, Villányi út 29-43.

Abstract

The first bacteria capable of biological nitrogen-fixation and for this reason for the replacement of inorganic fertilizers was found in the root-nodules of leguminous plants more than 100 years ago. The other nitrogen-fixing bacteria, the associative azospirillums, on the other hand do not create visible systems, alterations in the root system. They were therefore found and reported only about 40 years ago. The isolated and identified bacteria are well-used in the agriculture since then, but still we can find unknown elements behind of their functioning. Nowadays second and third generations of microbial inoculums are applied. The soil-plant-microbe systems are so multifactorial arrangements, than there are several biotic and abiotic factors influencing of their real functioning. We should learn more how those systems are really working. The beneficial effects of those microbial inoculums will be discussed in this review with a historical background.

Keywords: biofertilizer, microbial inoculums, plant-microbe interactions, soil inoculation

Összefoglalás

Több mint egy évszázada izolálták az első biológiai nitrogénkötésre, és ezzel a műtrágyák felhasználásának csökkentésére, esetleges kiváltására is alkalmas baktériumokat a pillangós növények gyökerén található „gyökérgümők”-ből. Az ilyen jól látható, elkülönült struktúrát nem képező, a növény felületén és a gyökérbelsőben élő, asszociatív nitrogénkötő baktériumokat, csak évtizedekkel később fedezték fel. A talaj-növény-mikroba rendszerek úgynevezett multifaktoriális, élő és élettelen (biotikus és abiotikus) tényezői között a tényleges hatásokat illetően igen sok, az oltóanyagok irányított felhasználását befolyásoló tényező. Az izolált baktériumok irányított mezőgazdasági alkalmazása óta az oltóanyagok „másod”- és „harmad”-generációs időszakában is vannak még tisztázandó kérdések azok tényleges hasznát és a működőképességüket befolyásoló tényezőket illetően.

Kulcsszavak: biotrágya, mikrobiális oltóanyagok, növény-mikroba kölcsönhatás-rendszer, talajoltás

Detailed abstract

Soil is a proper biotope for microorganisms, which functions can affect even higher plants or animals. Hellriegel and Wilfarth (1888) realized, that the tubercles on the root of Fabacea plants (commonly known as bean family) can transform atmospheric nitrogen to ammonia (Franche, et al., 2009). The first clean cultures from *Bacillus ellenbachiensis* was produced by Caron in 1895, and it was inoculated in the soil as "alanit". In the 1970s Döbereiner isolated many free bacteria from Brazilian soils, mostly *Azotobacter (Azorhizophilus) paspali* and *Beijerickia fluminensis* from the root-zone of crop and sugar cane (Hirsch, 2009). Thanks to the inoculum developed by Johanna Döbereiner's research team Brazil could save dollar billions in the last 30 years on fertilizers and pesticides, as can be read on the official homepage of Brazil. In Hungary the research of microorganisms found in the rhizosphere and the first use of "inoculums" started with the work of Kerpely. He used dried tubercle grist to prove that the root-system can be influenced by creating artificial *Rhizobium* symbiosis, and it can increase harvest by 10-20% (Kerpely, 1896). In the 1980s the Hungarian Science Society with the collaboration of the Research Institute of Soil Science and Agricultural chemistry inoculated several thousand hectares of soil, mostly sowed with bean family plants. The results of the inoculations, the genetics and survival of *Rhizobiums* and the production of inoculums were researched by different teams (Biró, et al., 1980, 1984; Manninger et. al. 1983; Köves-Péchy et. al. 1987, 1990). The symbiotic connection between Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) and their host plant was described and named by Kloepper and Schroth in 1978 (Kloepper and Schroth, 1978). The first microbial inoculums were universal "panaceas" considering only the host plant, the biotic factors.

However, plant-soil-microbe systems have many distinct effect mechanisms and their combinations, and different bacteria or fungi species might have more than one of these. Schipper (1985) described three effect mechanisms in plant-soil-microbe systems: 1.) Increasing the nutrient supply: nitrogen fixation, nutrient exploration or nutrient transport. 2.) Increasing defense against plant pathogens and microorganisms that inhibit plant growth: competition for space and nutrients, antibiosis, parasitism, degradation of inhibitors, induced systemic resistance. 3.) Direct enhancement of plant growth: production of plant hormone-like substances. These projected effects can overlap in many cases, and different microorganisms can also have more than one effect mechanisms. In several occurrence these effects might not manifest at all, or they are modified by environmental factors (Carvalhais, et al., 2013). This is especially specific for combined second-generation inoculums, where microorganisms change and adapt to the environment and plant after inoculations (Biró, et al., 2000).

Nowadays, gradually sustainable agricultural systems (where rhizospheric microorganisms play an important role) keep replacing conventional agriculture. These systems increase nutrient utilization, help plant growth, while their load on the environment is minimal (Harrier and Watson, 2003; Németh, 2006). For new generation inoculums it is important to consider the physical-chemical environmental factors that affect the growth and activity of these microorganisms.

Talajoltóanyagok története

A talaj mint természeti közeg az élet egyik legmeghatározóbb tere. Ebből következik, hogy sok leírása létezik. Dokucsajev, Stefanovits, Várallyay és sokak mellett

Ganssen a következőképpen fogalmazott: A talaj [...] dinamikai rendszer, amely az exogén hatásokkal szemben egyensúlyra törekszik. A lito, hidro- és atmoszféra határán jön létre (Kátai, 2011).

Ez a dinamika és a talaj termőképessége szoros összefüggésben áll a benne élő szervezetek élettevékenységével, illetve átvitt értelemben magát a talajt is élőnek kell tekinteni (Helmeczi, 1994). Az emberiséget a talaj termékenységű állapota annyira régóta foglalkoztatja, hogy már a Bibliában is jelen van ez a kérdés, Jézusnak a terméketlen fügefáról szóló példázatában (Csathó, 2002).

A talaj megfelelő biotóp a mikroorganizmusok számára, melyek működése alapvetően kihat a magasabb rendű élőlények élettevékenységére is. A talajok termőképességén belül az anyagok körforgásának részeként a mikroorganizmusok lebontási fázisai elengedhetetlenül fontosak. Ebből következett az a gondolat, hogy a talajok baktériumos oltása (baktériumtrágyázással) azok biológiai állapotára, s így termékenységükre is javító hatású lehet.

Bár már a 17. században ismert volt a tény, hogy a pillangósok gyökerein „gubacsok” vannak, hiszen 1679-ben Malpighi ezt ábrázoló rajza publikálásra került, azonban a működésükről elődeinknek nem voltak ismereteik. Míg nem Hellriegel Wilfarth-tal együttműködve 1888-ban felismerte, hogy a pillangósok gyökerén elhelyezkedő gümők a légköri nitrogént képesek ammóniává alakítani (Franche, et al., 2009). Az ő és Beijerinck (1901) megfigyelései után merült fel, hogy egyes növények vetésre előkészített magvaira terméshnövekedés céljából, N₂-kötő baktériumok tiszta tenyészetét juttassák (Helmeczi, 1994). Beijerinck állította elő először e baktériumok tiszta kultúráját és *Bacillus radicolus*-nak nevezte el őket hosszú pálcikaformájuk alapján (Fjodorov, 1952). Az ezt követő *Bacterium radicola* elnevezést 1889-ben *Rhizobium leguminosarum*-ra változtatták (Horváth, 1970).

Az első, *Bacillus ellenbachii*-ből álló tisztatenyészetet, amelyet „alanit” néven vittek a talajba, Caron (1895) állította elő (Helmeczi, 1994). Annak ellenére, hogy 1901-ben Beijerinck már leírta az *Azotobacter chroococcum*-ot, az 1970-es évekig kis figyelmet szenteltek a nem pillangósokkal együtt élő egyéb nitrogénkötő baktériumoknak mindaddig, amíg nem izolált Döbereiner a braziliai talajokból számos szabadon élő baktériumot. Többek között *Azotobacter (Azorhizophilus) paspali*-t és *Beijerinckia fluminensis*-t gabona félek és cukornád gyökérszónájából, pontosabban a rizoplánból (Hirsch, 2009).

A rizoplán a növényi gyökér külső (epidermisz) rétege, ahol megtapadhatnak a talajrészecskéket bevonó mucigél rétegen a baktériumok és a gombafonalak (Singer és Donald 2006; Sylvia, et al., 2005). A rizoplán folyamatosan átmegy a rizoszférába és azzal együtt alkotja a talaj-gyökér határrejteget. Rizoszféra alatt a talaj azon szűk zónáját értjük, amelyben a gyökerek által kiválasztott kémiai anyagok (exudátumok) hatásukat kifejtik (Kátai, 2011, Miransari, 2011). Ezek az exudátumok jelentős mennyiségű alacsony molekulatömegű szerves vegyületeket tartalmaznak, mint például aminosavak, cukrok és szerves savak, amik növelik a mikrobiális populációk számát és az aktivitásukat (Grayston, et al., 1997; Jones, 1998; Hertenberger, et al., 2002). A jelenség hatására a növényi gyökérrendszerben, a rizoszférában 2-3 nagyságrenddel is több mikroorganizmus fordulhat elő.

Magyarországon a rizoszféra kutatása és az első „oltóanyag” alkalmazása Kerpely munkásságával kezdődött, aki szárított gümőörlemény alkalmazásával bizonyította, hogy a gyökérrendszer működőképessége befolyásolható és a rhizobiumos szimbiózis mesterséges kialakításával átlagosan 10-20%-os terméshnövekedés is elérhető (Kerpely, 1896). Azokon a talajokon pedig, ahol az adott gazdanövényt még nem termesztették a hasznos *Rhizobium* partner bevitele sok esetben, csak a

költségesebb műtrágya adagolással helyettesíthető (Kerpely, 1896; Manninger, et al., 1960). A BAKTOLEG oltóanyagok Bakondi-Zámory és Soós törzseinek alkalmazásával a gazdaságilag legfontosabb 5 pillangós gazdanövényre (lucerna, borsó, lóbab, herefélék és szója) készültek. A növény eredményes termesztéséhez megfelelő túlélő- és jó teljesítőképességgel rendelkező, adaptált *Rhizobium* oltóanyagok előállítására volt szükség (Biró, 2006). A hazai kezdeti, csak kísérleti célra készült oltóanyagok után 1940-re már több tízezer ha-ra elegendő oltóanyag készült. Az ezekkel kapcsolatos kutatásokat Szende 1987-ben foglalta össze, ugyan abban az évben, amikor Gulyás és Abdalla R-MIX (*R. meliloti* törzsekkel végzett) oltások alapján megállapították, hogy nagyobb műtrágya adagok mellett a talajok természetes szaprofitái gátolják, mind az őshonos, mind az oltóanyagként bevitt *Rhizobium* törzsek szaporodását. Az 1980-as években az MTA Talajtani és Agrokémiai Kutatóintézet közreműködésével, több ezer hektárra juttattak ki oltóanyagokat, túlnyomó részt a pillangós mezőgazdasági növényekkel vetett területekre. A oltások eredményességét több kutatócsoport is vizsgálta (Biró és munkatársai 1980, 1984; Manninger és munkatársai 1983; Köves-Péchy és munkatársai 1987, 1990). A kutatások intenzív szakaszában az oltóanyagoknak a mezőgazdasági kemikáliákkal, peszticidekkel és xenobiotikumokkal (környezetidegen, nem természetes anyagokkal) való együttes alkalmazási lehetőségeit is tesztelték azért, hogy az oltóanyag törzsek hosszabb túlélőképességét biztosítani tudják (Kecskés, 1976).

Ezeket tekinthetjük az oltóanyagok első generációjának. Nagy előnyük, hogy, jelentős mennyiségű műtrágyát helyettesíthetnek, hiszen a *Rhizobium* baktériumok által megkötött légköri nitrogén mennyisége a növény N-igényének akár a 90 %-át is kiteheti (Drevon, 1983). Johanna Döbereiner és kutatócsoportja által kifejlesztett oltóanyagoknak köszönhetően Brazília az eltelt 30 év alatt dollár milliárdokat takarított meg a műtrágyákon és növényvédő szereken, olvasható Brazília hivatalos honlapján.

Növény-mikroba kölcsönhatásrendszer különböző hatásmechanizmusai

A növényi gyökérrendszert, a rizoszférát számos talaj mikroorganizmus népesíti be, számukat tekintve a baktériumok a legjellemzőbbek, azonban gombák (mikorrhiza gombák) is részt vehetnek a gazdanövényekkel kialakuló kölcsönhatásrendszerben (Antoun és Prévost, 2005). A talajoltások szempontjából kedvező kölcsönhatások áttekintése az alábbiak szerint foglalható össze.

A baktériumok közül a növénynövekedést serkentő rizobaktériumok (PGPR–Plant Growth Promoting Rhizobacteria) növénynövekedésre gyakorolt hatása lehet direkt vagy indirekt (Kloepper et al., 1989; Mantelin és Touraine, 2004). 1978-ban határozta meg és nevezte el Kloepper és Schroth a mikrobiális együttélésnek ezt az igen fontos csoportját (Kloepper, et al., 1978). A baktériumok és a gazdanövény között kialakuló kapcsolat két kategóriába sorolható: rizoszférikus és endofitikus. A rizoszférikus kapcsolatban a PGPR baktériumok megtelepedhetnek a rizoszférában, a gyökér felszínén vagy a felszíni intercelluláris járatokban. Endofitikus kapcsolatban a PGPR baktériumok ténylegesen a gazdanövény apoplaszt terében élnek. A gazdanövénytől és az endofitától függően, a biotrágya PGPR baktériumok megtalálhatók a növény összes részében (mag, gyökér, törzs, levelek, gyümölcs stb.) (Vessey, 2003). Számos kutatás, vizsgálat folyik a PGPR közösségek sokféleségének, dinamikájának és jelentőségének megértése céljából.

Az eredeti meghatározás szerint a PGPR baktériumok közé nem tartoznak a nitrogént megkötő *Rhizobium* és *Frankia* fajok. Egyes szerzők azonban használják kevésbé korlátozó módon bármely gyökér kolonizáló baktériumra a PGPR kifejezést. Jelenleg általánosan elfogadott, hogy a *Rhizobium*ok által a hüvelyesek gümőiben vagy a *Frankia* fajok által az *Alnus* spp csomóiban végzett biológiai nitrogénkötésből származó növekedésserkentés, nem tekinthető a klasszikus értelemben vett PGPR hatásmechanizmusnak (Antoun és Prévost, 2005). A *Rhizobium* és rokon nemzetségei azonban a szabadon élő PGPR csoportba sorolhatóak, amennyiben egy olyan növény részére jelentenek növekedési előnyöket, amely nem specifikus gazdaszervezet és amelyben nem alakítanak ki gyökérgümőket (Fodor, 2013). Általánosan elfogadott PGPR baktériumok ezzel szemben: *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Burkholdaria*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Mycobacterium*, *Mezorhizobium* és *Flavobacterium* fajok... (Jay, 2013). A kezdeti mikrobiális oltóanyagokat univerzális „csodaszereknek” tekintették, és elsősorban a gazdanövényre, azaz a biotikus tényezőre voltak figyelemmel. A növény-talaj-mikroba kölcsönhatás rendszerben azonban sok más hatásmechanizmus és azok kombinációja is létezik és egy-egy baktérium, vagy gomba törzsre gyakran nem csak egy hatásmechanizmus jellemző. Schippers, et al. (1985) áttekintésében ezeket, így foglalta össze:

- a tápanyag-ellátottság javítása nitrogénkötés, tápanyagfeltárás, vagy tápanyagtranszport elősegítése révén
- védelem a növényi kórokozók és a növekedést gátló mikroorganizmusok ellen tér- és tápanyag-kompetíció, antibiózis, parazitizmus, gátló anyagok lebontása, valamint indukált szisztémikus rezisztencia révén
- közvetlen növekedés-serkentés útján növényi hormon hatású anyagok termelésével

A tápanyag ellátottság javítása

Biológiai nitrogénkötés

A folyamatokról és a résztvevő baktériumokról Kátai (2011) pontokba rendezve, így ad összegzést: Kétféle nitrogénkötő (diazotróf) baktérium csoportot lehet elkülöníteni. Az első csoportba a szimbióta nitrogénkötő baktériumok tartoznak, a másodikba pedig a szabadon élő nitrogénkötő baktériumok.

Szimbióta nitrogénkötő baktériumok

Szimbiózis nélkül nem valósulhatna meg a biológiai nitrogénkötés ezen formája, amely folyamat mindkét fél számára pozitív hatású. Számtalan növény van, főleg a hüvelyesek, de más családok genuszai között is, amelyek hatékonyan meg tudják kötni a levegő nitrogénjét, a növények és bizonyos baktériumok közötti szimbiózis révén. 250-300 kg nitrogént képesek megkötni hektáronként. Közülük kettő ismertebb: A *Rhizobium* genusz mely sok, gazdanövényre specializált, fajjal rendelkezik, mint például : *R. leguminosarum*, *R. tropici*, *R. lati*, *R. trifolii*, *R. melilati*, *R. fredii*, *Bradyrhizobium japonicum.*, *B. cekanii* és a *Azorhizobium caulinodans*. A *Frankia* genusz az Actinomycetes rend képviselője, amely szimbiózis kialakítására képes nem hüvelyes növényekkel, mint a mogyoró (*Corylus avellana* L.), homoktövis (*Hippophae rhamnoides*) vagy akác (*Robinia pseudoacacia*, L.). Legismertebb képviselője a *Frankia alni*, amely több néven is ismert: Fajok: *Frankia subtilis*, *Nocardia alni*, *Streptomyces alni*, *Proactinomycetes alni*, *Actinomycetes alni*, *Schinzia alni*.

Szabadon élő nitrogénkötő baktériumok

A talajban szabadon megkötött nitrogén mennyisége általában $20-30 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, amely mennyiség kb. 25%-a a legtöbb növény nitrogén-szükségletének.

Vannak olyan nem szimbióta baktériumok, melyek asszociációban élnek a különböző növények rizoszférájában, ahol könnyebben találnak megfelelő tápközeget. Ez a jelenség az ún. asszociatív (társító) szimbiózis, mivel a növények is profitálnak a közvetlen gyökérszónájukban az így megkötött nitrogénből.

Asszociatív baktériumok azok, amelyek együtt élnek különböző növényekkel és képesek a légköri nitrogén megkötésére. A szimbiózis kialakulása nélkül válnak függővé a gyökér által kibocsátott gyökérválradékokra.

Ilyen típusú baktériumfajok: Az *Azospirillum* az *Acetobacter* és *Azotobacter*, valamint a *Klebsiella* és *Rhodospirillum*, melyek teljesen szabadon élnek a talajban. Az energiaforrás függvényében az utóbbiak növényi maradványokon $1-2 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ -t, míg fotoszintetikus energia felhasználásával akár $10-80 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ nitrogént is meg tudnak kötni.

Az *Azomonas* egy, az *Azotobacter*-hez hasonló genus, fajai is hasonlóak, azonban nem képez cisztákat, mint az *Azomonas* és általában vízben élnek. Három fontosabb fajuk az *Azomonas agilis*, *Azomonas insignis*, *Azomonas macrocytogenis*. Ez utóbbi a legaktívabb a nitrogén-megkötésben.

A *Clostridium* nemzetség tagja is képesek szabadon megkötni a nitrogént a talajban. A legtöbb *Clostridium*-faj az állatok szervezetében erős protoxin típusú toxinokat termel. A talajban egyes fajaik $2-3 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$ megkötésére képesek anaerob körülmények között.

A *Nitrobacter* a *Bradyrhizobiaceae* család egyik nemzetségéhez tartozik, mely *Nitrobacteraceae* néven is ismert. Négy faja (*N. vinogradski*, *N. alkaliens*, *N. hamburgensis* és *N. vulgaris*) a talajban, édesvizekben és tengervizekben él.

Az eddig bemutatott baktériumokon kívül, amelyek számottevő mennyiségű nitrogént kötnek meg a talajban ($2-80 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$), még 1922-ben Bjernick felfedezte az *Azospirillum brasiliense*-t. Majd 1979-ben az *Azospirillum lipoferum* fajt is leírták, Tarrand, Krieg és Dobreina genetikai szkennelése nyomán. Ez a baktérium elsősorban azért fontos, mert igen aktív kemotropizmussal rendelkezik a kalászosok gyökérszónájával szemben. Az *Azospirillum* gyakran előfordul a világ különböző talajaiban. A vizsgált talajminták 30-40%-ban található meg. Olyan talajok is vannak, ahol a baktérium nincs jelen. Ezért nagy azoknak a baktérium készítményeknek a jelentősége, amelyek a búza, és más kalászos magvak csávázására használják fel a levegőben található nitrogén hatékony megkötésére, ezzel is csökkentve az ipari eredetű nitrogéntartalmú vegyületek alkalmazását.

Kutatások gyakorlati következményeként létrejött a baktérium fajok szelekciója, tenyésztése laboratóriumi körülmények között, és különböző formákban történő talajba juttatása. Általában a baktériumokat magcsávázás, illetve kiültetés előtti gyökércsávázás formájában alkalmazzák, valamint kisebb területeken egyenesen a földbe dolgozzák be.

Tápanyagfeltárás vagy tápanyagtranszport elősegítése

1948-ban Gerretsen, 1959-ben Katznelson és Bose mutattak rá, hogy egyes bakteriális oltóanyagok segítették a foszfor felvehetőségét, a nem oldódó foszfátot oldhatóvá tették és serkentették a szerves foszfátok mineralizációját. A búza oltásánál figyelték meg, hogy a gyökércsúcs fölötti rész nagyobb mértékben növekedett, a gyökérszőrök felülete megnőtt, ami a tápanyagok erőteljesebb felvételét segítette. Egy újabb kísérlet eredményei szerint *Pseudomonas putida*

törzzsel oltott talajon, nőtt a foszfor felvétele és számottevően emelkedett a hajtás és a gyökér foszfor tartalma is. Szántóföldi körülmények között azt állapították meg, hogy az erőteljesebb gyökérnövekedés fokozottabb tápanyagfelvételt okozott (Godó, 2011). A foszfor mobilizálására nem csak baktériumok, hanem gombák is képesek. A mikorrhiza együttélés egy mutualista szimbiózis a talajban, gombák és a magasabb rendű növények gyökerei között (Quilambo, 2003). Kora Devon kori fossziliák az egyértelmű bizonyítékai annak, hogy mikorrhiza gombák már léteztek, mintegy 400 millió évvel ezelőtt is (Remy, et al., 1994; Parniske, 2000). Megkülönböztetünk ektomikorrhiza és endomikorrhiza (más néven arbuskuláris) kapcsolatot. Az ektomikorrhiza kapcsolat esetén egy úgy nevezett Hartig hálóval veszi körül a mikorrhiza gomba a gyökér kortikális sejtjeit. Az arbuskuláris mikorrhiza kapcsolat esetén a gomba belenő ezekbe a sejtekbe (Sylvia, et al., 2005). Mindkét esetben a mikorrhiza együttélés egyik legfontosabb hatása, hogy növeli a gazdanövény foszfor (P), cink (Zn), réz (Cu), kálium (K), ammonium-nitrát felvételét alacsony tápanyag ellátottságú talajokban (Koide, 1991; Ortas, et al., 2001, 2003; Kafkas és Ortas, 2009). Ezen túlmenően, az arbuskuláris mikorrhiza gombák (AMF) további hatásai, hogy javítják a növény vízgazdálkodását, só-stressz tűrését és növelni képesek más makro-és mikrotápanyagok felvételét is (Bethlenfalvai és Franson, 1987; Marschner és Dell 1994; Marschner, 1995; Khalvati, et al., 2005; Selvaraj és Chellappan, 2006; Feddermann, et al., 2010). Az is jól dokumentált hatás, hogy az AMF kolonizáció és az AM gomba aktivitása is fokozódik, mind az *Azospirillum*, mind pedig a *Rhizobium* nitrogénkötő baktériumok megtelepedésétől, ami jobb növényi teljesítményt biztosít (Ferrera-Cerrato és Villerias, 1985; Barea, et al., 1987, 1992, 2005; Garbaye, 1994). Mogyoró esetében, egyszerre van jelen a mikorrhiza és a *Frankia*.

A rhizoszféra és mikorrhiza rendszerek ezért képesek segíteni a növények életben maradását tápanyaghiányos, leromlott élőhelyeken, vagy stresszes időszakokban is (Smith s Bowen, 1979; Graham, 1992; Medina és Azcon, 2010).

A fentiekben leírtak miatt jelenthet a mikrobiális oltóanyagokkal történő mag- vagy talajoltás növekedést és lehet nagyon előnyös a fenntartható mezőgazdaságban (Subba-Rao, 1985; Miransari és Smith, 2011).

Védelem a növényi kórokozók és a növekedést gátló mikroorganizmusok ellen

Gátat szab a biológiai védekezésnek, hogy a rhizoszféra egy-egy antagonista mikroorganizmusa csupán egy vagy néhány kórokozó ellen hatékony. Erre nyújthatna megoldást a több baktériumtörzs keverékét tartalmazó talajoltóanyagok. Megfelelő *Pseudomonas* vagy *Rhizobium* törzsek keveréke komplex oltóanyagban biztosítaná a kompetíció, antibiózis, és a szisztémás szerzett rezisztencia növényre előnyös hatásait.

Tér- és tápanyag-kompetíció

A rizoszférában a vas központi jelentőséggel bír az obligát aerob és fakultatív aerob mikroszervezetek anyagcseréjében. Természetes körülmények között ezzel szemben a szabad vasionok hozzáférhetősége erősen korlátozott (Várady, et al., 2002). A vasat ún. sziderofórok segítségével veszik fel a baktériumok: a sziderofórok kis molekulatömegű, a vas (Fe^{3+}) iránt nagy affinitást mutató, kelátképző anyagok, melyek segítségével a vas sejtbe való transzportja megvalósul.

A PGPR rhizobaktériumok által termelt sziderofórok olyan vaskelátképző anyagok, amelyekkel a mikrobák kompetíciós előnyökhöz juthatnak más mikrobákkal szemben a tápanyagokért folytatott küzdelemben (Várady, et al., 2002).

Az ún. „fluoreszcens-putida” típusú PGPR *Pseudomonas* baktériumok, a rizoszféra általánosan, legnagyobb tömegben előforduló élőlényei A sziderofor-termelő tulajdonság következtében a csoport képviselői, azaz a *P. fluorescens*, *P. putida* és *P. fulva* fajok sárgászöld színű, ultraibolya fényben fluoreszkáló pyoverdin vagy pszeudobaktin típusú, extracelluláris színanyagokat bocsátanak ki a környezetükbe. Néhány fluoreszkáló *Pseudomonas* törzs ezek mellett pyochelint és szalicilsavat is termelhet. A *P. aeruginosa* törzsek festékanyaga, annak a fluoreszcens típusútól eltérő összetétele miatt nem sárgászöld, hanem kékeszöld színű. A különböző színű és típusú szideroforok közös tulajdonsága ugyanakkor a Fe³⁺-ionokhoz való erős kötődési képességük, amellyel biostatikus hatást fejtenek ki, azaz megakadályozzák, hogy a gyökérrendszer más képviselői a vashoz hozzájussanak (Kloepper és Schroth, 1980).

A *Rhizobium* baktériumok normál körülmények között rosszul viselik a stresszt (Miransari és Smith, 2008). Ha azonban toleráns törzseket mint oltóanyagot alkalmazunk egy szennyezett területen, akkor azok képesek megvédeni a gazdanövényüket a biológiai N₂-kötés segítségével is (Simon, et al., 2006). Az ellenálló *Rhizobium* baktériumok a fitoremediáció során a fémekre közvetlenül hatnak kelát-, csapadékképző, átalakító, akkumuláló képességükkel (Haoab, et al., 2014).

Az antagonisták kompetíciós képességét génmanipulációval és nemesítői munkával is próbálják javítani.

Antibiózis

A PGPR rizobaktériumok aktívabb kolonizációt eredményeznek a rizoszférában ahol az ún. talajeredetű patogének távoltartásával és a nagyobb tömeg miatt jelentős hormonszerű (PGR–plant growth regulating) anyagok termelésével fejtik ki kedvező hatásukat (Várady, et al., 2002).

Az antibiotikumok mikroorganizmusok által termelt másodlagos metabolitok, melyek képesek baktériumokat pusztítani, vagy fejlődésüket akadályozni.

Gombák által termelt antibiotikumok: Tyndall már 1875-ben írt bizonyos mikroszkópikus gombák baktériumölő tulajdonságáról (Kingston, 2008). Gosio 1893-ban mikofenolsavat izolált és kristályosított egy *Penicillium* penészgombából és megfigyelte, hogy az általa előállított anyag gátolja a *Bacillus anthracis* növekedését. Számos kutató több penészfajnál *Actinomyces*nél állapított meg hasonló gátló tulajdonságot (Godó, 2011). A legismertebb antibiotikumot, a penicillint 1928-ban fedezte fel Fleming. Megfigyelte a *Penicillium notatum*, mai nevén *P. chrysogenum* baktériumölő hatását *Staphylococcus aureus* kultúrán, majd kivonta a hatóanyagot és jellemezte a biológiai hatásait (Fleming, 1980; Sykes, 2001). A penicillin főként Gram-pozitív baktériumok ellen hat, de coccusok és Gram-negatív baktériumok ellen is eredményes. A leghatékonyabb antibiotikumokat nem a penészgombák termelik, hanem az *Actinomyces*ek közül is a *Streptomyces* nemzetség tagjai. A legjobban ismert ezek közül a streptomycin, amit Waksman a híres talajmikrobiológus és társai izoláltak, 1944-ben *Streptomyces griseus* sugárgomba egyik törzséből. Waksman, aki 1942-ben először használta az antibiotikum elnevezést (Waksman, 1947; Calderon, 2007).

Baktériumok által termelt antibiotikumok: Természetes antibiotikumok termelését a baktériumok között leginkább a különböző *Bacillus* és *Pseudomonas* fajoknál figyeltek meg. Pasteur és Koch a *Bacillus brevis*ről állapította meg, hogy akadályozza a *Bacillus anthracis*t (Landsberg, 1949).

A *Bacillus* nemzetség által termelt antibiotikumok száma ma közel 700. A *B. subtilis* több mint hetvenféle antibiotikumot képes előállítani, így e nemzetség fajai közül a legtermelékenyebb. Számottevő antibiotikum termelő továbbá a *B. brevis*, a *B. licheniformis*, a *B. pumilus*, a *B. polymyxa*, a *B. circulans*, a *B. cereus*, és a *B. laterosporus* is. Ezeknek az antibiotikumoknak a többsége polipeptid, főleg Gram-pozitív fajokkal szemben hatékonyak, bár egyesek kizárólag a Gram-negatív fajoknál eredményesek (Godó, 2011).

Az antibiotikum termelés szigorúan szabályozott folyamat, környezeti jelzések vagy a nagy egyedsűrűségről tudósító szignálok hatására indul meg, és függ a baktériumsejt élettani állapotától is. A környezeti jelzések vételét és közvetítését tipikus kétkomponensű szabályozó rendszer végzi a *Pseudomonas fluorescens*ben. Amikor csökken bizonyos szigma faktorok mennyiségének egymáshoz viszonyított aránya, akkor kezd emelkedni a 2.4-diacetilfluoroglucinol és a pioluteorin antibiotikumok termelésének szintje. Ez utóbbin kívül a *P. aureofaciens* és a *P. fluorescens* különböző törzsei fenazinokat, oomycin A-t, pirrolnitrin és poliketideket termelnek.

Közvetlen növekedés-serkentés (növényi hormon hatású anyagok termelésével)

Növényi növekedést szabályozó PGR (plant growth regulator) anyagok, olyan szerves anyagok, amelyek befolyásolják a növények fiziológiáját és a fejlődését, nagyon alacsony koncentrációban (Salamone, et al., 2005). Az elnevezés a természetes (endogén) és az iparilag előállított (szintetikus) növényi hormonokra éppúgy vonatkozhat, mint a rhizoszféra mikrobiótája által (exogén) termeltekre (Oldal, 2006). A rhizoszférában élő mikroorganizmusok nagy része növényi növekedést szabályozó anyagokat termel. Ilyen például az auxin, a gibberellinek, a citokininek és az abszcizinsav. Ezek a növényi hormonok rendszert alkotnak, működésük összefügg; serkentik, vagy gátolják egymás hatását. A kedvező hatás egyik lehetséges módja, hogy a baktériumok által termelt hormonok serkentik a növény növekedését, anyagcseréjét, ezáltal a biológiai produkciót is. Fallik 1994-ben kimutatta, hogy *Azospirillum* indukálást követően csökkent a gyökereken kötött auxin tartalom, míg emelkedett a szabad auxin szint. Az egyik pozitív hatás tehát a serkentő hormonok termelése. Ugyanakkor azt is felfedezték, hogy bizonyos *Pseudomonas* fajok gátolják az etilén képződését az amino-ciklopropán-karbonsavból.

Auxin: Több *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Azotobacter* törzs is képes indolecetsavat IAA (auxint) termelni. Az IAA-t, szerkezetét 1937-ben írták le először, de már az 1872 Ciesielski felfigyelt a gyökércsúcsban zajló folyamatokra (Tivendale, et al., 2013). A gyökerek hosszanti növekedésének és a gyökérszőrök növekedésének serkentésével segíti elő a növények fejlődését (Loper és Schroth, 1986). Általában a hajtás tenyészőcsúcsokban képződik és innen a megvilágítással ellentétes oldalon halad lefelé a szárban (Godó, 2013). Azonban a növényi hormon termelése faj- és törzsspecifikus tulajdonság, mely nagymértékben változik a környezet és a tápoldat feltételeitől függően. A biológiai védekezésben felhasznált fluoreszkáló *Pseudomonas*-ok számos törzse képes indolecetsavat termelni. Az auxin nem vesz részt közvetlenül az antagonista hatások megnyilvánulásában, de a gyökerek hosszanti növekedésének és a gyökérszőrök növekedésének fokozásával segíti a növények fejlődését (Olyunina és Shabaev, 1996, Loper és Schroth, 1986 cited in Oldal, 2006 p.27).

Gibberellin: A gibberellinek (gibberellinsav, GA) tertaciklikus diterpénsavak. Az 1930-as években Yabuta és Hayashi vonták ki először és nevezték el gibberellinnek ezeket a vegyületeket (Srivastava, 2002). A leggyakoribb gibberellin a GA₃, amely egy gomba, a *Gibberella fujikuroi* terméke. A növényekben előforduló legtevékenyebb gibberellin a GA₁, amely a hajtás és a tönk megnyúlásáért felelős. Számos gibberellin a hajszálgökök növekedését is stimulálja. Ma már több mint 89 gibberellin ismert, melyeket felfedezésük sorrendjében számozták meg GA₁-től GA₈₉-ig. A gibberellinek nem csak a növekedést serkentik, hanem gyorsítják a virág kifejlődését és növelik a méretét. Magas szintjük megzavarja a virágok ivarának kialakulását, és gyorsítja a magvak csírázását (Godó, 2011).

Az *Azotobacter* ammónia mellett, növekedés-serkentőket is termel, úgymint indolécetsavat (IAA), gibberellinek (GA), valamint B vitaminokat és fungicid anyagokat is. Gibberellin és indolécetsav termelését mutatták ki *Rhizobium* és *Azospirillum* nemzetségbe tartozó fajoknál is. Az előbbi génusz fajai közül a *Rh. leguminosarum* bv. *phaseoli* kultúrájából GA₁ és GA₄, GA₉ és GA₂₀, az *A. lipoferum* és *A. brasiliense* törzsekből pedig GA₁ és GA₃ gibberelliniket azonosították (Oldal, 2006).

Citokininek: A citokininek purinvázis vegyületek, melyek serkentik a sejtmegnyúlást, szabályozzák az organogenezist, serkentik a kloroplasztiszok érését, jelzik a növény N-ellátottságát és szabályozzák az öregedést. A gyökérből szállítódnak a levelekbe. Különösen a citokinin az egyik olyan PGR, mely által a PGPR baktériumok képesek a növényi növekedés serkentésére. Fangchun, et al. (2013) és munkatársai megállapították, hogy *Bacillus subtilis*-sel oltott *Platyclusus orientalis* (keleti tuja) esetén a baktérium által termelt citokinin hormon hatására, növekedett a növények szárazság tűrése is. Függetlenül a vízellátási szinttől, a gyökér váladékok, cukrok, aminosavak és szerves savak, jelentősen megnövekedtek.

Abszcizinsav: Az abszcizinsav minden növényi részben előfordul, szeszkviterpén szerkezetű molekula. Szerepet játszik a mag és a rügyek nyugalmi állapotának kialakításában, befolyásolja a mag érését, gátolja az idő előtti csírázást. Elősegíti a kiszáradás elleni tolerancia kialakulását, vezérli a fejlődő magvak tápanyag-felhalmozását, akadályozza a GA-indukált enzintermelődést, zárja a sztómákat a víz-stresszre adott reakcióban, gyökérnövekedést vált ki és szármegnyúlást akadályoz alacsony vízpotenciál esetén. Fokozza a járulékos gyökérképzést, hozzájárul a levélöregedéshez, előidézi a szervek leválását, és virágzást okoz néhány növénynél nem induktív feltételek között (Godó, 2011).

A másod és harmad generációs oltóanyagok

Az első generációs oltóanyagok alkalmazásakor a növény-mikroba kölcsönhatásrendszer különböző hatásmechanizmusai közül csak a tápanyag-ellátottság javítása volt az elsődleges cél. Annak ellenére, hogy a szerves-anyagokban kötött foszfor feltárásában is számos talajbaktérium részt vesz (Birkás, 2006), mégis az oltóanyagok alkalmazásánál szinte kizárólag csak a biológiai nitrogénkötést helyezték előtérbe. A talaj élettelen, abiotikus, fizikai, kémiai tulajdonságainak és a környezeti tényezőknek a figyelembe vétele már a másodlagos oltóanyagok és azok vivőanyagainak a fejlesztésénél került előtérbe. Napjainkban a hagyományos mezőgazdasági termelést számos esetben olyan fenntartható termesztési rendszerek váltják fel, amelyeknél a rizoszféra mikroorganizmusok működőképessége a korábbiaknál is fontosabb szerepet játszik. A talaj-növény rendszer hasznos mikroszervezetei javítják a tápanyagok hasznosulását, nagyobb életerőt biztosítanak a növényeknek és egyúttal kisebb külső tápanyagterhelést jelentenek a környezetre nézve (Harrier és Watson, 2003;

Németh, 2006). A feladat fontosságára való tekintettel az Európai Unió számos COST akciója külön tematikus integrált kutatási projekteket indított, így például a 8.30 számú „Mikrobiális oltóanyagok a mezőgazdaságban és a környezetvédelemben” című akciót (Biró, 2002a,b).

Az oltóanyagok újabb generációinak az alkalmazását a következő szempontok indokolják:

- A mezőgazdasági kemizálás és az egyre intenzívebb környezetszennyezési hatások miatt a szennyező-anyagokat tolerálni, vagy degradálni is képes mikroorganizmusokra van szükség az irányított bioaugmentációs vagy bioremediációs eljárásokhoz.
- Az általában mű- vagy szerves trágyákkal feltöltött, talaj táperőkészletek kimerültek, vagy kimerülőben vannak, ezért újra szükség, lenne a biotrágya vagy biokontroll jellegű mikroorganizmusokra.
- Egyre nagyobb mennyiségben keletkeznek hulladék anyagok, amelyek alternatív tápanyagként szolgálhatnak a talajokban, és ezeket is mikroorganizmusok képesek lebontani, kezelni, visszaforgatni.
- A mikrobiális oltóanyagok azonosításának, követhetőségének újabb genetikai alapon működő „ujjlenyomat módszerei” alakulnak ki, amelyek lehetővé teszik a törzs követhetőségét, visszaizolálását is. Ez a tény megteremtette a harmadgenerációs oltóanyagok létrejöttét is, úgy hogy ezekben a korábbi egy törzs helyett akár 80 különböző fajhoz tartozó törzs is megjelenhet.
- Számítógépes háttérrel és matematikai, statisztikai módszerek fejlesztésével lehetőség van, kiterjedt adatbázisok létrehozására és összehasonlító értékelésére, úgynevezett szimulációs modellek kialakítására is, melyek biztonságosabbá teszik az oltóanyagok alkalmazását, a termésmennyiségek becsléséhez hasonlóan.

Az mikrobiális oltóanyagok elkülönítésének alapja a felhasználásuk során betöltött szerepük. Az ennek megfelelő lehetséges főbb csoportok a következők:

- Biotrágyáknak nevezik azokat a készítmények, amelyek élő, a műtrágyaként bevitt N-t, P-t, egyéb makro- és mikroelemeket is pótolni képes mikroorganizmusokat tartalmaznak (pl: N₂-kötők és, P-mobilizálók). Ezek a magokhoz, növényi felületekhez vagy talajhoz adva kolonizálják a rhizoszférát, vagy a növény belsejét, és elsődleges tápanyagokkal vagy a hozzáférhetőségük növelésével elősegítik a gazdanövény növekedését (Vessey, 2003).
- Azokat a baktériumokat, amelyek a növény növekedését a káros hatású mikroorganizmusok kontrollálásával érik el, „biopeszticid” készítményeknek nevezzük. Több PGPR szervezet mindkét szerepet be tudja tölteni. A Burkholderia cepacia például biokontroll tulajdonsággal rendelkezik a Fusarium fajokkal szemben, de serkenti a kukorica gyökérnövekedését vas-szegény feltételek mellett sziderofór termelés segítségével (Vessey, 2003). A „biopeszticid” tulajdonságú mikroorganizmusok, helyesebben „biológiai kontroll ágensek”: azon szervezetek, melyek képesek az ún. talajeredetű patogéneket távol tartani, valamilyen biológiai tulajdonságuk (vaskelát-képzés, enzim-aktivitás) segítségével. A biológiai kontroll mechanizmusai, amik a növény növekedését indirekt módon segíti elő, a növényi betegségek kialakulását szorítják vissza. Ezekre példa az antibiózis, a szisztematikus ellenállás indukálása és a kórokozókkal való kompetíció a tápanyagokért és az élettérért (Lugtenberg és Kamilova, 2009).

- A talajkondicionáló mikroorganizmusok azok, amelyek mennyiségükkel, azaz élet- és anyagcsere-tevékenységükkel fejtenek ki tápelem mobilizáló vagy egyéb hasznos, pl. növény-növekedést-serkentő, hormontermelő (PGR) hatást a talajokban.

Ezek az előre feltételezett hatások sok esetben átfedik egymást, vagy időben csak később nyilvánulnak meg, mivel a környezeti körülmények befolyásoló hatása is módosító tényező (Carvalhais, et al., 2013). Különösen a másod- és harmad-generációs oltóanyagokra jellemző kombinált oltásoknál figyelték meg a mikrobák különböző jellegű, az adott közeghez vagy növényhez igazodó alkalmazkodó-képességét, tulajdonság-változását (Biró, et al., 2000). A *Rhizobium*okkal együtt oltott *Azospirillum*ok pl. nem nitrogént kötnek (mivel ahhoz a növény már megkapta a rhizobiumtól, hanem hormont termelhetnek. A mikorrhiza gomba jelenléte visszасzorítja a foszfor-mobilizálásra szintén képes bacillusokat....stb. Az oltóanyagban lévő mikroorganizmusok élettevékenységére, növekedésére a környezeti, azaz fizikai, kémiai tényezők komoly hatással vannak, amit szükséges figyelembe venni az újgenerációs készítményeknél. Ilyen környezeti stressz-tényezők pl: a hőmérséklet, a csapadék, a nyomás- és ozmózis-viszonyok, a talajok szerves és szervetlen anyagokkal való szennyezettsége...stb. (Heszky, 2005). Mindezeket túl a talajokban az élettevékenységet az adott talaj tulajdonságai (pl. tömör, laza szerkezete, szemcsézettsége, víztartalma..stb.) határozzák meg. Ezen tulajdonságok meghatározzák az élővilág megtelepedését, megmaradását, összetételét. A talaj-ásványok is mint elsődleges anyagok erősen befolyásolják a talajbiota mennyiségi és minőségi alakulását (Stefanovits, et al., 1999). A talaj oltóanyagok kutatásának meghatározó része a mikroba közösségek egymás közötti kölcsönhatása. Mint a szemleciikk áttekintése is rámutatott sokféle kölcsönhatás rendszer létezik a növények és a mikroorganizmusok között. Jelen közlemény az oltóanyagok alkalmazásához szükséges mutualista, kölcsönös előnyökön alapuló növény-mikroba kölcsönhatásokra tért ki. A mikrobiális oltóanyagok megbízható alkalmazásához ugyanakkor figyelembe kell venni a mikroorganizmusok közötti kölcsönhatásokat is, illetve a környezeti tényezőknek az azokra kifejtett módosító, befolyásoló hatásait is.

Köszönetnyilvánítás

Matics Heléna publikációt megalapozó kutatása a TÁMOP-4.2.4.A/2-11/1-2012-0001 azonosító számú Nemzeti Kiválóság Program – Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése konvergencia program című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg. Biró Borbála személyi támogatását az EU-FP7 Biofactor project biztosította.

Irodalmi hivatkozások

- Antoun, H., Prévost, D. (2005): Ecology of plant growth promoting rhizobacteria Springer Z.A. Siddiqui (ed.). PGPR: Biocontrol and Biofertilization, 1-38.
- Barea, J.M., Azcon-Aguilar, C., Azcon, R. (1987): Vesicular arbuscular mycorrhiza improve both symbiotic N₂-fixation and N-uptake from soil as assessed with a N technique under field conditions. New Phytologist 106. 717-725.
- Barea, J.M., Azcon, R., Azcon-Aguilar, C. (1992): Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in nitrogen-fixing systems. Methods Microbiol. 24: 391-416.

- Barea, J.M., Pozo, M.J., Azcon, R., Azcon-Aguilar, C. (2005): Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany* 56, 417:1761-78.
- Bethlenfalvay, G. J., Franson, R. (1989): The Glycine-Glomus-Bradyrhizobium symbiosis. IX. Nutritional, morphological and physiological responses of nodulated soybean to geographic isolates of mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Physiologist Plant.*, 76: 226–232.
- Birkás, M. (2006): *Földművelés és földhasználat*. Mezőgazda Kiadó, Budapest, p.p. 203-206.
- Biró, B., Jakab, J., Máté, A., Kecskés, M. (1980): Comparative investigations of *Coronilla Rhizobium* strains. *Acta Microbiologica Hungarica* 27: 254-255.
- Biró, B., Szabó, I., Kecskés, M., Tímári, S. (1984): Effect of herbicides and N-fertilizers on a rhizobium-legume system. Fight against hunger through improved plant nutrition. *Goltze-Druck Publ. Comp., Göttingen*. p.p. 159-162.
- Biró, B., Köves-Péchy, K., Vörös, I., Takács, T., Eggenberg, P., Strasser, R.J. (2000): Interrelation between *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of alfalfa at sterile, AMF-free or normal soil conditions. *J. Applied Soil Ecology*, 15: 159-168.
- Biró, B. (2002 a): Talaj és rhizobiológiai eszközökkel a fenntartható növénytermesztés és környezetminőség szolgálatában. *Acta Agronomica Hungarica* 50:77-85.
- Biró, B., Pacsuta, J. (2002 b): Újgenerációs szemlélet és lehetőségek a talajbiológiai aktivitás és a talajtermékenység irányított fokozására, *Gyakorlati Agrofórum* 2002 11:72-74.
- Biró, B. (2006): A környezeti állapot megőrzésének, indikálásának és helyreállításának mikrobiológiai eszközei a növény-talaj rendszerben *Akadémiai doktori értekezés és tézisei*, 105+28. Magyar Tudományos Akadémia
- Calderon, C.B., Sabundayo, B.P. (2007): Antimicrobial classifications: drugs for bugs. In Schwalbe R, Steele-Moore L, Goodwin AC. *Antimicrobial Susceptibility Testing Protocols*. CRC Press. Taylor & Frances group
- Carvalhais, L.C., Dennis, P.G., Fan, B., Fedoseyenko, D., Kierul, K., Becker, A., von Wiren, N., Borriss, R. (2013): Linking Plant Nutritional Status to Plant-Microbe Interactions *PLOS ONE* 8 (7), DOI:10.1371/journal
- Csathó, P. (2002): *Környezetkímélő növénytáplálás jegyzet, Környezet- és Tájgazdálkodás*. Szent István Egyetem, Gödöllő
- Drevon, J.J. (1983): Various organisms that fix nitrogen. *Publications of the Food and Agricultural Organization of the United Nations: Technical Handbook on Symbiotic Nitrogen Fixation, Legume/Rhizobium, I Biology* p.p. 247.
- Fangchun, L., Shangjun, X., Hailin, M., Zhenyu, D., Bingyao, M. (2013): Cytokinin-producing, plant growth-promoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platycladus orientalis* container seedlings *Applied Microbiology and Biotechnology* 97; 20: 9155-9164

- Feddermann N., Finlay, R.R., Boller T., Elfstrand M. (2010): Functional diversity in arbuscular mycorrhiza-the role of gene expression, phosphorous nutrition and symbiotic efficiency. *Fungal Ecology* 3:1–8.
- Ferrera-Cerrato, R., Villerias, S.J. (1985): The VA endomycorrhiza and its effect of the development of three arboreous legumes, in: *Proceedings of the Sixth North American Conference on Mycorrhizae held at Bend, Oregon, USA*, 328.
- Fjodorov B. V. (1952): *Biologicszeszkaja fikszacija azota atmosferü. Szeljhozgiz Moszkva*
- Fleming, A. (1980): „Classics in infectious diseases: on the antibacterial action of cultures of a penicillium, with special reference to their use in the isolation of *B. influenzae* by Fleming A., Reprinted from the *British Journal of Experimental Pathology*, 10: 226-236., 1929”. *Rev. Infect. Dis.* 2 (1):129–39. DOI:10.1093/clinids/2.1.129 PMID 6994200
- Fodor F (2013): *A növényi anyagcsere élettana, egyetemi jegyzet, ELTE TTK Biológiai Intézet*
- Franche, C., Lindström, K., Elmerich, C. (2009): Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant Soil* 321:35-59.
- Garbaye, J. (1994): Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis *New Phytologist*, 128 (2):197-210
- Gerretsen F.C. (1948): The influence of microorganisms on the phosphate intake by the plant. *Plant Soil* 1:51-81
- Godó, Z. (2011): *Agro-ökológia Digitális Tankönyvtár*
- Graham, P H. (1992): Stress tolerance in *Rhizobium* and *Bradyrhizobium*, and nodulation under adverse soil conditions. *Canadian Journal Microbiology*, 38:475–484.
- Grayston, S.J., Vaughan, D., Jones, D. (1997): Rhizosphere carbon flow in trees in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology*, 5: 29–56.
- Gulyás, F., Abdalla, T.E.B. (1987): Assessment of N₂-fixation by lucerne affected by NPK application and inoculation. *Proceedings of the 9th International Symposium on Soil Biology and Conservation of the Biosphere. Vol. 1 Akadémiai Kiadó Budapest*, 309-314.
- Haoab, X., Taghavib, S., Xiea, P., Orbachc, M. J, Alwathnanid, H. A., Rensinge, C., Weia, G.(2014): Phytoremediation of heavy and transition metals aided by legume-rhizobia symbiosis In: *International Journal of Phytoremediation* 16 (2), 179-202
- Harrier, L.A., Watson, C.A. (2003): The role of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable cropping systems. *Advances in Agronomy*, 79: 185–225.
- Helmeczi, B. (1994): *Mezőgazdasági mikrobiológia. Mezőgazda Kiadó, Budapest*
- Hellriegel, H., Wilfarth, H.(1888): *Untersuchungen über die Stickstoff-nahrung der Gramineen und Leguminosen. Beilageheft zu der Zeitschrift des Vereins für*

die Rübenzucker-Industrie des Deutschen Reiches, Buchdruckerei der
"Post." Kayssler & Co., Berlin

- Hertenberger, G., Zampach, P. Bachmann, G. (2002): Plant species affect the concentration of free sugars and free amino acids in different types of soil. *Journal Plant Nutrition and Soil Science*, 165, 557–565.
- Heszky L., Fésüs L., Hornok L. (2005): *Mezőgazdasági biotechnológia* Agroinform, Budapest
- Hirsch, A. M. (2009): Brief history of the discovery of nitrogen-fixing organisms. Online Published www.mcdb.ucla.edu/Research/Hirsch
- Horváth, I. (1970): *Mikrobiológia*. p.p. 391, Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Jay, S.S. (2013): Plant growth promoting rhizobacteria potential microbes for sustainable. *Agriculture Resonance*, 18 (3):275-281.
- Jones, D.L. (1998): Organic acids in the rhizosphere: a critical review. *Plant Soil* 205, 25-44.
- Kafkas, S., Ortas, I.(2009): Various mycorrhizal fungi enhance dry weights, P and Zn uptake of four Pistacia species. *Journal of Plant Nutrition*, 32: 146–159.
- Kátai, J. (2011): *Alkalmazott talajtan*. Debreceni Egyetem, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Pannon Egyetem, Digitális Tankönyvtár
- Katznelson and Bose (1959): Metabolic activity and phosphate dissolving capability of bacterial isolates from wheat roots, rhizosphere, and non-rhizosphere soil. *Can J Microbiol* 5:79-85.
- Kecskés M. (1976): *Xenobiotikumok mikroorganizmusok és magasabbrendű növények közötti kölcsönhatások*. Akadémiai doktori értekezés és tézisei, MTA, Budapest
- Kerpely, K. (1896): *Köztelek*, p.p. 103-104., 1839-1842.
- Khalvati, M.A., Hu, J., Mozafar, A., Schmidlalter, U. (2005): Quantification of water uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae and its significance for leaf growth, water relations and gas exchange of Barley subjected to drought stress. *Plant Biology*, 7:1-7
- Kingston, W. (2008): Irish contributions to the origins of antibiotics. *Irish journal of Medical Science* 177 (2), 87–92. DOI:10.1007/s11845-008-0139-x PMID 18347757
- Kloepper, J.W., Schroth, M.N. (1978): Plant growth promoting rhizobacteria on radishes. *Proceedings of the Fourth International Conference on Plant Pathogen Bacteria*, (2) INRA, 879.
- Kloepper, J.W., Leong, J., Teintze, M., Schroth, M.N. (1980): Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth-promoting rhizobacteria. *Nature* 286, 5776:885-886
- Kloepper, J.W., Lifshitz, R., Zablutowicz R.M. (1989): Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends in Biotechnology*, 7:39–43.
- Koide, R.T. (1991): Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytologist*, 117: 365-386.

- Köves-Péchy, K., Bakondi-Zámory, É., Szegi, J.(1987): The effect of some pesticides on lucerne-Rhizobium symbiosis (szerk.) Szegi, J.: Proceedings of the 9th International Symposium on Soil Biology and Conservation of the Biosphere 1. 572 Akadémiai Kiadó, Budapest p.p. 387-394.
- Köves-Péchy K., Bakondi-Zámory É., Szili-Kovács T., Szegi J.(1990): Investigation of natural Rhizobial populations in hungarian soils, demonstrated on four leguminous plants 335-342 (szerk.) Szegi J.: Soil Biology and Conservation of the Biosphere Proceedings of the 10th International Symposium on Soil Biology Agrokémia és Talajtan 39: 606.
- Kreybig, L. (1946): Mezőgazdasági természeti adottságaink és érvényesülésük a növénytermesztésben. Magyar Mezőgazdasági Művelődési Társaság kiadványa Kulcsár Nyomda, Budapest
- Landsberg, H. (1949): Prelude to the discovery of penicillin. *Isis* 40 (3): 225–227. DOI:10.1086/349043
- Loper, J.E., Schroth, M.N. (1986): Influence of bacterial sources of indole-3-acetic acid on root elongation of sugar beet. *Phytopathology*, 76 (4): 386-389
- Lugtenberg, B., Kamilova, F. (2009): Plant-growth-promoting rhizobacteria, *Annual Review of Microbiology* 63:541–56
- Manninger, E. et al (1960): Adatok a rhizobium-baktériumokkal végzett tenyészedény kísérletek megbízhatóságához *Agrokémia és Talajtan* 9: 11-18.
- Manninger, E., Kővári B. (1983): Rhizobium-törzsek izolálása és hatékonyságuk vizsgálata 1981-ben *Agrokémia és Talajtan* 32: 225-238.
- Mantelin, S., Touraine, B. (2004): Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. *Journal of Experimental Botany* 55:27-34.
- Marschner, H., Dell, B. (1994): Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 159: 89-102.
- Marschner, H. (1995): Mineral nutrition of higher plants, Academic Press, London
- Medina, A., Azcon, R. (2010): Effectiveness of the application of arbuscula mycorrhiza fungi and organic amendments to improve quality and plant performance under stress conditions *Journal of Soil Science Plant Nutrition* 10 (3): 354-372.
- Miransari, M., Smith, D.L. (2008): Using signal molecule genistein to alleviate the stress of suboptimal root zone temperature on soybean–Bradyrhizobium symbiosis under different soil textures. *Journal of Plant Interactions*, 3:287–295.
- Miransari, M. (2011): Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology* 89:917-930.
- Németh, T. (2006): Nitrogen in the soil-plant system, nitrogen balance. *Cereal Research Communications* 34: 61–64.
- Oldal, B. (2006): Rizoszféra-baktériumok és magasabb rendű növények interakcióinak ökológiai értelmezése. Doktori értekezés, Gödöllő

- Olyunina L.N., Shabaev V.P. (1996): Production of indol-3-acetic acid during growth of the rhizosphere bacteria of the genus *Pseudomonas*. *Microbiology*, 65 (6): 709-713
- Ortas, I., Kaya, Z., Cakmak, I. (2001): Influence of VA mycorrhiza inoculation on growth of maize and green pepper plants in phosphorus and zinc deficient soils. In *Plant Nutrition: Food security and sustainability of agro-ecosystems through basic and applied research*, p.p.632-633.
- Ortas, I. (2003): Effect of selected mycorrhizal inoculation on phosphorus sustainability in sterile and non-sterile soils in the Harran Plain in south Anatolia. *Journal of Plant Nutrition*, 26: 1-17.
- Parniske M (2008): Arbuscular mycorrhiza the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* 6:763–775
- Quilambo, O. A. (2003): The vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis, *African Journal of Biotechnology*, 2:539-546.
- Remy, W., Taylor, T.N., Hass, H., Kerp, H. (1994): Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 11841-11843.
- Salamone, I. E., Hynes R. K., Nelson L. M. (2005): Role of cytokinins in plant growth promotion by rhizosphere bacteria. *PGPR:Biocontrol and Biofertilization*, p.p. 173-195. Springer
- Schippers, B., Geels, F.R., Hoekstra, O., Lamers, J.G., Maenhout, C.A., Scholte, K.(1985): Yield depressions in narrow rotations caused by unknown microbial factors and their suppression by selected pseudomonads In: *Ecology and management of soilborne plant pathogens*. St. Paul (MN): The American Phytological Society, 462p., 127-130.
- Selvaraj, T., Chellappan, P., (2006): Arbuscular mycorrhizae: A diverse personality *Journal of Central European Agriculture* 7 (2):349-358.
- Simon, L., Tamás, J., Kovács, E., Kovács, B., Biró, B. (2006): Stabilisation of metals in mine spoil with amendments and growth of red fescue in symbiosis with mycorrhizal fungi. *Plant, Soil and Environment*, 52: 385-391.
- Singer, M. J., Donald, N. M. (2006): *Soils: an Introduction*. Pearson Education Inc. New Jersey
- Srivastava, L. M. (2002): Gibberellins Plant Growth and Development. *Hormones and Environment* 171-190.
- Smith, S.B., Bowen, G.D., (1979): Soil temperature, mycorrhizal infection and nodulation in *Medicago Inoculum* and *Trifolium subterraneum*. *Soil Biology and Biochemistry* II, 469-473.
- Stefanovits, P. (1981): *Talajtan*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Stefanovits, P., Filep, GY., Füleky, GY. (1999) : *Talajtan*. Mezőgazda Kiadó, Budapest
- Subba Rao, N.S. (1985): Effect of combined inoculation of *Azospirillum brasilense* and vesicular arbuscular mycorrhiza on pearl millet (*Pennisetum americanum*). *Plant Soil* 81: 283-286.

- Sylvia, D., Fuhrmann, J., Hartel, P., Zuberer, D. (2005): Principles and Applications of Soil Microbiology. Pearson Education Inc. New Jersey
- Sykes, R. (2001): „Penicillin: from discovery to product”. Bulletin World Health Organization, 79 (8), 778.
- Szende K. (1987): Növénytermelés 36: 125-133.
- Tivendale, N. D., Ross, J. J., Cohen, J.D.(2013): The shifting paradigms of auxin biosynthesis. Trends in Plant Science, In Press
- Várady, Gy., Biró, B., Kucsma, N., Bayoumi, H. E. A. F., Kecskés, M. (2002): Rhizobaktérium törzsek szaporodásának és vasmegkötő képességének nehézfém-érzékenysége Agrokémia és Talajtan 513 (4): 479–490.
- Vessey, J.K. (2003): Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers, Plant and Soil 255: 571-586.
- Waksman S.A. (1947.). „What is an antibiotic or an antibiotic substance?”. Mycologia 39 (5): 565–569. DOI:10.2307/3755196