

DIPLOMADOLGOZAT

Buzás Melitta

2024



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem
Szent István Campus
Mikrobiológia és Alkalmazott Biotechnológia Tanszék
Mezőgazdasági Biotechnológia

ARBUSZKULÁRIS MIKORRHIZAKÉPZŐ GOMBA
HATÁSA PARADICSOM NÖVÉNY LISZTHARMAT
FERTŐZÉSRE ADOTT STRESSZVÁLASZAIRA

Belső konzulens:	Dr. Mayer Zoltán egyetemi docens
Belső konzulens tanszéke:	Mikrobiológia és Alkalmazott Biotechnológia Tanszék
Belső konzulens:	László Livia tudományos segédmunkatárs
Belső konzulens tanszéke:	Mikrobiológia és Alkalmazott Biotechnológia Tanszék
Készítette:	Buzás Melitta

NAIK - Mezőgazdasági Biotechnológiai Kutatóintézet
2024

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS	2
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS.....	3
2.1. A MIKORRHIZAKÉPZŐ GOMBÁK JELENTŐSÉGE	3
2.2. AZ ARBUSZKULÁRIS MIKORRHIZAKÉPZŐ GOMBÁK BEMUTATÁSA	4
2.2.1. <i>AM gombák általános és taxonómiai jellemzése</i>	4
2.2.2. <i>Az arbuszkuláris mikorrhiza kapcsolat felépítése és szerepe</i>	6
2.3. A NÖVÉNYI STRESSZ	8
2.3.1. <i>Növényi stresszhatások</i>	8
2.3.2. <i>Növényi stresszválasz</i>	9
2.4. AZ ARBUSZKULÁRIS MIKORRHIZAKÉPZŐ GOMBA SZEREPE A NÖVÉNYI STRESSZVÁLASZBAN	10
2.4.1. <i>Szárazság stressz:</i>	10
2.4.2. <i>Hőstressz</i>	11
2.4.3. <i>Só-, nehézfém- és károsanyag stressz:</i>	12
2.4.4. <i>Mikorrhiza indukált rezisztencia (MIR) és biotikus stressz</i>	13
2.5. A LISZTHARMAT FERTŐZÉS ÉS AZ AM GOMBÁK KAPCSOLATA.....	15
2.6. AM GOMBÁK SZEREPE A PARADICSOM TERMESZTÉSBN	18
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	20
3.1. OLTÓANYAG ÉS NÖVÉNYNEVELÉS	20
3.2. NÖVÉNYTÖMEG ÉS NÖVÉNYMAGASSÁG MEGHATÁROZÁSA.....	21
3.3. AM GOMBA GYÖKÉRKOLONIZÁCIÓ MÉRTÉKÉNEK MEGHATÁROZÁSA	21
3.4. LISZTHARMAT FERTŐZÉS ÉS A KONÍDIUMOK SZÁMÁNAK MEGHATÁROZÁSA	21
3.5. RNS IZOLÁLÁS, cDNS SZINTÉZIS ÉS GÉNEXPRESSZIÓS VIZSGÁLATOK.....	21
3.6. STATISZTIKAI VIZSGÁLATOK.....	23
4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELEÉSÜK.....	24
4.1. MORFOLÓGIAI JELLEMZŐK	24
4.2. GÉNEXPRESSZIÓS VIZSGÁLATOK.....	28
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	31
6. ÖSSZEFOGLALÁS	32
7. FELHASZNÁLT IRODALOM	34
8. MELLÉKLET	41
9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	42
NYILATKOZATOK	

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

Az emberi tevékenység környezetszennyező hatása évről évre megmutatkozik a globális éghajlatváltozás miatt kialakuló egyre súlyosabb időjárási jelenségek formájában. A környezetszennyezés lefolytatásában jelentős szerepet játszik a mezőgazdasági termelés. A nagyüzemi gazdálkodás talajélet károsító és termőföld kimerítő gyakorlata a termesztésbe vont növények hozamkiesését, a betakarított növényi részek élvezeti és beltartalmi értékeinek csökkenését idézheti elő. A termés elvárt minőségének és mennyiségének fenntartása érdekében a kis- és nagygazdaságok egyaránt alkalmaznak környezetkárosító vegyszereket, növényvédő, gyomirtó vagy termelésnövelő anyagokat, amelyek felhalmozódása mind talajszennyező hatásuk miatt, mind az emberi fogyasztás szempontjából is komoly veszélyt jelenthetnek. A fenntarthatóbb szemléletű mezőgazdaság egyik kulcsfontosságú eleme a növényélettani folyamatok természetes segítőinek felkutatása.

Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák olyan talajlakó mikroorganizmusok, amelyek a növényi gyökerekbe hatolva együtt élnek a növényi szervezetekkel, ezáltal lehetővé teszik azok többlet tápanyag- és víz felvételét. Számos kutatás ismerteti azonban: a mikorrhiza kapcsolat nem csak a hasznos elemek felvételében segítheti a növényt, hanem a szélsőséges környezeti hatások és patogén szervezetek okozta stresszválasz kialakításában is meghatározó tényező lehet. Dolgozatomban ezen témakört járom körül a következő célkitűzések kérdéses pontjait megválaszolva:

- Arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák gyökérkolonizációjának vizsgálata során találunk-e különbséget a gyökérkolonizációs szintek között, állhat-e a későbbi vizsgálatok eredményének hátterében eltérő kolonizációs szint? Hatással van-e az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák kolonizációja a lisztharmat fertőzésen átesett paradicsom növényeken megjelenő konídiumok számára?
- Arbuszkuláris mikorrhizaképző gombával kolonizált és lisztharmat fertőzésen átesett paradicsom növények morfológiai (növénymagasság, friss és száraz hajtás-, gyökér- és teljes biomassa tömeg) értékeinek összehasonlítását végezzük. Hatással van-e a mikorrhiza oltás a lisztharmat-fertőzött növények növekedésének mértékére?
- Lisztharmat fertőzésen átesett, arbuszkuláris mikorrhizaképző gombákkal kolonizált és nem-mikorrhizált paradicsom növények antioxidáns enzimeinek génkifejeződését vizsgáljuk. Hatással van-e az aszkorbát-peroxidáz (APX) és glutathion S-transzferáz (GST) enzim kifejeződésének mértékére a mikorrhiza kapcsolat?

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

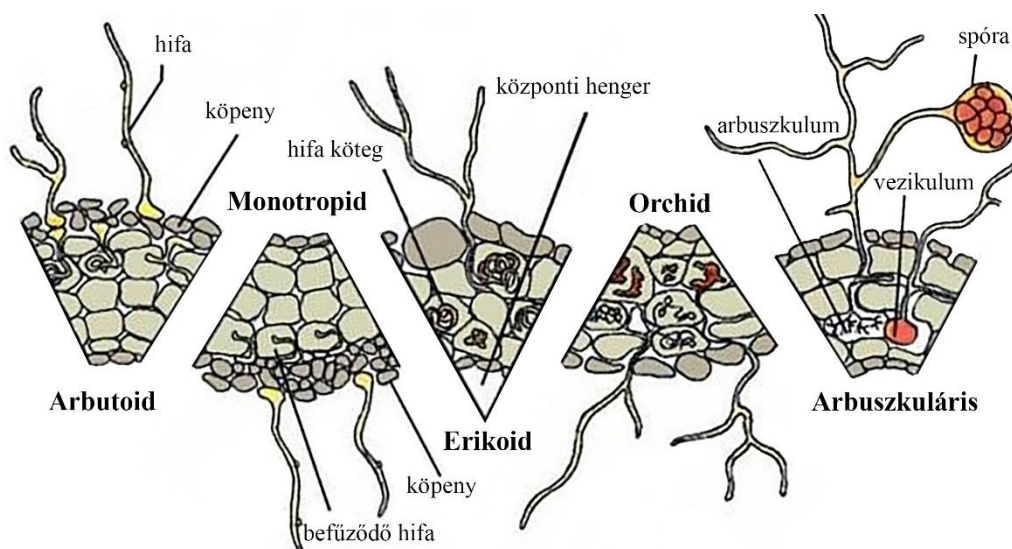
2.1. A mikorrhizaképző gombák jelentősége

A gombák és növények országa sok millió évre visszanyúló, többnyire kölcsönösen hasznos szövetséget alkot egymással. A heterotróf gombaszervezetek az életfenntartásukhoz szükséges tápanyagokat élő vagy holt szerves anyag formájában veszik magukhoz. Amennyiben az anyagfelvételhez szükséges kapcsolat a gomba és a gazdaszervezet szempontjából is hasznosnak bizonyul, szimbiózisról beszélhetünk. A szimbiózis kialakítására képes gombák a mikorrhizaképző elnevezést kapták, amely a görög „myco” (gomba) és a „rhiza” (gyökér) szóból származik, jelentése a gombák és növényi gyökök kapcsolódására utal (Bonfante és Genre, 2010; Philips, 2017; Chauhan et al., 2022).

A kifejezést először Albert B. Frank botanikus használta 1885-ben, mikor is megfigyelte a fák gyökerét bevonó különös gombatelepeket. A kolonizált fák erőteljesebb növekedést mutattak a gombák által elkerült társaiknál, így a jelenségnek kedvező hatást tulajdonított. Később aztán az 1980-as években bebizonyosodott, hajtásos növényeink jelentős mennyisége – akár több, mint 80%-a – szimbionta társulásban él valamely mikorrhizaképző törzsszel. Ezen felfedezés ökológiai értéke napjainkban egyre inkább ismert és kutatott, a téma jelentősége azonban további alapos és kiterjedt tanulmányozást indokol (Jakucs és Vajna, 2003; Wang és Qiu, 2006; Smith és Read, 2009; Alizadeh, 2011; Cameron et al., 2013).

A mikorrhizaképző gombák alak- és rendszertanilag két fő ágra oszthatók: az endomikorrhizaképző gombák esetében a gombafonalak behatolnak a növényi sejtfalon belülre, míg az ektomikorrhizaképző gombák csak az intercelluláris térben, valamint a sejt felszínén telepsznek meg. Az utóbbi csoport képviselői főként fás szárú növények kísérői. Számos mérsékelt égövi zárvatermő erdőalkotó, főképp a bükkfavirágúak, hársak, fűzek, és valamennyi nyitvatermő fa ektomikorrhizális gombákkal él szimbiózisban (Jakucs, 2009; Bonfante és Genre, 2010; Philips, 2017).

Az endomikorrhizaképző gombák csoportján belül a mikorrhiza kapcsolat célszervezete, struktúrája és működése alapján megkülönböztethetjük a hangafélék arbutoid, monotropid és erikoid gombáit, valamint az orchideafélékkel együtt élő orchid, és a nem specifikus gazdanövényekkel kapcsolatot létesítő arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák (AM) alegységeit (Peterson és Massicotte, 2004; Smith és Read, 2009; Sedaghati et al., 2021).



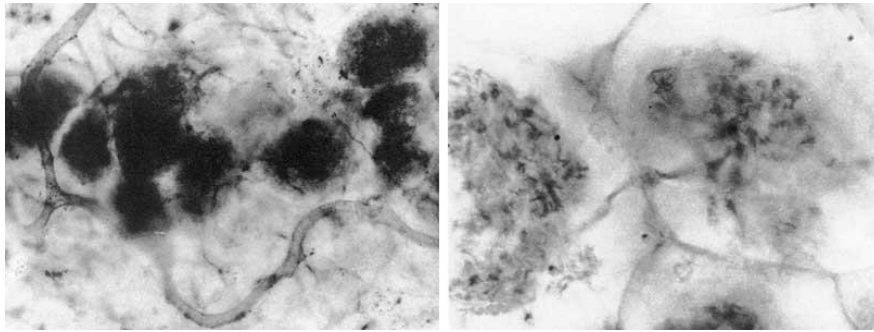
1. ábra: Mikorrhizaképző gombák felépítése (Forrás: Sedaghati et al., 2021)

2.2. Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák bemutatása

2.2.1. AM gombák általános és taxonómiai jellemzése

A legnagyobb mértékben előforduló, széles körben elterjedt mikorrhizaképző gombák intracelluláris módon is behatolnak a növényi gyökerekbe. Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák obligát biotróf, szimbióta életformát folytató élőlények: életműködésük szempontjából feltétlenül szükséges, kétoldalúan előnyös kapcsolatot létesítenek egyes növényekkel. Ez a fajta kapcsolódás jelentős módon befolyásolja a talaj ökoszisztémájának összetételét, és produktivitását (Bonfante és Genre, 2010; Dowarah et al., 2021). Az első fosszilis leletek, amelyek arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák és szárazföldi növények kapcsolatát igazolják, több, mint 400 millió évesek. Ugyanakkor valószínűsíthető, elődjük már az ósóban is jelen voltak, majd a kezdetleges, gyökértelen növények tápanyagfelvételét segítették (Peterson et al., 2004; Lambers és Oliveira, 2019; Sugiura et al., 2020).

A szimbióta életmód kialakítása fotoszintetikus termékek kinyerését teszi lehetővé a gombák számára, azonban, e folyamat jelentős pozitív hatást eredményez a társulásban részt vevő növények szempontjából is. Az AM gombák elősegítik a szerves ionok, makro- és mikrotápanyagok, főként a foszfor és a víz felvételét, cserébe értékes szerves anyagokat, főként cukrokat és lipideket kapnak szervezetük megfelelő működésének fenntartása céljából. Wang és társai (1989) kutatása szerint a fotoszintézis útján előállított szénvegyületek akár 20%-át is elvehetik a gazdanövénytől (Wang et al., 1989; Bago et al., 2000; Bonfante és Genre, 2010).



2. ábra: Arbuszkulák lenyomatai ősi *Aglaophyton major* fossziliákban
(Forrás: Taylor et al., 1995)

A mikorrhiza kapcsolat alapvetően az elsődleges anyagcsere utakra van hatással, amely folyamat a fotoszintetikus műveletek hatékonyságának növelését, a növényi biomassza és terméshozam gyarapodását eredményezheti (Begum et al., 2019; Leventis et al., 2021). Mindezek mellett a másodlagos anyagcsere utakra is hat, ennek okán megnövelheti a gazdanövények biotikus és abiotikus stresszel szembeni toleranciáját (Chen et al., 2013; Yousefi et al., 2018). A mikorrhizaképző gombákkal együttműködő növények alkalmazkodó és védekező képessége erősödik a kedvezőtlen környezeti hatások, patogén baktériumok, férgek, vírusok, növényevő és gomba szervezetek kártétele ellen, túlélési esélyük megnő (Diagne et al., 2020; Dowarah et al., 2021). Hart és munkatársai (2015) paradicsom növényeken végzett kísérletük során jelentős ásványi anyag és beltartalmi érték növekedést, továbbá antioxidáns vegyületek felhalmozódását mérték, amely molekulák elengedhetetlen részt képeznek a hatékony növényi stresszválasz kialakításában (Hart et al., 2015).

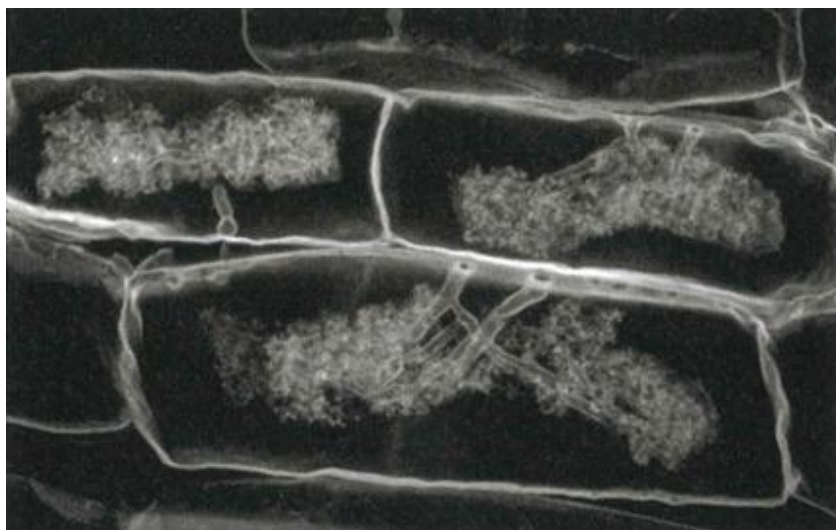
Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák sokféle növényfajjal képesek szimbióta kapcsolatot létesíteni, kizárólagos módon nem gazdaspecifikusak. A kapcsolódást elkerülő nemzetségek rendszerint bolygatott területeken élő gyomtársulások, illetve vizes térségek lakói. Ezek a növények – például az *Amaranthaceae*, *Polygonaceae*, vagy *Cyperaceae* tagjai – környezetük jellegéből adódóan nem kifejezetten igénylik a többlet víz és foszfor felvételét (Jakucs és Vajna, 2003; Wang és Qiu, 2006; Smith és Read, 2009; Brundrett, 2017).

Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák csoportja evolúciós szempontból hamar elkülönült törzset (*Glomeromycota*) alkot a gombák országán (*Fungi*) belül. Az utóbbi években számos, spóra-morfológiai és filogenetikai alapú kutatás született az AM gombák megfelelő besorolása végett, amelyek alapján azonban változatos következtetésekre jutottak a családok, nemzetségek és fajok száma terén. Sedaghati és munkatársainak (2021) összegzése szerint a kutatók jórészt 4 rendet (*Archaeosporales*, *Diversisporales*, *Glomerales* és *Paraglomerales*)

különböztetnek meg az endomikorrhizaképző gombák (Glomeromycetes) osztályában, amelyek 2018-as adatok szerint 12 családdal és 41 nemzetséggel, valamint több, mint 300 fajjal rendelkeznek (Krüger et al., 2012; Sedaghati et al., 2021).

2.2.2. Az arbuszkuláris mikorrhiza kapcsolat felépítése és szerepe

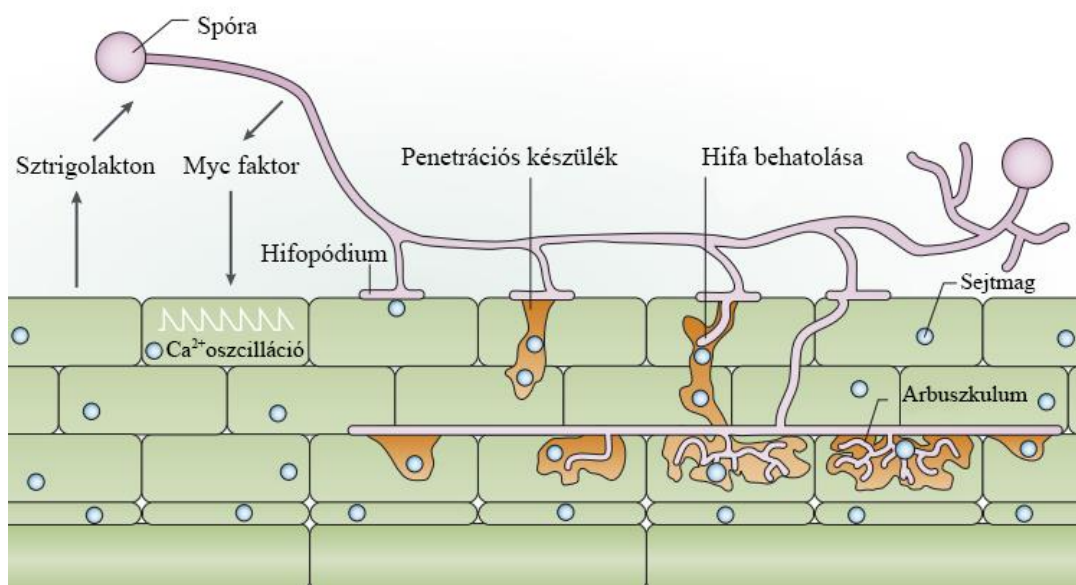
A mikorrhizaképző gombák kapcsolatfelvételét a gazdanövények rhizoszférába bocsátott jelzőmolekulái indítják el, amelyek serkentik a gombaspórák csírázását és a hifák fejlesztését, valamint utat biztosítanak a célnövény felé. A növényi jelzés szekszvitertől laktonok, úgynevezett sztrigolakton fitohormonok formájában érkezik. A növényi szervezetekhez hasonlóan, a jelzésre adott válaszként gombák olyan vegyületei szabadulnak fel (Myc faktorok), amelyek a gazdanövény érzékelő receptorai és aktivált enzimei Ca-grádiens segítségével indukálják a növény szimbióta életmód beindításához szükséges strukturális változásait. (Parniske, 2008; López-Ráez et al., 2011; Cameron et al., 2013; Loo et al., 2022).



3. ábra: *Glomus aggregatum* arbuszkuluma borsó növény gyökerében
(Forrás: Peterson és Massicotte, 2004)

Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák hifaszálai a talajban található fertőzött növénymaradványok vagy csírázó gombaspórák által érik el a növényi gyökereket, ahol elsődleges lépésként hifopódiumokat képeznek. Ezután penetrációs pontokon át a gyökér külső kérgének sejtjeibe hatolva arbuszkulumokat hoznak létre, amelyek lehetővé teszik a kétirányú anyagcserét. Ezek a sajátos szervecskék különös módon hasonlítanak a tüdő léghólyagocskáira, illetve szerteágazó fák alakját idézik. Kiterjedt formájuk felületnövelő funkciót szolgál az eredményes anyagcsere érdekében. Az arbuszkulumok kialakításának két formája ismert. Az *Arum*-típusú gombák az úgynevezett penetrációs készüléken át az epidermisz sejtekbe hatolván

hifahurkokat képeznek, majd az intercelluláris úton továbbhaladó hifáikból alakítják ki a kéregsejtek falain belülré nyúló arbuszkulumokat. A *Paris*-típus esetében a hifaszál a kéregsejteken belül az intracelluláris térben haladva sűrűn tekercselt köteget alkot, amelyekből aztán több arbuszkulumot is kifejleszthet. Mindkét esetben létrejöhetnek raktározó szerepet betöltő vezikulumok is, amelyek képződése fajspecifikus jelleg. Az arbuszkulumok a gombatelepek megjelenésétől számítva pár napon belül kifejlődnek, majd körül-belül 2 hét alatt elhalnak és megemésztődnek a növényi sejtek által. Ezután új arbuszkulumok megjelenése lehetséges (Bago et al., 2000; Peterson és Massicotte, 2004; Parniske, 2008; Alizadeh, 2011; Philips, 2017; Begum et al., 2019).



4. ábra: Arbuszkulumok kialakítása (Forrás: Parniske, 2008)

A különböző biotikus interakciók mellett, a biotróf gombák feladata nem csak a rhizoszféra formálása, hanem a tápanyagokért és helyért folytatott küzdelem. A mikorrhizaképző gombák vékony fonalaik segítségével képesek behatolni a növényi gyökök számára nehezen elérhető, apróbb talajspórákba is, ezáltal szélesítik a növény víz- és tápanyaglelő területét a talajban. Hifáik terjeszkedése folyamán gátolják a kórokozók és kártevők létfenntartásához szükséges táplálék, azonfelül növényi anyagcseretermékek megszerzését, ezáltal kiszorítják a növénypatogén szervezeteket természetes élőhelyükről. Mindemellett, a mikorrhizaképző gombák megtelepedésének következtében létrejött gyökérmorfológiai változások (például sejtfalvastagodás, lignin-felhalmozódás) megnehezítik a talajlakó kórokozók behatolását a gyökérrendszerbe, ennél fogva megakadályozzák a patogén általi kolonizációt (Parniske, 2008; Smith és Read, 2009; Bonfante és Genre, 2010; Lambers és Oliveira, 2019; Dowarah et al., 2021).

Vos és munkatársai (2013) fonálférgek kártételét vizsgálta mikorrhizaképző gombákkal oltott paradicsom növényeken. A tanulmány szerint a gyökérbubacs-fonálférgek csekélyebb mértékben hatoltak át az oltott növények gyökerein, az oltatlan növények gyökereihez képest. A sejtfalvastagodás jelenségét az egyéb növényi részeken is megfigyelték. Chen és munkatársai (2013) uborka növényeken végzett kísérletük során az oltott növények levélmintái között magasabb lignin tartalmat mértek. Lee és munkatársai (2005) ugyancsak uborka növényen vizsgálva a következő megállapításra jutottak: a mikorrhiza-oltott növények körében fokozott kallózképződés volt megfigyelhető (Lee et al., 2005; Vos et al., 2013; Chen et al., 2013).

2.3. A növényi stressz

2.3.1. Növényi stresszhatások

A növény stressz fogalmát többféleképpen is meghatározták a botanika történetében. Larcher (1980) szerint a következőképpen írható le: olyan különösen káros fiziológiai változás, amely fenyegetést jelent a növények számára, ennek következtében védekezési reakciót vált ki. Lichtenthalerhez (1998) köthetők azon gondolatok, miszerint a növényi stressz olyan kedvezőtlen hatást jelent, amely akadályozza a növényt annak anyagcsere, növekedési vagy fejlődési folyamatainak végrehajtásában (Lichtenthaler, 1998; Gaspar, 2002; Kranner 2010.; Shabala, 2017).

A növényi szervezeteket érő különböző stresszhatások abiotikus és biotikus stresszként csoportosíthatók. Az abiotikus stresszt az előnytelen természeti hatások váltják ki, amelyek például az alacsony vagy túl magas hőmérséklet, nem megfelelő vízellátás, tápanyaghiány, oxidatív stressz, túl sok vagy kevés fény, UV sugárzás, a talaj magas só és nehézfém tartalma, továbbá a savas eső és a légszennyezettség. A biotikus stresszt fertőző kórokozók, például vírusok, valamint élő szervezetek okozzák, amelyek lehetnek különböző gombák, baktériumok, fonálférgek és kártevő rovarok (Lichtenthaler, 1998; Schulze et al., 2005; Mittler, 2006).

Helyhez kötött életmódjukból adandóan a növényeknek különösképpen alkalmazkodóképesnek kell lenniük a folyamatosan változó környezeti hatásokkal szemben. A környezeti stressz főként az alapvető anyagcsere folyamatokban okoz kárt, ezáltal megváltoztatja a növény természetes növekedési habitusát és produktivitását. Az emberi tevékenység környezetszennyező hatása klímaváltozást okoz, amely tovább súlyosbítja a növényi stresszt okozó szélsőséges időjárási körülményeket. Az emberiség élelmezését ellátó termesztésbe vont növények kielégítő terméshozamának fenntartása érdekében a hatékony

növényi stresszválasz elősegítése kulcsfontosságú jelentőséggel bír (Boyko és Kovalchuk, 2008; Zandalinas és Mittler, 2022; Loo et al., 2022).

2.3.2. Növényi stresszválasz

Bárminemű behatás, amely a növényi homeosztázis változását okozza, stressz faktornak tekinthető. A stressz elleni küzdelem akklimatizációs folyamatokat indít el a növényben, amelyek génexpressziós változások, módosult transzkriptumok, újfajta fehérjék és egyéb anyagcseretermékek formájában nyilvánulhatnak meg. Funkciójuk szerint ezek alapvetően szignálmolekulák, ozmoprotektáns és antioxidáns jellegű vegyületek, nem kizárt azonban, hogy akár mindhárom tulajdonsággal egyszerre is rendelkeznek – mint például a prolin aminosav esetében (Shulaev et al., 2008; Hayat et al., 2012).

A különböző stressz faktorok reaktív oxigénformák keletkezését okozhatják, amelyek felhalmozódása oxidatív stresszt idéz elő a növényi sejtekben. Ezek az erős oxidáló hatású molekulák a következők lehetnek: szinglet oxigén ($^1\text{O}_2$), hidrogén-peroxid (H_2O_2), továbbá szabadgyökök, mint a szuperoxid gyök ($\text{O}_2^{\cdot-}$) és hidroxilgyök ($\text{OH}^{\cdot}$). Ezek a reaktív oxigén származékok (ROS) rendszerint a növényi sejt kloroplasztiszában, mitokondriumában és peroxiszómájában képződnek (Das és Roychoudhury, 2014). Valamennyi reaktív oxigén molekula sejtkárosító hatással bír, leginkább a membrán lipidek, fehérjék és nukleinsavak szerkezetében tesznek kárt (Li, 2023). Mindemellett ugyanakkor jelátvivő szerepet is betölthetnek a sejtkommunikációban (Mittler, 2017). Jelentős stresszhatások következtében azonban túlzott mértékben felszabadulhatnak, veszélyeztetve a növény életfenntartását. A megnövekedett oxidatív stressz hatására a növényi szervezet számos szabadgyökmegkötő, antioxidáns molekula (például aszkorbinsav, fenoloidok, glutation, prolin) és enzim termelésével válaszol, amelyek például a kataláz (CAT), a szuperoxid-dizmutáz (SOD), peroxidáz (POD), aszkorbát-peroxidáz (APX) és glutation S-transzferáz (GST) enzim (Mittler, 2006; Kosová et al., 2011; Mittler, 2017; Hashem et. al, 2018; Chauhan et al., 2022).

Az aszkorbát-peroxidáz az egyik leghatékonyabb reaktív oxigénformákat semlegesítő enzim, amelynek sejten belüli előfordulása szerint 5 izoformáját különböztetjük meg. Ezek a molekulák megtalálhatók főként a kloroplasztiszok tilakoid membránjában és sztrómájában, a citoszolban, valamint peroxiszómákban és mitokondriumokban, ahol az oxidatív hidrogén-peroxidot alakítják át az elektron donorként működő aszkorbinsav segítségével vízzé és dehidroaszkorbáttá ($\text{H}_2\text{O}_2 + \text{AA} \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{DHA}$), ezáltal csökkentik az oxidatív stresszhatást (Das és Roychoudhury, 2014; Li, 2023).

A glutation S-transzferáz enzim csoport jelentős szerepet játszik a növényi stressz kezelésében. Egyes kutatások szerint a biotikus stresszválasz kezdetén megnő a GST gének kifejeződésének szintje, valamint betegség esetén a túl- és aulexpresszáldásuk mértéke befolyásolhatja a növények fertőzöttségi szintjét (Gullner et al., 2018.) A GST enzimek fő funkciója a méregtelenítés, elősegítik a növények növekedését és fejlődését. Az oxidatív stressz leküzdése mellett szerepet játszanak a nehézfém stressz és szermaradványok felhalmozódásának csökkentésében, valamint a kettes fotorendszer hatékony reakcióinak lefolyásában. Működésük szerint tripeptid glutation molekulák és citotoxikus szubsztátok konjugációját katalizálják, ezáltal megnövelik a növényi szervezetek tolerancia szintjét a változatos stresszhatásokkal szemben. A megkötött károsanyagok kiválasztódnak a szállítószövetbe, vagy vakuólumokban raktározódnak (Basantani és Srivastava, 2007; Lenoir et al., 2017).

2.4. Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gomba szerepe a növényi stresszválaszban

2.4.1. Szárasság stressz:

Az alacsony vízellátottság az egyik legfontosabb tényező, amely visszafogja a növény növekedésének és termelőképességének mértékét (Diagne et al., 2020). A szárazság stressz hatására záródnak a sztómák, felborul az ozmotikus egyensúly, csökken a növény CO₂ felvevő képessége, így módon a fotoszintetikus reakciók lefolyása akadályozottá válik (Mittler, 2006). A nagymértékű vízvesztés elkerülése érdekében csökkenteni kell a sejt ozmotikus potenciálját, amely lehetővé teszi a sejt egészséges turgorállapotának fenntartását. Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák ezt úgynevezett ozmoreguláns vegyületek, ozmolitok felszabadításával érik el, amelyek lehetnek például különböző cukrok (szacharóz, mannit), aminosavak (prolin, betain), szervetlen ionok (P, N, K, Mg, Ca), illetve antioxidáns vegyületek. Az arbuszkuláris mikorrhiza kapcsolat vízhiányos környezetben betöltött segítő szerepét számos tanulmány alátámasztja (Evelin et al., 2009; Zhu et al., 2017; Diagne et al., 2020).

Chitarra és munkatársai (2016) paradicsom növények friss tömegét és magasságát, ezenfelül sztómáik számát hasonlították össze, majd megállapították, a mikorrhizaképző gombával (*Rhizophagus intraradices*, *Funneliformis mosseae*) oltott növények vízhiányos környezetben szignifikánsan magasabb értékeket produkáltak, valamint emelkedett szuperoxid-dizmutáz enzim aktivitást is mérte (Chitarra et al., 2016). Hasonló következtetésekre jutottak Abbaspour és kutatótársai (2012): *Glomus etunicatum* gombával oltott pisztácia magoncokon végzett kísérletük során magasabb hajtás és gyökér tömegeket, össz klorofill, prolin és cukor

tartalmat, emellett megnövekedett kalatáz enzim aktivitást és hatékonyabb vízfelvételt detektáltak szárazság stressz esetében (Abbaspour et al., 2012).

R. irregularis és *F. mosseae* gombát tartalmazó oltóanyaggal kezelt és kezeletlen a növényeket vizsgáltak Leventis és társai (2021), átlagos mértékű és csökkentett öntözés mellett. Mindkét esetben megállapítható volt: a mikorrhizaképző gombákkal oltott paradicsomok esetében 40-60%-kal nőtt a vegetatív tömeg mértéke. A levélminták alapján emelkedett a foszfor koncentráció, illetve a K, Ca, Mg, Zn, és Mn ásványi anyagok szintje is. Alacsony vízellátottság mellett javult a vízhasználat hatékonysága és stabilitása (Leventis et al., 2021).

2.4.2. Hőstressz

A hőmérsékleti stressz legnagyobb mértékben a fotoszintézis folyamataira, főként az elektrontranszportlánc megfelelő működésére jelent veszélyt. Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák lehetővé teszik a növény fokozott tápanyag- és vízfelvételét, elősegítik az ozmolit és antioxidáns vegyületek képződését, ezáltal növelik a fotoszintetikus kapacitást, így a növény szélsőséges hőmérsékleti viszonyokkal szembeni tűrőképességét (Mathur és Jajoo, 2020).

Maya és Matsubara (2013) magas hőmérsékleti stressznek kitett ciklámen növényeken vizsgálták a *G. fasciculatum* mikorrhizaképző gomba hatását, elsősorban a biomassza és antioxidáns elemek gyarodásának mértékére. A szimbionta kapcsolatot létesítő növények körében szignifikánsan nem emelkedett a száraz gyökértömeg, növekedett azonban a magasság, levélszám és méret, emellett az oltatlan növények levelein barnulás volt megfigyelhető. A hőstressz okozta oxidációs kár kivédése érdekében emelkedett a vizsgált növényi részek szuperoxid-dizmutáz (SOD) és a levelek aszkorbát-peroxidáz enzim (APX) aktivitása, valamint a polifenol és aszkorbinsav tartalom (Maya és Matsubara, 2013).

Hajiboland és munkatársai (2019) *G. versiforme* és *R. irregularis* gombákkal oltott árpa növényeken vizsgálták a mikorrhiza kapcsolat lehetséges pozitív hatásait. Alacsony hőmérsékleti és fagyási stressz mellett számottevő mértékben emelkedett a növények túlélési esélye, amely intenzívebb hajtásnövekedés, fotoszintetikus és transzspirációs ráta, magasabb prolin tartalom, valamint csökkent H_2O_2 szint formájában nyilvánult meg. Az antioxidáns enzimek (CAT, SOD, POD) aktivitása azonban nem emelkedett (Hajiboland et al., 2019). A prolin és antioxidáns enzim szintet kukoricán vizsgálva ellentétes eredményeket kaptak Zhu és társai (2010). Kísérletükben *G. etunicatum* gombával oltott növényeket alkalmaztak, alacsony és magas hőmérsékleti stressznek kiteve. Az antioxidáns elemek (CAT, SOD, POD)

aktivitásának értéke emelkedett, a gyökér tömegek értékei azonban nem növekedtek, valamint a prolin tartalom szignifikánsan alacsonyabb volt az oltott növények mintáiban. Az alacsony prolin tartalom akár az antioxidáns enzimaktivitás növekedésével is magyarázható, amely által erősödik a hőmérsékleti stresszel szembeni tolerancia, így módon a növény számára nem feltétlenül szükséges a fokozott ozmolit termelés (Zhu et al., 2010).

2.4.3. Só-, nehézfém- és károsanyag stressz:

Az egyre növekvő átlaghőmérséklet következtében fokozódik a talaj párologtatása, amely a gyakori műtrágyázás mellett só és nehézfémek (például Al, Cu vagy Cd) felhalmozódását okozza a talajban. A megnövekedett Na⁺ and Cl⁻ ion felvétel, valamint túlságosan magas nehézfém tartalmú élőhely, az egyéb környezetszennyező hatások mellett, ugyancsak káros következményekkel járhat a növényi szervezetek számára: korlátozódik a víz- és tápanyagfelvétel, amely legfőképp növekedési nehézségeket, a sejtmembrán, sejtorganellumok és enzimek szerkezeti károsodását, ennél fogva hozamkiesést okoz. Az arbuszkuláris mikorrhiza kapcsolat azonban ebben az esetben is serkentheti a növény védekező erejét, amely antioxidáns és ozmoprotektáns vegyületek kiválasztásával, a tápanyag- és vízfelvétel elősegítésével, illetve az ion egyensúly és a fotoszintetikus működés javításaképpen mutatkozik meg (Evelin et al., 2009; Damaiyanti et al., 2015; Diagne et al., 2020).

Beltrano és társai (2013) sóstressznek kitett, *R. intraradices* gombával oltott paprika növényeket vizsgáltak. Eredményeik szerint sóstressz hatása mellett a mikorrhiza kapcsolatot fenntartó növények esetében intenzívebb hajtás és gyökér növekedést figyeltek meg, ezenkívül emelkedett cukor, prolin, foszfor és kálium tartalmat. Hashem és társai (2018) sóstresszes környezetben nevelt növények vizsgálatai során a *G. etunicatum*, *R. intraradices* és *F. mosseae* gombákkal oltott növények jelentősebb biomassza termelést, alacsonyabb lipidkárosulást, és elektrolit veszteséget mutattak. Az uborka mintákon végzett számítások szerint, az emelkedett prolin és szénhidrát tartalom mellett magasabb aszkorbinsav és további antioxidáns enzim (például SOD, APX, CAT) értékeket mértek (Beltrano et al., 2013, Hashem et. al, 2018).

Hashem és munkatársai (2016) korábban nehézfém-terheléses kutatást is lefolytattak. Vizsgálataik során paradicsom növényeket oltottak különböző arbuszkuláris mikorrhizaképző gombákkal, majd megállapították, kadmium stressz hatására az oltott növények hajtás- és gyökérhossza, illetve klorofill tartalma kevésbé csökkent a kontrollcsoportéhoz képest. Ezenkívül alacsonyabb H₂O₂, és emelkedett antioxidáns enzim szintet (SOD, CAT, POD, APX) mértek, amely az oxidatív stresszel szembeni hatékonyabb védekezést igazolja. Li és társai

(2022) kadmium terhelés mellett vizsgáltak *G. mosseae* gombával oltott búza növények transzkripcionális változásait. Eredményeik szerint az oltott növények körében csökkent a nehézfém okozta oxidatív stressz, valamint fokozódott a kadmium káros hatásának semlegesítése céljából kifejeződő raktározásért felelős enzimek (például GST) génexpressziója (Hashem et al., 2016; Li et al., 2022).

Lenoir és társai (2017) lucerna növényeken vizsgálták a talajban felhalmozódó szénhidrogén égéstermék, benzopirén káros hatását *R. irregularis* oltás mellett. A mikorrhizált növények mintáiban megfigyeltek gyökérhossz növekedést, illetve a károsanyag felhalmozódás szintje szignifikánsan alacsonyabb volt, ugyanakkor, az antioxidáns és detoxifikáló enzimek (például APX és GST) expresszálsa és aktivitása nem növekedett az oltatlan lucernákhoz képest. Az utóbbi jelenséget a mikorrhiza kapcsolat által biztosított oxidatív stresszel szembeni tolerancia fokozásával indokolták, ezenfelül lehetséges, az alacsonyabb károsanyag tartalom nem volt elegendő antioxidáns génexpresszió beindításához (Lenoir et al., 2017). Pallara és munkatársai (2013) hasonlóképpen magyarázták génexpressziós vizsgálatuk eredményét. A *G. mosseae* gombával oltott, só- és fémszennyezett talajban nevelt nyárfa növények levél- és gyökérmintáiban kevesebb antioxidáns enzim (SOD, APX) expresszáldott, az oltatlan növényekéhez képest. Az alacsony expresszió okaként a mikorrhiza oltás oxidatív stresszre gyakorolt pozitív hatását jelölték meg (Pallara et al., 2013).

2.4.4. Mikorrhiza indukált rezisztencia (MIR) és biotikus stressz

Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák a környezeti stresszhatásokon túl a biotikus, azaz kártevő organizmusok, valamint növényevő állatok általi fertőzéses és sebzési sérülések okozta növényi stresszválaszok hatékonyságát is növelhetik (Song et al., 2013; Cervantes-Gámez et al., 2016; Diagne et al., 2020). Az AM szervezetek sajátos jelmolekulái (például kitin) segítségével indukált szisztémikus – a növényi szervezet egészében megjelenő – rezisztenciát indítanak el a gazdanövény gyökérsejtjeivel való érintkezés útján, amely folyamatot mikorrhiza indukált rezisztenciának (MIR) nevezzük. Ez a folyamat magába foglalja a növényi szervezet gyors és hatékony védekezését szolgáló különböző transzkripciós és hormonális változások sorát, amely többek között fokozott kallózképződéssel, sejtfallvastagodással, ezenfelül különböző másodlagos anyagcseretermékek kiválasztásával (például fitoalexinek, patogén elleni fehérjék, fitohormonok, kitináz, glükánáz, fenoloidok) jár (Lee et al., 2005; Song et al., 2015; Dowarah et al., 2021). Az arbuszkulumokkal átszőtt sejtekben fokozódik a jázmonsav felszabadítása, amely növényi hormon beindítja a védelmi reakcióban részt vevő gének

expresszióját szabályozó transzkripciós faktorok aktiválását, ezáltal a gazdanövény egyfajta készenléti állapotba kerül a patogén behatással szemben (El-Khallal, 2007; Pozo és Azcón-Aguilar, 2007; Cameron et al., 2013; Nair et al., 2015; Dowarah et al., 2021).

Stolyarchuk és társai (2009) *R. intraradices* mikorrhizaképző gombával és dohány mozaik vírussal fertőzött dohány növényekről készített tanulmányában tünetmentes, lassúbb vírusfejlődést állapítottak meg az oltott növények körében: a fertőzés korai stádiumában négyszer kevesebb mértékű vírus antigént detektáltak az oltatlan növényekhez képest (Stolyarchuk et al., 2009).

R. irregularis gombával oltott, majd *Xanthomonas* baktériummal is kezelt paradicsom növényeken végeztek először Cervantes-Gámez és munkatársai (2016) génexpressziós vizsgálatot: az oltott növények levélmintáiban 742 gén esetében történt változás a génexpresszió folyamatában, amelyek leginkább a fehérjék, RNS, jelző- és szállítómolekulák, valamint hormonháztartás transzkripcionális változásait jelentették. A megfigyelt gének közül 18 volt köthető a biotikus stresszválaszhoz. Az oltott növények esetében szignifikánsan kevesebb szövetelhalásos levelet számoltak, így arra következtettek, a mikorrhiza kapcsolat növeli a patogén behatás elleni tolerancia szintjét (Cervantes-Gámez et al., 2016).

Kumari és Prabina (2019) *Fusarium oxysporum* gombával fertőzött paprikákon vizsgálták a *Glomus* mikorrhizaképző nemzetség segítő hatását. A mikorrhiza kapcsolatot létesítő gyökök antifungális elemek felszabadításával gátolták a patogén micélium növekedését, amely szemmel látható, micéliummentes zónát eredményezett a gyökök körül. Az oltott növények körében ezenfelül a gombás betegség jelei kevésbé voltak észrevehetők, a növényi mintákban pedig magasabb növekedési, tömeg és hozam értékeket, valamint emelkedett klorofill, N, P, és K tartalmat mértek (Kumari és Prabina, 2019).

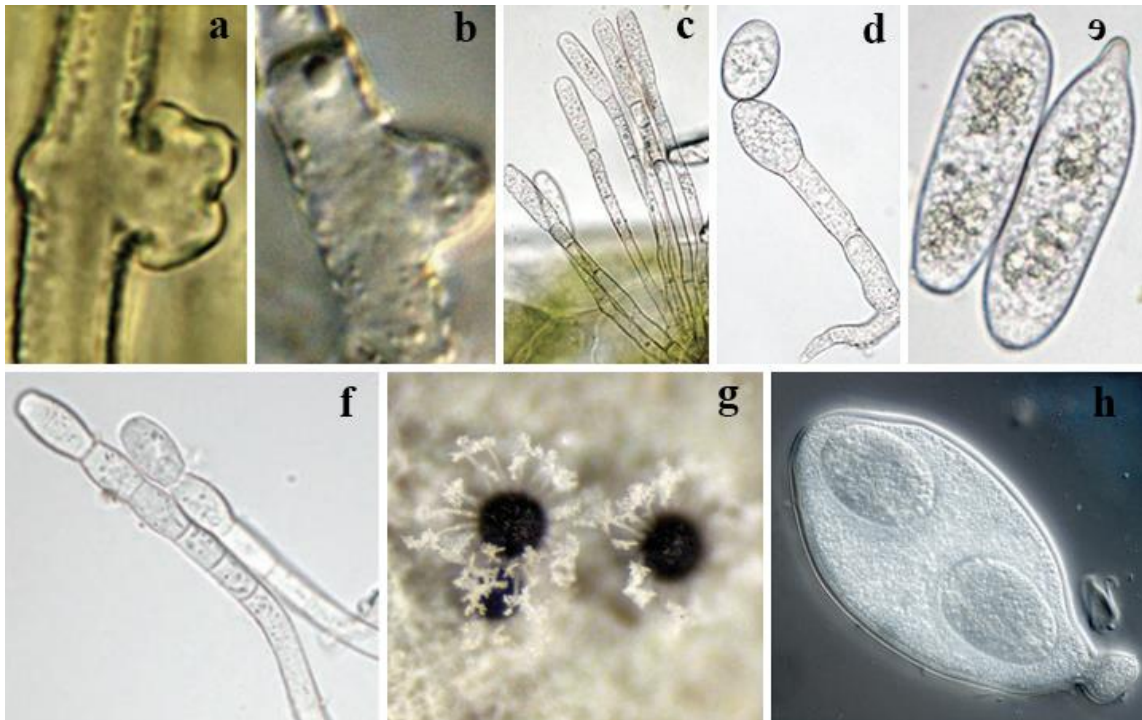
Song és munkatársai (2013) herbivór lepkehernyók kártételének kitett, *G. mosseae* gombával kezelt jázmonsav-túltermelő, és jázmonsav termelésre képtelen, továbbá vad típusú paradicsom növények stresszválaszát tanulmányozták. Megfigyeléseik szerint valamennyi arbuszkuláris mikorrhizaképző gombával oltott jázmonsav termelésre képes növényben erősebb expressziót produkáltak a védelmi reakciót serkentő gének. A jázmonsav bioszintézis útját nélkülöző egyedek azonban nem mutattak változó génműködést, így megállapítható: a mikorrhiza kapcsolat szerepet játszik a patogénnel szembeni védekezőképesség és rezisztencia kialakításában, amely folyamat alapvetően a jázmonsav vezérelte szignálrendszer aktivizálására épül (Song et al., 2013).

2.5. A lisztharmat fertőzés és az AM gombák kapcsolata

A lisztharmat gombák a termelésbe vont növények egyik legjelentősebb kórokozói napjainkban. A lisztharmat gomba szervezetek általi fertőzés valamennyi föld feletti növényi részt érinthet, amely során jellegzetes, micélium és spórák alkotta fehér szövedék bevonata jelenik meg az érintett növényi részekben. A korai fertőzés hatására a termés hozam akár 30%-kal is visszaeshet a betakarítás idejére. A kártételt elszenvedő növények kevesebb virágot fejlesztenek, ezáltal a termésfejlődés is akadályozottá válik. Továbbá tapasztalható közöttük a levelek deformálódása, lehullása, a termés elszíneződése. A gombafertőzés nem halálos kimenetelű a növényi szervezetek számára, azonban az általános egészségromlás hatására az egyéb biotikus és abiotikus stresszhatásokkal szemben is csökken védekezőképességük. A lisztharmat nemzetségek körét a gombák országának Ascomycota törzsén belüli Erysiphales rend egyetlen, Erysiphaceae családja foglalja magába, amely körül-belül 900 fajjal rendelkezik (Hückelhoven, 2005; Pfeufer et al., 2017; Shirouzu et al., 2020).

A lisztharmat fertőzést okozó gombák az arbuszkuláris mikorrhizaképzőkhöz hasonlóan obligát biotróf élőlények. Életmódjuk szerint ellenben paraziták, amelyek a növényi epidermisz sejtjeit fertőzik. Általában gazdanövény-specifikusak, lehullott leveleken telelnek át az ivaros szaporodást szolgáló, aszkospórákat fejlesztő kazmotéciumaikkal. Emellett a növényi rügyeken, kéregrészekben is áttelelhetnek micéliummal, amelyek hifaszövedékén konídiumtartókról (konidiofór) lefűződő konidiospórák képződhetnek. Ezt követően ivartalan konídium spóráikkal megtapadnak a növényi sejtek felületén, majd csíratömlőik megnyúlásával appresszóriumot képeznek, amely képlet a sejt felszínén való rögzülést, valamint a kutikulán és sejt falon való áthatolást szolgálja. Miután a túlnyomás és enzimeik segítségével behatolnak a sejt falba, hausztóriumokat, tápanyag felvételre szolgáló szívókákat fejlesztenek, amelyeken keresztül növényi szerves anyagokhoz jutnak hozzá. Terjeszkedésük során a gombáknak meg kell küzdeniük a sejt falpenetráció indukálta növényi védekezőrendszerrel, amellyel szemben azonban nem minden esetben tudnak győzedelmeskedni (Hückelhoven, 2005; Glawe, 2006; Glawe, 2008; Kang, 2020).

A lisztharmat fertőzés kezelésére túlnyomórészt környezetkárosító, emberi és állati szervezetekre egyaránt veszélyes fungicideket használnak a mezőgazdasági termelésben. A károsanyagok visszaszorítása érdekében szükséges az ökológiai szemléletű megoldások alkalmazása is. Számos kutatás vizsgálta az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák lisztharmat elleni védekezésben játszott szerepét (Yousefi et al., 2018).



5. ábra: Lisztharmat gombák jellemző képletei:

(a-b) appressóriumok, (c) konídióforók csoportja,
(d) lefűződő konídium, (e) konídiumok, (f) konídiumlánc,
(g) kazmotécium, (h) aszkusz és aszkospórák

(Forrás: Glawe, 2008)

Yousefi és munkatársai (2018) lisztharmat-fertőzött alma palántákon vizsgálták az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák lehetséges hatásait. Kísérletük során megállapították, a mikorrhizált gyökerű növények szignifikánsan magasabbra nőttek a nem-mikorrhizált társaikhoz képest, valamint emelkedést mutattak ki a levelek fejlődésének és számának mértékében, amely háttérben a mikorrhiza kapcsolat által biztosított megnövekedett tápanyag felvételt sejtették (Yousefi et al., 2018).

Mustafa és társai (2017) hasonlóképpen kedvező hatást igazoltak a mikorrhizával oltott és lisztharmat-fertőzött búza növények egyedei között. A *G. mosseae*-vel kezelt növények levelein 78%-kal alacsonyabb mértékű lisztharmat fertőzés volt látható, valamint szisztémikus rezisztencia kialakulását is detektálták. A megfigyeléseiket a növényi epidermisz sejtek hausztórium számának csökkenésével, polifenolok felhalmozódásával, valamint antioxidáns és egyéb védekezésben résztvevő gének kifejeződésének fokozásával magyarázták, amely folyamatok a mikorrhiza kapcsolat eredményeként jöttek létre. Mustafa és munkatársai (2016) egy évvel korábbi kísérletükben különböző dózisu és fajú mikorrhizaképző gombákat teszteltek ugyancsak búzanövényeken. Eredményeik szerint valamennyi gomba sikeresen csökkentette a

lisztharmat fertőzés szintjét, azonban ennek mértéke nem volt egyenes arányos az alkalmazott mikorrhiza dózis értékével. Következtetéseik szerint ebből fakadóan az inokulum összetételének kiválasztása meghatározóbb szempont a dózis mértékénél (Mustafa et al., 2016; Mustafa et al., 2017).

Gernns és társai (2001) szabadföldi és üvegházás kísérletet is lefolytattak mikorrhiza-oltott árpa növényeken. A szabadföldi körülmények közt termesztett egyedeken 25%-kal magasabb kolonizációs értéket számoltak, a növényházi egyedek kolonizációs szintjével szemben, valamint a lisztharmat fertőzés kiterjedésének mértéke is magasabb volt az üvegházi növények között. A mikorrhiza-oltott növények alapvetően nem produkáltak magasabb szemtermés hozamot, azonban a lisztharmat fertőzést követően nem mutattak hozambeli csökkenést sem, ellentétben a nem-mikorrhizált társaikkal. Az utóbbi csoport szemtermései között minőségbeli (például keményítő) csökkenést, valamint leveleikben alacsonyabb klorofill tartalmat is feljegyeztek. Ilyesfajta változás a mikorrhizált növények között nem volt megfigyelhető (Gernns et al., 2001).

Larsen és Yohalem (2004) kutatásuk során különböző dózisú arbuszkuláris mikorrhizaképző gomba inokulumával oltott uborka növényeket vizsgáltak, a mikorrhiza oltás pozitív hatását azonban nem tudták kimutatni a lisztharmat-fertőzött növények gyökér- és hajtás-, valamint teljes biomassza tömeg értékeit összehasonlítva. A hajtás száraz tömegének értékében ezenfelül még 17%-os csökkenést is tapasztaltak a mikorrhizaképző gombával oltott növények csoportjában. A lisztharmattal kezelt növények körében a fertőzöttségi szintet vizsgálva sem találtak szignifikáns különbséget az oltott és oltatlan növények mintái között (Larsen és Yohalem, 2004).

Liu és társai (2018) asztragálusz növényen végzett tanulmányukban nagyobb mértékű növekedést és magasabb peroxidáz enzim szintet említene, viszont a lisztharmat fertőzéssel szembeni fogékonysága is nőtt a lisztharmat-fertőzött és mikorrhizált növényeknek (Liu et al., 2018). Kang (2020) búza növényeken végzett tanulmányában nem tudta szignifikánsan bizonyítani az *R. irregularis* mikorrhizaképző gomba lisztharmat fertőzés elleni védekezésben, valamint a fertőzött növények növekedésében nyújtott jótékony hatását, holott Mustafa és társai (2016) korábbi kísérletükben 34%-os fertőzéscsökkentő hatást tulajdonítottak a gombának. Eredményeit a gazdanövény fajtaválasztásának meghatározó szerepével indokolta (Mustafa et al., 2016; Kang, 2020).

2.6. AM gombák szerepe a paradicsom termesztésben

A kiemelkedő beltartalmi értékekkel rendelkező paradicsom (*Solanum lycopersicum* L.) az egyik legfontosabb termesztett növényeink egyike. A burgonyavirágúak rendjébe (Solanales) és burgonyafélék családjába (Solanaceae) tartozó zöldségnövény szerte a világon fogyasztott (~18 kg/fő), amely elsősorban az antioxidáns hatású likopin, C-vitamin, β -karotin, és flavonoid tartalmának köszönhető (Gerszberg et al., 2015).

A nagyüzemi körülmények között termesztett paradicsom fajták körében azonban gyakran íz- és tápanyagtartalom csökkenés figyelhető meg. Mindemellett, a paradicsom növény különösen érzékeny egyes betegségekre és kártevőkre, amely sajnálatos módon mértéktelen növényvédőszer használatot eredményez. A megfelelő hozam megtartása érdekében továbbá nagymértékű N és P műtrágya alkalmazása szükséges. A vegyszeres kezelések káros hatásának mérséklése érdekében, valamint az ökológiai szemléletű gazdaságok gyarapodása következtében alternatív megoldások kivizsgálása indokolt. A mikorrhizaképző gombákkal történő oltás számos kedvező hatással bírhat a paradicsom növény tápanyagfelvétele, fejlődése, terméshezama, illetve az abiotikus és biotikus stressz kezelése szempontjából (Schubert et al., 2020; Özbucak és Kabul, 2022).

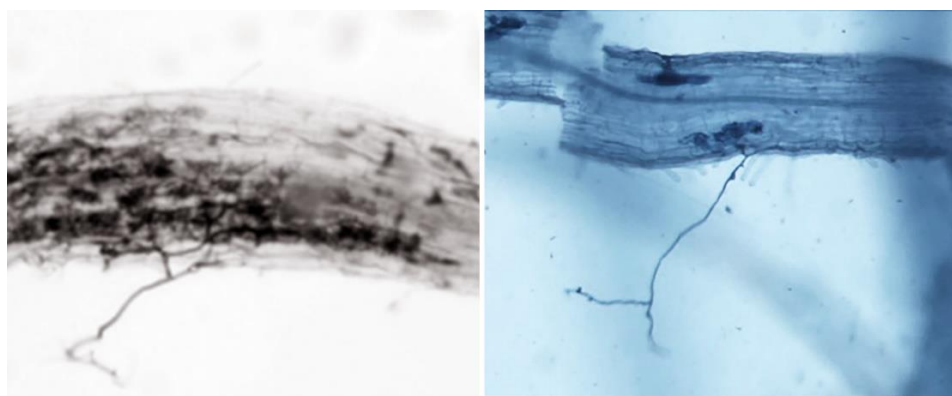
Schubert és társai (2020) talajnélküli hajtásban vizsgálták a paradicsom gyümölcs tápanyagtartalmának lehetséges növekedését *R. irregularis* gomba oltása és csökkentett foszfor adagolása mellett. Az oltott növények mintáiban magasabb likopin, cukor és – a prolin kivételével – szabad aminosav tartalmat mértek, így a beltartalmi értékek emelkedését igazolni tudták. Hozam növekedést azonban nem tapasztaltak. Damaiyanti és munkatársai (2015) ezzel szemben 35,99%-kal magasabb hozamértéket mértek mikorrhizált paradicsom növényeken. Ezenkívül megfigyeltek magasság, levéltömeg és levélszám növekedést is. A növényeket sóstressznek is kitették, ám a stresszes körülmények között a mikorrhizaképző gombákkal oltott növények nem mutattak gyarapodást (Damaiyanti et al., 2015; Schubert et al., 2020).

Özbucak és Kabul (2022) mikorrhizaképző gombákkal oltott és oltatlan paradicsom növények prolin, klorofill és karotinoid tartalmának alakulását vizsgálták, különböző dózisú fungicid kezelés mellett. A mikorrhizált növények levélmintáiban magasabb klorofill és karotinoid, azonban alacsonyabb prolin tartalmat mértek. A prolin aminosav természetes antioxidáns szerepet tölt be a növény stresszválaszaiban, ezért az alacsonyabb prolin tartalom ismeretében arra a következtetésre jutottak, a mikorrhiza oltás hatására a növény vegyszeres kezeléssel szembeni stressztűrő képessége emelkedett (Özbucak és Kabul, 2022).

Jamiołkowska és munkatársai (2020) vegyszermentes, ökológiai gazdálkodásban *Claroideoglossum etunicatum* és *Rhizophagus intraradices* gombákkal oltott paradicsomon vizsgálták a gombák növekedésre, hozamra, valamint makrotápanyag-felvételre gyakorolt hatását. Eredmények szerint az oltott növények gyökérhossza, levéltömege, Ca és K felvétele szignifikánsan növekedett, valamint javult a növények általános egészségi állapota. A termés mennyiségnél szignifikáns különbség ugyan nem volt igazolható, az oltott növények körében viszont jóval magasabb arányban fordultak elő betegségmentes gyümölcsök (Jamiołkowska et al., 2020).

A mikorrhizagombákkal létesített szimbióta kapcsolat révén növekedhet a gazdanövények kártevők és kórokozók elleni rezisztenciája is. Fujita és munkatársai (2022) *Gigaspora margarita* gombával oltott paradicsom növények pszeudomonászos és botrítiszes betegségének vizsgálata során biztató eredményekre jutottak: a biotikus stressz hatására magasabb szalicil- és jázmonsav génexpressziót mértek a mikorrhizált növényekben, amely a mikorrhiza indukált rezisztencia feltételezését erősítette (Fujita et al., 2022).

Paradicsom növény alternáriás betegsége mellett vizsgálták *G. mosseae* mikorrhizaképző gomba hatását Song és munkatársai (2015). A mikorrhiza kapcsolatot létesített növények erős és gyors védekező reakciót mutattak a patogén gombákkal történő fertőződés hatására. Egyes védekező, valamint kártevők és kórokozók ellen termelt fehérje kódoló gének működésében aktivitás növekedés volt megfigyelhető. Szignifikánsan emelkedett a β -1,3-glükanáz, kitináz, fenilalanin ammónia-liáz, valamint lipoxigenáz enzim aktivitása, ezáltal a növény gombás megbetegedéssel szembeni rezisztenciája, amelynek hátterében a mikorrhizáltság okozta elő-immunizálás jelensége állhat (Song et al., 2015).



6. ábra: *Rhizophagus irregularis* és *Gigaspora margarita* gomba kolonizációja paradicsom gyökerén (Forrás: Schubert et al., 2020; Fujita et al., 2022)

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Oltóanyag és növénynevelés

Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gomba hatását „Moneymaker” fajtájú paradicsom (*Solanum lycopersicum* L.) növényeken vizsgáltuk. A felhasznált növények magjait 30 percen keresztül 0,02% Tween 20 adalékanyagot tartalmazó 2,5%-os nátrium-hipoklorit oldattal fertőtlenítettük, majd 24 °C-os hőmérséklet mellett, három napon keresztül Petri-csészékben, fénytől elzárva csíráztattuk. A fejlődő palántákat kiültettük 500 ml-es, 0,5 kg tőzeg és homok keverékét tartalmazó műanyag cserepekbe (4:1, v/v, Klasmann TS3, foszfor-pentoxid 0.1 g/l), majd beoltottuk a növényeket előnevelt *Septoglomus constrictum* gomba inokulumaival.

Az alkalmazott oltóanyagot a lengyel Szczecina város West Pomeranian University of Technology intézetének Növényvédelmi Részlegéről kaptuk, Janusz Blaszkowski professzor közbenjárásával. A mikorrhizaképző gombát az oltást megelőző fél évben lucerna (*Medicago truncatula* L.) és kukorica (*Zea mays* L.) növényeken neveltük, homokos közegben, üvegházban. A paradicsom palántákhoz 50 gramm (30 spóra/g) inokulumot adtunk, amely a spórák mellett tartalmazta a gomba micéliumát, valamint a korábbi gazdanövények gyökérdarabjait. Az oltott növények mellett létrehoztunk nem-mikorrhizált csoportot is, amely növényeket 50 gramm háromszor, 60 percen át 121 °C-on sterilizett inokulummal kezeltünk. Ezután klímakamrába helyeztük a növényeket, amelyeket 26/20 °C-os hőmérséklet, 16/8 óra 600 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$ foton fluxus denzitás és 60%-os páratartalom mellett neveltünk. 4 hetes korukban a növények egy részét a Herman Ottó Intézetben lisztharmat fertőzésnek tettük ki. A kísérletben felhasznált 24 növényt a következő kezelési csoportok szerint alakítottuk:

- 6 db nem-mikorrhizált és nem fertőzött: C_{MOCK}
- 6 db mikorrhizált és nem fertőzött: M_{MOCK}
- 6 db nem-mikorrhizált és fertőzött: C_{LH}
- 6 db mikorrhizált és fertőzött M_{LH} .

A 6 hetes növényekről levélmintákat gyűjtöttünk, amelyeket folyékony N_2 -ben fagyasztottunk és -80 °C-os hőmérsékleten tároltunk a molekuláris vizsgálatok elvégzéséig. A teljes növényállomány felszámolását 8 hetes korban végeztük el.

3.2. Növénytömeg és növénymagasság meghatározása

A növényállomány felszámolásakor feljegyeztük a növényenkénti legmagasabb hajtás hosszát (cm) és a friss tömeg értékeit (g). Csapvizes mosással megtisztítottuk a növényi hajtás- és gyökérrészeket, majd megmértük a hajtás, gyökér és teljes biomassza tömegeit, kezelésenként 3-3 egyeden. Ezután szárítószekrényben 60 °C-on hőkezeltük a kiválasztott növényeket, majd a kész gyökér, hajtás és az össz növényi részek száraz tömegeit is lemértük.

3.3. AM gomba gyökérkolonizáció mértékének meghatározása

A mikorrhizált növényi gyökereket csapvízzel átmostuk, majd 5 ml kálium-hidroxid oldatban 5 percen keresztül forraltuk. Ezután újból lemostuk csapvízzel, valamint 5 ml 5%-os ecetsavval. Ezt követően egy percre 5 ml 5%-os tintaecetsavval forraltuk, majd még egyszer csapvizes mosást alkalmaztunk. Az így kapott színezett gyökereket glicerín oldatban tároltuk a gyökérkolonizációs vizsgálat elvégzéséig, amelyet sztereomikroszkóppal hajtottunk végre. A kolonizáció mértékét százalékos arányban határoztuk meg, a Giovannetti és Mosse (1980) által kifejlesztett Grid Line Intersection módszert alkalmazva. A megfestett gyökereket 1 cm hosszúságú darabokra vágtuk, és rácsozott Petri-csészére helyeztünk 100 darab gyökérrészt mintánként. A rács és gyökér által alkotott metszési pontokon megállapítottuk, megfigyelhető-e az arbuszkuláris mikorrhizaképző gomba jelenléte (Giovannetti és Mosse, 1980).

3.4. Lisztharmat fertőzés és a konídiumok számának meghatározása

A lisztharmat fertőzés indítása a *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* lisztharmat betegséget okozó gomba konídiospórás beporzása által történt (300 spóra/cm²), amelyet a Herman Ottó Intézetbe szállított paradicsom növények harmadik levelén végeztek el a növényvédelmi szakemberek. A lisztharmat-fertőzött növények konídium számának (db/ml) meghatározása céljából a két hetes fertőzöttségi szintű növények levelén 1 cm átmérőjű vágatot ejtettek, majd azt 1 ml desztillált vízbe helyezték. Ezt követően 1 percen keresztül rázatták, és az így kapott szuszpenziók koncentrációit Bürker hemocitóméterben mérték meg.

3.5. RNS izolálás, cDNS szintézis és génexpressziós vizsgálatok

A levélmintákon végzett génexpressziós vizsgálatokat megelőzően totál RNS izolálása volt szükséges, amely folyamatot a Zymo Research (USA) által forgalmazott „Direct-zol RNA Miniprep Kit” segítségével hajtottuk végre, a mellékelt protokoll lépései szerint haladva. Első lépésben 100 mg növényi szövet homogenizálását végeztük el: a kimért növényanyagot

folyékony nitrogénnel fagyasztottuk, majd 1 ml TRI Reagent® oldó pufferrel steril dörzsmozsárban összetörtük. A feltárt növényanyagot 30 másodpercen át 13300 rpm fordulatszámon centrifugáltuk, utána abszolút alkohollal kicsaptuk. Ezután újbóli 30 másodperces, 13300 rpm fordulatszámon történő centrifugálás, majd 400 µl mosó pufferes tisztítás következett. Ezen a ponton DNáz enzim kezelését iktattunk be az esetleges DNS maradványok eltávolítása céljából, amely során 5 µl DNáz I és 75 µl DNS emésztő puffer keverékét adtuk az elegyhez, majd 15 perces, 20 °C melletti inkubálás következett. Ezt követően 400 µl RNS előmosó pufferrel tisztítottuk és 30 másodpercig 13300 rpm-en centrifugáltuk a mintákat, majd még egyszer megismételtük ezt a folyamatot. Ezután 700 µl mosó puffer hozzáadásával, 2 perc hosszan és 13300 rpm fordulatszámon centrifugáltunk. Végezetül elegyünket 50 µl, előzetesen 65 °C-ra melegített DNáz és RNáz enzimtől mentes vízzel lemostuk, majd egy Implen NanoPhotometer 2210 géppel megmértük az RNS koncentrációkat (ng/µl). A kész mintáinkat felhasználás idejéig -80°C-os hőmérsékletre helyeztük.



7. ábra: Növényanyagunk, Implen nanofotométer és Techne PCR készülék

Az RNS izolálást követő reverz transzkripció kezelését a ThermoFisher Scientific (USA) révén összeállított „RevertAid First Strand cDNA Synthesis Kit” felhasználásával, és annak protokollját követve végeztük el. A 12 mintát a legkisebb RNS koncentrációt (289 ng/µl) alapul véve, desztillált víz hozzáadásával 11 µl-re hígítottuk, majd 0,2 ml-es PCR csövekbe hozzáadtuk a 20 µl végtérfogatú cDNS reakcióelegyhez szükséges további elemeket:

- 4 µl 5x Reaction Buffer-t (cDNS szintézis mix)
- 1 µl RevertAid M-MuLV reverz transzkriptáz enzimet (200 U/µl)
- 1 µl RiboLock Rnase Inhibitor-t (20 U/µl)
- 2 µl dNTP Mix-et (10 mM)
- 1 µl Random Hexamer primert.

A kész elegyeket Techne (USA) TC-412-es PCR készülékben elhelyezve a következőképpen hőkezeltük: 25 °C-on 5 percig, 42 °C-on 60 percig, és 70 °C-on 5 percig. Ezt követően a már cDNS-t tartalmazó mintáinkat a felhasználásig -20°C-os hőmérsékleten tároltuk.

Valós idejű, kvantitatív (RT-q) PCR kezeléssel folytattuk a vizsgálatokat, amely folyamatot az Agilent Technologies (USA) Stratagene Mx3000P QPCR készülékével végeztünk el. A génexpressziós vizsgálat során az aszkorbát-peroxidáz (APX) és glutation S-transzferáz enzim (GST) primereit használtuk, valamint kontrollként alkalmaztuk az elongációs faktor (Efl α) és aktin génspecifikus primerek szekvenciáit is. A felhasznált primer szekvenciákat a melléklet 1. táblázata tartalmazza. A reakcióhoz szükséges minták 25 μ l végtérfogattal rendelkeztek, amelyeket az alábbi módon állítottunk össze:

- 8 μ l desztillált víz
- 1,75 μ l forward és 1,75 μ l reverse primer
- 12,5 μ l SYBR Green Master Mix reagens (Applied Biosystems)
- 1 μ l Efl α , aktin, APX vagy GST primerpár.

A kész elegyeket az alábbi hőprofil szerint hőkezeltük a PCR készülékben: 95 °C-on 15 percig, majd 40 cikluson át 95 °C-on 30 másodpercig, 59 °C-on 30 másodpercig, és 72 °C-on 20 másodpercig, végül 1 cikluson keresztül 95 °C-on 60 másodpercig, 59 °C-on 30 másodpercig és 95 °C-on 30 másodpercig. A reakciót háromszori ismételten végeztük, azonos körülmények között. Az így kapott Ct értékeink alapján kiszámoltuk a relatív génexpressziót, amelyet a $\Delta\Delta C_t$ módszer segítségével végeztünk el a következő módon: meghatároztuk a háztartási és célgének átlagos Ct értékének relatív különbségét, majd a lisztharmatmentes növények delta Ct értékeit kontrollcsoportként használva kiszámítottuk a lisztharmat-fertőzött növények $2^{-\Delta\Delta C_t}$ értékű relatív génexpressziójának mértékét (Livak és Schmittgen, 2001).

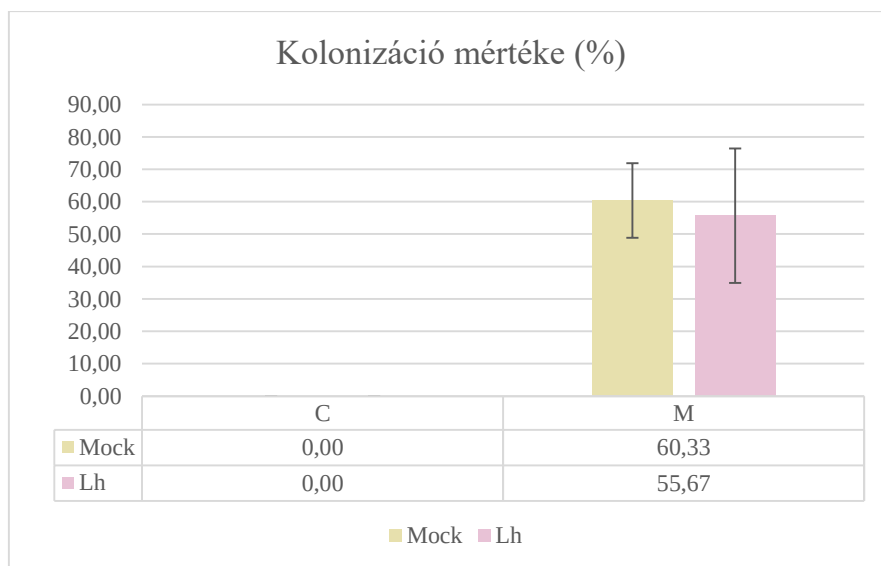
3.6. Statisztikai vizsgálatok

A morfológiai és génexpressziós mérések eredményeit összehasonlító vizsgálatok alá vetettük, amelyet R statisztikai programmal végeztünk el. A friss és száraz tömegek, magasság és konídium szám, valamint enzim génexpresszió értékeit többtényezős varianciaanalízis lefuttatásával (MANOVA) elemeztük. Szignifikáns eltérést legalább 5%-os szignifikancia szint elérése mellett jegyeztünk fel. A kezelési csoportok szignifikáns eltéréseinek szemléltetése céljából utólagos páronkénti összehasonlító vizsgálatot, Tukey-tesztet is lefuttatunk, majd kapott eredményeket azonos vagy különböző betűkkel jelöltük az ábráinkon.

4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

4.1. Morfológiai jellemzők

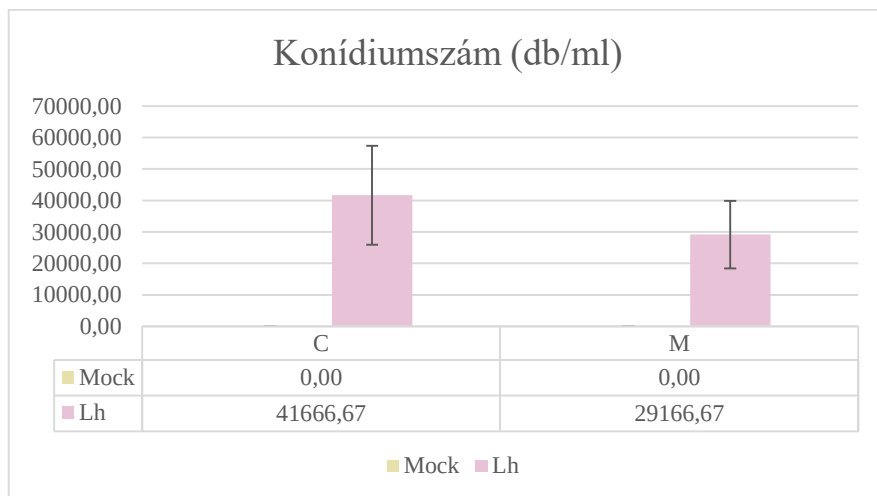
A gyökérkolonizációs százalék meghatározásakor a hőkezelt mikorrhizaképző gombákkal oltott növények mintáiban nem mutattunk ki kolonizációs értéket. Az életképes, lisztharmatmentes mikorrhiza-oltott növények átlagos kolonizációs százaléka kis mértékben magasabb volt a lisztharmat fertőzésen átesett csoport tagjainál (~60 > ~56%), ezenkívül egységesebb eredményeket is mutattak, amelyet az alacsonyabb szórás értéke igazolt (~12 < ~21%). A kolonizáció közel azonos mértéke előrevetíti: az esetleges morfológiai és génexpressziós változások hátterében nem az eltérő kolonizációs szint áll.



9. ábra: Gyökérkolonizációs szintek átlaga és szórása

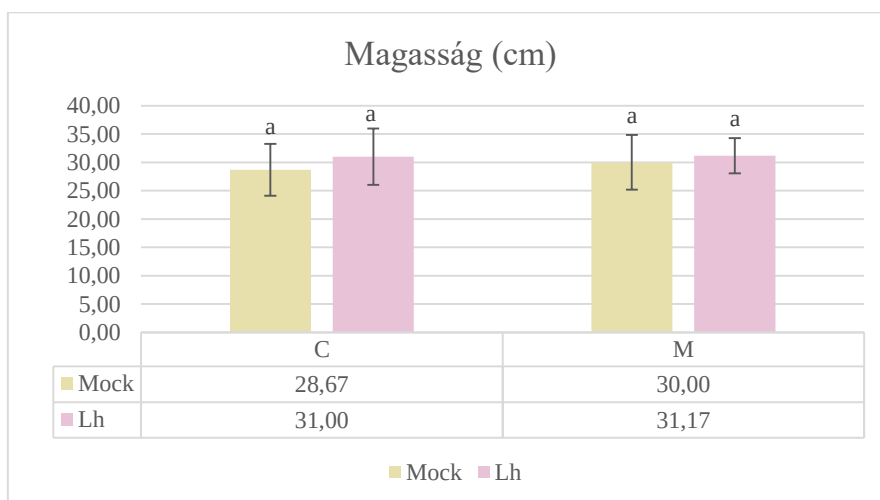
A konídiumok mennyiségének meghatározásakor a lisztharmattal nem fertőzött növények körében értelemszerűen nem mutattunk ki konídiumszám értékeket. A lisztharmatfertőzésen átesett, életképes mikorrhizaképző gombatelepektől mentes növények magasabb átlagos konídium darabszámot mutattak (~41 667 db) a mikorrhizaképző gombákkal szimbiózist fenntartó növények értékeivel szemben (~29 167 db). Az utóbbi csoport ezenfelül egységesebb eredményeket adott, a nem mikorrhizált paradicsom növények adatainak szórásértéke körül-belül másfélszer magasabb volt (~15 749 db) a mikorrhizált növények értékeivel összevetve (~10 758 db). Az eredményekből kiolvasható konídiumszám csökkenés a mikorrhizáltság lisztharmatfertőzést csökkentő képességére utalhat, azonban szignifikáns eltérést nem tudtunk igazolni a két csoport között. Eredményünk részben megfelel azon

szakirodalmi leírásnak, amely szerint egyes mikorrhizaképző gomba (*F. mosseae*) hatására nem csökkent a lisztharmat-fertőzött növények konídiumszáma (Mustafa et al., 2016).



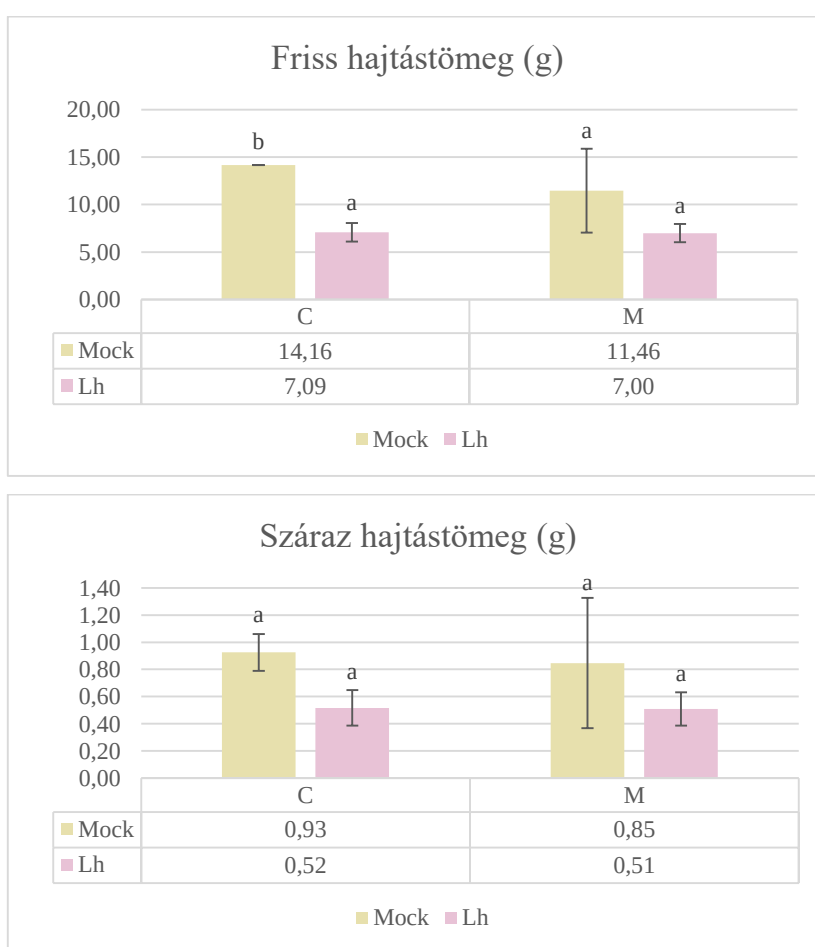
10. ábra: A konídiumok számának alakulása

A növénymagasság meghatározásakor közel homogén hosszúságú növényállományt jegyeztünk le, amely észrevételt a számadatok is igazoltak. Valamennyi növény testhossza megfelelt a 3-4 levélszintes állapot szerint elvárt növekedési magasságnak. A lisztharmattal fertőzött növények átlagosan szinte azonos magasságúak (szórás: ~4,06 cm), a nem-mikorrhizált növények valamennyivel magasabbak voltak a mikorrhizált társaiknál (szórás: ~4,71 cm), számottevő különbség azonban statisztikailag sem volt igazolható ($p = \sim 0,998$). Kísérletünk során tehát nem tudtuk bizonyítani, hogy a mikorrhiza kapcsolat hatással van a paradicsom növények magasságára, amely nem felelt meg a szakirodalmi leírásnak biotikus (Yousefi et al., 2018), és abiotikus stresszhatás esetén (Chitarra et al., 2016).



11. ábra: A növénymagasság értékeinek átlaga és szórása

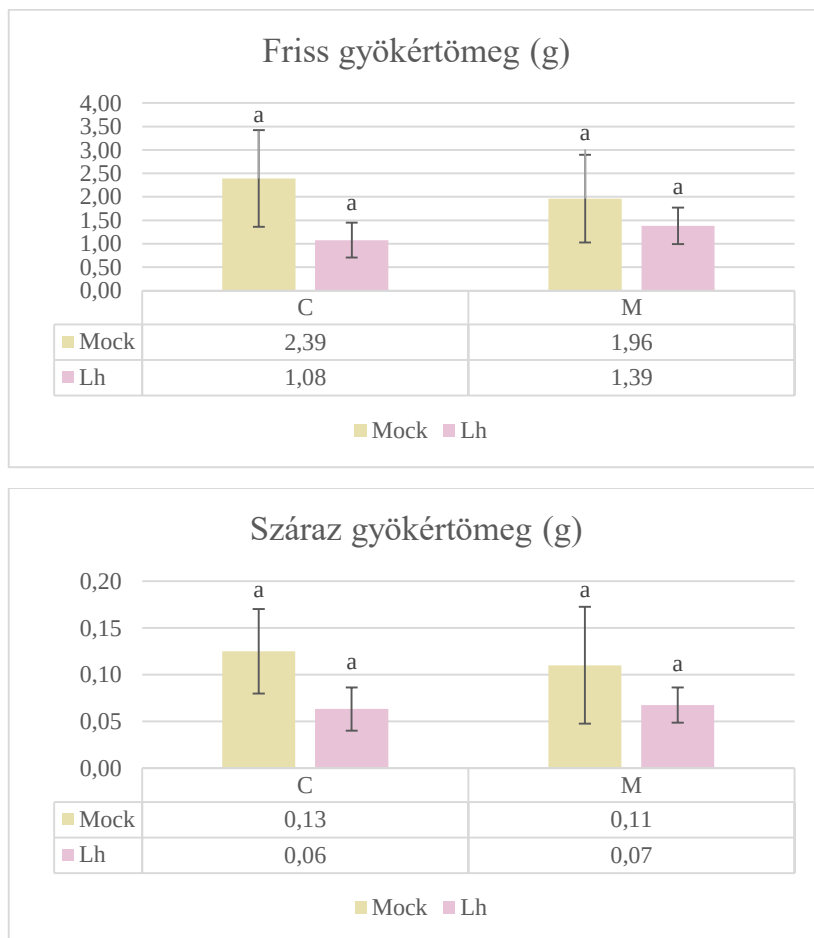
A friss tömeg értékeit tekintve a legmagasabb számot egy lisztharmatmentes, mikorrhizált növény esetében mértük (16,05 g), azonban a mikorrhizált növények csoportja a magas szórás érték (4,42 g) miatt még is alacsonyabb átlagtömeget mutatott a nem mikorrhizált növényekkel szemben (11,46 g). A nem-mikorrhizált, lisztharmat fertőzéstől mentes növények egyöntetűen magas eredményt értek el (14,16 g, szórás = 0), amely értékkel szignifikánsan is elkülönültek a lisztharmatfertőzött növényektől ($p = \sim 0,01$). Az utóbbi csoport lényegesen alacsonyabb hajtástömeg értékekkel rendelkezett ($\sim 7,1$ g). A szárítás utáni tömeg értékei arányaiban nem változtak, a nem-mikorrhizált (0,93 g) és mikorrhizált csoport (0,85 g) között viszont csökkent a különbség, ennek hatására már szignifikánsan sem sikerült kimutatnunk eltérést. A fertőzött növények közel azonos száraz tömeg értéket produkáltak ($\sim 0,5$ g).



12. és 13. ábra: A friss és száraz hajtástömeg értékei

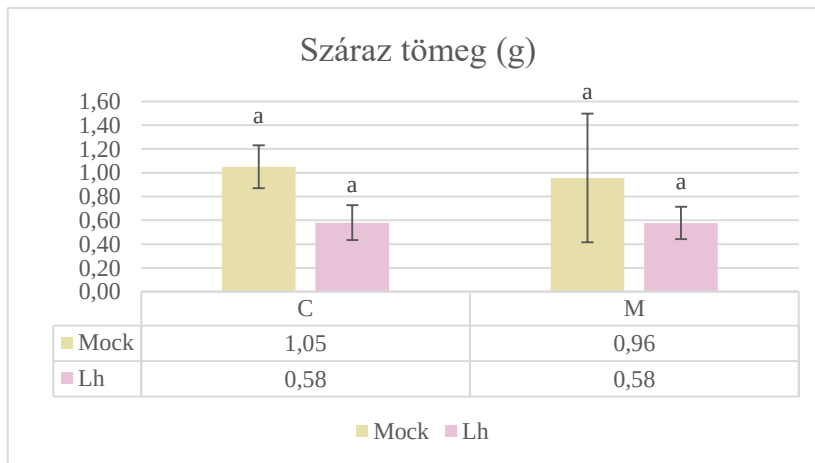
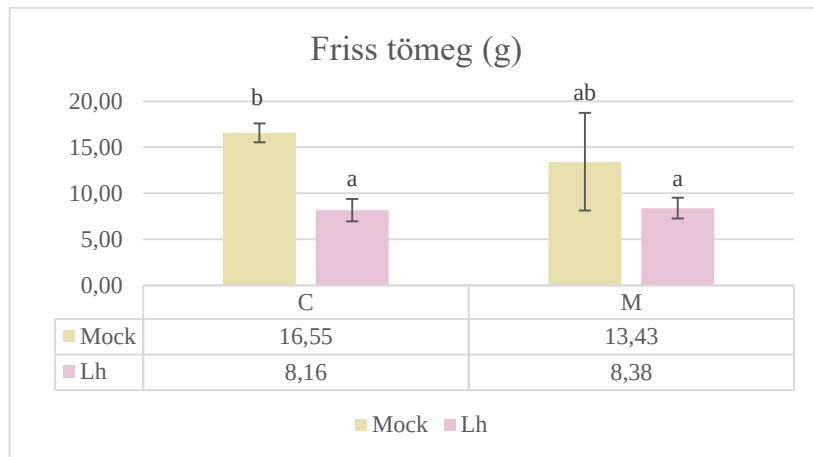
A friss gyökértömegek értékei hasonlóképpen alakultak a hajtástömegek arányaihoz: legmagasabb értéket a nem-mikorrhizált, lisztharmatmentes növénycsoport eredményei mutatták (2,39 g), a szórás értéke is azonban ebben az esetben volt a legmagasabb (1,03). A lisztharmattal fertőzött nem-mikorrhizált növények gyökértömege közel a felére csökkent (1,08 g). A mikorrhizált növények körében enyhe növekedés volt megfigyelhető (1,39 g), ezt azonban

szignifikánsan nem tudtuk igazolni ($p = \sim 0,934$). A száraz gyökértömegek egészen homogén számokat produkáltak, a friss gyökértömegek arányait megtartva.



14. és 15. ábra: A friss és száraz gyökértömeg értékei

A teljes biomassza tömeg értékeit szemrevételezve megállapíthatjuk, a friss és száraz tömeg értékekre is jellemző volt, hogy a legmagasabb értékeket mutató csoportot a nem-mikorrhizált, lisztharmatfertőzés mentes növények alkották (16,55 g). A mikorrhiza-oltott növények átlagos tömeg értékei pár grammal csökkentek (13,43 g), a lisztharmatfertőzés hatására pedig még kisebb értékeket mértünk (8,16 g). A mikorrhizált növények esetében kis mértékben magasabb volt a lisztharmatfertőzés utáni érték (8,38 g), a száraz tömeg értékei pedig mindkét esetben egyformák voltak (0,58 g). A mikorrhizált, nem fertőzött növények szórás értéke közel 5-ször akkora volt a másik három értékhez mérten. A friss tömeg értékekhez képest több, mint 80%-kal csökkentek a tömeg értékek a száradás folyamata során. Szignifikáns különbséget mutattunk ki a lisztharmat-fertőzött és lisztharmat fertőzéstől mentes növények tömegei között: $p = \sim 0,016$ ($C_{\text{MOCK}} - C_{\text{LH}}$), $p = \sim 0,011$ ($C_{\text{MOCK}} - M_{\text{LH}}$). Az eltérést Tukey-féle post hoc teszttel szemléltettük. A különbség a száraz tömeg értékeknél kiegyenlítődött, szignifikáns eltérés ott már nem volt kimutatható ($p = \sim 0,708$).



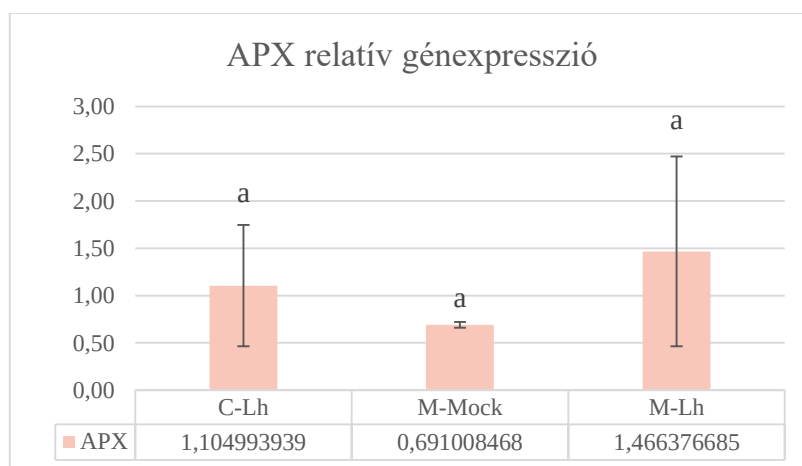
16. és 17. ábra: A teljes biomassza friss és száraz tömeg értékei

Számadatainkat összegezve megállapíthatjuk, a kísérletünk során nem tudtuk igazolni a mikorrhiza oltás vegetatív növekedésre gyakorolt jótékony hatását lisztharmat fertőzés mellett, tanulmányunk egyes biotikus stresszhatást vizsgáló szakirodalommal összeegyeztethető (Larsen és Yohalem, 2004; Kang, 2020), ugyanakkor ellentétes eredménnyel is zárult (Kumari és Prabina, 2019). Az abiotikus stresszhatásoknak kitett AM növényeket vizsgálva többnyire növekvő biomassza értékeket mértek a kutatók (Abbaspour et al., 2012; Chen et al., 2013; Beltrano et al., 2013; Hashem et. al, 2018; Leventis et al., 2021), a gyökér tömeg értékeinek esetében azonban eredményeinkhez hasonló szakirodalmat is felleltünk (Zhu et al., 2010; Maya és Matsubara, 2013).

4.2. Génexpressziós vizsgálatok

A mikorrhizaképző gombával oltott és nem mikorrhizált növényekben termelődő aszcorbát-peroxidáz enzim (APX) lisztharmat fertőzés mentes kontrollcsoporthoz mért átlagos relatív génexpressziós és szórás értékeit a 18. ábra szemlélteti. A lefuttatott többtényezős varianciaanalízis (MANOVA) során nem mutattunk ki eltérést a különböző csoportok között (p

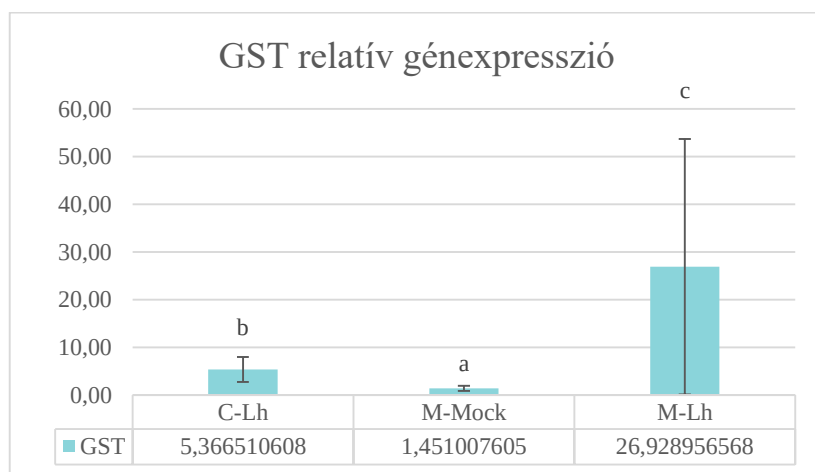
= ~0,061), a génexpresszió adatai azonban trendszerű eltéréseket mutatnak. A legalacsonyabb átlagos értéket a lizstharmentes, mikorrhizált növények, a legmagasabb értéket pedig a lizstharmentes, fertőzött mikorrhizált növények produkálták. A nem-mikorrhizált, ugyanakkor fertőzött csoport a másik két csoporttal szemben középértéket adott. A szórás értékei is hasonló módon alakultak: alacsony értékükkel (~0,031) a legegységesebb állományt az M_{MOCK} növények csoportja alkotta, közepesen homogén értékekkel a C_{LH} növények (~0,642), magas szórás eredménnyel pedig az M_{LH} állomány növényi rendelkeztek (~1,004). A lizstharmentes, mikorrhizált növények átlagosan 37,5%-kal alacsonyabb génexpressziós értéket mutattak a nem-mikorrhizált, lizstharmentes, fertőzött növények értékeihez képest, valamint a lizstharmentes, fertőzött hatására a génexpresszió 52,9%-kal fokozódott a mikorrhizált növényekben. A kapott eredmények a mikorrhiza kapcsolat általános, oxidatív stresszt csökkentő hatásával és az oxidatív stresszel szembeni hatékony védekezés kialakításában betöltött szerepével magyarázhatók.



18. ábra: Az aszkorbát-peroxidáz enzim $2^{-\Delta\Delta C_t}$ átlag és szórás értékei

A glutation S-transzferáz enzim (GST) relatív génexpressziójának vizsgálatakor az APX enzimhez hasonló arányban oszlottak el a mikorrhizált és nem mikorrhizált növények értékei, a csoportonkénti különbségeket azonban szignifikánsan is tudtuk igazolni ($p = \sim 0,014$). A 19. ábra szerint mindhárom csoport statisztikailag elkülöníthető egységet alkotott, amelyet a Tukey-teszt eredményeként különböző betűkkel jelöltünk. Az aszkorbát-peroxidáz enzim génexpressziójának átlagos értékéhez képest szembetűnő különbség a nem-mikorrhizált és lizstharmentes-mikorrhizált növények jóval alacsonyabb értéke a mikorrhizált, lizstharmentes, fertőzött növények értékével szemben, amely a szórás esetében is hasonló arányban alakult ($M_{MOCK} = \sim 0,5495$; $C_{LH} = \sim 2,6164$; $M_{LH} = \sim 26,7975$). A lizstharmentes, fertőzött következtében a mikorrhizált növények GST génexpressziója 94,6%-kal emelkedett, a nem-mikorrhizált

növények értékeivel összevetve pedig 80,1%-os különbség volt megfigyelhető. A mikorrhizált, nem fertőzött növények alacsony génexpressziós és szórás értéke az állomány stabilitását és az oxidatív stressz kisebb mértékű jelenlétét igazolja. A mikorrhizált növények lisztharmat fertőzést követő kiugró génexpressziós értéke pedig azt jelzi, a mikorrhizaképző gombák oltása növeli a glutation S-transzferáz enzim expresszálsának mértékét, így módon a növényi szervezetek számára gyors és hatásos védelmi rendszert biztosít a lisztharmat fertőzés következtében kialakuló reaktív oxigénformák okozta stressz ellen. A kedvező hatás azonban egyedenként eltérő mértékben jelentkezhet, amelyre a másik két kezelés csoporttal szembeni jóval magasabb szórásérték mutat rá. A glutation S-transzferáz és aszkorbát-peroxidáz enzimek génexpressziójának trendszerű és szignifikáns eltéréseit összevetve kijelenthetjük, a mikorrhizaképző gombákkal létesített szimbiózis segíti a gazdanövény stresszkezelését biotikus stressztényező fennállása mellett.



19. ábra: A glutation S-transzferáz enzim $2^{-\Delta\Delta C_t}$ átlag és szórás értékei

Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák a biotikus és abiotikus stresszhatások mellett lezajló génexpressziót serkentő hatását szakirodalom igazolja (Cervantes-Gámez et al., 2016). A kutatásunk során vizsgált két antioxidáns enzim génexpressziós változásait abiotikus stresszhatás mellett végzett szakirodalmi eredményekkel tudjuk összehasonlítani. Tanulmányunk eredményeinek megfelel a szakirodalom, mi szerint az APX enzim génexpressziója mikorrhiza oltás mellett nem növekedett (Pallara et al., 2013), ugyanakkor az expresszió fokozódására is volt példa (Hashem et al., 2016). Előfordult olyan eset is, amikor nem jegyezték fel növekedést egyik általunk vizsgált enzim génexpressziójakor sem (Lenoir et al., 2017), amely az APX enzim esetében igen, a GST enzim esetében viszont nem felel meg a kutatási eredményeinknek. Egyezik azonban eredményeinkkel a GST enzim expressziójának mikorrhiza oltást követő növekedését bemutató szakirodalom (Li et al., 2022).

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák számos széles körben termesztett, gazdaságilag fontos növényvel (például kukorica, búza, árpa, paprika, uborka, paradicsom) létesítenek kölcsönösen hasznos szimbiota kapcsolatot, így a mezőgazdasági termelésbe vonásuk ígéretes alternatíva lehet a növényvédőszeres és termelésnövelők alkalmazásának visszaszorítására, a hagyományos, nagyüzemi és integrált gazdálkodásban egyaránt.

Kutatási eredményeinkkel részben tudtuk igazolni a mikorrhiza oltás várt hatásait. A gyökérkolonizációs szint tekintetében nem kaptunk különbséget a lisztharmat fertőzött és egészséges növények értékei között. A vizsgált paraméterek változásait ebből adódóan nem okozhatta a kolonizáció eltérő mértéke. A lisztharmat gomba konídiumszám meghatározása során csökkenést figyeltünk meg a mikorrhizált növények konídiumszámát tekintve, statisztikailag kimutatható hatást azonban nem tudtunk igazolni. A növénymagasság értékek közel homogén eredményt mutattak. A tömegértékeket vizsgálva rendszerint enyhén magasabb értéket mértünk a nem-mikorrhizált csoportban, a lisztharmat fertőzés hatására pedig trendszerű és néhol szignifikáns csökkenést figyeltünk meg. A morfológiai változások csekély mértékét okozhatta az ideális növényházi körülmény, avagy a megfelelő hőmérséklet, víz- és tápanyag ellátottság mellett nevelt egyedek nem szorultak rá plusz tápanyag vagy víz felvételére. A génexpresszió vizsgálatakor az aszkorbát-peroxidáz esetében trendszerű, a glutation S-transzferáz enzim mérésekor pedig szignifikáns növekedést mutattak a mikorrhizált növények. A magasabb génkifejeződés a mikorrhiza kapcsolat biotikus stresszhatást mérséklő hatását igazolja. Megfigyelhető volt még a nem fertőzött növények csekély oxidatív stressz szintet jelző alacsonyabb génexpressziós értéke is, amely jelenség valószínűsíthetőleg a mikorrhiza kapcsolat általános egészségi állapotára gyakorolt pozitív hatását jelzi, amely alacsonyan tarthatja az oxidatív stressz szintjét. Emellett az is lehetséges, a glutation S-transzferáz enzim magasabb génexpressziója mellett már nem volt szükség további antioxidáns enzimek, esetünkben az aszkorbát-peroxidáz enzim expressziójának növelésére. A további ismeretek érdekében érdemes a kutatásokat folytatni eltérő (például szabadföldi) körülmények között, más növényfajokkal, többféle mikorrhizaképző gomba alkalmazásával, nagyobb ismétlésszámmal, valamint eltérő fenológiai fázisú növények más-más szerveiből vett minták és további enzimeket összehasonlító elemzések elvégzésével.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

Az arbuszkuláris mikorrhiza gombák obligát biotróf élőlények, amelyek szimbiózisban élnek számos mezőgazdasági termelésbe vont növényvel, például a paradicsommal, amely az egyik legnagyobb mértékben termesztett és fogyasztott növény világszerte. A mikorrhiza kapcsolat révén megnövekszik a gazdanövény tápanyag- és vízfelvevő képessége, cserébe a gomba értékes szerves anyagokat kap a növénytől. A kölcsönösen előnyös anyagcsere az úgynevezett arbuszkulumokon keresztül zajlik, amely képletek a mikorrhizaképző gombák növényi gyökerek sejtfalába fűződő hifaszálainak felületnövelő módosulásai. Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák a növények számára kevésbé hozzáférhető talajrészeket is elérik, az így felvett többlet tápelem pedig hozam és beltartami értékbeli növekedést eredményezhet.

A környezetszennyezés és klímaváltozás egyre növekvő mértéke szélsőséges időjárási körülményeket okoz, amely jelenségek abiotikus stresszhatást (hőmérsékleti, fény, szárazság, víz, só és nehézfém) jelentenek a növényi szervezetek számára. A növényeket továbbá biotikus stresszhatások is érhetik, azaz a kórokozók és kártevők okozta fertőzések és sérülések általi stressszel is meg kell küzdeniük. A növényi szervezetek többféleképpen alkalmazkodtak a káros behatások ellen. A stresszválasz megmutatkozhat antioxidáns molekulák és enzimek termelésével, az enzimaktivitás növekedésével, ozmoreguláns vegyületek felszabadításával, valamint a rezisztencia létrejöttét szolgáló jelző és védekező rendszerek működtetésével.

Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák növényi stresszválaszra gyakorolt hatását sok esetben tanulmányozták. Megfigyeltek például sejtfalvastagodást, magasabb ásványi anyag tartalmat, intenzívebb hajtásnövekedést, tömeggyarapodást, antioxidáns és ozmoprotektáns vegyületek felhalmozódását, alacsonyabb szövetelhalást, fertőzőttségi szint csökkenést, védekező enzimek és molekulák fokozott termelődését, valamint szabadgyökök és károsanyagok semlegesítésére alkalmas enzimek aktivitásának és expressziójának növekedését. A mikorrhiza oltás ezenfelül befolyásolni képes a védekezésért felelős szignálrendszert vezérlő génexpressziót, így módon egyfajta elő-immunizálást, mikorrhiza indukált rezisztencia kialakítását végzi. Az AM gombák jótékony hatásainak átfogóbb ismerete rendkívül hasznos lehet a természetes növényvédelem és termésnövelés eszköztárának bővítése szempontjából.

Dolgozatom célja a mikorrhiza oltás lisztharmat fertőzésen átesett paradicsom növények növekedésére, valamint az aszkorbát-peroxidáz (APX) és glutation S-transzferáz (GST) antioxidáns enzimek expresszáldásának mértékére gyakorolt hatásának elemzése. Összehasonlítottuk továbbá a növényállományok gyökérkolonizációs szintjét és a lisztharmat

gombák képezte konídiumok számát. A vizsgálatokhoz négyfajta, 6-6 egyedes állományt hoztunk létre a következő csoportok szerint: nem-mikorrhizált és nem fertőzött (C_{MOCK}), mikorrhizált és nem fertőzött (M_{MOCK}), nem-mikorrhizált és fertőzött (C_{LH}), mikorrhizált és fertőzött (M_{LH}) növények. A mikorrhiza oltást *Septoglomus constrictum* inokulumával végeztük palántaültetéskor, a lisztharmatfertőzés pedig 4 hetes korban történt. 6 hetes korban a növényházban nevelt növények 3-3 egyedéről levélmintákat gyűjtöttünk és meghatároztuk a konídiumszámot, majd 8 hetes korban felszámoltuk a maradék állományt, amikor is megmértük a növénymagasságot, friss gyökér, hajtás és teljes biomassza tömeg értékeit, valamint a gyökérkolonizációs százalékot, majd a száraz tömeg értékeit is. Ezután levélmintáinkból RNS-t izoláltunk és génexpressziós vizsgálatokat végeztünk kvantitatív real-time PCR készülékben.

Eredményeinket statisztikailag értékeltük. A gyökérkolonizációs százalék értéke az M_{LH} növények esetében nem számottevő mértékben alacsonyabb volt az M_{MOCK} növények értékénél, ezért levontuk a következtetést, mi szerint a várható értékeket nem befolyásolja majd a kolonizációs százalék. A konídium szám esetében csökkenést véltünk felfedezni az M_{LH} növények között a C_{LH} növények értékeihez mérten, statisztikailag azonban nem különült el a két csoport, így a mikorrhizált növények esetében nem tudtuk megállapítani a lisztharmat fertőzöttségi szintjének csökkenését. A növénymagasság értékei egységesek voltak. A tömeg értékek esetében kismértékben detektáltunk szignifikáns eltéréseket, amelyek aztán a szárítást követően kiegyenlítődtek. Eredményeink szerint a lisztharmat fertőzés hatására trendszerű súlycsökkenés volt megfigyelhető, a mikorrhiza oltás mellett nem gyarapodott a növények tömege. Az APX enzim génexpressziót tekintve szignifikáns eltérést nem tudtunk kimutatni, az M_{LH} növények esetében azonban trendszerű növekvést figyeltünk meg, valamint az M_{MOCK} állomány mutatta a legalacsonyabb értékeket. Hasonlóképpen alakult az arány a GST enzim kifejeződésekor is, azonban magas értékeivel már statisztikailag is elkülöníthető csoportot alkottak az állományok. A mikorrhizált növények lisztharmatfertőzését követő APX és GST enzim fokozott génexpressziója megerősíti a mikorrhiza oltás vélt oxidatív stresszt csökkentő képességét. Javasoljuk a kutatás további folytatását többféle antioxidáns enzim, különböző gombák, egyéb növényfajok és nagyobb ismétlésszám alkalmazásával, eltérő stresszhatások mellett, esetleg szabadföldi körülmények között lefolytatott kísérletekkel.

7. FELHASZNÁLT IRODALOM

- Abbaspour, H., Saeidi-Sar, S., Afshari, H., Abdel-Wahhab, M. A. (2012): Tolerance of Mycorrhiza infected Pistachio (*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions. *Journal of Plant Physiology*, 169(7), pp. 704–709. DOI: [10.1016/j.jplph.2012.01.014](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.01.014)
- Alizadeh, O. (2011): Mycorrhizal symbiosis. *Advanced Studies in Biology*, 3(6), pp. 273–281. Letöltés dátuma: 2024.03.22. Forrás: <https://www.researchgate.net/publication/216385436>
- Bago, B., Pfeffer, P. E., Shachar-Hill, Y. (2000): Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas. *Plant Physiology*, 124(3), pp. 949–958. DOI: [10.1104/pp.124.3.949](https://doi.org/10.1104/pp.124.3.949)
- Basantani, M. és Srivastava, A. (2007). Plant glutathione transferases—A decade falls short. *Canadian Journal of Botany*, 85(5), pp. 443–456. DOI: [10.1139/B07-033](https://doi.org/10.1139/B07-033)
- Begum, N., Qin, C., Ahanger, M. A., Raza, S., Khan, M. I., Ashraf, M., Ahmed, N., Zhang, L. (2019): Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 10, Paper 1068, 15 p. DOI: [10.3389/fpls.2019.01068](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01068)
- Beltrano, J., Ruscitti, M., Arango, M. C., Ronco, M. (2013): Effects of arbuscular mycorrhiza inoculation on plant growth, biological and physiological parameters and mineral nutrition in pepper grown under different salinity and p levels. *Journal of soil science and plant nutrition*, 13(1), pp. 123–141. DOI: [10.4067/S0718-95162013005000012](https://doi.org/10.4067/S0718-95162013005000012)
- Bonfante, P. és Genre, A. (2010): Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1(48), 11 p. DOI: [10.1038/ncomms1046](https://doi.org/10.1038/ncomms1046)
- Boyko, A. és Kovalchuk, I. (2008): Epigenetic control of plant stress response. *Environmental and Molecular Mutagenesis*, 49(1), pp. 61–72. DOI: [10.1002/em.20347](https://doi.org/10.1002/em.20347)
- Brundrett, M. C. (2017): Global Diversity and Importance of Mycorrhizal and Nonmycorrhizal Plants. In: Tedersoo, L. (szerk.): *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*. Cham: Springer International Publishing. pp. 533–556. DOI: [10.1007/978-3-319-56363-3_21](https://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3_21)
- Cameron, D. D., Neal, A. L., van Wees, S. C. M., Ton, J. (2013): Mycorrhiza-induced resistance: More than the sum of its parts? *Trends in Plant Science*, 18(10), pp. 539–545. DOI: [10.1016/j.tplants.2013.06.004](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.06.004)
- Cervantes-Gámez, R. G., Bueno-Ibarra, M. A., Cruz-Mendivil, A., Calderón-Vázquez, C. L., Ramírez-Douriet, C. M., Maldonado-Mendoza, I. E., Villalobos-López, M. A., Valdez-Ortíz, A., López-Meyer, M. (2016): Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis-Induced Expression Changes in *Solanum lycopersicum* Leaves Revealed by RNA-seq Analysis. *Plant Molecular Biology Reporter*, 34, pp. 89–102. DOI: [10.1007/s11105-015-0903-9](https://doi.org/10.1007/s11105-015-0903-9)
- Chauhan, S., Mahawar, S., Jain, D., Udpadhyay, S. K., Mohanty, S. R., Singh, A., Maharjan, E. (2022): Boosting Sustainable Agriculture by Arbuscular Mycorrhiza under Stress Condition: Mechanism and Future Prospective. *BioMed Research International*, 2022, Paper 5275449, 28 p. DOI: [10.1155/2022/5275449](https://doi.org/10.1155/2022/5275449)

- Chen, S., Jin, W., Liu, A., Zhang, S., Liu, D., Wang, F., Lin, X., He, C. (2013): Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) increase growth and secondary metabolism in cucumber subjected to low temperature stress. *Scientia Horticulturae*, 160, pp. 222–229. DOI: [10.1016/j.scienta.2013.05.039](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.05.039)
- Chitarra, W., Pagliarani, C., Maserti, B., Lumini, E., Siciliano, I., Cascone, P., Schubert, A., Gambino, G., Balestrini, R., Guerrieri, E. (2016): Insights on the Impact of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis on Tomato Tolerance to Water Stress. *Plant Physiology*, 171(2), pp. 1009–1023. DOI: [10.1104/pp.16.00307](https://doi.org/10.1104/pp.16.00307)
- Damaiyanti, D. R. R., Aini, N., Soelistyono, R. (2015): Effects of Arbuscular Mycorrhiza Inoculation on Growth and Yield of Tomato (*Lycopersicum Esculentum* Mill.) Under Salinity Stress. *Journal of Degraded and Mining Lands Management*, 3(1), pp. 447–452. DOI: [10.15243/jdmlm.2015.031.447](https://doi.org/10.15243/jdmlm.2015.031.447)
- Das, K. és Roychoudhury, A. (2014): Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in Environmental Science*, 2, Paper 53, 13 p. DOI: [10.3389/fenvs.2014.00053](https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053)
- Diagne, N., Ngom, M., Djighaly, P. I., Fall, D., Hoher, V., Svistoonoff, S. (2020): Roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Plant Growth and Performance: Importance in Biotic and Abiotic Stressed Regulation. *Diversity*, 12(10), 25 p. DOI: [10.3390/d12100370](https://doi.org/10.3390/d12100370)
- Dowarah, B., Gill, S. S., Agarwala, N. (2021): Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Conferring Tolerance to Biotic Stresses in Plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(4), pp. 1429–1444. DOI: [10.1007/s00344-021-10392-5](https://doi.org/10.1007/s00344-021-10392-5)
- El-Khallal, S. (2007): Induction and modulation of resistance in tomato plants against *Fusarium* wilt disease by bioagent fungi (arbuscular mycorrhiza) and/or hormonal elicitors (jasmonic acid & salicylic acid): 2-changes in the antioxidant enzymes, phenolic compounds and pathogen related-proteins. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 1(4), pp. 691–705. Letöltés dátuma: 2024.03.18. Forrás: <https://ajbasweb.com/old/ajbas/717-732.pdf>
- Evelin, H., Kapoor, R., Giri, B. (2009): Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: A review. *Annals of Botany*, 104(7), pp. 1263–1280. DOI: [10.1093/aob/mcp251](https://doi.org/10.1093/aob/mcp251)
- Fujita, M., Kusajima, M., Fukagawa, M., Okumura, Y., Nakajima, M., Akiyama, K., Asami, T., Yoneyama, K., Kato, H., Nakashita, H. (2022): Response of tomatoes primed by mycorrhizal colonization to virulent and avirulent bacterial pathogens. *Scientific Reports*, 12, Paper 4686, 12 p. DOI: [10.1038/s41598-022-08395-7](https://doi.org/10.1038/s41598-022-08395-7)
- Gaspar, T., Franck, T., Bisbis, B., Kevers, C., Jouve, L., Hausman, J. F., Dommes, J. (2002): Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation*, 37(3), pp. 263–285. DOI: [10.1023/A:1020835304842](https://doi.org/10.1023/A:1020835304842)
- Gernns, H., Alten, H., Poehling, H.-M. (2001): Arbuscular mycorrhiza increased the activity of a biotrophic leaf pathogen – is a compensation possible? *Mycorrhiza*, 11(5), pp. 237–243. DOI: [10.1007/s005720100128](https://doi.org/10.1007/s005720100128)
- Gerszberg, A., Hnatuszko-Konka, K., Kowalczyk, T., & Kononowicz, A. K. (2015): Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) in the service of biotechnology. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 120(3), pp. 881–902. DOI: [10.1007/s11240-014-0664-4](https://doi.org/10.1007/s11240-014-0664-4)

- Giovannetti, M. és Mosse, B. (1980): An Evaluation of Techniques for Measuring Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Infection in Roots. *The New Phytologist*, 84(3), pp. 489–500. Letöltés dátuma: 2024.04.02. Forrás: <https://www.jstor.org/stable/2432123>
- Glawe, D. A. (2006): Synopsis of genera of Erysiphales (powdery mildew fungi) occurring in the Pacific Northwest. *Pacific Northwest Fungi*, 1(12), pp. 1–27. DOI: [10.2509/pnwf.2006.001.012](https://doi.org/10.2509/pnwf.2006.001.012)
- Glawe, D. A. (2008): The powdery mildews: A review of the world's most familiar (yet poorly known) plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 46, pp. 27–51. DOI: [10.1146/annurev.phyto.46.081407.104740](https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.46.081407.104740)
- Gullner, G., Komives, T., Király, L. Schröder, P. (2018): Glutathione S-Transferase Enzymes in Plant-Pathogen Interactions. *Frontiers in Plant Science*, 9(12), pp. 1–19. DOI: [10.3389/fpls.2018.01836](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01836)
- Hajiboland, R., Joudmand, A., Aliasgharzad, N., Tolrá, R., Poschenrieder, C. (2019): Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate low-temperature stress and increase freezing resistance as a substitute for acclimation treatment in barley. *Crop and Pasture Science*, 70(3), pp. 218–233. DOI: [10.1071/CP18385](https://doi.org/10.1071/CP18385)
- Hart, M., Ehret, D. L., Krumbein, A., Leung, C., Murch, S., Turi, C., Franken, P. (2015): Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi improves the nutritional value of tomatoes. *Mycorrhiza*, 25(5), pp. 359–376. DOI: [10.1007/s00572-014-0617-0](https://doi.org/10.1007/s00572-014-0617-0)
- Hashem, A., Abd_Allah, E. F., Alqarawi, A. A., Al Huqail, A. A., Egamberdieva, D., Wirth, S. (2016): Alleviation of cadmium stress in *Solanum lycopersicum* L. by arbuscular mycorrhizal fungi via induction of acquired systemic tolerance. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 23(2), pp. 272–281. DOI: [10.1016/j.sjbs.2015.11.002](https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2015.11.002)
- Hashem, A., Alqarawi, A. A., Radhakrishnan, R., Al-Arjani, A.-B. F., Aldehaish, H. A., Egamberdieva, D., Abd_Allah, E. F. (2018): Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 25(6), pp. 1102–1114. DOI: [10.1016/j.sjbs.2018.03.009](https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2018.03.009)
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M. N., Wani, A. S., Pichtel, J., Ahmad, A. (2012): Role of proline under changing environments. *Plant Signaling & Behavior*, 7(11), pp. 1456–1466. DOI: [10.4161/psb.21949](https://doi.org/10.4161/psb.21949)
- Hückelhoven, R. (2005): Powdery mildew susceptibility and biotrophic infection strategies. *FEMS Microbiology Letters*, 245(1), pp. 9–17. DOI: [10.1016/j.femsle.2005.03.001](https://doi.org/10.1016/j.femsle.2005.03.001)
- Jakucs E. (2009): *A mikológia alapjai*. Budapest: Eötvös Kiadó.
- Jakucs E. és Vajna L. (2003): *Mikológia*. Budapest: Agroinform Kiadó.
- Jamiołkowska, A., Thanoon, A. H., Skwaryło, B., Patkowska, E., Mielniczuk, E. (2020): Mycorrhizal inoculation as an alternative in the ecological production of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *International Agrophys*, 34(2), pp. 253–264. DOI: [10.31545/intagr/118196](https://doi.org/10.31545/intagr/118196)
- Kang, Y. (2020): *Potential strategies for control and treatment against powdery mildew of wheat*. [MSc. szakdolgozat] University of Tasmania. DOI: [10.25959/100.00035057](https://doi.org/10.25959/100.00035057)

- Kosová, K., Vítámvás, P., Prášil, I. T., Renaut, J. (2011): Plant proteome changes under abiotic stress—Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *Journal of Proteomics*, 74(8), pp. 1301–1322. DOI: [10.1016/j.jprot.2011.02.006](https://doi.org/10.1016/j.jprot.2011.02.006)
- Kranner, I., Minibayeva, F. V., Beckett, R. P., Seal, C. E. (2010): What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *The New Phytologist*, 188(3), pp. 655–673. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2010.03461.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03461.x)
- Krüger, M., Krüger, C., Walker, C., Stockinger, H., Schüßler, A. (2012): Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from phylum to species level. *The New Phytologist*, 193(4), pp. 970–984. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2011.03962.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03962.x)
- Kumari, S. M. P. és Prabina, B. J. (2019): Protection of Tomato, *Lycopersicon esculentum* from Wilt Pathogen, *Fusarium oxysporum f.sp. Lycopersici* by Arbuscular Mycorrhizal Fungi, *Glomus sp.* *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 8(4), pp. 1368–1378. DOI: [10.20546/ijcmas.2019.804.159](https://doi.org/10.20546/ijcmas.2019.804.159)
- Lambers, H. és Oliveira, R. S. (2019): *Plant Physiological Ecology*. Cham: Springer Nature Switzerland AG. pp. 487–506. DOI: [10.1007/978-3-030-29639-1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1)
- Larsen, J. és Yohalem, D. (2004): Interactions between mycorrhiza and powdery mildew of cucumber. *Mycological Progress*, 3(2), pp. 123–128. DOI: [10.1007/s11557-006-0082-z](https://doi.org/10.1007/s11557-006-0082-z)
- Lee, C.-S., Lee, Y.-J., Jeun, Y.-C. (2005): Observations of Infection Structures on the Leaves of Cucumber Plants Pre-treated with Arbuscular Mycorrhiza *Glomus intraradices* after Challenge Inoculation with *Colletotrichum orbiculare*. *The Plant Pathology Journal*, 21(3), pp. 237–243. DOI: [10.5423/PPJ.2005.21.3.237](https://doi.org/10.5423/PPJ.2005.21.3.237)
- Lenoir, I., Fontaine, J., Tisserant, B., Laruelle, F., Lounès-Hadj Sahraoui, A. (2017): Beneficial contribution of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*, in the protection of *Medicago truncatula* roots against benzo[a]pyrene toxicity. *Mycorrhiza*, 27(5), pp. 465–476. DOI: [10.1007/s00572-017-0764-1](https://doi.org/10.1007/s00572-017-0764-1)
- Leventis, G., Tsiknia, M., Feka, M., Ladikou, E. V., Papadakis, I.E., Chatzipavlidis, I., Papadopoulou, K., Ehaliotis, C. (2021): Arbuscular mycorrhizal fungi enhance growth of tomato under normal and drought conditions, via different water regulation mechanisms. *Rizosphere*, 19, Paper 100394, 8 p. DOI: [10.1016/j.rhisph.2021.100394](https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100394)
- Lichtenthaler, H. K. (1998): The stress concept in plants: An introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 851, pp. 187–198. DOI: [10.1111/j.1749-6632.1998.tb08993.x](https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1998.tb08993.x)
- Li, H., Wang, H., Zhao, J., Zhang, L., Li, Y., Wang, H., Teng, H., Yuan, Z., & Yuan, Z. (2022): Physio-Biochemical and Transcriptomic Features of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Relieving Cadmium Stress in Wheat. *Antioxidants*, 11(12), Paper 2390, 22 p. DOI: [10.3390/antiox11122390](https://doi.org/10.3390/antiox11122390)
- Li, S. (2023): Novel insight into functions of ascorbate peroxidase in higher plants: More than a simple antioxidant enzyme. *Redox Biology*, 64(8), Paper 102789, 6 p. DOI: [10.1016/j.redox.2023.102789](https://doi.org/10.1016/j.redox.2023.102789)

- Liu, Y., Feng, X., Gao, P., Li, Y., Christensen, M. J., Duan, T. (2018): Arbuscular mycorrhiza fungi increased the susceptibility of *Astragalus adsurgens* to powdery mildew caused by *Erysiphe pisi*. *Mycology*, 9(3), pp. 223–232. DOI: [10.1080/21501203.2018.1477849](https://doi.org/10.1080/21501203.2018.1477849)
- Livak, K. J. és Schmittgen, T. D. (2001): Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method. *Methods*, 25(4), pp. 402–408. DOI: [10.1006/meth.2001.1262](https://doi.org/10.1006/meth.2001.1262)
- Loo, W. T., Chua, K.-O., Mazumdar, P., Cheng, A., Osman, N., Harikrishna, J. A. (2022): Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis: A Strategy for Mitigating the Impacts of Climate Change on Tropical Legume Crops. *Plants*, 11(21), Paper 2875, 33 p. DOI: [10.3390/plants11212875](https://doi.org/10.3390/plants11212875)
- López-Ráez, J. A., Pozo, M. J., García-Garrido, J. M. (2011): Strigolactones: A cry for help in the rhizosphere. *Botany*, 89(8), pp. 513–522. DOI: [10.1139/b11-046](https://doi.org/10.1139/b11-046)
- Mathur, S. és Jajoo, A. (2020): Arbuscular mycorrhizal fungi protects maize plants from high temperature stress by regulating photosystem II heterogeneity. *Industrial Crops and Products*, 143, Paper 111934, 5 p. DOI: [10.1016/j.indcrop.2019.111934](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111934)
- Maya, M. A. és Matsubara, Y. (2013): Influence of arbuscular mycorrhiza on the growth and antioxidative activity in cyclamen under heat stress. *Mycorrhiza*, 23(5), pp. 381–390. DOI: [10.1007/s00572-013-0477-z](https://doi.org/10.1007/s00572-013-0477-z)
- Mittler, R. (2006): Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science*, 11(1), pp. 15–19. DOI: [10.1016/j.tplants.2005.11.002](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.11.002)
- Mittler, R. (2017): ROS are good. *Trends in plant science*, 22(1), pp. 11–19. DOI: [10.1016/j.tplants.2016.08.002](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.08.002)
- Mustafa, G., Randoux, B., Tisserant, B., Fontaine, J., Magnin-Robert, M., Lounès-Hadj Sahraoui, A., Reignault, P. (2016): Phosphorus supply, arbuscular mycorrhizal fungal species, and plant genotype impact on the protective efficacy of mycorrhizal inoculation against wheat powdery mildew. *Mycorrhiza*, 26(7), pp. 685–697. DOI: [10.1007/s00572-016-0698-z](https://doi.org/10.1007/s00572-016-0698-z)
- Mustafa, G., Khong, N. G., Tisserant, B., Randoux, B., Fontaine, J., Magnin-Robert, M., Reignault, P., Sahraoui, A. L.-H. (2017): Defence mechanisms associated with mycorrhiza-induced resistance in wheat against powdery mildew. *Functional Plant Biology*, 44(4), pp. 443–454. DOI: [10.1071/FP16206](https://doi.org/10.1071/FP16206)
- Nair, A., Kolet, S. P., Thulasiram, H. V., Bhargava, S. (2015): Systemic jasmonic acid modulation in mycorrhizal tomato plants and its role in induced resistance against *Alternaria alternata*. *Plant Biology*, 17(3), pp. 625–631. DOI: doi.org/10.1111/plb.12277
- Özbucak, T., Kabul, D. (2022): Fungicide and Arbuscular Mycorrhiza Fungi Applications in Tomato. *Black Sea Journal of Agriculture*, 5(3), pp. 212–219. DOI: [10.47115/bsagriculture.1088700](https://doi.org/10.47115/bsagriculture.1088700)
- Pallara, G., Todeschini, V., Lingua, G., Camussi, A., Racchi, M. L. (2013): Transcript analysis of stress defence genes in a white poplar clone inoculated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and grown on a polluted soil. *Plant Physiology and Biochemistry*, 63, pp. 131–139. DOI: [10.1016/j.plaphy.2012.11.016](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.11.016)

- Parniske, M. (2008): Arbuscular mycorrhiza: The mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10), pp. 763–775. DOI: [10.1038/nrmicro1987](https://doi.org/10.1038/nrmicro1987)
- Peterson, R. és Massicotte, H. (2004): Exploring structural definitions of mycorrhizas, with emphasis on nutrient-exchange interfaces. *Canadian Journal of Botany*, 82, pp. 1074–1088. DOI: [10.1139/b04-071](https://doi.org/10.1139/b04-071)
- Peterson, R., Massicotte, H., Melville, L. H. (2004): *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology*, Ottawa: CABI.
- Pfeufer, E., Gauthier, N. W., Bradley, C. A. (2017): Powdery Mildew. *Plant Pathology Fact Sheet*, University of Kentucky, Paper PPFS-GEN-02, Letöltés dátuma: 2024.03.28. Forrás: <https://plantpathology.ca.uky.edu/files/ppfs-gen-02.pdf>
- Philips, M. (2017): *Mycorrhizal Planet*. White River Junction: Chelsea Green Publishing.
- Pozo, M. J., és Azcón-Aguilar, C. (2007): Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Current Opinion in Plant Biology*, 10(4), pp. 393–398. DOI: [10.1016/j.pbi.2007.05.004](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2007.05.004)
- Schubert, R., Werner, S., Cirka, H., Rödel, P., Moya, Y. T., Mock, H-P., Hutter, I., Kunze, G., Hause, B. (2020): Effects of Arbuscular Mycorrhization on Fruit Quality in Industrialized Tomato Production. In: *International Journal of Molecular Sciences*, 21(19), Paper 7029, 15 p. DOI: [10.3390/ijms21197029](https://doi.org/10.3390/ijms21197029)
- Schulze, E.-D., Beck, E., Müller-Hohenstein, K. (2005): *Plant Ecology*. Heidelberg: Springer Science & Business Media.
- Sedaghati, E., Yazdanpanah, M., Nadi, M. (2021): A review of taxonomic studies of Arbuscular Mycorrhizal fungi in Iran. *Mycologia Iranica*, 8(2), pp. 15–30. DOI: [10.22043/MI.2022.358512.1215](https://doi.org/10.22043/MI.2022.358512.1215)
- Shabala, S. (2017): *Plant Stress Physiology*. 2nd Edition. Oxfordshire: CABI.
- Shirouzu, T., Takamatsu, S., Hashimoto, A., Meeboon, J., Ohkuma, M. (2020): Phylogenetic overview of Erysiphaceae based on nrDNA and MCM7 sequences. *Mycoscience*, 61(5), pp. 249–258. DOI: [10.1016/j.myc.2020.03.006](https://doi.org/10.1016/j.myc.2020.03.006)
- Shulaev, V., Cortes, D., Miller, G., Mittler, R. (2008): Metabolomics for plant stress response. *Physiologia Plantarum*, 132(2), pp. 199–208. DOI: [10.1111/j.1399-3054.2007.01025.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01025.x)
- Smith, J. és Read, D. J. (2009): *Mycorrhizal Symbiosis (Third Edition)*. London: Academic Press, Elsevier Ltd.
- Song, Y., Chen, D., Lu, K., Sun, Z., Zeng, R. (2015): Enhanced tomato disease resistance primed by arbuscular mycorrhizal fungus. *Frontiers in Plant Science*, 6, Paper 786, 13 p. DOI: [10.3389/fpls.2015.00786](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00786)
- Song, Y. Y., Ye, M., Li, C. Y., Wang, R. L., Wei, X. C., Luo, S. M., Zeng, R. S. (2013): Priming of Anti-Herbivore Defense in Tomato by Arbuscular Mycorrhizal Fungus and Involvement of the

- Jasmonate Pathway. *Journal of Chemical Ecology*, 39(7), pp. 1036–1044. DOI: [10.1007/s10886-013-0312-1](https://doi.org/10.1007/s10886-013-0312-1)
- Stolyarchuk, I. M., Shevchenko, T. P., Polischuk, V. P., Kripka, A. V. (2009): Virus infection course in different plant species under influence of arbuscular mycorrhiza. *Microbiology*, 3(7), pp. 70–75. DOI: [10.18524/2307-4663.2009.3\(7\).103120](https://doi.org/10.18524/2307-4663.2009.3(7).103120)
- Sugiura, Y., Akiyama, R., Tanaka, S., Yano, K., Kameoka, H., Marui, S., Saito, M., Kawaguchi, M., Akiyama, K., Saito, K. (2020): Myristate can be used as a carbon and energy source for the asymbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(41), pp. 25779–25788. DOI: [10.1073/pnas.2006948117](https://doi.org/10.1073/pnas.2006948117)
- Taylor, T. N., Remy, W., Hass, H., Kerp, H. (1995): Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia*, 87(4), pp. 560–573. DOI: [10.1080/00275514.1995.12026569](https://doi.org/10.1080/00275514.1995.12026569)
- Vos, C., Schouteden, N., van Tuinen, D., Chatagnier, O., Elsen, A., De Waele, D., Panis, B., Gianinazzi-Pearson, V. (2013): Mycorrhiza-induced resistance against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* involves priming of defense gene responses in tomato. *Soil Biology and Biochemistry*, 60, pp. 45–54. DOI: [10.1016/j.soilbio.2013.01.013](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.01.013)
- Wang, B. és Qiu, Y. L. (2006): Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16(5), pp. 299–363. DOI: [10.1007/s00572-005-0033-6](https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6)
- Wang, G. M., Coleman, D. C., Freckman, D. W., Dyer, M. I., Mcnaughton, S. J., Agra, M. A., Goeschl, J. D. (1989): Carbon partitioning patterns of mycorrhizal versus non-mycorrhizal plants: Real-time dynamic measurements using ^{14}C . *The New Phytologist*, 112(4), pp. 489–493. DOI: [10.1111/j.1469-8137.1989.tb00342.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb00342.x)
- Yousefi, Z., Zanganeh, S., Riahi, H., Kaya, Y. (2018): Controlling Powdery Mildew; Use of Arbuscular Mycorrhizal Fungi as Biocontrol Agent instead of Chemical Fungicides. *Journal of Life Science and Biomedicine*, 8(5), pp. 77–83. Letöltés dátuma: 2024.03.29. Forrás: <https://jlsb.science-line.com/vol-8-no-3-may-2018.html?id=63>
- Zandalinas, S. I. és Mittler, R. (2022): Plant responses to multifactorial stress combination. *New Phytologist*, 234(4), pp. 1161–1167. DOI: [10.1111/nph.18087](https://doi.org/10.1111/nph.18087)
- Zhu, X., Song, F., Liu, F. (2017): Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Tolerance of Temperature Stress in Plants. In: Wu, Q.-S. (szerk.): *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants*, pp. 163–194. DOI: [10.1007/978-981-10-4115-0_8](https://doi.org/10.1007/978-981-10-4115-0_8)
- Zhu, X., Song, F., Xu, H. (2010): Influence of arbuscular mycorrhiza on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activity of maize plants under temperature stress. *Mycorrhiza*, 20(5), pp. 325–332. DOI: [10.1007/s00572-009-0285-7](https://doi.org/10.1007/s00572-009-0285-7)

8. MELLÉKLET

1. táblázat: A felhasznált primerek szekvenciái

		Szekvencia	Hossz
elongációs faktor (<i>Eflα</i>)	Forward	GATTGGTGGTATTGGAAGTCTGTC	130
	Reverz	AGCTTCGTGGTGCATCTC	
aktin	Forward	CTTAGCACCTTCCAGCAGAT	200
	Reverz	AAAAGAGGCTTGTACTGGAAACA	
APX	Forward	TGTGTCCGTACCTGAGGAGT	135
	Reverz	GCCCCAGAAAGTGCAACAAT	
GST	Forward	GGTGATTTTGTGATTTTGG	120
	Reverz	AGCAGAGGGCTTTTGTTCG	

9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretném megköszönni a lelkesítő közös munkát témavezetőimnek, Dr. Mayer Zoltánnak és László Líviának, akik mindvégig türelmes és segítőkész hozzáállással, valamint hasznos tanácsokkal járultak hozzá a szakdolgozatom elkészítésének folyamataihoz. Hálával tartozom továbbá Szentpéteri Viktornak és a Mikrobiológia és Alkalmazott Biotechnológia Tanszék valamennyi dolgozójának, akik kedves útmutatásukkal segítettek a munkám során

.

NYILATKOZAT

a diplomadolgozat nyilvános hozzáféréséről és eredetiségéről

A hallgató neve: Buzás Melitta
A hallgató Neptun kódja: B3LWVQ
A dolgozat címe: Arbuszkuláris mikorrhizaképző gomba hatása a paradicsom növény lisztharmat fertőzésre adott stresszválaszaira
A megjelenés éve: 2024
A konzulensek intézetének neve: NAIK - Mezőgazdasági Biotechnológiai Kutatóintézet
A konzulensek tanszékének a neve: Mikrobiológia és Alkalmazott Biotechnológia Tanszék

Kijelentem, hogy az általam benyújtott diplomadolgozat egyéni, eredeti jellegű, saját szellemi alkotásom. Azon részeket, melyeket más szerzők munkájából vettem át, egyértelműen megjelöltem, és az irodalomjegyzékben szerepeltettem.

Ha a fenti nyilatkozattal valótlan állítotam, tudomásul veszem, hogy a záróvizsga-bizottság a záróvizsgából kizár és a záróvizsgát csak új dolgozat készítése után tehetek.

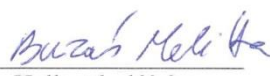
A leadott dolgozat, mely PDF dokumentum, szerkesztését nem, megtekintését és nyomtatását engedélyezem.

Tudomásul veszem, hogy az általam készített dolgozatra, mint szellemi alkotás felhasználására, hasznosítására a Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem mindenkor szellemi tulajdonkezelési szabályzatában megfogalmazottak érvényesek.

Tudomásul veszem, hogy dolgozatom elektronikus változata feltöltésre kerül a Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem könyvtári repozitori rendszerébe. Tudomásul veszem, hogy a megvédett és

- nem titkosított dolgozat a védést követően
- titkosításra engedélyezett dolgozat a benyújtásától számított 5 év eltelte után nyilvánosan elérhető és kereshető lesz az Egyetem könyvtári repozitori rendszerében.

Kelt: 2024.04.16.


Hallgató aláírása

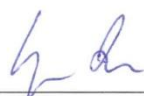
NYILATKOZAT

Buzás Melitta (hallgató Neptun azonosítója: B3LWVQ) konzulenseként nyilatkozom arról, hogy a diplomadolgozatot áttekintettem, a hallgatót az irodalmi források korrekt kezelésének követelményeiről, jogi és etikai szabályairól tájékoztattam.

A diplomadolgozatot a záróvizsgán történő védeésre javaslom / nem javaslom.

A dolgozat állam- vagy szolgálati titkot tartalmaz: igen nem

Kelt: 2024.04.16.



belső konzulens

NYILATKOZAT

Buzás Melitta (hallgató Neptun azonosítója: B3LWVQ) konzulenseként nyilatkozom arról, hogy a diplomadolgozatot áttekintettem, a hallgatót az irodalmi források korrekt kezelésének követelményeiről, jogi és etikai szabályairól tájékoztattam.

A diplomadolgozatot a záróvizsgán történő védeésre javaslom / nem javaslom.

A dolgozat állam- vagy szolgálati titkot tartalmaz: igen nem

Kelt: 2024.04.16.



belső konzulens