SZENT ISTVÁN EGYETEM

KÖRNYEZETI STRESSZTÉNYZŐKKEL SZEMBEN TOLERÁNS *PSEUDOMONAS* TÖRZSEK ÖKOFIZIOLÓGIAI SZELEKCIÓJA

Doktori értekezés

Várady György

Gödöllő

2001.

A doktori iskola

megnevezése: A környezetgazdálkodás talajtani, agrokémiai, mikrobiológiai és földművelési alapjai

vezetője: Prof. Dr. Menyhért Zoltán
az MTA doktora, egyetemi tanár
Szent István Egyetem, Környezeti és Talajgazdálkodási Intézet

A doktori alprogram

megnevezése: Mezőgazdasági-, környezeti mikrobiológia és talajbiotechnológia

vezetője: Prof. Dr. Kecskés Mihály
az MTA doktora (biol.), egyetemi tanár
MTA Környezetvédelmi Mikrobiológia Tanszéki Kutatócsoport

Tudományága: Környezettudomány

Témavezető: Prof. Dr. Kecskés Mihály
az MTA doktora (biol.), egyetemi tanár
MTA Környezetvédelmi Mikrobiológia Tanszéki Kutatócsoport

……..…….…. ……..……..

az iskolavezető jóváhagyása a témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS 5
1.1. A téma jelentősége 5
1.2. Célkitűzések 6
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS 7
2.1. A rizoszféra és a rizoszféra effektus 7
2.1.1. A magasabb rendű növények mikroorganizmusokra gyakorolt harása 8
2.1.1.1. C- és N-források kibocsátása 8
2.1.1.2. Növényi szideroforok 8
2.1.2. A talajlakó mikrobák közötti kompetíciós stratégiák 9
2.1.2.1. Gyors szaporodási képesség 9
2.1.2.2. Antibiotikus anyagok kibocsátása 9
2.1.2.3. Szideroforok termelése 9
2.1.2.4. Hormontermelő képesség 9
2.1.2.5. Abiotikus tényezőkkel szembeni tolerancia 10
2.1.3. A mikrobák hatása a gazdanövényre 10
2.1.3.1. Növényi kórokozók és kártételük 10
2.1.3.2. Hasznos mikroszervezetek és a növénynövekedés serkentése 11
2.2. A biológiai védekezés és a PGPR rizobaktériumok 13
2.2.1. Talaj és filloszféra eredetű patogénekkel szembeni védekezési lehetőségek 14
2.2.1.1. A tűzelhalás 14
2.2.1.2. A fuzariózis 15
2.2.1.3. *Pythium*os fertőzések 15
2.2.1.4. Egyéb patogének 16
2.2.2. A sziderofor-termelődés körülményei 16
2.2.2.1. A vasért való kompetíció 17
2.2.2.2. A szideroforok típusai és előfordulása 18
2.2.2.3. A talaj pH viszonyai és a vasfelvétel 20
2.2.2.4. A talajminőség és a talajtulajdonságok befolyásoló szerepe 21
2.2.2.5. A talajadalékok hatása 22
2.2.3. Az *in vitro* és *in vivo* eredmények közötti összefüggések 22
2.2.3.1. A laboratóriumi törzsszelekció fontossága 22
2.2.3.2. Törzskeverékek alkalmazásának lehetőségei 23
2.2.3.3. Az alkalmazás ideje és körülményei 24
2.3. A biológiai védekezés molekuláris mikrobiológiai szempontjai 24
2.4. A mikrobák szerepe a talajszennyeződések csökkentésében (bioremediáció) 26
3. ANYAG ÉS MÓDSZER 27
3.1. A vizsgálatok során felhasznált anyagok és mikroorganizmusok 27
3.1.1. A főbb hazai talajtípusok begyűjtése és jellemzése 27
3.1.2. Sziderofor *Pseudomonas*ok izolálása és fenntartása 28
3.1.2.1. Izolálás talajszuszpenzióból 29
3.1.2.2. Izolálás rizoszférából 29
3.1.2.3. A törzsek tárolása 29
3.1.3. Antagonista, illetve növénypatogén mikrobák 29
3.1.4. Táptalajok és kimutatási tesztek receptjei 30
3.2. Vizsgálati módszerek 32
3.2.1. Az izolált törzsek azonosítása 32
3.2.1.1. Klasszikus módszer szerint 32
3.2.1.2. BIOLOG teszt alkalmazásával 33
3.2.2. *In vitro* antagonista tesztek *Pseudomonas*okkal 33
3.2.2.1. Antagonista tesztek *Pseudomonas* törzsek között 33
3.2.2.2. Antagonista tesztek növénypatogén gombákkal szemben 34
3.2.2.3. Antagonista tesztek az *Erwinia amylovora* törzseivel szemben 34
3.2.2.4. Antagonista tesztek *Rhizobium*okkal szemben 34
3.2.3. Sziderofor-termelés kimutatása 35
3.2.3.1. Sziderofor-termelés különböző táptalajokon 35

3.2.3.2. Sziderofor-termelés vizsgálata különböző fémvegyületek jelenlétében ... 35
3.2.4. Biotikus és abiotikus tényezők hatása a *Pseudomonas*ok szaporodására ... 35
3.2.4.1. Fémvegyületek hatása folyadékkultúrában ... 35
3.2.4.2. Antibiotikum érzékenységi vizsgálatok ... 36
3.2.4.3. Hidrogén-cianid termelés, növekedés serkentés és pH tűrés kimutatása ... 36
3.2.5. *Pseudomonas*ok antibiotikum termelésének vizsgálata ... 36
3.2.5.1. GCM tápoldaton inkubálva ... 36
3.2.5.2. Antibiotikum termelést elősegítő tápoldaton inkubálva ... 38
3.2.6. *In vivo* növényoltási kísérletek *Pseudomonas*okkal ... 38
3.2.6.1. Csíranövény teszt ... 39
3.2.6.2. Tenyészedényes vizsgálatok növénypatogén gombákkal szemben ... 39
3.2.6.3. Tenyészedényes vizsgálatok *Pseudomonas*ok törzskeverékével ... 40
3.3. Matematikai analízis és értékelés ... 40
4. EREDMÉNYEK ... 41
4.1. *Pseudomonas* törzsek izolálása és faji meghatározása ... 41
4.1.1. A begyűjtött talajok jellemzése ... 41
4.1.2. A törzsek izolálása ... 41
4.1.3. A törzsek azonosítása ... 41
4.1.3.1. Klasszikus módszer szerint ... 41
4.1.3.2. BIOLOG teszt alkalmazásával ... 43
4.1.3.3. A törzsek elnevezése és faji besorolása ... 43
4.2. *In vitro* antagonista tesztek eredményei ... 45
4.2.1. Antagonista tesztek *Pseudomonas* törzsek között ... 45
4.2.2. Antagonista tesztek növénypatogén gombákkal szemben ... 46
4.2.2.1. *Pseudomonas* törzsek egyenkénti alkalmazásával ... 46
4.2.2.2. *Pseudomonas* törzsek kombinációinak alkalmazásával ... 49
4.2.3. Antagonista tesztek *Erwinia amylovora* törzsekkel szemben ... 51
4.2.4. Antagonista tesztek *Rhizobium*okkal szemben ... 53
4.3. Sziderofor-termelés kimutatása ... 54
4.3.1. Sziderofor-termelés különböző táptalajokon ... 54
4.3.2. Sziderofor-termelés vizsgálata különböző fémionok jelenlétében ... 54
4.4. Biotikus és abiotikus tényezők hatása a *Pseudomonas*ok szaporodására ... 64
4.4.1. Fémvegyületek hatása folyadékkultúrában ... 64
4.4.2. Antibiotikum érzékenységi vizsgálatok ... 65
4.4.3. Hidrogén-cianid termelés, növekedés serkentés és pH tűrés kimutatása ... 66
4.5. *Pseudomonas*ok antibiotikum termelésének vizsgálata ... 66
4.6. *In vivo* növényoltási kísérletek Pseudomonasokkal ... 69
4.6.1. Csíranövény teszt ... 69
4.6.2. Tenyészedényes vizsgálatok növénypatogén gombákkal szemben ... 70
4.6.2.1. *Pseudomonas* törzsek egyenkénti alkalmazásával ... 70
4.6.2.2. *Pseudomonas*ok kombinációinak alkalmazásával ... 72
4.7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK ... 75
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK ... 77
5.1. Következtetések ... 77
5.1.1. Az izolált *Pseudomonas* törzsek meghatározása ... 77
5.1.2. Az *in vitro* tesztek hasznosíthatósága és problematikája ... 77
5.1.3. Az antibiotikum-termelés hatása az antagonizmusra ... 81
5.1.4. Az *in vivo* tesztek hasznosíthatósága és problematikája ... 82
5.2. Javaslatok ... 83
6. ÖSSZEFOGLALÁS ... 84
SUMMARY ... i
M. MELLÉKLETEK ... ii
M.1. Irodalomjegyzék ... ii
M.2. Ábrák és táblázatok ... xvi
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS ... xl

1. BEVEZETÉS

1.1. A TÉMA JELENTŐSÉGE

Napjainkban egyre többet hallani a biológiai védekezés lehetőségéről, alkalmazhatóságáról. Ez nem véletlen, hiszen az emberiség egyre inkább észreveszi a bioszféra sebezhetőségét. Néhány évtizeddel ezelőtt még úgy tűnt, hogy a modern növényvédő szerek alkalmazásával a mezőgazdaságban felvetődő problémák mindegyikét meg lehet oldani. Azóta a szakemberek már ráébredtek arra, hogy a kémiai védekezéssel igen körültekintően kell bánni, hiszen sok esetben nagyobb károkat lehet okozni vele, mint az eredetileg fennállt. Ez részben abból adódik, hogy a védekezésre használt vegyszerek hatásmechanizmusát az esetek többségében nem ismerjük elég behatóan. Igen nagy hiányossága az ilyen kémiai szereknek az, hogy hatásuk nem eléggé specifikus, hanem gyakran igen széles spektrumú. Így a káros szervezetek elpusztítása mellett tucatnyi olyan élőlény is áldozatul eshet a beavatkozásnak, aminek jelenléte nélkül elképzelhetetlen egy stabil ökoszisztéma. Olykor az jelent megoldhatatlannak tűnő gondot, hogy hogyan juttatható egy hatóanyag egyenletesen eloszlatva és tartós hatást kifejtve például a talajba. A szintetikus vegyületek (pl. növényvédőszerek, de a festékek, mosószerek, szigetelő anyagok, stb. is) széles körű alkalmazásából eredő probléma, hogy ezek az anyagok gyakran huzamos időn keresztül fennmaradnak, és lebomlásuk során kifejezetten mérgező anyagok keletkeznek.

Az intenzív mezőgazdaság térhódításával ún. kultúrsivataggá változtattuk a korábban nagy faj és géndiverzitással rendelkező földterületeinket. A monokultúrás művelés és a részben beltenyésztéssel nemesített növények alkalmazása egyre labilisabbá teszi az ökológiai egyensúlyt. Ilyen környezetben olyan élőlények túlzott elszaporodása is jelentős károkat okozhat, melyekről korábban ezt nem is feltételezték volna.

Nem véletlen tehát, hogy a biológiai védekezéssel kapcsolatosan évről évre szakcikkek százai jelennek meg szinte kifogyhatatlan ötleteket adva a szakembereknek. Emellett egyre szélesebb körű ismeretekkel rendelkezünk a mikroorganizmusok életműködésével kapcsolatban, ami elengedhetetlen feltétele az eredményes kutatásnak és a talaj-mikroorganizmusok gyakorlati alkalmazásának.

A 18. század utolsó évtizedeiben jelentek meg az első rizoszférával foglalkozó közlemények, de védekezési célokra csak a 20. század második felétől kezdték alkalmazni a talajlakó mikroorganizmusokat. Még napjainkra sem sikerült kifejleszteni teljes mértékben megbízható védekezési eljárásokat, de a biológiai rendszerek összetettsége miatt ez nem is meglepő. Egyre több és több mikroorganizmus kerül tanulmányozásra, de még mindig igen keveset tudunk például a spórákat nem képző mikrobák kiszáradt talajokban való túléléséről, valamint a talajban élő, mesterséges körülmények között ezidáig még nem tenyészthető mikrobákról, melyek igen nagy hányadát alkothatják a talaj-mikrobiótának.

Jelenleg a kutatás egyik vonala a genetikailag módosított, az ember szempontjából nézve tökéletesített mikroorganizmusok alkalmazására irányul. Ennek azonban sok veszélye is lehet, hiszen még nem tudjuk előre kiszámítani a megkívánt hatást. A mikroorganizmusok életciklusa ugyanis nagyon rövid, ezért a genetikai információ spontán változása is meglehetősen gyors. Ismeretes, hogy plazmidok révén információk kerülhetnek át egyik szervezetből a vele rokonságban nem álló másik szervezetbe is, ami fokozza a manipulált mikroorganizmusok alkalmazásának veszélyét. Sokan megelégszenek ezért a természetben előforduló mikrobák és azok spontán mutánsainak tanulmányozásával, és ezek másodlagos anyagcseretermékeinek részletes feltárásával tökéletesítik ismereteinket. A mikroorganizmusok ökológiai niche-ének tanulmányozása felveti különféle mikrobák keverékének egyidejű alkalmazását. Amikor egy patogén faj niche-ének nagy részét átfedi egy másik, nem patogén faj niche-e, hasonló folyamat játszódik le, mint ami-

kor az emberiség élőlényfajok ezreinek életterét és tápanyagforrását szünteti meg könyörtelen pusztulásukat előidézve.

A mikrobiális ökológiai ismeretek fejlődése nagymértékben függ a talajtan és a hozzá kapcsolódó tudományágak fejlődésétől is. A talaj, mint egy komplex fizikai-kémiai-biológiai rendszer, számos feltáratlan információt rejt még magában. Ezen ismeretek részleges vagy teljes hiányában a mikroorganizmusok tanulmányozása sem lehet teljes értékű.

1.2. CÉLKITŰZÉSEK

A „Mezőgazdasági-, környezeti mikrobiológia és talajbiotechnológia" doktori program célul tűzte ki a Kárpát-medence különböző tájegységeinek főbb talajtípusaiban élő mikroba közösségek tanulmányozását. A feltáró munka ökofiziológiai csoportok vizsgálata szerint oszlott részfeladatokra. Ebben a közös munkában a fluoreszkáló *Pseudomonas*ok tanulmányozása jutott feladatomul.

A klasszikus mikrobiológiai azonosítási módszerek fáradságos és hosszadalmas útját végigjárva a modern, gyors kimutatási módszer adta lehetőségeket is alkalmaztuk, és ezek segítségével az izolált törzseink nagy részét azonosítani tudtuk.

Ezután került sor a törzsek ökofiziológiai tulajdonságainak a tesztelésére. Kezdetben *in vitro*, Petri-csészés vizsgálatokkal tártuk fel a törzseinkben különböző mértékben jelenlevő antagonista tulajdonságokat. *Pseudomonas* törzseink egymással szembeni antagonizmusát tesztelve meghatároztuk a köztük lévő kölcsönhatásokat. Beszereztük a leggyakrabban előforduló növénypatogén gombák képviselőit, és azokkal szemben is végeztünk teszteket. Próbáltuk megtalálni a legalkalmasabb tesztelési módot, hiszen a különböző módszerek igen sokszor jelentősen eltérő eredményeket hoztak.

Ezek után a legerősebb antagonizmussal rendelkező törzseket párokban illetve hármas kombinációkban teszteltük tovább. Hasonló jellegű vizsgálatokat végeztünk az *Erwinia amylovora* több törzsével szemben is.

Az antibiotikus hatás kialakításában nagy szerepet játszó szideroforok termelését kétféle táptalajon teszteltük az elmúlt évtizedben kidolgozott krómazurolos módszerrel. Hasonló módszert alkalmazva 16 fémvegyület nyolcféle koncentrációjának jelenlétében végeztünk sziderofortermelési teszteket. Meghatároztuk továbbá törzseink antibiotikum érzékenységét is.

Nagynyomású folyadékkromatográfiás vizsgálatok segítségével elemeztük a *Pseudomonas*ok által termelt, antibiotikus természetű másodlagos anyagcseretermékek jelenlétét és mennyiségét. Kimutattuk, hogy a törzseink által termelt antibiotikumszerű anyagok jelenléte és mennyisége nagymértékben függött az alkalmazott tápoldat minőségétől.

Az *in vitro* vizsgálatainkat követően törzseinket egyenként illetve kombinációkban használva tenyészedényes kísérleteket végeztünk a *Pseudomonas*oknak növénypatogén gombákkal, illetve azok törzskeverékeivel szembeni antagonista hatásának kimutatására.

Ezekkel a vizsgálati módszerekkel az volt a célunk, hogy a különböző területekről származó, különböző fajokhoz tartozó *Pseudomonas*ok ökofiziológiai jellemvonásait összehasonlíthassuk, és ezek ismeretében olyan törzseket találjunk, melyek potenciálisan felhasználhatók lehetnek egyedileg vagy kombinációikban történő növényoltásra bizonyos növénypatogén mikroorganizmusok által előidézett fertőzések visszaszorítására.

Vizsgálataink során –más szakemberek megfigyeléseit alátámasztva – sok esetben tapasztaltuk, hogy a sorozatos átoltásokkal törzseink egy részének egységessége megszűnt, mutáns telepek képződtek bennük, melyek a további tesztek során vizsgált tulajdonságaikban esetenként jelentős eltéréseket mutattak az eredeti izolátumtól.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A RIZOSZFÉRA ÉS A RIZOSZFÉRA EFFEKTUS

A rizoszféra mikrobiális ökológiáján az ott élő mikroorganizmusok egymásra és a gyökerek környezetére gyakorolt hatását értjük. Rizoszférának általában azt a talajrészt nevezzük, mely a növények gyökereivel határos és annak befolyása alatt áll (HILTNER, 1904; CURL és TRUELOVE, 1986). A rizoszférát gyakran kisebb egységekre bontják, így megkülönböztethetjük a külső ektorizoszférát és a belső endorizoszférát, ahol a gyökerek rizodermiszén a baktériumkolóniák megtelepednek (BALANDREAU és KNOWLES, 1978; DOMMERGUES, 1978; CAMPBELL és GREAVES, 1990). A gyökérfelszín és a talaj határát rizoplánnak nevezzük (CLARK, 1949). Funkcionális szempontból nehéz a rizoszférát a rizoplántól megkülönböztetni.

A rizoszféra fizikai értelemben azt a talajszférát jelenti, ahol a növények és mikroorganizmusok kölcsönhatásban állnak egymással. A kölcsönhatás felületének a kiterjedése tekintélyes méretű lehet. Becslések szerint egy kifejlett búzanövény gyökereinek teljes hossza meghaladja a 72 km-t, ami jelentős gyökérfelületet képvisel (PAVLICHENKO, 1937).

Elektron- és fénymikroszkópos megfigyelések szerint azonban a gyökérfelszínnek csak kis részét (4-10%-át) kolonizálják a mikrobák (ROVIRA, 1979). A mikroorganizmusok eloszlása nem egyenletes a gyökerek körül. A legaktívabb tevékenységet ott találták, ahol a fiatal gyökérsejtek a legtöbb szerves anyagot választották ki. Itt a baktériumok száma nagyságrendekkel nagyobb a távolabbi talajrészekben lévőhöz képest (BOWEN és ROVIRA, 1976). A néhány hétnél idősebb gyökérrészek felszínét a mikroorganizmusok már csak gyéren kolonizálják.

A rizoszféra mikrobiológiai céllal történő kutatása főleg annak felderítésére irányul, hogy a mikrobióta hogyan képes befolyásolni a növények fejlődését, és a növények hogyan hatnak a mikroorganizmusokra. A rizoszféra tanulmányozása a rendszer komplexitása miatt multidiszciplináris megközelítést igényel.

Rizoszféra effektuson a gyökerek által kiválasztott szerves anyagok következtében megélénkült mikrobiális tevékenységet értjük a gyökerek környezetében (ELLIOTT et al., 1984). A gyökérhatás a rizoplánban a legnagyobb és attól távolodva fokozatosan csökken, majd – a növény faji hovatartozásától és a talajtípustól függően – kb. 20-30 mm távolságban minimálissá válik (KATZNELSON 1946).

A rizoszféra pH viszonyai eltérnek a talaj többi részétől. Az alacsonyabb értékekért a gyökerek vasfelvételével járó H^+ és HCO_3^- ion kiválasztása, a szerves savak és aminosavak kibocsátása, valamint a gyökerek és mikroorganizmusok szén-dioxid termelése felelős (MARSCHNER, 1986).

A rizoszférában a rövid, gram-negatív pálcika alakú baktériumok dominálnak. Ezek főként *Pseudomonas*ok, *Flavobacterium*ok és *Alcaligenes*ek (ALEXANDER, 1977). A *Pseudomonas*ok nagyfokú elterjedése gyors szaporodásuknak és széleskörű tápanyag hasznosításuknak köszönhető. Generációs idejük gyors betelepedésük esetén 24 óra körül van, később 2-4 nap körül alakul (BARBER és LYNCH, 1977). Ráadásul az antagonizmusért felelős másodlagos anyagcseretermékek széles skáláját képesek előállítani, beleértve a szideroforokat, melyeket a talajban nagyszámban előforduló növénypatogén gombák szaporodásának természetes gátlószereiként tartanak számon (KLOEPPER et al., 1980b; SCHER és BAKER, 1980, 1982). Éppen ezzel hívták fel magukra a figyelmet, mint potenciális növénynövekedést szabályzó mikrobák. Természetesen más rizoszféra mikroorganizmusok hasonló szerepét sem szabad figyelmen kívül hagynunk.

A legtöbb talajban élő baktérium a talaj szilárd részecskéihez adszorbeálódik (HATTORI és HATTORI, 1976). Ezeken belül is előnyben részesítik a szerves részecskéket és a szervesanyag-agyagásvány komplexeket. HISSETT és GRAY (1976) úgy találta, hogy homokos talajban a baktériumok 64%-a a szervesanyag régióhoz kapcsolódott. A talaj pórusainak rendszere feltételezhetően nem limitáló tényező a baktériumok számára, de elektronmikroszkópos elemzések alapján kimutatták (PAUL és CLARK, 1989), hogy a talaj pórusainak csak igen kis hányadát (1%) népesítik be a baktériumok (POSTMA et al., 1988; POSTMA és VAN VEEN, 1990).

Szembetűnő jellemvonása a talajlakó baktériumoknak az, hogy többségük (gyakran 90% fölötti arányban) táptalajon mai ismereteink szerint nem szaporítható, és fénymikroszkóppal sem látható. Transzmissziós elektronmikroszkópos felvételek segítségével (BAE et al., 1972) azonban feltárható ezeknek az ún. törpe formáknak a nagy része. Ezek a mikrobák 0,3 µm-nél kisebb méretűek, és az olyan *Vibrio* sejtekhez hasonlóak, melyek a tápanyaghiány következtében fragmentálódtak (MORITA, 1988). BAKKEN és OLSEN (1989) kimutatta, hogy a 0,4µm-nél kisebb sejteknek csak a 0,2%-a, míg a 0,6µm-nél nagyobbaknak a 40%-a tenyészthető táptalajon. Ezek a törpe sejtek egy spóraszerű állapotát képezik a spóraképzésre egyébként nem képes baktériumoknak (ROSZAK és CORWELL, 1987). Ilyen állapotban a sejtek nagyon hosszú időn át életben maradhatnak minimális anyagcserét folytatva. Hasonló méretű édesvízi törpe sejteket már sikerült nagy hígítású tápoldatban (0,05 mg/l élesztőkivonat) szaporítani, ezek igen kis méretüket továbbra is megtartották (ISHIDA és KADOTA, 1981). Valószínűnek látszik, hogy hasonló hígítású tápoldatokban a talajbeli ultramikrosejtek is részben tenyészthetővé válhatnak (VAN ELSAS és OVERBEEK, 1993).

2.1.1. A magasabb rendű növények mikroorganizmusokra gyakorolt harása

A mikroorganizmusok által felhasználható növényi eredetű szerves vegyületeknek széles skálája található meg a rizoszférában. Ezeket a vegyületeket ROVIRA (1979) a következőképpen definiálta:

1. exudátumok: kis molekulatömegű vegyületek (pl. cukrok, aminosavak), melyeket az élő sejtek passzívan bocsátanak ki;
2. szekrétumok: a gyökérsejtek által aktívan kiválasztott molekulák;
3. növényi nyálka: származási helye szerint négy alapvető típusa van:
   a, a gyökérsüveg sejtek Golgi készülékeinek termékei;
   b, a gyökérsüveg és az epidermisz közötti elsődleges sejtfalak hidrolizátumai;
   c, az elsődleges falú epidermális sejtek és gyökérszőrök szekrétumai;
   d, az elhalt epidermisz sejtek mikrobiális lebontásának vegyületei;
4. mucigél: zselatinszerű anyag a gyökér felszínén, ami részben a növény, részben a mikrobák anyagcsereterméke, de kolloidális szerves vegyületeket és ásványi anyagokat is tartalmaz;
5. lizátumok: idősebb bőrszöveti sejtek termékei.

2.1.1.1. C- és N-források kibocsátása

A gyökerek által a talajba juttatott szerves szén mennyisége igen számottevő. MARTIN (1977) szerint búzánál a növény összes széntartalmának 17%-a jut ki a rizoszférába. WHIPPS és LYNCH (1983) úgy találta, hogy homokkultúrában nevelt árpánál az összes fixált CO_2 20-25%-a kerül a rizoszférába. Ezeknek a vegyületeknek döntő többsége cukor (65%), szerves savak (33%) és kis mennyiségben aminosavak (2%) (KRAFFCZYK et al., 1984). Különböző fajú és életkorú növények lényegesen eltérő mennyiségű és minőségű anyagokat választhatnak ki, de általában a fiatalabbak több nitrogéntartalmú exudátumot termelnek (HALE et al., 1978).

2.1.1.2. Növényi szideroforok

Számos növény a vashiányos talajban H^+-ionokat bocsát ki (RÖMHELD és KRAMER, 1983; RÖMHELD és mtsai., 1984). Továbbá valószínű, hogy a rizoszféra savanyodása következtében a redukáló és a kelátképző molekulák kidiffundálnak a gyökerekből (BARETT-LENNARD et al., 1983; BIENFAIT et al., 1983; OLSEN et al., 1981; RÖMHELD és MARSCHNER, 1983). Mindkét folyamat a vas oldékonyságának fokozódását eredményezi. Ráadásul a gyökerek egy nagy aktivitású vas-kelát redukáló rendszert hozhatnak létre a gyökérepidermisz sejtek plazmamembránján (BIENFAIT et al., 1983). Mivel a vasionok sokkal gyorsabban vehetők fel, mint a vizsgált vaskelátok (CHANEY et al., 1972), ezek a válaszreakciók együttesen a gyökerek nagy hatékonyságú vasfelvételét eredményezik. A pázsitfűfélék a mikroorganizmusokhoz hasonló stratégiával rendelkeznek: vas (III) kelát képző vegyületeket termelnek, így pl. vashiányos környezetben az árpa gyökerei muginein-savat (MINO et al., 1983), a zab gyökerei pedig avenic savat (FUSHIYA et al., 1980) választanak ki exudátumaikba. A növények által kibocsátott mucigeinsav vaskomplexe ki-

sebb affinitást mutat a vas irányába, mint a mikrobák által termelt szideroforok. A mucigeinsavat aktívan kibocsátó és annak vaskelátját felvevő fiatal gyökérszakasz azonban fizikailag is jól elkülönül a kissé idősebb, baktériumokkal nagyszámban betelepült gyökérrésztől, így a fitoszideroforok nemcsak a bakteriális lebontástól vannak megvédve, hanem a baktériumok által termelt pszeudobaktin és egyéb szideroforok vasért való kompetíciójának hatásától is.

2.1.2. A talajlakó mikrobák közötti kompetíciós stratégiák

A talajban élő mikroszervezetek a talaj vagy a rizoszféra felhasználható szénforrásainak szűkös volta miatt állandó versengésben állnak egymással. A mikroorganizmusok a legkülönbözőbb módszerekkel juthatnak előnyhöz más mikrobákkal szemben. Ezeknek a kompetíciós stratégiáknak a legfontosabb típusai az alábbiak:

2.1.2.1. Gyors szaporodási képesség

A növényoltások tekintetében a baktériumok közül máig is – nem véletlenül – a fluorescens *Pseudomonas*ok vannak a figyelem középpontjában. Ezt – többek között – a rugalmas anyagcseréjüknek, ami a fiatal gyökerek által kibocsátott anyagok lebontására irányul, valamint a rövid generációs idejüknek és megfelelő mobilitásuknak köszönhetik, melynek segítségével a fiatal gyökérrészek elsődleges kolonizálóinak tekinthetők.

2.1.2.2. Antibiotikus anyagok kibocsátása

A fluorescens *Pseudomonas* fajok képesek különböző, antagonista tulajdonságú másodlagos anyagcseretermékek bioszintézisére, melyek többnyire nitrogén tartalmú heterociklikus vegyületek. Ezek között vannak fenazin származékok (pyocyanin és pyrrolnitrin típusú vegyületek) és indol származékok (LEISINGER és MARGRAFF, 1966). A többi, antagonista jellegű másodlagos anyagcseretermék általában aminosav és peptid, beleértve a vas-kelát képzőket is, melyek némelyike sziderofor tulajdonságú. Bizonyos *Pseudomonas*ok szekunder metabolitjai azonban fitotoxikusak lehetnek. Néhány *Pseudomonas* képes hidrogén-cianidot termelni, más törzsek pedig a fuzárium-savat lebontani, ezáltal bizonyos patogén gombákkal szemben megfelelő védettséggel rendelkeznek. A szideroforok és az antagonista anyagcseretermékek kutatása napjainkban nagy jelentőséggel bír, mivel ezek fontos szerepet kaphatnak a növényvédelemben.

2.1.2.3. Szideroforok termelése

Jelenlegi ismereteink szerint a talajban élő mikroorganizmusok jelentős része rendelkezik a szideroforok szintézisének képességével, melynek segítségével sok esetben kompetíciós előnyhöz juthat más mikrobákkal szemben. A sziderofor-termelő *Pseudomonas*ok közé többek között az alábbi fajok tartoznak*: Pseudomonas fluorescens, P. putida, P. aeruginosa, P. chlororaphus, P. aureofaciens, P. syringae, P. fulva, P. corrugata*, etc. A fluorescens *Pseudomonas*ok általánosan előforduló élőlényei a rizoszférának és a filloszférának is. Bizonyos fajaik növényi kórokozók lehetnek (*Pseudomonas syringae*), más fajai viszont (*P. fluorescens, P. putida*) a biológiai védekezésben jelentősek. Általános jellemvonásuk, hogy sárgászöld színű, pyoverdinnek vagy pszeudobaktinnak nevezett színanyagokat termelnek, melyek ultraibolya fényben fluoreszkálnak, és egyben szideroforként viselkednek. Néhány fluoreszkáló *Pseudomonas* törzs pyochelint és szalicilsavat is termel, melyek szintén szideroforként szolgálnak.

A növényi kórokozó mikrobák esetében is fontos szerepet játszhatnak a szideroforok.

2.1.2.4. Hormontermelő képesség

A biológiai védekezésben felhasznált fluoreszkáló *Pseudomonas*ok számos törzse képes indolecetsavat (auxin) termelni. Az auxin nem vesz részt közvetlenül az antagonista hatások létrehozásában, de a gyökerek hosszanti növekedésének és a gyökérszőrök fejlődésének fokozásával segíti a növények fejlődését (LOPER és SCHROTH, 1986). RASKIN (1992) a szalicilsavat – ami a pyochelin prekurzora – szintén a növényi hormonokhoz sorolja. Antagonista hatásán kívül a növények szerzett rezisztencia rendszerének egyik kulcsvegyületeként is nagy szerepe lehet GAFFNEY et al., 1993; ARNDT et al., 1998).

2.1.2.5. Abiotikus tényezőkkel szembeni tolerancia

A talajszerkezet, a hőmérséklet, a pH, a talaj pórusainak CO_2 szintje, a nedvesség, a tápanyag és mikroelem ellátottság, valamint a talajba kerülő szennyező anyagok (xenobiotikumok, nehézfémek, stb.) egyaránt nagy hatással vannak a mikroorganizmusok élettevékenységére (BAYOUMI et al., 1995, 1995c; BIRÓ et al., 1996). A biológiai védekezés tekintetében a hőmérséklet szerepét a legegyszerűbb megvizsgálni. Ismeretes, hogy alacsony hőmérsékleten (4-10°C) a patogén mikroorganizmusok kártétele sokkal jelentősebb, mint magasabb hőmérsékleten. Ez annak tudható be, hogy hidegebb talajokban a hasznos mikrobák antagonizmusért felelős tevékenysége minimális (GLICK és BASHAN, 1997). A talajok tápanyag és mikroelem ellátottsága pedig döntően befolyásolja a talajban élő mikroba közösségek antagonizmusért felelős anyagcsere termékeinek szintézisét.

2.1.3. A mikrobák hatása a gazdanövényre

A szimbionta és szabadon élő nitrogénkötő baktériumoknak és a mikorrhiza gombáknak már régóta ismert a növények növekedésére gyakorolt pozitív hatása. A rizoszférában élő szaprofita mikroorganizmusokat – melyek egy része serkentheti a növények növekedését –sokáig károsnak gondolták a növényekre nézve, mivel azok a rizoszférában versengenek az ott jelenlevő tápelemekért, és a gyökér-exudátumokat is felhasználják (ROVIRA és DAVEY, 1974; ROVIRA et al., 1979).

Napjainkban a rizoszférában élő szaprofitonoknak esszenciális szerepet tulajdonítanak a növények nitrogén, foszfor és vas ellátásában. A gyökérexudátumok formájában kibocsátott növényi asszimilátumok egy energiában gazdag rizoszféra zónát hoznak létre, ahol a talaj szaprofita mikrobái mineralizálják a talajba jutó szerves törmelékeket, melyek így közvetlenül felvehetőkké válnak a gyökerek számára. A mikrobiális lebontás során megmaradó apró morzsák pedig segítik a talaj-aggregátumok képződését, így javítják a talajszerkezetet.

A gyökérexudátumok energiaforrást is jelentenek a mikrobiális élet számára. Az így kialakuló egyensúly biztosítja a hasznos mikrobák tevékenységét. Ezek nemcsak a növénypatogén populációk számát szorítják háttérbe, hanem azon rizoszféralakó fajokét is, melyek túlzott aktivitása és száma kedvezőtlenül befolyásolja a gyökerek fejlődését. Így a talajba kibocsátott tekintélyes mennyiségű növényi asszimilátum (BARBER és MARTIN, 1976) segítségével a növény saját maga számára alakítja ki a kedvezőbb mikrobiális környezetet.

2.1.3.1. Növényi kórokozók és kártételük

Számos szántóföldi növénynél túl rövid vetésforgó esetén terméscsökkenés figyelhető meg. Hollandiában részletesen vizsgálták az ilyen vetésforgókat (SCHIPPERS et al., 1985). Burgonyát és búzát felváltva termesztve azok terméshozama a vizsgált időszak (16 év) végéig folyamatosan csökkent. Ez egyértelműen a rossz vetésforgónak volt tulajdonítható, ami főként a burgonyát érintette. A terméscsökkenés 10% körül mozgott, ha minden negyedik, 15% körül, ha minden harmadik évben termeltek burgonyát a minden hatodik évben termelthez képest. A veszteség elérte a 20-30%-ot is, ha minden második évben vagy folyamatosan burgonyát termesztettek a minden harmadik évben vetettekhez képest. Búzánál a veszteség 9% körül volt a minden második évben vetettet összehasonlítva a harmadévenként vetettel. Folytonos búzavetés esetén (ahol a *Pseudocercosporella* ellen benomyllal védekeztek) 10%-kal maradt el a termésátlag a minden negyedik évben vetetthez képest. A talaj részletes fizikai és kémiai analízise nem adott megfelelő választ a terméscsökkenésre (SCHIPPERS et al., 1985). A burgonyaültetvényeken a fonalférgek és a növényi kórokozó gombák (mint pl. *Rhizoctonia solani*, *Streptomyces* ssp., *Verticillium dahliae*) jelenléte nem, vagy legfeljebb csak részben volt felelős a termésveszteségért (SCHIPPERS et al., 1985; SCHOLTE et al., 1985).

A terméskiesést a vetésforgó talajával végzett tenyészedényes kísérletekben a burgonyánál éppúgy megfigyelték, mint a búzánál (GEELS és SCHIPPERS, 1983b.; SCHOLTE et al., 1985). Metil-bromidos és fél órán át 55 °C-on történő talajkezelés a káros hatásokat teljesen megszüntette (SCHOLTE et al., 1985). Ebből arra következtettek, hogy a termésveszteségnek mikrobiológiai okai vannak.

Abban a talajban, ahol állandóan burgonyát termesztettek, a burgonyahajtás két hét alatt kevesebb, mint fele akkora tömegű gyökeret nevelt, mint abban a talajban, ahol minden hatodik évben

termesztettek csak burgonyát. Mindkét talaj ugyanarról a kísérleti térről származott, és tápelemekkel optimálisan el volt látva. Fénymikroszkópos vizsgálattal nem lehetett kimutatni látható nyomát mikrobiológiai behatásnak egyik gyökéren sem a kéthetes kísérlet után (BAKKER et al., 1986). Ezek a kísérletek azt sugallták, hogy eddig ismeretlen, a szokásos patogének hatásától eltérő mikrobiológiai folyamatok szignifikánsan képesek csökkenteni a gyökerek növekedését és a terméshozamot. Arra is következtetni lehetett, hogy ez a káros hatás fokozottabban jelentkezik, ha a vetésgyakoriság is nagyobb. Az eltérő termelési szokások megváltoztathatják a talaj mikrobiális egyensúlyát oly módon, hogy az kevéssé optimálissá válik a növénytermesztésre annak ellenére, hogy általános patogének nem fordulnak elő benne. Ez a vetésgyakorisággal összefüggő terméscsökkenés kapcsolatba hozható a számos növénynél megfigyelt talajuntsággal (BOUHOUT, 1979; HOESTRA, 1979; BIRÓ et al., 1998).

Azokat a rizoszféra mikroorganizmusokat, melyek túlzott elszaporodásuk esetén a gyökerek növekedését károsan befolyásolják, minor patogéneknek nevezték el (SCHIPPERS et al., 1985; SALT, 1979; SUSLOW és SCHROTH, 1982). Ennek helyessége ma már kétségbe vonható. SALT (1979) véleményével egyetértésben a minor patogének nem specializált és fakultatív kórokozók, mégis meg tudják támadni a növényi szöveteket. Habár az ilyen gyökérparaziták (minor patogének) részben felelősek lehetnek a helytelenül összeállított vetésforgókban kialakuló terméscsökkenésért, a megfigyelésekből arra lehetett következtetni, hogy az egyébként nem patogén rizoszféra baktériumok szintén számításba jöhetnek (SCHIPPERS et al., 1985; BAKKER et al., 1986). A káros hatásokért ez utóbbiak anyagcseretermékei lehetnek a felelősek (FREDERICSON és ELLIOTT, 1985). Ezek az anyagok csak bizonyos koncentrációt meghaladva válnak toxikussá vagy növekedés gátlóvá a gyökerek számára. Ez leginkább akkor következhet be, amikor az ezeket a metabolitokat lebontó mikroorganizmusok száma valamilyen oknál fogva lecsökken.

A gyakoribb vetésforgónál fellépő káros mikrobiológiai hatások a talajban felhalmozódó azonos növényfajtól származó maradványok miatt jönnek létre. Ezeken a törmelékeken évekig képesek a nemkívánatos kórokozók fennmaradni. A felhalmozódó gyökérmaradványok tartalmazhatják a gyökerek növekedésére káros anyagcseretermékek prekurzorait is.

Azok a káros rizoszféra mikroorganizmusok, melyek nem tartoznak a talajokban általában előforduló patogének közé, kevésbé ismertek. Ezek károsító hatása bizonyos mezőgazdasági tevékenységeknek (pl. nem megfelelő vetésforgó) tudható be, és jelentős terméskiesést okozhat (SCHIPPERS et al., 1985). A talajba juttatott megfelelő antagonista fluorescens *Pseudomonas* törzsek segítségével ezek a káros hatások megfékezhetőek (KLOEPPER és SCHROTH, 1981; GEELS és SCHIPPERS, 1983b; DÉFAGO et al., 1990). Szabadföldi kísérletekben jelentős termésnövekedést tapasztaltak (KLOEPPER et al., 1980a; GEELS és SCHIPPERS, 1983c; GEELS et al., 1985; PODILE et al., 1988; JOHNSON et al., 1994). Mielőtt ezek hatékony és széleskörű alkalmazására sor kerülne, számos kérdést kell még tanulmányozni a hatásmechanizmusukat illetően.

2.1.3.2. Hasznos mikroszervezetek és a növénynövekedés serkentése

A növényi növekedést serkentő *Pseudomonas*oknak számos hasznos tulajdonságát tapasztalták, így például a csíranövények kikelését és életerejét fokozzák, javítják a gyökérrendszer fejlődését és növelik a termés mennyiségét (O'SULLIVAN és O'GARA, 1992; HÖFTE et al., 1994). A növények növekedésére gyakorolt előnyös hatások nem különíthetők el egyértelműen ezeknek a *Pseudomonas*oknak a biológiai szabályozásban betöltött szerepétől. A fluoreszkáló *Pseudomonas*oknak más baktériumokkal, illetve gombákkal (beleértve a patogéneket is) szemben kifejtett antagonista képessége egyaránt köszönhető antibiotikum termelésük, sziderofor-termelésük, hidrogén-cianid termelésük, vagy nagyfokú kolonizációs képességük valamelyikének, illetve együttesének. A különböző *Pseudomonas* fajok által termelt pyoverdin típusú sziderofor okról kimutatták, hogy bizonyos talajbeli patogénekkel szemben, mint a *Fusarium oxysporum* okozta hervadással és a *Pythium* fajok által okozott palántadőléssel szemben védelmet nyújtanak (LEMANCEAU és ALABOVETTE, 1993; BUYSENS et al., 1996).

A növényi növekedést serkentő *Pseudomonas*ok (PGPP) izolálásának legelterjedtebb módja az, hogy módosított, kis vastartalmú King B táptalajról kell kiválasztani azokat a *Pseudomonas*

kolóniákat, melyek intenzíven gátolják különböző parazita és szaprofita rizoszféra baktériumok és gombák fejlődését, beleértve az *Erwinia carotovorat* is (BURR et al., 1978; GEELS és SCHIPPERS, 1983c, BIRÓ, 1988).

A növényi növekedésserkentő hatás mai ismereteink szerint részben annak tudható be, hogy a *Pseudomonas*ok hatására csökken a talajban azoknak a káros mikroorganizmusoknak a száma, amelyeket ha nagy mennyiségben juttatnak be a rizoszférába, gátolják a tesztnövények (burgonya) gyökereinek növekedését (SUSLOW és SCHROTH, 1982). Azok a *Pseudomonas* mutánsok, melyek elvesztették *in vitro* antagonista képességüket és növényi növekedést serkentő képességüket, már nem képesek befolyásolni a rizoszféra összetételét (KLOEPPER és SCHROTH, 1981).

A káros mikrobákkal szembeni antagonizmus legfontosabb mechanizmusának a szideroforok (másodlagos anyagcseretermékek) kibocsátását tekintjük, melyek erős kötődést mutatnak a Fe^{3+} ionokhoz. A környezetbe juttatott oldott vas(III)-ionok jelenléte nemcsak az *in vitro* antagonizmust szünteti meg, hanem a növényi növekedésserkentést is hatástalanítja (KLOEPPER et al., 1980a). Az ultraibolya fénynek vagy kémiai mutagéneknek kitett mutánsok (KLOEPPER és SCHROTH, 1981) vagy a transzpozon mutációt szenvedett törzsek (MARUGG et al., 1985), melyek elveszítették *in vitro* szideroforgtermelő képességüket, a növényi növekedést stimuláló képességüket is elveszítik ezáltal, bár fajtársaikkal azonos módon képesek a gyökereket kolonizálni (BAKKER és SCHIPPERS, 1987; KLOEPPER és SCHROTH, 1981). A B10 jelű, pszeudobaktint termelő sziderofor *Pseudomonas* törzs egyaránt képes King B tápközegben *in vitro,* és a talajban is antagonizmusra és növényi növekedésserkentésre. FeEDTA és Fe-pszeudobaktin talajba juttatása nem befolyásolja a növények növekedését (KLOEPPER et al., 1980a). A talajból néhány fluoreszkáló sziderofort már kimutattak (POWELL et al., 1983), de a rizoszférában pszeudobaktin termelést még közvetlenül nem állapítottak meg.

A magvak bakteriális oltásával kapcsolatos kutatások a BURR et al. (1978) által végzett növényi növekedést stimuláló *Pseudomonas*os oltások alapján terjedtek el, ami azóta számos kritikát kapott (SUSLOW, 1982; SCHROTH és HANCOCK, 1982; SCHIPPERS, 1983).

Azt, hogy a növényi növekedést serkentő *Pseudomonas*ok a gumó vagy magoltást követően valóban kolonizálják-e a gyökereket, rifampicin és naladix-sav rezisztens *in vitro* mutánsok – melyek ugyanúgy PGPR-ek – segítségével mutatták ki (GEELS és SCHIPPERS, 1983a; KLOEPPER et al.,1980c). Ezeket az oltott növényekről a tenyészidőszak végéig folyamatosan vissza lehetett izolálni, habár számuk fokozatosan csökkent (GEELS et al., 1986; KLOEPPER et al.,1980c; SCHIPPERS et al., 1987; GORLACH, 1994). Ezek körülbelüli lognormál eloszlásuktól eltekintve (LOPER et al.,1984) alig tudunk valamit az elhelyezkedésükről és eloszlásukról szántóföldi körülmények között. TROXLER munkatársaival együtt (1997) liziméteres vizsgálatokat végzett a talajba juttatott CHA0-Rif rifampicin rezisztens *Pseudomonas* törzzsel (STUTZ et al., 1986). Az őszi búzánál a vetést követő héten hozzáadott baktériumok a 276 nappal későbbi aratási időszakban a gyökerek felületén még a legtöbb esetben megtalálhatók voltak, de a rizoszférából már csak a minták 25 %-ában tudták kimutatni. A mézontófű vetését követő tavaszi búzánál is hasonló egyedszám csökkenést tapasztaltak a tenyészidő múlásával. A kukoricánál viszont egyedszám növekedést észleltek az aratást megelőző időszakban.

Szignifikáns termésnövekedést figyeltek meg a cukorrépánál, burgonyánál és más szántóföldi növényeknél a mag vagy gumóoltás következtében (BURR et al., 1978; GEELS és SCHIPPERS, 1983c; GEELS et al., 1985; KLOEPPER et al., 1980c). Számos esetben azonban nem volt szignifikáns növekedés. Ezt részben a szántóföldi kísérletek viszonylag kis számú ismétléseiben fellépő nagy termés variabilitásnak lehetett betudni. Legfőképpen az egyenlőtlen gyökér és gumó kolonizáció lehet ezért felelős a tenyészidőszak későbbi részében. A legszembetűnőbb növekedésserkentő hatást szántóföldi és tenyészedényes kísérletek esetén egyaránt jóval az érés előtt tapasztalták (BURR et al.,1978; GEELS et al., 1986; KLOEPPER et al., 1980c; KLOEPPER és SCHROTH, 1981). Azoknál a növényeknél, melyeknek relatíve rövid a tenyészideje és viszonylag gyenge a gyökérnövekedése (mint pl. a retek), jelentős termésnövekedés mutatkozott (GEELS et al., 1985; KLOEPPER és SCHROTH, 1978).

Nagy hatékonyságú bioteszt módszerek szükségesek az effektív izolátumok gyors teszteléséhez, valamint a növekedésserkentés mechanizmusának feltárásához. Gyökeres burgonyacsírák bakteriális kezelésének hatására 75%-os gyökérnövekedést tapasztaltak két hét alatt (BAKKER et al., 1986). Nyilvánvaló, hogy a gumó tartalék tápanyagainak kimerülésével fokozott mértékben van szükség a gyökerek kifejlődésére, így a bakteriális gyökérnövekedés serkentés is korábban megnyilvánul.

A bakteriális oltás nyomán kialakuló növényi növekedés serkentés mértékének bizonytalanságát az adja, hogy a különböző talajokban más és más a káros rizoszféra mikroorganizmusok száma és aktivitása. Baktériumos oltás hatására szignifikáns termésnövekedést csak akkor lehet tapasztalni, ha az adott talajban gyakran termesztettek azonos növényfajokat (BAKKER et al., 1986; GEELS és SCHIPPERS, 1983b). Burgonyahajtásoknál is csak abban az esetben tapasztaltak a kéthetes vizsgálat után szignifikáns növekedést, ha olyan talajt alkalmaztak, melyben gyakran termesztettek burgonyát. Ilyen talajban a nem oltott burgonya gyökereinek növekedésében jelentős visszamaradás mutatkozott az ugyanonnan származó, de más veteményt tartalmazó talajéhoz képest. Ez utóbbi talajnál a bakteriális oltás nemhogy serkentette, de kismértékben gátolta a burgonyahajtások gyökérképződését (BAKKER et al., 1987). A kísérletek alapján valószínűnek látszik, hogy a szelektált fluorescens *Pseudomonas*okkal végzett növényoltások azért serkentik a gyökerek fejlődését, mert háttérbe szorítják a gyakori vetésforgó során elszaporodó káros mikrobákat.

A rosszul megválasztott vetésforgónál és egyéb *Pseudomonas*os oltást alkalmazó vizsgálatoknál akkor tapasztalták a legintenzívebb hatást, amikor a talajokat frissen használták fel, vagy csak rövid ideig tárolták. Hosszú ideig tárolt vagy ugaron hagyott talajoknál a hatás csökkent vagy meg is szűnt a káros mikroflóra jelenlétének csökkenése miatt. A talajokban kialakuló káros mikroflóra – a szokásos patogénekhez hasonlóan – évről évre változó aktivitást mutat, sőt ugyanazon a szántóterületen belül is eltérések tapasztalhatók az abiotikus faktorok különbözősége miatt. Ez részben magyarázatot ad a hosszú távú vetésforgó kísérletek fluktuációjára is (SCHIPPERS et al., 1985) és arra is, hogy miért változik évről évre, valamint helyről helyre a baktériumokkal oltott növények terméshozama.

Szaprofita baktériumokkal végzett burgonyagumó kezelések bizonyítják, hogy a rizoszférában élő mikrobák kiegyenlítetlen populációi a gyökérfejlődés gátlását okozhatják (SUSLOW és SCHROTH, 1982). Az is bizonyított, hogy olyan talajnál, amelyben hat éve vagy régebben nem termeltek burgonyát, a *Pseudomonas*os oltás a gyökerek fejlődését negatívan befolyásolja, szemben a gyakran burgonyát termesztett talajokkal. Ezekből következik, hogy a nagy mennyiségben a talajba juttatott baktériumok nemkívánatos vagy gyökérnövekedést gátló hatásával is számolnunk kell.

Bár a vasért való kompetíció tűnik a káros rizoszféra-mikrobák háttérbe szorítása kulcsténye-zőjének, a *Pseudomonas*ok egyéb anyagcseretermékeit is figyelembe kell venni.

2.2. A BIOLÓGIAI VÉDEKEZÉS ÉS A PGPR RIZOBAKTÉRIUMOK

A hasznos sziderofortermelő mikroorganizmusok rizoszférába juttatásával versengés indul a vas felvételéért, ami a növények vashoz jutását és a növények fejlődésére nézve negatív hatású mikrobák élettevékenységét is befolyásolja. Ez a pozitív hatás az almamagoncok növekedésének serkentésében jelentkezett, amikor gyökereit PGPR rizobaktériumokkal oltották (BIRÓ et al., 1998; POSTA, 1988). A burgonya gyökerek pyoverdin-pszeudobaktin típusú sziderofortermelő *Pseudomonas*okkal történő oltása is általában fokozza a burgonya növekedését és a gyökereinek fejlődését (olyan esetben mindenképpen, ahol nagy gyakorisággal termesztenek az adott talajban burgonyát) (BAKKER et al., 1986; GEELS és SCHIPPERS, 1983b). Olyan talajoknál, ahol nem termesztettek korábban burgonyát, ezért a terméscsökkentő és gyökérnövekedést gátló mikrobiális aktivitás nem állt fenn, a gyökérnövekedés szignifikáns csökkenése volt megfigyelhető a bakterizációt követően (BAKKER et al., 1986). Következtetésképpen megállapíthatjuk, hogy a fluorescens, sziderofortermelő *Pseudomonas*ok növényi növekedést serkentő hatása a rizosz-

férában nagymértékben függ az *in situ* termelt szideroforok koncentrációjától és minőségétől, valamint a talajban lévő növekedést serkentő és gátló mikroorganizmusok egyensúlyi állapotától. Ezért van szükség egyre több és több információra a szideroforfortermelő mikrobák és a növényi gyökerek kapcsolatának kutatásában.

A *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* kórokozóval szemben már széles körben alkalmazzák a fluorescens *Pseudomonas*okat (KLOEPPER et al.,1980b; WONG és BAKER, 1984; COOK et al., 1995; SLININGER et al., 1996; DUFFY és WELLER, 1995, 1996; SCHMIDLI-SACHERER et al., 1997; RAAIJMAKERS et al., 1997; KIM et al., 1997; RAAIJMAKERS és WELLER, 1998). A természetes szupressziót FeEDTA talajbeli adagolásával teljes mértékben meg lehet szüntetni, ami arra utal, hogy a vasért folytatott kompetíciónak szerepe van az antagonizmusban (KLOEPPER et al.,1980b; SCHER és BAKER, 1980, 1982). Szelektált fluorescens *Pseudomonas*okkal végzett magkezelések segítségével csökkenteni tudták a *G. graminis* által okozott kárt és fokozni lehetett a gabonatermést szabadföldi kísérletekben (WELLER és COOK, 1983). Azokkal a törzsekkel, amelyek a szideroforokon kívül antibiotikumokat is termeltek, sokkal hatékonyabb volt a védekezés, mint az antibiotikumokat nem, vagy csak jelentéktelen mértékben termelőkkel. Ezek alapján kétségbe vonható, hogy kizárólag a vasért folytatott kompetíció felelős a talajbeli kórokozók természetes megfékezéséért (COLIN, 1988). A *Pseudomonas*okon kívül más mikroorganizmusok is bevonhatók a talajban élő növénypatogénekkel szemben (HORNBY, 1979). Ezek jelentősége nagymértékben függ a talaj abiotikus tényezőitől és a klimatikus tényezőktől (SEQUEIRA, 1987).

2.2.1. Talaj és filloszféra eredetű patogénekkel szembeni védekezési lehetőségek

A fluorescens *Pseudomonas*oknak igen nagy jelentőségük lehet más talajbeli patogénekkel szemben, így többek között felhasználhatók pl. a *Pythium*, a *Rhizoctonia*, az *Erwinia carotovora* és a *Fusarium oxysporum* okozta fertőzésekkel szemben is (HOWELL és STIPANOVIC, 1979, 1980; KLOEPPER, 1983; SCHER és BAKER, 1980, 1982).

A természetes vagy a genetikailag módosított mikroorganizmusok inokulumként való felhasználása ígéretesnek látszik a növénytermesztésben. Számos vad típusú mikroorganizmus is potenciálisan felhasználható a patogének elleni védekezésben, a növényi növekedés fokozásában vagy az emberi tevékenység által létrehozott mérgező vegyületek lebontásában. A vad típusú mikroorganizmusok genetikai anyagának felhasználása újabb fenotípusok kialakításához jelentős szerepet játszik abban, hogy ezek a mikroorganizmusok széles körben elterjedhessenek. Ezekkel a természetes és genetikailag módosított mikroorganizmusokkal laboratóriumokban és üvegházakban már számos sikert értek el. Ezeknek a funkcionális fenotípusoknak megbízható eredményt nyújtó szabadföldi felhasználása azonban még nem elégséges és kiszámíthatatlan (LYNCH,1990; ROVIRA et al., 1990; KENNEDY et al., 1991; KLUEPFEL, 1993).

2.2.1.1. A tűzelhalás

A tűzelhalás (*Erwinia amylovora*) a rózsafélék családjának, azon belül az almagyümölcsűek bakteriális betegsége, ami végzetes lehet az alma, körte és birs ültetvényekre, ezért nagy gazdasági jelentőséggel bír (VAN DER ZWET és KEIL, 1979; JOHNSON et al., 1993). A 18. században Észak-Amerikában jelezték először, azóta a világ legtöbb részére eljutott. Több mint 30 országban regisztrálták már előfordulását, de ezen belül akadnak fertőzésmentes területek is (THOMSON és HALE, 1987; LAROCHE et al., 1987; BERESWILL et al., 1998). Megfékezésének legfőbb stratégiája a monitoring rendszer bevezetése, a fertőzött gyümölcsfák ágainak lemetszése és elégetése, a nagymértékben károsodott fák megsemmisítése, és a baktericid hatású növényvédő szerek alkalmazása mellett az antagonista mikroorganizmusokkal történő biológiai védekezés kidolgozása.

A *Pseudomonas fluorescens* A506 törzset már széles körben használják a tűzelhalás ellen (LINDOW et al., 1996). Részben permet formájában, részben pedig inokulált pollen és a méhek segítségével juttatják a megfelelő helyre a *Pseudomonas*t (VANNESTE, 1996). Alkalmazhatják

önállóan, de eredményesebb lehet a hatása, ha sztreptomicinnel kombinálva juttatják a fertőzött növényekre (STOCKWELL et al, 1996). Az *Erwinia* a fertőzés kezdeti szakaszában a bibére kerül, és ott indul szaporodásnak, mielőtt megfertőzné a növényi szöveteket. A *Pseudomonas*os kezelésnek meg kell előznie az *Erwinia* odakerülését, ezért a permetezést, vagy az inokulált pollen méhek által történő odajuttatását már a virágzás kezdetén el kell végezni, így a fertőzés nem alakulhat ki. WILSON és LINDOW (1993) sokféle táptalajon tesztelte a *P. fluorescens* A506 törzset az *E. amylovorá*val szemben, de antagonista hatást egyetlen esetben sem észlelt. A bibére került *Pseudomonas*ok viszont csökkentették a nektártermelést, és egy vöröses pigmentet választottak ki. Valószínűsíthető, hogy a *Pseudomonas* pozitív hatását úgy fejti ki, hogy a bibében képződő fenolszármazékokat az *Erwinia* számára mérgező vegyületekké oxidálja vagy hidrolizálja. NUCLO és mtsai. (1998) a *P. fluorescens* A506 törzset a nem patogén *E. herbicola* C9-1S törzzsel együtt alkalmazva azt tapasztalták, hogy az antagonista hatás mértéke és biztonsága nagymértékben megnőtt. Ez az *E. herbicola* antibiotikum termelésének tudható be, ami a *Pseudomonas* szaporodását nem, az *E. amylovorá*ét viszont nagymértékben gátolja (WODZINSKI et al., 1994; WRIGHTS és BEER, 1996; JOHNSON és STOCKWELL, 1998).

2.2.1.2. A fuzariózis

A *Fusarium oxysporum* gyakran előforduló szaprofita mikroorganizmus a talajban. Bizonyos törzsei specifikus patogenitással rendelkeznek, és igen nagy károkat tudnak okozni a mezőgazdaságban. Egyes törzsei általános patogének, melyek csíranövény elhalást okozhatnak. A specializáltabb formák a növények szállító edénnyalábjait támadják meg. Jelenleg 80 körül lehet ismert alakjainak a száma, ami több alcsoportra osztható. A pázsitfüvek kivételével szinte minden virágos növényt megfertőzhetnek (ARMSTRONG és ARMSTRONG, 1981; Xu et al., 1988).

PARK és munkatársai (1988) azt tapasztalták, hogy nem patogén fuzáriumok és fluoreszkáló *Pseudomonas*ok együttes alkalmazása eredményes hatást hozott az uborka *F. oxysporum* kórokozójával szemben, viszont külön-külön egyik sem volt hatásos (LEEMAN et al., 1995, 1996; LEMANCEAU és ALABOUVETTE, 1991). LARKIN és FRAVEL (1998) számos *P. fluorescens* törzset alkalmazott a *F. oxysporum* elleni védekezésre, de 40-50%-nál nagyobb hatást egyetlen esetben sem észlelt, ez pedig nem elégséges a megfelelő védelemhez. *Trichoderma*, *Gliocladium* és nem patogén *Fusarium* fajokkal és ezek kombinációjával viszont meglepően jó eredményeket értek el (SIVAN és CHET, 1993; DATNOFF et al., 1995; ZHANG et al., 1996).

2.2.1.3. *Pythium*os fertőzések

A *Pythium ultimum* a peronoszpórafélék rendjébe tartozó meglehetősen polifág csoport, ami a legtöbb növényt megtámadhatja. Néhány növény (cukorrépa, uborka) csíranövény formájában rendkívül érzékeny a fertőzésre. Általában a hűvösebb éghajlatot kedveli, így a mediterrán területeken már nem fordul elő. A fiatal szövetű csíranövényeket hihetetlen gyorsasággal megtámadja, és ha ez a magvak csírázásának kezdetén történik, egyáltalán nem jutnak ki a növények a talaj felszínére. A már kibújt növények a gomba kártétele esetén összeesnek és elpusztulnak. Idősebb növényeknél más típusú fertőzést okoznak. A gyökérvégek elhalását okozva csökkentik a növények tápanyagellátását, és ennek következtében a termés mennyiségét is. KOCH (1997) *in vitro* teszteket végzett *Pseudomonas putida*, *P. chlororaphis* és *P. corrugata* törzsekkel, és mindegyiknél nagyfokú antagonista hatást észlelt a patogén gombával szemben. Tenyészedényes kísérletek eredményei azt mutatják, hogy a szabadföldi körülmények között az antagonista baktériumok kevésbé voltak hatásosak az üvegházi körülményekhez képest. MAURHOFER et al., (1995) pyoluteorin termelésre nem képes mutáns *Pseudomonas*okkal dolgoztak, és azt tapasztalták, hogy míg egyes keresztes virágúaknál lecsökkent az antagonista hatás a vad típusú törzs hatásához képest, az uborkánál ez nem volt tapasztalható. PAULITZ (1991) *Pseudomonas putida* N1R törzzsel végzett vizsgálataiból kiderül, hogy ez a törzs olyan módon képes megfékezni a *Pythium ultimum* pusztító hatását borsó csíranövényeknél, hogy lecsökkenti a kikelőben lévő mag spermoszférájában az etanol és az acetaldehid mennyiségét. Az etanol jelenléte ugyanis nagymértékben meggyorsítja a patogén kezdeti aktivitását. PAULITZ és mtsai. (1992) megfigyelték,

hogy 12°C-on nem mutatkozott antagonista hatás, ennél magasabb hőfokon viszont szignifikáns javulás következett be a túlélő növények egyedszámában. Megállapították továbbá, hogy az eredményes magkezeléshez legalább milliliterenként 10^7 baktériumsejtet tartalmazó oldat szükséges (így 10^5-10^6 sejt jut egy mag felületére), és legalább egy óra időtartamú beáztatás szükséges.

2.2.1.4. Egyéb patogének

A *Phoma medicaginis* két változata közül a var. *pinodella* a borsót és a hereféléket támadja meg, a lucernát nem. Fertőzése esetén főleg a borsó gyökerein jelentkeznek a tünetek, a levelek gyakran tünetmentesek maradnak. Általában a hűvösebb klímát kedveli, ilyen talajokban piknídiumaival és klamidospóráival éveken át fertőzőképes maradhat. Elterjedése esővízzel terjesztett spóráival és fertőzött vetőmaggal történik. CASIDA és LUKEZIC (1992) *Pseudomonas* 679-2 törzzsel paradicsom és lucerna növényeket permetezett a leveleken jelentkező tünetek enyhítése céljából. A törzs egy antagonista hatásért felelős vízoldható vegyületet termelt.

Az *Ascochyta* az aszkomicéták közé tartozó talajban élő patogén gomba. Gazdanövénye főként a borsó, melynek már palántakorban a pusztulását okozhatja, de leginkább a talaj fölötti részeket károsítja. Fertőzése már az első leveleken is elhalási foltokat produkál (RUSSELL et al., 1987). Elterjedése az esővízzel szétterjedő piknídiospórákkal vagy fertőzött vetőmaggal és növényi maradványokkal történik. A talajban szaprofita aktivitása alacsony fokú. Az ellenük *Pseudomonas*okkal történő védekezésre irodalmi adatok nem állnak rendelkezésre.

2.2.2. A sziderofor-termelődés körülményei

A mikrobiális vasfelvételért folytatott versenyre a környezeti tényezők is hatást gyakorolnak. A baktériumsejtek sziderofor szintézisét és kiválasztását – laboratóriumi körülmények között – a Fe^{3+} koncentrációja, a hőmérséklet és a pH is befolyásolja. Ha a Fe^{3+} koncentrációja 20 μM alá csökken, megkezdődik a sejtben a szideroforok bioszintézise és kiválasztása, és beindul a külső membránreceptor fehérjék termelődése is. Magas vas(III)-ion koncentrációk esetén is fellelhetők bizonyos receptorok, így pl. a Fe^{3+}-citrát transzport rendszer magasabb vas-koncentráció jelenlétében is indukálható citrát hozzáadásával (VON BRAUN, 1985).

A kiválasztott szideroforok koncentrációja elérheti a néhány mg/l szintet a tápoldatban. A sziderofor szintézis hosszú ideig fennállhat, így a sejtek stacioner fázisában is végbemegy.

37°C körül számos fluorescens *Pseudomonas* szaporodása teljesen normális, de a sziderofortermelésük és az antagonista tulajdonságaik teljes mértékben gátlás alatt vannak ezen a hőmérsékleten. Ezek a törzsek trópusi, szubtrópusi körülmények között patogénekkel szembeni védekezésre és növényi növekedés serkentésre nem használhatók. A kémhatás szintén különbözőképpen befolyásolhatja az egyes szideroforok termelődését és ezek Fe^{3+}-os és vas nélküli alakjainak stabilitását (MEYER és ABDALLAH, 1978; PHILSON és LLINAS, 1982a).

Egy baktérium vagy gomba környezetében a vasellátottság fokának meghatározására létrehoztak egy olyan genetikailag módosított *Pseudomonas* törzset, ahol a pyoverdin termelést kódoló génszakasz vas szabályozta promóterébe (vashiány esetén indukálódik és lép működésbe) beültettek egy promóter nélküli jégmag-képző aktivitással rendelkező gént (inaZ) (LOPER és LINDOW, 1994). Ezt a módosított *Pseudomonas fluorescens* törzset mezőgazdasági környezetben babnövények gyökereire inokulálva kimutatták, hogy a vashiányos állapot azonnal kialakul. Egy vagy két nap múlva azonban a vas hozzáférhetősége javulni látszott, mivel a beültetett gén aktivitása csökkenni kezdett (LOPER és HENKELS, 1997).

A legtöbbet tanulmányozott fluoreszkáló *Pseudomonas* a növényi növekedést serkentő *P. putida* WCS358 törzse. Pszeudobaktin 358 szideroforjának bioszintézisében legalább 15 gén vesz részt. Sejtjeik a vas(III)-pszeudobaktin komplexet a PupA külső membránreceptor segítségével kötik meg és veszik fel (BITTER et al., 1991). A pszeudobaktin 358 felhasználhatóságának fontosságát nagyszerűen igazolja az a tanulmány, ahol a WCS358 és a pszeudobaktin 358 termelésére képtelen WCS374 törzs kompetícióját vizsgálták. Több generáción keresztüli retektermesztés során azt tapasztalták, hogy a WCS358 szignifikáns mértékben (harmincad részére)

csökkentette a WCS374 törzs részarányát, de ez utóbbi törzsnek azon része, mely plazmidok útján megszerezte a PupA sziderofor receptor szintézisére szolgáló gént, megtartotta populációjának denzitását (RAAIJMAKERS et al., 1995). A WCS358 törzs saját szideroforjain kívül számos más *Pseudomonas* által termelt sziderofort is képes hasznosítani. Nem meglepő, hogy ennek a törzsnek a különböző szideroforok megkötéséhez többféle sziderofor receptorja van (KOSTER és mtsai., 1995). Ahhoz, hogy a PupA gén represszált állapota megszűnjön, a sejteknek vashiányos környezetben kell lenniük. A más baktériumok által termelt pszeudobaktin BN7 és a PupB sziderofor receptor szinéziséhez viszont a vashiányos állapoton kívül szükség van magukra a szideroforokra is (KOSTER et al., 1993).

2.2.2.1. A vasért való kompetíció

A rizoszférában az antagonizmus egyik legfontosabb mechanizmusa a vasfelvételért folytatott mikrobiális versengés. A vas központi jelentőséggel bír az obligát aerob és fakultatív aerob mikroszervezetek anyagcseréjében. A természetes környezetben a szabad vasionok hozzáférhetősége erősen korlátozott. Habár a vas a legtöbb talajban nagy mennyiségben jelen van, döntő többsége mégis oldhatatlan, oxidált ferri-oxi-hidroxid polimer formában található. A $Fe(OH)_3$ oldhatósági együtthatója semleges kémhatás mellett $10^{-38,7}$, ebből következően a szabad vas-ion koncentráció normális esetben igen alacsony (BIEDERMANN és SCHINDLER, 1957). Ez az érték jóval a mikroorganizmusok és növények szükséglete (10^{-8}-10^{-6}M) alatt van (GUERINOT és YI, 1994). Ezért a legtöbb talajlakó organizmus különböző stratégiákat fejlesztett ki a vas felvételéhez. A talajlakó élőlényeknek három alapvető módszere van az oldhatatlan Fe(III)-oxidok oldatba vitelére, ezek az alábbiak: protonáció, redukció és kelátképzés. A protonáció (proton kibocsátás) lényege az, hogy az egyensúlyi állandó eltolódásával a $Fe(OH)_3$ komplexek disszociációja megnő. A pH egy egységnyi csökkentése a vas(III)-ionok oldhatóságát 1000-szeresére növeli. Kelátképzésen a szideroforok kibocsátását értjük. Ezeket a kis molekulatömegű, a ferri-ionokhoz nagy affinitást mutató kelátképző vegyületeket vashiányos környezetben néhány növényfajon kívül főleg a mikroorganizmusok termelik és választják ki. Ha a vas kelátkötésbe lép, oldatban marad. A vas(III) vas(II)-vé történő redukciója a sejtmembránokhoz kötődő vas(III)-reduktáz enzimnek köszönhető, és azon alapul, hogy egy adott pH-n a kétvegyértékű vas oldékonysága lényegesen nagyobb a ferri-vasénál. (A ferro-ionok semleges kémhatáson 10^{16}-szor jobban oldódnak a ferri-ionoknál.)

A szideroforok olyan kétértékű ligandum molekulák, melyek általában az oxigénatomon keresztül kapcsolatot teremtenek a vas(III)-ion hat oktaéderes irányú kötésével. A szideroforoknak számos kétértékű ligandumos rendszere létezik: a hidroxamát és a katechol rendszerek a leggyakoribbak (NEILANDS, 1981a, 1984a; DE WEGER et al., 1988).

A hidroxamát szideroforokat, melyeknek a des-ferrikróm a prototípusa, pro- és eukarióta mikroorganizmusok és különösen a gombák termelik, a katechol típusúakat viszont csak a baktériumok (NEILANS, 1984). A fluorescens quinolin kromofor a fluorescens *Pseudomonas*ok egyik kétértékű liganduma.

A szideroforok Fe^{3+}-hoz való affinitását a kötési vagy stabilitási állandóval fejezhetjük ki (log10 KFe, pH 7) (LINDSAY, 1979). Ez egy pH függő tényező, ami nagy eltéréseket mutat a különböző szideroforok között, ezért a mikrobák vasért való küzdelmében fontos ökológiai tényező. A talajban a vasért történő versengés meghatározója a talaj pH-ja (SCHER és BAKER, 1980; LOCKWOOD és SCHIPPERS, 1984). A mikrobák saját szideroforjához specifikus külső membránfehérjéknek fontos szerepük van a vasfelvételi versenyben. Figyelemre méltó az a tény, hogy néhány mikroorganizmus csak a más mikrobák által létrehozott vas-sziderofor komplexeket tudja hasznosítani, és nem képes ezeket a szideroforokat saját maga előállítani és kiválasztani. Így pl. a gombák által termelt des-ferrikrómot a baktériumok nem tudják szintetizálni, de sok baktérium (pl. az *Eschericia coli*) mégis képes hasznosítani. Hasonló, de kevésbé kirívó eset a *Pseudomonas*oknál is előfordul. Így pl. a *P. fluorescens* egyes törzseinek szideroforját a *P. putida* egyes törzsei hasznosítani tudják, viszont fordítva nem (MARUGG et al., 1985). Még nem teljesen világos, hogy ez egy független szintézis rendszernek köszönhető, vagy ugyanazon folyamat kisebb módosulásáról van csak szó.

Geometriai és optikai izomerek, valamint különböző, a vas-kelátot a sejtekbe szállító transzfer mechanizmusok felelősek a szideroforok által végbemenő vas transzport rendszerek specifikusságáért (MONZYK és CRUMBLISS, 1983). Véleményükkel összhangban a nagy stabilitású Fe^{3+}-sziderofor komplex kialakulásása alapján nagyon valószínű, hogy a katalizált vaskibocsátó folyamatot a vas biológiai hozzáférhetősége szabályozza. Ezeknek a hidroxamát sziderofor rendszerben való jelenléte miatt feltételezhető, hogy a hidroxamin-savak szabályozzák a szideroforok vasszállítását, így egy másik, kis energiaigényű vasellátást biztosítanak a sejteknek. Azok a mikroorganizmusok, melyek rendelkeznek ezzel a gyorsabb és kevesebb energiát igénylő, a vasat a környezetből kinyerő és a sejtekbe juttató sziderofor rendszerrel, valószínűleg előnyösebb helyzetben vannak a többiekkel szemben a vas(III)-ionok felvételéért folytatott versenyben.

A talajbeli és a növények felszínén lévő mikrobiális szideroforok ökológiai jelentősége nem teljesen feltárt. A mikrobiális szideroforoknak alapvető tulajdonságukon kívül (a mikrobák maguknak termelik vasigényük fedezésére) olyan szerepet is tulajdonítanak, mint a növények vassal való ellátása, a biológiai védekezésben való részvétel, valamint más mikroorganizmusok szénforrásának biztosítása.

2.2.2.2. A szideroforok típusai és előfordulása

A fluorescens *Pseudomonas*ok két legfontosabb szideroforjának, a vízoldható pyoverdinnek és a pszeudobaktinnak a kémiai szerkezetét már régóta jól ismerjük (COLIN és MARAITE, 1987) A pszeudobaktint a növényi növekedést serkentő *P. fluorescens-putida* B10 szideroforjaként írták le, és a növények növekedését serkentő szerepet tulajdonítottak neki (KLOEPPER et al., 1980a). A pseudobaktin egy lineáris hexapeptid, ami egy N-hidroxi-ornithinből, egy hidroxiaszpartátsav hidroxi-sav származékából, valamint a fluorescens o-dihidroxi aromás csoportból (ez a quinolin biztosítja a három Fe^{3+}-kötő ligandumot) épül fel (TEINTZE és LEONG, 1981). A Fe^{3+}-kötő ligandumok és a váltakozó D és L aminosavak kombinációjának összekapcsolódása tehető felelőssé a magas log10 KFe értékért és a lebontó enzimekkel szembeni nagyfokú ellenállásáért (TEINTZE et al., 1981).

A pyoverdint először ELLIOT detektálta 1958-ban, majd MEYER és ABDALLAH (1978) mutatta ki a mikrobiális vas transzportban betöltött szerepét. PHILSON és LLINAS (1982a,b) egy olyan *P. fluorescens* izolátumból azonosította a pyoverdint, amiből MAURER és mtsai. (1968) már izolálták és részben jellemezték a ferribaktint. A pyoverdin és a ferribaktin egyaránt hordoz egy hidroxamát ligandumot (N-formil-N-hidroxi ornithin) és csak az aminosav összetételükben különböznek kissé egymástól (MAURER et al., 1968). A pyoverdinben az aminosavak közül a tirozin helyett egy fluorescens kromofor orto-hidroxi-quinolin csoport található, mely a ferribaktinhoz képest jelentősen megnöveli a Fe^{3+}-hoz való kötődés affinitását. A szerkezeti hasonlóság miatt PHILSON és LLINAS (1982b) valószínűnek tartja, hogy a ferribaktin a pyoverdin prekurzora, ami csak akkor akkumulálódik, ha a normál anyagcsere a szaporodás kései fázisában gátlást szenved. A ferribaktin vas szállítására nincs bizonyíték.

A pyoverdinnek és a pszeudobaktinnak 400 nm körül egy nagy és a hosszabb hullámhosszakon két szélesebb abszorpciós tartománya van, ami nem változik pH 3 és 10 között (PHILSON és LLINAS 1982a). A ferribaktinnak – mint más hidroxamát típusú sziderokrómnak – csak egy, nagymértékben pH függő széles fényelnyelési tartománya van. A pyoverdin és a pszeudobaktin tehát hasonló vegyület, mindkettő tartalmaz két hidroxamát és egy katekol típusú ligandumot, de a KFe értékük eltérő.

GEELS és SCHIPPERS, (1983a) vizsgálatai során minden tesztelt fluorescens *Pseudomonas* izolátum a pyoverdinhez (PHILSON és LLINAS, 1982b) és a pszeudobaktinhoz (TEINTZE et al., 1981) hasonló szerkezetű sárgászöld színű fluoreszkáló pigmentet termelt, de ez nem zárja ki másféle szideroforok jelenlétét sem ezekben a baktériumokban.

A növényi növekedést serkentő *P. putida* WCS 358 izolátum (GEELS és SCHIPPERS, 1983b) olyan sziderofor pigmentet termel, ami fluoreszcenciáját és a különböző pH-n mért abszorpciós görbéjét tekintve nagyon hasonló a pszeudobaktinhoz (B10). A növényi növekedést serkentő *P.*

fluorescens WCS 374 törzs legalább egy olyan fluorescens sziderofort termel, ami fényelnyelési spektrumát és anioncserélő oszlopon mért retenciós idejét tekintve feltételezhető, hogy a pszeudobaktinhoz hasonlít. A *P. fluorescens* WCS 374 törzs tartalmaz egy olyan nem fluoreszkáló sziderofort, melynek a Fe^{3+}-hoz való kötődési affinitása hasonló a fluoreszkáló szideroforokéhoz. Számos nem fluoreszkáló, vaskötésre nem képes mutánsát vizsgálták az egyébként növényi növekedést serkentő, más mikrobákkal szemben antagonista *Pseudomonas*oknak, de ezek nem rendelkeztek az imént említett tulajdonságokkal (KLOEPPER és SCHROTH, 1981, MARUGG et al., 1985, BAKKER et al., 1986).

Sok olyan mikroba létezik, amely önmagában nem termel szideroforokat, de sziderofor-specifikus vasfelvételi rendszerükkel képesek a ferrisziderofor komplexeket sejtjeikbe juttatni. Azok a mikroorganizmusok, melyek a redukciós stratégiát használják vasfelvételükhöz, képesek arra, hogy a fitoszideroforokat, mint a saját Fe(III)-kelát-reduktáz rendszerük szubsztrátjait hasznosítsák. Izotóposan jelölt Fe(III)-mucigeinsav alkalmazásával kimutatták, hogy a *Pseudomonas putida* bizonyos törzsei vashiányos környezetben fel tudják venni a vasat ebből a vegyületből. A vizsgálatok alapján valószínűsíthető, hogy az ilyen típusú vasfelvétel indirekt módon, ligandumcserével történik. Ugyanis ha Fe(III)-mucigeinsav komplexét keverték össze szabad pszeudobaktinnal, a gyors ligandumcsere miatt a Fe(III)-mucigeinsav fél életideje csak két óra volt. Fordított esetben, ha szabad mucigeinsav ekvimoláris mennyiségét keverték össze vaskelát kötésben levő pszeudobaktinnal, változás nem történt. Ezek alapján megállapítható, hogy a növények által kibocsátott mucigeinsav vaskomplexe kisebb affinitást mutat a vas irányába, mint a mikrobák által termelt szideroforok.

A vas-növény-mikroba interakcióban leginkább tanulmányozott növényi kórokozó az *Erwinia chrysanthemi*, mely számos növény lágyrothadását idézheti elő (EXPERT és mtsai., 1996). Az *Erwinia chrysanthemi* a gazdanövények sejtközötti járatait kolonizálja, és az általa kibocsátott pektinbontó enzimekkel feloldja a növényi sejtfalakat (BARRAS et al., 1994). Vashiányos körülmények között nevelve kétféle sziderofor szintézisét figyelték meg: a chrysobaktint és az achromobaktint (PERSMARK et al., 1989; MAHÉ et al., 1995). A chrysobaktin katekol típusú vegyület, szintézisét a vashiányos állapot indukálja (SAUVAGE et al., 1996). Ennek a sziderofornak nagy szerepe van a patogenitásban, hiányában a kórokozó csak lokális tüneteket képes kialakítani a gazdanövényeken (ENARD és mtsai., 1988). Az achromobaktin olyankor is szintetizálódik, amikor a chrysobaktin szintézis teljes gátlás alatt van, szerepéről azonban meglehetősen keveset tudunk.

Kérdéses, hogy a mikrobiális szideroforok interferálnak-e a növények vasigényével. Bizonyítékok vannak arra, hogy a hidroxamát típusú szideroforok (HS), mint a desferrioxamin B, desferrikróm, desferrikróm C, desferrikróm A és a *Boletus* fajok hidroxamát típusú szideroforjai vasforrásul szolgálhatnak a magasabbrendű növények (pl. a paradicsom) számára (ORLANDO és NEILANDS, 1982; POWELL és SZANISZLÓ, 1982; STUTZ, 1964).

Számos irodalmi adat vonatkozik arra, hogy a rhizobiumok is képesek szideroforokat termelni (GUERINOT, 1991). Ez a sziderofor-termelés általában törzsspecifikus. Ezidáig nem találtak a rhizobiumokra speciálisan jellemző szideroforokat. A *Rhizobium meliloti* DM4 törzse például karboxilát típusú, a *R. meliloti* 1021 dihidroxamát típusú sziderofort termelt (SMITH et al., 1985; PERSMARK et al., 1993). A *Bradyrhizobium japonicum* 61A151 törzse vashiányos környezetben citromsavat, mint sziderofort termelt (GUERINOT és mtsai., 1990). Annak kiderítésére, hogy a laboratóriumi körülmények között termelt szideroforokra a rhizobiumoknak a talajban, a növényben, vagy mindkét helyen szüksége van-e, bizonyos szideroforképzéssel vagy transzporttal kapcsolatos tulajdonságokra negatív mutáns törzsekkel végeztek vizsgálatokat. GILL és mtsai. (1991) olyan *R. meliloti* mutánsokat vizsgáltak, melyek rhizobaktin sziderofor rendszerükben sérültek. A mutáns törzzsel végzett inokulációt követő 30. napon nem találtak szignifikáns különbséget a gümőszámban vagy a növények száraz tömegében a vad típussal inokulálthoz képest. A vad típus nitrogénkötő képessége azonban felülmúlta a mutánsét. Nincs közvetlen bizonyíték arra, hogy bármely rhizobium-pillangós szimbiózisban a baktériumok termelnek és felhasználnak-

e szideroforokat a növényen belül. NADLER és mtsai (1990) izoláltak egy *R. leguminosarum* bv. *viciae* Pop116 törzset, amely ineffektív gümőket tudott csak képezni, és nagy affinitású vasfelvétellel sem rendelkezett. A törzsről kiderült, hogy nem képes szideroforokat szintetizálni és exportálni (YEOMAN et al., 1997). Megállapították, hogy a mutáció a citokróm-c rendszert kódoló génekben van. Feltételezhető, hogy a szideroforok és a citokrom-c bioszintézisének közös pontjai vannak. Bizonyos információink vannak a gümőkben élő baktériumok (bakteroidok) rendelkezésre álló szén és nitrogén forrásairól, de még keveset tudunk a gümőn belüli vasellátásról. Ismeretes, hogy a bakteroidok vasigénye lényegesen magasabb a szabadon élő formájánál, mivel számos vastartalmú fehérje szükséges a nitrogénkötéshez. Valószínűsíthető, hogy a bakteroidok a gazdanövényből veszik fel a vasat Fe(III)-citrát formájában, vagy a gazda vas(III)-szerves sav és ferritin komplexeit hasznosítják az általuk képzett reduktánsokkal és kelátorokkal (ANDREWS és mtsai., 1992).

A növényekre ugyancsak jellemző lehet a szideroforok termelése, így például a pázsitfűfélék által termelt, fitoszideroforoknak nevezett anyagoknak ugyanolyan hatást tulajdonítanak, mint a bakteriális eredetűeknek. A növények ezen kívül szerves savakat is termelnek, melyek segítségével szintén növelik a $Fe(OH)_3$ oldhatóságát (JONES et al., 1996). Habár laboratóriumi körülmények között szideroforok széles skáláját termelik a talajmikrobák és növények, mégis alig foglalkoznak a szideroforok talajbeli kimutatásával (AKERS, 1983). A szideroforok talajbeli gyakoriságáról és tartózkodási idejéről jelenleg még keveset tudunk. Nem tudjuk, hogy a talajban leggyakrabban előforduló szideroforok termelődnek-e a legnagyobb mennyiségben, vagy ezek állnak legjobban ellen a lebontó enzimeknek, vagy esetleg ezeket hasznosítják legkevésbé az élőlények. Valószínűleg a szideroforok fontos szerepet játszanak a mikrobák és a növények életciklusában a talaj komplex környezetében. A káros mikroorganizmusok ellen való védekezés pontos mechanizmusának alaposabb megértése érdekében a szideroforok termelődését illetően is szükséges a további alapos kutatás (FETT et al., 1998).

2.2.2.3. A talaj pH viszonyai és a vasfelvétel

Anaerob körülmények között vagy alacsony pH értékek esetén az oldott vas(III)-ionok koncentrációja 10^{-6}M vagy magasabb, ami közvetlenül a mikrobákhoz szállítódva elegendő a sejtek növekedéséhez (kis vas affinitású rendszer). Az oldott vas-ionok szellőzött talajokban általában kisebb mennyiségben vannak jelen, ahol a mikrobáknak versengenie kell ezek felvételéért. Egy speciális (nagy vas affinitású rendszer) aktivizálódik ilyenkor a mikrobákban, amely oldatba viszi a környezetből a Fe^{3+} ionokat és a mikroba sejtekbe juttatja azokat. Ilyen rendszert már számos obligát aerob és fakultatív aerob szervezetben találtak (NEILANDS, 1981a,b, 1984b). Ilyenkor megindul a szideroforoknak nevezett másodlagos anyagcseretermékek szintézise, melyek olyan vízoldható molekulák, melyek nagy affinitást mutatnak a Fe^{3+} ionok iránt. Ezek a molekulák túl nagyok ahhoz (1000-1500 dalton), hogy a külső membrán pórusain áthatolhassanak. Ilyen esetben egy nagy aktivitású rendszer működése biztosítja a vas átjutását. Egy speciális külső membránprotein – mely hozzá tud kötődni a vashoz – biztosítja a külső membránon az áthaladást, majd egy energiaigényes folyamat révén a citoplazma membránon át a sejtbe kerül a vas.

Mivel a növények számára az esetek többségében hasznosnak látszik a szideroforgtermelő *Pseudomonas*ok talajba juttatása, nyilvánvalónak tűnik, hogy a növények valamilyen úton hasznosítani képesek a Fe^{3+}-ionokat vagy a Fe^{3+}-szideroforokomplexeket. Ennek alternatívája, hogy bizonyos növények a mikroorganizmusoktól eltérő, saját mechanizmust fejlesztettek ki a vasért való versengés stratégiájában.

Hidroxamát autróf baktériumok segítségével bizonyítható (POWELL et al., 1980, 1983), hogy a hidroxamát típusú szideroforok koncentrációja a gyökerektől mentes talajrégiókban is elegendő ahhoz, hogy a növényeket megfelelő mennyiségű vassal ellássa (O'CONNOR és mtsai., 1971). POWELL és SZANISZLÓ (1982) megfigyelései alapján a hidroxamát típusú szideroforok koncentrációja az ektomikorrhizával rendelkező *Pinus* magoncok rizoszférájában 11-56-szor magasabb volt, mint a gyökerektől mentes talajrégiókban. A rizoszférában a vas-HS szideroforok lehetsé-

ges hiányát a növények vasfelvétele vagy a HS szerves anyagokhoz illetve agyagrészecskékhez való kötődöttsége miatti gyenge mobilitása okozhatja (CLINE et al., 1983; POWELL et al., 1980). Ezt ellensúlyozhatják a rizoszféra mikroorganizmusok által termelt és felhalmozott hidroxamát típusú szideroforok (POWELL és SZANISZLÓ, 1982). CLINE és mtsai. (1983) szerint a HS egyaránt képes savanyú és lúgos talajokban is kelátot képezni a Fe^{3+}-nal. Más fémionok (Mn, Zn, Mg, Al, Cu és Ca) nem képesek eredményesen versenyre kelni a hidroxamát típusú szideroforok ligandumaival a Fe^{3+} ionokért (KOZDROJ, 1996). Más természetes vas-kelát képző szerves savak alacsony stabilitási konstansuk miatt még megfelelő redoxi viszonyok között sem képesek stabil vas-kelátokat képezni alkalikus talajokban. Ez a megfigyelés is megerősíti a Fe^{3+}-SH feltételezett vasforrás szerepét az ökoszisztémákban. A fluorescens *Pseudomonas*ok pyoverdin-pseudobactin típusú szideroforjainak a növények által vasforrásként történő hasznosítása számos ponton nem tisztázott. Még a mikrobiális szideroforok növényekre gyakorolt pozitív hatása sem teljesen világos. A desferrikróm jelenléte pl. szignifikánsan csökkenti a $Fe(OH)_3$-ból felvehető vasat (REID et al., 1984). Hasonló hatást figyeltek meg a desferrioxamin esetében a köles vasfelvételénél, a napraforgónál viszont – hasonló körülmények között – a klorofill szintézisének és a növekedésnek a fokozódása volt megfigyelhető (CLINE et al., 1984). BARELLMANN és munkatársai (1996) hidroxamát és katekol típusú szideroforokat egyaránt találtak a *Pseudomonas cepacia* PHP7 törzsénél.

2.2.2.4. A talajminőség és a talajtulajdonságok befolyásoló szerepe

A vad típusú és módosított mikrobák sikeres talajbeli alkalmazása csak részben valósulhat meg, mert a talaj egy olyan komplex rendszer, amit nehéz manipulálni, a környezeti faktorokat ellenőrizni, a bennszülött mikrobiális közösségek interakcióját megjósolni pedig szinte lehetetlen (YOUNG és BURNS, 1993). A talaj típusa nagymértékben befolyásolja a bejuttatott mikroorganizmus rizoszférában vagy a gyökér-felszínén történő kolonizációját (FREDRICKSON és ELLIOTT, 1985; LAM et al., 1990; RATTRAY et al., 1993; VAN ELSAS et al., 1994). A növényi növekedést serkentő rizobaktériumok (PGPR) változó hatékonysága specifikusan kötődik a talajtípushoz. Így például az SH5 PGPR törzs növelte a cukorrépa termésmennyiségét Kaliforniában, de két évben sem hozott eredményt Idahóban, míg a B4 törzs Idahóban szerepelt jól és Kaliforniában nem (SUSLOW és SCHROTH, 1982). Ezeknek a talajba juttatott mikroorganizmusoknak a viselkedése valószínűleg összeegyeztethetetlen volt a talajműveléssel és a talaj mikrobiális ökológiai előzményeivel (HARTEL et al., 1994). Ezek a tények valószínűleg kapcsolatban vannak a talaj minőségével, azaz a talaj olyan fizikai és biológiai faktoraival, mint a termékenység és a fenntartható termelés. A talaj minősége nagyon fontos a korszerű mezőgazdaság számára, de még manapság is nehéz ezt mennyiségileg kifejezni (DORAN és PARKIN, 1994).

A vad típusú és módosított mikroorganizmusok sikeres mezőgazdasági alkalmazásának másik problémája az, hogy a kívánt anyagcsere funkció gyakran a növény-mikroba interakció terméke (ROVIRA, 1965; KENNEDY et al., 1992; GLANDORF et al., 1993). Számos ilyen interakció létezik a rizoszférában, ami lehet hasznos, semleges vagy változó, de lehet a növény számára kifejezetten kedvezőtlen hatású is. A kívülről bejuttatott mikroorganizmusok hatása a talaj mikrobiális ökológiájára és a rizoszférára még kevésbé érthető. A genetikailag módosított inokulumok hatása kiszámíthatatlanabb a természetes eredetű mikroorganizmusokénál, mivel a manipulált mikrobáknak az eredeti törzstől eltérő a környezethez való adaptációs képessége (VAN ELSAS et al., 1991; BLACKBURN et al., 1994; DE LEU et al., 1995). A hordozóanyag szintén nagy hatással van a bejuttatott idegen mikroorganizmus túlélésére az új környezetben (VAN ELSAS et al., 1992). Nyilvánvaló, hogy a talajba juttatott inokulum sorsát nyomon követni lehetetlen, vagy igencsak nehézkes a szabadföldi környezetben (ELLIOTT és LYNCH, 1995), sőt, az ilyen *in vivo* környezetben hasznosnak bizonyuló vad típusú vagy genetikailag módosított mikroorganizmus nem biztos, hogy a szabadföldben is hasonlóan fog viselkedni. A mikrobiális inokulumok talajbeli sikeres alkalmazásához feltétlenül szükséges lenne azoknak a meghatározó faktoroknak az ismerete, melyek segítségével a hatékonyságukat előre meg lehetne jósolni. Kimutatható, hogy a talajtípus és a területen korábban termesztett növények befolyásolják a mikrobiális inokulumok fenotípusos

választát olyan esetekben, ahol a *Pseudomonas*okkal a nyári perje (*Poa annua*) növekedését korlátozzák. Különféle modellrendszerek felállításával előre jelezhetővé válhat a talajba juttatott inokulum sikeressége (HORWATH és ELLIOTT, 1998).

2.2.2.5. A talajadalékok hatása

Helyenként már nagyüzemileg is alkalmaznak mikro- és makroelemeket bizonyos talajbeli növénypatogén szervezetek (pl. *Fusarium*) ellen (ENGERHALD, 1989). Ezek hatásukat úgy fejtik ki, hogy vagy a növények tápanyagellátásával javítják azok védekezőképességét, vagy közvetlenül a patogén gombák szaporodását és aktivitását mérséklik. A patogének visszaszorítása indirekt módon is lehetséges a talajnak adalékanyagok által történő kémiai és szerkezeti megváltoztatása révén. Így a rizoszféra kémhatásának vagy a gyökérváladékoknak a patogének számára kedvezőtlen irányban történő megváltoztatásával kedvező hatást érhetünk el (HUBER, 1989). Bizonyos esetekben a talajba juttatott adalékanyagok olyan módon gátolják a patogének aktivitását, hogy közvetett módon serkentik azoknak a talajban élő hasznos mikroorganiizmusoknak a tevékenységét, melyek pozitív hatással vannak a növények növekedésére, és antagonista hatást gyakorolnak a patogénekre. Így például a NaCl alkalmazása, amit korábban csak az aszparágusz Fusarium fertőzése ellen használtak, kedvez a rizoszféra mangánredukáló baktériumainak, segítve így a növények mangánellátását és a patogénekkel szembeni ellenállóképességét (ELMER, 1995). Ezeknek a bennszülött mikroorganizmusoknak a növényi kórokozókkal szemben történő felhasználása ökológiai szempontból nagyobb figyelmet érdemelne, de nem alkalmazhatók minden talajban, leginkább csak ott, ahol eredetileg is előfordulnak. Számos tenyészidőszakon át szükséges vizsgálatokat végezni ahhoz, hogy az ökonómiai szempontoknak is eleget tegyenek, ráadásul nem is alkalmazhatók bármilyen művelési rendszerben.

Az általunk is tesztelt *P. fluorescens* fajhoz tartozó CHA0 törzset olyan dohány növény gyökeréről izolálták, mely természetes antagonistája a gyökérrothadást okozó *Chalara elegans*-nak (korábbi nevén *Thielaviopsis basicola*). Ennek a törzsnek az alkalmazási hatékonysága ez ellen és számos más talajbeli patogén gombával szemben főleg a talajban legnagyobb mennyiségben előforduló agyagásványoktól, valamint a patogén, és a növény faji hovatartozásától függ. A CHA0 törzs legtöbb patogénnel szembeni elsődleges antagonista hatása a 2,4-diacetilphloroglucinol, a pyoluteorin és a hidrogén-cianid antimikrobiális hatású vegyületeknek tulajdonítható. A CHA0 törzs ezen kívül számos nagy affinitású fémkötő sziderofort termel is (pyoverdin, pyochelin és szalicilsav), melyek segítségével a patogénekkel kompetícióban áll és szisztemikusan szerzett gazda rezisztenciával rendelkezik. Nemrégiben mutatták ki, hogy az *in vitro* 2,4-diacetilphloroglucinol és pyoluteorin termelést a cink-ionok jelenléte, a szalicilsav termelését pedig a molibdén és magnézium ionok jelenléte fokozza (DUFFY és DÉFAGO, 1996), a fitopatogén fuzáriumok által termelt fuzárium-sav pedig jelentős mértékben csökkenti. A vas(III)-ionok hozzáférhetősége kritikus jelentőségű a hidrogén-cianid termelésnél (DUFFY és DÉFAGO, 1997).

2.2.3. Az *in vitro* és *in vivo* eredmények közötti összefüggések

A Petri-csészés és tenyészedényes vagy szabadföldi vizsgálatok egyaránt szükségesek, mivel az *in vitro* kísérletek során kiválasztott pozitív hatású törzsek szűk keresztmetszetéből kerülnek ki az *in vivo* körülmények között is hatékony törzsek vagy törzskombinációk. A szabadföldi alkalmazás során a biotikus és abiotikus tényezőkre fokozott figyelmet kell fordítani, a tartósabb és megbízhatóbb hatás érdekében pedig szinergista, nagyobb hatásspektrumú törzskeverékekkel érdemes próbálkozni.

2.2.3.1. A laboratóriumi törzsszelekció fontossága

Napjainkban számos olyan módszer ismeretes, melyek segítségével a talajokból és a rizoszférából viszonylag egyszerű módon és rövid idő alatt *in vivo* körülmények között megfelelő sziderofor-terrmelő képességű és növényi növekedést serkentő rizobaktériumokat lehet izolálni. Mivel az így kiválasztott törzseknek csak egy kis része fog a megfelelő környezetben (*in vivo*) kedvezően viselkedni, ezért célszerű minél nagyobb számú izolátumot létrehozni. A leggyakrabban alkalmazott szelektáló módszerek az alábbiak.

A vas-kelát képző 8-O-hidroxi-quinolin viszonylag nagy koncentrációjának a táptalajhoz történő hozzáadása révén hatékonyabbá tehető és leegyszerűsíthető a növényi növekedést serkentő *Pseudomonas*ok izolálása (GEELS et al., 1985). SCHWYN és NEILANDS (1987) univerzális módszert dolgozott ki a szideroforok detektálására és azonosítására. Szemikvantitatív módszerük lényege a krómazurol-S, vas(III) és a hexadecil-trimetil-ammónium-bromid hármas komplexének indikátor hatása. Ha egy szideroforo mikroorganizmus által termelt erős kelátképző vegyület elvonja a vasat a hármas komplexből, a kék szín narancssárgává változik és a szideroforok mennyisége detektálhatóvá válik (ALEXANDER és ZUBERER, 1990, 1991; NEILANDS, 1984a,b, 1989; MANNINEN és M-SANDHOLM, 1994; AMES-GOTTFRED et al., 1989). Ez a módszer folyadékkultúrában és Petri-csészében, szilárd táptalajon is alkalmazható. (Ezt használtuk mi is a *Pseudomonas*ok fémionok által befolyásolt szideroforo-termelésének vizsgálatánál.)

Egészen más jellegű és meglehetősen gyors módszert alkalmaztak GLICK és munkatársai (1995) a növényi növekedést serkentő rizobaktériumok (PGPR) kimutatására. A módszer azon alapul, hogy azok a mikroorganizmusok, amelyek képesek nitrogénforrásként felhasználni az 1-aminociklopropán-1-karboxilátot, a növényekben képződő etilén egyik prekurzorát, azok ezáltal csökkentik a gyökerek környezetében az etilén szintet. Az etilén (mint növekedésgátló és érést serkentő növényi hormon) csökkent mennyisége a gyökerek növekedésének serkentésében nyilvánul meg (negatív visszacsatolás) (GLICK et al., 1994a, 1994b; GLICK, 1995).

2.2.3.2. Törzskeverékek alkalmazásának lehetőségei

A legtöbb biológiai védekezési rendszerben csak egyféle mikroorganizmust alkalmaznak annak érdekében, hogy az különböző körülmények között is korlátozni tudja a patogén szervezet hatását. Olyan széles spektrumú mikroorganizmus aligha létezik, ami változó körülmények között is elfogadható mértékben eleget tudna tenni feladatának. Valamivel jobb erdményt remélhetünk, ha nagyobb mennyiségben alkalmazzuk az adott mikroorganizmust. Többféle mikroszervezet egyidejű alkalmazásával a hatásspektrum kiszélesedése miatt a változó körülmények korlátozó hatása részben kiszűrhető (COOK 1991, 1993). Számos ilyen kísérletet végeztek már talajmikroorganizmusokkal, de az eredmények nem mindig interpretálhatók.

Ritkán fordul elő az, hogy a patogén és az antagonista szervezet ugyanazt a niche-t tölti be. Ez olyankor áll csak fenn, ha egy patogén faj nem patogén törzsével végzünk növényoltást (CAMPBELL, 1989). Ha egy átfedő niche-ű antagonista szervezetet alkalmazunk egy patogénnel szemben, annak eredeti ökológiai niche-e bizonyos mértékben leszűkül. Antagonista mikrobák keveréke ezt a niche-t annyira leszűkítheti, hogy a patogén organizmus élettere megszűnhet. Az antagonista mikrobák keverékének alkalmazása három fő előnnyel jár: egyrészt kiszélesíti a hatásspektrumot, másrészt növeli az alkalmazás hatékonyságát és megbízhatóságát (kisebb mennyiségű antagonista szervezet szükséges ugyanakkora hatás kiváltásához), harmadrészt pedig számos kombinációs lehetőséget kínál anélkül, hogy a genetikailag módosított szervezetekhez kellene nyúlnunk.

A fokozott antagonista hatást az antagonista mikroba fokozott szaporodása, jobb szubsztrátfelhasználó képessége is előidézheti. Továbbá az egyik mikroorganizmus előállíthatja a másik antagonizmusért felelős anyagának prekurzorát (antibiotikum prekurzor, vitamin) vagy lebonthatja a másik számára mérgező hatású anyagcseretermékét (pl. fenolokat). Különböző antagonista stratégiájuk hatása összegződhet, és egy sokkal stabilabb közösséget is létrehozhatnak, mint bármelyikük külön-külön. A keverék ennek következtében olyan antagonista hatással nem rendelkező mikroorganizmust is tartalmazhat, amelyik kedvezően hat az antagonizmusért felelős félre. Ha alaposabban megértjük a mikroorganizmusok keverékének viselkedését, akkor ezt a tudást arra is felhasználhatjuk, hogy a biológiai hatás javítása érdekében befolyásoljuk és irányítsuk kölcsönhatásukat.

A keverékekben alkalmazott mikroorganizmusok közül egyik sem lehet a másik fél számára káros hatású. Az a legkedvezőbb, ha mindkét, vagy legalább az egyik fél számára kedvező az együttélés (mutualizmus, illetve kommenzalizmus), így az erőforrásokat jobban ki tudják aknáz-

ni (BULL és SLATER, 1982; FREDRICKSON, 1977; SLATER és BULL, 1978). Mindkét fél számára negatív kölcsönhatás esetén, vagy olyankor, amikor az egyik fél előnyt szerez a másik kárára, mint a kompetíció, parazitizmus vagy predáció, fokozott biológiai védekezés nemigen képzelhető el (JANISIEWICZ, 1998).

2.2.3.3. Az alkalmazás ideje és körülményei

Napjainkban egyre nagyobb az érdeklődés a talajba juttatott, növényi patogénekkel szemben hatásos bakteriális és fungális biológiai készítmények iránt. Erre részben a manapság széles körben alkalmazott peszticidek és fungicidek nem célirányos hatása miatt, részben pedig a talajbeli patogénekkel szembeni védekezés gyenge hatékonysága miatt van szükség (VAN ELSAS ET AL., 1986; COOK, 1993). A talajok oltására alkalmas mikroorganizmusok széleskörű kereskedelmi forgalmazásának az a legfőbb akadálya, hogy hatékonyságuk az alkalmazás helyétől függően igencsak változó (WELLER és THOMASHOW, 1994). A talaj kémiai és fizikai tulajdonságai játsszák a fő szerepet abban, hogy pl. a talajba juttatott *Pseudomonas fluorescens* 2-79 és *Trichoderma koningii* biológiai védekezésben megnyilvánuló hatása mennyire érvényesül a búza *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* okozta fertőzésével szemben (DUFFY és mtsai., 1996). Az eredményekből kiderül, hogy a talajba juttatott és a talajban eredetileg is fellelhető antagonista mikroorganizmusok populációit részben ugyanazok az abiotikus talajtényezők befolyásolják. A talajokban a pH hatását részletesen, az agyagásványok típusát, szervesanyag tartalmát és a hozzáadott szerves anyagok befolyását részlegesen ismerjük (OWNLEY et al., 1992; SLINNINGER és SHEA-WILBUR, 1995; TAYLOR és HARMAN, 1990; VOISARD et al., 1989, 1994). Az ásványi anyagok hatását a talajbeli patogének visszaszorítására viszont még kevésbé tanulmányozták, ez utóbbiaknak a potenciális biológiai kontroll optimalizálásában történő felhasználhatóságáról pedig jóformán semmit sem tudunk.

A baktériumokkal vagy gombákkal történő növényoltás leggyakrabban a tenyészidőszak kezdetén a vetőmag, vetőgumó vagy rhizóma (banán, cukornád) előzetes kezelésével valósítható meg. A szárazon, hintőporral kevert baktériumos inokulummal végzett magkezelés hatékonyabbnak bizonyult a vizes közegben végzett magoltásnál. A tőzeges és hintőporos oltóanyag megfelelő tárolás mellett 8 hónapig felhasználható. A PGPR baktériumok az alkalmazást követő 5. napon érték el a maximális hatást, és ha gyengülő mértékben is, de a pozitív hatás 45-60 napon át fennmaradt. Kísérletek folynak a levelek permetezése révén történő baktériumos kezelésre is, de enek hatékonysága időben rövidebb (15 nap), ezért többször kell ismételni (VISWANATHAN, 1999, RAMAMOORTHY et al., 2001).

2.3. A BIOLÓGIAI VÉDEKEZÉS MOLEKULÁRIS MIKROBIOLÓGIAI SZEMPONTJAI

A növények gyökereinél jelenlévő káros mikrobák tevékenységének gátlása, valamint a növények növekedésének fluoreszkáló *Pseudomonas*okkal történő serkentése jelentősen fokozható és újabb alkalmazási területekre is kiterjeszthető akkor, ha az ezzel kapcsolatos faktorokat molekuláris szinten is tanulmányozzuk. Ezeknek a faktoroknak a különböző törzseknél történő összehasonlítására, és újabb, kedvezőbb tulajdonságokkal rendelkező izolátumok kutatásakor nagy segítséget jelenthet a molekuláris szint ismerete. Ebből a célból GEELS és SCHIPPERS (1983a) 27, burgonya gyökeréről gyűjtött antagonista fluorescens *Pseudomonas* izolátumot Na-dodecil-szulfát-poliakrilamid gélelektroforézisnek vetett alá és összehasonlította a külső membránfehérjéik és poliszacharidjaik mintázatát. A tesztelt izolátumok közül csak egy olyan tenyészedényből származót találtak, ami egyezett egy másik törzs mintázatával (DE WEGER et al., 1985).

Mivel ezeknek a törzseknek nagy affinitása van a Fe^{3+}-sziderofor komplexek létrehozására, ezért a vas(III)-ionok hiányakor képződő fehérjék mintázata sokkal megbízhatóbb módja a szideroforfüggő antagonista tulajdonságok vizsgálatának, mint az állandóan jelenlévő külső membránfehérjék mintázata. A 21 különböző izolátum közül egyértelműen meg lehetett különböztetni 16 eltérő vas-ion szabályozta nagy molekulájú membránfehérjét. Ebből az következik, hogy az

izolátumok döntő többsége más-más szideroforfüggő antagonista tulajdonsággal rendelkezik (DE WEGER et al., 1985).

Ha az *E. coli*-t vizsgáljuk, megállapíthatjuk, hogy a szideroforok felvételét és szintézisét szabályozó gének vagy a kromoszómán, vagy a plazmidokon találhatók (VON BRAUN, 1985; NEILANDS, 1982). Megvizsgálták annak a lehetőségét, hogy a különböző *Pseudomonas* izolátumok szideroforfüggő antagonista tulajdonságai jelen lehetnek-e egy plazmidon. Arra a megállapításra jutottak, hogy a kis plazmidok hiányoznak, a megaplazmidok pedig a *Pseudomonas* izolátumok kis részében voltak csak fellelhetők (DE WEGER et al., 1985).

A szideroforrendszer genetikai ismerete számos lehetőségét veti fel a *Pseudomonas* izolátumok javított antagonista és növekedést serkentő tulajdonságainak. A szideroforszintézis genetikai alapjai mutációk és szelekciók révén, valamint a bioszintézis valamelyik részfolyamatát irányító gének izolálásával történik. A kémiai és a transzpozonok által előidézett mutagenezist egyaránt alkalmazták. A mutagén kemikáliák alkalmazásának előnye az, hogy bármely izolátumnál elvégezhetők, függetlenül a genetikai transzformációk vagy konjugációs módszerek hozzáférhetőségétől. A módszer legfőbb hátránya viszont az, hogy számos egyéb károsodás létrejöhet a szelektált mutáns törzs kromoszómájában, ami zavarhatja ezeknek a mutánsoknak a fiziológiai és ökológiai interpretálhatóságát. A transzpozonok alkalmazása genetikai szempontból sokkal kíméletesebb beavatkozás. A Tn5 transzpozon alkalmazása nagyon jól bevált a *Pseudomonas*ok esetében (HAAS, 1983; MARUGG et al., 1985; DEFLAUN et al., 1994; HONG et al., 1996; MAREK-KOZACZUK et al., 1996; TOYOTA és IKEDA, 1997). A kémiai mutagenezisnél nagy számban képződnek olyan nem fluoreszkáló mutánsok, melyek képtelenek hatékony szideroforokat létrehozni (MOORES et al., 1984). Fontos kérdés az, hogy az izolált DNS szekvenciák közvetlenül vesznek-e részt a szideroforok létrehozásában, vagy sokkal univerzálisabb szintézis utak is részét képezik a folyamatnak, mint ahogy ez bizonyos aminosavaknál történik.

A Tn5 transzpozon, mint mutagén ágens (MARUGG et al., 1985) alkalmazásával a WCS 358 törzsnél olyan mutánsokat is kaptak, melyek genetikailag sérültekké váltak a fluoreszkálás, a vaskötő képesség, valamint az aminosav szintézis terén. Ezeket a mutánsokat hat csoportba lehetett sorolni. A legnagyobb részük mindkét tulajdonságra nézve negatív volt (Flu^- Sid^-) és a MOORES és mtsai. (1984) által izoláltakéhoz volt hasonló. Ezen kívül keletkeztek olyan mutánsok, melyek nem fluoreszkáltak, de vaskötő tulajdonságokkal rendelkeztek (Flu^- Sid^+), és voltak olyanok is, melyek átmeneti fluoreszkáló ($Flu^\pm$) és vaskötő ($Sid^\pm$), képességgel rendelkeztek. Egyetlen mutáns sem veszítette el a vad típusú sejtekben jelenlevő szideroforvas komplex felvételének és a sejtekben történő felhasználásának képességét. Az egyébként antagonista és növekedésserkentő *Pseudomonas* törzsek nem fluoreszkáló, vaskötésre képtelen mutánsai elveszítették a más mikrobákkal szemben fennálló antagonista jellegüket és a növényi növekedésserkentő tulajdonságaikat.

Komplementációs kísérletek segítségével megállapították, hogy a szideroforok bioszintézisének legalább egy része sokgénes mRNS segítségével operon-szerű szabályozással történik, és legalább 13 gén vesz benne közvetlenül részt.

A növényi növekedés és termésmennyiség fokozására használt baktériumokkal történő szabadföldi oltási kísérletek kudarcának gyakori oka az, hogy nem megfelelő a gyökerek kolonizációjának foka. Ezért a *Pseudomonas*-növény interakció vizsgálata komoly figyelmet érdemel. A növények számára az a legoptimálisabb, ha a *Pseudomonas* sejtek a gyökerek felszínén vagy ahhoz igen közel helyezkednek el. A baktériumok ezt a gyökérexudátumok irányába ható kemotaxis segítségével, a gyökérszövethez való adhézióval vagy ezek együttesével képesek megvalósítani. Ezeknek az interakcióknak a mechanizmusát aktív mozgásra képes (GEELS és SCHIPPERS, 1983a) és flagellumok nélküli vagy adhézióra képtelen mutánsokkal vizsgálják. Az adhézióért általában a fimbrillákat teszik felelőssé (GAASTRA és DE GRAF, 1982), de a vizsgált *Pseudomonas* törzseknél ilyeneket nem találtak. A baktériumok adhéziója más módon is létrejöhet, így pl. extracelluláris poliszacharidokkal (RAMPHAL és PIER, 1985) vagy a külső membránon kívül elhelyezkedő járulékos fehérjeréteg segítségével (UDEY és FRYER, 1978).

A baktériumok és növények molekuláris szintű kölcsönhatásaival kapcsolatban még számos kérdés megválaszolásra vár (DAZZO és GARDIOL, 1984; DAZZO et al., 1985; MATTHIJSE, 1984). Főként olyan organizmusok felületi struktúráiról rendelkezünk jelenleg ismeretekkel, melyeket egymástól függetlenül teszteltek. Ismereteink szerint a baktérium-növény válaszok legalább egy részénél a kapcsolat a két partner közötti molekuláris szignál hatására jön létre. Pl. a növénypatogén *Agrobacterium tumefaciens* egyik génjét a gyökérexudátum egyik faktora stimulálja (OKKER et al., 1984). A gyökérgümő képző *Rhizobium* fajoknál még komplexebb a helyzet: a gyökérexudátumokban lévő faktorok hatására a baktérium egy másik faktorral válaszol, ami a gyökér növekedésére hat vissza (van Brussel et al., 1985). Ezekből következik, hogy az eredeti környezetükben vagy ahhoz igen közelálló körülmények között végzett vizsgálatoknak igen nagy jelentőséget kell tulajdonítanunk, hogy a molekuláris szinten végbemenő eseményeket megérthessük.

A nyolcvanas évek közepéig szinte kizárólag bizonyos antibiotikumokkal szemben ellenálló mutáns törzseket alkalmaztak szabadföldi kísérletekben a gyökérkolonizációkhoz az egyszerű visszaigazolás miatt (GEELS et al., 1985), azonban a leggyakrabban alkalmazott antibiotikumok (nalidix-sav és rifampicin) zavaró hatást fejtettek ki a baktériumok szaporodásához fontos enzimekre, így valószínű, hogy ezek a mutánsok természetes körülmények között hátrányos helyzetbe kerültek volna. A transzpozonok által megjelölt antibiotikum-rezisztens mutánsok alkalmazása sokkal ígéretesebb, mivel ezeknél a rezisztencia marker a meglévő génekhez adódik hozzá. A szabadföldi körülményeket jól elviselő mutáns törzseket tesztelve valószínűsíthető, hogy ezeknél olyan génszakaszon történt az inszerció, ahol nem életfontosságú gének foglalnak helyet.

A legújabb kutatások szerint a biológiai védekezéshez használt *Pseudomonas*ok egyes génjei indukálódnak vagy represszálódnak a fitopatogén gombák jelenlétében. *P. putidá*nál a diacilglicerol-kináz, az ABC transzporterek és a membrán porinok génjei aktiválódnak a *Phytophtora* hifáinak jelenlétében LEE et al., 2000, BLOEMBERG és LUGTENBERG, 2001).

2.4. A MIKROBÁK SZEREPE A TALAJSZENNYEZŐDÉSEK CSÖKKENTÉSÉBEN (BIOREMEDIÁCIÓ)

A talajba kerülő szintetikus anyagok (peszticidek, herbicidek, nehézfém-származékok, stb.) sok esetben negatívan befolyásolják a mikroorganizmusok élettevékenységét (BAYOUMI et al., 1995a, 1995b, 1996, 1996a, 1996b; KECSKÉS et al., 1997; KUCSMA et al., 1995; NAÁR et al., 1995). Ezeknek a környezetidegen anyagoknak a lebontásában, inszolubilizációjában mégis kitüntetett szerepük van a mikroorganizmusoknak. A xenobiotikumok katabolikus lebontásáért felelős géneket tartalmazó rekombináns plazmidok fokozott jelenlétének következtében a szennyezett talajokban megnövekszik azoknak a mikroorganizmusoknak a részaránya, melyek ezeket a xenobiotikumokat képesek lebontani. Emiatt az egyes baktérium csoportok részaránya megváltozhat a talajban, ami sokszor kedvezőtlenül befolyásolja a hasznos mikrobák élettevékenységét (GLICK és BASHAN, 1997).

A talajba került szennyező anyagok (xenobiotikumok) hatástalanításának egyik lehetősége az, hogy megfelelő mikrobák lebontó tevékenysége során ártalmatlan bomlástermékek keletkeznek, melyeket már más mikroorganizmusok is hasznosítani képesek (LYNCH, 1998).

A nehézfémekkel erősen szennyezett talajok megtisztításának módja ettől eltérő, ugyanis itt a fémeket (pl. Cd, Cu, Ni, Pb, Zn) ki kell vonni a talajból. Számos olyan növényfajt alkalmaznak erre a célra, melyek fokozott mértékben képesek ezeket a vegyületeket felhalmozni szöveteikben. Ennek a fémfelvételnek a hatékonyságát nagyban elő lehet segíteni olyan mikrobák alkalmazásával, melyek a rizoszférában a növény növekedését serkentő hatásukon túl kelátképző vegyületeik révén megnövelhetik ezeknek káros anyagoknak az oldékonyságát és ezzel a növények általi felvételét is. Más mikroorganizmusok pedig oldhatatlan komplexeket képeznek az egyébként oldható fémvegyületekből, ezáltal csökkentik az aktív formák mennyiségét kivonva azokat az anyagok körforgásából. A szennyezett talajok nehézfém tartalma így ugyan nem változik, de toxicitásuk jelentősen lecsökken. (KOZDRÓJ és VAN ELSAS, 2000). A nehézfémekkel szennyezett talajok bioremediációjában kiemelt szerepük lehet a vas és kénoxidáló kemolitotróf és az anaerob szulfátredukáló baktériumoknak (GROUDEV és mtsai., 2001).

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. A VIZSGÁLATOK SORÁN FELHASZNÁLT ANYAGOK ÉS MIKROORGANIZMUSOK

3.1.1. A főbb hazai talajtípusok begyűjtése és jellemzése

Magyarország különböző területeiről lelőhelyenként 30-50 kg talajmintát gyűjtöttünk be. A gyűjtési helyek az *1. ábrán* feltüntetett települések határában voltak.

1. ábra. Talajmintavételi helyek

A mintavételi helyeket úgy jelöltük ki, hogy az országban előforduló legfontosabb talajtípusok és főbb altípusok képviselve legyenek. A talajgyűjtést úgy végeztük, hogy a talajok fölső, 5-10 cm-es, gyakran száraz rétegét eltávolítottuk, és az alatta levő 20-30 cm-es réteget gyűjtöttük polietilén zsákokba. Az *1. táblázatban* a begyűjtött talajok típus szerinti besorolásáról kaphatunk információkat. A legtöbb lelőhelyen mezőgazdasági tevékenység alatt álló talajokat gyűjtöttünk, kivéve az alábbi helyeket: Izsák – nyílt homokpusztagyep, Sopron – gyertyános-tölgyes, Apaj, Kunszentmiklós – sziki társulások, Nádasladány – magaskórós társulás.

1. táblázat. A begyűjtött talajminták típusai

VÁZTALAJOK:	
IZSÁK	futóhomok
GÖDÖLLŐ	humuszos homok
KÖZÉP ÉS DÉLKELET EURÓPAI BARNA ERDŐTALAJOK:	
SOPRON	savanyú barna erdőtalaj
GÖDÖLLŐ	barna erdőtalaj
NAGYRÉCSE	agyagbemosódásos barna erdőtalaj
LENTI	pszeudoglejes barna erdőtalaj
Kapoly	Raman-féle barna erdőtalaj

MÉLYKÚT	csernozjom jellegű homok
CSERNOZJOM TALAJOK:	
MARTONVÁSÁR	erdőmaradványos csernozjom
ÉRD, NAGYIGMÁND	mészlepedékes csernozjom
KONDOROS, NAGYSZÉNÁS, CSANÁDAPÁCA	alföldi mészlepedékes (mélyben sós) csernozjom
SZÉKKUTAS	mélyben sós réti csernozjom
SZIKES TALAJOK:	
APAJ	szoloncsák
KUNSZENTMIKLÓS	szoloncsákos szolonyec
SZENTES	réti szolonyec
MEZŐTÚR	sztyeppesedő réti szolonyec
RÉTI TALAJOK:	
SZARVAS	szolonyeces réti talaj
SZÁSZBEREK	réti talaj
PÖRBÖLY	réti öntéstalaj
LÁPTALAJOK:	
NÁDASLADÁNY	síklaptalaj
FOLYÓVIZEK ÉS TAVAK ÜLEDÉKEINEK ÉS HORDALÉKAINAK TALAJAI:	
VÁG	nyers öntéstalaj

A Debreceni Növényegészségügyi és Talajvédelmi Állomás megbízásunkból a begyűjtött főbb talajtípusokat képviselő talajmintáinkat előkészítés után a *2. táblázatban* látható vizsgálatoknak vetette alá.

2. táblázat. A begyűjtött talajminták vizsgálatának szempontjai

PH érték (KCl-os);
Szénsavas mész;
Arany-féle kötöttség gépi keveréssel;
Vízben oldható összes só;
KCl-ban oldható Mg mennyiség (Contifloval);
EDTA+KCl-ban oldható Cu mennyiség (Contifloval);
EDTA+KCl-ban oldható Zn mennyiség (Contifloval);
EDTA+KCl-ban oldható Mn mennyiség (Contifloval);
Szerves széntartalom mennyiség (Contifloval);
KCl-ban oldható NO_2 és NO_3 együttes mennyisége (Contifloval);
Al-oldható K_2O mennyiség (ICP);
Al-oldható Na mennyiség (ICP);
Al-oldható P_2O_5 mennyiség (ICP);
KCl-ban oldható NO_2 és NO_3 együttes mennyisége (Tecator Fia);
KCl-ban oldható NH_4–N mennyiség (Fia) meghatározása

3.1.2. Sziderofor *Pseudomonas*ok izolálása és fenntartása

A begyűjtött talajokból részben közvetlenül – hígításos módszer alkalmazásával –, részben pedig tenyészedényekbe vetett pillangós virágú növények (borsó, lencse, lóbab, lucerna) nevelésével, virágzásuk kezdetén azok rizoszférájából izoláltunk fluoreszkáló *Pseudomonas* törzseket.

3.1.2.1. Izolálás talajszuszpenzióból

A meglévő talajmintákból 1-1 g-ot három ismétlésben, kémcsövekben 10 cm^3 steril desztillált vízben szuszpendáltunk, majd 10×-es hígításokkal (1 cm^3 szuszpenziót 9 cm^3 desztillált vízbe téve, összerázva és így tovább) 10^6-szorosáig hígítottuk. A 10^5 és 10^6×-os hígításokból három ismétlésben 0,1 cm^3-t King B táptalajt tartalmazó Petri-csészékre szélesztettük üvegkaccsal, majd 26-28 °C-on 24-48 óráig inkubáltuk (SIMON et al., 1973). A sárgászöld, ultraibolya fényben fluoreszkáló színanyagot termelő telepeket izoláltuk, oltókacsos szélesztéssel vagy hígításos módszerrel tisztítottuk.

3.1.2.2. Izolálás rizoszférából

A különböző talajtípusokból származó talajmintákban termesztett borsó növények gyökérfelületéről (rizoszférájából és rizoplánjából) TEPPER (1945) módszerével izoláltuk a *Pseudomonas* törzseket.

A tenyészedényekből kiemelt és folyóvízzel óvatosan lemosott 1 g gyökérmennyiséget 100 cm^3 steril vizet tartalmazó Erlenmeyer-lombikba helyeztük. A baktériumok alapos lemosása céljából a lombikot 5 percig rázattuk. Ezt a folyamatot hatszor egymás után, a gyökérdarabok további hat lombikba való átvitelével megismételtük. A két utolsó lombik 5-5 g steril kvarchomokot is tartalmazott. A hetedik lemosás után a gyökereket steril dörzscsészébe tettük, majd szétdörzsöltük. A kapott szuszpenzióból, valamint a 6. és 7. lemosáshoz használt vízből megfelelő hígításokat készítettünk. A szuszpenziókból a *Pseudomonas*ok számára kedvező Petri-csészékben levő King B táplemezekre steril üvegkaccsal 0,1 cm^3-t egyenletesen eloszlattunk. Az inkubálás 26-28°C-on történt (SIMON et al., 1973).

Ily módon a megfelelő morfológiai, tenyésztési tulajdonságok, valamint a King B táplemezen való fluoreszkáló festéktermelésük alapján különítettük el az izolátumokat.

3.1.2.3. A törzsek tárolása

Az előző pontokban leírt eljárások szerint izolált és a törzsgyűjteményekből származó *Pseudomonas* törzseket a megfelelő technikai háttér hiányában az egynapos folyékony törzsszuszpenzió: glicerin 1:1 arányú keverékében eredetileg -70°C-on előírt tárolása helyett – saját módosítás szerint – a törzsszuszpenzió : glicerin 2:1 arányú elegyében -20°C-on (normál fagyasztószekrényben) 2 ml-es fagyasztócsövekben tároltuk. Ilyen körülmények között akár évekig is fenntarthatók a törzsek mindenféle változás nélkül, ami a folytonosan átoltott kultúráknál a sokszori generációváltás miatt elkerülhetetlen (és sokszor negatív hatású, mivel az eredetileg „vad törzsek" bizonyos eredeti tulajdonságai részben vagy egészben elveszhetnek).

Egy másik nagy előnye a kásás állapotban mélyhűtve tartott törzseknek, hogy steril fapálcikák segítségével (a kereskedelemben kaphatók, olcsók és autoklávozhatók is) mákszemnyi mennyiséget kivéve belőlük, tápfolyadékba téve azokat rázógépen történő 24-48 órás szobahőmérsékleten történő inkubálás után mindig azonos törzsekkel dolgozhatunk, és a befertőződés potenciális veszélyét is a minimálisra csökkenthetjük. Az egy fiolában lévő kásás anyag akár évekig is elegendő lehet, de arra mindig ügyelnünk kell, hogy a szükséges szuszpenzió-mennyiség kivétele után minél előbb – lehetőleg a teljes felengedés elkerülésével – a fagyasztócsövek visszakerüljenek a mélyhűtőbe.

3.1.3. Antagonista, illetve növénypatogén mikrobák

A *Pseudomonas*okkal szemben az alábbi növénypatogén gombákat alkalmaztuk: a *Pythium ultimum* két törzse, a *Phoma medicaginis* var. *pinodella* 6 törzse, valamint az *Ascochyta pisi*, *Alternaria tenuis, Botrytis cinerea, Botrytis allii, Fusarium dianthy, F. oxysporum, Rhizoctonia solani, Sclerotinia minor, S. sclerotiorum* törzsei.

In vitro vizsgálatokat végeztünk a tűzelhalás (*Erwinia amylovora*) bakteriális kórokozójának hat törzsével szemben is.

Tesztelésre került az antagonista *Trichoderma viride* és 7 *Rhizobium leguminosarum* törzs is.

3.1.4. Táptalajok és kimutatási tesztek receptjei

A vizsgálatok során használt táptalajok összetételét alábbiakban foglaltuk össze. Az autoklávozás 121 °C-on 20 percig áramló gőzben történt, az ettől eltérő eseteket külön jelöltük. Folyadékkultúrák esetén agart nem tettünk a tápoldatokhoz. (A felhasznált vegyszerek főleg a Merck, Reanal és a Sigma-Aldrich cégek termékei.)

ÉLESZTŐKIVONAT MANNITOL TÁPTALAJ (YEM) *RHIZOBIUM*OKHOZ

Összetevői 1 liter oldathoz:

élesztőkivonat.....0,4 g
NaCl .....0,1 g
K_2HPO_4 .....0,5 g
$MgSO_4 \times 7H_2O$ .....0,2 g
mannitol .....10,0 g
agar.....15,0 g
desztillált vízzel.....1000,0 ml-re feltöltve

GCM TÁPOLDAT ANTIBIOTIKUM TERMELÉSHEZ

Összetevői 1 liter oldathoz:

glicerin .....20,0 ml
kazaminosav.....5,0 g
maláta kivonat.....5,0 g
K_2HPO_4 .....0,075 g
$MgSO_4 \times 7H_2O$ .....0,075 g
desztillált vízzel.....1000,0 ml-re feltöltve

MÓDOSÍTOTT KARNER'S PDA TÁPTALAJ

Baktériumok fokozott antibiotikum termeléséhez (COWNLEY et al. 1992., KARNER et al., 1978.)

Összetevői 1 liter oldathoz:

Na_2HPO_4.....4,0 g
KH_2PO_4 .....1,5 g
NH_4Cl.....1,0 g
$MgSO_4 \times 7H_2O$ .....0,2 g
$FeNH_4$-citrát.....0,005 g
bidesztillált víz.....380,0 ml
burgonya kivonat*.....570,0 ml
glükóz törzsoldat** .....50,0 ml (10 g/l)

* 40g hámozott burgonyát 1 liter vízben 10 percig főzünk, gézen szűrjük, elkeverjük;
** Autoklávozás után adjuk hozzá a tápoldathoz.

KING B TÁPTALAJ *PSEUDOMONAS*OKHOZ

Összetevői 1 liter oldathoz:

proteose pepton .....20,0 g
glicerin .....10,0 ml
K_2HPO_4 .....1,5 g
$MgSO_4 \times 7H_2O$ .....1,5 g
Agar.....15,0 g
desztillált vízzel.....1000,0 ml-re feltöltve

KING B – MALÁTA KEVERÉK TÁPTALAJ ANTAGONISTA TESZTEKHEZ

Összetevői 1 liter oldathoz:

proteose pepton .....10,0 g
glicerin.....5,0 ml
K_2HPO_4 .....1,5 g
maláta kivonat .....10,0 g
$MgSO_4 \times 7H_2O$.....1,5 g
Agar .....15,0 g
desztillált vízzel.....1000,0 ml-re feltöltve

MALÁTA AGAR

Összetevői 1 liter oldathoz:

maláta kivonat .....20,0 g
agar .....15,0 g
desztillált vízzel.....1000,0 ml-re feltöltve

MÓDOSÍTOTT KRÓMAZUROLOS KING B TÁPTALAJ

Sziderofor-termelés vizsgálatára (SCHWYN and NEILANDS, (1987) nyomán)

Összetevői 1 liter oldathoz:

Pipes[1] .....6,0 g
NaOH.....0,6 g
proteose-pepton.....15,0 g
$MgSO_4 \times 7H_2O$.....1,5 g
K_2HPO_4 .....1,5 g
glicerin.....10,0 g
agar .....20,0 g
desztillált vízzel .....900,0 ml-re feltöltve

festék oldat 1

CAS[2] .....60,5 mg
desztillált víz .....50,0 ml

festék oldat 2

$FeCl_3 \times 6H_2O$.....10,0 mg
HDTMA[3] .....72,9 mg
desztillált víz .....50,0 ml

[1]Piperazine-N,N-bis(2-ethanesulfonic acid),
[2]Chromazurol S,
[3]Hexadeciltrimethyl-ammonium bromide

TÁPTALAJ A CELLULÓZ HIDROLÍZIS VIZSGÁLATÁHOZ

Összetevői 1 liter oldathoz:

finomra őrölt cellulóz ...12,0 g
K_2HPO_4 .....1,0 g
$MgSO_4 \times 7H_2O$.....0,5 g
$NaNO_3$ .....0,5 g
$FeSO_4 \times 7\ H_2O$ .....0,01 g
Agar .....15,0 g
desztillált vízzel.....1000,0 ml-re feltöltve

TÁPTALAJ A KITINBONTÁS VIZSGÁLATÁHOZ

Összetevői 1 liter oldathoz:

finomra őrölt kitin ..... 5,0 g
K_2HPO_4 ..... 1,0 g
$MgSO_4 \times 7H_2O$ ..... 1,0 g
Agar ..... 15,0 g
desztillált vízzel..... 1000,0 ml-re feltöltve

TÁPTALAJ IES–TSO TESZTHEZ

Összetevői 1 liter oldathoz:

tejpor ..... 15,0 g
Agar ..... 15,0 g
glicin ..... 37,5 g
L-triptofán ..... 2,0 g
1 M sósav ..... 100,0 ml
Na-dodecil-szulfát ..... 5,0 g
desztillált vízzel..... 1000,0 ml-re feltöltve

HCN PAPÍR

Összetevői 100 ml oldathoz:

kloroform ..... 100,0 ml
réz(II)-etil-acetoacetát ..... 0,5 g (5mg/ml)
4,4-metilén-bis-(N,N-dimetil-alanin) ... 0,5 g (5mg/ml)

Whatman 3M szűrőpapírból csíkokat vágunk, majd néhány percre belemártjuk a papírszeleteket az elkészített oldatba. Ezt követően 15 percig hajszárítóval szárítjuk a lapokat, egymástól elkülönítve (hogy ne tapadjanak össze). Felhasználásig sötét, hűvös helyen tároljuk. Pozitív teszt esetén rózsaszínűvé válik.

3.2. VIZSGÁLATI MÓDSZEREK

3.2.1. Az izolált törzsek azonosítása

A kiválasztott *Pseudomonas* izolátumok faji szintű meghatározását klasszikus módon és a modern technikát és számítógépes adatbázist alkalmazó gyorsteszt segítségével végeztük el.

3.2.1.1. Klasszikus módszer szerint

A meghatározást a BERGEY'S MANUAL of Systematic Bacteriology (1984) és JESSEN (1965) valamint LÁNYI (1980) útmutatásai szerint az ELTE Mikrobiológiai Tanszékén végeztük, a *3. táblázatban* szereplő tesztek eredményei alapján.

3. táblázat. A törzsek azonosításához elvégzett tesztek

➢ Gram festés; ➢ PHB (poli-hidroxi vajsav) festés; ➢ kataláz teszt; ➢ oxidáz teszt; ➢ sejtméret (hosszúság és átmérő); ➢ glükózból való savképzés; ➢ β-alanin lebontása; ➢ Czapek NO_3 lebontása; ➢ DL-arginin lebontása; ➢ glükóz lebontása;	➢ L-valin lebontása; ➢ mezoinozitol lebontása; ➢ trechalóz lebontása; ➢ zselatin hidrolízise; ➢ keményítő hidrolízise; ➢ glükóz-fermentációja; ➢ növekedés 4 és 41 °C-on; ➢ $NO_3 \Rightarrow N_2$ redukciója; ➢ $NO_3 \Rightarrow NO_2$ redukciója; ➢ UV pigmentek jelenléte

3.2.1.2. BIOLOG teszt alkalmazásával

A tesztmódszer lényege, hogy egy 96 lyukú tálcán 95 lyukban gyárilag elkészítve különböző, a baktériumok által potenciálisan hasznosítható beszárított szénforrások vannak elhelyezve. Minden tesztlyuk TTC-t is tartalmaz, így ha az adott baktériumtörzs képes hasznosítani az adott szénforrást, akkor azt színváltozás (rózsaszínűvé válik) formájában érzékelhetjük. A tesztrendszerhez a lyukak színváltozását érzékelő detektor (opcionális) és a baktériumok szénforrás hasznosításával kapcsolatos számítógépes adatbázis is tartozik. A teszt 24 órás inkubálási idő után (*Pseudomonas*ok esetén) válik kiértékelhetővé. Az eredményt a gép a különböző szénforrást tartalmazó lyukak inkubációs idő utáni elszíneződésének mintázatából számítja ki. A módszer igen nagy előnye a klasszikus tesztekkel szemben a jóval kisebb munka- és időigény (Biolog Inc., Hayward, CA, USA). A *4. táblázatban* a 96 lyukú plate szénforrásait tüntettük fel.

4. táblázat. A BIOLOG tesztnél alkalmazott szénforrások Gram(-) baktériumokhoz

A1 Víz	A2 α-ciklodextrin	A3 dextrin	A4 Glikogén	A5 Tween 40	A6 Tween 80	A7 N-acetil-D-galaktózamin	A8 N-acetil-D-glükózamin	A9 adonitol	A10 L-arabinóz	A11 D-arabitol	A12 cellobióz
B1 L-eritritol	B2 D-fruktóz	B3 L-fukóz	B4 D-galaktóz	B5 gentobióz	B6 α-D-glükóz	B7 m-inozitol	B8 α-laktóz	B9 α-D-laktóz-laktulóz	B10 maltóz	B11 D-mannitol	B12 D-mannóz
C1 D-melibióz	C2 β-metil-D-glükozid	C3 pszikóz	C4 D-raffinóz	C5 L-ramnóz	C6 D-szorbitol	C7 szukróz	C8 D-trehalóz	C9 turanóz	C10 xylitol	C11 metil-piruvát	C12 mono-metil-szukcinát
D1 ecetsav	D2 cisz-akonitsav	D3 citromsav	D4 hangyasav	D5 D-galakton-sav-laktóz	D6 D-galak-turonsav	D7 D-glükonsav	D8 D-glükóz-amin-sav	D9 D-glükuron-sav	D10 α-hidroxi-vajsav	D11 β- hidroxi-vajsav	D12 γ-hidroxi-vajsav
E1 p-hidroxi-fenil-ecetsav	E2 itakonsav	E3 α-keto-vajsav	E4 α-keto-glutár-sav	E5 α-keto-valeriánsav	E6 D,L-tejsav	E7 malonsav	E8 propionsav	E9 quinsav	E10 D-szac-harinsav	E11 sebaksav	E12 szukcinsav
F1 bróm-szukcinsav	F2 szukcinamin-sav	F3 Glükuron-amid	F4 Alaninamid	F5 D-alanin	F6 L-alanin	F7 L-alanil-glicin	F8 L-aszparagin	F9 L-aszpartát-sav	F10 L-glutamin-sav	F11 glicil-L-aszpartátsav	F12 glicil-L-glutaminsav
G1 L-hisztidin	G2 hidroxi-L-prolin	G3 L-leucin	G4 L-ornitin	G5 L-fenilalanin	G6 L-prolin	G7 L-piro-glutaminsav	G8 D-szerin	G9 L-szerin	G10 L-treonin	G11 D,L-karnitin	G12 γ-amino-vajsav
H1 urokán-sav	H2 inozin	H3 uridin	H4 timidin	H5 Fenil-etilamin	H6 putreszcin	H7 2-amino-etanol	H8 2,3-butándiol	H9 glicerol	H10 D,L-α-glicerol-foszfát	H11 glükóz-1-foszfát	H12 glükóz-6-foszfát

3.2.2. *In vitro* antagonista tesztek *Pseudomonas*okkal

A teszteket 10 cm-es műanyag Petri-csészékben végeztük King B táptalajon 27 °C-os termosztátban három ismétlésben (az ettől való eltéréseket külön feltüntettük).

3.2.2.1. Antagonista tesztek *Pseudomonas* törzsek között

35 sziderofor *Pseudomonas* törzs antagonista jellegét vizsgáltuk úgy, hogy két ismétlésben mindegyiket mindegyikkel szemben teszteltük az alábbiak szerint. King B táptalajt tartalmazó Petri-csészékre, melyeket előzőleg steril boxban nyitott állapotban kb. 20-30 percig szárítottuk (ennek az a jelentősége, hogy a ráoltott szuszpenziót igen rövid idő alatt beszívja, így az megfelelően kis kiterjedésű – 1-2 mm átmérőjű – foltban marad), négy pontban – egymástól és a Petri-csésze szélétől a lehető legtávolabb – leoltottunk 5-5 µl-t négy különböző törzs folyékony kultúrában tartott egynapos szuszpenziójából. 24 óra inkubációs idő után steril üvegporlasztó segítségével egyenletesen befújtuk egy másik *Pseudomonas* törzs folyékony szuszpenziójával. A gátlási gyűrűk méretét újabb egynapos inkubáció után 0,5 mm-es pontossággal mértük le.

3.2.2.2. Antagonista tesztek növénypatogén gombákkal szemben

Ezeket a vizsgálatokat King B és maláta táptalajon, illetve a kettő keverékén egyaránt elvégeztük. A leggyakrabban alkalmazott növénypatogén gomba a gyors növekedésű *Pythium ultimum*, és a lassabban fejlődő *Phoma medicaginis* var. *pinodella* számos törzse volt. Ezen kívül az alábbi gombákkal is végeztünk antagonista teszteket: *Alternaria tenuis, Ascochyta pisi, Botrytis cinerea, Botrytis allii, Fusarium dianthy, F. oxysporum, Rhizoctonia solani, Sclerotinia minor, S. sclerotiorum, Trichoderma viride.*

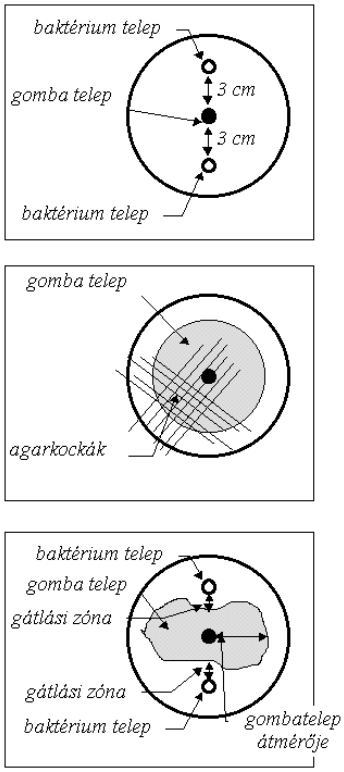
A vizsgálat az alábbiak szerint történt:

Az előkészített, kissé megszárított felületű agarlemezekre a *2. ábra* szerint 5-5 µl 24 óránál nem idősebb baktérium szuszpenziót pipettáztunk lehetőleg minél kisebb foltban.

A lemez közepére egy felszínével lefelé fordított gombamicéliumokat tartalmazó agarkockát helyeztünk. A kiválasztott fitopatogén gombákat 4-5 nappal korábban több Petri-csészében ugyancsak maláta agarra oltottuk (egy vagy több pontban, attól függően, hogy milyen gyors a gomba szaporodása), hogy kellő számú agarkocka álljon rendelkezésre. Ha a gomba gyors szaporodású (pl. *Pythium sp.*) volt, akkor azt a baktériumos oltás után egy nappal kellett a táptalajra helyeznünk.

Az agarkockákat az ábra szerint készítettük leégetett szike segítségével a gomba által már benőtt friss teleprészből. A kockácskákat lándzsaheggyel illesztettük a friss táptalajra.

Egy Petri-csészében csak egy baktérium törzset teszteltünk két vagy három ismétlésben.



2. ábra. Az antagonista teszt beállításának lépései

Termosztátban (26-27°C-on) inkubálva 48 óra múlva, amint – antagonista jellegű baktérium alkalmazása esetén – a gombatelep alakján torzulást tapasztaltunk (szabályos kör helyett deformált alakúvá vált), a gátlási zóna (a gombatelep és a baktériumtelep közötti távolság mm-ben megadva) nagyságát feljegyeztük. A gombatelep sugarát ugyancsak lemértük és a leolvasást akkor fejeztük be, amikor a gombatelep megközelítette a Petri-csésze peremét.

A teszteket oly módon is elvégeztük, hogy a kiindulási baktérium szuszpenziót már eleve a két vagy három törzs keverékével készítettük (mindkét vagy mindhárom baktérium folyadékkultúrájából 100-100 µl-t tettünk 10 ml friss folyékony King B tápoldatba, majd 24 órán át 27 °C-on inkubáltuk. Lényeges szempont volt az, hogy csak olyan törzsek kombinációját alkalmazhattuk, amelyek nem mutattak egymással szemben antagonista hatást.

3.2.2.3. Antagonista tesztek az *Erwinia amylovora* törzseivel szemben

22 kiválasztott *Pseudomonas* törzzsel (közöttük néhány spontán mutációval kialakult törzs is volt) végeztük a vizsgálatot úgy, hogy a Petri-csészékbe a kiválasztott *Pseudomonas*ok egynapos szuszpenzióiból pontszerűen leoltott (5-5 µl) foltjaira 24 órás inkubáció után az *Erwinia amylovora* hatféle törzsének 24 órás szuszpenzióját finoman rápermeteztük (ezzel a *Pseudomonas*ok antagonista hatását mutattuk ki). Az eredményt újabb egy nap elteltével a gátlási zóna mérete alapján kaptuk. A vizsgálatot úgy is elvégeztük, hogy foltszerűen leoltott *Erwiniá*kra permeteztük a *Pseudomonas*okat (így az *Erwiniá*k lehetséges antagonista hatását vizsgáltuk).

3.2.2.4. Antagonista tesztek *Rhizobium*okkal szemben

35 *Pseudomonas* törzzsel és hét, a GATE Mikrobiológiai Tanszékének törzsgyjteményéből származó *Rhizobium leguminosarum* törzs felhasználásával végeztük a vizsgálatot az előzőekben már ismertetett pontszerű leoltás és másnapi rápermetezés módszerével. A vizsgálatot úgy állí-

tottuk be, hogy mind a *Pseudomonas*, mind a *Rhizobium* törzsekkel elvégeztük a rápermetezést.

A GATE Mikrobiológiai Tanszékének törzsgyűjteményéből származó hét *Rhizobium leguminosarum* törzset egymással szemben is teszteltük a rhizobiumok szaporodásához kedvező élesztő-mannit (YMA) táptalajon Petri-csészékben a pontszerű leoltás és másnapi porlasztásos bepermetezés módszerével. A 24 órás inkubációs idő elteltével a potenciálisan jelentkező gátlási zónák átmérőjét mértük.

3.2.3. Sziderofor-termelés kimutatása

Az antagonizmus létrejöttében kitüntetett szerepű szideroforoknak a termelődését nagymértékben befolyásolja a táptalaj összetétele és vashoz kémiailag közel álló fémek vegyületeinek jelenléte is. Az ultraibolya fényben zöldes-sárgás fénnyel fluoreszkáló, a kék krómazurolos táptalajon narancssárga színben megjelenő sziderofor gyűrű méretének detektálásával a termelődés mértéke könnyen nyomon követhető.

3.2.3.1. Sziderofor-termelés különböző táptalajokon

35 *Pseudomonas* törzs sziderofor-termelését hasonlítottuk össze King B táptalajon és maláta agaron azonos körülmények között tesztelve.

3.2.3.2. Sziderofor-termelés vizsgálata különböző fémvegyületek jelenlétében

54 *Pseudomonas* törzs sziderofor-termelését vizsgáltuk a SCHWYN és NEILANDS (1987) által kidolgozott – a *Pseudomonas*ok teszteléséhez alkalmassá tétele érdekében általunk módosított – krómazurolos King B táptalajon 16 fémvegyület nyolcféle koncentrációjának jelenlétében.

Minden fémiont – figyelembe véve a molekulatömegeket (a kristályvíztartalommal együtt) és a fémek vegyértékeit – hígítási sor segítségével a következő koncentrációkban alkalmaztuk: 10, 20, 40, 80, 160, 320, 640 és 1280 µM. A felhasznált fémvegyületek az 5. *táblázatban* láthatók.

5. táblázat. A tesztelésekhez használt fémvegyületek

✦ $AgNO_3$	✦ $Na_2MoO_4 \times 2H_2O$
✦ As_2O_3	✦ $NiCl_2 \times 6H_2O$
✦ $CdSO_4 \times {}^{8}/_{3}H_2O$	✦ $PbCO_3$
✦ $CoSO_4 \times 7H_2O$	✦ $SbCl_3$
✦ $CrK(SO_4)_2 \times 12H_2O$	✦ $SnCl_2 \times 2H_2O$
✦ $CuSO_4$	✦ Tl_2SO_4
✦ $HgCl_2$	✦ V_2O_5
✦ $MnSO_4 \times nH_2O$	✦ $ZnSO_4 \times 7H_2O$

A folyékony King B kultúrában nevelt, 24 órásnál nem idősebb sziderofortermelő törzseket 5-5 µl-es foltokban hatosával, egymástól egyenlő távolságra oltottuk az agarlemezekre. A minél kisebb telepátmérők érdekében a frissen elkészített, megfelelő fémkoncentrációjú táptalajokra csak három nap elteltével oltottuk rá a törzseket. A 48 órás 27 °C-on végzett inkubáció elteltével az eredetileg kék táptalajon a telepek körül megjelenő sárgás-narancsos színű gyűrű átmérőjének mérésével végeztük a kiértékelést.

3.2.4. Biotikus és abiotikus tényezők hatása a *Pseudomonas*ok szaporodására

3.2.4.1. Fémvegyületek hatása folyadékkultúrában

16 kiválasztott *Pseudomonas* törzset három fémvegyület ($CoSO_4 \times 7H_2O$, $CrK(SO_4)_2 \times 12H_2O$, $AgNO_3$) négyféle koncentrációjával (10, 40, 160 és 640 µM/l) teszteltük King B tápoldatban. A 10 cm^3 megfelelő fémion koncentrációt tartalmazó kémcsövekbe 100-100 µl 24 órás *Pseudomonas* szuszpenziót pipettáztunk. 24 órás, 28 °C-on végzett rázógépes inkubálás után (140 percenkénti fordulat) SPEKTROMOM típusú fotométeren 550 nm-es hullámhosszon lemértük az oldatok abszorbanciáját.

3.2.4.2. Antibiotikum érzékenységi vizsgálatok

22 féle antibiotikum alkalmazásával 54 *Pseudomonas* törzset teszteltünk az ún. korongos módszer segítségével. A vizsgálathoz felhasznált RESISTEST antibiotikum korongok (*6. táblázat*) a Human Oltóanyagtermelő és Kutató Intézettől (Gödöllő - Budapest) származtak. A vizsgálatokat King B táptalajon végeztük. 0,1 ml baktérium szuszpenziót üvegkaccsal egyenletesen elkentünk a táptalajon, majd ráhelyeztük a különböző színű és hatóanyagtartalmú korongokat (5 db-ot Petri-csészénként) és 24 órás inkubáció után a gátlási zóna mérete alapján kiértékeltük a hatást.

6. táblázat. A felhasznált antibiotikumok

AZ ANTIBIOTIKUM KORONGOK HATÓANYAGTARTALMA ÉS JELÖLÉSE			
1.	*AMPICILLIN*	20 µg	fehér keresztes
2.	*CARBENICILLIN*	100 µg	fehér hullámos
3.	*CEFOTAXIM*	30 µg	narancssárga vonalas
4.	*CHLORAMPHENICOL*	30 µg	piros
5.	*CHLORTETRACYCLIN*	30 µg	sárga
6.	*COLISTIN*	20 µg	piros
7.	*GENTAMICIN*	20 µg	barna keresztes
8.	*KANAMYCIN*	30 µg	sötétkék
9.	*LINCOMYCIN*	10 µg	rózsaszín keresztes
10.	*METHICILLIN*	20 µg	fehér kockás
11.	*NALIDIX-SAV*	30 µg	kék kockás
12.	*NEOMYCIN*	30 µg	barna
13.	*NYSTATIN*	100 NE	sárga pontozott
14.	*OLEANDOMYCIN*	30 µg	olajzöld pettyes
15.	*OXYTETRACYCLIN*	30 µg	sárgásbarna
16.	*PAROMOMYCIN*	50 µg	zöld vonalas
17.	*PENICILLIN*	100 NE	fehér
18.	*POLYMYXIN-B*	15 µg	zöld
19.	*SPIRAMYCIN*	30 µg	rózsaszín pontozott
20.	*STREPTOMYCIN*	30 µg	kék
21.	*SUPERSEPTYL*	400 µg	fekete
22.	*TOBRAMYCIN*	10 µg	piros pettyes

3.2.4.3. Hidrogén-cianid termelés, növekedés serkentés és pH tűrés kimutatása

33 *Pseudomonas* törzs antagonista és növényi növekedést serkentő tulajdonságának megállapítására az alábbi teszteket is elvégeztük: hidrogén-cianid termelés; fehérjebontás; auxintermelés; kitin- és cellulózbontás képességének, valmint a pH-tűrésnek a meghatározása.

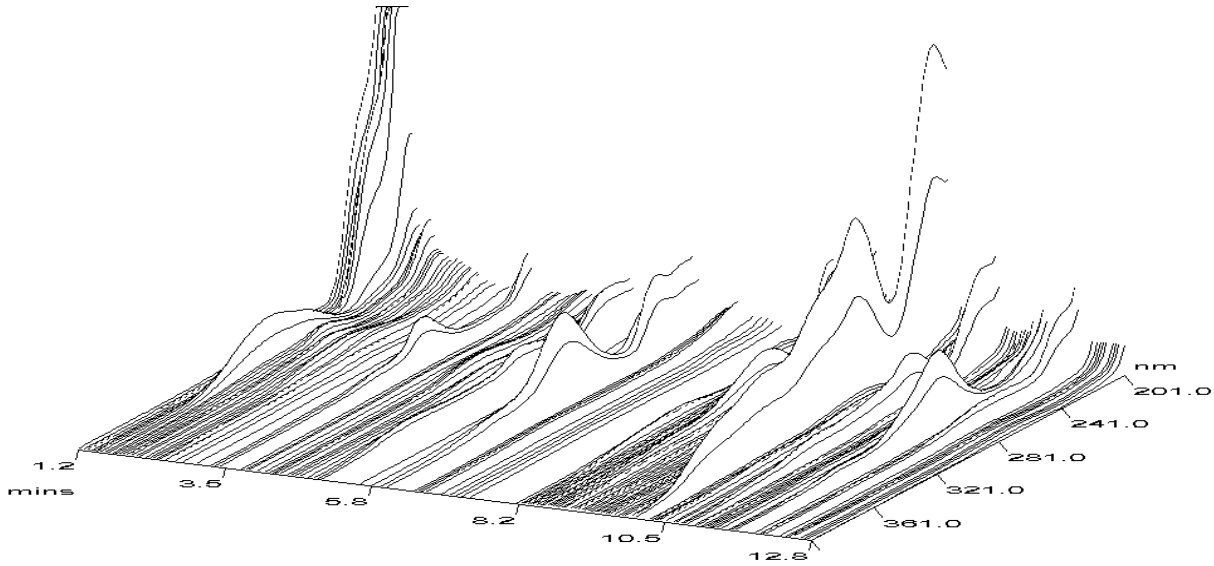
3.2.5. *Pseudomonas*ok antibiotikum termelésének vizsgálata

Nagynyomású folyadék-kromatográfiás módszer segítségével vizsgáltuk, hogy az általunk izolált fluoreszkáló *Pseudomonas*ok milyen típusú és mennyiségű antibiotikumot termelnek. A mérést egy számítógép vezérelte HPLC készülékkel (Hewlett Packard 1090 Liquid Chromatograph) végeztük, melynek segítségével a *4. ábrán* és a *7. táblázatban* feltüntetett vegyületek jelenlétét és mennyiségét figyeltük. A műszer 10 µl-nyi mintát vizsgált metilalkoholos rendszerben 100 bár körüli nyomáson 200 és 400 nm közötti tartományban 13 percnyi retenciós idővel (*3. ábra*). A vizsgálni kívánt vegyületek megfelelő hullámhosszú UV spektrumát a rendszer külön is detektálta, meghatározva a csúcsok helyét, méretét és a görbe alatti területet, ami a tulajdonképpeni mérés alapjául szolgált (*5. ábra*).

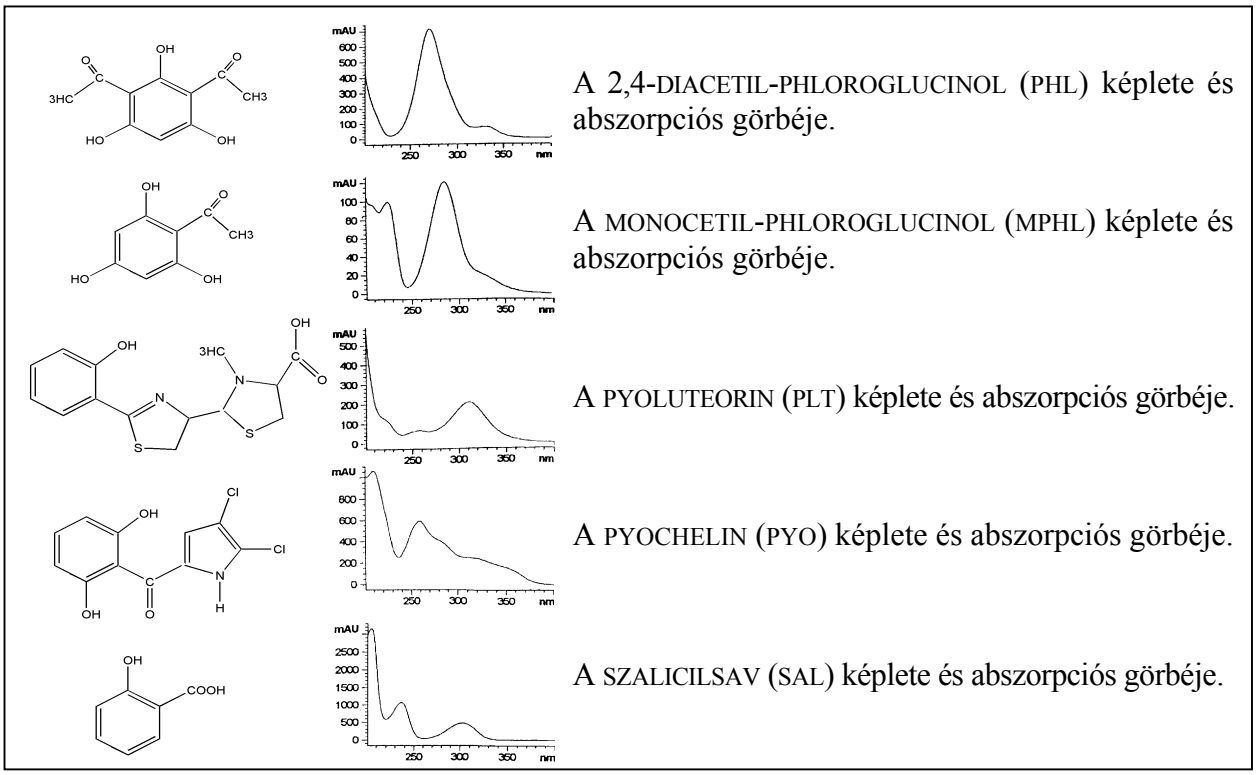
3.2.5.1. GCM tápoldaton inkubálva

A vizsgálatra kerülő 34 *Pseudomonas* törzset az alábbi módon készítettük elő az antibiotikum termelés kimutatására alkalmas HPLC-s vizsgálathoz. 100 ml-es Erlenmeyer lombikokba 20-20 ml GCM tápoldatot töltöttünk, beoltottuk a *Pseudomonas* törzsek inokulumaival (100-100 µl egynapos szuszpenzió), majd 27 °C-on 2 napig rázattuk (140 fordulat / perc). Az inkubációs idő

eltelte után 2 mólos sósavval pH 2 körüli értékre savanyítottuk le a szuszpenziókat, majd kétszer 20 ml etilacetáttal két lépésben 5-5 perces rázatással extraháltuk, a vizes fázis nagy részét kiöntöttük. 50 ml-es centrifugacsövekbe helyeztük, 30 percig 250×g-n centrifugáltuk, és egy éjszakára –20 °C-ra hűtöttük. Így a szerves fázist könnyen szét lehetett választani a cső aljára kifagyott vizes fázis maradványától. A szerves fázist vákuumos rotációs desztilláló készülékkel (Rotovapor, RE120) cseppnyi mennyiségig pároltuk, majd 1 ml metilalkoholban vettük fel és 2 ml-es centrifugacsövekbe helyeztük, 10 percig 500×g-n centrifugáltuk, majd HP (Hewlett Packard) csövekbe pipettáztuk a felülúszó kétharmadát (az esetleges üledéktől így megszabadultunk), és leplombáltuk. Ezután kerülhetett sor az automatizált mérésre.



3. ábra. A HPLC-s készülék által letapogatott háromdimenziós mező, melynek megfelelő hullámhosszú metszetei adják a keresett vegyületekre jellemző UV spektrumot



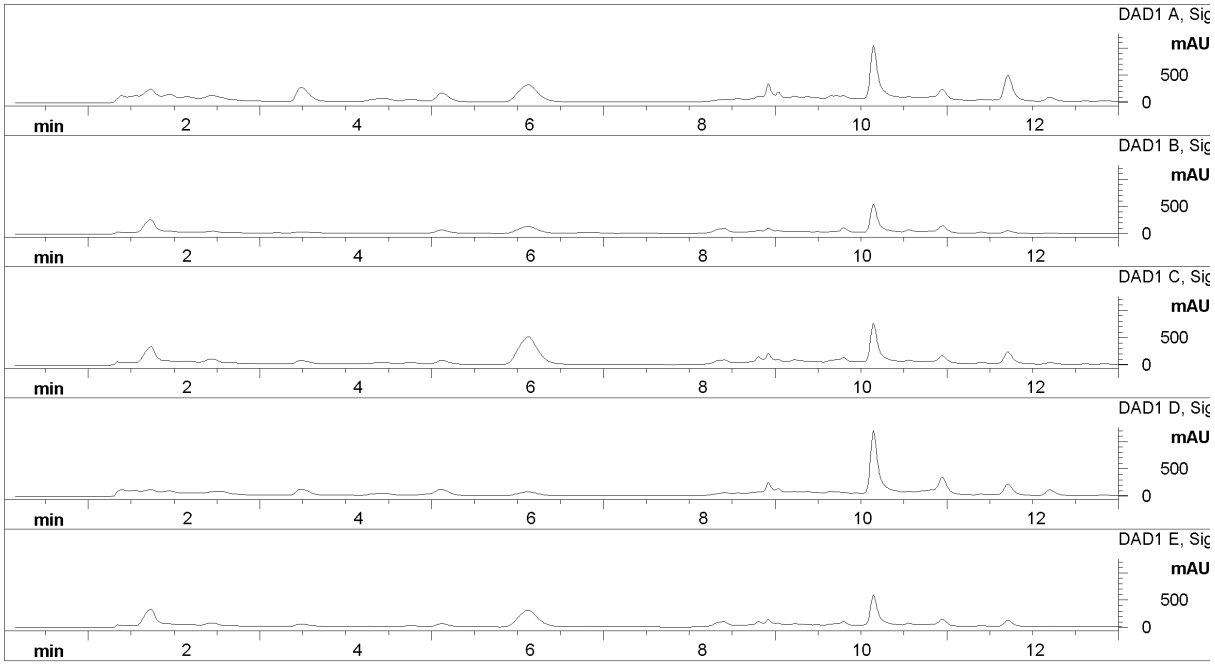
4. ábra. A vizsgált másodlagos anyagcseretermékek szerkezeti képlete és UV spektruma

3.2.5.2. Antibiotikum termelést elősegítő tápoldaton inkubálva

A vizsgálat menete az alább ismertetett eltérésektől eltekintve azonos az előzővel. A baktériumtörzsek szaporításához itt lombikonként 50-50 ml módosított Karner's PDA táptalajt alkalmaztunk a fokozott antibiotikum-termelés elősegítése érdekében, az inkubációt pedig 72 óráig végeztük. Az etilacetátos szétválasztást a kiindulási mennyiségnek megfelelően kétszer 50 ml oldószerrel végeztük, a centrifuga csövekben (2× kb. 55 ml / minta) maradt vizes fázist pedig speciális szűrőpapírral távolítottuk el.

7. táblázat. A HPLC-vel detektált vegyületek

VEGYÜLET NEVE	MOLEKULATÖMEGE	RETENCIÓS IDEJE	DETEKTÁLÁS HULLÁMHOSSZA
PHLOROGLUCINOL	210 g/M	11,6 perc	270 nm
MONOACETIL-PHL	186 g/M	6,2 perc	290 nm
PYOCHELIN	325 g/M	10,1 és 10,8 perc	254 nm
PYOLUTEORIN	268 g/M	9,4 perc	313 nm
SZALICILSAV	138 g/M	8,2 perc	300 nm



JELMAGYARÁZAT: A 3. ábra háromdimenziós szelvényének 270; 313; 290; 254 és 300 nm-en mért metszetei a retenciós idő függvényében.

5. ábra. A HPLC készülék kiválasztott hullámhosszainak metszetei a retenciós idő függvényében

3.2.6. *In vivo* növényoltási kísérletek *Pseudomonas*okkal

Ezeket a vizsgálatokat a borsó (*Pisum sativum* L.) Gloria de quimper és Rajnai törpe fajtáival végeztük üvegházi, illetve fénykamrás körülmények között. A tesztelni kívánt *Pseudomonas* törzseket az előcsíráztatott magvak felszínére vittük fel.

3.2.6.1. Csíranövény teszt

Tízszeres hígítású hypo oldattal tíz percen át fertőtlenített Rajnai törpe borsófajta magjait alapos és többszöri leöblítés után egy napig. steril desztillált vízben csíráztattuk.

A 2-3 mm-es gyököcskéjű egészséges csíranövényeket ötösével vizes agarra helyeztük, miután belemártottuk őket egy meghatározott *Pseudomonas* törzs 24 órán át inkubált folyékony szuszpenziójába. Összesen húsz *Pseudomonas* törzzsel végeztük el ezeket a teszteket.

A ráoltott törzsek növekedést befolyásoló hatását 5 nap szobahőmérsékleten történő inkubáció után vizsgáltuk meg.

3.2.6.2. Tenyészedényes vizsgálatok növénypatogén gombákkal szemben

Ezeket a vizsgálatokat 35 *Pseudomonas* törzzsel, Gloria de quimper borsó fajtával és a borsók leggyakoribb gomba kártevőivel végeztük. A tesztek a csíranövényeket elpusztító *Pythium ultimum* két törzsével, valamint a tesztnövények gyökereit károsító *Phoma medicaginis* var. *pinodella* hat törzsének keverékével történtek. Ezek a patogén törzsek borsó növényekről lettek izolálva, így biztosak lehettünk fertőzőképességükben.

A fertőzött talaj elkészítése

A gombák tenyészeteit úgy készítettük, hogy literes Erlenmeyer lombikokba 60-60 g steril – szárazon autoklávozott – kukorica granulumot (gabona-pellet, élelmiszerboltokban kapható) helyeztünk, majd ezekre oltottunk egy fél Petri-csészényi kockára darabolt gombatenyészetet, majd 10 ml steril desztillált vízzel nedvesítettük be azokat. A *Pythium*okat három napig, a *Phomá*kat egy hétig 24 °C fokon inkubáltuk. Ezután összekevertük a két *Pythium* törzset. Ugyancsak vegyítettük egymással a hat *Phoma* törzset is. Az így kapott kétféle keveréket apró morzsákra törve kevertük a talajhoz. *Pythium*ból 3, (180 g / 12 kg föld, kb 1,5%-os fertőzött talaj arány), *Phoma*ból 6 lombiknyit (360 g / 12 kg talaj, 3%-os fertőzöttségi arány) kevertünk 12-12 kg földbe egyenletesen szétoszlatva a telepeket úgy, hogy a gombák által részben lebontott gabonapellet darabokat szűklyukú rostán átmorzsoltuk. A tenyészedényeket úgy állítottuk be, hogy talajuknak csak a középső részét fertőztük, az alsó, vattadugóval ellátott részbe és a felső részbe fertőzetlen talaj került. A középső fertőzött talajrétegre kerültek a kezelt illetve kezeletlen magvak, majd a tetejére 2 cm-es megnedvesített fertőzésmentes talajborítás került. A tenyészedények 14 cm hosszú és 3 cm átmérőjű műanyag csövek voltak (*mellékletek 63. és 64. ábrája*).

A pszeudomonasszal kezelt magvak előkészítése:

A magvak fertőtlenítését 4%-os hipoklóros-savban végeztük 3 percig, majd steril ioncserélt vízzel öblítettük a klóros szag teljes elmúlásáig. 24 óráig steril vizes agaron (3g agar / l desztillált víz) Petri-csészénként 19 borsómagot csíráztattunk szabályos elrendezésben, egymással nem érintkezve 24 °C-on. Ezalatt az idő alatt a magok 2-3 mm-es gyökeret hoztak. Ezeket 10 percre belehempergettük az illető *Pseudomonas* szuszpenziójába, ami úgy készült, hogy 2-2 Petri-csésze King B agarra a folyékony King B oldatban egy napig 27 °C-on rázatott baktérium szuszpenziójából 250-300 µl-t rápipettáztunk, majd üvegkaccsal egyenletesen szétkentük. Az így készült egynapos tenyészetet használtuk fel úgy, hogy 5-5 ml steril 0,5%-os karboximetil-cellulóz (CMC) oldatot öntöttünk a csészékre, üvegbottal óvatosan felszedtük a baktérium réteget, majd az üvegbot segítségével steril 100 ml-es főzőpohárba csurgattuk a szuszenziót. Újabb 5 ml CMC-vel újra átöblítettük a Petri-csészéket, és az így kapott 20 ml szuszpenzióba mártottuk az egy napja csírázó magvakat kb. 10 percre, utána az oldatot leöntöttük, és steril üveg Petri-

csészébe helyeztük át a magvakat. Mindegyik mintából egy szem magot 20 ml steril desztillált vízbe (100 ml-es gömblombikba) tettünk, és 10000×-es hígítást hajtottunk végre tízszeres lépésekben, majd az utolsó három tagból 100 µl-t pipettáztunk Petri-csészékben lévő steril táptalajokra, szélesztettük, majd másnap megszámoltuk a telepeket. Így visszaszámolhattuk az eredeti egy magra eső csíraszámot.

A tenyészedények elhelyezése, a kísérlet értékelése

A növények üvegházban növekedtek, 6-22-óráig fényben, 52 db 36 wattos fénycső alatt (150000 Lumen), napközben természetes fényt is kapva 22 °C-on, éjszaka 20 °C-on, sötétben. A növények talaját mindvégig nedvesen tartottuk. A kísérletek random elrendezésben lettek beállítva. 6 tálcán összesen 12 ismétlésben 35 törzzsel, plusz a baktériumkezelés nélküli és a gomba és baktériumkezelés nélküli kontrollokkal összesen 37×12×2, azaz 888 tenyészedényben.

A kísérlet értékelése a növények túlélési százalékának kiszámításával, fertőzöttségi fokának meghatározásával és a növények nedves tömegének lemérésével történt.

3.2.6.3. Tenyészedényes vizsgálatok *Pseudomonas*ok törzskeverékével

A *Pseudomonas*ok kombinációival végzett növénytesztek Rajnai törpe borsófajta tesztnövénnyel, 23 *Pseudomonas* párokban alkalmazott törzskeverékével és hatféle borsóról izolált növénypatogén gomba (*Ascochyta pisi*, *Phoma medicaginis* var. *pinodella* két törzse, *Fusarium oxysporum, F. sp., Pythium ultimum*) külön-külön történő alkalmazásával folytak.

A fertőzött talaj elkészítése az előző fejezetpontban ismertetett módszer szerint történt. A gombákat 50 g durvára darált steril, megnedvesített kukoricadarán a *Pythium* kivételével (ezeket 3 napig) hét napig inkubáltuk 27 °C-on, majd mindegyiket 2-2 kg humuszos homoktalajba kevertük (50 g / 2 kg föld, kb 4%-os fertőzött talaj arány). A fertőzött talajt itt is csak a középső rétegben alkalmaztuk.

A magvak fertőtlenítése 10×-esére hígított háztartási hypoval történt 5 percig, majd alapos és többszöri steril desztillált vizes öblítés után steril vizes agaron 24 óráig 27 °C-on csírázni hagytuk azokat. Másnap a 2-3 mm-es gyököcskével rendelkező növénykéket 10 percre belehempergettük a megfelelő *Pseudomonas* keverék egynapos rázatott folyadékkultúrájának oldatába. Ezt követően az előzőleg elkészített, gombafertőzött kukoricadarával gondosan elkevert talajrészre kerültek a csírázó magvak, fölé pedig 2 cm vastag kezeletlen, megnedvesített talajréteget helyeztünk.

A növények mesterséges megvilágításban (egyszerű klímakamrában) növekedtek, 13 órás megvilágításban 25 °C-on, 1 db 500 wattos halogén reflektor fényében. A kísérletek random elrendezésben lettek beállítva. 168 tejfölös pohárban összesen 5 ismétlésben a patogén gombák és a *Pseudomonas* párok törzskombinációival, valamint a baktériumkezelés nélküli és a gomba és baktériumkezelés nélküli kontrollokkal, összesen 840 tesztnövénnyel.

A kísérlet értékelése négy hét elteltével a növények túlélési százalékának kiszámításával és a növények száraz tömegének lemérésével történt.

3.3. MATEMATIKAI ANALÍZIS ÉS ÉRTÉKELÉS

Az *in vitro* vizsgálatok során kapott párhuzamos mérések eredményeit átlagoltuk, az esetenkénti kiugró értékeket elhagytuk. Ahol az ismétlések száma elérte vagy meghaladta a hármat, az eredményekből szórást számoltunk, és a mellékletek táblázataiban tüntettük fel azokat.

4. EREDMÉNYEK

4.1. *PSEUDOMONAS* TÖRZSEK IZOLÁLÁSA ÉS FAJI MEGHATÁROZÁSA

A talajmintákból elemzés céljából kis mennyiséget elkülönítettük, a többi részét – a begyűjtést követően lehetőség szerint egy-két héten belül – mikroorganizmusok izolálásához készítettük elő.

4.1.1. A begyűjtött talajok jellemzése

A talajok legjellemzőbb fizikai paramétereit (pH, összsó, mész, humusz, N, P, K és egyéb fémek) a talajvizsgálati eredmények alapján a *8. táblázatban* foglaltuk össze.

8. táblázat. A talajvizsgálati tesztek eredményei

TALAJ	pH	K_A	Összsó (%)	$CaCO_3$ (%)	Humusz (%)	NO_3-NO_2-N (mg/kg)	NH_4-N (mg/kg)	P_2O_5 (mg/kg)	K_2O (mg/kg)	Mg (mg/kg)	Na (mg/kg)	Zn (mg/kg)	Cu (mg/kg)	Mn (mg/kg)	KŐ (%)
Apaj	7,36	30	0,21	12,7	3,27	2,9	3,7	25,	172	471	477	1,7	1,0	20	-
Csanádapáca	7,20	48	0,10	5,5	4,17	22	5,7	518	876	240	78	1,9	2,8	74	-
Érd	7,49	41	0,02	18,4	2,06	13	3,4	168	203	119	37	3,1	2,0	11	-
Gödöllő I	7,24	53	0,05	12,5	4,54	32	2,7	81	269	135	24	11,5	1,6	41	-
Gödöllő II	7,64	32	0,01	21,4	0,57	1,9	1,9	27	57	78	25	1,3	0,6	12	-
Izsák	8,02	25	0	11,6	0,42	2,6	1,4	36	28	36	21	1,6	2,8	23	-
Kapoly	7,39	30	0	5,3	0,88	9,3	2,8	140	84	101	24	1,3	2,0	84	-
Kondoros	7,25	46	0,09	3,7	3,50	24	4,1	344	420	273	57	3,2	3,0	74	-
Kunszentmiklós	7,82	32	0,12	15,4	1,50	13	2,1	91	288	129	916	1,5	1,9	36	-
Lenti	6,66	40	0,07	1,0	1,25	45	3,0	258	149	284	27	1,8	2,4	270	-
Martonvásár	7,31	36	0,05	5,7	2,82	15	3,0	837	824	96	22	2,6	1,9	72	-
Mélykút	7,53	29	0,08	5,6	1,52	64	2,0	813	429	68	28	3,1	2,2	21	-
Mezőtúr	6,90	59	0,11	2,1	2,74	29	4,5	182	355	64	64	2,0	5,8	174	-
Nádasladány	7,19	93*	0,22	19,4	30,3$^{\times}$	63	4,7	33	116	1900	364	1,8	1,1	13	-
Nagyigmánd	7,28	31	0,04	4,0	2,74	23	4,2	578	507	116	26	6,0	2,9	125	-
Nagyrécse	7,10	40	0,03	1,3	1,37	18	4,0	607	198	145	27	2,1	3,4	340	-
Nagyszénás	7,19	49	0,07	5,3	3,52	15	2,7	455	535	222	52	1,3	2,6	53	-
Pörböly	7,02	59	0,07	20,9	2,89	17	2,3	135	122	50	50	1,1	6,2	19	-
Sopron	7,34	40	0	8,4	1,61	11	3,2	18	1,9	163	29	1,5	2,6	21,	11
Szarvas	6,59	63	0,11	0,8	2,31	17	4,4	481	592	90	90	2,3	10	420	-
Szászberek	7,12	50	0,08	2,1	2,78	12	6,6	628	701	690	68	2,3	5,1	195	-
Székkutas	7,22	50	0,10	4,0	3,55	39	4,5	378	428	257	53	1,1	2,4	61	-
Szentes	7,03	53	0,07	5,0	2,54	6,1	6,9	113	466	32	32	1,7	3,0	49	-
Vág	6,65	33	0,01	0,6	1,20	6,1	5,2	125	66	146	22	2,8	4,3	195	33

**vízfelvevő képesség (ml/100g talaj); $^{\times}$izzítási veszteség, a köves talajoknál analízis előtt a kövek eltávolítva*

Látható, hogy a talajok zöme semleges vagy enyhén lúgos pH tartományba esik. Egyes talajoknál bizonyos fémek mennyisége kimagaslóan nagy, pl. a nádasladányi mintában a magnézium és a nátrium, az apaji és a kunszentmiklósi szikes talajban a nátrium, a martonvásáriban a kálium, a gödöllői homokban (Gödöllő II) a mész. A kondorosi, csanádapácai és gödöllői (I) minta humuszban kifejezetten gazdag a többihez képest.

4.1.2. A törzsek izolálása

A 3.1.2. fejezetben leírt módszerek segítségével mintegy 300 fluoreszkáló *Pseudomonas* törzset izoláltunk. A három legszélsőségesebb lelőhely talajainak kivételével (Nádasladány, Apaj és Kunszentmiklós) mindegyikben előfordultak a fluoreszkáló *Pseudomonas* fajok képviselői.

4.1.3. A törzsek azonosítása

Az izolátumok közül kiválasztottuk azokat az intenzív sárgászöld színben fluoreszkáló törzseket, melyeket a továbbiakban részletes vizsgálat alá vettünk.

4.1.3.1. Klasszikus módszer szerint

22 izolátumot teszteltünk az adott tulajdonság meghatározására szolgáló táptalajokon, és a *9. táblázatban* foglaltuk össze az azonosításra kijelölt törzsek legfontosabb jellemvonásait.

9. táblázat. Pseudomonas törzsek jellemzése klasszikus módszerekkel

TÖRZSEK	1/1/D	1/2/A	5/B	6/B1	8/D	10/E	13/C	14/A	15/B	ASH4	ÉRDS/A
KÓDJA	PPU1	PCO1	PFU1	PSP1	PPU2	PFU2	PPU3	PFU3	PSY1	PFU4	PCO2
NATÍV KÉP	PCKM	PKGM	PKGM	PKM	PK	PKM	PM	PKGM	PM	P	PKM
TELEP ALAKJA	ÁL KAR	ÁT KAR	ÁT KAR	ÁT UJJ	ÁT KAR	ÁT KAR	ÁT UJJ	ÁL KAR	ÁT SZAB	ÁT KAR	ÁL KAR
GRAM-FESTÉS	+ –	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
PHB-FESTÉS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UV PIGMENT	1	1	1/3	1/2	1	1/2	1/2	1	1	1	1
OXIDÁZ	1	1	1/2	1/2	1	1	1	1	1	1	1
KATALÁZ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CUKOR OXID.	1	1/2	1	1	1	1	1	1	1/2	1	1
CUKOR FERM.	1/2	1/2	1/2	1	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2
NITRÁT-RED.	0 0 1 0	0 0 1 0	0 0 1 0	0 1 0 0	0 0 1 0	0 0 1 0	0 0 1 0	0 0 1 0	0 1 0 0	0 0 1 0	0 0 1 0
GLÜKÓZ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
TRECHALÓZ	1/4	1	1/4	1	1/2	0	0	0	1	1/4	1
MEZO-INOZIT	1/2	1	1/2	1	1/2	1/2	1/2	1/2	1	1/2	1
L-VALIN	1	1/2	1	1	1	0	1	1	1	1	1
ß-ALANIN	1*	1*	1*	1*	1*	1/2	1*	1*	1*	1*	1/2
DL-ARGININ	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
SAVKÉPZÉS	1	0	1/2	1[1]	1/2	1	1	1/2	1/4	1/2	1/2
KEMÉNYÍTŐ	0	1/2	0	0	1/2	0	1/2	0	1/2	1/2	1/2
ZSELATIN	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0
CZAPEX- NO_3	1/2	1	1/4	1/4	1/4	1/4	1/2	1/4	1/4	1/2	1/4
4°C	0	1/2	1/2	1	0	1	1	0	1	0	1
41°C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TÖRZSEK	HPB41	IML13	KND2/C	KPF1/A	LNT1	MBI1	NGM1	NSS1	SBR1/D	SPR1	VÁG1/A
KÓDJA	PFU5	PFU6	PTO1	PSP”	PPU4	PCO3	PFU7	PPU5	PTO2	PFU8	PPU6
NATÍV KÉP	P	PKM	PKGM	PKM	PCM	PM	PM	P	PKM	PKM	PCM
TELEP ALAKJA	ÁL SZAB	ÁLT KAR	ÁL UJJ SZ	ÁL UJJ	ÁT KAR	ÁT UJJ	ÁLT KAR	ÁT UJJ SZ	ÁT UJJ	ÁT UJJ	ÁLT UJJ
GRAM-FESTÉS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
PHB-FESTÉS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UV PIGMENT	1	1/2	1	1/3	1	1/3	1	1/3	1/2	1	1
OXIDÁZ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
KATALÁZ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CUKOR OXID.	1	1	1/2	1	1/2	1	1	1	1/2	1	1
CUKOR FERM.	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2
NITRÁT-RED.	0 0 1 0	0 0 1 0	0 0 1 0	0 0 1 0	0 0 1 0	1 1 0 0	0 0 1 0	0 1 0 0	0 0 1 0	0 0 1 0	0 0 1 0
GLÜKÓZ	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
TRECHALÓZ	1/2	1/2	1	1/4	1/2	0	1/4	1/2	1	1/2	1/2
MEZO-INOZIT	1/2	1/2	1	1/2	1/2	0	1/2	1/2	1	1/2	1/2
L-VALIN	1	1	1	1	1	0	1	1	1/2	1	1
ß-ALANIN	1*	1*	1*	1**	1/2	0	1*	1	1/2	1*	1*
DL-ARGININ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SAVKÉPZÉS	1/2	1/2	0	1	1/2	0	1/4	0	1/2	1/4	1
KEMÉNYÍTŐ	0	1/2	1/2	0	0	0	1/2	0	1/2	0	0
ZSELATIN	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
CZAPEX- NO_3	1/4	1/4	1/4	1/4	1/4	1	1/4	1/4	1/4	1/4	1/4
4°C	0	0	1*	0	1/2	1	1	1/2	1[×]	1/2	0
41°C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

JELMAGYARÁZAT:

NATÍV KÉPNÉL: P: pálcika; C: kokkusz; K: keskenyedő; G: görbült; M: mozgó; a számadatok a baktériumok átmérőjét és hosszát jelentik

TELEP ALAKJÁNÁL: ÁL: átlátszó; ÁT: áttetsző; KAR: karéjos; UJJ: ujjas; SZAB: szabályos; KÖ: kör alakú; SZ: szétfutó; FSZ: félig szétfutó.; Z: zöld; FZ: fehéres-zöld.; ZS: sárgászöld; F: foltos; SU: sugaras

NITRÁT REDUKCIÓNÁL: a számok jelenétse sorban: 1. N_2; 2. NO_2; 3. NO_3; 4. NH_4^+

*β-ALANINNÁL: *zöld pigment; **barna pigment*

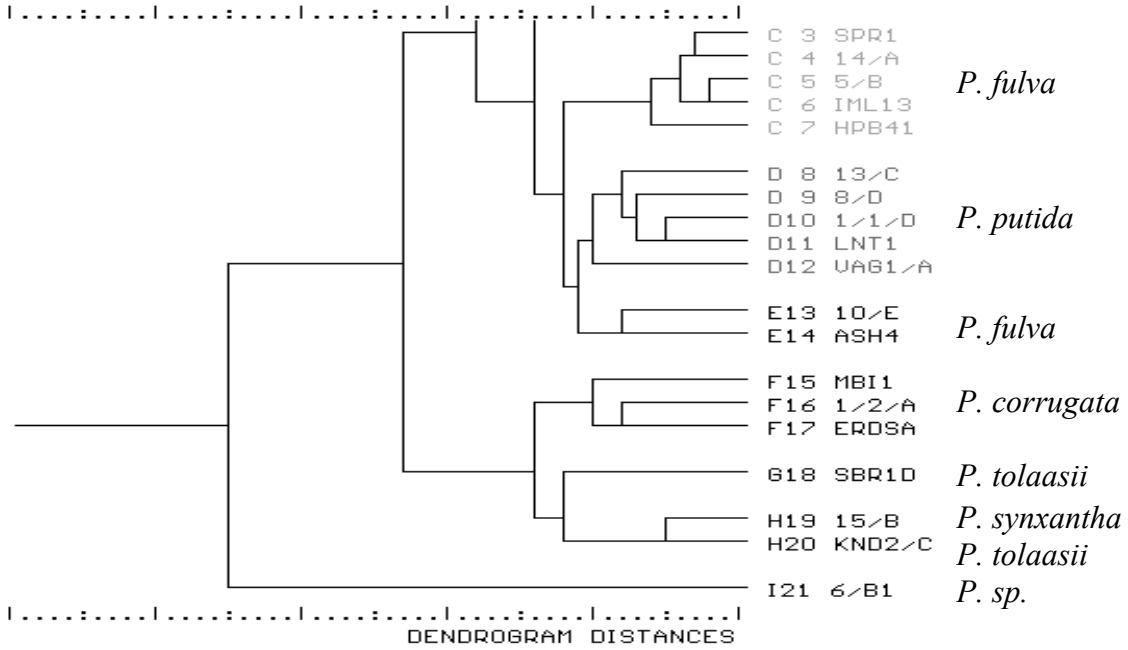
SAVKÉPZÉSNÉL: [1]gázképződés

4°C-ON VALÓ NÖVEKEDÉSNÉL: [×]3 nap után először nőttek ki

A tört értékek részlegesen pozitív reakciókat jelentenek.

4.1.3.2. BIOLOG teszt alkalmazásával

A szénvegyületek hasznosítása során kialakuló színváltozás hatására a számítógépes kiértékelés a *6. ábrán* látható rokonsági fokok meglétét adta. A mellékletekben található *55. ábra* ezeknek a törzseknek a sík és térbeli helyzetét szemlélteti a vizsgált paraméterek függvényében.



6. ábra. A vizsgált Pseudomonas törzsek rokonsági kapcsolata a BIOLOG tesz alapján
A törzsek közötti kapcsolatok annál szorosabbak, minél később ágaznak el egymástól

4.1.3.3. A törzsek elnevezése és faji besorolása

A két identifikáló vizsgálat eredményeit összevetve törzseinket a *10. táblázatban* foglaltak szerint határoztuk meg. A táblázatban a törzsek származási helyén kívül azt is feltüntettük, hogy rizoszférából vagy közvetlenül a talajból izoláltuk-e. A könnyebb nyomon követhetőség érdekében törzseinket az eddig alkalmazott elnevezés helyett egységes jelöléssel láttuk el. A továbbiakban– a referencia törzsek kivételével – ezeket a kódokat használtuk, ahol az első betű **P** (*Pseudomonas*), a második két betű a fajnév első két betűje, a végén pedig az azonos fajhoz tartozó törzsek megkülönböztetésére szolgáló szám áll. Egyes törzseknek spontán mutációi is kialakultak, ezeket a szokásos jelölés utáni *, $^{\times}$ vagy $^{+}$ jelöli.

A táblázatban minden vizsgálatba bevont *Pseudomonas* törzset feltüntettünk, a faji besorolás nélküliek (*Pseudomonas sp.*) izolálása később történt, vagy nem voltak egyértelműen azonosíthatók. A saját izolálású törzsek mellett a törzsgyűjteményi eredetűeket, valamint az egyes törzsek időközben létrejött, telepmorfológiai eltérések alapján elkülönített spontán mutánsait is feltüntettük.

10. táblázat. A Pseudomonas törzsek eredete és faji besorolása

NR.	TÖRZSEK KÓDJA	TÖRZSEK FAJI BESOROLÁSA	NR. RÉGI	TÖRZSEK KORÁBBI ELNEVEZÉSE	SZÁRMAZÁSI HELYE	IZOLÁLÁS HELYE
1	**PAE1**	*P. aeruginosa*	39	LEVEGŐ	*spontán fertőződés*	
2	**PCO1**	*P. corrugata*	1	1/2/A	Nyíregyháza 1	talaj
3	**PCO2**	*P. corrugata*	2	ÉRDS/A (I)	Érd	rizoszféra
4	**PCO2***	*P. corrugata*	3	ÉRDS/A (II)	*spontán mutációval jött létre*	
5	**PCO3**	*P. corrugata*	4	MBI1	*törzsgyűjteményből*	
6	**CHA0**	*P. fluorescens*	33	CHA0	*törzsgyűjteményből*	
7	**CHA0***	*P. fluorescens*	50	R/B (CHA0/A)	*spontán mutációval jött létre*	
8	**CHA0**$^{\times}$	*P. fluorescens*	51	N (CHA0/B)	*spontán mutációval jött létre*	
9	**2-79**	*P. fluorescens*	34	2-79	*törzsgyűjteményből*	
10	**2-79***	*P. fluorescens*	52	CR (2-79/A)	*spontán mutációval jött létre*	
11	**2-79**$^{\times}$	*P. fluorescens*	53	E/A (2-79/B)	*spontán mutációval jött létre*	
12	**2-79**$^{+}$	*P. fluorescens*	54	E/B (2-79/C)	*spontán mutációval jött létre*	
13	**TMIA3**	*P. fluorescens*	35	TMIA3	*törzsgyűjteményből*	
14	**PFL1**	*P. fluorescens*	5	PFL1	*törzsgyűjteményből*	
15	**PFU1**	*P. fulva*	6	5/B	Nyíregyháza 5	talaj
16	**PFU2**	*P. fulva*	7	10/E (I)	Nyíregyháza 10	talaj
17	**PFU2***	*P. fulva*	8	10/E (II)	*spontán mutációval jött létre*	
18	**PFU2**$^{\times}$	*P. fulva*	48	10/E (III) (K)	*spontán mutációval jött létre*	
19	**PFU3**	*P. fulva*	9	14/A (I)	Nyíregyháza 14	talaj
20	**PFU3***	*P. fulva*	10	14/A (II)	*spontán mutációval jött létre*	
21	**PFU4**	*P. fulva*	11	ASH4 (I)	Nagyhörcsök	rizoszféra
22	**PFU4***	*P. fulva*	12	ASH4 (II)	*spontán mutációval jött létre*	
23	**PFU5**	*P. fulva*	13	HPB41 (I)	Nagyhörcsök	rizoszféra
24	**PFU5***	*P. fulva*	14	HPB41 (II)	*spontán mutációval jött létre*	
25	**PFU6**	*P. fulva*	15	IML13 (I)	Kondoros	rizoszféra
26	**PFU6***	*P. fulva*	16	IML13 (II)	*spontán mutációval jött létre*	
27	**PFU7**	*P. fulva*	17	NGM1	Nagyigmánd	rizoszféra
28	**PFU8**	*P. fulva*	18	SPR1	Sopron	rizoszféra
29	**PPU1**	*P. putida*	19	1/1/D	Nyíregyháza 1	talaj
30	**PPU2**	*P. putida*	20	8/D	Nyíregyháza 8	talaj
31	**PPU3**	*P. putida*	21	13/C (I)	Nyíregyháza 13	talaj
32	**PPU3***	*P. putida*	22	13/C (II)	*spontán mutációval jött létre*	
33	**PPU3**$^{\times}$	*P. putida*	47	13/C (III) (G)	*spontán mutációval jött létre*	
34	**PPU4**	*P. putida*	23	LNT1	Lenti	rizoszféra
35	**PPU5**	*P. putida*	24	NSS1	Nagyszénás	rizoszféra
36	**PPU6**	*P. putida*	25	VÁG1/A	Vág	rizoszféra
37	**PSY1**	*P. synxantha*	29	15/B	Nyíregyháza 15	talaj
38	**PTO1**	*P. tolaasii*	30	KND2/C	Kondó	rizoszféra
39	**PTO2**	*P. tolaasii*	31	SBR1/D (I)	Szászberek	rizoszféra
40	**PTO2***	*P. tolaasii*	32	SBR1/D (II)	*spontán mutációval jött létre*	
41	**PSP1**	*P. sp.*	26	6/B1	Nyíregyháza 6	talaj
42	**PSP2**	*P. sp.*	27	KPF1/A (I)	virágföld	rizoszféra
43	**PSP2***	*P. sp.*	28	KPF1/A (II)	*spontán mutációval jött létre*	
44	**PSP3**	*P. sp.*	36	MH-4/B (A)	gerbera gyökér	Rizoszféra
45	**PSP3***	*P. sp.*	38	MH-4/B (B)	gerbera gyökér	Rizoszféra
46	**PSP3**$^{\times}$	*P. sp.*	42	MH-4/B (C)	gerbera gyökér	Rizoszféra
47	**PSP3**$^{+}$	*P. sp.*	49	U/B(MH-4/B(D))	*spontán mutációval jött létre*	
48	**PSP4**	*P. sp.*	37	H-3(A)	gerbera gyökér	Rizoszféra
49	**PSP4***	*P. sp.*	41	H-3 (B)	gerbera gyökér	Rizoszféra
50	**PSP5**	*P. sp.*	40	T-1	gerbera gyökér	Talaj
51	**PSP6**	*P. sp.*	43	W1	Nyíregyháza	Talaj
52	**PSP7**	*P. sp.*	44	W2	Nyíregyháza	Talaj
53	**PSP8**	*P. sp.*	45	W3	Nyíregyháza	Talaj
54	**PSP9**	*P. sp.*	46	W4	Nyíregyháza	Talaj

*JELMAGYARÁZAT: a *, $^{\times}$ és $^{+}$ a törzsek különböző spontán mutánsait jelöli;*
a Nyíregyháza származási hely utáni számok a Westsik féle vetésforgó alábbi művelésű parcelláit jelölik:

HOMOKJAVÍTÁS:

1. parlagoltatással *6. vízzel erjesztett szalmatrágyával* *10. kettős takarmánytermesztéssel*
5. erjesztett szalmatrágyával *8. csillagfürt gyökér- és zöldtrágyázással* *13-15. másodvetésű csillagfürt zöldtrágyázással*

4.2. *IN VITRO* ANTAGONISTA TESZTEK EREDMÉNYEI

A kapott eredményeket az esetek többségében (ahol az adatok mennyisége ezt lehetővé tette) – a szemléletesség kedvéért – grafikus módon ábrázoltuk. Az eredeti adatokat tartalmazó összefoglaló táblázatokat ilyenkor mellékletekben helyeztük el.

4.2.1. Antagonista tesztek *Pseudomonas* törzsek között

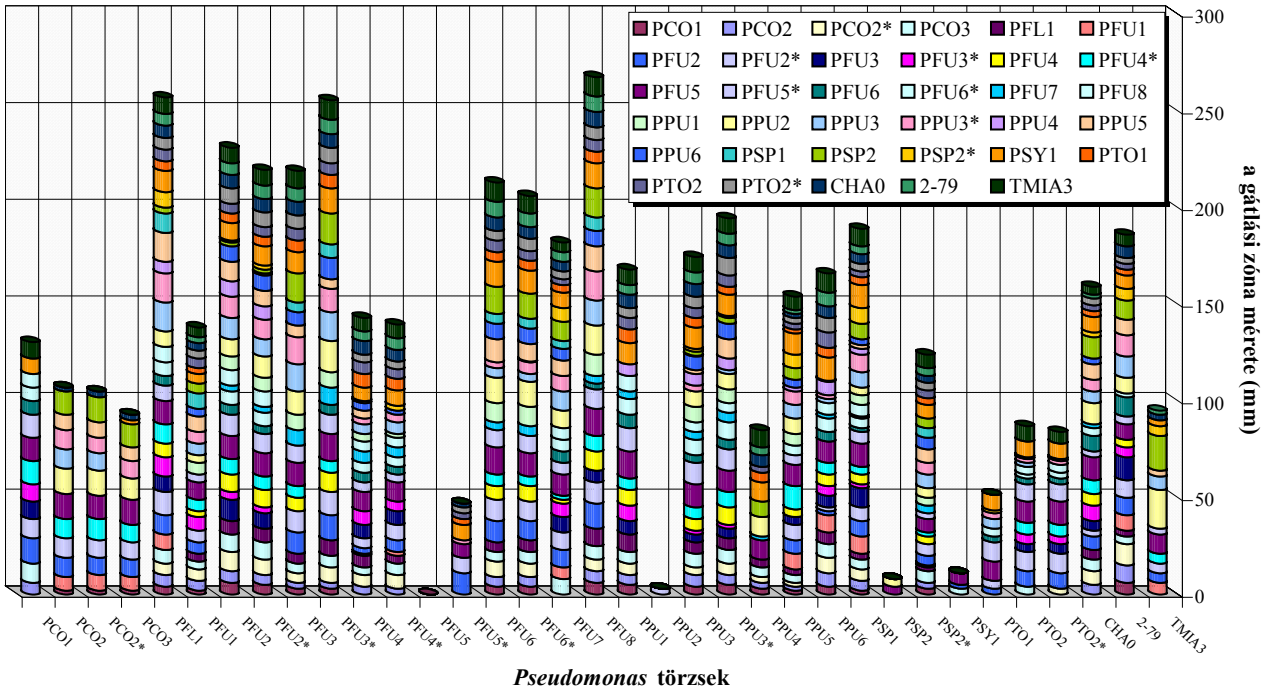
A *7. és 8. ábrán* (*mellékletek 14. táblázata*) 35 *Pseudomonas* törzs antagonista hatását vizsgáltuk egymással szemben. A táblázatban feltüntetett 1225 adat a két ismétlésben végzett mérés – a gátlási zóna mm-ben megadott nagyságának – átlagértéke.

A vizsgálatok során megfigyeltük, hogy a PFU5, PFU5*, PPU2, PSP2 és PSY1 törzs fluoreszkálása messzemenően elmaradt a többi törzsétől. Ezek antagonista képessége is igen gyengének mutatkozott (a *7. ábra* legkisebb oszlopai), mivel ahol pontszerűen lettek leoltva, ott a többi törzzsel szemben alig volt gátló hatásuk. A ráporlasztásnál pedig az átlagosnál nagyobb volt körülöttük az antagonista gyűrű (*8. ábra* legnagyobb oszlopai), tehát fajtársaikkal szemben is nagyfokú érzékenységet tanúsítottak.

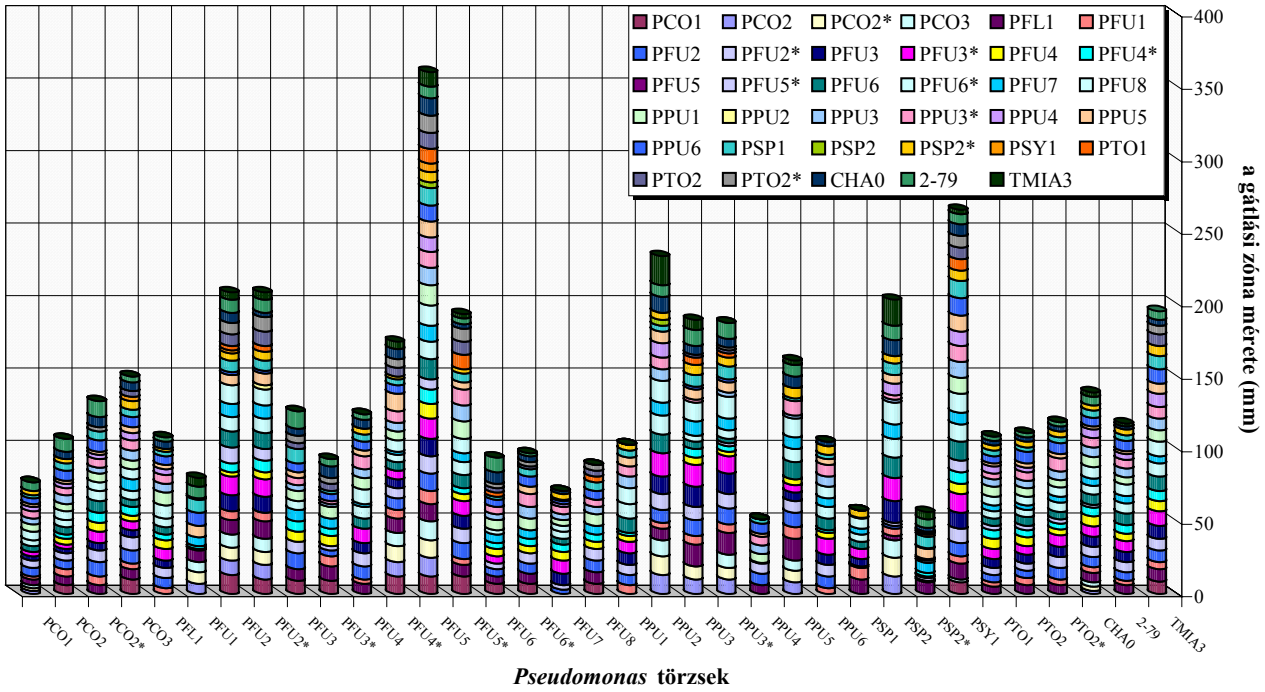
Más törzsek viszonylag nagyfokú antagonizmussal rendelkeztek, így a PFU8, PFL1, PFU3, PFU3*, PFU2 és a PFU2* törzs, de a CHA0 és a 2-79 referencia törzs is erősen antagonista hatású volt (*7. ábra*). A másnapi ráporlasztás esetén a legkisebb gátlási zónával a PPU4, PSP1, PSP2* és a PFU7 törzs rendelkezett (*8. ábra*), ezek a törzsek viselték el legjobban fajtársaik (és az általuk termelt, feltételezhetően antagonista anyagcsere termékeik) jelenlétét.

A *9. ábrán* néhány később tesztelt törzs antagonista hatását láthatjuk. Szembetűnő, hogy a PFU2$^{\times}$ jelű törzsnek egyáltalán, a TMIA3 és PCO1 törzsnek pedig csak minimális mértékben mutatkozott a többi törzsre irányuló gátló hatása. A PPU3$^{\times}$, PSP8, PSP7 és a PTO1 törzs igen nagyfokú antagonizmust mutatott (baloldali ábrarész).

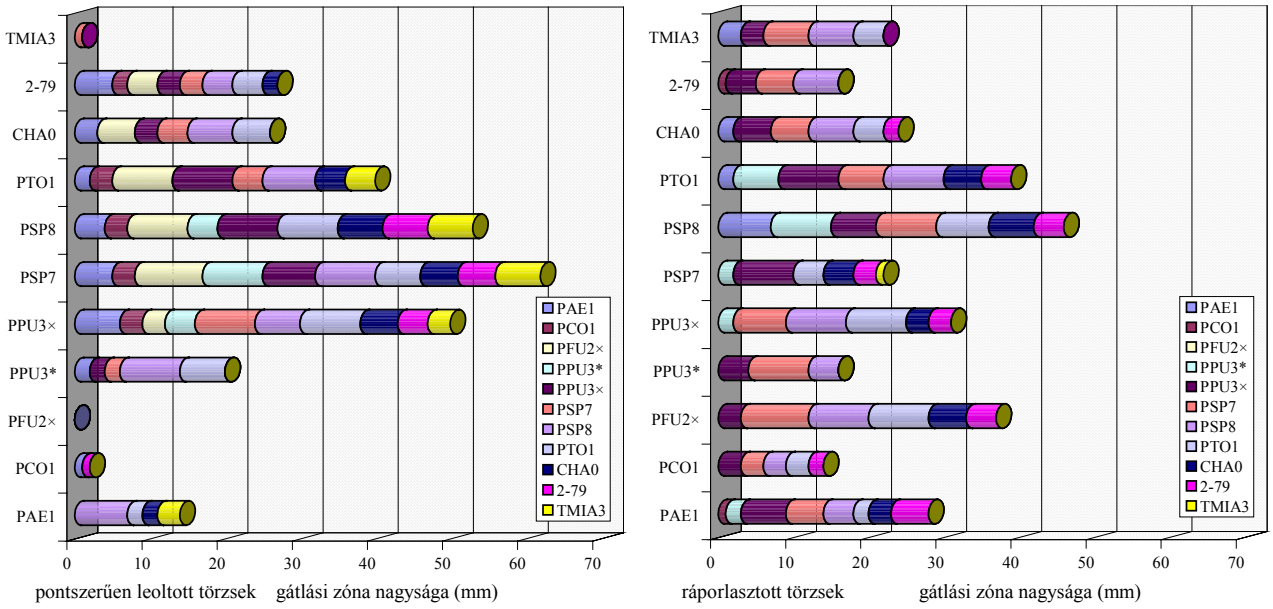
A jobboldali grafikonon látható, hogy a PCO1, 2-79 és a PPU3* törzs volt legkevésbé érzékeny a többi *Pseudomonas* által termelt gátló anyagra, míg a PSP8, PTO1 és a PFU2$^{\times}$ viszonylag érzékenyen reagált ezekre az antagonizmusért felelős vegyületekre (*mellékletek 15. táblázata*).



7. ábra. Pseudomonas törzsek antagonista hatása egymással szemben pontszerű leoltás esetén a gátlási zóna mérete alapján



8. ábra. Pseudomonas törzsek antagonista hatása egymással szemben másnapi ráporlasztás esetén a gátlási zóna mérete alapján



9. ábra. Néhány Pseudomonas törzs egymással szemben mutatott antagonista hatása a gátlási zóna mérete alapján

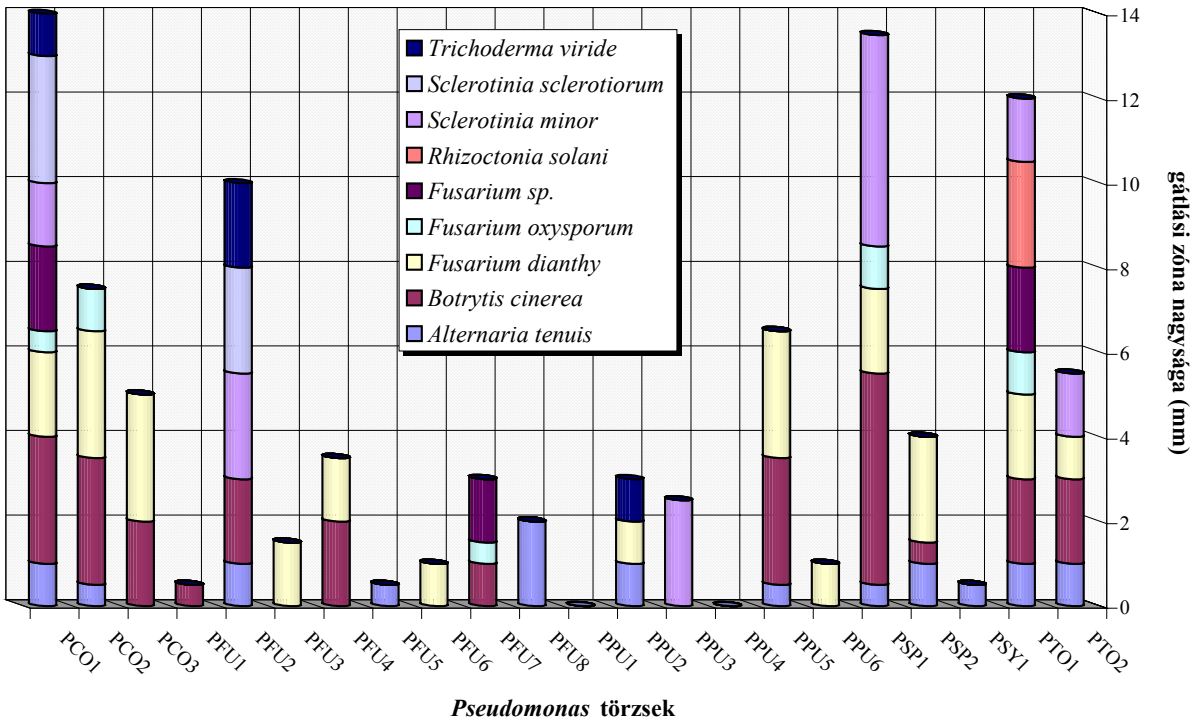
4.2.2. Antagonista tesztek növénypatogén gombákkal szemben

Ezeket a vizsgálatokat a leggyakrabban előforduló és a borsó növényekben nagy károkozásra képes gombafajok törzseivel végeztük.

4.2.2.1. *Pseudomonas* törzsek egyenkénti alkalmazásával

A 22 azonosított törzsünket teszteltük King B táptalajon nyolc fitopatogén gombával (*Alternaria*, *Botrytis*, három *Fusarium*, *Rhizoctonia* és két *Sclerotinia* fajjal) és egy – a fluorescens

*Pseudomonas*okhoz hasonlóan potenciális növényi növekedést serkentő – *Trichoderma viride* fajjal szemben. A grafikonról (*10. ábra*) kiderül, hogy néhány törzs (PCO1, PFU2, PTO1 és a PSP1), melyek más-más faj képviselői, igen hatékonyan védekeztek a tesztelt gombákkal szemben. Volt azonban néhány olyan *Pseudomonas* is, amelyik egyáltalán nem (PPU1 és a PPU4), vagy csak egy-egy gomba növekedésével szemben mutatott gátló hatást (PFU1, PFU5 és PSY1). A grafikon alapjául szolgáló *16. táblázat* a mellékletekben található.

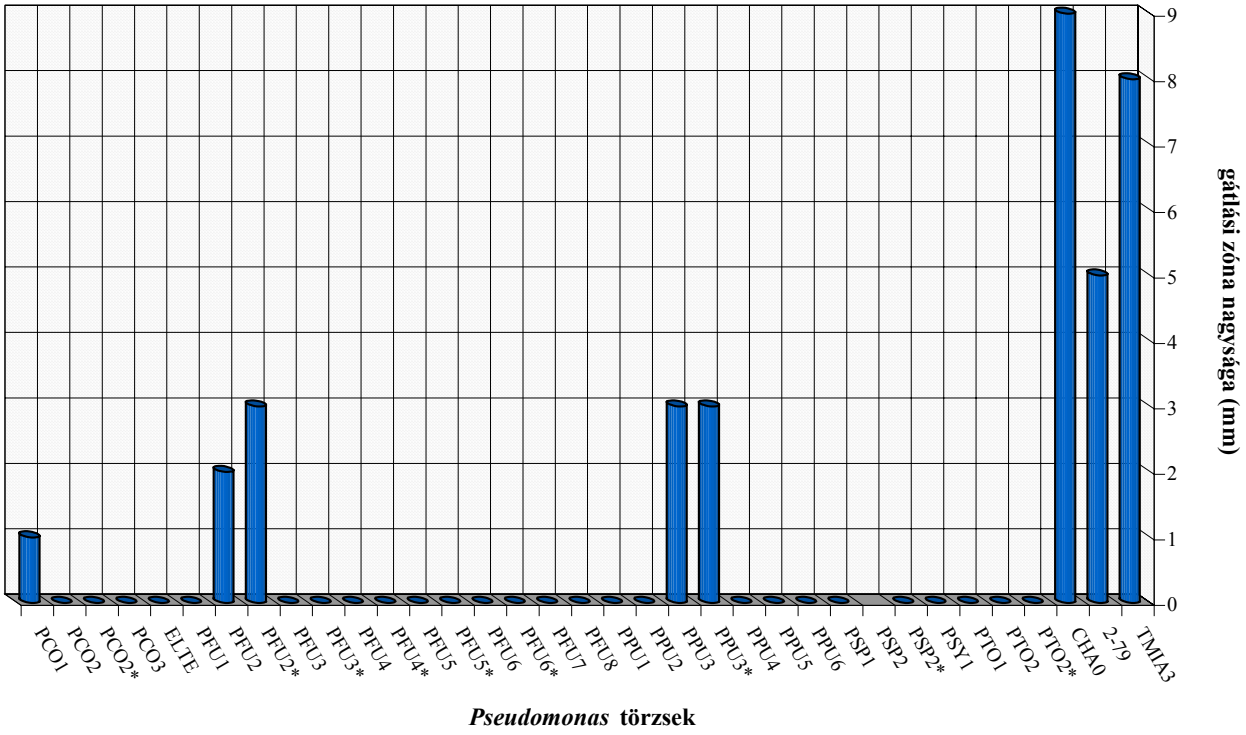


10. ábra. Pseudomonasok antagonista hatása növénypatogén gombákkal és egy Trichoderma fajjal szemben

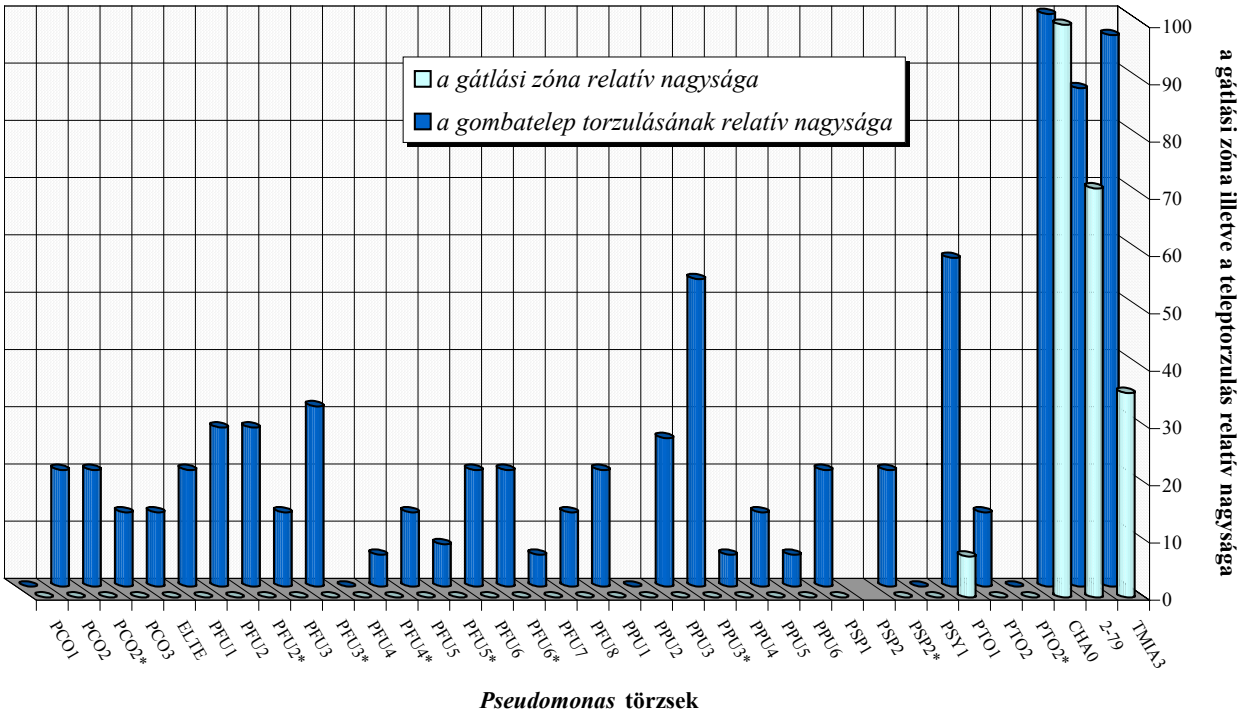
A *11. ábrán* (és a *mellékletek 17. táblázatában*) az igen gyorsan szaporodó, főleg a csíranövényeket károsító *Pythium ultimum*mal szemben végzett antagonista teszt eredményei láthatók. A vizsgálatot maláta agarlemezen végeztük. Látható, hogy csak néhány törzs (CHA0, 2-79, TMIA3) volt képes erős antagonista jellegénél fogva visszaszorítani a gombát, a törzsek többsége hatástalan volt ezzel a kórokozóval szemben.

A lassabban szaporodó *Phoma medicaginis* var. *pinodella* gombákkal szemben végzett teszteknél sok esetben a baktériumok körül kialakuló gátlási gyűrű igencsak torzult, ezért nem tükrözi teljes mértékben az antagonista jelleg nagyságát. Előfordult az is, hogy élesen elhatárolható gyűrűt nem találtunk (ezért nem is tudtuk pontosan lemérni), de a gomba növekedése mégis gátlást szenvedett. Ezért az antagonista kísérleteket úgy értékeltük ki, hogy a baktériumok táptalajba diffundáló fungicid anyagainak hatására kialakuló gombatelep kiterjedését és torzultságát jellemeztük. (Ilyenkor a diagramokban a torzult telep (ellipszoid) rövidebbik és hosszabbik átmérőjének hányadosát ábrázoltuk százalékos formában, miután a kapott értéket 1-ből kivontuk és elosztottuk a gombatelep hosszanti átmérőjével [$(1-d_a/d_b)\times100/d_b$]).

Az ilyen módon mért és számolt eredményeket tüntettünk fel a *12. ábrán* összehasonlítva a csak gátlási zóna nagyságát feltüntető adatokkal.

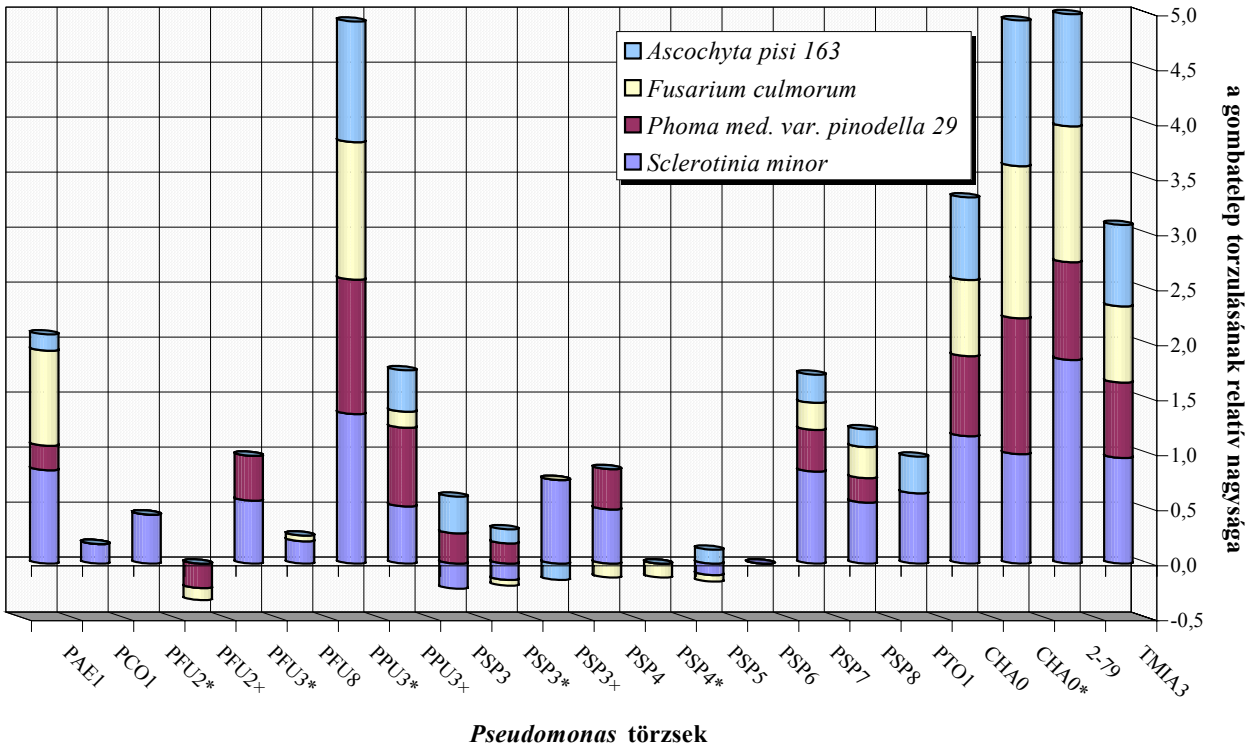


11. ábra. Pseudomonasok antagonista hatása Pythiummal szemben a gátlási zóna mérete alapján



12. ábra. Pseudomonasok antagonista hatása Phomával szemben a gátlási zóna relatív mérete, illetve a teleptorzulás mértéke alapján

A *12. ábrán* jól látható, hogy a *Pseudomonas* telepek körüli gátlási zónák csak néhány esetben mutatkoztak (CHA0, 2-79, TMIA3, PTO1), a *Phoma* telepeinek torzulása viszont más esetekben is számottevő volt (az előzőeken kívül a PPU3*, PFU3*, PFU2 és PFU2* törzsnél). Az eredeti adatokat tartalmazó *17. táblázat* a mellékletekben található.



13. ábra. Pseudomonasok antagonista hatása növénypatogén gombákkal szemben

A *13. ábrán* hasonló módszerrel tüntettük fel négy növénypatogén gomba (*Ascochyta pisi*, *Fusarium culmorum*, *Phoma medicaginis* var. *pinodella* és a *Sclerotinia minor*) teleptorzulásának mértékét relatív egységekben. Néhány törzs (PPU3*, 2-79, CHA0*) igen erősen gátolta a gombák fejlődését, míg mások egyáltalán nem (PSP6), vagy csak alig (PCO1, PFU8, PSP5).

Voltak olyan törzsek is (PFU2$^{\times}$, PSP5, PSP4*), melyek bizonyos gombák növekedését nemhogy gátolták, hanem kismértékben serkentették is (negatív értékek az ábrán). Ez abban nyilvánult meg, hogy a gombák telepei a baktériumok irányába fokozott növekedést mutattak. Az eredeti adatokat a mellékletekben található *18. táblázatban* láthatjuk.

4.2.2.2. *Pseudomonas* törzsek kombinációinak alkalmazásával

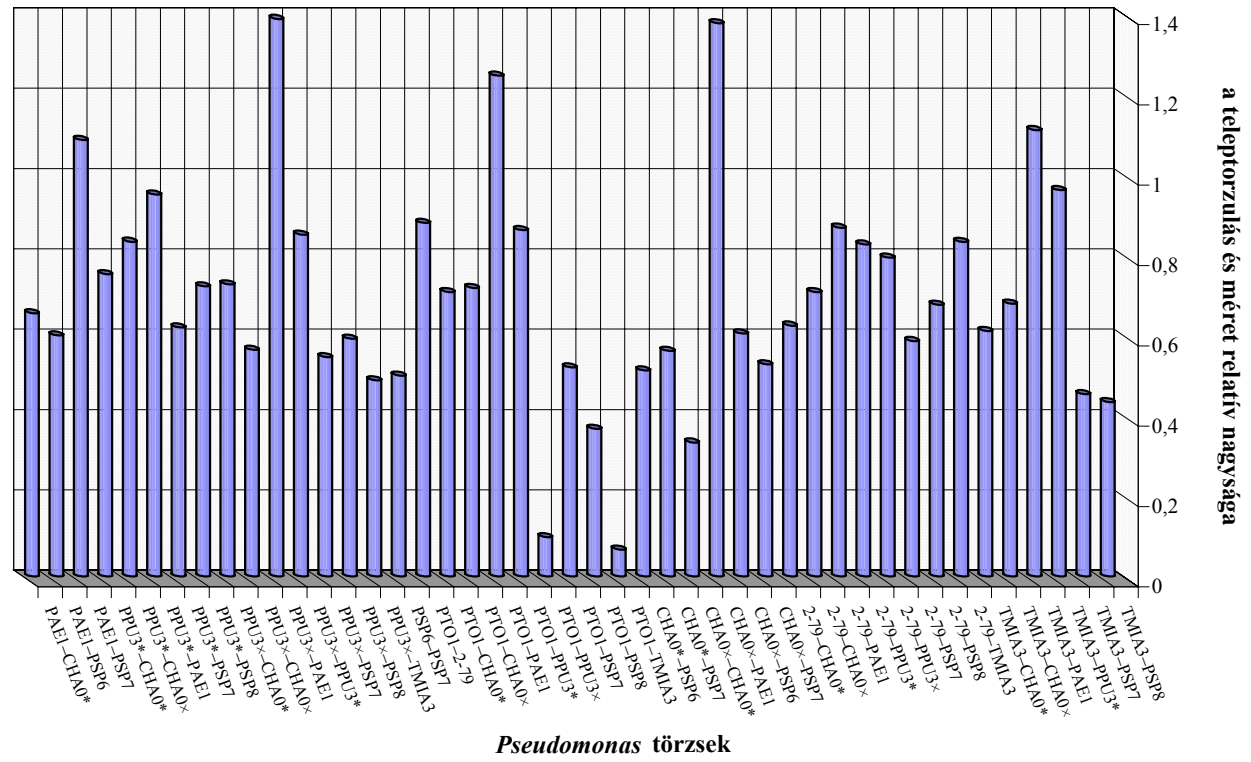
Az előző vizsgálat eredményei alapján kiválasztottuk a legnagyobb antagonizmussal rendelkező törzseket, és ezeket párosával alkalmazva a következő eredményeket kaptuk (*14. ábra* és a *mellékletek 19. táblázata*).

A legnagyobb gátló hatással a PPU3$^{\times}$–PAE1, a CHA0$^{\times}$–PAE1 és a PTO1–PAE1 törzspár rendelkezett. Azok a kombinációk, melyek a PAE1 törzset tartalmazták, általában igen jó antagonista képességgel rendelkeztek. Erős gátló hatásuk volt még egyes PPU3* törzset tartalmazó pároknak is (PTO1–PPU3*, TMIA3–PPU3* és PPU3*–PPU3$^{\times}$).

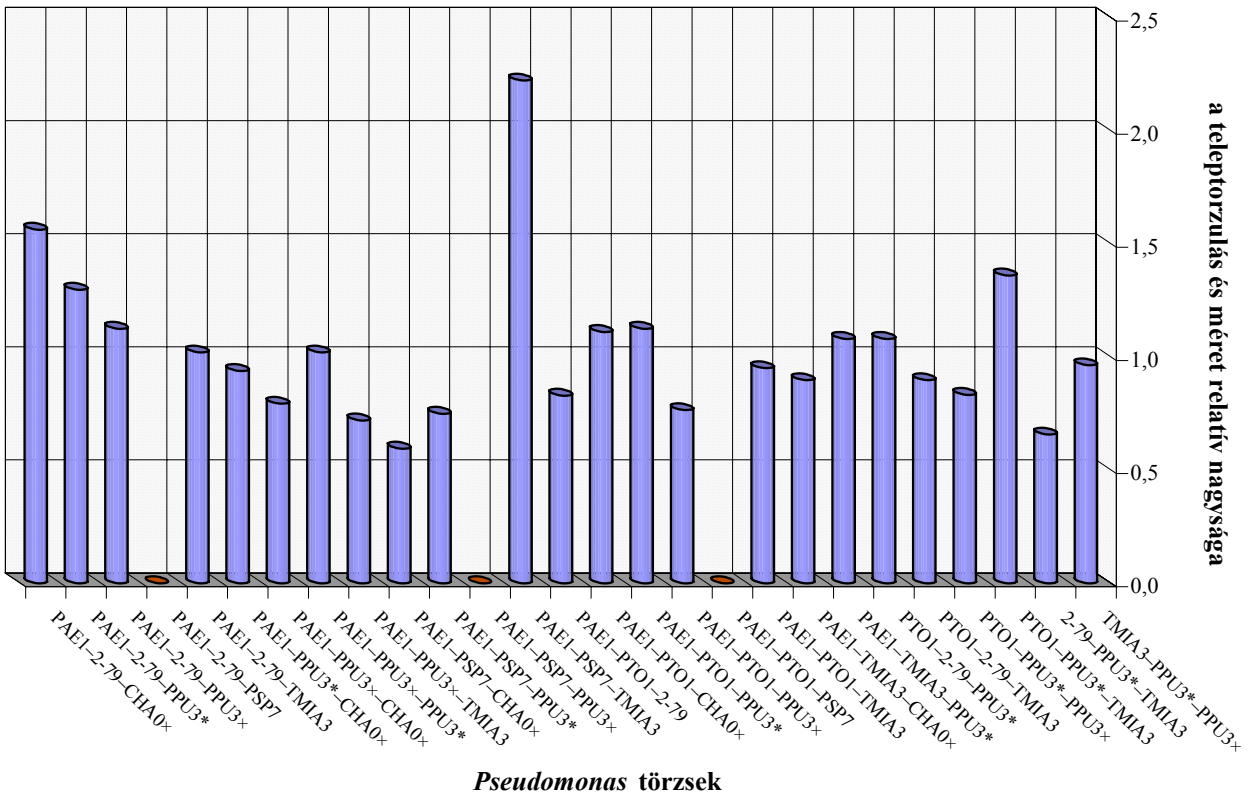
Igen gyenge hatást mutatott a gombákkal szemben a PTO1–TMIA3 és a PTO1–PPU3$^{\times}$ keveréke. Az egymással szembeni tesztekből kiderült, hogy a PTO1 törzs gátolta az utóbb említett, vele párban alkalmazott két törzs szaporodását, és bár ezek nem antagonisták vele szemben, mégis hátrányosan befolyásolták annak antagonista jellegét.

A legerősebben antagonista jellegű törzspárokból hármas kombinációkat válogattunk. A PAE1–PSP7– és 2-79, PTO1 vagy PPU3$^{\times}$ hármas hatására az *Ascochyta* egyáltalán nem volt képes szaporodni (*15. ábra*).

Minimális növekedésre volt képes a gomba a PAE1–PSP7–TMIA3 hármas hatására is. Az előző három esetben, és itt is a táptalaj színe erősen narancssárga árnyalatúvá vált. Viszonylag erős aktivitású volt még a PAE1–2-79–CHA0$^{\times}$, a PTO1–PPU3*–TMIA3 és a PAE1–2-79–PPU3* hármas. A többi kombinációnál közepes hatást találtunk, kimagaslóan gyenge antagonizmust itt nem tapasztaltunk (*mellékletek 20. táblázata*).



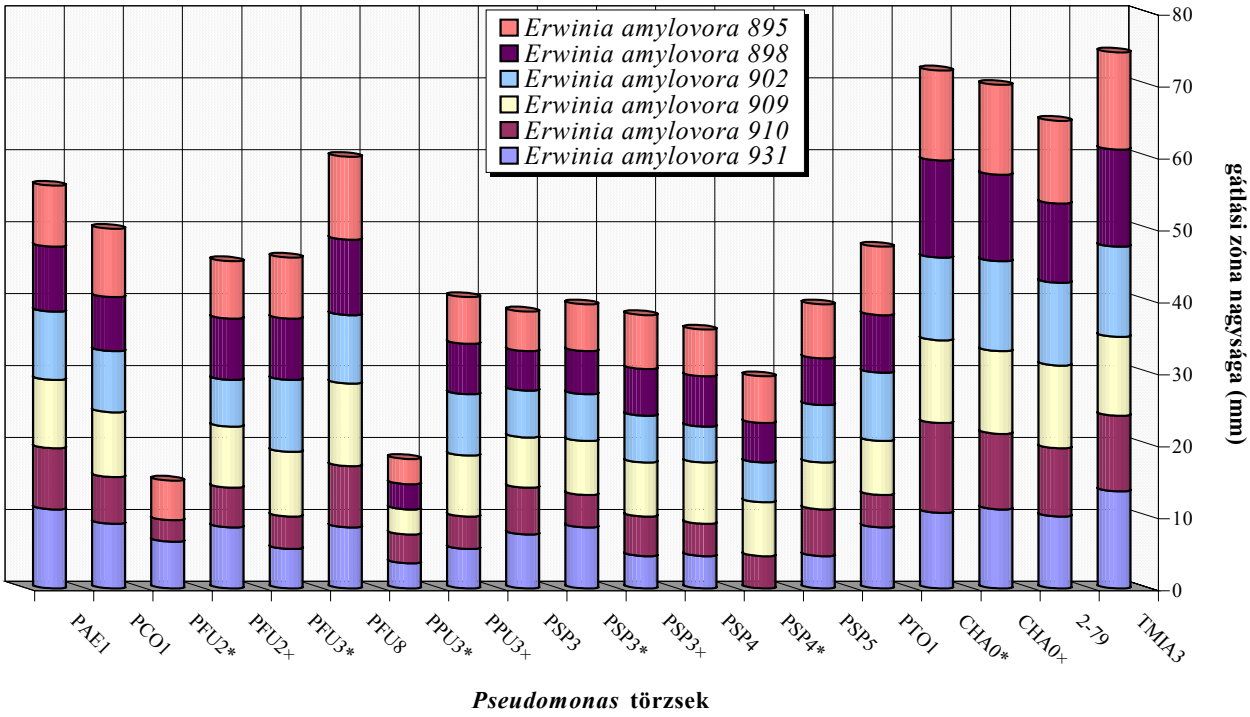
14. ábra. Pseudomonas párok antagonista hatása Ascochyta pisi növénypatogén gombával szemben a teleptorzulás mértéke alapján



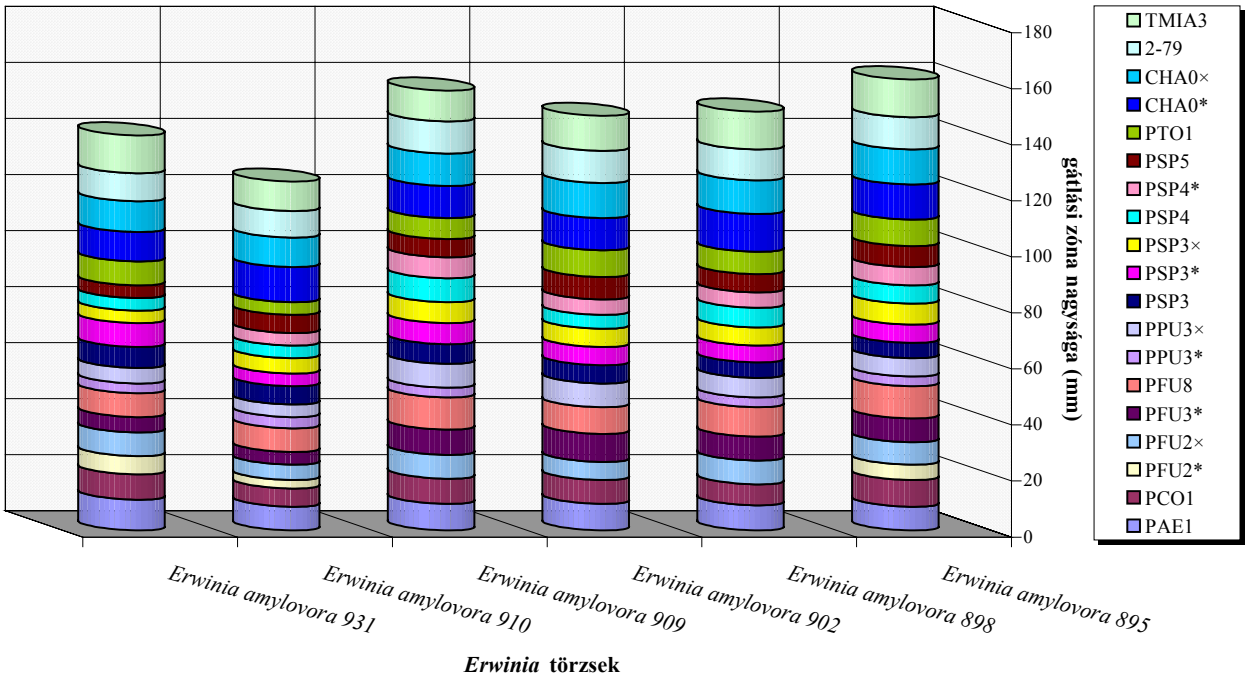
15. ábra. Pseudomonasok kombinációinak antagonista hatása Ascochyta pisi növénypatogén gombával szemben a teleptorzulás mértéke alapján

4.2.3. Antagonista tesztek *Erwinia amylovora* törzsekkel szemben

19 antagonista jellegű *Pseudomonas*t teszteltünk hat különböző – tűzelhalásos fertőzéseknél izolált – *Erwinia amylovora* törzzsel King B táptalajon a pontszerű leoltás és másnapi bepermetezés módszerével (*16. ábra*, *mellékletek 21. táblázata*). A leginkább antagonista törzs a referenciatörzsként használt TMIA3 és 2-79, valamint a CHA0 spontán mutánsaként keletkezett CHA0* és CHA0$^{\times}$ volt. Ezen kívül erős antagonista hatású volt még a PFU8 és a PAE1 törzs is. Legkevésbé volt hatásos a PFU2* törzs, ez több *Erwinia* törzsre egyáltalán nem fejtett ki gátló hatást. Gyenge teljesítményt mutatott még a PPU3* is. A legérzékenyebb *Erwinia* törzs a 895-ös volt, míg a 910-es viselkedett a legellenállóbbként a vizsgált *Pseudomonas*okkal szemben (*17. ábra*).



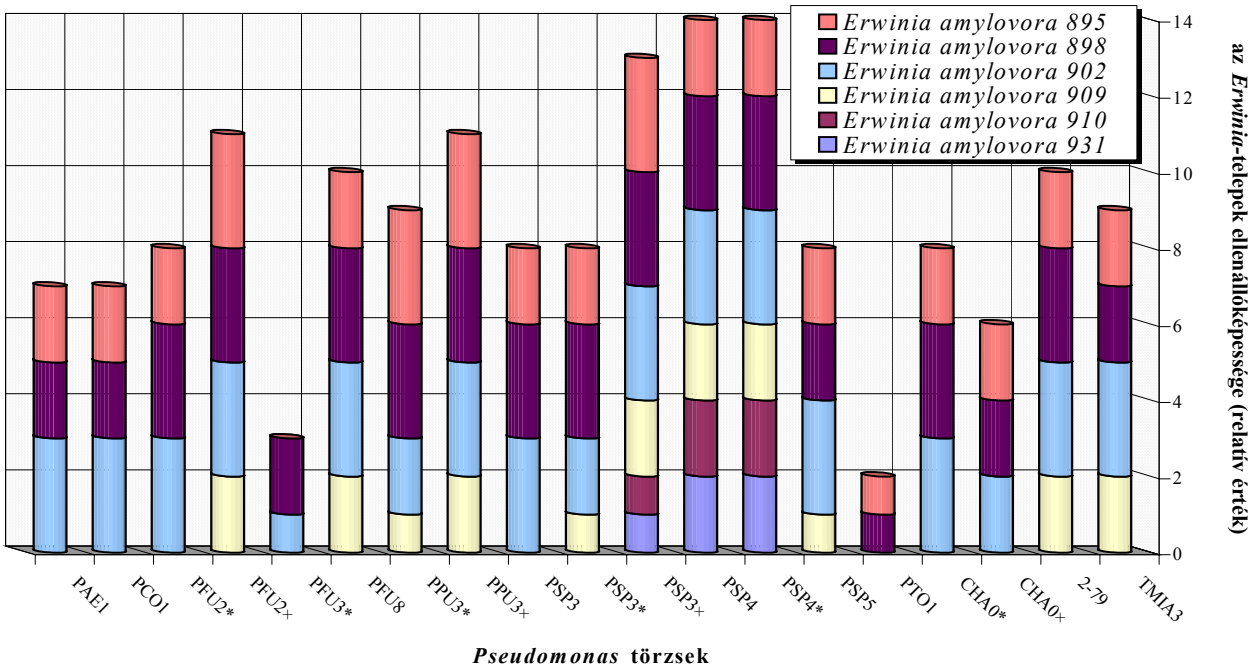
16. ábra. Pseudomonas törzsek antagonista hatása az Erwinia amylovora törzseivel szemben



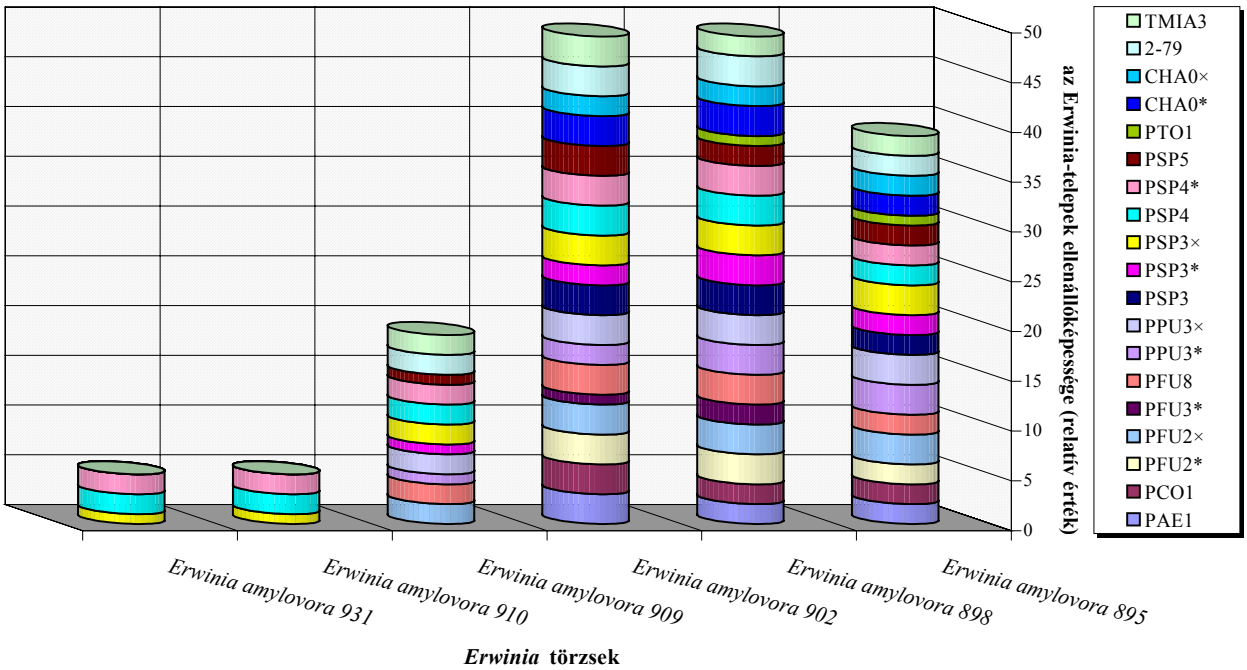
17. ábra. Erwinia törzsek érzékenysége antagonista Pseudomonasokkal szemben

Azonos módszerrel teszteltük az *Erwiniák* antagonista hatását *Pseudomonas*okkal szemben. Gátlási zónát egyetlen esetben sem találtunk, de az *Erwinia*-telepek felülete alapján bizonyos különbségeket tudtunk tenni közöttük. Számszerűen jellemeztük az *Erwinia* felszínét a matt, benőtt felülettől (0-ás érték) kiindulva az átmeneti (1), fényes (2) és a fényesen kidomborodóig (3-as érték, megegyezik a kontrollal). Ezeket ábrázolva (*18. ábra* és a *mellékletek 22. táblázata*) az alábbiakat figyelhettük meg.

A legkevésbé károsította az *Erwinia* telepeket a PSP4, PSP4* és a PSP3× törzs, a leginkább pedig a PTO1 és a PFU3* törzs (ez utóbbiak hatására csak 2-2 *Erwinia* törzs volt képes kisebb mértékű szaporodásra). A *19. ábrán* látható, hogy a 902-es és a 898-as kórokozó törzs volt leginkább ellenálló a *Pseudomonas*okkal szemben, míg a 910-es és a 931-es *Erwinia* törzs bizonyult a legérzékenyebbnek.



18. ábra. Erwinia törzsek antagonista hatása különböző Pseudomonas törzsekkel szemben



19. ábra. Erwinia törzsek érzékenysége antagonistaPseudomonasokkal szemben

4.2.4. Antagonista tesztek *Rhizobium*okkal szemben

A *11. táblázatban* a tesztelt *Rhizobium* törzsek elnevezését és faji besorolását láthatjuk. Mindegyik törzs a GATE Mikrobiológiai Tanszékének törzsgyűjteményéből származott.

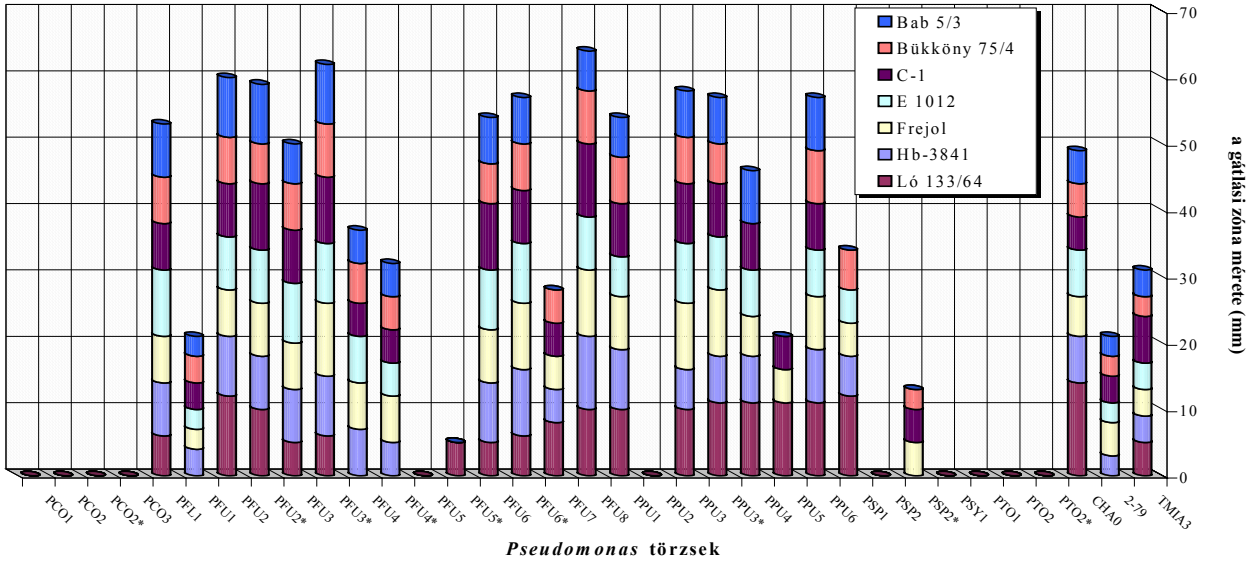
A *20. ábra* és a *mellékletek 23. táblázata* áttekintő képet ad a két faj törzsei között fennálló antagonizmus mértékéről. Látható, hogy a *Pseudomonas*ok zöme gátlóan hatott a rhizobiumokra, így a PFU6*, PFU3*, PFU2, PFU2*, PPU3, PPU6, PPU3* és a PFU8 törzs minden *Rhizobium*mal szemben erősen antagonista hatású volt. A *P. corrugata* és *P. tolaasiii* összes törzse, valamint a PFU5, PPU2, PSP2 és a PSY1 törzs viszont egyikre sem volt növekedést gátló hatással.

11. táblázat. A Rhizobium törzsek neve és faji besorolása

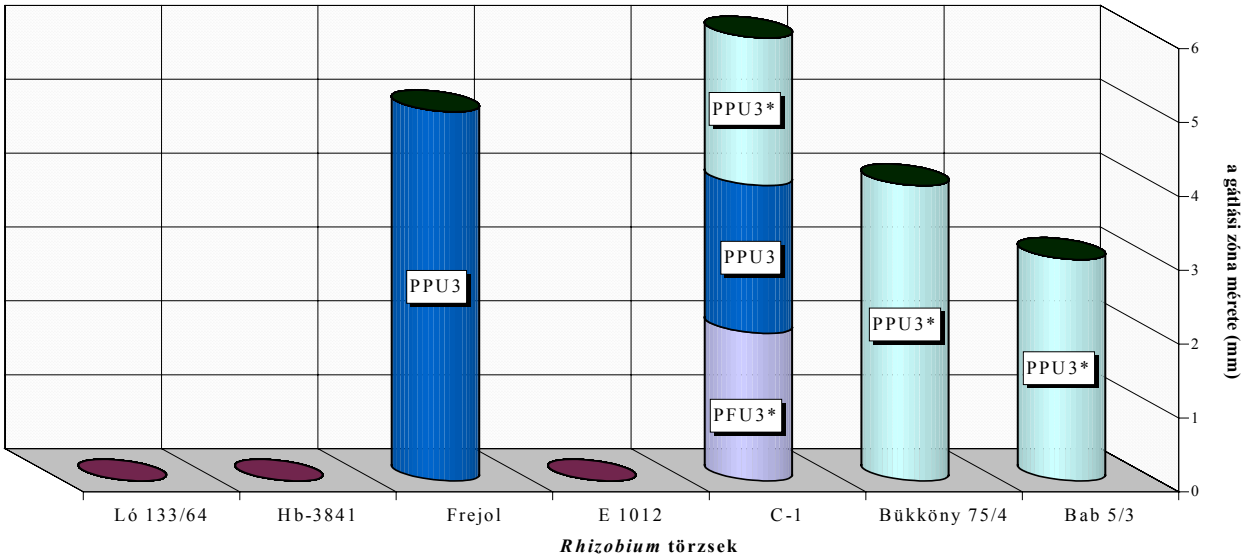
	TÖRZSEK KÓDJA	TÖRZSEK FAJI BESOROLÁSA
A	Ló 133/64	*R. legum.* bv. *trifolii*
B	Bükköny 75/4	*R. legum.* bv. *viceae*
C	E 1012	*R. legum.* bv. *viceae*
D	Hb-3841	*R. legum.* bv. *viceae*
E	Bab 5/3	*R. legum.* bv. *phaseoli*
F	C-1	*R. sp.*
H	Frejol	*R. sp.*

A *Rhizobium*ok szinte egyáltalán nem hatnak gátlóan a *Pseudomonas*okra (*21. ábra*). Csak a PFU2*, PPU3, és PPU3*-es *Pseudomonas* fejlődését tudta egy-két törzsük kismértékben gátolni.

A *Rhizobium*ok a Frejol C-1 törzzsel szembeni érzékenysége kivételével nem mutattak gátló hatást egymással szemben.



20. ábra. Pseudomonas törzsek antagonista hatása Rhizobiumokkal szemben



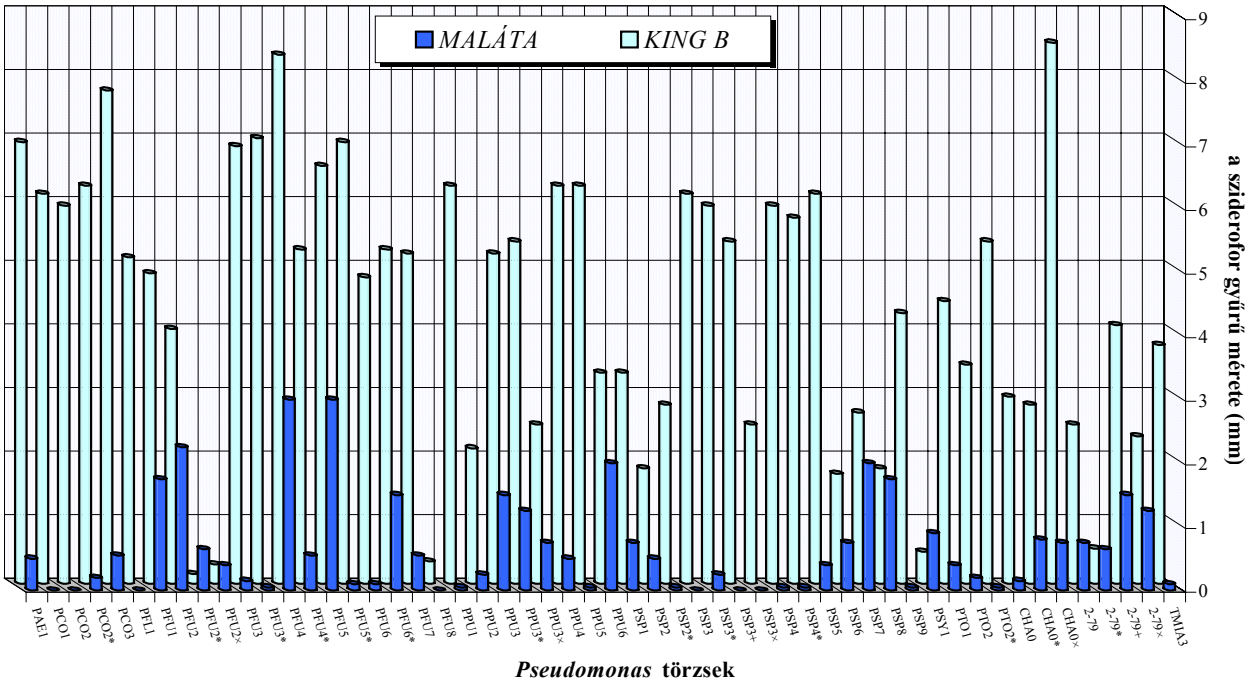
21. ábra. Rhizobium törzsek antagonista hatása Pseudomonasokkal szemben

4.3. SZIDEROFOR-TERMELÉS KIMUTATÁSA

Az antagonista hatásért felelős szideroforok termelődését a narancssárga színű szideroforgyűrű méretének detektálásával követtük nyomon az eredendően kék krómazurolos táptalajon.

4.3.1. Szideroforgyűrű-termelés különböző táptalajokon

A *22. ábra* a *Pseudomonas* a törzsek szideroforgyűrű-termelését mutatja krómazurolos King B és maláta táptalajon (*24. táblázat a mellékletekben*). A szideroforok képződéséhez nem kedvező maláta táptalajon lényegesen kisebb a szideroforgyűrű-termelődés a King B táptalajon mérthez képest.



22. ábra. Pseudomonasok szideroforgyűrű-termelése különböző táptalajokon

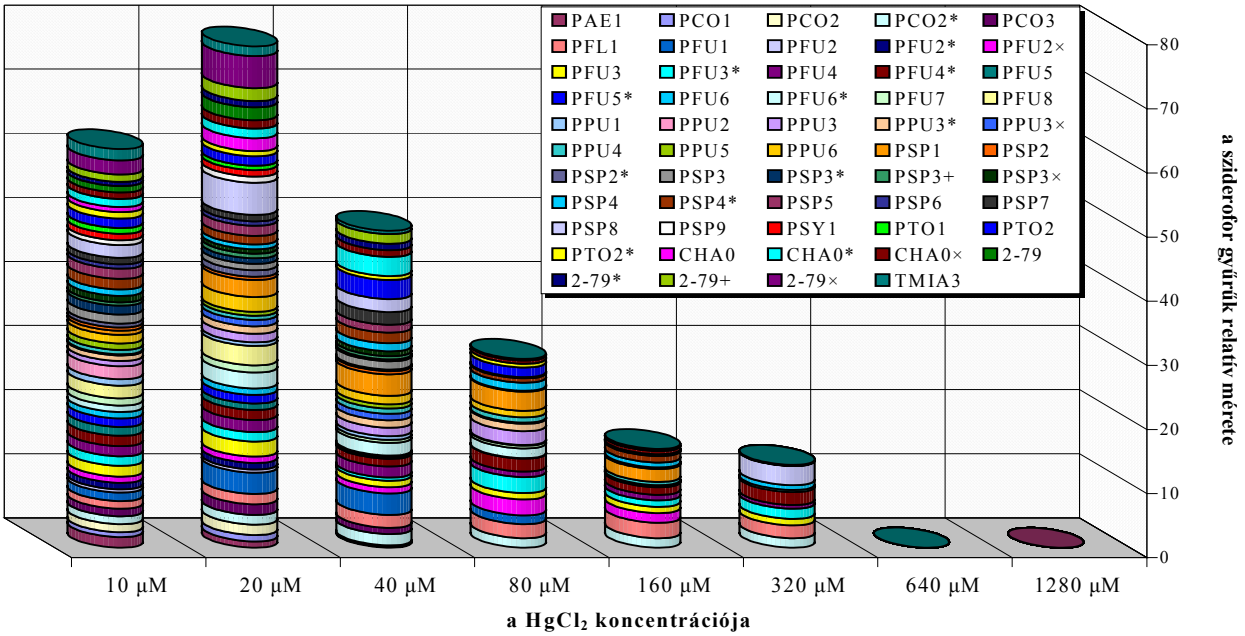
King B táptalajon a legtöbb szideroforgyűrűt termelő törzsnek a CHA0$^{\times}$, a PFU4 és a PCO3, malátán pedig a PFU4, PFU6* és a PFU2 bizonyult. Leggyengébben termelte a vaskelát-képző anyagokat proteóz-pepton táptalajon a PFU2, PFU8 és a PFU2$^{\times}$. Malátán a törzsek közel fele egyáltalán nem termelt szideroforgyűrűt. Érdekes, hogy savanyúbb kémhatású maláta táptalajon (pH 6) kismértékben nőtt a törzsek szideroforgyűrű-termelése. Ez legszembetűnőbben a PFU5 törzsnél nyilvánult meg, ahol ebben az esetben a szideroforok mennyisége megközelítette a King B táptalajon termelt értéket.

4.3.2. Szideroforgyűrű-termelés vizsgálata különböző fémionok jelenlétében

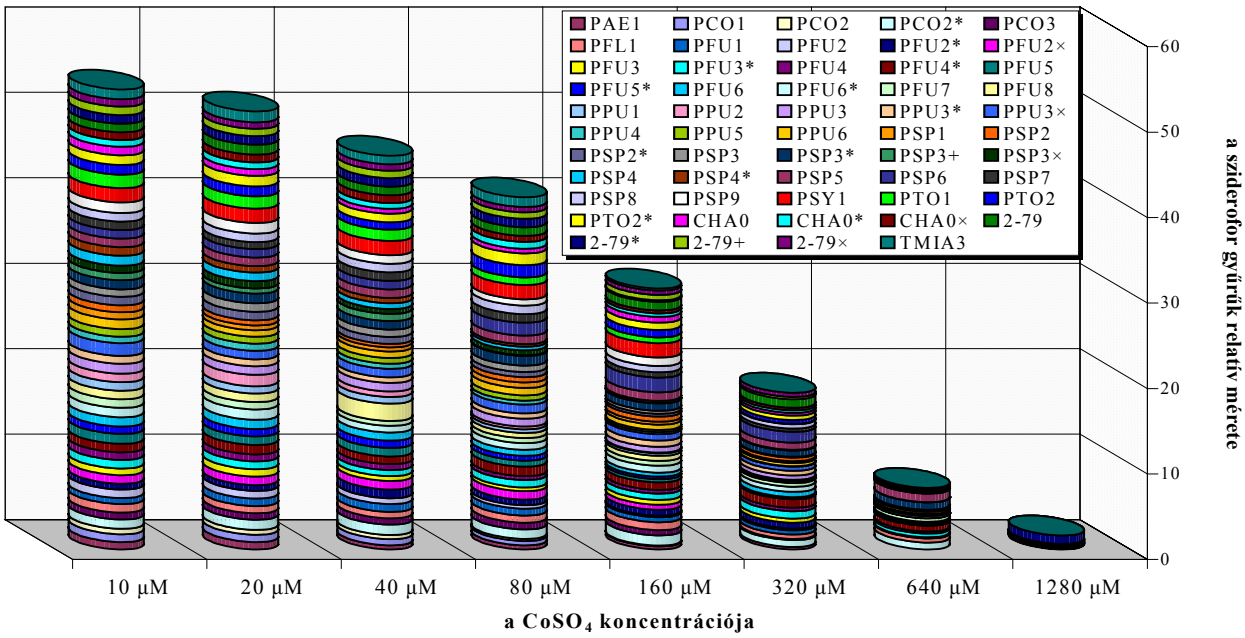
A fémvegyületek különböző koncentrációinak *Pseudomonas*ok szideroforgyűrű-termelésére gyakorolt hatását a mellékletek 25-32. táblázataiban láthatjuk. Az adatok igen nagy mennyisége miatt a részletes ábrázolástól eltekintettünk (több mint 80 ábrára lenne szükség a teljes áttekinthetőség biztosítása végett), és csak összefoglaló grafikonokat mutatunk be. Ezeket úgy csoportosítottuk, hogy először az erősen gátló fémvegyületeket, majd a semleges, illetve a serkentő hatásúakat mutatjuk be. Az egyes fémkezeléseknél az adott fémvegyület koncentrációjának hatására a szideroforgyűrű-termelést illetően legérzékenyebben reagáló törzseket név szerint is megemlítjük. A grafikonokon a szideroforgyűrűk méretét úgy tüntettük fel, hogy azok mindegyik sorozatban a saját kontrolljaikhoz lettek standardizálva, így a különböző kezelések egymással összehasonlíthatókká váltak. Az ábrákról megállapítható az is, hogy a vizsgált *Pseudomonas*okra az adott fémion adott koncentrációja összességében serkentően hatott-e vagy sem (a standardizálásból következően, ha az oszlopok nagysága meghaladja az 54 egységet (az 54 törzs miatt), akkor serkentő hatásról beszélhetünk).

Az alkamazott fémek közül a higany volt a legtoxikusabb (*23. ábra*). 640 µM koncentrációnál már a törzsek szaporodását is megakadályozta. Érdekes, hogy hosszabb idő (két hét) elteltével néhány törzs egy-egy sejtje a 320 µM-os koncentrációhoz alkalmazkodva szaporodni tudott, és némi sziderofor-termelést is tanúsított. 10 µM-os koncentrációban kissé, 20 µM-osnál jelentősebb mértékben serkentette a szideroforok képzését, ennél nagyobb koncentrációban viszont egyértelmű gátlás mutatkozott.

160 µM-ig a PSP1 és a PFL1, 320 µM-os koncentrációig pedig a PCO2* és a PFU4* törzs sziderofor-termelését fokozta a legjobban. Legérzékenyebbnek bizonyult a higannyal szemben a PFU2, PSP6, PSP9 és a PAE1 törzs, ezek az utóbbit kivéve a legkisebb koncentrációknál is csökkentett sziderofor-termeléssel reagáltak, 40 µM koncentrációnál pedig egyáltalán nem termelték.



23. ábra. A $HgCl_2$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére



24. ábra. A $CoSO_4$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

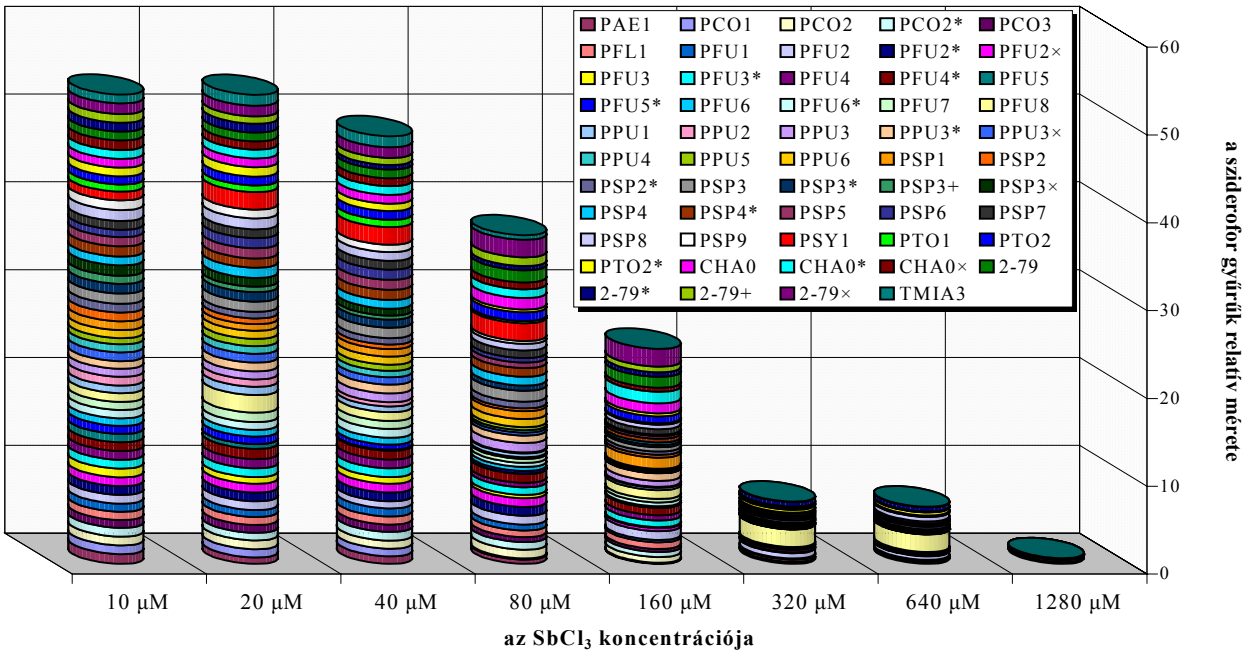
A *24. ábrán* feltüntetett kobalt-szulfátos kezelés szintén igen erős gátló hatást gyakorolt a sziderofor-termelésre. Itt már a legkisebb koncentráció is kismértékű gátló hatást fejtett ki, ami egyenletesen fokozódott a nagyobb koncentrációk irányában. Az 1280 µM-os dózist már csak né-

hány törzs (PFU4, PCO3, PFL1, PFU3*, PFU7, PSP5, 2-79*) kobalt toleráns sejtjeiből képződött aprócska telep volt képes elviselni, de ezek sziderofor-termelése meglehetősen alacsony szintet mutatott.

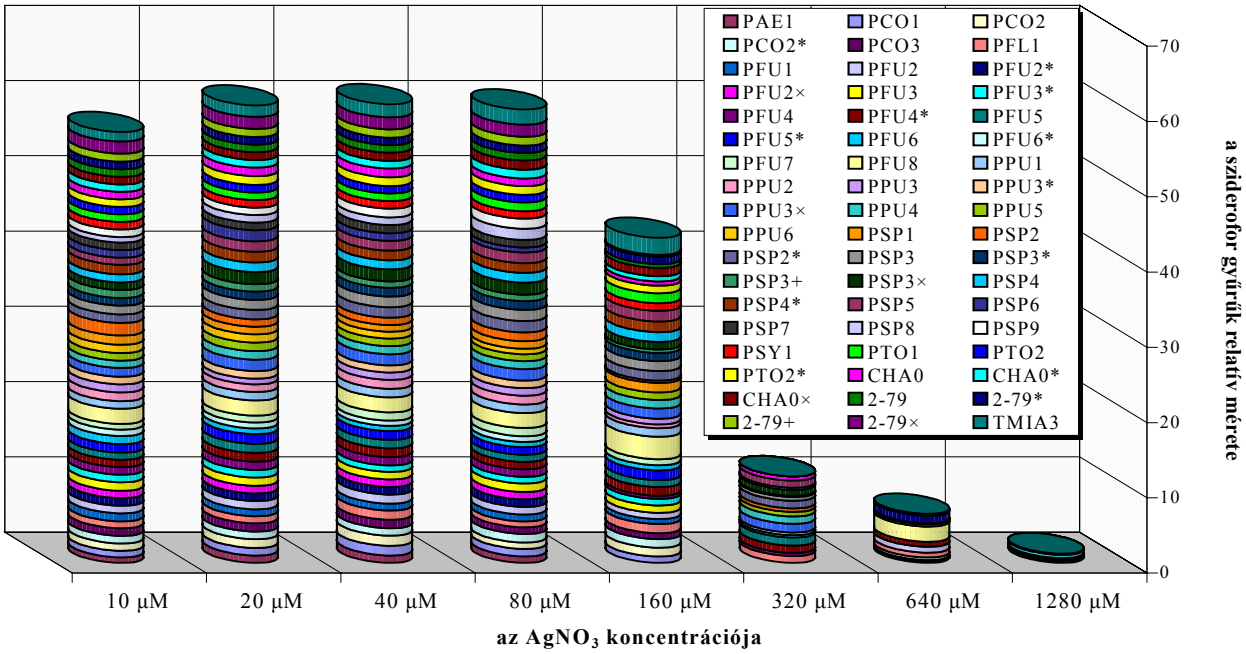
A PSP6 törzs 320, a PCO2* és a PSY1 pedig 160 µM koncentrációig fokozottan termelte a szideroforokat. A legérzékenyebb törzsek (PSP3^{+}, PSP3$^{\times}$ és PCO2) már 80 µM fölött beszüntették szideroforképző aktivitásukat.

Az antimon-klorid hatása a *25. ábrán* (*és a mellékletek 56. ábráján*) látható. Ez a fémvegyület is jelentős gátlást tanusított. 20 µM-ig nem mutatott számottevő hatást, de fölötte egyértelműen kifejtette azt. A legnagyobb koncentrációnál a sziderofor-termelés gyakorlatilag megszűnt, csak egy-két törzs (PFU2 és PFU4) telepe volt képes minimális szideroforképzésre.

A legtűrőképesebb törzsek közül a PFU8 640, a 2-79$^{\times}$ 160 és a PSY1 80 µM-os koncentrációig pozitívan reagált az antimon-ionok jelenlétére. A legérzékrrenyebb a PFU5, PSP3^{+} és a PPU2 törzs volt, ezek már 40 µM koncentráció fölött minimális mértékű sziderofort termeltek.



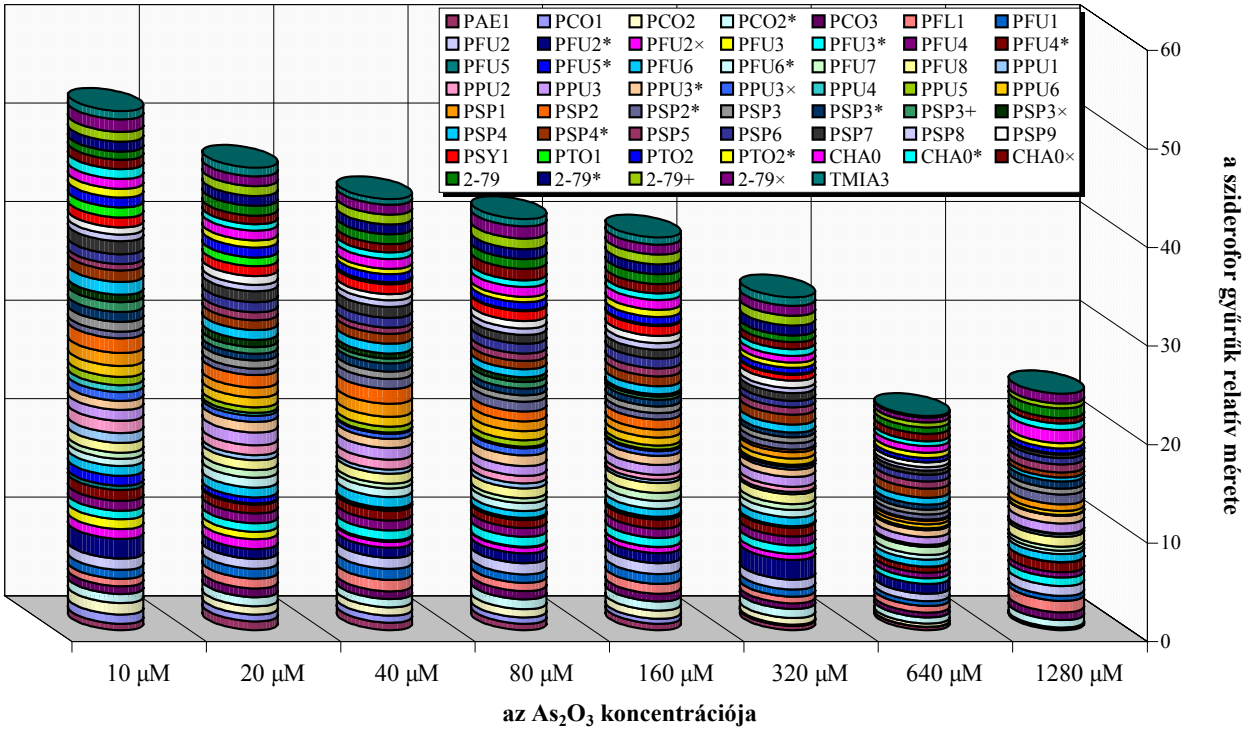
25. ábra. Az $SbCl_3$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére



26. ábra. Az $AgNO_3$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

Az ezüst-nitrátot (*26. ábra*) is a sziderofor-termelést gátló vegyületek közé soroljuk, bár itt 80 µM koncentrációig kismértékű serkentést figyeltünk meg. A nagyobb koncentrációk viszont nemcsak a sejtek sziderofor-termelését, hanem azok szaporodását is drasztikusan csökkentették (*59. ábra a mellékletekben*). Érdekes, hogy a legnagyobb koncentrációknál is gyakran előfordultak feltehetően mutáns, ezüst toleráns sejtekből kialakult sziderofor-termelő kolóniák (PFU4*, PPU4, CHA0$^{\times}$).

Az ezüst jelenlétét legjobban tűrő törzs a PFU4* volt (*57. ábra* 12-es telepe *a mellékletekben*). Még 640 µM-nál is kimagaslóan termelte a szideroforokat. A PPU3$^{\times}$ 320, a TMIA3 160 µM-os koncentrációig mutatott fokozott sziderofor-termelést (*a mellékletek 58. ábrája*). A PFU6*, PAE1 és PPU6 törzs már 80 µM-nál nagyobb koncentrációnál szaporodásban és sziderofor-termelésben egyaránt erős gátlást szenvedett.



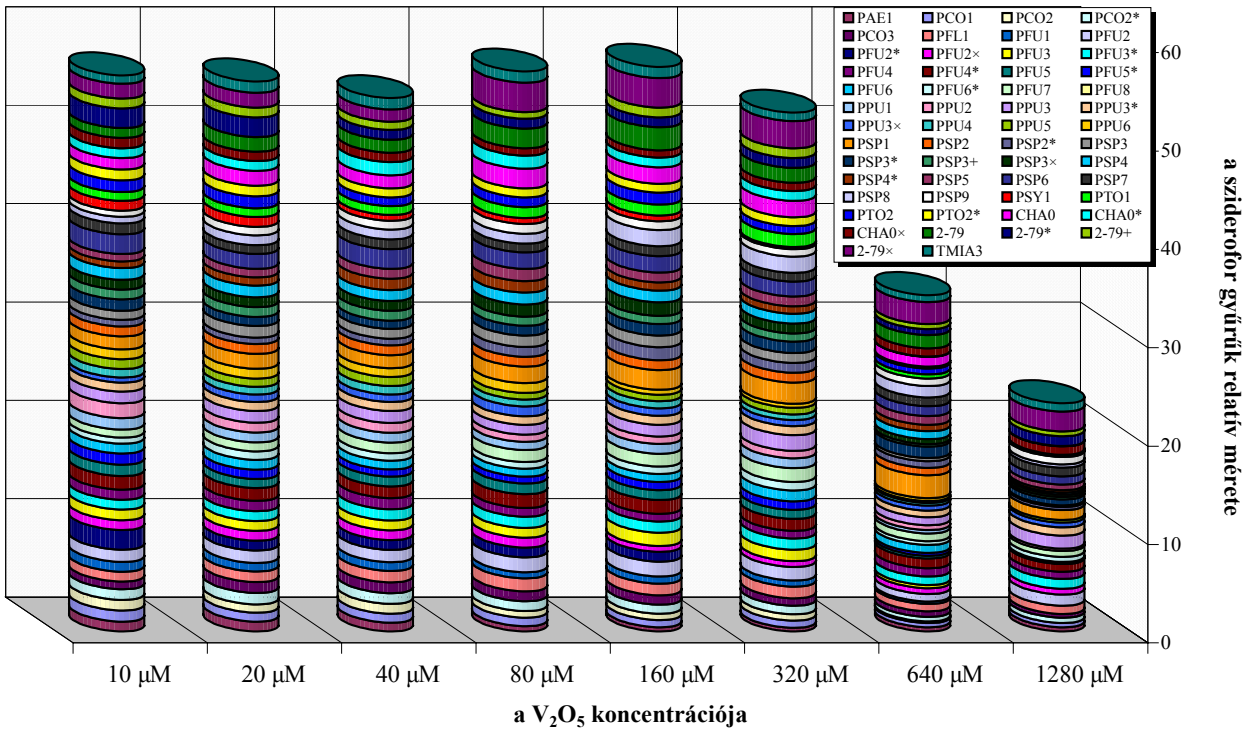
27. ábra. Az As_2O_3 hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

A *27. ábrán* az arzén-oxid hatása látható. Vízben való gyengébb oldódása ellenére negatív hatása szembeötlő. Már kis dózisban is kifejtett bizonyos negatív hatást, ami a koncentráció növekedésével egyenletesen fokozódott. Talán az oldékonysági nehézségek miatt a legnagyobb alkalmazott koncentrációban nem értünk el olyan erős gátlást, mint az eddigi fémvegyületeknél.

A PSP4*, CHA0, PPU3 és a 2-79$^{\times}$ törzs sziderofor képzését a legnagyobb alkalmazott koncentrációig gyakorlatilag nem befolyásolta. A PFU5, PPU4 és PPU5 törzs szaporodását 640 µM alatt ugyan nem akadályozta, de a 20 µM-nál nagyobb koncentrációban alkalmazott dózisa ezen törzsek szideroforképző aktivitását igen minimális szintre szorította vissza. Legérzékenyebbnek a PFU3 törzs bizonyult, szaporodása és sziderofor-termelése már 40 µM fölött erős gátlást szenvedett.

A vanádium-oxid sem tartozott a jól oldódó vegyületek közé (*28. ábra*). Gyakorlatilag 160 µM-ig semmiféle hatással sem volt a *Pseudomonas*ok sziderofor-termelésére. Nagyobb koncentrációinál viszont egyre fokozódó gátló hatást tapasztaltunk. Bár ez összességében nem haladta meg a 40 %-ot, de azért néhány törzs (pl. a PFU1, PFU2*, PFU3) szaporodását a maximális koncentrációja teljesen meg is akadályozta. A ChA0* törzs szaporodását a 80 µM-nál nagyobb koncentrációi már erősen gátolták.

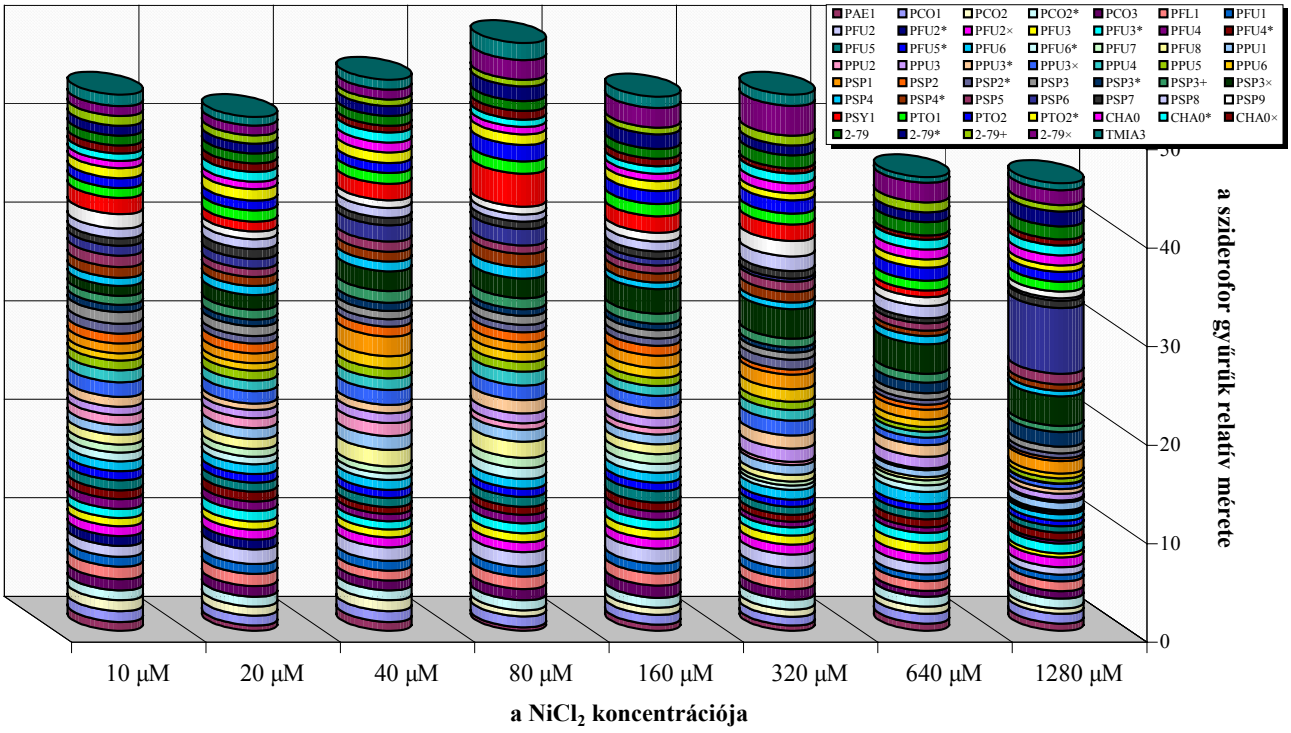
Csaknem minden koncentrációban serkentette a 2-79$^{\times}$, PSP1 és a PSP6 törzs sziderofor-termelő aktivitását. A PFU8 amúgy is gyenge sziderofor képzését teljesen megakadályozta, viszont a szaporodására nem volt hatással. Ugyancsak hátrányosan befolyásolta a PSY1 ilyen irányú aktivitását 20 µM-nál nagyobb koncentrációban történt alkalmazása során.



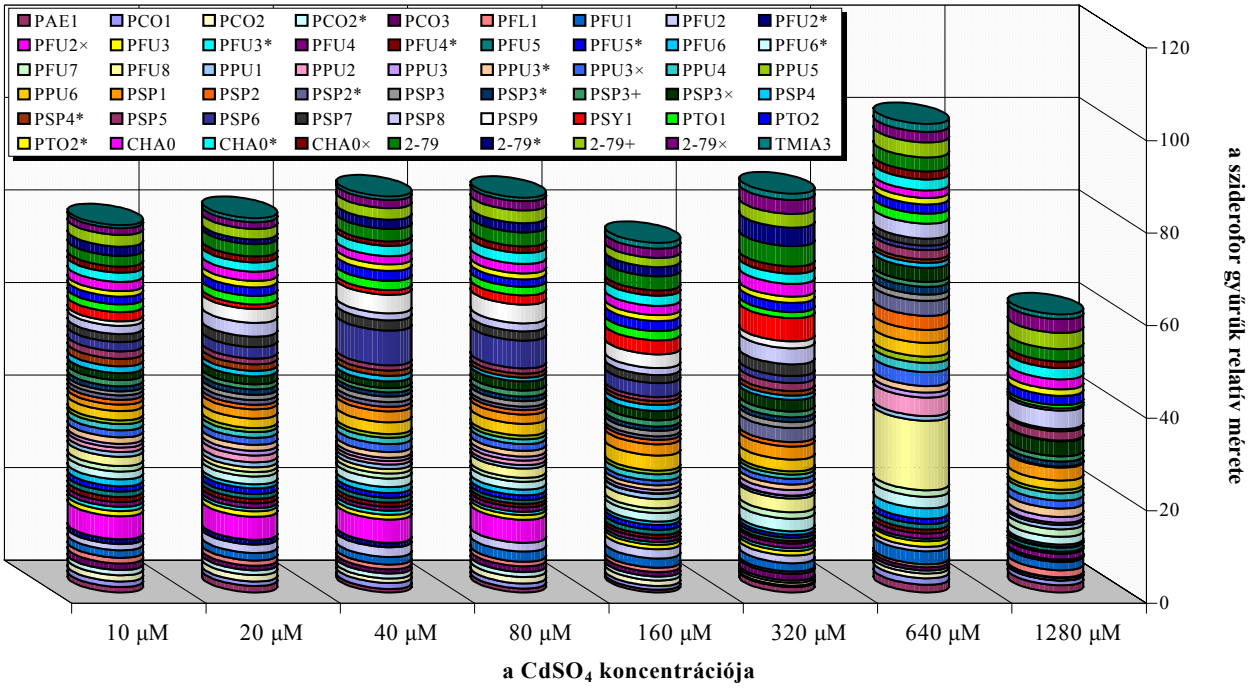
28. ábra. A V_2O_5 hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

A nikkel-kloridot (*29. ábra*) már nem sorolhatjuk egyértelműen a szideroforok termelődését gátló vegyületek közé, bár a két legnagyobb koncentrációban kisfokú gátlást tapasztalhatunk. A törzsek szaporodását viszont egyetlen esetben sem akadályozta.

A PSP3$^{\times}$ és a 2-79$^{\times}$ törzs sziderofor-termelését minden koncentrációnál fokozta. A PCO1, PCO2* és PFU3 törzs sziderofor képzésére egyik koncentrációban sem hatott. A PFU2* törzs sziderofor-termelését már 20 µM koncentráció felett teljesen megszüntette.



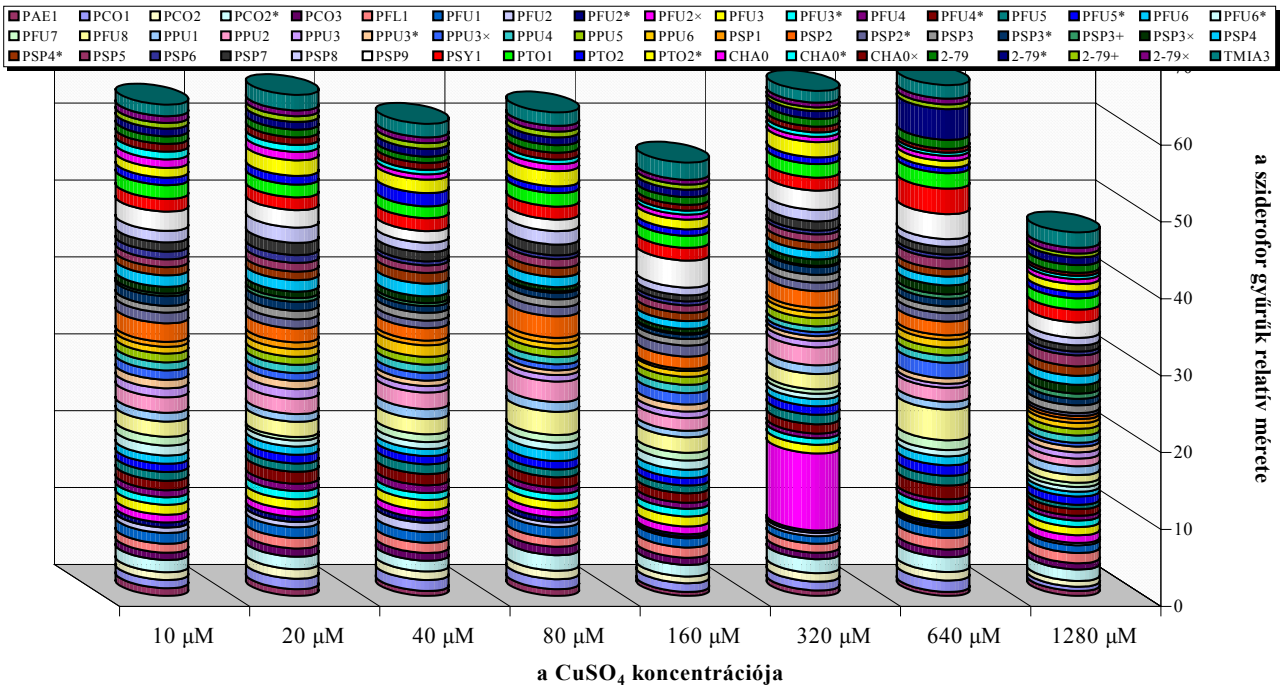
29. ábra. A $NiCl_2$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére



30. ábra. A $CdSO_4$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

A *30. ábra* a kadmium-szulfátos kezelés eredményeit mutatja. Itt a legnagyobb koncentrációt kivéve sok esetben fokozott sziderofor-termelődést állapíthattunk meg. Néhány érzékeny törzs (PFU2*, PFU2$^{\times}$) szaporodása már 160 µM fölött fokozatos gátlást szenvedett, a PFU8, PSY1, PSP7 és 2-79* törzs pedig a legmagasabb koncentrációnál már nem volt képes szaporodni.

A szideroforképzés aktivitásának fokozódása a 2-79, CHA0* és az 2-79^{+} törzsnél mindvégig fokozódott. A PFU2* itt is érzékenynek bizonyult, már 40 µM-nál nagyobb koncentrációjú kadmium jelenlétében beszüntette szideroforképzését.

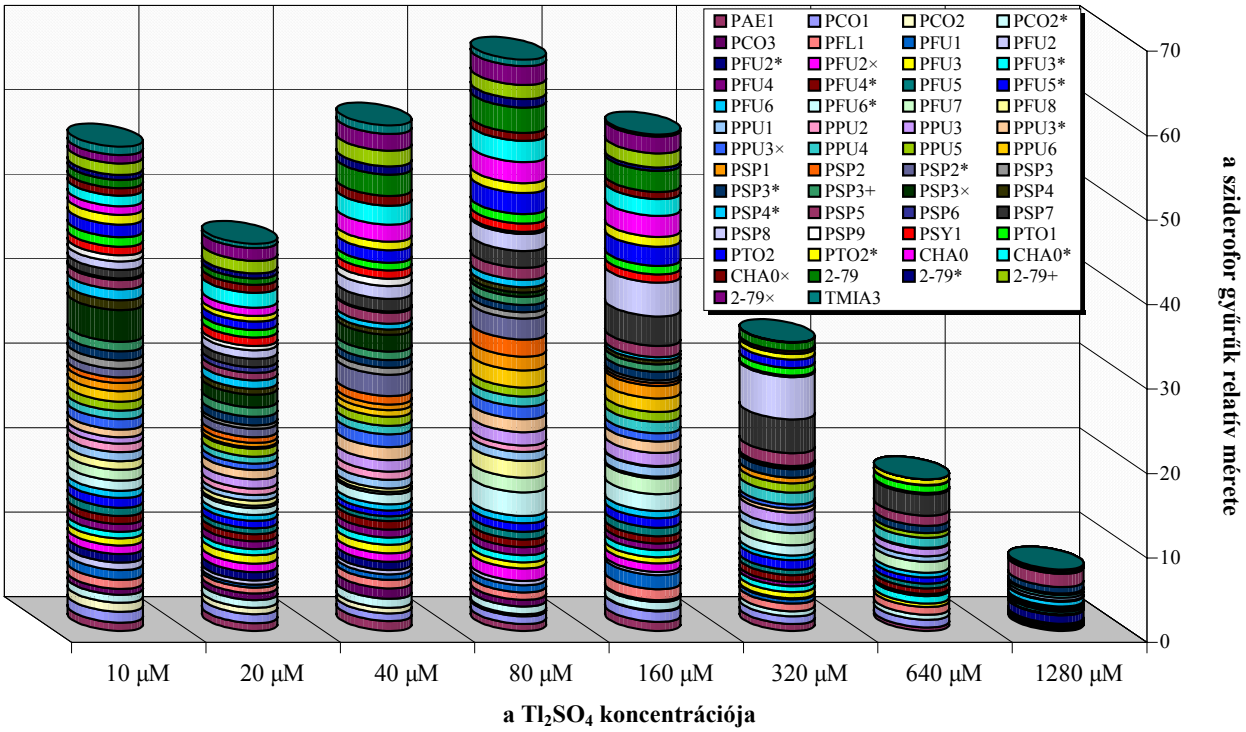


31. ábra. A $CuSO_4$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

A réz-szulfát hatása nagymértékben hasonlít a kadmiuméhoz (*31. ábra*). A legnagyobb koncentrációt kivéve itt is serkentő hatást tapasztaltunk. A réz kevésbé bizonyult toxikusnak a kadmiumhoz képest, ugyanis egyetlen törzs szaporodását sem gátolta még a legnagyobb koncentrációban sem.

Legikább a PSP9, PFU8 és a PPU2 törzs sziderofor-termelésére gyakorolt pozitív hatást, míg a PSP3^{+}, CHA0$^{\times}$ és PFU2 törzs ugyan minden koncentráció mellett megtartotta sziderofor képzését, de annak mértéke erősen csökkent.

A tallium-szulfát hatására bekövetkező sziderofor-termelődés változást a *32. ábrán* láthatjuk. Kis koncentrációkban a törzsek összesített sziderofor-termelésére számottevő hatása nem volt (bár a 20 µM-os értékek gyenge gátlásról tanúskodnak). A 80 µM-os koncentráció kifejezetten serkentő hatásúnak látszott, majd a tallium-szint további növekedése egyértelmű gátlást eredményezett mind a szideroforokat, mind a szaporodást illetően.



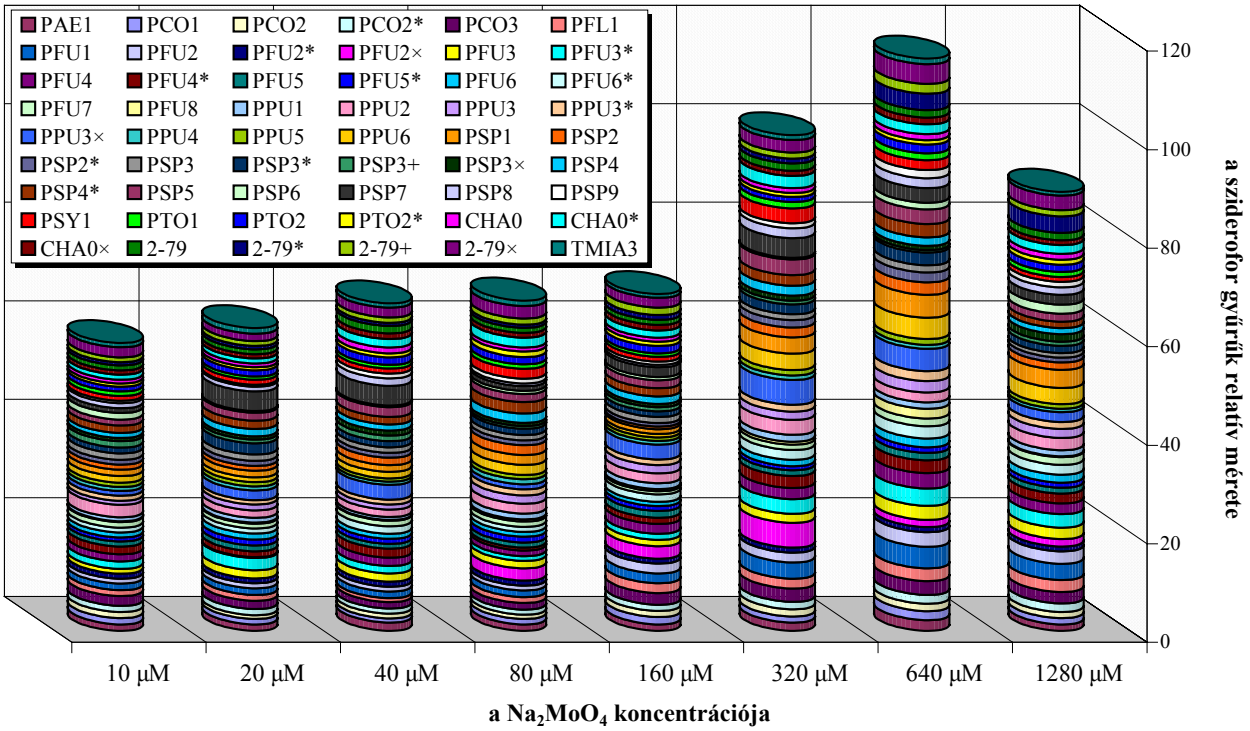
32. ábra. A Tl_2SO_4 hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

Az alkalmazott legmagasabb tallium koncentrációban a törzsek több mint fele már egyáltalán nem volt képes szaporodni a táptalajon. A PSP5 törzs sziderofor-termelése viszont kismértékben nőtt ezen a koncentráción.

A PSP7 törzs szideroforképző aktivitása 640 µM-ig, a PSP8 és a 2-79 törzsnél pedig 320 µM tallium koncentrációig fokozott mértékű volt. Igen erősen csökkent már 40 µM fölött a PSP6, valamint 80 µM fölötti koncentrációk esetén a PSP9, PFU8 és a PCO2 törzs sziderofor-termelődése. A PSP9, PSP2* és a PSP3$^{\times}$ törzs már 160 µM koncentrációnál is teljes szaporodásbeli gátlást szenvedett.

A nátrium-molibdenát olyan vegyületnek bizonyult (*33. ábra*), melynek minden koncentrációja pozitívan hatott a szideroforképzésre. Még a legnagyobb alkalmazott koncentrációnál sem tapasztaltuk a szaporodás gátlását.

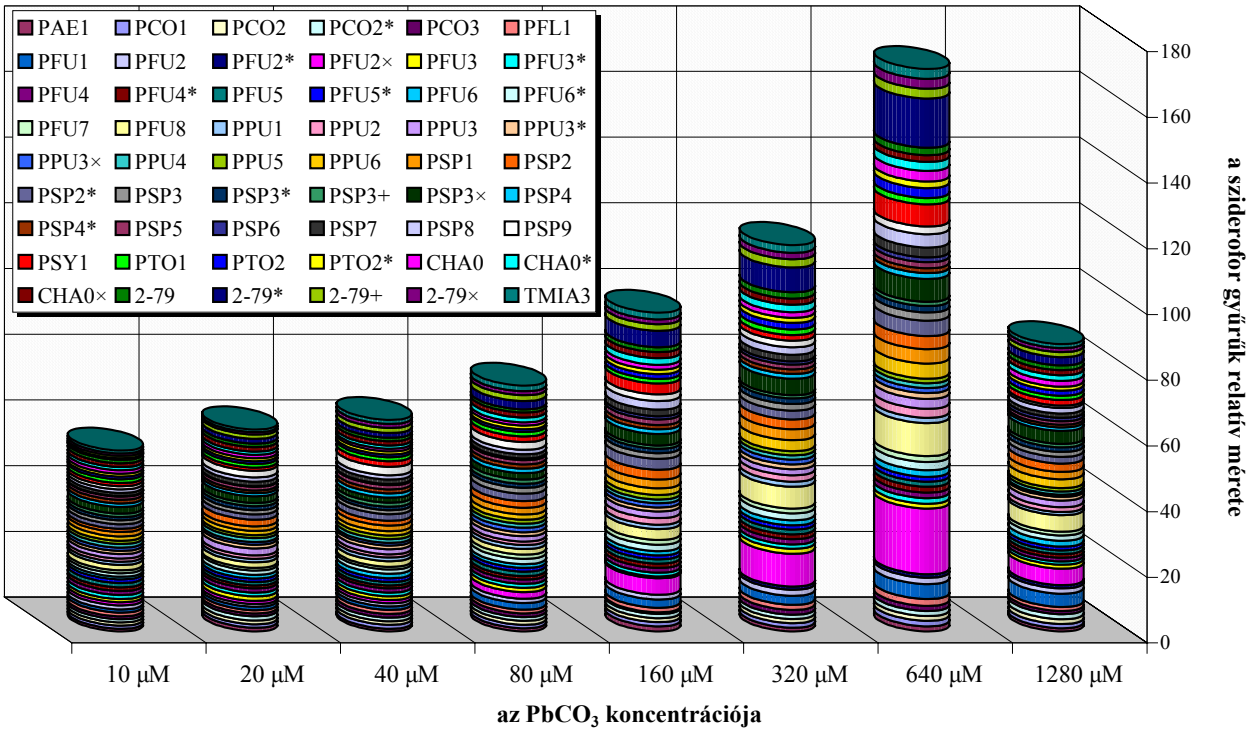
A legpozitívabban a PPU3$^{\times}$, a PSP7 és a 2-79$^{\times}$ törzs sziderofor aktivitását befolyásolta minden koncentrációban. Egyetlen törzsnél sem tapasztaltuk – még a legnagyobb koncentrációban sem – a sziderofor-termelés lényeges csökkenését.



33. ábra. A Na_2MoO_4 hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

Az ólom-karbonát bizonyult a vizes közegben legkevésbé oldódó vegyületnek. Ennek ellenére mégis erősödő pozitív hatása figyelhető meg a sziderofor-termelést illetően (*34. ábra)*. A 640 µM-os dózisnál jelentkező maximális serkentő hatásához képest jelentősen csökken a serkentés mértéke a legnagyobb koncentrációnál. Egyetlen esetben sem tapasztaltunk szaporodásbeli gátlást.

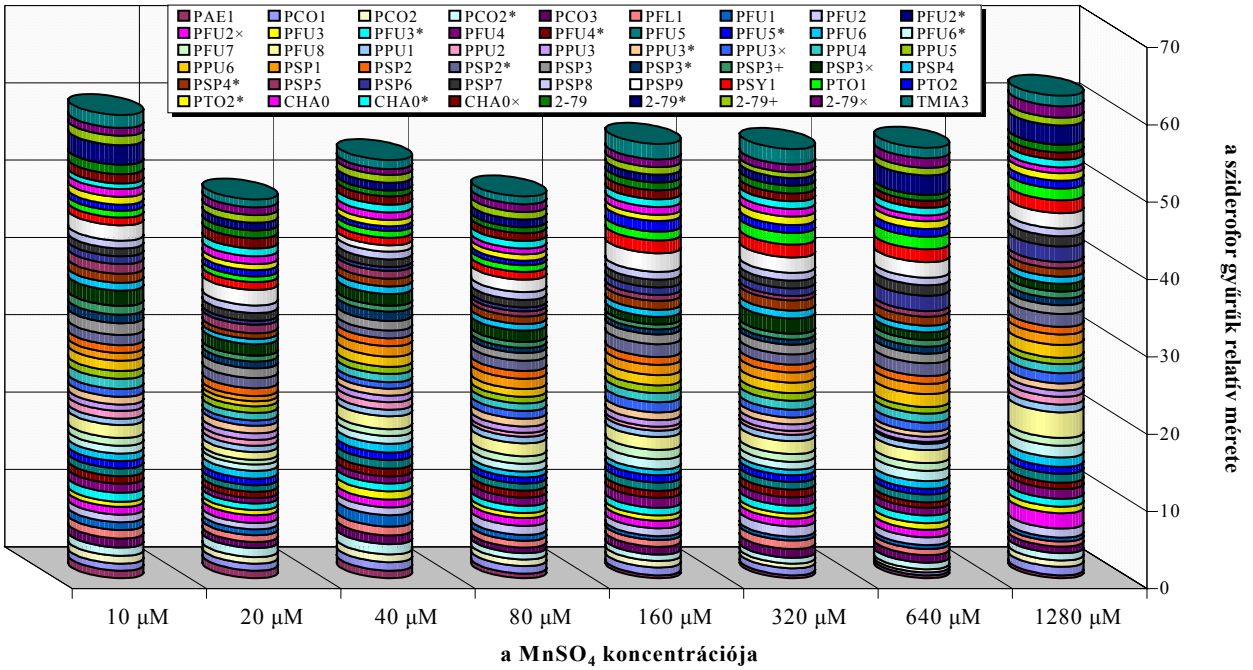
A leginkább a PFU2$^{\times}$, a 2-79* és a PFU8 törzs sziderofor-termelését serkentette. Kifejezetten gátló hatást egyetlen törzsre sem gyakorolt.



34. ábra. Az $PbCO_3$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

A vizsgált fémvegyületek közül a mangán-szulfát hatott legkevésbé a sziderofor-termelésre (*35. ábra*). A legnagyobb koncentráció igen csekély mértékű serkentésétől eltekintve egyáltalán nem tapasztaltunk érdemi hatást. A törzsek szaporodására sem volt egyik koncentráció sem gátló jellegű.

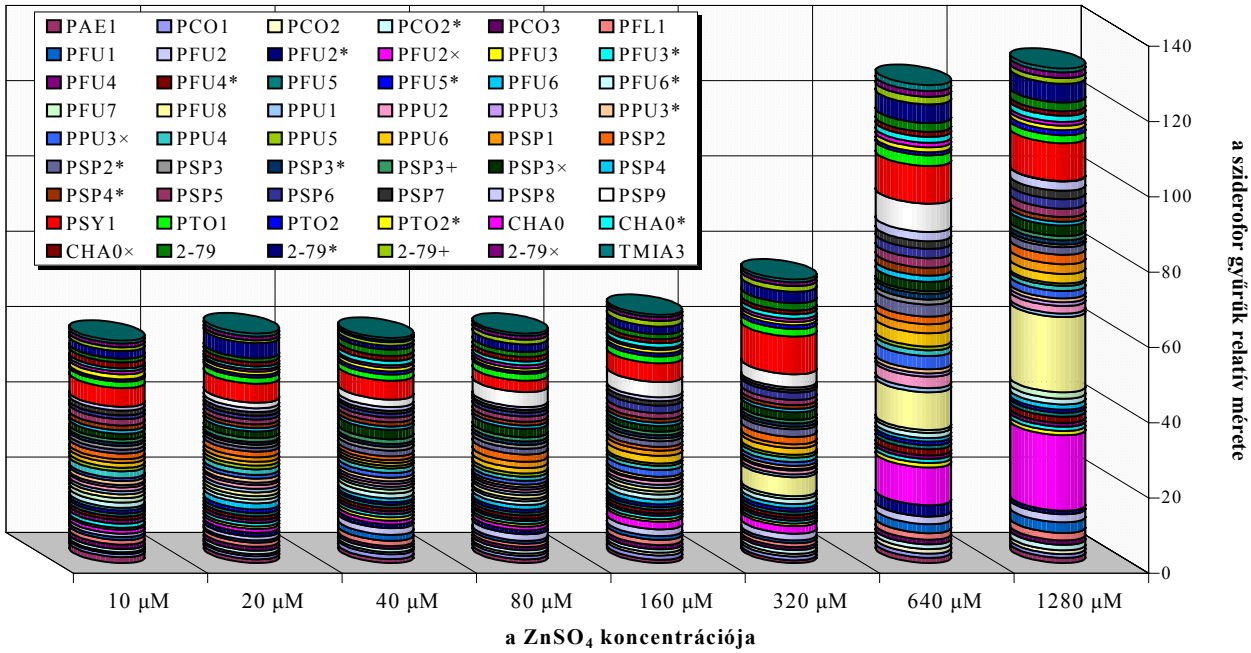
Kismértékben fokozta a PSP9, a PFU8 és a 2-79* törzs sziderofor képzését. A PFU2* törzs egyébként is gyenge sziderofortermelő hatása itt egyáltalán nem mutatkozott. Más törzset nem befolyásolt negatívan.



35. ábra. A $MnSO_4$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

A *36. ábrán* a cink-szulfát sziderofor-termelésre gyakorolt hatása látható. Megfigyelhetjük, hogy 80 µM-ig gyakorlatilag nincs hatása, ennél nagyobb koncentrációknál viszont egyértelműen serkentette a szideroforok termelődését. Egyetlen törzsnél sem okozott szaporodásbeli gátlást.

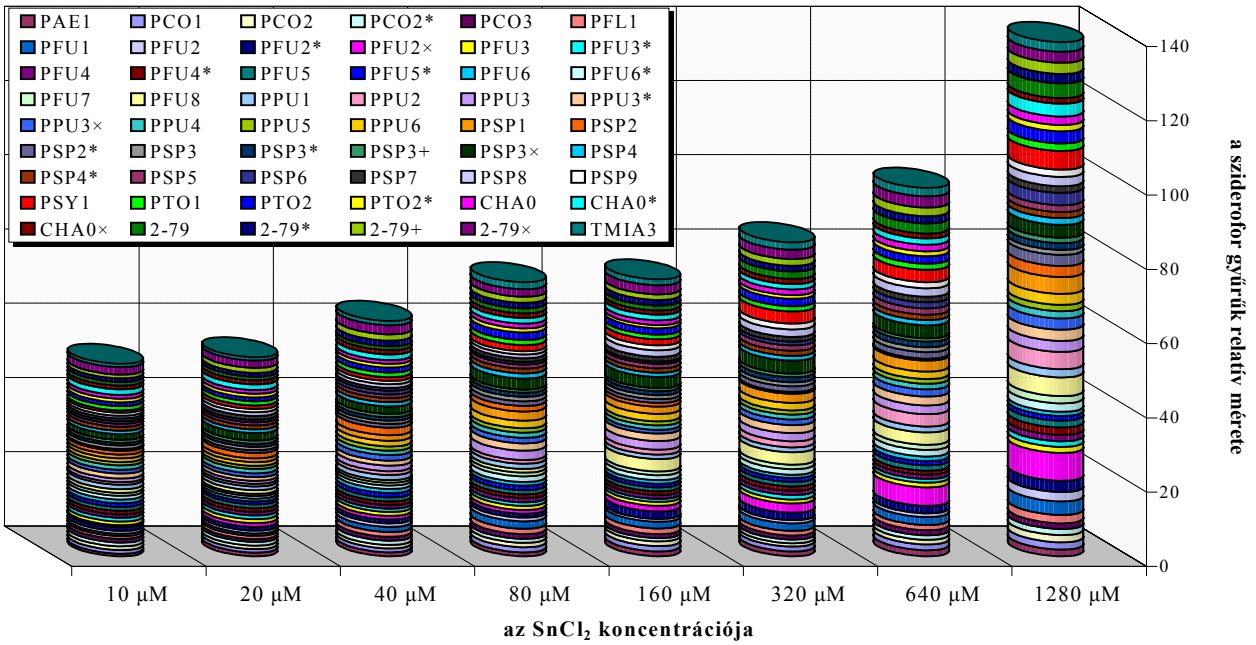
A PSY1, a PFU8 és a PFU2$^{\times}$ törzsnél szinte minden koncentrációnál fokozta a sziderofor-termelődést. Egyetlen törzsnél sem csökkentette a szideroforképzés aktivitását.



36. ábra. A $ZnSO_4$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

Az ón-klorid is egyértelműen a sziderofor-termelés serkentő hatásával jellemezhető (*37. ábra*). A koncentráció növekedésével arányosan növekedett a termelt szideroforok mennyisége is. Még a legnagyobb koncentrációja sem gátolta egyetlen törzs szaporodását sem.

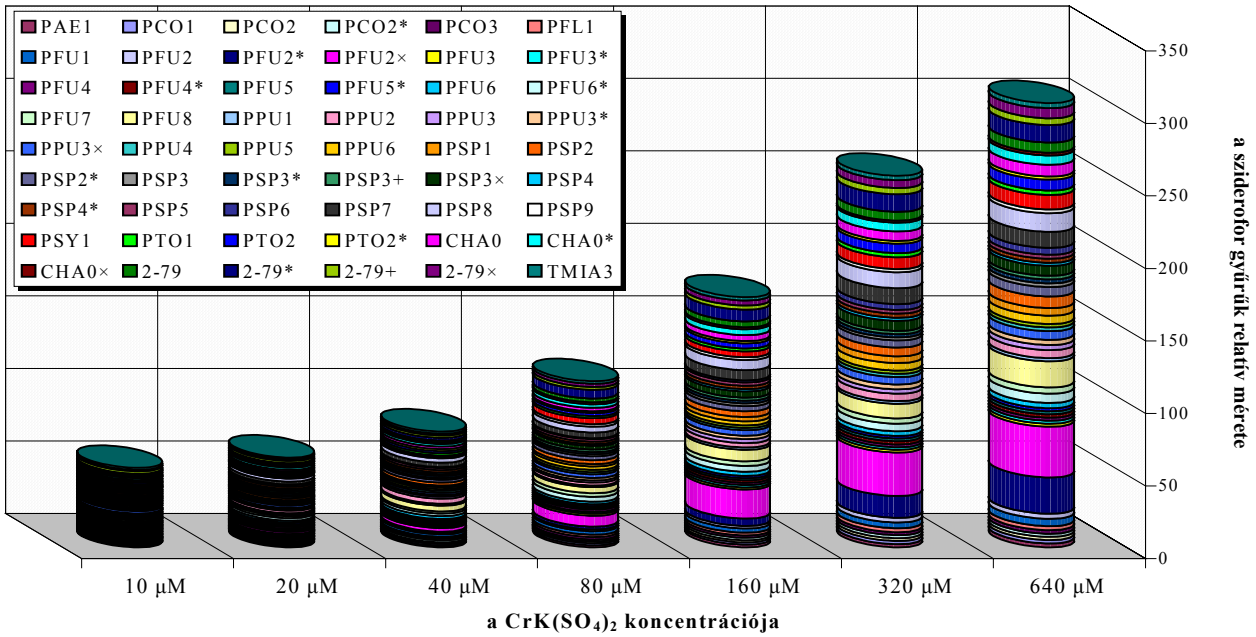
A legpozitívabb hatással a PSP3$^{\times}$, az 2-79$^{\times}$ és a PFU8 törzsre volt. Egyetlen törzsnél sem tapasztaltuk a sziderofor-termelést csökkenését. Nagyobb koncentrációknál ez a fémvegyület az eredetileg azúrkék színű táptalajt ónszürkés árnyalatúvá változtatta, de ez a kiértékelést nem zavarta.



37. ábra. Az $SnCl_2$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

Eredményeink szerint a króm-szulfát serkentette legjobban a szideroforok termelődését (*38. ábra*). A mérési eredményeket viszont erősen befolyásolta az, hogy az azúrkék táptalaj színét a króm világos lilává változtatta már 160 µM-tól kezdődően (így az 1280 µM-ost már ki sem lehetett értékelni). Valószínűleg a krómazurol (krómtartalmú!) indikátorral léphetett kölcsönhatásba.

Egyetlen koncentrációja sem gátolta a törzsek szaporodását. Leginkább a PFU2$^{\times}$ sziderofor-termelését fokozta. Nem volt olyan törzs, melyre ilyen vonatkozásban gátlást fejtett volna ki.



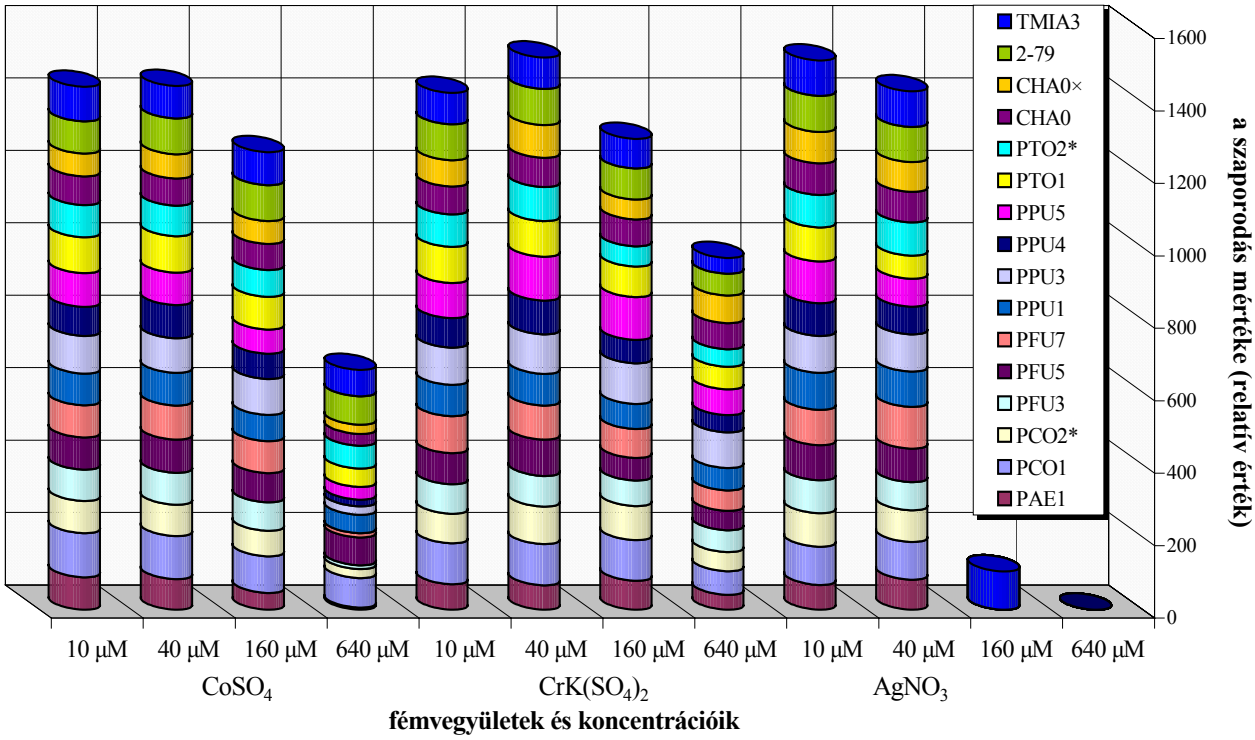
38. ábra. A $CrK(SO_4)_2$ hatása a Pseudomonas törzsek sziderofor-termelésére

4.4. BIOTIKUS ÉS ABIOTIKUS TÉNYEZŐK HATÁSA A *PSEUDOMONAS*OK SZAPORODÁSÁRA

4.4.1. Fémvegyületek hatása folyadékkultúrában

Bár a fotométerrel végzett ilyen jellegű vizsgálatok erdményei a hígítási sor és szélesztés módszerével számlált telepszámok ismerete nélkül csak bizonyos fenntartásokkal fogadhatók el, azért mégis alátámasztják az agaros táptalajon észlelt megfigyeléseinket.

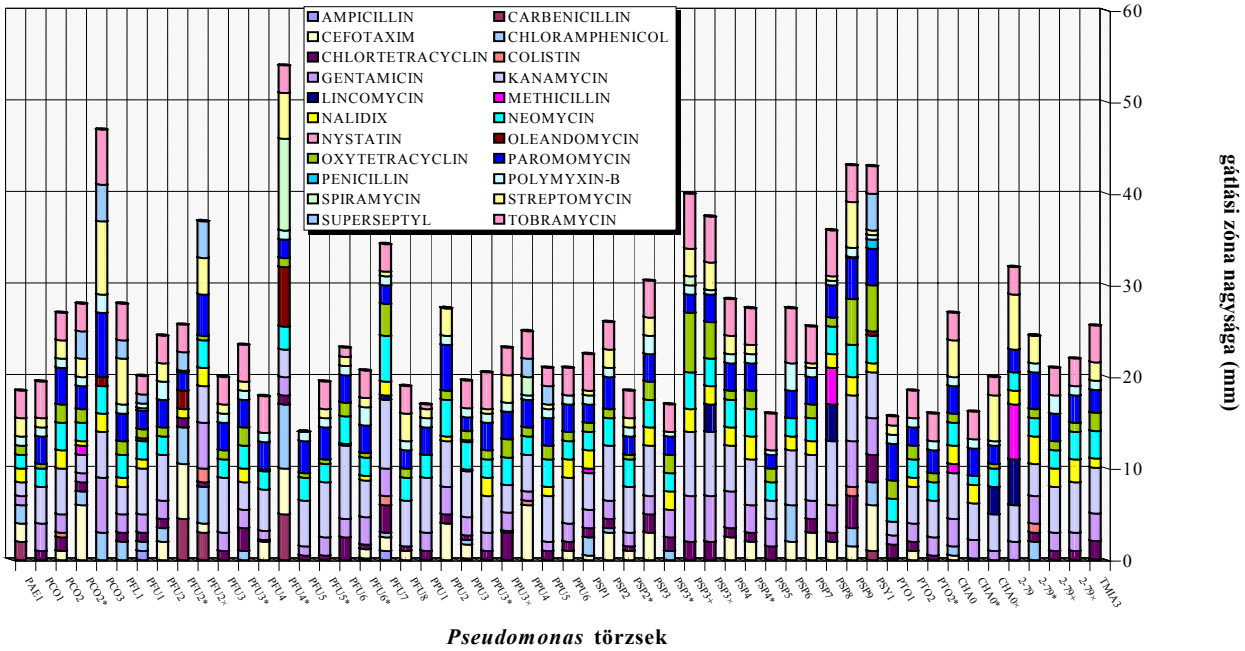
A *39. ábrán* összesített képet láthatunk a tesztelt három fémvegyület négyféle koncentrációjának hatásáról. A grafikonon a kontrollhoz viszonyított relatív értékeket %-os léptékben tüntettük fel. Látható, hogy egyik kezelés esetén sem érték el együttesen a törzsek (habár esetenként mutatkoznak serkentő hatások) a kontroll értékét (az oszlopok kisebbek 16×100, azaz 1600-nál). Megállapíthattuk továbbá, hogy az ezüst ionok voltak a legtoxikusabbak, 160 µM-nál a PFU3 és a PTO1 törzs kivételével már az összes *Pseudomonas* fejlődését megakadályozták. Érdekes módon a PCO2* törzs egyes (valószínűleg mutáns) sejtjei a 640 µM-os $AgNO_3$ jelenlétében is képesek voltak minimális mértékű szaporodásra. Kevésbé hatottak toxikusan a kobalt ionok, és legkevésbé a króm ionok. A mellékletekben további részletesebb ábrákat (*60-62. ábra*) és a mérési adatokat összefoglaló *33. táblázatot* is tanulmányozhatjuk az egyes fémvegyületek hatásairól. Ezekből kiderül, hogy egy-két kivételtől eltekintve (ilyen pl. a PCO1, PFU7 és PTO1 törzs a króm ionok 10 és 40 µM-os koncentrációjánál, valamint a PCO1 és a PPU1 az ezüst ionok ugyanilyen koncentrációinál) a növekvő fémion koncentrációk egyre negatívabb hatást gyakoroltak a törzsek szaporodására.



39. ábra. Pseudomonasok szaporodása folyadékkultúrában fémvegyületek jelenlétében, a tápodat kontrollhoz viszonyított turbiditásának fotométeres mérésével

4.4.2. Antibiotikum érzékenységi vizsgálatok

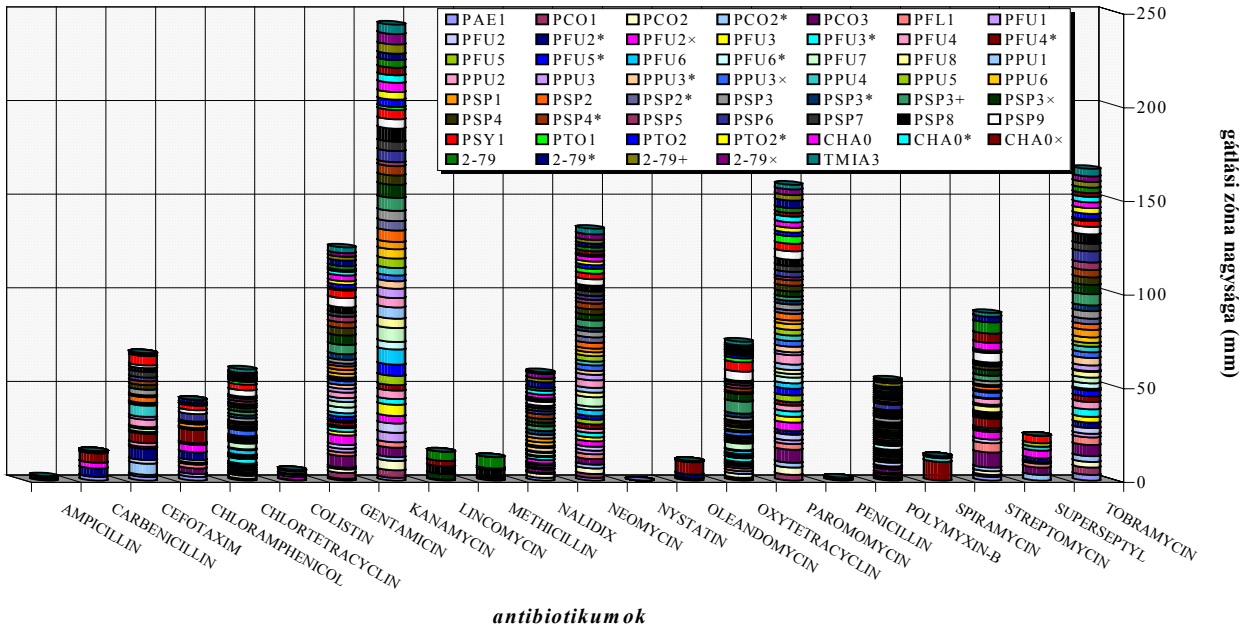
54 *Pseudomonas* törzs antibiotikum érzékenységét vizsgáltuk 22 antibiotikummal szemben korongteszt módszerrel. Az eredmények a *40.* és *41. ábrán* láthatók.



40. ábra. A Pseudomonas törzsek antibiotikum érzékenysége

A *40. ábra* szemlélteti, hogy az antibiotikumokra legérzékenyebb törzsek az alábbiak voltak: PFU4*, PCO3, PSY1 és a PSP9. A legtoleránsabb a PFU5, PSP5, PTO1, CHA0* és a PTO2* törzs volt. Megfigyeltük, hogy néhány törzs mutációjából keletkezett újabb törzsek eltérően reagáltak az antibiotikumokra (pl. CHA0 és a mutánsai: CHA0* és CHA0$^{\times}$).

A *41. ábra* az antibiotikumok *Pseudomonas*okra gyakorolt hatását szemlélteti. A legnagyobb gátló hatást a kanamycin, a tobramycin és a paromycin fejtette ki. A penicillin, a nystatin és az ampicillin hatása szinte teljesen elhanyagolható volt. Ezek az erdmények a chloramphenicol gyenge közepes hatását kivéve összhangban állnak POSTA (1988) megfigyeléseivel. A gátlási zónák nagyságának részletes adatairól a *mellékletekben lévő 35. táblázatból* tájékozódhatunk.



41. ábra. Különböző antibiotikumok hatása a Pseudomonas törzsekre

4.4.3. Hidrogén-cianid termelés, növekedés serkentés és pH tűrés kimutatása

Törzseink jelentős részét az alábbi teszteknek is alávetettük: hidrogén-cianid (HCN) termelés, auxin (IES) termelés, valamint kitin és cellulózbontó aktivitás. A *12. táblázatban* látható, hogy a törzsek harmada többé-kevésbé rendelkezett a hidrogén-cianid termelés képességével, csak egy törzs volt képes auxint termelni, és egyik sem volt képes a cellulóz és a kitin lebontására.

Pseudomonas törzseink savas körülmények közötti pH toleranciáját is megvizsgáltuk módosított krómazurolos táptalajon tesztelve. Megállapítottuk, hogy pH 6,0-7,5 tartományban mindegyik törzs szaporodóképes volt. PH 5 körüli értéknél a PFU2*, PSY1, PSP3$^{\times}$, PSP9, PFU2$^{\times}$ és a PSP3^{+} már nem tudott szaporodni. 4,4-es pH értéknél már csak 6 *Pseudomonas* törzs volt szaporodóképes (PFU4, PFU7, PPU3, PSP1, CHA0 és a PSP5) de csak a PSP5 termelt sziderofort.

12. táblázat. Pseudomonas törzsek HCN, IES, kitin és cellulózbontó aktivitása

TÖRZSEK KÓDJA	HCN	IES	KITINÁZ	CELLULÁZ
PCO1	–	–	–	–
PCO2	+	–	–	–
PCO2*	+	–	–	–
PCO3	–	–	–	–
PFL1	–	–	–	–
PFU1	+	–	–	–
PFU2	–	–	–	–
PFU2*	+	–	–	–
PFU3	–	–	–	–
PFU3*	+	–	–	–
PFU4	±	–	–	–
PFU4*	–	–	–	–
PFU5	–	–	–	–
PFU5*	–	–	–	–
PFU6	+	–	–	–
PFU6*	–	–	–	–
PFU7	–	–	–	–

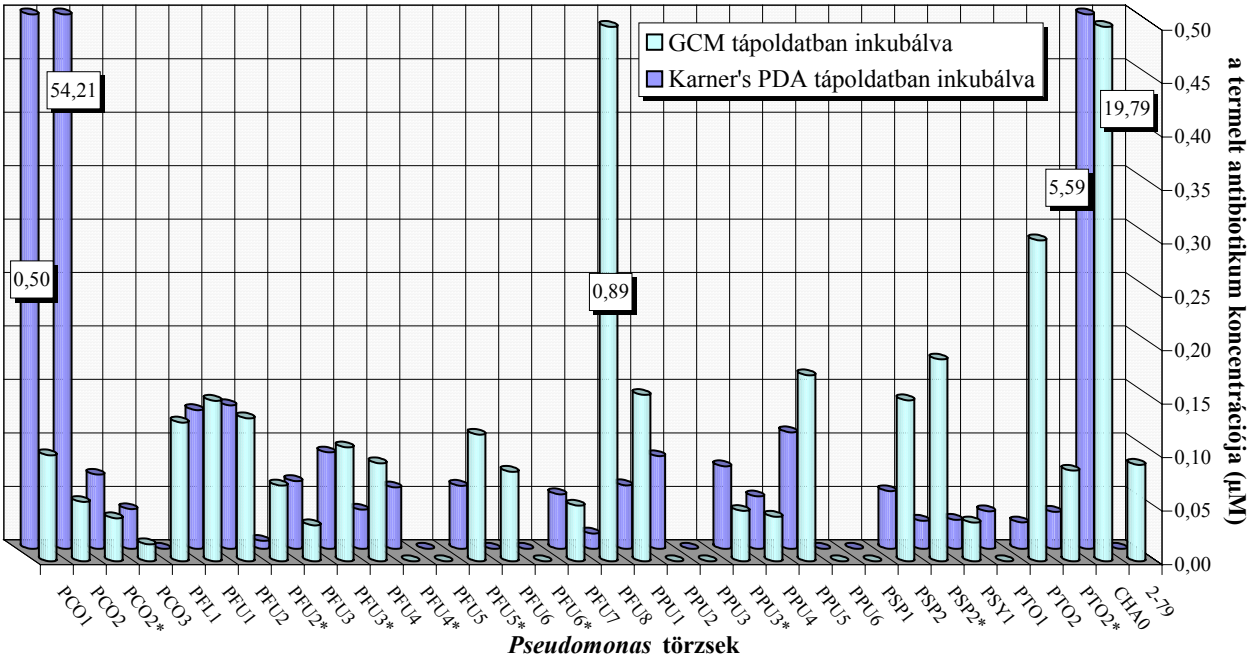
TÖRZSEK KÓDJA	HCN	IES	KITINÁZ	CELLULÁZ
PFU8	+	–	–	–
PPU1	–	–	–	–
PPU2	–	–	–	–
PPU3	–	–	–	–
PPU3*	–	–	–	–
PPU4	–	–	–	–
PPU5	–	–	–	–
PPU6	±	–	–	–
PSP1	+	–	–	–
PSP2	±	–	–	–
PSP2*	–	–	–	–
PSY1	–	–	–	–
PTO1	–	–	–	–
PTO2	–	–	–	–
PTO2*	–	–	–	–
CHA0	+	+	–	–

JELMAGYARÁZAT: A + jel pozitív hatást, a – a hatás hiányát, míg a ± átmeneti tulajdonságot jelent.

4.5. *PSEUDOMONAS*OK ANTIBIOTIKUM TERMELÉSÉNEK VIZSGÁLATA

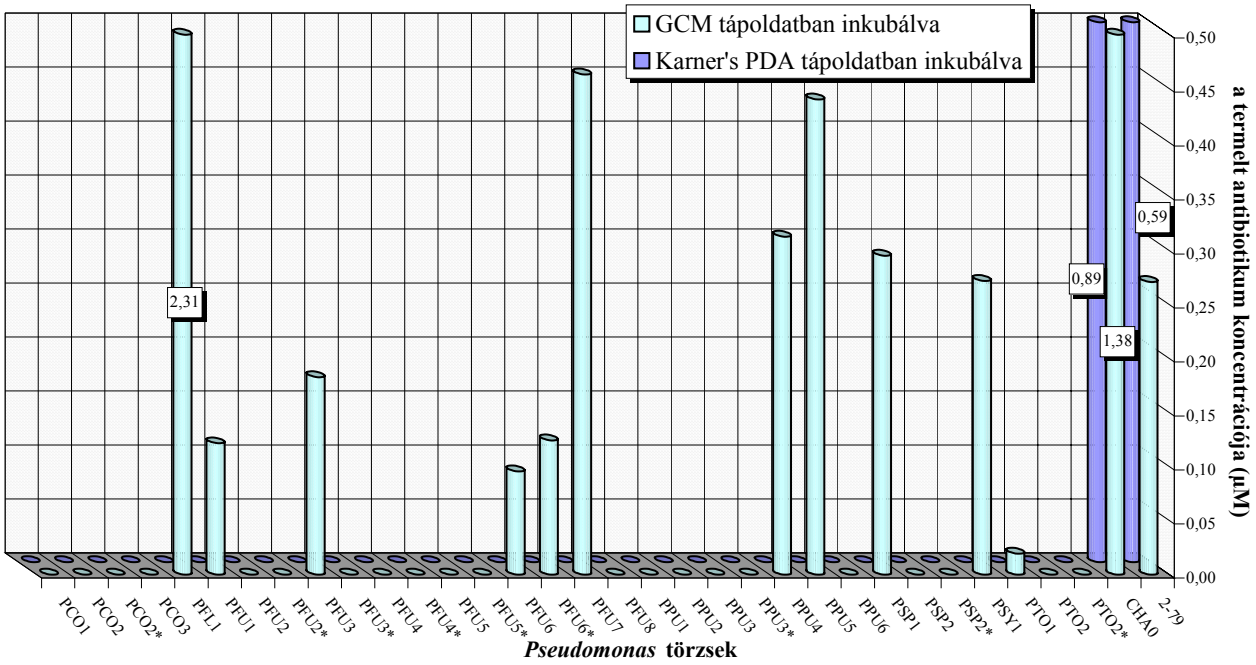
A számítógéppel egybekötött HPLC-s készülék által a megadott hullámhosszokon és retenciós idővel detektálható vegyületek jelnagyságát megfelelő matematikai módszerekkel visszaszámítottuk, így a kapott értékek a kiindulási tápfolyadékokra vonatkoznak µM-ban megadva. A következőkben párhuzamosan hasonlítjuk össze a GCM tápoldatban, és az antibiotikumtermelést elősegítő, burgonyakivonatot tartalmazó Karner's PDA tápoldatban történő inkubálás során képződő, antibakteriális hatású szekunder metabolitok jelenlétét és mennyiségét. Habár ezek az anyagok nem tartoznak a klasszikus antibiotikumok közé, hasonló hatásuk miatt mégis ebbe a kategóriába sorolhatók.

A *42. ábrán* törzseinknél az egyik leggyakoribb ilyen vegyület, a 2,4-diacetil-phloroglucinol (PHL) mennyiségét tüntettük fel. Láthatjuk, hogy a CGM tápoldatban valamivel nagyobb mennyiségben képződött, mint a Karner's PDA táptalajon. A legtöbb *Pseudomonas* képes volt kisebb-nagyobb mennyiségben előállítani, amit a kétféle tápoldat valamelyikében detektálni is tudtuk. Voltak azonban olyan törzsek is (PFU5, PFU6*, PPU3, PPU6, PSP1), melyek egyik tápoldatban sem termelték ezt a vegyületet.



42. ábra. Pseudomonasok 2,4-DIACETIL-PHLOROGLUCINOL termelése különböző tápoldatokban inkubálva

Mindkét táptalajon nagymennyiségű PHL termelésre volt képes a CHA0 referencia törzs. Saját törzseink közül GCM tápoldaton csak a PFU8 volt képes nagyobb mennyiségben előállítani. A burgonyakivonatos tápoldat alkalmazásával a PCO1 közepes, a PCO2 pedig kimagaslóan nagy mennyiségben termelte ezt az antagonizmusért felelős benzolszármazékot.

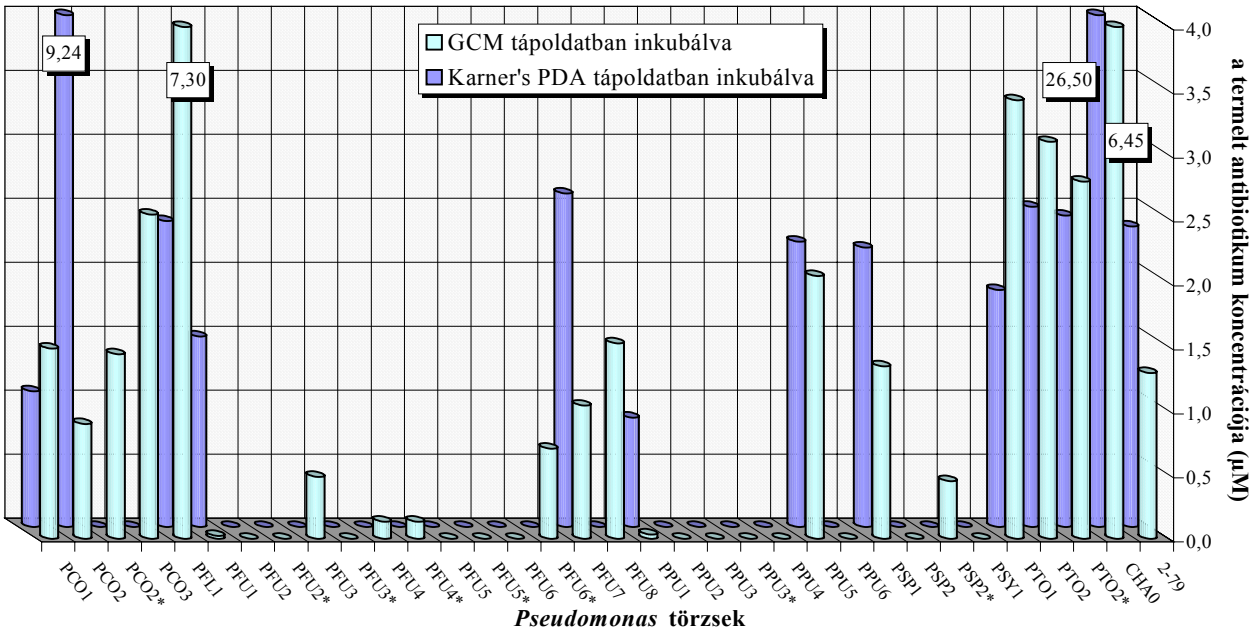


43. ábra. Pseudomonasok PYOLUTEORIN termelése különböző tápoldatokban inkubálva

A *43. ábra* a pyoluteorin (PLT) termeléséről tájékoztat bennünket. Ez a másodlagos anyagcseretermék viszonylag ritkábban fordult elő, és általában a termelt mennyisége is kisebb volt. PDA tápoldatban csak a két referencia törzs (a CHA0 és a 2-79) termelte, GCM tápoldaton vi-

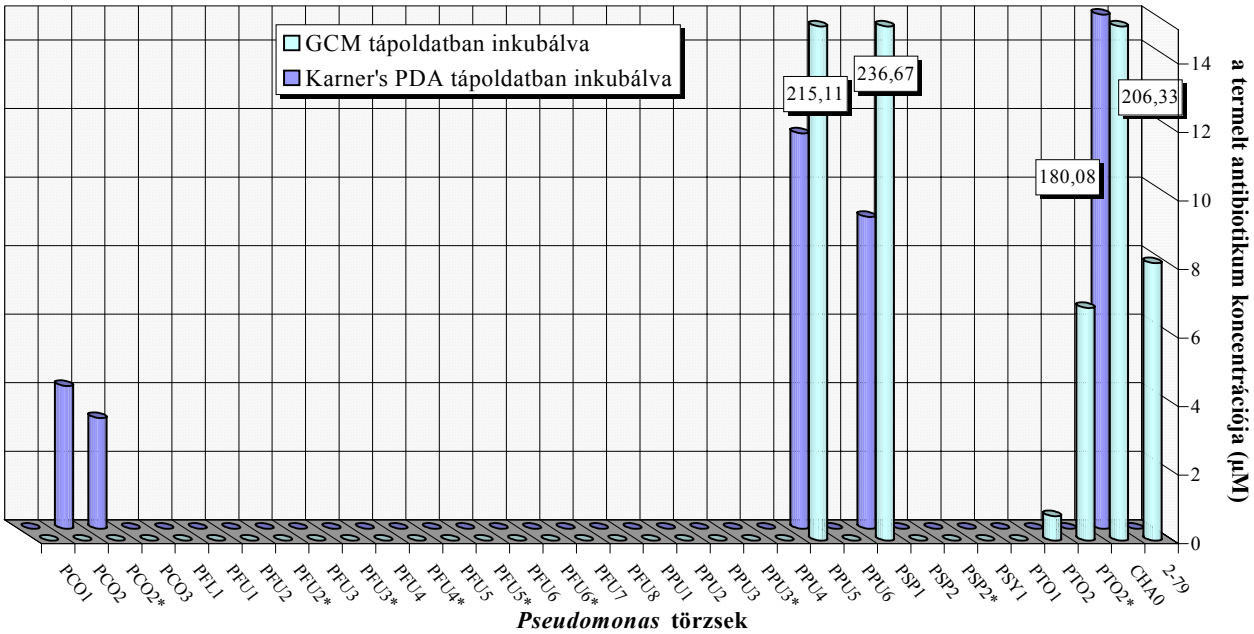
szont a törzseink közül a PFL1, a PFU7 és a PPU5 termelt a legtöbbet. Nyolc további törzs kivételével a többi *Pseudomonas* nem volt képes a szintézisére.

A *44. ábra* a monoacetil-phloroglucinol (MPHL) előfordulásáról ad információt. Ez a vegyület a PHL egyik prekurzora, így leginkább azzal együtt fordul elő. GCM táptalajon a CHA0 és a PFL1 törzs termelte a legnagyobb mennyiségben, de a PTO1, a PTO2 és PTO2*, valamint a PCO3 is jelentős mennyiségben termelte. PDA tápoldatban a CHA0-n kívül igen sokat termelt a PCO2. Közepes mennyiségben produkálta a PFU7, PFL1, PPU5 és a PSP1 törzs. 13 törzsben egyik tápoldat alkalmazása esetén sem sikerült kimutatni.



44. ábra. Pseudomonasok MONOACETIL-PHLOROGLUCINOL *termelése különböző tápoldatokban inkubálva*

A vizsgált antibiotikumok közül a pyochelin fordult elő a legritkábban, de ahol megtalálható volt, ott általában nagy mennyiségben volt jelen (*45. ábra*). A CHA0 törzs mindkét tápoldatban igen nagy mennyiségben termelte.

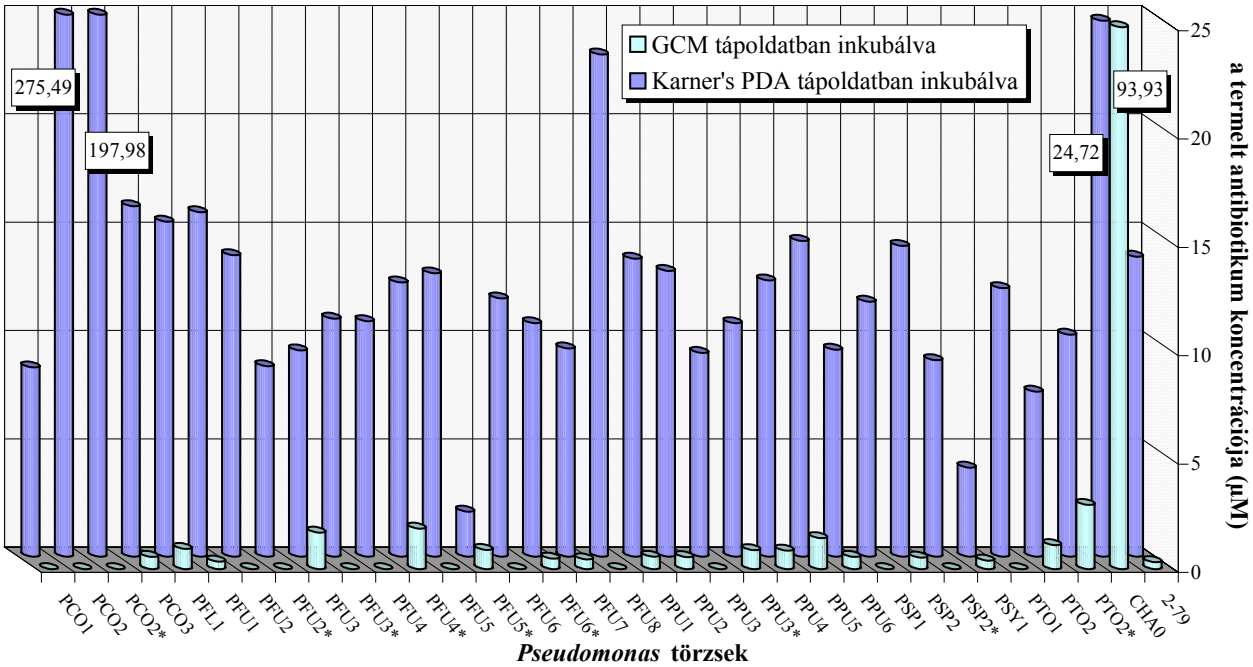


45. ábra. Pseudomonasok PYOCHELIN *termelése különböző tápoldatokban inkubálva*

GCM tápoldatban a PPU5 és a PSP1 törzs kimagaslóan sokat termelt, ezen kívül még három esetben lehetett detektálni (PTO2, PTO2* és a 2-79). A burgonyakivonat tartalmú tápoldaton a PCO1 és a PCO2 törzsnél is ki tudtuk mutatni kis mennyiségben. A többi törzsnél jelenléte nem volt detektálható.

A *46. ábrán* a szalicilsav-termelés mértékét láthatjuk. A kétféle tápoldat hatása között itt mutatható ki a legnagyobb különbség. GCM tápoldaton – a CHA0 törzs kivételével – általában csak igen kis mennyiségben termelték a törzsek, sőt 14 törzsnél egyáltalán nem tudtuk kimutatni. PDA tápoldaton viszont nagyságrendi eltérés adódott a szintézisét illetően. Itt minden törzsnél kimutatható volt, de különösen az Érdről származó törzsek (PCO2 és PCO2*) emelkedtek ki rendkívüli mértékű szalicilsav-termelésükkel (az ábrán a számok is jelzik ezt). A legkisebb mennyiségben a PFU5* és a PSY1 törzsnél fordult elő a burgonyakivonatot tartalmazó tápoldatban.

A termelt másodlagos anyagcseretermékek pontos menyiségeit a *mellékletek 36. táblázatában* találhatjuk meg.



46. ábra. Pseudomonasok SZALICILSAV *termelése különböző tápoldatokban inkubálva*

4.6. *IN VIVO* NÖVÉNYOLTÁSI KÍSÉRLETEK PSEUDOMONASOKKAL

Az üvegházi, illetve fénykamrás körülmények között végzett vizsgálatoknál a tesztelni kívánt *Pseudomonas* törzseket a borsó előcsíráztatott magjainak felszínére vittük fel. A csíranövényekre gyakorolt közvetlen, és a patogénekkel szembeni közvetett hatásukat is tanulmányoztuk.

4.6.1. Csíranövény teszt

A vizsgálatok során a Rajnai törpe borsófajta életben maradt csíranövényeinek számát (túlélési arány) és a gyökerek növekedését vizsgáltuk *Pseudomonas* törzsekkel való kezelésük után (*13. táblázat*). Csak egyetlen olyan törzset találtunk, amely a gyökérnövekedést kifejezetten serkentette (PFU2$^{\times}$). Igen erőteljes gyökérnövekedést gátló hatást mutató törzs több is volt (PPU3*, 2-79, CHA0*). Ez utóbbi törzsek mindegyike kimagasló antagonista hatással rendelkezett a növénypatogén gombákkal szemben végzett tesztek során. A PAE1 törzs szinte patogén hatással volt a csíranövényekre, néhány nap elteltével több csírázó borsót is elpusztított.

13. táblázat. Borsó csíranövények fejlődése Pseudomonasok jelenlétében

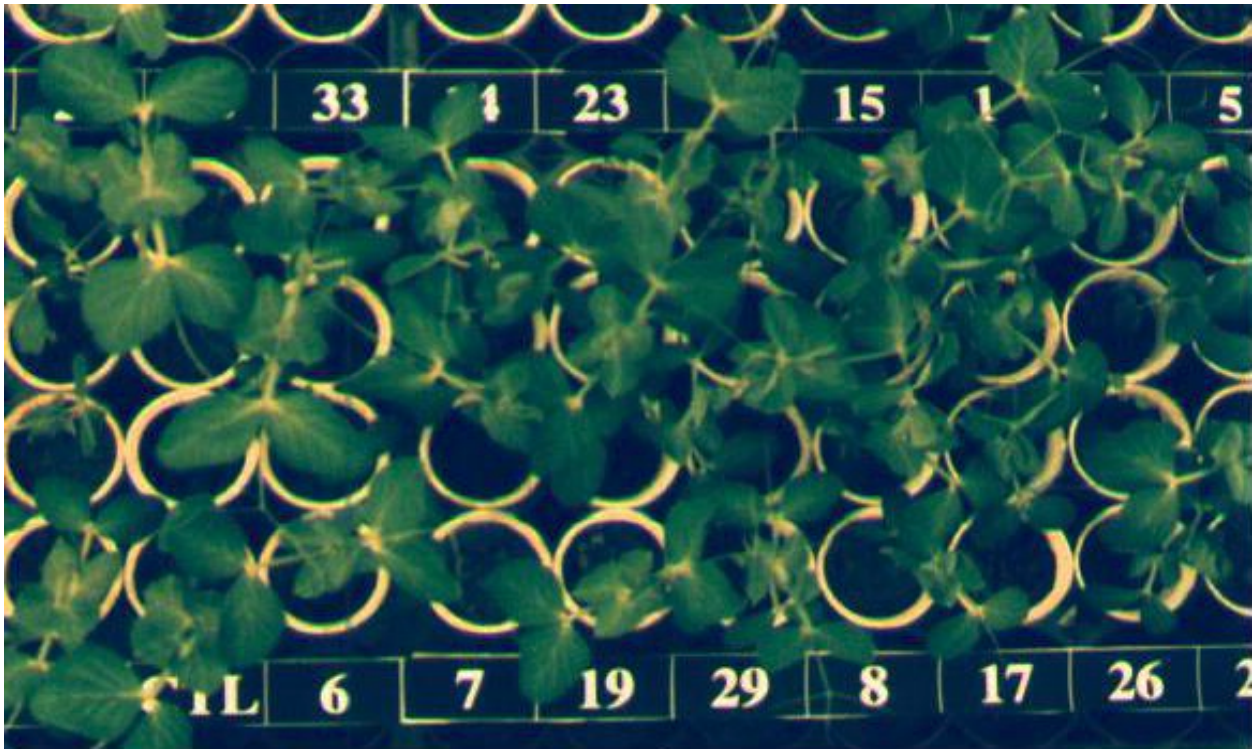
TÖRZSEK	TÚLÉLÉSI ARÁNY	GYÖKÉRZET
PAE1	70	– –*
PCO1	70	+
PFU2*	90	–
PFU2$^{\times}$	**90**	++
PFU3*	90	±
PFU8	90	+
PPU3*	70	– –
PPU3$^{\times}$	80	–
PSP3	90	+
PSP3*	90	+

TÖRZSEK	TÚLÉLÉSI ARÁNY	GYÖKÉRZET
PSP3$^{\times}$	90	+
PSP4	90	±
PSP4*	70	–
PSP5	80	±
PTO1	80	±
CHA0*	70	– –
CHA0$^{\times}$	80	±
2-79	90	– –
TMIA3	70	–
KONTROLL	90	+–

*JELMAGYARÁZAT: A +-szal jelzetteknél kisebb fokú, a ++-szal jelölteknél nagyobb mértékű gyökérnövekedés serkentés volt tapasztalható. A ±-nál a hatás semleges volt, míg a –-nál kismértékben, a ––-nál igen erőteljes mértékben (gyakran a főgyökér is elhalt) gátolta a Pseudomonas a gyökérnövekedést. A *-gal jelzett törzs patogén jellegű volt.*

4.6.2. Tenyészedényes vizsgálatok növénypatogén gombákkal szemben

A tenyészedényenként egyesével, randomizált elrendezésben, üvegházban nevelt borsó tesztnövények részletéről készült felvételt láthatjuk a *47. ábrán*.



47. ábra. A tenyészedényekben fejlődő borsónövények véletlenszerű sorrendben

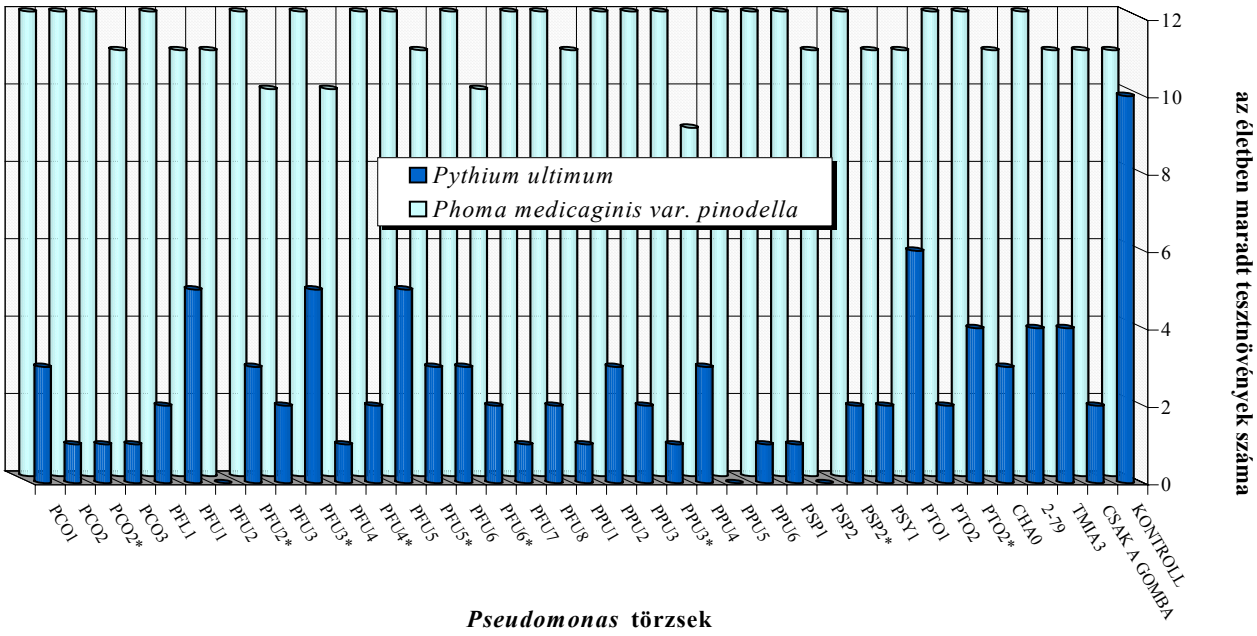
A két, illetve három hétig tartó növénynevelés után megállapítottuk az életben maradt borsók számát, és ahol szükségesnek láttuk, megmértük a kifejlődött egyedek tömegét.

4.6.2.1. *Pseudomonas* törzsek egyenkénti alkalmazásával

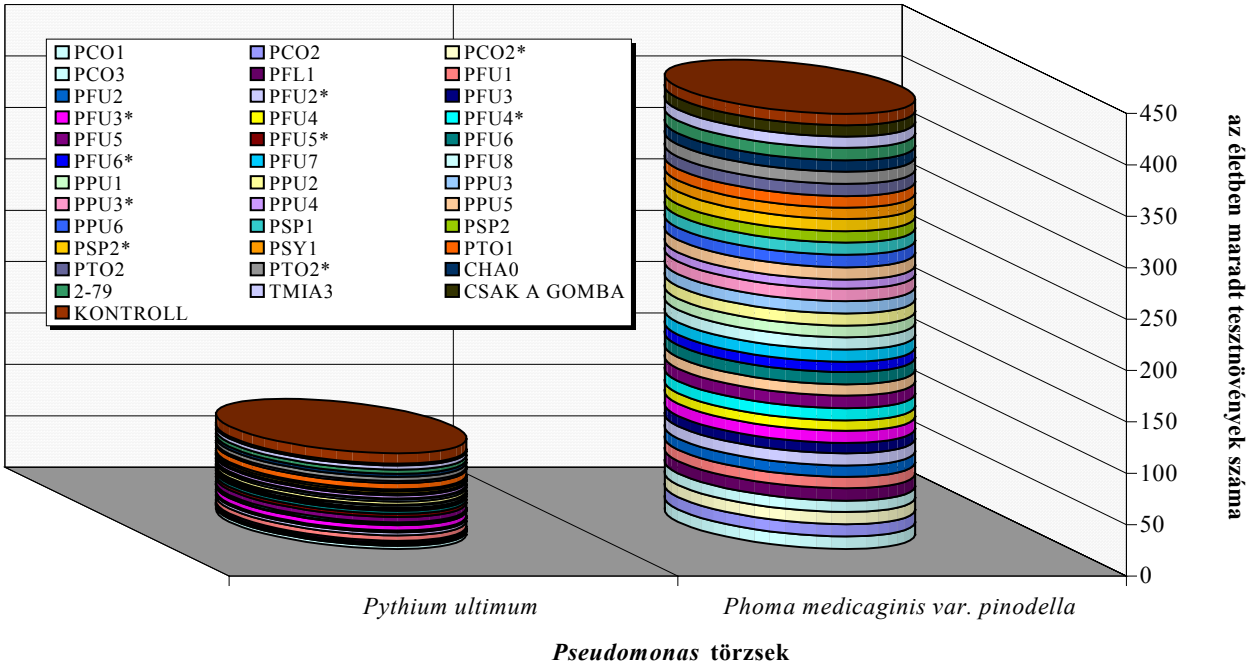
35 *Pseudomonas* törzset teszteltünk két növénypatogén gombával szemben. A *Pythium ultimum* két törzsének keverékéből álló eleggyel fetrőzött talajban már a csírázás kezdetén megmutatkozott a pusztító hatás. Azok a növények, melyek túlélték ezt a kezdeti periódust, a továbbiakban már szinte teljesen egységesen fejlődtek. Ez alátámasztja azt a tényt, hogy ez a kórokozó főleg a csíranövényekben végez nagy pusztítást. Ennek okáért nem tartottuk szükségszerűnek az életben maradt, és a továbbiakban a kontrollhoz hasonlóan fejlődő növények tömegének meghatározását.

A *Phoma medicaginis* var. *pinodella* kórokozó hatása más természetű. Lassabb szaporodása révén hatását később kezdi kifejteni, de a gyökerek nagyfokú károsodása miatt (a főgyökerek elfeketednek, a mellékgyökerek többsége pedig elhal) a fertőzött növények fejlődése nagymértékben lelassul vagy meg is áll, és a növények egy része el is pusztulhat.

A *48-49. ábrán* láthatjuk, hogy a túlélő egyedek számában lényeges különbség van a kétféle gomba fertőzése esetén. A *48. ábráról és a mellékletek 63. ábrájáról* kiderül, hogy a *Pythium* gyors szaporodása miatt az egyébként erős antagonista tulajdonságokkal rendelkező *Pseudomonas* törzsek (CHA0, 2-79) sem tudtak kellő fokú védelmet nyújtani a csíranövények gyors gombafertőzéses pusztulásával szemben.



48. ábra. Az életben maradt borsónövények száma Pythiummal és Phomával fertőzött talajban Pseudomonasos kezelés után

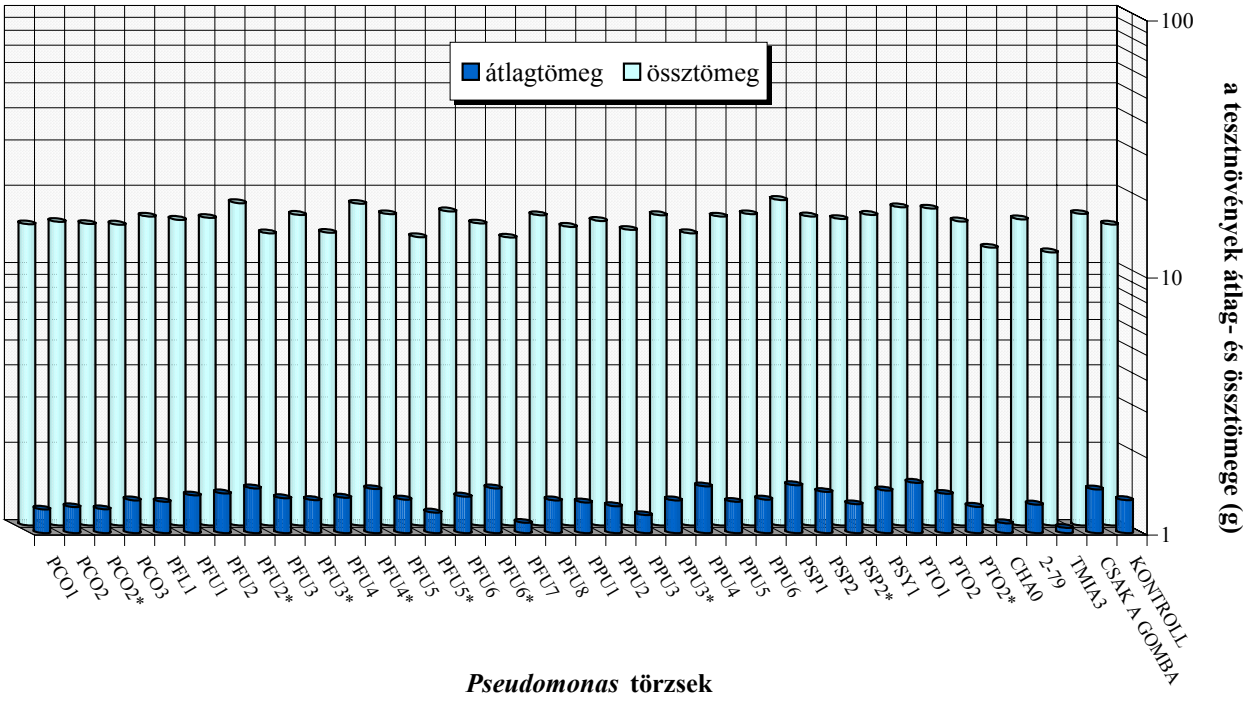


49. ábra. Az életben maradt borsónövények aránya Pseudomonasos kezelés után a kétféle gombával fertőzött talajban

A túlélő növények száma alapján a legkedvezőbb hatású törzs a PTO1, a PFU1, a PFU3* és a PFU5 volt, de ezek hatékonysága sem érte el az 50 %-ot. A PFU2, a PPU5 és a PSP2 törzzsel végzett magoltás még a kontrollnál is gyengébb eredményhez vezetett, egyetlen élő növény sem maradt a *Pythium*os fertőzés hatására.

A *Phomá*s kezelésnél az egyedszámok nem mutattak nagy eltéréseket (*a mellékletek 64. ábrája*). A *48. ábráról* leolvashatjuk, hogy a PPU4 törzs teljesített a leggyengébben. A fertőzés egyedenként eltérő intenzitása miatt megmértük a növények egyenkénti zöld tömegét (*mellékletek 37. táblázata*), és kiszámítottuk kezelésenként a növények össz- és átlagtömegét (*50. ábra*).

Az eltérő nagyságrendek miatt logaritmikus skálán ábrázoltuk a számolt értékeket. Mivel az egyedszámbeli eltérések kicsik, az össz- és átlagtömegek hasonlóan alakulnak. Az átlagtömegek alapján a legkedvezőbb hatású törzs a PTO1, a PSP1 és a PPU4 volt, a legkedvezőtlenebb pedig a TMIA3, a CHA0 és a PFU7. Ezek között a különbségek azonban csak kismértékűek voltak.

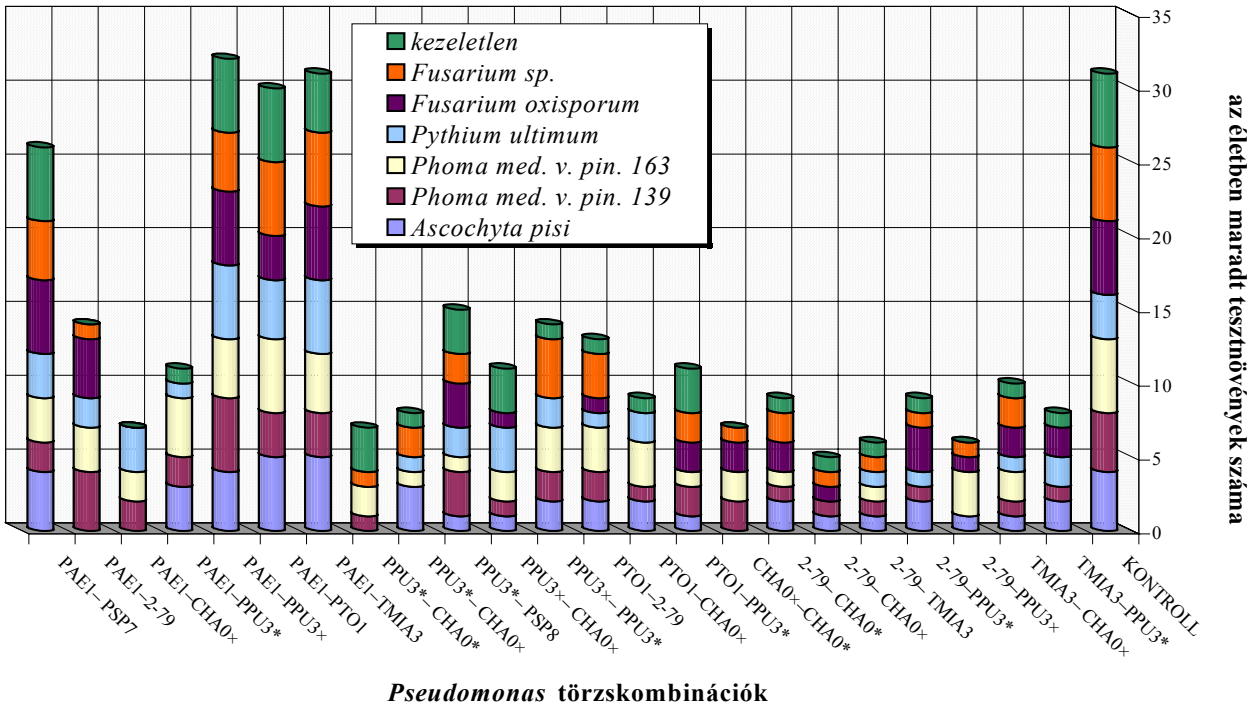


50. ábra. A kezeléseket túlélő tesztnövények átlag és össztömege

4.6.2.2. *Pseudomonas*ok kombinációinak alkalmazásával

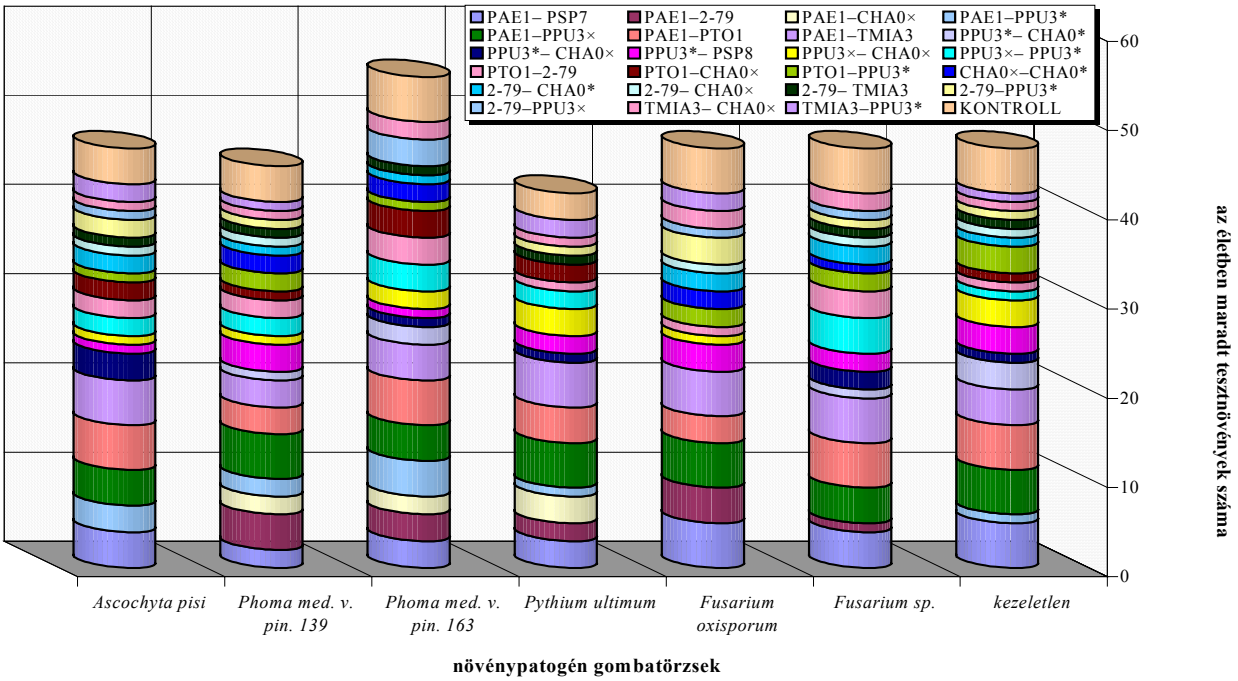
A növényoltásra kiválasztott *Pseudomonas* párokat az *in vitro* tesztek eredményei alapján szelektáltuk. Azokat a törzskombinációkat részesítettük előnyben, amelyek a kórokozók legintenzívebb növekedés gátlását idézték elő. Különös figyelmet érdemelt az önmagában növénypatogén jellegű PAE1 törzs, mely bizonyos párosításokban kimagasló eredményt mutatott.

Az *51. ábrán* a különböző gombakezeléseket túlélő tesztnövények számát tüntettük fel az alkalmazott *Pseudomonas* pároknak megfelelően. Jól látszik, hogy a *Pseudomonas* kombinációk nagy része a kontrollnál gyengébb eredményt produkált. A PAE1 törzs négy kombinációban (PAE1-PTO1, PAE1-PPU3$^{\times}$, PAE1-TMIA3, PAE1-PSP7) viszont várakozáson felül teljesített. A leggyengébb hatást a 2-79-CHA0$^{\times}$, a 2-79-PPU3$^{\times}$ és a 2-79-TMIA3 törzs kombinációja nyújtotta az alkalmazott patogén gombák legtöbbjével szemben. Ez kissé meglepő eredmény, mivel a 2-79 nevű törzset nemzetközileg is széles körben alkalmazzák az antagonizmussal kapcsolatos vizsgálatokban.



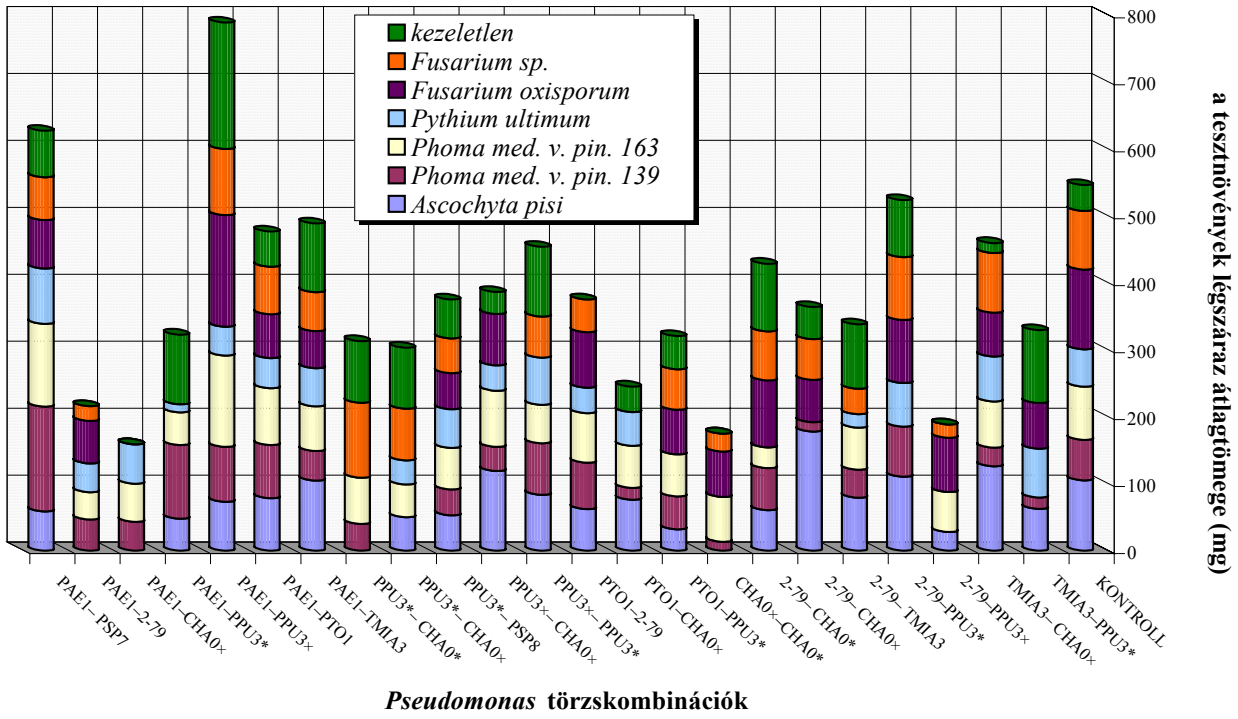
51. ábra. Pseudomonas törzskombinációk és
növénypatogén gombák együttes hatása a tesztnövények egyedszámára

Az *52. ábráról* megtudhatjuk, hogy az egyedszámokat figyelembe véve itt is a *Pythium* végezte a legalaposabb pusztítást a növényekben. Az előbb említett négy pozitív hatású törzspár azonban sikerrel tompította a gomba támadását (az oszlopokon belüli szélesebb gyűrűk ezt jelzik). A *Phoma medicaginis* var. *pinodella* 163-as törzsének alkalmazásakor viszont több növényünk maradt életben, mint a csak *Pseudomonas*os kezelésnek alávetett kontrollok esetében. A többi növénypatogén gomba fertőzése összességében nem befolyásolta lényegesen a túlélő egyedek számát a kontrollhoz képest.

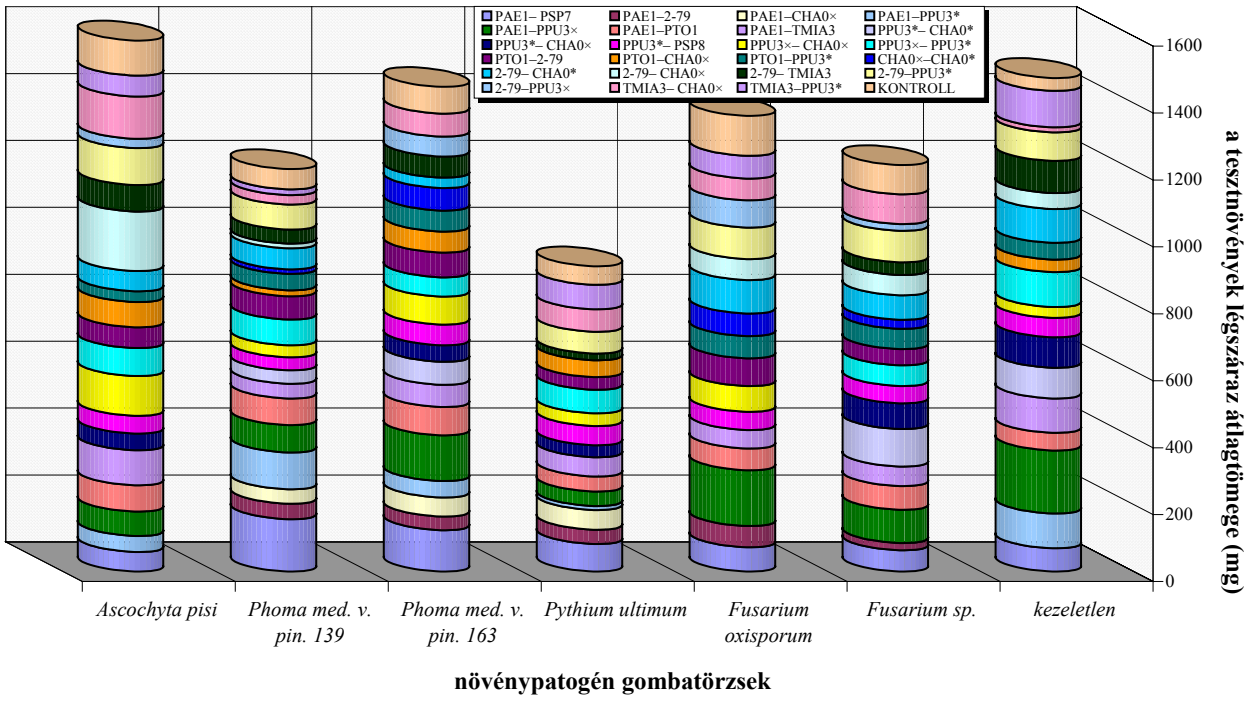


52. ábra. Növénypatogén gombák és Pseudomonas törzskombinációk
együttes hatása a tesztnövények egyedszámára

Az *53. ábrán* a szárítószekrényben légszárazra szárított növények átlagtömegét láthatjuk a *Pseudomonas* párokkal végzett kezeléseknek megfelelően. Kimagaslóan magas átlagértéket kaptunk a PAE1-PPU3$^{\times}$ törzspárral végzett kezeléseknél. Az átlagnál kedvezőbb eredményt mutatott még a PAE1-PSP7 törzspár is. Az átlaghoz közeli eredményt adott a másik két, már említett párosítás (PAE1-PTO1, PAE1-TMIA3) és a 2-79-PPU3* törzspár is, bár ez utóbbinál a 163-as *Phoma* törzzsel szemben nem akadt túlélő.



53. ábra. Pseudomonas törzsek kombinációinak és növénypatogén gombáknak együttes hatása a tesztnövények légszáraz átlagtömegére



54. ábra. Pseudomonas törzsek kombinációinak és növénypatogén gombáknak együttes hatása a tesztnövények légszáraz átlagtömegére

A legnegatívabb, a kontrollnál is jóval gyengébb eredményt kaptunk a PAE1-CHA0$^{\times}$, a CHA0$^{\times}$-CHA0* és a 2-79-PPU3$^{\times}$ törzspárnál, ahol sok esetben egyetlen borsónövény sem volt képes életben maradni.

A növények átlagtömegét figyelembe véve (*54. ábra*) a legkárosabb gomba a *Pythium* volt, a legkevésbé ártalmas pedig az *Ascochyta*. A többi esetben átlag közeli (*Phoma* 163) vagy kevéssel az alatti értéket kaptunk.

A mellékletekben az összefoglaló *34. táblázat* mellett a *65.* és *66. ábrán* feltüntettük a baktériumos kezelések nélküli, de gombakezelést kapott kontrollok arányában az átlagtömegeket. A *65. ábrán* láthatjuk, hogy *az 53. ábránál* már említett négy törzspár közül a PAE1-PPU3$^{\times}$ mutatta a legkedvezőbb eredményt, a másik három törzspár átlaghoz közeli teljesítményű volt, a többi *Pseudomonas* kombináció pedig hátrányosan hatott a tesztnövények fejlődésére. A *66. ábrán* látható, hogy a relatív átlagtömegek tekintetében a *Pythiumnál* a legkedvezőbb a helyzet (tehát a *Pseudomonas*os kezelések hatása itt a legszámottevőbb a baktérium-kezelés nélküli kontrollhoz képest), és a két *Fusarium* fajnál a legkedvezőtlenebb a hatás, itt mutatkozott a legkisebb pozitív hatása az alkalmazott baktérium törzspároknak.

4.7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. A három legszélsőségesebb lelőhely talajainak kivételével (Nádasladány: síkláptalaj; Apaj: szoloncsák; Kunszentmiklós: szolonyec), ahol talajok nátrium tartalma kimagaslóan magas volt, mindegyikben előfordultak a fluoreszkáló *Pseudomonas* fajok képviselői.
2. A BIOLOG teszttel és a klasszikus meghatározásokkal is bizonyítást nyert, hogy a *P. fluorescens-putida* fajcsoportba tartozó, általunk izolált törzsek között is lényeges rokonságbeli eltérések lehetségesek. A meghatározott fajok egy része a növényi növekedést serkentő talaj-mikroorganizmusok közé sorolható (*P. fluorescens*, *P. putida, P. fulva*), mások fakultatív patogének is lehetnek (*P. corrugata, P. tolaasii, P. aeruginosa*). A meghatározásra került törzsek faji hovatartozásának ismeretében nem lehetett korrelációt találni az izolált törzsek/fajok meghatározott talajtípusokban való előfordulási gyakorisága és az ország egyes területei, illetve talajai között.
3. Megállapítottuk, hogy a *Pseudomonas* törzsek egymás közötti interakciójában a sziderofor vegyületek termelésének nagy szerepe van az intragenetikus antagonista hatás kiváltásában.
4. A növénypatogén gombákkal szembeni teszteknél a CHA0 és a 2-79 referencia törzsekhez képest a saját izolálású törzsek (PCO1, PFU2 és a PTO1) is kimagasló eredményt nyújtottak. Az antagonizmus mértéke viszont erősen függött az alkalmazott táptalajtól és módszertől, illetve a fitopatogén gombáktól. A *Pseudomonas* törzspárok tesztjeinél a közepes antagonista jelleggel bíró törzsek (PAE1, PPU3$^{\times}$, PTO1) együttes oltásával erősebb, szinergista módon fokozott antagonista hatást is lehetett detektálni. Ezen kompatibilis törzspárok aktivitását bizonyos körülmények között egy harmadik törzs (PSP7) tovább növelte. Ezek az adatok a törzsszelekció fontosságát különösen alátámasztják.

5. Az *Erwinia amylovorá*val szembeni vizsgálatok eredményei szerint a *Pseudomonas*ok közötti tesztekben viszonylag nagy gátlási gyűrűt produkáló törzsek (PFU8, 2-79, CHA0, TMIA3, PAE1) tudták leginkább korlátozni a tűzelhalás kórokozóját *in vitro*.

6. Számos adattal igazoltuk, hogy az antropogén eredetű nehézfémek általában károsan befolyásolják a növényi rizoszférában működő hasznos rizobaktériumok (PGPR) tevékenységét, ennek mértéke a fémek fajtájától, koncentrációjától, fiziológiai hatásaitól, de az alkalmazott *in vitro* módszertől is erősen függött. Bizonyos fémek (Hg, Co, Ag, Cd) vegyületeinek nagyobb koncentrációi nemcsak a törzsek sziderofor-termelésére, hanem szaporodására is kifejezetten gátló hatásúak voltak. A cink és az ón viszont még a legnagyobb vizsgált koncentrációban is serkentő hatású volt a törzsek sziderofor képzésére. A nagyszámú vizsgált törzs között bizonyos fémek jelenlétében esetenként lehetett a sziderofor-termelődés növekedésével reagálót találni, ami előrevetíti ezeknek a törzseknek a növényoltásra való szélsebb körű alkalmazhatóságát.

7. A csíranövény tesztek szerint a nagyfokú antagonista képességgel rendelkező törzsek (PFU2$^{\times}$, PFU8) közül egyesek képesek pozitívan hatni a borsó gyökerek fejlődésére, más részűk viszont a növekedés gátlását is okozhatja.

8. Az antagonista hatás kiváltásáért nagyrészt felelős szideroforképzés igen érzékenyen reagál a közeg vastartalmára, ezért a talajbeli, in vivo antagonista képességek nem feltétlenül követik a laboratóriumi eredményeket. Többlépcsős és többkomponensű szelekciós folyamat szükséges ezért a megfelelő eredmény eléréséhez.

9. A laboratóriumi tesztelések során kimutatásra került, hogy az alkalmazott közeg és termesztési módszer erősen befolyásolja az antagonizmus mértékét, mivel a sziderofor-termelés a környezeti körülményekre, elsősorban a pH-tól függő felvehető vastartalomra nagyon érzékenyen reagál.

10. A *Pseudomonas* törzspárok alkalmazásánál mind laboratóriumi, mind tenyészedényes körülmények között a megfelelő partnerek képesek voltak egymás kedvező hatásának fokozására.

11. Megállapítást nyert, hogy a sziderofor-termelésen túlmenően az antagonista képességhez számos egyéb tényező, így például a cianid-termelés és az antibiotikus anyagok mennyisége és minősége is hozzájárul, a törzsek pH-tűrésének ugyanakkor ebben a folyamatban nincs kitüntetett szerepe.

12. Értékes, HPLC-vel történő vizsgálatokkal bizonyítottuk a sziderofor *Pseudomon*asok „széles spektrumú” antibiotikum termelő képességét, és igazoltuk azok környezeti körülményektől, azaz tenyésztő közegtől függő sajátosságait. Összefüggéseket sikerült kimutatni az antibiotikus anyag fajtája és az antagonista képesség között.

13. A biológiai védekezési eljárások sikerét befolyásoló számos tényező közül modell értékű vizsgálatokkal járultunk hozzá a sziderofor *Pseudomonas*ok gyakorlati alkalmazásához.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

5.1. KÖVETKEZTETÉSEK

A vizsgálatok sorrendjét követve megállapításainkat az alábbi pontokban foglalhatjuk össze.

5.1.1. Az izolált *Pseudomonas* törzsek meghatározása

A nádasladányi, valamint a két szikes lelőhely (apaji és kunszentmiklósi) talajainak kivételével mindegyikben több fluoreszkáló *Pseudomonas* fajt találtunk. A meghatározásra került törzsek faji hovatartozásának ismeretében nem lehetett korrelációt találni az izolált törzsek/fajok meghatározott talajtípusokban való előfordulási gyakorisága és az ország egyes területei, illetve talajai között.

A meghatározott fajok egy része egyértelműen a növényi növekedést serkentő talaj-mikroorganizmusok közé sorolható (*Pseudomonas fluorescens*, *P. putida, P. fulva*), mások viszont alkalmanként patogének is lehetnek (*P. corrugata, P. tolaasii, P. aeruginosa*). Nem jelenti ez azonban azt, hogy az ilyen törzseknek nem lehetnek a mezőgazdasági növények növekedését tekintve pozitív tulajdonságai, főleg olyan esetekben, ahol más törzsekkel együtt alkalmazzuk őket.

A modern módszereken alapuló BIOLOG teszt (melynek adatbázisa az újabban leírt fajokat is magában foglalja) és a klasszikus eljárás a törzsek azonosításánál bizonyos eltéréseket mutatott. A két eljárás közötti különbség nem lehet meglepő, mivel a DNS szekvenciák hasonlóságán alapuló modern fajmeghatározás sokkal biztosabb, mint a fenotípust és csak bizonyos tápanyagok hasznosítását alapul vevő klasszikus módszer. Régebbi határozókönyvekben például több olyan *Pseudomonas* fajjal lehet találkozni, melyeket ma már más genuszokba sorolnak, az újabban leírt fajokat viszont ezekben a leírásokban nem találhatjuk meg. A tápanyag-hasznosításon alapuló, rokonsági kapcsolatokat mutató dendrogramról (*6. ábra*) megtudhatjuk, hogy az azonos fajhoz tartozó törzsek között is lehetségesek eltérések a szénforrások hasznosítását illetően.

5.1.2. Az *in vitro* tesztek hasznosíthatósága és problematikája

A *Pseudomonas* törzsekkel egymás közt és növénypatogén gombákkal szemben végzett antagonista tesztek pozitív eredményei nem jelentik feltétlenül azt, hogy a tenyészedényes vagy szabadföldi kísérletekben is ugyanolyan kedvező hatást fogunk velük elérni. Az esetek többségében az *in vivo* körülmények közötti tesztek eredményei messze elmaradhatnak az in vitro körülmények között végzett vizsgálatok eredményeitől. Ennek számos oka közül kiemelhető az, hogy a *Pseudomonas*ok sziderofor-termelése – melynek nagy szerepe van az antagonista hatás kiváltásában – igen érzékenyen reagál a közeg felvehető vastartalmára, ezt viszont a talajbeli pH viszonyok befolyásolják nagymértékben. Ugyanígy a táptalaj szerves anyagainak minősége nagymértékben hat a baktériumok másodlagos anyagcseretermékeinek szintézisére, ami az antagonizmust alapvetően befolyásolhatja. Ezért lehetséges az, hogy egy adott táptalajon kiváló antagonistaként viselkedő törzs tenyészedényes kísérleteknél nagyon gyenge eredményt mutat. Olykor a tápközeg pH-jának 1-2 tizednyi változása is előidézheti vagy megszüntetheti az antagonista hatást. Más esetekben a kórokozó gomba anyagcseretermékeinek hatására csökkenhet a *Pseudomonas*ok antibiotikum termelése. Néha a hőmérsékletet és annak változásait is figyelmen kívül hagyjuk, holott sok esetben éppen ezen múlik a növényoltás sikeressége.

A fluoreszkáló *Pseudomonas*ok egymással szemben végzett *in vitro* antagonista tesztjei eredményeinek elemzésénél azt láthatjuk, hogy a pontszerű leoltásnál észlelt gátlási zónák nagysága alapján meghatározott legnagyobb antagonista hatással rendelkező törzsek (PFU8, PFL1, PFU3*, PFU2 és PFU2*) a másnapi ráporlasztásoknál nem feltétlenül a legkisebb gátlási zónákat produkálják. Az imént említett törzsek közül a két utolsónál a ráporlasztásos vizsgálatok esetén is igen nagy gátlási zónákat tapasztaltunk. A ráporlasztásnál legkisebb gátlást mutató törzsek (PPU4, PSP2*, PSP1 és PFU7) pontszerű leoltásnál csak a középmezőnyben szerepeltek, míg ugyanilyen kezelésnél a legnagyobb gátlási gyűrűvel rendelkező, tehát a legérzékenyebb törzsek (PFU5, PSY1 és PPU2) kivétel nélkül a legkevésbé antagonista hatásúaknak bizonyultak pontszerű leoltás esetén. Ráadásul ezeknek a törzseknek (és még néhány, az eredmények részben

feltüntetettnek) fluoreszkálása messze elmaradt a többitől. Tehát a sziderofor vegyületek termelésének nagy szerepe van az intragenetikus antagonista hatás kiváltásában.

A PFU2$^{\times}$ törzs egyáltalán nem mutatott gátló hatást a többi törzzsel szemben, míg a ráporlasztási teszteknél az egyik legérzékenyebbnek bizonyult a többivel szemben. Ugyanitt a legerősebb antagonista hatású PSP7 törzs a többivel szemben csak közepes érzékenységűnek mutatkozott.

A pontszerű leoltásoknál tapasztalt gátlási zónák méretei alapján a legkedvezőbb eredményt nyújtó *Pseudomonas* törzsek tenyészedényes kísérletekben alkalmasak lehetnek egy potenciális bakteriális vagy gomba fertőzés megelőzésére. Azok a törzsek viszont, melyek a ráporlasztásos vizsgálatok során az esetek túlnyomó többségében csak minimális gátlási zónával rendelkeztek – tehát a fajtársaik antagonizmusáért felelős vegyületekkel szemben kevésbé érzékenyek –, hatékonyabbak lehetnek az előzőeknél egy már meglévő baktérium vagy gomba okozta fertőzés visszaszorításában.

A növénypatogén gombákkal szembeni antagonista teszteknél a saját izolálású PCO1, PFU2 és PTO1 törzs sok esetben pozitív hatást mutatott, ugyanakkor a CHA0 és a 2-79 referencia törzs is kimagasló eredményt nyújtott. A PFU5, PPU2 és PSY1 törzs a *Pseudomonas* nemzetségen belüli tesztekkel összhangban itt is igen gyenge antagonista hatásról tanúskodott. A gombákkal szemben érdemi hatást nem tanúsító PPU1 és PPU4 törzs viszont a többi pszeudomonasszal szembeni teszteknél közepes teljesítményt nyújtott. Más esetekben, amikor kevert táptalajt (King B és maláta) használtunk, éppen az előbb említett, fokozott antagonista hatású törzsek némelyike (PCO1, PFU2 és PFU8) szinte egyáltalán nem gátolta a fitopatogén gombák növekedését. A törzsek gombákkal szembeni eltérő reakciója valószínűleg a táptalaj összetételének tudható be.

A törzsek páronkénti keverékével végzett tesztek során azt tapasztaltuk, hogy egy önmagában közepes antagonista jelleggel bíró törzs (PAE1) egy másik, szintén közepes gombaszaporodás gátlást kiváltó törzs (PPU3$^{\times}$, CHA0$^{\times}$, PTO1) egyikével együtt jóval erősebb antagonista hatás kiváltására volt képes. Ha megvizsgáljuk ezek között a *Pseudomonas* párok között a kölcsönhatásokat (a ChA0$^{\times}$ törzs a CHA0-nak egy spontán mutánsa), megállapíthatjuk, hogy a PPU3$^{\times}$–PAE1 páros kivételével gyenge negatív kölcsönhatásban állnak egymással. Ez utóbbi esetben a páros első tagja viszonylag erős gátló hatású a másikra, az viszont nem befolyásolja az első törzs szaporodását.

Más, párokban alkalmazott *Pseudomonas* törzseknél a két, egyébként önmagában közepes gátlást kiváltó törzs együttes alkalmazása (PTO1–TMIA3, PTO1–PPU3$^{\times}$) az antagonista hatás szinte teljes hiányát idézte elő. Az utóbbi párnál ez azzal magyarázható, hogy a két törzs egymással szemben mindkét részről igen nagyfokú antagonista hatást mutat. A másik említett párnál viszont egyik részről nincs gátlás, a másik részről is csak gyenge antagonizmus tapasztalható, így az érdemi hatás hiányáért valami más tényező lehet a felelős.

Ha az előbb említett, egymás hatását pozitívan befolyásoló törzspárokhoz (PAE1, és a PPU3$^{\times}$ vagy a PTO1 törzs egyike) harmadikként a PSP7 törzset hozzákevertük (PAE1–PSP7–PPU3$^{\times}$, PAE1–PSP7–PTO1) olyan erős gátlást tapasztaltunk *in vitro* körülmények között, mely az *Ascochyta* gomba szaporodását teljesen lehetetlenné tette. Ugyanilyen erős gátló hatás állt fenn a PAE1–PSP7–2-79 kombináció hatására, és csak egy kicsit maradt el ettől a PAE1–PSP7–TMIA3 hármas. Mind a négy esetben barnás narancssárga elszíneződést tapasztaltunk a baktériumtörzsek keverékei körül a táptalajba diffundálva. Ezeknek a nagy mennyiségben termelődő feltételezhetően fenolszármazékoknak tulajdoníthattuk a növénypatogén gombára nézve szinte teljes mértékű gátló hatást.

A korábbi antagonista tesztekből megállapítható, hogy az előbbi törzshármasok egyes tagjai többé-kevésbé antagonista hatással vannak egymásra, így a PPU3$^{\times}$ a PAE1 és a PSP7 törzzsel szemben, a PSP7 törzs a PPU3$^{\times}$, PTO1 és a TMIA3 törzzsel szemben, valamint a 2-79 a PAE1-vel szemben mutat növekedésgátló hatást.

A tesztelt törzshármasok közül – figyelembe véve azt, hogy a növénypatogén gombákkal szemben leginkább antagonista hatású törzspárokat választottuk ki – kiemelkedően gyenge hatá-

súakat nem találtunk. Úgy tűnik, hogy bizonyos törzskombinációk egymás közti antagonista hatása az összhatás szempontjából előnyös lehet.

Az *Erwinia amylovorá*val szembeni vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy a *Pseudomonas*ok egymással szembeni tesztjeiben viszonylag nagy gátlási gyűrűt produkáló törzsek (PFU8, 2-79, CHA0 és származékai), valamint a TMIA3 és a PAE1 törzs tudták leginkább korlátozni a tűzelhalás kórokozóját. A gátlási zóna alapján szintén erős antagonista jelleggel bíró PFU2* és PPU3* törzs a vártnál jóval gyengébb hatást mutatott. Ez utóbbi törzsek növénypatogén gombákkal szembeni gátló hatása – az eredmények részben látható grafikonok szerint is – nagymértékben változó volt.

A már meglévő *Erwinia* telepek *Pseudomonas*os kezelése azt mutatta, hogy ilyen esetben a PTO1 és a PFU3* törzs volt a leghatásosabb a legtöbb ilyen bakteriális kórokozó törzzsel szemben. A leggyengébb gátló hatást a PSP4 és PSP4* törzs váltottak ki.

Nagyon lényeges szempont az, hogy a kedvező hatású *Pseudomonas* törzseket megelőzés céljára, vagy a már fennálló betegség elleni védekezéshez akarjuk felhasználni, mivel általában nem ugyanazok a törzsek felelnek meg legjobban az említett két esetben.

A *Rhizobium*okkal szembeni teszteknél kimagaslóan antagonista hatású volt a PFU3*, PFU2, PFU6* és a PPU3 törzs. Ezek közül az első kettő a *Pseudomonas*ok egymás közötti tesztjeinél is kimagasló szaporodásbeli gátlást tanúsított. Ebben az esetben ezt nem tekinthetjük előnyös tulajdonságnak, mivel a pillangós virágú növényeknél a *Rhizobium*ok visszaszorítása legtöbbször kedvezőtlen hatással járhat. Ilyenkor olyan törzseket kell alkalmaznunk, melyek a növényi kórokozókkal szemben hatásosak, viszont nem befolyásolják károsan a gümőképző baktériumok fejlődését. Tesztelt törzseink közül erre a célra a *P. corrugata* és *P. tolaasiii* törzsei, a PFU5, PPU2, PSP2 és a PSY1 törzs felelne meg a legjobban, ezek szinte egyik *Rhizobium* törzsre sincsenek szaporodásgátló hatással. A *Rhizobium*okkal szemben csak enyhén antagonista hatású PFU1, 2-79 és PPU5 törzs kipróbálása is eredményes lehetne ilyen szempontból.

A *Rhizobium*ok is termelhetnek szideroforokat, ezek mégsem jelentenek egymásra nézve gátló hatást. Egyetlen olyan *Rhizobium* törzset sem találtunk, amelyik más *Rhizobium* törzzsel szemben több esetben antagonista hatást mutatott volna.

Törzseink proteóz-pepton tartalmú táptalajon összehasonlított sziderofor-termelését vizsgálva azt tapasztaltuk, hogy a kimagasló sziderofor szintézissel rendelkező törzsek (CHA0$^{\times}$, PFU4 és PCO3) nagyságrendekkel (a különböző szideroforoknál közel azonos diffúziós sebességet feltételezve akár ezerszer) nagyobb mennyiségben termelték ezeket a vaskelát képző vegyületeket a legkisebb intenzitású törzsekhez képest (PFU2 és PFU2$^{\times}$).

Maláta táptalajon csak a PSY1 a 2-79* és a PFU2$^{\times}$ törzs sziderofor-termelése haladta meg a King B táptalajon mért értékeket, néhány törzsnél csak kis eltérés mutatkozott (PSP7 és PSP8), a többinél viszont nagyságrendekkel elmaradt a szideroforok mennyisége ilyen táptalaj alkalmazása esetén. A legtöbb sziderofort termelő törzs malátán a PFU4 volt, ez a proteóz-peptonos táptalajon is kimagasló eredményt nyújtott.

A fémvegyületek szideroforképzést befolyásoló hatásának vizsgálatakor olyan fémvegyületeket részesítettünk előnyben, melyek egyrészt természetes úton kerülhetnek a talajokba, másrészt pedig az ember környezetszennyező tevékenysége során juthatnak környezetünkbe.

A *Pseudomonas*ok *in vitro* sziderofor-termelésének változása alapján megállapítottuk az alkalmazott fémvegyületek, illetve azok fémionjainak toxicitási sorát a legmérgezőbb hatásútól kezdve a legenyhébb befolyást gyakorlóig. Ezek szerint az alábbi sorrendet kaptuk: Hg>Co>Sb>Ag>Tl>As>V>Cd>Ni>Cu>Mo>Pb>Mn>Zn>Sn>Cr. Az első nyolc fém nagyobb koncentrációi erősen mérgező hatást fejtettek ki a baktériumok tevékenységére, így nemcsak azok sziderofor-termelését, de sok esetben szaporodását is kifejezetten gátolták. A nikkel és a sorban utána következő fémek szaporodásbeli gátlást egy esettől eltekintve még a legnagyobb alkalmazott koncentrációban sem okoztak.

A fémvegyületek vízben való oldódása az arzén-oxid, vanádium-oxid és az ólom-karbonát kivételével nem okozott nehézséget. Az előbb említett vegyületek közül az első kettő oldatba jutását a táptalajok készítésekor enyhe sósavval történő savanyítással segítettük. Az ólom-karbonát oldódásánál ez a módszer sem vált be, így a szideroforok képződésére gyakorolt hatását – nagyfokú oldhatatlansága miatt – nem tekinthetjük teljes mértékben megalapozottnak. Ennek ellenére növekvő koncentrációja mégis erőteljes serkentő hatást gyakorolt a szideroforok képződésére, de ez a fokozott serkentő hatás a legnagyobb koncentrációnál már erősen mérséklődött. A másik problémát okozó fémvegyület a króm-szulfát volt. Ennek a kísérlet kiértékelését zavaró hatása a táptalaj eredetileg azúrkék színének halvány lilává változtatásában nyilvánult meg, ami megnehezítette, és talán torzította is az eredmények leolvasását (a kimutatást lehetővé tevő fémindikátor szintén krómtartalmú volt).

A sziderofor-termelődés mért értékekeit a kontroll, azaz fémkezelés nélküli kezelésekhez viszonyítva ábrázoltuk, így a vizsgálat során részben kiküszöbölhettük az időnként fennálló hőmérsékletbeli eltérések zavaró hatását, viszont ezáltal a szideroforképzés fémion-koncentrációktól függő változásait helyeztük előtérbe a szideroforok mennyiségének abszolút értékei helyett. Ez annyiban jelentett problémát, hogy az egyébként minimális szideroforképzésre hajlamos törzseknél a változások fokozott mértékben jelentkeztek.

Nem találtunk olyan törzseket, melyek a különböző fémionok növekvő koncentrációinak hatására minden esetben azonos módon reagáltak volna. Volt azonban néhány törzs, mely sok esetben a sziderofor-termelés fokozásával reagált a növekvő fémion koncentrációkra. Így a PFU8 törzs az antimon, réz, ólom, mangán, cink és ón ionok hatására, az 2-79$^{\times}$ törzs az antimon, arzén, vanádium és ón ionok hatására, valamint a PFU2$^{\times}$ törzs az ólom, cink és króm ionok növekvő koncentrációinak hatására növelte a kibocsátott szideroforok mennyiségét.

A növekvő fémion-koncentrációk hatására a szideroforképzés erőteljes csökkenésével reagált a PSP3$^{\times}$ törzs a kobalt, az antimon és a tallium ionok, a PSP3^{+} törzs a kobalt, az antimon és a réz-ionok, valamint a PFU2* törzs a nikkel, kadmium és a mangán ionok jelenlétében.

A *Pseudomonas*ok antibiotikum érzékenysége vagy rezisztenciája tulajdonképpen nem befolyásolja szorosan talajbeli alkalmazhatóságukat, mivel ezek az anyagok a talajban önmagukban nem fordulnak elő nagy mennyiségben. Figyelembe kell viszont vennünk azt a tényt, hogy a baktériumok, így a *Pseudomonas*ok antibiotikum tűrése nagyságrendekkel nagyobb lehet abban az esetben, ha a talaj agyagásvány-humusz komplexeinek felületén nem csak kisebb kolóniákban, hanem biofilm formájában vannak jelen.

Eredményeinkből kiderül, hogy az egykor olyan nagy hatással bíró penicillinnel szemben szinte minden törzsünk rezisztensnek bizonyult. A tesztelt antibiotikumoknak csak mintegy egyötöde (kanamycin, tobramycin, paromomycin, neomycin és gentamycin) fejtett ki erősebb gátló hatást törzseinkre. Antibiotikumokkal szemben legérzékenyebbnek a PFU4*, PCO3, PSY1 és a PSP9 törzs bizonyult, a legtoleránsabb pedig a PFU5, PSP5, PTO1 és a CHA0* törzs volt. Megfigyelhetjük, hogy míg a CHA0 törzs spontán mutációjával keletkezett törzsek (CHA0*, CHA0$^{\times}$), valamint a 2-79 mutánsainak (2-79$^{\times}$, 2-79^{+}) antibiotikum érzékenysége csökkent, addig a PFU2 mutánsa (PFU2$^{\times}$), és a PFU4 származéka (PFU4*) nagymértékben érzékenyebbé vált ezeknek a vegyületeknek a jelenlétére.

Az ökológiai szempontból fontosnak tekinthető tulajdonságok vizsgálata során kiderült, hogy a hidrogén-cianid termelés nem ritka a fluorescens *Pseudomonas*oknál. Nagy szerepe lehet az antagonista hatás létrejöttében, mivel a leginkább antagonista törzseink túlnyomó részénél megtalálható (PFU8, PFU3*, PFU2*, PFU6).

Az auxin-termelés sokkal kevésbé elterjedt ezeknél a törzseknél, noha növényi növekedést serkentő hormon révén termelődésének nagy szerepe lehet a mezőgazdasági növényeink terméseredményeinek fokozásában. Előfordulását csak a széles körben használt CHA0 törzsnél tapasztaltuk.

Kitináz aktivitást nem észleltünk egyetlen törzsnél sem, pedig jelenlétében a gombamicéliumok lebontásával nagymértékben fokozódhatna a növénypatogén gombákkal szembeni antagonista hatás. Celluláz aktivitást sem tudtunk kimutatni egyetlen tesztelt törzsnél sem.

A törzsek pH tűrésének megállapítása nem tartozott a legfontosabb vizsgálati szempontjaink közé, mivel a pH 5 érték alatt, ahol egyes *Pseudomonas* törzseink szaporodása már gátlás alá került, kultúrnövényeink döntő többsége nem lenne eredményesen termeszthető. Jellegzetes hazai talajaink túlnyomó részének kémhatása (lásd az eredmények rész elején) a pH 6,5-7,5 tartományba esik, és bár a rizoszférában általában ennél savanyúbb körülmények uralkodnak, a talajban jelenlévő kalcium miatt kevésbé valószínű, hogy megközelítik az ötös pH értéket. Ilyenkor a vas(III) ionok oldhatósága egyébként is már olyan mértékűvé válna, hogy vashiányos állapotról nem beszélhetnénk, ebben az esetben pedig az antagonista hatásért leginkább felelős sziderofórok termelődése teljes gátlás alá kerülne. A pH-nak tehát sokkal fontosabb szerepe van egy adott *Pseudomonas* törzs antagonista hatásának megnyilvánulásában, mint szaporodásának gátlásában.

Az sziderofor-termelésnél már tesztelt fémvegyületek közül néhányat folyadékkultúrában is alkalmaztunk, hogy a *Pseudomonas*ok szaporodására gyakorolt hatásukat fotométer segítségével is nyomon követhessük. Sokak szerint ez a módszer önmagában nem teljesen megbízható, mert a fémvegyületek önmagukban is, vagy a baktériumok sejtfalához, nyálkaburkához kapcsolódva megváltoztathatják a szuszpenzió fénytörését és fényelnyelődését, így azonos egyedszám esetén is más mérési eredményt kaphatunk. Célunk itt csupán az volt, hogy a sziderofor-termelést alapul véve két gátló és egy serkentő hatású fémnél megállapítsuk, hogy a baktérium törzsek szaporodása és sziderofórképzése milyen kapcsolatban állt egymással.

Megfigyelhetjük, hogy a kobalt-szulfát folyadékkultúrában még nagyobb koncentrációkban is kevésbé gátolta a *Pseudomonas*ok szaporodását, mint a táptalajon tapasztalt sziderofor képzését. Az ezüst-nitrátra ennek éppen az ellenkezője igaz, ennek nagyobb koncentrációi (160 és 640 μM) folyadékkultúrás közegben sokkal inkább gátolták a törzsek szaporodását, mint a táptalajon mért sziderofor-termelését. A króm-szulfát növekvő koncentrációit tanulmányozva megállapíthatjuk, hogy folyadékkultúrában a kisebb koncentrációknál (40 μM-ig) fennálló szaporodásserkentés után mérsékelt szaporodás gátlás volt tapasztalható. Ezzel ellentétben a táptalajon mért sziderofortermelő aktivitás mindvégig fokozódó hatást mutatott, bár az ott említett zavaró hatást nem szabad figyelmen kívül hagynunk.

A folyadékkultúrában tesztelt törzseknél a kobalt és a króm-ionok legnagyobb koncentrációjára minkét fémnél a PCO1 törzs bizonyult a legérzékenyebbnek. A kobaltnál a PCO2*, a krómnál pedig a PPU4 törzs volt a legkevésbé érzékeny a legnagyobb alkalmazott koncentrációra nézve. Az ezüst ionok jelenléte – néhány törzstől eltekintve (PFU3, PTO1, és a PCO2*, valamint a PTO2*), melyeknek feltételezhetően ezüst-ion toleráns mutáns sejtjeiből fejlődtek ki kisebb populációi – már 160 μM-os koncentrációnál is teljes szaporodásbeli gátlást idézett elő. Ez utóbbi koncentrációnál szilárd táptalajon a mindkétféleképpen tesztelt törzsek közül csak a CHA0, a 2-79 és a PAE1 törzs szaporodása szenvedett teljes gátlást, a többi jól szaporodott és sziderofortermelésük is zavartalan volt. Érdekes, hogy a kobalttartalmú táptalajon ugyanezek a törzsek 640 μM-os koncentrációnál már nem szaporodtak, folyadékkultúrában viszont igen.

Megállapítható tehát, hogy az ezüst ionok folyadékkultúrában toxikusabbak, mint szilárd táptalaj esetén, a kobalt ionok viszont éppen szilárd táptalajon mutatkoztak mérgezőbbnek a folyadékkultúrában mérthez képest.

5.1.3. Az antibiotikum-termelés hatása az antagonizmusra

A *Pseudomonas* törzseinkben antibiotikumként viselkedő másodlagos anyagcseretermékek jelenléte és mennyisége nagymértékben függött a táptalaj típusától. Ez a megfigyelés is alátámasztja azt a tényt, hogy az eltérő talajbeli állapotok igen lényegesen befolyásolhatják a növényi növekedés fokozására, illetve a növénypatogén kórokozók ellen felhasználható sziderofor *Pseudomonas*ok hatékonyságát.

Megfigyeléseink szerint a szalicilsav termelése tekinthető a legelterjedtebbnek, de a vizsgált metabolitok közül ez mutatkozott a leginkább táptalajfüggőnek. A pyochelin (PYO) és a pyoluteorin (PLT) jelenléte nem általános, de előfordulásuk szintén táptalajfüggő. A 2,4-diacetilphloroglucinol (PHL), és prekurzora, a monoacetilphloroglucinol (MPHL) általában együtt fordult elő, termelődése törzseink nagyobb részében megfigyelhető volt, de csak néhány törzs volt képes nagyobb mennyiségben előállítani. Az esetek többségében a táptalaj minősége ennek a szekunder metabolitnak a mennyiségére volt a legkisebb hatással.

A *Pseudomonas*ok antibiotikum-termelését az antagonista jelleg nagyságával összehasonlítva arra az eredményre jutottunk, hogy az egymással szemben legnagyobb gátlást produkáló törzsek közül King B táptalajon csak a legelső helyen álló PFU8 törzs termelt viszonylag nagyobb mennyiségű MPH-t, és közepes mennyiségű szalicilsavat. A PFU8 törzs nagyfokú antagonista hatását tehát sziderofor-termelő képessége mellett intenzív antibiotikum-termelésének is köszönheti. A többi antagonista törzs (PFL1, PFU3*, PFU2 és PFU2*) ilyen anyagcseretermékeket csak kisebb mértékben állított elő. A vizsgált antibiotikus anyagok termelésében kiemelkedő CHA0 törzs a PFU8 törzs mellett az *Erwiniá*kkal szemben jó hatást mutatott. Az ugyancsak nagyfokú antibiotikumtermelésre képes PCO1, PCO2 és PCO2* törzs változó, néhol igen kedvező antagonista hatással rendelkezett a növénypatogén gombákkal szemben, és közös jellemvonásuk, hogy a *Rhizobium*okkal szemben sem tanúsítottak gátló hatást. Változó hatásfokuk azzal magyarázható, hogy antibiotikum-termelésük is erősen táptalajfüggő. A gyenge antagonista képességű törzsek (PFU5, PFU5*, PPU2 PSY1) szalicilsavon kívül általában nem, vagy csak igen kismértékű egyéb antibiotikumot termeltek (PHL, MPHL, PLT, PYO). Azok a törzsek, melyek a legtöbb pyochelint termelték (PSP1, PPU5), de a többi antibiotikum termelésében a PFU7 és 2-79 törzzsel együtt csak közepes helyen álltak, a *Pseudomonas*ok közötti legerősebb antagonista hatású törzsek sorának középmezőnyébe tartoztak. Ugyanide sorolható a svájci eredetű kiváló antibiotikum-termelésű CHA0 törzs is, melyet (és mutánsait is) már számos helyen alkalmazzák a biológiai védekezésben.

5.1.4. Az *in vivo* tesztek hasznosíthatósága és problematikája

A borsóval végzett csíranövényteszt segítségével megállapítottuk azt, hogy milyen hatást gyakorolnak *Pseudomonas* törzseink a borsó csíranövények korai fejlődésére. A nagyfokú antagonista képességgel rendelkező törzsek közül a PFU8 és a PFU2$^{\times}$ törzs serkentette a borsók gyökereinek fejlődését, az ugyancsak erőteljes antagonista hatású PPU3* és 2-79 törzs viszont erőteljes gyökérnövekedés gátlást okozott. A PFU2* törzs ellentétben mutánsával, a PFU2$^{\times}$ törzzsel, kismértékű gátlást produkált.

Nem lehetett tehát párhuzamot vonni a *Pseudomonas* törzsek antagonista képessége és a csíranövényekre gyakorolt kedvező vagy kedvezőtlen hatása között. Külön említést érdemel a PAE1 törzs, ami igen nagy aktivitást mutatott az antagonista tesztek során, viszont az *in vivo* vizsgálatokban a csíranövények növekedését gátolta.

A *Pseudomonas*ok törzseivel kezelt borsó növények *Pythium*ok keverékével fertőzött talajban történő nevelése során egyetlen *in vitro* ígéretesnek tűnő törzs sem váltotta be a hozzá fűzött reményeket. Az erős antagonista hatású törzseink közül egyedül a PFU3* mutatott gyenge pozitív hatást. Némileg jobb eredményt mutatott az egyébként közepes antagonista képességű PTO1 törzs. A növényoltásokhoz széles körben használt és gyakran igen jó eredményeket mutató CHA0 és 2-79 törzs ebben az esetben egyáltalán nem fejtette ki a megkívánt hatást.

A *Phoma* gyökérpatogén gomba törzseinek keverékével végzett tesztek eredményei szerint a tesztnövények átlagtömegeit figyelembe véve az erősen antagonista hatású törzsek közül a PFU2* és a PFU6* mutatott viszonylag kedvező hatást, de még a legjobban szereplő PTO1 törzs hatása sem volt túlzottan kiemelkedő. A CHA0 és a TMIA3 törzs kifejezetten rossz, a kontrollnál is jóval gyengébb hatást mutatott.

A *Pseudomonas* törzsek kombinált alkalmazásánál a PAE1–PTO1, PAE1–PPU3$^{\times}$, PAE1–TMIA3 és PAE1–PSP7 párok mutatták a legjobb eredményt a túlélő tesztnövények számát illetően. Ez az eredmény azért tűnik különösnek, mert a PAE1 törzs a korábbi teszteknél kifejezetten káros hatással volt a csírázásban lévő borsó növényekre. Ezek a párosítások az *in vitro* tesztekben is a legerősebb antagonista hatást mutatták a növénypatogén gombákkal szemben. Érdekes, hogy az *in vitro* körülmények között szintén igen hatásos PAE1–CHA0$^{\times}$ törzspár *in vivo* körülmények között meglepően gyenge eredményt mutatott. A biológiai védekezésben kimagasló hatást mutató 2-79 törzs több kombinációban (2-79–CHA0$^{\times}$, 2-79–PPU3$^{\times}$, 2-79–TMIA3) szintén igen gyenge teljesítményt mutatott a túlélő növények számát illetően.

A túlélő növények légszáraz átlagtömegét figyelembe véve az utolsó törzspárt kivéve szintén az utóbb említett *Pseudomonas* törzspárok szerepeltek a leggyengébben, de hasonlóan gyenge teljesítményt mutatott a CHA0$^{\times}$-CHA0* páros is. Negatív hatásuk abban is kifejeződött, hogy sok esetben egyetlen növény sem volt képes túlélni a velük végzett kezeléseket.

A kontroll növények átlagtömegénél több mint 40%-kal jobb eredményt mutatott a PAE1–PPU3$^{\times}$ törzspár, de a PAE1–PSP7 páros is 10%-os átlagtömeg többletet eredményezett. Megfigyelhető, hogy amíg az előbbi törzspár a gombakezelés nélküli és a *Fusarium oxysporum*mal fertőzött talajban mutatta a legerősebb pozitív hatást, addig az utóbb említett páros a *Phoma* 139-es törzsével fertőzött talajban tette ugyanezt. Az túlélő növények egyedszámainál szintén kimagasló hatást mutató PAE1–TMIA3 és PAE1–PTO1 páros az átlagtömegeket tekintve kissé elmaradt a *Pseudomonas*os magkezelés nélküli kontrollhoz képest. Ehhez hasonló eredményt mutatott még a 2-79–PPU3*, PPU3$^{\times}$–PPU3*, 2-79–CHA0* és TMIA3–CHA0$^{\times}$ törzspár is. A többi *Pseudomonas* kombináció mind az egyedszám, mind az átlagtömeg tekintetében egyértelműen hátrányos hatást gyakorolt a borsók túlélésére és fejlődésére.

A tesztelt növénypatogén gombák közül a *Pseudomonas*os kezelések ellenére is a *Pythium* bizonyult a legnagyobb pusztítást okozónak mind az egyedszámokat, mind az átlagtömegeket figyelembe véve. Az egyedszámokat tekintve a legkisebb kárt a *Phoma* 163-as törzse okozta, az átlagtömegeket figyelembe véve pedig az *Ascochyta pisi* bizonyult a legkevésbé pusztítónak a *Pseudomonas*os kezelések hatására.

A *Pseudomonas* párokkal történt oltások hatását a gombakezelést kapott, de baktériumkezelés nélküli tesztnövények átlagtömegének arányában is megvizsgáltuk. Ebben az esetben a legnagyobb károkozást tompító hatást a *Pythium* esetében tapasztaltuk, bár a károkozás abszolút értéke még így is itt volt a legnagyobb. A legkevésbé a két fuzárium törzs károkozásának hatását csökkentették az alkalmazott *Pseudomonas* kombinációk, bár itt a növények tényleges károsodása az előzőnél kevésbé volt jelentős.

5.2. JAVASLATOK

A *Pseudomonas* törzsek patogén mikroorganizmusokkal szembeni alkalmazásánál mindenkor figyelembe kell venni, hogy az adott törzset preventív vagy kauzatív jellegű védekezéshez akarjuk-e felhasználni, és a törzsszelekciót ennek tükrében kell megvalósítani.

A *Rhizobium* törzsekkel való együttes magoltás során csak olyan *Pseudomonas* törzsek alkalmazása célszerű, melyek a növényi kórokozókkal szemben ugyan megfelelően hatásosak, de nem befolyásolják károsan a gümőképző baktériumok szaporodását és nitrogén-kötését.

Minden esetben szem előtt kell tartanunk azt, hogy az antibiotikumként viselkedő másodlagos anyagcseretermékek jelenlétét és mennyiségét egy adott törzs esetében is – a szideroforokhoz hasonlóan – nagymértékben befolyásolja az alkalmazott táptalaj típusa. Ezzel szorosan összefügg az a tény, hogy az eltérő talajbeli állapotok lényegesen befolyásolhatják a növényi növekedés fokozására, illetve a növénypatogén kórokozók ellen felhasználható sziderofor *Pseudomonas*ok hatékonyságát. Éppen ezért az adott növény-talaj rendszerre alkalmas törzsek szelektálása különös jelentőséggel bír.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

Napjainkban egyre fokozottabbá válik az igény a mezőgazdaságban alkalmazott vegyszeres védekezést felváltó, környezetkímélőbb biológiai védekezés előtérbe helyezésére.

Ennek a célnak tükrében kezdtünk hozzá munkánkhoz, melynek kezdetén Magyarország legfontosabb mezőgazdasági területeiről a legalapvetőbb talajtípusokból mintát gyűjtöttünk.

A talajmintákból fluoreszkáló *Pseudomonas*okat izoláltunk, faji hovatartozásukat meghatároztuk, egységes módon elneveztük, majd a Kutatócsoport törzsgyűjteményében néhány autentikus *P. fluorescens* törzzsel együtt elhelyeztük azokat.

Beszereztük a borsó, mint tesztnövény leggyakoribb és legnagyobb károkozásra hajlamos kórokozó gombáinak képviselőit és a tanszéken tanulmányozott *Rhizobium* törzseket.

In vitro, Petri-csészés vizsgálatok segítségével feltártuk a *Pseudomonas* törzsek között fennálló antagonista tulajdonságokat, majd ennek ismeretében a növénypatogén gombbákkal és a tűzelhalás kórokozójának törzseivel szemben teszteltük azokat. Kiválasztottuk a kórokozókkal szemben legerősebb antagonista tulajdonságokkal rendelkező törzseket, és azokat párosával, illetve hármas kombinációkban is tesztelésnek vetettük alá.

Megvizsgáltuk törzseink *Rhizobium*okkal szembeni antagonista jellegét, és olyan törzseket próbáltunk kiválasztani, amelyek a kórokozókkal szemben antagonisták, a *Rhizobium*okkal szemben viszont nem mutattak gátló hatást.

Krómazurolos módszerrel meghatároztuk a *Pseudomonas* törzseink antagonista jellegéért az esetek többségében felelős sziderofor-termelését *in vitro*, és megállapítottuk annak nagyfokú táptalajfüggőségét. Megvizsgáltuk az emberi tevékenység révén a környezetbe jutó leggyakoribb (nehéz) fémvegyületek különböző koncentrációinak sziderofor-termelésre és a törzsek szaporodására gyakorolt (legtöbbször káros) hatását.

Vizsgálatokat végeztünk a *Pseudomonas* törzsek antibiotikumokkal szembeni érzékenységének meghatározására, folyadékkultúrás körülmények közötti fémérzékenységükre, pH tűrésükre, valamint az antagonista jelleg létrehozásában szintén fontos hidrogén-cianid termelésükre, és a növényi növekedés serkentéséhez lényeges auxin termelésükre.

HPLC-s vizsgálatok keretein belül feltártuk a törzseink antagonista jellegének kialakításáért felelőssé tehető antibiotikumszerű anyagainak típusát és mennyiségét, megállapítottuk ezen a vegyületek termelődésének tápoldat függőségét.

Csíranövény tesztek segítségével határoztuk meg törzseink növényekre gyakorolt hatását.

In vivo, tenyészedényes vizsgálatokat végeztünk növénypatogén gombákkal fertőzött talajban nevelt borsók *Pseudomonas*os magoltásával. A kórokozók elleni hatás növelése érdekében a leghatékonyabb törzsek keverékeinek alkalmazásával is próbálkoztunk.

Legfontosabb eredményeink alapján megállapíthattuk, hogy:

A *Pseudomonas* törzsek egymás közötti interakciójában a sziderofor vegyületek termelésének nagy szerepe van az intragenetikus antagonista hatás kiváltásában.

Az antagonista hatás létrejöttéért felelős szideroforképzés érzékenyen reagál a közeg vastartalmára, ezért a talajbeli antagonista képességek nem feltétlenül követik a laboratóriumi eredményeket. Többlépcsős és többkomponensű szelekciós folyamat szükséges a megfelelő eredmény eléréséhez.

A laboratóriumi tesztelések során kimutattuk, hogy az alkalmazott közeg és termesztési módszer erősen befolyásolja az antagonizmus mértékét, mivel a szideroforok és az antibiotikus természetű anyagok termelése a környezeti körülményekre nagyon érzékenyen reagál.

Megállapítottuk, hogy az antagonista képességhez a sziderofor-termelésen kívül számos egyéb tényező, így pl. a cianid-termelés és az antibiotikus anyagok mennyisége és minősége is hozzájárul.

Számos adattal igazoltuk, hogy az antropogén eredetű nehézfémek általában károsan befolyásolják a növényi rizoszférában élő hasznos rizobaktériumok tevékenységét, ennek mértéke a fémek fajtájától, koncentrációjától, fiziológiai hatásaitól, de az alkalmazott *in vitro* módszertől is erősen függött.

HPLC-vel történő vizsgálatokkal bizonyítottuk a sziderofor *Pseudomon*asok „széles spektrumú" antibiotikum termelő képességét, és igazoltuk azok környezeti körülményektől, azaz tenyésztő közegtől függő sajátosságait. Összefüggéseket sikerült kimutatni az antibiotikus anyag fajtája és az antagonista képesség között.

A biológiai védekezési eljárások sikerét befolyásoló számos tényező közül modell értékű vizsgálatokkal járultunk hozzá a sziderofor *Pseudomonas*ok hazai gyakorlati alkalmazásához.

SUMMARY

Nowadays the demand is increasing to replace the chemical protection methods applying in the agriculture by environmental friendly biological control methods.

In connection with this aim we started our work with collecting soil samples belonging to basic soil types from the most important agricultural areas of Hungary.

Fluorescent *Pseudomonas* strains were isolated from the soil samples; the strains were identified and named. The isolated stains and some authentic *Pseudomonas fluorescens* strains were stored in the strain collection of the Microbiological Research Group.

The representatives of frequent fungal pathogen strains of pea (*Pisum sativum* L.) and the *Rhizobium* strains which could be found at the Microbiological Department of GAU were obtained.

In vitro examinations (in Petri-dishes) were carried out to reveal the antagonistic characteristic of our *Pseudomonas* strains. With this knowledge tests were performed against stains of plant pathogenic fungi and against the pathogen strains of *Erwinia amylovora*.

The *Pseudomonas* strains with the strongest antagonistic property were chosen and they were applied in pairs and triple combinations.

The antagonistic properties of our strains were tested against *Rhizobium*s, the appropriate strains were chosen, which antagonistic against only pathogens but not *Rhizobium*s.

The siderophore production of our strains – responsible for antagonistic effect in most cases – was determined by chromasurol method. We found out that siderophore production depended on the type of culture-medium.

The deleterious effects of (heavy) metal compounds getting to the environment by human activity on the siderophore production and the multiplication of *Pseudomonas* strains were tested.

Examinations were carried out to determine the antibiotic and metal sensitivity, the pH tolerance, the hydrogen-cyanide (important for the antagonistic characteristic) and the auxine (responsible for plant growth promoting property) production of our *Pseudomonas* strains.

The quality and the quantity of antibiotic compound produced by our strains were determined by HPLC assay. We found out that the quality and the quantity of antibiotic compound depended on the type of culture-medium.

The effects of *Pseudomonas* strains on the growth of pea roots were determined by seedling tests.

Pot experiments were taken to study the influence of *Pseudomonas* strains on the growth of pea in the soil infected with plant pathogen fungi. Combinations of *Pseudomonas* strains were applied to try to increase the beneficial effect.

Our most important results were the following:

The siderophore production is one of the most important things to release the antagonistic effect between *Pseudomonas* strains.

The siderophore production is very sensitive to the Fe^{3+} ion content of soil; therefore the results of pot experiments can be different from the *in vitro* experiments.

We revealed in our tests that the applied culture-medium and method strongly influenced the level of antagonism, because the production of siderophores and antibiotics are highly sensitive to environmental conditions.

We found out, that apart from the siderophore production, the hydrogen-cyanide production and the quality and the quantity of antibiotic compounds were also important to develop the antagonistic property.

We demonstrated that the heavy metals with human origin usually deleteriously influenced the activity of beneficial microbes in the rhizosphere. The degree of this effect was strongly affected by the quality and the concentration of metal compounds, the physiological effects and the applied *in vitro* methods.

We proved the wide range and environmental factor dependence of antibiotic production capacity of siderophore *Pseudomonas* by HPLC assay. We found connections between the quality of antibiotic compound and the antagonistic property of the strains.

We contributed with valuable model experiments to the practical application of siderophore *Pseudomonas* strains in Hungary.

M. MELLÉKLETEK

M.1. IRODALOMJEGYZÉK

AKERS, H. A. (1983): Isolation of the siderophore schizokinen from soil of rice fields. Appl. Environ. Microbiol. 45, 1704-1706.

ALEXANDER, D. B. and ZUBERER, D. A. (1990): Use of chrome azurol S reagents to evaluate siderophore production by rhizosphere bacteria. Biol. Fertil. Soils 12, 39-45.

ALEXANDER, D. B. and ZUBERER, D. A. (1991): Siderophore-producing bacteria isolated from roots of iron-efficient and inefficient grasses. The rhizosphere and plant growth, 308. Eds.: Keister, L. and Cregan, P. B. Kluwer Academic Publishers.

ALEXANDER, M. (1977): Introduction to Soil Microbiology. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York.

AMES-GOTTFRED, N. P., CHRISTIE, B. R. and JORDAN, D. C. (1989): Use of the chrome azurol S agar plate technique to differentiate strains and field isolates of *Rhizobium leguminosarum* biovar *trifolii*. Appl. Environ. Microbiol. 55, 707-710.

ANDREWS, S. C., AROSIO, P., BOTTKE, W., BRIAT, J. F., VON DARL, M., HARRISON, P., LAULHERE, J. P., LEVI, S., LOBRÉAUX, S. and YEWDALL, S. J. (1992): Structure, function, and evolution of ferritins. J. Inorg. Biochem. 47, 161-174.

ARMSTRONG, G. M. and ARMSTRONG, J. K. (1981): Formae speciales and races of *Fusarium oxysporum* causing wilt diseases. In *Fusarium*: Diseases, Biology and Taxonomy (Eds. P. R. Nelson, T. A. Toussoun and R. J. Cook), pp. 39l-399. Pennsylvania State University Press.

ARNDT, W., KOLLE, C. and BUCHENAUER, H. (1998): Effectiveness of fluorescent pseudomonads on cucumber and tomato plants under practical conditions and preliminary studies on the mode of action of the antagonists. J. Plant Dis. Prot. 105, 198-215.

BAE, H. C., COTA-ROBLES, E. H. and CASIDA, L. E. JR., (1972): Microflora of soil as viewed by transmission electron microscopy. Appl. Microbiol. 23, 637-648.

BAKKEN, L. R. and OLSEN, R. A. (1989): DNA content of soil bacteria of different cell size. Soil Biol. Biochem. 21, 789-793.

BAKKER, P. A. H. M. and SCHIPPERS, B. (1987): Microbial cyanide production in the rhizosphere in relation to potato yield reduction and *Pseudomonas spp.* Mediated plant growth stimulation. Soil. Biol. Biochem. 19, 451-470.

BAKKER, P. A. H. M., BAKKER, A. W., MATUGG, I. D., WEISBEEK, P. J. and SCHIPPERS, B. (1986): The role of siderophores in potato yields increase by *Pseudomonas putida* in a short rotation of potato. Neth. J. Pl. Path. 92, 249-256.

BALANDREAU, J., and KNOWLES, R. (1978): The rhizosphere. In Interactions Between Nonpathogenic Soil Microorganisms and Plants. Y. R. Dommergues and S. V. Krupa (Eds.). Elsevier Scientific Publishing, New York, pp. 243-268.

BARBER, D. A. and LYNCH, J. M. (1977): Microbial growth in the rhizosphere. Soil Biol. Biochem. 9, 305-308.

BARBER, D. A. and MARTIN, J. K. (1976): The release of organic substances by cereal roots into soil. New Phytol., 76, 69-80.

BARELMANN, I., MEYER, J. M., TARAZ, K. and BUDZIKIEWICZ, H. (1996): Cepaciachelin, a new catecholate siderophore from *Burkholderia* (*Pseudomonas*) *cepacia*. Biosciences 51, 627-630.

BARRAS, F., van GIJSEGEM, F. and CHATTERJE, A. K. (1994): Annu. Rev. Phytopathol. 32, 201-234.

BARRETT-LENNARD, E. C., MARSCHNER, H. and RÖMHELD, V. (1983): Mechanism of short term Fe III reduction by roots. Plant Physiol. 73, 893-898.

BAYOUMI H. E. A. F., BALÁZSY, S., VÁRADY, GY., KISS, Z., KUCSMA, N., KECSKÉS, M. (1995a): Lóbab *Rhizobium* törzsek talaj-fungicid érzékenysége, Agrokém Talajt., 44., 3-4. 473-480.

BAYOUMI H. E. A. F., KISS, Z., KUCSMA, N., VÁRADY, GY., BALÁZSY, S., KECSKÉS, M. (1995): Különböző talajtényezők hatása a *Rhizobium leguminosarum* törzsek szaporodására és túlélésére, Agrokém Talajt. 44., 3-4. 463-472.

BAYOUMI H. E. A. F., KISS, Z., VÁRADY, GY., BALÁZSY, S., KUCSMA, N., KECSKÉS, M. (1996): The Influence of Nitrapyrin and sodium azide on the growth and respiration of some *Rhizobium* strains, Microbiological Research 151. 247-251.

BAYOUMI H. E. A. F., KISS, Z., VÁRADY, GY., BALÁZSY, S., KUCSMA, N., KECSKÉS, M. (1996b): A N-serve és a nátrium-azid hatása endoszimbionta rhizobiumok szaporodására és légzésére. Agrokém Talajt., 45., No. 1-2., 169-175.

BAYOUMI H. E. A. F., KUCSMA, N., VÁRADY, GY., KISS, Z., BALÁZSY, S., KECSKÉS, M. (1995b): Néhány alumínium vegyület hatása különböző Rhizobium fajokhoz tartozó törzsek szaporodására, Agrokém Talajt., 44., 3-4. 481-490.

BAYOUMI H. E. A. F., KUCSMA, N., VÁRADY, GY., KISS, Z., KECSKÉS, M. (1996a): Nehézfémek és kombinációik hatása különböző *Rhizobium leguminosarum* törzsek szaporodására. Agrokém Talajt., 45., No. 1-2., 153-168.

BAYOUMI, H. E. A. F., VÁRADY, GY., KISS, Z., BALÁZSY, S., KUCSMA, N., KECSKÉS, M. (1995c): Ecological factors influencing the saprophytic competence of endosymbiont *Rhizobium leguminosarum* strains introduced to brown forest soil. Acta Microbiol. Immunol. Hung. 43, 274.

BERESWILL, S., JOCK, S., BELLEMANN, P, and GEIDER, K. (1998): Identification of *Erwinia amylovora* by growth morphology on agar containing copper sulfate and by capsule staining with lectin. Plant Dis. 82, 158-164.

BERGEY'S MANUAL of Systematic Bacteriology (1984): Vol. 1. Williams and Wickins, Baltimore, London.

BIEDERMANN, G. and SCHINDLER, P. (1957): On the solubility product of precipitated iron (III) hydroxyde. Acta Chem. Scand. 11, 735.

BIENFAIT, H. F., BINO, R. J., VAN DER BLIEK, A. M., DUIVENVOORDEN, J. F. and FONTAINE, J. M. (1983): Characterization of ferric reducing activity in roots of Fe-deficient *Phaseolus vulgaris.* Physiol. Plant 59, 196-202.

BIRÓ B., MAGYAR, K., VÁRADY, GY., KECSKÉS, M. (1998): Specific replant disease reduced by PGPR rhizobacteria on apple seedlings. Proc. 4th Intern. Symp. Replant Probl. Acta Horticult. 477: 75-81.

BIRÓ, B. (1988): *Coronilla Rhizobium*ok és *Pseudomonas* rizobaktériumok közötti kölcsönhatások. Kandidátusi értekezés.

BIRÓ, B., KUCSMA, N., KISS, Z., VÁRADY, GY., KÖVES-PÉCHY, K., VÖRÖS, I., KECSKÉS, M. (1996): Interaction between rhizosphere microorganisms and red clover at metal stress. Acta Microbiol. Immunol. Hung. 44: 89-90.

BITTER, W., MARUGG, J. D., DE WEGER, L. A., TOMMASEN, J. and WEISBEEK, P. J. (1991): The ferric-pseudobactin receptor PupA of *Pseudomonas putida* WCS358: homology to TonB-dependent *Escherichia coli* receptors and specificity of the protein. Mol. Microbiol. 5, 647-655.

BLACKBURN, N. T., SEECH, A. G. and TREVORS, J. T. (1994): Survival and transport of lac-lux marked *Pseudomonas fluorescens* strain in uncontaminated and chemically contaminated soils. System. Appl. Microbiol. 17, 574-580.

BLOEMBERG, G. V., LUGTENBERG, B. JJ. (2001): Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by Rhizobacteria. Current Opinion in Plant Biology, 4, 343–350.

BOUHOUT, D. (1979): Un test biologieque à deux niveaux por l'etude des fatigues de sol. Application à l'etude des necroses des racines, Ann. Phytopathol. 11, 95-109.

BOWEN, G. D. and ROVIRA, A. D. (1976): Microbial colonization of plant roots. Annu. Rev. Phytopathol. 14, 121-144.

BULL, A. T. and SLATER, J. H. (Eds.) (1982): Microbial Interactions and Communities. Vol. 1. Academic Press, London.

BURR, T. J., SCHROTH, M. N. and SUSLOW, T. (1978): Increased potato yields by treatments of seed-pieces with specific strains of *Pseudomonas fluorescens* and *P. putida*. Phytopathol. 68, 1377-1383.

BUYSENS, S., HEUNGENS, K., POPPE, J. and HÖFTE, M. (1996): Involvement of pyochelin and pyoverdin in suppression of *Pythium*-induced damping-off of tomato by *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2. Appl. Environ. Microbiol. 62, 865-871.

CAMPBELL, R. (1989): Biological control of Microbial Plant Pathogens. Cambridge University Press, Cambridge.

CAMPBELL, R. and GREAVES, M. P. (1990): Anatomy and community structure of the rhizosphere. In: The Rhizosphere (Lynch, l.M., Ed.), pp. 11-35. John Wiley and Sons, Chichester, UK.

CASIDA, L. E. Jr. and LUKEZIC, F. L. (1992): Control of leaf spot diseases of alfalfa and tomato with applications of the bacterial predator *Pseudomonas* strain 679-2. Plant Dis. 76, 1217-1220.

CHANEY, R. L., BROWN, J. C. and TIFFIN, L.O. (1972): Obligatory reduction of ferric chelates in iron uptake by soybeans. Plant Physiol. 50, 208-213.

CLARK, F E. (1949): Soil microorganisms and plant roots. Adv. Agron. 1, 241-288.

CLINE, G. R., POWELL, P. E., SZANISZLÓ, P. J. and REID, C. P. (1983): Comparison of the abilities of hydroxamic and other natural organic acids to chelate iron and other ions in soil. Soil. Sci. 136, 145-15l.

CLINE, G. R., REID, C. P. P., POWELL, P. E. and SZANISZLÓ, P. J. (1984): Effects of a hydroxamatic siderophore on iron adsorption by sunflower and sorghum. Plant Physiol. 76, 36.

COLIN, J. (1988): Antagonism between fluorescent *Pseudomonas* species and several pathovars of *Pseudomonas syringae*. Application as a method of controlling bacterial fleck of tomato. Bulletin OEPP. 18, 47-54.

COLIN, J. and MARAITE, H. (1987): Spectrophotometric characterization and biological activity of siderophores of fluorescent *Pseudomonas*, antagonists of phytopathogenic bacteria. Parasitica 43, 163-175.

COOK, J. R. (1991): Biological control of plant diseases: broad concepts and applications. The Biological Control of Plant Diseases (J. Bay-Petersen, Ed.), FFTC book series no. 42. Food and Fertilizer Technology Center for Asian and Pacific Region. Tapei, Taiwan, p. l.

COOK, R. J. (1993): Making greater use of introduced microorganisms for biological control of plant pathogens. Annu. Rev. Phytopathol. 31, 53-80.

COOK, R. J., THOMASHOW, L. S., WELLER, D. M., FUJIMOTO, D., MAZZOLA, M., BANGERA, G. and KIM, D. S. (1995): Molecular mechanisms of defence by rhizobacteria against root disease. Self-defense by plants: induction and signalling pathways. USA. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, Washington, 92, 4197-4201.

CURL, A. E. and TRUELOVE, B. (1986): The rhizosphere. Springer-Verlag, Berlin.

DATNOFF, L. E., NEMEC, S. and PEMEZNY, K. (1995): Biological control of *Fusarium* crown and root rot of tomato in Florida using *Trichoderma harzianum* and Glomus intraradices. Biol. Control 5, 427-431.

DAZZO, F. B. and GAZDIOL, A. E. (1984): Host specificity in *Rhizobium*-legum interactions. In Genes Involved in Microbe-Plant Interactions (D.P.S. Verma and T.H. Hohn, Eds.) Springer-Verlag, New York, pp. 3-31.

DAZZO, F. B., KIJNE, J. W., HAAHTELA, K. and KORHONEN, T. (1985): Fimbriae, lectins and agglutinins of nitrogen-fixing bacteria. In Microbial Lectins and Agglutinins (D. Mirelman, Ed.) Wiley, New York.

DE FLAUN, M. F., MARSHALL, B. M., KULLE, E. P. and LEVY, S. B. (1994): Tn5 insertion mutants of *Pseudomonas fluorescens* defective in adhesion to soil and seeds. Appl. Environ. Microbiol. 60, 2637-2642.

DE LEU, F. A. A. M., SUTTON, E. J., WHIPPS, J. M., FENLON, J. S. and LYNCH, J. M. (1995): Impact of field release of genetically modified *Pseudomonas fluorescens* on indigenous microbial populations on wheat. Appl. Environ. Microbiol. 61, 3443-3453.

DE WEGER, L. A., VAN ARENDONK, J. C. H. M., RECOURT, K., VAN DER HOFSTAD, G. A. J. M., WEISBEEK, P. J. and LUGTENBERG, B. J. J. (1988): Siderophore-mediated iron uptake in the plant-growth-stimulating *Pseudomonas putida* strain WCS3S8 and other rhizosphere microorganisms. J. Bacteriol. 170, 4693-4698.

DÉFAGO, G., BERLING, .C. H., BURGER, U., HAAS, D., KAHR, G., KEEL, C., VOISARD, C., WIRTHNER, P. H. and WÜTHRICH, B. (1990): Suppression of Black root rot of tobacco by a *Pseudomonas* strain: Potential applications and mechanisms. In: Biological Control of Soil-borne Plant Pathogens, D. Hornby, R. J. Cook and Y. Henis (eds.). CAB International, Wallingford, Oxford, UK.

DOMMERGUES, Y. R. (1978): The plant-microorganism system. In: Interactions Between Nonpathogenic Soil Microorganisms and Plants. Y. R. Dommergues and S. V. Krupa (Eds.). Elsevier Scientific Publisbing, New York, pp. 1-37.

DORAN, J. W. and PARKIN, T. B. (1994): Defining and assessing soil quality. In: Defining Soil Quality for a Sustainable Environment. Ed. Doran, J. W., Coleman, D. C., Bezdicek, D. F. and Stewart, B. A. 3-21. Madison: Soil Society of America, Inc.

DUFFY, B. K. and WELLER, D. M. (1995): Use of *Gaeumannomyces graminis* var. *graminis* alone and in combination with fluorescent *Pseudomonas* spp. to suppress take-all of wheat. Plant-Disease 79, 907-911.

DUFFY, B. K. and WELLER, D. M. (1996): Biological control of take-all of wheat in the Pacific Northwest of the USA using hypovirulent *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* and fluorescent pseudomonads. J. Phytopathol. 144, 585-590.

DUFFY, B. K., SIMON, A. and WELLER, D. M. (1996): Combination of *Trichoderma koningii* with fluorescens pseudomonads for control of take-all of wheat. Phythopathol. 86, 188-194.

DUFFY, B., K. and DÉFAGO, G. (1996): Influence of minerals, C-source, and pH on antibiotic and and salicylate production by *Pseudomonas fluorescens* biocontrol strain CHA0. Abstr. Phytopathol. 86. (suppl.): S79.

DUFFY, B., K. and DÉFAGO, G. (1997): Zinc improves biocontrol of *Fusarium* crown and root rot of tomato by *Pseudomonas fluorescens* and represses the production of pathogen metabolites inhibitory to bacterial antibiotic biosynthesis. Phytopathol. 87, 1250-1257.

ELIOTT, R. P. (1958): Some properties of pyoverdine, the water-soluble pigment of the pseudomonads. Appl. Microbiol. 6, 241-246.

ELLIOTT, L. F. and LYNCH, J. M. (1995): The International Workshop on the Establishment of Microbial Inocula in Soils: Cooperative Research Project on Biological Resource Management of the Organization for Economic Cooperation and Development. Am. J. Alter. Agric. 10, 50-73.

ELLIOTT, L. F., GILMOUR, G. M., LYNCH, J. M. and TITTEMORE, D. (1984): Bacterial colonization of plant roots. In: Microbial-Plant lnreractions. R. L. Todd and J. E. Giddens (eds.) Soil Science Society of America, Madison, Wis., pp. 1-16.

ELMER, W. H. (1995): Association between Mn-reducing root bacteria and NaCl application in suppression of *Fusarium* crown and root rot of asparagus. Phytopathology 85, 1461-1467.

ENARD, C., DIOLEZ, A. and EXPERT, D. (1988): Systemic virulence of *Erwinia chrysanthemi* 3937 requires a functional iron assimilation systems. J. Bacteriol. 170, 2419-2426.

ENGERHALD, A. W. (1989): Soilborne Plant Pathogen: Management of diseases with macro- and microelements. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN.

EXPERT, D., ENARD, C. and MASCLAUX, C. (1996): Trends Microbiol. 4, 232-236.

FETT, J. P., LEVIER, K. and GUERINOT, M. L. (1998): Soil Microorganisms and Iron Uptake by Higher Plants. Metal ions in biological systems. Publisher: Marcel Dekker, New York, 35, 187-214.

FREDRICKSON, A, G. (1977): Behavior of mixed cultures of microorganisms. Ann. Rev. Microbiol. 31, 63.

FREDRICKSON, J. K. and ELLIOTT, L. F. (1985): Effects on winter wheat seedling growth by toxin-producing rhizobacteria. Plant and Soil 83, 399-409.

FUSHIYA, S., Y. SATO, S. NOZOE, K. MOMOTO, T. TAKEMOTO and S. TAKAGI (1980): Avenic Acid A, a new amino-acid possessing an iron chelating activity. Tetrahedron Lett. 21, 3071-3072.

GAASTRA, W. and de GRAAF, F. K. (1982): Host-specific fimbrial adhesions of noninvasive enterotoxigenic *Escherichia coli* strains. Microbiol. Rev. 46, 129-161.

GAFFNEY, T., FRLEDRICH, L., VERNOOIJ, B., NEGROTTO, D., NYE, G., UKNES, S., WORD, E., KESSMANN, H. and RYALS, J. (1993): Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance. Science 261, 754-756.

GEELS, F. P. and SCHIPPERS, B. (1983a): Selection of antagonistic fluorescent *Pseudomonas* ssp. and their root colonization and persistence following treatment of seed potatoes. Phytopathol. J. 108, 193-206.

GEELS, F. P. and SCHIPPERS, B. (1983b): Reduction of yield depressions in high frequency potato cropping soil and seed tuber treatments with antagonistic fluorescent *Pseudomonas* spp., Phytopathol. J. 108, 207-214.

GEELS, F. P. and SCHIPPERS, B. (1983c): Reduction of yield depressions in high frequency potato cropping by fluorescent *Pseudomonas* spp. Les Collogues de l'INRA 18, 231-238.

GEELS, F. P., LAMERS, J. L., HOEKSTRA, O. and SCHIPPERS, B. (1986): Potato plant response to seed tuber bacterization in the field in various rotations. Neth. J. Pl. Pathol. 92, 257-272.

GEELS, F. P., SCHMIDT, E. D. L. and SCHIPPERS, B. (1985): The use of 8-hydroxy quinoline for the isolation and pre-qualification of plant growth-stimulating rhizosphere pseudomonads. Biol. Fert. Soils 1, 167-173.

GILL, P. R., JR., BARTON, L. L., SCOBLE, M. D. and NEILANDS, J. B. (1991): A high-affinity iron transport system of *Rhizobium meliloti* may be required for efficient nitrogen fixation in plants. Plant Soil 130, 211-217.

GLANDORF, D. C. M., PETERS, L. G. L., VAN DER SLUIS, I., BAKKER, P. A. H. M. and SCHIPPERS, B. (1993): Crop specificity of rhizosphere pseudomonads and the involvement of root agglutinins. Soil Biol. Biochem. 25, 981-989.

GLICK, B. R. (1995): The enhancement of plant growth by free-living bacteria. Can. J. Microbiol. 41, 109-117.

GLICK, B. R., BASHAN, Y. (1997): Genetic manipulation of plant growth-promoting bacteria to enhance biocontrol of phytopathogens. Biotechnol. Adv. 15, 353-378.

GLICK, B. R., JACOBSON, C. B., SCHWARZE, M. M. K. AND PASTERNAK, J. J. (1994a): Does the enzyme 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase play a role in plant growth-promotion by *Pseudomonas putida* GR12-2? In: Improving plant productivity with rhizosphere bacteria. Eds. M. H. Ryder, P. M. Stephens and G. D. Bowen. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, Adelaine, Australia. pp.150-152.

GLICK, B. R., JACOBSON, C. B., SCHWARZE, M. M. K. AND PASTERNAK, J. J. (1994b): 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase mutants of the plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR12-2 do not stimulate canola root elongation. Can. J. Microbiol. 40, 911-915.

GLICK, B. R., KARATUROVÍC, D. M. and NEVWELL, P. C. (1995): A novel procedure for rapid isolation of plant growth promoting pseudomonads. Can. J. Microbiol. 41, 533-536.

GORLACH, K. (1994): Problems in tre Introduction of Genetically Engeneerd Microorganisms into the Environment. Acta Microbiol. Pol. 43, 121-131.

Groudev, S. N., Georgiev, P. S., Spasova, I. I., Komnitsas, K. (2001): Bioremediation of a soil contaminated with radioactive elements. Hydrometallurgy 59, 311–318.

GUERINOT, M. L. (1991): Iron uptake and metabolism in the rhizobia / legume symbioses. Plant Soil 130, 199-209.

GUERINOT, M. L. and YI, Y. (1994): Iron nutritious, noxious, and not readily available. Plant Physiol., 104, 815-820.

GUERINOT, M. L., MEIDL, E. J. and PLESSNER, O. (1990): Citrate as a siderophore in *Bradyrhizobium japonicum*. J. Bacteriol. 172, 3298-3303.

HAAS, D. (1983): Genetic aspects of biodegradation by pseudomonads. Experientia 39, 1199-1213.

HALE, H. G., MOORE, L. D. and GRIFFIN, C. J. (1978): Root exudates and exudation. In Interactions Between Non-pathogenic Soil Microorganisms and Planls. Y. R. Dommergues and S. V. Krupa (eds.). Elsevier Scientific Publishing, New York, pp. 163-203.

HARTEL, P. G., FUHRMANN, J. J., JOHNSON, W. F. et al. (1994): Survival of a lacZy-containing *Pseudomonas putida* strain under stressful abiotic soil conditions. Soi1 Sci. Am. J. 58, 770-776.

HATTORI, T. and HATTORI, R. (1976): The physical environment in soil microbiology: An attempt to extend principles of microbiology to soil microorganisms, CRC Crit. Rev. Microbiol. 4, 423-461.

HILTNER, L. (1904): Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. Abr. Dtsch. Landwirt. Ges. 98, 59-78.

HISSETT, R. and GRAY, T. R. G. (1976): Microsites and time change in soil microbe ecology. In: The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes (J. M. Anderson and A. MacFadyen, Eds.), Oxford University Press, London, pp. 23-39.

HOESTRA, H. (1979): Self-induced disease. In Plant Disease, An Advanced Treatise, Vol. IV (J. G. Horsfall and E. B. Cowling, Eds.). Academic, New York, pp. 331-342.

HONG, X., PASTERNAK, J. J. and GLICK, B. R. HONG-X (1996): Isolation and characterization of mutants of the plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR12-2 that overproduce indoleacetic acid. Curr. Microbiol. 32, 67-71.

HORNBY, D. (1979): Take-all decline: a theorist's paradise. In: Soil-Borne Plant Pathogens (B. Schippers and W. Gams, Eds.). Academic, New York, pp. 133-156.

HORWATH, W. R., ELLIOTT, L. F. and LYNCH, J. M. (1998): Influence of soil quality on the function of inhibitory rhizobacteria. Lett. Appl. Microbiol. 26, 89-92.

HOWELL, C. R. and R. D. STIPANOVIC (1979): Control *of Rhizoctonia solani* on cotton seedlings with *Pseudomonas fluorescens* and with an antibiotic produced by the bacterium. Phytopathol. 69, 480-482,

HOWELL, C.R. and R. D. STIPANOVIC (1980): Suppression of *Pythium ultimum* induced damping-off of cotton seedlings by *Pseudomonas fluorescens* and its antibiotic, pyoluteorin. Phytopathol. 70, 712-715.

HÖFTE, M., WOESTYNE, V. and VERSTRAETE, W. (1994): Role of Siderophores in Plant Growth Promotion and Plant Protection by Fluorescent Pseudomonads. In: Biochemistry of Metal Micronutrients in the Rhizosphere. Eds.: Manthey, J. A., Crowley, D. E. and Luster, D. G. Lewis, Boca Raton, FL.81-92.

HUBER, D. M. (1989): The role of nutrition in the take-all disease of wheat and other small grains 46-74. In: Soilborne Plant Pathogens: Management of diseases with macro- and microelements. Ed.: Engerhald, A. W. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN.

ISHIDA, Y. and KADOTA, H. (1981): Growth patterns and substrate requirements of naturally occurring obligate oligotrophs. Microb. Ecol. 7, 123-130.

JANISEWICZ, W. J. (1998): Biocontrol of Postharvest Diseases of Temperate Fruits. Challanges and Opportunities. In: Plant-Microbe Interactions and Biological Control. (Eds.: Boland, G. J. and Kuykendall, L. D.) Marcel Dekker Inc. New York. 171-198.

JESSEN, O. (1965): *Pseudomonas aeruginosa* and other green fluorescent pseudomonads. A taxonomic study. Munksgaard, Copenhagen. pp. 243.

JOHNSON, D. R., WYSE, D. L., JONES, K. J. (1994): Controlling weeds with phytopathogenic bacteria. Biological weed control symposium. Proceedings of a symposium of the Weed Science Society of America, St. Louis, Missouri, USA. Weed-Technology 10, 621-624

JOHNSON, K. B. and STOCKWELL, V. O. (1998): Management of Fire Blight: A Case Study in Microbial Ecology. Annu. Rev. Phytopathol. 36, 227-248.

JOHNSON, K. B., STOCKWELL, V. O., BURGETT, D. M., SUGAR, D. and LOPER, J. E. (1993): Dispersal of *Erwinia amylovora* and *Pseudomonas fluorescens* by honey bees from hives to apple and pear blossoms. Phytopathol. 83, 478-484.

JONES, D. L., DARRAH, P. R. and KOCHIAN, L. V. (1996). Plant Soil 180, 57-66.

KATZNELSON, H. (1946): The "Rhizosphere effect" of maizes on certain groups of soil microorganisms. Soil Sci. 62, 218-221.

KECSKÉS, M., BIRÓ, B., BAYOUMI, H. E. A. F., KISS, Z., KUCSMA, N., VÁRADY, GY., NAÁR, Z. (1997): Heavy metal ion toxicity on various soil and rhizosphere microorganisms. Acta Alimentaria. 26, 313-315.

KENNEDY, A. C., BOLTON, T., STROO, H. F., ELLIOTT, L. F. and FREDRICKSON, J. K. (1992): Competitive abilities of Tn5 tox-mutants of a rhizobacterium inhibitory to wheat growth. Plant Soil. 144, 143-153.

KENNEDY, A. C., ELLIOTT, L. F., YOUNG, F. L. and DOUGLAS, C. L. (1991): Rhizobacteria suppressive to the weed downy brome. Soil Sci. Soc. Am. J. 55, 722-727.

KIM, D. S., WELLER, D. M. and COOK, R. J. (1997): Population dynamics of *Bacillus sp*. L324-92R12 and *Pseudomonas fluorescens* 2-79 RN10 in the rhizosphere of wheat. Phytopathol. 87, 559-564.

KLOEPPER, J. W. and SCHROTH, M. N. (1978): Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. In proceedings of the IV International Conference on Plant Pathogenic Bacteria, Vol. 2. Angers, France, pp. 879-882.

KLOEPPER, J. W. and SCHROTH, M. N. (1981): Relationship of *in vitro* antibiosis of PGPR to plant growth and the displacement of root microflora. Phytopathol. 71, 1020-1024.

KLOEPPER, J. W., LEONG, J., TEINTZE, M. and SCHROTH, M. N. (1980a): Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth promoting rhizobacteria. Nature 286, 885-886.

KLOEPPER, J. W., LEONG, J., TEINTZE, M. and SCHROTH, M. N. (1980b): *Pseudomonas* siderophores: a mechanism explaining disease-suppressive soils. Curr. Microbiol. 4, 317-320.

KLOEPPER, J. W., SCHROTH, M. N. and MILLER, T. D. (1980c): Effects of rhizosphere colonization by plant growth-promoting rhizobacteria on potato development and yield. Phytopathol. 70, 1078-1082.

KLOEPPER, J.W. (1983): Effect of seed piece inoculation with PGPR on populations of *Erwinia carotovora* on potato roots and in daughter tubers. Phytopathol. 73, 217-219.

KLUEPFEL, D. A. (1993): The behavior and tracking of bacteria in the rhizosphere. Ann. Rev. Phytopathol. 31, 441-472.

KOCH, E. (1997): Screening of rhizobacteria for antagonistic activity against *Pythium ultimum* on cucumber and kale. J. Plant Dis. Prot. 104, 353-361.

KOSTER, M., OWAA, W., BITTER, W. and WEISBEEK, P. J. (1995): Multiple outer membrane receptors for uptake of ferric pseudobactins in *Pseudomonas putida* WCS358. Mol. Gen. Genet. 248, 735-743.

KOSTER, M., VAN DER WOSSENBERG, J., LEONG, J. and WEISBEEK, P. J. (1993): Identification and characterization of the PupB gene encoding an inducible ferric-pseudobactin receptor of *Pseudomonas putida* WCS358. Mol. Microbiol. 8, 591-601.

KOZDROJ, J. (1996): Siderophores production, microbial activity and physiological state of bacteria in soil contaminated by Cu. Pol. J. Environ. Stud. 5, 19-22.

Kozdroj, J. van Elsas, J. D. (2000): Response of the bacterial community to root exudates in soil polluted with heavy metals assessed by molecular and cultural approaches. Soil Biol.Biochem. 32, 1405-1417

KRAFFCZYK, I., TOLLDENIER, G. and BERINGER, H. (1984): Soluble root exudates of maize: Influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. Soil Biol. Biochem. 16, 315-322.

KUCSMA, N., BAYOUMI, H. E. A. F., VÁRADY, GY., BÍRÓ, B.,, KECSKÉS, M. (1995): Effect of metal combinations on some strains of various *Rhizobium* species, Acta Microbiol. Immunol. Hung. 42, 117-118.

LAM, S. T., ELLIS, D. M. and LIGON, J. M. (1990): Genetic approaches for studying rhizosphere colonization. Plant. Soil. 129, 11-18.

LÁNYI, B. (szerk.), (1980): Járványügyi és Klinikai bakteriológia. Módszertani útmutató. OKI, Budapest, p. 588.

LARKIN, R. P. and FRAVEL, D. R. (1998): Efficacy of various fungal and bacterial biocontrol organisms for control of *Fusarium* wilt of tomato. Plant Dis. 82, 1022-1028.

LAROCHE, M., GIVRON, C., and VERHOYEN, M. (1987): Specific identification of *Erwinia amylovora* through their metabolites. Acta Horticult. 217, 43-51.

LEE, S. W., COOKSEY, D. A. (2000): Genes expressed in *Pseudomonas putida* during colonization of a plant-pathogenic fungus. Appl. Environ. Microbiol. 66, 2764-2772.

LEEMAN, M., DEN OUDEN, F M., VAN PELT, J. A., COMELISSEN, MATAMALA-GARROS, A., BAKKER, P A. H. M. and SCHIPPERS, B. (1996): Suppression of *Fusarium* wilt of radish by co-inoculation of ftuorescent *Pseudomonas* spp. and root-colonizing fungi. Eur. J. Plant Pathol. 102, 21-31.

LEEMAN, M., DEN OUDEN, F. M., VAN PELT, J. A., HENDRICKX, M. J., SCHEFFER, R., BAKKER, P. A. H. M. and SCHIPPERS, B. (1995): Biocontrol of *Fusarium* wilt of radish in commercial greenhouse trials by seed treatment with *Pseudomonas fluarescens* WCS374. Phytopathol. 85, 1301-1305.

LEISINGER, T. and MARGRAFF, R. (1966): Secondary metabolites of the fluorescent pseudomonads. J. Appl. Bact. 29, 470-489.

LEMANCEAU, P. and ALABOUVETTE, C. (1991): Biological control of fusarium diseases by fluorescent *Pseudomonas* and non-pathogenic *Fusarium*. Crop Prot. 10, 279-286.

LEMANCEAU, P. and ALABOVETTE, C (1993): Suppression of *Fusarium* wilts by fluorescent pseudomonads: mechanisms and applications. Biocontrol Sci. Technol. 3, 219-234.

LINDOW, S. E., MCGOURTY, G. and ELKINS, R. (1996): Interactions of antibiotics with *Pseudomonas fluorescens* strain A506 in the control of fire blight and frost injury to pear. Phytopathol. 88, 841-848.

LINDSAY, W. L. (1979): Chemical Equilibria in Soils. Wiley, New York.

LOCKWOOD, J. L. and SCHIPPERS, B. (1984): Evaluation of siderophores as a factor in soil mycostasis. Trans. Br. Mycol. Soc. 82, 589-594.

LOPER, J. E. and HENKELS, M. D. (1997): Appl. Environ. Microbiol 62, 99-105.

LOPER, J. E. and LINDOW, S. E. (1994): A biological sensor for iron available to bacteria in their habitats on plant surfaces. Appl. Environ. Microbiol. 60, 1934-1941.

LOPER, J. E. and SCHROTH, M. N. (1986): Influence of bacterial sources of indole-3-acetic acid on root elongation of sugar beet. Phytopathol. 76, 386-389.

LOPER, J. E., SUSLOW, T. V. and SCHROTH, M. N. (1984): Lognormal distribution of bacterial populations in the rhizosphere. Phytopathol. 74, 1454-1460.

LYNCH, J. M. (1990): Introduction: some consequences of microbial rhizosphere competence for plant and soil. In The Rhizosphere. Ed. Lynch, J. M. 1-10. New York: John Wiley & Sons.

LYNCH, J. M. (1998): Terrestrial biotechnology. Current Opinion in Biotechnology, 9, 247–251.

MAHÉ, B. C., MASCLAUX, C., RAUSHER, L., ENARD, C. and EXPERT, D. (1995): Differential expression of two siderophore-dependent iron-acquisition pathways in *Erwinia chrysanthemi* 3937: characterization of a novel ferrisiderophore permease of the ABC transporter family. Mol Microbiol. 18, 33-43.

MANNINEN, M. and MATTILA-SANDHOLM, T. (1994): Methods for the detection of *Pseudomonas* siderophores. J. Microbiol. Methods 19, 223-234.

MAREK-KOZACZUK, M., DERYTO, M. and SKORUPSKA, A. (1996): Tn5 insertion mutants of Pseudomonas sp. 267 defective in siderophore production and their effect on clover (*Trifolium pratense*) nodulated with *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii*. Plant Soil 179, 269-274.

MARSCHNER, H. (1986): Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.

MARTIN, J. K. (1977): Factors infiuencing the loss of organic carbon from wheat roots. Soil Biol. Biochem. 9, 1-7.

MARUGG, J. D., VAN SPANJE, M., HOEKSTRA, W. P. M., SCHIPPERS, B. and WEISBEEK, P. J. (1985): Isolation and analysis of genes involved in siderophore-biosynthesis in the plant growth-stimulating *Pseudomonas putida* strain WCS 358. J. Bacteriol. 164, 563-570.

MATTHIJSE, A. G. (1984): Interaction of *Agrobacterium tumefaciens* with the cell surface. In Genes Involved in Microbe-Plant Interactions (D. P. S. Verma and Th. Hohn, Eds.), Springer Verlag, New York, pp. 33-54.

MAURER, B., MÜLLER, A., KELLER-SCHIERLEIN, W., and ZÄHNER, H. (1968): Ferribactin. a siderochrome from *Pseudomonas fluorescens* migula. Arch. Mikrob. 60, 326-339.

MAURHOFER, M., KEEL, C., HAAS, D. (1995): Influence of plant species suppression by *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0 with enhanced antibiotic production. Plant Path. 44, 40-50.

MEYER, J. M. and ABDALLAH, M. A. (1978): The fluorescent pigment *of Pseudomonas fluorescens:* biosynthesis, purification and physicochemical Properties. J. Gen. Microbiol. 107, 319-328.

MINO, Y., ISHIDA, T., OTA, N., INONE, M., NOMOTO, K., TAKEMOTO, T., TANAKA, H. and SUGIURA, Y. (1983): Mugineic acid-iron (III) complex and its structurally analogous cobalt complex: characterization and implication for absorption and transport of iron in gramineus plants. J. Am. Chem.Soc. 105, 4671-4676.

MONZYK, B. and CRUMBLISS, A. L. (1983): Factors that influence siderophore-mediated iron bioavailability: catalysis of interligand Fe transfer from ferrioxamine B to EDTA by hydroxamic acids. J. Inorg. Biochem. 19, 19-39.

MOORES, J. C., MAGAZIN, M., DITTA, G. S. and LEONG, J. (1984): Cloning of genes involved in the biosynthesis of pseudobactin, a high-affinity iron transport agent of a plant growth promoting *Pseudomonas* strain. J. Bacteriol. 157, 53-58.

MORITA, R. Y. (1988): Bioavailability of energy and its relationship to growth and starvation survival in nature. Can. J. Microbiol. 34, 436-441.

NAÁR, Z., VÁRADY, GY., KISS, Z., KUCSMA, N., KECSKÉS, M. (1995): Különböző fajokhoz tartozó *Trichoderma* törzsek kadmium érzékenysége, Agrokém Talajt., 44., 3-4. 457-462.

NADLER, K. D., JOHSTON, A. W. B., CHEN, J. W. and JOHN, T. R. (1990): A Rhizobium leguminosarum mutant defective in symbiotic iron acquisition. J. Bacteriol. 172, 670-677.

NEILANDS, J. B. (1981a): Microbial iron compounds. Annu. Rev. Biochem. 50, 715-731.

NEILANDS, J. B. (1981b): Iron absorption and transport in microorganisms, Annu. Rev. Nutr. 1, 27-46.

NEILANDS, J. B. (1982): Microbial envelope proteins related to iron. Annu. Rev. Microbiol. 36, 285-309.

NEILANDS, J. B. (1984a): Methodology of siderophores. Struct. Bond. 58, 1-24.

NEILANDS, J. B. (1984b): Siderophores of bacteria and fungi. Microbiol. Sci. 1, 9-14.

NEILANDS, J. B. (1989): Syderophore systems of bacteria and fungi. Metal Ions and Bacteria. Eds:. Beveridge, T. J. and Doyle, R. J. 141-164. Wiley, Somerset, NJ, USA.

NUCLO, R. L., JOHNSON, K. B. and STOCKWELL, V. O. (1998): Secondary colonization of pear blossoms by two bacterial antagonists of the fire blight pathogen. Plant Dis. 82, 661-688.

O'CONNOR, G. A., LINDSAY, W. L. and OLSEN, S. R. (1971): Diffusion of iron and iron chelates in soil. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 35, 407-410.

O'SULLIVAN, D. J. and O'GARA, F. (1992): Traits of fluorescens *Pseudomonas* ssp. involved in suppression of plant root pathogens. Microbiol. Rev. 56, 662-676.

OKKER, R. J. H., SPAINK, H., HILLE, J., van BRUSSEL, T. A. N., LUGTENBERG, B. and. SCHILPEROORT, R. A. (1984): Plant-inducible virulence promotor of the *Agrobacterium tumefaciens* triplasmid. Nature 312, 564-566.

OLSEN, R. A., BENNETT, J. H., BLUME, D. and BROWN, J. C. (1981): Chemical aspects of the Fe stress response mechanism in tomatoes. J. Plant Nutr. 3, 905-921.

ORLANDO, J. A. and NEILANDS, J. B. (1982): Fertichrome compounds as a source of iron for higher plants. In Chemistry and Biology of Hydroxamic Acids (H. Kehl, Ed.). S. Karger, Basel, pp. 123-129.

OWNLEY, B. H., WELLER, D. M. and THOMASHOW, L. S. (1992): Influence of in situ and in vitro pH on suppression of *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* by *Pseudomonas fluorescens* 2-79. Phythopathol. 82, 178-184.

PARK, C. S., PAULITZ, T. C. and BAKER, R. (1988): Biocontrol of fusarium wilt of cucumber resulting from interactions between *Pseudomonas putida* and non-pathogenic isolates of *Fusarium oxysporum*. Phytopathol. 78, 190-194.

PAUL, E. A. and CLARK, F. E. (1989): Soil Biology and Biochemistry, Academic Press, New York.

PAULITZ, T. C. (1991): Effect of *Pseudomonas putida* on the stimulation of *Pythium ultimum* by seed volatiles of pea and soybean. Phytopathol. 91, 1282-1287.

PAULITZ, T. C., ANAS, O. and FERNANDO, D. G. (1992): Biological Control of *Pythium* Damping off by seed-treatment with *Pseudomonas putida*: Relationship with Ethanol Production by Pea and Soybean Seeds. Biocont. Sci. Techn. 2, 193-201.

PAVLICHENKO, T. K. (1937): Quantitative study of the entire root system of weed and crop plants under field conditions. Ecology 18, 62-79.

PERSMARK, M., EXPERT, D. and NEILANDS, J. B. (1989): Isolation, characterization and synthesis of chrysobactin, a compound with siderophore activity from *Erwinia chrysanthemi*. J. Biol. Chem. 264, 3187-3193.

PERSMARK, M., PITTMAN, P., BUYER, J. S., SCHWYN, B., GILL, P. R. and NEILANDS, J. B. (1993): Isolation and structure of rhizobactin 1021, a siderophore from alfalfa symbiont of *Rhizobium meliloti* 1021. J. Am. Chem. Soc. 115, 3950-3956.

PHILSON, S. B. and LLINAS, M. (1982a): Siderochromes from *Pseudomonas fluorescens*. I. Isolation and characterization. J. Biol. Chem. 257, 8081-8086.

PHILSON, S. B. and LLINAS, M. (1982b): Siderochromes from *Pseudomonas fluorescens* II. Structural homology as revealed by NMR spectroscopy. J. Biol. Chem. 257, 8086-8090.

PODILE, A., KUMAR, B., and DUBE, H. (1988): Antibiosis of rhizobacteria against some plant pathogens. Ind. J. Microbiol. 28, 108-111.

POSTA, K. (1988): Rizobaktériumok serkentő hatása az almamagoncok növekedésére. Doktori értekezés.

POSTMA, J. and VAN VEEN, J. A. (1990): Habitable pore space and survival of *Rhizobium leguminosarum* biovar *trifolii* introduced into soil. Microb. Ecol. 19, 149-161.

POSTMA, J., van ELSAS, J. D., GOVAERT, J. M. and VAN VEEN, J. A. (1988): The dynamics of *Rhizobium leguminosarum* biovar *trifolii* introduced into soil as determined by immunofuorescence and selective plating techniques. FEMS Microbiol. Ecol. 53, 251-260.

POWELL, P. E. and SZANISZLÓ, P. J. (1982): Hydroxamate siderophores in the iron nutrition of plants. Plant Nutr. 5, 653-673.

POWELL, P. E., CLINE, G. R., REID, C. P. P. and SZANISZLÓ, P. J. (1980): Occurrence of hydroxamate siderophore iron chelators in soils. Nature 287, 833-834.

POWELL, P. E., SZANISZLÓ, P. J. and REID, C. P. P. (1983): Confirmation of occurrence of hydroxamate siderophores in soil by a novel *Escherichia coli* bioassay. Appl. Environ. Microbiol. 46, 1080-1083.

RAAIJMAKERS, J. M. and WELLER, D. M. (1998): Natural plant protection by 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas* spp. in take-all decline soils. Mol. Plant Micr.Interact. 11, 144-152.

RAAIJMAKERS, J. M. WELLER, D. M. and THOMASHOW, L. S. (1997): Frequency of antibiotic-producing *Pseudomonas* spp. in natural environments. Appl. Environ. Microbiol. 63, 881-887.

RAAIJMAKERS, J. M., VAN DER SLUIS, I., KOSTER, M., BAKKER, P. A. H. M., WEISBEEK, P. J. and SCHIPPERS, B. (1995): Utilization of heterologous siderophores and rhizosphere competence of fluorescent *Pseudomonas* spp. Can. J. Microbiol. 41, 126-135.

RAMAMOORTHY, V., VISWANATHAN, R., RAGUCHANDER, T., PRAKASAM, V., SAMIYAPPAN, R. (2001): Induction of systemic resistance by plant growth promoting rhizobacteria in crop plants against pests and diseases Crop Protection 20. 1-11.

RAMPHAL, R. and PIER, G. B. (1985): Role *of Pseudomonas aeruginosa* mucoid exopolysaccharide in adherence to tracheal cells. Infect. Immun. 47, 1-4.

RASKIN, I. (1992): Role of salicylic acid in plants. Ann. Rev. Plant Mol. Biol. 43, 439-445.

RATTRAY, E. A. S., TYRRELL, J. A., PROSSER, J. I., GLOVER, L. A. and KILLHAM, K. (1993): Effect of soil bulk density and temperature on wheat rhizosphere colonization by lux-marked *Pseudomonas fluorescens*. Eur. J. Soil Biol. 29, 73-82.

REID, C. P. P., CROWLEY, D. E., KIM, H. J., POWELL, P. E. and SZANISZLÓ, P. J. (1984): Utilization of iron by oat when applied as ferrated synthetic chelate or as ferrated hydroxamate siderophore. J. Plant Nutr. 7, 437-447.

ROSZAK, D. B. and COLWELL, R. R. (1987): Survival strategies of bacteria in the natural environment. Microbiol. Rev. 51, 365-379.

ROVIRA, A. D. (1965): Plant root exudates and their influence upon soil-microorganisms. In: Ecology of Soil-borne Plant Pathogens. Ed. Baker, K. F. and Snyder, W. C. Berkeley, CA: University of California Press. 170-186.

ROVIRA, A. D. (1979): Biology of the soil-root ínterface. In: The Soil Root Interface. J. L. Harley and R. Scott Russell (Eds.). Academic Press, New York, pp. 145-160.

ROVIRA, A. D. and DAVEY, C. B. (1974): Biology of the rhizosphere. In: The Plant Root and its Environment (E. W. Carson, ed.). University Press Virginia, Charlottesville, pp. 153-204.

ROVIRA, A. D., ELLIOTT, L. F. and COOK, R. J. (1990): The impact of cropping systems on rhizosphere organisms affecting plant health. In: The Rhizosphere. Ed. Lynch, J. M. 389-436. New York: John Wiley & Sons.

ROVIRA, A. D., FOSTER, R. C. and MARTIN, J. K. (1979): Note on terminology: origin, nature and nomenclature of the organic material in the rhizosphere. In The Soil-Root Interface (J.L. Harley, ed.). Academic, New York, pp. 1-4.

RÖMHELD, V. and KRAMER, D. (1983): Relationship between proton efflux and rhizodermal transfer cells induced by iron deficiency. J. Pflanzen physiol. 113, 73-83.

RÖMHELD, V. and MARSCHNER, H. (1983): Mechanism of iron uptake by peanut plants. Plant Physiol. 71, 949-954.

RÖMHELD, V., MÜLLER, C. and MARSCHNER, H. (1984): Localization and capacity of proton pumps in roots of intact sunflower plants. Plant Physiol. 76, 603-606.

RUSSELL, A., CROMEY, M., and JERMYN, W. (1987): Effect of seed treatment on seed-borne *Ascochyta* of lentil. Proc. Ann. Conf. Agron. Soc. N. Z. 17, 15-18.

SALT, G. E. (1979): The increasing interest in „minor pathogens." In Soil-Bonre Plant Pathogens (B. Schippers and W. Gams, Eds.). Academic, New York, pp. 284-312.

SAUVAGE, C., FRANZA, T. and EXPERT, D. (1996): Analysis of the Erwinia chrysanthemi ferrichrysobactin receptor gene: resemblance to the Escherichia coli fepA-fes bidirectional promoter region and homology with hydroxamate receptors. J. Bacteriol. 178, 1227-1231.

SCHER, F. M. and BAKER, K. (1980): Mechanisms of biological control in a *Fusarium*-suppressive soil. Phytopathol. 70, 412-417.

SCHER, F. M. and BAKER, R. (1982): Effect *of Pseudomonas putida* and a synthetic iron chelator on induction of soil suppressiveness to *Fusarium* wilt pathogens. Phytopathol. 72, 1567-1573.

SCHIPPERS, B. (1983): Prospects of biological control of plant pathogens with fluorescent *Pseudomonas* spp. In Proceedings of the 10th International Congress on Plant Protection, Brighton, The Lavenham Press Ltd., Lavenham, Suffolk. pp. 767-771.

SCHIPPERS, B., BAKKER, A. W. and BAKKER, P. A. H. M. (1987): Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere microorganisms and the effect of cropping practices. Annu. Rev. Phytopathol. 25, 339-358.

SCHIPPERS, B., GEELS, F. P., HOEKSTRA, O., LAMERS, J. G., MAENHOUT, C. A. A. A. and SCHOLTE, K. (1985): Yield depressions in narrow rotations caused by unknown microbial factors and their suppression by selected pseudomonads. In: Ecology and Management of Soil-Borne Plant Pathogens (Parker, C. A., Moore, K. J., Wong, P. T. W., Rovira, A. E. and Kolmorgen, J. F. Eds.). The American Phytological Society, St Paul, MN, pp. 127-130.

SCHMIDLI-SACHERER, P., KEEL, C. and DEFAGO, G. (1997): The global regulator GacA of *Pseudomonas fluorescens* CHA0 is required for suppression of root diseases in dicotyledons but not in *Gramineae*. Plant Pathol. 46, 80-90.

SCHOLTE, K., VEENBAANS-RIJKS, J. W. and LABRUYÈRE, K.E. (1985): Potato growing in short rotations and the effect o*f Streptomyces* spp., *Colletotrichum coccoides, Fusarium tabacinum* and *Verticillium dahliae* on plant growth and tuber yield. Potato Res. 28, 331-348.

SCHROTH, M. N. and HANCOCK, J. G. (1982): Disease-suppressive soil and root-colonizing bacteria. Science 216, 1376-1381.

SCHWYN, B. and NEILANDS, J. B. (1987): Universal Chemical Assay for the Detection and Determination of Siderophores. Anal. Biochem. 160, 47-56.

SEQUEIRA, L. (1987): Biological control of plant pathogens: present status and future prospects. Integrated pest management protection integree, quo vadis? An international perspective (Ed. Delucchi, V.). Geneva, Switzerland; Parasitis 49, 217-235. .

SIMON, A., ROVIRA, A. D. and SAUDS, D. C. (1973): An improved selective medium for the isolation of fluorescent pseudomonas. J. Appl. Bacter. 36, 141-145.

SIVAN, A. and CHET, I. (1993): Integrated control of fusarium crown and root rot of tomato with *Trichoderma harzianum* in combination with methyl bromide or soil solarization. Crop Prot. 12, 380-386.

SLATER, J. H. and BULL, A. T. (1978): Interactions between microbial populations. Companion to Microbiology (A. T. Bull and P. M. Meadow, Eds.) Longman, London, 181.

SLININGER, P. J., CAUWENBERGE, J. E., VAN BOTHAST, R. J., WELLER, D. M., THOMASHOW, L. S., COOK, R. J. and VAN CAUWENBERGE, J. E. (1996): Effect of growth culture physiological state, metabolites, and formulation on the viability, phytotoxicity, and efficacy of the take-all biocontrol agent *Pseudomonas fluorescens* 2-79 stored encapsulated on wheat seeds. Appl. Microbiol. Biotechnol. 45, 391-398.

SLINNINGER P. J. and SHEA-WILBUR, M. A. (1995): Liquid-culture pH, temperature, and carbon (not nitrogen) source regulate phenazine productivity of the take-all biocontrol agent *Pseudomonas fluorescens* 2-79. Appl. Microbiol. Biotechnol. 43, 794-800.

SMITH, M. J., SHOOLERY, J. N. SCHWYN, B., HOLDEN, I. and NEILANDS, J. B. (1985): Rhizobactin, a structurally novel siderophore from *Rhizobium meliloti*. J. Am. Chem. Soc. 107, 1739-1743.

STOCKWELL, V. O., JOHNSON, K. B. and LOPER, J. E. (1996): Compatibility of bacterial antagonists of *Erwinia amylovora* with antibiotics used to conlrol fire blight. Phytopathol. 86, 834-840.

STUTZ, E. (1964): Aufnahme von Ferrioxamin B durch Tomatenpflanzen, Experimentia 20, 430-431.

STUTZ, E. W., DÉFAGO, G. and KERN, H. (1986): Naturally occurring fluorescent pseudomonads involved in suppression of black root rot of tobacco. Phytopathol. 76, 181-185.

SUSLOW, T. V. (1982): Role of root-colonizing bacteria in plant growth. In Phytopathogenic Prokaryotes, Vol. I. (M. S. Mount and G. H. Lacy, Eds.). Academic. New York, pp. 187-223.

SUSLOW, T. V. and SCHROTH, M. N. (1982): Rhizobacteria of sugar beets: effects of seed application and root colonization on yield. Phytopathol. 72, 199-206.

SUSLOW, T. V. and SCHROTH, M. N. (1982): Role of deleterious rhizobacteria as minor pathogens in reducing crop growth. Phytopathol. 72, 111-115.

TAYLOR, A. G. and HARMAN, G. E. (1990): Concepts and technologies of selected seed treatments. Annu. Rev. Phytopathol. 28, 321-339.

TEINTZE, M. and LEONG, J. (1981): Structure of Pseudobactin A, a second siderophore from plant growth promoting *Pseudomonas* B10. Biochemistry 20, 6457-6462.

TEINTZE, M. HOSSAIN, B., BARNES, C. L., LEONG, J. and van der HELM, D. (1981): Structure of ferric pseudobactin, a siderophore from a plant growth promoting *Pseudomonas.* Biochem. 20, 6446-6457.

TEPPER, E. C. (1945): Metodika ucseta tipicsnüh bakterij rizoszferü szelstkohozjajsztvennüh rasztenij. TSZHA dokladü, vüp. 2, 131.

THOMSON, S. and HALE, C. (1987): A comparison of fire blight incidence and environment between New Zealand and western United States. Acta Horticult. 217, 93-98.

TOYOTA, K. and IKEDA, K. (1997): Relative importance of motility and antibiosis in the rhizoplane competence of a biocontrol agent *Pseudomonas fluorescens* Me1RC2Rif. Biol. Fert. Soil. 25, 416-420.

TROXLER, J., ZALA, M., NATSCH, A., MOËNNE-LOCCOZ, Y. and DÉFAGO, G. (1997): Autecology of the biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* CHA0 in the rhizosphere and inside roots at later stages of plant development. FEMS Microbiol. Ecol. 23, 119-130.

UDEY, L. R. and FRYER, J. L. (1978): Immunization of fish with bacterins of *Aeromonas salmonicida.* Mar Fish. Rev. 40, 12-17.

VAN BRUSSEL, A. A. N., ZAAT, S. ,CANTER-CREMERS, H., WIJFFELMAN, C., PEES, E., TAK, T. and LUGTENBERG, E. (1985): Role of plant root exudate and symplasmid-localized nodulation genes in the synthesis of thick and short roots of common vetch. J. Bacteriol. 165, 517-522.

VAN DER ZWET, T., KEIL, H. L. (1979): Fire blight: A bacterial disease of rosaceous plants. Agriculture Handbook no. 510, U. S. Goverment Printing Office, Washington DC.

VAN ELSAS, J. D. and OVERBEEK, L. S. (1993): Bacterial responses to Soil Stimuli. In: Starvation in Bacteria, ed: Kjelleberg, S. Plenum Press, New York pp. 55-79.

VAN ELSAS, J. D., DIJKSTRA, A. E, GOVAERT, J. M., and VAN VEEN, J. A. (1986): Survival of *Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis* introduced into two soils of different texture in field microplots. FEMS Microbiol. Ecol. 38, 151-160.

VAN ELSAS, J. D., TREVORS, J. T., JAIN, D., WOLTERS, A. C., HEIJNEN, C. E. and van OVERBEEK, L. S. (1992): Survival of, and root colonization by, alginate-encapsulated *Pseudomonas fluorescens* cells following introduction into soil. Biol. Fertil. Soils 14, 14-22.

VAN ELSAS, J. D., WOLTERS, A. C., CLEGG, C. D., LAPPIN-SCOTT, H. M. and ANDERSON, J. M. (1994): Fitness of genetically-modified *Pseudomonas fluorescens* in competition for soil and root colonization. FEMS Microbiol. Ecol. 13, 259-272.

VAN ELSAS, VAN OVERBEEK, L. S., FELDMAN, A. M., DULLEMANS, A. M. and DE LEEUW, O. (1991): Survival of genetically engineered *Pseudomanas fluorescens* in soil in competition with the parent strain. FEMS Microbiol. Ecol. 85, 53-64.

VANNESTE, J. L. (1996): Honey bees and epiphylic bacteria to control fire blight, a bacterial disease of apple and pear. Biocontrol News Inform. 17, 67N-78N.

VISWANATHAN, R. (1999): Induction of systemic resistance against red rot disease in sugarcane by plant growth promoting rhizobacteria. Ph.D. Thesis, TNAU, Coimbatore, India, 175p.

VOISARD, C., BULL, C. T., KEEL, C., LAVILLE, J., MAURHOFER, M., SCHNIDER, U., DÉFAGO, G. and HAAS, D. (1994): Biocontrol of root diseases by *Pseudomonas fluorescens* CHA0: Current concepts and experimental approaches. 67-89. In: Molecular Ecology of Rhizosphere Microorganisms: Biotechnology and the release of GMO's. F. O'Gara, D. N. Dowling, B. Boesten, Eds. VCH, Weinheim, Germany.

VOISARD, C., KEEL, C., HAAS, D. and DÉFAGO, G. (1989): Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* helps suppress black root rot of of tobacco under gnotobiotic conditions. Eur. Mol. Biol. Organ. J. 8, 351-358.

VON BRAUN, V. (1985): The unusual features of the iron transport systems of *Escherichia coli.* Trends Biohem. Sci. 10, 75-78.

WEGER DE, L., AVAN BOXTEL, R., VAN DER BURG, B., GRUTERS, R., GEELS, F. P., SCHIPPERS, R. and LUGTENBERG, B. (1985): Outer membrane proteins of plant growth-stimulating antagonistic root-colonizing *Pseudomonas* spp. J. Bacteriol. 165, 585-594.

WELLER, D. M. and COOK, R. J. (1983): Suppression of take-all of wheat by seed treatments with fluorescent pseudomonads. Phytopathol. 73, 463-469.

WELLER, D. M., THOMASHOW, L. S. (1994): Current challenges in introducing beneficial microorganisms into the rhizosphere 1-18. In: Molecular Ecology of Rhizosphere Microorganisms: Biotechnology and the release of GMO's. F. O'Gara, D. N. Dowling, B. Boesten, Eds. VCH, Weinheim, Germany.

WHIPPS, J. M., and LYNCH, J. M. (1983): Substrate flow and utilization in the rhizosphere of cereals. New Phytol. 95, 605-623.

WILSON, M and LINDOW, S. E. (1993): Interactions Between the Biological Control Agent *Pseudomonas fluorescens* A506 and *Erwinia amylovora* in Pear Blossoms. Phytopathol. 83, 117-123.

WODZINSKI, R. S., UMHOLTZ, T. E. and BEER, S. V. (1994): Mechanisms of inhibition of E. *amylovora* by *E. herbicola* in vitro and in vivo. J. Appl. Bacteriol. 76, 22-29.

WONG, P. T. W. and BAKER, R. (1984): Suppression of wheat take-all and *Ophiobolus* patch by fluorescent pseudomonas from a *Fusarium*-suppressive soil. Soil Biol. Biochem.16, 397-403.

WRIGHT, S. A. I. and BEER, S. V. (1996): The role of antibiotics in biological control of fire blight by *Erwinia herbicola* strain Eh318. Acta Hortic. 411, 309-311.

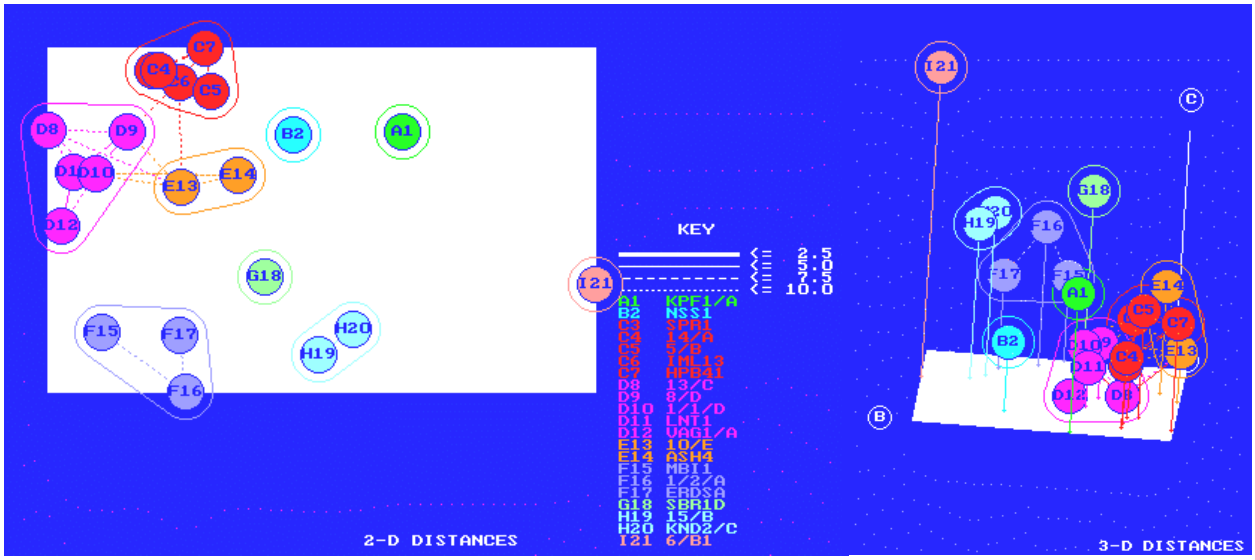
XU, T., PEER, R. V., RATTINK, H., and SCHIPPERS, B. (1988): The potential use of fluorescent pseudomonads in the protection of carnations against *Fusarium* wilt in hydroponics. Acta Horticult. 216, 93-100.

YEOMAN, K. H., DELGADO, M. J., WEXLER, M., DOWNIE, J. A. and JOHNSTON, A. W. B. (1997): Microbiol. 143, 127-134.

YOUNG, C. S. and BURNS, R. G. (1993): Detection, survival, and activity of bacteria added to soil. In: Soil Biochemistry. Eds. Bollag, J. and Stotzky, G. 1-63. New York, Marcel Dekker, Inc.

ZHANG, J., HOWELL, C. R. and STARR, J. L. (1996): Suppression of *Fusarium* colonization of cotton roots and *Fusarium* wilt by seed treatments with *Gliocladium virens* and *Bacillus subtilis*. Biocontrol Sci. Technol. 6, 175-187.

M.2. ÁBRÁK ÉS TÁBLÁZATOK



55. ábra. A Pseudomonas törzsek rokonsági kapcsolatának két- és háromdimenziós rajza

14. táblázat. Pseudomonas törzsek egymással szembeni antagonista hatása

	PCO1	PCO2	PCO2*	PCO3	PFL1	PFU1	PFU2	PFU2*	PFU3	PFU3*	PFU4	PFU4*	PFU5	PFU5*	PFU6	PFU6*	PFU7	PFU8	PPU1	PPU2	PPU3	PPU3*	PPU4	PPU5	PPU6	PSP1	PSP2	PSP2*	PSY1	PTO1	PTO2	PTO2*	CHA0	2-79	TMIA3
PCO1		6^{-}	0	10^{-}	0	0	13$^{\times}$	10^{-}	9$^{\times}$	9$^{\times}$	0	12^{-}	12*	12$^{\times}$	7$^{\times}$	7$^{\times}$	0	7$^{\times}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	8,5
PCO2	2^{-}		0	0	0	7^{-}	10	10$^{\times}$	0	0	0	10^{-}	13*	0	0	0	0	0	0	13*	10^{-}	10^{-}	0	8$^{\times}$	0	0	12*	0	0	0	0	0	0	2^{-}	0	0
PCO2*	2^{-}	0		0	0	8^{-}	9	9$^{\times}$	0	0	0	11^{-}	12*	0	0	0	0	0	0	13*	9^{-}	8^{-}	0	8$^{\times}$	0	0	13*	0	0	0	0	0	3^{-}	0	0
PCO3	2^{-}	0	0		0	7^{-}	9	9$^{\times}$	0	0	0	9^{-}	13*	0	0	0	0	0	0	11*	0	9^{-}	0	7$^{\times}$	0	0	12*	0	2$^{\times}$	0	0	0	3^{-}	0	0
PFL1	4	6	6	7		8*	10	12	8$^{\times}$	10^{-}	7	10^{-}	12*	8	5^{-}	7	0	8$^{\times}$	0	8^{-}	15^{-}	15^{-}	6$^{\times}$	15$^{\times}$	0	10$^{\times}$	3*	8*	11	5	6$^{\times}$	6	6,5	6	8,5
PFU1	2	5	6	4	4$^{\times}$		6	6	0	7^{-}	3	6$^{\times}$	9*	4$^{\times}$	0	0	0	0	6$^{\times}$	4*	6^{-}	6^{-}	0	8$^{\times}$	4^{-}	8$^{\times}$	5$^{\times}$	0	5	3$^{\times}$	5$^{\times}$	4	4	3	5
PFU2	6*	6	10*	9	7	0		0	11$^{\times}$	4*	9*	8	12*	11$^{\times}$	5	7	3	8$^{\times}$	7	9^{-}	11^{-}	11^{-}	8*	10^{-}	8*	0	2	1	9*	5*	5	8	7	6	8
PFU2*	5*	5	8*	9	7	0	0		8$^{\times}$	3*	9*	7	12*	10$^{\times}$	4	7	3	8$^{\times}$	7	11^{-}	9^{-}	10^{-}	7	8^{-}	8*	1	2	2	10*	5*	5	7,5	7	7	8
PFU3	3	3$^{\times}$	5$^{\times}$	5	5	0	11	11		0	7	6	12*	9$^{\times}$	0	0	8^{-}	0	8	12*	14^{-}	14^{-}	0	6$^{\times}$	7	5	15*	0	11*	6	6	7	7	7	9
PFU3*	3	3$^{\times}$	8$^{\times}$	6	8	0	13	12	0		10	6*	14*	10$^{\times}$	5$^{\times}$	0	9^{-}	0	8	16*	15^{-}	12^{-}	0	5$^{\times}$	11	7*	16*	0	13*	7	6	8	7	7,5	10
PFU4	0	4$^{\times}$	6$^{\times}$	4	6	1	3	5	7$^{\times}$	7$^{\times}$		0	10*	5$^{\times}$	5$^{\times}$	5$^{\times}$	6^{-}	5$^{\times}$	4$^{\times}$	0	5^{-}	3^{-}	0	4	4$^{\times}$	0	0	1	7	7	6	4	7	5	7
PFU4*	0	3$^{\times}$	7$^{\times}$	6	4	2	6	8	7$^{\times}$	5$^{\times}$	0		10*	4$^{\times}$	4$^{\times}$	5$^{\times}$	5^{-}	5$^{\times}$	2$^{\times}$	0	6$^{\times}$	4^{-}	0	0	2	0	0	2,5	8	6	5	4	6	6	7
PFU5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PFU5*	0	0	0	0	0	0	11^{-}	8^{-}	0	0	0	0	7*		0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	8*	3^{-}	3^{-}	3^{-}	2^{-}	0	0
PFU6	4	5	8	5	5	0	11$^{\times}$	11	0	0	7*	6*	14*	9$^{\times}$		0	4$^{\times}$	0	10	13*	5	3	0	12	8	5	14*	0	13	5	6	5	7	8*	10*
PFU6*	4	5	7	6	6	0	10^{-}	10	0	0	8*	5	12*	9$^{\times}$	0		5$^{\times}$	0	10	13*	4	6*	0,5	9	8	5	13*	0	12	5	5	6,5	6	7	9
PFU7	0	0	0	8$^{\times}$	0	6*	9	9	8^{-}	7^{-}	2^{-}	2^{-}	11*	6^{-}	6^{-}	6		6^{-}	0	9*	10^{-}	8^{-}	0	8$^{\times}$	6^{-}	4^{-}	10*	7*	8	4$^{\times}$	3^{-}	4^{-}	5^{-}	5$^{\times}$	5$^{\times}$
PFU8	6	6	6	7	9	0	13	11	6$^{\times}$	0	10*	8	14*	10$^{\times}$	3$^{\times}$	0	4		11	15*	13^{-}	15^{-}	0	13	8	7	15*	0	13*	6*	6*	6,5*	8*	8	10*
PPU1	5	5	6	6	9*	0	0	0	7$^{\times}$	8$^{\times}$	8*	6	14*	12$^{\times}$	7^{-}	8	4	8$^{\times}$		0	0	0	6	0	0	0	0	0	11*	7	6	5	7	5	8*
PPU2	0	0	0	0	0	0	0	3^{-}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PPU3	4*	6	4	7*	6*	0	0	0	4$^{\times}$	2	6*	6$^{\times}$	12*	11	4*	8	4	5	8	8^{-}		3$^{\times}$	6	2$^{\times}$	7	0,5	2	1,5	11*	5	5	6	6,5	6	8*
PPU3*	5*	5	6*	7*	6*	0	0	0	5$^{\times}$	2	9*	8$^{\times}$	11*	11	5*	9	5	5	7	8^{-}	2		6	10^{-}	8	0	3	1	11*	4	6	9$^{\times}$	6,5	6	8*
PPU4	3$^{\times}$	3$^{\times}$	3	5	4$^{\times}$	0	0	0	0	0	0	0	10*	0	0	0	2	0	0	10$^{\times}$	0	0		0	0	0	8$^{\times}$	0	10*	5	3^{-}	0	6$^{\times}$	4$^{\times}$	9*
PPU5	2$^{\times}$	2^{-}	2^{-}	4$^{\times}$	3	8*	7	8	4	0	4	12$^{\times}$	11*	5	0	5^{-}	0	0	6	8$^{\times}$	7	7	2$^{\times}$		4$^{\times}$	0	6$^{\times}$	7	11	2	3	3	2	2	7
PPU6	4	7*	8	7*	6	9^{-}	2$^{\times}$	2^{-}	6$^{\times}$	5	6	6$^{\times}$	11*	0	5$^{\times}$	7	2	6$^{\times}$	0	0	2	2	7*	0		0	0	0,5	12*	5	8	7,5	6	7	10
PSP1	2$^{\times}$	5	6	5	3	9	8	7	10$^{\times}$	2$^{\times}$	5	4$^{\times}$	12*	6	2$^{\times}$	5	1$^{\times}$	6$^{\times}$	5$^{\times}$	4^{-}	8$^{\times}$	9	3	2^{-}	3$^{\times}$		8	8	12*	4	3$^{\times}$	4$^{\times}$	5	4	9
PSP2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4*	0	0	0	0	0	0	4^{-}	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0
PSP2*	3$^{\times}$	3$^{\times}$	0	6$^{\times}$	2	1	5	6	0	0	4	2^{-}	7*	3$^{\times}$	0	0	4^{-}	0	4$^{\times}$	5$^{\times}$	7$^{\times}$	6^{-}	0	7$^{\times}$	6$^{\times}$	5$^{\times}$	5		7	3,5	4	4$^{\times}$	3.5$^{\times}$	4	7$^{\times}$
PSY1	0	0	0	3^{-}	0	0	2$^{\times}$	0	0	0	0	0	6*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0
PTO1	0	0	0	0	0	0	3	4	0	0	0	0	10*	10$^{\times}$	3^{-}	0	0	4$^{\times}$	0	0	5	3	0	0	0	0	0	1,5	8$^{\times}$		0	0	0	0	0
PTO2	0	0	0	4^{-}	0	0	8^{-}	10^{-}	4^{-}	5$^{\times}$	0	6$^{\times}$	11*	9^{-}	3^{-}	2	0	4$^{\times}$	0	0	2^{-}	2^{-}	0	0	0	0	0	1$^{\times}$	8	0		0	0	0	8$^{\times}$
PTO2*	0	0	3^{-}	0	0	0	8^{-}	10^{-}	5^{-}	4$^{\times}$	0	6$^{\times}$	12*	9^{-}	3^{-}	3	0	4$^{\times}$	0	0	0	2^{-}	0	0	0	0	0	1$^{\times}$	8	0	0		0	0	6
CHA0	0	5	7	6*	5*	0	7$^{\times}$	3$^{\times}$	5$^{\times}$	8$^{\times}$	6*	7^{-}	12*	3$^{\times}$	8$^{\times}$	4	2^{-}	0	0	11*	6^{-}	6^{-}	0	8	3^{-}	0	11*	2,5	8	3^{-}	3$^{\times}$	3.5$^{\times}$		2	4^{-}
2-79	6$^{\times}$	9*	11*	4$^{\times}$	3$^{\times}$	8	9$^{\times}$	9	12$^{\times}$	5^{-}	4^{-}	0	8*	4	10^{-}	2$^{\times}$	0	0	0	8*	11^{-}	11^{-}	0	8^{-}	0	0	10*	6^{-}	7	3^{-}	3^{-}	3^{-}	6		6
TMIA3	0	0	0	0	0	6$^{\times}$	5$^{\times}$	5	0	0	0	5^{-}	10*	3$^{\times}$	0	0	0	0	0	20*	7^{-}	0	0	3$^{\times}$	0	0	18*	5^{-}	3*	0	0	0	3$^{\times}$	2^{-}	

*JELMAGYARÁZAT: az oszlopban(függőlegesen) feltüntetett törzsek a pontszerűen leoltott, a sorban (vízszintesen) levő törzsek pedig a másnap ráporlasztott törzseket jelentik. A *-gal jelzett számok igen erős (szinte 100%-os), a ×-szel jelzettek viszonylag gyenge, míg a minusszal jelzettek igen gyenge antagonista hatásra utalnak.*
A feltüntetett átlagértékek a gátlási zóna méretét jelzik mm-ben.

15. táblázat. Fluoreszkáló Pseudomonasok antagonista hatása egymással szemben

TÖRZSEK	PAE1	PCO1	PFU2×	PPU3*	PPU3×	PSP7	PSP8	PTO1	CHA0	2-79	TMIA3
PAE1		0	0	0	0	0	7	2	2	0	3
PCO1	1		0	0	0	0	0	0	0	1	0
PFU2×	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0
PPU3*	2	0	0		2	2	8	6	0	0	0
PPU3×	6	3	3	4		8	6	8	5	4	3
PSP7	5	3	9	8	7		8	6	5	5	6
PSP8	4	3	8	4	8	0		8	6	6	6
PTO1	2	3	8	0	8	4	7		4	0	4
CHA0	3	0	5	0	3	4	6	5		0	0
2-79	5	2	4	0	3	3	4	4	2		0
TMIA3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	

JELMAGYARÁZAT: Függőlegesen a pontszerűen leoltott törzsek, vísszintesen pedig a másnap ráporlasztott törzsek vannak feltüntetve. A feltüntetett számok a gátlási zóna méretének mm-ben megadott átlagértékeit jelzik.

16. táblázat. Pseudomonasok antagonista hatása gombákkal szemben

TÖRZSEK NEVE	*Alternaria tenuis*	*Botrytis cinerea*	*Fusarium dianthy*	*Fusarium oxysporum*	*Fusarium sp.*	*Rhizoctonia solani*	*Sclerotinia minor*	*Sclerotinia sclerotiorum*	*Trichoderma viride*
PCO1	1	3	2	0,5	2	0	1,5	3	1
PCO2	0,5	3	3	1	0	0	0	0	0
PCO3	0	2	3	0	0	0	0	0	0
PFU1	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0
PFU2	1	2	0	0	0	0	2,5	2,5	2
PFU3	0	0	1,5	0	0	0	0	0	0
PFU4	0	2	1,5	0	0	0	0	0	0
PFU5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0
PFU6	0	0	1	0	0	0	0	0	0
PFU7	0	1	0	0,5	1,5	0	0	0	0
PFU8	2	0	0	0	0	0	0	0	0
PPU1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PPU2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
PPU3	0	0	0	0	0	0	2,5	0	0
PPU4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PPU5	0,5	3	3	0	0	0	0	0	0
PPU6	0	0	1	0	0	0	0	0	0
PSP1	0,5	5	2	1	0	0	5	0	0
PSP2	1	0,5	2,5	0	0	0	0	0	0
PSY1	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0
PTO1	1	2	2	1	2	2,5	1,5	0	0
PTO2	1	2	1	0	0	0	1,5	0	0

JELMAGYARÁZAT: Az antagonizmus relatív mértéke:

0: nincs a gomba átnő a baktériumon
1: igen gyenge a gomba csak a baktérium szélére nő rá
2: gyenge a gomba csak a baktérium széléig hatol
3: közepes a baktérium szélénél a gátlási zóna 1-2 mm
4: erős a baktérium szélénél a gátlási zóna 3-5 mm
5: igen erős a baktérium szélénél a gátlási zóna 6-15 mm

A feltüntetett számok a gátlási zóna méretének mm-ben megadott átlagértékeit jelzik.

táblázat. Pseudomonasok antagonista hatása növénypatogén gombákkal szemben, maláta agaron

NR.	TÖRZSEK KÓDJA	*Pythium ultimum*	*Phoma med.* v. *pinodella*
1	PCO1	1	0; 28/28; 40/40
2	PCO2	0	0; 24/27; 33/39
3	PCO2*	0	0; 24/27; 33/39
4	PCO3	0	0; 25/27; 36/39
5	ELTE	0	0; 25/27; 34/39
6	PFU1	0	0; 24/27; 34/39
7	PFU2	3	0; 23/27; 29/38
8	PFU2*	3	0; 22/26; 28/39
9	PFU3	0	0; 25/27; 34/39
10	PFU3*	0	0; 24/29; 35/40
11	PFU4	0	0; 27/27; 35/39
12	PFU4*	0	0; 26/27; 35/39
13	PFU5	0/GYENGÉN NŐTT	0; 25/27; 34/38
14	PFU5*	0	0; 25/26; 34/35
15	PFU6	0	0; 24/27; 34/38
16	PFU6*	0	0; 24/27; 34/39
17	PFU7	0	0; 26/27; 36/39
18	PFU8	0	0; 25/27; 34/38
19	PPU1	0	0; 25/28; 34/39
20	PPU2	0	0; 28/28; 40/38
21	PPU3	3	0; 24/28; 27/38
22	PPU3*	3	0; 20/28; 26/40
23	PPU4	0	0; 26/27; 35/39
24	PPU5	0	0; 25/27; 36/39
25	PPU6	0	0; 27/26; 36/38
26	PSP1	0	0; 25/28; 35/39
27	PSP2		NEM NŐTT KI
28	PSP2*	0	0; 25/28; 35/39
29	PSY1	0	0; 28/28; 39/37
30	PTO1	0	1; 20/29; 22/40
31	PTO2	0	0; 25/27; 35/39
32	PTO2*	0	0; 27/27; 34/39
33	CHA0	9	11; 11/24; 11/34
34	2-79	5	10; 10/19; 10/19
35	TMIA3	8	5; 12/25; 17/37

JELMAGYARÁZAT: A Pythium oszlopában és a Phoma oszlopának elején álló számok a gátlási zóna nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben, a Phománál a további számpárok az ellipszoid alakú gombatelep rövidebb és hosszabb átmérőjének adatai hat és kilenc nap inkubáció után.

17. táblázat. Pseudomonasok antagonista hatása növénypatogén gombákkal szemben, maláta-King B kevert táptalajon

TÖRZSEK KÓDJA	*Ascochyta pisi*	*Fusarium culmorum*	*Phoma med. var. pinodella 29*	*Sclerotinia minor*
PAE1	25/26	27/43	28/30	28/72
PCO1	27/27	43/43	30/30	62/71
PFU2*	29/29	44/44	32/32	36/45
PFU2×	27/27	45/43	32/30	27/27
PFU3*	27/27	40/40	30/35	28/35
PFU8	29/29	43/44	32/32	60/70
PPU3*	19/27	20/39	20/35	17/47
PPU3×	21/23	35/37	23/29	21/24
PSP3	27/30	40/40	30/33	22/21
PSP3*	27/28	45/44	31/33	48/45
PSP3×	27/26	40/40	31/31	31/50
PSP4	28/28	42/40	29/33	41/57
PSP4*	28/28	42/40	30/30	35/35
PSP5	27/28	42/41	30/30	32/31
PSP6	28/28	45/45	30/30	35/35
PSP7	26/28	40/45	21/23	29/70
PSP8	24/25	37/42	28/30	17/19
PTO1	27/30	45/45	30/30	37/60
CHA0	17/20	20/24	24/31	21/36
CHA0*	16/23	18/38	18/27	20/73
2-79	20/28	20/36	22/30	12/18
TMIA3	21/26	28/38	22/27	21/75

JELMAGYARÁZAT: Az oszlopokban lévő számpárok az ellipszoid alakú gombatelepek rövidebb és hosszabb átmérőjének mm-ben megadott adatai egyhetes inkubáció után.

18. táblázat. Pseudomonas törzspárok antagonista hatása Ascochyta növénypatogén gombával szemben

TÖRZSPÁROK	*ASCOCHYTA* TELEPMÉRET
PAE1–CHA0*	37/63
PAE1–PSP6	35/50
PAE1–PSP7	23/47
PPU3*–CHA0*	33/61
PPU3*–CHA0$^{\times}$	30/59
PPU3*–PAE1	26/47
PPU3*–PSP7	39/66
PPU3*–PSP8	34/60
PPU3$^{\times}$–CHA0*	33/55
PPU3$^{\times}$–CHA0$^{\times}$	35/48
PPU3$^{\times}$–PAE1	18/35
PPU3$^{\times}$–PPU3*	29/52
PPU3$^{\times}$–PSP7	40/59
PPU3$^{\times}$–PSP8	40/65
PPU3$^{\times}$–TMIA3	44/64
PSP6–PSP7	42/60
PTO1–2-79	28/50
PTO1–CHA0*	34/57
PTO1–CHA0$^{\times}$	34/59
PTO1–PAE1	20/38
PTO1–PPU3*	29/58
PTO1–PPU3$^{\times}$	60/64
PTO1–PSP7	42/62

TÖRZSPÁROK	*ASCOCHYTA* TELEPMÉRET
PTO1–PSP8	50/66
PTO1–TMIA3	64/67
CHA0*–PSP6	43/64
CHA0*–PSP7	41/64
CHA0$^{\times}$–CHA0*	27/30
CHA0$^{\times}$–PAE1	18/33
CHA0$^{\times}$–PSP6	39/63
CHA0$^{\times}$–PSP7	43/66
2-79–CHA0*	38/62
2-79–CHA0$^{\times}$	34/57
2-79–PAE1	28/48
2-79–PPU3*	30/55
2-79–PPU3$^{\times}$	31/55
2-79–PSP7	40/64
2-79–PSP8	36/62
2-79–TMIA3	29/49
TMIA3–CHA0*	38/60
TMIA3–CHA0$^{\times}$	32/47
TMIA3–PAE1	20/30
TMIA3–PPU3*	26/52
TMIA3–PSP7	45/63
TMIA3–PSP8	38/48

JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő számpárok az ellipszoid alakú gombatelepek keskenyebb és szélesebb átmérőjét jelentik mm-ben kifejezve.

19. táblázat. Pseudomonas törzskombinációk antagonista hatása Ascochyta pisi növénypatogén gombával szemben

TÖRZSKOMBINÁCIÓK	*ASCOCHYTA* TELEPMÉRET
PAE1–2-79–CHA0$^{\times}$	7/8
PAE1–2-79–PPU3*	19/34
PAE1–2-79–PPU3$^{\times}$	22/40
PAE1–2-79–PSP7	0
PAE1–2-79–TMIA3	24/42
PAE1–PPU3*–CHA0$^{\times}$	26/45
PAE1–PPU3$^{\times}$–CHA0$^{\times}$	28/42
PAE1–PPU3$^{\times}$–PPU3*	24/42
PAE1–PPU3$^{\times}$–TMIA3	32/50
PAE1–PSP7–CHA0$^{\times}$	37/55
PAE1–PSP7–PPU3*	31/49
PAE1–PSP7–PPU3$^{\times}$	0
PAE1–PSP7–TMIA3	40/50
PAE1–PTO1–2-79	30/56

TÖRZSKOMBINÁCIÓK	*ASCOCHYTA* TELEPMÉRET
PAE1–PTO1–CHA0$^{\times}$	20/30
PAE1–PTO1–PPU3*	22/40
PAE1–PTO1–PPU3$^{\times}$	32/56
PAE1–PTO1–PSP7	0
PAE1–PTO1–TMIA3	26/47
PAE1–TMIA3–CHA0$^{\times}$	24/35
PAE1–TMIA3–PPU3*	22/36
PTO1–2-79–PPU3*	22/36
PTO1–2-79–TMIA3	27/46
PTO1–PPU3*–PPU3$^{\times}$	27/41
PTO1–PPU3*–TMIA3	15/21
2-79–PPU3*–TMIA3	29/39
TMIA3–PPU3*–PPU3$^{\times}$	25/42

JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő számpárok az ellipszoid alakú gombatelepek keskenyebb és szélesebb átmérőjét jelentik mm-ben kifejezve.

20. táblázat. Pseudomonas törzsek antagonista hatása különböző Erwinia amylovora törzsekkel szemben

TÖRZSEK KÓDJA	*Erwinia amylovora 895*	*Erwinia amylovora 898*	*Erwinia amylovora 931*	*Erwinia amylovora 910*	*Erwinia amylovora 909*	*Erwinia amylovora 902*
PAE1	8,5*	9*	11	8,5*	9,5*	9,5*
PCO1	9,5×	7,5×	9×	6,5	9×	8,5
PFU2*	5,5	0	6,5×	3	0	0
PFU2×	8	8,5	8,5×	5,5	8,5	6,5
PFU3*	8,5	8,5	5,5×	4,5×	9	10
PFU8	11,5	10,5	8,5	8,5×	11,5	9,5
PPU3*	3,5	3,5	3,5×	4	3,5	0
PPU3×	6,5	7	5,5×	4,5×	8,5	8,5
PSP3	5,5×	5,5×	7,5×	6,5×	7×	6,5
PSP3*	6,5×	6×	8,5×	4,5×	7,5×	6,5×
PSP3×	7,5	6,5	4,5×	5,5×	7,5×	6,5×
PSP4	6,5×	7	4,5×	4,5×	8,5	4-6
PSP4*	6,5×	5,5×	0	4,5×	7,5×	5,5×
PSP5	7,5*	6,5*	4,5*	6,5*	6,5*	8*
PTO1	9,5×	8×	8,5×	4,5×	7,5×	9,5×
CHA0*	12,5*	13,5*	10,5	12,5*	11,5*	11,5*
CHA0×	12,5*	12*	11	10,5	11,5*	12,5*
2-79	11,5	11*	10	9,5	11,5	11,5*
TMIA3	13,5*	13,5*	13,5*	10,5*	11	12,5*

*JELMAGYARÁZAT: A ×-gal jelzetteknél kisebb fokú, a *-gal jelölteknél igen erőteljes gátlás volt tapasztalható. A táblázatban feltüntetett adatok a gátlási zónák átlagértékét jelentik mm-ben.*

21. táblázat. Erwinia amylovora törzsek antagonista hatása különböző Pseudomonas törzsekkel szemben

TÖRZSEK KÓDJA	*Erwinia amylovora 895*	*Erwinia amylovora 898*	*Erwinia amylovora 931*	*Erwinia amylovora 910*	*Erwinia amylovora 909*	*Erwinia amylovora 902*
PAE1	2	2	0	0	0	3
PCO1	2	2	0	0	0	3
PFU2*	2	3	0	0	0	3
PFU2×	3	3	0	0	2	3
PFU3*	0	2	0	0	0	1
PFU8	2	3	0	0	2	3
PPU3*	3	3	0	0	1	2
PPU3×	3	3	0	0	2	3
PSP3	2	3	0	0	0	3
PSP3*	2	3	0	0	1	2
PSP3×	3	3	1	1	2	3
PSP4	2	3	2	2	2	3
PSP4*	2	3	2	2	2	3
PSP5	2	2	0	0	1	3
PTO1	1	1	0	0	0	0
CHA0*	2	3	0	0	0	3
CHA0×	2	2	0	0	0	2
2-79	2	3	0	0	2	3
TMIA3	2	2	0	0	2	3

JELMAGYARÁZAT: A táblázat adatainak jelentése: az Erwinia telep felülete: 0: matt; 1: átmeneti; 2: fényes; 3: fényes és kidomborodó.

22. táblázat. Pseudomonas és Rhizobium törzsek antagonista hatása egymással szemben

TÖRZSEK KÓDJA		BAB 5/3	BÜKKÖNY 75/4	C-1	E 1012	FREIOL	HB-3841	LÓ 133/64		TÖRZSEK KÓDJA	BAB 5/3	BÜKKÖNY 75/4	C-1	E 1012	FREIOL	HB-3841	LÓ 133/64
1	PCO1	0	0	0	0	0	0	0		PCO1	0	0	0	0	0	0	0
2	PCO2	0	0	0	0	0	0	0		PCO2	0	0	0	0	0	0	0
3	PCO2*	0	0	0	0	0	0	0		PCO2*	0	0	0	0	0	0	0
4	PCO3	0	0	0	0	0	0	0		PCO3	0	0	0	0	0	0	0
5	PFL1	8	7	7	10	7	8	6		PFL1	0	0	0	0	0	0	0
6	PFU1	3	4	4	3	3	4×	0		PFU1	0	0	0	0	0	0	0
7	PFU2	9	7	8	8	7	9	12		PFU2	0	0	0	0	0	0	0
8	PFU2*	9	6	10*	8	8	8	10		PFU2*	0	0	2×	0	0	0	0
9	PFU3	6	7	8*	9	7	8	5		PFU3	0	0	0	0	0	0	0
10	PFU3*	9	8	10*	9	11	9	6		PFU3*	0	0	0	0	0	0	0
11	PFU4	5	6*	5	7	7	7	0		PFU4	0	0	0	0	0	0	0
12	PFU4*	5	5	5	5	7	5×	0		PFU4*	0	0	0	0	0	0	0
13	PFU5	0	0	0	0	0	0	0		PFU5	0	0	0	0	0	0	0
14	PFU5*	0	0	0	0	0	0	5×		PFU5*	0	0	0	0	0	0	0
15	PFU6	7	6	10*	9*	8*	9	5×		PFU6	0	0	0	0	0	0	0
16	PFU6*	7	7	8*	9*	10*	10	6		PFU6*	0	0	0	0	0	0	0
17	PFU7	0	5×	5×	0	5×	5×	8*		PFU7	0	0	0	0	0	0	0
18	PFU8	6	8	11*	8	10*	11	10		PFU8	0	0	0	0	0	0	0
19	PPU1	6	7	8*	6*	8*	9	10*		PPU1	0	0	0	0	0	0	0
20	PPU2	0	0	0	0	0	0	0		PPU2	0	0	0	0	0	0	0
21	PPU3	7	7*	9	9	10*	6	10*		PPU3	0	0	2-	0	5-	0	0
22	PPU3*	7	6	8	8	10	7	11*		PPU3*	3-	4×	2	0	0	0	0
23	PPU4	8	0	7	7	6	7	11*		PPU4	0	0	0	0	0	0	0
24	PPU5	0	0	5	0	5×	0	11*		PPU5	0	0	0	0	0	0	0
25	PPU6	8*	8	7*	7*	8*	8×	11*		PPU6	0	0	0	0	0	0	0
26	PSP1	0	6×	0	5×	5	6×	12*		PSP1	0	0	0	0	0	0	0
27	PSP2	0	0	0	0	0	0	0		PSP2	0	0	0	0	0	0	0
28	PSP2*	0	3-	5	0	5-	0	0		PSP2*	0	0	0	0	0	0	0
29	PSY1	0	0	0	0	0	0	0		PSY1	0	0	0	0	0	0	0
30	PTO1	0	0	0	0	0	0	0		PTO1	0	0	0	0	0	0	0
31	PTO2	0	0	0	0	0	0	0		PTO2	0	0	0	0	0	0	0
32	PTO2*	0	0	0	0	0	0	0		PTO2*	0	0	0	0	0	0	0
33	CHA0	5	5	5	7*	6	7	14		CHA0	0	0	0	0	0	0	0
34	2-79	3×	3	4*	3	5*	3	0		2-79	0	0	0	0	0	0	0
35	TMIA3	4*	3*	7*	4*	4*	4*	5*		TMIA3	0	0	0	0	0	0	0

*JELMAGYARÁZAT: a táblázat baloldali részén az első oszlop számai a pontszerűen leoltott Pseudomonas törzseket jelzik, a fejlécben szereplő törzsek pedig a másnap ráporlasztott Rizobiumokat jelentik. A jobb oldalon ez éppen fordítva értendő. A *-gal jelzett számok igen erős (szinte 100%-os), a ×-szel jelzettek viszonylag gyenge, míg a minusszal jelzettek igen gyenge antagonista hatásra utalnak. A feltüntetett átlagértékek a gátlási zóna méretét jelzik mm-ben.*

23. táblázat. Pseudomonasok sziderofor-termelése különböző táptalajokon

TÖRZSEK		TÁPTALAJOK														
SZÁMA ÉS KÓDJA		KING								ÁTLAG	SZÓRÁS	MALÁTA			ÁTLAG	SZÓRÁS
1	PAE1	9	8	9	5,5	6	5	8	5	6,9	1,7	0	0	1*	0,5	0,6
2	PCO1	6	7	7	5	5,5	5,5	7	6	6,1	0,8	0	0	0*	0	0
3	PCO2	5	6	6	5,5	6	6	8	5	5,9	0,9	0	0	0*	0	0
4	PCO2*	7	7	6,5	6	6,5	6	5	6	6,3	0,7	0,5	0,3	0,1*	0,2	0,2
5	PCO3	7	9	9	6,5	6,5	7	10	7	7,8	1,4	1	1	0,1*	0,6	0,5
6	PFL1	5	6,5	6	4	5	4,5	6	4	5,1	1	0	0	0*	0	0
7	PFU1	8	7,5	8	3	3	2	5	2,5	4,9	2,6	1	1,5	2*	1,8	0,5
8	PFU2	3	5	4	4	4	3	5	4	4	0,8	2,5	2,5	2*	2,3	0,3
9	PFU2*	0,3	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	0,1	0,2	0,1	0,5	1	0,3*	0,7	0,4
10	PFU2$^{\times}$	0,5	0,3	0,5	0,2	0,2	0,1	0,5	0,1	0,3	0,2	0,5	0,5	0,3*	0,4	0,1
11	PFU3	8	8	6	6	7	6	7	7	6,9	0,8	0	0	0,3*	0,2	0,2
12	PFU3*	7	8	7	6	7	6	7	8	7	0,8	0	0	0,1*	0,1	0,1
13	PFU4	7	10	9	7	7,5	7	10	9	8,3	1,3	3,5	3,5	2,5*	3	0,6
14	PFU4*	4,5	6	5	5	6	5,5	4,5	5,5	5,3	0,6	0,2	0,1	1*	0,6	0,5
15	PFU5	6	7,5	7	6	7	6	7	6	6,6	0,6	0	0	6*	3	3,5
16	PFU5*	6	7	7	7	7	7	8	6,5	6,9	0,6	0	0	0,2*	0,1	0,1
17	PFU6	5	6,5	5	4	3,5	4	6,5	4	4,8	1,2	0,1	0,1	0,1*	0,1	0
18	PFU6*	7	9	8	4,5	2,5	3	5	3	5,3	2,5	3	3	0*	1,5	1,7
19	PFU7	4,5	6,5	5	5	3,5	5	7	5	5,2	1,1	1	1	0,1*	0,6	0,5
20	PFU8	0,5	0,5	0,1	0,3	0,5	0,3	0,5	0,1	0,4	0,2	0	0	0*	0	0
21	PPU1	6	7	6	5	6	6	7	7	6,3	0,7	0,1	0	0,1*	0,1	0,1
22	PPU2	1,5	3	2	1,5	2	2	3	2	2,1	0,6	0	0	0,5*	0,3	0,3
23	PPU3	5,5	6,5	5	3	4,5	3	6	8	5,2	1,7	1	1	2*	1,5	0,6
24	PPU3*	7	7	6,5	3	4,5	4,5	5,5	5	5,4	1,4	0	0	2,5*	1,3	1,4
25	PPU3$^{\times}$	3	3	4	2	1	3	2	2	2,5	0,9	0,3	0,5	1*	0,8	0,4
26	PPU4	6	7	7	5	6	6	8,5	4,5	6,3	1,3	0,5	0,5	0,5*	0,5	0
27	PPU5	5	7	6	6	6	6	8	6	6,3	0,9	0	0	0,1*	0,1	0,1
28	PPU6	4	5,5	5	2	2,5	1,5	4	2	3,3	1,5	1,5	2	2*	2	0,3
29	PSP1	3,5	4	3	2	3	1,5	7	2,5	3,3	1,7	0	0,5	1*	0,8	0,5
30	PSP2	2,5	3	2	1	1,5	1	2,5	1	1,8	0,8	0,5	0,5	0,5*	0,5	0
31	PSP2*	3	4	3	2	2	1,5	5	2	2,8	1,2	0	0	0,1*	0,1	0,1
32	PSP3	7	6	6	6	6	4	8	6	6,1	1,1	0	0	0*	0	0
33	PSP3*	5,5	6	6	6	6	4,5	7	6,5	5,9	0,7	0	0	0,5*	0,3	0,3
34	PSP3^{+}	6	6,5	6	5	4	4	6	5,5	5,4	1	0	0	0*	0	0
35	PSP3$^{\times}$	4	2,5	4	1	2	1	3,5	2	2,5	1,2	0	0	0*	0	0
36	PSP4	5,5	7	5	6	6,5	6	6	5,5	5,9	0,6	0	0	0,1*	0,1	0,1
37	PSP4*	6	7	6	5,5	5	6	6,5	4	5,8	0,9	0	0	0,1*	0,1	0,1
38	PSP5	6,5	7	8	6	5	5,5	7	4	6,1	1,3	0,3	0,3	0,5*	0,4	0,1
39	PSP6	3	3	3	0,3	1,5	1	1	1	1,7	1,1	1	1	0,5*	0,8	0,3
40	PSP7	4,5	4	4,5	2	0,5	1,5	2,5	2	2,7	1,5	2	2	2*	2	0
41	PSP8	2	2	3	2	0,5	1,5	2	1,5	1,8	0,7	1,5	1,5	2*	1,8	0,3
42	PSP9	7	6	8	4,5	4	1,5	2	1	4,3	2,6	0	0	0,1*	0,1	0,1
43	PSY1	1	1	0,5	0,3	0,5	0,3	0,3	0,1	0,5	0,3	2	1,5	0,3*	0,9	0,9
44	PTO1	5	6	4,5	4	4,5	4	4,5	3	4,4	0,9	0,3	0,3	0,5*	0,4	0,1
45	PTO2	5	5	5	1,5	2	2,5	3,5	3	3,4	1,4	0,2	0,3	0,1*	0,2	0,1
46	PTO2*	5,5	6	5,5	6	6	5	4	5	5,4	0,7	0	0,1	0*	0,1	0,1
47	CHA0	4	3,5	3	2	2	2	4,5	2,5	2,9	1	0,2	0,2	0,1*	0,2	0,1
48	CHA0*	3	3	3	2	2	2	5	2,5	2,8	1	0,2	0,1	1,5*	0,8	0,8
49	CHA0$^{\times}$	10	9	9,5	8	8,5	6	10	7	8,5	1,4	0	0	1,5*	0,8	0,9
50	2-79	3	4	3	1,5	2	2	3	1,5	2,5	0,9	1	1	0,5*	0,8	0,3
51	2-79*	1	1	0,5	0,2	0,5	0,2	0,5	0,5	0,6	0,3	1	1	0,3*	0,7	0,4
52	2-79^{+}	7	6	6	3	3	2	4	1,5	4,1	2	0,3	0,5	2,5*	1,5	1,2
53	2-79$^{\times}$	3	2,5	2	1	2	2	4	2	2,3	0,9	0,3	0,5	2*	1,3	0,9
54	TMIA3	4	4	3,5	3,5	4	3	4	4	3,8	0,4	0	0,1	0,1*	0,1	0,1

*JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő adatok a sziderofor gyűrűk nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben megadva. A törzsek 7-es pH-jú, a *-gal jelzett értékek 6-os pH-jú táptalajon lettek tesztelve.*

24. táblázat. Pseudomonasok sziderofor-termelése fémvegyületek hatására (1)

TÖRZSEK SZÁMA ÉS		$AgNO_3$				FÉMVEGYÜLETEK ÉS KONCENTRÁCIÓIK (µM)										$SbCl_3$		
		KTRL	10	20	40	80	160	320	640	1280	10	20	40	80	160	320	640	1280
1	PAE1	8	6	8	8	7	-	-	-	-	9	6	7	4	0,5	-	-	-
2	PCO1	7	6	7	9	7	6	0	-1,5*	-	7	6,5	6	1-	0,5-	0	-	0-
3	PCO2	6	6	7	8	5	7	0	-1*	-1*	6	6	5,5	6	4	0	-	-
4	PCO2*	7	7	7	7	8	8	0	-2,5*	-	7	6	7	6	4	1	1	0-
5	PCO3	9	9	10	10	8	7	0	-	-	8	8	7,5	5	3	1	1	-
6	PFL1	6,5	6	6	8	5	8	6	-4*	-	6	6	6	5	5	1,5	0,5-	0-
7	PFU1	7,5	8	7	7	7	5	-	-	-	7	6	7	5	2	1	1	0-
8	PFU2	5	5	5,5	6	5	4	-	-4*	-	5	5	4	5	5	3	2	1
9	PFU2*	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	-	-	-	-	0,1	0,1	0,1	0,1	-	-	-	-
10	PFU2$^{\times}$	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	-	-	-	-	0,3	0,3	0,3	0,3	0,1	0-	0-	-
11	PFU3	8	9	9	8	9	8	-	-	-	8	6	6	3	1-	-	-	-
12	PFU3*	8	8	8	7	7	7	-	-	-	8	8	8	7	6	1	0,5	0,1-
13	PFU4	10	10	11	11	10	4	-4*	-	-	10	10,5	10	5	6	2,5	2	2,5-
14	PFU4*	6	6	7	7	6	7	6	4	-1,5*	6	7	6	6	5	1	1	0,1-
15	PFU5	7,5	7	9	8,5	7	7	8	-	-	7	4	1	0,5	0-	0-	0-	-
16	PFU5*	7	8	9	8	7	9	-	-	-	6,5	6	4	2	0,2-	0-	0-	0-
17	PFU6	6,5	7	5	4,5	4,5	4,5	2	-	-1,5*	5,5	5	5	3	1	0	0-	0,1-
18	PFU6*	9	7,5	7	6,5	7	-	-3*	-	-	8,5	8	9	4	4	0	0-	0-
19	PFU7	6,5	5	6	7	7	5	-	-	-	6	7	6	3	2,5	1-	0,5-	0-
20	PFU8	0,5	1	1	1	1	1,5	-	-1*	-	0,5	1	0,5	0,1	0,5	1	1	0-
21	PPU1	7	7	8	8	8	8	-	-	-	6	6,5	4,5	3	2-	0,2-	0,1-	0-
22	PPU2	3	3,5	3	3,5	3,5	-1,5*	-	-	-	3	2,5	1,5	0,3	0,3	0,3	0,3	0-
23	PPU3	6,5	7	5	6,5	6,5	5	-	-	-	6	6	6,5	7	4,5	0,2	0	0,1-
24	PPU3*	7	7	7	6,5	7	-	-	-	-	6	7	7	6	6	1,5	1	0,1-
25	PPU3$^{\times}$	3	3,5	4,5	4,5	4,5	4	3,5	-	-	3	3	2,5	1	0,1	-	-	-
26	PPU4	7	7	8	7,5	7,5	8	7	-2*	-3*	6,5	6	5	2	1,5	1	1	0,1-
27	PPU5	7	7	8	7	6,5	7	4	-	-	5	6	5	2,5	1,5-	-	-	0,1-
28	PPU6	5,5	6	6	5	4	-	-	-	-	5	5	5	5	0,3-	0,1-	-0,1*	-
29	PSP1	4	5	4	3,5	4	5	-	-	-	4	3	3,5	3,5	5	0,3	0,3-	0-
30	PSP2	3	5	3	3	3,5	-1*	-1,5*	-	-	3	2	1,5	1	1	0,5	0,3	-
31	PSP2*	4	4,5	5	5,5	6	5	4	-	-	4	3	3	3	1,5	1	1	0-
32	PSP3	6	7	8	8,5	9	8	3	-	-	7	7	7	7,5	3	0	0-	0-
33	PSP3*	6	6	6,5	7	7	6,5	-	-	-	6,5	6,5	5,5	3,5	1,5	0	0-	0-
34	PSP3^{+}	6,5	7	6,5	5,5	5,5	3	-1*	-	-	6	4	3	0-	-	-	-	-
35	PSP3$^{\times}$	2,5	2,5	4	4	4	2,5	-2	-	-	3	2,5	2	0-	-	-	-	-
36	PSP4	7	7,5	9	8,5	9	9	-2*	-	-	7	8	7	7	2	1,5	1	0-
37	PSP4*	7	9	10	9	9	10	-	-	-	8	7,5	8	7	3	1	0,5	0-
38	PSP5	7	6,5	9,5	9	10	10	6,5	-	-	7,5	8	8	4,5	2	0,1	-	0-
39	PSP6	3	3	4,5	3	2	-	-	-	-	2,5	3,5	3,5	1,5	0,5	0,5	0,5	0,1-
40	PSP7	4	4	4	4,5	4	-	-	-	-	4	4	4	3,5	2,5	1	1	0,1-
41	PSP8	2	1,5	2	2	3	-	-	-	-	2,5	2,5	2	1,5	1	0-	-1*	0-
42	PSP9	6	6	6	7	8	-	-	-	-	6,5	6	5	2	-	-	-0,5*	0-
43	PSY1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	1	2	2	2	-	-	-	-
44	PTO1	6	6	6	6	7	8	-	-	-	5	4,5	5	1,5	1	0	-	-
45	PTO2	5	5	5	5	5	-	-	-	-	4,5	5	5	5	4	0,5	0,5	0-
46	PTO2*	6	6	7	7	7	6	-	-	-	6	6,5	5	2	2	2	2	0-
47	CHA0	3,5	3,5	4	4	3,5	-2*	-2*	-	-	3,5	3,5	3,5	4,5	4	0	0-	0-
48	CHA0*	3	3	3	3	3,5	-2*	-	-	-	3	3	3	3	4	0,3	0,2-	0,1-
49	CHA0$^{\times}$	9	9	9,5	10	11	10	-*	-1,5*	-1,5*	10	8,5	8	7	4	1,5	0,1-	0,1-
50	2-79	4	4	4	4	4	-2*	-		-	4	4	4	5,5	5	0,5	0,1-	0-
51	2-79*	1	1	1	1	1	1	-	-1*	-	1	1	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	-
52	2-79^{+}	6	6,5	6,5	6,5	7	-1,5*	-	-	-	6	5	5	6	4	0,1	0,1-	0-
53	2-79$^{\times}$	2,5	4	4	4	4	-	-	-	-	3	3	3	5	5	0,1	0,1-	0-
54	TMIA3	4	5	6	7	8	9	-	-1*	-	4	5	5	2-	0,1-	-	-	-

*JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő adatok a sziderofor gyűrűk nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben megadva. A 0- jel a szaporodás részleges, a - jel a teljes gátlását jelzi. A *-gal jelölt számok egy-egy mutáns sejtből fejlődő telepre vonatkoznak.*

25. táblázat. Pseudomonasok sziderofor-termelése fémvegyületek hatására (2)

TÖRZSEK SZÁMA ÉS		As_2O_3				FÉMVEGYÜLETEK ÉS KONCENTRÁCIÓIK (µM)					V_2O_5							
		KTRL	10	20	40	80	160	320	640	1280	10	20	40	80	160	320	640	1280
1	PAE1	9	6	8	7	6	6	4	3	1	9	9	8	5	4	3,5	4	4
2	PCO1	7	6,5	5	5	4,5	3,5	1	0,1	0-	8	6,5	6,5	6	5	5	3	3
3	PCO2	6	7	5	5	5	5	4	2	1	6,5	5	6	4	4	4	1-	0-
4	PCO2*	6,5	6	6	5,5	6,5	6	6	4	5	7	7,5	7	6,5	6	5,5	3	3,5
5	PCO3	9	7	8	7	7,5	7	5	4,5	7	7	10	10	9	8,5	7	5	3,5
6	PFL1	6	4,5	6	7	5	6	4	4	7	6	6,5	7	8	7	7	4,5	5
7	PFU1	8	7,5	8	9	7	8	6	4	4	8	7	7	5	6	5	2	-
8	PFU2	4	4,5	4	4,5	4,5	4,5	4	3	4	5	5	5	6	6	5,5	3	4,5
9	PFU2*	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	-	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0	0	-
10	PFU2$^{\times}$	0,5	0,5	0,5	0,3	0,3	0,3	0,3	-	-	0,5	0,5	0,5	0,5	0,3	0,3	0,3	0,3
11	PFU3	6	6	4,5	1-	0,5-	0,2-	0,1-	0-	0-	6,5	6	6	6	8	7	2	-
12	PFU3*	7	6	6	7	7	6,5	6	4	6	7	7	8	8	8	8	6	7
13	PFU4	9	9	9	9	8	8,5	8	5	5	9	9,5	10	8	7	7	7,5	6,5
14	PFU4*	5	5,5	4,5	5	4	4,5	4,5	3	5	7	6,5	6	7	7	6	5	4
15	PFU5	7	3	1	0,5	0,5	1	0,5	0,1-	0,1-	8	6,5	7	7,5	7	6,5	2	1,5
16	PFU5*	7	7	4	1,5	1	1	0,5	0-	-	8	6,5	5	5	6	6	2	0-
17	PFU6	5	5	5	5,5	3,5	4	4,5	3,5	4	5	5	4,5	4	4	5,5	4	-
18	PFU6*	8	6	8	7	6,5	6,5	6	4	3	5	7	6	5,5	6	7	3	4-
19	PFU7	5	3	4	2,5	2,5	4	3	4	2	4	4,5	5,5	6	6,5	7	4	3-
20	PFU8	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
21	PPU1	6	6	3	2,5	3	2	1,5	1	1,5	7	6	6	5	6	6	2	0-
22	PPU2	2	2,5	2	2	1,5	1	1	0,1	0,2	3	2	2	1,5	1,5	1,5	1	0,5-
23	PPU3	5	5,5	6,5	6	5	5	5	4	5	6	6	6	5	6	8	4	6,5-
24	PPU3*	6,5	6	7	6	7	6	5	4,5	5	6	6	6	5,5	6	6	4,5	5,5-
25	PPU3$^{\times}$	4	3,5	2,5	2	3	2	1	0,5	0,1-	2	3	3	4	3	2,5	2	2
26	PPU4	7	5	2	1	1	1	0,5	0,5	0,5	6	5,5	6	5	5	4	2	-
27	PPU5	6	5	3,5	3,5	4	2,5	1	0-	-	6	5	5,5	4	4	4	1	1,5-
28	PPU6	5	5,5	5	5	4,5	4	3	2	2	5	5	4,5	5	2,5	2	1,5-	-
29	PSP1	3	4	3	4	3	2,5	2	1	2	4	4,5	4	5	6	6,5	7	3
30	PSP2	2	3	2,5	3	2	2	0,5	0,3	0-	2	2	2	2	2	2	1,5	-
31	PSP2*	3	2	2	3	3	2	2	1,5	3	2	2	2	3	4	3	2	1
32	PSP3	6	6	5	4,5	4	4	3,5	3	3,5	5,5	7	6	7	7	6	2	1
33	PSP3*	6	6	4	5	4	4	3	3	4,5	7	5,5	5	6	7	7	7	3,5
34	PSP3^{+}	6	6	4	3	4	2	0-	-	-	6	6	6	5,5	5	5	1,5	1,5
35	PSP3$^{\times}$	4	3	3	2	2	1	0-	-	-	4	4	4	5	5,5	4	2	1
36	PSP4	5	6,5	5	5	4	4	4	3,5	2	6	6	5,5	6	6	5	4	1
37	PSP4*	6	7	6	6	5	6	6	5,5	3	4	5	7	7	5	4,5	4	1,5
38	PSP5	8	5	6,5	5	6	6,5	6	6	6,5	6	7	8	10	8	8	7	4,5
39	PSP6	3	3	3	3	3	3	2	2	2	6	4,5	6	5	5	4,5	3	2,5
40	PSP7	4,5	6	5	5	4	4	3,5	2	1,5	5	4	4,54	4	4,5	4	4	4
41	PSP8	3	2	2	2	2	2	1,5	1	-	2	3	3	3	5	5	3,5	1-
42	PSP9	8	6	7	5	6	6	6	4	1	5	7	7	8	7	6	6	6
43	PSY1	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,3-	-	-	0,5	0,5	0,3	0,3	0,3	0,1	-	-
44	PTO1	4,5	4,5	4	1	0,5	0,5	0,5	0,1	0-	4	4	4	5	5	6	2	0
45	PTO2	5	5	5	4	4	4	3	2	2,5	6	6	4,5	5	6	4	3-	1-
46	PTO2*	5,5	5	4	3	3	4	3	3	3	6	6	5	5	5	5	1	0-
47	CHA0	3	3	3	3	3	3	2	2	4	3,5	4,5	4	6	5	5	3	-
48	CHA0*	3	3	2	2	2	2	2	1,5	2	3	3	4	4	3-	3-	0,1-	0,1-
49	CHA0$^{\times}$	9,5	9	8	8	11	9	7	7	5	10	9	9	7	7	8	8	8
50	2-79	3	2,5	3	3	3	3	2	2	3	3	4,5	4	6	7	4,5	4	0,1-
51	2-79*	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	-	-	1	1	0,5	0,5	0,5	0,5	0,3	0,5
52	2-79^{+}	6	6	6	6	6,5	6	6	3	3	6	6	5	4	6	6	3	3
53	2-79$^{\times}$	2	2,5	2	2	2,5	2	2	1	2	3	3	2,5	6	6	5,5	4,5	4
54	TMIA3	3,5	3	3	2	2,5	2,5	3	0,5	0-	3	4	4	4	4	3	2,5	3

JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő adatok a sziderofor gyűrűk nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben megadva. A 0- jel a szaporodás részleges, a - jel a teljes gátlását jelzi.

26. táblázat. Pseudomonasok sziderofor-termelése fémvegyületek hatására (3)

TÖRZSEK SZÁMA ÉS		$NiCl_2 \times 6H_2O$				FÉMVEGYÜLETEK ÉS KONCENTRÁCIÓIK (µM)									$SnCl_2 \times 2H_2O$			
		KTRL	10	20	40	80	160	320	640	1280	10	20	40	80	160	320	640	1280
1	PAE1	5,5	5	3	5	2	3,5	3	4	4	4	5,5	6	6	7,5	7,5	9	10
2	PCO1	5	5,5	5	5,5	5,5	5	4,5	5	5	5	5	5,5	7	7	6,5	8	10
3	PCO2	5,5	6	5	6	3,5	4	4	4	3	5,5	5	5	6,5	7	5	7	10,5
4	PCO2*	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	7	6,5	5,5	6	7	10
5	PCO3	6,5	7,5	7	6,5	7,5	8	7	4	5	6,5	5	7	8	7	7	9	10
6	PFL1	4	5	5	4	5	5	4,5	4	4	3	3,5	5	6	6	5	5,5	9
7	PFU1	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	4	6	5,5	6	6,5	11
8	PFU2	4	4,5	6	5,5	6	6	5,5	4,5	3	3	3	4	4	3	3,5	4	10
9	PFU2*	0,1	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,2	0,5
10	PFU2$^{\times}$	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2	0,2	0,2	0,3	0,5	2,5	3
11	PFU3	6	5	5	5	5,5	5,5	5,5	6,5	2,5	6	6,5	6,5	7	6,5	6,5	7,5	10
12	PFU3*	6	5,5	6,5	5	6	6	5	6	6	6	6	5	5,5	5	7	6	9
13	PFU4	7	7	6,5	5	6	6	4	4	2	6,5	6,5	7	8	7	8	8	12
14	PFU4*	5	4,5	5	3,5	4	4,5	3,5	4	4	5	5	5	5	5	6	5,5	10
15	PFU5	6	6	5,5	5,5	6	7	5	5	4	6	6	6,5	7	6,5	7	8,5	11
16	PFU5*	7	6,5	6	6	6	6	5	5	4	7	6	8	8	6,5	7,5	8	9
17	PFU6	4	4	4	4	4	4	4	5	2,5	4	3	4,5	4	4	3,5	5	4,5
18	PFU6*	4,5	4	3,5	3	5	4	2	3	1	4,5	3	4	7	6	7	8	10
19	PFU7	5	4	4	3,5	5	5	2	2,5	1	4	3	4	5	5	6	7	10
20	PFU8	0,3	0,3	0,3	0,5	0,5	0,3	0,2	0,1	0	0,3	0,3	0,2	0,3	1	1	1,5	2,5
21	PPU1	5	5	5,5	7	6	5	5	3,5	4	6	5	7	7	6	6,5	8	11
22	PPU2	1,5	1,5	1,5	2	1	1	0,5	0,3	0,3	1	1	1,5	1,5	2	2,5	5	7
23	PPU3	3	2,5	2,5	3	3	3	4	3,5	2	3	2,5	4,5	7,5	7	6,5	7	9
24	PPU3*	3	3	2	2,5	4	3	4	3,5	1,5	4	3	4	6	6	6,5	7	9
25	PPU3$^{\times}$	2	3	2,5	3	3	2,5	3	1,5	1	2	2	3	3	2	3	4	6
26	PPU4	5	6	5,5	6	7	5	5,5	3	0,3	6	6	6	7	6	6,5	7,5	10
27	PPU5	6	6	6	6	6	5	5	3	3	5,5	5	7	7	6,5	7	7,5	10
28	PPU6	2	1,5	1,5	2,5	2	2	2,5	1,5	1	2	2	3	4	4	4	4	6
29	PSP1	2	2	2	4	2	2,5	3	2	2,5	2	2	3	5	4	5	6	9
30	PSP2	1	1	1	1	1	1	0,5	0,5	0,3	1	1,5	2	1,5	1	0,5	0,5	3
31	PSP2*	2	2	1,5	1,5	1,5	1,5	2	1	1	1	1,5	2	2,5	2	3	3,5	6
32	PSP3	6	7	6	5	5,5	5	4,5	4	4	5,5	5	5,5	7	6,5	6,5	8	8
33	PSP3*	6	4,5	4	5	4	4	3	6,5	9	4,5	5	5,5	7	6,5	8	9	11
34	PSP3^{+}	5	4,5	5	6	5,5	5	4,5	4,5	3	4	4,5	4,5	4	4	5	4,5	7
35	PSP3$^{\times}$	1	1	1,5	2	2	2,5	3	3	3	1,5	2	2	3	3	3,5	4,5	6
36	PSP4	6	5	5,5	6	7	4	4	5	3,5	5,5	6	7	8	7	7,5	8,5	11
37	PSP4*	5,5	6	5	5,5	7,5	5	6	3	3,5	6	6	6	7,5	6,5	7,5	8	9
38	PSP5	6	7	5	6	5	5	6	4,5	6,5	5	5	6	6,5	7	9	10	11
39	PSP6	0,3	0,3	0,3	0,5	0,5	0,2	0,1	0	2	0,2	0,2	0,3	0,2	3,5	5	6	8
40	PSP7	2	1,5	2	1,5	1,5	1,5	1,5	1	1,5	1,5	2	1,5	2	7	8	8,5	9
41	PSP8	2	2	2	2	1,5	2	3	2,5	0,5	1,5	2	2	2	7	7,5	9	10
42	PSP9	4,5	6,5	3,5	3,5	3,5	4	7	4	3	3,5	4	4	4	6	7	7,5	9
43	PSY1	0,3	0,5	0,3	0,5	1	0,5	0,5	0,2	-	0,2	0,3	0,3	0,5	0,5	1	1	1,5
44	PTO1	4	4	4,5	4,5	5	5	4,5	4	4	4,5	4,5	5	5,5	5	5,5	6,5	8
45	PTO2	1,5	1,5	1,5	1,5	2,5	2	2	2	1,5	1,5	1,5	2	3	2,5	3	3	5
46	PTO2*	6	6	7	6,5	6,5	6	4,5	5	4	6	6	6	7	5,5	6	8	10
47	CHA0	2	1,5	1,5	2	1,5	1,5	2	2	2	2	2	2	2,5	2,5	3	3,5	4,5
48	CHA0*	2	1,5	2	2	1,5	1,5	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3,5	7
49	CHA0$^{\times}$	8	6,5	7	5,5	7	6	4	3,5	5	8	9	10	10	9	11	10,5	12
50	2-79	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	2	2	2	1,5	1,5	1,5	2	2	3	4	6
51	2-79*	0,2	0,2	0,2	0,2	0,3	0,3	0,2	0,2	0,3	0,2	0,2	0,3	0,3	1	1,5	2	2
52	2-79^{+}	3	3	2,5	2	2	2	3	3	2	3	4	5	5	4,5	5,5	7	9
53	2-79$^{\times}$	1	1	1	1	2	2	3	2	1,5	2	2	2,5	2	2,5	3	3,5	5
54	TMIA3	3,5	4	3	3,5	6	4	4	2	2,5	3	3	4	6,5	5,5	7	8	9

JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő adatok a sziderofor gyűrűk nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben megadva.

27. táblázat. Pseudomonasok sziderofor-termelése fémvegyületek hatására (4)

TÖRZSEK SZÁMA ÉS		$CrK(SO_4)_2 \times 12H_2O$ FÉMVEGYÜLETEK ÉS KONCENTRÁCIÓIK (µM)																Tl_2SO_4
		KTRL	10	20	40	80	160	320	640	1280	10	20	40	80	160	320	640	1280
1	PAE1	6	3,5	6,5	6,5	8,5	11	13	16	×	6	5,5	7	5	6,5	5	2,5-	0,1-
2	PCO1	5,5	6,5	5,5	7	8	8,5	12	13	×	7	6	5	5	7	5	5	1
3	PCO2	6	5	6	7	7	9	12	13	×	6,5	4,5	4	1,5	0,5	-	-	-
4	PCO2*	6,5	6	7	9	9	11	13	14	×	6	6	7	6	6,5	4	4	1,5-
5	PCO3	6,5	7	8	8	11	11	14	16	×	4,5	5	8	5	1,5	0-	-	1,5*
6	PFL1	5	5,5	5	6	8	9	13	14	×	5,5	3,5	5	4,5	6,5	4,5	4,5	1
7	PFU1	3	3,5	3	5	7	9	12	15	×	3,5	1	2	2,5	5	1,5	-	-
8	PFU2	4	4	3	3	5	7	13	14	×	3,5	2	2	2	1,5	0,5	-	-
9	PFU2*	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,5	1,5	2,5	×	0,1	0,1	0,1	0	0	0	0	0,1-
10	PFU2$^{\times}$	0,2	0,2	0,3	0,5	1,5	4	6	7	×	0,2	0,2	0,2	0,3	0,2	0-	-	-
11	PFU3	7	6,5	8	8	10	11	13	15	×	6	7	7	5	5	5	3	1-
12	PFU3*	7	5	7,5	7	9	11	13	14	×	5,5	5	6	6	6	5	6	2-
13	PFU4	7,5	8,5	9	7,5	11	12	14	16	×	7	7	7	7	6	3,5	2	-
14	PFU4*	6	5	6	5	7	10	13	14	×	5,5	5	6	5,5	5	5	4	1,5-
15	PFU5	7	7	6	7	9	10	14	15	×	7	5	4	6,5	7	4,5	4	1,5-
16	PFU5*	7	7,5	8	9	9	11	12	14	×	8	6	5	7	8	8	5	1-
17	PFU6	3,5	3	5	7	6	10	11	13	×	3	2,5	2,5	3	3	2	2	2-
18	PFU6*	2,5	2,5	4	4,5	8,5	10	13	16	×	3	2	3	7	5	3	-	-
19	PFU7	3,5	4,5	4,5	5	9	11	13	15	×	4,5	1	1	6	6,5	5	4,5	0,5-
20	PFU8	0,5	0,5	0,5	2	2	4	5	9	×	0,5	0,3	0,2	1	0,1-	-	-	-
21	PPU1	6	7	7	8	7,5	10	12	13	×	6,5	4	6	6,5	7	6	4	2
22	PPU2	2	2	3,5	7	4	6	10	11	×	2	1,5	2	1,5	0,2	0	-	-
23	PPU3	4,5	3	4	6	6,51	12	14	16	×	3,5	5	6	7	7	6,5	4	0-
24	PPU3*	4,5	4	4,5	5	8	11	15	16	×	4	5	7	7	6	2	-	-
25	PPU3$^{\times}$	1	3	3	3	5	7,5	10	12	×	2,5	1,5	3	3	2	1	0,2	0-
26	PPU4	6	7	6	8	9	10	14	15	×	6	5	6	7	8	8,5	7	2
27	PPU5	6	6	6	8,5	9	10	13	15	×	6,5	5,5	6,5	6,5	7	6,5	3,5	1
28	PPU6	2,5	3	2	3	6	7	13	14	×	3	0,5	2	5	4	-	-	-
29	PSP1	3	3	3	3,5	5	9	14	16	×	3	1,5	2	5	4,5	2	0-	-
30	PSP2	1,5	1	2	3	4	6	9	12	×	1	1	1,5	3	0,5	0-	-	-
31	PSP2*	2	2	2,5	4	5,5	7	10	13	×	2	2	5	5	-	-	-	-
32	PSP3	6	6	5,5	7	8	11	12	15	×	6	2,5	5	4,5	2	0,1-	-	-
33	PSP3*	6	5,5	7,5	9	9	12	14	16	×	6,5	6	5,5	5	6	6	5	4,5
34	PSP3^{+}	4	4,5	5	1,5	7	8	9	10	×	4,5	4,5	4	4	3,5	0,5-	-	-
35	PSP3$^{\times}$	2	1,5	2	1,5	5	8,5	14	14	×	7,5	3	4	1	-	-	-	-
36	PSP4	6,5	6,5	6	7,5	8	11	13	13	×	7,5	4,5	4	4	3	1-	0,1-	0-
37	PSP4*	5	6,5	7	8	8	11	14	14	×	6,5	5	3,5	4,5	2	0,5-	-	-
38	PSP5	5	5	6	7,5	9	12	13	14	×	5,5	4,5	6,5	7	6,5	7,5	6	8
39	PSP6	1,5	0,5	0,5	1	1	2	6	7	×	0,3	1	0,2	0	0	0-	-	-
40	PSP7	0,5	1	2	3	4	7	11	11	×	1	1	1,5	2	3,5	4	2,5	0,1-
41	PSP8	0,5	1	2	3	4	7	11	13	×	1	1	1,5	2	4	5	-	-
42	PSP9	4	3,5	3	4	7	8	9	10	×	3	2	3,5	1	-	-	-	-
43	PSY1	0,5	0,5	0,3	0,5	2	2	4	5	×	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,1	0,1-	-
44	PTO1	4,5	5	5	6,5	7	9	13	14	×	5	4	4	5	4,5	4	4	1-
45	PTO2	2	2,5	2,5	3	4	7	13	15	×	3	2	3	5	4,5	2	0,1-	-
46	PTO2*	6	5	7	9	8	10	12	13	×	7	4	6	7	7	4	4	1-
47	CHA0	2	2	2,5	3,5	4,5	8	13	16	×	2	2	4	5	5	0,1-	-	-
48	CHA0*	2	2,5	3	3,5	5	8	12	13	×	2,5	3,5	4,5	5	4	0-	-	-
49	CHA0$^{\times}$	8,5	9	9	9	12	13	13	16	×	7,5	8	10	8	7	2,5	-	-
50	2-79	2	2	2	2,5	5	8	12	14	×	2	1,5	5	6	5	2	-	-
51	2-79*	0,5	0,5	0,5	1	3	4	6	6	×	0,3	0,3	0,5	0,5	0,2	0-	-	-
52	2-79^{+}	3	5	5	4,5	6	8,5	13	14	×	4	4,5	5,5	5	5	-	-	-
53	2-79$^{\times}$	2	2	2	2,5	4,5	7	11	14	×	2	3	4	4,5	4	0,1-	-	-
54	TMIA3	4	5,5	4,5	6	7	9	12	14	×	4	2	4	3	1	0,1-	0-	-

*JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő adatok a sziderofor gyűrűk nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben megadva. A 0- jel a szaporodás részleges, a - jel a teljes gátlását jelzi. A *-gal jelölt számok egy-egy mutáns sejtből fejlődő telepre vonatkoznak. A × jellel jelölt oszlopban a fémvegyület hatására megváltozott a táptalaj színe, így nem lehetett kiértékelni.*

28. táblázat. Pseudomonasok sziderofor-termelése fémvegyületek hatására (5)

TÖRZSEK SZÁMA ÉS		$MnSO_4 \times nH_2O$ FÉMVEGYÜLETEK ÉS KONCENTRÁCIÓIK (µM)															$PbCO_3$	
		KTRL	10	20	40	80	160	320	640	1280	10	20	40	80	160	320	640	1280
1	PAE1	5	5	5	5	3	2	2	2	2	4	6	‘”4	5	8	6	8	5
2	PCO1	5,5	5	5	6	5,5	5,5	5	2	6	5,5	5,5	7	6	7	7,5	9	7
3	PCO2	6	6	5	6	5	5	3,5	2,5	5	6	7	6	7	7	7,5	9	9
4	PCO2*	6	6,5	7	8	5	5	4,5	5	5,5	5,5	7,5	7	7	8	8	9	9
5	PCO3	7	8	5,5	8	5	7	8	7	6	6,5	6,5	8	8	3,5	10	11	7
6	PFL1	4,5	5	4	5	4	4	5	3,5	3	5	4,5	5,5	5	6	7	9,5	5,5
7	PFU1	2	2	1,5	3	1,5	1	1	1	1	2	2	2	4	5	5,5	9	8
8	PFU2	3	3	2,5	3	3,5	3	4	3	3,5	3,5	2,5	3	4	4,5	5,5	6	5
9	PFU2*	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0,1
10	PFU2$^{\times}$	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,5	1	3	0,5
11	PFU3	6	4	4	6,5	4	4	4	5	5	6	8	6,5	8	3,5	9	9	7
12	PFU3*	6	7	5	6	5,5	6	6	6	6	7	7	7	7	7	8	10	6
13	PFU4	7	8	5	6,5	7,5	9	7,5	7	9	9	9	9	9	10	11	12	8
14	PFU4*	5,5	5,5	4,5	5,5	5	5	5,5	4	4,5	6	5	5	6	7	8	10	6
15	PFU5	6	6	5	6,5	5,5	6,5	6	6	7	8	6	6,5	8	8	9	9	7
16	PFU5*	7	6,5	6	7	5,5	6,5	6	5	6	7,5	7,5	7,5	8	8,5	9	10,5	8
17	PFU6	4	4	4	4,5	3	3	3	4	5	3,5	4,5	5,5	4,5	5	6	8	7
18	PFU6*	3	3	2,5	3	3	4	3	4	4,5	3	4	4	5	6	6,5	7,5	5
19	PFU7	5	5	3	4,5	5	6	5	5	5	4,5	4	4	6,5	7	7	9	5,5
20	PFU8	0,3	0,5	0,3	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	1	0,5	0,5	0,5	0,5	1	2	3	1,5
21	PPU1	6	5	5	5	5	5	5	5	6	5,5	6,5	7	7,5	8	9	10	6
22	PPU2	2	2	1,5	2	1	1	1	0,5	2	2	2	2	2	4	4	5,5	3
23	PPU3	3	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2	2,5	4	6,5	4,5	5	6	5,5	9	6
24	PPU3*	4,5	4,5	4,5	4	4,5	4,5	4	3	4	4,5	5	5	5,5	5,5	6,5	8	5
25	PPU3$^{\times}$	3	3	2	2,5	3	4	3	3,5	4	3	2,5	2,5	4	4	4,5	4,5	2
26	PPU4	6	8	6	6,5	6	7	7	7	7	6,5	7	7	7,5	7	7,5	9	6
27	PPU5	6	6	5	5,5	5	6	6	5	5	6	5,5	6,5	7	8	8	8	6
28	PPU6	1,5	2	1	2	1,5	2	2	2,5	2,5	2	2	2	2,5	3	5	7	4
29	PSP1	1,5	1,5	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2,5	3	4	5	6,5	3,5
30	PSP2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1,5	2	3	3	4	2,5
31	PSP2*	1,5	2	2	1,52	2	2,5	2	2,5	2,5	2	2,5	3	3,5	5	4	7	3
32	PSP3	4	6	5	5	4	5	5	5	4,5	5	5	5	7	7	8	10	6
33	PSP3*	4,5	5	4	5,5	3	3	3	4	4	4,5	5,5	4,5	5,5	6	7,5	9	6,5
34	PSP3^{+}	4	4,5	3	3	3	2,5	3	3,5	3,5	4	4	5	5	4	4	5	4
35	PSP3$^{\times}$	1	2	1,5	1,5	1,5	1	2	1	1	2	2	1,5	2	3,5	5	7	4
36	PSP4	6	6	4	6	5	5,5	6	5	5,5	6,5	6	8	8	8,5	9	10,5	6
37	PSP4*	6	7	4,5	6	6	7	8	7	6,5	7	5	7	8	8	8	9	5
38	PSP5	5,5	7	6	5,5	3,5	4	3	4	4,5	5	6	7,5	7	9	8	10	6
39	PSP6	1	1	0,5	0,5	0,5	1	1	2	2	0,2	0,2	0,3	0,5	1	1	1,5	1
40	PSP7	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	2	2	1,5	2	2	2	3	3	4,5	2
41	PSP8	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	2	2	2	4	3,5	6	2,5
42	PSP9	1,5	5	5	2	4	6	5	5	5	2,5	5	6,5	6	5	5	6	2
43	PSY1	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,5	0,5	0,5	0,5	0,3	0,3	0,5	0,5	1	0,5	2	0,5
44	PTO1	4	3,5	3	3,5	3,5	4,5	6	6,5	6	4,5	4,5	5	5,5	5,5	7	8	5
45	PTO2	2,5	2	2	1,5	1,5	3,5	2,5	2,5	2,5	2	2	2	2	3,5	5	7,5	4
46	PTO2*	5	5	4	4	4	4	5,5	5	5	4,5	4,5	5	5,5	7	7,5	10	6
47	CHA0	2	2	2	2	1,5	2	2	1,5	1,5	2	2	1,5	2	3	3,5	6,5	3,5
48	CHA0*	2	1,5	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	4	4,5	5,5	3,5
49	CHA0$^{\times}$	6	7	8	6,5	6	7	6	5,5	5,5	7	8,5	8	9	11	11	12	9
50	2-79	2	2,5	2	1,5	1,5	2	2	1,5	2	2	2	2	2	3	4	4,5	3
51	2-79*	0,2	0,5	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,5	0,5	0,1	0,3	0,3	0,5	1	1,5	3	0,5
52	2-79^{+}	2	2,5	2	2	2	2	1,5	2	2	1,5	2,5	3	3,5	4	5	6	3
53	2-79$^{\times}$	2	2	2	1,5	2	2	2	2,5	3	1,5	1,5	2,5	2,5	3	4	6	2,5
54	TMIA3	3	5	3	3,5	3	6	6	4	4	2,5	2,5	3,5	5	6	7	9	3,5

JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő adatok a sziderofor gyűrűk nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben megadva.

29. táblázat. Pseudomonasok sziderofor-termelése fémvegyületek hatására (6)

TÖRZSEK SZÁMA ÉS		$CoSO_4 \times 7H_2O$ FÉMVEGYÜLETEK ÉS KONCENTRÁCIÓIK (µM)															$CuSO_4$	
		KTRL	10	20	40	80	160	320	640	1280	10	20	40	80	160	320	640	1280
1	PAE1	8	7	7	4	4	3	2,5	0-	-	8	7	5	7	4	5,5	4	5
2	PCO1	7	6,5	6	5	3,5	0,2	0-	0,1-		7,5	9,5	10	9	8	8	10,5	4
3	PCO2	8	5	4,5	4	2	0,5	0-	-		8	10	9	9	7	9	9	6
4	PCO2*	5	5,5	6	6	5,5	6	4	4	0,3-	8	8	7	10	7,5	9	9,5	7,5
5	PCO3	10	8	7,5	7,5	8	6	1,5	-	0,5-	9,5	11	10	11	9,5	8,5	10	8
6	PFL1	6	6	5	4,50	5	5,5	3	3	0,5-	7	8	8	7	8	7	9	8
7	PFU1	5	3,5	4,5	4,5	4	3	2,5	0,3	0-	7	7	7	7	6	5	6,5	5
8	PFU2	5	5	4,5	3,5	2	1	1	0-	0,3-	3,5	3,5	6	3	1	2	1	1,5
9	PFU2*	0,3	0,2	0,2	0,3	0,2	0,2	0,2	-	-	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1	0-
10	PFU2$^{\times}$	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,3	-	-	-	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	5	0,1	0,5
11	PFU3	7	5,5	6	4	3	4	3,5	0,5	-	9	9	9	8	9	8	9	7,5
12	PFU3*	7	7	6,5	5	6	5	6	3	0,5-	7	7,5	6,5	6,5	7	6	7,5	6
13	PFU4	10	9	8	7	4,5	4,5	4	2,5	1,5-	9	9,5	10	8	8	6	6,5	6
14	PFU4*	4,5	4,5	5	4	5	4	4,5	3	-	5,5	7	6,5	6	5,5	5,5	8	4
15	PFU5	7	8	7	7	5	2,5	1,5	0,1	-	8	7,5	9	7	7	8,5	9	4
16	PFU5*	8	7	7	7	4,5	2,5	0,3	0	-	8,5	9	8,5	9	8	9	11	8,5
17	PFU6	6,5	7	7	6	4,5	3	4	1,5	-	7	7	6	9	7	6	7,5	4
18	PFU6*	5	5,5	6	4	4	4	3	1	-	6,5	4	4,5	5	6	3,5	4	3
19	PFU7	7	7	6	4	4	4	3	3	0,5-	8	3	7	7	7	4	9	4
20	PFU8	0,5	0,5	0,5	1	0,3	0,3	0	0	-	1	1	1	1,5	1	1	3	0,5
21	PPU1	7	7	6	5,5	3	2	1,5	0,1	-	8	7	9	9	6	8	7	8
22	PPU2	3	3	4	2	1	0,3	0,5	-	-	6	6	6,5	8	5	7	5,5	3
23	PPU3	6	7	6	6	5,5	4	3	1,5	0-	7	7,5	5	5	5	5	3	5
24	PPU3*	5,5	5	4,5	3,5	3,5	4	3	1	0,1-	6	6	4	3,5	5	3,5	4	4
25	PPU3$^{\times}$	2	3	2	2	2	1,5	1	0-	-	2,5	2	2	1,5	3	1	4	1
26	PPU4	8,5	6,5	7	5	4	2	0,5	0,5	0,1-	9	9	9	8	9	6,5	8,5	8
27	PPU5	8	7	6,5	5,5	5	2	0	0	-	9	8,5	8	8,5	8,5	8,5	8	7
28	PPU6	4	4,5	3	3	3,5	2,5	1,5	1	-	3,5	4	6	3	3	3	4	3
29	PSP1	7	6	4	3,5	4,5	2,5	1,5	1,5	0-	4,5	6	4,5	5	2	4	4	3,5
30	PSP2	2,5	2	1,5	1	1,5	1,5	1	0	-	6	4,5	4	7	4	5,5	4,5	1
31	PSP2*	5	5	5	4	3	1,5	0,5	0,1	-	7	6	5	6	7	5,5	5,5	2
32	PSP3	8	7	8	7	6	3	0,1	0	-	7	9	8	8	7	8	7	8
33	PSP3*	7	7,5	8	7	8	6	5	6	0-	9	8	6	6	4	7	7	6
34	PSP3^{+}	6	5	3,5	5	0,5	0	0	-	-	2	3	2,5	1	1	1	3,5	4
35	PSP3$^{\times}$	3,5	3	3	2	2	0	-	-	-	3	3	3	2	2	3	4	4
36	PSP4	6	7	6	4	2,5	0,3	0,2	0,1	0-	9	9	10	8	6	7	7	7
37	PSP4*	6,5	6,5	5	4	2	1,5	0,3	0,1	-	7	7	9	7,5	7	7	6,5	8
38	PSP5	7	7	7	7	7	7	6	7	0,5-	7	8	7	8	7	7	9,5	10
39	PSP6	1	2	2	2	3	3,5	2,5	0-	-	2	2	1	1	1	1	1	1
40	PSP7	2,5	2,5	2	2,5	2,5	1,5	1	0-	-	3	4	3	3,5	2	3	2,5	2
41	PSP8	2	2	2	2	2	1,5	1	0-	-	3	4	2,5	3,5	2	3	2	2
42	PSP9	2	2,5	2,5	2	1,5	2	-	-	-	5	4,5	3	3	7	5	6,5	4
43	PSY1	0,3	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	-	-	-	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	1	0,5
44	PTO1	4,5	7	6,5	6	4	3	0,3	0	0-	8	7,5	7	8	7	8	9	6,5
45	PTO2	3,5	4	4	3	5	3	1,5	0,5	-	3,5	4	6	3	3	3	2,5	3
46	PTO2*	4	4,5	5	4	5,5	3,5	2	0,3	-	5	8	7	8	5	8	3,5	4
47	CHA0	4,5	4,5	3,5	2,5	2,5	3	1,5	-	-	5	5	3	4	3	3	3	3
48	CHA0*	5	4	4	3,5	4	2	1,5	1	-	5	4,5	3	3	2,5	3	2	2
49	CHA0$^{\times}$	10	9	9	9	7	3,5	3	2	0-	10	10	9	9	7,5	7,5	5	4
50	2-79	3	3	3,5	3	3	3	3	-	-	3	3	2,5	3	3	3	3,5	3
51	2-79*	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,1	-	-	-0,5*	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	2	0,5
52	2-79^{+}	4	4	3,5	3,5	3	2,5	1	0,1	0-	3	3	3	3	2,5	2	2,5	2
53	2-79$^{\times}$	4	3,5	3	3	2,5	2	2	0,1	-	3,5	3	3	3	2,5	2,5	3	3
54	TMIA3	4	4,5	5	4	4,5	1	0	0	0-	6	8	7	7	9	6	7	8

*JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő adatok a sziderofor gyűrűk nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben megadva. A 0- jel a szaporodás részleges, a - jel a teljes gátlását jelzi. A *-gal jelölt számok egy-egy mutáns sejtből fejlődő telepre vonatkoznak.*

30. táblázat. Pseudomonasok sziderofor-termelése fémvegyületek hatására (7)

TÖRZSEK SZÁMA ÉS		$CdSO_4 \times {}^{8}/_{3}H_2O$				FÉMVEGYÜLETEK ÉS KONCENTRÁCIÓIK (µM)					$ZnSO_4 \times 7H_2O$							
		KTRL	10	20	40	80	160	320	640	1280	10	20	40	80	160	320	640	1280
1	PAE1	5	6	7	4	4,5	3	6	8,5	8	8	5	5,5	5	4,5	4	7	7
2	PCO1	6	7	6	7,5	6,5	5	2	8,5	6	5	5	7,5	5,5	7	6	9	6
3	PCO2	5	7	7	5	7	6	3	5	0,3	2,5	3	3	3	3,5	3,5	6	5
4	PCO2*	6	6,5	6	6,5	6,5	5	3	4	3	5	5	5	5,5	5,5	6	7,5	9
5	PCO3	7	10	7	6,5	8,5	7	10	5	1-	8	7,5	5,5	6	8	5,5	9	8
6	PFL1	4	5	4,5	4	4	3,5	2	2,5	6	5	4,5	5,5	3,5	5,5	4	7	8
7	PFU1	2,5	4	4	4	5,5	5	4,5	7	4,5	2	1,5	4	2	2,5	2	6	7
8	PFU2	4	5,5	7,5	8,5	7,5	8	6,5	4	0,1-	3,5	4	7	7	7	7	11	8,5
9	PFU2*	0,1	0,1	0,1	0,1	0-	0-	0-	-	-	0	0,1	0,1	0,1	0	0	1	0,1
10	PFU2$^{\times}$	0,1	0,5	0,5	0,5	0,5	0-	-	-	-	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	3,5	3
11	PFU3	7	8	8	7	7	7	7	8	2-	4	5	6	5	5	5	9	8
12	PFU3*	8	7	6	7	5,5	4,5	5	4,5	2-	8,5	7	7	6	7	6	8,5	9
13	PFU4	9	9,5	9	8	9	7,5	9	10	11	9	8	7	5,5	6	6	9,5	9
14	PFU4*	5,5	6	5,5	5	4	4	3	5	2,5-	5	5	5	5	5	5	9	9
15	PFU5	6	7	6	6	5	6,5	4	7	5	5	5	5	4,5	4,5	5	6,5	6,5
16	PFU5*	6,5	7,5	8	7	6,5	7	4,5	7,5	1,5	5	6,5	4,5	5	5	5,5	7,5	5,5
17	PFU6	4	6	3,5	5	5	3	3	9	2	3	6,5	4	5	5	4,5	4	5,5
18	PFU6*	3	5	5	5,5	5	5,5	8	7,5	5	4	3	4	3	4	4	4	4,5
19	PFU7	5	6	5	5,5	4,5	5	7	7	8	6	4,5	5	3	4	4	4	8,5
20	PFU8	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	4	-	0,1	0,1	0	0,1	0,1	0,5	2	2
21	PPU1	7	7	7,5	6,5	5	8	4	7	6,5	6	6,5	5	5	5,5	5,5	8,5	6,5
22	PPU2	2	2	3	1,5	2	0,2	0,1	8	1	2	2	1,5	1,5	2	2	6,5	4
23	PPU3	8	6,5	8	6	7	6	9,5	9	10	5	5	6	5	3	3,5	7	8
24	PPU3*	5	7	6,5	6	6	5	6	7	9	5,5	5,5	4,5	3,5	4	4	6	5
25	PPU3$^{\times}$	2	3	3	3,5	3	2	2,5	6	3,5-	1,5	2	2,5	2	3,5	2	7	4
26	PPU4	4,5	6	5,5	6	4,5	6	4	9	7	8	6,5	5,5	5	5	5,5	8,5	6
27	PPU5	6	5	5,5	5	5	5	4,5	8	4,5	6	6	4	5	4	4,5	7	4
28	PPU6	2	4	4	5	5	6,5	5	6	4	2,5	2	1,5	3	4	3,5	8	5
29	PSP1	2,5	3,5	5	6	5	6	7	7	7	2,5	3	2	4	3,5	2,5	8,5	6,5
30	PSP2	1	1	1	1	1	1	1	3	-	1,5	1,5	1	2	1	2	5	2,5
31	PSP2*	2	2	2	2	1,5	1,5	6	6,5	0-	2	2	3	3	3	4	6,5	4
32	PSP3	6	5	7	7	7	7	8	8	1,5	6	5	6	6	4,5	4	8	4,5
33	PSP3*	6,5	7	7,5	6	6,5	6	6,5	11	7	5,5	4,5	5	6	5,5	6	9,5	7
34	PSP3^{+}	5,5	7,5	6	5	7	7,5	7	6	6	5	6	7	6	5	5	4	6,5
35	PSP3$^{\times}$	2	3	3,5	3	4	4	5	6	6,5	3	3,5	5	4,5	3	4	5	5,5
36	PSP4	5,5	8	6,5	6,5	4,5	7	5	6	0,5-	5	5	5	5	5	5	9	5,5
37	PSP4*	4	6,5	5,5	4,5	3,5	3,5	4	3	0,3-	5	4	4,5	4	4	4	8,5	5
38	PSP5	4	6,5	5	4,5	4,5	3,5	7	8	8	7	5	5	5,5	6	5,5	10	9
39	PSP6	1	2	2,5	7,5	6	3	1,5	1	0,5-	1	1	1	1	2	2	2,5	2,5
40	PSP7	2	3,5	4,5	4,5	4	3,5	5	3	-	2,5	2	1,5	1,5	2,5	1,5	4	4,5
41	PSP8	1,5	3,5	6	3	3,5	3	7	6,5	8	2	2	2	1,5	2	1,2	5	5
42	PSP9	1	1	3	4	4	3	1,5	0	0,5-	0	1,5	2	4	4	3,5	7,5	0,1-
43	PSY1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2	0,3	0,5	-	-	0,5	0,5	0,5	0,3	0,5	1	3	1
44	PTO1	3	5	5,5	6	5,5	6	4	6,5	2	5	5	5	5,5	5,5	6	8,5	6,5
45	PTO2	3	5	5,5	6,5	5	6,5	6	6	6	2	2	2,5	2	2,5	3	2,5	4
46	PTO2*	5	6	7	7	6,5	6,5	6,5	7	7	6,5	4,5	5	4	4,5	4,5	6,5	6
47	CHA0	2,5	5	5	4,5	5	5	7	4	5,5	2	1,5	1,5	2	1,5	2	3	2,5
48	CHA0*	2,5	5	5	5,5	6	5,5	5,5	6	6	2	2	3	2,5	3	3	4	4
49	CHA0$^{\times}$	7	9	9	7	10	8	11	12	10	11	8	9	8,5	7,5	7	9	8,5
50	2-79	1,5	3,5	4	4	4,5	4,5	6,5	4,5	4	1,5	1,5	2,5	2	2	3	3,5	3,5
51	2-79*	0,5	1	0,5	1	1	1	2	-	-	1	2	0,5	1	1	1,5	2,5	2,5
52	2-79^{+}	1,5	5	4,5	5	5,5	4	6	6,5	7	2	1,5	2	2,5	3	3	4	3
53	2-79$^{\times}$	2	3	3	3,5	4	4	6	4,5	6	2	2	1	2	2	2	3	3
54	TMIA3	4	2,5	3,5	3	3	5	5,5	7	4	3	3,5	2,5	2,5	2,5	3	6,5	4

JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő adatok a sziderofor gyűrűk nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben megadva. A 0- jel a szaporodás részleges, a - jel a teljes gátlását jelzi.

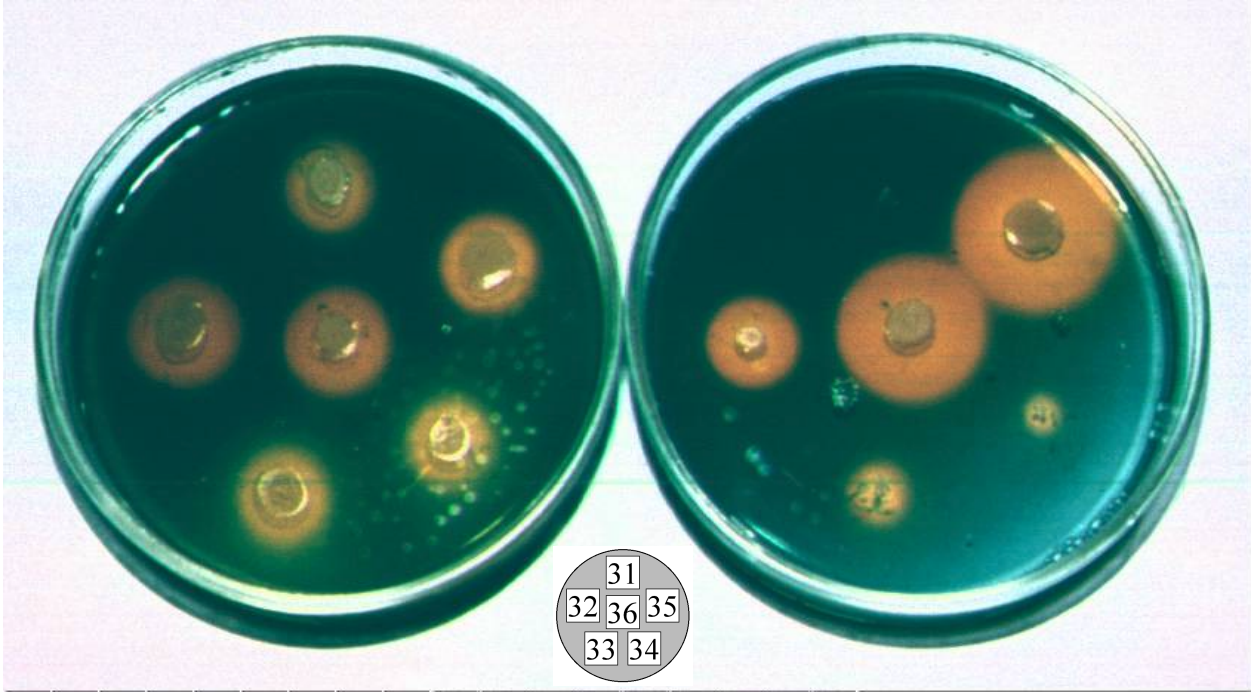
31. táblázat. Pseudomonasok sziderofor-termelése fémvegyületek hatására (8)

TÖRZSEK SZÁMA ÉS		$HgCl_2$				FÉMVEGYÜLETEK ÉS KONCENTRÁCIÓIK (µM)									$Na_2MoO_4 \times 2H_2O$			
		KTRL	10	20	40	80	160	320	640	1280	10	20	40	80	160	320	640	1280
1	PAE1	3	5	3	-	-	-	-	-	-	4	4	5	4	4	5	6,5	4
2	PCO1	4	3	4	0,5	0-	-	-	-0,1*	-	5	4,5	3,5	4,5	6	5	7,5	5
3	PCO2	4	5	6,5	1	0-	-	-	-	-	5	3	4	3,5	5	6	6	5
4	PCO2*	4	5	6	7	6	6	6	-	-	5	5	4	4	5	6	7	7
5	PCO3	3	3,5	5	3	0-	-	-	-	-	6	5	4	4	7	8	8,5	7
6	PFL1	2,5	3	4	5	5,5	6	5	-	-	3	3	2	3	5	5	6,5	6
7	PFU1	1,5	2	5	5	2	0	-	-	-	2	2	2	2	3	5	6,5	5
8	PFU2	2	1	1	0-	-	-	-	-	-	2	2	2	2	4	4	6	5
9	PFU2*	0,1	0,1	0,1	0-	-	-	-	-	-	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
10	PFU2$^{\times}$	0,2	0,2	0,2	0,2	0,5	0,3	-	-	-	0	0	0	0,5	0,5	1	0,3	0,3
11	PFU3	3	5	7	3	3	3	3	-	-	3	5	5	4,5	4	5,5	8,5	7
12	PFU3*	2	3	3	1	5	2	3,2	0-	-	3	5	3	2	2,5	6	7	5,5
13	PFU4	3,5	5,5	6,5	6	3	3	2	-	-	5	0,5	6	4	7	8	11	7,5
14	PFU4*	2,5	4	4	3	5	3	5	-	-	4	3	4,5	1,5	3	6	6,5	5
15	PFU5	5	7	5	1	0-	-	-	-	-	5	6	5	5	7	6	7,5	6
16	PFU5*	6	8	8	1	0,5	-	-	-	-	5	7	6	7	6	5	7	6
17	PFU6	4	4	4	0,5	-	-	-	-	-	4	5	4,2	4	3,5	5	7	6,5
18	PFU6*	2	2	5	4	3	-	-	-	-	2	2	3	2	3	4	5	4
19	PFU7	4,5	5	5	2	2	0,5	0-	-	-	5	4,5	5	5	3	5	7	7
20	PFU8	0,5	1	1,5	0-	-	-	-	0-	-	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	1	0,1
21	PPU1	5	5	3	3	0,5	0	-	-	-	4	5	3	6	6	7	6,5	6
22	PPU2	1	2	0-	0-	-	-	-	-	-	2,5	1,5	1,5	2	2	3	2	2,5
23	PPU3	3	2,5	4	4	6,5	0-	-	-	-	2,5	3,5	3	5	5	5	7	5,5
24	PPU3*	3,5	3	4	4	4	0-	0-	0-	-	3,5	3	3,5	4,5	4	5	7	5
25	PPU3$^{\times}$	1	0,2	1	1	0,2	0,2	-	-	-	1	2	3	1	3	5	4,5	2
26	PPU4	6	4	4	5	5	3	2	0-	-	5	5	4	6	4,5	5,5	5	4
27	PPU5	6	6	3,5	4	-	-	-	-	-	5	5	4	5,5	4,5	6,5	7	5,5
28	PPU6	1,5	2	3,5	2	1,5	-	-	-	-	2	1,5	2	3	1	5	6,5	5
29	PSP1	1,5	1	4	5	4,5	3	0-	-	-	2	2	2	3	1,5	5	7	5,5
30	PSP2	1	0,5	0,5	0,5	0-	-	-	-	-	1	1	1,5	2	0,5	2	2,5	1,5
31	PSP2*	2	1,2	2	0,5	-	-	-	-	-	2	2	2	2	1,5	3	4	2
32	PSP3	5	7	5	6,5	-	-	-	-	-	6,5	6,5	5,5	5,5	6	6	7,5	4,5
33	PSP3*	3,5	5	3	1	0,5	1	-	-	-	4	8	4,5	4,5	4	7	9	5
34	PSP3^{+}	4	2	3	2	-	-	-	-	-	5,3	3	4,5	2	3,5	3	2	3,5
35	PSP3$^{\times}$	3	3	2	2,3	-	-	-	-	-	2	2	3	2	2	3	2,5	4,5
36	PSP4	4	4	3	5	5	3	3	-	-	4	6	5	7,5	6	8	7	5
37	PSP4*	3	5	4	5	2	3	-	-	-	4,5	5	4,5	7	5	6,5	8	4
38	PSP5	2,5	4	4	3	0,5	0,5	-	-	-	3	4	5	4	4	8	7,5	4
39	PSP6	3	2	2	-	-	-	-	-	-	4	1	1	2	2	1	4	5,5
40	PSP7	0,5	0,5	0,5	1	-	-	-	-	-	0,5	2	2	0,5	1	2	1,5	1
41	PSP8	1	2	5	2	-	-	-3*	-	-	1	1	1,5	0,5	0,5	2	2	1,5
42	PSP9	4	3	4	-	-	-	-	-	-	2	1,5	4	4	2,5	4	6,5	4,5
43	PSY1	0,5	0,5	0,5	0-	-	-	-	-	-	0,5	0,5	0,5	1	0,5	1,5	1	0,5
44	PTO1	4,5	4	3	0-	0-	0-	0-	-	-	4	3	3,5	4	3	6	6,5	4,5
45	PTO2	2	3	3	6	3	-	-	-	-	2	2,5	3	3	3	2	3,5	3
46	PTO2*	5	5	4	3	3	-	-	-	-	3	3	4	5,5	4,4	4	4,5	5
47	CHA0	2,5	2	5	0-	-	-	-	-	-	2	2	3	2	2	2,5	3	3
48	CHA0*	2	2,5	3	6	0-	-0,2*	-0,1*	0-	-	2	2	3,5	4	3	5	4	3,5
49	CHA0$^{\times}$	8	8	10,5	8,5	4	4	1	-	-	7	7	9	8	9	8	11	8
50	2-79	2	2	4	0-	-	-	-	-	-	2	2	3	2	2	3	3	3
51	2-79*	0,3	0,2	0,3	0,3	-	-	-	-	-	0,2	0,2	0,2	0,2	0,3	0,3	1	1
52	2-79^{+}	2	2,3	4	3	0	0,1	0-	0-	-	2	2	2,1	2,5	3	2,5	4	2,5
53	2-79$^{\times}$	1	2,2	5	0-	-	-	-	0-	-	2	1,5	2	2,5	2	2,5	4	3
54	TMIA3	4	7	6	2	1	1	-	-	-	3,5	4,5	3,5	4,5	3	4	4,5	3

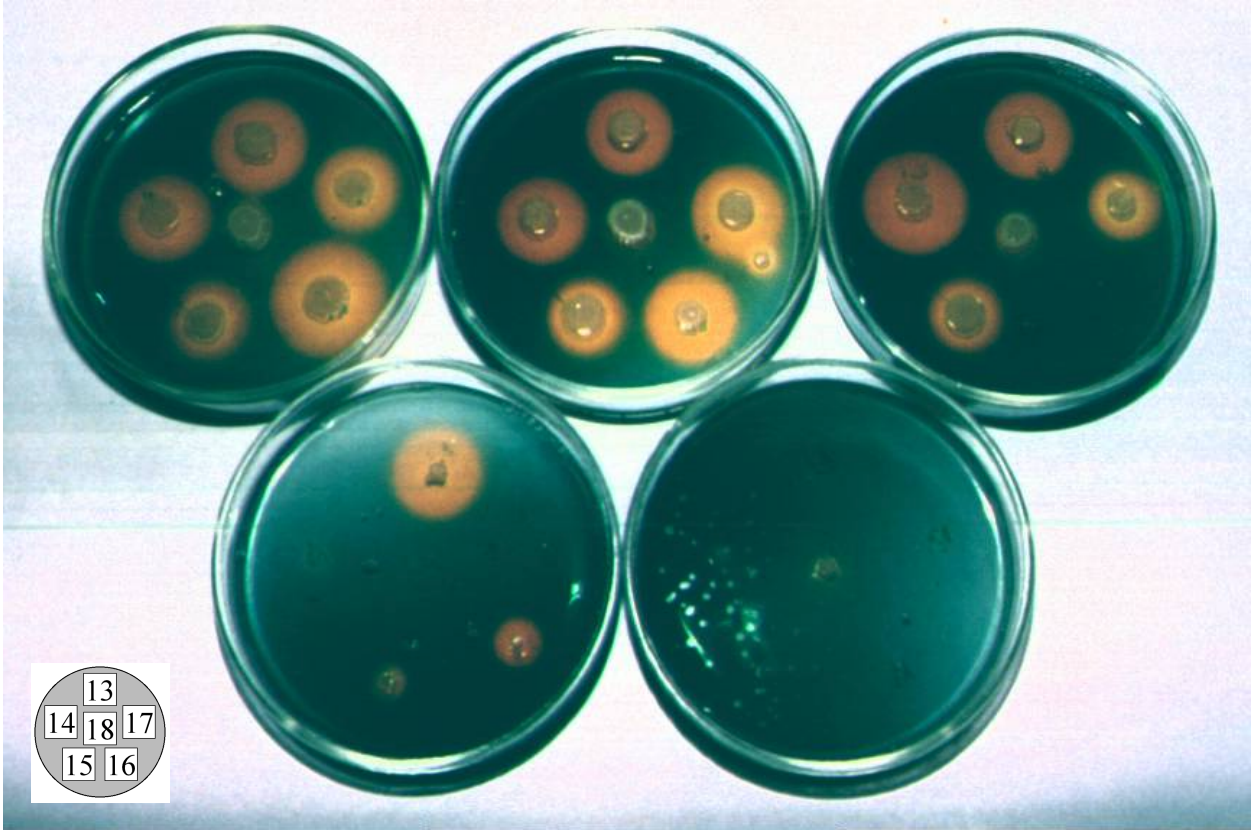
*JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő adatok a sziderofor gyűrűk nagyságának átlagértékeit jelentik mm-ben megadva. A 0- jel a szaporodás részleges, a - jel a teljes gátlását jelzi. A *-gal jelölt számok egy-egy mutáns sejtből fejlődő telepre vonatkoznak.*

56. ábra. A PFU2, PFU2, PFU3, PFU3*, PFU4 és PFU4* (a számok növekvő sorrendjében) Pseudomonas törzsek sziderofor-termelése a kontroll és a 80 µM/l-es $SbCl_3$-dal kezelt krómazurolos táptalajon*

57. ábra. A PFU2, PFU2, PFU3, PFU3*, PFU4 és PFU4* (a számok növekvő sorrendjében) Pseudomonas törzs sziderofor-termelése a kontroll és a 160 µM/l-es $AgNO_3$-tal kezelt krómazurolos táptalajon*



58. ábra. A PTO2, PTO2, CHA0, 2-93, TMIA3 és PSP3 (a számok növekvő sorrendjében) Pseudomonas törzsek sziderofor-termelése a kontroll és a 160 µM/l-es $AgNO_3$-tal kezelt krómazurolos táptalajon*



59. ábra. A PFU5, PFU5, PFU6, PFU6*, PFU7 és PFU8 (a számok növekvő sorrendjében) Pseudomonas törzsek sziderofor-termelése a kontroll, a 80, a 160, a 320 és a 640 µM/l-es $AgNO_3$-tal kezelt krómazurolos táptalajon*

32. táblázat. Pseudomonas törzsek szaporodása folyadékkultúrában különböző fémvegyületek hatására

TÖRZSEK KÓDJA	FÉMVEGYÜLETEK ÉS KONCENTRÁCIÓIK												KONT-ROLL
	$CoSO_4$ (μM/l)				$CrK(SO_4)_2$ (μM/l)				$AgNO_3$ (μM/l)				
	10	40	160	640	10	40	160	640	10	40	160	640	0
PAE1	1,72	1,91	1,93	1,52	1,92	1,94	1,67	1,17	1,93	1,88	0	0	1,94
PCO1	1,75	1,65	0,9	0,118	1,37	1,32	1,56	0,8	1,34	1,62	0	0	1,95
PCO2*	1,46	1,42	1,22	0,98	1,36	1,36	1,35	0,79	1,26	1,25	0	0,02	1,2
PFU3	1,51	1,48	1,2	0,41	1,39	1,77	1,6	0,9	1,58	1,49	1,81	0	1,71
PFU5	1,52	1,55	1,38	0,2	1,43	1,49	1,24	1,05	1,6	1,36	0	0	1,75
PFU7	1,64	1,69	1,48	1,41	1,58	1,85	1,15	0,99	1,78	1,7	0	0	1,84
PPU1	1,36	1,44	1,36	0,17	1,57	1,44	1,23	0,86	1,5	1,78	0	0	1,54
PPU3	1,66	1,71	1,37	0,96	1,64	1,66	1,3	1,18	1,94	1,85	0	0	1,89
PPU4	1,56	1,43	1,49	0,36	1,54	1,63	1,69	1,47	1,53	1,54	0	0	1,5
PPU5	1,41	1,62	1,23	0,31	1,44	1,65	1,13	0,84	1,59	1,35	0	0	1,77
PTO1	1,36	1,31	0,97	0,52	1,41	1,77	1,72	1,04	1,68	1,12	0,12	0	1,46
PTO2*	1,93	1,96	1,77	0,99	1,95	1,92	1,65	1,22	1,83	1,25	0	0,01	1,95
2-79	1,43	1,35	1,29	0,59	1,39	1,45	1,34	1,3	1,57	1,52	0	0	1,8
TMIA3	0,95	1,01	0,95	0,39	1,09	1,36	0,82	1,14	1,31	1,23	0	0	1,5
CHA0	1,71	1,62	1,42	1,21	1,72	1,8	1,07	0,92	1,72	1,77	0	0	1,92
CHA0$^{\times}$	1,9	1,78	1,81	1,44	1,72	1,72	1,62	0,85	1,94	1,96	0	0	1,99

JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő értékek az 550 nm-en mért extinkciókat jelentik.

33. táblázat. Antagonista Pseudomonas törzsek páronkénti kombinációjával és növénypatogén gombákkal kezelt tenyészedényes kísérlet adatai

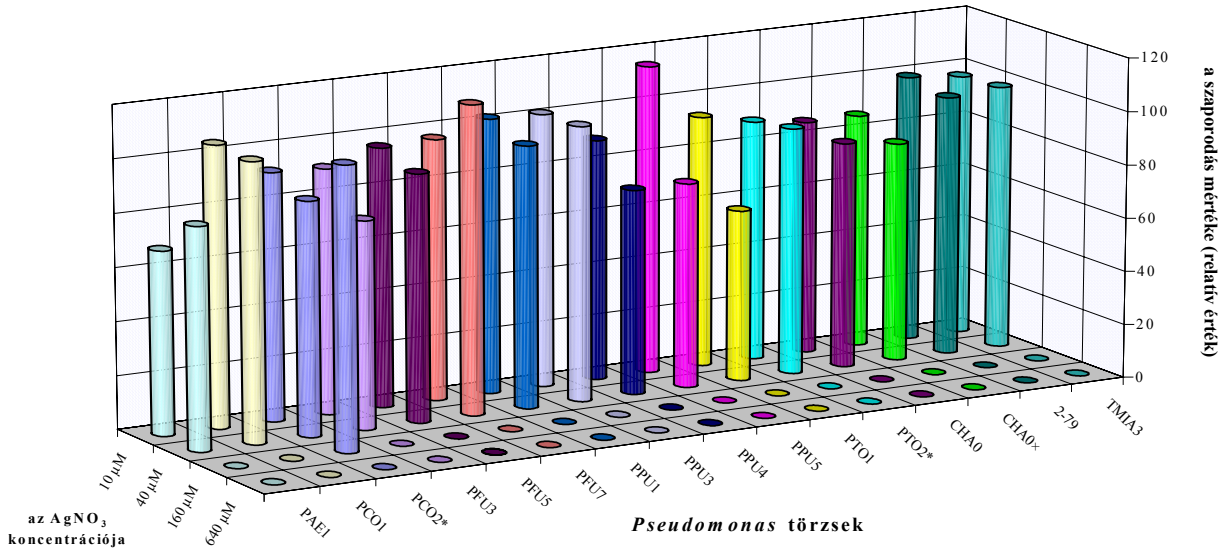
PSEUDOMONAS TÖRZSKOMBINÁCIÓK	*Ascochyta pisi*		*Phoma med. v. pin. 139*		*Phoma med. v. pin. 163*		*Pythium ultimum*		*Fusarium oxisporum*		*Fusarium sp.*		KEZELETLEN	
	SZÁM	TÖMEG	SZÁM	TÖMEG	SZÁM	TÖMEG	SZÁM	TÖMEG	SZÁM	TÖMEG	SZÁM	TÖMEG	SZÁM	TÖMEG
PAE1– PSP7	4	235	2	313	3	371	3	247	5	363	4	255	5	348
PAE1–2-79	0	0	4	186	3	123	2	86	4	254	1	22	0	0
PAE1–CHA0$^{\times}$	0	0	2	86	2	114	3	177	0	0	0	0	0	0
PAE1–PPU3*	3	143	2	220	4	196	1	12	0	0	0	0	1	104
PAE1–PPU3$^{\times}$	4	292	5	410	4	546	5	215	5	834	4	395	5	943
PAE1–PTO1	5	392	3	238	5	424	4	181	3	196	5	355	5	263
PAE1–TMIA3	5	523	3	133	4	266	5	286	5	276	5	292	4	410
PPU3*– CHA0*	0	0	1	40	2	138	0	0	0	0	1	112	3	276
PPU3*– CHA0$^{\times}$	3	150	0	0	1	49	1	36	0	0	2	154	1	91
PPU3*– PSP8	1	53	3	116	1	62	2	115	3	162	2	104	3	174
PPU3$^{\times}$– CHA0$^{\times}$	1	119	1	36	2	168	3	113	1	77	0	0	3	98
PPU3$^{\times}$– PPU3*	2	167	2	154	3	172	2	141	0	13	4	246	1	104
PTO1–2-79	2	124	2	139	3	222	1	38	1	83	3	146	1	59
PTO1–CHA0$^{\times}$	2	152	1	18	3	188	2	101	0	0	0	0	1	38
PTO1–PPU3*	1	32	2	98	1	63	0	0	2	133	2	121	3	149
CHA0$^{\times}$–CHA0*	0	0	2	27	2	134	0	0	2	135	1	27	0	0
2-79– CHA0*	2	121	1	63	1	31	0	0	2	200	2	146	1	101
2-79– CHA0$^{\times}$	1	178	1	14	0	0	0	0	1	63	1	61	1	48
2-79– TMIA3	1	79	1	42	1	63	1	20	0	0	1	38	1	96
2-79–PPU3*	2	221	1	75	0	0	1	65	3	282	1	94	1	85
2-79–PPU3$^{\times}$	1	28	0	0	3	179	0	0	1	81	1	20	0	0
TMIA3– CHA0$^{\times}$	1	126	1	28	2	138	1	67	2	131	2	178	1	15
TMIA3–PPU3*	2	125	1	17	0	0	2	146	2	136	0	0	1	109
KONTROLL	4	420	4	242	5	398	3	167	5	596	5	437	5	194

JELMAGYARÁZAT: A táblázat oszlopaiban a patogén gombákkal fertőzött talajokban túlélő növények tenyészedényenkénti egyedszáma (db) és össztömege (g) van feltüntetve.

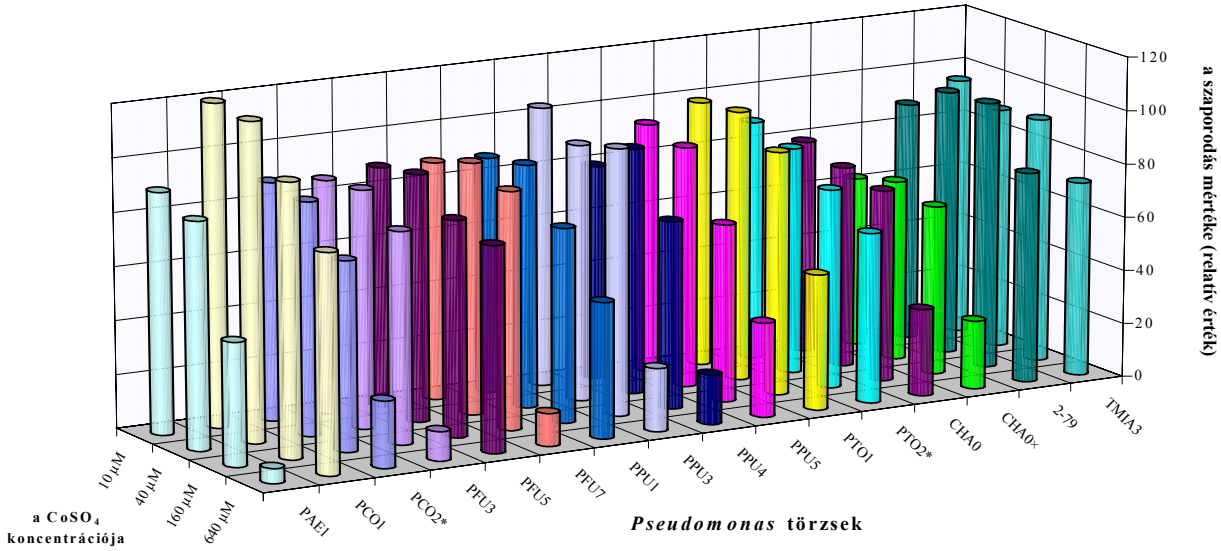
34. táblázat. Pseudomonasok antibiotikum érzékenysége

TÖRZSEK		ANTIBIOTIKUMOK																					
SZÁMA ÉS KÓDJA		AMPICILLIN	CARBENICILLIN	CEFOTAXIM	CHLORAMPHENICOL	CHLORTETRACYCLIN	COLISTIN	GENTAMICIN	KANAMYCIN	LINCOMYCIN	METHICILLIN	NALIDIX	NEOMYCIN	NYSTATIN	OLEANDOMYCIN	OXYTETRACYCLIN	PAROMOMYCIN	PENICILLIN	POLYMYXIN-B	SPIRAMYCIN	STREPTOMYCIN	SUPERSEPTYL	TOBRAMYCIN
1	PAE1	0	2	2	2	0	0	1	1,5	0	0	1,5	1,5	0	0	1	0	0	1	0	2	0	3
2	PCO1	0	0	0	0	1	0	3	4	0	0	0	2	0	0	0,5	3	0	1	0	1	0	4
3	PCO2	0	0	1	0	1,5	0,5	2	5	0	0	2	3	0	0	2	4	0	1	0	2	0	3
4	PCO2*	0	0	6	1,5	1	0	1	2	0	1	0,5	2	0	0	1,5	2,5	0	1	0	2	3	3
5	PCO3	0	0	0	3	0	0	6	5	0	0	2	3	0	1	0	7	0	2	0	8	4	6
6	PFL1	0	0	0	2	1	0	2	3	0	0	1	2,5	0	0	1,5	3	0	1	0	5	2	4
7	PFU1	1	0	0	1	1	0	2	5	0	0	1	2	0	0,3	1	2	0,3	0,5	0	0	1	2
8	PFU2	0	0	2	1,5	1	0	2	5	0	0	0	2	0	0	1	3	0	2	0	2	0	3
9	PFU2*	0	4,5	6	4	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	2	0,2	0	0	0	2	3
10	PFU2$^{\times}$	0	3	1	4	0,5	1,5	5	4	0	0	2	3	0	0	0,5	4,5	0	0	0	4	4	0
11	PFU3	0	0	0	0	1	0	2	6	0	0	0	2	0	0	1	3	0	1	0	1	0	3
12	PFU3*	0	0	0	1	2,5	0	2	3	0	0	1,5	2,5	0	0	2	3	0	1	0	1	0	4
13	PFU4	0	0	2	0	0,2	0	1	4,5	0	0	0	2	0	0	0,2	3	0	1	0	0	0	4
14	PFU4*	0	5	5	7	1	0	2	3	0	0	0	2,5	0	6,5	1	2	0	1	10	5	0	3
15	PFU5	0	0	0	0	0,5	0	1	5	0	0	0	2,5	0	0	0,5	3,5	0	1	0	0	0	0
16	PFU5*	0	0	0	0	0,5	0	2	6	0	0	0	2	0	0	0,5	3,5	0	1	0	1	0	3
17	PFU6	0	0	0	0	2,5	0	2	8	0	0	0,2	3	0	0	1,5	3	0	1	0	1	0	1
18	PFU6*	0	0,2	1	0	0,5	0	3	4	0	0	0,5	2	0	0	0,5	3	0	2	0	1	0	3
19	PFU7	1	0	1,5	0,5	3	1	3	7,5	0,5	0	1,5	5	0	0	3,5	2	0	1	0	0,5	0	3
20	PFU8	0	0	1	0	0,5	0	0	5	0	0	0	2,5	0	0	1	2	0	1	0	3	0	3
21	PPU1	0	0	0	0	1	0	2	6	0	0	0	2,5	0	0	0	3	0	1	0	1	0	0,5
22	PPU2	0	0	4	0	1	0	3	5	0	0	0,5	4	0	0	1	5	0	1	0	3	0	0
23	PPU3	0,2	0	1,5	0,5	0,5	0	2	5	0	0	0,2	3	0	0,2	1	1,5	0	1	0	0	0	3
24	PPU3*	0	0	0	0	1	0	2	4	0	0	2	2	0	0	1	3	0	1	0	0,5	0	4
25	PPU3$^{\times}$	0	0	0	0	3	0,2	2	3	0	0	0	3	0	0	2	3	0	1	0	3	0	3
26	PPU4	0	0	6	0	0	0,5	1	4	0	0	0	2	0	0	1	3	0	0,5	2	0	2	3
27	PPU5	0	0	0	0	1	0	1	5	0	0	1	3	0	0	1,5	3	0	1	0	0,5	2	2
28	PPU6	0	0	1	0	1	0	2	5	0	0	2	2	0	0	1	3	0	1	0	0	0	3
29	PSP1	0	0	0,5	2	1	0	2	4	0	0,5	2	2	0	0	1	2	0	1	0	0,5	0	4
30	PSP2	0	0	3	0,5	1	0	2	6	0	0	0	3	0	0	1	3,5	0	1	0	2	0	3
31	PSP2*	0	0	1	0	0,5	0	1,5	5	0	0	0	3	0	0	0,5	2	0	1	0	1	0	3
32	PSP3	0	0	3	0	2	0	2	5,5	0	0	2	3	0	0	2	3	0	2	0	2	0	4
33	PSP3*	0	0	0	1	1,5	0	3	0	0	0	2	2	0	0	2	2	0	0,5	0	0	0	3
34	PSP3^{+}	0	0	0	0	2	0	5	7	0	0	2,5	4	0	0	6,5	2	0	1	1	3	0	6
35	PSP3$^{\times}$	0	0	0	0	2	0	5	7	3	0	2	3	0	0	4	3	0	0,5	0	3	0	5
36	PSP4	0	0	2,5	0	1	0	4	5	0	0	2	3	0	0	1	3	0	1	0	2	0	4
37	PSP4*	0	0	2	0	1	0	3	5	0	0	2,5	3	0	0	2	3	0	1	0	1	0	4
38	PSP5	0	0	0	0	1,5	0	3	2	0	0	0	2	0	0	1,5	1,5	0	0,5	0	0	0	4
39	PSP6	0	0	2	4	0	0	0	6	0	0	1,5	2	0	0	0	3	0	3	0	0	0	6
40	PSP7	0	0	3	0	1,5	0	2	5	0	0	1,5	2,5	0	0	1,5	3	0	1	0	0,5	0	4
41	PSP8	0	0	2	0	1	0	3	7	4	4	1,5	3	0	0	1	3,5	0	0,5	0	0,5	0	5
42	PSP9	0	0	1,5	2	3,5	1	5	5	0	0	2	3,5	0	0	5	4,5	0,1	1	0	5	0	4
43	PSY1	0	1	5	2,5	3	0	4	5	0	0	1	3	0	0,5	5	4	1	0,5	0	0,5	4	3
44	PTO1	0	0	0	0,2	1,5	0	1	1,5	0	0	0	2,5	0	0	2	4	0	1	0	1	0	1
45	PTO2	0	0	1	0	1	0	2	4	0	0	1	2	0	0	1,5	2	0	1	0	0	0	3
46	PTO2*	0	0	0	0	0,5	0	2	4	0	0	0	2	0	0	1	2,5	0	1	0	0	0	3
47	CHA0	0	0	0,5	1	0	0	3	5	0	1	2	2,5	0	0	1	3	0	1	0	4	0	3
48	CHA0*	0	0	0	0	0,2	0	2	4	0	0	2	1	0	0	0	3	0	1	0	0	0	3
49	CHA0$^{\times}$	0	0	0	0	0	0	1	4	3	0	0	2	0	0	0,5	2	0	0,5	0	5	0	2
50	2-79	0	0	0	0	0	0	2	4	5	6	1,5	2	0	0	0	2,5	0	0	0	6	0	3
51	2-79*	0	0	0	2	1	1	3	3,5	0	0	3	2	0	0	1	4	0	1	0	3	0	0
52	2-79^{+}	0	0	0	0	1	0	2	5	0	0	2	2	0	0	1	3	0	2	0	0	0	3
53	2-79$^{\times}$	0	0	0	0	1	0	2	5,5	0	0	2,5	3	0	0	1	3	0	1	0	0	0	3
54	TMIA3	0,1	0	0	0	2	0	3	5	0	0	1	3	0	0	2	2,5	0	1	0	2	0	4

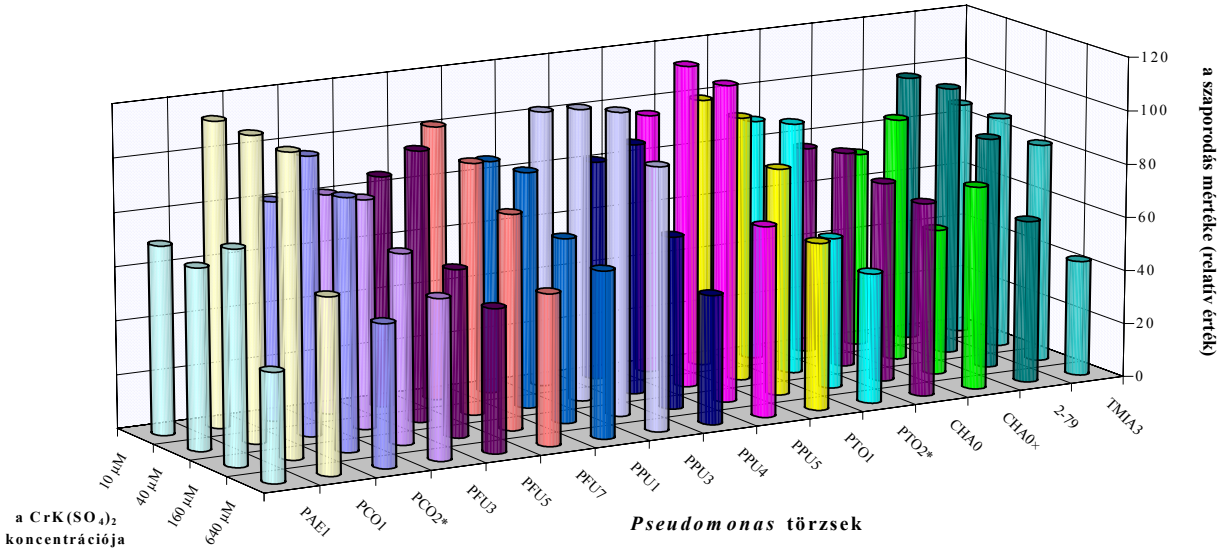
JELMAGYARÁZAT: A táblázat adatai a korongok körüli gátlási zóna méretének átlagát jelentik mm-ben megadva.



60. ábra. Az ezüst-nitrát hatása folyadékkultúrás Pseudomonasok szaporodására



61. ábra. A kobalt-szulfát folyadékkultúrás Pseudomonasok szaporodására



62. ábra. A króm-szulfát hatásafolyadékkultúrás Pseudomonasok szaporodására

35. táblázat. Pseudomonas törzsek antibiotikum-termelése HPLC-s mérések alapján

TÖRZSEK SZÁMA ÉS KÓDJA		CGD TÁPTALAJON					KARNER'S PDA TÁPTALAJON				
		PHL	PLT	MPHL	PYO	SAL	PHL	PLT	MPHL	PYO	SAL
1	PCO1	0,10	0	1,49	0	0	0,50	0	1,06	0	8,72
2	PCO2	0,06	0	0,90	0	0	54,21	0	9,24	4,17	275,49
3	PCO2*	0,04	0	1,44	0	0	0,07	0	0	3,22	197,98
4	PCO3	0,02	0	2,53	0	0,56	0,04	0	0	0	16,17
5	PFL1	0,13	2,31	7,30	0	0,93	0	0	2,39	0	15,45
6	PFU1	0,15	0,12	0,02	0	0,34	0,13	0	1,49	0	15,89
7	PFU2	0,13	0	0	0	0	0,13	0	0	0	13,90
8	PFU2*	0,07	0	0	0	0	0,01	0	0	0	8,78
9	PFU3	0,03	0,18	0,48	0	1,68	0,06	0	0	0	9,50
10	PFU3*	0,11	0	0	0	0	0,09	0	0	0	10,98
11	PFU4	0,09	0	0,13	0	0	0,04	0	0	0	10,86
12	PFU4*	0	0	0,13	0	1,87	0,06	0	0	0	12,65
13	PFU5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13,07
14	PFU5*	0,12	0	0	0	0,88	0,06	0	0	0	2,07
15	PFU6	0,08	0,10	0	0	0	0	0	0	0	11,91
16	PFU6*	0	0,12	0,70	0	0,48	0	0	0	0	10,77
17	PFU7	0,05	0,46	1,04	0	0,45	0,05	0	2,61	0	9,59
18	PFU8	0,89	0	1,53	0	0	0,01	0	0	0	23,16
19	PPU1	0,16	0	0,03	0	0,57	0,06	0	0,85	0	13,74
20	PPU2	0	0	0	0	0,55	0,09	0	0	0	13,17
21	PPU3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,40
22	PPU3*	0,05	0	0	0	0,87	0,08	0	0	0	10,76
23	PPU4	0,04	0,31	0	0	0,85	0,05	0	0	0	12,74
24	PPU5	0,17	0,44	2,05	215,11	1,42	0,11	0	2,23	11,53	14,55
25	PPU6	0	0	0	0	0,56	0	0	0	0	9,54
26	PSP1	0	0,30	1,35	236,67	0	0	0	2,18	9,09	11,75
27	PSP2	0,15	0	0	0	0,53	0,05	0	0	0	14,34
28	PSP2*	0,19	0	0,45	0	0	0,03	0	0	0	9,06
29	PSY1	0,04	0,27	0	0	0,38	0,03	0	0	0	4,10
30	PTO1	0	0,02	3,43	0	0	0,04	0	1,85	0	12,38
31	PTO2	0,30	0	3,10	0,71	1,10	0,02	0	2,50	0	7,61
32	PTO2*	0,08	0	2,79	6,79	2,97	0,03	0	2,43	0	10,24
33	CHA0	19,79	1,38	6,45	206,33	93,93	5,59	0,89	26,50	180,08	24,72
34	2-79	0,09	0,27	1,29	8,09	0,32	0	0,59	2,35	0	13,84

JELMAGYARÁZAT: A táblázatban szereplő antibiotikus hatású anyagok rövidítései az alábbiakat jelentik: PHL:2,4-diacetil-phloroglucinol; PLT: pyoluteorin; MPHL: monoacetil-phloroglucinol; PYO: pyochelin; SAL: szalicilsav. A mérési eredmények µM koncentrációban értendők.

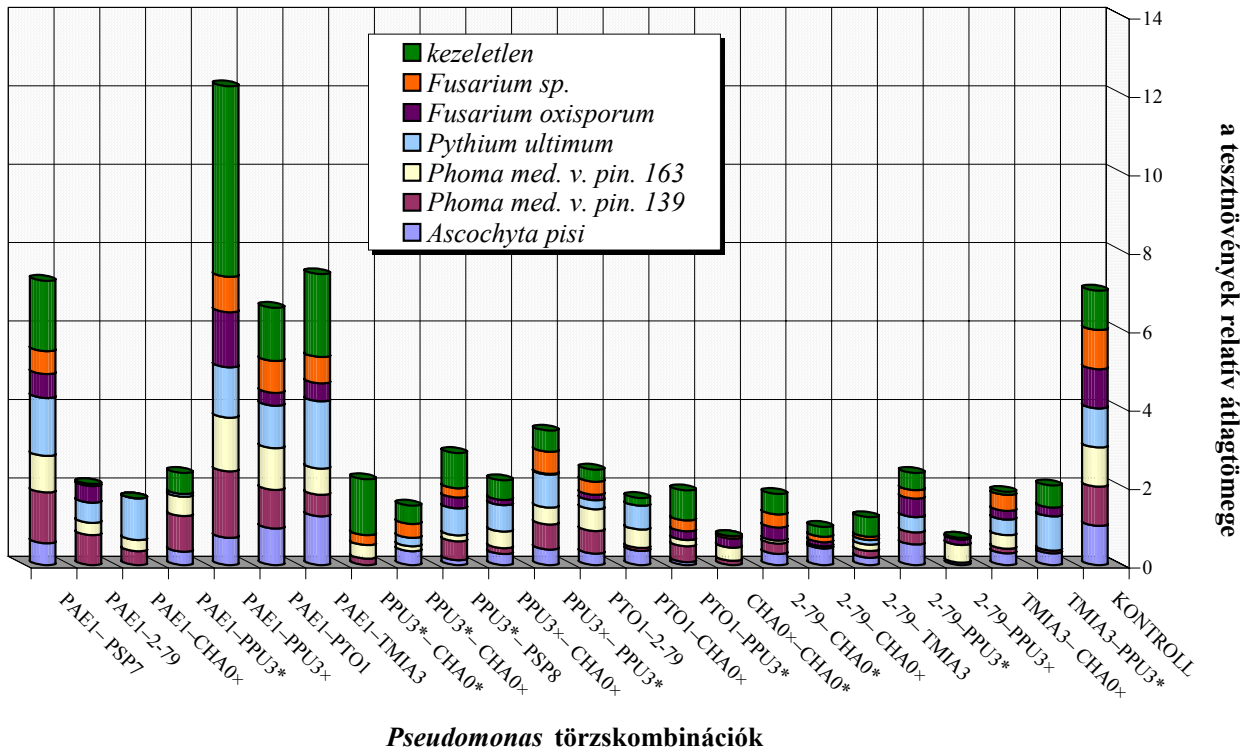
36. táblázat. Antagonista Pseudomonasok Pythiummal és Phomával szemben végzett tenyészedényes kísérletének adatai

TÖRZSEK SZÁMA ÉS KÓDJA		*PYT.* SZÁMA	*PHOMÁ*VAL FERTŐZÖTT TALAJBAN NEVELT NÖVÉNYEK															
			SZÁMA	EGYEDENKÉNTI ZÖLD TÖMEGE (g)													ÁTLAG	SZÓRÁS
1	PCO1	3	12	1,57	1,66	0,87	,087	1,66	1,67	1,22	1,10	1,25	1,26	1,15	1,34		1,24	0,44
2	PCO2	1	12	1,39	1,37	1,44	1,43	0,90	1,16	1,18	1,25	1,45	1,11	1,33	1,14		1,26	0,17
3	PCO2*	1	12	1,14	0,68	1,59	1,41	0,44	1,71	0,98	1,76	1,39	1,36	1,35	1,06		1,24	0,40
4	PCO3	1	11	1,47	1,40	1,35	1,14	1,41	1,65	1,08	1,19	1,39	1,45	1,24	–		1,34	0,17
5	PFL1	2	12	1,42	1,31	1,32	1,31	1,24	1,40	1,38	1,40	1,04	1,46	1,01	1,60		1,32	0,17
6	PFU1	5	11	1,05	1,74	1,36	1,22	1,45	1,58	1,40	1,51	1,46	1,42	1,24	–		1,40	0,19
7	PFU2	0	11	1,47	0,92	1,47	1,75	1,87	1,59	1,75	1,27	0,90	1,23	1,48	–		1,43	0,32
8	PFU2*	3	12	1,23	1,66	1,76	1,66	1,47	1,79	1,52	1,19	1,13	1,39	1,74	1,39		1,49	0,23
9	PFU3	2	10	1,68	1,05	1,54	1,41	1,46	1,00	1,26	1,34	1,43	1,5	–	–		1,37	0,21
10	PFU3*	5	12	1,74	1,14	1,32	1,37	1,07	1,84	1,59	0,24	1,40	1,32	1,71	1,39		1,34	0,42
11	PFU4	1	10	1,51	1,28	1,67	1,15	1,61	1,24	1,40	0,96	1,60	1,32	–	–		1,37	0,23
12	PFU4*	2	12	1,31	1,47	1,57	1,41	1,60	1,63	1,89	1,41	1,35	1,22	1,42	1,54		1,49	0,18
13	PFU5	5	12	1,40	0,97	1,33	1,46	1,49	1,41	1,15	0,95	1,75	1,23	1,62	1,47		1,35	0,24
14	PFU5*	3	11	1,31	1,75	1,38	0,24	1,47	1,35	1,41	1,02	1,40	0,69	1,20	–		1,20	0,42
15	PFU6	3	12	1,54	1,71	1,84	1,09	1,23	1,51	1,40	1,22	0,32	1,39	1,69	1,70		1,39	0,41
16	PFU6*	2	10	1,34	1,57	1,36	1,50	1,80	1,33	1,21	1,87	1,51	1,45	–	–		1,49	0,21
17	PFU7	1	12	1,13	1,12	1,65	0,98	1,52	1,46	1,26	0,26	0,64	1,10	1,32	0,73		1,10	0,40
18	PFU8	2	12	1,82	1,52	1,50	1,60	1,49	1,49	1,53	0,22	1,45	1,10	1,19	1,18		1,34	0,41
19	PPU1	1	11	1,35	1,38	1,34	1,78	1,27	1,47	1,37	1,10	1,39	1,69	0,35	–		1,32	0,37
20	PPU2	3	12	1,61	1,73	1,49	1,03	1,26	1,17	1,54	1,30	1,57	1,58	0,88	0,12		1,27	0,44
21	PPU3	2	12	1,58	1,07	0,88	0,95	0,56	1,16	1,50	1,15	1,26	1,43	1,38	1,19		1,18	0,29
22	PPU3*	1	12	1,69	1,68	1,29	1,32	1,25	1,39	1,40	0,93	1,19	1,13	1,55	1,28		1,34	0,22
23	PPU4	3	9	1,80	1,25	1,70	1,46	1,77	1,42	1,37	1,64	1,28	–	–	–		1,52	0,21
24	PPU5	0	12	1,75	1,64	1,29	1,21	1,46	1,63	1,63	1,19	1,52	1,00	1,05	0,52		1,32	0,35
25	PPU6	1	12	1,73	0,76	1,62	1,50	1,14	1,34	0,85	1,47	1,39	1,64	1,53	1,26		1,35	0,30
26	PSP1	1	12	1,72	1,57	1,35	0,74	1,66	1,61	1,49	1,79	1,87	1,66	1,52	1,46		1,54	0,29
27	PSP2	0	11	1,45	1,66	1,51	1,79	1,59	1,47	1,42	1,56	0,99	1,31	1,16	–		1,45	0,23
28	PSP2*	2	12	1,36	1,64	1,71	0,48	1,43	1,47	1,48	0,56	1,33	1,11	1,51	1,48		1,30	0,39
29	PSY1	2	11	1,35	1,57	1,91	1,44	1,33	1,73	1,42	1,24	1,44	1,42	1,28	–		1,47	0,20
30	PTO1	6	11	1,55	1,57	1,45	1,22	1,57	1,78	1,06	1,58	1,41	1,05	1,59	1,44		1,57	0,22
31	PTO2	2	12	1,38	1,67	1,27	1,27	1,57	1,78	1,06	1,58	1,41	1,05	1,59	1,44		1,42	0,23
32	PTO2*	4	12	1,46	1,23	1,51	1,36	1,09	1,31	1,31	1,03	1,41	1,34	1,01	1,15		1,27	0,17
33	CHA0	3	11	1,16	1,09	1,40	1,45	1,63	1,32	0,83	0,46	1,06	1,41	0,21	–		1,09	0,44
34	2-79	4	12	1,38	1,17	1,20	0,75	1,71	1,08	1,51	1,34	1,32	1,26	1,13	1,65		1,29	0,26
35	TMIA3	4	11	0,67	1,56	0,17	1,46	1,25	1,12	0,96	1,21	1,19	1,25	0,69	–		1,05	0,40
CSAK A GOMBA		2	11	1,36	1,86	1,44	1,85	1,46	1,16	1,31	1,65	1,70	1,03	1,46	–		1,48	0,27
KONTROLL		10	11	1,53	1,69	1,81	1,79	0,73	1,32	0,26	1,73	1,91	1,62	0,40	–		1,34	0,60

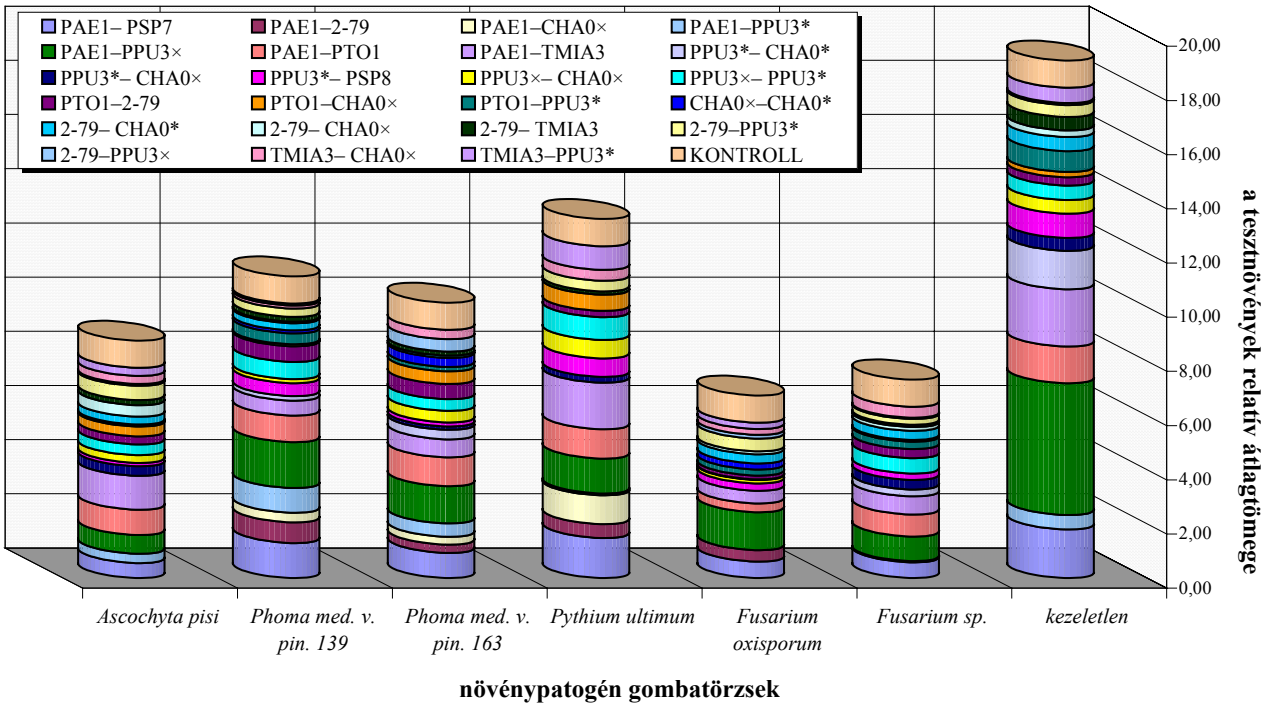
JELMAGYARÁZAT: A – jel az elpusztult, illetve ki sem nőtt növényeket jelenti. A PYT. jelzéssel jelölt oszlopban a Pythiummal fertőzött talajban megmaradt tesztnövények száma található.

63. ábra. Részlet a Pythiumok keverékével fertőzött talajú tesztnövényekről

64. ábra. Részlet a Phomák keverékével fertőzött talajú tesztnövényekről



65. ábra. Pseudomonas törzskombinációk és növénypatogén gombák együttes hatása a tesztnövények relatív átlagtömegére



66. ábra. Növénypatogén gombák és Pseudomonas törzskombinációk együttes hatása a tesztnövények relatív átlagtömegére

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton is szeretnék köszönetet mondani a GATE 0210-ES MEZŐGAZDASÁGI KÖRNYEZETI MIKROBIOLÓGIA ÉS TALAJBIOTECHNOLÓGIA című alprogramjának, melynek keretein belül munkámat végezhettem. Ezen belül külön köszönöm témavezetőmnek, Dr. Kecskés Mihálynak szakmai vezetését és támogatását.

Köszönet illeti az alábbi intézetek, tanszékek azon munkatársait is, akik valamilyen módon segítséget nyújtottak doktori disszertációm elkészülésében:

- GÖDÖLLŐI AGRÁRTUDOMÁNYI EGYETEM MIKROBIOLÓGIAI TANSZÉKE, GÖDÖLLŐ,
  ahol a doktori programon belül munkámat megkezdhettem, szakmai és gyakorlati ismereteket szerezhettem;
- EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM MIKROBIOLÓGIAI TANSZÉKE, BUDAPEST,
  ahol az izolált törzseim meghatározását végezhettem, kiemelten megköszönve Dr. Márialigeti Károlynak önzetlen szakmai és gyakorlati segítségét.;
- INSTITUT FÜR PLANZENWISSENSCHAFTEN, ETH ZÜRICH, SVÁJC,
  ahol FEMS pályázat keretein belül *in vitro* antagonista és tenyészedényes növénykísérleteket végezhettem, valamint az antibiotikum termelés HPLC-s meghatározását végeztem (hálával tartozva Brion K. Duffynak sokrétű segítségéért);
- MTA TALAJTANI ÉS AGROKÉMIAI KUTATÓ INTÉZETE, BUDAPEST,
  ahol sok szakmai és gyakorlati tanácsot kaptam, külön megköszönve Dr. Biró Borbálának, aki opponensi javaslataival, észrevételeivel sokban hozzájárult munkám tökéletesítéséhez;
- FM KÖZPONTI ÉLELMISZERIPARI KUTATÓ INTÉZETE, BUDAPEST,
  ahol a doktori program keretein belül gyakorlati munkám második szakaszában dolgozhattam;
- MTA KÖRNYEZETVÉDELMI MIKROBIOLÓGIAI KUTATÓ CSOPORTJA, BUDAPEST,
  ahonnan sokirányú segítséget kaptam, ezen belül Dr. H. E. A. F. Bayoumi tudományos főmunkatársnak szakmai és szervező segítségéért;
- GATE TUDOMÁNYOS TOVÁBBKÉPZÉSI INTÉZETE, GÖDÖLLŐ,
  ahonnan a Predoktori Megbízás keretein belül vizsgálataim utolsó részében némi anyagi támogatást kaptam;
- ORSZÁGOS GYÓGYINTÉZETI KÖZPONT (korábban OHII), BUDAPEST,
  jelenlegi munkahelyi vezetőmnek, Német Katalinnak, hogy e disszertáció elkészítéséhez támogatást nyújtott;

Köszönöm továbbá családomnak munkám során nyújtott kitartó támogatását.