



Szent István Egyetem

**Mikorrhiza gomba hatása napraforgó és kukorica környezeti tényezőkre adott stressz-  
válaszaira**

Doktori (Ph.D.) értekezés tézisei

Mayer Zoltán

Gödöllő

2019

**A doktori iskola neve:** Biológia Tudományi Doktori Iskola

**Tudományága:** Biológia-tudomány

**Vezetője:** Dr. Nagy Zoltán  
Intézetigazgató, egyetemi tanár (DSc.habil)  
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar  
Növénytani és Ökofiziológiai Intézet  
MTA Tanszéki Növénytani és Növényökológiai Kutatócsoport

**Témavezető:** Dr. Posta Katalin  
Csoportvezető, egyetemi tanár (DSc.habil)  
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar Genetikai,  
Mikrobiológiai- és Biotechnológiai Intézet, Mikrobiológiai és  
Környezettoxikológiai Csoport

.....  
Dr. Nagy Zoltán  
a doktori iskola vezetője

.....  
Dr. Posta Katalin  
témavezető

## ELŐZMÉNYEK, KITŰZÖTT CÉLOK

Napjainkban a mezőgazdasági termelés egyik legfontosabb megoldandó feladata, az időjárási szélsőségek okozta stressz hatások által előidézett gazdasági veszteségek minimalizálása. A világon mindenhol jelentkező probléma egyik előidézője a klímaváltozás, a globális felmelegedés, melynek mértéke Magyarországon a globális trendet is meghaladja. Így az egyenlőtlen csapadékeloszlás, a jégverés okozta mechanikai sérülések, illetve a helytelen öntözéskor, valamint sajátos talajadottságú területeken jelentkező növekedő mértékű szikesedés kiemelt jelentőségűek.

A növényeket érő biotikus és abiotikus stressz hatások a növénytermesztés sikerességét korlátozó legfontosabb tényezők. Stressz hatására a növényi sejtek számára erősen toxikus hatású reaktív oxigénformák (ROS) termelődnek. A növények képesek ezeket a molekulákat különböző enzimekkel, mint a kataláz, a szuperoxid dizmutáz, a peroxidáz és a glutation S-transzferáz (Ergun és mtsai. 2014), valamint nem enzimátikus úton (pl. aszkorbát, glutation, tokoferolok) méregteleníteni (Ordoñez és mtsai. 2014).

Az agráriumban az egyik legfontosabb kérdés, hogy hogyan lehetséges a stressz hatásokat mérsékelni, illetve hogyan lehet a stressznek ellenállóbb növényeket előállítani. Hazánkban a napraforgó (vetésterülete Magyarországon 2004–2013 között jelentősen növekedett, 2018-ban 628 ezer ha, a betakarított össztermés 2 960 ezer tonna (KSH 2019)) és a kukorica (vetésterülete Magyarországon 2018-ban 956 ezer ha, a betakarított össztermése 8 440 ezer tonna (KSH 2019)), a búza mellett a legfontosabb szántóföldi gazdasági növényünk. Vetésidejük áprilusra esik, mikor a napi középhőmérséklet szélsőséges értékek között mozog és a kiszámíthatatlan csapadékeloszlás kritikus hatással van a növényállományra. A fiatal növény szempontjából kritikus időszak a május, mikor a legérzékenyebb a növény és már a jégverés és a talajszemcsék okozta mechanikai sérülések is gondot okozhatnak, ezzel is jelentős veszteséget előidézve. A hőmérséklet, a szárazság és a mechanikai sérülések okozta stressz hatások mellett a nem megfelelő öntözés, vagy sajátos talajadottságok miatt kialakuló szikesedés, só stressz negatív hatása szintén nehezíti az egyre nagyobb megkívánt terméshozam biztosítását. A károk elkerülése céljából igen fontos, hogy ezeknek a stressz hatásoknak ellenállóbb növények kerüljenek termesztésbe, melyek kialakításában az arbuskuláris mikorrhiza (AM) gomba oltás segíthet. Ezért vizsgáltuk meg, hogy fontos gazdasági növényünk a kukorica, valamint a napraforgó fejlődésének legsérülékenyebb kezdeti időszakában a növény védekezési rendszerét miként befolyásolja az arbuskuláris mikorrhiza gomba oltás.

A növénytermesztésben az abiotikus stressz hatások mellett komoly gondot okoz a *Fusariumok* fertőzése által bekövetkező termésmennyiség és minőség romlás. Az általuk okozott legnagyobb veszélyforrás a másodlagos anyagcseretermékként termelt mikotoxinok, amelyek állat- és humán-egészségügyi veszélyekkel is járnak.

A jól megválasztott agrotechnikai műveletek alkalmazása mellett, az arbuskuláris mikorrhiza gomba oltás lehetőséget adhat az optimális, vagy ahhoz közeli termésmennyiség és minőség biztosítására. A szárazföldi növények és az AM gombák kapcsolata az egyik legelterjedtebb növény-gomba kölcsönhatás. Az AM gomba gazdanövényre gyakorolt kedvező hatásai ismertek, beleértve a víz és a tápanyagok - főként a foszfor - fokozott felvételét és a növény biotikus és abiotikus stressz hatásokkal szembeni védelmét. Mindemellett a mikorrhiza gomba jelenlétekor indukált rezisztencia alakulhat ki a növényben, mely nem állandó hanem egy ún. „priming” állapot segítségével, jázmonsav koncentráció változásával aktiválja a növény védekezési rendszerét biotikus kórokozókkal szemben (Minton és mtsai. 2016). Mindez energetikai és a válaszadás gyorsaságának ideális változásával igen kedvező a növény számára.

A mikorrhizált növény a stressz hatással szembeni védekezése gyakran magasabb antioxidáns enzim szinttel és aktivitással párosul, ugyanakkor ezek a változások, szabályozó mechanizmusok a növény korai fejlettségi állapotában, alacsony AM kolonizációs szinten még nem ismertek. Emellett az AM gomba kolonizáció a növény gyökerében olyan fiziológiai és élettani változásokat indukál, melyek hatással vannak a rizoszféra és a mikorrizoszféra mikroflórájára. A gyökérváladékok kórokozókra gyakorolt hatását már többen leírták, ugyanakkor az arbuskuláris mikorrhiza gombának a gyökérváladékon keresztüli befolyásoló hatásáról még igen keveset tudunk. Ezért egy jelentős gazdasági veszteséget okozó kórokozó gomba (*Fusarium proliferatum*) növekedésére és mikotoxin termelő képességére gyökérváladékon keresztül gyakorolt AM gomba hatásának a vizsgálatát elvégeztük.

Mindezek alapján a kutatómunkám célkitűzései az alábbiak voltak:

1. Hogyan befolyásolja az arbuskuláris mikorrhiza gomba kolonizáció néhány abiotikus stressz hatás (alacsony hőmérsékleti, magas hőmérsékleti, mechanikai stressz) mértékének csökkentésében szerepet játszó védelmi enzim (polifenol oxidáz, peroxidáz, glutation S-transzferáz) aktivitását, fiatal (9, 15 és 42 napos napraforgó) növényben?
2. Arbuskuláris mikorrhiza gomba kolonizáció hatásának vizsgálata a növényi védelmi enzimek (polifenol oxidáz, peroxidáz, kataláz, glutation S-transzferáz) aktivitásának és génexpressziójának nyomon követésével, abiotikus stressz hatásoknak (magas hőmérsékleti, só és szárazság stressz) kitett 21 és 42 napos kukorica növényben.

3. Hogyan befolyásolja a gyökérváladékon keresztül a mikorrhiza gomba jelenléte a *Fusarium proliferatum* gomba növekedését *in-vitro* körülmények között, valamint a fumonizin termeléséért felelős gén (*FUM1*) expresszióját és a stressz hatásokra adott válaszok szabályozásában szerepet játszó HOG típusú MAP kináz gén (*HOG1*) expresszióját?

## ANYAG ÉS MÓDSZER

### Kísérleti növények

A napraforgó (*Helianthus annuus* L. var. Iregi, középérésű, nem csávázott) tenyészedenyes kísérletben két oltási kezelést hoztunk létre. Oltóanyagként 6 mikorrhiza törzset (*Rhizophagus irregularis* BEG140, *Funneliformis mosseae* BEG95, *Claroideoglossum etunicatum* BEG92, *Claroideoglossum claroideum* BEG96, *Rhizoglossum microaggregatum* BEG56, *Funneliformis geosporum* BEG199) tartalmazó készítményt használtunk. A nem mikorrhizált növények tápközegébe sterilizált oltóanyag kevertünk. Alacsony (AH, 4°C), magas hőmérsékleti (MH, 38°C) és mechanikai stressz (M) kezeléseket állítottunk be, valamint kontrollként (K) stressz hatásnak ki nem tett növényeket használtunk. 9, 15 és 42 napos növényeket vizsgáltunk. Mind kezelésben mértük a polifenol oxidáz (PPO), peroxidáz (PER), glutation S-transzferáz (GST) enzimaktivitásokat, valamint meghatároztuk a *GST* gén relatív expresszióját.

A kukorica (*Zea mays* L., Golda F1, jó kezdeti fejlődésű, nem csávázott, nem ismert kórokozóval szembeni rezisztencia) tenyészedenyes kísérletben két oltási kezelést hoztunk létre, oltóanyagként 6 mikorrhiza törzset (*Rhizophagus irregularis* BEG140, *Funneliformis mosseae* BEG95, *Claroideoglossum etunicatum* BEG92, *Claroideoglossum claroideum* BEG96, *Rhizoglossum microaggregatum* BEG56, *Funneliformis geosporum* BEG199) tartalmazó készítményt használtunk. A nem mikorrhizált növények tápközegébe sterilizált oltóanyag kevertünk. Magas hőmérsékleti (MH, 42°C), só (SÓ) és szárazság (SZ) stresszel kezeltük a növényeket, valamint kontrollként (K) stressz hatásnak ki nem tett növényeket használtunk. 21 és 42 napos növényeket vizsgáltunk. Minden kezelésben mértük a kataláz (CAT), polifenol oxidáz (PPO), peroxidáz (PER), glutation S-transzferáz (GST) enzimaktivitásokat, valamint meghatároztuk a *CAT*, *PPO*, *PER*, *GST* gének relatív expresszióját.

A gyökérváladék gyűjtéshez két oltási kezelést állítottunk be kukorica (*Zea mays* L., Golda F1, jó kezdeti fejlődésű, nem csávázott, nem ismert kórokozóval szembeni rezisztencia) növényvel. Oltóanyagként *Funneliformis mosseae* (BEG12) és a *Rhizophagus irregularis* (BEG53) inokulum keverékét adagoltuk. Az oltóanyagként használt arbuskuláris mikorrhiza

gomba spórákat és micéliumokat csapda növények segítségével állítottuk elő. A nem mikorrhizált növények tápközegébe sterilizált oltóanyagot kevertünk. Az oltási kezelések mellett két tápelem utánpótlási szintet is beállítottunk. Az alacsony tápanyag-ellátottsági szintet kétnaponta (Alacsony tápanyag-ellátottság, AT) 50 ml csapvízzel, míg a magas tápanyag-ellátottsági szintet (Magas tápanyag-ellátottság, MT) 50 ml 5x Long Ashton oldattal történő öntözéssel indukáltuk.

A gyökérváladék gyűjtését Da Silva Lima és mtsai. (2014) és Lioussanne és mtsai. (2009) útmutatásának megfelelően végeztük.

Meghatároztuk a növénytömeget és az AM gomba gyökérkolonizáció mértékét (Giovannetti és Mosse 1980, Vierheilig és mtsai. 1998).

### ***Fusarium proliferatum* törzs tenyésztése és vizsgálatai**

*Fusarium proliferatum* ITEM 2287 (Institute of Sciences of Food Production, CNR, Bari, Italy) törzset használtuk. Starter micélium szuszpenziót készítettünk. 50 ml a fumonizin termelés indukálása érdekében nitrogén forrás mentes DM tápoldatba oltottunk  $10^6$  ml<sup>-1</sup> konídiumot és 26 °C-on, 150 rpm-en, 48 óráig rázattuk. A micélium szuszpenziót szűrtük és mostuk majd 50 ml új DM tápoldatba oltottuk. A tápoldatban lévő tenyészeteket 5 ml (1 g friss gyökér tömegre beállított koncentrációban) gyökérváladékkal külön-külön beoltottuk. Kontrollként sterilizált desztillált vízzel oltott tenyészet használtunk.

*Fusarium proliferatum* fumonizin B1 mikotoxin termelés vizsgálata során minden kezelést, 24 óráig és 5 napig rázógépből inkubáltunk (26 °C-on, 150 rpm-en).

A telepnövekedés vizsgálat során a különböző kezelésekből származó gyökérváladékokból, elkülönítve 100 µl-t szélesztettünk a táptalajokra és a lemezek közepére 100 µl  $10^7$  darab konídiumot tartalmazó szuszpenziót cseppentettünk. 24 óra illetve 5 nap múlva növekedésük mértékét detektáltuk. A kontroll lemezekre 100 µl sterilizált desztillált vizet szélesztettünk.

### **Genetikai és gén-expressziós vizsgálatok**

A kvantitatív valós idejű, qrtPCR termékek képződésének detektálását Stratagene Mx3000P QPCR rendszeren végeztük. A napraforgón végzett kísérlet során alkalmazott *GST* génspecifikus és *aktin* primert, a kukoricán végzett kísérlet során kataláz (*CAT*), polifenol oxidáz (*PPO*), gvajakol peroxidáz (*PER*), glutation S-transzferáz (*GST*) génspecifikus és a konstitutívan expresszáldó kontrollként *aktin* primert, valamint a fumonizin (*FUM1*) és a HOG1 típusú MAP kináz (*HOG1*) és a konstitutívan expresszáldó kontrollként *hiszton H3* génspecifikus általunk

tervezett primert használtunk. A génextpressziókat a  $\Delta\Delta\text{CT}$  módszerrel számoltuk (Livak és Schmittgen 2001).

### **Enzimaktivitás meghatározása**

A polifenol-peroxidáz (EC 1.10.3.1) enzim aktivitásának mérése Fehrmann és Dimond (1967) által módosított módszerrel, a gvajakol-peroxidáz (EC 1.11.1.7) enzim aktivitásának mérése Rathmell és Sequeira (1974) által kifejlesztett módszerrel került meghatározásra. A kataláz (EC 1.11.1.6) enzimaktivitását Aebi (1984) módszere alapján határoztuk meg. A glutation S-transzferáz (EC 2.5.1.18) enzim aktivitásának mérése Habig és mtsai. (1974) módszere alapján került meghatározásra. Az összfehérje meghatározást Bradford (1976) módszerrel végeztük.

Az eredmények statisztikai elemzését R statisztikai környezetben (R Foundation for Statistical Computing, Bécs, Ausztria) végeztük.

## **EREDMÉNYEK**

### **Gyökérekolonizáció és növénynövekedés**

A sterilizált oltóanyaggal kezelt növényeknél (-AM) nem, a mikorrhizált (+AM) kezeléseknél azonban jelentős mértékű gyökérekolonizáció volt megfigyelhető, mely az idő előrehaladtával szignifikáns mértékű növekedést is mutatott. A napraforgó tenyészedényes vizsgálat során nem volt szignifikáns különbség a növények (mikorrhizált és nem mikorrhizált) tömegében. A kukorica tenyészedényes vizsgálatban 21 nappal az oltást követően a legmagasabb kolonizációs szintet a szárazság stressz során mértünk. A 21 napos mikorrhizált, kontroll növényeknél mértünk nagyobb biomassza tömeget. A stressz kezelések közül a mikorrhizált növényekben csak nedves hajtás és száraz gyökér tömegekben mértünk eltérést a magas hőmérséklet stressz hatására. 42 napos inkubációt követően a mikorrhiza növénytömegre gyakorolt hatása már jobban kirajzolódott. A szárazság stresszel kezelt növények nedves hajtás tömege kivételével a mikorrhizált növény hajtás nedves, száraz és gyökér nedves, száraz tömegében magasabb értéket mértünk.

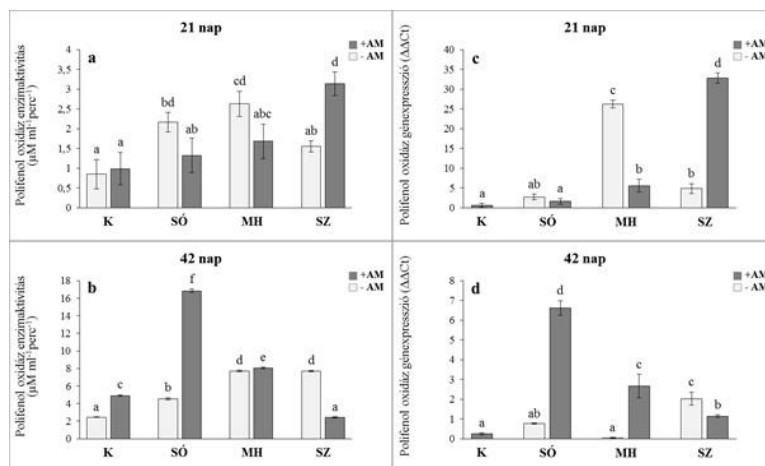
A hat hetes inkubációt követően a gyökérváladék gyűjtéshez beállított az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt kukorica növény gyökereiben szignifikánsan magasabb gyökérekolonizációt mértünk a magas tápanyag-ellátottsági körülmények között inkubált kukorica gyökérekolonizációjához képest. Az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növények

nedves hajtás tömegében az arbuskuláris mikorrhiza gomba oltás szignifikánsan nagyobb tömeget eredményezett. Ugyanakkor a magas tápanyag-ellátottsági szinten inkubált növények (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nedves hajtás tömegében nem volt megfigyelhető különbség. Az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten inkubált mikorrhizált növények nedves gyökér tömege szignifikánsan nagyobb a magas tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növények tömegéhez viszonyítva.

### Polifenol oxidáz enzimaktivitás és génexpresszió

A legfiatalabb, 9 napos napraforgó növény hajtásába mért polifenol oxidáz enzim aktivitásában csak a mechanikai sérülés okozott szignifikáns növekedést. A két hetes növényben a mikorrhiza oltás nem eredményezett szignifikáns eltérést a PPO enzim aktivitásában, ugyanakkor a különböző stressz hatások megemelték a nem mikorrhizált növény enzimaktivitását. A hat hetes növényt ért stressz hatások közül csak a magas hőmérsékleti stressz idézett elő szignifikáns különbséget a mikorrhizált és nem mikorrhizált növény között.

21 napot követően a szárazság idézett elő a +AM kukorica növényben magasabb PPO enzimaktivitást és génexpressziót –AM és a kontroll növényhez képest. 42 napot követően az AM oltás az enzimaktivitásban és a *PPO* gén expressziójában különbséget idézett elő só- és a magas hőmérsékleti stressz során. A 21 napos növényekkel ellentétben a szárazság a –AM növényben idézett elő megnövekedett enzimaktivitást és *PPO* gén expressziót a 42 napos növényben.



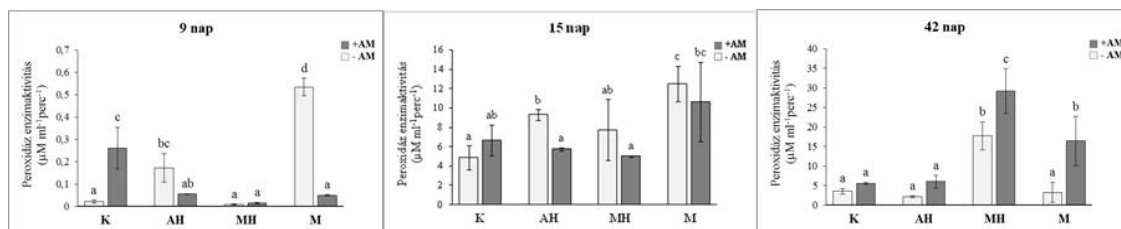
### Polifenol oxidáz (PPO) enzimaktivitás és *PPO* gén relatív expressziójának alakulása 21 és 42 napos kukorica növényekben

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; K – kontroll, SÓ – só stressz, MH – magas hőmérsékleti stressz, SZ – szárazság stressz. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ( $p < 0.05$ ) viszonyokat szemléltetik.



## Peroxidáz enzimaktivitás és génextpresszió

A peroxidáz enzimaktivitás a 9 napos +AM kontroll növényben növekedett, amely különbség a 15 és 42 napos korban már nem jelentkezett. 9 napos növényekben csak mechanikai sérülés okozott növekedést a –AM növényben. A mikorrhiza oltás nem eredményezett eltérést a PER enzimaktivitásában a 15 napos növényben. 42 napot követően a magas hőmérsékleti és a mechanikai stressz idézett elő növekedést a mikorrhizált növény peroxidáz enzimaktivitásában.



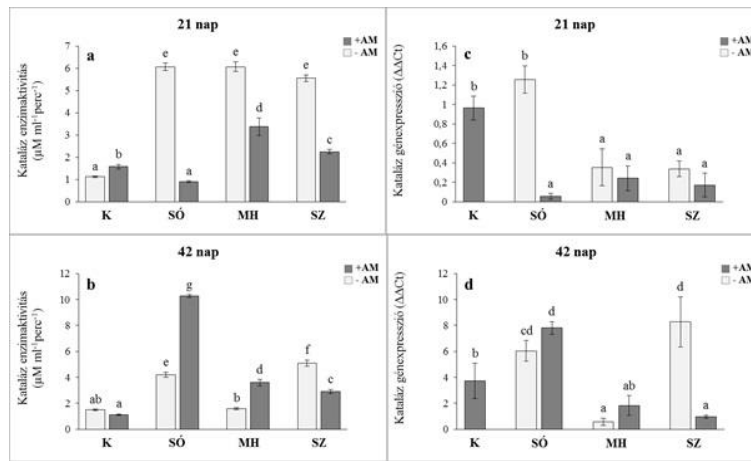
### Peroxidáz (PER) enzimaktivitás 9, 15 és 42 napos napraforgó növényekben

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; K – kontroll, AH – alacsony hőmérsékleti stressz, MH – magas hőmérsékleti stressz, M – mechanikai stressz. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ( $p < 0.05$ ) viszonyokat szemléltetik.

A 21 napos kukorica növényekben a szárazság a –AM növényben, a só- és a hőmérsékleti stressz a +AM növényekben eredményezett magasabb peroxidáz enzimaktivitást. A 42 napos növényben már a magas hőmérséklet és szárazság stressz során is megváltozott a tendencia az enzimaktivitásában. A só stressz a +AM növényben indukált magasabb enzimaktivitást, de a génextpresszióban ez nem mutatkozott meg.

## Kataláz enzimaktivitás és génextpresszió

A 21 napos kukorica növényekben a kezelések szignifikánsan magasabb kataláz enzimaktivitást idéztek elő a –AM növényben a +AM és a kontroll növényhez képest. A 42 napos kukorica növényben a só- és a magas hőmérsékleti stressz során a tendencia megváltozott, a +AM növényben volt magasabb az enzimaktivitás. A szárazság a –AM növényben eredményezett megnövekedett enzimaktivitást és *CAT* gén expressziót, amely ellentétes a 42 napos növényben a peroxidáz enzimaktivitással és génextpresszióval.

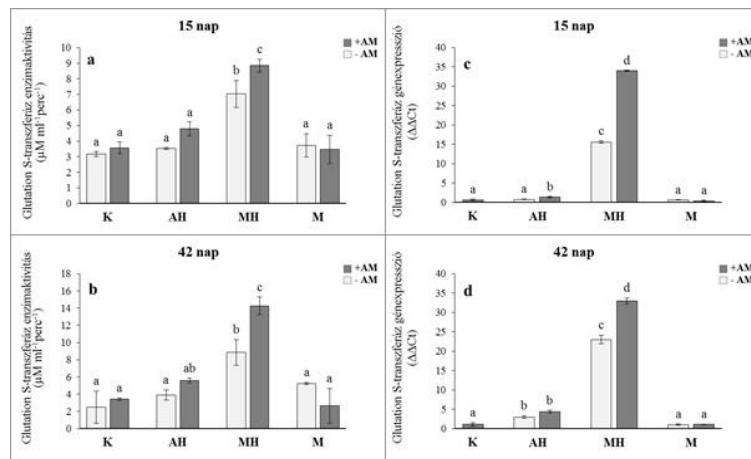


### Kataláz enzimaktivitás és *CAT* gén relatív expressziójának alakulása 21 és 42 napos kukorica növényekben

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; K – kontroll, SÓ – só stressz, MH – magas hőmérsékleti stressz, SZ – szárazság stressz. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ( $p < 0.05$ ) viszonyokat szemléltetik.

### Glutation S-transzferáz enzimaktivitás és génextpresszió

A glutation S-transzferáz enzimaktivitásában és génextpressziójában a magas hőmérsékleti stressz indukált növekedést a 15 napos, és a 42 napos +AM napraforgó növényben, a kontrollhoz és a -AM növényhez képest is.



### Glutation S-transzferáz (GST) enzimaktivitás és *GST* gén relatív expressziójának alakulása 15 és 42 napos napraforgó növényekben

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; K – kontroll, AH – alacsony hőmérsékleti stressz, MH – magas hőmérsékleti stressz, M – mechanikai stressz. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ( $p < 0.05$ ) viszonyokat szemléltetik.

A 21 napos, -AM kukorica növény GST enzimaktivitásában és génextpressziójában a só stressz idézett elő növekedést, a 42 napos növényben a só stressz által előidézett különbség eltűnt, ugyanakkor az enzimaktivitás a kontrollhoz képest növekedett. A 42 napos, +AM kukorica növényben a magas hőmérsékleti kezelés idézett elő szignifikánsan magasabb enzimaktivitás és *GST* gén expressziót a nem mikorrhizált és kontroll növényhez képest is.

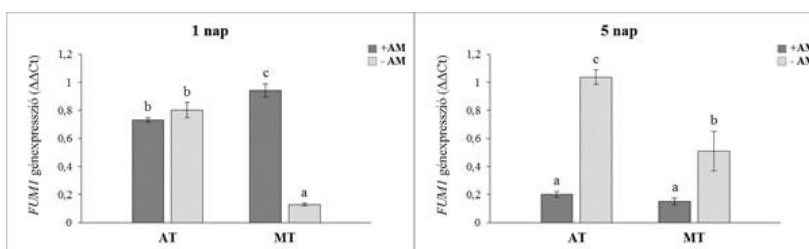
## ***Fusarium proliferatum* növekedés**

Az 1 napos inkubációt követően egyedül a nem mikorrhizált, alacsony tápanyag-ellátottsági szinten inkubált növények gyökérvadékaival kezelt *Fusarium proliferatum* telepátmérőjében mutatkozott szignifikáns különbség. 5 napos inkubációt követően a telepátmérők nagyobbak voltak a korábbi mérési időponthoz képest, azonban a tápanyag-ellátottsági szinttől (alacsony és magas) és a mikorrhiza oltástól (mikorrhizált és nem mikorrhizált) függetlenül különbség nem mutatkozott.

## ***FUM1* génexpresszió**

1 napos inkubációt követően az AT növény gyökérvadéka az oltástól függetlenül nem eredményezett különbséget. +AM MT növény magasabb génexpressziót idézett elő. +AM MT növény magasabb génexpressziót idézett elő a +AM AT növényhez, míg a –AM AT emelkedett *FUM1* génexpressziót eredményezett a –AM MT növény gyökérvadékaéhoz képest.

5 napos inkubációt követően –AM AT, valamint –AM MT növény gyökérvadéka magasabb génexpressziót idézett elő. A mikorrhiza oltás csökkentette a *FUM1* gén expresszióját a növények tápanyag-ellátottsági szintjétől függetlenül, ugyanakkor a +AM AT emelkedett *FUM1* génexpressziót eredményezett a –AM MT növényhez képest.



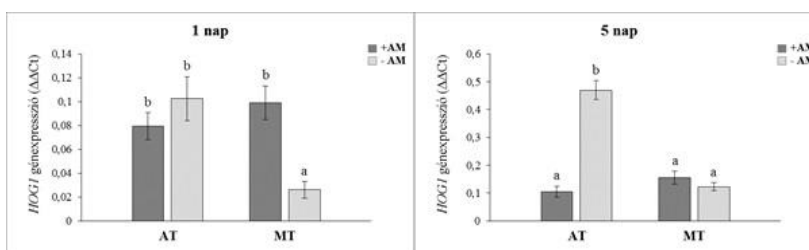
## ***FUM1* gén relatív expressziójának alakulása 1 és 5 napos inkubációt követően**

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; AT – alacsony tápanyag-ellátottság, MT – magas tápanyag-ellátottság. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ( $P < 0.05$ ) viszonyokat szemléltetik.

## ***HOG1* génexpresszió**

1 napos inkubációt követően az AT növény gyökérvadéka az oltástól függetlenül nem eredményezett különbséget. A +AM MT növény magasabb génexpressziót idézett elő, míg a -AM AT is emelkedett *HOG1* génexpressziót eredményezett a –AM MT növényhez képest.

5 napos inkubációt követően a +AM AT növény gyökérvadéka csökkentette a *HOG1* gén expressziót a –AM AT növényhez képest. A MT növény gyökérvadéka az oltástól függetlenül nem eredményezett különbséget, mindamelllett a –AM AT emelkedett *HOG1* génexpressziót eredményezett a –AM MT növényhez képest.



***HOG1* gén relatív expressziójának alakulása 1 és 5 napos inkubációt követően**  
 -AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; AT – alacsony tápanyag-ellátottság, MT – magas tápanyag-ellátottság. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ( $P < 0.05$ ) viszonyokat szemléltetik.

## Új tudományos eredmények

1. A vizsgált enzimaktivitások (PPO, PER, GST), valamint *GST* gén expressziója jelentős eltérést mutattak a növény kora (9, 15 és 42 nap) illetve stressz hatások típusaitól függően.
2. A mikorrhiza gomba törzsek jelenléte növelte a 9 napos napraforgó hajtásának peroxidáz enzim aktivitását a nem mikorrhizált növényhez képest, mely különbség a 15. és 42. napon már nem jelentkezett. A változást a mikorrhiza gomba kezdeti kórokozóként történő érzékelése, majd szimbiotikus állapotba történő átmenete okozza.
3. A hat mikorrhiza gomba törzset tartalmazó oltóanyaggal kolonizált és nem mikorrhizált növények (kukorica, napraforgó) vizsgált védelmi enzimjeiben (PPO, CAT, GST) és génexpressziójában (*PPO*, *CAT*, *GST*) mért legnagyobb különbség a magas hőmérsékleti stressz hatásakor jelentkezett. A mikorrhizált növények hő stresszre megemelkedett enzimaktivitása és génexpressziója részt vesz a reaktív oxigénformák eliminálásában mely így hatékonyabban zajlik a kolonizált növényben egy már erőteljes szimbiózis kialakítása után.
4. Elsőként közöltünk adatokat mikorrhiza oltás, hőmérsékleti, valamint mechanikai stressz együttes jelenléte által előidézett glutation S-transzferáz génexpresszió és enzimaktivitás változásról. A GST enzimaktivitása és expressziójának a változása azonos tendenciát követett, legnagyobb hatást a mikorrhiza és magas hőmérsékleti stressz együttes jelenlétekor előidézve.
5. A két mikorrhiza gomba törzssel (*Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis*) együttesen kolonizált növények gyökérváladáka a nem mikorrhizált, alacsony tápanyagszinten nevelt növények váladákaéhoz képest szignifikáns mértékű csökkenést idéztek elő a *Fusarium proliferatum* növekedésében szilárd táptalajon, *in vitro* körülmények között, 24 óra inkubáció után.

6. A fumonizin *FUM1* gén expressziójának mértéke 5 napos inkubációt követően csökkent a két mikorrhiza gomba törzssel (*Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis*) kolonizált, alacsony és magas tápanyagszinten nevelt növény gyökérváladéka jelenlétében a nem mikorrhizált növény gyökérváladékának hatásához képest.
7. Az alacsony tápanyagszinten nevelt, két mikorrhiza gomba törzssel (*Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis*) nagyobb mértékben kolonizált kukorica gyökérváladéka erőteljesebb csökkenést eredményezett a *FUM1* génexpresszióban, a magasabb tápanyagszinten nevelt mikorrhizált kukorica gyökérváladékához képest, 5 napos inkubációt követően.
8. Az alacsony tápanyagszinten nevelt, két mikorrhiza gomba törzssel (*Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis*) kolonizált növény gyökérváladékának hatására, 5 napos inkubációt követően a MAP kináz (*HOG1*) gén kisebb mértékű expressziót mutatott a nem mikorrhizált növény gyökérváladékának hatásához képest.

## KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Az AM gomba gazdanövényre gyakorolt kedvező hatásait, beleértve a víz és a tápanyagok - főként a foszfor - fokozott felvételét és az idősebb növény biotikus és abiotikus stressz hatásokkal szembeni védelmét már többen vizsgálták. Az eredmények alátámasztják a mikorrhiza gombának a növények stressztűrő képességet fokozó hatását (Lenoir és mtsai. 2016), valamint a gazdanövény emelt antioxidáns szintjének szerepét ebben, ugyanakkor a legérzékenyebb korú fiatal növényekkel történő vizsgálatok igen hiányosak.

Ezért választottuk két jelentős gazdasági növényünk, a napraforgó és kukorica kelése, illetve fejlődésének kezdeti időszakában leggyakoribb stressz hatások (szárazság, mechanikai, só és hőmérsékleti stressz) által előidézett változások enzimérésekkel és génexpressziós vizsgálatokkal történő nyomon követését, minden kezeléshez AM gomba oltást is párosítva.

A napraforgóval beállított kísérletünkben nem tapasztaltunk a mikorrhiza oltás hatására szignifikáns különbséget a növény száraz-nedves tömegében, még hat héttel az oltást követően sem. Mindez valószínűleg a közeg közel optimális foszfortartalmának tulajdonítható, mellyel biztosítani kívántuk a mikorrhizának nem elsődlegesen a tápelem fokozáson alapuló hatásainak vizsgálatát. Mindemellett ismert, hogy a hosszabb ideig tartó szárazság és a só stressz csökkenti a levelek számát, méretét a talaj vízpotenciáljának csökkentésével, valamint csökkenti a növények biomassza mennyiségét (Zhao és mtsai. 2015), amelyet mi is tapasztaltunk a kontroll növényekhez képest 21 és 42 napos kukorica növényekben. A vizsgált periódusban (21 és 42

nap) a mikorrhiza oltás növényi növekedést elősegítő, vagyis a stressz hatást tompító szerepét mérsékelten tapasztaltuk állandó stressz mellett. A kontroll illetve nem folyamatos stresszben élő növények (magas hőmérsékleti stressz) mutatták csak a nagyobb mértékű mikorrhiza függőséget, amelyek a gyökérkolonizáció eredményeivel is összhangban vannak. Emellett a növényeket folyamatosan érő stresszek nem csak a biomassza csökkenésében, hanem az abiotikus stressz hatásokkal szemben szerepet játszó kiválasztott enzimek és gének expressziójának változásában is nyomon követhető volt. Eredményeink megerősítik azokat az irodalmi utalásokat (Lone és mtsai. 2018), melyek a stressz enzimek változásának vizsgálatai alapján a fiatal növények érzékenységét mutatják be.

Ismert, hogy obligát biotróf gombaként az AM a növény asszimilátumainak közel 5-22 % is igénybe veszi (Wright és mtsai. 1998), mely jelentős energetikai veszteséget jelent, különösen a növény fejlődésének kezdeti állapotában. Ezért nem meglepő, hogy az állandó stressz olyan mértékű változásokat indukál a mikorrhizált növényben, hogy azt még nem képes növekedés többlettel kompenzálni a mikorrhiza gomba. A só illetve szárazság stresszel vizsgált növényekben a mikorrhiza által nyújtott stressz-tompító hatás inkább fejlettebb korban biztosított, ugyanakkor szerepük itt sem elhanyagolandó.

A 9 napos növény gyökerében csak apresszórium, illetve kezdeti internális hifák, externális hifák és csírázó spórák voltak megfigyelhetőek. A gyökérkolonizáció mértéke az idő előrehaladtával nőtt. Így a 42 napos mikorrhizált növények gyökereiben már minden, az arbuskuláris mikorrhiza gombákra jellemző képlet megtalálható volt. Emellett a legnagyobb mértékű kolonizációt a szárazság stressz idézte elő, mivel a növény így igyekszik pótolni a vízhiányt (Pagano 2014) illetve a tápelemfelvételen keresztül a növényi asszimilátumok növelését. Az állandó só stressz kolonizációra gyakorolt negatív hatását is többen kimutatták (Hashem és mtsai. 2018), melyet mi is megerősítettünk. Igaz, hogy ezekben a munkákban, az általunk alkalmazott hat AM gomba törzset tartalmazó oltóanyaggal szemben csak két (*Rhizophagus irregularis* és *Funneliformis mosseae*) illetve három AM gomba fajjal történtek a vizsgálatok (*Claroideoglossum etunicatum*, *Rhizophagus intraradices* és *Funneliformis mosseae*).

A növények egyik legkorábbi válasza a különböző stressz hatásokra a reaktív oxigénformák gyors felhalmozódása, amely molekulákat a vizsgált enzimekkel és nem enzimikus úton a növény képes semlegesíteni (Zenda és mtsai. 2018). A ROS nem csak a növényi sejtekre, hanem az AM gombára is toxikus, ezért annak semlegesítése mindkét fél számára elengedhetetlenül szükséges.

A csírázást követő két héten belül az alkalmazott abiotikus stressz hatások mellett az AM gomba jelenléte szintén stressz tényezőt jelent a fiatal növény számára. A 9 napos, stressz

mentes környezetben (kontroll) a mikorrhizált növény magasabb peroxidáz aktivitása arra utal, hogy a mikorrhiza jelenléte a gazdanövényben stressz hatásként jelenik meg, melyre a megnövekedett stressz enzim aktivitása is utal. Hasonló eredményeket kapott Spanu és Bonfante-Fasolo (1988) is 16 napos hagymánál. Mindez nem meglepő, mivel a kolonizáció kezdeti fázisában a mikorrhiza gombát a növény gyakran biotróf kórokozóként érzékeli (Pozo és Azcón-Aguilar 2007). Habár nem mértük, de több irodalmi utalást találunk arra vonatkozóan, hogy a növényi hormonok mennyiségének és minőségének változtatásával hogyan jut el kapcsolatrendszer a patogénként való érzékeléstől egy stabil szimbióta kapcsolatig (Pozo és mtsai. 2015). Erre utal a kolonizáció előre haladtával, a monomerek, a dimerek és a fenoxiszabad gyökök előállításában és a hidrogén-peroxid káros felhalmozódásának szabályozásában szerepet játszó peroxidáz enzim aktivitásban mért különbségek megszűnése a 15 illetve 42 napos napraforgó növényeknél, illetve az 58 %-os kolonizációs szint elérése.

A stressz hatások következtében általában fellépő peroxidáz enzimaktivitás növekedését a kontrollhoz képest meglepő módon mi csak a nem mikorrhizált növényeknél, illetve a már 50 %-os kolonizációs szintet meghaladó kezeléskor mechanikai és magas hőmérsékleti stressz hatására tapasztaltunk. A mikorrhizált növény megnövekedett enzimaktivitással készen áll a stressz hatások eliminálására a peroxidáz mellett a polifenol oxidáz illetve a glutation S-transzferáz szintjének emelésével. A mikorrhizált növény hővel szemben mutatott toleranciáját már leírták (Maya és Matsubara 2013), de arra vonatkozó adatot, hogy erre a növény fejlődésének mely stádiumától képes, még nem találtunk.

A 9 napos, 24 %-os kolonizációs szintet mutató növényt ért stressz hatások következtében csökkent a peroxidáz enzimaktivitását a nem mikorrhizált növényhez képest, mely valószínű, hogy a növény energetikai viszonyai alapján alakult így. Ebben a korai fejlődési szakaszban kevés a fotoszintetizáló felület, az asszimilátumok mennyisége, melyek mind a gomba és növény fejlődését illetve a stressz hatás csökkentésében résztvevő enzimek szintéziséhez szükséges energiát kell, hogy fedezze. Ezért a növény mérlegel, összetett hálózatban működnek a védekezésben szerepet játszó enzimek, ezért nem feltétlenül emeli meg az antioxidáns, jelen esetben a peroxidáz szintet ebben a fiatal korban. Amikor már több asszimilátum van, növelheti ennek a mennyiségét és a növényi fejlődés gátlását nem fogja ezzel előidézni. Az idősebb, 6 hetes korban az enzimaktivitásában növekedést tapasztaltunk a mikorrhizált növényekben, amely a növény oldaláról már egy kiegyensúlyozottabb energia gazdálkodást jelez. A mikorrhizált növény abiotikus stressz hatásokra megnövekedett peroxidáz szintjéről már többen beszámoltak, modellként 7 hetes kukorica növényt (Zhu és mtsai. 2010)

vagy 28 napos angolperjét (Lee és mtsai. 2012) alkalmazva, napraforgóra vonatkozó, és ilyen korai fejlődési állapotban (9 napos) lévő növényen végzett kísérletek azonban hiányoznak.

Az antioxidáns enzimek összehangolt működési biztosítja a ROS semlegesítést. Így a peroxidáz enzim mellett a sejtmembránt, DNS-t, RNS-t és fehérjéket károsító hidrogén-peroxid káros felhalmozódásának szabályozásában részt vevő kataláz enzim (Estrada és mtsai. 2013) változását is nyomon kell követni. A kataláz és a peroxidáz enzim mind a két vizsgálati időpontban (21 és 42 nap) jelentős mértékű növekedést mutatott a nem mikorrhizált, kontroll növényekhez képest. A só stressz hatása a 21 napos, oltott növények kataláz enzimaktivitásában és génextpresszióban nem, csak a peroxidáz aktivitásában eredményezett növekedést, amely összefügghet a fiatal növény energia gazdálkodásával és a két enzim növényi védekezési rendszerben betöltött hasonló szerepével. Eredmények megegyeznek Estrada és mtsai. (2013) kukorica állományban végzett vizsgálati eredményeivel. Az arbuskuláris mikorrhiza oltás és stressz együttes jelenléte során eltérő mértékű enzimaktivitás növekedést (szuperoxid dizmutáz, kataláz, peroxidáz) figyeltek meg 10 hetes bab növényben (Lambais és mtsai. 2003) és 16 napos napraforgó növényben (Vangelisti és mtsai. 2018).

A glutation S-transzferáz enzim kulcsszerepet játszik az oxidatív stressz során keletkező metabolit termékek inaktivációjában, ennek ellenére nem találunk adatokat a mikorrhizált növények stressz hatására bekövetkező változásairól. Vangelisti és mtsai. munkáját (2018) tudjuk csak megemlíteni, aki 16 napos napraforgó növény és AM gomba kölcsönhatást vizsgált, kontroll, stressz nélküli körülményeket biztosítva. A különböző, alkalmazott stressz hatásokra a GST meglepő módon a növény korai stádiumában alacsonyabb enzimaktivitást és génextpressziót mutatott a kontroll mikorrhizált növényhez képest, mely közül csak kukoricában a szárazság, napraforgóban a magas hőmérséklet okozta stressz volt kivétel.

Az általunk is tapasztalt só stressz hatására megnövekedett PPO enzim szintről már korábban beszámoltak (Kaya és mtsai. 2013), mely tőlünk eltérően hőmérsékleti stressz hatására is fokozódott. Mindez a PS II hatékonyság a szintézis serkentésével (Tang és mtsai. 2009), valamint fokozott vízfelvétellel, ozmotikus potenciál változással illetve megemelt N és a Mg felvétellel (Talaat és Shawky 2014) magyarázható. Az alacsony hőmérséklet által előidézett ROS eliminálásában is nem csak a fokozott antioxidáns enzimaktivitás, hanem az ozmolitok felhalmozódása, a fotoszintézisben és a másodlagos anyagcserében bekövetkező változások is szerepet játszanak.

Eredményeink megerősítik, hogy az abiotikus stressz hatásokra az összetett hálózatban működő növényi védekezési enzimek aktivitásában történő változásokat a növények kora



befolyásolja és nem tekinthetők az AM gomba oltás kizárólagos hatásának, viszont kulcsszerepet játszik benne.

Az arbuskuláris mikorrhiza gombák kedvező hatásai között szerepel a kórokozókkal szembeni, a fertőzés mértékének csökkentésében betöltött szerepe. Az arbuskuláris mikorrhiza gombák a kolonizáció során a mikorrhiza indukált rezisztencia révén élénkítik a növény védekezési rendszerét (Minton és mtsai. 2016). Az AM gomba a kolonizáció során a növény gyökerében élettani változásokat indukál, amely hatással lehet a gyökérváladékok összetételére (Lioussanne és mtsai. 2009), a rizoszféra és a mikorrizoszféra mikroflórájára. Az AM gombák fonalas gombák növekedésére gyakorolt gátló hatását már több alkalommal megfigyelték (Wang és mtsai. 2018).

A gyökérváladékok és ezen keresztül az arbuskuláris mikorrhiza gomba hatását a *Fusarium proliferatum* telepnövekedésére és fumonizin termelésére nem vizsgálták. Ezért vizsgáltuk két tápanyag-ellátottsági szinten nevelt kukorica növény gyökérváladékának hatását, minden kezeléshez AM gomba oltást is párosítva.

Az AM gomba kolonizáció a gyökérváladékokon keresztül nem volt befolyásoló hatással a telepnövekedésre. Korábban Ismail és mtsai. (2011) és Filion és mtsai. (1999) is ettől eltérő hatást figyelt meg. A *Rhizophagus irregularis* gátló hatását a *Fusarium sambucinum* növekedésére és a *R. intraradices* gátló hatását a *F. oxysporum* konídium csírázására is tapasztalták. Ugyanakkor vizsgálatukat a mi kísérletünkötől eltérően *Daucus carota* gyökerén fenntartott „steril” AM gomba törzsszel végezték. Mindemellett bizonyították, hogy a mikorrhiza kolonizáció kezdeti fázisában a gyökérváladék kedvezően hat a patogén *Phytophthora nicotianae* zoospóra csírázására, azonban egy kialakult, stabil mikorrhiza – gomba növény kapcsolat során már gátló hatást fejt ki (Lioussanne és mtsai. 2008).

Vizsgálatunkat tenyészedényből származó növények gyökérváladékával végeztük, melyben a tenyészedényben az AM gomba mellett más mikroszervezetek is jelen voltak. A telepnövekedést befolyásolhatta, hogy PDA táptalajon végeztük kísérletünket - amely biztosítja a növekedéshez szükséges tápanyagokat - és az AM gomba kolonizációjának hatása sem érvényesült annak ellenére, hogy a gyökérváladék nyeréséhez alacsony- és magas tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növényekkel beállított kísérletben mind a növénytömeg (Frater és mtsai. 2018), mind a kolonizáció mértéke igazolta a korábbi eredményeket, amelyek szerint a növények az AM gomba kolonizáció kedvező hatásaitól való függése alacsony tápanyag-ellátottság mellett magasabb, mint kedvezőbb tápanyag-ellátottságú körülmények mellett. Kizárólag a 24 órás inkubációt követően az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt, nem mikorrhizált növények gyökérváladékával való kezelés során volt szignifikánsan nagyobb a

*Fusarium proliferatum* telepnövekedése, amely eltérés az 5 napos inkubációt követően már nem jelentkezett. A korábbi vizsgálatokkal ellentétes eredmény valószínűleg az eltérő módon beállított kísérletre, a vizsgált törzsekre, valamint a gyökérvadékok hatásának rövidebb ideig tartó vizsgálatára is visszavezethető. Vizsgálatunk nem kizárólag a telepnövekedésre gyakorolt hatásra, hanem a fumonizin termelő képességre is kiterjedt.

Eredményeink elsőként ismertették, hogy a mikorrhizált növény gyökérvadéka 5 napos inkubációt követően szignifikánsan csökkentette a fumonizin termelő képességet, amely hatás nagyobb volt az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növények gyökérvadéka alkalmazásakor. A mikorrhizált és nem-mikorrhizált kukorica növények gyökérvadéka a *FUM1* gén expressziójával megegyezően befolyásolták a *HOG1* gén expresszióját, valamint megfigyeltük, hogy az alacsony tápanyag-ellátottság mind a két vizsgált időpontban stressz tényezőként hatott. A megnövekedett *FUM1* és *HOG1* gén kifejeződését nitrogén-hiányos körülmények között már részletesen dokumentálták (Kohut és mtsai. 2009), de gyökérvadékokon keresztül a mikorrhiza kolonizáció hatására bekövetkező változásokat eddig még nem vizsgálták. A *Fusarium proliferatum* fumonizin termelését biotikus és abiotikus tényezők széles köre, mint a vízkapacitás (Ferrochio és mtsai. 2014), különböző növényi kivonatok (Górna és mtsai. 2016), a hőmérséklet (Cendoya és mtsai. 2018) és a szénforrások hozzáférhetősége (Jian és mtsai. 2019) is befolyásolja. A fumonizin termelésről ismert, hogy a *FUM1* gén katalizálja a poliketid bioszintézisét acetyl-CoA-ból, malonil-CoA-ból és metionin molekulákból (Proctor és mtsai. 1999), amelyből a fumonizin is képződik. A HOG típusú MAP kináz út vonal pedig, egy konzervált rendszeren keresztül az ozmotikus stresszhatásokra adott válaszok szabályozásában, mind a növények, mind a gombák számára a stressz érzékelés jelátviteli utakban, a gazdaszervezet élőhelye okozta negatív hatások kivédésében és a gomba sejtekben indukált reaktív oxigénformák felhalmozódása által a gazdaszervezet védekezési rendszerében okozott stressz kivédésében játszanak fontos szerepet (Jiang és mtsai. 2018). Vizsgálatunkban ugyanakkor a rövid, 24 órás inkubációt követően a *HOG1* génexpresszió a magas tápanyag-ellátottsági szinten nevelt, mikorrhizált növények gyökérvadéka hatására volt nagyobb szintű. Ennek oka lehet, hogy a *Fusarium proliferatum* stressz faktorként érzékeli a gyökérvadékokot, amint azt Zheng és mtsai. (2012) a MAP kináz (*HOG1*) génexpresszió vizsgálatának kapcsán is leírta.

Az AM gombával kolonizált növény gyökérvadéka kórokozókra gyakorolt hatásának tanulmányozása jelentős eredményeket hozhat új mezőgazdasági technológiák kifejlesztésében, melyek felhasználhatóak a gazdasági termékesést okozó *Fusarium*ok kártételének csökkentésében, valamint a mikotoxin termelés visszaszorításában.

## IRODALOMJEGYZÉK

- Aebi, H. (1984). Catalase in vitro. In *Methods in enzymology* (Vol. 105, pp. 121-126). *Academic Press*.
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*, 72(1-2), 248-254.
- Cendoya, E., del Pilar Monge, M., Chiacchiera, S. M., Farnochi, M. C., Ramirez, M. L. (2018). Influence of water activity and temperature on growth and fumonisin production by *Fusarium proliferatum* strains on irradiated wheat grains. *International journal of food microbiology*, 266, 158-166.
- da Silva Lima, L., Olivares, F. L., De Oliveira, R. R., Vega, M. R. G., Aguiar, N. O., Canellas, L. P. (2014). Root exudate profiling of maize seedlings inoculated with *Herbaspirillum seropedicae* and humic acids. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 1(1), 23.
- Ergun, N., Okmen, G., Yolcu, H., Cantekin, Z., Ergun, Y., Isik, D., Sengul, P. (2014). The enzymatic and non-enzymatic antioxidant activities of *Arbutus andrachne* L. leaf and flower and its antibacterial activities against mastitis pathogens. *Eur J Exp Bio*, 4(1), 227-232.
- Estrada, B., Aroca, R., Barea, J. M., Ruiz-Lozano, J. M. (2013). Native arbuscular mycorrhizal fungi isolated from a saline habitat improved maize antioxidant systems and plant tolerance to salinity. *Plant Science*, 201, 42-51.
- Fehrmann, H. & Dimond, A. E. (1967). Peroxidase activity and *Phytophthora* resistance in different organs of potato plant. *Phytopathology*, 57(1), 69.
- Ferrochio, L. V., Cendoya, E., Zchetti, V. G., Farnochi, M. C., Massad, W., Ramirez, M. L. (2014). Combined effect of chitosan and water activity on growth and fumonisin production by *Fusarium verticillioides* and *Fusarium proliferatum* on maize-based media. *International journal of food microbiology*, 185, 51-56.
- Filion, M., St-Arnaud, M., Fortin, J. A. (1999). Direct interaction between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and different rhizosphere microorganisms. *The New Phytologist*, 141(3), 525-533.
- Frater, P. N., Borer, E. T., Fay, P. A., Jin, V., Knaeble, B., Seabloom, E., Sullivan, L., Wedin, D. A., Harpole, W. S. (2018). Nutrients and environment influence arbuscular mycorrhizal colonization both independently and interactively in *Schizachyrium scoparium*. *Plant and soil*, 1-14.
- Giovannetti, M. & Mosse, B. (1980). An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New phytologist*, 84(3), 489-500.
- Górna, K., Pawłowicz, I., Waśkiewicz, A., Stępień, Ł. (2016). *Fusarium proliferatum* strains change fumonisin biosynthesis and accumulation when exposed to host plant extracts. *Fungal biology*, 120(6-7), 884-893.
- Habig, W. H., Pabst, M. J., Jakoby, W. B. (1974). Glutathione S-transferases the first enzymatic step in mercapturic acid formation. *Journal of biological Chemistry*, 249(22), 7130-7139.
- Hashem, A., Alqarawi, A. A., Radhakrishnan, R., Al-Arjani, A. B. F., Aldehaish, H. A., Egamberdieva, D., Abd\_Allah, E. F. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L. *Saudi journal of biological sciences*, 25(6), 1102-1114.
- Ismail, Y., McCormick, S., Hijri, M. (2011). A fungal symbiont of plant-roots modulates mycotoxin gene expression in the pathogen *Fusarium sambucinum*. *PLoS One*, 6(3), e17990.
- Jian, Q., Li, T., Wang, Y., Zhang, Y., Zhao, Z., Zhang, X., Liang, G., Jiang, Y. (2019). New insights into fumonisin production and virulence of *Fusarium proliferatum* underlying different carbon sources. *Food Research International*, 116, 397-407.

- Jiang, C., Zhang, X., Liu, H., Xu, J. R. (2018). Mitogen-activated protein kinase signaling in plant pathogenic fungi. *PLoS pathogens*, 14(3), e1006875.
- Kaya, C., Sonmez, O., Aydemir, S., Ashraf, M., Dikilitas, M. (2013). Exogenous application of mannitol and thiourea regulates plant growth and oxidative stress responses in salt-stressed maize (*Zea mays* L.). *Journal of plant interactions*, 8(3), 234-241.
- Kohut, G., Ádám, A. L., Fazekas, B., Hornok, L. (2009). N-starvation stress induced *FUM* gene expression and fumonisin production is mediated via the HOG-type MAPK pathway in *Fusarium proliferatum*. *International journal of food microbiology*, 130(1), 65-69.
- Lambais, M. R., Ríos-Ruiz, W. F., Andrade, R. M. (2003). Antioxidant responses in bean (*Phaseolus vulgaris*) roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 160(2), 421-428.
- Lee, B. R., Muneer, S., Jung, W. J., Avice, J. C., Ourry, A., Kim, T. H. (2012). Mycorrhizal colonization alleviates drought-induced oxidative damage and lignification in the leaves of drought-stressed perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *Physiologia plantarum*, 145(3), 440-449.
- Lenoir, I., Fontaine, J., Sahraoui, A. L. H. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungal responses to abiotic stresses: a review. *Phytochemistry*, 123, 4-15.
- Lioussanne, L., Jolicoeur, M., St-Arnaud, M. (2008). Mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices* and development stage of transformed tomato roots significantly modify the chemotactic response of zoospores of the pathogen *Phytophthora nicotianae*. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(9), 2217-2224.
- Lioussanne, L., Jolicoeur, M., St-Arnaud, M. (2009). Role of the modification in root exudation induced by arbuscular mycorrhizal colonization on the intraradical growth of *Phytophthora nicotianae* in tomato. *Mycorrhiza*, 19(6), 443-448.
- Livak, K. J. & Schmittgen, T. D. (2001). Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the  $2^{-\Delta\Delta CT}$  method. *Methods*, 25(4), 402-408.
- Lone, A. A., Khan, M. H., Dar, Z. A., Wani, S. H. (2018). Breeding strategies for improving growth and yield under waterlogging conditions in maize: a review. *Maydica*, 61(1), 11.
- Maya, M. A. & Matsubara, Y. I. (2013). Tolerance to *Fusarium* wilt and anthracnose diseases and changes of antioxidative activity in mycorrhizal cyclamen. *Crop protection*, 47, 41-48.
- Minton, M. M., Barber, N. A., Gordon, L. L. (2016). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on herbivory defense in two *Solanum* (Solanaceae) species. *Plant Ecology and Evolution*, 149(2), 157-164.
- Ordoñez, N. M., Maronedze, C., Thomas, L., Pasqualini, S., Shabala, L., Shabala, S., Gehring, C. (2014). Cyclic mononucleotides modulate potassium and calcium flux responses to H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in *Arabidopsis* roots. *FEBS letters*, 588(6), 1008-1015.
- Ordoñez, N. M., Maronedze, C., Thomas, L., Pasqualini, S., Shabala, L., Shabala, S., Gehring, C. (2014). Cyclic mononucleotides modulate potassium and calcium flux responses to H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in *Arabidopsis* roots. *FEBS letters*, 588(6), 1008-1015.
- Pagano, M. C. (2014). Drought stress and mycorrhizal plant. In *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses, Volume 1* (pp. 97-110). Springer, New York, NY.
- Pozo, M. J. & Azcón-Aguilar, C. (2007). Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Current opinion in plant biology*, 10(4), 393-398.
- Pozo, M. J., López-Ráez, J. A., Azcón-Aguilar, C., García-Garrido, J. M. (2015). Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 205(4), 1431-1436.
- Proctor, R. H., Desjardins, A. E., Plattner, R. D., Hohn, T. M. (1999). A polyketide synthase gene required for biosynthesis of fumonisin mycotoxins in *Gibberella fujikuroi* mating population A. *Fungal Genetics and Biology*, 27(1), 100-112.

- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016. Available online: <https://www.r-project.org/> (accessed on 4 May 2016).
- Rathmell, W. G. & Sequeira, L. (1974). Soluble peroxidase in fluid from the intercellular spaces of tobacco leaves. *Plant Physiology*, 53(2), 317-318.
- Shim, W. B. & Woloshuk, C. P. (1999). Nitrogen repression of fumonisin B1 biosynthesis in *Gibberella fujikuroi*. *FEMS Microbiology Letters*, 177(1), 109-116.
- Spanu, P. & Bonfante-Fasolo, P. (1988). Cell-wall-bound peroxidase activity in roots of mycorrhizal *Allium porrum*. *New Phytologist*, 109(1), 119-124.
- Talaat, N. B. & Shawky, B. T. (2014). Protective effects of arbuscular mycorrhizal fungi on wheat (*Triticum aestivum* L.) plants exposed to salinity. *Environmental and Experimental Botany*, 98, 20-31.
- Tang, M., Chen, H., Huang, J. C., Tian, Z. Q. (2009). AM fungi effects on the growth and physiology of *Zea mays* seedlings under diesel stress. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(5), 936-940.
- Vangelisti, A., Natali, L., Bernardi, R., Sbrana, C., Turrini, A., Hassani-Pak, K., Hughes, D., Cavallini, A., Giovannetti, M., Giordani, T. (2018). Transcriptome changes induced by arbuscular mycorrhizal fungi in sunflower (*Helianthus annuus* L.) roots. *Scientific reports*, 8(1), 4.
- Vierheilig, H., Coughlan, A. P., Wyss, U. R. S., Piché, Y. (1998). Ink and vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi. *Applied Environmental Microbiology*, 64(12), 5004-5007.
- Wang, Y. Y., Yin, Q. S., Qu, Y., Li, G. Z., Hao, L. (2018). Arbuscular mycorrhiza-mediated resistance in tomato against *Cladosporium fulvum*-induced mould disease. *Journal of Phytopathology*, 166(1), 67-74.
- Wright, D. P., Read, D. J., Scholes, J. D. (1998). Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. *Plant, Cell & Environment*, 21(9), 881-891.
- Zenda, T., Liu, S., Wang, X., Jin, H., Liu, G., Duan, H. (2018). Comparative proteomic and physiological analyses of two divergent maize inbred lines provide more insights into drought-stress tolerance mechanisms. *International journal of molecular sciences*, 19(10), 3225.
- Zhao, R., Guo, W., Bi, N., Guo, J., Wang, L., Zhao, J., Zhang, J. (2015). Arbuscular mycorrhizal fungi affect the growth, nutrient uptake and water status of maize (*Zea mays* L.) grown in two types of coal mine spoils under drought stress. *Applied Soil Ecology*, 88, 41-49.
- Zheng, D., Zhang, S., Zhou, X., Wang, C., Xiang, P., Zheng, Q., Xu, J. R. (2012). The FgHOG1 pathway regulates hyphal growth, stress responses, and plant infection in *Fusarium graminearum*. *PloS one*, 7(11), e49495.
- Zhu, X., Song, F., Xu, H. (2010). Influence of arbuscular mycorrhiza on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activity of maize plants under temperature stress. *Mycorrhiza*, 20(5), 325-332.

## PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE

### Idegen nyelvű lektorált tudományos közlemények a dolgozat témakörében

- Mayer, Z.,** Juhász, Á., Posta, K. (2019). Mycorrhizal root exudates induce changes in the growth and fumonisin gene (*FUM1*) expression of *Fusarium proliferatum*. *Agronomy*, 9: 291.
- Mayer, Z.,** Juhász, Á., Au, V. T., Posta, K. (2019). Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on some defense enzyme activities at an early stage of maize (*Zea mays*. L) under different abiotic stresses. *Applied Ecology and Environmental Research*, 17(3): 6241-6253.
- Mayer, Z.,** Duc, N. H., Sasvári, Z., Posta, K. (2017). How arbuscular mycorrhizal fungi influence the defense system of sunflower during different abiotic stresses. *Acta Biologica Hungarica*, 68(4), 376-387.
- Mayer, Z.,** Duc, N. H., Posta, K. (2017). Gene expression of glutathione-S-transferase in sunflower (*Helianthus annuus* L.) inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi under temperature stresses. *Columella-Journal of Agricultural and Environmental Sciences*, 4(1, Suppl.), 69-72.
- Duc, N. H., **Mayer, Z.,** Pék, Z., Helyes, L., Posta, K. (2017). Combined inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi, *Pseudomonas fluorescens* and *Trichoderma* spp. for enhancing defense enzymes and yield of three pepper cultivars. *Applied ecology and environmental research*, 15(3), 1815-1829.

### Idegen nyelvű lektorált tudományos közlemények nem a dolgozat témakörében

- Táncsics, A., Szoboszlay, S., Szabó, I., Farkas, M., Kovács, B., Kukolya, J., **Mayer, Z.,** Kriszt, B. (2012). Quantification of subfamily I. 2. C catechol 2, 3-dioxygenase mRNA transcripts in groundwater samples of an oxygen-limited BTEX-contaminated site. *Environmental science & technology*, 46(1), 232-240.

### Konferencia kiadványok

- Juhász, Á., Hegyi A., Veress A., **Mayer, Z.,** Duc, N. H., Posta, K. (2019): The effect of plant extracts and zinc oxide on intestinal microbiota of piglets. Poszter prezentáció. 18th International Congress of the Hungarian Society of Microbiology, Budapest, Hungary, 3-5. July 2019.
- Duc, N. H., **Mayer, Z.,** Szentpéteri, V., Posta, K. (2019): Does mycorrhization alleviate negative effects of combined and heat stress on tomato plants? Poszter prezentáció. 18th International Congress of the Hungarian Society of Microbiology, Budapest, Hungary, 3-5. July 2019.
- Mayer, Z.,** Szentpéteri, V., Juhász, Á., Posta, K. (2019): Alternative, environmental friendly opportunities in agricultural technologies. Poszter prezentáció. 18th Alps-Adria Scientific Workshop, Cattolica, Italy, 1-6 April 2019.
- Juhász, Á., **Mayer, Z.,** Szentpéteri, V., Posta, K. (2019): Effect of feed supplemented with plant extract and zinc oxide on coliform and lactic acid bacteria in pigs. Poszter prezentáció. 18th Alps-Adria Scientific Workshop, Cattolica, Italy, 1-6 April 2019.

- Juhász, Á., Veress, A., **Mayer, Z.**, Posta, K. (2018): Növényi kivonatokkal és cink-oxiddal kezelt sertések székletéből izolált coliform baktériumok jellemzése. Poszter prezentáció. A Magyar Mikrobiológiai Társaság 2018. évi Nagygyűlése, Eger, 2018. október 17-19.
- Rácz, V., Au, V. T., **Mayer, Z.**, Juhász, Á., Posta, K. (2018): Effects of false daisy (*Eclipta prostrata* L.) extract on some plant pathogen microorganisms. LX. Georgikon Napok, 60th Georgikon Scientific Conference, Keszthely, 2018. október 4-5.
- Mayer, Z.**, Juhász, Á., Rétháti, B., Posta, K. (2018): Mikorrhiza oltás hatása a stressznek kitett kukorica növényen. In: Bakacsi, Zs; Kovács, Zs; Koós, S (szerk.) Talajtani Vándorgyűlés, Absztrakt és program füzet: Ültetvények biodiverzitása, talajfunkciók Magyar Talajtani Társaság, (2018) pp. 66-66. 1 p.
- Posta, K., **Mayer, Z.**, Sasvári, Z. (2018): Vetésforgók baktérium és arbuskuláris mikorrhiza gomba közösségeinek vizsgálata In: Bakacsi, Zs; Kovács, Zs; Koós, S (szerk.) Talajtani Vándorgyűlés, Absztrakt és program füzet: Ültetvények biodiverzitása, talajfunkciók Magyar Talajtani Társaság, (2018) pp. 54-54. 1 p.
- Mayer, Z.**, Duc, N. H., Posta, K. (2017): Gene expression of glutathione-S-transferase in sunflower (*Helianthus annuus* L.) inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi under temperature stresses. Poszter prezentáció. 16th Alps-Adria Scientific Workshop, Opatija, Croatia, 3-8 April 2017.
- Duc, N. H., **Mayer, Z.**, Posta, K. (2016): Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and its combinations with *Trichoderma* and plant growth promoting rhizobacteria on antioxidant superoxide dismutase activity in three pepper cultivars. Poszter prezentáció. Nature conservation investigations in NATURA 2000 sites, „Sustainable Nature conservation investigations in NATURA 2000 sites. Szent István Egyetem, Gödöllő 2016. március 17-18.
- Mayer, Z.**, Duc, N. H., Posta, K. (2015): Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi as a useful biotechnological tool for increasing plant defence mechanisms to alleviate different stresses. Prezentáció. 6th CASEE conference – Latest Trends in Bioeconomy in Danube Region. Slovak University of Agriculture in Nitra, Slovak Republic, 24-26 May 2015.
- Mayer, Z.**, Hernádi, I., Posta, K. (2014): Effects of different stress on sunflower (*Helianthus annuus* L.) inoculated with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. Poszter prezentáció. 5th CASEE conference - Healthy food production and environmental preservation – The role of agriculture, forestry and applied biology. University of Novi Sad, Serbia 1-3 July 2014.
- Sasvári, Z., **Mayer, Z.**, Posta, K. (2014): Effect of the crop rotation practice on the soil bacterial communities. Poszter prezentáció. 5th CASEE conference - Healthy food production and environmental preservation – The role of agriculture, forestry and applied biology. University of Novi Sad, Serbia 1-3 July 2014.
- Hung, D.V., **Mayer, Z.**, Balog, E., Turóczi, Gy. (2014): *Metarhizium anisopliae* rovarpatogén gomba nyomon követése fajspecifikus DNS szekvencia alapján. 60. Növényvédelmi Tudományos Napok, Budapest, 2014. február 18-19.
- Balog, E., Hung, D.V., **Mayer, Z.**, Turóczi, Gy. (2014): Monitoring of entomopathogenic fungi in *Metarhizium* and *Beauveria* treated fields. International Congress on Invertebrate Pathology and Microbial Control and 47<sup>th</sup> Annual Meeting of the Society for Invertebrate Pathology, Mainz, Germany, 3-7. August 2014.
- Mayer, Z.**, Hernádi, I., Posta, K. (2013): Potential of using arbuscular mycorrhiza (AM) fungi to exposed different stress factors on sunflower (*Helianthus annuus* L.). Poster, Sustainable development in the Carpathian basin, Budapest