



Szent István Egyetem

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

Doktori (Ph.D.) értekezés

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

TARTALOMJEGYZÉK

TARTALOMJEGYZÉK	3
JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	5
1. BEVEZETÉS	6
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	9
2.1 Mikorrhiza gombák általános jellemzése és típusai	9
2.2 Arbuskuláris mikorrhiza (AM) gomba	10
2.3 Abiotikus és biotikus stressz hatások és növényi válaszok	14
2.3.1 Reaktív oxigénformák	16
2.3.2 A növények általános védekezési reakciói	16
2.3.3 Hőmérsékleti stressz	22
2.3.4 Mechanikai stressz	24
2.3.5 Só stressz	25
2.3.6 Szárazság stressz	26
2.3.7 Szisztémikus szerzett rezisztencia	27
2.3.8 <i>Fusarium proliferatum</i> mikotoxin termelése és a HOG típusú MAP kinázok	28
2.4 Arbuskuláris mikorrhiza (AM) gomba hatása a növényi stressz válaszokra	29
2.4.1 Hőmérsékleti stressz	29
2.4.2 Mechanikai stressz	31
2.4.3 Só stressz	32
2.4.4 Szárazság stressz	34
2.4.5 Mikorrhiza indukált rezisztencia (MIR)	36
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	38
3.1 Kísérleti növények	38
3.1.1 A stressz-enzimek aktivitásának és expressziójának a vizsgálati napraforgó növényen alacsony, magas hőmérsékleti és mechanikai stressz alkalmazásakor ...	38
3.1.2 A stressz-enzimek aktivitásának és expressziójának a vizsgálati kukorica növényen magas hőmérsékleti, szárazság és só stressz alkalmazásakor	39
3.1.3 Gyökérváladék gyűjtése és hatásának vizsgálata	40
3.1.4 Növénytömeg meghatározás	41
3.2 Mikrobiológiai és biotechnológiai vizsgálatok	42
3.2.1 <i>Fusarium proliferatum</i> törzs tenyésztése és vizsgálati	42
3.2.2 AM gomba gyökérekolonizáció mértékének meghatározása	43
3.2.3 Genetikai és gén-expressziós vizsgálatok	43
3.3 Enzimaktivitás meghatározása	47
3.3.1 Polifenol oxidáz enzimaktivitás	47
3.3.2 Peroxidáz enzimaktivitás	47
3.3.3 Kataláz enzimaktivitás	47
3.3.4 Glutathion S-transzferáz enzimaktivitás	48
3.3.5 Fehérje mennyiségi meghatározás	48
3.4 Statisztikai elemzés	49
4. EREDMÉNYEK	50
4.1 Különböző stressz hatásnak kitett eltérő korú növények	50
4.1.1 Gyökérekolonizáció	50
4.1.2 Növénynövekedés	53
4.2 A stressz-enzimek aktivitásának és génexpressziójának változása	56
4.2.1 Polifenol oxidáz enzimaktivitás és génexpresszió	56
4.2.2 Peroxidáz enzimaktivitás és génexpresszió	60
4.2.3 Kataláz enzimaktivitás és génexpresszió	64

4.2.4	Glutation S-transzferáz enzimaktivitás és génexpresszió	66
4.3	Különböző gyökérváladékokkal végzett vizsgálatok eredményei	70
4.3.1	Gyökérváladék gyűjtéshez beállított növény gyökérkolonizáció és növekedés	70
4.3.2	<i>Fusarium proliferatum</i> növekedés	72
4.3.3	<i>FUM1</i> génexpresszió	73
4.3.4	<i>HOG1</i> génexpresszió	74
5.	KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	76
6.	ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	83
7.	ÖSSZEFOGLALÁS	85
8.	SUMMARY	86
9.	MELLÉKLETEK	87
	M1. Irodalomjegyzék	87
	M2. Tápoldatok, oldatok	123
	M3. BSA kalibrációs görbe	124
	M4. Klimatikus viszonyok	125
	M5. Termésterület és betakarított termés	127
	M6. Publikációk jegyzéke	128
	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	131

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

AM	(<i>arbuscular mycorrhiza</i>) arbuskuláris mikorrhiza
bp	bázispár
BSA	<i>bovine serum albumin</i>
CAT	kataláz
cDNS	(<i>complementary DNA</i>) komplementer DNS
EDTA	etilén-diamin-tetraecetsav
FB1	fumonizin B1
GST	glutation S-transzferáz
HOG	high osmolarity glycerol
MAPK	mitogén aktivált protein kináz
PCR	(<i>polymerase chain reaction</i>) polimeráz láncreakció
PER	peroxidáz
PPO	polifenol oxidáz
qrtPCR	quantitative real time PCR
ROS	(<i>reactive oxygen species</i>) reaktív oxigén formák
RT-PCR	reverz transzkripciót követő polimeráz láncreakció
sp.	faj
spp.	fajok
TRIS	2-amino-2-(hidroximetil)-1,3-propándiol

1. BEVEZETÉS

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 (OMSZ 2019, M4. melléklet). Így az egyenlőtlen csapadékeloszlás, a jégverés okozta mechanikai sérülések, illetve a helytelen öntözés, 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 (Elstner 1982, Mittler 2002, Passardi és mtsai. 2004, Mayer 2006, Kohler és mtsai. 2009, Ergun és mtsai. 2014), valamint nem enzimikus úton (pl. aszkorbát, glutation, tokoferolok) méregteleníteni (Dehghan és mtsai. 2013, 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. Vetésidőjük áprilisra 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 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 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 anyagcsereterméként termelt mikotoxinok, amelyek állat- és humán-egészségügyi veszélyekkel is járnak.

A jó talaj, növényállomány kezelés és a jól megválasztott agrotechnikai műveletek mellett, a termésmennyiséget és minőséget biztosító másik lehetőség az arbuskuláris mikorrhiza gomba oltás. 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. Mikorrhiza gomba jelenlétekor indukált rezisztencia alakul ki a növényben, mely nem állandó hanem egy ún. „priming” állapot segítségével, jázmonsav koncentráció változásával aktiválja a növény védekezési rendszerét biotikus kórokozókkal szemben. 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 teljesen ismertek.

Emellett az AM gomba kolonizáció a növény gyökerében fiziológiai és élettani változásokat indukál, melyek hatással vannak a rizoszféra és a mikorrizoszféra mikroflórájára. A gyökérváladékok kórokozókra gyakorolt hatását már többen vizsgálták, ugyanakkor az arbuskuláris mikorrhiza gombának a gyökérváladékon keresztüli hatásáról még igen keveset tudunk, ezért egy jelentős gazdasági veszteséget okozó kórokozó gomba (*Fusarium proliferatum*) növekedésére és mikotoxin termelő képességére gyakorolt hatását is bevontuk vizsgálatainkba.

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?

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1 Mikorrhiza gombák általános jellemzése és típusai

A mikorrhiza gombák együttélését a növényi gyökerekkel először Frank figyelte meg és írta le 1885-ben, amely jelenségnek a mikorrhiza nevet adta. A mikorrhiza szó jelentése „gombagyökér”, amely a gombák és a növények gyökerei közti szimbionta kapcsolatot jelenti (Frank 1885, Smith és Read 1997). A molekuláris filogenetikai elemzésekkel nyomon lehet követni a mikorrhiza gombák evolúciós fejlődését, valamint a genomikai vizsgálatok hozzásegíthetnek az interakciók kialakulásának megismeréséhez (Floudas és mtsai. 2012, Kohler és mtsai. 2015). Kialakulásuk több mint 400 millió évvel ezelőttre tehető, mivel a mikorrhiza gombák jelenlétét számos ilyen korú fosszília leletből is kimutatták, amely arra utal, hogy a mikorrhiza gombáknak nagy szerepe lehetett a szárazföldi növények térhódításában (Smith és Read 2008, Strullu-Derrien 2018), valamint a szárazföldi és vízi élőhelyeken egyaránt számolhatunk jelenlétükkel (Taylor és mtsai. 1995).

A gombák struktúrája, rendszertani helyzete és a létrejövő kapcsolat minősége alapján jellemezhető mikorrhiza típusok: arbuskuláris mikorrhiza (AM), ektomikorrhiza (EM) (Trevor és mtsai. 2001, Martin és mtsai. 2007), erikoid mikorrhiza (Straker 1996, Kohout 2017), az arbutoid (monotropoid) (Smith és Read 1997) és orchid mikorrhiza (Dearnaley 2007, Dearnaley és mtsai. 2016). A mikorrhiza gombák a gyökerek felszínén vagy a gyökér epidermális sejtjein belül élnek a növényi gyökérkéregben. A gyökérből leágazó hifák a talajba növekednek és tápanyaggal látják el a növényt, főleg foszfátokkal és nitrátokkal, míg a növény cserébe szénhidrátokkal, szerves anyagokkal, hormonokkal és vitaminokkal látja el a gomba partnerüket (Smith és Read 2008, Bonfante és Genre 2010). A mikorrhiza gombák hatással vannak a növény só, szárazság, kórokozók és egyéb stressz tényezőkkel szembeni védekező mechanizmusaira. Összességében a mikorrhiza gombák részt vesznek a szén, nitrogén és foszfor körforgásban és befolyásolják a növények növekedését és fejlődését.

2.2 Arbuszkuláris mikorrhiza (AM) gomba

A mikorrhiza gombák közül az arbuszkuláris (AM) mikorrhiza a legősibb és a legelterjedtebb mikorrhiza-típus (Blair 2009, Berbee és Taylor 2010). Ez idáig a spórák morfológiai és filotípus (DNS alapú rokonsági viszony) jellemzői alapján 312 AM gombafajt írtak le, amelyek megközelítőleg 200.000 növényfajjal képesek kapcsolatot teremteni. Az AM gombák nem tekinthetők gazdaspecifikusnak (Wang és Qiu 2006, Akhmetzhanova és mtsai. 2012), annak ellenére, hogy számos alkalommal írtak le gazdaszervezet preferenciát vagy szelektivitást (Torrecillas és mtsai. 2012). Az AM gomba közösség összetétele függ az éghajlati-, valamint a talajviszonyoktól, mint például a talajnedvesség, talajhőmérséklet és a talaj pH értéke (Sun és mtsai. 2013, Silvani és mtsai. 2017, López-García és mtsai. 2017, Neuenkamp és mtsai. 2018). Az arbuszkuláris mikorrhiza gombákkal kapcsolatot nem létesítő növények főleg a bolygatott környezetekre jellemző gyomvegetációkban élő növénycsaládok (pl. a káposztafélék családja – *Brassicaceae*, a keserűfűfélék – *Polygonaceae*, a szegfűfélék - *Caryophyllaceae*), valamint a vízi élőhelyek növénycsaládjai (pl. palkafélék – *Cyperaceae*, a szittyófélék – *Juncaceae*) (Smith és Read 2008, Brundrett 2017).

Az AM gombák obligát biotróf szervezetek, melyek kizárólag a növényi partnerrel együtt növekednek és szaporodnak a növény gyökerében és a környező talajban (Feddermann és mtsai. 2010). Teljes mértékben a növényi partnertől függenek, amely biztosítja számukra a növekedésükhöz és életciklusukhoz szükséges szén. Az arbuszkuláris mikorrhiza gombák fő struktúrái az internális hifa, az externális hifa, és a spóra, valamint az arbuszkulum és a vezikulum. Az arbuszkuláris mikorrhiza (AM) elnevezés helyett sokáig a vezikulo-arbuszkuláris mikorrhiza (VAM) elnevezést volt az elterjedt, mígnem a kutatások során kiderült, hogy arbuszkulumot minden, vezikulumot, viszont nem minden (*Gigasporaceae*, *Paraglomeraceae*) endomikorrhiza gomba fejleszt. A talajból a tápanyag és a víz felvételében a mikorrhiza gomba kiterjedt externális hifa hálózat által biztosított megnövelt felületnek van nagy szerepe. A gyökérszövet kéregsejtjeinek sejtközötti járataiba és magukba a sejtekbe is behatolva az internális hifákon keresztül történik a növény és a gomba közti tápanyagcsere (Bonfante és Genre 2010). Az internális hifák korlátozott növekedésűek, a növény gyökerének kéregsejtjeibe és a sejtközötti járatokba hatolnak be. A gyökérnövekedés mintája az érintett fajoktól függően változik.

Az AM gombák morfológiailag két típusra oszthatóak, az *Arum*- és *Paris*-típusokra. Az *Arum*-típusú kolonizáció során a gyökér kéregsejtjei között vastagabb intercelluláris gerinchifák haladnak, amelyekből a sejtekbe sok, vékonyabb oldalelágazásokon elhelyezkedő arbuszkulumokkal, esetleg vezikulumokkal növekszik a hifa. A *Paris*-típusnál a hifák sejtről-

sejtre növekednek, amelyeknek a belsejében sokszorosan összehajtogatott hurkokat (coilokat) vagy az internális hifákról elágazó arbuszkulumokat képeznek és így alakítanak ki kapcsolatot a növényvel (Harrison 2005).

Az arbuszkulumok rövid életű (4-12 nap) hifaelágazások, melyek sejtfalon keresztül betüremkednek a sejtmembrán felé. Nagy felületet képezve a gomba és a növény közti tápanyagcsere funkcionális helyei (Balestrini és mtsai. 2015). A tápanyagcsere az úgynevezett „interface”-en keresztül zajlik, melyet a periarbuszkuláris membrán és a periarbuszkuláris tér együttesen képezik (Gutjahr és Parniske 2017, Chen és mtsai. 2018). A vezikulumok vékony falú, hólyagszerű képletek, melyek nem határoltak szeptummal. Ezek a kiöblösödések a kéregsejtekben lipideket és glikogént is tartalmazó raktározó képletek (Goltapeh és mtsai. 2008). Az AM gombák átlagosan nagyobb átmérőjű (30-100 μm , de vannak nagyobb, akár 400 μm átmérőjű, *Gigaspora gigantea*) különböző morfológiai jellegzetességgel és színnel rendelkező aszexuális spórákat képeznek, bár ismerünk nem sporuláló fajokat is (Bever és mtsai. 1996).

Az AM gomba kolonizáció kiindulhat idősebb, már partner kolonizált gyökérszegmensből vagy pedig a talajban izoláltan elhelyezkedő, teljesen különálló spórákból (Smith és Read 1997, Taylor és Bruns 1997). A spórák csírázása a gazdanövény nélkül is megvalósul, azonban a későbbiekben a biotróf mikorrhiza gombák életciklusaihoz nélkülözhetetlen a növény jelenléte (Parniske 2008). A csírázást követően a csírasejt hifával a talajban növekszik a gazdanövény gyökeréhez. Miután a gomba érintkezésbe került a növény felületével, a gombák felismerő molekulái és a gazdanövény játsszák a főszerepet. A strigolaktonok a csírázást, az AM gombák hifáinak elágazását és a növény fejlődését stimuláló molekulák (Brewer és mtsai. 2013, Waldie és mtsai. 2014, Lauressergues és mtsai. 2014), valamint az AM gombákat vonzó növényi jelzőmolekulák (Besserer és mtsai. 2006, Kretschmar és mtsai. 2012), ennek megfelelője az AM gombák által termelt lipo-kito-oligoszacharidok, amelyek stimulálják a növényt a kapcsolat kialakítására (Maillet és mtsai. 2011). A növény és az AM gomba közti kapcsolat kialakítása során és azt követően a partnerekben teljes morfológiai és élettani kölcsönhatások figyelhetők meg. Miután a jelzőmolekulák észlelésével létrejött a kapcsolat a gomba és a növény között, a különböző kémiai és fizikai ingerekre adott válaszként a gyökér sejtjei egy pre-penetrációs apparátust (PPA) hoznak létre, majd a gomba a gyökér felületén appresszóriumot képez (Bastmeyer és mtsai. 2002), amelyen keresztül a gomba a hifák által bejut a gyökérbe. A gomba általi appresszórium fejlesztés a növény epidermális sejtjén az első jele a kölcsönhatásnak (Singh 2007).

Az arbuszkuláris mikorrhiza gombák szinte valamennyi talajtípus esetén megfigyelhetőek, számukra a mérsékelt lúgos talajok kedvezőek (Silvani és mtsai. 2017). Az alacsonyabb talajnedvesség mellett magasabb a gyökér kolonizáltsága és az arbuszkulumok

gyakorisága is megnő (Roldán és mtsai. 2007). A só stressz és az oxigén hiány mind a gomba túlélése, mind a kolonizációs hatékonyságának szempontjából kritikus tényező, azonban kivételt képez például a *Funneliformis mosseae* és a *Rhizophagus irregularis* is, melyek ilyen kedvezőtlen körülmények között is képesek a kolonizációra (Talaat és Shawky 2012, Sinclair és mtsai. 2014).

A növény megnövekedett vízfelvétele mellett a mikorrhiza gomba másik ismert hatása, hogy fokozza a növény növekedését, ami a vegetatív szervek tömegének, méretének és nem egyszer a termésmennyiségnek a gyarapodásában is jelentkezik. A növekedés egyik magyarázata a fokozott foszfor és kálium felvétel, ami közvetlenül növeli a fotoszintézis aktivitását. Só- és hőmérsékleti stressz hatások során különböző mértékben, de az AM gomba kolonizáció eredményeképpen 2-10-szeres is lehet a fotoszintézis aktivitásának különbsége a kolonizált növényekben a nem kolonizáltakhoz képest (Sheng és mtsai. 2008, Zuccarini és Okurowska 2008). Energetikai szempontból az egész együttest a növény fotoszintézise tartja fenn. A növény nagy energiataralmú fixált szénvegyületeinek jelentős részét (4 - 22%) átadja a gomba partner részére (Wright és mtsai. 1998), amiért cserébe az AM gomba foszfor, nitrogén, réz és további makro- és mikrotápelemek felvételének fokozásával előnyös hatással van a kapcsolatot létesítő növény életfolyamataira (Kiers és mtsai. 2011). Az AM gomba több ásványi tápanyagot (nitrogén, foszfor) juttat el ahhoz a növényhez, amely több szént biztosít a gomba számára (Bever és mtsai. 2009, Kiers és mtsai. 2011, Fellbaum és mtsai. 2014). Mind a növények, mind a gombák képesek szelektíven jutalmazni a számukra hasznos szimbiontákat. Ez a magyarázata a növény és AM gomba közti szimbiózis evolúciós stabilitásának.

Az AM gomba segít megnövelni az abiotikus és biotikus stressz hatásokkal szembeni ellenálló képességet, mint például az aszály, a só stressz, a savas közeg, a nehézfémek jelenléte a talajban, a kórokozók okozta betegségek, a talajtömörödés, a szélsőséges hőmérsékleti viszonyok (Miransari 2010, Meier és mtsai. 2012, Madiba 2014, Abdel Latef és Miransari 2014, Mathur és mtsai. 2018). Az AM gomba módosíthatja a kolonizált növény ozmotikus potenciálját a szerves anyagok, mint a prolin, a glicin-betain, a szénhidrátok, például a szacharóz és a mannit, valamint a szerves ionok, köztük a K és a Cl felhalmozódása révén (Porcel és mtsai. 2012). A glomalin fehérje (GRSP) szerepet játszik a só- (Na^+) és a nehézfém-immobilizációban (González-Chavez és mtsai. 2004, Vodnik és mtsai. 2008, Hammer és Rillig 2011), valamint szerepet játszik a talajszerkezet megváltoztatásában, így a talaj vízmegkötő képességének fokozásában is (Hammer és Rillig 2011). Az AM gomba közvetlen kapcsolatot biztosít a gyökerek és a talaj között, ezáltal potenciálisan hozzájárulhat a talajösszetételhez (Querejeta 2017), valamint az externális hifákkal és a hidrofób tulajdonságú glomalinnal (fokozza a mikroaggregátumok egységének kapcsolatát) a talajszerkezet stabilitásához (Bedini és mtsai. 2009, Bitterlich és

mtsai. 2018). Az AM gomba kolonizáció stimulálja a biológiai aktivitást a rizoszférában, amelyet „mikorrizoszféra-hatásnak” neveznek (Linderman 2008). A mikorrizoszféra magában foglalja az olyan specifikus baktériumtörzsek hatását, mint a növényi növekedést serkentő rizobaktériumok (PGPR), amelyek képesek a növény növekedésének fokozására és a kártevők és a betegségek visszaszorítására. Ezek a mikorrizoszféra-lakó baktériumok egy része „mikorrhizát segítő baktériumokként” is működnek és segítik a mikorrhiza gomba-növény szimbiózis hatékonyságát (Frey-Klett és mtsai. 2007). Az AM gomba kolonizáció előnyös hatásait az egész növényre vonatkozóan részlegesen a mikorrizoszféra biológiai aktivitása határozza meg (Bending és mtsai. 2006, Frey-Klett és mtsai. 2007).

Az arbuskuláris mikorrhiza gomba kolonizációja során a növény-gomba kapcsolatban a tápanyag-szén cserén alapuló interakciónak tulajdonítható a gomba a növényre gyakorolt számos kedvező hatása, mint a mikorrhiza gomba által biztosított jobb víz és tápanyag ellátottságból adódó megnövekedett növényi fitness (Pozo és Azcón-Aguilar 2007). Az AM gomba által kolonizált növényekben tapasztalt fokozott ásványi anyag felszívódás a kórokozókkal szembeni nagyobb mértékű védekezéssel párosulhat (Li és mtsai. 2013a). Azonban a jobb tápanyag-ellátottság önmagában nem jelentett jobb védelmet a kórokozók ellen (Mustafa és mtsai. 2016, 2017). A biotróf kórokozók esetében, amelyek tápanyag-elnyelő struktúrákat fejlesztenek ki a gazdasejtekből, a befogadó növényben felhalmozódó, fokozott tápanyagszint elősegíti a fejlődésüket. Az AM gomba kolonizációja során tapasztalható nagyobb tápanyag felszívódás a növényben is ennek kedvez. Ez arra utal, hogy nem a növényben megnövekedett tápanyagszint a kulcsfontosságú tényező, de közvetetten segíti a növényi védekezési rendszert a kórokozókkal szemben. Az AM gomba kolonizáció egészségesebb növényeket eredményez, amelyek így ellenállóbbak, de alapvetően a betegségekkel szembeni védekezési rendszer fokozása az AM gomba kolonizációnak és nem a jobb tápanyag-ellátottságnak tulajdonítható.

Az arbuskuláris mikorrhiza gomba képes a gazdanövények számára bizonyos fokú védelmet biztosítani kedvezőtlen környezeti tényezők okozta stresszel szemben. Biotrófként a mikorrhiza gombák hasonlóságot mutatnak a biotróf kórokozókkal. A kapcsolat-teremtés kezdeti fázisában azok a gének expresszálódnak, mint a parazita gombák esetében, és csak ezt követően veszik át az irányítást azok a gének, melyek megakadályozzák a gomba támadását és kialakítják a kiegyensúlyozott együttélés körülményeit (Tomas és mtsai. 2012, Hoge Kamp és Küster 2013, Calabrese és mtsai. 2017). A különböző abiotikus stressz hatásokkal, a gazdanövény kórokozók és kártevőkkel szembeni ellenállóságának alapja, hogy az AM gombák indukált szisztémikus rezisztenciát képesek kialakítani a növényben, mely bonyolult több lépcsős folyamat és mikorrhiza indukálta rezisztenciának (MIR-nek) neveztek el (Pozo és Azcón-Aguilar 2007, Cameron és mtsai. 2013). A mikorrhiza indukált rezisztencia a szalicilsav-függő génekkel,

de gyakrabban a jázmonsav függő védekezéssel és sejtfal-védekezéssel működik együtt. Ennek megfelelően a mikorrhiza indukált rezisztencia védelmet nyújt a támadók széles skálájával szemben, beleértve a biotróf kórokozókat, a nekrotrof kórokozókat, a fonálférgeket és a növényevő ízeltlábúakat (Jung és mtsai. 2012, Song és mtsai. 2015).

A mezőgazdasági termelésben a mikorrhiza-oltóanyag használatával bár nem minden területen, de mérsékelhető a felhasznált műtrágya mennyisége (Säle és mtsai. 2015). Az arbuskuláris mikorrhiza gombák ugyanis képesek a korábban túlzott műtrágyázás hatásaként gyakran jelentkező szerves formában lévő foszforvegyületek mobilizálására is (Rillig és mtsai. 2015). Az AM gombák szántóföldi felhasználását jelenleg még meggátolja a kijuttatás nehézsége, ugyanis célzott oltás hiányában igen nagymennyiségű oltóanyagot kell a szántóföldön teríteni, amely gazdasági gátakat szab (Giller és mtsai. 2015). A jelenleg folyó kutatások optimalizálják az oltóanyag kijuttatásának körülményeit. Az AM gomba inokulum kijuttatása történhet szárazon, illetve szuszpenzióként, de feltétel a gomba és a növény gyökerének közvetlen érintkezése. A kijuttatás történhet a vetés előtt a talaj felső rétegébe bedolgozva, illetve palánták, magoncok ültetésekor a gyökerek szuszpenzióba történő mártásával (Lehman és mtsai. 2012). Fás- és lágyszárú növényeknél egyaránt tapasztalható az oltott, mikorrhizált növény gyökérzetének növekedése, de ennek hiányában is jelentkezhet a megnövekedett tápelemfelvétel illetve más pozitív hatás, mint a talajszerkezet stabilitása (Bitterlich és mtsai. 2018). Az oltott növény közvetlen, illetve közvetett módon előnyben részesül, amely a növény hajtás- és gyökérméretének változásán kívül megnyilvánulhat a beltartalmi értékek (fehérje, cukortartalom) növekedésében is (Porcel és mtsai. 2012). A gyakorlatban a mikorrhiza gomba–növény kapcsolat előnyeit a csemeték gyökerének kiültetés előtti mikorrhiza gomba kolonizálásával is hasznosítják, jelentősen megnövelve kiültetéskor a túlélési arányt. Így az ültetvények és az erdőtelepítéseknél is előnyösen használható a mikorrhiza gomba oltóanyagként (de Araujo Pereira és mtsai 2018).

2.3 Abiotikus és biotikus stressz hatások és növényi válaszok

Selye János (1936) az alábbiakban fogalmazta meg a stressz fogalmát. „Stressz a szervezet túlterhelt, túlerőltetett állapota, a test aspecifikus reakciója mindenfajta igénybevétellel szemben.” Larcher (1987) a növényeket ért stresszt a következőképpen írta le. „A stressz egy olyan terheléses állapot, amelyben a növényvel szembeni fokozott igénybevétel a funkciók kezdeti destabilizációját követően egy normalizálódáson át az ellenállóság fokozódásához vezet, majd a tűréshatár túllépésekor tartós károsodást vagy akár pusztulást is okoz.”

A növények az életciklusuk alatt különböző környezeti terhelésnek, abiotikus és biotikus stressz hatásnak vannak kitéve. Az abiotikus stressz, amely sokféle kedvezőtlen környezeti körülményt jelent a növény számára, például aszályt, só stresszt, magas fényintenzitást, UV sugárzást, nehézfém stresszt, tápanyaghiányt, hőmérsékleti stresszt, ózon (O₃) stresszt valamint anaerob stresszeket (Chinnusamy és Zhu 2009, Mittler és Blumwald 2010). Az abiotikus stresszek káros hatásait súlyosbítja az éghajlatváltozás, ami gyakran szélsőséges időjárási körülményeket alakíthat ki (Fedoroff és mtsai. 2010). A biotikus stressz, élő szervezetek, mint a baktériumok, vírusok, gombák vagy nematódák által előidézett stressz hatást jelent (Atkinson és Urwin 2012). A biotikus stressz negatívan befolyásolja a termelékenységet, növekedési teljesítményt és a szervezet túlélését, valamint változásokat generál a növényekben morfológiai, élettani, biokémiai és molekuláris szinten (Manickavelu és mtsai. 2010, Sepehri és Golparvar 2011, Molazem és Azimi 2015). A biotikus stressz során a növényt fertőző, vagy támadó élőlények sokfélesége nagyon összetetté teszik a növény számára ezen szervezetekkel szembeni szükséges védekezési reakciókat. Együttesen a világ növénytermesztésében akár 30%-os termés kiesést is okozhatnak (Bebber és Gurr 2015).

Bizonyos abiotikus stressz tényezők gyengíthetik a biotikus stressz hatásait. Árpában a só stressz által kiváltott ozmotikus stressz közvetlenül összefüggésben áll a lisztharmatokkal szembeni ellenálló képességgel (Wiese és mtsai. 2004), míg a szárazság stressz fokozhatja a növényben a *Botrytis cinerea* gombával szembeni védekezési rendszer működését (Achuo és mtsai. 2006). Megfigyelték, hogy a *Spodoptera exigua* nem fertőzte a szárazság stressznek kitett paradicsom leveleit a megnövekedett mennyiségben jelenlévő növényi védekezési vegyületeknek köszönhetően (Loeb és mtsai. 1997). Bizonyos abiotikus stressz hatások pedig a levéltetvekkel szembeni rezisztenciát indukálhatják (Kerchev és mtsai. 2012).

A különböző égövi viszonyok mellett az emberi tevékenységek is stressz helyzetet teremthetnek. A kedvezőtlen helyzethez való élettani igazodást a stresszorok (stresszt kiváltó tényező) váltják ki. A stresszor jelenlétének idejétől és mértékétől, valamint a növény alkalmazkodó képességétől és a védekezési rendszerétől függően alkalmazkodik a kialakult kedvezőtlen helyzethez. A növényt érintő bármilyen környezeti hatás érzékelése után az anyagcsere-válaszok lehetnek a géntranszkripció regulálásának következményei, vagy a multigén családok expresszióját befolyásolják, többek közt az antioxidáns gének kifejeződésére is hatással vannak (Szigeti 2007).

2.3.1 *Reaktív oxigénformák*

A reaktív oxigénformák (ROS) kifejezés olyan molekulákat foglal magában, amelyek egy vagy több oxigénatomot tartalmaznak. A szabad gyökök olyan kémiai anyagok, amelyek önállóan léteznek és párosítatlan elektronokat tartalmaznak (Mittler 2017). Néhány szabad gyöknek nincsen oxigénatomja (például átmenetifém vagy szénközpontú gyök). Sokféle formában jelen lehetnek: szinglett oxigén (O_2), hidroxilgyök (-OH), hidrogén peroxid (H_2O_2), szuperoxid gyök (O_2^-), nitrogén-monoxid (-NO) melyek fontos szerepet játszanak az oxidatív stressz indukálásában (Apel és Hirt 2004). Számos egyéb ROS forma is jelen lehet, például a peroxil, alkoxil és hidroperoxil gyökök, peroxinitrit és hipoklórsav. A növényeket ért stressz hatások során a képződő legfőbb ROS-ek a szinglett oxigén (1O_2), hidroxilgyök (-OH), hidrogén peroxid (H_2O_2) és a szuperoxid gyök (O_2^-) (Azevedo Neto és mtsai. 2008).

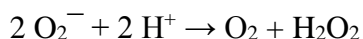
Mind a ROS, mind a szabadgyökök az oxidatív stressz során elősegítik a sejt összetevőinek oxidációját. Az "oxidatív stressz" kifejezés többféle jelentéssel bír. Először is "élettani állapot", amikor az elektronok leadásának (oxidáció) mennyisége meghaladja az elektronok felvételének (redukció) mennyiségét, ami a sejt kémiai (oxidatív) károsodásához vezet. Az oxidatív stressz tehát az elektron hiánya miatt súlyos és hosszú távú redox (redukciós / oxidációs) egyensúlyhiányból adódik. Másodsor pedig úgy értelmezhető, mint egy stressz hatás, amely károsítja a sejteket, és jelző-, valamint védekezési reakciókat vált ki. Az oxidatív stresszt okozó tényezők főként a következőkre terjednek ki: a ROS-termelés és a méregtelenítés közötti egyensúlyhiány a "normál" sejtbiológiai élettani zavar miatt; (ii) ROS bioszintézis de novo, mint stressz jelzés szükséges része a védekezés és az adaptáció során (Nawkar és mtsai. 2013).

2.3.2 *A növények általános védekezési reakciói*

A környezeti változások a növényben élettani, morfológiai, molekuláris szinten egyaránt megmutatkoznak. Az anyagcsere változások egy része a stressz nélkül is meglévő anyagcsere utak, amelyek anyagcsere-szabályozások és anyagcsere-módosulásokat követő biokémiai folyamatokat jelentik. Minden környezeti és biotikus stressz egy általános stressz reakciót idéz elő, amely stressz helyzetre a másodlagosan jelentkező oxidatív stresszre adott legjellegzetesebb növényi-válasz a sejt mikrokozmoszának megváltozása és az aktív oxigént tartalmazó molekulák túltermelése és felhalmozódása, melyek a reaktív oxigénformák. A reaktív oxigén molekulák károsíthatják a sejtösszetevőket, a sejtet felépítő lipideket, fehérjéket, nukleinsavakat, mely molekulák létfontosságúak a sejt normális működése szempontjából (Eltner 1982, Mittler 2002).

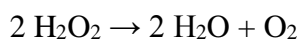
A különböző sejtalkotókban képződött reaktív oxigénformák számos gén kifejeződésére hatással vannak, amely abban mutatkozik meg, hogy a növényi védekezés részeként a sejtekben kialakult különböző programok képesek az ROS által kialakított biológiai jeleket érzékelni és reagálni a stressz-hatásokra (Overmyer és mtsai. 2003). A növények összetett védelmi mechanizmusokat fejlesztettek ki, hogy elkerüljék a ROS képződés és hatástalanítás közötti egyensúly hiányát (Azevedo Neto és mtsai. 2008, Gill és Tuteja 2010). A ROS-t enzimatikus és nem enzimatikus úton is el lehet távolítani, mindazonáltal az ROS elmaradó szabályozása oxidatív stresszhez vezet. A sejten belül a ROS hatáskifejtésének idejét az antioxidáns rendszer határozza meg (Wang és mtsai. 2013).

A szuperoxid dizmutáz (SOD) egy fémtartalmú enzim, amely a leghatékonyabb intracelluláris enzimatikus antioxidáns. Minden aerob szervezetben jelen van, a növényekben a kloroplasztiszbán, mitokondriumban, valamint a szuperoxid gyökök képződési helyén a peroxi- és glioxiszómában (Mittler 2002). Az enzim által használt fém kofaktor alapján a SOD három csoportba sorolható: vas-SOD (Fe-SOD), mangán-SOD (Mn-SOD) és réz-cink SOD (Cu-Zn SOD). A Fe-SOD a kloroplasztiszbán (Alscher és mtsai. 2002), a Mn-SOD a mitokondriumban és peroxiszómában (Ferreira és mtsai. 2002), a Cu-Zn SOD a citoszolban, a kloroplasztiszbán, valamint az extracelluláris térben is megtalálható (del Río és mtsai. 2002). A növényi védekezési rendszer első védelmi vonala az emelkedett ROS szint toxikus hatásaival szemben. A szuperoxid-dizmutáz a szuperoxid-aniongyök ($2 O_2^{\cdot -}$) dizmutációját katalizálja, melynek során oxigén (O_2) és hidrogén-peroxid (H_2O_2) keletkezik:

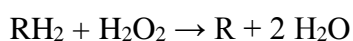


A fémkatalizált Haber-Weiss reakció útján a szuperoxid-aniongyök eltávolításával csökkenti a hidroxilgyök képződésének lehetőségét. Az enzim működésével ez a folyamat 10.000-szer gyorsabban megy végbe, mint normál körülmények között (Kirby és mtsai. 1981).

A kataláz (CAT) egy 4 alegységből felépülő, hem-tartalmú, 240 kDa molekulatömegű enzim, amely képes a H_2O_2 -t közvetlenül H_2O -ra és O_2 -re dizmutálni és oxidatív stressz során elengedhetetlen a ROS semlegesítésében (Garg és Manchanda 2009). A CAT enzimnek a jelenlévő hidrogén-peroxid koncentrációtól függően kétféle katalitikus működése lehetséges. Magasabb H_2O_2 koncentráció mellett a hidrogén-peroxid bontását hidrogéndonor nélkül katalizálja:



Alacsonyabb H_2O_2 koncentráció mellett a peroxidatikus utat katalizálja (Deisseroth és Dounce 1970):



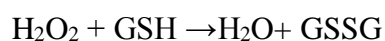
Nagy affinitással rendelkezik a hidrogén peroxiddal szemben, azonban kevésbé specifikusan reagál a szerves peroxidokra. Több H_2O_2 molekula átalakítására képes, de kisebb az affinitása a peroxidázokhoz képest. Az összes enzim közül a CAT-nak az egyik leggyorsabb az átalakító képessége: egy kataláz molekula kb. 6 millió H_2O_2 molekulát képes átalakítani H_2O -ra és O_2 -re percenként. A peroxiszómák a H_2O_2 termelés központjai a zsírsavak β -oxidációjának, a fotorespirációnak, a purin katabolizmusnak és az oxidatív stressznek köszönhetően (Mittler 2002). Gátlódó fotorespirációs körülmények között a kataláz aktivitása csökken, például emelkedett CO_2 szint mellett (Azevedo és mtsai. 1998). A kataláz más szubcelluláris részekben is megtalálható, mint a citoszol, a kloroplasztisz és a mitokondrium (Mhamdi és mtsai. 2010). A növényi kataláz enzimeket egy kis géncsalád kódolja, amely általában három izoenzim génből áll, amelyek meglehetősen összetett térbeli és időbeli expressziós mintázatokat mutatnak a növény egyedfejlődése során, valamint eltérő módon reagálnak különböző fényviszonyok mellett (Scandalios és mtsai. 1997, Willekens és mtsai. 1997). A *CAT1*-t a pollenben és a magokban (peroxiszómákban és citoszolokban), a *CAT2* főleg a fotoszintetikus szövetekben, de a gyökerekben és magokban is (peroxiszómákban és citoszolokban), míg a *CAT3* a levelekben és az érrendszerben expresszálódik (mitokondriumokban) (Karuppanapandian és mtsai. 2011). Az izoenzim vizsgálatok során a filogenetikai fa elemzés során a kataláz szekvenciák széles diverzitást mutattak (Iwamoto és mtsai. 1998).

A glutation S-transzferáz (GST) antioxidáns enzimek a növények védekező rendszerének folyamataiban vesznek részt. Nagy és változatos enzimesoportot képeznek. A glutation S-transzferázok a legismertebb és a legtöbbet vizsgált méregtelenítő enzimek közé tartoznak, részt vesznek a herbicid méregtelenítésben, a hormon-homeosztázisban, az antocianin megkötésében, a tirozin metabolizmusában, az oxidatív stressz során keletkező anyagcsere-termékek nagy kapacitású inaktivációjában, a hidrogén-peroxid méregtelenítésében, az apoptózis szabályozásában, a növényi biotikus és abiotikus stressz válaszokban (Dixon és mtsai. 2010). A *GST* gének számos stressz hatás során részt vesznek a védekezési reakcióban, mint nehézfém stressz, növénykórokozók által kiváltott reakciók, hőmérsékleti-, sebzés- és szárazság stressz hatására indukálódhatnak, amely arra utal, hogy az oxidatív stressz elleni növényi védekező rendszerben van szerepük (Marrs 1996, Agrawal és mtsai. 2002). Képesek eltávolítani a DNS-t, RNS-t és fehérjét károsító genotoxikus vegyületeket (Noctor és mtsai. 2002). Először ezeknél az enzimeknél fedezték fel, hogy a glutation konjugációja során képesek különféle toxikus, exogén vegyületek lebontására (Cummins és mtsai. 2011). A növény a védekezés során a konjugátumokat a vakuólumba, vagy az apoplastba választja ki. A GST-k közül néhány glutation-peroxidázként működik, a szerves peroxidok inaktiválását glutation-diszulfid képzésével katalizálja visszacsatolós szabályozás révén, melynek során a GSH-szintet növelik,

így fejtve ki a közvetlen védőhatást (Bartling és mtsai. 1993). Az enzimek a citoplazmában találhatóak, működésük során hidrofób és a sejtekre mérgező szubsztátumokkal katalizálják a glutation tripeptid konjugációját (Sheehan és mtsai. 2001). Három fő szubcelluláris lokalizációs mintával rendelkeznek, mint a citoszol, a mitokondrium és a mikroszóma. Közöttük a citoszolikus GST a legnagyobb család (Liu és mtsai. 2015). A citoszolikus és mitokondriális GST-k az összes oldható növényi fehérjék körülbelül 2 %-át teszik ki (Rezaei és mtsai. 2013). Egy gén megkettőződés vezetett a glutation S-transzferázok sokféleségéhez és a közel száz izoenzim kialakulásához. Az aminosav szekvencia hasonlóság és a génszervezet alapján eddig 11 osztályt azonosítottak a növényi GST-k között, köztük phi, tau, théta, zeta, lambda, dehidroaszorbát redukáz (DHAR), tetraklórhidrokinon dehalogenáz (TCHQD) és a γ -alegység (EF1B γ) (Dixon és Edwards 2010, Lallement és mtsai. 2015, Dong és mtsai. 2016), valamint a hemerithin (GSTH), iota (GSTI) és glutation-hidrokinon redukázok (GHR) (Yang és mtsai. 2014a,b).

A hidrogén-peroxid játssza a főszerepet a GST-k szintézisének serkentésében. A sejt anyagcsere folyamataiban is fontos szerepük van, az oxidatív stressz elleni védekezés mellett részt vesznek az auxinok aktivitásának szabályozásában és a sejtben belüli szállításukban és a különböző antociánok képződésében (Alfenito és mtsai. 1998). Azonban a glutation S-transzferázok és az őket szabályozó biológiai eredetű xenobiotikumok közötti strukturális és funkcionális kapcsolat még nem teljesen tisztázott. A GST-k általános működésük során heterodimer vagy homodimer alegységek, melyeknek a molekulatömege 23 és 29 kDa közötti (Marrs 1996). A GST gének különböző szubsztát-specifikus hatással képesek szabályozni és kódolni a GST izoenzimeket, ebből a tulajdonságukból lehet arra következtetni, hogy egyes GST izoenzimek speciális funkciója összefügg a növényekben kiváltott stressz ingerekkel (Habig és mtsai. 1974, Mannervik és mtsai. 1988, Buetler és Eaton 1992).

A gvajakol-peroxidázok (PER), fémtartalmú, 40-50 kDa molekulatömegű monomerekből épülnek fel. A hidrogén-peroxid lebontásában játszanak fontos szerepet, mind a normális anyagcsere útvonalon, mind pedig oxidatív stressz hatáskor. A gvajakol-peroxidázok mind a kloroplasztisban, a vakuólumban, a citoszolban, a mitokondriumban, az ER-ben és a sejtfalban is megtalálhatóak (Karuppanapandian és mtsai. 2011). Kulcsfontosságú enzimnek tekinthetők a H₂O₂ eliminálásában:

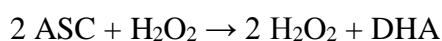


Széles szubsztát-specifitással rendelkeznek, sok izoenzimük van, így a növény életciklusa során számos fiziológiai és fejlődési folyamatban részt vesznek (Passardi és mtsai. 2004). Fontos szerepet játszanak a lignin bioszintézisében, valamint a biotikus stresszel szembeni védekezéskor a H₂O₂ felhasználásával az indol-ecetsav degradálásában. A működésük során előnyben

részesítik az olyan aromás vegyületeket, mint a gvajakol és a pirogallol (Asada 1999). A jelenlétük lehetővé teszi az oxigén kedvezőbb biológiai felhasználását, mert hidrogén akceptorként csak félig hasznosul az oxigén a hidrogén-peroxidban. Az enzimnek szerepe van a monomerek, dimerek és a fenoxi-szabadgyökök keletkezésében is. A biotróf kórokozók által fertőzött növények levelében az auxin-tartalom megnő, mely auxin-szint negatív korrelációt mutat az indolecetsav-oxidáz gátlásával. Az indolecetsav-oxidáz a működéséhez H_2O_2 -t igényel, így a működésének az aktivitása függ a peroxidáz enzimek működésétől. Részt vesznek az etilén képződésében, valamint az auxin katabolizmusában is, mely folyamat során a peroxidázok elbontják a H_2O_2 -t, gátlódik az indolecetsav-oxidáz és ennek következtében megemelkedik az auxin-tartalom (Nagababu és mtsai. 2003). A kórokozó mikroorganizmusokkal szemben kiemelt szerepük van (Ádám és mtsai. 1995, Anjana és mtsai. 2007).

Az aszkorbát-glutation ciklusban (Foyer-Halliwell-Asada ciklus) az aszkorbát-peroxidáz, a monodehidroaszkorbát-reduktáz, dehidroaszkorbát-reduktáz és a glutation-reduktáz enzim összehangolt működése során történik a H_2O_2 semlegesítése a kloroplasztiszokban, mivel itt nincs kataláz aktivitás (Jimenez és mtsai. 1997).

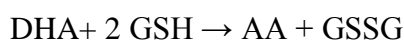
Az aszkorbát-peroxidáz egy vas tartalmú enzim, mely az aszkorbát-glutation ciklusban a hidrogén-peroxid bontását végzi. Míg a kataláz a peroxiszómákban, az aszkorbát-peroxidáz a citoszolban és a kloroplasztiszban alakítja át a H_2O_2 -t vízzé és dehidroaszkorbáttá (DHA) az aszkorbinsav segítségével, mely redukáló szerként van jelen a reakcióban:



Öt különböző APX izoformát különböztetnek meg, melyek a szubcelluláris sejt szervecskében, a kloroplasztiszokban, a mitokondriumokban, a peroxiszómákban és magában a citoszolban is megtalálhatók (Caverzan és mtsai. 2012).

A monodehidroaszkorbát-reduktáz egy flavin-adenin dinukleotid (FAD) enzim, amely nagy specifikusságot mutatva közvetlenül regenerálja a monodehidro-aszkorbátot (MDHA), mint elektron akceptort NADP(H) jelenlétében. A redukáláshoz szükséges elektron a fotoszintetikus elektrontranszportláncból származik (Asada 2006). A kloroplasztiszban, de a mitokondriumban és a peroxiszómában is részt vesz a H_2O_2 eltávolításában (del Río és mtsai. 2002).

A dehidroaszkorbát-reduktáz a működése során redukálja a dehidroaszkorbátot (DHA) aszkorbinsavvá, miközben elektron donorként glutation-t (GSH) használ (Eltayeb és mtsai. 2007). Mely reakcióval fontos szabályozóként működik a szimplasztikus és apoplastikus aszkorbinsav pool méretének és a redox állapotának regenerálásában (Chen és Gallie 2006).



A glutation-reduktáz egy heterotetramer, kis molekulatömegű, NADPH-függő enzim, melynek működése a dehidroaszorbát-reduktáz enzim működésével ellentétes (Doullis és mtsai. 1997).



Elsősorban a kloroplasztiszokban lokalizálódik, de kis mennyiségben a mitokondriumokban és a citoszolban is megtalálható. Az aszkorbát-glutation ciklus alapvető enzime, katalizálja a GSH redukcióját, amelyek számos metabolikus szabályozási és antioxidatív folyamatban részt vesz. Katalizálja a diszulfid-kötés kialakulását a glutation diszulfidban, így szabályozva a GSH és GSSG (két GSH) arányát, ezáltal a sejt redox állapotát. A GR kulcsfontosságú szerepet játszik a stresszel szembeni ellenálló képesség kialakulásában (Rao és Reddy 2008).

A polifenol oxidázok (PPO) széles körben elterjedt, a direkt oxidázok csoportjába tartozó réztartalmú enzimek, melyek a fenolok kinonizálását katalizálják. Mely folyamat során a monofenolok hidroxilezését *o*-difenolokra és a *p*- és *o*-difenolok *p*- és *o*-kinonokra történő oxidálását végzik (Steffens és mtsai. 1994). A metalloenzim aktív centrumában réz található, amely alegységként 30 kDa. Aktív formájában 2-4 alegység asszociátumból áll az enzim. Mindegyik alegység két polipeptid láncból épül fel (Shi és mtsai. 2002). Vizsgálatok során az izoláció módszerétől függően számos izoenzimet azonosítottak (Winters és mtsai. 2009), jellemző szubsztrátok a tirozin, katekol és a 3,4-dihidroxifenil alanin (Anderson és Morris 2001). A polifenol oxidázok mind az abiotikus, mind a biotikus stressz hatásokkal szemben védik a növényt (Yoruk és Marshall 2003, Mayer 2006). Működésük során a monofenolokból krezoláz hatására képződő *o*-difenolok, illetve más szubsztrátumok, mint donorok reakcióját katalizálják oxigén akceptorral. A polifenol oxidázokat a fotoszintetizáló növényi sejtekben a kloroplasztiszokban lokalizálták, a nem fotoszintetizáló szövetek sejtjeiben pedig a mikroszóma frakcióban, a peroxiszómában található meg. Szerepük nagyon fontos a mechanikai sérülésekkel szemben, a barnulási reakciókért is, amelyek a sérülések nyomán jönnek létre, a polifenol oxidázok működése felel (Chi és mtsai. 2014). Mechanikai sebzés, vagy fertőzés útján léphet kapcsolatba az enzim az endogén szubsztrátokkal. A mikroba- és vírusfertőzések mellett, a stressz módjából adódóan a fagykárrel szemben is hasonló szerepet tölt be (Pesis és mtsai. 2002, Shi és mtsai. 2002). A polifenol oxidázok reakciói során fenoloidok oxidálásával kinonvegyületek képződnek, melyek igen reakcióképes vegyületek, elektronmegkötőképességgel rendelkeznek. Az elektronok különböző vegyületekből, csoportokból, illetve szabadgyököktől származhatnak a környezeti hatások függvényében (Hung és mtsai. 2002). A kinonok részben polimerizálnak, részben a növény fehérjéivel reagálva nagy molekulájú, sötét színű, oldhatatlan vegyületeket alkotnak. A kinonok és polimerjeik kémiai gátat emelnek a sérülés nyomán bekövetkező fertőzésnek, illetve a már megtörtént fertőzés továbbterjedésének.

A polifenol oxidázok számos élettani szerepük mellett képesek a NAD(P)H₂ oxidálására a terminális oxidáció során, illetve képesek szerves vegyületek hidroxilációjának katalizálására. A polifenol oxidázoknak bizonyítottan szerepük van a különböző stressz hatások, kémiai és mechanikai sebzések esetén a növényi védekezésben, a légzésnövekedésben és a többlet O₂ felhasználásának szabályozásában (Stout és mtsai. 1998). Rovar-kártétel esetén a kinonok a növény fehérjéivel reagálva csökkentik a hozzáférhetőséget, emészthetőséget, míg a vírusfertőzéseknel a vírus-burokfehérjéivel is reagálhatnak, ezáltal a vírus inaktívvá válhat a növényi védekezés hatására (Baldwin és Preston 1999).

A glutation peroxidázok különböző izoenzimek nagy csoportja, melyek a GSH-t használják a H₂O₂ eliminálására így segítve a növények védekezési rendszerét az oxidatív stresszel szemben (Noctor és mtsai. 2002). A citoszolban, a kloroplasztiszban, mitokondriumban és az ER-ben, hét egymással működésükben összefüggő glutation peroxidáz fehérjét azonosítottak (Millar és mtsai. 2003).

Az enzimatis ROS eliminálására képes mechanizmusok mellett a növények számos kis molekulájú, nem enzimatis antioxidánsokkal képesek az oxidatív stressz hatások ellen védekezni, mint az aszkorbinsav (AsA) és a glutation (GSH), valamint az α -tokoferol, a karotinoidok, a prolin, a fenol vegyületek, mint például a flavonoidok, a tanninok, a ligninek (Gill és Tuteja 2010, Petrusa és mtsai. 2013, Kaur és Asthir 2015, Nisar és mtsai. 2015, Hasanuzzaman és mtsai. 2017, Czarnocka és Karpiński 2018). A növényekben megtalálható antioxidánsok közül az AsA és a GSH kulcsszereplők, hiszen a peroxidázok lehetővé teszik számukra, hogy gyorsan reagáljanak a H₂O₂-vel szemben, mivel az oxidált formákat képesek gyorsan, specifikus enzimatis redukázokkal visszaalakítani (Noctor és mtsai. 2018).

2.3.3 *Hőmérsékleti stressz*

A légköri CO₂ mennyiségének állandó emelkedéséből eredő globális éghajlatváltozások hatását súlyosbítja a mezőgazdasági területek méretének és minőségének csökkenése (Stott és mtsai. 2001). Intergovernmental Panel on Climate Change 2014 munkacsoport előrejelzése szerint a meleg napok és éjszakák száma, valamint a hőhullámok gyakorisága a világ nagy részén nőtt. Az 1900-as évekhez képest a globális felületi hőmérsékletváltozás várhatóan meghaladja a 2°C-ot a 21. század végére (IPPC 2014).

A hőmérséklet a növények növekedésének egyik legfontosabb korlátozó tényezője (Mittler 2006, Tesfaendrias és mtsai. 2010). Abból adódóan, hogy a növények helyhez kötöttek, vagyis nem képesek a kedvezőtlen körülmények elől a kedvezőbb körülmények felé mozogni, így túlélésük egyetlen lehetősége a hőmérsékletváltozásokhoz való alkalmazkodás. A

fotoszintézis hőmérséklet-érzékeny folyamat, a növények számára optimális tartomány parabolikus görbeként írható le, így a fotoszintézis, mind az alacsony, mind a magas hőmérsékleti tartományban gátlódik. A legtöbb növény képes a fotoszintetikus jellemzőik növekedési hőmérsékletükhöz való igazításához. A legjellemzőbb a fotoszintézis optimális hőmérsékletének változtatása, követve a növekedési hőmérséklet változását vagy az időszakos hőmérsékletváltozásokat, ami lehetővé teszi a növény számára, hogy növelje a fotoszintetikus hatékonyságát egy új növekedési hőmérsékleten (Yamori és mtsai. 2010). A hő stresszre adott válaszként a növények különböző tüneteket mutathatnak, mint a levelek perzselődése, valamint a növekedés gátlása és a termés csökkenés (Hasanuzzaman és mtsai. 2012, 2013; Hatfield és Prueger 2015), amit a kukoricában mérsékelt régiókban is megfigyeltek (Giaveno és Ferrero 2003). Valamint számos növényfajban megfigyelték, hogy magas hőmérsékleti stressz hatására gátlódott a csírázás, vagy rendellenes palánták jelentek meg (Kumar és mtsai. 2011a, Piramila és mtsai. 2012). A C4 növényeket, mint a kukorica, jellemzően viszonylag száraz, magas hőmérsékletű régiókban termesztik, így a C4 növényeknek valószínűleg fejlettebb a magas hőmérséklethez való alkalmazkodási képessége, mint a C3 növényeknek, például a napraforgónak (Yang és mtsai. 2006; Osborne és mtsai. 2008). A magas hőmérsékleti stressz során reaktív oxigénformák (ROS) termelődnek, amely oxidatív stresszhez vezet (Hasanuzzaman és mtsai. 2012, 2013). A hő stressz hatással van a fehérjék stabilitására, a membránokra, az RNS és a citoszkeleton struktúrákra, valamint a sejtek metabolikus egyensúlyára is (Suzuki és mtsai. 2011, 2012). A növények különböző anyagcsere termékekkel reagálnak, különösképpen olyan oldószerek előállításával, amelyek képesek a fehérjéket és a sejt szerkezeteket szabályozni, fenntartani a sejt turgor nyomását ozmotikus szabályozással és módosítani az antioxidáns rendszert a sejt redox egyensúlyának és homeosztázisának visszaállításához (Janska és mtsai. 2010). Molekuláris szinten a hő stressz megváltoztatja a magas hőmérsékleti stressz elleni védekezésben közvetlenül szerepet játszó gének expresszióját (Frey és mtsai. 2015, Maruyama és mtsai. 2017, Shi és mtsai. 2017). Ezek közé tartoznak az ozmoprotektánsok-, méregtelenítő enzimek-, transzporterek- és szabályozó fehérjék expressziójáért felelős gének (Krasensky és Jonak 2012). Hő stressz körülmények között fiziológiai és biokémiai folyamatok génexpressziós változásokkal történő módosulása fokozatosan az akklimatizációhoz, vagy ideális esetben az adaptációhoz vezethet (Hasanuzzaman és mtsai. 2010, Moreno és Orellana 2011). A válasz- és toleranciamechanizmusok megismerésére irányuló molekuláris kutatások elősegítik a magas hőmérsékletet tolerálni képes növények jobb megismerését és alapul szolgálhatnak a magas hőmérsékleti stressz melletti termelés fokozásának (Zróbek-Sokolnik 2012). Térségi szinten a vetésidő, az öntözés, a fajták és fajok kiválasztása jelentősen csökkentik a magas hőmérsékleti stressz káros hatásait. Az elmúlt évtizedekben az ozmoprotektánsok, a fitohormonok, a

nyomelemek, oltóanyagok alkalmazása kedvező hatással voltak a hő stressznek kitett termesztett növényekre, köszönhetően ezeknek a vegyületeknek a növekedést elősegítő és antioxidáns aktivitásának (Hasanuzzaman és mtsai. 2010, 2012, 2013).

Az alacsony hőmérsékleti stressz hatására a sejtekben összetett működési zavar léphet fel a DNS szintézisben, valamint az RNS másodlagos szerkezetében változásokat indukálhat, reaktív oxigénformák (ROS) túltermelése indul meg, továbbá a növény legyengül, hervadásnak indulhat, klorózisok jelenhetnek meg, gyenge csírázási képességet mutathat és akár végül a növény pusztulásához vezethet (Yadav 2010, Ohnishi és mtsai. 2010, Kumar és mtsai. 2011b). Az alacsony hőmérsékleti stressz során a növényben a fotoszintetikus apparátus a legérzékenyebb. A káros hatások mérsékeltébbek azokban a növényekben, amelyek az alacsony hőmérsékletre alkalmazkodtak. Abból adódóan, hogy az anyagcsere folyamatok jelentős része membránhoz kötött, az alacsony hőmérsékleti stressz során a membránok állapota megváltozik, amelynek során a közvetlen következmények hasonlóak a szárazság stresszhez. A hidegben gátlódik a klorofill molekulák bioszintézise, ezáltal a leveleken klorotikus foltok jelennek meg (Yoshida és mtsai. 1996).

2.3.4 *Mechanikai stressz*

A növények folyamatosan ki vannak téve mechanikai sebzésnek. Növényevők általi rágás, letaposás, kórokozók mikroorganizmus behatolása stressz hatásként éri a növényeket, melyek jellegzetes, gyors vészreakciót váltanak ki a növényekben. Károsító környezeti tényezők hatására specifikus külső jelzések által beindított, induktív módon szabályozott változások következhetnek be olyan metabolikus útvonalakban, melyek megvalósulásához több sejtorganelum közreműködése szükséges. Fehérjék és másodlagos metabolitok szintetizálódnak, valamint sajátos kémiai jelzések védekezési és javítási választ indukálnak a növényben. Ez egy kifinomult mechanizmus, amellyel azonnal reagálnak a sebzésre, gyorsan gyógyítják a szöveteket és megakadályozzák a mikroszervezetek továbbterjedését. Az állatoktól eltérően a növények nem rendelkeznek a védekezésre specializálódott mobilis sejtekkel, de minden növényi sejt képes a sérülés érzékelését követően a védőmechanizmusok azonnali aktiválására. A mechanikai sérülések- és a növényevők, valamint rovarok által okozott sebzések és a növényi védekezési rendszer aktiválása közötti különbségeket Krautz és mtsai. (2014) gyűjtötte össze.

A sebzés stresszt követően más jelátviteli molekulák, mint az ET és a jázmonsav (JA) kulcsfontosságú szerepet játszanak a ROS-szint és a szekunder anyagcserében szerepet játszó gének expressziójában, kiváltva ezzel a szekunder metabolitok felhalmozódását (Chaki és mtsai. 2010). A stressz hatásaként antioxidánsok halmozódnak fel a növényekben (Torres-Contreras és

mtsai. 2014a,b). A sebzés során érzékelt jeleket ezután elektromos és kémiai jelekké alakítják át és továbbítják a növények más részeihez. A jázmonsav (JA) szintézis túlszabályozottsága során a JA indukálja a növényevőkkel szembeni rezisztencia kialakulását (Koo és mtsai. 2009). A jázmonsav közvetíti a sebreakciók jelentős részét, azonban számos más reakció független a JA-tól, ami arra utal, hogy a sebzés stressz párhuzamosan aktivál más jelátviteli útvonalakat is (Ikeuchi és mtsai. 2016, 2017). A mechanikai sérülések által aktivált védekezési rendszer a növényvédőszeres és rovarok által indukált védekezéshez nagyon hasonló (Rehrig és mtsai. 2014), bár a növényevők által okozott kárnak sajátos jellemzői vannak, és mechanikai sebzéssel jár együtt, de ez önmagában nem elegendő a rovarok által kiváltott teljes védekezési rendszer aktiválásához (Maffei és mtsai. 2007).

2.3.5 *Só stressz*

A talajszikesedés egyre növekvő probléma a mezőgazdaságban világszerte. A talaj só koncentrációjának növekedése csökkenti a víz felszívódásának képességét és Na^+ -t és Cl^- iont nagy mennyiségben vesznek fel a gyökerek, mind a Na^+ , mind a Cl^- ion negatívan befolyásolja a növekedést az anyagsere-folyamatok károsításával és a fotoszintetikus hatékonyság csökkentésével (Mäser és mtsai. 2002). A só stressz redukálja a hajtás növekedését a levél fejlődésének és terjeszkedésének gátlásával, valamint az internódium növekedésének elnyomásával (Akram és mtsai. 2010, Qu és mtsai. 2012). Emellett a só stressz csökkenti a nitrogén, a kálium, a kalcium, a magnézium és a vas felvételét a növényben (Qu és mtsai. 2012, Kaya és mtsai. 2013a, Yasmeen és mtsai. 2013).

A só stresszre adott növényi védekezési választ a különböző jelátviteli utak komplex koordinációja biztosítja, beleértve a stresszt felismerő szenzorfehérjéket, a jelátalakítókat, a transzkripciós faktorokat, számos fehérje felhalmozódását vagy gátlását, a stressz által indukált gének szabályozását (Zörb és mtsai. 2004, Menezes-Benavente és mtsai. 2004) és a metabolitokat (Zhu 2002). A növények különböző mechanizmusokkal és a vízfelvétel maximalizálásával az ozmotikus stressz csökkentésére törekednek. A só stressz során a membrán sérül, csökken a növekedés és ez abnormalis fejlődést idézhet elő (Quintero és mtsai. 2007), valamint az anyagsere-folyamatokban zavar lép fel és oxidatív stresszt okozó reaktív oxigénformák (ROS) képződnek (Chaparzadeh és mtsai. 2004, Parihar és mtsai. 2015). A növények minimálisra csökkentik a Na^+ ion káros hatását a levélszövetekből való kizárásával, valamint az ion elosztásával, főként a vakuólumba juttatva azt (Kumar 2013). A legtöbb sóval kapcsolatos mechanizmust a növényben bizonyos morfológiai és anatómiai változások kísérik (Larcher 2003). Számos fiziológiai jellemző fenntartása vagy változtatása a só stresszel

szembeni védekezési rendszert segíti (Jafar és mtsai. 2012, Kaya és mtsai. 2013a). Úgy, mint a növény víztartalmának fenntartása, melynek során a növény a szerves és szervetlen oldatok sótartalmának a felhalmozódása révén csökkenti a vízpotenciált anélkül, hogy csökkentené a víztartalmat (Serraj és Sinclair 2002). Továbbá a transpiráció-hatékonyság megőrzése (Barbieri és mtsai. 2012), a levélfelület növelése (Maggio és mtsai. 2007), a csírázás serkentése (Foolad és Lin 1997) és az antioxidánsok termelése mind segíti a só stresszel szembeni növényi védekezési reakciókat.

2.3.6 Szárazság stressz

A szárazság stresszt szinte minden növény képes egy bizonyos szintig tolerálni. A víz hiánya és a só stressz a mezőgazdasági növénytermesztésben globális probléma (Jaleel és mtsai. 2007a,b,c). A növények reakciója a szárazság stresszre szervezeti szinten szélsőségeket mutat, amely függ a stressz intenzitásától és időtartamától, valamint a növényfajtól és a növény növekedési stádiumától (Chaves és mtsai. 2002, Jaleel és mtsai. 2008b).

A szárazság stressz a víztartalom csökkenését, a víz-potenciál csökkenését és a turgor nyomás változását, a sztómák bezáródását, a növény növekedésének csökkenését is okozza. Továbbá a stressz a fotoszintézis leállítását, működési zavart az anyagcserében, végül pedig a növény pusztulását is okozhatja (Jaleel és mtsai. 2008a). A szárazság stressz nagyobb mértékben gátolja a sejtek növekedését, mint osztódását. Különböző fiziológiai és biokémiai folyamatokat, például a fotoszintézist, a légzést, a transzlokációt, az ionfelvételt, a szénhidrátok felvételét és a tápanyagcserét is negatívan befolyásolja (Farooq és mtsai. 2012).

A vízhiány oxidatív stresszt okoz és sejtszinten fokozza a reaktív oxigénformák (ROS), például a szuperoxid gyökök (O_2), a hidrogén-peroxid (H_2O_2) és a hidroxilgyök (OH) termelését. A nagy mennyiségben felgyülemlt ROS oxidálja a DNS-t, RNS-t, fehérjéket és lipideket, inaktiválja az enzimeket, gátló hatással van a fehérjeszintézis sebességére. Azonban a szuperoxid és a hosszan fennmaradó H_2O_2 szintén funkcionálhatnak jelző molekulaként a stressz hatás során (Mittler és mtsai. 2004). A sejtfa több száz fehérjét tartalmaz, beleértve a peroxidázokat és az oxidatív metabolizmusban érintett metabolitokat is (Cheeseman 2007). A növények a szárazság stresszre különböző védekezési mechanizmusokkal válaszolnak, minimalizálják a vízvesztéséget (Farooq és mtsai. 2012), megválnak az idősebb levelektől, csökkentik a levelek felületét, valamint aktiválják az antioxidáns rendszert (Rasheed és mtsai. 2011, Blum 2017).

2.3.7 Szisztémikus szerzett rezisztencia

A növények gyakran az egész növényre kiterjedő, szisztémikus védekezési választ adnak egy lokális fertőzésre, amely hónapokig rezisztenciához vezethet a kórokozókkal szemben. Mivel a növény egészére kihat ez a rezisztencia, ezért szisztémikus szerzett rezisztenciának nevezik. A szisztémikus szerzett rezisztencia kialakulása szoros kapcsolatban áll a szalicilsav szintjének emelkedésével, amely a növények fokozott abiotikus stressztűrő-képességében is szerepet játszik (Glazebrook 2005).

A kórokozó szervezetek aktívan befolyásolhatják a növény vízháztartását a fertőzőképesség növelésének érdekében. Sztóma záródást indukálhatnak a növényben a vízveszteség elkerülésének érdekében, így elősegítve a növény védekezését az abiotikus stressz hatásokkal szemben (Beattie 2011). A vírusfertőzés védelmet nyújthat a szárazság stresszel szemben. A fertőzött dohányban, cukorrépában és rizsben szárazság stressz tünetei később jelentkeztek, mint az egészséges növényekben (Xu és mtsai. 2008). Azt gondolják mindez a vírusok által indukált ozmoprotektánsok és antioxidánsok, mint az antocianinok felhalmozódásából adódik. Ugyanezt a hatást figyelték meg néhány, a növények szempontjából előnyös mikroszervezet esetében is. A *Paenibacillus polymyxa*-val kezelt növények fokozott ellenállást mutattak a szárazság stresszel, valamint bakteriális fertőzésekkel szemben (Timmusk és Wagner 1999).

A növényi parazita fonálférgekkel való fertőzés súlyosbíthatja vagy ellensúlyozhatja az abiotikus stresszek hatásait, mivel a parazitizmus módjából adódóan a gyökerekben súlyosan megzavarja a növények vízháztartását (Smit és Vamerali 1998). A növények növekedésére és fejlődésére vonatkozóan számos vizsgálatot végeztek kombinálva a fonálféreg és a szárazság stressz hatását (Audebert és mtsai. 2000). Mindkét tényező negatívan befolyásolta a növekedést, habár mindkét stressz egyidejű hatása additív volt, talán azért, mert a fertőzött növények kevesebb vizet használtak, ezáltal csökkentve a szárazság stressz hatását. A *Globodera pallida*-val végzett kísérlet során kimutatták, hogy csökkenti a burgonya gyökérképződését, ami így csökkenti a szárazság stresszel szembeni védelmet (Smit és Vamerali 1998). A levéltetű fertőzés nagymértékben befolyásolja a levelekben lévő metabolitok összetételét (Foyer és mtsai. 2012), serkenti az egyes stresszekkel járó primer és szekunder metabolitok, mint a trehalóz termelését (Hodge és mtsai. 2013). A trehalóznak fontos szerepe van az abiotikus stresszekre adott válaszreakciók során a szén eloszlásának szabályozásában (Nuccio és mtsai. 2015). Emellett a polifenolok szerepe is jól ismert az abiotikus stresszekre, mint a szárazság, fény és hőmérsékleti stresszre adott válaszok során (Nakabayashi és Saito 2015). A polifenolok és az oxidációs

termékeik is fontos szerepet játszanak a levéltetű rezisztenciában a nem specifikus gyökök képződésével vagy a sejtfalon való áthatolással (Kerchev és mtsai. 2012).

2.3.8 *Fusarium proliferatum* mikotoxin termelése és a HOG típusú MAP kinázok

A *Fusarium proliferatum* a *Fusarium fujikuroi* faj komplex (FFSC) tagja. Világszerte előforduló, polifág kórokozó, teleomorf alakja, a *Gibberella intermedia*, a *G. fujikuroi* faj komplexhez tartozik, amely legalább 12 különböző fajból áll (párosodó populációk) (Lima és mtsai. 2012). A gazdanövényei alapján a genotípusai között jelentős genetikai és fenotípusos variációt írtak le, főleg a biomassza- és a fumonizin szintézisében (Stepień és mtsai. 2015). A *F. proliferatum* széles spektrumban termel mikotoxinokat, mint a fumonizinek (FB1, FB2 és FB3). A fumonizinek legalább 28 különböző formában léteznek, főleg A-, B-, C- és P-sorozatként rendszerezve. A B-sorozaton belül a fumonizin B1 (FB1) a legelterjedtebb és toxikológiailag legnagyobb kockázatot jelenti. Az FB1 karcinogén és tumor promoterként jelenhet meg az állatokban és az emberben (Kimanya és mtsai. 2010, Shirima és mtsai. 2015). A *Fusarium proliferatum* termel még moniliformint (MON), beauvericint (BEA), fuzársavat (FA) és fusaproliferint (FUP), amelyek szintén nagy kockázatot jelentenek az élelmiszerbiztonság szempontjából (Desjardins 2006). Ezeket a mikotoxinokat nagymértékben redukált poliketid-eredetű struktúra jellemzi, amely a gerinc mentén különböző pozíciókban metil-, hidroxil- és trikarbonil-savakból álló szénhidrogént tartalmaz (Du és mtsai. 2008).

Az eukarióta sejtekben stressz hatásakor a jelátviteli folyamatokban központi szerepet játszanak a mitogén-aktivált protein-kinázok (MAPK), mint a sejtek növekedésének és differenciálódásának szabályozása (Meng és Zhang 2019). Modell szervezetként, a *Saccharomyces cerevisiae*-ben vizsgált MAPK-k vizsgálata kulcsfontosságú betekintést nyújtott és nagyban hozzájárult a MAPK-útvonalak megértéséhez, mivel ezek a jelátviteli útvonalak nagyon konzerváltak (Hamel és mtsai. 2012). A *Saccharomyces cerevisiae*-ben számos MAPK jelátviteli utat, köztük a feromon jelátviteli útvonalat (Kss1 / Fus3), a stressz által aktivált *high osmolarity glycerol* (HOG) útvonalat és a sejtfal integritásának (Mpk1) útvonalát részletesen jellemezték (Furukawa és Hohmann 2013). A fonalas gombákban a *high osmolarity glycerol* (HOG) reakcióút elengedhetetlen az ozmotikus stressz körülmények között történő növekedéshez (Hohmann, 2002; Saito és Tatebayashi, 2004). A HOG típusú MAP kinázok számos fiziológiai funkciót irányítanak a fonalas gombákban, mint a hifa növekedés és elágazás, a virulencia szabályozása, valamint a hiperozmotikus és az oxidatív stressz, így UV-, hő-, ozmotikus-, oxidatív- és sejtfalstressz válaszok. Továbbá részt vesznek a trichotecén bioszintézisében (Nguyen és mtsai 2012, Zheng és mtsai. 2012).

2.4 Arbuskuláris mikorrhiza (AM) gomba hatása a növényi stressz válaszokra

Az arbuskuláris mikorrhiza gombák pozitív hatásai a növények növekedésére és termelékenységére jól ismertek. Aktivizálják a növény védekezési rendszerét, az AM gomba biofertilizáló, bioprotektor és biokontroll ágensként is működhet a biotikus és abiotikus stressz hatásokkal szemben (Jeffries és Barea 2012, Abdel Latef és mtsai. 2016). Az oxidatív stresszekkel szembeni védő mechanizmusok, a nagyobb mértékű vízfelvételben és tápanyagok felszívódásában, valamint gén transzkripció szinten a jelátviteli útvonalakban és stressz válaszokban való részvételben mutatkoznak meg (López-Ráez és mtsai. 2010).

2.4.1 Hőmérsékleti stressz

A hőmérséklet az egyik legfontosabb környezeti tényező, amely meghatározza a növények növekedését és termelékenységét (Zhu és mtsai. 2011). A hőmérsékleti stressz magában foglalja a növények növekedési időszakában előforduló alacsony- és magas hőmérsékleti körülményeket is, melyek számos fiziológiai- és biokémiai folyamatban zavart okozhatnak. Károsodik többek közt a sejtmembrán szerkezete, denaturálódnak és kicsapódnak a fehérjék, valamint reaktív oxigénformák termelődnek. Az AM gombák fiziológiai változásokat indukálnak a növényben egy hatékonyabb stressz válasz érdekében (Miransari és mtsai. 2008). A kolonizált növények jobban fejlődnek a hőmérsékleti stressz során, mint a nem mikorrhizáltak, ami részben a fokozott fotoszintézisnek és a tápanyagfelvételnek, különösen a fokozott foszfor felvételnek köszönhető (Zhu és mtsai. 2010, Abdel Latef és Chaoxing 2011, Liu és mtsai. 2014).

A plazmamembrán a hőmérsékleti stressz során a károsodások elsődleges helyszíne. Számos változás következik be a plazmamembrán összetételében, szerkezetében és funkciójában a hőmérsékleti stressz során. A mikorrhizált növényekben magasabb az elektrolit koncentráció, így jobb a membrán integritása és stabilitása (Evelin és mtsai. 2009). Továbbá alacsony hőmérsékleti stressz mellett AM gomba kolonizáció serkentette a plazma membrán ATPáz aktivitását és az ATP felhalmozódását (Liu és mtsai. 2014). Az ATPáz képes szabályozni a sejten belüli pH-t, és elektrokémiai gradienst generál a másodlagos aktív transzport számára. A H^+ -ATPáz aktivitása a növényi membránon, az arbuszkulumok körül magasabb, amely döntő szerepet játszik a növény-gomba szimbiotikus kapcsolatban (Liu és mtsai. 2014).

Az AM gomba kolonizáció jelentősen csökkenni a H_2O_2 mennyiségét a növényben alacsony hőmérsékleti stressz alatt. A H_2O_2 felhalmozódásának csökkentése az egyik olyan mechanizmus, amellyel az AM gomba védelmet biztosít a növény számára a hőmérsékleti stresszel szemben (Zhang és mtsai. 2013, Liu és mtsai. 2014). Az AM gomba szimbiózis során a H_2O_2

felhalmozódása jelzőmolekula feladatokat is elláthat a védelmi és az adaptív válaszokban (Chen és mtsai. 2013). A H_2O_2 mennyiségének csökkentése történhet a NADPH-oxidáz aktivitásának csökkentésével is, így fokozva a hőmérséklet toleranciát (Liu és mtsai. 2014). A növényben az antioxidáns enzimek detoxifikálják a H_2O_2 -t. Magas és alacsony hőmérsékleti stressz során az AM gomba által kolonizált kukoricában magasabb SOD és CAT aktivitást mutattak ki, mint a nem kolonizált növényekben (Zhu és mtsai. 2010). Paradicsomban a mikorrhizált növények alacsony hőmérsékleti stressz alatt magasabb SOD, POD és APX enzimaktivitást mértek (Abdel Latef és Chaoxing 2011). Az enzimatis rendszerek mellett az AM szimbiózis a nem enzimatis antioxidáns komponensek, mint a fenolok és a flavonoidok felhalmozódását is előidézhetheti (Chen és mtsai. 2013).

A fotoszintézis az egyik legérzékenyebb folyamat, amelyet nagymértékben befolyásolhat a hőmérsékleti stressz. A hőmérsékleti stressz során a kolonizált növényekben magasabb a fotoszintetikus arány a nem kolonizált növényekhez képest (Zhu és mtsai. 2015), amely magasabb CO_2 asszimilációs képességet jelent. Az AM gomba szimbiózis védelmet biztosít PSII központnak és a fotoszintetikus készüléknek, növeli a klorofill szintet és magasabb szintű fotoszintetikus hatékonyságot is biztosít a hő stressz során (Zhu és mtsai. 2011, Abdel Latef és Chaoxing 2011, Mathur és mtsai. 2018). Ez arra utal, hogy a hőmérsékleti stressz kevésbé befolyásolja klorofill szintézist az AM gomba által kolonizált növényekben, mivel szimbiózis eredményeképp a mezofil kloroplasztok kevésbé sérülnek, ezáltal javul a fotoszintetikus hatékonyság (Evelin és mtsai. 2009). Az AM gomba szimbiózis stabilizálhatja a tilakoid membránok lipid-fázisát és védi a sejt szerkezetet és a fotoszintetikus készüléket (Zhu és mtsai. 2012). Az AM gombák externális hifái által a gazdasejtek vízfelvételének javulása gyakran a gyökér és a hajtás emelkedett vezetőképességét biztosítja, valamint kedvező egyensúly állít be az ozmotikus egyensúlyban és a szénhidrátok összetételében (Evelin és mtsai. 2009). A hőmérsékleti stresszre reagálva a növényekben különböző, szerves vegyületeket halmoznak fel, mint például a cukrok, a prolin, a poliaminok, a betainok és az acilezett szterolok. Ezek a vegyületek csökkentik az ozmotikus potenciált így tartva fenn a turgor nyomást. Hőmérsékleti stressz során, magasabb prolin, oldható cukor és fehérje tartalmat figyeltek meg a mikorrhizált növényekben (Evelin és mtsai. 2009, Abdel Latef és Chaoxing 2011, Chen és mtsai. 2014). A kolonizált növények sztóma-vezetőképessége és transzspirációs sebessége magasabb a nem kolonizált növényekhez képest alacsony és magas hőmérsékleti stressz alatt, ami azt jelzi, hogy az AM kolonizáció javíthatja a nyitott sztómákkal a gázcsere képességet és növeli a transzspirációs rátát (Zhu és mtsai. 2010). Hőmérsékleti stressz során a szimbiózis hatására javul a vízmegettartó képesség, így előzve meg a kiszáradást (Zhu és mtsai. 2012). A hőmérséklet az AM gombák internális és externális micélium hálózatának növekedését, mintázatát és fenológiáját is

befolyásolják. A gombafejlődés optimális hőmérsékleti tartománya 18-30 °C, a spóráképződés csökken 15 °C-on, de a metabolikus aktivitása 10 °C-ig nem csökken (Hawkes és mtsai. 2008), míg a magasabb hőmérséklet során (35-40 °C) a kolonizációs képességben nincs változás (Zhu és mtsai. 2011).

2.4.2 Mechanikai stressz

A mechanikai sérülések és sebzések okozta stressz által aktivált védekezési rendszer az indukált védekezéshez hasonló (Rehrig és mtsai. 2014), a növényevők által okozott stressz hatásnak sajátos jellemzői vannak, és mechanikai sebzéssel járnak együtt.

Az arbuskuláris mikorrhiza gombák a kolonizáció során indukált rezisztencia révén kiéleltik, élénkítik a növény védekezési reakcióit (Barber 2012, Minton és mtsai. 2016). A növények egy előkészítés „priming” állapotot követően erőteljesebb módon képesek a védekező válasz-mechanizmusokkal reagálni (Jung és mtsai. 2012). A növényben előkészített állapotot különböző természetes és szintetikus vegyületek, például jázmonsav (JA) (Koo és mtsai. 2009), szalicilsav (SA) és β -amino-vaajsav (BABA) (Worrall és mtsai. 2012, Bán és mtsai. 2017) idézheti elő. Az AM gomba kolonizációjának hatására megnövekszik a JA szint (Wang és mtsai. 2015), azonban a transzkripciós faktorok szabályozzák a JA útvonalakat és ténylegesen nem aktiválódik, míg stressz hatás nem éri a növényt (Van der Ent és mtsai. 2009). Ezt a priming védekezési rendszert számos növényben kimutatták, mint a répa, datolya pálma, paradicsom (Jung és mtsai. 2012, Song és mtsai. 2013). Számos enzim aktivitását is befolyásolja a növényben az arbuskuláris mikorrhiza kolonizáció. Minton és mtsai. (2016) a kolonizált növényekben magasabb peroxidáz és polifenol oxidáz enzimaktivitást mutatott ki a nem kolonizált növényekhez képest (Minton és mtsai. 2016). Lipoxigenáz D (*LOXD*), allénoxid ciklázt (*AOC*) és proetináz inhibitor génexpressziót vizsgálva szignifikánsan magasabb aktivitást mértek a gének működésében *Funneliformis mosseae* által kolonizált paradicsomban néhány órával a rovar kártételt követően (Song és mtsai. 2013). Az AM gombák hatásai a növényi védekezési rendszerre és a kémiai védelemre nagymértékben korrelálnak a növényi tápanyag-ellátottsággal, a növekedési rátára gyakorolt hatásukkal és szabályozzák a növény-növényevő rovarok közötti kölcsönhatásokat, valamint a keletkező sebzések okozta stressz hatásokat (Tao és mtsai. 2016).

2.4.3 Só stressz

A talajban lévő sók nagy koncentrációja ozmotikus, ionos és oxidatív stresszt idézhet elő, amelyek drasztikusan befolyásolják a növény növekedését és termőképességét. Az ozmotikus stressz megváltozott vízpotenciálhoz vezet, csökkenti a növény vízfelvételi hatékonyságát és ez által szárazság stresszt indukál. Az ionos stressz az ionok homeosztázisában okoz zavart sejt és növényi szinten egyaránt, ezáltal az oxidatív stressz a reaktív oxigénformák felszabadulását idézi elő, amelyek gátolják a sejtnövekedést és a növényi anyagcserét. Az AM gombák csökkentik a só stressz negatív hatásait és elősegítik a növény növekedését (Evelin és mtsai. 2009, Wu és Zhou 2010). Az arbuszkuláris mikorrhiza gomba a hifa-hálózata segítségével biztosítja a növény számára a nagyobb vízfelvételt és a tápanyagfelvételt, serkenti a fotoszintézist a PSI és PSII működésének fokozásával (Talaat és Shawky 2014, Shamshiri és mtsai. 2016) és élénkíti a gázcsere kapacitást só stressz körülmények között (Kapoor és mtsai. 2013; Abdel Latef és Chaoxing 2014; Hameed és mtsai. 2014). Só stressz során Ren és mtsai. (2019) transzkriptomikai elemzése során a szén megkötéssel kapcsolatos gének jelentős expresszálódást mutattak. Emellett emelkedett N és Mg felvételt, míg gátolt Na-transzportot figyeltek meg só stressz hatására a kolonizált növényekben, valamint alacsonyabb H₂O₂ és MDA tartalmat mutattak ki a mikorrhizált növényekben a nem kolonizált növényekhez képest. A reaktív oxigénformák kevésbé halmozódtak fel, így nem károsítva a sejtmembránt (Talaat és Shawky 2014). Valamint a kolonizált növényben mért alacsonyabb malondialdehid (MDA) felhalmozódás a búza leveleiben is arra utal, hogy az arbuszkuláris mikorrhizával történő kolonizáció elősegíti a növények védekezési rendszerét a ROS káros hatásainak kivédésében. Antioxidáns enzimek aktivitásának serkentésével – például szuperoxid-dizmutáz (SOD), kataláz (CAT), peroxidáz (POD), aszkorbinsav-peroxidáz (APX) és glutation-reduktáz (GR) – a kolonizált növény nagyobb hatásfokkal képes eliminálni az oxidatív molekulákat (Abdel Latef és Chaoxing 2014, Evelin és Kapoor 2014). Az AM gombával kolonizált növényekben a *SOD*, *CAT*, *GR* és *PER* gének emelkedett expressziós szintjei a nem mikorrhizált növényekhez képest is az oxidatív molekulák nagyobb hatásfokú semlegesítését támasztják alá (Ren és mtsai. 2019). Magasabb cukortartalom a növényben szintén a só stresszel szembeni ellenálló képességet fokozza. A cukrok felhalmozódása a mikorrhizával kezelt növényeknél a só tartalom védelmi stratégiájaként jelentkezik (Talaat és Shawky 2014, Abdel Latef és Chaoxing 2014), mely a kolonizált növényekben fokozott fotoszintézist eredményez (Abdel Latef és Chaoxing 2014). Azonban a magasabb cukor koncentráció a só stressz során negatív hatást is okozhat. Magas P tartalmú közegben, kontroll, valamint só stressznek kitett, nem kolonizált növényben is

magasabb prolin tartalmat mutattak ki, mint a mikorrhizával kolonizált növényekben (Beltrano és mtsai. 2013).

Az arbuszkuláris mikorrhiza gombák befolyásolják az ozmotikus és ozmoprotektáns vegyületek (pl. prolin, glicin-betain (GB)), valamint a szerves savak mennyiségét a növényben. A prolin erőteljes antioxidánsként képes a szabad gyököket megkötni és gátolni a lipid peroxidációt. Magasabb prolin tartalmat mutattak ki arbuszkuláris mikorrhiza gombával kolonizált növényekben (Sheng és mtsai. 2011, Echeverria és mtsai. 2013, Evelin és Kapoor 2014), a *KvP5CSI* és a *KvOAT* prolin termeléshez kapcsolt gének a levelekben expresszálódtak, míg a *KvPDH* gén alulszabályozódott 12 órás só stressz során (Wang és mtsai. 2015). Ugyanakkor só szenzitív fajokban a kolonizáció hatására csökkent a prolin tartalom (Jahromi és mtsai. 2008). A betainok az AM gomba hatására fokozottan termelődnek, szerepet játszanak az ozmotikus védelem szabályozásában és a virágzó növények hatékonyabb fotoszintézis-folyamataiban só stressz során (Sheng és mtsai. 2011). A poliamin tartalom megváltoztatása az egyik mechanizmus, melyet az AM gombák alakítanak ki a növényben, amely így magasabb fokú alkalmazkodást mutat a só stressz hatás során (Kapoor és mtsai. 2013). A pH homeosztázis és a felesleges kationok szabályozása mellett az ozmotikus védelem szabályozásért is a szerves savak felelnek (Hatzig és mtsai. 2010). A szerves savak metabolizmusának szabályozása létfontosságú a sóoldattal szembeni adaptációban, mivel a növények vakuólumában a szerves savak ozmotikus vegyületekké alakulnak, így akadályozva meg a növényi sejt számára toxikus klorid ion felhalmozódását. Az AM gomba kolonizáció hatására a szerves savak, mint az oxálsav, a fumársav, az ecetsav, az almasav és a citromsav felhalmozódását figyelték meg kukoricában (Sheng és mtsai. 2011).

A só stressz a strigolaktonok bioszintézisében is zavart okozhat. Az AM gomba-növény kapcsolatban a szimbiózis eredményeként a strigolakton mennyisége növekszik a növényekben só stressz hatására (Aroca és mtsai. 2013). Az AM gomba kolonizáció a nátrium és a klór felszívását korlátozza, míg egyéb tápelemek, mind a nitrogén, a foszfor, a kálium, a magnézium, a vas, a cink és a kalcium felvételét viszont serkenti, így enyhítve a tápanyaghiányt a növényben (Evelin és mtsai. 2012, Kapoor és mtsai. 2013, Abdel Latef és Miransari 2014). A só stressz okozta, növény számára káros változások enyhítésében a magasabb kálium / nátrium aránynak is szerepe van. A kálium optimális koncentrációja számos fontos metabolikus folyamat során szükséges, mint a nukleinsav szintézis, sejtmembrán, sejtalkotó vegyületek szintézise (Tomar és Agarwal 2013). Az AM gomba kolonizáció a szelektív foszfor, kalcium és kálium ion felvétellel alacsonyabb nátrium / kálium és magasabb kálium / nátrium, kalcium / nátrium és kalcium / magnézium szintet eredményez a növényben (Evelin és mtsai. 2012, Ahmad és mtsai. 2014).

2.4.4 Szárazság stressz

Szárazság stressz indukálódhat a növényben a vízhiánytól a gyökérszövetben, amely csökkent transzspirációt és a reaktív oxigénformák felgyorsult képződését okozhatja (Hasanuzzaman és mtsai. 2013). Az AM gomba kolonizáció, a nagy kiterjedésű hifa-hálózatok kialakulásával és a glomalin kiválasztásával javítja a növény számára a víz és a tápanyagok felszívódását, mint a foszfor, a kalcium, a vas, a kálium, a magnézium, a cink (Gong és mtsai. 2013, Pagano 2014). *Funneliformis mosseae* kolonizációjának hatására a napraforgó növényben megemelkedett a foszfor felvétel, ennek eredményeképpen pedig a növényben csökkent a szárazság okozta stressz (Gholamhoseini és mtsai. 2013), míg a *Glomus versiforme* kolonizáció vadcitromban szignifikánsan emelte a foszfor mellett a kalcium és vas mennyiségét is a gyökérben (Wu és Zou 2010). A glomalin pedig a gomba hifákon képez hidrofób réteget, ezáltal csökkentve a vízvesztést a talaj aggregátumok között. A glomalinok által kiváltott talaj aggregációs stabilitás szárazság stressz során még magasabb, mint só stressz során (Nichols 2008, Kohler és mtsai. 2009).

Az AM kolonizáció serkenti a növény, a levélfelület és a biomassza növekedést szárazság stressz körülmények között (Gholamhoseini és mtsai. 2013, Kapoor és mtsai. 2013, Duc és mtsai. 2018). Emellett a kolonizáció során az arbuskuláris mikorrhiza gomba számos biokémiai folyamatot is szabályoz. A kiterjedt externális hifa-hálózattal a víz és a tápanyagok jobb felvételét, fokozott ozmotikus szabályozást, serkentett gázcserét és vízhasznosulást, valamint az oxidatív stresszekkel szembeni fokozott védelmet biztosít a növényben (Gholamhoseini és mtsai. 2013, Rapparini és Peñuelas 2014). Az AM gomba kolonizáció eredményeképp, a szárazság stresszel szembeni nem tápanyagfelvétel-függő védekezési rendszer mellett, az abszcizinsav is befolyásolja a sztóma konduktanciát és más élettani tulajdonságokat (Doubková és mtsai. 2013). Gyökér kéregsejtben és externális hifában is két aquaporin gén (*GintAQPF1* és *GintAQPF2*) expresszációját írták le kukorica növényben szárazság stressz során (Li és mtsai. 2013b). Porcel és mtsai. (2012) alapján, a *Funneliformis mosseae*-val oltott salátában csökkent az *LsPIP2* transzkripció szintje szárazság stressz alatt, míg a *Rhizophagus intraradices* AM gombával oltott növényekben nem változott. Bárzana és mtsai. (2014) mikorrhizált kukoricában rövid ideig tartó szárazság stressz során a *ZmTIP1;1*, *ZmTIP1;1* és *ZmPIP2;2* gének expresszációját, ugyanakkor hosszú távú szárazság stressz során alulszabályozottságukat figyelte meg. *F. mosseae*-val oltott növényekben a *LeNIP3;1* gén expresszációját, míg a *LePIP1;1* és a *LeTIP2;3* aquaporin gének alulszabályozottságát figyelték meg az oltott, úgy mint a nem oltott növényekben (Chitarra és mtsai. 2016). Mo és mtsai. (2016) magasabb kataláz (*CAT*)

enzimaktivitást és génexpressziót figyelt meg 4-5 leveles állapotú 12 napos szárazság stressznek kitett, *Glomus versiforme*-vel oltott dinnyében.

Ozmotikus oldatok felhalmozódása az AM gomba által kolonizált növényekben fontos szerepet játszhatnak a védekezési rendszerben szárazság stressz alatt (Baslam és Goicoechea 2012, Yooyongwech és mtsai. 2013). A cukrok felhalmozódása csökkentheti az ozmotikus potenciált szárazság tűrő, kolonizált növényekben (Yooyongwech és mtsai. 2013), azonban szárazság stressz hatás alatt számos növényben, mint *Erythrina variegata*-ban és *Casuarina equisetifolia*-ban AM gomba kolonizáció hatására alacsonyabb oldható cukor koncentrációt mértek, amelynek során a szárazság stressz is kisebb mértékű károsodást okozott a növényekben (Manoharan és mtsai. 2010, Zhang és mtsai. 2010). Az aminosavak koncentrációja is változik a kolonizáció hatására, nagyobb aminosav koncentráció nagyobb ozmoregulációs képességgel párosul (Kapoor és mtsai. 2013). A szárazság stressznek kitett növényekben a prolin tartalom is nagy változatosságot mutat, számos tanulmányban leírták, hogy az AM kolonizáció eredményeképp nagyobb mennyiségben képződő prolin a stressz hatással szembeni védekezésben fontos szerepet játszik (Yooyongwech és mtsai. 2013, Echeverria és mtsai. 2013), míg Rapparini és Peñuelas (2014) arról számolt be, hogy a kolonizáció hatására alacsonyabb volt az antioxidánsként működő prolin mennyisége a nem kolonizált növényekhez képest szárazság stressz során. Míg Zou (2013) is azt erősítette meg, hogy *Funneliformis mosseae* kolonizációja során, a prolin tartalom csökkent és emellett serkent a biomassza felhalmozódás és a növényi növekedés (Zou és mtsai. 2013).

Más abiotikus stresszhez hasonlóan a szárazság stressz hatására is reaktív oxigénformák, mint például szuperoxid, szinglett oxigén, hidroxilgyök és hidrogén-peroxid termelődnek a növényben. Oxidatív stressz akkor fordul elő, amikor a növény védekező rendszere túlterhelt, vagyis az antioxidánsokként működő védekezésben szerepet játszó enzimek és nem enzimikus vegyületek, valamint az egyéb illékony vegyületek – mint például az izoprenoidok – nem képesek fenntartani a redox egyensúlyt (Abbaspour és mtsai. 2012, Rapparini és Peñuelas 2014). Szárazság stressz hatás során is az AM gomba kolonizáció eredményeként azonban emelkedik, valamint a stressz hatás mértékétől függően szabályozódik ezeknek a vegyületek mennyisége a növényben, így segítve a védekezési rendszert (Rapparini és Peñuelas 2014, Ortiz és mtsai. 2015, Amiri és mtsai. 2017, Pedranzani és mtsai. 2016).

2.4.5 Mikorrhiza indukált rezisztencia (MIR)

Az arbuskuláris mikorrhiza gomba az indukált rezisztenciának (MIR-nek) eredményeképpen (Pozo és Azcón-Aguilar 2007, Cameron és mtsai. 2013) nem táplálkozás alapú előnyöket is biztosít a növény számára, mint a talajlakó kórokozók visszaszorítása és a növény védekezési rendszer működésének fokozása a különböző stressz hatásokkal, a kártevőkkel, a kórokozókkal (*Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Phytophthora*, *Pythium* és *Aphanomyces* nemzetség tagjai), a rágó rovarokkal és a levegőben terjedő kórokozókkal szemben (Cameron 2010, Jung és mtsai. 2012, Song és mtsai. 2015). A növényvédelmi válaszokat olyan kis molekulák koordinálják, amelyek jelátalakítóként működnek és a védekezésben szerepet játszó gének expresszióját szabályozzák (Jones és Dangl 2006). Ebben a szabályozási mechanizmusban kiemelkedő szerepet játszanak a fitohormonok, a jázmonsav (JA), a szalicilsav (SA), az abszcizinsav (ABA) és az etilén (ET) (Pieterse és mtsai. 2009). A szalicilsav-függő mechanizmus a biotróf szervezetekkel, míg a jázmonsav-függő útvonal a nekrotrófokkal és rágó rovarokkal szemben adott válaszokat szabályozza (Glazebrook 2005). Ezek a hormon-jelátviteli utak azonban nem önállóan működnek, hanem szabályozási kölcsönhatások komplex hálózatán keresztül hatnak egymásra. A jázmonsav- és szalicilsav-függő mechanizmusok általában kölcsönösen ellentétesen működnek (Pieterse és mtsai. 2008, Pozo és mtsai. 2009, Jung és mtsai. 2012).

Az arbuskuláris mikorrhiza gombák növénybe való behatolásuk nyomán megnövekedik a szalicilsav szint, a gyökérkéregben lévő hifák szalicilsav szintje csökken, míg a jázmonsav szint növekszik az arbuskulumokat tartalmazó növényi sejtekben. Ez a szabályozás elősegítheti a szövetek előkondicionálását egy hatékonyabb védekezési reakcióhoz. Az előkondicionálás „riadó” állapotba állítja a növényt, amelyben a védekezés nem aktív, de amelyben a támadásra adott válasz gyorsabb és erősebb, így növelve hatékonyan a növényi ellenállást. Ezt a jelenséget hívják „priming”-nak (Walters és Heil 2007, Pozo és Azcón-Aguilar 2007). A priming során a lokális rezisztencia megnövekszik a kártevőkkel szemben, illetve az endomikorrhiza egy előnyösebb védekező mechanizmust alakít ki a növényben. Az arbuskuláris mikorrhiza gombák nem csak helyi, hanem az egész növényre kiterjedő szisztémikus mechanizmust indukálnak (Pozo és Azcón-Aguilar 2007). Az AM gombák a kolonizáció eredményeképpen különféle mechanizmusokon keresztül fejtik ki hatásukat és indukálják a rezisztenciát a növényben, mint a patogenezishez és védekezéshez kapcsolt gének (*PR1*, *PR2*, *PR3*) (Song és mtsai. 2015), a jelátvitelben (*OsDUF26*, *OsMPK6*) és a kalcium-közvetített jelátvitelben részt vevő gének (*OsCBP*, *OsCaM*, *OsCML4*) (Campos-Soriano és mtsai. 2012), növekvő antioxidáns kapacitásért felelős enzimek (SOD, APX) aktivitásával (Maya és Matsubara 2013) és a fenol vegyületek

szintézisének elősegítéséért felelős gének (*PAL*, *STS*, *ROMT*) (Bruisson és mtsai. 2016) expresszációja. A MIR során a gazdaszervezet anyagcsere és genetikai átrendeződése történik, ami a gyökerek kolonizációjának következménye, amely továbbá befolyásolja a növényi elsődleges és másodlagos anyagcserét is (Rivero és mtsai. 2015). A rezisztencia kialakulásának mértéke függ a növénytől, a gombától és a környezeti körülményektől (Pozo és Azcón-Aguilar 2007). A MIR a kórokozó által kiváltott „szisztémikusan szerzett rezisztenciával” (SAR) és rizobaktérium által kiváltott „indukált szisztémikus rezisztenciával” (ISR) együtt működik. A növény növekedést serkentő rizobaktériumokkal (PGPR) együtt a mikorrhiza gomba a növény szempontjából együttműködve fejtik ki kedvező hatásukat, mind a tápanyagfelvételben, mind a stressz hatásokkal szemben. Bizonyos esetekben a PGPR-ok elősegíthetik a kolonizáció kialakulását is a mikorrhiza és a növény között (Revillini és mtsai. 2016).

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1 Kísérleti növények

Különböző kísérletekhez modell növényként napraforgót (*Helianthus annuus* L. var. Iregi, középérésű, nem csávázott) és kukoricát (*Zea mays* L., Golda F1, jó kezdeti fejlődésű, nem csávázott, nem ismert kórokozóval szembeni rezisztencia) alkalmaztunk. A *Fusarium proliferatum* fumonizin mikotoxin termelését befolyásoló tényezők vizsgálata során kukorica (*Zea mays* L., Golda F1, jó kezdeti fejlődésű, nem csávázott, nem ismert kórokozóval szembeni rezisztencia) tesztnövény gyökérváladékát használtuk fel.

3.1.1 A stressz-enzimek aktivitásának és expressziójának a vizsgálati napraforgó növényen alacsony, magas hőmérsékleti és mechanikai stressz alkalmazásakor

A napraforgó növényel beállított tenyészedényes vizsgálat során a magok (*Helianthus annuus* L. var. Iregi) felszínét 70% -os etanolban 5 percig fertőtlenítettük, majd steril desztillált vízzel négyszer leöblítettük. A felületi sterilizálást követően a magokat Petri-csészékben nedves szűrőpapíron csíráztattuk három napig 21 °C-on (Jouan EB53, ThermoFisher Scientific, USA). A csírázott magokat 0,88 kg streilezett (121 °C, 30 perc) közegben (tőzeg: Klasmann TS3, 80% fehér tőzegmoha tőzeg és 20% fekete tőzegmoha tőzeg, pH 6.0; homok: 0,1-0,8 mm szemcseméret, mosott = 1: 2 arányú keveréke) neveltük.

A kísérletben két oltási kezelést hoztunk létre. A mikorrhizált (+AM) csoport növényeinek tápközegéhez az ültetéssel egy időben 15 g kereskedelmi forgalomban is kapható mikorrhiza oltóanyagot kevertünk. Az oltóanyag 6 mikorrhiza törzs (*Rhizophagus irregularis* BEG140, *Funneliformis mosseae* BEG95, *Claroideoglossum etunicatum* BEG92, *Claroideoglossum claroideum* BEG96, *Rhizoglossum microaggregatum* BEG56, *Funneliformis geosporum* BEG199) spóráinak és micéliumainak keverékét, valamint gyökérdarabokat is tartalmazott, melyet a Symbiom Ltd. (Lanskroun, Cseh Köztársaság, www.symbiom.cz) állít elő. A nem mikorrhizált (-AM) kezeléshez a növények tápközegét az ültetéssel egy időben, 15 g három egymást követő sterilizálás (121 °C, 30 perc) utáni mikorrhiza oltóanyaggal egészítettük ki. Mindkét kezelés csíranövényeit 16/8 órás megvilágításnál, 24 °C ± 0,5 °C-os hőmérsékleten, 60%-os páratartalmat biztosítva, növénynevelő kamrában (EKOCHL 1500, Angelantoni Life Science, Italy) neveltük. A növényeket kétnaponta 50 ml csapvízzel és hetente 50 ml 5x Long Ashton oldattal öntöztük.

Az eltérő korú (9, 15 és 42 napos) +AM és -AM napraforgó növényeket különböző stressz hatásoknak (hideg, magas hőmérséklet, mechanikai sérülés) tettük ki az alábbiak szerint.

Magas hőmérsékleti stressz (MH) kezeléskor a növényeket 38 °C-on, az alacsony hőmérséklettel (AH) kezelt növényeket 4 °C-on inkubáltuk 24 órán át majd a növényeket feldolgoztuk.

A mechanikai sérülést (M), mint stressz hatást steril csipesz segítségével a szikalatti szárrész megsértésével értük el, mely után 24 órával begyűjtöttük a növénymintákat.

Kontrollként (K) stressz hatásnak ki nem tett mikorrhizált, illetve nem mikorrhizált növényeket használtunk.

Mindezek alapján az alábbi kezeléseket, 5-5 ismétlést alkalmazva hoztuk létre:

+AM MH: mikorrhizált növény, magas hőmérsékleti stressznek kitéve

-AM MH: nem mikorrhizált növény, magas hőmérsékleti stressznek kitéve

+AM AH: mikorrhizált növény, alacsony hőmérsékleti stressznek kitéve

-AM AH: nem mikorrhizált növény, alacsony hőmérsékleti stressznek kitéve

+AM M: mikorrhizált növény, mechanikai sérülés stressznek kitéve

-AM M: nem mikorrhizált növény, mechanikai sérülés stressznek kitéve

+AM K: mikorrhizált növény, stressz nélküli kontroll

-AM K: nem mikorrhizált növény, stressz nélküli kontroll

3.1.2 *A stressz-enzimek aktivitásának és expressziójának a vizsgálatai kukorica növényen magas hőmérsékleti, szárazság és só stressz alkalmazásakor*

A kukorica növényvel beállított tenyészedényes vizsgálat során a magok (*Zea mays* L., Golda F1) felszínét 1% NaOCl oldattal 10 percig fertőtlenítettük majd steril desztillált vízzel ötször lemostuk (Basra és mtsai. 2003). A felületi fertőtlenítést követően a magokat Petri-csészékben nedves szűrőpapíron csíráztattuk három napig 28 °C-on (Jouan EB53, ThermoFisher Scientific, USA). A csírázott magokat 0,75 kg háromszor sterilizált (121 °C, 30 perc) tőzeg (Klasmann TS3: 80% fehér tőzegmoha tőzeg és 20% fekete tőzegmoha tőzeg, pH 6.0) és homok (0,1-0,8 mm szemcseméret, mosott) 1:2 arányú keverékébe ültettük.

A kísérletben két kezelést állítottunk be ültetéskor, a mikorrhizált (+AM) és nem mikorrhizált (-AM) kezeléseket. A mikorrhizált (+AM) csoport növényeinek tápközegéhez az ültetéssel egy időben 15 g kereskedelmi forgalomban is kapható mikorrhiza oltóanyagot kevertünk. Az oltóanyag 6 mikorrhiza törzs (*Rhizophagus irregularis* BEG140, *Funneliformis mosseae* BEG95, *Claroideoglobus etunicatum* BEG92, *Claroideoglobus claroideum* BEG96, *Rhizoglobus microaggregatum* BEG56, *Funneliformis geosporum* BEG199) spóráinak és micéliumainak keverékét, valamint gyökérdarabokat is tartalmazott, melyet a Symbiom Ltd.

(Lanskroun, Cseh Köztársaság, www.symbiom.cz) állít elő. A nem mikorrhizált (-AM) növények tápközegét az ültetéssel egy időben, 15 g három egymást követő sterilizálás (121 °C, 30 perc) utáni mikorrhiza oltóanyaggal egészítettük ki. A növényeket 16/8 órás megvilágítás mellett, 24/26°C -os hőmérsékleten, 60%-os páratartalmat biztosítva, növénynevelő kamrában (EKOCHL 1500, Angelantoni Life Science, Italy) neveltük 21, valamint 42 napos korukig.

Az eltérő korú (21 és 42 napos) +AM és -AM kukorica növényeket különböző stressz hatásoknak (magas hőmérséklet, só stressz, szárazság) tettük ki az alábbiak szerint.

A só stressz (SÓ) kezeléskor a növényeket naponta 25 ml 100 mM-os NaCl oldattal öntöztük.

A szárazság stressz (SZ) beállításához a növényeket $20 \pm 5\%$ vízkapacitású szubsztrátumban neveltük. A kontroll növények közege $85 \pm 3\%$ vízkapacitású volt.

A magas hőmérsékleti stressz (MH) kezeléskor a növényeket 42 °C-on 24 órán át inkubáltuk. Kontrollként (K) stressz hatásnak ki nem tett mikorrhizált, illetve nem mikorrhizált növényeket használtunk.

A növényeket az alábbi kezelés kombinációkban, 5-5 ismétlést alkalmazva vizsgáltuk:

+AM SÓ: mikorrhizált növény, só stressznek kitéve

-AM SÓ: nem mikorrhizált növény, só stressznek kitéve

+AM SZ: mikorrhizált növény, szárazság stressznek kitéve

-AM SZ: nem mikorrhizált növény, szárazság stressznek kitéve

+AM MH: mikorrhizált növény, magas hőmérsékleti stressznek kitéve

-AM MH: nem mikorrhizált növény, magas hőmérsékleti stressznek kitéve

+AM K: mikorrhizált növény, stressz nélküli kontroll

-AM K: nem mikorrhizált növény, stressz nélküli kontroll

3.1.3 Gyökérváladék gyűjtése és hatásának vizsgálata

A kísérletet kukorica (*Zea mays* L., Golda F1) teszt növényvel, és két eltérő tápelemutánpótlásnál valósítottuk meg. A magok felszínét 1% NaOCl oldattal fertőtlenítettük 10 percig majd steril desztillált vízzel ötször lemostuk (Basra és mtsai. 2003). A felületi sterilizálást követően a magokat Petri-csészékben nedves szűrőpapíron csíráztattuk három napig, 28 °C-on (Jouan EB53, ThermoFisher Scientific, USA). A csírázott magokat 0,75 kg háromszor sterilizált (121 °C, 30 perc) tőzeg (Klasmann TS3: 80% fehér tőzegmoha tőzeg és 20% fekete tőzegmoha tőzeg, pH 6.0) és homok (0,1-0,8 mm szemcseméret, mosott) 1:4 arányú keverékét tartalmazó edényekbe ültettük. A növénynevelést EKOCHL 1500 (Angelantoni Life Science, Italy) típusú növénynevelő kamrában végeztük 24/26 °C, 60% relatív páratartalom és 16/8 órás megvilágítás mellett 42 napig.

Két oltási kezelést állítottunk be, a mikorrhizáltat (+AM) és nem mikorrhizáltat (-AM). A mikorrhizált (+AM) csoport növényeinek tápközegéhez az ültetéssel egy időben 16 g *Funneliformis mosseae* (BEG12) és a *Rhizophagus irregularis* (BEG53) inokulum keverékét adagoltuk. Az oltóanyagként használt arbuszkuláris mikorrhiza gomba spórákat és micéliumokat csapda növények segítségével állítottuk elő, melynek során a törzsgyűjteményből származó törzseket három alkalommal sterilizált (121 °C, 30 perc) homokos talajon (*Zea mays* L., Golda F1) szaporítottuk három egymást követő szaporodási ciklus idejéig, egyenként 5 hónapig. A nem mikorrhizált növények tápközegét az ültetéssel egy időben 16 g, a fent leírt módon előállított, *Funneliformis mosseae* (BEG12) és a *Rhizophagus intraradices* (BEG53) oltóanyag sterilizált (121 °C, 30 perc) keverékével egészítettük ki.

Az oltási kezeléseket 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 idéztük elő.

A növényeket az alábbi kezelés kombinációkban, 5-5 ismétlést alkalmazva vizsgáltuk:

+AM AT: mikorrhizált, alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növény

-AM AT: nem mikorrhizált, alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növény

+AM MT: mikorrhizált, magas tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növény

-AM MT: nem mikorrhizált, magas tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növény

A növényeket a 42 napos inkubációt követően használtuk fel a gyökérváladék gyűjtéshez.

42 napos kukorica növényeket használtuk a gyökérváladék gyűjtéséhez. Miután a gyökereket a talajrészecskéktől teljesen megtisztítottuk, 50 ml 0,01 M L⁻¹ KOH-t vízbe merítettük Da Silva Lima és mtsai. (2014) útmutatásának megfelelően. 5 perc után a gyökérrendszert csapvízzel, majd desztillált vízzel lemostuk és 50 ml sterilizált desztillált vízzel töltött Erlenmeyer-lombikokba merítettük 24 órán keresztül. A gyökérváladékot tartalmazó oldatokat 0,22 µm pórusméretű nitrocellulóz szűrőn (Millipore, USA) átszűrve sterilizáltuk. A gyökérváladékok koncentrációját 1 g friss gyökér tömegre vonatkoztatva állítottuk be (Lioussanne és mtsai. 2009). A mintákat -20 °C-on tartottuk a felhasználásig.

3.1.4 Növénytömeg meghatározás

A növények nedves és száraz tömegének meghatározása két tizedes jegy pontosságig került meghatározásra. A száraz tömeg megállapításához a növényi részeket szárítószekrényben (ED 53, Binder, USA) 70 °C-on tömegállandóságig szárítottuk.

3.2 Mikrobiológiai és biotechnológiai vizsgálatok

3.2.1 *Fusarium proliferatum* törzs tenyésztése és vizsgálatai

Munkánk során a *Fusarium proliferatum* ITEM 2287 (Institute of Sciences of Food Production, CNR, Bari, Italy) törzset használtuk. A fumonizin termelés vizsgálatokhoz használt starter micélium szuszpenziót az alábbiak szerint készítettük: 30 mM ammónium-dihidrogén-foszfáttal kiegészített, 50 ml DM ('defined medium' - nitrogénforrást nem tartalmazó tápközeg, Shim és Woloshuk 1999 közlése alapján) tápoldatot 10^6 ml⁻¹ konídiummal oltottuk és 26 °C-on, 150 rpm-en, 48 óráig rázattuk (Sanyo, Osaka, Japán). A micélium szuszpenziót steril üvegszűrőn (G1) leszűrtük, sterilizált desztillált vízzel mostuk és a micéliumot 50 ml új DM tápoldatba helyeztük. A tápoldatban lévő tenyészeteket 5 ml (1 g friss gyökér tömegre beállított koncentrációban), a 3.1.2-es pontban ismertetett, különböző kezelésekből származó gyökérváladékkal külön-külön beoltottuk, így hozva létre az alábbi kezeléseket:

+AM AT: mikorrhizált, alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növény gyökérváladékkal oltott tenyészet

-AM AT: nem mikorrhizált, alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növény gyökérváladékkal oltott tenyészet

+AM MT: mikorrhizált, magas tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növény gyökérváladékkal oltott tenyészet

-AM MT: nem mikorrhizált, magas tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növény gyökérváladékkal oltott tenyészet

Kontroll: sterilizált desztillált vízzel oltott tenyészet

A *Fusarium proliferatum* fumonizin B1 mikotoxin termelésében szerepet játszó gén (*FUM1*) és a stressz hatásokra adott válaszok szabályozásában szerepet játszó HOG típusú MAP kináz gén (*HOG1*) vizsgálata során minden kezelést, 3 ismétlésben, 26 °C-on, 150 rpm-en, 24 óráig és 5 napig rázógépből inkubáltunk (Sanyo, Osaka, Japán), majd a tenyészeteket leszűrtük.

A 3.1.3-es pontban ismertetett, különböző kezelésekből származó gyökérváladékok *Fusarium proliferatum* ITEM 2287 gomba növekedésére gyakorolt hatását PDA (burgonya-dextróz-agar, Sigma-Aldrich, USA) táptalajon követtük nyomon. A különböző kezelésekből származó gyökérváladékokból, elkülönítve 100 µl-t szélesztettünk a táptalajokra és a lemezek közepére 100 µl, 10^7 ml⁻¹ konídium szuszpenziót cseppentettünk. A lemezeket előzetesen 24 óráig, kezelés nélkül szobahőmérsékleten inkubáltuk, a konídium szuszpenzió cseppek egységes átmérőjének biztosítása érdekében. A kontroll lemezekre 100 µl sterilizált desztillált vizet

szélesztettünk és a korábban leírt módon konídiummal oltottuk. A tenyészeteket 24 óráig, valamint 5 napig 26 °C-on, termosztátban (Jouan EB53, ThermoFisher Scientific, USA) inkubáltuk és 24 óra illetve 5 nap múlva növekedésük mértékét detektáltuk. Minden kezelést 5 ismétlésben végeztünk el.

3.2.2 *AM gomba gyökérkolonizáció mértékének meghatározása*

A gyökérkolonizáció becsléséhez körülbelül 500 mg hajsál gyökeret alapos csapvizes mosás után minden egyes növényből külön csövekbe helyeztünk és tinta-ecetsavas módszerrel festettünk (Vierheilig és mtsai. 1998). Sztereomikroszkóp alatt 100-szoros nagyítás mellett mértük a szimbiotikus kapcsolat erősségére utaló mikorrhizáltsági százalékokat ún. „gridline intersection” módszerrel (Giovannetti és Mosse 1980).

3.2.3 *Genetikai és gén-expressziós vizsgálatok*

A napraforgó és kukorica növényen végzett génexpressziós vizsgálat első lépéseként a növényi mintákból „Vantage Total RNA Purification Kit”-tel (Origene, USA) izoláltunk RNS-t a gyártó által megadott protokoll szerint. Az RNS izoláláshoz 50 mg tömegű növényi szövetet vettünk a magas- és alacsony hőmérsékleti, só és szárazság stressz, illetve a kontroll minták esetében a lomblevélből, valamint a mechanikai stressz kezelés során a koleoptil szár részéből. A növényi mintákat steril dörzsmozsarakban folyékony nitrogénnel széttroncsoltuk. 600 µl Lysis Solution pufferrel a növényi szöveteket feltártuk. A feltárt sejteket 13500 rpm fordulaton 2 percig centrifugáltuk, etanollal kicsaptuk. Majd 1 perc 13500 rpm centrifugálást követően 400 µl mosó pufferrel tisztítottuk a mintákat, háromszori ismétlésben. Az RNS-t 35 µl pufferben eluáltuk. Az RNS koncentrációt Nanophotometer 2210 (Implen, Germany) típusú spektrofotométer használatával megmértük. Az izolált RNS-t felhasználásig -80°C-on tároltuk.

A mintákat DNáz enzimmel kezeltük (DNase I, 1U/µl, Fermentas, Lithuania) a gyártó által megadott protokoll szerint. Az elegyet 37 °C-on 30 percig, 1 µl EDTA (50 mM, ThermoFisher Scientific, USA) hozzáadását követően 65 °C-on 10 percig inkubáltuk. A kezelést követően az RNS koncentrációt spektrofotométerrel (Nanophotometer 2210, Implen, Germany) határoztuk meg.

A *Fusarium proliferatum* fumonizin B1 mikotoxin termelés vizsgálata során minden kezelést, 3 ismétlésben 24 óráig és 5 napig, 26 °C-on rázógépből inkubáltuk (150 rpm, Sanyo, Osaka, Japán), majd a tenyészeteket leszűrtük és „E.Z.N.A. Fungal RNA Kit”-tel (Omega Bio-tek, USA) RNS-t izoláltunk a gyártó által megadott útmutató szerint. Az RNS izoláláshoz 100

mg tömegű gomba micéliumot használtunk. A micélium tömeget steril dörzsmozsarakban folyékony nitrogénnel széttroncsoltuk. 500 µl RB pufferrel a gomba szöveteket feltártuk. A feltárt sejteket 13000 rpm fordulaton 5 percig centrifugáltuk, etanollal precipitáltuk. Majd ismét 30 másodperces centrifugálást követően 500 µl mosó pufferrel tisztítottuk a mintákat, két ismétlésben. Az RNS-t 70 µl DEPC water pufferben eluáltuk. Az RNS koncentrációt Nanophotometer 2210 (Implen, Germany) típusú spektrofotométer használatával mértük meg. Az izolált RNS-t felhasználásig -80 °C-on tároltuk.

A mintákat DNáz enzimmel kezeltük (DNase I, 1U/µl, Fermentas, Lithuania) a gyártó által megadott protokoll szerint. Az elegyet 37 °C-on 30 percig, 1 µl EDTA (50mM, ThermoFisher Scientific, USA) hozzáadását követően 65 °C-on 10 percig inkubáltuk. A kezelést követően az RNS koncentrációt ismételtelen spektrofotométerrel (Nanophotometer 2210, Implen, Germany) határoztuk meg.

A DNáz enzimmel kezelt, egységes koncentrációra (2000 ng / 20 µl cDNS szintézis reakció elegy) beállított mRNS reverz transzkripciója „RevertAid First Strand cDNA Synthesis Kit”-tel (ThermoFisher Scientific, USA) történt, a gyártó utasításai szerint. A cDNS szintézist az alábbiak szerint végeztük: A szintézis során steril 0,2 ml PCR csövekbe 4 µl cDNS szintézis mixet (5x Reaction Buffer), 1 µl reverz transzkriptáz enzimet (200 U/µl), 1 µl „RiboLock Rnase Inhibitor”-t (20 U/µl), 2 µl dNTP mixet (10 mM), 1 µl „Random Hexamer” primer-t és a koncentrációtól függő mennyiségű RNS-t és az RNS mennyiségétől függő 12-x µl (x: az RNS koncentrációjától függő mennyiség) steril desztillált vizet mértünk. A cDNS reakció elegy össztérfogata 20 µl. Az elegyet a szintézishez Techne TC-412 (Burlington, USA) típusú PCR készülékben az alábbi hőprofil szerint kezeltük: 25 °C 5 perc, 42 °C 60 perc, 70 °C 5 perc. A szintetizált cDNS-t felhasználásig -20°C-on tároltuk.

A kvantitatív valós idejű, qrtPCR termékek képződésének detektálását Stratagene Mx3000P QPCR rendszeren (Agilent Technologies) végeztük. Minden reakciót 25 µl végtérfogatban végeztük, amely 12,5 µl SYBR Green Master Mix reagenst (Applied Biosystems), 1 µl cDNS mintát, 70 nM génspecifikus primert és 8 µl nukleáz-mentes vizet tartalmazott. A napraforgón végzett kísérlet során alkalmazott *GST* génspecifikus és *aktin* primerek szekvenciáit, a kukoricán végzett kísérlet során használt kataláz (*CAT*), polifenol oxidáz (*PPO*), gvajakol peroxidáz (*PER*), glutation S-transzferáz (*GST*) génspecifikus és a konstitutívan expresszálódó kontrollként használt *aktin* génspecifikus primerek szekvenciáit, valamint a fumonizin (*FUMI*) és a HOG1 típusú MAP kináz (*HOG1*) és a konstitutívan

expresszáldó kontrollként használt *hiszton H3* génspecifikus, általunk tervezett primerek szekvenciáit a 1. táblázat-ban tüntettük fel.

A hőprofil az alábbiak szerint állítottuk be: 95 °C 15 perc, 40 ciklus 95 °C 15 másodperc, az indítoszekvenciák olvadási hőmérsékletétől függően 57 °C, valamint 58 °C 30 másodperc és 72 °C 16 másodperc, végül 1 ciklus 95 °C 60 másodperc, 57/58 °C 30 másodperc és 95 °C 30 másodperc. Real-time PCR reakciót egy mintára azonos körülmények között, háromszori ismétlésben végeztük el. A napraforgó és kukorica *aktin* génjét és a gyökérváladék hatásának vizsgálata során a *Fusarium proliferatum* *hiszton H3* génjét használtuk konstitutívan expresszáldó kontrollként. A kontroll gén expresszió minden egyes kísérletben mérhető volt, demonstrálva, hogy nem befolyásolják a kísérleti körülmények. A génexpressziókat a $\Delta\Delta CT$ módszerrel számoltuk (Livak és Schmittgen 2001). Ahhoz, hogy ezzel a módszerrel ellenőrizhessük a kapott eredményeinket, a vizsgált gének és a konstitutívan expresszáldó kontroll gén amplifikációjának hatékonyságát összehasonlítottuk. Hígítási sort készítettünk a cDNS mintákból, melyeket templátként használtunk. A ΔCT összefüggés alapján hasonlítottuk össze a hígítások során kapott értékeket, majd az értékeket ábrázoltuk és vizsgáltuk az illesztett egyenes meredekségét. Minden elvégzett kísérletben a meredekségek nulla értékhez közeliak voltak (0,0021 – 0,0058), így a $\Delta\Delta CT$ módszert alkalmazhattuk.

1. táblázat. A felhasznált indítószekvenciák

Primer	Szekvencia (5'-3')	T _m (°C)	Hossz (bp)	GenBank Accession (ID)
HA-GST-f	GAGAAGGCTCAGGCTCGATT	57	101	AY667502.1
HA-GST-r	GCAACAGCTTGCTTCTCTCC	57		
HA-actin-f	TGGTCCACCATGTTCCCTG	57	131	FJ487620.1
HA-actin-r	TCGATCCTCCGATCCAGACA	57		
ZEA-CAT-f	ATCAAGTTCCCGACGTGATCC	58	118	L05934.1
ZEA-CAT-r	AGAAGAAGGTGTGCAGGCTCTC	58		
ZEA-PER-f	CGCCTCCAAGAACCTCAGTATC	58	128	AY500807.1
ZEA-PER-r	AGTTGTAGAGCCGGTCAACG	58		
ZEA-PPO-f	ATCTTCTTCCCGCACCACAC	58	125	NM_001154395.1
ZEA-PPO-r	TCCTCGTCGTAGAACAGGAACG	58		
ZEA-GST-f	ACCGACTCGTTGCCTACTTCAC	58	105	EU975195.1
ZEA-GST-r	GATAAACAAGCGGTTTGCACCC	58		
ZEA-actin-f	CAGTGGTCGAACAACGGGTA	58	127	NM_001154731.2
ZEA-actin-r	GGTAAGGTCACGACCAGCAA	58		
FUM1-f	CAAACGGCTATGCAAGAGGC	57	107	KF415130.1
FUM1-r	AGATGTTGCCCTGACCACAG	57		
HOG1-f	CACACGATACTACCGAGCCC	57	137	EF467357.1
HOG1-r	TGACGTGATCTTTTCCGGGG	57		
hiszton H3-f	ATCTCCGCTTCCAGTCTCC	57	135	KF466367.1
hiszton H3-r	GCTGGATGTCCTTGGATTGGA	57		

3.3 Enzimaktivitás meghatározása

3.3.1 Polifenol oxidáz enzimaktivitás

A polifenol oxidáz (PPO, EC 1.10.3.1) enzimérésekhez kezelés kombinációként 5 növényből külön-külön sejtmentes oldatot készítettünk. 0,5 g növény mintát előhűtött, steril dörzsmozsárban homogenizáltuk 3 ml Tris-HCl (50 mM-os TRIS-HCl puffer (pH 7,8), 7,5% (w/v) vízdékony polivinil-pirrolidon-K25 és 1 mM EDTA Na₂) pufferben, 10000 rpm fordulaton 20 percig, 4 °C-on centrifugáltuk, majd a felülúszót használtuk a további vizsgálatokhoz. A polifenol-oxidáz enzim aktivitásának mérése Fehrmann és Dimond (1967) által módosított módszerrel került meghatározásra. A mérés során a kinon kialakulásának mértékét vizsgáltuk. A méréshez szükséges oldat összetétele: 2,2 ml nátrium-foszfát puffer (0,1 M; pH 6,0), 1 mM EDTA-Na₂, 20 mM katekol és 200 µl növényi kivonat. A polifenol-oxidáz aktivitás számításához a reakcióelegy értékeit 400 nm (U-2900, Hitachi, Tokyo, Japan) hullámhosszon, 10 percig kvarc küvettában követtük nyomon.

3.3.2 Peroxidáz enzimaktivitás

A gvajakol peroxidáz (PER, EC 1.11.1.7) enzimérésekhez kezelés kombinációként 5 növényből külön-külön sejtmentes oldatot készítettünk. 0,5 g növény mintát előhűtött, steril dörzsmozsárban homogenizáltuk 3 ml Tris-HCl (50 mM-os TRIS-HCl puffer (pH 7,8), 7,5% (w/v) vízdékony polivinil-pirrolidon-K25 és 1 mM EDTA Na₂) pufferben, 10000 rpm fordulaton 20 percig, 4 °C-on centrifugáltuk, majd a felülúszót használtuk a további vizsgálatokhoz. A gvajakol-peroxidáz enzim aktivitásának mérése Rathmell és Sequeira (1974) által kifejlesztett módszerrel került meghatározásra. A méréshez szükséges oldat 2,2 ml nátrium-foszfát puffert (0,1 M, pH 6,0), 100 µl gvajakolt (50 mM, 62 mg gvajakol 10 ml desztillált vízben feloldva), 100 µl H₂O₂-oldat (12 mM) és 10 µl növényi kivonatot tartalmazott. A gvajakolból keletkező tetrakonjugátum (kioltási együttható $\epsilon_{436}=26,6 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$) képződését 436 nm (U-2900, Hitachi, Tokyo, Japan) hullámhosszon, 10 percig kvarc küvettában követtük nyomon.

3.3.3 Kataláz enzimaktivitás

A kataláz (CAT, EC 1.11.1.6) enzimérésekhez 0,5 g friss kezelés kombinációként 5 növény mintát steril dörzsmozsárban homogenizáltunk 1,2 ml 0,2 M nátrium-foszfát pufferben, 10000 rpm fordulaton 15 percig, 4°C-on centrifugáltuk, majd a felülúszót használtuk az enziméréshez. A kataláz enzimaktivitását Aebi (1984) módszere alapján határoztuk meg, az

enzim hidrogén peroxid disszociációs képességét alapul véve. A szuszpenzió 995 µl 50 mM nátrium-foszfát-puffert (pH 7,0) 500 µl 10 mM hidrogén-peroxidot és 5 µl növényi kivonatot tartalmazott. Az abszorbancia-változást kvarc küvettában, 240 nm hullámhosszon (U-2900, Hitachi, Tokyo, Japan), 5 percig követtük nyomon.

3.3.4 *Glutation S-transzferáz enzimaktivitás*

A glutation S-transzferáz (GST, EC 2.5.1.18) enzimmérésekhez 0,5 g friss, kezelés kombinációként 5 napraforgó növény mintát steril dörzsmozsárban homogenizáltunk 1,2 ml 0,2 M nátrium-foszfát pufferben, 10000 rpm fordulaton 15 percig, 4°C-on centrifugáltuk, majd a felülúszót használtuk az enzim méréshez. A glutation S-transzferáz enzim aktivitásának mérése Habig és mtsai. (1974) módszere alapján került meghatározásra. Az enzimaktivitás méréshez szükséges szuszpenzió 0,1 ml GSH-t (30 mM), 0,1 ml CDNB-t (30 mM), 2,7 ml foszfát-puffert (100 mM, pH 6,5) és 0,1 ml növényi kivonatot tartalmazott. Az oldat abszorbancia változását kvarc küvettában, 5 percig, 340 nm-en (U-2900, Hitachi, Tokyo, Japan) követtük nyomon.

A glutation-S-transzferáz enzimaktivitását Habig és mtsai. (1974) módszerén alapuló Glutathione S-transferase (GST) Assay Kit (Sigma-Aldrich-Merck, Darmstadt, Németország) alkalmazásával határoztuk meg, a gyártó által megadott protokoll szerint. Az abszorbancia-változást kvarc küvettában, 340 nm hullámhosszon (U-2900, Hitachi, Tokyo, Japan), 5 percig követtük nyomon.

3.3.5 *Fehérje mennyiségi meghatározás*

Az összfehérje meghatározást Bradford módszerrel végeztük. A fehérje koncentrációjának meghatározásához BSA-val (0,625-15 µg/ml végkoncentrációban) kalibrációs görbét készítettünk. A növény minták fehérje tartalmának méréséhez 4 µl mintát, 96 µL 0,15 M NaCl oldatot és 1000 µL Bradford (1976) reagenst mértünk össze, 2 perc inkubációs időt követően az abszorbancia változást 595 nm (U-2900, Hitachi, Tokyo, Japan) hullámhosszon mértük le.

3.4 Statisztikai elemzés

Az eredmények statisztikai elemzését R statisztikai környezetben (R Foundation for Statistical Computing, Bécs, Ausztria) végeztük. Két-tényezős varianciaanalízissel (ANOVA) vizsgáltuk a mikorrhiza kolonizáció hatása mellett a napraforgón és a kukoricán végzett kísérlet során a stressz hatások, valamint a gyökérváladék vizsgálatok során a növény tápanyag-ellátottsági szintjének hatása alapján külön faktorként a mikorrhiza hatását, a stressz hatását, vagy tápanyag-ellátottság hatását és az interakciójukat. Szignifikáns interakció esetén a kezelt csoportok összehasonlítását Tukey post hoc teszttel végeztük. A *Fusarium proliferatum* telepnövekedés vizsgálata során egytényezős varianciaanalízist és Dunnett post hoc tesztet alkalmazva értékeltük a kezelések hatását a kontrollhoz viszonyítva. Az ábrákon és táblázatokban feltüntetett értékek az átlagot \pm standard hibát jelölik. A korreláció meglétét vagy hiányát n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ szignifikancia szinteken határoztuk meg.

4. EREDMÉNYEK

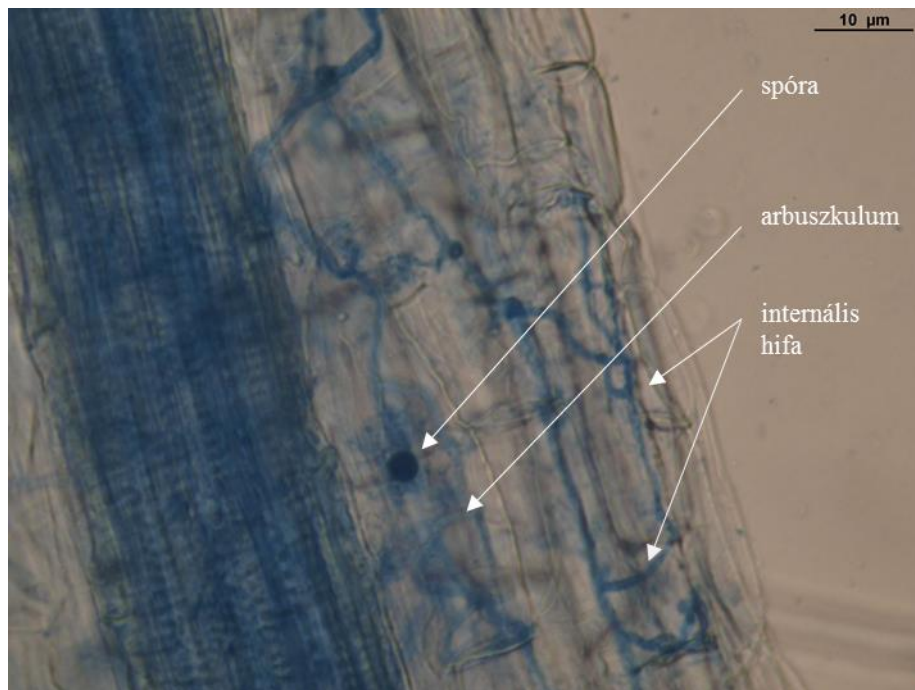
4.1 Különböző stressz hatásnak kitett eltérő korú növények

A 3.1.1 és 3.1.2 pont alapján beállított kísérletben vizsgáltuk, hogy miként befolyásolja az arbuskuláris mikorrhiza gomba kolonizáció korai fejlődési stádiumban lévő 9, 15 valamint 42 napos napraforgó növények fejlődését az alacsony-, a magas hőmérsékleti, valamint a mechanikai stressz, valamint 21 és 42 napos kukorica növények növekedését a só-, a szárazság- és a magas hőmérsékleti stressz hatás.

4.1.1 Gyökérkolonizáció

A 3.1.1 pont alapján beállított különböző korú és kezelésű napraforgó növények gyökérkolonizációjának mértékét mutatja be a 2. táblázat. Megállapítható, hogy a sterilizált oltóanyaggal oltott (-AM) kezeléseknél nem jelentkezett a szimbiózisra jellemző gyökérkolonizáció. A mikorrhizált (+AM) kezeléseknél szignifikáns mértékű gomba jelenléte (gyökérkolonizáció) volt megfigyelhető, mely az idő előrehaladtával szignifikáns mértékű növekedést is mutatott.

Az oltást követő kilencedik napon a gyökérben csak appresszóriumot, illetve kezdeti internális hifákat tudtunk megfigyelni, az externális hifákkal és csírázó spórákkal egyetemben. Ugyanakkor a 42 napos mikorrhizált növények gyökereiben már minden, az arbuskuláris mikorrhiza gombákra jellemző képlet megtalálható volt, így az internális hifák (1. ábra), arbuszkulumok és vezikulumok is.



1. ábra. **Internális hifák, arbuszkulum és spóra a 42 napos arbuskuláris mikorrhiza gombával oltott napraforgó növényben**

Hat héttel az oltást követően mértük a legmagasabb ($58,0 \% \pm 4.06$) gyökérkolonizációt

2. táblázat. **Az arbuskuláris mikorrhiza gomba kolonizációjának mértéke 9, 15 és 42 napos napraforgó növények gyökerében**

Kezelések	Kolonizáció (%)		
	9 napos növény	15 napos növény	42 napos növény
-AM	0.00 ± 0.00a	0.00 ± 0.00a	0.00 ± 0.00a
+AM	24.0 ± 2.91b	33.0 ± 5.05c	58.0 ± 4.06d
AM	F = 1309.406, df = 1, $p < 2.2e-16$ ***		
Idő	F = 92.178, df = 2, $p = 5.456e-12$ ***		
AMX Idő	F = 92.178, df = 2, $p = 5.456e-12$ ***		

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, Idő – inkubációs idő hatása, int. – interakció; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

A 3.1.2 pont alapján beállított különböző korú és kezelésű kukorica növények gyökérkolonizációjának mértékét mutatja be az 3. táblázat. A kísérlet során a sterilizált

oltóanyaggal oltott (-AM) kukorica növényekben nem volt megfigyelhető a kolonizáció kialakulásakor jellemző gomba képletek.

21 nappal az oltást követően csak internális hifákat, externális hifákat és csírázó spórákat tudtunk megfigyelni. Az inkubációs idő növekedésével emelkedett a gyökérfestés mértéke.

Az idősebb növényekben már megjelent minden az arbuskuláris mikorrhiza gombákra jellemző képlet, így az arbuskulumok és a vezikulumok is kirajzolódtak a gyökérfestés követően. A növények gyökerében, az oltást követően a 42. napon a legmagasabb kolonizációs szintet ($51,8\% \pm 4,09$) a szárazság stressz során mértük. A magas hőmérsékleti- és a só stressz során a kezelt növényekben a kolonizációs értékek $42,0\% \pm 2,24$ és $35,0\% \pm 2,91$ között alakultak. A kontroll, stressznek ki nem tett növények kolonizációs értékei a magas hőmérsékleti stressz során mért gyökérfestés értékekkel megegyeznek (3. táblázat).

3. táblázat. Az arbuskuláris mikorrhiza gomba kolonizációjának mértéke a 21 és 42 napos kukorica növény gyökerében

Kolonizáció (%)		21 napos növény	
Kezelések	Só stressz	24 órás Hőmérsékleti stressz	Szárazság stressz
-AM	$0.00 \pm 0.00a$	$0.00 \pm 0.00a$	$0.00 \pm 0.00a$
+AM	$24.2 \pm 1.92b$	$30.0 \pm 1.00c$	$37.0 \pm 2.91d$
AM		F = 3150.546, df = 1, $p < 2.2e-16$ ***	
Stressz		F = 46.682, df = 2, $p = 5.347e-09$ ***	
AM X Stressz		F = 46.682, df = 2, $p = 5.347e-09$ ***	
Kolonizáció (%)		42 napos növény	
Kezelések	Só stressz	24 órás Hőmérsékleti stressz	Szárazság stressz
-AM	$0.00 \pm 0.00a$	$0.00 \pm 0.00a$	$0.00 \pm 0.00a$
+AM	$35.0 \pm 2.91b$	$42.0 \pm 2.24c$	$51.8 \pm 4.09d$
AM		F = 2746.596, df = 1, $p < 2.2e-16$ ***	
Stressz		F = 35.371, df = 2, $p = 6.983e-08$ ***	
AM X Stressz		F = 35.371, df = 2, $p = 6.983e-08$ ***	

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.1.2 Növénynövekedés

A 3.1.1 pont alapján beállított 15 és 42 napos napraforgó növénytömegeket az 4. táblázat mutatja be. Nem volt szignifikáns különbség a növények (mikorrhizált és nem mikorrhizált) tömegében.

4. táblázat. 15 és 42 napos napraforgó növénytömeg

15 napos növény	Hajtás		Gyökér	
	Nedves tömeg (g növény ⁻¹)	Száraz tömeg (g növény ⁻¹)	Nedves tömeg (g növény ⁻¹)	Száraz tömeg (g növény ⁻¹)
-AM	1.64 ± 0.07	0.73 ± 0.09	1.00 ± 0.14	0.52 ± 0.06
+AM	1.73 ± 0.09	0.76 ± 0.09	1.04 ± 0.02	0.67 ± 0.13
AM	F = 1.9835, df = 1, p = 0.2318	F = 0.1183, df = 1, p = 0.7482	F = 0.2142, df = 1, p = 0.6676	F = 2.9785, df = 1, p = 0.1595

42 napos növény	Hajtás		Gyökér	
	Nedves tömeg (g növény ⁻¹)	Száraz tömeg (g növény ⁻¹)	Nedves tömeg (g növény ⁻¹)	Száraz tömeg (g növény ⁻¹)
-AM	5.94 ± 0.20	3.56 ± 0.13	3.18 ± 0.21	1.65 ± 0.12
+AM	6.01 ± 0.17	3.83 ± 0.16	3.26 ± 0.12	1.69 ± 0.04
AM	F = 0.2047, df = 1, p = 0.6744	F = 5.0879, df = 1, p = 0.0871	F = 0.2918, df = 1, p = 0.6178	F = 0.2435, df = 1, p = 0.6476

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; K – kontroll, AH – alacsony hőmérsékleti stressz, MH – magas hőmérsékleti stressz, M – mechanikai stressz. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre.

A 3.1.2 pont alapján beállított 21 napos, különböző kezelésben részesített kukorica növények tömegét az 5. táblázat mutatja be. 21 napos növekedést követően szignifikánsan magasabb nedves hajtás növénytömeget mértünk a mikorrhizált növények esetében a kontroll (* $p = 0.0258661$) és a hőmérsékleti (* $p = 0.0226352$) stressz esetében, mely szignifikáns eltérés a nem mikorrhizált növények tömegében kontroll és a magas hőmérsékleti stressz során is megmutatkozott a só- és szárazság stressz hatásokhoz viszonyítva. Ugyanakkor nem volt megfigyelhető különbség a növények (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nedves hajtás tömegében a kontroll és magas hőmérsékleti stressz hatás között.

A száraz hajtás tömegekben a mikorrhiza oltás hatására szignifikáns különbség csak a kontroll (* $p = 0.0485170$) növényekben mutatkozott. Mindemellett a növények száraz hajtás

tömegét összehasonlítva, az oltásoktól függetlenül (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nem volt különbség a kontroll és a magas hőmérsékleti stressz hatás között.

A nedves gyökér tömegekben a mikorrhiza oltás szignifikáns különbséget csak a kontroll (* $p = 0.0152522$) növényekben okozott. Mindemellett a növények nedves gyökér tömegében az oltásoktól függetlenül (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nem volt különbség a kontroll és a magas hőmérsékleti stressz hatás között. Mind a két kezelés (K és MH) során az oltásoktól függetlenül (mikorrhizált és nem mikorrhizált) magasabb nedves gyökér tömeget mértünk a só- és szárazság stressz hatásokhoz viszonyítva.

A három hét inkubációt követően szignifikánsan magasabb száraz gyökér tömeget mértünk a mikorrhizált kontroll (***) $p < 0.001$), a hőmérsékleti (***) $p < 0.001$) és a szárazság (* $p = 0.0178845$) kezelés során, amely magasabb tömeg a nem mikorrhizált növények tömegében kontroll és a magas hőmérsékleti kezelés növényeinek tömegében is megmutatkozott a só- és szárazság stressz hatásokhoz viszonyítva.

5. táblázat. 21 napos kukorica növénytömeg a különböző stressz kezeléseknél

21 napos növény		Hajtás		Gyökér	
		Nedves tömeg (g növény ⁻¹)	Száraz tömeg (g növény ⁻¹)	Nedves tömeg (g növény ⁻¹)	Száraz tömeg (g növény ⁻¹)
Kontroll (K)	-AM	1.58 ± 0.05b	0.58 ± 0.12b	0.68 ± 0.18c	0.34 ± 0.08b
	+AM	1.76 ± 0.07c	0.82 ± 0.07c	0.97 ± 0.06d	0.72 ± 0.10c
Só stressz (SÓ)	-AM	0.42 ± 0.06a	0.19 ± 0.08a	0.12 ± 0.03a	0.07 ± 0.01a
	+AM	0.50 ± 0.07a	0.25 ± 0.09a	0.25 ± 0.05ab	0.10 ± 0.02a
Hőmérsékleti stressz (MH)	-AM	1.57 ± 0.05b	0.57 ± 0.10b	0.66 ± 0.04c	0.30 ± 0.03b
	+AM	1.75 ± 0.04c	0.80 ± 0.11bc	0.80 ± 0.11cd	0.78 ± 0.03c
Szárazság stressz (SZ)	-AM	0.42 ± 0.09a	0.17 ± 0.01a	0.22 ± 0.05ab	0.13 ± 0.01a
	+AM	0.48 ± 0.01a	0.18 ± 0.04a	0.38 ± 0.07b	0.29 ± 0.04b
AM		F = 27.7026, df = 1, $p = 7.726e-05$ ***	F = 15.3116, df = 1, $p = 0.001239$ **	F = 25.3303, df = 1, $p = 0.0001225$ ***	F = 156.750, df = 1, $p = 1.110e-09$ ***
Stressz		F = 840.4125, df = 3, $p = 2.2e-16$ ***	F = 69.8359, df = 3, $p = 2.075e-09$ ***	F = 76.2207, df = 3, $p = 1.084e-09$ ***	F = 123.065, df = 3, $p = 2.903e-11$ ***
AM X Stressz		F = 1.9984, df = 3, $p = 0.1549$ n.s.	F = 2.8915, df = 3, $p = 0.067741$ n.s.	F = 1.1252, df = 3, $p = 0.3684156$ n.s.	F = 24.185, df = 3, $p = 3.473e-06$ ***

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

A 3.1.2 pont alapján beállított 42 napos, különböző kezelésben részesített kukorica növények tömegét a 6. táblázat mutatja be. Az inkubációs idő előrehaladtával nőtt a növények hajtás és gyökér nedves és száraz tömege.

A hajtás nedves tömegek a mikorrhizált kontroll (***) $p < 0.001$), só- (*) $p = 0.0422764$) és a hőmérsékleti (***) $p < 0.001$) kezelések során is szignifikánsan magasabbak voltak, mely szignifikáns eltérés a nem mikorrhizált növények tömegében a kontroll és a magas hőmérsékleti stressz során is megmutatkozott a só- és szárazság stressz hatásokhoz viszonyítva. Ugyanakkor nem volt megfigyelhető különbség a növények (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nedves hajtás tömegében a kontroll és a magas hőmérsékleti stressz hatás között.

42 nappal az oltást követően a száraz hajtás tömegekben a mikorrhiza oltás hatására szignifikáns különbség mutatkozott a kezelések során (** $p < 0.01$). Mindemellett a növények száraz hajtás tömegét összehasonlítva, az oltásoktól függetlenül (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nem volt különbség a kontroll és a magas hőmérsékleti stressz hatás között.

A 42 napos inkubációs időt követően a mikorrhiza oltás a kontroll és mind a három kezelésben (só: * $p = 0.0334353$; hőmérséklet: *** $p < 0.001$; szárazság: * $p = 0.0136786$) szignifikánsan magasabb nedves gyökér tömeget eredményezett. Mindazonáltal a nedves gyökértömegekben nem volt különbség a kontroll és magas hőmérsékleti stressz hatás (mikorrhizált és nem mikorrhizált) között.

A hat hetes növények száraz gyökér tömegében az AM gombával kolonizált növények mutattak szignifikánsan magasabb értéket (***) $p < 0.001$). Emellett a kontroll és a magas hőmérsékleti kezelés növénytömegei között nem volt szignifikáns különbség, amely tömegek szignifikánsan nagyobbak voltak a só- és szárazság kezelésekhöz képest.

6. táblázat. **42 napos kukorica növénytömeg a különböző stressz kezelések során**

42 napos növény		Hajtás		Gyökér	
		Nedves tömeg (g növény ⁻¹)	Száraz tömeg (g növény ⁻¹)	Nedves tömeg (g növény ⁻¹)	Száraz tömeg (g növény ⁻¹)
Kezelések					
Kontroll (K)	-AM	4.27 ± 0.11c	2.66 ± 0.27c	1.50 ± 0.17d	0.69 ± 0.03d
	+AM	6.06 ± 0.21d	3.70 ± 0.11d	3.29 ± 0.19e	1.61 ± 0.06e
Só stressz (SÓ)	-AM	0.84 ± 0.08a	0.43 ± 0.01a	0.20 ± 0.06a	0.13 ± 0.03a
	+AM	1.23 ± 0.16b	0.69 ± 0.01b	0.62 ± 0.09bc	0.35 ± 0.05b
Hőmérsékleti stressz (MH)	-AM	4.37 ± 0.15c	2.70 ± 0.23c	1.52 ± 0.17d	0.67 ± 0.04d
	+AM	6.04 ± 0.17d	3.76 ± 0.08d	3.27 ± 0.22e	1.60 ± 0.07e
Szárazság stressz (SZ)	-AM	0.75 ± 0.05a	0.52 ± 0.04a	0.27 ± 0.06ab	0.10 ± 0.02a
	+AM	1.01 ± 0.08ab	0.78 ± 0.12b	0.75 ± 0.02c	0.49 ± 0.02c
AM		F = 346.506, df = 1, p = 2.886e-12 ***	F = 126.202, df = 1, p = 5.318e-09 ***	F = 372.526, df = 1, p = 1.655e-12 ***	F = 1193.78, df = 1, p < 2.2e-16 ***
Stressz		F = 1942.423, df = 3, p < 2.2e-16 ***	F = 670.575, df = 3, p < 2.2e-16 ***	F = 377.376, df = 3, p = 4.719e-15 ***	F = 810.73, df = 3, p < 2.2e-16 ***
AM X Stressz		F = 54.345, df = 3, p = 1.303e-08 ***	F = 15.222, df = 3, p = 6.014e-05 ***	F = 44.041, df = 3, p = 5.883e-08 ***	F = 108.20, df = 3, p = 7.747e-11 ***

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.2 A stressz-enzimek aktivitásának és génexpressziójának változása

4.2.1 Polifenol oxidáz enzimaktivitás és génexpresszió

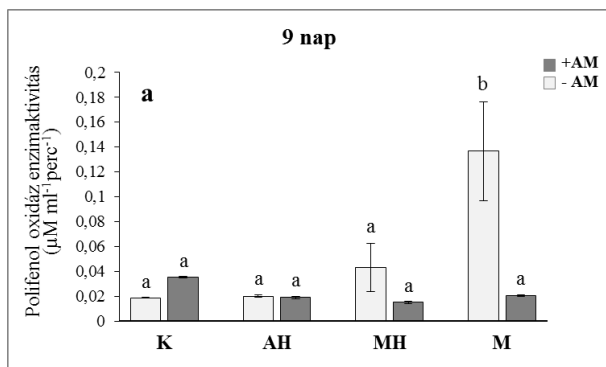
A 3.1.1 pont alapján beállított különböző különböző kezelésekből származó hajtásminták polifenol oxidáz (PPO) enzim aktivitásában történő változásokat az 2. ábra szemlélteti. Az inkubációs idő növekedésével nőtt az enzim aktivitásának mértéke.

A legfiatalabb, 9 napos napraforgó növény hajtásában mért polifenol oxidáz enzim aktivitásában csak a mechanikai sérülés okozott szignifikáns növekedést a nem mikorrhizált növény esetében (*** $p < 0.001$), mely növekedés, mind a kontrollhoz, mind a mikorrhizált növényhez képest jelentkezett (2.a ábra).

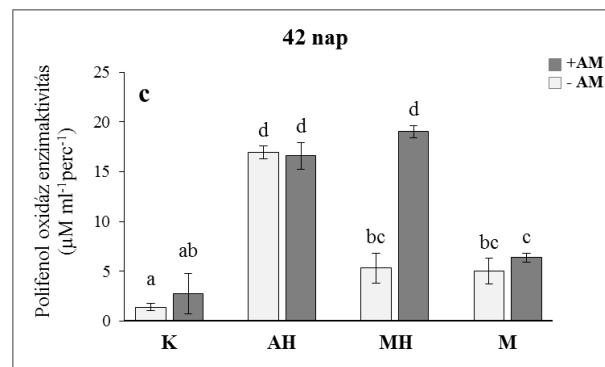
A két hetes növényben a mikorrhiza oltás nem eredményezett szignifikáns eltérést a PPO enzim aktivitásában a nem mikorrhizált növényhez képest. Ugyanakkor a különböző stressz hatások, az alacsony-, a magas hőmérsékleti és a mechanikai stressz egyaránt megemelte a nem mikorrhizált növények enzimaktivitását a kontrollhoz viszonyítva (*** $p < 0.001$), mely aktivitás

növekedés a mikorrhizált növényekben csak az alacsony hőmérsékleti stressz (***) $p < 0.001$) esetén mutatkozott (2.b ábra).

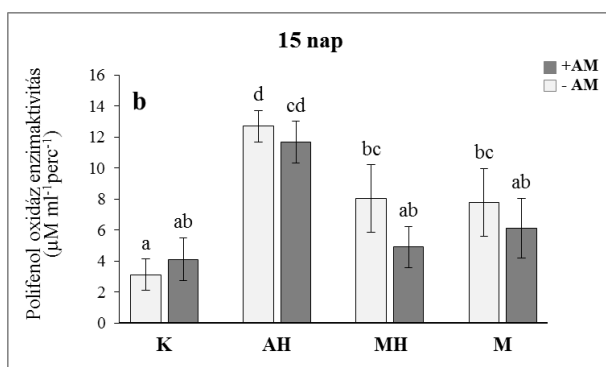
A hat hetes növényt ért stressz hatások közül csak a magas hőmérsékleti stressz idézett elő szignifikáns különbséget a mikorrhizált és nem mikorrhizált növény között (***) $p < 0.001$). Minden vizsgált stressz hatás a PPO enzim aktivitásában az oltott és nem oltott növényben a kontrollhoz viszonyítva szignifikáns növekedést eredményezett (2.c ábra).



* AM: $F = 25.180$, $df = 1$, $p = 0.0001262$ ***
 stressz: $F = 17.748$, $df = 3$, $p = 2.418e-05$ ***
 int.: $F = 21.038$, $df = 3$, $p = 8.461e-06$ ***



* AM: $F = 69.466$, $df = 1$, $p = 3.246e-07$ ***
 stressz: $F = 187.108$, $df = 3$, $p = 1.147e-12$ ***
 int.: $F = 46.014$, $df = 3$, $p = 4.309e-08$ ***



* AM: $F = 3.3922$, $df = 1$, $p = 0.08412$ n.s.
 stressz: $F = 29.5806$, $df = 3$, $p = 9.201e-07$ ***
 int.: $F = 1.6836$, $df = 3$, $p = 0.21049$ n.s.

2. ábra. Polifenol oxidáz (PPO) 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. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, stressz – stressz kezelések hatása, int. – interakció; two-way ANOVA;
 n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

A 3.1.2 pont alapján beállított különböző korú és kezelésű kukorica növények polifenol oxidáz (PPO) enzimaktivitásában történt változásokat az 3.a,b ábra szemlélteti. A vizsgált enzim vonatkozásában az inkubációs idő növekedésével nőtt az enzimaktivitás mértéke.

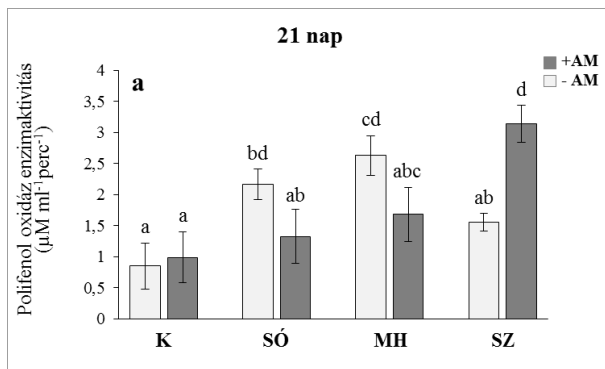
A 21 napos mikorrhizált kukorica növény hajtásában mért polifenol oxidáz enzim aktivitásában a szárazság idézett elő szignifikánsan magasabb enzimaktivitást a nem mikorrhizált növényhez képest ($*** p < 0.001$), mely növekedés a kontroll növényhez képest is megmutatkozott. Ugyanakkor a nem mikorrhizált növényben a só- és a hőmérsékleti stressz növelte meg ($*** p < 0.001$) a kontrollhoz viszonyítva az enzim aktivitását (3.a ábra).

Hat hetes korban a mikorrhiza oltás a PPO enzimaktivásban szignifikáns különbséget idézett elő a kontroll növényben, valamint a só stressz ($*** p < 0.001$) és a magas hőmérsékleti ($* p = 0.0134568$) kezelés. A szárazság azonban a nem mikorrhizált növényben idézett elő megnövekedett ($*** p < 0.001$) enzimaktivitást. Mindemellett a mikorrhizált növényben a só- és a hőmérsékleti stressz a kontrollhoz képest magasabb ($*** p < 0.001$) enzimaktivitást eredményezett, ugyanakkor a nem mikorrhizált növényben a kontroll növényhez viszonyítva minden vizsgált kezelés hatására emelkedett ($*** p < 0.001$) a PPO enzimaktivitás (3.b ábra).

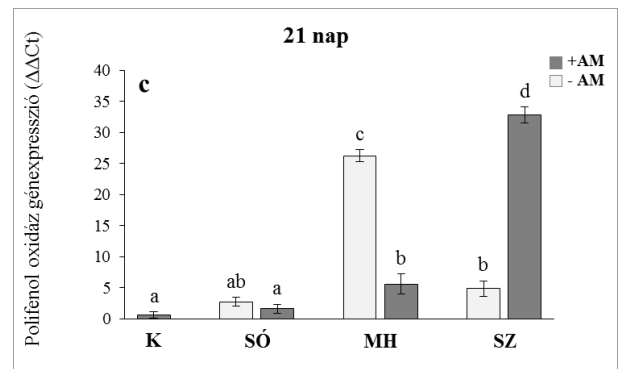
A 3.2.3-as pontban ismertetett qrtPCR módszerrel vizsgáltuk a különböző kezelések hatását a *PPO* gén kifejeződésére. A nem mikorrhizált kontroll növényekhez $\Delta\Delta C_t$ módszerrel viszonyított relatív génexpresszióban történt változásokat az 3.c,d ábra szemlélteti.

A három hetes mikorrhiza gombával oltott növényben a szárazság hatására szignifikánsan emelkedett ($*** p < 0.001$) a *PPO* gén expressziója, amely emelkedés a kontrollhoz képest is megmutatkozott. A magas hőmérsékleti stressz hatására szignifikánsan emelkedett a génexpresszió a nem mikorrhizált növényekben jelentkezett. A mikorrhizált növényben a hőmérsékleti kezelés hatására a kontrollhoz képest szignifikánsan magasabb *PPO* génexpresszió mutatkozott (3.c ábra).

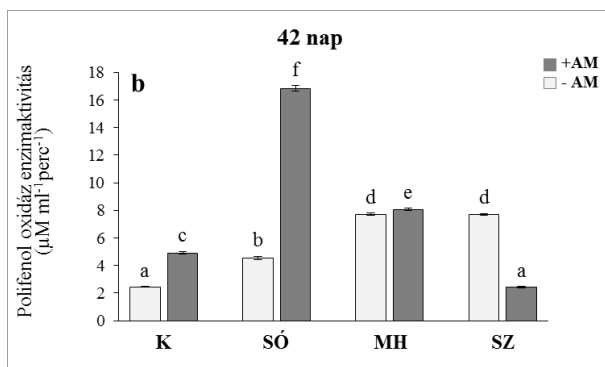
A 42 napos növényben a mikorrhiza oltás a vizsgált *PPO* gén kifejeződésében szignifikáns különbséget idézett elő só- ($*** p < 0.001$) és magas hőmérsékleti stressz ($* p = 0.0134568$) hatására. Szárazság azonban a nem mikorrhizált növényben idézett elő megnövekedett ($*** p < 0.001$) relatív génexpressziót. A mikorrhizált növényben a kontrollhoz képest a só- és a hőmérsékleti stressz eredményezett magasabb ($*** p < 0.001$) relatív génexpressziót (3.d ábra).



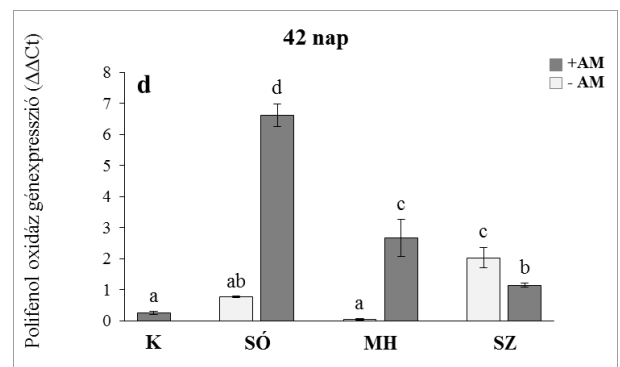
* AM: $F = 0.0186$, $df = 1$, $p = 0.8932$ n.s.
 stressz: $F = 19.8922$, $df = 3$, $p = 1.201e-05$ ***
 int.: $F = 17.2217$, $df = 3$, $p = 2.899e-05$ ***



* AM: $F = 16.572$, $df = 1$, $p = 0.001146$ **
 stressz: $F = 375.849$, $df = 3$, $p = 1.304e-13$ ***
 int.: $F = 769.802$, $df = 2$, $p = 4.825e-15$ ***



* AM: $F = 3367.4$, $df = 1$, $p < 2.2e-16$ ***
 stressz: $F = 5408.8$, $df = 3$, $p < 2.2e-16$ ***
 int.: $F = 7475.4$, $df = 3$, $p = 2.2e-16$ ***



* AM: $F = 334.27$, $df = 1$, $p = 3.618e-11$ ***
 stressz: $F = 166.97$, $df = 3$, $p = 3.410e-11$ ***
 int.: $F = 196.42$, $df = 2$, $p = 5.714e-11$ ***

3. ábra. Polifenol oxidáz (PPO) enzimaktivitás és PPO gén relatív expressziójának alakulása 21 és 42 napos kukorica növényekben

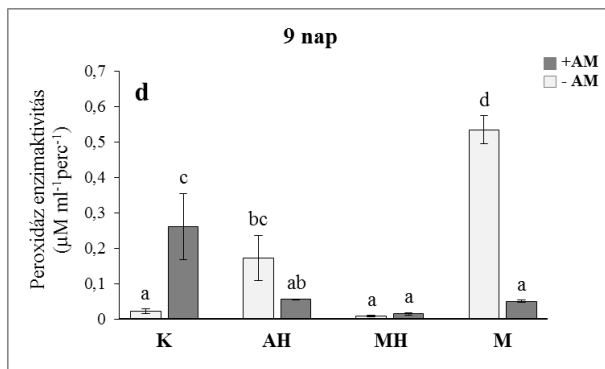
-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; K – kontroll, SÓ – só stressz, MH – magas hőmérsékleti stressz, SZ – szárazság stressz. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, stressz – stressz kezelések hatása, int. – interakció; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.2.2 Peroxidáz enzimaktivitás és génexpresszió

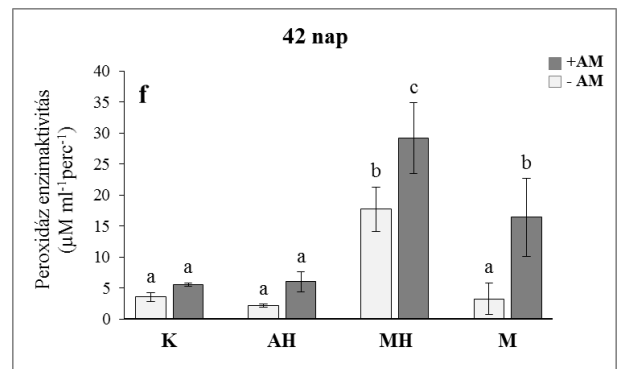
A 3.1.1 pont alapján beállított különböző korú és kezelésű napraforgó növények peroxidáz enzim aktivitása a 9 napos, mikorrhizával oltott kontroll növényben szignifikánsan növekedett a nem mikorrhizálhoz képest (*** $p < 0.001$). Mindamellet minden vizsgált stressz hatás a mikorrhiza gombával oltott kezelésnél a kontrollhoz viszonyítva szignifikáns PER enzim aktivitás csökkenést eredményezett. A stressz hatások közül a nem mikorrhizált növényben csak a mechanikai stressz során emelkedett szignifikánsan a PER enzim aktivitása (*** $p < 0.001$), mely növekedés a kontrollhoz képest is jelentkezett. A kontrollhoz viszonyított növekedés a nem mikorrhizált növényben az alacsony hőmérsékleti stressz során is megfigyelhető volt (4.d ábra).

A 15 napos növényben a mikorrhiza oltás nem indukált szignifikáns eltérést a PER enzim aktivitásában. A különböző stressz hatások közül egyedül a mechanikai stressz idézett elő a nem mikorrhizált növényben szignifikánsan nagyobb (** $p = 0.0068381$) enzimaktivitást a kontrollhoz viszonyítva (4.e ábra).

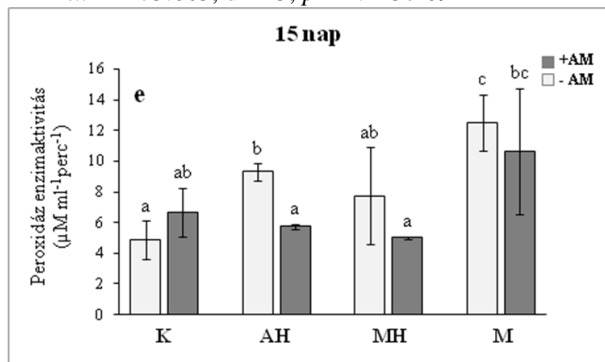
A hat hetes növényben a magas hőmérsékleti- (* $p = 0.0154167$) és a mechanikai stressz (** $p = 0.0048616$) egyaránt szignifikáns enzimaktivitás növekedést eredményezett a mikorrhizált növényben, mely növekedés a kontroll növényhez képest is megmutatkozott. A nem mikorrhizált növényben egyedül a magas hőmérsékleti stressz indukált magasabb enzimaktivitást a kontroll növényben mért PER enzim aktivitásához viszonyítva (4.f ábra).



* AM: $F = 26.232$, $df = 1$, $p = 0.0001025$ ***
 stressz: $F = 44.701$, $df = 3$, $p = 5.294e-08$ ***
 int.: $F = 75.665$, $df = 3$, $p = 1.145e-09$ ***



* AM: $F = 29.3161$, $df = 1$, $p = 5.731e-05$ ***
 stressz: $F = 41.2967$, $df = 3$, $p = 9.267e-08$ ***
 int.: $F = 3.8264$, $df = 3$, $p = 0.03058$ *



* AM: $F = 3.4961$, $df = 1$, $p = 0.0799244$ n.s.
 stressz: $F = 9.4992$, $df = 3$, $p = 0.0007692$ ***
 int.: $F = 1.9310$, $df = 3$, $p = 0.1652746$ n.s.

4. ábra. 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. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, stressz – stressz kezelése hatására, int. – interakció; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

A 3.1.2 pont alapján beállított különböző korú és kezelésű kukorica növények hajtásában mért peroxidáz (PER) enzim aktivitásában történt változásokat az 5.a,b ábra szemlélteti. A vizsgált enzim vonatkozásában az inkubációs idő növekedésével mérsékelten nőtt az enzimaktivitás mértéke.

A 21 napos korban a mikorrhiza oltás a peroxidáz enzim aktivitásában szignifikáns különbséget idézett elő a kontroll növényben, valamint só stressz (***) és magas hőmérsékleti stressz (***) hatására. Szárazság azonban a nem mikorrhizált növényben eredményezett megnövekedett (***) PER enzimaktivitást. A mikorrhizált növényben a só- és a magas hőmérsékleti stressz a kontrollhoz képest magasabb enzimaktivitást idézett elő (***) $p < 0.001$), mindemellett a nem mikorrhizált növényben a magas hőmérsékleti stressz és a

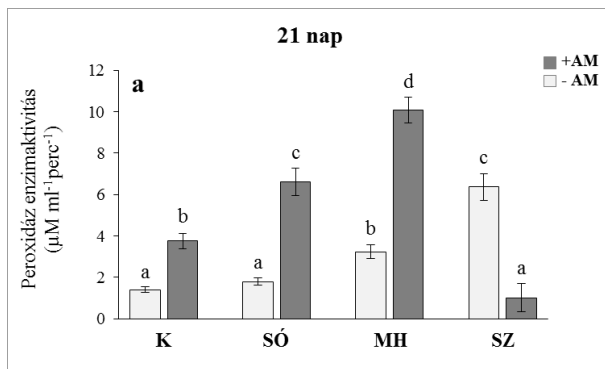
szárazság kezelés hatására emelkedett szignifikánsan (***) $p < 0.001$) a PER enzim aktivitása a kontroll növényhez viszonyítva (5.a ábra).

A 42 napos inkubációs időt követően a kontroll, valamint a só- és a szárazság stressz során a mikorrhizált növényben mutatkozott szignifikánsan magasabb (***) $p < 0.001$) enzimaktivitás, ugyanakkor a kontrollhoz képest növekedés csak a só stressz hatására mutatkozott. A magas hőmérsékleti kezelés a nem mikorrhizált növényben idézett elő magasabb PER enzimaktivitást, ugyanakkor a nem mikorrhizált növényekben a kontroll növényhez viszonyítva minden kezelés hatására emelkedett (***) $p < 0.001$) az enzimaktivitás (5.b ábra).

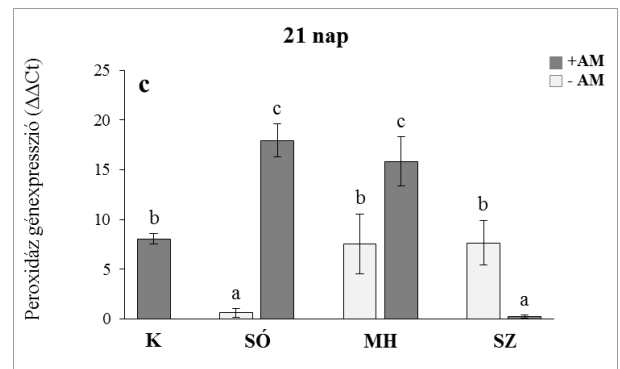
A *PER* gén relatív génexpresszió vizsgálatát a 3.2.3-as pontban ismertetett módon, qrtPCR-rel végeztük. A nem mikorrhizált kontroll növényekhez $\Delta\Delta C_t$ módszerrel viszonyított relatív génexpresszióban történt változásokat az 5.c,d ábra szemlélteti.

A 21 napos inkubációt követően a mikorrhiza oltás a kontroll növényben, valamint a só stressz (***) $p < 0.001$) és a magas hőmérsékleti stressz (***) $p < 0.001$) hatására idézett elő szignifikáns különbséget a *PER* génexpressziójában a nem mikorrhizált növényhez képest. Ugyanakkor a szárazság a nem mikorrhizált növényben indukált megnövekedett (***) $p < 0.001$) *PER* relatív génexpressziót. A mikorrhizált növényben a só- és a magas hőmérsékleti stressz a kontrollhoz képest szignifikánsan magasabb génexpressziót idézett elő (***) $p < 0.001$), mindazonáltal a nem mikorrhizált növényben a magas hőmérsékleti stressz és a szárazság során emelkedett a *PER* gén expressziója a kontroll növényhez viszonyítva (***) $p < 0.001$) (5.c ábra).

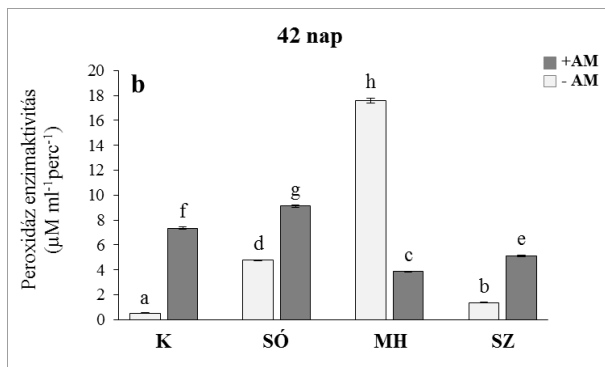
A 42 napos növényben csak a szárazság stressz idézett elő szignifikánsan megnövekedett (***) $p < 0.001$) génexpressziót a nem mikorrhizált növényhez képest, mely emelkedett génexpresszió a kontrollhoz képest is megmutatkozott. A másik két kezelés (só, magas hőmérséklet) során a nem mikorrhizált növényben volt detektálható szignifikánsan magasabb (***) $p < 0.001$) *PER* génexpresszió (5.d ábra).



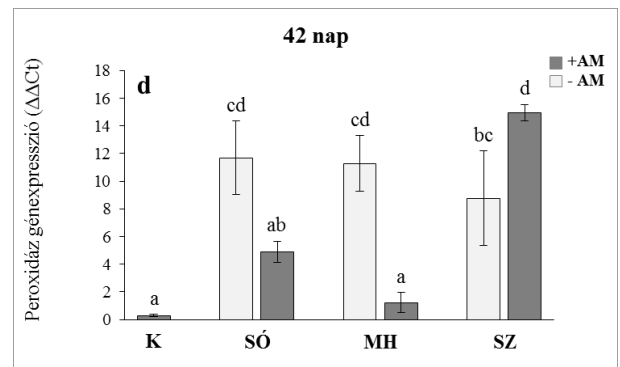
* AM: $F = 113.431$, $df = 1$, $p = 1.135e-08$ ***
 stressz: $F = 71.558$, $df = 3$, $p = 1.733e-09$ ***
 int.: $F = 171.618$, $df = 3$, $p = 2.243e-12$ ***



* AM: $F = 49.982$, $df = 1$, $p = 5.596e-06$ ***
 stressz: $F = 21.465$, $df = 3$, $p = 1.672e-05$ ***
 int.: $F = 71.097$, $df = 2$, $p = 4.648e-08$ ***



* AM: $F = 68.671$, $df = 1$, $p = 3.501e-07$ ***
 stressz: $F = 8427.615$, $df = 3$, $p < 2.2e-16$ ***
 int.: $F = 16200.385$, $df = 3$, $p < 2.2e-16$ ***



* AM: $F = 16.360$, $df = 1$, $p = 0.001206$ **
 stressz: $F = 19.072$, $df = 3$, $p = 3.243e-05$ ***
 int.: $F = 31.922$, $df = 2$, $p = 6.086e-06$ ***

5. ábra. Peroxidáz (PER) enzimaktivitás és *PER* 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. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, stressz – stressz kezelések hatása, int. – interakció; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.2.3 Kataláz enzimaktivitás és génexpresszió

A 3.1.2 pont alapján beállított különböző korú és kezelésű kukorica növények hajtásában mért kataláz (CAT) enzimaktivitásban történt változásokat az 6.a,b ábra szemlélteti. A vizsgált enzim vonatkozásában az inkubációs idő növekedésével nem nőtt az enzimaktivitás mértéke.

A 21 napos nem mikorrhizált kukorica növény hajtásában mért kataláz enzimaktivitásban a különböző kezelések szignifikánsan magasabb enzimaktivitást idéztek elő a mikorrhizált növényhez képest (***) $p < 0.001$), mely növekedés a kontrollhoz képest is megmutatkozott. Egyedül kontroll növényben mutatkozott magasabb kataláz enzimaktivitás az arbuskuláris mikorrhiza oltás során. A mikorrhizált növényben a kontrollhoz viszonyítva a magas hőmérsékleti stressz és a szárazság növelte meg (***) $p < 0.001$) az enzimaktivitást (6.a ábra).

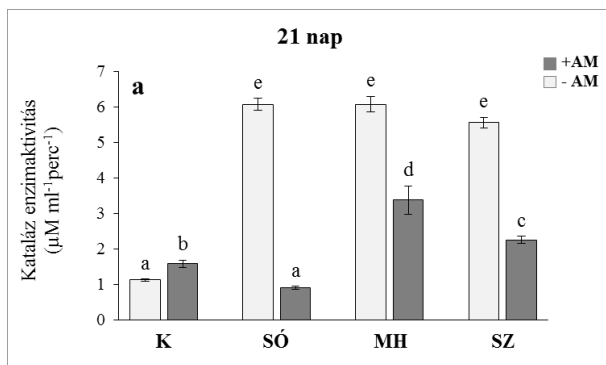
A hat hetes korban a mikorrhiza oltás a kataláz enzimaktivitásban szignifikáns különbséget idézett elő só stressz (***) $p < 0.001$) és magas hőmérsékleti stressz (* $p = 0.0134568$) hatására. A szárazság azonban a nem mikorrhizált növényben eredményezett megnövekedett (***) $p < 0.001$) enzimaktivitást. Mindemellet a mikorrhizált növényben a só-, a magas hőmérsékleti stressz és a szárazság kezelés is magasabb enzimaktivitást váltott ki (***) $p < 0.001$) a kontrollhoz képest, ugyanakkor a nem mikorrhizált növényben a só stressz és a szárazság hatására emelkedett (***) $p < 0.001$) a CAT enzimaktivitás a kontroll növényhez viszonyítva (6.b ábra).

A 3.2.3-as pontban ismertetett qrtPCR módszerrel vizsgáltuk a kukorica növények hajtásaiban a különböző kezelések hatását a *CAT* gén kifejeződésére. A nem mikorrhizált kontroll növényekhez $\Delta\Delta Ct$ módszerrel viszonyított relatív génexpresszióban történt változásokat az 6.c,d ábra szemlélteti.

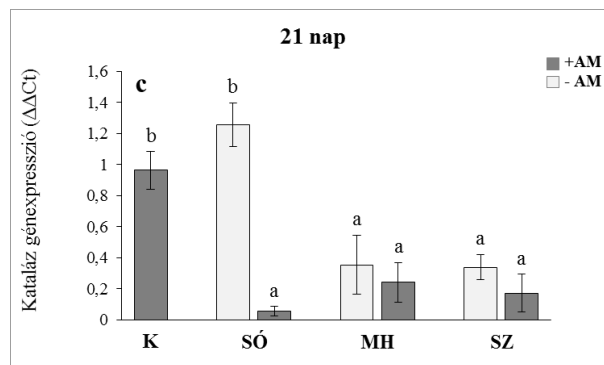
A 21 napos inkubációt követően csak a só stressz idézett elő szignifikánsan magasabb (***) $p < 0.001$) génexpressziót a nem mikorrhizált növényben. A mikorrhizált kontroll növényekben a kezelt növényekhez viszonyítva szignifikánsan magasabb (***) $p < 0.001$) génexpressziót detektáltunk (6.c ábra).

A 42 napos inkubációt követően a nem mikorrhizált kukorica növény hajtásában a szárazság idézett elő szignifikánsan magasabb *CAT* génexpressziót a mikorrhizált növényhez képest (***) $p < 0.001$), mindemellet a mikorrhizált növényben a szárazság stressz

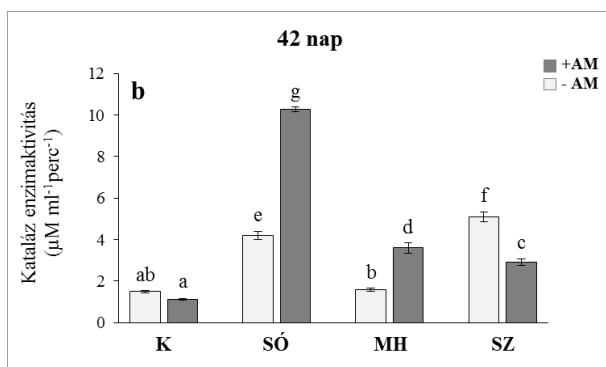
szignifikánsan alacsonyabb mértékű relatív génexpressziót idézett elő a mikorrhizált kontroll növényhez viszonyítva. A mikorrhizált növényekben csak a só stressz váltott ki megnövekedett (***) génexpressziót a kontroll növényhez képest (6.d ábra).



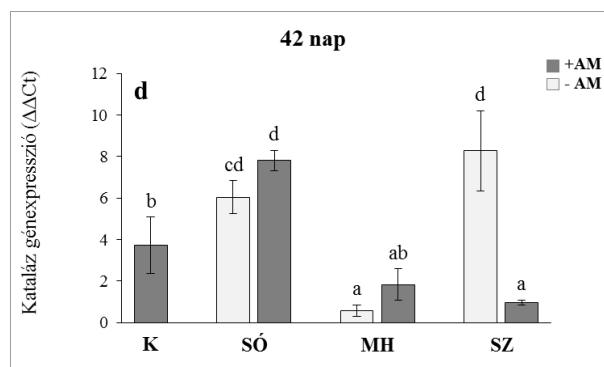
* AM: $F = 1242.42$, $df = 1$, $p < 2.2e-16$ ***
 stressz: $F = 357.36$, $df = 3$, $p = 7.250e-15$ ***
 int.: $F = 235.97$, $df = 3$, $p = 1.883e-13$ ***



* AM: $F = 70.072$, $df = 1$, $p = 8.049e-07$ ***
 stressz: $F = 43.527$, $df = 3$, $p = 2.399e-07$ ***
 int.: $F = 35.863$, $df = 2$, $p = 3.098e-06$ ***



* AM: $F = 480.11$, $df = 1$, $p = 2.332e-13$ ***
 stressz: $F = 1621.39$, $df = 3$, $p < 2.2e-16$ ***
 int.: $F = 793.87$, $df = 2$, $p < 2.2e-16$ ***



* AM: $F = 9.0104$, $df = 1$, $p = 0.009519$ **
 stressz: $F = 32.8372$, $df = 3$, $p = 1.370e-06$ ***
 int.: $F = 38.4296$, $df = 2$, $p = 2.062e-06$ ***

6. ábra. Kataláz (CAT) 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. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($P < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, stressz – stressz kezelések hatása, int. – interakció; two-way ANOVA;
 n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.2.4 Glutation S-transzferáz enzimaktivitás és génexpresszió

A 3.1.1 pont alapján beállított különböző korú és kezelésű napraforgó növények glutation S-transzferáz (GST) enzim aktivitásában és relatív génexpressziójában történt változásokat az 7. ábra szemlélteti. A vizsgált enzim vonatkozásában az inkubációs idő növekedésével kis mértékben nőtt az enzim aktivitásának mértéke.

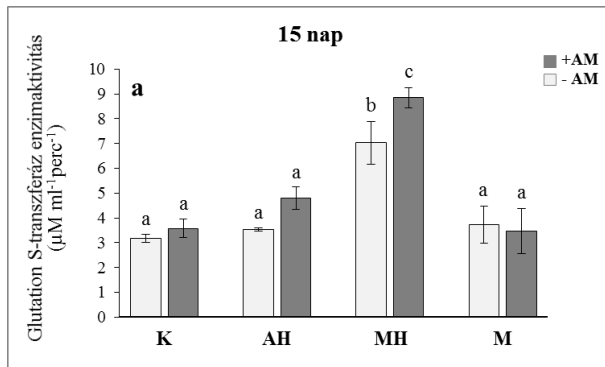
A 15 napos napraforgó növény hajtásában mért glutation S-transzferáz enzim aktivitásában csak a magas hőmérséklet okozott szignifikáns növekedést a mikorrhizált növény esetében, mely növekedés mind a kontrollhoz, mind a nem mikorrhizált növényhez (* $p = 0.0241785$) képest jelentkezett. Ugyanakkor a magas hőmérsékleti stressz a nem mikorrhizált növényben is magasabb GST enzim aktivitást eredményezett a kontrollhoz viszonyítva (7.a ábra).

42 napos inkubációt követően a glutation S-transzferáz enzimaktivitásában a tendencia nem változott a fiatalabb növényben mért GST enzimaktivitáshoz képest. Az enzim aktivitásában szignifikáns növekedést a magas hőmérsékleti stressz váltott ki a mikorrhiza oltások között, mely növekedés a mikorrhizált növényben a kontroll növényekkel összevetve is megmutatkozott. Emellett a magas hőmérsékleti stressz növekedést eredményezett a GST enzim aktivitásában a nem mikorrhizált növényben a kontrollhoz képest (7.b ábra).

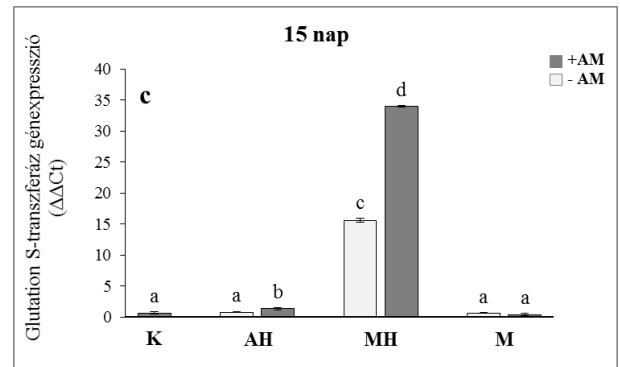
A 3.2.3-as pont alapján ismertetett módon qrtPCR módszerrel megvizsgáltuk napraforgó növényben a különböző kezelések hatását a *GST* gén kifejeződésére. A nem mikorrhizált kontroll növényhez $\Delta\Delta Ct$ módszerrel viszonyított relatív génexpresszióban történt változásokat a 7.c,d ábra szemlélteti.

A két hetes napraforgó növény hajtásában mért glutation S-transzferáz gén expressziójában a mikorrhiza oltás az alacsony- (* $p = 0.0171187$) és magas hőmérsékleti stressz (***) $p < 0.001$) során magasabb génexpressziót indukált. A mikorrhizált növényben mért magasabb *GST* gén expresszió a nem mikorrhizált és a kontroll növényhez képest is megmutatkozott (7.c ábra).

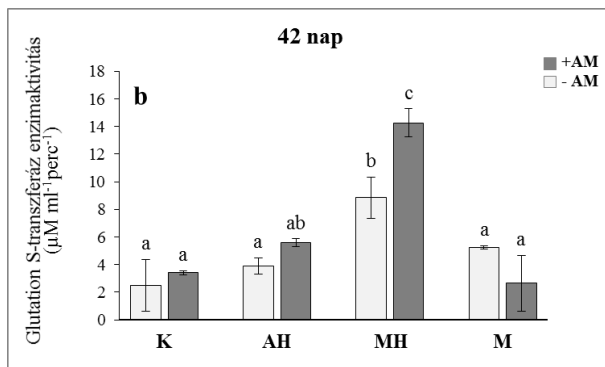
A hat hetes növényben mért glutation S-transzferáz gén expressziójában a tendencia hasonlóan mutatkozott a fiatalabb növényekben mért *GST* gén kifejeződéséhez. Egyedül a magas hőmérsékleti stressz eredményezett szignifikáns növekedést a mikorrhizált növényben, mely növekedés a nem mikorrhizált (***) $p < 0.001$) és a kontroll növényekhez képest is megmutatkozott. A nem mikorrhizált növényben a magas hőmérsékleti stressz indukált magasabb génexpressziót a kontroll növényben mért *GST* gén expresszióhoz viszonyítva (7.d ábra).



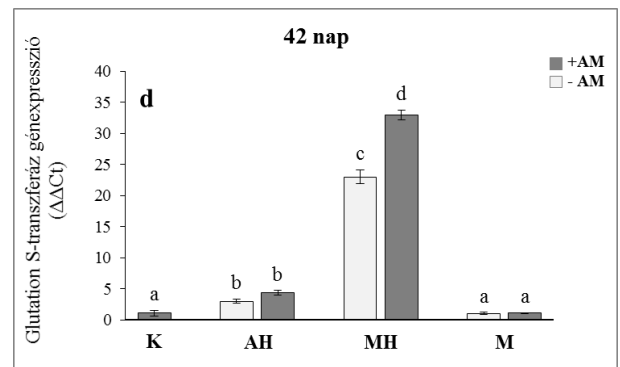
* AM: $F = 11.5649$, $df = 1$, $p = 0.003655$ **
 stressz: $F = 81.8721$, $df = 3$, $p = 6.354e-10$ ***
 int.: $F = 3.7538$, $df = 3$, $p = 0.032451$ *



* AM: $F = 6110.9$, $df = 1$, $p < 2.2e-16$ ***
 stressz: $F = 30062.9$, $df = 3$, $p < 2.2e-16$ ***
 int.: $F = 5773.7$, $df = 2$, $p < 2.2e-16$ ***



* AM: $F = 7.3662$, $df = 1$, $p = 0.015324$ *
 stressz: $F = 64.3689$, $df = 3$, $p = 3.787e-09$ ***
 int.: $F = 11.3570$, $df = 3$, $p = 0.000307$ ***



* AM: $F = 180.39$, $df = 1$, $p = 2.175e-09$ ***
 stressz: $F = 2757.88$, $df = 3$, $p < 2.2e-16$ ***
 int.: $F = 122.78$, $df = 2$, $p = 1.328e-09$ ***

7. ábra. Glutathion 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. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, stressz – stressz kezelése hatása, int. – interakció; two-way ANOVA;
 n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

A 3.1.2 pont alapján beállított különböző kezelések során a kukorica növény hajtásában mért glutation S-transzferáz (GST) enzimaktivitásában történt változásokat az 8.a,b ábra mutatja be. A vizsgált enzim vonatkozásában az inkubációs idő növekedésével nem nőtt az enzimaktivitás mértéke.

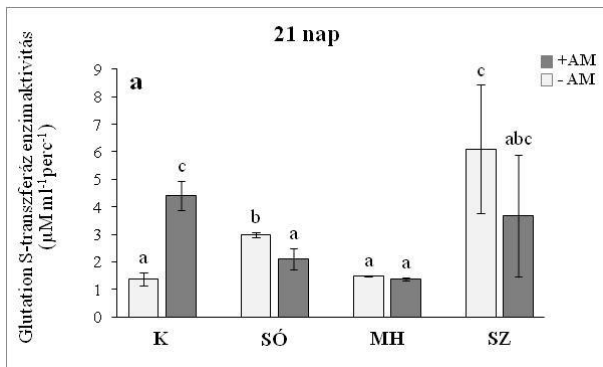
A három hetes növény glutation S-transzferáz enzimaktivitásában a só stressz idézett elő szignifikánsan magasabb enzimaktivitást (** $p < 0.001$). A mikorrhizált kontroll növényben a növekedett szignifikánsan a GST enzimaktivitás a nem mikorrhizált kontrollhoz viszonyítva (8.a ábra).

A 42 napos inkubációt követően a mikorrhiza oltás szignifikánsan magasabb enzimaktivitást eredményezett a kontroll növényben és a magas hőmérsékleti kezelés során (** $p < 0.001$). Ugyanakkor a mikorrhizált növényben a különböző kezelések (só, magas hőmérséklet, szárazság) szignifikánsan megnövekedett GST enzimaktivitást idéztek elő a kontrollhoz képest, amely emelkedett enzimaktivitás a nem mikorrhizált növényben is megmutatkozott a kontrollhoz viszonyítva (8.b ábra).

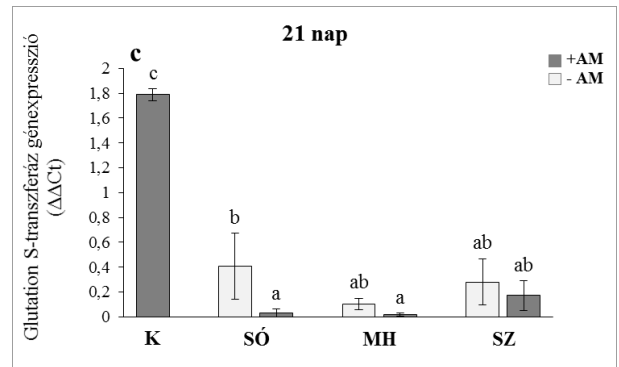
A 3.2.3-as pontban leírt módon vizsgáltuk a különböző kezelések hatására a *GST* gén expressziójában történt változásokat. A $\Delta\Delta Ct$ módszerrel a nem mikorrhizált kontroll növényekhez viszonyított relatív génexpressziókat 8.c,d ábra mutatja be.

A só stressz idézett elő szignifikánsan magasabb (* $p = 0.0399235$) génexpressziót a nem mikorrhizált 21 napos növényben. Ugyanakkor a mikorrhizált kontroll növényben szignifikánsan magasabb (** $p < 0.001$) génexpressziót detektáltunk a kezelt növényhez viszonyítva (8.c ábra).

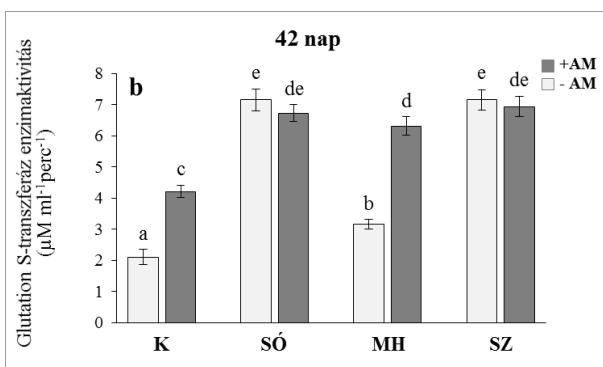
A 42 napos inkubációt követően a mikorrhizált kukorica növény hajtásában a magas hőmérsékleti kezelés idézett elő szignifikánsan magasabb *GST* génexpressziót (** $p < 0.001$). A nem mikorrhizált növényben csak a szárazság idézett elő szignifikánsan megnövekedett (** $p < 0.001$) génexpressziót (8.d ábra).



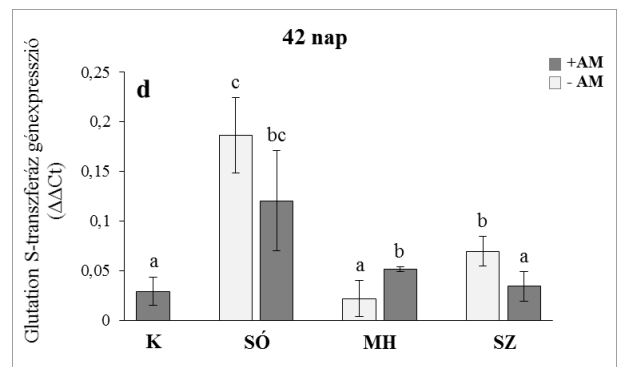
* AM: $F = 0.0350$, $df = 1$, $p = 0.853965$ n.s.
 stressz: $F = 9.3613$, $df = 3$, $p = 0.000827$ ***
 int.: $F = 5.9294$, $df = 3$, $p = 0.006418$ **



* AM: $F = 9.0465$, $df = 1$, $p = 0.009406$ **
 stressz: $F = 126.0284$, $df = 3$, $p = 2.289e-10$ ***
 int.: $F = 2.1506$, $df = 2$, $p = 0.045330$ *



* AM: $F = 102.265$, $df = 1$, $p = 2.350e-08$ ***
 stressz: $F = 269.284$, $df = 3$, $p = 6.698e-14$ ***
 int.: $F = 59.023$, $df = 3$, $p = 7.148e-09$ ***



* AM: $F = 3.3403$, $df = 1$, $p = 0.08899$ n.s.
 stressz: $F = 22.5265$, $df = 3$, $p = 1.27e-05$ ***
 int.: $F = 4.6442$, $df = 2$, $p = 0.02837$ *

8. ábra. Glutathione S-transzferáz (GST) enzimaktivitás és GST 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. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($p < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, stressz – stressz kezelések hatása, int. – interakció; two-way ANOVA;
 n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.3 Különböző gyökérváladékokkal végzett vizsgálatok eredményei

A 3.1.3 pont alapján beállított kísérletben vizsgáltuk, hogy miként befolyásolja az arbuskuláris mikorrhiza gombával oltott, különböző tápanyag-ellátottsági szinten inkubált kukorica növények gyökérváladéka a *Fusarium proliferatum* növekedését, valamint a fumonizin B1 mikotoxin termelésében (*FUM1*) és a stressz hatásokra adott válaszok szabályozásában szerepet játszó MAP kináz (*HOG1*) gén expresszióját.

4.3.1 Gyökérváladék gyűjtéshez beállított növény gyökérkolonizáció és növekedés

A különböző tápanyag-ellátottsági szinten inkubált 42 napos kukorica növények gyökérkolonizációjának mértékét mutatja be az 7. táblázat.

Megállapítható, hogy a sterilizált oltóanyaggal oltott (-AM) kezeléseknél nem jelentkezett a szimbiózisra jellemző gyökérkolonizáció. A mikorrhizált (+AM) kezeléseknél szignifikáns mértékű gomba jelenléte (gyökérkolonizáció) volt megfigyelhető. A növények gyökereiben minden, az arbuskuláris mikorrhiza gomba kolonizációra jellemző képlet megtalálható volt, így az internális hifák, arbuszkulumok és vezikulumok is.

A hat hetes inkubációt követően az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt kukorica növény gyökereiben (54,2 % ± 8,98) szignifikánsan magasabb gyökérkolonizációt mértünk a magas tápanyag-ellátottsági körülmények között inkubált kukorica gyökérkolonizációjához (39,0 % ± 4,41) képest.

7. táblázat. Az arbuskuláris mikorrhiza gomba kolonizációjának mértéke alacsony- és magas tápanyag-ellátottsági körülmények között nevelt kukorica növény gyökerében

Kezelések	Kolonizáció (%)	
	Alacsony tápanyagellátottság	Magas tápanyagellátottság
-AM	0.00 ± 0.00a	0.00 ± 0.00a
+AM	54.2 ± 8.98c	39.0 ± 4.42b
Tápanyag	F = 11.529, df = 1, p = 0.003696 **	
AM	F = 433.445, df = 1, p = 5.148e-13 ***	
Tápanyag X AM	F = 11.529, df = 1, p = 0.003696 **	

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($P < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; one-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

A 42 napos különböző tápanyag-ellátottsági szinten nevelt kukorica növénytömegeket az 8. táblázat mutatja be.

Az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növények nedves hajtás tömegében az arbuszkuláris mikorrhiza gomba oltás szignifikánsan (***) $p < 0.001$) nagyobb tömeget eredményezett a nem mikorrhizált növényekhez viszonyítva. Ugyanakkor a magas tápanyag-ellátottsági szinten inkubált növények (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nedves hajtás tömegében nem volt megfigyelhető különbség. A magas tápanyag-ellátottsági szinten inkubált 42 napos kukorica növények nedves hajtás tömegei (mikorrhizált és nem mikorrhizált) szignifikánsan nagyobbak (***) $p < 0.001$), mint az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növények tömegei.

Az arbuszkuláris mikorrhiza gomba oltás mind a két vizsgált tápanyag-ellátottsági szinten (alacsony és magas) szignifikánsan nagyobb nedves gyökér tömeget eredményezett. Mindemellett az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten inkubált mikorrhizált növények nedves gyökér tömege szignifikánsan nagyobb (***) $p < 0.001$) a magas tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növények tömegéhez viszonyítva. Ugyanakkor a nem mikorrhizált növények tömegében a magas tápanyag-ellátottsági szint idézett elő szignifikánsan nagyobb (***) $p < 0.001$) nedves gyökér tömeget.

8. táblázat. A különböző tápanyag-ellátottsági szinten nevelt kukorica növénytömegek

Növénytömeg	Hajtás	Gyökér
Kezelések	Nedves tömeg (g növény ⁻¹)	Nedves tömeg (g növény ⁻¹)
+AMAT	3.26 ± 0.16b	7.76 ± 0.44c
-AMAT	1.96 ± 0.26a	3.31 ± 0.42a
+AMMT	4.09 ± 0.24c	5.38 ± 0.39b
-AMMT	3.71 ± 0.22c	7.37 ± 0.72c
Tápanyag	F = 168.32, df = 1, $p = 6.59e-10$ ***	F = 13.58, df = 1, $p = 0.002$ **
AM	F = 71.13, df = 1, $p = 2.78e-07$ ***	F = 29.08, df = 1, $p = 5.98e-05$ ***
Tápanyag X AM	F = 21.54, df = 1, $p = 0.000272$ ***	F = 198.90, df = 1, $p = 1.92e-10$ ***

-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; AT – alacsony tápanyag-ellátottság, MT – magas tápanyag-ellátottság. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. Az oszlopokban a kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($P < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.3.2 *Fusarium proliferatum* növekedés

A 3.2.1-es pontban ismertetett módon, PDA táptalajon vizsgáltuk a különböző tápanyag-ellátottsági szinten inkubált kukorica növények gyökérváladékának hatását a *Fusarium proliferatum* gomba növekedésére. Az inkubációs idő növekedésével a különböző tápanyag-ellátottsági szintektől (alacsony és magas) és a mikorrhiza oltástól függetlenül telepnövekedés volt megfigyelhető. A telepnövekedés mértékét az 9. táblázat mutatja be.

Az 1 napos inkubációt követően egyedül a nem mikorrhizált, alacsony tápanyag-ellátottsági szinten inkubált növények gyökérváladékával kezelt *Fusarium proliferatum* ($t = 6.67$; *** $p < 0.001$) telepátmérőjében mutatkozott szignifikáns különbség.

Az 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 szignifikáns különbség nem mutatkozott.

9. táblázat. A különböző kezelésekből származó gyökérváladék kezelések hatása a *Fusarium proliferatum* telepnövekedésére 1 és 5 napos inkubációt követően

Inkubációs idő	1 nap	5 nap
Gyökérváladék kezelés	Telepátmérő (mm)*	Telepátmérő (mm)*
+AMAT	19.78 ± 0.98	51.02 ± 0.86
-AMAT	23.11 ± 0.92*	51.00 ± 1.27
+AMMT	20.24 ± 0.86	51.31 ± 2.48
-AMMT	20.44 ± 1.01	54.08 ± 2.01
Kontroll (K)	20.11 ± 0.92	51.12 ± 2.25
one-way ANOVA	F = 18.33, df = 4, $p = 1.26e-08$ ***	F = 1.27, df = 4, $p = 0.298$ n.s.
Dunnett post-hoc teszt	t = 6.67, $p < 0.001$ ***	

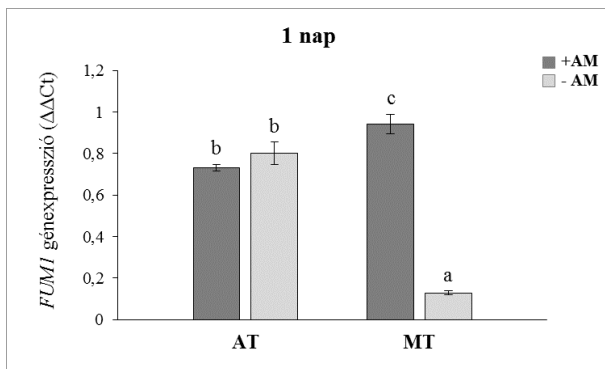
-AM – nem mikorrhizált növény, +AM – mikorrhizált növény; AT – alacsony tápanyag-ellátottság, MT – magas tápanyag-ellátottság. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($P < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; one-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.3.3 *FUM1* génexpresszió

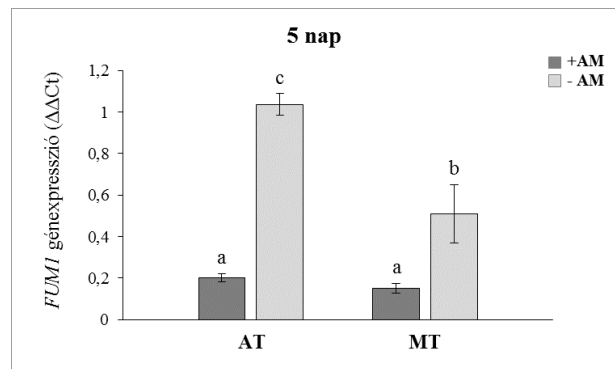
A 3.2.3-as pontban ismertetett qrtPCR módszerrel vizsgáltuk a különböző tápanyag-ellátottsági szinten inkubált növényektől származó gyökérváladékok hatását a *FUM1* gén kifejeződésére. A gyökérváladékkal nem kezelt mintához $\Delta\Delta Ct$ módszerrel viszonyított fumonizin (*FUM1*) relatív génexpressziójában történt változásokat az 9. ábra szemlélteti.

Az 1 napos inkubációt követően az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten inkubált növények gyökérváladéka az oltástól függetlenül (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nem eredményezett szignifikáns különbséget a *FUM1* génexpresszióban. A magas tápanyag-ellátottságú szinten inkubált mikorrhizált növények gyökérváladékának hatására szignifikánsan (***) $p < 0.001$) expresszáldott a *FUM1* gén a nem mikorrhizált növények gyökérváladékának hatásához képest. Mindemellett a magas tápanyag-ellátottsági szinten inkubált mikorrhizált növények gyökérváladéka szignifikánsan magasabb génexpressziót idézett elő az alacsony tápanyagszinten nevelt növények gyökérváladékához viszonyítva. Ugyanakkor a nem mikorrhizált növények esetében az alacsony tápanyagszinten inkubált növények gyökérváladéka eredményezett szignifikánsan emelkedett *FUM1* génexpressziót.

Az 5 napos inkubációt követően az arbuskuláris mikorrhiza gombával oltott növények gyökérváladéka szignifikánsan csökkentette a *FUM1* gén expresszióját a növények tápanyag-ellátottsági szintjétől függetlenül (AT: *** $p < 0.001$; HN: ** $p = 0.0015556$) a nem mikorrhizált növények gyökérváladékának hatásához képest. Ugyanakkor a nem mikorrhizált növények esetében az alacsony tápanyagszinten inkubált növények gyökérváladéka szignifikánsan emelkedett (***) $p < 0.001$) *FUM1* génexpressziót eredményezett a magas tápanyag-ellátottsági szinten inkubált növények gyökérváladékának hatásához viszonyítva.



* AM: $F = 434.7$, $df = 1$, $p = 2.94e-08$ ***
 nut: $F = 166.7$, $df = 1$, $p = 1.22e-06$ ***
 int.: $F = 611.2$, $df = 1$, $p = 7.66e-09$ ***



* AM: $F = 188.09$, $df = 1$, $p = 7.7e-07$ ***
 nut: $F = 41.58$, $df = 3$, $p = 0.000199$ ***
 int.: $F = 28.26$, $df = 2$, $p = 0.000714$ ***

9. ábra. *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. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közötti szignifikancia ($P < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, nut – tápanyag hatása, int. – interakció; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

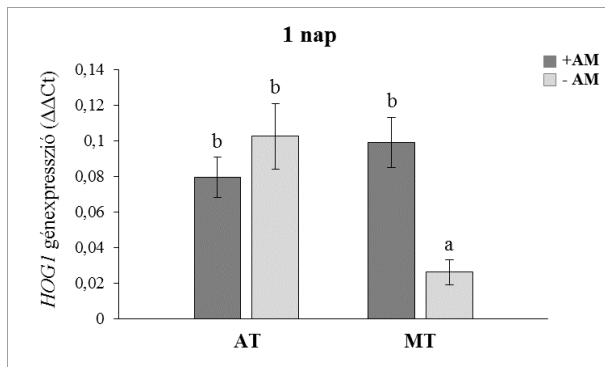
4.3.4 *HOG1* génexpresszió

A 3.2.3-as pontban ismertetett módon vizsgáltuk a különböző gyökérvadékok hatására a *HOG1* gén expressziójában történt változásokat. A $\Delta\Delta C_t$ módszerrel a gyökérvadékkal nem kezelt mintához viszonyított relatív génexpressziókat a 10. ábra mutatja be.

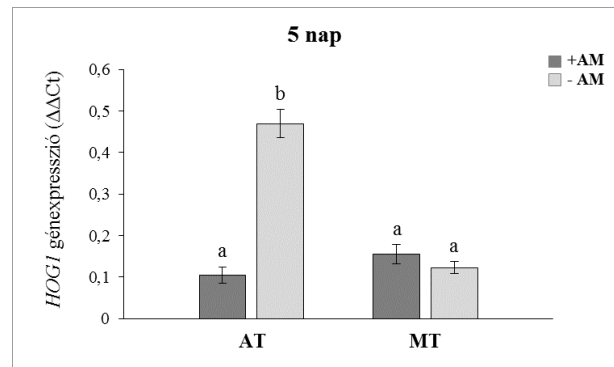
Az 1 napos inkubációt követően az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten inkubált növények gyökérvadéka az oltástól függetlenül (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nem eredményezett szignifikáns különbséget a *HOG1* gén expressziójában. A magas tápanyag-ellátottságú szinten inkubált mikorrhizált növények gyökérvadéka hatására szignifikánsan (***) $p < 0.001$) expresszáldott a *HOG1* gén a nem mikorrhizált növények gyökérvadéka hatásához képest. Mindemellett a nem mikorrhizált növények esetében az alacsony tápanyagszinten inkubált növények gyökérvadéka eredményezett szignifikánsan emelkedett *HOG1* génexpressziót.

Az 5 napos inkubációt követően az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten inkubált mikorrhizált növények gyökérvadéka szignifikánsan csökkentette (***) $p < 0.001$) a *HOG1* gén expresszióját a nem mikorrhizált növények gyökérvadéka hatásához képest. A magas tápanyag-ellátottságú szinten nevelt növények gyökérvadéka hatása között az oltástól

függetlenül (mikorrhizált és nem mikorrhizált) nem volt szignifikáns különbség. Ugyanakkor a nem mikorrhizált alacsony tápanyagszinten inkubált növények gyökérváladáka szignifikánsan emelkedett (***) *HOG1* génexpressziót eredményezett a magas tápanyag-ellátottsági szinten inkubált növények gyökérváladákaéhoz viszonyítva.



* AM: $F = 10.00$, $df = 1$, $p = 0.013339$ *
 nut: $F = 14.07$, $df = 1$, $p = 0.005612$ **
 int.: $F = 38.16$, $df = 1$, $p = 0.000266$ ***



* AM: $F = 153.7$, $df = 1$, $p = 1.67e-06$ ***
 nut: $F = 123.5$, $df = 1$, $p = 3.84e-06$ ***
 int.: $F = 220.7$, $df = 1$, $p = 4.16e-07$ ***

10. ábra. *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. Az átlagok mellett a standard hiba került feltüntetésre. A kisbetűk a kapott értékek közti szignifikancia ($P < 0.05$) viszonyokat szemléltetik; * AM – mikorrhiza kolonizáció hatása, nut – tápanyag hatása, int. – interakció; two-way ANOVA; n.s.: $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A szárazföldi növények és az arbuszkuláris mikorrhiza (AM) gombák kapcsolata az egyik legelterjedtebb növény-gomba kölcsönhatás. Az AM gomba gazdanövényre gyakorolt kedvező hatásait, beleértve a víz és a tápanyagok - főként a foszfor - fokozott felvételét és az idősebb növény biotikus (Azcón-Aguilar és Barea 1997, Smith és mtsai. 2011, Smith és Smith 2011) és abiotikus stressz hatásokkal szembeni védelmét, mint például a hőmérséklet (Pischl és Barber 2016, Mathur és mtsai. 2018), a só (Abdel Latef és mtsai. 2016, Selvakumar és mtsai. 2018) és a szárazság (Bowles és mtsai. 2016, Chen és mtsai. 2018) már többen vizsgálták. Az eredmények alátámasztják a mikorrhiza gombának a növények stressztűrő képességet fokozó hatását (Evelin és mtsai. 2009, Porcel és mtsai. 2012, Evelin és Kapoor 2014, Farooq és mtsai. 2015, Lenoir és mtsai. 2016), valamint a gazdanövény emelt antioxidáns szintjének szerepét ebben (Baslam és Goicoechea 2012), 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 enzimképzésekkel és génexpressziós vizsgálatokkal történő nyomon követését, minden kezeléshez AM gomba oltást is párosítva.

A mikorrhizált növény stressz hatással szemben fokozott ellenállóképessége igen gyakran az AM gomba fokozott víz és tápanyag felvételével előidézett jobb fitnessnek köszönhető (Gholamhoseini és mtsai. 2013, Rapparini és Peñuelas 2014), mely a hajtástömeg növekedéssel is együtt jár. A napraforgóval beállított kísérletünkben nem tapasztaltunk a mikorrhiza oltás hatására szignifikáns különbséget a növény száraz-nedves tömegében, még hat héttel az oltást követően sem (4. táblázat). 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 (Anjum és mtsai. 2011, Kaya és mtsai. 2013a, Zhao és mtsai. 2015), amelyet mi is tapasztaltunk a kontroll növényekhez képest 21 és 42 napos kukorica növényekben (5. és 6. táblázat). 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 (Yamaguchi-Shinozaki és Shinozaki 2006, Su és mtsai. 2013, Torabi és Ardestani 2013, Lone és mtsai. 2018), melyek a stressz enzimek változásának vizsgálatai alapján a fiatal növények érzékenységét mutatják be.

Az arbuszkuláris mikorrhiza jelenléte a növényben jelentős változásokat idéz elő. Ismert, hogy obligát biotróf gombaként 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 szimbiózis kialakulása kezdetén az AM gomba a kémiai és fizikai ingerek hatására a gyökér sejtjei ún. pre-penetrációs apparátust hoz létre, amelybe a gyökér felületén megtapadó gomba hifák ún. apresszóriumon keresztül hatolnak be (Bastmeyer és mtsai. 2002). A gyökér kéregsejtjeinek sejtközötti járataiba és magukba a sejtekbe is az internális hifák arbuszkulumokat hoznak létre. A rövid életű arbuszkulumok a növekedési szakaszt követően, miután a maximális méretüket elérték, előrednek és végül eltűnnek. Ez a folyamat összefüggésben áll a foszfát és valószínűleg más tápanyagok szállító képességével (Javot és mtsai. 2007). A 9 napos növény gyökerében csak apresszorium, 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 arbuszkuláris mikorrhiza gombákra jellemző képlet megtalálható volt (2. és 3. táblázat). 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 (Fileccia és mtsai. 2017, 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 (ROS) gyors felhalmozódása, amely molekulákat a vizsgált enzimekkel a növény képes semlegesíteni (AbdElgawad és mtsai. 2016, Song és mtsai. 2017, Shi és mtsai. 2017,

Zenda és mtsai. 2018). Emellett ismert, hogy az enzimeken kívül, nem enzimátikus úton (pl. aszkorbát, glutation) is képes a növény mérgezteleníteni (Dehghan és mtsai. 2013, Ordoñez és mtsai. 2014) ezeket a molekulákat. 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 (4. ábra). 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 (Harrison 2005, 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 szimbionta kapcsolatig (Pozo és Azcón-Aguilar 2007, Jung és mtsai. 2012, Cameron és mtsai. 2013, Pozo és mtsai. 2015, López-Ráez és mtsai. 2011, Kamel és mtsai. 2017). Erre utal a kolonizáció előre haladtával, a monomerek, a dimerek és a fenoxi-szabad gyökök előállításában és a hidrogén-peroxid káros felhalmozódásának szabályozásában (Estrada és mtsai. 2013, Abeer és mtsai. 2014) 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 kezelésnél 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 (2. és 7. ábra). A mikorrhizált növény hővel szemben mutatott toleranciájának növekedéséről már több publikáció is megjelent (Zhu és mtsai. 2010, Maya és Matsubara 2013, Mathur és mtsai. 2018), 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), 28 napos angolperjét (Lee és mtsai. 2012) vagy 45 napos uborkát (Chen és mtsai. 2014) 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, Abeer és mtsai. 2014) változását is nyomon kell követni (6. ábra). 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 génexpresszióban 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) és Hashem és mtsai. (2015) kukorica illetve köles 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), mindemellett Scervino és mtsai. (2007, 2009) az AM gomba nemzetségek, fajok és izolátumok közötti különbségeket, akár még egy fajon belül különböző törzsek esetében is megfigyelte.

A glutation S-transzferáz enzim kulcsszerepet játszik az oxidatív stressz során keletkező metabolit termékek inaktivációjában, melynek során védelmet biztosítanak a növényi sejteknek (Sharma és mtsai. 2004, Dixon és mtsai. 2010, Mohsenzadeh és mtsai. 2011, Nianiou-Obeidat és mtsai. 2017). 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 génexpressziót mutatott a kontroll mikorrhizált növényhez képest, mely közül csak kukoricában a szárazság, napraforgóban a magas hőmérséklet okozta stressz volt kivétel (7. és 8. ábra).

Az általunk is tapasztalt só stressz hatására megnövekedett PPO enzim szintről (3. ábra) már többen beszámoltak (Demir és Kocacaliskan 2001, Kaya és mtsai. 2013b), mely tőlünk eltérően (2. ábra) hőmérsékleti stressz hatására is fokozódott (Kayani és mtsai. 2011, Chen és mtsai. 2013). 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 (Evelin és mtsai. 2009, Wu és Zhou 2010, 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 (Bunn és mtsai. 2009, Zhu és mtsai. 2010, Latef és Chaoxing 2011, Chen és mtsai. 2013).

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 (Barber 2012, Minton és mtsai. 2016). A szalicilsav szint csökkentését és a jázmonsav szint emelését követően (Wang és mtsai. 2015), a növények egy előkészítés „priming” állapotot követően a támadásra adott védekező válasz-mechanizmusok gyorsabbak és erősebbek, így növelve hatékonyan a növényi ellenállást (Jung és mtsai. 2012, Song és mtsai. 2013). Az AM gomba a kolonizáció során a növény gyökerében élettani változásokat indukál, amely hatással lehet a gyökérváladékok összetételére (Lioussanne és mtsai. 2009), a rizoszféra (Vierheilig 2004, Lecomte és mtsai. 2011) és a mikorrizoszféra (Cameron és mtsai. 2013) mikroflórájára. Az AM gombák fonalas gombák növekedésére gyakorolt gátló hatását már több alkalommal megfigyelték (Hage-Ahmed és mtsai. 2013a,b, Matsubara és mtsai. 2014, Nair és mtsai. 2015, 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 (9. táblázat). 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 kísérletünktől eltérően *Daucus carota* gyökerén fenntartott „steril” AM gomba törzssel 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 (8. táblázat) (Bücking és Kafle 2015, Frater és mtsai. 2018), mind a kolonizáció (7. táblázat) mértéke (Mäder és mtsai. 2000, Ryan és mtsai. 2000) 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 gyökérváladék 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 gyökérváladéka 5 napos inkubációt követően szignifikánsan csökkentette a fumonizin termelő képességet, amely hatás nagyobb volt az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növények gyökérváladékának alkalmazásakor (9. ábra). A mikorrhizált és nem-mikorrhizált kukorica növények gyökérváladéka a *FUM1* gén expressziójával megegyezően befolyásolták a *HOG1* gén expresszióját (10. ábra), 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 gyökérváladékokon 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. 2017, 2018) és a

szénforrások hozzáférhetősége (Jian és mtsai. 2019) is befolyásolja. A fumonizin termeléséről 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 *FUM8* gén kódolja az a-oxoamin szintázt, amely alaninnal kondenzálja a poliketidet (Medina és mtsai. 2013). *FUM13* gén C3 karbonil redukáz kódol, a *FUM3*, *FUM6* és *FUM15* gének kódolják a citokróm P450 oxigenázokat (Bojja és mtsai. 2004). A *FUM7*, *FUM10* és *FUM14* gének kódolják a trikarbálsav észterezését, míg a *FUM19* egy transzporter kódoló gén, mely a fumonizin védelemben játszik szerepet (Medina és mtsai. 2013). A HOG típusú MAP kináz útvonal 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 (ROS) felhalmozódása által a gazdaszervezet védekezési rendszerében okozott stressz kivédésében játszanak fontos szerepet (Son és mtsai. 2011, Jiang és mtsai. 2018). Vizsgálatunkban ugyanakkor a rövid, 24 órás inkubációt követően a *HOG1* génexpresszió a magas tápanyag-ellátottsági szinten nevelt, mikorrhizált növények gyökérváladékának hatására volt nagyobb szintű. Ennek oka lehet, hogy a *Fusarium proliferatum* stressz faktorként érzékeli a gyökérváladékot, amint azt Zheng és mtsai. (2012) a MAP kináz (*HOG1*) génexpresszió vizsgálatának kapcsán is leírta.

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

6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

Eredményeink elsőként mutatják be fiatal, 9, 15 és 42 napos napraforgó növények peroxidáz, polifenol-oxidáz és glutation S-transzferáz enzimaktivitásában és génexpressziójában bekövetkező változásokat AM gomba jelenlétekor illetve hiányában, alacsony-, magas hőmérsékleti és mechanikai stressz illetve stressz mentes környezetben.

Eredményeink ismertetik az AM gomba jelenlétekor illetve hiányában a védelmi enzimek (polifenol oxidáz, peroxidáz, kataláz és glutation S-transzferáz) aktivitásában és génexpressziójában hőmérsékleti, só és szárazság stressz hatásra történő változásokat 21 és 42 napos kukorica növényben.

Elsőként vizsgáltuk két arbuskuláris mikorrhiza gomba törzs gyökérváladákon keresztüli együttes hatását a *Fusarium proliferatum* növekedésére és fumonizin gén expressziójára.

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 gyökérváladéka a nem mikorrhizált, alacsony tápanyagszinten nevelt növények váladékához 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.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A mezőgazdaságban az egyik legfontosabb kérdés, hogy hogyan lehetséges az abiotikus és biotikus stressz hatásokat mérsékelni, illetve hogyan lehet a stressznek ellenállóbb növényeket előállítani. A jó talaj, növényállomány kezelés és a jól megválasztott agrotechnikai műveletek mellett, a termésmennyiséget és minőséget biztosító másik lehetőség az arbuskuláris mikorrhiza gomba oltás. Az AM gomba oltás kedvező hatásai közül már néhány jól ismert, mint a tápanyagok fokozott felvétele és a növény biotikus és abiotikus stressz hatásokkal szembeni védelme, ugyanakkor fiatal, sérülékeny növények esetében még nem ismertek. Munkánk során modell növényként napraforgót (*Helianthus annuus* L.) és kukoricát (*Zea mays* L.) alkalmaztunk.

Eredményeink alapján megállapítható, hogy 9 napos fejlődési állapotban lévő növény a stresszre adott válasz kialakításában mérlegel, amelyet a növény energetikai viszonyai befolyásolnak. Ebben a korai fejlődési szakaszban kicsi a fotoszintetizáló felület, az asszimilátumok mennyisége, és a mikorrhiza gomba obligát biotrófként akár parazitaként is jelentkezhet. Ezért a védekezésben szerepet játszó több enzim összehangolt működése, termelése szükséges, mert különben a növény jelentős fejlődési elmaradottságot mutatna. Az asszimiláló felület növekedése után, megnő az asszimilátum mennyisége, mely fedezi az antioxidánsok, az enzimek és a mikorrhiza gombák fejlődését egyaránt. Eredményeink megerősítik azokat az irodalmi utalásokat, melyek a fiatal növények nagyobb érzékenységét mutatják az idősebbekkel szemben. Néhány napos növényeket érő állandó stressz olyan mértékű változásokat indukál a növényekben, hogy azt még nem képes növekedés többlettel kompenzálni a mikorrhiza gomba. 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.

A kísérletünkben AM gombával kolonizált és nem oltott, két tápanyag-ellátottsági szinten nevelt kukorica növény gyökérváladékának hatását vizsgáltuk a *Fusarium proliferatum* fumonizin mikotoxin termelésére és növekedésére. Az AM gomba kolonizáció a gyökérváladékokon keresztül PDA táptalajon összességében nem volt befolyásoló hatással a telepnövekedésre. Eredményeink elsőként mutatták be, hogy a mikorrhizált növény gyökérváladéka 5 napos inkubációt követően szignifikánsan csökkentette a fumonizin termelő képességet, amely hatás nagyobb volt az alacsony tápanyag-ellátottsági szinten nevelt növények gyökérváladéka esetében. Emellett a vizsgálatunkban a mikorrhizált és nem-mikorrhizált kukorica növények gyökérváladékai a *FUM1* gén expressziójához hasonló hatással voltak a *HOG1* gén expressziójára, valamint az alacsony tápanyag-ellátottság mind a két vizsgált időpontban stressz tényezőként hatott.

8. SUMMARY

One of the most important aims of agriculture is to mitigate the effects of abiotic and biotic stresses and to make plants more tolerant towards these stressors. Besides good soil and postharvest management, and well-chosen agrotechnical elements another way to increase the yield and quality of crops is through inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi. Several of the beneficial effects of AM are already well known, these include enhanced uptake of water and nutrients - most importantly phosphorus -, moreover reduction of weeds, protection against pathogens. In our study, sunflower (*Helianthus annuus* L.) and maize (*Zea mays* L.) were used as model plants.

Based on our results, it can be concluded that plants at an early development stage (9 day old) are pondering on the initiation of stress-responses, this is highly affected by the plants energy management. In such an early stage the plants photosynthetic area, and the amount of assimilated nutrients is small, besides mycorrhiza fungi can also behave as an obligate biotroph or even as a parasite towards its host. Due to these factors a complex and coordinated production of defence enzymes is required, otherwise, the plant would show significant underdevelopment.

The increase of the assimilating surface, and through this the accumulation of usable assimilates covers the energy needs of an increased enzyme activity level while maintaining a healthy development rate in case of the plant and the mycorrhiza fungi alike. Our results essentially confirm the literary references that clearly show the sensitivity of the plants at an early stage. In the early development stages, constant stress induces energetic and physiological changes in the mycorrhizal plant to such a degree that cannot be compensated through the excessive growth induced by the mycorrhizal fungi. Our findings confirm that abiotic stress induced changes in antioxidant enzyme activities are influenced by the age of the plants, and these changes are not solely the individual effect of AM inoculation, although it plays a crucial role in them.

In our experiment, we investigated the effect of different root exudates (mycorrhizal and non-mycorrhizal maize plants grown at low or high nutrient supply) on the growth and fumonisin B1 gene (*FUM1*) expression of *Fusarium proliferatum*. Overall AM fungi inoculation did not change the root exudates effect on colony growth examined on PDA medium. Our results were first to show that the mycorrhizal plant root exudates significantly decrease the fumonisin-producing ability of *Fusarium proliferatum* after 5 day of incubation, this effect was more significant in case of root exudates derived from plants grown under low nutrient level. In addition, the root exudates of mycorrhized and non-mycorrhized maize plants had similar effects on *HOG1* and *FUM1* gene expressions moreover the low nutrient supply at both of the two examined timepoints was considered as a stress factor.

9. MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

- Abbaspour, H., Saeidi-Sar, S., Afshari, H., Abdel-Wahhab, M. A. (2012). Tolerance of mycorrhiza infected pistachio (*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions. *Journal of plant physiology*, 169(7), 704-709.
- Abdel Latef A. H. A. & Miransari, M. (2014). The role of arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress. In Use of microbes for the alleviation of soil stresses (pp. 23-38). *Springer*, New York, NY.
- Abdel Latef A. H. A. & Chaoxing, H. (2011). Arbuscular mycorrhizal influence on growth, photosynthetic pigments, osmotic adjustment and oxidative stress in tomato plants subjected to low temperature stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(4), 1217-1225.
- Abdel Latef A. H. A., Hashem, A., Rasool, S., Abd_Allah, E. F., Alqarawi, A. A., Egamberdieva, D., Jan, S., Anjum, A. N., Ahmad, P. (2016). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and abiotic stress in plants: a review. *Journal of plant biology*, 59(5), 407-426.
- Abdel Latef A. H. A. & Chaoxing, H. (2014). Does inoculation with *Glomus mosseae* improve salt tolerance in pepper plants?. *Journal of plant growth regulation*, 33(3), 644-653.
- Abdelgawad, H., Zinta, G., Hegab, M. M., Pandey, R., Asard, H., & Abuelsoud, W. (2016). High salinity induces different oxidative stress and antioxidant responses in maize seedlings organs. *Frontiers in Plant Science*, 7, 276.
- Abeer, H., Abd_Allah, E. F., Alqarawi, A. A., El-Didamony, G., Alwhibi, M., Egamberdieva, D., Ahmad, P. (2014). Alleviation of adverse impact of salinity on faba bean (*Vicia faba* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi. *Pak. J. Bot*, 46(6), 2003-2013.
- Achuo, E. A., Prinsen, E., Höfte, M. (2006). Influence of drought, salt stress and abscisic acid on the resistance of tomato to *Botrytis cinerea* and *Oidium neolycopersici*. *Plant pathology*, 55(2), 178-186.
- Ádám, A. L., Bestwick, C. S., Barna, B., Mansfield, J. W. (1995). Enzymes regulating the accumulation of active oxygen species during the hypersensitive reaction of bean to *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*. *Planta*, 197(2), 240-249.

- Aebi, H. (1984). Catalase *in vitro*. In *Methods in enzymology* (Vol. 105, pp. 121-126). *Academic Press*.
- Agrawal, G. K., Jwa, N. S., Rakwal, R. (2002). A pathogen-induced novel rice (*Oryza sativa* L.) gene encodes a putative protein homologous to type II glutathione S-transferases. *Plant Science*, 163(6), 1153-1160.
- Ahmad, P., Ozturk, M., Sharma, S., Gucl, S. (2014). Effect of sodium carbonate-induced salinity–alkalinity on some key osmoprotectants, protein profile, antioxidant enzymes, and lipid peroxidation in two mulberry (*Morus alba* L.) cultivars. *Journal of plant interactions*, 9(1), 460-467.
- Akhmetzhanova, A. A., Soudzilovskaia, N. A., Onipchenko, V. G., Cornwell, W. K., Agafonov, V. A., Selivanov, I. A., Cornelissen, J. H. (2012). A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. *Ecology*, 93(3), 689-690.
- Akram, M., Ashraf, M. Y., Ahmad, R. A. S. H. I. D., Rafiq, M., Ahmad, I., Iqbal, J. (2010). Allometry and yield components of maize (*Zea mays* L.) hybrids to various potassium levels under saline conditions. *Arch. Biol. Sci. Belgrade*, 62(4), 1053-1061.
- Alfenito, M. R., Souer, E., Goodman, C. D., Buell, R., Mol, J., Koes, R., Walbot, V. (1998). Functional complementation of anthocyanin sequestration in the vacuole by widely divergent glutathione S-transferases. *The Plant Cell*, 10(7), 1135-1149.
- Alscher, R. G., Erturk, N., Heath, L. S. (2002). Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of experimental botany*, 53(372), 1331-1341.
- Amiri, R., Nikbakht, A., Etemadi, N., Sabzalian, M. R. (2017). Nutritional status, essential oil changes and water-use efficiency of rose geranium in response to arbuscular mycorrhizal fungi and water deficiency stress. *Symbiosis*, 73(1), 15-25.
- Anderson, J. V., Morris, C. F. (2001). An improved whole-seed assay for screening wheat germplasm for polyphenol oxidase activity. *Crop Science*, 41(6), 1697-1705.
- Anjana, G., Kini, K. R., Shetty, H. S., Prakash, H. S. (2007). Differential expression of sunflower peroxidase isoforms and transcripts during necrotrophic interaction with *Alternaria helianthi*. *Russian Journal of Plant Physiology*, 54(4), 513-517.
- Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026-2032.

- Apel, K. & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 55, 373-399.
- Aroca, R., Ruiz-Lozano, J. M., Zamarreño, Á. M., Paz, J. A., García-Mina, J. M., Pozo, M. J., López-Ráez, J. A. (2013). Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants. *Journal of plant physiology*, 170(1), 47-55.
- Asada, K. (1999). The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual review of plant biology*, 50(1), 601-639.
- Asada, K. (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant physiology*, 141(2), 391-396.
- Atkinson, N. J. & Urwin, P. E. (2012). The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of experimental botany*, 63(10), 3523-3543.
- Audebert, A., Coyne, D. L., Dingkuhn, M., Plowright, R. A. (2000). The influence of cyst nematodes (*Heterodera sacchari*) and drought on water relations and growth of upland rice in Côte d'Ivoire. *Plant and soil*, 220(1-2), 235-242.
- Azcón-Aguilar, C. & Barea, J. M. (1997). Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens—an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza*, 6(6), 457-464.
- Azevedo Neto, A. D., Gomes-Filho, E., Prisco, J. T. (2008). Salinity and oxidative stress. Abiotic stress and plant responses'. (Eds NA Khan, S Sarvajeet) pp, 58-82.
- Azevedo, R. A., Alas, R. M., Smith, R. J., Lea, P. J. (1998). Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in the leaves and roots of wild-type and a catalase-deficient mutant of barley. *Physiologia Plantarum*, 104(2), 280-292.
- Baldwin, I. T. & Preston, C. A. (1999). The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. *Planta*, 208(2), 137-145.
- Balestrini, R., Lumini, E., Borriello, R., Bianciotto, V. (2015). Plant-soil biota interactions. *Soil Microbiol. Ecol. Biochem*, 311-338.
- Bán, R., Baglyas, G., Virányi, F., Barna, B., Posta, K., Kiss, J., Körösi, K. (2017). The chemical inducer, BTH (benzothiadiazole) and root colonization by mycorrhizal fungi (*Glomus* spp.) trigger resistance against white rot (*Sclerotinia sclerotiorum*) in sunflower. *Acta Biologica Hungarica*, 68(1), 50-59.
- Barber, N. A. (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi are necessary for the induced response to herbivores by *Cucumis sativus*. *Journal of Plant Ecology*, 6(2), 171-176.

- Barbieri, G., Vallone, S., Orsini, F., Paradiso, R., De Pascale, S., Negre-Zakharov, F., Maggio, A. (2012). Stomatal density and metabolic determinants mediate salt stress adaptation and water use efficiency in basil (*Ocimum basilicum* L.). *Journal of plant physiology*, 169(17), 1737-1746.
- Bartling D., Radzio R., Steiner U., Weiler E. W. (1993). A glutathione S-transferase with glutathione-peroxidase activity from *Arabidopsis thaliana*: Molecular cloning and functional characterization. *European Journal of Biochemistry*, 216(2), 579-586.
- Bárzana, G., Aroca, R., Bienert, G. P., Chaumont, F., Ruiz-Lozano, J. M. (2014). New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27(4), 349-363.
- Baslam, M. & Goicoechea, N. (2012). Water deficit improved the capacity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) for inducing the accumulation of antioxidant compounds in lettuce leaves. *Mycorrhiza*, 22(5), 347-359.
- Bastmeyer, M., Deising, H. B., Bechinger, C. (2002). Force exertion in fungal infection. *Annual Review of Biophysics and Biomolecular Structure*, 31(1), 321-341.
- Basra, S. M., Ullah, E. H. S. A. N., Warriach, E. A., Cheema, M. A., & Afzal, I. (2003). Effect of storage on growth and yield of primed canola (*Brassica napus*) seeds. *International journal of agriculture and biology*, 5(2), 117-120.
- Beattie, G. A. (2011). Water relations in the interaction of foliar bacterial pathogens with plants. *Annual review of phytopathology*, 49, 533-555.
- Bebber, D. P. & Gurr, S. J. (2015). Crop-destroying fungal and oomycete pathogens challenge food security. *Fungal Genetics and Biology*, 74, 62-64.
- Bedini, S., Pellegrino, E., Avio, L., Pellegrini, S., Bazzoffi, P., Argese, E., Giovannetti, M. (2009). Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(7), 1491-1496.
- Beltrano, J., Ruscitti, M., Arango, M. C., Ronco, M. (2013). Effects of arbuscular mycorrhiza inoculation on plant growth, biological and physiological parameters and mineral nutrition in pepper grown under different salinity and p levels. *Journal of soil science and plant nutrition*, 13(1), 123-141.
- Bending, G. D., Aspray, T. J., Whipps, J. M. (2006). Significance of microbial interactions in the mycorrhizosphere. *Advances in Applied Microbiology*, 60, 97-132.
- Berbee, M. L., Taylor, J. W. (2010). Dating the molecular clock in fungi—how close are we?. *Fungal Biology Reviews*, 24(1-2), 1-16.

- Besserer, A., Puech-Pagès, V., Kiefer, P., Gomez-Roldan, V., Jauneau, A., Roy, S., Portais, J. C., Roux, C., Bécard, G., Séjalon-Delmas, N. (2006). Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS biology*, 4(7), e226.
- Bever J. D., Morton J. B., Antonovics J., Schultz P. A. (1996). Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology*, 84 (1): 71-82
- Bever, J. D., Richardson, S. C., Lawrence, B. M., Holmes, J., Watson, M. (2009). Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. *Ecology letters*, 12(1), 13-21.
- Bitterlich, M., Sandmann, M., Graefe, J. (2018). Arbuscular mycorrhiza alleviates restrictions to substrate water flow and delays transpiration limitation to stronger drought in tomato. *Frontiers in Plant Science*, 9, 154.
- Blair, J. E. (2009). Fungi. In: Hedges SB and Kumar S. *The Timetree of life*, pp. 213–220. *Oxford: University Press*.
- Blum, A. (2017). Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell & Environment*, 40(1), 4-10.
- Bojja, R. S., Cerny, R. L., Proctor, R. H., Du, L. (2004). Determining the biosynthetic sequence in the early steps of the fumonisin pathway by use of three gene-disruption mutants of *Fusarium verticillioides*. *Journal of agricultural and food chemistry*, 52(10), 2855-2860.
- Bonfante, P. & Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*, 1, 48.
- Bowles, T. M., Barrios-Masias, F. H., Carlisle, E. A., Cavagnaro, T. R., Jackson, L. E. (2016). Effects of arbuscular mycorrhizae on tomato yield, nutrient uptake, water relations, and soil carbon dynamics under deficit irrigation in field conditions. *Science of the Total Environment*, 566, 1223-1234.
- 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.
- Brewer, P. B., Koltai, H., Beveridge, C. A. (2013). Diverse roles of strigolactones in plant development. *Molecular plant*, 6(1), 18-28.
- Bruisson, S., Maillot, P., Schellenbaum, P., Walter, B., Gindro, K., Deglène-Benbrahim, L. (2016). Arbuscular mycorrhizal symbiosis stimulates key genes of the phenylpropanoid biosynthesis and stilbenoid production in grapevine leaves in response to downy mildew and grey mould infection. *Phytochemistry*, 131, 92-99.

- Brundrett, M. C. (2017). Global diversity and importance of mycorrhizal and nonmycorrhizal plants. *In Biogeography of mycorrhizal symbiosis* (pp. 533-556). Springer, Cham.
- Buetler, T. M. & Eaton, D. L. (1992). Complementary DNA cloning, messenger RNA expression, and induction of α -class glutathione S-transferases in mouse tissues. *Cancer research*, 52(2), 314-318.
- Bunn, R., Lekberg, Y., Zabinski, C. (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi ameliorate temperature stress in thermophilic plants. *Ecology*, 90(5), 1378-1388.
- Bücking, H. & Kafle, A. (2015). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in the nitrogen uptake of plants: current knowledge and research gaps. *Agronomy*, 5(4), 587-612.
- Calabrese, S., Kohler, A., Niehl, A., Veneault-Fourrey, C., Boller, T., Courty, P. E. (2017). Transcriptome analysis of the *Populus trichocarpa*–*Rhizophagus irregularis* mycorrhizal symbiosis: regulation of plant and fungal transportomes under nitrogen starvation. *Plant and Cell Physiology*, 58(6), 1003-1017.
- Cameron, D. D., Neal, A. L., van Wees, S. C., Ton, J. (2013). Mycorrhiza-induced resistance: more than the sum of its parts?. *Trends in plant science*, 18(10), 539-545.
- Cameron, D. D. (2010). Arbuscular mycorrhizal fungi as (agro) ecosystem engineers. *Plant and soil*, 333(1-2), 1-5.
- Campos-Soriano, L., García-Martínez, J., Segundo, B. S. (2012). The arbuscular mycorrhizal symbiosis promotes the systemic induction of regulatory defence-related genes in rice leaves and confers resistance to pathogen infection. *Molecular Plant Pathology*, 13(6), 579-592.
- Caverzan, A., Passaia, G., Rosa, S. B., Ribeiro, C. W., Lazzarotto, F., Margis-Pinheiro, M. (2012). Plant responses to stresses: role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection. *Genetics and molecular biology*, 35(4), 1011-1019.
- 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.
- Cendoya, E., Pinson-Gadais, L., Farnochi, M. C., Ramirez, M. L., Chéreau, S., Marcheguay, G., Ducos, C., Barreau, C., Richard-Forget, F. (2017). Abiotic conditions leading to *FUM* gene expression and fumonisin accumulation by *Fusarium proliferatum* strains grown on a wheat-based substrate. *International journal of food microbiology*, 253, 12-19.

- Chaki, M., Valderrama, R., Fernández-Ocaña, A. M., Carreras, A., Gómez-Rodríguez, M. V., Pedrajas, J. R., Begara-Morales, J. C., Sánchez-Calvo, B., Luque, F., Leterrier, M., Corpas, F. J., Barroso, J. B. (2010). Mechanical wounding induces a nitrosative stress by down-regulation of GSNO reductase and an increase in S-nitrosothiols in sunflower (*Helianthus annuus*) seedlings. *Journal of experimental botany*, 62(6), 1803-1813.
- Chang, P., Gerhardt, K. E., Huang, X. D., Yu, X. M., Glick, B. R., Gerwing, P. D., Greenberg, B. M. (2014). Plant growth-promoting bacteria facilitate the growth of barley and oats in salt-impacted soil: implications for phytoremediation of saline soils. *International journal of phytoremediation*, 16(11), 1133-1147.
- Chaparzadeh, N., D'Amico, M. L., Khavari-Nejad, R. A., Izzo, R., Navari-Izzo, F. (2004). Antioxidative responses of *Calendula officinalis* under salinity conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 42(9), 695-701.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of botany*, 89(7), 907-916.
- Cheeseman, J. M. (2007). Hydrogen peroxide and plant stress: a challenging relationship. *Plant stress*, 1(1), 4-15.
- Chen, S., Jin, W., Liu, A., Zhang, S., Liu, D., Wang, F., Lin, X., He, C. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) increase growth and secondary metabolism in cucumber subjected to low temperature stress. *Scientia Horticulturae*, 160, 222-229.
- Chen, X., Song, F., Liu, F., Tian, C., Liu, S., Xu, H., Zhu, X. (2014). Effect of different arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiology of maize at ambient and low temperature regimes. *The Scientific World Journal*, 2014.
- Chen, Z., & Gallie, D. R. (2006). Dehydroascorbate reductase affects leaf growth, development, and function. *Plant Physiology*, 142(2), 775-787.
- Chen, M., Arato, M., Borghi, L., Nouri, E., Reinhardt, D. (2018). Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi—From ecology to application. *Frontiers in plant science*, 9.
- Chi, M., Bhagwat, B., Lane, W. D., Tang, G., Su, Y., Sun, R., Oomah, B. D., Wiersma, P. A., Xiang, Y. (2014). Reduced polyphenol oxidase gene expression and enzymatic browning in potato (*Solanum tuberosum* L.) with artificial microRNAs. *BMC plant biology*, 14(1), 62.
- Chinnusamy, V. & Zhu, J. K. (2009). Epigenetic regulation of stress responses in plants. *Current opinion in plant biology*, 12(2), 133-139.

- Chitarra, W., Pagliarani, C., Maserti, B., Lumini, E., Siciliano, I., Cascone, P., Schubert, A., Gambino, G., Balestrini, R., Guerrieri, E. (2016). Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress. *Plant Physiology*, 171(2), 1009-1023.
- Cummins, I., Dixon, D. P., Freitag-Pohl, S., Skipsey, M., Edwards, R. (2011). Multiple roles for plant glutathione transferases in xenobiotic detoxification. *Drug metabolism reviews*, 43(2), 266-280.
- Czarnocka, W. & Karpiński, S. (2018). Friend or foe? Reactive oxygen species production, scavenging and signaling in plant response to environmental stresses. *Free Radical Biology and Medicine*, 122, 4-20.
- 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.
- de Araujo Pereira A. P., Santana M. C., Bonfim J. A., de Lourdes Mescolotti D., Cardoso E. J. B. N. (2018). Digging deeper to study the distribution of mycorrhizal arbuscular fungi along the soil profile in pure and mixed *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *Applied Soil Ecology*, 128, 1–11.
- Dearnaley, J. D. (2007). Further advances in orchid mycorrhizal research. *Mycorrhiza*, 17(6), 475-486.
- Dearnaley, J. W. D., Perotto, S., Selosse, M. A. (2016). Structure and development of orchid mycorrhizas. *Molecular mycorrhizal symbiosis*, 63-86.
- Dehghan, G., Amjad, L., Nosrati, H. (2013). Enzymatic and non-enzymatic antioxidant responses of alfalfa leaves and roots under different salinity levels. *Acta Biologica Hungarica*, 64(2), 207-217.
- Deisseroth, A. & Dounce, A. L. (1970). Catalase: Physical and chemical properties, mechanism of catalysis, and physiological role. *Physiological reviews*, 50(3), 319-375.
- del Río, L. A., Corpas, F. J., Sandalio, L. M., Palma, J. M., Gómez, M., Barroso, J. B. (2002). Reactive oxygen species, antioxidant systems and nitric oxide in peroxisomes. *Journal of experimental botany*, 53(372), 1255-1272.
- Demir, Y. & Kocaçalışkan, İ. (2001). Effects of NaCl and proline on polyphenol oxidase activity in bean seedlings. *Biologia Plantarum*, 44(4), 607-609.
- Desjardins, A. E. (2006). *Fusarium* mycotoxins: chemistry, genetics, and biology. *American Phytopathological Society* (APS Press).

- Dixon, D. P., Skipsey, M., Edwards, R. (2010). Roles for glutathione transferases in plant secondary metabolism. *Phytochemistry*, 71(4), 338-350.
- Dixon, D. P. & Edwards, R. (2010). Glutathione transferases. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 8.
- Dong, Y., Li, C., Zhang, Y., He, Q., Daud, M. K., Chen, J., Zhu, S. (2016). Glutathione S-transferase gene family in *Gossypium raimondii* and *G. arboreum*: comparative genomic study and their expression under salt stress. *Frontiers in plant science*, 7, 139.
- Doubková, P., Vlasáková, E., Sudová, R. (2013). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alleviates drought stress imposed on *Knautia arvensis* plants in serpentine soil. *Plant and soil*, 370(1-2), 149-161.
- Doulis, A. G., Debian, N., Kingston-Smith, A. H., Foyer, C. H. (1997). Differential localization of antioxidants in maize leaves. *Plant Physiology*, 114(3), 1031-1037.
- Du, L., Zhu, X., Gerber, R., Huffman, J., Lou, L., Jorgenson, J., Zaleta-Rivera, K., Wang, Q. (2008). Biosynthesis of sphinganine-analog mycotoxins. *Journal of industrial microbiology & biotechnology*, 35(6), 455-464.
- Duc, N. H., Csintalan, Z., Posta, K. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi mitigate negative effects of combined drought and heat stress on tomato plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 132, 297-307.
- Elstner, E. F. (1982). Oxygen activation and oxygen toxicity. *Annual review of plant physiology*, 33(1), 73-96.
- Eltayeb, A. E., Kawano, N., Badawi, G. H., Kaminaka, H., Sanekata, T., Shibahara, T., Inanaga, S., Tanaka, K. (2007). Overexpression of monodehydroascorbate reductase in transgenic tobacco confers enhanced tolerance to ozone, salt and polyethylene glycol stresses. *Planta*, 225(5), 1255-1264.
- Ergun, N., Okmen, G., Yolcu, H., Cantekin, Z., Ergun, Y., Isık, 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.
- Evelin, H., Giri, B., Kapoor, R. (2012). Contribution of *Glomus intraradices* inoculation to nutrient acquisition and mitigation of ionic imbalance in NaCl-stressed *Trigonella foenum-graecum*. *Mycorrhiza*, 22(3), 203-217.

- Evelin, H. & Kapoor, R. (2014). Arbuscular mycorrhizal symbiosis modulates antioxidant response in salt-stressed *Trigonella foenum-graecum* plants. *Mycorrhiza*, 24(3), 197-208.
- Evelin, H., Kapoor, R., Giri, B. (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Annals of botany*, 104(7), 1263-1280.
- Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., Siddique, K. H. M. (2012). Drought stress in plants: an overview. In *Plant responses to drought stress* (pp. 1-33). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Farooq, M., Hussain, M., Wakeel, A., Siddique, K. H. (2015). Salt stress in maize: effects, resistance mechanisms, and management. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2), 461-481.
- Feddermann, N., Finlay, R., Boller, T., Elfstrand, M. (2010). Functional diversity in arbuscular mycorrhiza—the role of gene expression, phosphorous nutrition and symbiotic efficiency. *Fungal Ecology*, 3(1), 1-8.
- Fedoroff, N. V., Battisti, D. S., Beachy, R. N., Cooper, P. J., Fischhoff, D. A., Hodges, C. N., Knauf, V. C., Lobell, D., Mazur, B. J., Molden, D., Reynolds, M. P., Ronald, P. C., Rosegrant, M. W., Sanchez, P. A., Vonshak, A., Zhu, J. K. (2010). Radically rethinking agriculture for the 21st century. *Science*, 327(5967), 833-834.
- Fehrmann, H. & Dimond, A. E. (1967). Peroxidase activity and *Phytophthora* resistance in different organs of potato plant. *Phytopathology*, 57(1), 69.
- Fellbaum, C. R., Mensah, J. A., Cloos, A. J., Strahan, G. E., Pfeffer, P. E., Kiers, E. T., Bücking, H. (2014). Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. *New Phytologist*, 203(2), 646-656.
- Ferreira, R. R., Fornazier, R. F., Vitória, A. P., Lea, P. J., Azevedo, R. A. (2002). Changes in antioxidant enzyme activities in soybean under cadmium stress. *Journal of Plant Nutrition*, 25(2), 327-342.
- 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.
- Fileccia, V., Ruisi, P., Ingrassia, R., Giambalvo, D., Frenda, A. S., Martinelli, F. (2017). Arbuscular mycorrhizal symbiosis mitigates the negative effects of salinity on durum wheat. *PloS one*, 12(9), e0184158.

- 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.
- Floudas, D., Binder, M., Riley, R., Barry, K., Blanchette, R. A., Henrissat, B., ... Aerts, A. (2012). The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes. *Science*, 336(6089), 1715-1719.
- Foolad, M. R. & Lin, G. Y. (1997). Genetic potential for salt tolerance during germination in *Lycopersicon* species. *HortScience*, 32(2), 296-300.
- Foyer, C. H., Kerchev, P. I., Hancock, R. D. (2012). The ABA-INSENSITIVE-4 (ABI4) transcription factor links redox, hormone and sugar signaling pathways. *Plant signaling & behavior*, 7(2), 276-281.
- Frank, B. (1885). Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze.
- 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.
- Frey, F. P., Urbany, C., Hüttel, B., Reinhardt, R., Stich, B. (2015). Genome-wide expression profiling and phenotypic evaluation of European maize inbreds at seedling stage in response to heat stress. *BMC genomics*, 16(1), 123.
- Frey-Klett, P., Garbaye, J. A., Tarkka, M. (2007). The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New phytologist*, 176(1), 22-36.
- Furukawa K. & Hohmann S. (2013). Synthetic biology: lessons from engineering yeast MAPK signalling pathways. *Molecular Microbiology*, 88: 5–19.
- Garg, N. & Manchanda, G. (2009). ROS generation in plants: boon or bane?. *Plant Biosystems*, 143(1), 81-96.
- Gholamhoseini, M., Ghalavand, A., Dolatabadian, A., Jamshidi, E., Khodaei-Joghan, A. (2013). Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on growth, yield, nutrient uptake and irrigation water productivity of sunflowers grown under drought stress. *Agricultural Water Management*, 117, 106-114.
- Giaveno, C. & Ferrero, J. (2003). Introduction of tropical maize genotypes to increase silage production in the central area of Santa Fe, Argentina. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 3(2).

- Gill, S. S. & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant physiology and biochemistry*, 48(12), 909-930.
- Giller K. E., Andersson J. A., Corbeels M., Kirkegaard J., Mortensen D., Erenstein O., Vanlauwe, B. (2015). Beyond conservation agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 6:870.
- Giovannetti, M. & Mosse, B. (1980). An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New phytologist*, 84(3), 489-500.
- Glazebrook, J. (2005). Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 43, 205-227.
- Goltapeh, E. M., Danesh, Y. R., Prasad, R., Varma, A. (2008). Mycorrhizal fungi: What we know and what should we know?. In *Mycorrhiza* (pp. 3-27). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Gong, M., Tang, M., Chen, H., Zhang, Q., Feng, X. (2013). Effects of two *Glomus* species on the growth and physiological performance of *Sophora davidii* seedlings under water stress. *New Forests*, 44(3), 399-408.
- Gonzalez-Chavez, M. C., Carrillo-Gonzalez, R., Wright, S. F., Nichols, K. A. (2004). The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environmental pollution*, 130(3), 317-323.
- 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.
- Gutjahr, C. & Parniske, M. (2017). Cell biology: control of partner lifetime in a plant–fungus relationship. *Current Biology*, 27(11), R420-R423.
- 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.
- Hage-Ahmed, K., Moyses, A., Voglgruber, A., Hadacek, F., Steinkellner, S. (2013b). Alterations in root exudation of intercropped tomato mediated by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and the soilborne pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Journal of Phytopathology*, 161(11-12), 763-773.
- Hage-Ahmed, K., Krammer, J., Steinkellner, S. (2013a). The intercropping partner affects arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* interactions in tomato. *Mycorrhiza*, 23(7), 543-550.

- Hameed, A., Dulfuza, E., Abd-Allah, E. F., Hashem, A., Kumar, A., Ahmad, P. (2014). Salinity stress and arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. In *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*, Volume 1 (pp. 139-159). *Springer*, New York, NY.
- Hamel, L. P., Nicole, M. C., Duplessis, S., Ellis, B. E. (2012). Mitogen-activated protein kinase signaling in plant-interacting fungi: Distinct messages from conserved messengers. *Plant Cell*, 24:1327-1351.
- Hammer, E. C. & Rillig, M. C. (2011). The influence of different stresses on glomalin levels in an arbuscular mycorrhizal fungus—salinity increases glomalin content. *PLoS One*, 6(12), e28426.
- Harrison, M. J. (2005). Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Microbiology*, 59, 19-42.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Anee, T. I., Fujita, M. (2017). Glutathione in plants: biosynthesis and physiological role in environmental stress tolerance. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 23(2), 249-268.
- Hasanuzzaman, M., Hossain, M. A., da Silva, J. A. T., Fujita, M. (2012). Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: antioxidant defense is a key factor. In *Crop stress and its management: Perspectives and strategies* (pp. 261-315). *Springer*, Dordrecht.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M., Roychowdhury, R., Fujita, M. (2013). Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International journal of molecular sciences*, 14(5), 9643-9684.
- Hasanuzzaman, M., Hossain, M. A., Fujita, M. (2010). Selenium in higher plants: physiological role, antioxidant metabolism and abiotic stress tolerance. *J Plant Sci*, 5(4), 354-375.
- Hashem, A., Abd-Allah, E. F., Alqarawi, A. A., Aldubise, A., Egamberdieva, D. (2015). Arbuscular mycorrhizal fungi enhances salinity tolerance of *Panicum turgidum* Forssk by altering photosynthetic and antioxidant pathways. *Journal of plant interactions*, 10(1), 230-242.
- 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.
- Hatfield, J. L. & Prueger, J. H. (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and climate extremes*, 10, 4-10.

- Hatzig, S., Kumar, A., Neubert, A., Schubert, S. (2010). PEP-Carboxylase activity: a comparison of its role in a C4 and a C3 species under salt stress. *Journal of agronomy and crop science*, 196(3), 185-192.
- Hawkes, C. V., Hartley, I. P., Ineson, P., Fitter, A. H. (2008). Soil temperature affects carbon allocation within arbuscular mycorrhizal networks and carbon transport from plant to fungus. *Global Change Biology*, 14(5), 1181-1190.
- Hodge, S., Ward, J. L., Beale, M. H., Bennett, M., Mansfield, J. W., Powell, G. (2013). Aphid-induced accumulation of trehalose in *Arabidopsis thaliana* is systemic and dependent upon aphid density. *Planta*, 237(4), 1057-1064.
- Hogekamp, C. & Küster, H. (2013). A roadmap of cell-type specific gene expression during sequential stages of the arbuscular mycorrhiza symbiosis. *BMC genomics*, 14(1), 306.
- Hohmann, S. (2002). Osmotic stress signaling and osmoadaptation in Yeasts. *Microbiol Mol Biol R* 66, 300–372.
- Hung, Y. C., Sava, V. M., Makan, S. Y., Chen, T. H. J., Hong, M. Y., Huang, G. S. (2002). Antioxidant activity of melanins derived from tea: comparison between different oxidative states. *Food Chemistry*, 78(2), 233-240.
- Ikeuchi, M., Ogawa, Y., Iwase, A., Sugimoto, K. (2016). Plant regeneration: cellular origins and molecular mechanisms. *Development*, 143(9), 1442-1451.
- Ikeuchi, M., Iwase, A., Rymen, B., Lambomez, A., Kojima, M., Takebayashi, Y., Heyman, J., Watanabe, S., Seo, M., Veylder, L. D., Sakakibara, H., Sugimoto, K.. (2017). Wounding triggers callus formation via dynamic hormonal and transcriptional changes. *Plant physiology*, 175(3), 1158-1174.
- 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.
- Iwamoto, M., Maekawa, M., Saito, A., Higo, H., Higo, K. (1998). Evolutionary relationship of plant catalase genes inferred from exon-intron structures: isozyme divergence after the separation of monocots and dicots. *Theoretical and Applied Genetics*, 97(1-2), 9-19.
- Jafar, M. Z., Farooq, M., Cheema, M. A., Afzal, I., Basra, S. M. A., Wahid, M. A., Aziz, T., Shahid, M. (2012). Improving the performance of wheat by seed priming under saline conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 198(1), 38-45.

- Jahromi, F., Aroca, R., Porcel, R., Ruiz-Lozano, J. M. (2008). Influence of salinity on the *in vitro* development of *Glomus intraradices* and on the *in vivo* physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. *Microbial Ecology*, 55(1), 45.
- Jaleel, C. A., Sankar, B., Murali, P. V., Gomathinayagam, M., Lakshmanan, G. M. A., Panneerselvam, R. (2008b). Water deficit stress effects on reactive oxygen metabolism in *Catharanthus roseus*; impacts on ajmalicine accumulation. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 62(1), 105-111.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sankar, B., Gopi, R., Somasundaram, R., Panneerselvam, R. (2007a). Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 59(2), 150-157.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A., Gopi, R., Somasundaram, R., Panneerselvam, R. (2007b). *Pseudomonas fluorescens* enhances biomass yield and ajmalicine production in *Catharanthus roseus* under water deficit stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 60(1), 7-11.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A., Gopi, R., Somasundaram, R., Panneerselvam, R. (2007c). Water deficit stress mitigation by calcium chloride in *Catharanthus roseus*: Effects on oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation. *Colloids and surfaces B: Biointerfaces*, 60(1), 110-116.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Lakshmanan, G. M. A., Gomathinayagam, M., Panneerselvam, R. (2008a). Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 61(2), 298-303.
- Janská, A., Maršík, P., Zelenková, S., Ovesná, J. (2010). Cold stress and acclimation—what is important for metabolic adjustment?. *Plant Biology*, 12(3), 395-405.
- Javot, H., Penmetsa, R. V., Terzaghi, N., Cook, D. R., Harrison, M. J. (2007). A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(5), 1720-1725.
- Jeffries, P. & Barea, J. M. (2012). 4 Arbuscular Mycorrhiza: A key component of sustainable plant–soil ecosystems. In *Fungal Associations* (pp. 51-75). Springer, Berlin, Heidelberg.
- 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.
- Jimenez, A., Hernandez, J. A., del Rio, L. A., Sevilla, F. (1997). Evidence for the presence of the ascorbate-glutathione cycle in mitochondria and peroxisomes of pea leaves. *Plant physiology*, 114(1), 275-284.
- Jones, J. D. & Dangl, J. L. (2006). The plant immune system. *nature*, 444(7117), 323.
- Jung, S. C., Martinez-Medina, A., Lopez-Raez, J. A., Pozo, M. J. (2012). Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. *Journal of chemical ecology*, 38(6), 651-664.
- Kamel, L., Tang, N., Malbreil, M., San Clemente, H., Le Marquer, M., Roux, C., Frei dit Frey, N. (2017). The comparison of expressed candidate secreted proteins from two arbuscular mycorrhizal fungi unravels common and specific molecular tools to invade different host plants. *Frontiers in plant science*, 8, 124.
- Kapoor, R., Evelin, H., Mathur, P., Giri, B. (2013). Arbuscular mycorrhiza: approaches for abiotic stress tolerance in crop plants for sustainable agriculture. In *Plant acclimation to environmental stress* (pp. 359-401). Springer, New York, NY.
- Karuppanapandian, T., Moon, J. C., Kim, C., Manoharan, K., Kim, W. (2011). Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. *Australian Journal of Crop Science*, 5(6), 709.
- Kaur, G., Asthir, B. (2015). Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. *Biologia plantarum*, 59(4), 609-619.
- Kaya, C., Ashraf, M., Dikilitas, M., Tuna, A. L. (2013a). Alleviation of salt stress-induced adverse effects on maize plants by exogenous application of indoleacetic acid (IAA) and inorganic nutrients-A field trial. *Australian Journal of Crop Science*, 7(2), 249.
- Kaya, C., Sonmez, O., Aydemir, S., Ashraf, M., Dikilitas, M. (2013b). 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.
- Kayani, W. K., Majid, S. A., Mahmood, T., Naqvi, S. M. S., Waheed, A. (2011). Effect of temperature stress on polyphenol oxidase activity in grains of some wheat cultivars. *Pakistan Journal of Botany*, 43(2), 1011-1020.
- Kerchev, P. I., Fenton, B., Foyer, C. H., Hancock, R. D. (2012). Infestation of potato (*Solanum tuberosum* L.) by the peach-potato aphid (*Myzus persicae* Sulzer) alters cellular redox status and is influenced by ascorbate. *Plant, cell & environment*, 35(2), 430-440.

- Kiers, E. T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J. A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C.R., Kowalchuk, G.A., Hart, M.M., Bago, A., Palmer, T.M., West, S.A., Vandenkoornhuysse, P., Jansa, J., Bücking, H. (2011). Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333(6044), 880-882.
- Kimanya, M. E., De Meulenaer, B., Roberfroid, D., Lachat, C., Kolsteren, P. (2010). Fumonisin exposure through maize in complementary foods is inversely associated with linear growth of infants in Tanzania. *Molecular nutrition & food research*, 54(11), 1659-1667.
- Kirby, T. W., Lancaster Jr, J. R., Fridovich, I. (1981). Isolation and characterization of the iron-containing superoxide dismutase of *Methanobacterium bryantii*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 210(1), 140-148.
- Kohler, A., Kuo, A., Nagy, L. G., Morin, E., Barry, K. W., Buscot, F., Canbäck, B., Choi, C., Cichocki, N., Clum, A., Colpaert, J., Copeland, A., Costa, M.D., Doré, J., Floudas, D., Gay, G., Girlanda, M., Henrissat, B., Herrmann, S., Hess, J., Högberg, N., Johansson, T., Khouja, H.R., LaButti, K., Lahrmann, U., Levasseur, A., Lindquist, E.A., Lipzen, A., Marmeisse, R., Martino, E., Murat, C., Ngan, C.Y., Nehls, U., Plett, J.M., Pringle, A., Ohm, R.A., Perotto, S., Peter, M., Riley, R., Rineau, F., Ruytinx, J., Salamov, A., Shah, F., Sun, H., Tarkka, M., Tritt, A., Veneault-Fourrey, C., Zuccaro, A., Tunlid, A., Grigoriev, I.V., Hibbett, D.S., Martin, F. (2015). Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature genetics*, 47(4), 410.
- Kohler, J., Caravaca, F., Roldán, A. (2009). Effect of drought on the stability of rhizosphere soil aggregates of *Lactuca sativa* grown in a degraded soil inoculated with PGPR and AM fungi. *Applied Soil Ecology*, 42(2), 160-165.
- Kohout, P. (2017). Biogeography of ericoid mycorrhiza. In *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis* (pp. 179-193). Springer, Cham.
- 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.
- Koo, A. J., Gao, X., Daniel Jones, A., Howe, G. A. (2009). A rapid wound signal activates the systemic synthesis of bioactive jasmonates in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 59(6), 974-986.

- Krasensky, J. & Jonak, C. (2012). Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of experimental botany*, 63(4), 1593-1608.
- Krautz, R., Arefin, B., Theopold, U. (2014). Damage signals in the insect immune response. *Frontiers in plant science*, 5, 342.
- Kretzschmar, T., Kohlen, W., Sasse, J., Borghi, L., Schlegel, M., Bachelier, J. B., Reinhardt, D., Bours, R., Bouwmeester, H. J., Martinoia, E. (2012). A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching. *Nature*, 483(7389), 341.
- Kumar, M. (2013). Crop plants and abiotic stresses. *J. Biomol. Res. Ther*, 3(1).
- Kumar, S., Kaur, R., Kaur, N., Bhandhari, K., Kaushal, N., Gupta, K., Bains, T. S., Nayyar, H. (2011a). Heat-stress induced inhibition in growth and chlorosis in mungbean (*Phaseolus aureus* Roxb.) is partly mitigated by ascorbic acid application and is related to reduction in oxidative stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(6), 2091.
- Kumar, S., Malik, J., Thakur, P., Kaistha, S., Sharma, K. D., Upadhyaya, H. D., Berger, J. D., Nayyar, H. (2011b). Growth and metabolic responses of contrasting chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes to chilling stress at reproductive phase. *Acta physiologiae plantarum*, 33(3), 779-787.
- Lallement, P. A., Meux, E., Gualberto, J. M., Dumarcay, S., Favier, F., Didierjean, C., Saul, f., Haouz, A., Morel-Rouhier, M., Gelbaye, E., Rouhier, N., Hecker, A. (2015). Glutathionyl-hydroquinone reductases from poplar are plastidial proteins that deglutathionylate both reduced and oxidized glutathionylated quinones. *FEBS letters*, 589(1), 37-44.
- 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.
- Larcher, W. (1987). Stress bei pflanzen. *Naturwissenschaften*, 74(4), 158-167.
- Larcher, W. (2003). Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups. *Springer Science & Business Media*.
- Latef, A. A. H. A. & Chaoxing, H. (2011). Arbuscular mycorrhizal influence on growth, photosynthetic pigments, osmotic adjustment and oxidative stress in tomato plants subjected to low temperature stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(4), 1217-1225.
- Lauressergues, D., André, O., Peng, J., Wen, J., Chen, R., Ratet, P., Tadege M., Mysore K.S., Rochange, S. F. (2014). Strigolactones contribute to shoot elongation and to the

- formation of leaf margin serrations in *Medicago truncatula* R108. *Journal of Experimental Botany*, 66(5), 1237-1244.
- Lecomte, J., St-Arnaud, M., Hijri, M. (2011). Isolation and identification of soil bacteria growing at the expense of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS microbiology letters*, 317(1), 43-51.
- 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.
- Lehman R. M., Taheri W. I., Osborne S. L., Buyer J. S., Douds D. D. (2012). Fall cover cropping can increase arbuscular mycorrhizae in soils supporting intensive agricultural production. *Appl. Soil Ecol.* 61, 300–304.
- Lenoir, I., Fontaine, J., Sahraoui, A. L. H. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungal responses to abiotic stresses: a review. *Phytochemistry*, 123, 4-15.
- Li, T., Hu, Y. J., Hao, Z. P., Li, H., Wang, Y. S., Chen, B. D. (2013b). First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*, 197(2), 617-630.
- Li, Y., Liu, Z., Hou, H., Lei, H., Zhu, X., Li, X., He, X., Tian, C. (2013a). Arbuscular mycorrhizal fungi-enhanced resistance against *Phytophthora sojae* infection on soybean leaves is mediated by a network involving hydrogen peroxide, jasmonic acid, and the metabolism of carbon and nitrogen. *Acta physiologiae plantarum*, 35(12), 3465-3475.
- Lima, C. S., Pfenning, L. H., Costa, S. S., Abreu, L. M., Leslie, J. F. (2012). *Fusarium tuiense* sp. nov., a member of the *Gibberella fujikuroi* complex that causes mango malformation in Brazil. *Mycologia*, 104(6), 1408-1419.
- Linderman, R. G. (2008). The mycorrhizosphere phenomenon. *Mycorrhiza works*. Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, Braunschweig, 341-355.
- Lioussanne, L., Jolicœur, 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.
- Lioussanne, L., Jolicœur, 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.

- Liu, A., Chen, S., Chang, R., Liu, D., Chen, H., Ahammed, G.J., Lin, X., He, C. (2014). Arbuscular mycorrhizae improve low temperature tolerance in cucumber via alterations in H₂O₂ accumulation and ATPase activity. *Journal of plant research*, 127(6), 775-785.
- Liu, H. J., Tang, Z. X., Han, X. M., Yang, Z. L., Zhang, F. M., Yang, H. L., Liu, Y. J., Zeng, Q. Y. (2015). Divergence in enzymatic activities in the soybean GST supergene family provides new insight into the evolutionary dynamics of whole-genome duplicates. *Molecular biology and evolution*, 32(11), 2844-2859.
- Livak, K. J. & Schmittgen, T. D. (2001). Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2⁻ ΔΔCT method. *Methods*, 25(4), 402-408.
- Loeb, G., Stout, M. J., Duffey, S. S. (1997). Drought stress in tomatoes: changes in plant chemistry and potential nonlinear consequences for insect herbivores. *Oikos*, 456-468.
- 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.
- López-García, Á., Varela-Cervero, S., Vasar, M., Öpik, M., Barea, J. M., Azcón-Aguilar, C. (2017). Plant traits determine the phylogenetic structure of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Molecular ecology*, 26(24), 6948-6959.
- López-Ráez, J. A., Verhage, A., Fernández, I., García, J. M., Azcón-Aguilar, C., Flors, V., Pozo, M. J. (2010). Hormonal and transcriptional profiles highlight common and differential host responses to arbuscular mycorrhizal fungi and the regulation of the oxylipin pathway. *Journal of experimental botany*, 61(10), 2589-2601.
- López-Ráez, J. A., Charnikhova, T., Fernández, I., Bouwmeester, H., Pozo, M. J. (2011). Arbuscular mycorrhizal symbiosis decreases strigolactone production in tomato. *Journal of plant physiology*, 168(3), 294-297.
- Mäder, P., Edenhofer, S., Boller, T., Wiemken, A., Niggli, U. (2000). Arbuscular mycorrhizae in a long-term field trial comparing low-input (organic, biological) and high-input (conventional) farming systems in a crop rotation. *Biology and fertility of Soils*, 31(2), 150-156.
- Madiba, O. F. (2014). Alleviation of soil stresses by arbuscular mycorrhizal fungi. In *Mycorrhizal Fungi: Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration* (pp. 215-224). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Maffei, M. E., Mithöfer, A., Boland, W. (2007). Before gene expression: early events in plant–insect interaction. *Trends in plant science*, 12(7), 310-316.

- Maggio, A., Raimondi, G., Martino, A., De Pascale, S. (2007). Salt stress response in tomato beyond the salinity tolerance threshold. *Environmental and Experimental Botany*, 59(3), 276-282.
- Maillet, F., Poinso, V., André, O., Puech-Pagès, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A. Martinez, E. A. (2011). Fungal lipochitoooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*, 469(7328), 58.
- Manickavelu, A., Kawaura, K., Oishi, K., Shin-I, T., Kohara, Y., Yahiaoui, N., Keller, B., Suzuki, A., Yano, K., Ogihara, Y. (2010). Comparative gene expression analysis of susceptible and resistant near-isogenic lines in common wheat infected by *Puccinia triticina*. *DNA research*, 17(4), 211-222.
- Mannervik, B., Helena Danielson, U., Ketterer, B. (1988). Glutathione transferases—structure and catalytic activity. *Critical Reviews in Biochemistry*, 23(3), 283-337.
- Manoharan, P. T., Shanmugaiah, V., Balasubramanian, N., Gomathinayagam, S., Sharma, M. P., Muthuchelian, K. (2010). Influence of AM fungi on the growth and physiological status of *Erythrina variegata* Linn. grown under different water stress conditions. *European Journal of Soil Biology*, 46(2), 151-156.
- Marrs, K. A. (1996). The functions and regulation of glutathione S-transferases in plants. *Annual review of plant biology*, 47(1), 127-158.
- Martin, F., Kohler, A., Duplessis, S. (2007). Living in harmony in the wood underground: ectomycorrhizal genomics. *Current Opinion in Plant Biology*, 10(2), 204-210.
- Maruyama, K., Ogata, T., Kanamori, N., Yoshiwara, K., Goto, S., Yamamoto, Y. Y., ... Iuchi, S. (2017). Design of an optimal promoter involved in the heat-induced transcriptional pathway in *Arabidopsis*, soybean, rice and maize. *The Plant Journal*, 89(4), 671-680.
- Mäser, P., Eckelman, B., Vaidyanathan, R., Horie, T., Fairbairn, D. J., Kubo, M., ... Robertson, W. (2002). Altered shoot/root Na⁺ distribution and bifurcating salt sensitivity in *Arabidopsis* by genetic disruption of the Na⁺ transporter AtHKT1. *FEBS letters*, 531(2), 157-161.
- Mathur, S., Sharma, M. P., Jajoo, A. (2018). Improved photosynthetic efficacy of maize (*Zea mays*) plants with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) under high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 180, 149-154.
- Matsubara, Y. I., Okada, T., Liu, J. (2014). Suppression of *Fusarium* crown rot and increase in several free amino acids in mycorrhizal asparagus. *American Journal of Plant Sciences*, 5(02), 235.

- 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.
- Mayer, A. M. (2006). Polyphenol oxidases in plants and fungi: going places? A review. *Phytochemistry*, 67(21), 2318-2331.
- Medina, A., Schmidt-Heydt, M., Cárdenas-Chávez, D. L., Parra, R., Geisen, R., Magan, N. (2013). Integrating toxin gene expression, growth and fumonisin B1 and B2 production by a strain of *Fusarium verticillioides* under different environmental factors. *Journal of the Royal Society Interface*, 10(85), 20130320.
- Meier, S., Borie, F., Bolan, N., Cornejo, P. (2012). Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 42(7), 741-775.
- Menezes-Benavente, L., Kernodle, S. P., Margis-Pinheiro, M., Scandalios, J. G. (2004). Salt-induced antioxidant metabolism defenses in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Redox report*, 9(1), 29-36.
- Meng, X., & Zhang, S. (2013). MAPK cascades in plant disease resistance signaling. *Annual Review of Phytopathology*, 51, 245-266.
- Mhamdi, A., Queval, G., Chaouch, S., Vanderauwera, S., Van Breusegem, F., Noctor, G. (2010). Catalase function in plants: a focus on *Arabidopsis* mutants as stress-mimic models. *Journal of Experimental Botany*, 61(15), 4197-4220.
- Millar, A. H., Mittova, V., Kiddle, G., Heazlewood, J. L., Bartoli, C. G., Theodoulou, F. L., Foyer, C. H. (2003). Control of ascorbate synthesis by respiration and its implications for stress responses. *Plant Physiology*, 133(2), 443-447.
- 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.
- Miransari, M. (2010). Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Plant Biology*, 12(4), 563-569.
- Miransari, M., Bahrami, H. A., Rejali, F., Malakouti, M. J. (2008). Using arbuscular mycorrhiza to alleviate the stress of soil compaction on wheat (*Triticum aestivum* L.) growth. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(5), 1197-1206.
- Mittler, R. & Blumwald, E. (2010). Genetic engineering for modern agriculture: challenges and perspectives. *Annual review of plant biology*, 61, 443-462.
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, 7(9), 405-410.

- Mittler, R. (2006). Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in plant science*, 11(1), 15-19.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., Van Breusegem, F. (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in plant science*, 9(10), 490-498.
- Mittler, R. (2017). ROS are good. *Trends in plant science*, 22(1), 11-19.
- Mo, Y., Wang, Y., Yang, R., Zheng, J., Liu, C., Li, H., Zhang, X. (2016). Regulation of plant growth, photosynthesis, antioxidation and osmosis by an arbuscular mycorrhizal fungus in watermelon seedlings under well-watered and drought conditions. *Frontiers in plant science*, 7, 644.
- Mohsenzadeh, S., Esmaili, M., Moosavi, F., Shahrtash, M., Saffari, B., Mohabatkar, H. (2011). Plant glutathione S-transferase classification, structure and evolution. *African Journal of Biotechnology*, 10(42), 8160-8165.
- Molazem, D. & Azimi, J. (2015). Morpho-physiological characterization in eight varieties of maize (*Zea mays* L.) under soil salinity. *Polish Journal of Environmental Studies*, 24(6).
- Moreno, A. A. & Orellana, A. (2011). The physiological role of the unfolded protein response in plants. *Biological research*, 44(1), 75-80.
- Mustafa G., Khong N. G., Tisserant B., Randoux B., Fontaine J., Magnin-Robert M., Reignault P., Sahraoui A.L.H. (2017a). Defence mechanisms associated with mycorrhiza-induced resistance in wheat against powdery mildew. *Functional plant biology*, 44(4), 443-454.
- Mustafa, G., Randoux, B., Tisserant, B., Fontaine, J., Magnin-Robert, M., Sahraoui, A. L. H., Reignault, P. H. (2016). Phosphorus supply, arbuscular mycorrhizal fungal species, and plant genotype impact on the protective efficacy of mycorrhizal inoculation against wheat powdery mildew. *Mycorrhiza*, 26(7), 685-697.
- Nagababu, E., Chrest, F. J., Rifkind, J. M. (2003). Hydrogen-peroxide-induced heme degradation in red blood cells: the protective roles of catalase and glutathione peroxidase. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1620(1-3), 211-217.
- Nair, A., Kolet, S. P., Thulasiram, H. V., Bhargava, S. (2015). Role of methyl jasmonate in the expression of mycorrhizal induced resistance against *Fusarium oxysporum* in tomato plants. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 92, 139-145.
- Nakabayashi, R. & Saito, K. (2015). Integrated metabolomics for abiotic stress responses in plants. *Current opinion in plant biology*, 24, 10-16.

- Nawkar, G., Maibam, P., Park, J., Sahi, V., Lee, S., Kang, C. (2013). UV-induced cell death in plants. *International journal of molecular sciences*, 14(1), 1608-1628.
- Neuenkamp, L., Moora, M., Öpik, M., Davison, J., Gerz, M., Männistö, M., Jairus, T., Vasar, M., Zobel, M. (2018). The role of plant mycorrhizal type and status in modulating the relationship between plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytologist*, 220(4), 1236-1247.
- Nguyen T.V., Schafer W., Bormann J. (2012). The stress-activated protein kinase FgOS-2 is a key regulator in the life cycle of the cereal pathogen *Fusarium graminearum*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 25, 1142–56.
- Nianiou-Obeidat, I., Madesis, P., Kissoudis, C., Voulgari, G., Chronopoulou, E., Tsaftaris, A., Labrou, N. E. (2017). Plant glutathione transferase-mediated stress tolerance: functions and biotechnological applications. *Plant cell reports*, 36(6), 791-805.
- Nichols, K. A. (2008). Indirect contributions of AM fungi and soil aggregation to plant growth and protection. In *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry* (pp. 177-194). Springer, Dordrecht.
- Nisar, N., Li, L., Lu, S., Khin, N. C., Pogson, B. J. (2015). Carotenoid metabolism in plants. *Molecular plant*, 8(1), 68-82.
- Noctor, G., Gomez, L., Vanacker, H., Foyer, C. H. (2002). Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. *Journal of experimental botany*, 53(372), 1283-1304.
- Noctor, G., Reichheld, J. P., Foyer, C. H. (2018). ROS-related redox regulation and signaling in plants. In *Seminars in cell & developmental biology* (Vol. 80, pp. 3-12). Academic Press.
- Nuccio, M. L., Wu, J., Mowers, R., Zhou, H. P., Meghji, M., Primavesi, L. F., Basu, S. S. (2015). Expression of trehalose-6-phosphate phosphatase in maize ears improves yield in well-watered and drought conditions. *Nature biotechnology*, 33(8), 862.
- Ohnishi, S., Miyoshi, T., Shirai, S. (2010). Low temperature stress at different flower developmental stages affects pollen development, pollination, and pod set in soybean. *Environmental and Experimental Botany*, 69(1), 56-62.
- 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 H₂O₂ in Arabidopsis roots. *FEBS letters*, 588(6), 1008-1015.
- Ortiz, N., Armada, E., Duque, E., Roldán, A., Azcón, R. (2015). Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi and/or bacteria to enhancing plant drought tolerance under natural

- soil conditions: effectiveness of autochthonous or allochthonous strains. *Journal of plant physiology*, 174, 87-96.
- Osborne, C. P., Wythe, E. J., Ibrahim, D. G., Gilbert, M. E., Ripley, B. S. (2008). Low temperature effects on leaf physiology and survivorship in the C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata*. *Journal of Experimental Botany*, 59(7), 1743-1754.
- Overmyer, K., Brosché, M., Kangasjärvi, J. (2003). Reactive oxygen species and hormonal control of cell death. *Trends in plant science*, 8(7), 335-342.
- 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.
- Parihar, P., Singh, S., Singh, R., Singh, V. P., Prasad, S. M. (2015). Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(6), 4056-4075.
- Parniske, M. (2008). Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10), 763.
- Passardi, F., Longet, D., Penel, C., Dunand, C. (2004). The class III peroxidase multigenic family in rice and its evolution in land plants. *Phytochemistry*, 65(13), 1879-1893.
- Pedranzani, H., Rodríguez-Rivera, M., Gutiérrez, M., Porcel, R., Hause, B., Ruiz-Lozano, J. M. (2016). Arbuscular mycorrhizal symbiosis regulates physiology and performance of *Digitaria eriantha* plants subjected to abiotic stresses by modulating antioxidant and jasmonate levels. *Mycorrhiza*, 26(2), 141-152.
- Pesis, E., Ackerman, M., Ben-Arie, R., Feygenberg, O., Feng, X., Apelbaum, A., Goren, R., Prusky, D. (2002). Ethylene involvement in chilling injury symptoms of avocado during cold storage. *Postharvest Biology and Technology*, 24(2), 171-181.
- Petrussa, E., Braidot, E., Zancani, M., Peresson, C., Bertolini, A., Patui, S., Vianello, A. (2013). Plant flavonoids—biosynthesis, transport and involvement in stress responses. *International journal of molecular sciences*, 14(7), 14950-14973.
- Pieterse, C. M., Leon-Reyes, A., Van der Ent, S., Van Wees, S. C. (2009). Networking by small-molecule hormones in plant immunity. *Nature chemical biology*, 5(5), 308.
- Pieterse, C. M. J., Koornneef, A., Leon Reyes, H. A., Ritsema, T., Verhage, A., Joosten, R. G., Dicke, M. (2008). Cross-talk between signaling pathways leading to defense against pathogens and insects. pp. 1-9. in M. Lorito, S.L. Woo, F. Scala, *Biology of Plant-microbe Interactions*. International Society for Molecular Plant-Microbe Interactions, St. Paul, MN.

- Piramila, B. H. M., Prabha, A. L., Nandagopalan, V., Stanley, A. L. (2012). Effect of heat treatment on germination, seedling growth and some biochemical parameters of dry seeds of black gram. *Int. J. Pharm. Phytopharmacol. Res*, 1, 194-202.
- Pischl, P. H. & Barber, N. A. (2016). Plant responses to arbuscular mycorrhizae under elevated temperature and drought. *Journal of Plant Ecology*, 10(4), 692-701.
- Porcel, R., Aroca, R., Ruiz-Lozano, J. M. (2012). Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1), 181-200.
- Pozo, M. J., Verhage, A., García-Andrade, J., García, J. M., Azcón-Aguilar, C. (2009). Priming plant defence against pathogens by arbuscular mycorrhizal fungi. In *Mycorrhizas-functional processes and ecological impact* (pp. 123-135). Springer, Berlin, Heidelberg.
- 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.
- Qu, C., Liu, C., Gong, X., Li, C., Hong, M., Wang, L., Hong, F. (2012). Impairment of maize seedling photosynthesis caused by a combination of potassium deficiency and salt stress. *Environmental and experimental botany*, 75, 134-141.
- Querejeta, J. I. (2017). Soil water retention and availability as influenced by mycorrhizal symbiosis: consequences for individual plants, communities, and ecosystems. In *Mycorrhizal Mediation of Soil* (pp. 299-317). Elsevier.
- Quintero, J. M., Fournier, J. M., Benlloch, M. (2007). Na⁺ accumulation in shoot is related to water transport in K⁺-starved sunflower plants but not in plants with a normal K⁺ status. *Journal of plant physiology*, 164(1), 60-67.
- 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).
- Rao, A. C. & Reddy, A. R. (2008). Glutathione reductase: a putative redox regulatory system in plant cells. In *Sulfur assimilation and abiotic stress in plants* (pp. 111-147). Springer, Berlin, Heidelberg.

- Rapparini, F. & Peñuelas, J. (2014). Mycorrhizal fungi to alleviate drought stress on plant growth. In *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses, Volume 1* (pp. 21-42). Springer, New York, NY.
- Rasheed, R., Wahid, A., Farooq, M., Hussain, I., Basra, S. M. (2011). Role of proline and glycinebetaine pretreatments in improving heat tolerance of sprouting sugarcane (*Saccharum* sp.) buds. *Plant Growth Regulation*, 65(1), 35-45.
- Rathmell, W. G. & Sequeira, L. (1974). Soluble peroxidase in fluid from the intercellular spaces of tobacco leaves. *Plant Physiology*, 53(2), 317-318.
- Rehrig, E. M., Appel, H. M., Jones, A. D., Schultz, J. C. (2014). Roles for jasmonate-and ethylene-induced transcription factors in the ability of *Arabidopsis* to respond differentially to damage caused by two insect herbivores. *Frontiers in plant science*, 5, 407.
- Ren, C. G., Kong, C. C., Yan, K., Xie, Z. H. (2019). Transcriptome analysis reveals the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on *Sesbania cannabina* expose to high salinity. *Scientific reports*, 9(1), 2780.
- Revillini, D., Gehring, C. A., Johnson, N. C. (2016). The role of locally adapted mycorrhizas and rhizobacteria in plant–soil feedback systems. *Functional Ecology*, 30(7), 1086-1098.
- Rezaei, M. K., Shobbar, Z. S., Shahbazi, M., Abedini, R., Zare, S. (2013). Glutathione S-transferase (GST) family in barley: identification of members, enzyme activity, and gene expression pattern. *Journal of plant physiology*, 170(14), 1277-1284.
- Rho, H., Hsieh, M., Kandel, S. L., Cantillo, J., Doty, S. L., Kim, S. H. (2018). Do endophytes promote growth of host plants under stress? A meta-analysis on plant stress mitigation by endophytes. *Microbial ecology*, 75(2), 407-418.
- Rillig M. C., Aguilar-Trigueros C. A., Bergmann J., Verbruggen E., Veresoglou S. D., Lehmann A. (2015). Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytology* 205, 1385–1388.
- Rivero, J., Gamir, J., Aroca, R., Pozo, M. J., Flors, V. (2015). Metabolic transition in mycorrhizal tomato roots. *Frontiers in microbiology*, 6, 598.
- Roldan, A., Salinas-Garcia, J. R., Alguacil, M. M., Caravaca, F. (2007). Soil sustainability indicators following conservation tillage practices under subtropical maize and bean crops. *Soil and Tillage Research*, 93(2), 273-282.
- Ryan, M. H., Small, D. R., Ash, J. E. (2000). Phosphorus controls the level of colonisation by arbuscular mycorrhizal fungi in conventional and biodynamic irrigated dairy pastures. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 40(5), 663-670.

- Saito, H., & Tatebayashi, K. (2004). Regulation of the osmoregulatory HOG MAPK cascade in yeast. *The Journal of Biochemistry*, 136, 267–272.
- Säle V., Aguilera P., Laczko E., Mäder P., Berner A., Zihlmann U., van der Heijden, M. G. A., Oehl, F. (2015). Impact of conservation tillage and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 84, 38–52.
- Scandalios, J. G., Guan, L., Polidoros, A. N. (1997). Catalases in plants: gene structure, properties, regulation, and expression. *Cold Spring Harbor Monograph Series*, 34, 343-406.
- Scervino, J. M., Gottlieb, A., Silvani, V. A., Pérgola, M., Fernández, L., Godeas, A. M. (2009). Exudates of dark septate endophyte (DSE) modulate the development of the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Gigaspora rosea*. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(8), 1753-1756.
- Scervino, J. M., Ponce, M. A., Erra-Bassells, R., Bompadre, J., Vierheilig, H., Ocampo, J. A., Godeas, A. (2007). The effect of flavones and flavonols on colonization of tomato plants by arbuscular mycorrhizal fungi of the genera *Gigaspora* and *Glomus*. *Canadian journal of microbiology*, 53(6), 702-709.
- Selvakumar, G., Shagol, C. C., Kim, K., Han, S., Sa, T. (2018). Spore associated bacteria regulates maize root K⁺/Na⁺ ion homeostasis to promote salinity tolerance during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *BMC plant biology*, 18(1), 109.
- Selye, H. (1936). A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature*, 138(3479), 32.
- Sepehri, A. & Golparvar, A. R. (2011). The effect of drought stress on water relations, chlorophyll content and leaf area in canola cultivars (*Brassica napus* L.). *Electronic Journal of Biology*, 7, 49-53.
- Serraj, R. & Sinclair, T. R. (2002). Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions?. *Plant, cell & environment*, i(2), 333-341.
- Shamshiri, M. H. & Fattahi, M. (2016). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosystem II activity of three *Pistachio* rootstocks under salt stress as probed by the OJIP-test. *Russian journal of plant physiology*, 63(1), 101-110.
- Sharma, R., Yang, Y., Sharma, A., Awasthi, S., Awasthi, Y. C. (2004). Antioxidant role of glutathione S-transferases: protection against oxidant toxicity and regulation of stress-mediated apoptosis. *Antioxidants and Redox Signaling*, 6(2), 289-300.
- Sheehan, D., Meade, G., Foley, V. M. (2001). Structure, function and evolution of glutathione transferases: implications for classification of non-mammalian members of an ancient enzyme superfamily. *Biochemical Journal*, 360(1), 1-16.

- Sheng, M., Tang, M., Zhang, F., Huang, Y. (2011). Influence of arbuscular mycorrhiza on organic solutes in maize leaves under salt stress. *Mycorrhiza*, 21(5), 423-430.
- Sheng, M., Tang, M., Chen, H., Yang, B., Zhang, F., Huang, Y. (2008). Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza*, 18(6-7), 287-296.
- Shi, C., Dai, Y., Xu, X., Xie, Y., Liu, Q. (2002). The purification of polyphenol oxidase from tobacco. *Protein expression and purification*, 24(1), 51-55.
- Shi, J., Yan, B., Lou, X., Ma, H., Ruan, S. (2017). Comparative transcriptome analysis reveals the transcriptional alterations in heat-resistant and heat-sensitive sweet maize (*Zea mays* L.) varieties under heat stress. *BMC plant biology*, 17(1), 26.
- Shim, W. B. & Woloshuk, C. P. (1999). Nitrogen repression of fumonisin B1 biosynthesis in *Gibberella fujikuroi*. *FEMS Microbiology Letters*, 177(1), 109-116.
- Shirima, C. P., Kimanya, M. E., Routledge, M. N., Srey, C., Kinabo, J. L., Humpf, H. U., Gong, Y. Y. (2015). A prospective study of growth and biomarkers of exposure to aflatoxin and fumonisin during early childhood in Tanzania. *Environmental health perspectives*, 123(2), 173-178.
- Silvani, V. A., Colombo, R. P., Scorza, M. V., Bidondo, L. F., Rothen, C. P., Scotti, A., Fracchia, S., Godeas, A. (2017). Arbuscular mycorrhizal fungal diversity in high-altitude hypersaline Andean wetlands studied by 454-sequencing and morphological approaches. *Symbiosis*, 72(2), 143-152.
- Sinclair, G., Charest, C., Dalpé, Y., Khanizadeh, S. (2014). Influence of colonization by arbuscular mycorrhizal fungi on three strawberry cultivars under salty conditions. *Agricultural and food science*, 23(2), 146-158.
- Singh, A. (2007). Molecular basis of plant-symbiotic fungi interaction: an overview. *Scientific World*, 5(5), 115-131.
- Smit, A. L. & Vamerali, T. (1998). The influence of potato cyst nematodes (*Globodera pallida*) and drought on rooting dynamics of potato (*Solanum tuberosum* L.). *European Journal of Agronomy*, 9(2-3), 137-146.
- Smith S. E. & Read D.J. (1997). Mycorrhizal Symbiosis, 2nd ed. *Academic Press, London*
- Smith S.E. & Read D.J. (2008). Mycorrhizal Symbiosis, 3rd ed. *Academic Press, London*
- Smith, S. E., Jakobsen, I., Grønlund, M., Smith, F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant physiology*, 156(3), 1050-1057.

- Smith, S. E. & Smith, F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual review of plant biology*, 62, 227-250.
- Son, Y., Cheong, Y. K., Kim, N. H., Chung, H. T., Kang, D. G., Pae, H. O. (2011). Mitogen-activated protein kinases and reactive oxygen species: how can ROS activate MAPK pathways?. *Journal of signal transduction*, 2011.
- Song, Y. Y., Ye, M., Li, C. Y., Wang, R. L., Wei, X. C., Luo, S. M., Zeng, R. S. (2013). Priming of anti-herbivore defense in tomato by arbuscular mycorrhizal fungus and involvement of the jasmonate pathway. *Journal of chemical ecology*, 39(7), 1036-1044.
- Song, K., Kim, H. C., Shin, S., Kim, K. H., Moon, J. C., Kim, J. Y., Lee, B. M. (2017). Transcriptome analysis of flowering time genes under drought stress in maize leaves. *Frontiers in Plant Science*, 8, 267.
- Song, Y., Chen, D., Lu, K., Sun, Z., Zeng, R. (2015). Enhanced tomato disease resistance primed by arbuscular mycorrhizal fungus. *Frontiers in Plant Science*, 6, 786.
- Spanu, P. & Bonfante-Fasolo, P. (1988). Cell-wall-bound peroxidase activity in roots of mycorrhizal *Allium porrum*. *New Phytologist*, 109(1), 119-124.
- Steffens, J. C., Harel, E., Hunt, M. D. (1994). Polyphenol oxidase. In *Genetic engineering of plant secondary metabolism*(pp. 275-312). Springer, Boston, MA.
- Stępień, Ł., Waśkiewicz, A., Wilman, K. (2015). Host extract modulates metabolism and fumonisin biosynthesis by the plant-pathogenic fungus *Fusarium proliferatum*. *International Journal of Food Microbiology*, 193, 74-81.
- Stott, P. A., Tett, S. F., Jones, G. S., Allen, M. R., Ingram, W. J., Mitchell, J. F. (2001). Attribution of twentieth century temperature change to natural and anthropogenic causes. *Climate Dynamics*, 17(1), 1-21.
- Stout, M. J., Workman, K. V., Bostock, R. M., Duffey, S. S. (1998). Specificity of induced resistance in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia*, 113(1), 74-81.
- Straker, C. J. (1996). Ericoid mycorrhiza: ecological and host specificity. *Mycorrhiza*, 6(4), 215-225.
- Strullu-Derrien, C. (2018). Fossil filamentous microorganisms associated with plants in early terrestrial environments. *Current opinion in plant biology*, 44, 122-128.
- Su, J., Wu, S., Xu, Z., Qiu, S., Luo, T., Yang, Y., Chen, Q., Xia, Y., Zou, S., Huang, B.-L., Huang, B. (2013). Comparison of salt tolerance in Brassicas and some related species. *American Journal of Plant Sciences*, 4(10), 1911.

- Sun, X., Su, Y., Zhang, Y., Wu, M., Zhang, Z., Pei, K., Sun, L. F., Wan, S. Q., Liang, Y. (2013). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungal spore communities and its relations to plants under increased temperature and precipitation in a natural grassland. *Chinese Science Bulletin*, 58(33), 4109-4119.
- Suzuki, N., Koussevitzky, S. H. A. I., Mittler, R. O. N., Miller, G. A. D. (2012). ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant, Cell & Environment*, 35(2), 259-270.
- Suzuki, N., Miller, G., Morales, J., Shulaev, V., Torres, M. A., Mittler, R. (2011). Respiratory burst oxidases: the engines of ROS signaling. *Current opinion in plant biology*, 14(6), 691-699.
- Szigeti, Z. (2007). Növények és a stressz. In: *Növényélettan A növényi anyagcsere II. (szerk. Láng Ferenc) 950-971.*
- Talaat, N. B. & Shawky, B. T. (2012). Influence of arbuscular mycorrhizae on root colonization, growth and productivity of two wheat cultivars under salt stress. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 58(1), 85-100.
- 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.
- Tao, L., Ahmad, A., de Roode, J. C., Hunter, M. D. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi affect plant tolerance and chemical defences to herbivory through different mechanisms. *Journal of Ecology*, 104(2), 561-571.
- Taylor, D. L. & Bruns, T. D. (1997). Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two nonphotosynthetic orchids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(9), 4510-4515.
- Taylor, T. N., Remy, W., Hass, H., Kerp, H. (1995). Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia*, 87(4), 560-573.
- Tesfaendrias, M. T., McDonald, M. R., Warland, J. (2010). Consistency of long-term marketable yield of carrot and onion cultivars in muck (organic) soil in relation to seasonal weather. *Canadian journal of plant science*, 90(5), 755-765.
- Timmusk, S. & Wagner, E. G. H. (1999). The plant-growth-promoting rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression: a

- possible connection between biotic and abiotic stress responses. *Molecular plant-microbe interactions*, 12(11), 951-959.
- Tomar, N. S. & Agarwal, R. M. (2013). Influence of treatment of *Jatropha curcas* L. leachates and potassium on growth and phytochemical constituents of wheat (*Triticum aestivum* L.). *American Journal of Plant Sciences*, 4(5), 1134.
- Torabi, B., & Ardestani, F. G. (2013). Effect of salt and drought stresses on germination components in canola (*Brassica napus* L.). *International Journal of Agriculture and Crop Sciences (IJACS)*, 5(15), 1642-1647.
- Torrecillas, E., Alguacil, M. M., Roldán, A. (2012). Host preferences of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing annual herbaceous plant species in semiarid Mediterranean prairies. *Applied and Environmental Microbiology*, 78(17), 6180-6186.
- Torres-Contreras, A. M., Nair, V., Cisneros-Zevallos, L., Jacobo-Velázquez, D. A. (2014a). Plants as biofactories: Stress-induced production of chlorogenic acid isomers in potato tubers as affected by wounding intensity and storage time. *Industrial crops and Products*, 62, 61-66.
- Torres-Contreras, A. M., Nair, V., Cisneros-Zevallos, L., Jacobo-Velazquez, D. A. (2014b). Effect of exogenous amylolytic enzymes on the accumulation of chlorogenic acid isomers in wounded potato tubers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 62(31), 7671-7675.
- Tomas, A., Parizot, B., Diagne, N., Champion, A., Hocher, V., Cissoko, M., Crabos, A., Prodjinoto, H., Lahouze, B., Bogusz, D., Laplaze, L., Svistoonof, S. (2012). Heart of endosymbioses: transcriptomics reveals a conserved genetic program among arbuscular mycorrhizal, actinorhizal and legume-rhizobial symbioses. *PLoS One*, 7(9), e44742.
- Van der Ent, S., Van Wees, S. C., Pieterse, C. M. (2009). Jasmonate signaling in plant interactions with resistance-inducing beneficial microbes. *Phytochemistry*, 70(13-14), 1581-1588.
- 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. (2004). Further root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in already mycorrhizal plants is suppressed after a critical level of root colonization. *Journal of Plant Physiology*, 161(3), 339-341.

- 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.
- Vodnik, D., Grčman, H., Maček, I., Van Elteren, J. T., Kovačević, M. (2008). The contribution of glomalin-related soil protein to Pb and Zn sequestration in polluted soil. *Science of the total environment*, 392(1), 130-136.
- Waldie, T., McCulloch, H., Leyser, O. (2014). Strigolactones and the control of plant development: lessons from shoot branching. *The Plant Journal*, 79(4), 607-622.
- Walters, D. & Heil, M. (2007). Costs and trade-offs associated with induced resistance. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 71(1-3), 3-17.
- Wang, B. & Qiu, Y. L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16(5), 299-363.
- Wang, M., Bezemer, T. M., Van der Putten, W. H., Biere, A. (2015). Effects of the timing of herbivory on plant defense induction and insect performance in ribwort plantain (*Plantago lanceolata* L.) depend on plant mycorrhizal status. *Journal of chemical ecology*, 41(11), 1006-1017.
- Wang, X., Hou, C., Liu, J., He, W., Nan, W., Gong, H., Bi, Y. (2013). Hydrogen peroxide is involved in the regulation of rice (*Oryza sativa* L.) tolerance to salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(3), 891-900.
- 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.
- Wiese, J., Kranz, T., Schubert, S. (2004). Induction of pathogen resistance in barley by abiotic stress. *Plant Biology*, 6(05), 529-536.
- Willekens, H., Chamnongpol, S., Davey, M., Schraudner, M., Langebartels, C., Van Montagu, M., Inzé, D., Van Camp, W. (1997). Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defence in C3 plants. *The EMBO journal*, 16(16), 4806-4816.
- Winters, A., Heywood, S., Farrar, K., Donnison, I., Thomas, A., Webb, K. J. (2009). Identification of an extensive gene cluster among a family of PPOs in *Trifolium pratense* L. (red clover) using a large insert BAC library. *BMC plant biology*, 9(1), 94.
- Worrall, D., Holroyd, G. H., Moore, J. P., Glowacz, M., Croft, P., Taylor, J. E., Nigel, D. P., Roberts, M. R. (2012). Treating seeds with activators of plant defence generates long-lasting priming of resistance to pests and pathogens. *New Phytologist*, 193(3), 770-778.

- 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.
- Wu, Q. S. & Zou, Y. N. (2010). Beneficial roles of arbuscular mycorrhizas in citrus seedlings at temperature stress. *Scientia Horticulturae*, 125(3), 289-293.
- Xu, P., Chen, F., Mannas, J. P., Feldman, T., Sumner, L. W., & Roossinck, M. J. (2008). Virus infection improves drought tolerance. *New Phytologist*, 180(4), 911-921.
- Yadav, S. K. (2010). Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. *Agronomy for sustainable development*, 30(3), 515-527.
- Yamaguchi-Shinozaki, K., & Shinozaki, K. (2006). Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57, 781-803.
- Yamori, W., Noguchi, K. O., Hikosaka, K., Terashima, I. (2010). Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances. *Plant physiology*, 152(1), 388-399.
- Yang, G., Wang, Y., Xia, D., Gao, C., Wang, C., Yang, C. (2014a). Overexpression of a GST gene (ThGSTZ1) from *Tamarix hispida* improves drought and salinity tolerance by enhancing the ability to scavenge reactive oxygen species. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 117(1), 99-112.
- Yang, Q., Liu, Y. J., Zeng, Q. Y. (2014b). Biochemical functions of the glutathione transferase supergene family of *Larix kaempferi*. *Plant physiology and biochemistry*, 77, 99-107.
- Yang, X., Chen, X., Ge, Q., Li, B., Tong, Y., Zhang, A., Li., Z., Kuang, T., Lu, C. (2006). Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: A comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions. *Plant Science*, 171(3), 389-397.
- Yasmeen, A., Basra, S. M. A., Farooq, M., ur Rehman, H., Hussain, N. (2013). Exogenous application of moringa leaf extract modulates the antioxidant enzyme system to improve wheat performance under saline conditions. *Plant Growth Regulation*, 69(3), 225-233.
- Yooyongwech, S., Phaukinsang, N., Cha-um, S., Supaibulwatana, K. (2013). Arbuscular mycorrhiza improved growth performance in *Macadamia tetraphylla* L. grown under water deficit stress involves soluble sugar and proline accumulation. *Plant Growth Regulation*, 69(3), 285-293.

- Yoruk, R. & Marshall, M. R. (2003). Physicochemical properties and function of plant polyphenol oxidase: a review 1. *Journal of food biochemistry*, 27(5), 361-422.
- Yoshida, R., Kanno, A., Sato, T., Kameya, T. (1996). Cool-temperature-induced chlorosis in rice plants (I. Relationship between the induction and a disturbance of etioplast development). *Plant physiology*, 110(3), 997-1005.
- Trevor, E. Y., Egger, K. N., Peterson, L. R. (2001). Ectendomycorrhizal associations—characteristics and functions. *Mycorrhiza*, 11(4), 167-177.
- 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.
- Zhang, H. H., Tang, M., Chen, H., Zheng, C. L., Niu, Z. C. (2010). Effect of inoculation with AM fungi on lead uptake, translocation and stress alleviation of *Zea mays* L. seedlings planting in soil with increasing lead concentrations. *European Journal of Soil Biology*, 46(5), 306-311.
- Zhang, R. Q., Zhu, H. H., Zhao, H. Q., Yao, Q. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungal inoculation increases phenolic synthesis in clover roots via hydrogen peroxide, salicylic acid and nitric oxide signaling pathways. *Journal of Plant Physiology*, 170(1), 74-79.
- 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. C., Song, F. B., Liu, F. L., Liu, S. Q., Tian, C. J. (2015). Carbon and nitrogen metabolism in arbuscular mycorrhizal maize plants under low-temperature stress. *Crop and Pasture Science*, 66(1), 62-70.
- Zhu, X. C., Song, F. B., Liu, S. Q., Liu, T. D., Zhou, X. (2012). Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress. *Plant, Soil and Environment*, 58(4), 186-191.
- Zhu, X. C., Song, F. B., Liu, S. Q., Liu, T. D. (2011). Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress. *Plant and Soil*, 346(1-2), 189-199.

- 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.
- Zhu, J. K. (2002). Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53(1), 247-273.
- Zhu, J., Lee, B. H., Dellinger, M., Cui, X., Zhang, C., Wu, S., Nothnagel, E. A., Zhu, J. K. (2010). A cellulose synthase-like protein is required for osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 63(1), 128-140.
- Zou, Y. N., Wu, Q. S., Huang, Y. M., Ni, Q. D., He, X. H. (2013). Mycorrhizal-mediated lower proline accumulation in *Poncirus trifoliata* under water deficit derives from the integration of inhibition of proline synthesis with increase of proline degradation. *PLoS One*, 8(11), e80568.
- Zörb, C., Schmitt, S., Neeb, A., Karl, S., Linder, M., Schubert, S. (2004). The biochemical reaction of maize (*Zea mays* L.) to salt stress is characterized by a mitigation of symptoms and not by a specific adaptation. *Plant Science*, 167(1), 91-100.
- Żróbek-Sokolnik, A. (2012). Temperature stress and responses of plants. In *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change* (pp. 113-134). *Springer*, New York, NY.
- Zuccarini, P. & Okurowska, P. (2008). Effects of mycorrhizal colonization and fertilization on growth and photosynthesis of sweet basil under salt stress. *Journal of Plant Nutrition*, 31(3), 497-513.

M2. Tápoldatok, oldatok

Long Ashton tápoldat

Makroelemek

0,75 mM $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$

1 mM NaNO_3

1 mM K_2SO_4

2 mM $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$

32 mM $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$

Mikroelemek

0,25 mM FeNa-EDTA

0,005 mM $\text{MnSO}_4 \cdot 1\text{H}_2\text{O}$

0,00025 mM $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$

0,0005 mM $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$

0,025 mM H_3BO_3

0,001 mM $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$

DM tápoldat

22 mM KH_2PO_4

2,5 mM MgSO_4

85 mM NaCl

117 mM szacharóz

pH 5.9

Gyökérkolonizáció meghatározás

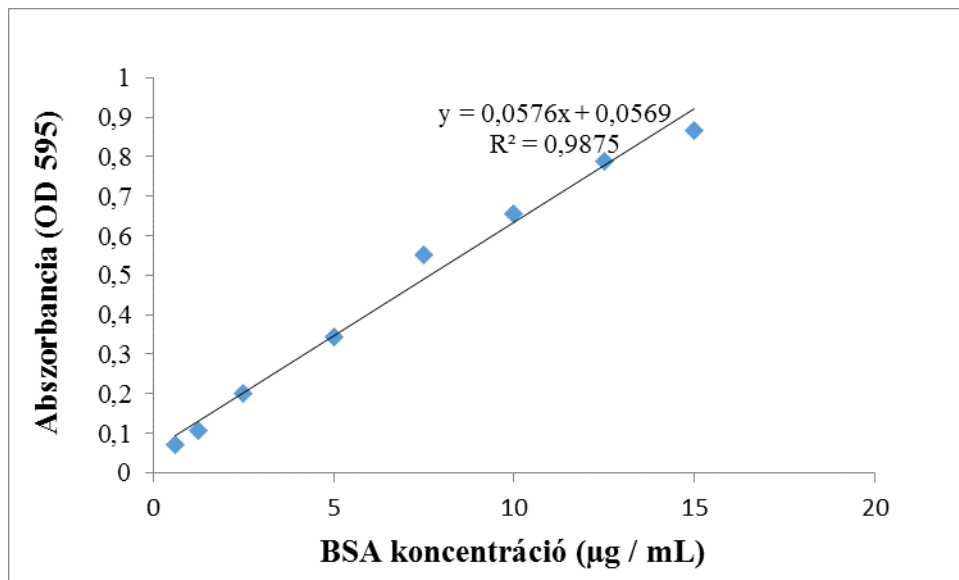
10 %-os KOH oldat: 10 w/v % KOH, desztillált vízben.

5 %-os tinta oldat (Tripán Kék): 5 w/v % Tripán Kék tinta, desztillált vízben.

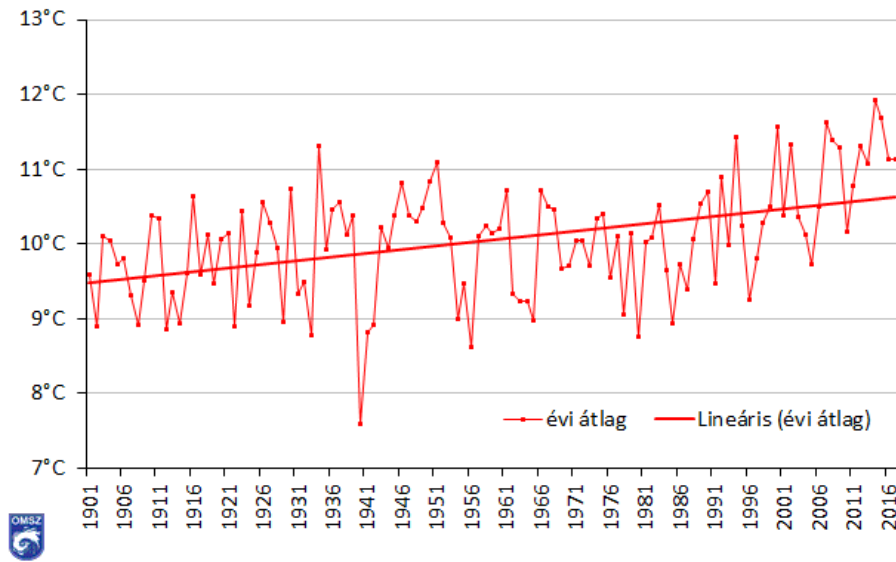
5 %-os ecetsav oldat: 5 w/v % ecetsav, desztillált vízben.

5 %-os tinta-ecetsav keveréke: 5 w/v % tinta, 5%-os ecetsav oldatban.

M3. BSA kalibrációs görbe

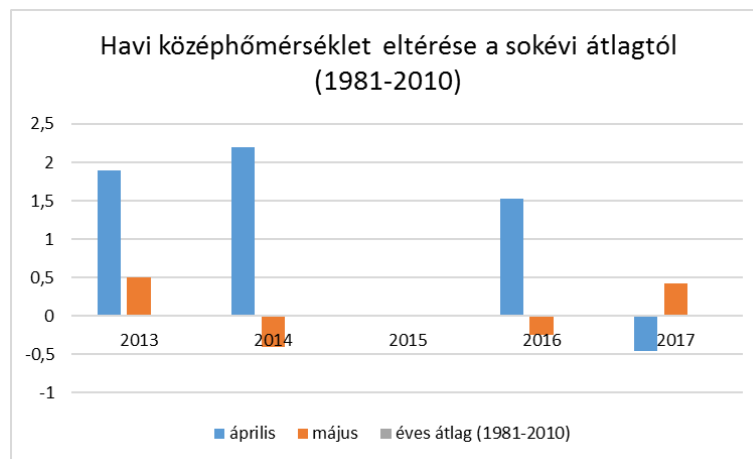


M4. Klimatikus viszonyok



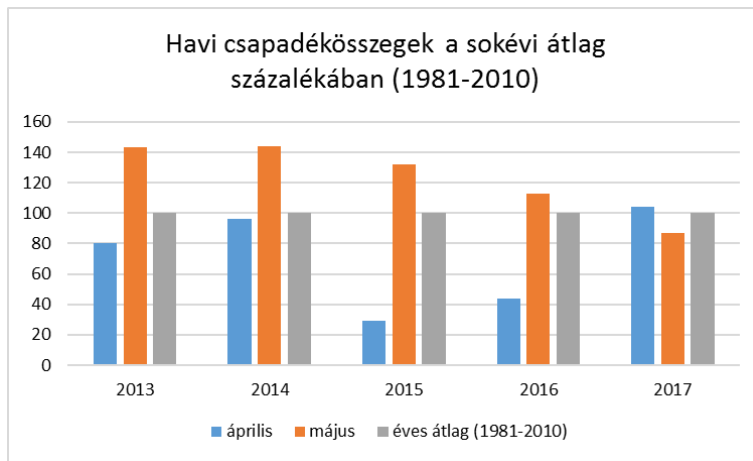
11. ábra. Az országos évi középhőmérsékletek 1901 és 2017 között

Forrás: Országos Meteorológiai Szolgálat



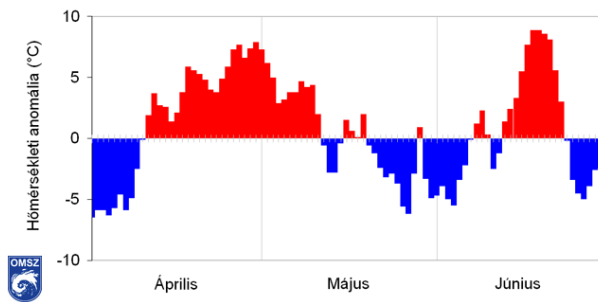
12. ábra. Havi középhőmérséklet eltérése a sokévi átlagtól (1981-2010)

Forrás: Országos Meteorológiai Szolgálat

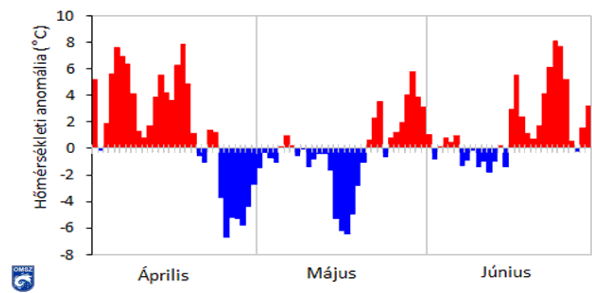


13. ábra. Havi csapadékösszegek a sokévi átlag százalékában (1981-2010)

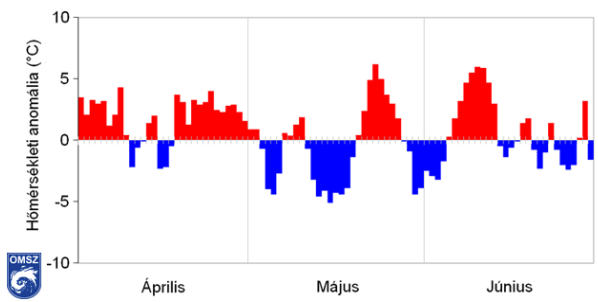
Forrás: Országos Meteorológiai Szolgálat



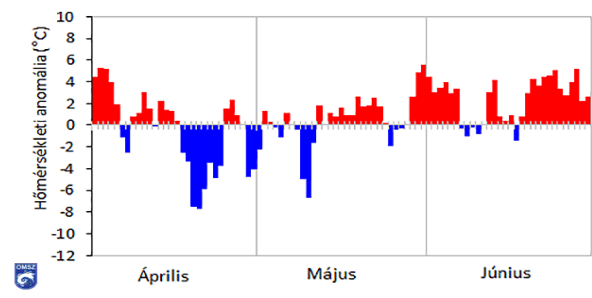
2013



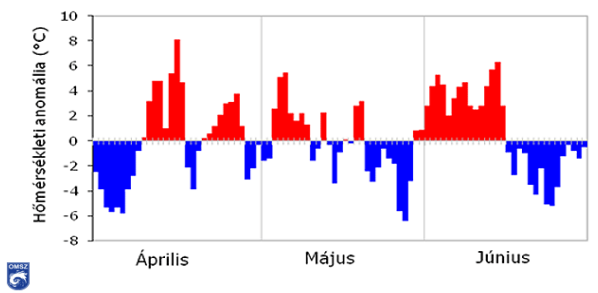
2016



2014



2017

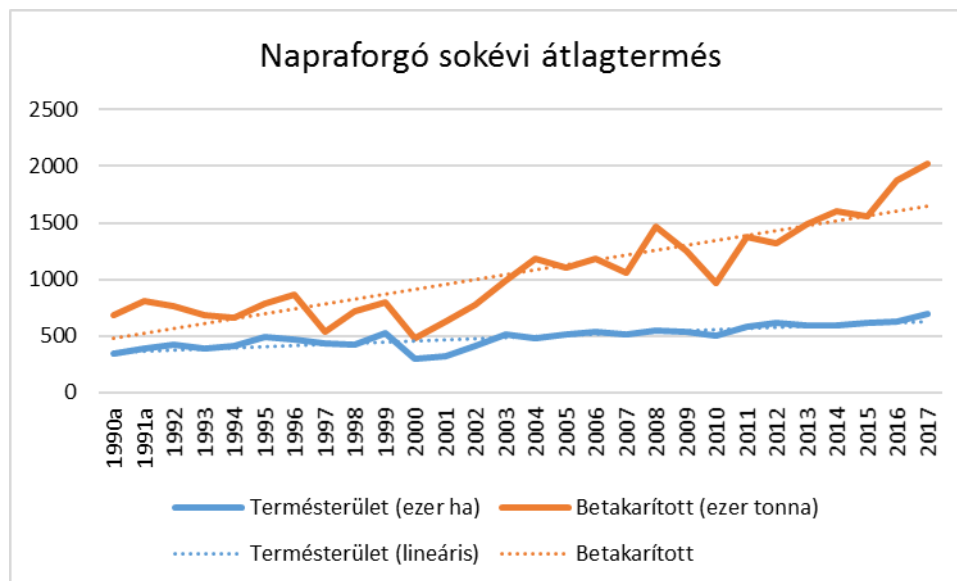


2015

14. ábra. Napi országos középhőmérsékletek eltérése az átlagtól (1981-2010)

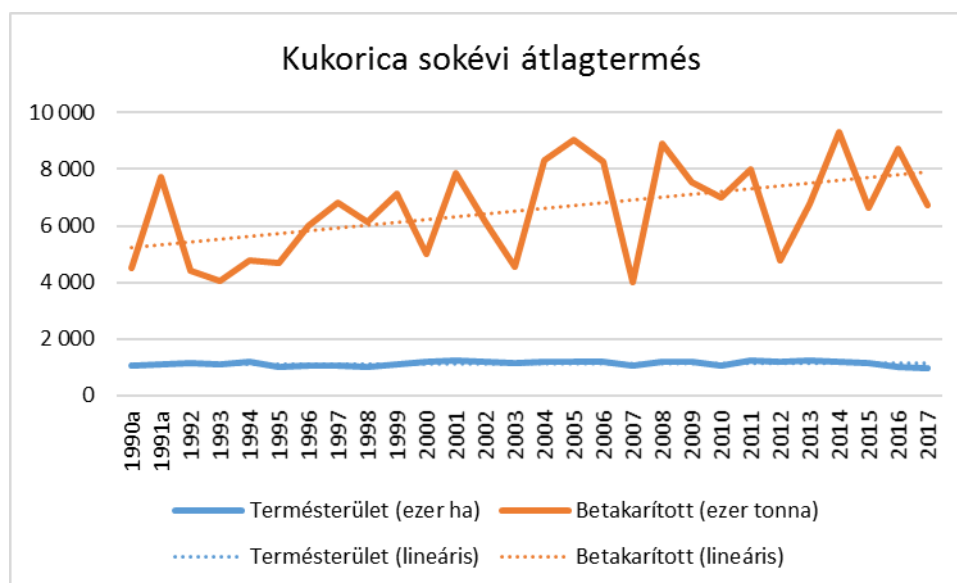
Forrás: Országos Meteorológiai Szolgálat

M5. Termésterület és betakarított termés



15. ábra. **Napraforgó sokévi átlagtermés**

forrás: KSH, 2019



16. ábra. **Kukorica sokévi átlagtermés**

forrás: KSH, 2019

M6. 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 an 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 47th 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

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Elsősorban szeretném Dr. Posta Katalin témavezetőmnek megköszönni munkámhoz nyújtott segítségét, támogatását és a bátorítását, hogy doktori képzésre jelentkezsem. Áldozatos, fáradhatatlan munkája, segítségnyújtása felbecsülhetetlen mind a kutatás, mind az eredmények publikálása, mind pedig a doktori disszertáció elkészítése során.

Köszönöm Kollégáimnak, a Mikrobiológia és Környezettoxikológiai Csoport tagjainak, hogy mindig és mindenkor szakmai tanácsaikkal, barátságukkal, kedvességükkel segítették a munkámat.

Szeretném megköszönni Szüleim, Feleségem, Kislányom, Családom és a Barátaim minden szeretetét, támogatását és türelmét.

Dolgozatomat Édesapám emlékére ajánlom.