

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI ÉS INFORMATIKAI KAR
MIKROBIOLÓGIAI TANSZÉK

***Trichoderma* törzseken és baktériumokon alapuló
multikomponens talajoltó készítmény fejlesztése és tesztelése
hatása növénykultúrában**

Nagy Viktor Dávid

Ph.D. értekezés

Témavezetők:

Dr. Kredics László, egyetemi docens

Dr. Palanisamy Manikandan, egyetemi docens



2024

Tartalomjegyzék

Rövidítések jegyzéke

Bevezetés

1.	Irodalmi áttekintés	1
1.1.	Mikrobiológiai készítmények a mezőgazdaságban	1
1.2.	A <i>Bacillus</i> nemzetség a mezőgazdaságban.....	5
1.3.	A <i>Pseudomonas</i> nemzetség a mezőgazdaságban	6
1.4.	Nitrogénkötő mikroorganizmusok szerepe a mezőgazdaságban	7
1.5.	A <i>Trichoderma</i> nemzetség	8
1.5.1.	A <i>Trichoderma</i> nemzetség rendszertana	8
1.5.2.	A <i>Trichoderma harzianum</i> fajkomplexum (THSC).....	13
1.5.3.	A nemzetség jelentősége a mezőgazdaságban	15
1.5.4.	<i>Trichoderma</i> törzsek más mikroorganizmusokkal történő együttes felhasználása	18
1.5.5.	<i>Trichoderma</i> fajok gombaházi kártétele	21
1.5.6.	A nemzetség klinikai jelentősége.....	23
1.5.7.	<i>Trichoderma</i> törzsek fajszerű azonosítása	24
1.6.	Az édesburgonya jelentősége és népszerűségének okai	26
2.	Célkitűzések.....	28
3.	Anyagok és módszerek.....	29
3.1.	Mikroorganizmusok	29
3.2.	<i>Trichoderma</i> törzsek MLST analízise	38
3.3.	<i>Trichoderma</i> törzsek extracelluláris enzimaktivitásainak mérése	38
3.4.	<i>Trichoderma</i> törzsek fungicidtoleranciájának és nehézfém-tűrésének mérése	39
3.5.	A sóstressz, pH és hőmérséklet <i>Trichoderma</i> törzsekre gyakorolt hatásának vizsgálata.....	40
3.6.	<i>Trichoderma</i> törzsek <i>in vitro</i> antagonizmusának vizsgálata	41
3.7.	<i>Trichoderma</i> törzsek sziderofór-termelésének vizsgálata	42

3.8.	<i>Bacillus</i> törzsek növénypatogén fonalgombákkal szemben mutatott antagonizmusának vizsgálata.....	43
3.9.	Feltételezett nitrogénfixáló baktériumtörzsek növekedésének vizsgálata nitrogénmentes táptalajon	43
3.10.	Baktériumtörzsek jellemzése	44
3.11.	Inokulumelőállítás szántóföldi kísérletekhez.....	47
3.12.	Szabadföldi kísérlet kivitelezése.....	48
3.13.	Statisztikai elemzés	49
4.	Eredmények és megvitatásuk.....	51
4.1.	<i>A Trichoderma harzianum</i> fajkomplexum biodiverzitása mezőgazdasági élőhelyeken.....	51
4.2.	Mikroorganizmusok szelekciója mezőgazdasági felhasználásra.....	54
4.2.1.	<i>Trichoderma törzsek jellemzése</i>	54
4.2.2.	<i>Antagonista és nitrogénkötő baktériumtörzsek kiválasztása</i>	67
4.2.3.	<i>Baktériumtörzsek indol-3-ecetsavtermelése és stressztűrése.....</i>	71
4.3.	Mikroorganizmusok kiválasztása talajoltó készítmény összeállításához.....	76
4.4.	Az összeállított mikroorganizmus-közösség hatása batátatermesztésben	77
5.	Összefoglalás	81
6.	Summary	85
7.	Irodalomjegyzék.....	89
8.	Köszönetnyilvánítás	129

Rövidítések jegyzéke

acI: ATP citrát liáz

AL: Ammónium-laktát

ALD: Aldehid-dehidrogenáz

aldA: Aldehid-dehidrogenázt kódoló gén

AMF: Arbuszkuláris mikorrhizát képző gombák (arbuscular mycorrhizal fungi)

BCI: Biokontroll index (biocontrol index)

CFU: Telepképző egység (colony forming unit)

CK: Citokinin

DGU-20A5R: Fluor-etilén membránt használó, on-line gáztalanító egység

EPS: Extracelluláris poliszacharidok

ESI: Elektropermet-ionizáció (electrospray ionisation)

FOASTAT: Élelmezésügyi és Mezőgazdasági Szervezet Vállalati Statisztikai Adatbázis (Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database)

GCPSR: Genealógiai konkordancia filogenetikai fajfelismerés (Genealogical concordance phylogenetic species recognition)

GI: Glikémiás index

gyrA: DNS-giráz α alegység

HPLC-MS: Nagyhatékonyságú folyadékkromatográfia-tömegspektrometria (High performance liquid chromatography-mass spectrometry)

IAA: Indole-3-ecetsav (indole-3-acetic acid)

IAAld: Indolacetaldehid

IAH: Indolacetamid-hidroláz

IAM: Indol-3-acetamid

IAN: Indol-3-acetonitril

IAOx: Indol-3-acetaldoxim

IPDC: Indol piruvát dekarboxiláz

IPM: Integrált növényvédelem (integrated pest management)

IPyA: Indol-3-piruvát

ITS: Köztes átíródo elválasztó régió (internal transcribed spacer)

LSD: Legkisebb szignifikáns differencia (least significant difference)

MCPA: 2-metil-4-klór-fenoxi-ecetsav (2-methyl-4-chloro-phenoxy-acetic acid)

MÉSz: Magyarország-Észak Szerbia

MIC: Minimális gátló koncentráció (minimal inhibitory concentration)

MLST: Többlokuszos szekvencia tipizálás (multilocus sequence typing)

MO: Magyarország

NB: Tápleves (nutrient broth)

NCBI: National Center for Biotechnology Information

OD: Optikai denzitás

PCR: Polimeráz láncreakció (polymerase chain reaction)

PDA: Burgonyadextróz agar (potato dextrose agar)

PEG: Polietilén-glikol

PGP: Növénynövekedést serkentő (plant growth promoting)

PGPB: Növénynövekedést serkentő baktérium (plant growth promoting bacterium)

***pqqB*, *C*, *E*:** pirrolokinolin kinon kinázt kódoló gének (pyrroloquinoline quinone kinase encoding genes)

RAPD: Véletlenszerűen amplifikált polimorf DNS (random amplified polymorphic DNA)

***rpb2*:** RNS polimeráz II 2-es alegységét kódoló gén (DNA-directed RNA polymerase II subunit 2)

***rpoB*:** RNS polimeráz béta alegységének génje

SAR: Szisztémás szerzett rezisztencia (systemic acquired resistance)

SD: Standard deviáció (standard deviation)

SMRM Válogatott reakciómonitorozás (selected reaction monitoring)

SRB: Szerbia

SZMC: Szegedi Mikrobiológiai Törzsgyűjtemény (Szeged Microbiological Collection)

TAM: Triptamin

***tefla*:** Transzlációs elongációs faktor 1 alfa

THSC: *Trichoderma harzianum* fajkomplexum (*Trichoderma harzianum* species complex)

TIA: Tripszin inhibítor aktivitás

TMO: Triptofán-2-monooxygenáz

Trp: Triptofán

TSO: Triptofán oldallánc oxidáz (tryptophan sidechain oxidase)

***tso*:** Triptofán oldallánc oxidázt kódoló gén

YEG: Élesztő-glükóz tápoldat (yeast-extract glucose medium)

Bevezetés

A batáta (*Ipomoea batatas*) termesztése és fogyasztása világszerte növekszik. Mivel termesztése során a műtrágyák és kártevőellenes vegyszerek használata talaj-, víz- és levegőszennyezéshez vezethet, fokozódik az igény olyan környezetbarát, biológiai megoldások iránt, amelyek a termés hozam növelését és hatékony betegségkezelést tesznek lehetővé. A mezőgazdasági célú mikrobiológiai szerek egyre nagyobb jelentőséget kaptak az elmúlt évtizedekben. Célunk az volt, hogy egy több mikroorganizmusból összeálló mezőgazdasági talajoltóanyagot fejlesszünk ki, és teszteljük annak hatását batáta-termesztésben. Hét *Trichoderma* törzset izoláltunk a magyar-szerb határvidék különféle mezőgazdasági talajaiból. Az izolátumokkal készült MLST (multi-locus sequence typing) analízisbe bevontunk további 60, korábban ITS1 (internal transcribed spacer) szekvencia alapján meghatározott törzset, hogy képet kapjunk a dél-alföldi talajokban megtalálható, *Trichoderma harzianum* fajkomplexumhoz (THSC) tartozó törzs-összetételről iráni talajokból származó THSC törzs-összetételhez képest. A talajoltó készítmények esetében célszerűbb lehet helyben izolált törzsekkel dolgozni, amelyek természetes körülmények között is jelen vannak, így túlélésük valószínűbb a kezelni kívánt talajban.

1. Irodalmi áttekintés

1.1. Mikrobiológiai készítmények a mezőgazdaságban

Kémiai növényvédőszeres és műtrágyák világszerte használatban vannak a mezőgazdasági termelésben. Használatukkal igyekeznek megelőzni a rovarok és növénykórokozók kártételét, így minimalizálni az általuk okozott veszteséget és megőrizni a termés minőségét. Ezeknek a vegyszereknek a használata azonban komoly következményekkel járhat. A műtrágyák és a kártevőellenes vegyszerek használata a növénytermesztésben talaj-, víz- és levegőszennyezéshez vezethet (Savci, 2012), ezáltal a környezetre és az emberi egészségre egyaránt károsak lehetnek (Weltje és mtsai., 2023; Wang és mtsai., 2016; Bruni és mtsai., 2013). A hosszú felezési idejű anyagok a környezetbe jutva felhalmozódhatnak az ivóvízben és a táplálékláncban, ezen keresztül eljutva az emberig, mint végfogyasztóig (Damalas és Eleftherohorinos, 2011). Gyakran műtrágyák (elsősorban foszfor- és nitrogénvegyületek) használatával juttatják hozzá a növényt a szükséges tápanyagokhoz, így javítva a terméshozamot, ez azonban hozzájárulhat a környezet foszfáttal és nitráttal történő szennyezéséhez. A mezőgazdasági termelés során kijuttatott, nagy mennyiségű foszfor és nitrogén a természetes vizek eutrofizációjához vezet, valamint komoly veszélyt jelent a szárazföldi ökoszisztéma biodiverzítására is (Ceulemans és mtsai., 2014). A nitrogénalapú műtrágyák használata pedig a felszíni és talajvizek nitráttal való szennyezését vonhatja maga után (Sekhon, 1995). A fentiek miatt szükségessé vált olyan alternatív, környezetbarát, mikrobiális talajkezelő megoldások felé nyitni, melyek növelni képesek a terméshozamot. Jótékony hatású mikroorganizmusokból olyan talajoltó készítmények fejleszthetők, melyek lehetővé teszik a fenntartható mezőgazdasági termelést. A növénygazdálkodás környezetbarát módszerei minden eddiginél fontosabbak, különösen az Európai Bizottság 2019-es döntése óta, mely szerint 2030-ig 50%-ra tervezik csökkenteni a mezőgazdaságban felhasznált vegyszerek mennyiségét (Helepciuc, 2021). Ezért komoly potenciál mutatkozik a mezőgazdaság számára hasznos mikroorganizmusok alkalmazásában, ami elősegítheti a kémiai úton előállított vegyszerek felhasználásának csökkentését. A hasznos tulajdonságokkal rendelkező mikroorganizmusok alkalmazása az elmúlt néhány évtizedben egyre elterjedtebbé vált a mezőgazdaságban szerves növényi maradványok lebontására, trágyázásra, a növények növekedésének serkentésére, nitrogénfixálásra, foszformobilizálásra, a talaj struktúrájának és vízháztartásának javítására, valamint a növénykórokozó baktériumok és gombák, illetve bizonyos esetekben fonálférges és rovarkártevők elleni biológiai védekezésre (O'Callaghan és mtsai., 2022;

Mukherjee és mtsai., 2012; Poveda és mtsai., 2020; Srinivasan és mtsai., 2019). Többkomponensű mezőgazdasági talajoltószerek fejlesztésére is egyre több példa jelenik meg (Allaga és mtsai., 2020; Wilkes és mtsai., 2021). Egyik nagy előnyük, hogy többféle mezőgazdasági igényt képesek kielégíteni. Mindemellett a talajban található mikrobiális közösségek rendkívül összetett természete és a talajban kolonizálható niche sokfélesége miatt a szükséges jótékony tulajdonságokkal rendelkező, egymással kompatibilis mikroorganizmusok keveréke növelheti annak valószínűségét, hogy a beoltott mikroorganizmusok megtelepedjenek és fennmaradjanak a talajban (O'Callaghan és mtsai., 2022).

A talajban található nitrogén hiánya súlyosan korlátozza a termés hozamot. A biotrágyák piacát továbbra is azok a nitrogénkötő baktériumtörzsek uralják, amelyek képesek szimbiotikus kapcsolatokat kialakítani bizonyos hüvelyes növényekkel. Sok hüvelyes fajta esetében a megfelelő rhizobiális partnerrel történő beoltás elengedhetetlen a növénytermesztéshez, ahol a szükséges törzs még nincs jelen a talajban. A hüvelyesek beoltása a múlt század közepe óta bevett mezőgazdasági gyakorlat (Catroux és mtsai., 2001). Szabadon élő N_2 -fixáló mikroorganizmusok – mint például az *Azospirillum* és *Azotobacter* fajok – szintén gyakran képezik oltóanyagok alapját. Az *Azospirillum* az egyik legtöbbet tanulmányozott növény-növekedés-serkentő baktériumnemzetség (PGPB - plant growth promoting bacterium) a világon, és jelenleg több mint 100, a nemzetségen alapuló termék létezik csak Dél-Amerikában (Cassan és mtsai., 2020). Legtöbbjük búza- és kukoricatermesztésben való felhasználásra van bejegyezve, de vannak ajánlások napraforgó, szójabab, cirok, rizs, árpa, gyapot, zab, cukornád, dohány és saláta növénykultúrában történő használatukra is (Cassan és mtsai., 2020).

A foszfor gyakran nagy mennyiségben van jelen mezőgazdasági talajokban, de olyan formákban fordul elő, amelyek nem hozzáférhetők a növények számára, ezért foszforalapú műtrágya folyamatos kijuttatására van szükség. Tekintettel a foszfor kitermelésének, feldolgozásának és szállításának költségeivel, valamint a műtrágyák vízminőségre gyakorolt környezeti hatásaival kapcsolatos jelenlegi problémákra, egyre nagyobb az érdeklődés a talajban lévő foszforforrások foszforfeltáró mikroorganizmusokkal történő, hatékonyabb kihasználása iránt (Richardson, 2001; Richardson és Simpson, 2011). A mikroorganizmusok széles köréről kimutatták, hogy szerepet játszanak a szervetlen és szerves foszfor biogeokémiai körforgásában a növényi rizoszférában. Ebből kifolyólag a

jövőben a foszfort szolubilizáló mikroorganizmusokon alapuló oltóanyagok gyors kereskedelmi térnyerése várható (Parnell és mtsai., 2016; Rafi és mtsai., 2019).

Számos ígéretes, növényi növekedést elősegítő baktériumot és gombát izoláltak és jellemeztek különféle környezeti élőhelyekről. A növények növekedésének fokozása több különböző mechanizmuson keresztül is elérhető, például fitohormonok, sziderofórok, antibiotikumok és más másodlagos metabolitok termelésével (Babalola, 2010; Backer és mtsai., 2018; Lugtenberg és Kamilova, 2009). Sok növényi növekedést elősegítő mikroorganizmus biokontroll képességgel is rendelkezik. Gyakran nehéz elkülöníteni a növény-növekedés-serkentés háttérében álló mechanizmusokat, mivel egyes esetekben az oltóanyagok valószínűleg több előnyös hatást is kifejtenek a növényekre.

A talajban élő gerinctelen kártevők ellen köztudottan nehéz védekezni, gyakran perzisztens szintetikus peszticidek alkalmazása szükséges. A peszticidek ezen típusainak folyamatban lévő kivétele miatt megnőtt az igény a mikrobiális oltóanyagok iránt, hogy betöltsék ezt a funkciót (O'Callaghan és mtsai., 2022). Sok talajlakó kártevő vagy a gyökérszónában okoz gondot, vagy a csírázó palántákat rongálja, így hasznos stratégia lehet a gerinctelen kártevők kórokozójának gyökérszónába juttatása (O'Callaghan és mtsai., 2022).

Az abiotikus stresszfaktorok, mint például az aszály, a sótartalom, a nehézfém-toxicitás és a szélsőséges hőmérséklet képesek kárt okozni a termesztett növényekben. Bakteriális fitohormonok és metabolitok termelése révén a PGPB törzsek javítják a növények vízfelvételét, valamint serkenthetik a növények védekezőmechanizmusait a kedvezőtlen környezeti feltételekkel szemben. Számos tanulmány számolt be a növények stressztűrő képességének javulásáról mikrobiális kezelés hatására (Goswami és Deka, 2020; Grover és mtsai., 2011; Rubin és mtsai., 2017).

A talaj mikroorganizmus-közössége, különös tekintettel a gombákra, fontos szerepet játszik a talajszerkezet fenntartásában (Gupta és Germida, 1988). A talajszerkezet stabilizálására leggyakrabban vizsgált gombák a mikorrhizaképző gombák (Leifheit és mtsai., 2014), amelyek különböző léptékekben képesek befolyásolni a talaj aggregációját a gazdanövények gyökereire (Rillig és Mami, 2006). Az EPS-t (extracellular polysaccharides) termelő baktériumok ugyancsak jótékony hatással vannak a talajra, mivel az EPS hidratált környezetet tart fenn a mikroorganizmusok körül, melyek így alacsony vízpotenciál mellett súlyuk többszörösét is képesek megtartani vízből (Sandhya és Ali, 2015). A baktériumok által termelt EPS javíthatja a talaj aggregációját és a gyökerek

tapadását is (Amellal és mtsai., 1998). A mai napig ritka a mikrobiális oltóanyagok használata a talaj tulajdonságainak közvetlen javítására (O'Callaghan és mtsai., 2022).

A talaj a dinitrogén-oxid (N_2O) fontos forrása, ami az intenzív mezőgazdasági termelés révén egyre jelentősebbé válik (O'Callaghan és mtsai., 2022). Talajon végzett laboratóriumi kísérletekben Calvo és munkatársai (2013) azt találták, hogy a „SoilBuilder™” (számos mikroorganizmust tartalmazó kultúra, melyben a leggyakrabban megjelenő mikroorganizmusok az *Acidovorax facilis*, *Bacillus licheniformis*, *Bacillus subtilis*, *Bacillus oleronius*, *Bacillus marinus*, *Bacillus megaterium* és *Rhodococcus rhodochrous*) néven ismert kereskedelmi oltóanyag csökkentette a nitrogéntartalmú műtrágyák N_2O -kibocsátását.

A mikroorganizmusok mezőgazdasági felhasználásának egyik legnagyobb kihívása a talajok tulajdonságainak kiegyensúlyozatlansága, ami biotikus és abiotikus tényezőkből egyaránt adódhat (Meyer és Roberts, 2002). Az abiotikus tényezők közül a fizikokémiai tényezők (pl. hőmérséklet, pH, vízellátottság, kémiai összetétel) térben és időben egyaránt nagymértékű változékonyságot mutathatnak (Tóth és mtsai., 2015). Ennek következtében a talajjavításra és növénykondicionálásra felhasznált talajoltó készítmények eltérő hatékonysággal működhetnek különböző talajparaméterek mellett. A talajok tulajdonságainak nagymértékű eltérései régóta felismert, komoly akadályát képezik a mikroorganizmusok széleskörű mezőgazdasági felhasználásának (Weller és mtsai., 1995). A probléma kezelésére az egyik lehetséges megoldás olyan talajoltó készítmények kifejlesztése, melyek többféle mikroorganizmust tartalmaznak. Mindemellett a több, hatékony növénynövekedés-serkentésre képes mikroorganizmust tartalmazó készítmények nagyobb hatékonyságot mutathatnak különböző talajparaméterek mellett is (Javaid, 2011). Számos esetben a mikroorganizmus pozitív hatását egy általa termelt fehérje vagy másodlagos anyagcsere-végtermék közvetíti (Khan és mtsai., 2020; Kaspar és mtsai., 2019; Macías-Rubalcava és mtsai., 2017). Ebben az esetben a készítmény eltarthatósága egyszerűbbé, hatása megbízhatóbbá válhat. Ez egy másik lehetőséget nyújt a fent említett problémák kiküszöbölésére.

1.2. A *Bacillus* nemzetség a mezőgazdaságban

A *Bacillus* fajok Gram-pozitív prokarióta mikroorganizmusok. Világszerte, változatos környezeti körülmények között elterjedtek endospóráképző tulajdonságuk miatt, amely ellenálló képességet biztosít számukra. Vízi és szárazföldi ökoszisztémákban egyaránt előfordulnak, akár szélsőséges körülmények között is (Tejera-Hernández és mtsai., 2011). A nemzetség egyes törzsei a talajoltószerek legnépszerűbb bakteriális összetevői közé tartoznak (Villarreal-Delgado és mtsai., 2018). A *Bacillus* fajok széles köre bizonyította hatékony antagonista tulajdonságát különféle növénypatogén mikroorganizmussal szemben, számos növénykultúrában (például kukorica, rizs, de akár gyümölcsfák is) (Wang és mtsai., 2014; Li és mtsai., 2015; Villarreal-Delgado és mtsai., 2018). A biokontroll célokra felhasznált *Bacillus* törzsek antagonista hatása több mechanizmuson keresztül valósulhat meg, például antibiotikumok és sziderofórok kiválasztásával, toxinok és lítikus enzimek termelésével, vagy szisztémás rezisztencia (ISR) indukálásával (Layton és mtsai., 2011; Tejera-Hernández és mtsai., 2011). Képesek a fitopatogén ágensek növekedésének gátlására antibiotikumok nagy választékának termelésén keresztül, beleértve a nem riboszómális ciklikus peptideket is (Ongena és Jaques, 2008; Falardeau és mtsai., 2013; Penha és mtsai., 2020). A fitopatogén ágensek sejtfalának lebontásában szerepet játszó enzimek termelése szintén hangsúlyos biológiai védekezési mechanizmus, különösen a gombakórokozók ellen (Bowman és Free, 2006). A nemzetség sziderofórok termelésén keresztül hozzájárul a vas felvehető állapotba alakításában is, valamint a sziderofór által megkötött vas hozzáférhetősége romlik más, optimális esetben növénypatogén mikroorganizmusok számára. Ez utóbbi a nemzetség antagonista tulajdonságainak egyik formája (Scharf és mtsai., 2014). A δ -endotoxinok különös jelentőséggel bírnak a rovarkártevők elleni védekezésben, amelyeket elsősorban *Bacillus thuringiensis* törzsek termelnek (Villarreal-Delgado és mtsai., 2018). A Bt-toxinok a sporulációs fázisban termelődnek, elsősorban rovarok ellen hatékonyak (Bel Cortéz és mtsai., 2020). *Bacillus* fajok indukálhatják a növények szisztémás rezisztenciáját, ami végső soron a növények növénykórokozó mikroorganizmusokkal szembeni ellenállóképességének növekedéséhez vezet (Pérez-Montano és mtsai., 2014). A *Bacillus* törzsek szisztémás rezisztencia indukciója révén megvalósuló növényvédő szerepéről számos tanulmány született (Choudhary és Johri, 2009; Wang és mtsai., 2013; Akram és mtsai., 2016).

Számos *Bacillus* faj közismerten fokozza a növények számára felvehető tápanyagok mennyiségét a talajban azáltal, hogy az oldhatatlan vegyületeket vízoldható formájúvá alakítják (Bhattacharyya és Jha, 2012). A tápanyagok, köztük a foszfát, a kálium és a cink feltárása a *Bacillus* fajok által közvetített növényi tápanyagfelvétel-fokozás leggyakoribb formája (Satyaprakash et al., 2017; Gupta et al., 2015; Goteti et al., 2013). Növény-növekedést serkentő hatásuk a tápanyagfelvétel javítása mellett fitohormonok termelésén keresztül valósul meg, köztük elsősorban az indol-ecetsav (IAA) és a citokinin (CK) fontos (Tiwari és mtsai., 2016, 2017). Bizonyos esetekben azt tapasztalták, hogy a növény-növekedést serkentő hatás együtt jár a növényi stressztűrő képesség fokozásával is (Hashem és mtsai., 2019).

1.3. A *Pseudomonas* nemzetség a mezőgazdaságban

A *Pseudomonas* fajokat a mezőgazdaságban gyakran használják a növények növekedésének serkentésére és biológiai védekezés megvalósítására. A nemzetségbe Gram-negatív, aerob baktériumok tartoznak, melyek a növényi gyökerek kolonizációján keresztül fejtik ki jótékony hatásukat (Kumar és mtsai., 2017). Növény-növekedést serkentő hatásukat többek között IAA-termelésen és a növények tápanyagfelvételének javításán keresztül fejtik ki (Kumar és mtsai., 2017). Szerepet játszanak a szerves kálium növények számára felvehető formába történő alakításában (Raghavendra és mtsai., 2016). Sziderofórok termelésén keresztül megkönnyítik a növények vasfelvételét (Hider és Kong, 2010), valamint ezek a molekulák javítják más mikroorganizmusokkal szembeni kompetíciós képességeiket. Antagonista tulajdonságuk egyrészt sziderofórok (Srivastava és Shalini, 2008), másrészt antibiotikumok termelésén keresztül valósul meg (Ligon és mtsai., 2000; Raaijmakers és Weller, 2001). A *Pseudomonas* törzsek különböző növényi hormonok (IAA, CK, gibberellinek) termelésén keresztül is megvalósítanak növény-növekedés-serkentést (Kumar és mtsai., 2016). Kumar és munkatársai (2016) kísérletében egy *Pseudomonas fluorescens* törzsszel történő kezelés során növekedett a kurkumáhozama és kurkumintartalma. Grobelak és munkatársai (2015) ugyanezzel a fajjal szár- és gyökérhossz-növekedést értek el repce és csenkeszfü esetén. Hammami és munkatársai (2013) a *Pseudomonas* sp. Psf5 törzset használva gyökérszáraztömeg-növekedést tapasztaltak paradicsomnövényeknél. Goswami és munkatársai (2013) a csicseriborsó zöldtömegének növekedéséről is beszámoltak. Számos egyéb tanulmány tudósít *Pseudomonas* törzsek növény-növekedést és hozamot serkentő tulajdonságáról

különböző növénykultúrákban, mint például kukorica (Dadnia és Moavein, 2011), búza (Behn, 2008), hagyma (Harthmann és mtsai., 2009), körömvirág (Capellari és mtsai., 2013), illetve spenót és bors (Hou és Oluranti, 2013) esetében.

1.4. Nitrogénkötő mikroorganizmusok szerepe a mezőgazdaságban

A mezőgazdasági termelés nitrogénalapú műtrágyáktól való függőségének csökkentése fontos a már korábban is említett környezeti problémák elkerülése érdekében. Ezzel összefüggésben egyre fontosabbá válik a nitrogénkötő baktériumok használata a mezőgazdasági gyakorlatokban (Bhattacharjee és Mukhopadhyay, 2008). Számos baktérium szabadon él a talajban, vagy endofitaként létezhet a növényi gyökerekben, de mindkét típus hasonlóképpen képes lehet megkötni a légköri nitrogént (Turner és mtsi., 2013).

Az endofita baktériumok között vannak gyökérgümőképző *Rhizobium* és gyökérgümőt nem képző *Endobacter*, *Micromonospora*, *Microbacterium* és *Brevibacillus* fajok (Trujillo és mtsai., 2010; Ramírez-Bahena és mtsai., 2013). A nitrogénkötés különösen fontos a hüvelyesek és rhizobiumok között, mivel a növények által felvett nitrogén nagy része, akár 80%-a származhat a szimbiotikus kapcsolatokból (Vance és mtsai., 2000). Rudresh és Shivaprakash (2005) arról számolt be, hogy a hüvelyes magvak rhizobiumkultúrákkal történő kezelése fokozza a gümőképzést és a nitrogénfelvételt. Clayton és Rice (2004) kísérleteiben borsó *Rhizobium* törzs általi kezelésének hatására 19 mg-ról 42 mg-ra emelkedett az átlagos növényenkénti nitrogéntartalom. Rizs kezelése *R. trifolii* E11 és E12 törzsekkel szántóföldi körülmények között szignifikánsan növelte a termés hozamot és a szemek nitrogéntartalmát (Yanni és mtsai., 2001; Biswas és mtsai., 2000a, b). A szabadon élő nitrogénkötő mikroorganizmusok szintén fontos részét képezik a mezőgazdasági gyakorlatnak, mivel a szimbiotikus nitrogénfixálókkal ellentétben a növények szélesebb körében használhatók (Aasfar és mtsai., 2021). Irodalmi adatok alapján a nem szimbiotikus biológiai nitrogénkötés révén átlagosan $60 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$ a légkörből a talajba jutó nitrogén mennyisége (Gupta és mtsai., 2006; Reed és mtsai., 2011; Ladha és mtsai., 2016). Nem szimbiotikus N_2 -fixáló baktériumok között megtalálhatók *Beijerinckia*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Gluconacetobacter*, *Burkholderia*, *Clostridium*, *Methanosarcina* és *Paenibacillus* törzsek, melyek növény- és termés hozam-növekedést eredményeztek gabonanövények esetében (Malik és mtsai., 2002; Kennedy és mtsai.,

2004; Bhattacharjee és Dey, 2014; Ladha és mtsai., 2016). Az említettek mellett az *Arthrobacter* nemzetség nitrogénkötő képességét is kimutatták korábban (Cacciari és mtsai., 1979).

1.5. A *Trichoderma* nemzetség

A *Trichoderma* nemzetségbe sorolt fonalgombák aszexuális spórákkal szaporodnak, bár néhány faj esetében ismert az ivaros szaporodás is. A nemzetségbe talajlakó mikroorganizmusok tartoznak, melyek szerte a világon, közel minden talajtípusban megtalálhatók. Gyakran találkozhatunk velük növényi szimbiontaként, szaprotrófként és mikoparazitaként egyaránt (Alfiky és Weisskopf, 2021). A legtöbb faj nagymértékben hozzászokott az aszexuális életciklushoz, és a meiózis hiányának köszönhetően a kromoszómaszám és -méret az egyes törzsek között nagymértékű eltéréseket mutat (Harman és mtsai., 1993; Kistler és Miao, 1992). Az aszexuális genetikai állományt módosító események – mint például a paraszexuális rekombináció és a mutációk – lehetővé teszik, hogy ugyanazon a talluszon belül a sejtek genetikai változatosságot mutassanak. A *Trichoderma* fajok nagymértékű genetikai plaszticitásuknak köszönhetően gyors adaptációjú és evolúciójú csoportot képeznek (Kubicek és Harman, 1998). Míg a természetben előforduló törzsek heterokariotikusak és magas adaptációs tulajdonságot mutatnak, a mezőgazdasági felhasználású törzseknek ezzel ellentétben homokariotikusnak kell lenniük, hogy ugyanazt a hatékonyságot lehessen elérni kisserelésről kisserelésre. Ennek érdekében ezeknek a törzseknek a variabilitása erős kontroll alatt kell, hogy álljon. Ezek a körülmények nehézségeket gördíthetnek a meghatározásuk elé is, melyről bővebben a „*Trichoderma* fajazonosítás” című fejezetben esik szó.

1.5.1. A *Trichoderma* nemzetség rendszertana

A *Trichoderma* törzsekkel folytatott kutatások már az 1900-as évek elején elindultak. A *T. reesei*-t a II. világháború alatt izolálták 1940-ben a Csendes-óceán déli részén (Reese, 1976). Az izolált törzset, mely a szövetséges erők felszerelésének (élelmiszer, de akár a sátorlapok is) károsodását idézte elő a Salamon-szigetek legnagyobb tagjaként ismert Bougainville-szigeten, később számos tanulmány során felhasználták (Allen és mtsai., 2009; Seiboth és mtsai., 2011; Beckham és mtsai., 2012). A törzset először *Trichoderma*

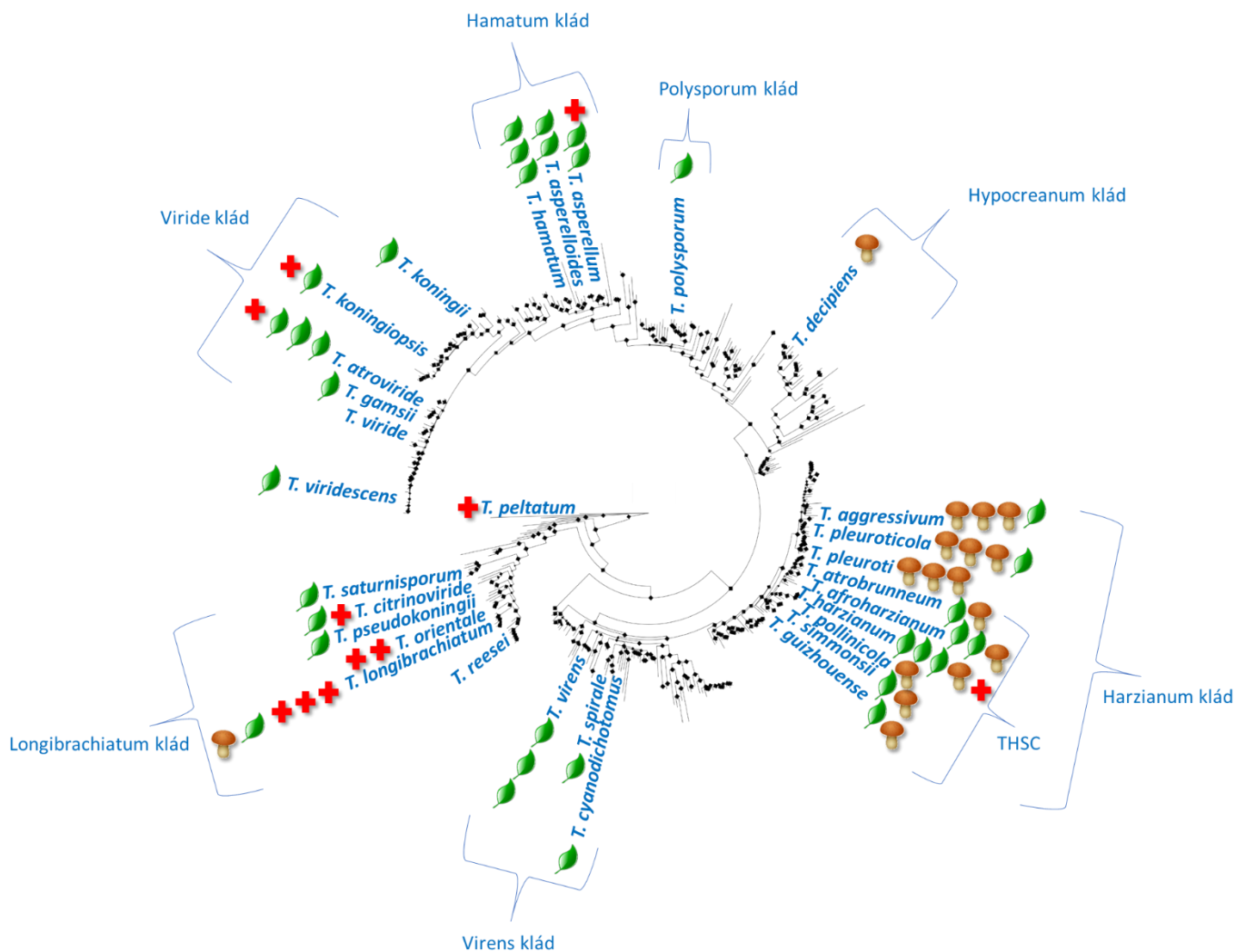
viride QM6a izolátumként azonosították, az akkori taxonómiai nézet ugyanis az volt, hogy csak ez az egy faj alkotja a nemzetséget. A faj később kapta a *T. reesei* nevet Elwyn T. Reese iránti tisztelet megnyilvánulásaként. Annak ellenére, hogy a faj később a pantropikus Ascomycota csoport teleomorf fajaként lett leírva *Hypocrea jecorina* (mára *T. reesei* az elfogadott) néven (Martinez mtsai., 2008), a köztudatban az eredeti néven maradt használatban. Évekig úgy gondolták, hogy a *T. reesei* csak aszexuálisan szaporodik.

A Persoon által 1794-ben létrehozott *Trichoderma* nemzetség az Ascomycota törzs Sordariomycetes osztályán belül a Hypocreales rend Hypocreaceae családjába tartozik. Az ivaros szaporodásra képes, teleomorf alakokat az egy gomba – egy név elgondolás (Taylor, 2011) érvényesítése előtt korábban a *Hypocrea* nemzetségbe sorolták. 1860-ben a Tulasne testvérek bizonyították, hogy a *Hypocrea rufa* valójában a *Trichoderma viride* telomorf alakja (Tulasne, 1860). 1969-ig úgy gondolták, hogy a *Trichoderma* nemzetségben csak egy faj található, mégpedig a *T. viride* (Bisby, 1939). Ebben az évben jelent meg Rifai tanulmánya, aki már kilenc fajaggregátumot említett. Ezek a *T. harzianum*, *T. atroviride*, *T. longibrachiatum*, *T. pseudokoningii*, *T. polysporum* (Rifai), *T. hamatum*, *T. viride* (Bainier), *T. koningii* (Douché és R. Heim) és *T. piluliferum* (J. Webster és Rifai) (Rifai, 1969). Az 1990-es évek elején Bissett öt szekciót és 27 biotípust különített el a nemzetségen belül (Bissett, 1991a-c). Az 1990-es évek második felétől 2002-ig további 20 fajt írtak le (Kullnig-Gradinger és mtsai., 2002). A taxonómia hitelesítése céljából Kindermann végzett kísérleteket az ITS molekuláris markerszekvenciák alapján (Kindermann és mtsai., 1998). Néhány évvel később megjelent az első szekvenciaazonosító szoftver, a *TrichOKey* (Druzhinina és mtsai., 2005), ami hozzájárult a leírt fajok számának rövid időn belül lezajlott megduplázásához azáltal, hogy egy hozzáférhető adatbázist biztosított a *Trichoderma* szekvenciák összehasonlító elemzéséhez. Az ezt követő években a „morfológiai fajok” száma nem nőtt számottevően, de a molekuláris markerekkel azonosítottak száma 400 fölé emelkedett.

A *Trichoderma* nemzetség 16 nagyobb kládra oszlik, melyek mellett számos egyedülálló vonalat is tartalmaz (Jaklitsch és mtsai., 2015) (**1. ábra**). Némelyikük a használt markertől függetlenül stabil filogenetikai testvércsoport-kapcsolatokat alkot, például a *T. britaniae* a *Longibrachiatum*, a *T. voglmayrii* pedig a Viride kláddal kapcsolódik. Azonban számos faj vagy változó elhelyezkedésű kládot alkot, vagy magányos entitásként „ugrál” több pozíció között a markerektől és az elemzés típusától függően. Érdekes módon ezek közül egyik faj sem képez zöld konídiumokat, hanem vagy hialin konídiumokat képez, vagy egyáltalán

nincs ivartalan szaporodási formája (Jaklitsch és mtsai., 2015). A Polysporum csoport a korábbi Pachybasium központi csoportnak felel meg (Jaklitsch 2011) (**1. ábra**). Jaklitsch (2015) klád helyett csoportként említi, mivel az *rpb2* (RNS polimeráz II 2-es alegysége) és *ac11* (ATP citrát liáz) szekvenciákra épített filogenetikai fák nem monofiletikus, hanem parafiletikus vonalat alkot. Ennek oka az, hogy a Viride klád bele volt ágyazva. Morgan és munkatársai (2022) elemzése alapján a két klád már külön jelenik meg, testvércsoportként. A Viride klád (**1. ábra**) az egyik legnagyobb taxonómiai kihívásokat támaztó csoport a fajok felismerése és megkülönböztetése szempontjából. Az ivaros alakokat nem feltűnő osztoláris pöttyök és általában hialin aszkospórák jellemzik. Minden ivartalan forma zöld konídiumokat képez, melyek gyakran szemölcsszerű kinövéssekkel rendelkeznek. Samuels és munkatársai (2006b) valamint Jaklitsch és munkatársai (2006) különítették el ennek a nagy kládnak a két alcsoportját, a Koningii és Viride fajkomplexumokat. A Viride klád fajainál általában szemölcsös konídiumokat találunk, de Jaklitsch és munkatársai (2012) hozzáadták a *T. caerulescens*-t a Koningii fajkomplexumhoz, ami verrukulóz konídiumokat képez. A teljes klád szerkezete azonban bonyolultabb, mivel vannak további alkládok, mint például a Hamatum/Asperellum, a Rogersonii, a Neorufum, és számos kisebb alklád (Jaklitsch és mtsai., 2015). Újabb eredmények alapján a Polysporum klád testvércsoportjaként jelenik meg (Morgan és mtsai., 2022). A Hypocreanum kládot (**1. ábra**) Overton és munkatársai 2006-ban (2006a, 2006b) felülvizsgálták, és Jaklitsch (2011) két fajjal bővítette. Jaklitsch és munkatársai (2008) hozzáadták a *T. decipiens*-t (*Hypocrea decipiens* néven), amelyet Overton és munkatársai (2006b) *Protocrea farinosa*-ként azonosítottak. A korábbi elemzésekkel összhangban (Jaklitsch, 2009, 2011) Jaklitsch 2015-ös munkája alapján úgy tűnik, hogy a Hypocreanum klád szinte hiányzik Dél-Európa és a Földközi-tenger térségéből. A Hypocreanum klád a Morgan és munkatársai (2022) által *rpb2*, *tef1a* (transzlációs-elongációs faktor 1 α) és ITS szekvenciák alapján elkészített filogenetikai fán a másodikként leágazó kládot alkotja. A Chaverri és Samuels (2004) által eredetileg Megalocitrina klád néven említett Psychrophilum kládot Jaklitsch (2009, 2011), illetve Jaklitsch és Voglmayr (2015) nevezték át és bővítették ki. Ennek a kládnak a fajait többnyire világos színezetű sztromaták és fehér-konídiumos, gliokládium-szerű ivartalan alakok jellemzik. Ide soroljuk a mallorca-i *T. balearicum* fajt is, amely morfológiailag hasonló a *T. crystalligenum*-hoz, de génszekvenciában és növekedési ütemben nagymértékben különbözik (Jaklitsch és Voglmayr, 2015). Ez a *Trichoderma* nemzetség első nagy kládja (Morgan és mtsai., 2022). A Brevicompectum kládot Degenkolb és munkatársai (2008) íták le, majd Jaklitsch (2011, 2015) bővítette. Dél-Európában a *T.*

auranteffusum (nyolc példány) és a *T. margaretense* (három példány) fajt mutatták ki (Jaklitsch és Voglmayr, 2015). A Polysporum, illetve Viride kládok és a velük rokon egyedi leszármazási vonalak által alkotott csoport után az első kládot alkotja (Morgan és mtsai., 2022). A Semiorbis klád egy kicsi, de érdekes klád, mivel hialin és zöld aszkospórák alakokat egyaránt tartalmaz (Jaklitsch és és Voglmayr, 2015). A Harzianum, Stromaticum és Longibrachiatum kládok csoportjának testvérvonalán helyezkedik el (Morgan és mtsai., 2022). A Longibrachiatum klád (**1. ábra**) a Viride kládon kívül az egyetlen, amely díszített konídiumokkal rendelkező fajokat tartalmaz. A klád a Harzianum és Stromaticum kládok által alkotott csoport legközelebbi testvércsoportja (Morgan és mtsai., 2022), az egyik legkorábbi klád, amelyet molekuláris adatok alapján rendszereztek (Samuels és mtsai., 1998). A világ különböző régióiból származó számos további izolátum vezetett a csoport rendszerének felállításához (Druzhinina et al., 2012, Samuels et al., 2012a), amelyen belül 21 taxont különítettek el és neveztek meg. Samuels és munkatársai (2012b) meghatározták a Stromaticum kládot, ami az újabb elemzések alapján a Harzianum klád testvércsoportja (Morgan és mtsai., 2022) (**1. ábra**). Jaklitsch és Voglmayr (2015) vezették be a „zöldspórák” kládot, mely ivartalan és ivaros alakokkal rendelkező fajokat egyaránt tartalmaz, utóbbiak zöld aszkospórákat képeznek. Ez a nagy klád két csoportra oszlik, a Harzianum kládra és egy parafiletikus fajcsoportra, amely néhány kisebb mellett több nagy alkládot tartalmaz, mint például a Ceramicum, Chlorosporum és Spinulosum kládok.



1. ábra A *Trichoderma* nemzetség fontosabb kládjai és fajai, különös tekintettel a növényvédelemben leggyakrabban használt (zöld levél szimbólum), a termesztett gombafajok betegségeit gyakran okozó (gomba szimbólum), valamint a klinikai mintákból is izolált (piros kereszt szimbólum) fajokra (Kredics és mtsai., 2021). THSC, *Trichoderma harzianum* fajkomplexum. Az ábra alapját képező filogenetikai fa az „NCBI GenBank” adatbázisából gyűjtött *rpb2* szekvenciák elemzésével készült (Dou és mtsai., 2020).

A Harzianum klád alaktani szempontból meglehetősen változatos és filogenetikai kapcsolatai bonyolultak. A klád tagjaira a sztromatális színek széles skálájának megjelenése jellemző (sárga, vörösesbarna és olivától a majdnem feketéig). A sejtkultúrák morfológiájában nagy eltérések mutatkoznak a konídiumpázsit (a tiszta tenyészet konídiumképzésekor kialakuló morfológiai jellemző, ami szabad szemmel is megfigyelhető) és az exudátumképző csomók (a tiszta tenyészet öregedésével megjelenő

képletek, melyek bizonyos esetekben exudátumot is képeznek) méretében és számában, valamint különböznek a konidiofórok típusában és a fialidok és konídiumok alakjában is (Chaverri és Samuels, 2003a; Jaklitsch, 2009). Jelenleg több mint 60 fajt sorolnak a Harzianum kládhoz (Jaklitsch és Voglmayr, 2015; Qin és Zhuang, 2016a, b, 2017; Chen és Zhuang, 2017a; Qiao és mtsai., 2018; Phookamsak és mtsai., 2019). Itt érdemes megjegyezni, hogy a bonyolult filogenetikai kapcsolatok miatt egy markergén használata kevés a megfelelő filogenetikai vizsgálatokhoz a Harzianum kládon belül (Jaklitsch és mtsai., 2012; Qiao és mtsai., 2018). Számos tanulmány említi a mikoparazitizmust a klád egyik nagy előnyeként (Chaverri és mtsai 2015; Chen és Zhuang 2017b; Sun és mtsai., 2019a) és több biokontroll törzs is került mezőgazdasági felhasználásra (Chaverri és mtsai., 2015). A mikoparazita tulajdonságú törzsek árnyoldala, hogy kárt okozhatnak termesztett gombák körében. A *T. atrobrunneum*, *T. pleuroti* és *T. pleuroticola* néhány a csoport leggyakoribb termesztett gombakártevői közzül (Innocenti és mtsai., 2019; Sun és mtsai., 2019a, b). A komoly mezőgazdasági relevanciával bíró *Trichoderma harzianum* fajkomplexum (THSC) a Harzianum kládon belül azon fajok csoportja, melyeket korábban egy fajként *T. harzianum sensu lato* néven ismert a szakirodalom (Druzhinina és mtsai., 2010) (**1. ábra**).

1.5.2. A *Trichoderma harzianum* fajkomplexum (THSC)

Samuels és munkatársai (2002) megállapították, hogy a korábban *T. harzianum*-ként azonosított, agresszív csiperkekártevő faj törzsei morfológiailag és filogenetikailag elválaszthatók a biokontroll célokra használt *T. harzianum* törzseitől, és a csiperkekártevőt *T. aggressivum*-nak nevezték el. Chaverri és munkatársai (2003b) később arról számoltak be, hogy az általuk vizsgált izolátumok alapján hét genetikai vonal különíthető el a fajkomplexumon belül, amelyek eleget tesznek a kriptikus filogenetikai faj fogalmának. Ennek ellenére még egy ideig úgy gondolták, hogy a *H. lixii* a *T. harzianum* teleomorf, ivaros állapota, ezzel felvetve a genetikai rekombináció lehetőségét a természetben, így a kimutatott genetikai polimorfizmus ellenére a kutatók úgy gondolták, hogy egy komplex *H. lixii*/*T. harzianum* fajjal állnak szemben. Ennél pontosabb adatot azonban a szaporodásról, a globális földrajzi elterjedésről és az izolátumok filogenetikai megoszlásáról sem tettek közzé a *H. lixii*/*T. harzianum* komplexumon belül, egészen 2010-ig. Druzhinina és munkatársai (2010) bebizonyították, hogy a *T. harzianum sensu stricto* és

a *H. lixii sensu stricto* genetikailag izolált, ezért két külön faj. Adataik elemzéséből kiderült, hogy a *T. harzianum*, *T. afroharzianum*, *T. paralixii* és *H. cameroonensis* valószínűsíthetően külön fajok az ekkor még *H. lixii* - *T. harzianum* fajkomplexumnak nevezett aggregátumon belül. Számos vizsgált törzset még így sem sikerült megkülönböztetniük és felismerték, hogy még az akkoriban úttörőnek számító GCPSR (genealogical concordance phylogenetic species recognition) koncepció is korlátozott a fajkomplexum szerkezetének megfelelő szintű feltárására (Druzhinina és mtsai., 2010). Mivel a *T. harzianum* és a *H. lixii* genetikailag izolált, nyilvánvalóvá vált, hogy nem ugyanazon faj életciklusának fázisai, a holomorf *H. lixii/T. harzianum* komplexum létezését elvetették és a továbbiakban külön fajként kezelték őket (Druzhinina és mtsai., 2010), majd bevezették a *T. harzianum* fajkomplexum megnevezést (Chaverri és mtsai., 2015). Chaverri és munkatársai (2015) munkája nyomán elindult a fajkomplexum revíziója. A *tef1α*, *cal* (kalmodulin), *act* (α -aktin) és ITS markerek segítségével 14 fajt rendeltek hozzá a komplexumhoz, melyek közül 9 újonnan leírt faj (*T. afarasin*, *T. afroharzianum*, *T. atrobrunneum*, *T. camerunense*, *T. endophyticum*, *T. neotropicale*, *T. pyramidale*, *T. rifaii* és *T. simmonsii*), 5 pedig már korábban leírt faj (*T. guizhouense*, *T. harzianum sensu stricto*, *T. inhamatum*, *T. lentiforme comb. nov.* és *T. lixii comb. nov.*) (Chaverri és mtsai., 2015) volt. Mindemellett Chaverri és munkatársai (2015) filogenetikai elemzései bizonyos földrajzi szegregációt mutattak ki, különösen kontinentális (Ázsia, Afrika, Amerika, Európa) és szélességi (trópusi és mérsékelt égövi) szinten. Kivételt a *T. afroharzianum* és a *T. guizhouense* képeztek, melyek világszintű elterjedést mutattak. A *T. harzianum*-ot és *T. simmonsii*-t Észak-Amerika és Európa mérsékelt égövi területeivel hozták összefüggésbe, ami alól az egyetlen kivétel a Kolumbiában izolált '*T. harzianum*' CIB T100 törzs volt (Hoyos-Carvajal et al. 2009). A *T. lixii* csak Délkelet-Ázsiából, a *T. afarasin* és *T. camerunense* Afrikából, a *T. atrobrunneum* és *T. pyramidale* pedig csak Európából, a fennmaradó fajok (*T. endophyticum*, *T. inhamatum*, *T. lentiforme* és *T. rifaii*) pedig csak a trópusi Dél-Amerikából voltak ismertek (Chaverri és mtsai., 2015). Chaverri és munkatársai vizsgálataikba bevontak több kereskedelmi forgalomban lévő terméket is, melyeknek aktív összetevője '*T. harzianum*'-ként volt ismert. Kiderült, hogy a Canna AkTRIvator[®] (G.J.S. 08-137) és a T22 (G. Harman, 2000; G.J.S. 09-1563) hatóanyaga *T. afroharzianum*, a Promot[®] WP (G.J.S. 08-135) hatóanyaga *T. guizhouense*, a WP Trichosan[®] (G.J.S. 08-134) és a Vitalin[®] (G.J.S. 08-136) esetében pedig *T. simmonsii*. A 2010-es évek végén Koreában négy, a Harzianum kládhoz tartozó *Trichoderma* törzset azonosítottak: a *T. pleuroti*, *T. pleuroticola*, *T. harzianum* és *T. tomentosum* fajokat (Le és

Le, 1980; Park és mtsai., 2005; Jang és mtsai., 2017). A közelmúltban további három taggal, a *T. austroindianum*, *T. hortense* és *T. syagri* fajokkal (Barrera és mtsai., 2021) bővült a csoport. A fajkomplexum pontos struktúrájának megismerése és a korábban *T. harzianum* fajba tartozónak leírt törzsek felülvizsgálata kiemelten fontos, mivel a fajkomplexumhoz számos olyan faj tartozik, amit fertőzött gombaházi komposztból (Allaga és mtsai., 2021) vagy klinikai mintákból (Kredics és mtsai., 2021) izoláltak, így a mezőgazdasági hasznosíthatóságú fajok mellett lehetséges kockázati tényezőket is tartalmaz a csoport.

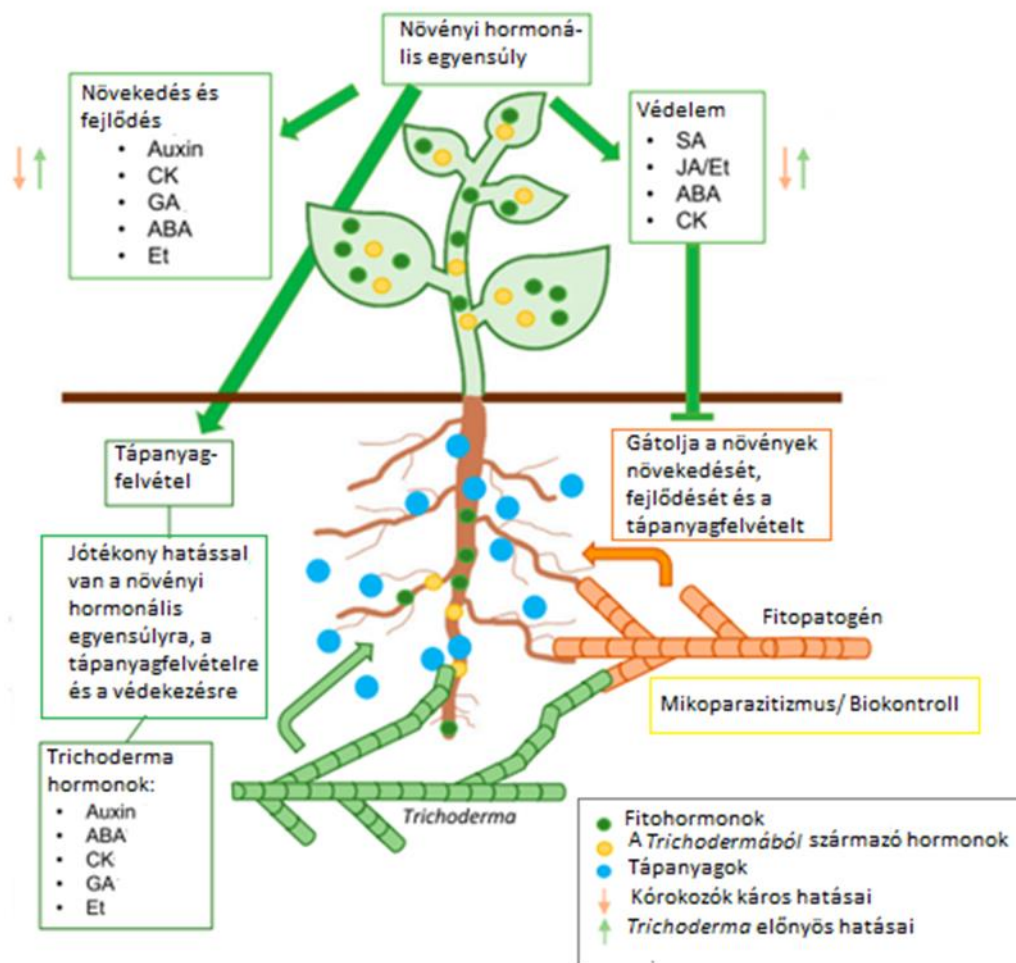
1.5.3. A nemzetség jelentősége a mezőgazdaságban

A *Trichoderma* nemzetség képviselői között számos, az emberiség számára hasznos faj is található (Kubicek és mtsai., 2008). A tudományban, az iparban és a mezőgazdaságban egyaránt fontos szerepet töltenek be (Schütz és mtsai., 2020). A mezőgazdaság számára relevánsabb fajokat az **1. ábra** foglalja össze. A *Trichoderma* első növényvédőszerként történő alkalmazását az 1930-as évek elejére teszik (Howell és mtsai., 2003; Harman, 2006; Dutta és mtsai., 2022). Napjainkra a mezőgazdasági felhasználásuk világszerte elterjedt, elsősorban biológiai védekezés megvalósítására, mindazonáltal felhasználhatók növényi stressztolerancia fokozására és fonálférges elleni védekezésben is. Például számos *Trichoderma* faj fokozza a növények növekedését többféle mechanizmus révén, emellett a talajban terjedő kórokozókkal szembeni védekezésben is hasznosak és a gyökérnövekedést is serkentetik (Schuster és Schmoll, 2010).

A *Trichoderma asperellum* egyik törzse esetében kiderült, hogy képes a *Meloidogyne javanica* fonálféregfaj parazitizmusára (Sharon és mtsai., 2007). Ezt a jelenséget egyéb *Trichoderma* törzsek esetében is kimutatták később (*T. harzianum* (Martínez-Medina és mtsai., 2017), *T. longibrachiatum* (Zhang és mtsai., 2017), *T. viride* és *T. pseudoharzianum* (Khan és mtsai., 2020)). A törzsek különféle biológiai aktivitással rendelkező másodlagos anyagcseretermékeket (pl. trichotecének, harzialaktonok, viridinek, stb.) képesek termelni. Megtalálhatók köztük antimikrobiális hatású vegyületek, melyek a biológiai védekezésben használt törzsek esetében fontosak (Reino és mtsai., 2008). Számos biológiai talajoltószer tartalmaz *Trichoderma* komponenst/komponenseket a talajra és a növényekre gyakorolt jótékony hatásuk miatt (**2. ábra**). Részt vesznek a talajban lévő növényi maradványok lebontásában, ezzel hozzájárulva a talaj tápanyagszintjének fenntartásához, továbbá

megakadályozhatják a növényi kórokozók túlélését is, amelyek egyébként a lebontatlan növényi maradványokon telelnének át (Kubicek és Harman, 1998). Képesek serkenteni a növénynövekedést, hozzájárulhatnak növényekben a szisztémás szerzett rezisztencia (SAR) kialakításához, javítják a fotoszintetikus hatékonyságot, továbbá leírták a tápanyagok felszívódását és a műtrágya-felhasználás hatékonyságát javító tulajdonságaikat is (Sood és mtsai., 2020). Ezen kívül a növények alkalmazkodóképességének növelésére és az éghajlatváltozás növényeken mutató káros hatásainak mérséklésére is képesek (Kashyap és mtsai., 2017). Jelenlétük a rizoszférában irányított transzkriptomikai, proteomikai és metabolomikai választ vált ki a növényben (Shoresh és Harman, 2008; Lorito és mtsai., 2010; Hermosa és mtsai., 2010; Brotman és mtsai., 2012; Morán-Diez és mtsai., 2012). Ezek a növény számára általában előnyös hatással járó változások, mivel ezen keresztül serkentik a növekedést, növelik a terméshozamot és a kórokozókkal szembeni ellenállóképességet (Mukherjee és mtsai., 2012). A *T. virens* esetében kimutatták, hogy auxintípusú vegyületek termelésére képes, ezáltal serkentheti a növények növekedését (Contreras-Cornejo és mtsai., 2009). Néhány törzs a rhizoszféra kolonizációja közben képes behatolni a növények gyökérzetének epidermiszbe és az alatta található néhány sejtrétegbe. Jelenlétük során makromolekulák és más vegyületek jutnak a sejtközi állományba, így kialakítva helyi, illetve szisztémás szerzett rezisztenciát a növényekben (Harman és mtsai., 2004). Ezt az opportunist/fakultatív szimbiózist a gomba azon képessége vezérli, hogy szacharózt vagy más tápanyagokat nyerjen a növényekből, cserébe a növényi immunitás fokozásáért, mely védelmet biztosít a betolakodó kórokozókkal szemben, és a folyamat során akár a fotoszintézis eredményessége is növekedhet (Shoresh és Harman., 2008; Vargas és mtsai., 2009; Vargas és mtsai., 2011). Számos *Trichoderma* törzs antagonista tulajdonságokkal rendelkezik más fonalasgombákkal szemben másodlagos anyagcseretermékek termelése, a térért és a tápanyagokért zajló hatékony versengés, valamint direkt mikoparazitizmus révén (Anees és mtsai., 2010). Nem riboszómális peptidek (NRP), köztük peptaibolok termelésére is képesek, melyek magas α -amino-izovajsav-tartalmú, rövid aminosavszekvenciák (Marik és mtsai., 2019). Az alamethicinről és a trichovirin II-ről például kimutatták, hogy immunválaszt képesek kiváltani a növényekben, ami a SAR-t támogatja (Mukherjee és mtsai., 2012). A *Trichoderma* törzsek széles körben használatosak a mezőgazdaságban biofungicidként, biotrágyázásra és fitostimulációra (Mukherjee és mtsai., 2012; Elkelish és mtsai., 2020). A világszerte bejegyzett biofungicidek több mint 60%-a *Trichoderma*-alapú készítmény (Verma és mtsai., 2007). A növényi védekezés indukcióját és a

mikoparazitizmus jelenségét a *Trichoderma* törzsek által megvalósuló biológiai védekezés legfontosabb mechanizmusainak tekintik (Mukherjee és mtsai., 2012). Pozitív hatásaik ellenére a csoport számos tagja potenciális kockázatokkal is rendelkezik. Egyes fajok képesek fertőzéseket okozni a kereskedelmi gombatermesztésben, illetve számos klinikai mintából is izoláltak már *Trichoderma* törzseket (**1. ábra**) (Kredics és mtsai., 2021). Egy közelmúltban megjelent tanulmány arra is rámutat, hogy a *T. afroharzianum* bizonyos törzsei okozhatnak problémát kukoricatermesztésben (Pfordt és mtsai., 2020).



2. ábra *Trichoderma* gomba kölcsönhatási viszonyai a talajban. Citokininek (CK), gibberellinek (GA), abszcizinsav (ABA), etilén (Et), szalicilsav (SA) és jázmonsav (JA).

Guzmán-Guzmán és mtsai. (2019) nyomán.

1.5.4. *Trichoderma* törzsek más mikroorganizmusokkal történő együttes felhasználása

Az egyes *Trichoderma* törzsek növénykultúrákba történő kijuttatásának jótékony hatásai széles körben ismertek a szakirodalomban (Lorito és Woo, 2015; López-Bucio és mtsai., 2015). A kedvező tulajdonságokkal rendelkező *Trichoderma* törzsek más mikroorganizmusokkal történő együttes alkalmazásakor fellépő szinergikus hatás felerősítheti az egyes törzsek pozitív hatásait, így különböző *Trichoderma* törzsek együttes alkalmazása is egyre inkább előtérbe került az elmúlt években. Különböző *Trichoderma* fajok együttes alkalmazása erőteljesebben támogatja a növények fejlődését és a fitopatogén mikroorganizmusok elleni védekezést a csendes génklaszterek aktiválásával és másodlagos metabolitok szélesebb körének termelésével (Netzker és mtsai., 2015; Knowles és mtsai., 2022). A kombinációban alkalmazott *Trichoderma* törzsek könnyebben alkalmazkodnak a befogadó célkörnyezethez, így a kialakuló konzorcium hatása megbízhatóbb és stabilabb. A több *Trichoderma* törzs együttes alkalmazásának egyik legfontosabb kérdése az alkalmazott arányok és a kijuttatási módszerek optimalizálása (Liu és mtsai., 2022). A *T. atroviride* és a *T. citrinoviride* törzsek együttes alkalmazása esetén magasabb IAA- és sziderofórtartalmat mértek az egyedi kezelésekhez képest, amiből arra következtettek, hogy a törzsek között szinergizmus lép fel (Chen és mtsai., 2021). Az IAA-termelő *T. tomentosum* és *T. harzianum* törzsekből származó konídiumszuszpenzióval történő kezelés a növénynövekedés serkentését eredményezte a törzsek különálló alkalmazásához képest, mely a növények magasságában, gyökérhosszában, levélfelületében és száraztömegében nyilvánult meg kukorica esetében (Herrera-Jiménez és mtsai., 2018). A megfelelően kiválasztott fajok együttes alkalmazása nemcsak a növények növekedésének támogatásában, hanem a környezeti stresszhatások mérséklésében is emelkedett hatást eredményez az egykomponensű kezelésekkel szemben (Anshu és mtsai., 2022). Több *Trichoderma* faj együttes alkalmazása szélesebb körű védelmet nyújthat a fitopatogének ellen, mivel erősebben támogatja a SAR kialakulását a növényekben az immunválaszért felelős folyamatok aktiválásán keresztül (Bisen és mtsai., 2019). A *Trichoderma* fajok fontos szerepet játszhatnak a mezőgazdaságban a kémiai szerek felhasználásának csökkentésében, így azok negatív hatásainak mérséklésében. A különböző *Trichoderma* fajok együttes alkalmazása tovább csökkentheti a nitrogén-,

foszfor- és kálium-alapú műtrágyák felhasználását a növényi tápanyagfelvétel hatékonyságának javításán keresztül (Molla és mtsai., 2012).

A *Trichoderma* fajok biokontroll szempontból fontos jellemzője a mikoparazitizmus. A fonalgombákat tápanyagként hasznosító mechanizmus jelentősen befolyásolhatja és korlátozhatja a más hasznos gombákkal történő együttes alkalmazásukat, melyre ennek ellenére számos példát találunk a szakirodalomban. A közelmúltban He és munkatársai (2022) arról számoltak be, hogy a *T. viride* a sötét szeptált endofitákkal végzett kombinált kísérletekben szinergiát eredményezett, ami a kínai csüdfű sóstresszre adott válaszreakciójának javulásában nyilvánult meg. A mikorrhizaképző gombákkal való kompatibilitás vitatott kérdés volt, mivel gyökérkolonizációs életterük átfedő, ezért feltehetően kompetícióra lépnek a tápanyagokért. Mindemellett bizonyíték áll rendelkezésre *Trichoderma* mikoparazita hatásáról arbuszkuláris mikorrhizát (AMF) képző gombákon (Rousseau és mtsai., 1996). Ezzel szemben a *Trichoderma* és a mikorrhizaképző gombák kombinálásával a közelmúltban végzett kísérletek kompatibilitást és szinergizmust mutattak paradicsom betegségekkel szembeni rezisztenciájának fokozásában (Minchev és mtsai., 2021). Szintén paradicsomtermesztésben a *T. harzianum* és a *Glomus intraradices* törzseit alkalmazták a fuzáriumos korona- és gyökérrothadás ellen, ahol az együttes kezelés hatékonyabban csökkentette a betegség előfordulási gyakoriságát és súlyosságát (Datnoff és mtsai., 1995).

A *Trichoderma* törzsek hasznos baktériumokkal is kombinálhatók. A biokontroll törzsek bizonyos esetekben hatékonyabbak más törzsekkel kombinálva, mint egyedülként alkalmazva (Zhou és mtsai., 2021). Ahhoz, hogy teljes potenciáljukat ki lehessen használni, alaposan tanulmányozni kell a mikroorganizmusok kompatibilitását (Triveni et al. 2012). A *Trichoderma* fajok által termelt másodlagos metabolitok ugyanis képesek erősen elnyomni a rizoszférában jelenlévő baktériumokat, így a baktériumközösségek jelentős változásokon eshetnek át a kezelés során. Másrészt a rizoszférában jelenlévő baktériumok gombaellenes vagy más vegyületeket termelhetnek, amelyek befolyásolják a kijuttatott *Trichoderma* törzsek hatékonyságát (Li és mtsai., 2019). Figyelemre méltó ütemben bővül azoknak a tudományos munkáknak a száma, amelyek *Trichoderma* törzsek baktériumokkal történő együttes használatakor fellépő szinergista hatásról számolnak be (Morales-Garcia és mtsai., 2019). Számos növény képezte a vizsgálatok tárgyát, beleértve a csicseriborsót (Yadav és mtsai., 2013), a babot (Yadav és mtsai., 2013; Negi és mtsai., 2021), a búzát (Karuppiyah és mtsai., 2019; El-Katatny és Idres, 2014), a kukoricát

(Karuppiyah és mtsai., 2019; El-Katatny és Idres, 2014) és a paradicsomot (Tomer és mtsai., 2015), más fontos terménynövényekkel egyetemben (Poveda és Eugui, 2022). A szinergizáló mikroorganizmusok gyakran javítják a foszfor vagy a nitrogén felvételét (El-Katatny és Idres, 2014), fokozzák a gyökérgümők képződését (Saber és mtsai., 2009; Yobo és mtsai., 2009), sziderofórokat, IAA-t (Muhammad-Syafiq és mtsai., 2021; Kasa és mtsai., 2015) és egyéb növénynövekedést serkentő anyagokat (Saber és mtsai., 2009) termelnek, vagy javítják a vízfelvételt (Saini és mtsai., 2019). Biokontroll szempontból fontos *Trichoderma* törzsek hasznos baktériumokkal kombinálva az egyedi kezelésekhez képest képesek fokozni a betegségekkel szembeni védelmet (Zhou és mtsai., 2021). Az elmúlt két évtized során több mint 10 *Trichoderma* faj izolátumait vizsgálták ígéretes eredményekkel biokontroll tulajdonságaik szempontjából számos baktériummal kombinálva, beleértve a *B. subtilis*-t (Kumar és mtsai., 2015; Wang és mtsai., 2019), a *B. amyloliquefaciens*-t (Chien és Huang, 2020; Wu és mtsai., 2018), a *P. fluorescens*-t (Madhavi és mtsai., 2018; Al-Waily és Hassan, 2019), valamint a *Rhizobium leguminosarum*-ot (Saber és mtsai., 2009). Nem csupán egy célra kiválasztott szinergista mikroorganizmusokból érdemes konzorciumot kialakítani, hanem két vagy több különféle hatás kifejtésére is. Mikroorganizmusok egyszerre képesek például biokontroll és növénynövekedést serkentő hatást kifejteni anélkül, hogy károsítanák a natív mikrobiomot (Zhou és mtsai., 2021). A *T. virens* Tvien6-os és a *B. velezensis* X5-ös törzsek kombinációját biokontroll célokra vizsgálták paradicsomnövényeken a *Ralstonia solanacearum* által okozott bakteriális hervadás ellen, és az eredmények alapján javult a klorofilltartalom is, ami a növények növekedésének serkentését eredményezte (Petcu és mtsai., 2023).

Néhány próbálkozás történt kettőnél több mikroorganizmus együttes alkalmazására is. Yadav és munkatársai (2013) három rizoszférából izolált mikroorganizmus együttes és egyenkénti kezelését tanulmányozták. Csicseriborsó- és retekmagok *P. fluorescens* OKC, *T. asperellum* T42 és *Rhizobium* sp. RH4 törzsekkel történt együttes kezelésével pozitív hatást értek el a csírázási arányban és a növénynövekedésben. A kezelések közül a *Trichoderma* törzset tartalmazó kombinációk mindegyike jobb eredményt mutatott a többihez képest, és a hármas mikrobiális kombináció mutatta a legjobb eredményt a csírázás és a palántanevelés tekintetében mind a csicseriborsó, mind a retek esetében. Allaga és munkatársai (2020) jótékony baktériumokat (*Streptomyces albus* és *Azotobacter vinelandii*) és *Trichoderma* törzseket (*T. asperellum* és *T. atrobrunneum*) tartalmazó

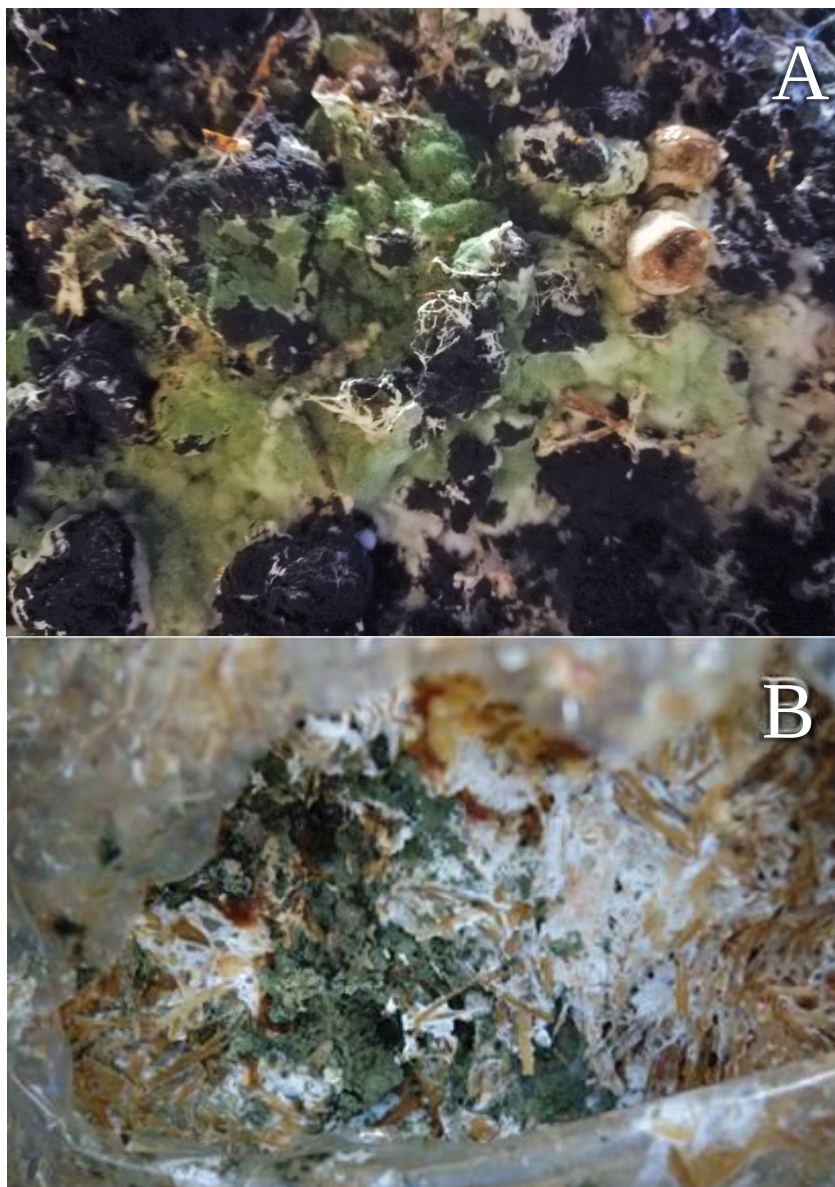
kompozit talajoltó készítményt fejlesztettek ki növénykórokozók elleni biológiai védekezés, foszformobilizáció, szárlebontás, humifikáció és nitrogénkötés céljaira. A kiválasztott törzsek a paradicsomnövények növekedését és fotoszintetikus aktivitását is elősegítették. Gabilondo és munkatársai (2023) több mikroorganizmus együttes hatását tesztelték három csicseriborsófajtán: növény-növekedést serkentő rizobaktérium (PGPR) törzseket (*B. subtilis*, *B. polymyxa*, *B. megaterium*, *P. fluorescens*) *Trichoderma* törzsekkel (*T. harzianum*, *T. reesei*, *T. viride*, *T. virens*) kombinálták, és magvak csávázására használták. A Blanco Sinaloa csicseriborsó fajta termés hozama javult a kezelés hatására, bár a többi fajta egyike sem reagált pozitívan (Gabilondo és mtsai., 2023).

Érdekes kilátás a jövőre nézve a rizoszférát kolonizáló mikrobiom átültetésének lehetősége, ahol egy egész mikrobiomot vizsgálnak, izolálnak és a pozitív hatású komponenseket egy új területre juttatják ki. Bár ez a módszer komoly kihívásokkal néz szembe, jelentős potenciállal rendelkezik a fenntartható mezőgazdaság számára (Orozco-Mosqueda és mtsai., 2023).

1.5.5. *Trichoderma* fajok gombaházi kártétele

A *Trichoderma* nemzetség képviselői gyakran megtalálhatók olyan élőhelyeken, ahol nagy mennyiségű bomló növényi anyag áll rendelkezésre. Ide tartoznak a gombatermesztésben alkalmazott komposztanyagok is. A termesztett gombákra komoly veszélyt jelent a *Trichoderma* nemzetség egyes képviselői által előidézett zöldpenész-betegség (**1. ábra**). A zöldpenész jellegzetes tünetei a zöld foltok, melyek a komposztban, a takaróföldön vagy akár a termőtesteken is megjelenhetnek (**3. ábra**, Kredics, 2009). A betegség leggyakoribb okozói a *Trichoderma pleuroti*, *Trichoderma pleuroticola* és a *Trichoderma aggressivum*, de a *T. harzianum* fajkomplexum képviselői is összefüggésbe hozhatók zöldpenészes kártétellel (Allaga és mtsai., 2021). Kezdetben a csiperkegomba (*Agaricus bisporus*) termesztéséhez használt komposztban csak a *T. harzianum*-ot tartották felelősnek a termesztésben megjelenő, súlyos zöldpenészes fertőzésekért. A Brit-szigeteken izolált törzseket 3 biotípusba sorolták (Th1, Th2 és Th3), amelyek szignifikáns különbségeket mutattak morfológiájuk (telep megjelenése, mikroszkópikus jellemzők), növekedési és sporulációs jellemzőik tekintetében, valamint a komposztban történő megtelepedés képességében. A járványokat elsősorban a Th2 típusnak tulajdonították. Észak-Amerikában megjelent egy Th4-nek nevezett biotípus is, mely a Th2-höz hasonlóan komoly járványokat okozott. Ezt a két biotípust később a *T. aggressivum* faj f. *europaeum*

és f. *aggressivum* alfajaiként írták le (Samuels és mtsai., 2001; Kredics és mtsai., 2021). Bár a csiperke zöldpenészes megbetegedésének oka leggyakrabban a *T. aggressivum*, ennek ellenére a *T. harzianum*, *T. atroviride* és *T. koningii* törzsek is okoztak gondot korábban (Šantrić és mtsai., 2018). Laskagomba (*Pleurotus ostreatus*) termesztésében is gyakran előfordul a zöldpenészes betegség, leggyakrabban a *T. pleuroti* vagy a *T. pleuroticola* fajok okozzák, melyek fenotípusosan különböznek egymástól, a két faj mégis szoros genetikai rokonságot mutat (Kredics és mtsai., 2021). A zöldpenész elsősorban azért veszélyes gombatermesztési kártevő, mert tápanyagként hasznosítja a gombatermesztésre szolgáló alapanyagot, ezzel versenyhelyzetet kialakítva a termesztett gombával, gyakran kiszorítva azt. Ezáltal ezek a fertőzések jelentős termés kiesést képesek okozni és nagymértékű anyagi kárral járhatnak (Schuster és Schmoll, 2010.)



3. ábra *Trichoderma harzianum* okozta zöldpenész tünetei (A) csiperke termesztése során alkalmazott komposzton, illetve (B) a laskagomba termesztése során alkalmazott alapanyagon (Kredics és mtsai., 2009)

1.5.6. A *Trichoderma* nemzetség klinikai jelentősége

Egyes *Trichoderma* fajok súlyos, gyakran halálos kimenetelű fertőzéseket eredményeztek főként – de nem kizárólagosan – immunhiányos betegekben. A fertőzés lehetséges forrásai a levegő, ivóvíz, élelmiszer, por, talaj, valamint orvosi műszerek, például katéterek voltak (Hatvani és mtsai., 2013). Belélegezve a *Trichoderma* fajok főként légzési panaszokat és a nyálkahártya irritációját okozzák. A fertőzés érintheti a légúti traktust, valamint a mély és felszíni szöveteket is. Egyes *Trichoderma* fajok allergiás reakciókat válthatnak ki, akut, invazív arcüreggyulladás előidézői lehetnek, továbbá tüdőgyulladást, gyomor-bélrendszeri

fertőzést, agyi tályogot, bőrfertőzést, endokarditist, nekrotizáló szájgyulladást és májfertőzést is okozhatnak (Hatvani és mtsai., 2013). A klinikai mintákból izolált és molekuláris módszerekkel azonosított fajok közé tartozik a *T. longibrachiatum*, a *T. orientale* és a *T. citrinoviride* a nemzetség *Longibrachiatum* kládjából, a *T. harzianum sensu stricto* és a *T. simmonsii* a *Harzianum* kládból, valamint a *T. asperellum*, *T. asperelloides*, *T. atroviride*, *T. erinaceum*, *T. gamsii* és *T. koningiopsis* a *Trichoderma* szekcióból (Hatvani és mtsai., 2013; Sandoval-Denis és mtsai., 2014), továbbá az egyedi leszármazási vonalat képviselő *T. peltatum* (Kredics és mtsai., 2021) (1. ábra). Vannak közöttük különösen veszélyes fajok is, mint például a *T. longibrachiatum*, mely súlyos egészségügyi problémákat okozhat. Az esetek többségében a *Longibrachiatum* klád tagjai, elsősorban a *T. longibrachiatum* hozható összefüggésbe klinikai fertőzésekkel (Druzhinina és mtsai., 2008; Hatvani és mtsai., 2013). A *Longibrachiatum* klád tagjaira jellemző, hogy 37 °C-on is képesek növekedni, ami megegyezik az emberi testhőmérséklettel, így terjedésük az emberi szervezetben nem korlátozott a hőmérséklet által (Kredics és mtsai., 2021). Az emberi testhőmérsékleten való növekedési képesség mellett a *Trichoderma* törzsek lehetséges virulenciafaktorai közé tartozik az extracelluláris proteolitikus enzimek termelésére való képesség (Kredics és mtsai., 2005). Kiderült továbbá, hogy a klinikai izolátumok nagy része az alkalmazott gombaellenes szerekkel (pl. flukonazol, 5-fluorocitozin, amphotericin B) szemben gyakran rezisztenciát mutat. Magas minimális gátló koncentráció (MIC) értékek tapasztalhatók az itrakonazollal, ketokonazollal és vorikonazollal szemben is egyes klinikai izolátumok esetében, ami nehezíti a *Trichoderma* által okozott fertőzések elleni védekezést (Kredics és mtsai., 2021).

A *Trichoderma* nemzetség kereskedelmi jelentőségét figyelembe véve (pl. biológiai védekezésben történő hasznosítás, celluláz és más hidrolitikus enzimek termelése) fontos a gyakorlatban felhasznált fajok emberi szervezetre gyakorolt hatásainak ismerete (Hatvani és mtsai., 2013). A gyakorlatban alkalmazni tervezett törzsek pontos fajszerinti azonosítása, és ez alapján a potenciális humán patogén és gombatermesztési kártevő fajok termékekben történő alkalmazásának mellőzése kiemelten fontos.

1.5.7. *Trichoderma* törzsek fajszerinti azonosítása

A tradicionális taxonómia morfológiai különbségeken alapult, mely az aszexuális sporulációs képletek jellege alapján különíti el a fajokat. Ez igen komoly kihívást okozott

és okoz mind a mai napig a tapasztalt szakemberek számára is. Ennek oka az igen kevés, kis mértékben változatosságot mutató morfológiai jelleg, illetve a nagymértékben átfedő jellegek kialakulása a csoporton belül (Samuels és mtsai., 2006a). A nehézségek következtében számos helytelen meghatározás született a molekuláris meghatározási módszerek színre lépése előtt. Manapság a taxonok elkülönítése molekuláris vizsgálatokkal történik (Cai és Druzhinina, 2021). A DNS-szekvenálás térnyerése előtt RAPD (random amplifikált polimorfikus DNS) technika segítségével és PCR-ujjlenyomatok létrehozásával kezdődött a nemzetség genotipizálása. Biokontroll célokra felhasználható *Trichoderma* törzsek PCR-ujjlenyomat készítésével történő meghatározását végezték Arisan-Atac és munkatársai (1995), Fujimori és Okuda (1994), Turóczi és munkatársai (1996), illetve Zimand és munkatársai (1994). A technika egyik nehézsége a PCR-ujjlenyomat módszerének körülményes beállítása, így a DNS-szekvenciákon alapuló meghatározási eljárások terjedésével az RAPD-technika háttérbe szorult. A következő lépcsőfokot a specifikus primerekkel kivitelezett PCR-reakciókból keletkező fragmentumok szekvenálása jelentette, mely az egyes nukleinsavak polimorf jellege miatt nagy mennyiségű, különféle felbontást biztosító genetikai marker lehetőségét biztosítja a kutatók számára a nemzetség fajainak megkülönböztetéséhez (Lieckfeldt és mtsai., 1998; Kredics és mtsai., 2018). A technika a *Trichoderma* izolátumok megbízhatóbb meghatározásához, valamint a meghatározott fajok számának gyors gyarapodásához egyaránt hozzájárult. Így 2006-ra a szekvenciaalapú meghatározással azonosított fajok száma elérte a 100-at (Druzhinina és mtsai., 2006), ma pedig a leírt fajok száma meghaladja a 415-öt. Az első tanulmányok az ITS1, majd később az ITS2 szekvenciák analízisén alapultak (Lieckfeldt és mtsai., 1998). Később egyértelművé vált, hogy az ITS régió nem nyújt megfelelő információt. Később újabb markerek jelentek meg, melyek megfelelőbb felbontást biztosítottak, mint például a *tefla* és *rpb2* gének egyes szakaszai. A *tefla* 4. intronja nagyfokú felbontást biztosít a közeli rokonságban lévő fajok esetében, így alkalmas a kládokon (pl. Harzianum klád) belüli fajok elkülönítésére. A tapasztalatok azt mutatják, hogy a fajmeghatározás MLST (multilókusz szekvenciatipizálás) analízisek útján valósulhat meg kellő pontossággal, melyet az elmúlt évek tanulmányai is alátámasztanak (Mukherjee és mtsai., 2013). Az MLST során több markerszekvencia adatai alapján kerülnek meghatározásra a fajok, így lehetővé téve közeli és távoli rokonsági viszonyok pontos meghatározását is egy nemzetségen belül. Ez nagyon fontos egy olyan gombacsoport esetében, ahol hasznos és kártékony törzsek (Kredics és mtsai., 2021) egyaránt jelen vannak.

1.6. Az édesburgonya jelentősége és népszerűségének okai

A batáta (*Ipomoea batatas*) termesztése az elmúlt évtizedekben egyre elterjedtebb, mivel gazdag tápanyagforrás (Buettner és mtsai., 2019), különösen β -karotinban és antocianinban gazdag (Nguyen és mtsai., 2021). Könnyedén alkalmazkodik eltérő időjárási- és talajviszonyokhoz, ami szintén hozzájárul népszerűségéhez (Bovell-Benjamin és mtsai., 2007). Magas hozamáról ismert, gyökerei, hajtása és levelei egyaránt fogyaszthatók (Daryanto és mtsai., 2016).

Az édesburgonya egyik legfontosabb élettani hatása a vércukorszint szabályozásának javításában rejlik, így feltehetően hatékony a 2-es típusú diabetes mellitus betegség kezelésében. Glikémiás indexe (GI) közepes: 63 ± 6 (Atkinson és mtsai., 2008). A GI (41 ± 5 - 93 ± 5) azonban jelentősen függhet a feldolgozási módtól és kisebb mértékben a fajtától is. Forralással kezelt minták esetében a legalacsonyabb, míg a sütéssel és pörköléssel feldolgozottak érték el a legmagasabb értékeket (Bahado-Singh és mtsai., 2011). Antidiabetikus hatása elsősorban magas rosttartalmával és a vér adiponektin-szintjének emelésével hozható összefüggésbe (Ludvik és mtsai., 2008). Az édesburgonya fehérjetartalma alacsony (a szárazanyag 2,5-7,5%-a). Ennek 80%-a sporamin, amely antioxidáns hatású. Ugyanakkor a sporaminnak jelentős tripszin-gátló hatása van, amelyet figyelembe kell venni, ha tárológyökereket használnak takarmányként (Matsuoka., 1990). Az édesburgonya fehérjéi magas lizintartalmúak (magasabb, mint a rizsben) és alacsony leucintartalommal rendelkeznek (Clark és mtsai., 2013). Az édesburgonya nagyon fontos takarmányként is. A világ legnagyobb termelője Kína, ahol megközelítőleg a mezőgazdasági össztermés 40%-át teszi ki. Gyökérgumója (friss vagy főzéssel feldolgozott, szárított, pelletált, őrölt stb.) és lombozata (frissen, szárítva vagy silózva) is használható sertések (elsősorban gyökerekkel, de levelekkel is), szarvasmarhák (elsősorban lombozattal) és egyéb állatállományok etetésére (An, 2004). A friss édesburgonya gyökérgumója általában magas szintű tripszininhibitor aktivitást (TIA) mutat: $153,5$ - $628,2$ mg g⁻¹ fehérjére vonatkoztatva. Genotípustól függően ez a szint $12,1$ - $525,2$ mg g⁻¹ értékre csökkenthető hőkezeléssel (Senanayake és mtsai., 2013). A TIA miatt az emészthetőség csökkenése elérheti a 27%-ot. Az egyik leghatékonyabb módszer a tripszininhibitorok inaktiválása 100 °C-on 5-15 perces hőkezeléssel (Lin, 1989; Senanayake és mtsai., 2013). Másrészt a gyökérgumó TIA szintje fajtánként eltérő, így a megfelelő fajta választásával is

csökkenthető a szintje és elkerülhető a hőkezelés szükségessége (Tsou és mtsai., 1989). Oke és Workneh (2013) az édesburgonya felhasználhatóságát három kategóriába osztotta, frissen vagy feldolgozva emberi fogyasztásra, frissen vagy szárítva állati takarmányként, keményítőként és lisztként élelmiszeripari és nem élelmiszeripari felhasználásra.

Bár az első hazai batátatermesztési kísérletek 100 és 60 évvel ezelőtt indultak (Surányi, 1916; Porpáczy, 1953), ennek ellenére mindössze 25 éve termesztik Magyarországon. Az utóbbi években vált csupán ismertté és népszerűvé, aminek oka a médiában való megjelenése és növekvő kereskedelmi elérhetősége (Horváth, 1991a,b,c). Jelenleg a fogyasztók édesburgonya iránti igénye olyan magasra nőtt, hogy a kiszolgálás nehézkes, még az intenzíven növekvő termelői kör ellenére is (Monostori, 2015). Termesztésében több mikroorganizmus is felhasználható lehet biokontroll célokra, a növények abiotikus stresszel szembeni tűrőképességének javítására, valamint a növekedésük elősegítésére (Zhang és mtsai., 2019; Gong és mtsai., 2020; Abd El-Mageed és mtsai., 2022; Dawwam és mtsai., 2013; Yasmin és mtsai., 2020).

2. Célkitűzések

A vegyszerhasználat csökkentése napjaink-mezőgazdasági termelésének egyik legégetőbb feladata, amit többek között mikrobiológiai készítmények révén érhetünk el. A batáta termesztése és fogyasztása egyre nagyobb népszerűségnek örvend. Tudomásunk szerint tanulmányunk megjelenéséig nem került tesztelésre *Trichoderma* törzseket és baktériumokat egyaránt tartalmazó, többkomponensű mikrobiológiai készítmény batátatermesztésben. Mezőgazdasági hasznosíthatóságú *Trichoderma* törzsek esetében kiemelten fontos az alapos fajmeghatározás, mivel a nemzetség hasznos fajai mellett jónéhány gombaházi kártevőt és klinikai izolátumot tartunk számon. A molekuláris fajmeghatározási technikák fejlődésével egyre megbízhatóbbá válik az izolátumok pontos azonosítása. A nemzetség biodiverzitásának vizsgálata fontos a feltehetően veszélyes fajok mezőgazdasági gyakorlatból történő kizárásának érdekében. A fentiek alapján a következő célokat határoztuk meg:

1. Mezőgazdasági hasznosíthatóságú *Trichoderma* törzsek és baktériumok izolálása és fajszerű azonosítása, különös tekintettel a *T. harzianum* fajkomplexumhoz tartozó törzsekre.
2. A *Trichoderma harzianum* fajkomplexum diverzitásának vizsgálata mezőgazdasági élőhelyeken.
3. Az izolált mikroorganizmusok vizsgálata az abiotikus stresszfactorokkal szembeni válaszreakciójuk, enzintermelésük, biokontroll tulajdonságuk és IAA-termelésük szempontjából.
4. Ígéretes törzsek kiválasztása növénynövekedés, szervesanyag-lebontás, biokontroll és nitrogénkötés megvalósítására.
5. A szelektált mikroorganizmusokból talajoltó anyag előállítása és tesztelése édesburgonya termesztésében.

3. Anyagok és módszerek

3.1. Mikroorganizmusok

Összesen 13 *Bacillus*, 20 potenciálisan N₂-fixáló és 5 glifozáttoleráns baktériumtörzset vontunk be vizsgálatainkba, melyek a Magyarország-Szerbia határmenti régió különböző mezőgazdasági talajaiból származnak (Huynh és mtsai., 2022; Zhumakayev és mtsai., 2021; Zhumakayev és mtsai., 2022). Ezen kívül 7 *Trichoderma* törzset izoláltunk, illetve 60 korábban izolált *Trichoderma* törzset is bevontunk vizsgálatainkba (**1. táblázat**).

1. táblázat A munka során felhasznált mikroorganizmusok listája

SZMC* szám	Taxon	Meghatározás alapja	Talajminta eredete	növény- kultúra	Forrás
Baktériumok					
SZMC 25080	<i>Arthrobacter globiformis</i>	16S rDNS (OP964023)	Tóthfalu (SRB)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25081	<i>Arthrobacter globiformis</i>	16S rDNS (OP964024)	Tóthfalu (SRB)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25084	<i>Variovorax paradoxus</i>	16S rDNS (OP964025)	Csantavér (SRB)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25085	<i>Nocardia</i> sp.	16S rDNS (OP964026)	Csantavér (SRB)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25093	<i>Peribacillus simplex</i>	16S rDNS (OP964027)	Csantavér (SRB)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25094	<i>Mycobacterium</i> sp.	16S rDNS (OP964028)	Csantavér (SRB)	paradicsom	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25098	<i>Rhizobium radiobacter</i>	16S rDNS (OP964029)	Madaras (MO)	répa	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25100	<i>Rhodococcus</i> sp.	16S rDNS (OP964030)	Madaras (MO)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25101	<i>Rhodococcus</i> sp.	16S rDNS (OP964031)	Madaras (MO)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25102	<i>Arthrobacter oryzae</i>	16S rDNS (OP964032)	Madaras (MO)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25103	<i>Williamsia muralis</i>	16S rDNS (OP964033)	Madaras (MO)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25106	<i>Paenarthrobacter sp.</i>	16S rDNS (OP964034)	Csenej (SRB)	répa	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25107	<i>Streptomyces</i> sp.	16S rDNS (OP964035)	Csenej (SRB)	répa	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25108	<i>Variovorax paradoxus</i>	16S rDNS (OP964036)	Dunagálos (SRB)	répa	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25110	<i>Rhodococcus erythropolis</i>	16S rDNS (OP964037)	Temerin (SRB)	batáta	Nagy és mtsai., 2023

1. Táblázat folytatása

SZMC* szám	Taxon	Meghatározás alapja	Talajminta eredete	növény- kultúra	Forrás
SZMC 25116	<i>Priestia</i> sp.	16S rDNS (OP964038)	Csenej (SRB)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25117	<i>Pseudarthrobacter</i> sp.	16S rDNS (OP964039)	Csenej (SRB)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25124	<i>Rhodococcus</i> sp.	16S rDNS (OP964040)	Madaras (MO)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25125	<i>Olivibacter soli</i>	16S rDNS (OP964041)	Madaras (MO)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25126	<i>Priestia megaterium</i>	16S rDNS (OP964042)	Madaras (MO)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 24978	<i>Bacillus mojavensis</i>	<i>gyrA</i> (OP970235)	Tóthfalu (SRB)	paradicsom	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 24981	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>gyrA</i> (OK256098) <i>rpoB</i> (OK256116) zsírsavprofilozás	Tóthfalu (SRB)	paprika	Huynh és mtsai., 2022
SZMC 24982	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>gyrA</i> (OK256099) <i>rpoB</i> (OK256117) zsírsavprofilozás	Tóthfalu (SRB)	paprika	Huynh és mtsai., 2022
SZMC 24983	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>gyrA</i> OK256100) <i>rpoB</i> (OK256118) zsírsavprofilozás	Tóthfalu (SRB)	paprika	Huynh és mtsai., 2022
SZMC 24984	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>gyrA</i> (OK256101) <i>rpoB</i> (OK256119) zsírsavprofilozás	Csantavér (SRB)	paprika	Huynh és mtsai., 2022
SZMC 24985	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>gyrA</i> (OK256102) <i>rpoB</i> (OK256120) zsírsavprofilozás	Csantavér (SRB)	paprika	Huynh és mtsai., 2022
SZMC 24986	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>gyrA</i> (OK256103) <i>rpoB</i> (OK256121) zsírsavprofilozás	Csantavér (SRB)	paradicsom	Huynh és mtsai., 2022
SZMC 24995	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>gyrA</i> (OK256104) <i>rpoB</i> (OK256122) zsírsavprofilozás	Csantavér (SRB)	paradicsom	Huynh és mtsai., 2022
SZMC 25001	<i>Bacillus mojavensis</i>	<i>gyrA</i> (OP970243)	Madaras (MO)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25003	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>gyrA</i> (OP970244)	Madaras (MO)	paprika	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25007	<i>Bacillus mojavensis</i>	<i>gyrA</i> (OP970245)	Csenej (SRB)	répa	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25018	<i>Bacillus mojavensis</i>	<i>gyrA</i> (OP970246)	Csenej (SRB)	paradicsom	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25020	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>gyrA</i> (OK256105) <i>rpoB</i> (OK256123)	Csenej (SRB)	paradicsom	Huynh és mtsai., 2022
SZMC 25856	<i>Ensifer adhaerens</i>	16S rDNS (MT950353) genomszekvenálás	Bácska régió (SRB)	paradicsom	Zhumakayev és mtsai., 2021

1. Táblázat folytatása					
SZMC* szám	Taxon	Meghatározás alapja	Talajminta eredete	növény- kultúra	Forrás
SZMC 25871	<i>Ensifer adhaerens</i>	16S rDNS (MT950357)	Bácska régió (SRB)	paradicsom	Zhumakayev és mtsai., 2021
SZMC 25863	<i>Pseudomonas resinovorans</i>	<i>rpoB</i> (MT955648)	Bácska régió (SRB)	paradicsom	Zhumakayev és mtsai., 2021
SZMC 25870	<i>Pseudomonas resinovorans</i>	<i>rpoB</i> (MT955649)	Bácska régió (SRB)	paradicsom	Zhumakayev és mtsai., 2021
SZMC 25872	<i>Pseudomonas resinovorans</i>	<i>rpoB</i> (MT955650) genomszekvenálás	Bácska régió (SRB)	paradicsom	Zhumakayev és mtsai., 2021
Gombák					
SZMC 25217	<i>Trichoderma ghanense</i>	<u><i>rpb2</i> (OP970255)</u> <u><i>tef1a</i> (OP970248)</u> -	Csantavér (SRB)	paradicsom	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25220	THSC	<u><i>rpb2</i> (OP970256)</u> <u><i>tef1a</i> (OP970249)</u> -	Székkutas (MO)	répa	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25228	THSC	<u><i>rpb2</i> (OP970257)</u> <u><i>tef1a</i> (OP970250)</u> -	Dunagálos (SRB)	répa	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25231	THSC	<u><i>rpb2</i> (OP970258)</u> <u><i>tef1a</i> (OP970251)</u> -	Dunagálos (SRB)	répa	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25235	<i>Trichoderma virens</i>	<u><i>rpb2</i> (OP970259)</u> <u><i>tef1a</i> (OP970252)</u> -	Temerin (SRB)	batáta	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25242	THSC	<u><i>rpb2</i> (OP970260)</u> <u><i>tef1a</i> (OP970253)</u> -	Dunagálos (SRB)	paradicsom	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 25242	<i>Trichoderma virens</i>	<u><i>rpb2</i> (OP970261)</u> <u><i>tef1a</i> (OP970254)</u> -	Dunagálos (SRB)	paradicsom	Nagy és mtsai., 2023
SZMC 20761	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667390)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667331)</u> ITS (JX173832)	Sziksósfürdő (MO)	paradicsom	Körmöczi és mtsai., 2013
SZMC 20770	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667379)</u> - ITS (JX173856)	Veszprém (MO)	paradicsom	Körmöczi és mtsai., 2013
SZMC 20853	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667334)</u> - ITS (JX173841)	Sziksósfürdő (MO)	karalábé	Körmöczi és mtsai., 2013
SZMC 20857	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667365)</u> - ITS (JX173855)	Sziksósfürdő (MO)	karalábé	Körmöczi és mtsai., 2013

1. Táblázat folytatása

SZMC* szám	Taxon	Meghatározás alapja	Talajminta eredete	növény- kultúra	Forrás
SZMC 20863	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667353)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667287)</u> ITS (JX173845)	Sziksósfürdő (MO)	vajbab	Körmöczy és mtsai., 2013
SZMC 0559	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667356)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667291)</u> ITS (DQ118087)	Deszk (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 0560	THSC	- <u><i>tef1a</i> (OR667292)</u> ITS (DQ118084)	Deszk (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1601	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667366)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667295)</u> ITS (DQ345794)	Algyő (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1622	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667362)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667296)</u> ITS (DQ345818)	Deszk (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1630	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667387)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667328)</u> ITS (DQ345828)	Rúzsza (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1633	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667391)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667329)</u> ITS (DQ345831)	Rúzsza (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1639	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667358)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667281)</u> ITS (DQ345837)	Tiszasziget (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1641	THSC	- <u><i>tef1a</i> (OR667332)</u> ITS (DQ345839)	Rúzsza (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1642	THSC	- <u><i>tef1a</i> (OR667282)</u> ITS (DQ345840)	Kunszent- miklós (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1643	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667367)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667283)</u> ITS (DQ345841)	Tiszasziget (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1644	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667392)</u> - ITS (DQ345842)	Rúzsza (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1647	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667363)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667293)</u> ITS (DQ345845)	Kunszent- miklós (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1664	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667376)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667322)</u> ITS (DQ345862)	Rúzsza (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1665	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667383)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667330)</u> ITS (DQ345863)	Rúzsza (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012

1. Táblázat folytatása					
SZMC* szám	Taxon	Meghatározás alapja	Talajminta eredete	növény- kultúra	Forrás
SZMC 1668	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667386)</u> <u><i>tefla</i> (OR667333)</u> ITS (DQ345866)	Rúzsza (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1673	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667359)</u> <u><i>tefla</i> (OR667284)</u> ITS (DQ345871)	Tiszasziget (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1677	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667364)</u> - ITS (DQ345875)	Tiszasziget (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1680	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667354)</u> <u><i>tefla</i> (OR667294)</u> ITS (DQ345878)	Tiszasziget (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1689	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667360)</u> <u><i>tefla</i> (OR667285)</u> ITS (DQ345887)	Tiszasziget (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 1690	THSC	- <u><i>tefla</i> (OR667286)</u> ITS (DQ345888)	Tiszasziget (MO)	őszi búza	Kredics és mtsai., 2012
SZMC 12318	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667336)</u> <u><i>tefla</i> (OR667297)</u> ITS (EU821780)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12321	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667342)</u> <u><i>tefla</i> (OR667298)</u> ITS (EU821780)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12330	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667369)</u> - ITS (EU821782)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12331	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667335)</u> <u><i>tefla</i> (OR667299)</u> ITS (EU821780)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12334	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667388)</u> - ITS (EU821780)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12335	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667347)</u> - ITS (EU821780)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12343	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667343)</u> <u><i>tefla</i> (OR667300)</u> ITS (EU821789)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12344	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667348)</u> <u><i>tefla</i> (OR667307)</u> ITS (EU821780)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12354	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667380)</u> <u><i>tefla</i> (OR667315)</u> ITS (EU821782)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010

1. Táblázat folytatása					
SZMC* szám	Taxon	Meghatározás alapja	Talajminta eredete	növény- kultúra	Forrás
SZMC 12359	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667370)</u> <u><i>tefla</i> (OR667317)</u> ITS (EU821782)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12360	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667337)</u> <u><i>tefla</i> (OR667308)</u> ITS (EU821782)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12362	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667344)</u> <u><i>tefla</i> (OR667301)</u> ITS (EU821784)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12368	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667349)</u> <u><i>tefla</i> (OR667311)</u> ITS (EU821781)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12375	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667341)</u> <u><i>tefla</i> (OR667302)</u> ITS (EU821780)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12377	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667381)</u> <u><i>tefla</i> (OR667316)</u> ITS (EU821781)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12379	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667371)</u> <u><i>tefla</i> (OR667318)</u> ITS (EU821791)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12381	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667345)</u> <u><i>tefla</i> (OR667303)</u> ITS (EU821780c)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC7 12382	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667382)</u> <u><i>tefla</i> (OR667324)</u> ITS (EU821783)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12383	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667338)</u> <u><i>tefla</i> (OR667309)</u> ITS (EU821780c)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12384	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667389)</u> <u><i>tefla</i> (OR667326)</u> ITS (EU821787)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12387	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667346)</u> <u><i>tefla</i> (OR667304)</u> ITS (EU821780c)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12393	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667357)</u> <u><i>tefla</i> (OR667289)</u> ITS (EU821792)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12397	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667372)</u> <u><i>tefla</i> (OR667325)</u> ITS (EU821783)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12401	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667355)</u> <u><i>tefla</i> (OR667290)</u> ITS (EU821792)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010

1. Táblázat folytatása					
SZMC* szám	Taxon	Meghatározás alapja	Talajminta eredete	növény- kultúra	Forrás
SZMC 12402	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667339)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667310)</u> ITS (EU821780c)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12403	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667340)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667312)</u> ITS (EU821781)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12408	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667350)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667305)</u> ITS (EU821780c)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12410	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667361)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667280)</u> ITS (EU821793)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12411	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667351)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667314)</u> ITS (EU821788)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12412	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667384)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667327)</u> ITS (EU821790)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12414	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667373)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667319)</u> ITS (EU821791)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12417	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667352)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667306)</u> ITS (EU821780)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12418	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667377)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667320)</u> ITS (EU821791)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12420	THSC	- <u><i>tef1a</i> (OR667313)</u> ITS (EU821780)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010
SZMC 12424	THSC	<u><i>rpb2</i> (OR667374)</u> <u><i>tef1a</i> (OR667321)</u> ITS (EU821791)	Mazandaran tartomány (I)	Rizs	Naeimi és mtsai., 2010

*SZMC: Szeged Microbiology Collection (a SZTE TTIK Mikrobiológiai Tanszék törzsgyűjteménye), MO: Magyarország, SRB: Szerbia, I: Irán, THSC: *Trichoderma harzianum* fajkomplexum. Jelen tanulmány adatai **vastagon kiemelve**.

A *Trichoderma* törzsek izolálásához 1 g talajt 10 ml 0,9%-os NaCl-oldatban szuszpendáltunk, amelyből 100 µL mennyiséget szélesztettünk ki gombaszelektív táptalaj (1g L⁻¹ glükóz, 1 g L⁻¹ KH₂PO₄, 1 g L⁻¹ élesztőkivonat, 20 g L⁻¹ agar, 200 µg L⁻¹ oxitettraciklin és 200 µg L⁻¹ sztreptomicin (Sigma Aldrich, Schnelldorf, Németország))

felületére. Tisztítás céljából a növekvő *Trichoderma* telepek továbboltásra kerültek az említett táptalajon. A *Trichoderma* izolátumok fajszerű azonosítása három lokusz alapján, MLST analízissel történt. Az ITS régiót az ITS1 (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3') és ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') primerekkel, a *tef1α* gén egy szakaszát az EF1-728F (5'-CATCGAGAAGTTCGAGAAGG-3') és TEF-LLErev (5'-AACTTGCAGGCAATGTGG-3') primerekkel, az *rpb2* egy szakaszát pedig az fRPB2-5F (5'-GAYGAYMGWGATCAYTTYGG-3') és fRPB2-7cR (5'-CCCATRGCTTGYTTTCCCAT-3') primerekkel amplifikáltuk (Allaga és mtsai., 2020; Hatvani és mtsai., 2019) a **2. táblázat**ban feltüntetett protokoll szerint. A *B. velezensis* törzsek izolálását és *gyrA* valamint *rpoB* markerrégiókkal történő azonosítását, illetve zsírsavprofiluk analízisét Huynh és munkatársai (Huynh és mtsai., 2022) módszere alapján végeztük el. A kiválasztott *B. velezensis* SZMC 25003 törzset és a *B. mojavensis* törzseket a DNS-giráz α alegységére (*gyrA*) specifikus GyrA-F (5'-CAGTCAGGAAATGCGTACGTCCTT-3') és GyrA-R (5'-CAAGGTAATGCTCCAGGCATTGCT-3') primerek segítségével amplifikált fragmentum szekvenciaanalízisével azonosítottuk Reva és munkatársai. (2004) módszere alapján (**2. táblázat**). A feltételezett nitrogénkötő baktériumok izolálásához 1 g talajt 10 mL 0,9%-os NaCl-oldatban szuszpendáltunk, melyből négy lépcsős, 10-es léptékű hígítási sorozatot készítettünk. A hígítási lépésekből 50-50 μ L mennyiséget szélesztettünk nitrogénforrásmentes NB táptalaj (5 g L⁻¹ glükóz, 5 g L⁻¹ mannit, 0,1 g L⁻¹ CaCl₂, 0,1 g L⁻¹ MgSO₄, 0,005 g L⁻¹ Na₂MoO₄, 0,9 g L⁻¹ K₂HPO₄, 0,1 g L⁻¹ KH₂PO₄, 0,01 g L⁻¹ FeSO₄, 5 g L⁻¹ CaCO₃, 20 g L⁻¹ agaróz) felszínére. A felnövő baktériumkolóniákat 14 nap 25 °C-os inkubáció után izoláltuk. Az azonosítást az Eub-8F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') és Eub-534R (5'-ATTACCGCGGCTGCTGG-3') primerekkel amplifikált 16S RNS génfragmentumának szekvenciaanalízise alapján végeztük el (Baker és mtsai., 2003) (**2. táblázat**). A glifozáttoleráns *Ensifer adherens* és *P. resinovorans* törzsek izolálását és azonosítását Zhumakayev és munkatársai (2021) korábbi munkája tárgyalja. A PCR reakciókhoz használt elegy a következő volt: 10 $\times$ Dream Taq puffer + 20 mM MgCl₂ (Thermo Scientific, Vilnius, Litvánia) 2 μ L, 2 mM dNTP mix (Thermo Scientific, Vilnius, Litvánia) 2 μ L, 5 U μ L⁻¹ Dream Taq DNS-polimeráz (Thermo Scientific, Vilnius, Litvánia) 0,1 μ L, forward primer (1 μ M) 4 μ L, reverz primer (1 μ M) 4 μ L, bidesztillált víz 7 μ L, DNS-kivonat 1 μ L (10 μ M).

2. táblázat Felhasznált primerek és a hozzájuk tartozó PCR-programok

Marker szekvencia	Primerek	PCR-program	
ITS	ITS1 (5' TCCGTAGGTGAACCTGCGG 3') ITS4 (5' TCCTCCGCTTATTGATATGC 3')	HL	110 °C
		El	94 °C/5 min
		C (×30)	94 °C/30 s
			48 °C/60 s
			72 °C/2 min
		U	72 °C/7 min
<i>tef1α</i>	EF1-728F (5'-CATCGAGAAGTTCGAGAAGG-3') TEF-LLErev (5'-AACTTGCAGGCAATGTGG-3')	HL	110 °C
		El	94 °C/1 min
		C (×30)	94 °C/60 s
			59 °C/60 s
			74 °C/50 s
		U	74 °C/7 min
<i>rpb2</i>	fRPB2-5F (5'-GAYGAYMGWGATCAYTTYGG-3') fRPB2-7cR (5'-CCCATRGCTTGYYTTRCCCAT-3')	HL	110 °C
		El	95 °C/5 min
		C (×35)	95 °C/60 s
			55 °C/60 s
			72 °C/90 s
		U	72 °C/7 min
<i>gyrA</i>	GyrA-F (5'-CAGTCAGGAAATGCGTACGTCCTT-3') GyrA-R (5'-CAAGGTAATGCTCCAGGCATTGCT-3')	HL	110 °C
		El	95 °C/5 min
		C (×30)	94 °C/30 s
			50 °C/45 s
			72 °C/60 s
		U	72 °C/10 min
16S RNS	Eub-8F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') Eub-534R (5'-ATTACCGCGGCTGCTGG-3')	HL	110 °C
		El	95 °C/2 min
		C (×30)	95 °C/30 s
			51 °C/30 s
			72 °C/60 s
		U	72 °C/10 min

ITS: internal transcribed spacer, *tefla*: transzlációs elongációs faktor 1 α , *rpb2*: RNS polimeráz II 2-es alegységét kódoló gén, *gyrA*: DNS-giráz α alegység, HL: zárófedél melegítés, El: elődenaturáció, C (×”szám”): ciklus (ciklusszám), U: utópolimerizáció, min: perc, s: másodperc

3.2. *Trichoderma* törzsek MLST analízise

Az általunk generált és az NCBI Genbank adatbázisából letöltött szekvenciákat a MAFFT 7.310-es verziójával (Kato és Standley, 2013), az E-INS-i iteratív stratégia alkalmazásával illesztettük. Az illesztések és a kromatogramok alapján az általunk generált szekvenciából eltávolítottuk a gyenge minőségű szakaszokat, valamint javítottuk az esetleges hibás leolvasásokat. A *tefla* és *rpb2* szekvenciákat tartalmazó illesztéseket egybefűztük a SequenceMatrix szoftver 1.7.9-es verziójával (Vaidya és mtsai., 2011), majd az adatsort partícionáltuk. Az egyes partíciókhoz leginkább illeszkedő evolúciós modellt az IQ-TREE 1.6.1-es verziójának (Nguyen és mtsai., 2015) beépített modell tesztelő algoritmusával választottuk ki (Kalyaanamoorthy és mtsai., 2017). A rátaheterogenitás modellezése kapcsán csak a gamma eloszlást és a FreeRate eloszlást engedélyeztük. Az *rpb2* szekvenciákat tartalmazó illesztés esetében a TNe+R4, míg a *tefla* illesztés esetében a K2P+G4 modell bizonyult a legmegfelelőbbnek. Ezt követően maximum likelihood filogenetikai analízist hajtottunk végre a IQ-TREE szoftver segítségével. A legjobb fa statisztikai támogatottságát 5000 ismétléses ultrafast bootstrap (Hoang és mtsai., 2018) segítségével állapítottuk meg.

3.3. *Trichoderma* törzsek extracelluláris enzimaktivitásainak mérése

A *Trichoderma* törzsek cellobiohidroláz, β -glükózidáz, β -xilozidáz és foszfatáz enzimeinek aktivitásmérését Chen és munkatársai (2019) módszere alapján végeztük el. A *Trichoderma* törzsek konídiospóráival (2×10^5 lemezenként) Petri-csészéket (9 cm átmérőjű) oltottunk be, melyek mindegyike autoklávban 30 percig sterilizált 3 g tönkölykorpát és 10 mL desztillált vizet tartalmazott. A 168 órás, szobahőmérsékleten történő inkubálás után az enzimek extrakciót 25 mL desztillált vízben 5 °C-on 3 órán át végeztük, majd a hidegkezelés után 2 mL enzimm kivonatot mértünk Eppendorf-csövekbe és tároltunk -20 °C-on. Az N-acetil- β -D-glükózaminidáz aktivitás méréséhez 1,5 g

garnélarák-kitint (Sigma Aldrich, Schnellendorf, Németország) szórtunk üres Petri-csészékbe, 5 ml desztillált vízzel nedvesítettük, majd autoklávban 30 perc inkubációval sterilizáltuk és lehűlés után 2×10^6 db konídiumot oltottunk le a csésze közepére automata pipettával. 168 órás, 25 °C-on végzett inkubálás után 25 mL desztillált vizet adtunk a tenyészetekhez, és az edényeket 2 órára, 4 °C-ra helyeztük. A hidegkezelés végén 2 mL enzimm kivonatot helyeztünk Eppendorf-csövekbe és -20 °C-on tároltuk. Az N-acetil-β-D-glükózaminidáz aktivitást Chen és munkatársai (2019) módszere szerint mértük. A reakcióhoz 4-nitrofenil-N-acetil-β-D-glükózaminid kromogén szubsztrátot használtunk (Sigma Aldrich, Schnellendorf, Németország). A kromogén szubsztrátokból 1 mg mL⁻¹ törzsoldatokat készítettünk desztillált vízben. Száz µL szubsztrátoldatot, 25 µL 10-szeres hígítású tenyészetfelülűszót és 75 µL desztillált vizet kevertünk össze 96 lyukú mikrotiterlemez (Sarstedt, Nümbrecht, Németország) mintahelyein. Egy óra szobahőmérsékleten történő inkubálás után 50 µL 10%-os Na₂CO₃-ot adtunk hozzá a reakcióhoz, ezzel leállítva azt. Az optikai denzitást Spectrostar Nano mikrolemez olvasóval (BMG Biotech, Ortenberg, Németország) mértük 405 nm-en.

Az enzimaktivitás U mL⁻¹ értékeit a következő egyenlettel számítottuk ki:

$$((A/\epsilon \times l) \times 10^6)/60$$

ahol „A” az oldat abszorbanciája 405 nm-en, „ε” a moláris extinkciós együttható (p-nitrofenol esetén: $1,75 \times 10^4$ M⁻¹ cm⁻¹) és „l” az oldatban lévő fény úthossza. Minden mérést három biológiai ismételtsben végeztünk.

3.4. *Trichoderma* törzsek fungicidtoleranciájának és nehézfém-tűrésének mérése

A *Trichoderma* törzsek gombaölő szerekkel és nehézfémekkel szembeni érzékenységét mikrohígításos módszerrel vizsgáltuk 96 lyukú mikrotiterlemezekben. Nyolc gombaölő szer (karboxin, bromoxinil, tirám, amitráz, ciprokonazol, folpet, imazalil és penkonazol (Sigma-Aldrich, Budapest, Magyarország)) és 3 nehézfém (cink, kadmium és réz (Sigma-Aldrich, Budapest, Magyarország)) hatását vizsgáltuk 250; 125; 62,5; 31,25; 15,625; 7,8125; 3,9625 µg mL⁻¹ (gombaölő szerek esetében) és 100; 50; 25; 12,5; 6,25; 3,125 µg mL⁻¹ (nehézfémek esetében) koncentrációkban. Minden gombaölő szerből és nehézféméből 1-1 mg-ot először 100 µL desztillált vízben oldottuk fel, majd ezt megfelelő mennyiségben

YEG (2 g L⁻¹ élesztőkivonat, 2 g L⁻¹ glükóz) tápoldathoz adtuk. Az oldatokból felező hígítási sorozatokat készítettünk 96 lyukú mikrotiterlemezek mintahelyein. A minták végső térfogata 200 µL volt, melyet ezután 2×10⁶ db konídiummal oltottunk be mintahelyenként. A gombaölő szerekkel szembeni érzékenység meghatározásához a minták optikai denzitását mértük 620 nm hullámhosszon Spectrostar Nano mikrotiterlemez-leolvasó segítségével. A mérések három biológiai ismétlésben történtek közvetlenül a beoltás után, valamint 72 órás, 25 °C-os inkubációt követően. A minimális gátló koncentráció (MIC) értékeket Microsoft Excel 2010 szoftverrel számítottuk ki. Az azonnali mérések adatait kivontuk a 72 órás mérések eredményéből, az így kapott értékeket megszoroztuk 100-zal, majd elosztottuk az inokulálatlan YEG tápoldat esetében mért értékkel. A fungicidek hatását akkor tekintettük gátlónak, ha a *Trichoderma* törzsek növekedésére utaló OD-érték nem haladta meg a pozitív kontroll 20%-át. A nehézfém-tolerancia-méréseket vizuálisan értékeltük ki, mivel az intenzív spóráképzés miatt a fotometriás mérések nem voltak célravezetők. A kiértékelésnél három kategóriát állapítottunk meg: +: gyenge növekedés, ++: közepes növekedés, +++: erőteljes növekedés és spórázás. Az inkubációs idő a gombaellenes szerekkel megegyező ideig tartott. A vizsgálatokat 3 biológiai párhuzamossal végeztük.

3.5. A sóstressz, pH és hőmérséklet *Trichoderma* törzsekre gyakorolt hatásának vizsgálata

A pH (5, 6, 7 és 8 pH-értékeken Britton-Robinson univerzális puffer hozzáadásával (

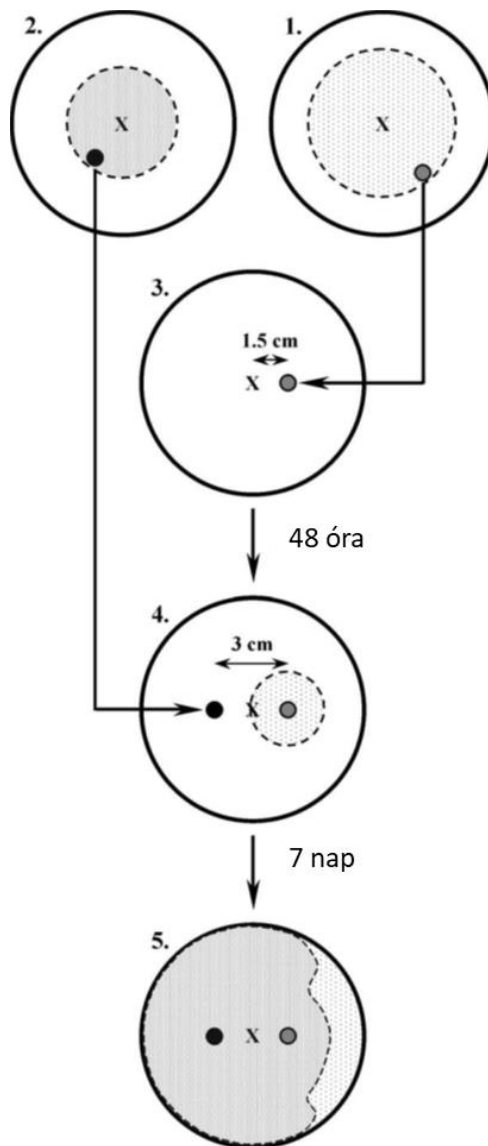
3. táblázat) elkészítve (Britton és Robinson, 1931)), a hőmérséklet (25, 30, 35 és 40 °C) és a sóstressz (1, 2, 3, 5 és 7%-os NaCl koncentrációkon vizsgálva) *Trichoderma* törzsek micéliumnövekedésére gyakorolt hatásának vizsgálatát PDA (burgonyadextróz agar, 24 g L⁻¹, VWR, Debrecen, Magyarország) táptalajon végeztük. A táptalaj beoltására szintén PDA táptalajon, 48 óráig növesztett telepek széléből dugófúróval vett, 5 mm átmérőjű agarkorongokat használtunk. A vizsgálatot három biológiai ismételtsben végeztük, és a telepátmérőket 24 óránként mértük a sóstressz és a hőmérséklet hatásának vizsgálata során 3, a pH hatásának vizsgálatakor 4 napon át.

3. táblázat A felhasznált Britton-Robinson pufferoldatok összetétele

pH	Britton-Robinson puffer					Ionerősség beállításához		
	Összetétel (g L ⁻¹)				Ionerősség g (M)	hozzáadott KCl mL L ⁻¹		
	NaOH	CH ₃ CO ₂ H	H ₃ PO ₄	H ₃ BO ₃		0,1 M	0,5 M	1 M
5	2,074	1,779	2,904	1,839	0,0506	3,683	33,505	70,783
6	2,386	1,686	2,751	1,736	0,0603	2,959	32,781	70,059
7	2,754	1,575	2,570	1,622	0,0758	1,804	31,626	68,904
8	3,000	1,501	2,450	1,546	0,0952	0,357	30,179	67,457

3.6. *Trichoderma* törzsek *in vitro* antagonizmusának vizsgálata

A *Trichoderma* törzsek Biokontroll Index (BCI) értékeinek mérése Szekeres és munkatársai (2006) által leírt módszerrel történt. A *Trichoderma* törzseket és a növényi kórokozóként ismert fonalasgombákat konfrontációs kísérletbe vittük. A konfrontációs teszt sémája a **4. ábraán** látható. YEG táptalajon meghatározásra került a *Trichoderma* telepterületének aránya a *Trichoderma* és a növénypatogén fonalasgomba együttes telepterületéhez képest. A BCI-értékeket a lemezekről készült fényképek ImageJ program segítségével történő képanalízise után határoztuk meg 10 nappal a *Trichoderma* leoltása után a következő képlet szerint: $BCI = (a \text{ Trichoderma telep területe} / a \text{ Trichoderma és a növénypatogén fonalasgomba telepei által elfoglalt összterület}) \times 100$. A Szegedi Mikrobiológiai Törzsgyűjteményből (SZMC, www.szmc.hu) 8 növénykórokozó gombafaj 9 törzsét (*Fusarium solani* SZMC 16084, *Botrytis cinerea* SZMC 21047, *Colletotrichum gloeosporioides* SZMC 16086, *Sclerotinia sclerotiorum* SZMC 6250J, *Alternaria solani* SZMC 6241J, *F. culmorum* SZMC 11039, *F. graminearum* SZMC 11030, *Gaeumannomyces graminis* SZMC 23658 és *Phoma cucurbitacearum* SZMC 16088) teszteltük három biológiai párhuzamosban.



4. ábra Az *in vitro* konfrontációs tesztek oltási módszerének sematikus illusztrációja. 1. 72 órás növénypatogén fonalgomba-telep, 2. 48 órás *Trichoderma* telep, 3. növénypatogén fonalgomba leoltása 72 órás telepből, 4. *Trichoderma* leoltása 48 órás telepből, X: a Petri-csésze középpontja (Szekeres és mtsai., 2006.)

3.7. *Trichoderma* törzsek sziderofór-termelésének vizsgálata

A *Trichoderma* izolátumok sziderofór-termelését módosított krómazurol S (CAS) agarteszttel határoztuk meg (Milagres és mtsai., 1999). A 9 cm átmérőjű Petri-csészék egyik fele CAS kék agart, a másik fele vasmentes táptalajt tartalmazott. A CAS agart Schwyn és Neilands (1987) módszere alapján készítettük el. A vasmentes tápközeg MEA agar táptalaj volt (10 g L^{-1} glükóz, $12,5 \text{ g L}^{-1}$ élesztőkivonat, 5 g L^{-1} maláta-kivonat és 20 g

L⁻¹ agar). A *Trichoderma* tenyészetekből 4 mm-es micéliumkorongokat vasmentes tápközeggel vittük át a lemezekre. A lemezeket 120 órán át inkubáltuk 25 °C-on. A kék táptalajon a telepek körüli narancssárga és lila udvarok sziderofórtermelést jeleztek. A táptalaj különböző színei arra utaltak, hogy az előállított sziderofórok szerkezetileg eltérőek voltak. A sziderofórok két nagy csoportja a katekol-típusú és hidroxamát-típusú sziderofórok (Milagres és mtsai., 1999). A katekol-típusú sziderofórok esetében a táptalaj színe kékről lilára változik, míg a hidroxamát-típusú sziderofórok esetében sárga színt tapasztalhatunk. A kísérleteket ennek megfelelően értékeltük. Minden mérést 3 biológiai ismétlésben végeztünk.

3.8. *Bacillus* törzsek növénypatogén fonalgombákkal szemben mutatott antagonizmusának vizsgálata

A *Bacillus* törzsek *in vitro* antagonizmus-tesztjeit PDA-táptalajon végeztük 25 °C-on. A felhasznált növénykórokozó gombatörzsek a *Trichoderma* antagonizmustesztben használtakkal megegyezők voltak. A tesztekhez 6 mm átmérőjű, 3-5 napos, PDA-táptalajon nevelt gombatelepek széléből vágott korongokat használtunk. A vizsgált baktériumokat a gomba beoltási pontjától 25 mm-re oltottuk le szuszpenzió cseppentésével. Az inkubáció addig tartott, amíg a gombatelep sugara el nem érte a 25 mm-t a baktériumtörzsszel nem oltott kontroll lemezeken. Az inkubációt követően mértük a növénypatogén gomba telepsugarát, valamint a gomba- és baktériumtelepek közötti távolságot. A kísérletet három biológiai ismétlésben végeztük el.

3.9. Feltételezett nitrogénfixáló baktériumtörzsek növekedésének vizsgálata nitrogénmentes táptalajon

A nitrogénkötésre izolált baktériumok növekedési paramétereit NB-táptalajon teszteltük. Az NB táptalaj szilárdításához agarózt használtunk fel. Egy éjszakán át YEG tápközegben növesztett baktériumtenyészeteket háromszor mostuk 9 g L⁻¹ NaCl oldattal, majd 9 g L⁻¹ NaCl-ban szuszpendáltuk. A szuszpenziókból 10 µL-t NB táptalajra oltottunk, és a törzsek növekedését 96 órán keresztül követtük 25 °C-on. A telepeket vizuálisan értékeltük, és a következő kategóriákat határoztuk meg: gyenge növekedés, mérsékelt növekedés, jelentős növekedés.

3.10. Baktériumtörzsek jellemzése

A Vörös és munkatársai (2019) által alkalmazott mikrohígítási vizsgálattal 18 herbicid (benszulfuron-metil, klorotoluron, klórprofám, klórszulfuron, cinoszulfuron, diuron, dimetaklór, fenuron, etoxiszulfuron, glifozát (AK Scientific, Union City, CA, USA), Gialka Star (Monsanto, St. Louis, MO, USA), izoproturon, linuron, 2-metil-4-klór-fenoxi-ecetsav (MCPA), primiszulfuron-metil, profám, triaszulfuron és 2,4-diklór-fenoxi-ecetsav (2,4-D) (Sigma-Aldrich, Budapest, Magyarország), 14 gombaölő szer (kaptán, karbendazim, karboxin, fenarimol, flutriafol, imazalil, mankozeb, maneb, penkonazol, tebukonazol, tiabendazol, tirám, tiofanát-metil és zineb; Sigma-Aldrich, Budapest, Magyarország) valamint a diflubenzuron rovarirtó (Sigma-Aldrich, Budapest, Magyarország) baktériumok szaporodására gyakorolt hatását vizsgáltuk. Az összes növényvédőszert 96%-os etanolban oldottuk fel 0,25 mg mL⁻¹-es koncentrációban, kivéve a glifozátot, amelyet desztillált vízben oldottunk fel. A baktériumtörzseket 100 µL peszticiddel 25, 12,5 és 6,25 µg mL⁻¹ koncentrációban kiegészített PDB-tápoldatban vizsgáltuk 96 lyukú mikrotiter-lemezeken. A beoltáshoz 10⁵ CFU mL⁻¹ baktériumszuspenziót készítettünk egy éjszakán át tenyésztett baktériumkultúrákból 5 mL fiziológiás sóoldatban, és ezzel a szuszpenzióval oltottuk be a mikrotiterlap mintahelyeit 2×10⁴ CFU mL⁻¹ kiindulási koncentrációra. A peszticid nélküli beoltott PDB és a megfelelő peszticiddel kiegészített, nem oltott PDB pozitív, illetve negatív kontrollként szolgált. A sejtsűrűséget spektrofotometriásan határoztuk meg 620 nm hullámhosszúságú fénnel, Spectrostar Nano mikrotiterlemez-leolvasóval 48 órás, 25 °C-on végzett inkubációt követően. Minden tesztet három biológiai ismétlésben végeztünk el.

A Patel és munkatársai (2017) által leírt munkamenet módosított változatát (Zhumakayev és mtsai., 2019) alkalmaztuk a baktériumok sótűrésének vizsgálatára mikrohígítási módszerrel, 96 lyukú mikrotiterlemezeken. Az izolátumokat 100 µL, NaCl-dal adott koncentrációra (100, 50, 25, 12,5, 6,3, 3,1 és 1,6 g L⁻¹) beállított PDB-tápoldatba oltottuk be 2×10⁴ CFU mL⁻¹ inokulummal. Tiszta beoltott táptalaj NaCl-kiegészítés nélkül és a megfelelő NaCl-mennyiséggel kiegészített tápoldatok szolgáltak pozitív, illetve negatív kontrollként. A sejtsűrűséget spektrofotometriás vizsgálatban mértük 620 nm hullámhosszúságon Spectrostar Nano mikrotiterlemez-leolvasóval 2 illetve 5 nap inkubációt követően. A tesztet három biológiai párhuzamosban végeztük. A

szárazságtűrési teszt Devi és munkatársai (2018) módszere alapján zajlott kisebb módosításokkal. A PEG 6000 koncentrációja 250; 125; 62,5; 31,3; 15,6; 7,8 és 3,9 g L⁻¹ volt PDB-ben (burgonyadextróz leves, VWR, Debrecen, Magyarország) oldva, ami 0,74; 0,22; 0,07; 0,03; 0,01; 0,005 és 0,002 MPa ozmotikus potenciálértékeknek felel meg (Michel és Kaufmann, 1978). A tenyészetek optikai denzitását 28 °C-on történő, 48 órás inkubáció után, 620 nm-en mértük Spectrostar Nano mikrotiterlemez leolvasóval három biológiai ismételtsben.

A bakteriális növekedés pH-tartományának meghatározását Britton-Robinson pufferrel beállított YEG tápközegben vizsgáltuk (Britton és Robinson, 1931). A kívánt pH-értékeket (6,09; 6,59; 7,00; 7,54; 7,96; 8,36 és 8,95) úgy kaptuk meg, hogy 100 mL 0,04 M CH₃COOH-t, 0,04 M H₃PO₄-ot és 0,04 M H₃BO₃-ot tartalmazó oldatot összekevertünk adott mennyiségű (42,5; 52,5; 57,5; 60,0; 62,5 és 67,5 mL) 2 M-os NaOH oldattal. A beállított pH-értékekkel rendelkező YEG tápközeget úgy oltottuk be, hogy a teljes térfogatban 10⁵ CFU mL⁻¹ sejtszámot kapjunk. A beoltáshoz egy éjszakán át 5 mL PDB-ben növesztett baktériumtenyészeteket használtunk fel. Az optikai denzitást 620 nm-en mértük Spectrostar Nano mikrotiterlemez-leolvasóval 5 napos, 25 °C-on történő inkubálás után. A vizsgálatokat három biológiai ismételtsben végeztük.

A glifozáttoleráns baktériumizolátumok IAA-termelő képességét Shrivastava és Kumar (Shrivastava és mtsai., 2011) módszere alapján vizsgáltuk, kisebb módosításokkal. A PDA táptalajt 1 g L⁻¹ L-triptofánnal egészítettük ki, ami az IAA prekürzora, majd 1 cm átmérőjű lyukakat készítettünk steril dugófúróval. A lyukakat 200 µL, egy éjszakán át PDB-ben előtenyésztett baktériumkultúrával töltöttük fel, majd a lemezeket 48 órán át, 25 °C-on inkubáltuk. A tenyésztési idő elteltével a növekvő baktériumtenyészeteket selyempapírral eltávolítottuk a táptalaj felületéről, és minden lyukat megtöltöttünk 200 µL Salkowski-reagenssel (12 g L⁻¹ FeCl₃ 37%-os H₂SO₄-ben oldva (Bric és mtsai., 1991)). A HPLC-méréseket Zhumakayev és munkatársai (2021) leírása alapján végeztük. A törzsek 250 mL PDB tápoldatba oltottuk 10⁵ CFU mL⁻¹ végső sejtsűrűsége, majd 25 °C-on 72 órás rázatással (130 fordulat/perc, MaxQ 8000 rázós inkubátor, Thermo Fisher Scientific, Marietta, OH, USA) végzett inkubáció után a tenyészeteket centrifugáltuk (Heraeus Biofuge Primo centrifuge, Thermo Fisher Scientific, Osterode, Németország) 15 percig (6000 × g). A tenyészetekből 40 mL sejtmentes tenyészet-felülúszót két Falcon-csőbe gyűjtöttünk össze (20 mL mindegyikben), majd a pH-t 2-3-ra állítottuk be 1 M HCl oldattal. Az extrakciót háromszor hajtottuk végre 25 és 10 mL etil-acetáttal. Miután a

felülúszóhoz etil-acetátot adtunk, az elegyet alaposan rázattuk 1 percre, majd 6000 g-vel centrifugáltuk 5 percre. A kivonatokat (20 és 10 mL az első, második és harmadik extrakcióból) egyesítettük és 25 fordulat/perc mellett bepároltuk 40 °C-on IKA HB10 bázikus rotációs bepárlóval (IKA, Staufen, Németország). A pelletet 1 mL metanolban (HPLC szupergradiens minőségű) újra feloldottuk és -20 °C-on tároltuk. A mérést megelőző napon a mintákat megkevertük vortex segítségével, majd 500-700 µL mintát fiolákba töltöttünk és egy éjszakán át +4 °C-on tartottuk a HPLC-elemzés előtt. A HPLC–MS méréseket Shimadzu HPLC rendszerrel végeztük, amely tartalmazott egy DGU-20A5R gáztalanító egységet, egy LC-20ADXR szivattyút és egy Thermo Scientific TSQ Quantum Access MS-sel kapcsolt SIL20AXR automatikus mintavevőt (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). Az „A” eluens H₂O+0,1% hangyasav volt, míg acetonitril+0,1% hangyasav szolgáltat „B” eluensként a méréseknél. A gradiens elúciót a következő gradiens programmal végeztük: min/B%: 1/20, 3,04/37, 3,2/95, 7,2/95, 7,4/20, 11,4/20. Az áramlási sebesség 0,3 mL perc⁻¹ volt, és Phenomenex Gemini-NX C18 (50 × 2 mm, 3 µm) kromatográfiás oszlopot használtunk. Az injekció térfogata 5 µL volt minden esetben, az oszlop fűtési hőmérséklete pedig 40 °C. Az IAA tömegspektrometriás kimutatására elektropermet-ionizációt (ESI) használtunk pozitív módban. A permetezési feszültség 4000 V, a párologtató hőmérséklete 380 °C, a befecskendezés 20 tetszőleges egység, a segédgáz nyomása 55 tetszőleges egység és az iontranszfer kapilláris hőmérséklet 250 °C volt. A méréseket SMR (selected reaction monitoring) módban végeztük, a következő átmenetekkel: 176→130 m/z (számláló), 176→103 m/z (minősítő). A kalibrációs standard oldatokat metanolban készítettük. Nyolcpontos kalibrációs görbét vettünk fel 0,01-5,0 µg mL⁻¹ koncentrációtartományban. A mennyiségi meghatározás alsó határa 0,01 µg mL⁻¹, felső határa pedig 5,0 µg mL⁻¹ volt. A felső határnál magasabb IAA-koncentrációjú mintákat tízszeresére hígítottuk.

A *P. resinovorans* SZMC 25872 törzs teljes genomjának analíziséhez a paired-end szekvenálás (2×150 bp) minőségét FastQC program használatával ellenőriztük (<https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>). Trimmomatic (Bolger és mtsai., 2014) program segítségével eltávolítottuk az adapterszekvenciákat és a nem megfelelő minőségű leolvasásokat. A genomösszeszerelést a KBase (Dow és mtsai., 2021) szerveren található SPades (Prjibelski és mtsai., 2020) algoritmussal készítettük el. Az összeszerelés után a kész kontigokat az NCBI prokarióta genomannotációs csatornájaival

(Tatusova és mtsai., 2016) végeztük. A genomszekvencia az NCBI Dataset-ben (Sayers és mtsai., 2021) érhető el (GCA_028882285.1).

A baktériumtörzsek sziderofór-termelését módosított krómazurol S (CAS) agarteszttel mutattuk ki. A CAS agart Schwyn és Neilands (Schwiyn és Neilands, 1987) módszere alapján készítettük el. A mikroorganizmusok átoltását steril fogpiszkálóval végeztük el Petri-csészére, három pontban. A beoltott csészéket 48 órán át inkubáltuk 25 °C-on. A kék táptalajon a telepek körüli feltisztulási zónák sziderofórtermelést jeleztek. A kísérleteket a feltisztulási zónák átmérője alapján értékeltük. Minden mérést 3 biológiai ismételtsben végeztünk.

A baktériumtörzsek foszformobilizáló képességét Petri-csészében teszteltük PVK (Pikovskaya, 1948) táptalaj alkalmazásával, amit 1,5%-ban bakteriológiai agarral (Sigma-Aldrich, Budapest, Magyarország) egészítettünk ki. A törzseket csészénként három pontra oltottuk le steril fogpiszkáló segítségével. Mértük a feltisztulási zóna szélességét a lemezek 25 °C-on történő 14 napos inkubálását követően. A vizsgálatokat három biológiai párhuzamosban végeztük el.

3.11. Inokulumelőállítás szántóföldi kísérletekhez

A *T. ghanense* SZMC 25217 és a *T. afroharzianum* SZMC 25231 törzseket PDA-táptalajon tenyésztettük szobahőmérsékleten 7 napig. Az inkubációs idő letelte után a konídiumokat lemostuk a táptalaj felületéről, és minden törzsből 9 g L⁻¹ NaCl oldatban 1 L konídiumszuszpenziót készítettünk 2 × 10⁶ konídium mL⁻¹ koncentrációban. A *Bacillus velezensis* SZMC 24986, *Arthrobacter globiformis* SZMC 25081 és *P. resinovorans* SZMC 25872 baktériumtörzseket PDB tápközegben tenyésztettük. Először 10 mL PDB-t oltottunk be oltókaccsal, mindegyik törzset külön kémcsövekben. A tenyészeteket 140 fordulat perc⁻¹ sebességgel egy éjszakán át 25 °C-on ráztattuk. A sejt kultúrával 50 ml PDB tápközeget oltottunk be, amit szintén egy éjszakán át, 25 °C-on, 140 fordulat perc⁻¹ sebességgel ráztattunk. A felnövő tenyészettel 250 mL-es Erlenmeyer-lombikokat oltottunk be, amelyeket szintén az említett körülmények között egy éjszakán át tenyésztettünk tovább. A sorozatot 1 L PDB táptalajt tartalmazó Erlenmeyer-lombikokban folytattuk. A kapott mikroorganizmus-tenyészetek végkoncentrációját 5×10⁸ konídium mL⁻¹ értékre állítottuk be mindkét kiválasztott *Trichoderma* komponens esetében, és 5×10⁸ sejt mL⁻¹ értékre a három kiválasztott baktérium mindegyikénél. A komponenseket 1:1 arányban

összekevertük (komponensenként 10^8 konídium vagy sejt mL^{-1} keveréket eredményezve), amelyet azután a batátadugványok áztatására használtunk. A második kezelés alkalmazásához a keveréket 1:100 arányban csapvízzel hígítottuk.

3.12. Szabadföldi kísérlet kivitelezése

Két szabadföldi kísérletet végeztünk el egymást követő években (2019-ben és 2020-ban). Mindkét évben az 'Ásotthalmi12' bejegyzett magyar batátafajtát használtuk, ami narancssárga húsu és vörösesesbarna héjú.

Az első kísérletet 2019-ben a délkelet-magyarországi Szentesen végeztük el, enyhén lúgos ($\text{pH } 7,3$), agyagos vályogtalajon, melyre átlagos humusz- ($2,01\%$), extrém AL (ammónium-laktát)-oldható P_2O_5 (2249 mg kg^{-1}) és nagyon jó AL-oldható K_2O (471 mg kg^{-1}) tartalom volt jellemző. A kísérletet paprika termesztése előzte meg, trágya, műtrágya kijuttatása és talajfertőtlenítés nélkül. Az öntözés sprinkler rendszerrel történt. A batáta dugványait 2019. június 27-én síkba ültettük, $0,8$ méteres sor- és $0,2$ m-es növénytávolsággal. Minden parcella 30 növényt tartalmazott két, 3 méter hosszú sorban elosztva. A kísérleti elrendezés randomizált blokk volt, négy ismétléssel. Négy kezelést alkalmaztunk: 1. kezelés (T1): a batáta szekunder dugványai alaprészenek 10 percig történő áztatása kevert mikrobaszuszpenzióban. 2. kezelés (T2): Az első kezelést kiegészítettük a talaj kevert mikrobiális szuszpenzióval növényenként $0,15$ L-es térfogatban történő beoltásával a batátasorok közelében, az ültetést követő 34 . napon. 3. kezelés (T3): a talaj beoltása a kevert mikrobaszuszpenzióval a batátasorok közelében, ültetés előtt, növényenként $0,15$ liter térfogattal. 4. kezelés (T4): a 3. kezelést kiegészítettük a talaj kevert mikrobiális szuszpenzióval növényenként $0,15$ L-es térfogatban történő további beoltásával a batátasorok közelében, az ültetést követő 34 . napon. Kontroll: nem alkalmaztunk mikrobiális kezelést. A gyökérgumók betakarítása 2019. október 15-én történt. Meghatároztuk a parcellánkénti összterméstömeget, és elosztottuk a parcellánként túlélő növények számával (betakarítás előtt a növények egyenkénti megszámolásával: 26 – 30 növény parcellánként), hogy megkapjuk az egy növényre jutó termés hozamot. Az átlagos gyökérgumótömeg is meghatározásra került, ennek céljából minden kezelt parcellából 10 – 15 véletlenszerűen kiválasztott gumó tömegét átlagoltuk.

A kísérletet 2020-ban a délkelet-magyarországi Ásotthalmon végeztük lúgos (pH 7,78), humusztartalomban szegény (0,43%), nagyon jó AL-oldható P_2O_5 -ot (307 mg kg^{-1}) és gyenge AL-oldható K_2O -t ($69,6 \text{ mg kg}^{-1}$) tartalmazó homokos talajon. A kísérletet megelőző kultúra szintén batáta volt. Talajfertőtlenítést nem alkalmaztunk. A batátadugványokat lapos, ikersoros rendszerben ültettük 2020. június 5-én. A sortávolság az ikersorok és a kétsoros blokkok között 0,4 m, illetve 0,8 m, a növénytávolság 0,3 m volt. Egy kétsoros ikersoros blokk 360 növényből állt. Minden alapkezelés (trágyázással vagy anélkül) egy blokkra terjedt ki. A trágyázást a szokásos üzemi méretű technológiával végeztük, a csepegtető öntözőrendszerbe káliumtúlsúlyos műtrágyakomplexet adagolva. A műtrágyakijuttatás ideje alatt a trágyázatlan terület vízellátása le volt zárva. A másodlagos kezeléseket egyenként 120 növénynél alkalmaztuk. A következő vizsgálati csoportokat alakítottuk ki: 1. kezelés (T1): a batátadugványok alaprézének 10 perces áztatása a kevert mikroorganizmus-szuszpenzióban ültetés előtt, ültetés a trágyázott egységbe. 2. kezelés (T2): első kezeléssel megegyező dugványelőkészítés, ültetés a nem trágyázott egységbe. 3. kezelés (T3): első kezeléssel megegyező módon, a talaj kevert mikrobiális szuszpenzióval növényenként 0,15 L-es térfogatban történő további beoltásával az ültetést követő 30. napon. 4. kezelés (T4): 2. kezeléssel megegyező módon, a talaj kevert mikrobiális szuszpenzióval történő további beoltásával a 3. kezelésnél leírtak szerint. 1. kontroll (K1): nincs mikrobiális kezelés, ültetés a műtrágyázott egységbe. 2. kontroll (K2): nincs mikrobiális kezelés, ültetés a nem műtrágyázott egységbe. A gyökérgumókat 2020. október 20-án gyűjtöttük be. A kezelések minden blokkját négy részre osztottuk, így virtuális replikációs parcellákat alkottak. Egy virtuális parcella összhozamát elosztottuk a parcellánkénti túlélő növények számával (a betakarítás előtt a növények egyenkénti megszámolásával határoztuk meg: kb. 30 növény parcellánként), így megkaptuk a növényenkénti átlagos hozamot.

3.13. Statisztikai elemzés

A kísérleti adatokból statisztikai elemzés a Microsoft Excel 2013 és az SPSS for Windows 13.0 programok segítségével készült. Az *in vitro* kísérletek eredményeinek kiértékeléséhez standard deviációt (SD) számoltunk, és Student-féle t-próbát alkalmaztunk. A 2019-es szabadföldi kísérlet esetében az eredmények statisztikai elemzéséhez egyutas varianciaanalízist (ANOVA) alkalmaztunk. Az ANOVA által szignifikánsnak bizonyult

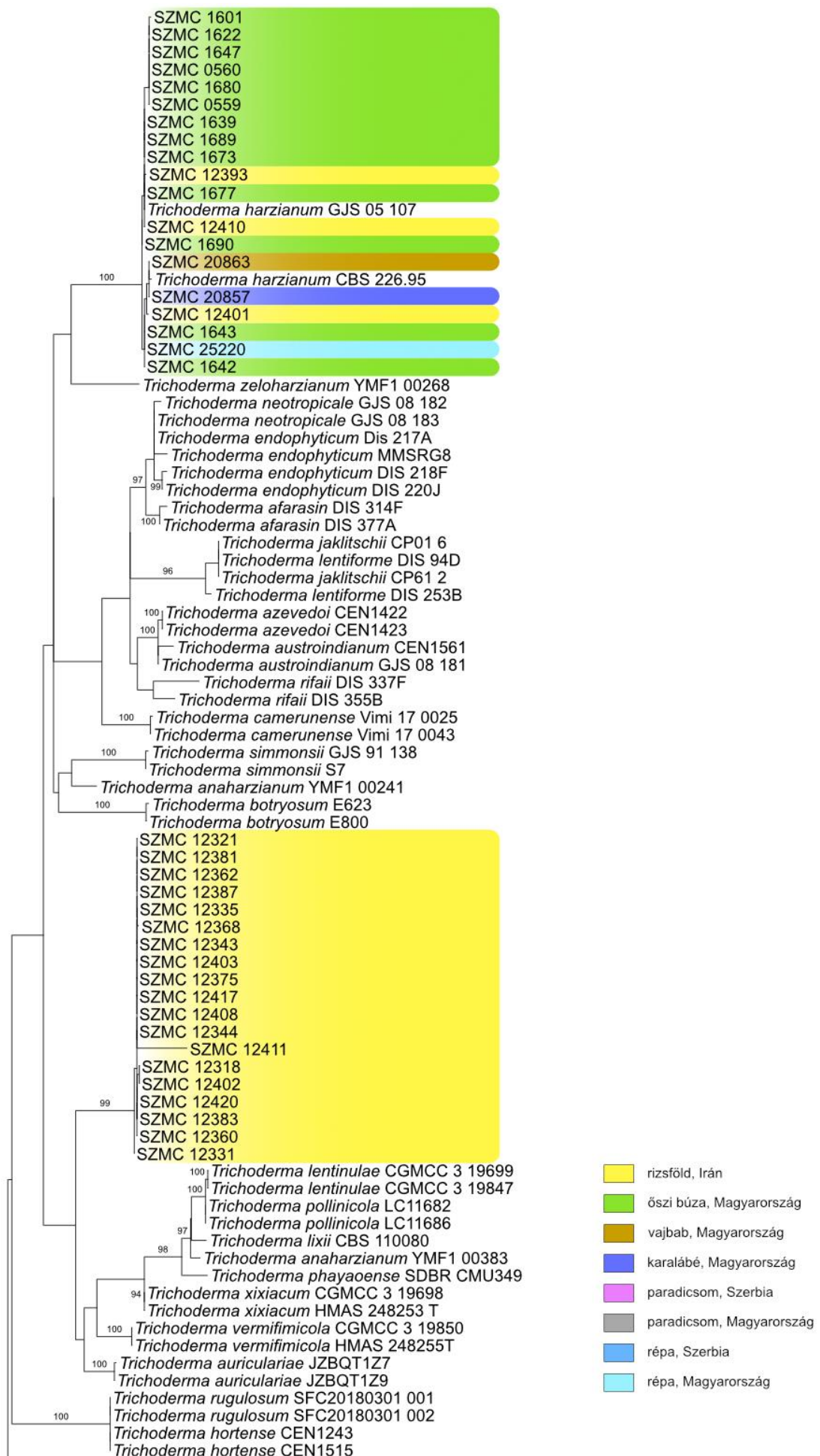
adatok tekintetében az adatok átlagait az LSD-, valamint a Tukey-teszttel 5%-os és 1%-os valószínűségi szinteken hasonlítottuk össze. Korrelációk számításához a következő képletet alkalmaztuk: $r^2 = ((n\sum xy - (\sum x)(\sum y)) / (\sqrt{(n\sum x^2 - (\sum x)^2)} * \sqrt{(n\sum y^2 - (\sum y)^2)}))^2$, ahol „x” az egyik, „y” a másik adathalmaz elemeit szimbolizálja, az „n” pedig az elemszámot mutatja meg.

4. Eredmények és megvitatásuk

4.1. A *Trichoderma harzianum* fajkomplexum biodiverzitása mezőgazdasági élőhelyeken

Összesen 64, a *Trichoderma harzianum* fajkomplexumhoz tartozó törzset vizsgáltunk, melyből négy a jelen dolgozat munkája során került izolálásra. A további 60 törzs korábbi munkák ITS markerrel *Trichoderma harzianum*-ként meghatározott törzsei (Naeimi és mtsai., 2010; Kredics és mtsai., 2012). Az elemzésbe bevont törzsek Magyarországról (40,6%), Szerbia északi részéről (4,7%) és Iránból (54,7%) származtak. A Magyarországról és Szerbiából származó mintákat az elemzésekkor együtt kezeltük „MÉSz” (Magyarország-Észak Szerbia) megnevezéssel. Ennek oka a szerb minták alacsony reprezentáltsága, valamint a magyar és szerb mintavételi pontok egymáshoz való közelsége. Ebből kifolyólag érdemes lehet biodiverzitási különbségeket keresni a területek között. A MÉSz izolátumok paradicsom, karalábé, vajbab, őszi búza és répa növénykultúrák rizoszférájából származtak. Az Iránból származó törzsek mindegyike rizs rizo- és filloszférájából lett izolálva (Naeimi és mtsai., 2010).

Az eredetileg *T. harzianum*-ként meghatározott törzsek csupán 30%-a tartozik az említett fajhoz a többlókuszos szekvenciaelemzés alapján. A fennmaradó törzsek a *T. afroharzianum* (20%), *T. guizhouense* (15%), *T. simile* (1,7%) és *T. breve* (1,7%) fajokhoz tartoznak, valamint 19 (31,7%) törzs egy jól elhatárolt klaszterbe rendeződik a *tefla*, *rpb2* és szekvenciák alapján generált filogenetikai fán (**5. ábra**). Feltehetően egy korábban nem ismert *Trichoderma* fajról van szó, ami a *T. auriculariae* fajjal áll közeli rokonságban. Az ismeretlen faj minden törzse iráni rizsföld talajmintáiból származik, ami utalhat szűk földrajzi elterjedésre, vagy a növénykultúrából adódó mikrokörnyezeti faktorokhoz történt adaptációra. Ezek alapján feltételezhető, hogy érdemes a mikrobiológiai talajoltó készítményeket felhasználási területükhöz közeli talajokból izolálni. Az eredmények alátámasztják továbbá azt is, hogy az ITS-szekvenciák alapján meghatározott '*T. harzianum*' törzsek valóban egy fajkomplexum tagjai (Samuels és mtsai., 2002; Chaverri és mtsai., 2003b; Druzhinina és mtsai., 2010), melyek között számos, eddig még nem leírt faj is lehet. Erre jó példák a közelmúltban megjelent közlemények is, melyekben négy új THSC-fajt írtak le Kínában (Gu és mtsai., 2020) és hármat Argentínában (Barrera és mtsai., 2021). Az is megerősítést nyert, hogy a fajkomplexum fajainak megfelelő meghatározásához több lókusz együttes vizsgálatára van szükség (Mukherjee és mtsai., 2013).



területeken megtalálható fajok összetételében is. A *T. harzianum*, *T. afroharzianum* és *T. guizhouense* kimutatható volt mind az iráni, mind a MÉSz területek talajmintáiból, míg a *T. breve* csak a MÉSz, a *T. simile* és az ismeretlen, még nem leírt *Trichoderma* faj pedig csak az iráni mintákból került elő.

4.2. Mikroorganizmusok szelekciója mezőgazdasági felhasználásra

4.2.1. *Trichoderma* törzsek jellemzése

A *Trichoderma afroharzianum* SZMC 25228 és SZMC 25231, *T. ghanense* SZMC 25217, *T. guizhouense* SZMC 25242, *T. harzianum* SZMC 25220, *T. virens* SZMC 25235 és SZMC 226592 törzseket mezőgazdasági hasznosíthatóságukat célzó vizsgálatokba vontuk be. A *Trichoderma* törzsek növényvédő szerekkel történő kombinált alkalmazása egy lehetséges stratégia az integrált növényvédelem keretein belül, ezért megvizsgáltuk a törzsek fungicidekkel és az amitraz rovarölő szerrel szembeni érzékenységét. A törzsek nagy része a vizsgált gombaölő szerekkel szemben magas toleranciát mutatott (**4. táblázat**). Egyes gombaellenes szerek MIC-értékei a legmagasabb vizsgált, vagy ahhoz közeli koncentrációra estek (250 vagy 125 $\mu\text{g mL}^{-1}$). Az amitraz és a penkonazol néhány *Trichoderma* törzsre, míg az imazalil a *Trichoderma* törzsek többségére kisebb koncentrációkban alkalmazva is gátló hatással volt. Az imazalil MIC-értéke 15,625 $\mu\text{g mL}^{-1}$ volt a *T. guizhouense* SZMC 25242, 7,8125 $\mu\text{g mL}^{-1}$ a *T. afroharzianum* SZMC 25228 és SZMC 25231, és 3,9625 $\mu\text{g mL}^{-1}$ a *T. virens* SZMC 26592 és *T. harzianum* SZMC 25220 esetében. A *T. ghanense* SZMC 25217 és a *T. virens* SZMC 25235 törzsek mutatták a legerősebb toleranciát a vizsgált gombaölő szerekkel szemben, még a leghatékonyabb szert, az imazalilt is tolerálták 62,5 $\mu\text{g mL}^{-1}$ MIC-értékkel.

Az integrált növényvédelem (IPM, Integrated Pest Management) hosszú utat tett meg a szemlélet első megjelenése óta. A koncepció ötvözi a biológiai és kémiai védekezési formákat a hatékonyabb és környezettudatosabb kártevőirtás érdekében (Stern és mtsai., 1959). Azóta az IPM egy széles körben használt stratégia a modern mezőgazdaságban (Jaiswal és mtsai., 2022). A szakirodalomban már található példa *Trichoderma* fajokkal megvalósított integrált növényvédelemre például szamóca (Asad-Uz-Zaman és mtsai., 2015) és lencse (Hannan és mtsai., 2012) esetében, valamint olyan ABC transzporterek kifejeződését is kimutatták már *Trichoderma* törzsben, aminek a megléte feltételezi a törzs

IPM-ben történő használatát (Zhang és mtsai., 2015). Az általunk vizsgált törzsek fungicidekkel szembeni erős toleranciája arra utal, hogy felhasználhatóak lehetnek gombaölő szerekkel történő együttes kezelések során. Különösen igaz ez a *T. ghanense* SZMC 25217 és a *T. virens* SZMC 25235 törzsek esetében.

4. táblázat Tesztelt fungicidek *Trichoderma* törzsekkel szemben mutatott minimális gátló koncentráció (MIC) értékei ($\mu\text{g mL}^{-1}$)

	Karboxin	Bromoxinil	Thiram	Amitraz	Ciprokonazol	Folpet	Imazalil	Penkonazol
<i>T. afroharzianum</i> SZMC 25228	250	250	125	7,8125	125	31,25	7,8125	31,25
<i>T. afroharzianum</i> SZMC 25231	250	250	125	7,8125	125	31,25	7,8125	31,25
<i>T. ghanense</i> SZMC 25217	250	125	250	62,5	62,5	250	62,5	125
<i>T. guizhouense</i> SZMC 25242	250	250	250	7,8125	125	250	15,625	125
<i>T. harzianum</i> SZMC 25220	250	250	62,5	250	31,25	62,5	3,9625	15,625
<i>T. virens</i> SZMC 25235	250	250	125	250	125	125	62,5	62,5
<i>T. virens</i> SZMC 26592	250	250	125	250	62,5	250	3,9625	7,8125

A törzseket teszteltük három nehézfémrel szemben mutatott tűrőképességük tekintetében. A legtöbb törzs toleranciát mutatott a magasabb tesztelt koncentrációértékekkel szemben is (**5. táblázat**). A *T. harzianum* SZMC 25220 törzs enyhe érzékenységet mutatott a cinkre, rézre és a magas koncentrációban jelen lévő kadmiumra. A *T. afroharzianum* SZMC 25228 törzs a kadmium magas koncentrációja esetén mutatott gyengébb növekedést.

A mezőgazdasági felhasználás céljára izolált mikroorganizmusok nehézfémekkel szemben mutatott toleranciájának vizsgálata szintén fontos szempont, mivel a növénytermesztésbe bevont területek nehézfém-szennyezettsége egyre magasabb szintet ér el (Li és mtsai., 2019), ami befolyásolhatja a kijuttatott mikroorganizmusok túlélését és hatásuk kifejtését. Az integrált növényvédelem megvalósíthatóságához is hasznos információt szolgáltatnak a nehézfémekkel kapcsolatos vizsgálatok, mivel rávilágítanak a törzsek együttes használhatóságára pl. rézalapú gombaölő szerekkel. Vizsgálataink során az izolátumok erős toleranciát mutattak a magas tesztelt koncentrációban jelen lévő nehézfémekkel szemben is, ami arra utal, hogy feltételezhetően nehézfémekkel szennyezett területeken, valamint rézalapú készítményekkel együtt is alkalmazhatók. A szakirodalmi adatok alapján az elmúlt évtizedekben a nehézfém-tolerancia a talajokból izolált *Trichoderma* törzsek esetében emelkedő tendenciát mutat (Kredics és mtsai., 2003; Maldaner és mtsai., 2020). Ennek valószínűsíthető oka a mikroorganizmusok alkalmazkodása a környezetben megemelkedett mennyiségben jelen lévő nehézfémekhez (Bruins és mtsai., 2000; Li és mtsai., 2019). Ez a jelenség megkönnyíti a mikroorganizmusok nehézfémekkel szennyezett területek kezelésére történő szelektálását.

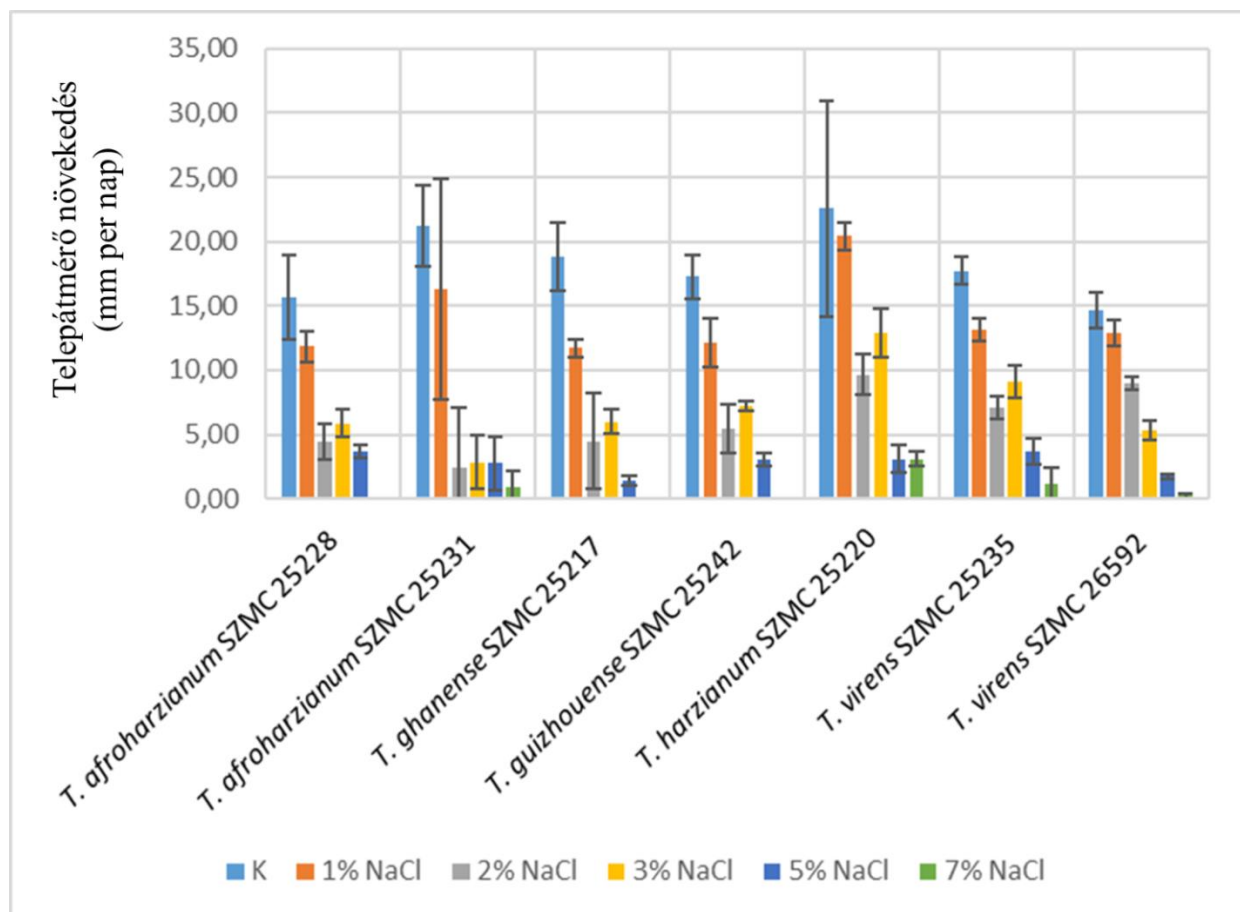
5. táblázat *Trichoderma* törzsek nehézfémekkel szemben mutatott érzékenysége

		$\mu\text{g mL}^{-1}$							$\mu\text{g mL}^{-1}$						
		100	50	25	12,5	6,25	3,12	0	20	10	5	2,5	1,25	0,62	0
<i>T. afroharzianum</i> SZMC 25231	Zn	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	Cd	++	++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		++	++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		++	++	+++	+++	+++	+++
	Cu	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
<i>T. guizhouense</i> SZMC 25242	Zn	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	Cd	+++	+++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+++	+++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+++	+++	+++	+++	+++	+++
	Cu	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
<i>T. virens</i> SZMC 25235	Zn	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	Cd	+++	+++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+++	+++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+++	+++	+++	+++	+++	+++
	Cu	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
<i>T. ghanense</i> SZMC 25217	Zn	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	Cd	++	+++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		++	+++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		++	+++	+++	+++	+++	+++
	Cu	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
<i>T. afroharzianum</i> SZMC 25228	Zn	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	Cd	+	+	++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+	+	++	+++	+++	+++
		++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+	+	++	+++	+++	+++
	Cu	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
<i>T. virens</i> SZMC 26592	Zn	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	Cd	+++	+++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+++	+++	+++	+++	+++	+++
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+++	+++	+++	+++	+++	+++
	Cu	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
		+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++							
<i>T. harzianum</i> SZMC 25220	Zn	++	++	++	++	++	++	+++	Cd	++	++	+++	+++	+++	+++
		++	++	++	++	++	++	+++		++	++	+++	+++	+++	+++
		++	++	++	++	++	++	+++		++	++	+++	+++	+++	+++
	Cu	++	++	++	++	++	++	+++							
		++	++	++	++	++	++	+++							
		++	++	++	++	++	++	+++							

Zn: cink, Cu: réz, Cd: kadmium, +: gyenge növekedés, ++: közepes növekedés, +++: erőteljes növekedés és spórázás

Megvizsgáltuk a törzsek sóstresszel szembeni toleranciáját is (6. ábra). 7%-os NaCl koncentráció mellett az összes vizsgált törzs növekedése gátolt volt a NaCl-mentes kontrollhoz képest, és 5%-os értéken is a telepátmérő-növekedési rátájuk csak 4,78 mm nap⁻¹, vagy kevesebb volt. A 3 és 5%-os sókoncentráció-értékek mellett a *T. harzianum* SZMC 25220 törzs mutatta a legjobb növekedést 3,1 mm nap⁻¹ telepátmérő-növekedési rátával.

A kijuttatott mikroorganizmusok túlélésének fontos szerepe van a kívánt hatás elérésében, ezért az abiotikus tényezőknek a kijuttatni kívánt mikroorganizmus(ok)ra gyakorolt hatásainak vizsgálata kiemelt fontosságú. Magyarországon nagy mennyiségben található magas sótartalmú talajtípus (Szatmári és mtsai., 2020). A vizsgált *Trichoderma* törzsek többsége ugyan csökkent növekedéssel, de képes volt tolerálni a magasabb vizsgált sókoncentrációkat is. A felső koncentrációtartományban a legjobb növekedést a *T. harzianum* SZMC 25220 és a két *T. virens* törzs mutatta, de a *T. afroharzianum* SZMC 25231 törzs is ígéretesnek tűnik magas sótartalmú talajokon történő alkalmazásra.

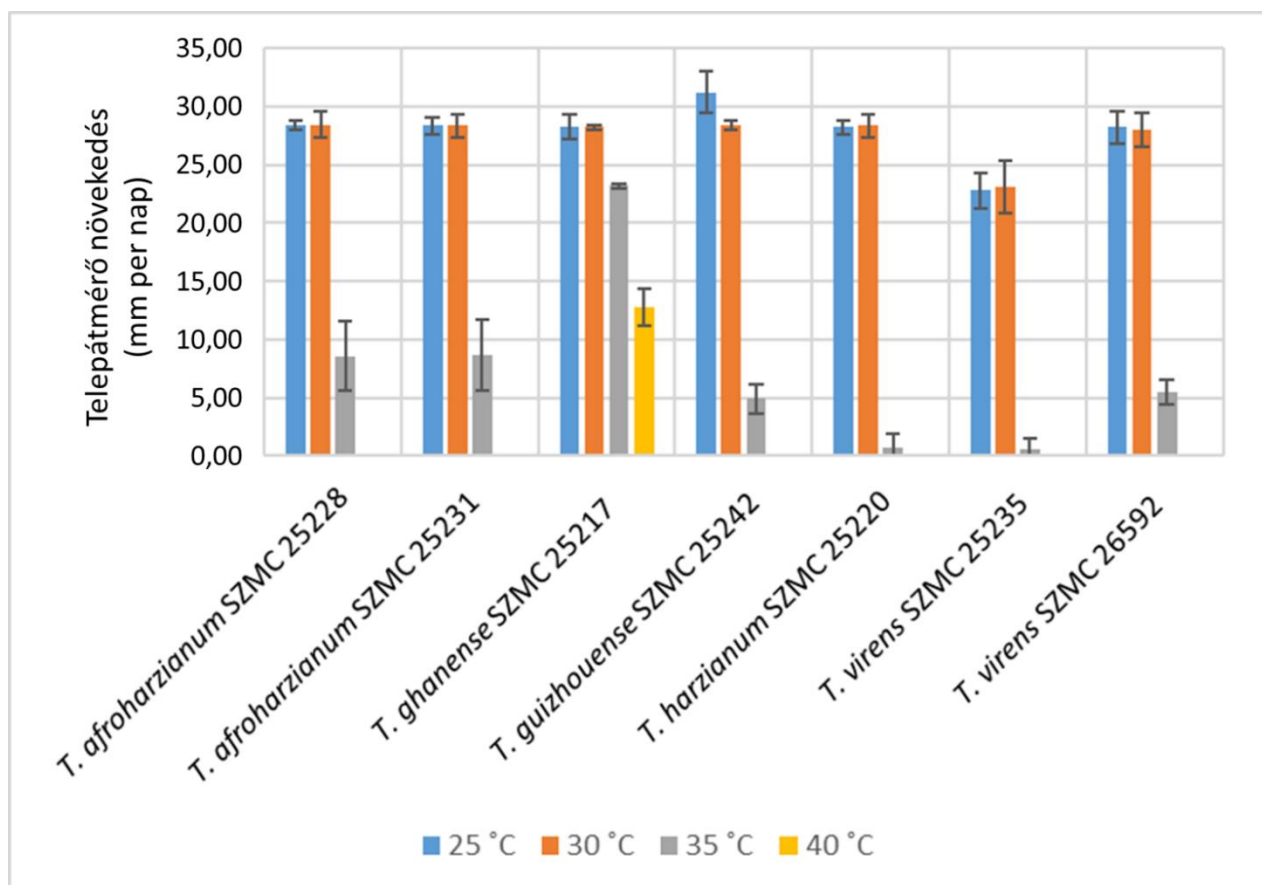


6. ábra Vizsgált *Trichoderma* törzsek telepátmérő-növekedésének NaCl-függése (átlagértékek $\pm$ SD, n=3)

A legtöbb vizsgált törzs növekedési optimuma 25 és 30 °C-ra tehető (7. ábra). A *T. ghanense* SZMC 25217 törzs 30 °C-on benőtte a táptalaj teljes felületét a 72 órás inkubáció végére, napi 23 mm-es telepátmérő-növekedéssel. Ez a törzs 35 °C-on is 72 óra alatt képes volt benőni a teljes Petri-csészét, míg az összes többi törzs növekedési üteme sokkal lassabb volt ezen a hőmérsékleten, ráadásul a *T. harzianum* SZMC 25220 és a *T. virens* SZMC 25235 törzsek növekedése le is állt. Csak a *T. ghanense* SZMC 25217 törzs volt képes 40 °C-on növekedni.

Az elmúlt évtizedek globális felmelegedésének (He és Silliman, 2019) köszönhetően a mezőgazdaság számára fejlesztett mikrobiális talajoltó szereknek meg kell felelniük a hőmérsékletváltozásból adódó kihívásoknak. Magyarországon ez a tendencia 1 °C-os éves átlagemelkedést eredményezett az elmúlt 30 évben, ami a nyári időszakban 2 °C-ra tehető (Szél és mtsai., 2020; Hungarian Meteorological Service, 2019). A *Trichoderma* nemzetség tagjainak nagy része mezofil (Kredics és mtsai., 2003), ami párhuzamba

állítható kísérleteink eredményeivel is, mivel a vizsgált törzsek 25-30 °C-on mutattak növekedési optimumot. Kivételt képezett ez alól a *T. ghanense* SZMC 25217 törzs.

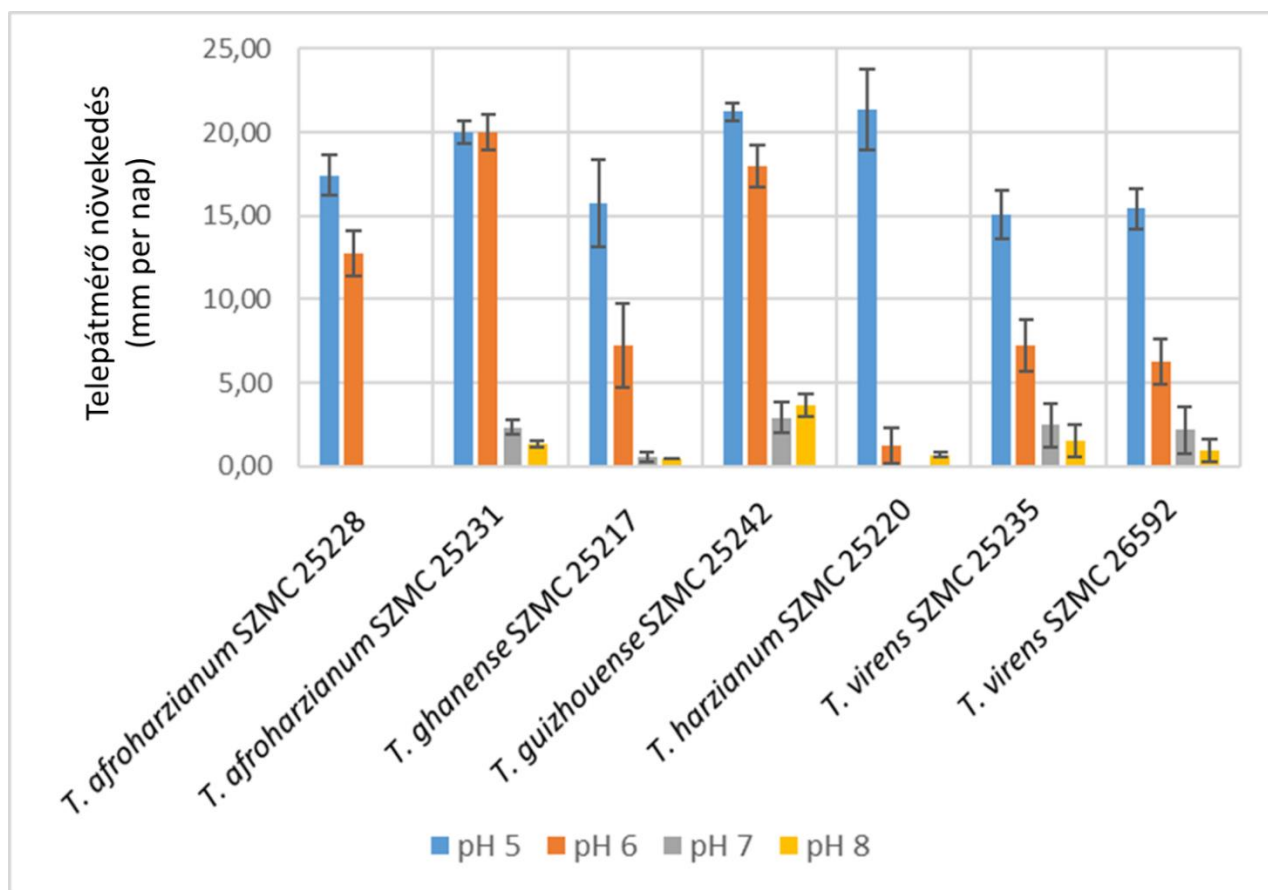


7. ábra Vizsgált *Trichoderma* törzsek telepátmérő-növekedésének hőmérsékletfüggése (átlagértékek $\pm$ SD, n=3)

Valamennyi törzs jól nőtt 5-ös pH-értéken, míg a legtöbbjük pH 6-on is (**8. ábra**). Kivételt képeztek a *T. virens* SZMC 25235, SZMC 26592 és *T. ghanense* SZMC 25217 törzsek, amelyek pH 6-on lassabban növekedtek, valamint a *T. harzianum* SZMC 25220, aminek a telepátmérő növekedése 6-os pH-értéken csupán 3 mm volt naponta. Hetes pH-n az összes törzs növekedése nagymértékben lecsökkent, míg a *T. harzianum* SZMC 25220 és a *T. afroharzianum* SZMC 25228 törzsek növekedése le is állt. Nyolcas pH-értéken a legerősebb növekedést a *T. guizhouense* SZMC 25242 törzs mutatta, aminek mértéke mindössze 4,9 mm napi telepátmérő-növekedés volt.

A talajok kémhatása fontos, a mikroorganizmusok szaporodását és növekedését befolyásoló abiotikus paraméter. A magyar talajok túlnyomó többsége 5,5-ös és 8,5-ös pH-

értékek közt változik (Tóth és mtsai., 2015), ezért vizsgálatainkat is ebben a tartományban végeztük. A *Trichoderma* törzsek 5-ös és 6-os pH-értékeken nőttek a legjobban, míg a neutrális, illetve lúgosabb pH viszonyok mellett erős növekedés-visszaesés volt tapasztalható, ami megfelel a szakirodalomban leírtaknak (Kredics és mtsai., 2003; Kredics és mtsai., 2004).



8. ábra Vizsgált *Trichoderma* törzsek telepátmérő-növekedésének pH-függése (átlagértékek $\pm$ SD, n=3)

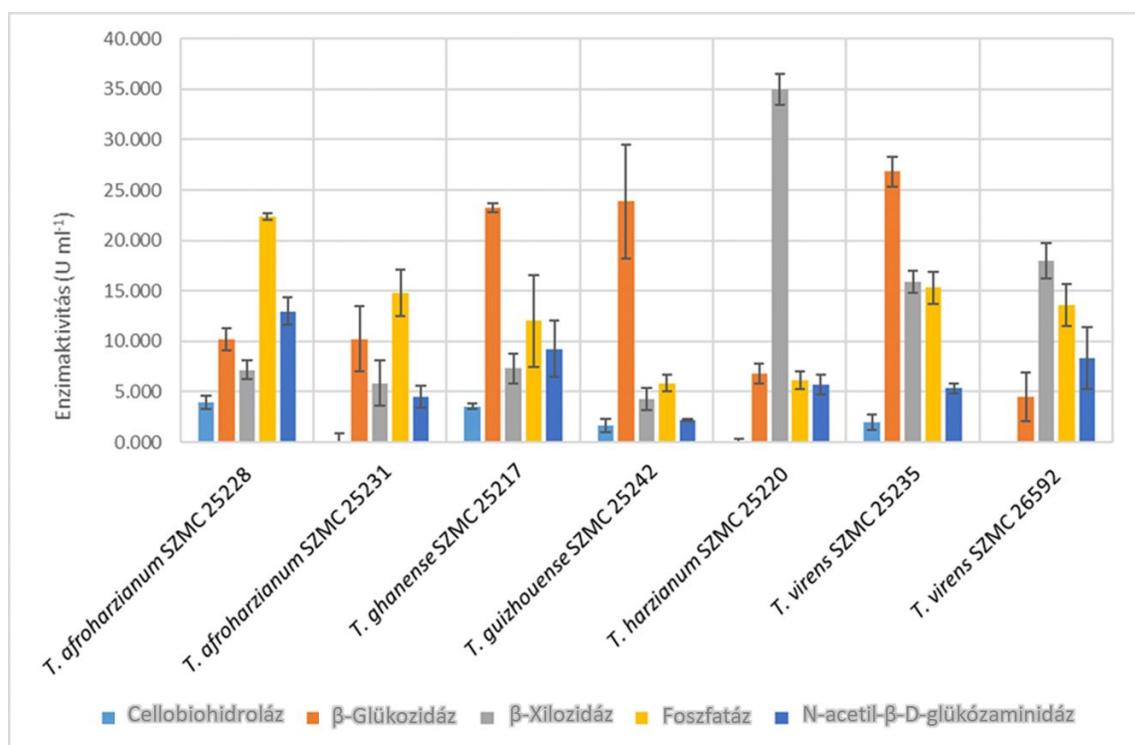
Vizsgáltuk az izolátumok cellulóz-, xilán- és kitinbontó, valamint foszformobilizáló extracelluláris enzimeinek aktivitását (**9. ábra**). A cellobiohidroláz aktivitás értékei minden esetben jóval alacsonyabbak voltak, mint a többi enzim esetében. Azon törzsek többsége, amelyek enzimaktivitási csúcsot mutattak az öt vizsgált enzim egyikénél, a többi enzim tekintetében általában gyengébb értékeket mutattak. Például a *T. harzianum* SZMC 25220 β -xilozidáz aktivitása az egyik legmagasabb volt, de nem volt cellobiohidroláz aktivitása és a β -glükózidáz és foszfatáz aktivitása is alacsonyabb volt a többi törzsénél.

Másrészről több törzs átlagos aktivitást mutatott a legtöbb vizsgált enzimre, ami előnyösebb lehet, mint egyetlen enzim magas aktivitása. Ebből a szempontból a *T. ghanense* SZMC 25217, a *T. virens* SZMC 25235 és a *T. afroharzianum* SZMC 25228 törzsek értékei voltak a legjobbak (9. ábra). A *T. ghanense* SZMC 25217, a *T. guizhouense* SZMC 25242 és a *T. virens* SZMC 25235 törzsek kiemelkedő β -glükozidáz aktivitást mutattak. A *T. afroharzianum* SZMC 25228 törzs kivételes volt az N-acetil- β -D-glükózaminidáz enzimaktivitás tekintetében 12 U mL⁻¹ feletti értékkel, ezt követte a *T. ghanense* SZMC 25217 és a *T. virens* SZMC 26592 9,25 U mL⁻¹ és 8,34 U mL⁻¹ értékekkel. Az abiotikus stresszfactorok micéliumnövekedésre gyakorolt hatását is figyelembe véve a *T. ghanense* SZMC 25217-es törzs bizonyult legjobbnak szervesanyagbontó és foszformobilizáló célok megvalósítására. Az említett törzs 4 °C-on nem mutatott növekedést, 15 °C-on viszont növekedésnek indult 5,8 mm nap⁻¹ telepátmérő-növekedéssel, ami arra utal, hogy lehetséges a kora tavaszi mezőgazdasági munkák során történő alkalmazása.

A lignin a cellulóz és a hemicellulózok mellett a növényi biomassa harmadik, meghatározó fontosságú, nehezen bontható, polimertermészetű összetevője. A lignin szerepe a növények sejtfalában a szilárdítás és merevítés, ebből kifolyólag a lágyszárú növények kevesebb lignint tartalmaznak, mint a fásszárúak. A lágyszárúak lignintartalma általában 5-10% között mozog (Tutt és Olt, 2011), míg fásszárúak esetében ez elérheti a 37%-ot (Rahman és mtsai., 2013). Mivel mi elsősorban kertészeti és szántóföldi kultúrákat céloztunk a készítmény fejlesztése során, így a cellulózbontó enzimek vizsgálatára fókuszáltunk.

A *Trichoderma* törzsek jól ismertek nagy mennyiségű extracelluláris enzim termelésére való képességükről (Anees és mtsai., 2010; Schuster és mtsai., 2010; Zafra és mtsai., 2015; Strakowska és mtsai., 2014). Enzimek termelésén keresztül hozzájárulnak a talajban található növényi maradványok lebontásához, ami elősegíti a talaj tápanyagszintjének fenntartását. A szerves anyagok lebontásával megakadályozhatják a növényi kórokozók túlélését is, amelyek egyébként a lebontatlan növényi maradványokon telelnének át (Kubicek és Harman, 1998) A *T. ghanense* SZMC 25217 törzs magas enzimaktivitása miatt tökéletes jelölt a szervesanyag-lebontó szerepkör betöltésére az összeállítani kívánt mikroorganizmus-keverékben.

A *T. ghanense* faj leírásának alapjául szolgáló törzseket a trópusi éghajlatú Ghánában izolálták (Doi és mtsai., 1987). A magas hőmérsékleten (35-40 °C-on) történő növekedés képessége a trópusi környezetben szelekciós előny, klinikai szempontból viszont kockázati tényező. Kutatócsoportunk a közelmúltban részletes összefoglalást közölt a *Trichoderma* nemzetség klinikai jelentőségéről, és az általuk elsősorban immunszuprimált betegekben okozott opportunistá fertőzésekről (Kredics és mtsai., 2021). Jelen állás szerint globális viszonylatban kevesebb, mint 100 diagnosztizált humán *Trichoderma*-fertőzés (trichodermózis) ismert. A *T. ghanense* faj klinikai etiológiai ágensként betöltött szerepére a mai napig nincs adat a szakirodalomban. A *T. ghanense* a nemzetség *Longibrachiatum* kládjába tartozik, ahová egyébként a klinikai szempontból leginkább releváns *T. longibrachiatum* faj is. Az általunk összeállított talajoltó készítmény folyadékfázisú, és a talajba kell juttatni, így a humánegészségügyi kockázatok minimalizálása érdekében felhasználói szinten a hagyományos vegyszerek használata során megszokott elővigyázatossági intézkedések betartása elegendő. A gyártás során viszont, ahol felmerülhet a szilárd fázisú fermentációval előállított *Trichoderma* konídiumok belélegzésének kockázata, fokozott óvintézkedések betartása szükséges.



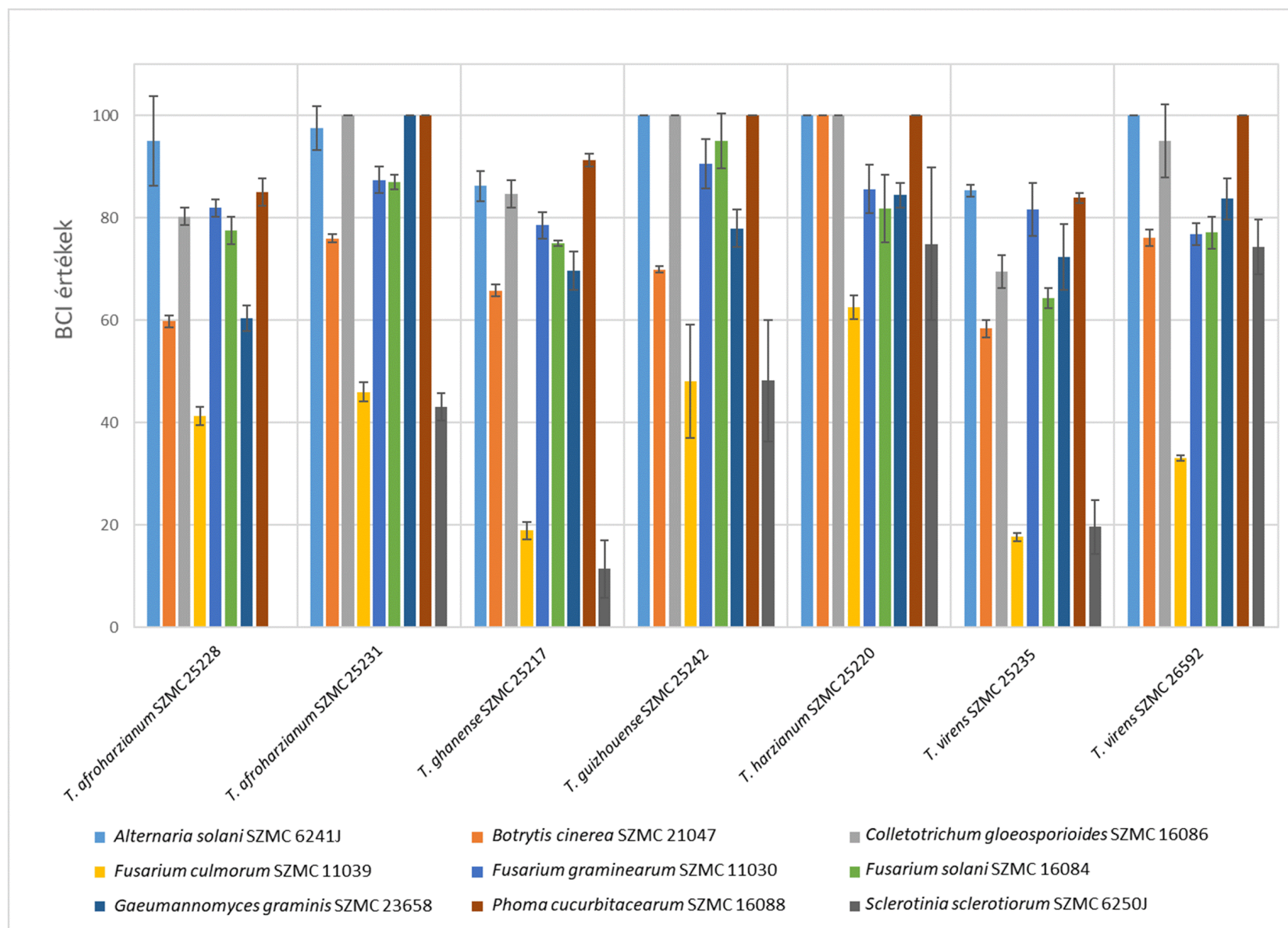
9. ábra Tesztelt *Trichoderma* törzsek extracelluláris enzimek termelésére való képessége (átlag értékek $\pm$ SD, n=3)

Az *in vitro* konfrontációs tesztek során a *Trichoderma* törzsek többsége erős antagonista képességet mutatott a *Colletotrichum gloeosporioides* SZMC 16086 és az *A. solani* SZMC 6241J ellen (**10. ábra**). A *S. sclerotiorum* SZMC 6250J törzs tolerálta a legtöbb *Trichoderma* törzs jelenlétét, kivéve a *T. harzianum* SZMC 25220 és a *T. virens* SZMC 26592 törzseket. A *T. afroharzianum* SZMC 25231 törzs bizonyult a legjobbnak biokontroll célok megvalósítására, mivel magasabb vizsgált pH-értékek (7-es és 8-as pH) és NaCl-koncentráció (7% mellett is) mellett is növekedni volt képes. Az említett törzs 4 °C-on nem mutatott növekedést, 15 °C-on viszont növekedésnek indult 6,3 mm nap⁻¹ telepátmérő-növekedéssel, ami arra utal, hogy lehetséges a kora tavaszi mezőgazdasági munkák során történő alkalmazása.

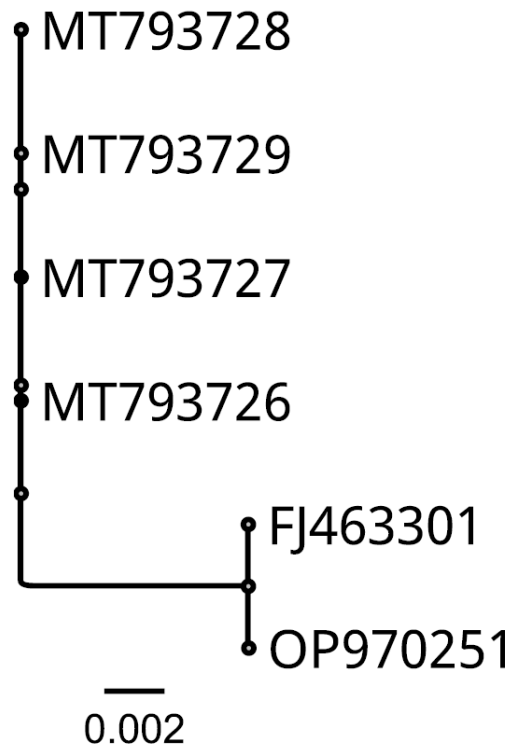
Az *in vitro* antagonizmus-vizsgálatokba bevont növénypatogén gombákat szakirodalmi adatok alapján választottuk ki. Számos *F. solani* törzset izoláltak gyökérrothadás által érintett batátáról (Yang és mtsai., 2018), fehérrothadás tüneteit mutató növényekből pedig a *S. sclerotiorum*-ot sikerült korábban kimutatni (Xiong és mtsai., 2021). A palántázás céljából tárolt batátatövek rothadását okozhatja a *B. cinerea* (Kihurani és mtsai., 1991), az *A. solani* felelős lehet levél- és szárrothadásért (Ndamage és mtsai., 1997), a *Colletotrichum* fajok pedig antraknózist okozhatnak (Dania és mtsai., 2022). A BCI-értékeket további, a batáta kórokozójaként nem ismert fonalgombákkal szemben is meghatároztuk, hogy megvizsgáljuk a kiválasztott törzsek más növények kórokozói ellen történő alkalmazásának lehetőségét. A *F. graminearum* és *F. culmorum* gyakran okoz problémát búza, árpa és egyéb gabonafélék körében (Walter és mtsai., 2010), a *G. graminis* búza és rizs, a *P. cucurbitacearum* pedig tökfélék betegségét okozza leggyakrabban (Babu és mtsai., 2015).

Számos *Trichoderma* törzs antagonista tulajdonságokkal rendelkezik más fonalgombákkal szemben (Anees és mtsai., 2010; Mukherjee és mtsai., 2012; Sood és mtsai., 2020; Quecine és mtsai., 2008). Érdemes megjegyezni, hogy a szakirodalom korrelációt említ bizonyos mikroorganizmusok kitinbontó enzimaktivitásai és antifungális tulajdonságai között (Chernin et al., 1995; Aktuganov et al., 2003). A *Trichoderma* törzsek vizsgálata során mi nem találtunk ilyen korrelációt, mivel a törzsek biokontroll indexei és N-acetil- β -D-glükózaminidáz aktivitásuk R^2 értéke csupán 0,28-os volt. Az erős *in vitro* antagonista képességet mutató *T. afroharzianum* SZMC 25231 törzs kiválasztásában az is

szerepet játszott, hogy szakirodalmi adatok is alátámasztják a faj antifungális tulajdonságait (Zhao és mtsai., 2021; Pimentel és mtsai., 2022), valamint mikoparazita képességét is leírták korábban (Wu és mtsai., 2022). Itt fontos megjegyezni, hogy Pfordt és munkatársai (2020) tanulmánya alapján a *T. afroharzianum* bizonyos törzsei képesek problémát okozni kukoricatermesztésben, ami a csövek rothadásában nyilvánult meg. A tanulmány az általunk végzett szelekció és szabadföldi kísérletek kivitelezése után jelent meg, melynek hatására elvégeztük az általunk szelektált *T. afroharzianum* törzs, a faj típustörzse, és négy fertőzött kukoricáról származó *T. afroharzianum* izolátum (Pfordt és munkatársai 2020) *tefla* szekvenciák alapján történő összehasonlító elemzését. Az általunk szelektált *T. afroharzianum* törzs *tefla* szekvenciája alapján teljes egyezést mutat a faj típustörzsével, a növénypatogén izolátumoktól pedig három nukleotidban eltér (**11. ábra**). A patogén törzsekétől eltérő genotípus ellenére a *T. afroharzianum* SZMC 25217 törzset tartalmazó talajoltó készítmény alkalmazása esetén kockázatelemzést szükséges végezni. A készítmény alkalmazása kukoricaföldek közelségében nem javasolt. Az információ birtokában érdemes lesz a jövőben felülvizsgálni és szükség esetén lecserélni az érintett törzset egy esetleges piaci készítményben. Vizsgáltuk a *T. afroharzianum* SZMC 25231 és *T. ghanense* SZMC 25217 törzsek sziderofór-termelését, de egyik vizsgált *Trichoderma* törzs esetében sem tapasztaltuk sem a hidroxamát-típusú, sem a katekol-típusú sziderofórok jelenlétére jellemző feltisztulási zóna megjelenését CAS táptalajon.



10. ábra A tesztelt *Trichoderma* törzsek *in vitro* biokontroll index (BCI) értékei a vizsgált növénypatogén fonalas gombák ellen (átlagértékek $\pm$ SD, n=3)

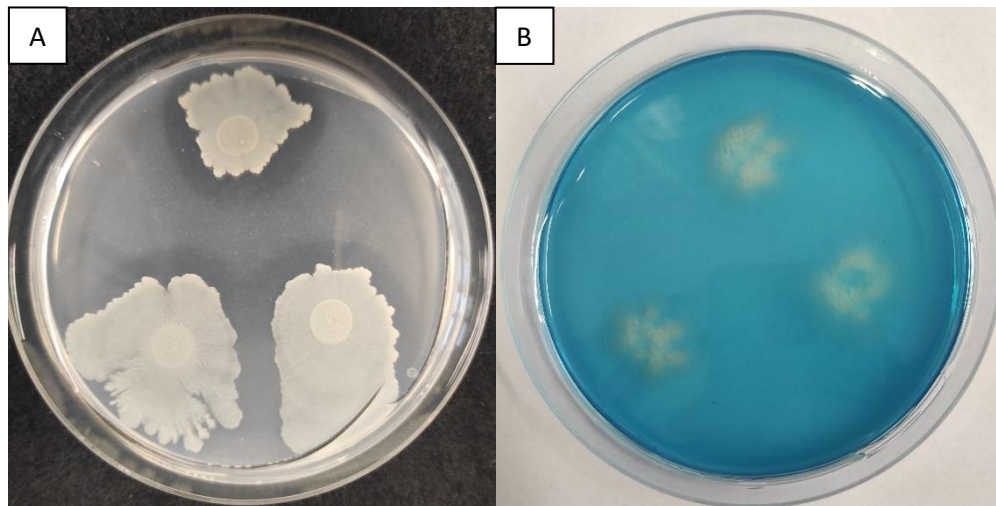


11. ábra Kukoricakártevő *T. afroharzianum* törzsek (MT793726, MT793727, MT793728, MT793729) *tefla* szekvenciák alapján összehasonlító elemzése a típustörzsszel (FJ463301) és az általunk szelektált *T. afroharzianum* SZMC 25217 törzsszel (OP970251).

4.2.2. Antagonista és nitrogénkötő baktériumtörzsek kiválasztása

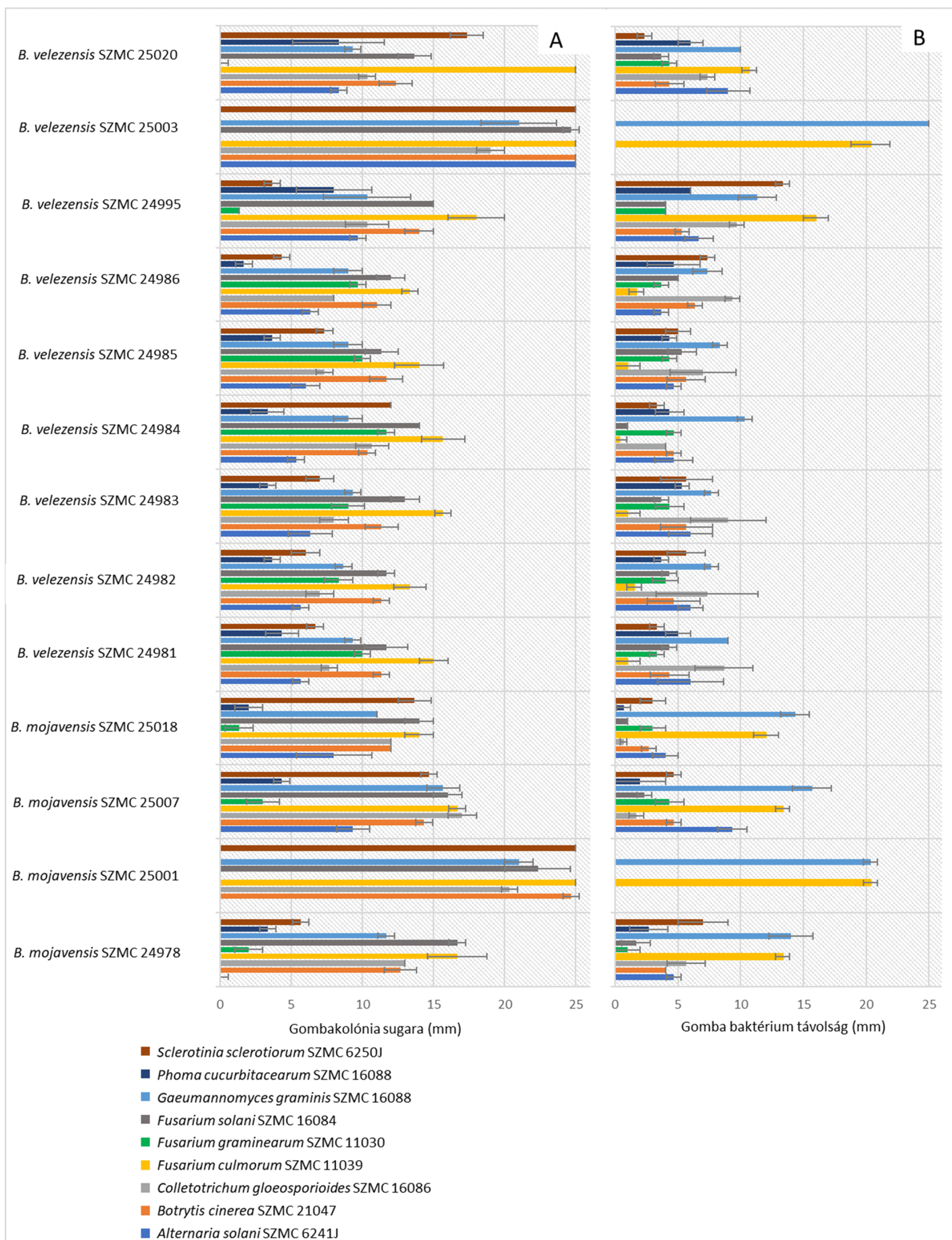
Tizenhárom *Bacillus* törzset izoláltunk biokontroll célból különböző mezőgazdasági területekről gyűjtött talajmintákból a magyar-szerb határvidékről. Az izolátumok azonosítása a *gyrA* gén egy fragmentumának PCR-amplifikálást követő szekvenciameghatározásával és -elemzésével történt. Az *in vitro* antagonizmustesztek során a növénykórokozóként ismert gombafajok törzseitől a legnagyobb távolságot és azok legkisebb telepsugarát eredményező baktériumtörzset választottuk ki. A leghatékonyabb törzs a *Bacillus velezensis* SZMC 24986 volt (**13. ábra**). Vizsgáltuk a törzs abiotikus stresszfactorokkal szembeni ellenálló képességét is. Növekedésének hőmérsékleti optimuma 25 °C-ra esett, valamint képes volt növekedni 5-8-as pH-értékek között, a törzs által tolerált legmagasabb NaCl-koncentráció pedig 3% volt. A *B. velezensis* SZMC 24986 törzs esetében foszformobilizáló képességet mutattunk ki Pikovskaya táptalajon. A feltisztulási zóna mérete $4,67 \pm 0,84$ mm volt. Sziderofórok termelésére is képesnek

bizonyult a törzs: CAS táptalajon $13,63 \pm 2,23$ mm átmérőjű feltisztulási zónát tapasztaltunk (12. ábra).



12. ábra *B. velezensis* SZMC 24986 törzs által produkált feltisztulási/színváltozási zóna Pikovskaya (A) és CAS (B) táptalajokon.

A *B. velezensis* SZMC 24986 törzs ígéretes *in vitro* antagonizmust mutatott az összes vizsgált, növényi kórokozóként ismert gombával szemben. A törzs foszformobilizáló képessége a növények tápanyagellátását javíthatja (Timofeeva és mtsai., 2022), sziderofórok termelésére való képessége pedig az antagonista tulajdonságát erősítheti (Sood és mtsai., 2020). A faj antibakteriális és gombaellenes hatásait korábban már leírták (Yan és mtsai., 2021; Zhang és mtsai., 2021; Lim és mtsai., 2017), ami alátámasztja, hogy miért esett erre a törzse a választásunk második biokontroll komponensként.



13. ábra *Bacillus* törzsek *in vitro* antagonizmusa a növénypatogénként ismert fonalgombafajok törzseivel szemben. (A): A vizsgált gombák telepsugara a biokontroll-jelölt *Bacillus* törzsek jelenlétében. (B): A gomba és a *Bacillus* telepek közötti távolság (átlagértékek $\pm$ SD, n=3)

Hús feltehetően N₂-kötő baktériumtörzset izoláltunk. Az izolátumok azonosítása PCR technikán alapuló szekvencia analízissel történt a 16S RNS gén egy fragmentumának elemzésén keresztül. Az *Arthrobacter globiformis* SZMC 25081 képezte a legnagyobb telepet nitrogénforrás-mentes táptalajon (**6. táblázat**). Ez a törzs széles pH tartományban (5-8) és 3%-os NaCl koncentráció mellett is képes volt növekedni. Növekedésének hőmérsékleti optimuma 25 °C-on volt. Foszfomobilizáló képességet nem tapasztaltunk Pikovskaya táptalajon és sziderofór-termelést sem CAS táptalajon.

6. táblázat Vizsgált baktériumtörzsek növekedése nitrogénmentes táptalajon.

Faj	SZMC* szám	Növekedés mértéke
<i>Arthrobacter globiformis</i>	SZMC 25080	+
<i>Arthrobacter globiformis</i>	SZMC 25081	+++
<i>Variovorax paradoxus</i>	SZMC 25084	++
<i>Nocardia</i> sp.	SZMC 25085	+
<i>Peribacillus simplex</i>	SZMC 25093	+
<i>Mycobacterium</i> sp.	SZMC 25094	++
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	SZMC 25098	++
<i>Rhodococcus</i> sp.	SZMC 25100	+
<i>Rhodococcus</i> sp.	SZMC 25101	+
<i>Arthrobacter oryzae</i>	SZMC 25102	++
<i>Williamsia limnetica</i>	SZMC 25103	+
<i>Paenarthrobacter</i> sp.	SZMC 25106	+
<i>Streptomyces</i> sp.	SZMC 25107	+
<i>Variovorax paradoxus</i> NBRC 151	SZMC 25108	++
<i>Rhodococcus erythropolis</i>	SZMC 25110	+
<i>Priestia</i> sp.	SZMC 25116	+
<i>Pseudarthrobacter</i> sp.	SZMC 25117	+
<i>Rhodococcus</i> sp.	SZMC 25124	+
<i>Olivibacter soli</i>	SZMC 25125	+
<i>Priestia megaterium</i>	SZMC 25126	+

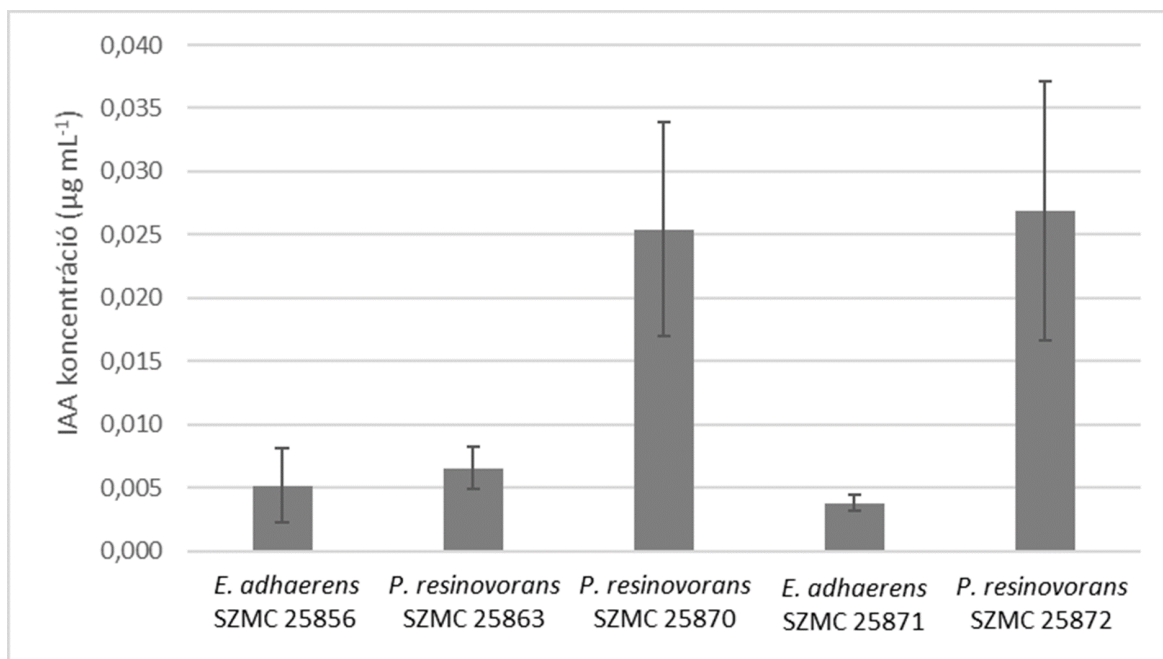
*Szegedi Mikrobiológiai Törzsgyűjtemény, +: gyenge növekedés, ++: közepes növekedés, +++: jelentős növekedés

A nitrogénkötő baktériumok fontos szerepet töltenek be a talajban, ezért a többkomponensű talajoltószerek fontos részévé váltak (Bhattacharjee és mtsai., 2008). Az szakirodalomból ismert bizonyos *Arthrobacter* törzsek nitrogénmegkötő képessége (Sellstedt és mtsai., 2013). A kiválasztott *A. globiformis* SZMC 25081 törzs a többi jelölthöz képest ígéretes növekedést mutatott nitrogénmentes táptalajon.

4.2.3. Baktériumtörzsek indol-3-ecetsavtermelése és stressztűrése

Korábbi vizsgálatok során korrelációt találtak a mikroorganizmusok IAA-termelése és a növényi növekedést elősegítő képességük között (Khan és mtsai., 2020), ezért egy IAA-termelő törzset is terveztünk kiválasztani növény-növekedés-serkentő célok megvalósítására. Zhumakayev és munkatársai (2022) vizsgálatai alapján a *P. resinovorans* SZMC 25870 és SZMC 25872 törzsek IAA-termelése szignifikánsan nagyobb volt a többi vizsgált törzshöz képest ($p \leq 0,05$, Student-féle t-teszt) (**14. ábra**). A *P. resinovorans* SZMC 25872 tenyészet felülúszójában az IAA-koncentráció triptofán hiányában $0,027 \mu\text{g mL}^{-1}$ volt, ami a legmagasabbnak bizonyult a vizsgált glifozáttoleráns baktériumizolátumok között, ezért került ez a törzs kiválasztásra a talajoltó készítmény tagjaként növény-növekedés serkentésére.

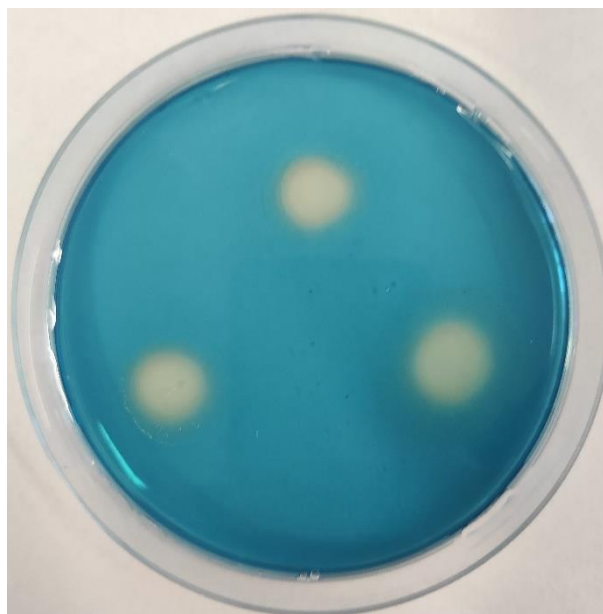
A *Pseudomonas* nemzetség IAA-termelése jól ismert (Khare és mtsai., 2010; Kuklinsky-Sobral és mtsai., 2004; Dimkpa és mtsai., 2012) és számos törzset *Sedum alfredii* és *Arabidopsis thaliana* növényeken is teszteltek ígéretes eredményekkel (Chen és mtsai., 2017; Adhikari és mtsai., 2021).



14. ábra Feltehetően növénynövekedést serkentő mikroorganizmusok HPLC-módszerrel mért indol-3-ecetsav (IAA) termelése (átlagértékek $\pm$ SD)

Zhumakayev és munkatársai (2022) tesztelték a *P. resinovorans* SZMC 25872 törzs stressztényezőkkel szembeni toleranciáját. A törzs számára kedvező pH a semleges és enyhén lúgos, 7,00 és 8,36 közötti tartományba esett. Az abiotikus tényezőkkel szembeni toleranciára vonatkozó vizsgálatok kimutatták, hogy az SZMC 25872 törzs akár $6,3 \text{ g L}^{-1}$ NaCl jelenlétét és 125 g L^{-1} PEG (-0,22 MPa) által előidézett ozmotikus stresszt is képes elviselni, ami lehetővé teheti ennek a törzsnek a felhasználását szárazabb körülmények között is. A peszticidérzékenységi vizsgálatok az SZMC 25872 toleranciáját mutatták ki a vizsgált peszticidek többségével szemben 25 µg mL^{-1} -ig. A növényvédő szerek közül csak a fungicidek, például a maneb és a mankozeb gátolták a törzset a legalacsonyabb vizsgált koncentrációban ($6,25 \text{ µg mL}^{-1}$), míg az etoxiszulfuron gyomirtószerből legfeljebb $12,5 \text{ µg mL}^{-1}$ -t, a kaptám, tirám és zineb szerekből legfeljebb $6,25 \text{ µg mL}^{-1}$ -t tolerált (7. táblázat).

Vizsgáltuk a *P. resinovorans* SZMC 25872 törzs vaskelátoló vegyületek termelésére való képességét is. A törzs sziderofór-pozitívnak bizonyult CAS táptalajon, $12,34 \pm 0,94 \text{ mm}$ átmérőjű feltisztulási zónát produkálva (15. ábra).



15. ábra *P. resinovorans* SZMC 25872 törzs által produkált feltisztulási zóna CAS táptalajon.

Csakúgy, mint korábban a *Trichoderma* törzseknél, a kiválasztott *P. resinovorans* SZMC 25872 törzs esetében is a különböző típusú mezőgazdasági peszticidekkel szembeni toleranciáját vizsgáló tesztek eredményei arra utalnak, hogy az IPM keretein belül kémiai növényvédő szerekkel kombinálható. A *P. entomophila* fajról például már korábban leírták, hogy használható az integrált növényvédelem keretein belül (Ruiu, 2015).

7. táblázat A *Pseudomonas resinovorans* SZMC 25872 törzs által tolerált legmagasabb peszticidkoncentrációk

Mezőgazdasági szerek/hatóanyagok	Legmagasabb tolerált koncentráció $\mu\text{g mL}^{-1}$
<i>Gyomirtók</i>	
Benzulfuron-metil	>25
Klorotoluron	>25
Klórprofám	>25
Klórsulfuron	>25
Cinosulfuron	>25
Diuron	>25

7. Táblázat folytatása

Mezőgazdasági szerek/hatóanyagok	Legmagasabb tolerált koncentráció $\mu\text{g mL}^{-1}$
Dimetaklór	>25
Fenuron	>25
Etoxiszulfuron	12,5
Glifozát	>25
Glifozát (<i>Gliałka Star</i>)	>25
Izoproturon	>25
Linuron	>25
MCPA	>25
Primiszulfuron-metil	>25
Profám	>25
Triaszulfuron	>25
2,4-D	>25

Gombaellenes szerek

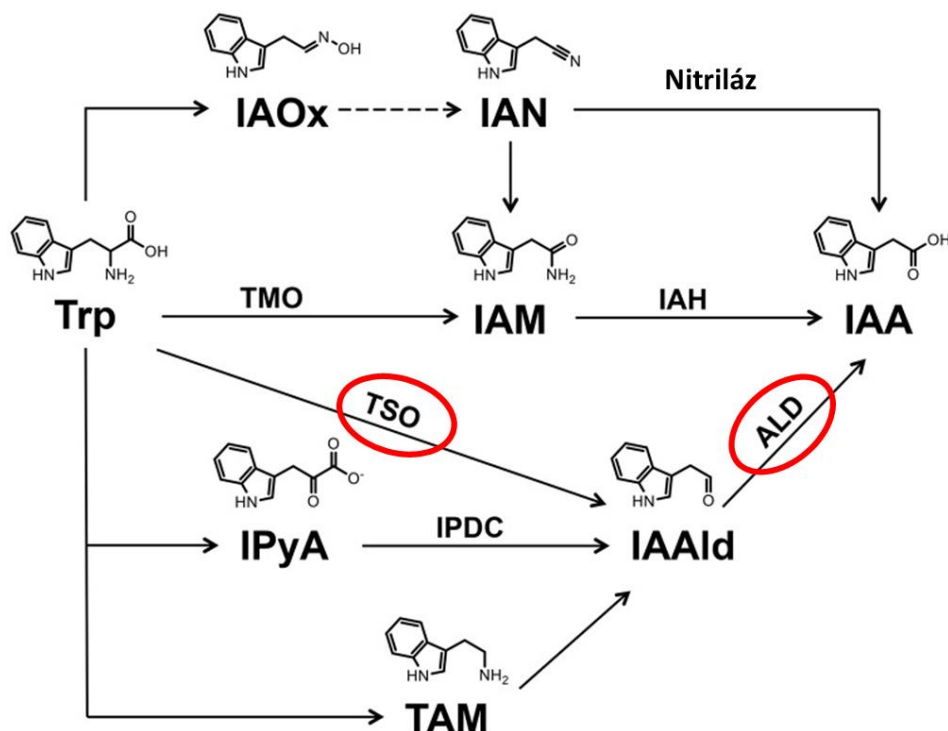
Kaptán	6,25
Karbendazim	>25
Karboxin	>25
Fenarimol	>25
Flutriafol	>25
Imazalil	>25
Mankozeb	<6,25
Maneb	<6,25
Penkonazol	>25
Tebukonazol	>25
Tiabendazol	>25
Tirám	6,25
Tiofanát-metil	>25
Zineb	12,5

Rovarölő szer

Diflubenzuron	>25
---------------	-----

A *P. resinovorans* SZMC 25872 teljes genom szekvenciájának összeállítása során 46 scaffold és 49 kontig keletkezett. A teljes genom 99,57%-át sikerült összeilleszteni mindösszesen 0,7%-os kontaminációval. Az összeillesztett szekvencia 5,8 Mb méretű és 5332 gént tartalmaz, melyből 5195 fehérjekódoló gén. Megtalálható köztük a triptofán oldallánc-oxidáz (*tso*) és az aldehyd-dehidrogenáz (*aldA*), valamint a *pqqB*, *pqqC* és *pqqE* gének, melyek növény-növekedés-serkentési szempontból lehetnek fontosak.

Vizsgálataink során kiderült, hogy a *Pseudomonas resinovorans* SZMC 25872 törzs genomja tartalmazza az *aldA*, *tso* és *pqqB*, *pqqC* és *pqqE* géneket. Az *aldA* és *tso* géneknek az IAA termelésére való képességben van fontos szerepe: a bakteriális IAA termelés egyik útvonala az említett két gén közbenjárásával valósul meg (**16. ábra**) (McClerklin és mtsai., 2018). A *pqqB*, *pqqC* és *pqqE* gének szerepe a foszformobilizációban rejlik (Bhanja és mtsai., 2021). A foszformobilizáló mikroorganizmusok növény-növekedésre gyakorolt hatása ismert a szakirodalomból (Nassal és mtsai., 2018). A *P. resinovorans* SZMC 25872 törzs sziderofór-termelését korábban Zhumakayev és munkatársai (2022) is kimutatták. Az eredmények, és a tény, hogy burgonyanövények növekedését Zhumakayev és munkatársai (2022) korábbi munkájában kis mértékben serkentette a *P. resinovorans* SZMC 25872 törzs, alátámasztják az izolátum használhatóságát növény-növekedést serkentő komponensként.



16. ábra Bakteriális indolecetsav-termelési útvonalak, melyekben piros körökkel kiemelt a *P. resinovorans* SZMC 25872 törzsben kimutatott triptofán oldallánc oxidáz (TSO) és aldehid dehidrogenáz (ALD). Triptofán 2-monooxygenáz (TMO), indolacetamid hidroláz (IAH), indol piruvát dekarboxiláz (IPDC), triptofán (Trp), indol-3-acetaldoxim (IAOx), indol-3-acetonitril (IAN), indol-3-acetamid (IAM), indol-3-piruvát (IPyA), triptamin (TAM), indolacetaldehid (IAAld), indolecetsav (IAA) (McClerklin és mtsai., 2018).

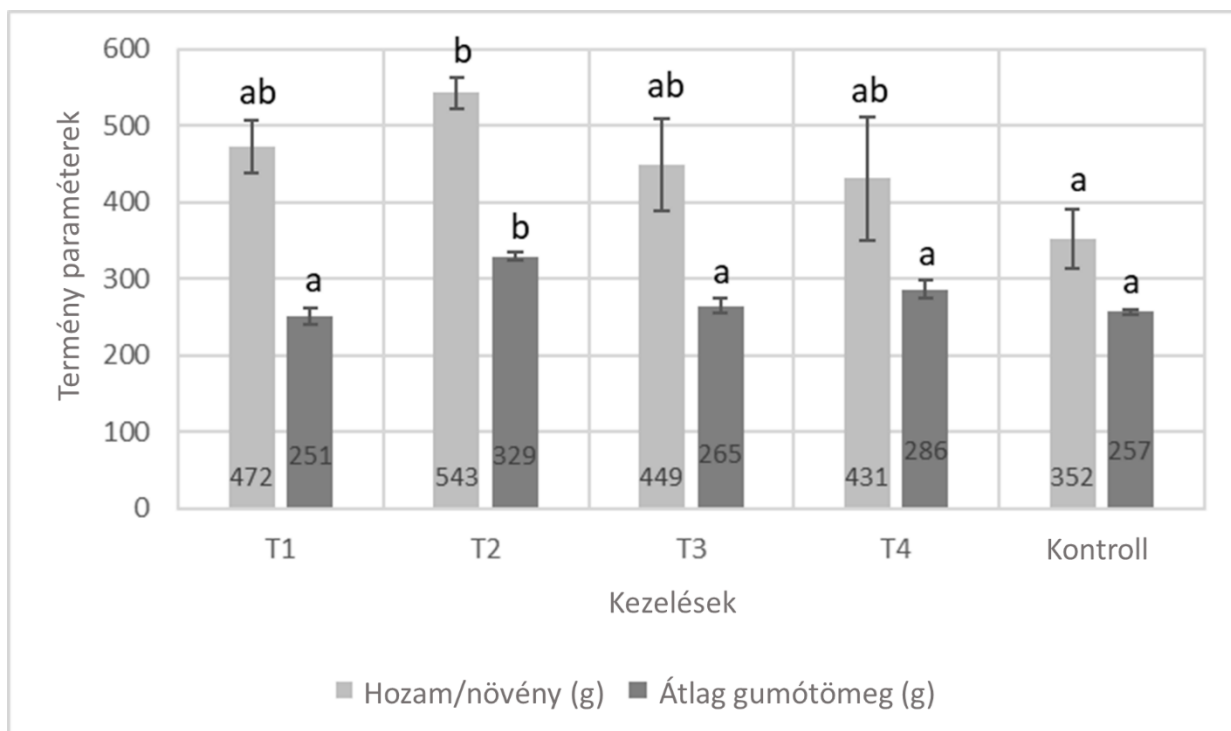
4.3. Mikroorganizmusok kiválasztása talajoltó készítmény összeállításához

Az összegyűjtött adatok alapján a *T. ghanense* SZMC 25217 törzset a magas enzimaktivitási értékek, különösen a cellulózbontó enzimek miatt választottuk ki. A *T. afroharzianum* SZMC 25231 törzs a növénykórokozóként ismert gombafajok törzseivel szembeni jó *in vitro* antagonista képessége alapján került a készítménybe biokontroll célok megvalósítására. Mindkét kiválasztott *Trichoderma* törzs tolerálja a vizsgált gombaölőszerek jelenlétét, ami arra utal, hogy az integrált növényvédelem (IPM) keretein belül peszticidekkel kombinálva is alkalmazhatók lehetnek. A *B. velezensis* SZMC 24986 szintén a vizsgált növénykórokozó fonalgombákkal szemben mutatott hatékony *in vitro* antagonizmusa miatt került a készítménybe. A *B. velezensis* SZMC 24986 törzs kiválasztásában fontos szerepet játszottak a kiválasztott *Trichoderma* törzsekkel szemben

mutatott alacsony biokontroll index értékek is: A *T. afroharzianum* törzssel szemben $23,89 \pm 3,17$, a *T. ghanense* törzssel szemben pedig $22,36 \pm 8,35$ értékeket kaptunk, a *B. velezensis* SZMC 24986 tehát nem gátolja egyik kiválasztott *Trichoderma* törzset sem. Az *A. globiformis* SZMC 25081 törzs mutatta a legerősebb növekedést nitrogénmentes táptalajon, ami feltételezhetően nitrogénkötésre utal, ezért ezt a törzset a talaj nitrogénnel történő dúsításának céljából választottuk ki. A *P. resinovorans* SZMC 25872 IAA-termelése potenciálisan a növények növekedésének elősegítését eredményezheti. A kiválasztott mikroorganizmusok tenyészeit az Anyagok és Módszerek 3.10. fejezetében leírtak szerint készítettük elő a terepi kísérletekhez.

4.4. Az összeállított mikroorganizmus-közösség hatása batátatermesztésben

Az első szántóföldi kísérletben, 2019-ben a különböző kezelések átlagos hozamában nem volt szignifikáns különbség ANOVA analízissel számolva, az LSD-analízis azonban szignifikáns különbséget ($p \leq 0,05$) mutatott a 2. kezelés (áztatott dugványok + második kezelés) és a kezeletlen kontroll között (**17. ábra**). A mikrobiális kezelések pozitív hatást fejtettek ki a növényenként mért gyökérgumó-tömegre, ami 431-543 g között alakult, míg ez az érték a kontroll esetében 352 g volt. A talaj mikroorganizmus-keverékkel történő ismételt kezelése 5 héttel az ültetést követően az áztatott dugványok esetében növelte a termést, ezzel a kísérletben a legnagyobb termésmennyiséget (542,5 g) kaptuk. Egy hektárra vonatkoztatva a terméshozamban 4,9-11,9 tonnna különbséget kapunk a kezelt és a kontroll csoportok között.

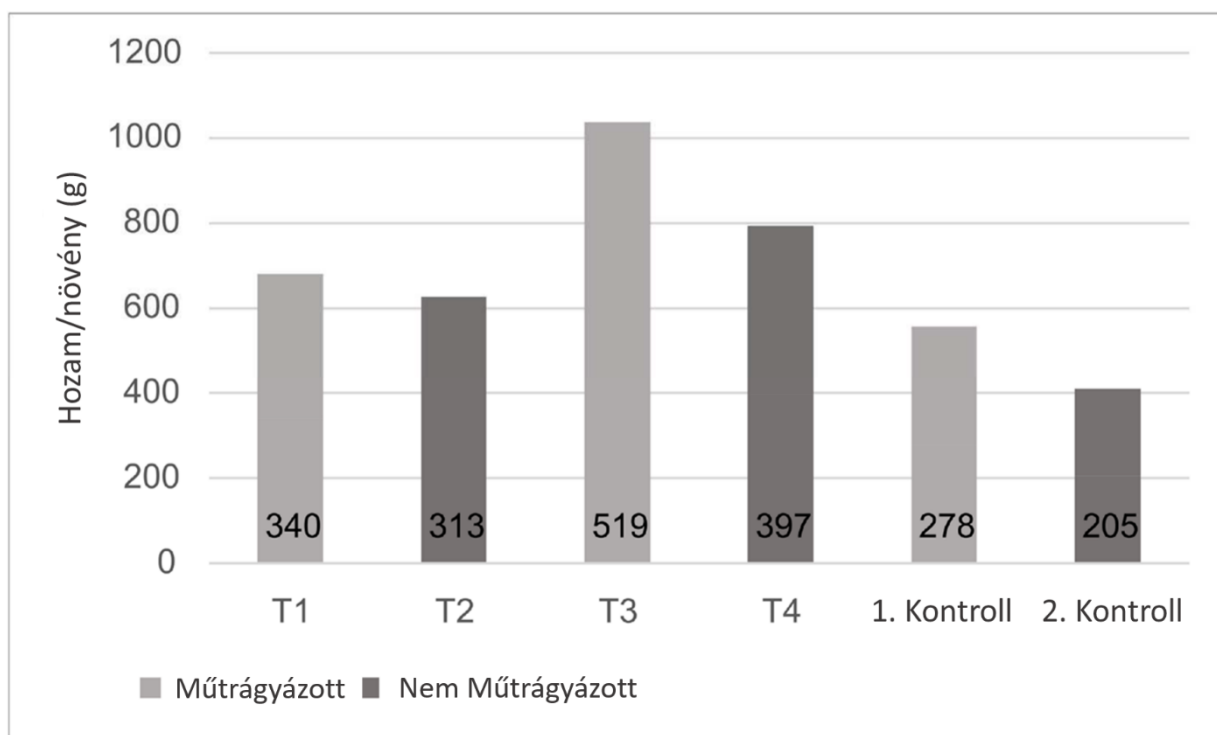


17. ábra A mikrobiális kezelés hatása a 2019-es szentesi édesburgonya tározógyökér-hozamára és az átlagos gumóméretre. Az oszlopokban szereplő adatok feletti azonos betűk nem jelentenek szignifikáns különbséget ($p \geq 0,05$) (átlagértékek $\pm$ SD) az LSD teszt * vagy a Tukey teszt alapján **. T1: másodlagos dugványok áztatása az összeállított mikroorganizmus-szuszpenzióban; T2: ugyanaz, mint a T1, a talaj kevert mikroorganizmus-szuszpenzióval történt további beoltásával az ültetéstől számított 34. napon; T3: a talaj beoltása a kevert mikroorganizmus-szuszpenzióval a sorok közelében, ültetés előtt; T4: ugyanaz, mint a T3, a talaj kevert mikroorganizmus-szuszpenzióval történt további beoltásával az ültetéstől számított 34. napon.

A legnagyobb átlagos gyökérgumó-méretet abban az esetben érték el, ahol a beáztatott dugványok az ültetést követő 34. napon ismétlődő kezelést is kaptak a készítményből. A 329 g gyökérgumótömeg szignifikánsan magasabb volt az összes többi kezelés, valamint a kontroll eredményeihez képest (251-286 g).

A második szántóföldi kísérletben, 2020-ban a legjobb eredményeket a kettős kezelések (T3 és T4, alap + második kezelés) érték el, ezt követték az alapkezelések (T1 és T2) (**18. ábra**). Az eredmények a trágyázott parcellákon jobbak voltak, mint a megfelelő, nem trágyázott parcellákon. Figyelemre méltó, hogy mindkét mikrobiális kezelés a nem műtrágyázott blokkban (T2 és T4, 313 g, illetve 397 g) nagyobb termésmennyiséget

eredményezett, mint a gazdaságban alkalmazott, hagyományos technológiát képviselő műtrágyázott kontroll (1. Kontroll) (278 g). Egy hektárra vonatkoztatva a kezelt (17,4-28,8 tonna ha⁻¹) és a kontroll (11,4-15,4 tonna ha⁻¹) növények közötti különbség 6,0 és 13,4 tonna között alakulna.



18. ábra A mikrobiális kezelés hatása az édesburgonya tárológyökér-hozamára növényenként az ásothalmi kísérletben 2020-ban. T1: édesburgonya-dugványok áztatása mikroorganizmus-szuszpenzióban a műtrágyázott egységbe ültetés előtt; T2: ugyanaz a dugvány-előkészítés, mint a T1-ben, a nem trágyázott egységbe ültetéssel; T3: ugyanaz, mint a T1, a talaj további beoltásával az ültetéstől számított 30. napon; T4: ugyanaz, mint a T2, a talaj további beoltásával az ültetéstől számított 30. napon; 1. kontroll: nincs mikrobiális kezelés, ültetés a műtrágyázott egységbe; 2. kontroll: nincs mikrobiális kezelés, ültetés a nem trágyázott egységbe.

A batáta megnövekedett terméshozamát négy PGP törzs (*Klebsiella* sp. UPMSP9, *Erwinia* sp. UPMSP10, *Azospirillum brasilense* SP7, *Bacillus sphaericus* UPMB10) esetében is kimutatták korábban. Ezekben a kísérletekben a dugványok szintén áztatva voltak a baktériumsuszpenziókban, amit utókezelés követett egy hónappal az ültetés után (Yasmin és mtsai., 2020). A legjobb eredmény *Klebsiella* esetében mutatkozott mérsékelt N-

ellátottság esetén, ami a szükséges műtrágyahasználat csökkenthetőségére utal. Az ültetés után nyolc nappal a talaj különböző *Azotobacter* törzsekkel (*Azotobacter* sp. IBCB10 és *A. vinelandii* IBCB15) történő beoltása hozzájárult a nitrogénalapú műtrágya felhasználásának csökkenthetőségéhez (Luna és mtsai., 2020). Az *Azospirillum brasilense* (TI-Sp-7, ATCC 35629) szuszpenziójának talajba juttatása 2, 4 és 6 héttel az ültetés után növelte a termés hozamot, különösen, ha mérsékelt nitrogénutánpótlás mellett alkalmazták (Mortley és mtsai., 1990). A magasabb termés hozamok alacsonyabb lomb hozamokkal jártak, ami arra utal, hogy az oltóanyag fokozhatja a gyökérzet növekedését a lombhozam növekedésének rovására. A 2019-es kísérletünkben a termés hozamot hektárra vonatkoztatva a T1-T4 kezeléseknél 29,5, 33,9, 28,1 és 26,9; a kontrollnál pedig 22,0 tonnás eredményeket kaptunk. A második szántóföldi kísérletben, 2020-ban az azonos kezelésekehez tartozó hozam 18,9, 17,4, 28,8 és 22,1 tonna volt, valamint 11,4 és 15,4 tonna a kontrollok esetében. Az azonos kezelésekkal (pl.: T1 vs. T2, T2 vs. T4, Kontroll vs. Kontroll 2 2019-ben, illetve 2020-ban) elért jelentős terméskülönbségeket elsősorban a talaj gyengébb tápanyagtartalma okozhatta. További lehetséges ok az eltérő termésév és öntözési stratégia is lehetett. A mikroorganizmus-keverékkel végzett kezelések azonban homokos talajon jobbnak bizonyultak mind a műtrágyamentes, mind a műtrágyával kezelt kontrollhoz képest. Bár a magyar és európai batátatermésről nem állnak rendelkezésre átfogó hivatalos adatok 2019-re és 2020-ra vonatkozóan, a FAOSTAT korábbi adataival (<https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>) és a magyar integrátoroktól (Fehér, 2016) származó adatokkal lehetséges az összehasonlítás. Görögországban, Olaszországban, Portugáliában és Spanyolországban (az egyedüli országok, amelyeket a FAOSTAT regisztrált Európában batátatermesztésre) 2017-ben 24 és 29 tonna között alakult az átlagtermés, míg ez Magyarországon 18-25 tonna hektáronként.

Ha összevetjük a két év adatait, megfigyelhető, hogy a legmagasabb növényenkénti termés hozamarányt homokos talajon lehetett elérni műtrágyázás nélkül. A termés a kezelt csoportok esetében 1,53-1,94-szerese volt a kontroll csoportnak. A műtrágyázott homokos talajon az arányok valamivel alacsonyabbak voltak (1,22-1,87-szer magasabbak a kontrollnál). A műtrágyázás nélküli kemény talajon a növekedési arányok szintén alacsonyabbak voltak, 1,34-1,54-szer nagyobbak, mint a kontroll. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a műtrágyázás vagy a talaj magasabb alaptápanyag-szintje csökkentheti a mikrobiális kezelés hatékonyságát.

5. Összefoglalás

Vizsgálataink végeredményeként egy mikrobiális közösséget állítottunk össze és teszteltünk batáta kezelésére, amely két gomba- (*T. ghanense* SZMC 25217, *T. afroharzianum* SZMC 25231) és három baktériumtörzsből (*B. velezensis* SZMC 24986, *A. globiformis* SZMC 25081, *P. resinovorans* SZMC 25872) áll. A törzsek a Magyarország-Szerbia határvidék mezőgazdasági talajaiból kerültek izolálásra, répa, batáta, paradicsom és paprika növénykultúrákból. Összesen 7 *Trichoderma* és 39 baktériumtörzs izolálására került sor, melyeket molekuláris biológiai markerek segítségével azonosítottunk.

Az izolált *Trichoderma* törzsek további 60, korábban *T. harzianum* fajként azonosított mezőgazdasági izolátummal közösen a nemzetség biodiverzitására vonatkozó vizsgálatba lettek bevonva. Különös hangsúlyt fektettünk a THSC fajaira, melyek között a mezőgazdaság számára hasznos mikroorganizmusok mellett gombaházi kártevők és klinikai izolátumok is előfordulnak (Kredics és mtsai., 2021). Eredményeink alapján a 60, ITS-szekvenciák alapján korábban *T. harzianum* fajként azonosított izolátumból és a 4 általunk izolált, THSC-hez tartozó törzsből csupán 30%-a tartozik valójában ehhez a fajhoz. A többi izolátum a *T. afroharzianum*, *T. simile*, *T. guizhouense* és *T. breve* fajok törzsei. Mindemellett iráni mintákból nagy számban kerültek elő ismeretlen, eddig még le nem írt *Trichoderma* fajt reprezentáló izolátumok, melyek a filogenetikai fán egy klaszterbe rendeződtek. Feltehetően új fajról van szó, melynek leírása további vizsgálat tárgyát képezi. A *tefla*- és *rpb2*-szekvenciák alapján generált filogenetikai fa nagymértékű hasonlóságot mutat egy korábbi munkában közölt eredményekkel (Gu és mtsai., 2020). Alátámasztottuk továbbá, hogy a THSC fajainak megfelelő azonosításához több genetikai markerszekvencia együttes elemzése szükséges (Mukherjee és mtsai., 2013). Adataink arra is rámutatnak, hogy az egyes területekről izolált törzsek faji megoszlása eltérő, ami fizikai izoláltságukra, vagy a növénykultúrából adódó mikrokörnyezeti különbségekkel magyarázható.

Az azonosítás után a törzseket úgy választottuk ki, hogy szintetikus közösség formájában számos elvárásnak (növényi kórokozók elleni biológiai védekezés, növények növekedésének elősegítése IAA-termelés révén, tápanyagfeltárás foszformobilizáción, nitrogénfixáláson és poliszacharid-lebontáson keresztül) megfeleljenek. A *Trichoderma ghanense* SZMC 25217 törzset extracelluláris enzimaktivitásai alapján poliszacharidok biológiai lebontására és a foszfor mobilizálására választottuk ki. Itt érdemes megemlíteni,

hogy a kitint lebontó enzimaktivitás számos mikroorganizmus biokontroll aktivitásával korrelálhat (Chernin és mtsai., 1995; Aktuganov és mtsai., 2003). Vizsgálatainkban ilyen korrelációt nem tapasztaltunk, mivel a *Trichoderma* törzsek biokontroll indexei és kitinbontó enzimaktivitásai között csupán 0,28-os R^2 értéket kaptunk. A *Trichoderma afroharzianum* SZMC 25231 törzs pedig növénykórokozó fonalaszombák elleni biológiai védekezésre lett szelektálva. A THSC-be tartozó *T. afroharzianum* SZMC 25231 törzs ígéretes *in vitro* antagonizmust mutatott a növényi kórokozóként ismert gombafajok törzseivel szemben. A *Bacillus velezensis* SZMC 24986 törzs gátolta a legjobban a 9 vizsgált, növénykórokozóként ismert gombafaj legtöbb törzsét, valamint sziderofórok termelésére is képes, ezért biokontroll céllal ez a mikroorganizmus is kiválasztásra került. A *Bacillus velezensis* SZMC 24986 hatékony biokontroll tulajdonságai mellett foszformobilizáló képességet is mutatott. A nitrogénmentes táptalajon a leggyorsabb növekedést mutató *Arthrobacter globiformis* SZMC 25081 törzset pedig potenciális nitrogénkötő képességgel rendelkező komponensként választottuk ki. A *Pseudomonas resinovorans* SZMC 25872 törzset azért választottuk, mert képes IAA-t termelni és foszfort mobilizálni, amit a teljes genom szekvencia elemzése során kimutatott *aldA*, *tso* és *pqqB*, *pqqC*, *pqqE* gének jelenléte támaszt alá. Növény-növekedés serkentő tulajdonságát az IAA termelésre való képessége mellett, növény-növekedés serkentési adatok is alátámasztják (Zhumakayev és mtsai., 2021), sziderofór-termelő képessége révén pedig hatékony kompetíciós partnere is lehet más mikroorganizmusoknak a talajban.

Teszteltük a kiválasztott törzsek pH- és hőmérsékletfüggését, valamint sóstresszel és fungicidekkel szembeni toleranciáját. Az említett hatások nagymértékben befolyásolhatják a kijuttatott mikroorganizmusok mezőgazdasági környezetben való túlélését. A *T. ghanense* SZMC 25217 törzs 35-40 °C-on is növekedést mutatott, ami hozzájárulhat a mikroorganizmus nyári, meleg időszakban történő használatához is. A *T. afroharzianum* SZMC 25231 törzs magasabb pH-értéken is volt képes növekedni, ami hozzájárulhat a túléléséhez lúgos kémhatású talajok esetében is. Az IPM egy széles körben használt stratégia a modern mezőgazdaságban (Jaiswal és mtsai., 2022). A kiválasztott *T. ghanense* SZMC 25217, *T. afroharzianum* SZMC 25231 és *P. resinovorans* SZMC 25872 törzsek különböző típusú mezőgazdasági peszticidekkel szembeni toleranciáját vizsgáló tesztek eredményei arra utalnak, hogy az IPM keretein belül kémiai növényvédő szerekkel kombinálhatók. A kiválasztott törzseket batáta kezelésére használtuk szántóföldi kísérletekben, két egymást követő évben. Eredményeink azt mutatják, hogy a kezelt

növények átlagos gyökérgumó-mérete és az egy növényre jutó termés mennyiség a műtrágyával nem kezelt és műtrágyázott kontrollokhoz képest egyaránt magasabb a kezelt csoportok esetében. Abban az esetben, ahol a batáta dugványait a készítményben áztattuk és később utókezelést is kapott, az átlagos gumóméret és a növényenkénti termés is szignifikánsan magasabb volt, mint a kezeletlen kontroll esetében. Kiderült továbbá, hogy a batátatermesztés kemény és laza talajon is hatékonyan kivitelezhető. Eltekintve attól, hogy különböző évek adatairól van szó, kemény talajon, műtrágyázás nélkül is magasabb terméshozamot értünk el, mint a csepegtető rendszerrel trágyázott laza talajon. Ennek egyik lehetséges oka a talaj magas természetes tápanyagtartalma, amely így jobban támogatja a növények fejlődését, mint a homoktalaj. Másik magyarázata lehet a mikroorganizmusok magasabb aktivitása a kemény talaj körülményei között.

Tudomásunk szerint ez az első beszámoló egy gombákat és baktériumokat egyaránt tartalmazó készítmény batátatermesztésben történt sikeres alkalmazásáról. A termésnövekedési adatok arra utalnak, hogy a szintetikus mikroorganizmus-közösségek alkalmazása ígéretes stratégia a batáta hatékony biológiai termesztésére.

A dolgozat legfontosabb eredményei a következők:

- A Magyarország-Szerbia határvidék mezőgazdasági talajaiból 7 *Trichoderma* és 39 baktériumtörzs izolálására és molekuláris markerekkel történő azonosítására került sor.
- 64 mezőgazdasági mintából izolált, *Trichoderma harzianum* fajkomplexumba tartozó törzs multilokusz-szekvenciátípezálással történő vizsgálatával kimutattuk, hogy a korábban ITS-szekvenciák analízisével *T. harzianum* fajnak meghatározott törzsek csupán 30%-a tartozik valóban ehhez a fajhoz, a többi törzs a *T. afroharzianum*, *T. simile*, *T. breve* és *T. guizhouense* fajok képviselője.
- Iráni mintákból kimutattunk egy új, eddig még le nem írt *Trichoderma* fajt.
- Kimutattuk, hogy az általunk szelektált *T. afroharzianum* SZMC 25231 törzs *tef1*-genotípusa különbözik a közelmúltban kukoricakártevőként leírt *T. afroharzianum* törzsekétől.
- Adatokat gyűjtöttünk az izolált mikroorganizmusok abiotikus stresszfaktorokkal szemben mutatott ellenálló képességéről.

- Felmértük az izolált *Trichoderma* törzsek cellulózbontó és foszformobilizáló enzimaktivitásait, növénypatogén fonalas gombákkal szemben mutatott biokontroll képességeit és sziderofór-termelését.
- Kimutattuk a feltételezett nitrogénfixáló baktériumok nitrogénmentes táptalajon mutatott növekedését, a *Bacillus* törzsek növénypatogén fonalas gombákkal szemben mutatott biokontroll tulajdonságait, valamint *Ensifer* és *Pseudomonas* törzsek indol-3-ecetsav termelését.
- A *P. resinovorans* SZMC 25872 törzs teljes genomszekvenciájának elemzésével kimutattuk az *aldA* és *tso* géneket, melyeknek az IAA termelésében, illetve a *pqqB*, *pqqC* és *pqqE* géneket, melyeknek a foszfor mobilizációjában lehet szerepe.
- Vizsgálataink eredményei alapján kiválasztottuk a *T. afroharzianum* SZMC 25231, *T. ghanense* SZMC 25217, *B. velezensis* SZMC 24986, *A. globiformis* SZMC 25081 és *P. resinovorans* SZMC 25872 törzseket egy talajoltó készítmény összeállításának céljára.
- Elsőként teszteltünk többkomponensű mikrobiológiai készítményt batátatermesztésben, ami két egymást követő évben egyaránt pozitív hatást eredményezett.
- Kimutattuk, hogy a készítmény laza és kötött talajon egyaránt hatékony.

6. Summary

As a result of our research, we assembled and tested a microbial community for the treatment of sweet potatoes, consisting of two fungal (*T. ghanense* SZMC 25217, *T. afroharzianum* SZMC 25231) and three bacterial strains (*B. velezensis* SZMC 24986, *A. globiformis* SZMC 25081, *P. resinovorans* SZMC 25872). The strains were isolated from the agricultural soils of the Hungary-Serbia border region from carrot, sweet potato, tomato and pepper crops. A total of 7 *Trichoderma* and 39 bacterial strains were isolated and identified using molecular biological markers.

Along with 60 other agricultural isolates previously identified as *T. harzianum*, the isolated *Trichoderma* strains were included in a study on the biodiversity of the genus, with special focus on the *Trichoderma harzianum* species complex (THSC). Members of this group include species that can be applied for agricultural purposes, but there are also mushroom pests and clinical isolates within it (Kredics et al., 2021). Our results revealed that only 30% of the 60 strains previously identified as *T. harzianum* based on ITS sequences actually belong to this species. The other isolates are strains of the species *T. afroharzianum*, *T. simile*, *T. guizhouense* and *T. breve*. In addition, a high number of isolates belonging to a yet undescribed *Trichoderma* species were found in Iranian samples. The description of this new species will be the subject of further investigations. The phylogenetic tree generated based on *teflα* and *rpb2* sequences shows a high degree of similarity with the one published by Gu et al. (2020). We also confirmed that multilocus sequence typing (MLST), i.e. the analysis of multiple genetic marker sequences is necessary for the proper identification of THSC species (Mukherjee et al., 2013). Our data also show that the composition of the species isolated from each area is different. This may be caused by their physical isolation or microenvironmental differences resulting from the plant culture.

After identification, strains were selected to meet a set of expectations - biological protection against plant pathogens, promotion of plant growth through indole acetic acid (IAA) production, nutrient exploration through phosphorus mobilization, nitrogen fixation and polysaccharide degradation) in the form of a synthetic community. The strain *Trichoderma ghanense* SZMC 25217 was selected based on its extracellular enzyme activities for the biological degradation of polysaccharides and the mobilization of phosphorus. The chitin-degrading enzyme activity can be correlated with the biocontrol

activity of many microorganisms (Chernin et al., 1995; Aktuganov et al., 2003). We did not experience such a correlation, as we obtained an R^2 value of only 0.28 between the biocontrol indices and chitin-degrading activities of the *Trichoderma* strains. *Trichoderma afroharzianum* SZMC 25231 was selected for biological control against plant pathogenic filamentous fungi. This THSC member showed promising *in vitro* antagonism against strains of fungal species known as plant pathogens. *Bacillus velezensis* SZMC 24986 was the best to inhibit most strains of the 9 investigated fungal species known as plant pathogens and is also capable of producing siderophores, therefore, this microorganism was also selected for biocontrol purposes. In addition to its effective biocontrol properties, the *Bacillus velezensis* SZMC 24986 also showed phosphorus mobilization capability. *Arthrobacter globiformis* SZMC 25081 shows the fastest growth on nitrogen-free medium, which was selected as a component with potential nitrogen-fixing capacity. *Pseudomonas resinovorans* SZMC 25872 was chosen because it can produce indole-3-acetic acid (IAA), which is supported by the *aldA*, *tso* and *pqqB*, *pqqC*, *pqqE* genes detected during the analysis of its whole genome sequence. In addition to its ability to produce IAA, its plant growth stimulating properties are also supported by plant growth stimulating data (Zhumakayev et al., 2021), furthermore, it can be an effective competitor of other microorganisms in the soil due to its siderophore production.

We tested the pH- and temperature dependence, and the tolerance of the selected strains to salt stress and fungicides. The mentioned factors can greatly affect the survival of the applied microorganisms in the agricultural environment. *T. ghanense* SZMC 25217 showed growth at 35-40 °C, which may contribute to the use of the microorganism even in soils with higher temperature. *T. afroharzianum* SZMC 25231 was able to grow at higher, 7 and 8 pH value, which may contribute to its survival even in alkaline soils. Integrated pest management (IPM) is a widely used strategy in modern agriculture (Jaiswal et al., 2022). The results of tests examining the tolerance of the selected *T. ghanense* SZMC 25217, *T. afroharzianum* SZMC 25231 and *P. resinovorans* SZMC 25872 strains to different types of agricultural pesticides indicate that they can be combined with chemical plant protection agents within the framework of IPM.

The selected strains were used for sweet potato treatment in field experiments, in two consecutive years. Our results showed that the average storage root size and the amount of storage root per plant of the treated plants are both higher in the treated groups compared to the untreated control. In the case where the sweet potato cuttings were soaked at

planting and later received post-treatment as well, the average tuber size and the yield per plant were significantly higher than in the case of the untreated control. It also turned out that sweet potato can be cultivated effectively on both hard and loose soil. Beside the fact that we are talking about data from different years, we achieved a higher yield on hard soil, even without artificial fertilization, than on loose soil fertilized with the drip system. One of the possible reasons for this is the high natural nutrient content of the hard soil, which thus supports the development of plants better than sandy soil. Another explanation could be the higher activity of microorganisms under hard soil conditions.

To the best of our knowledge, this is the first report on the successful use of a consortium containing both fungi and bacteria in sweet potato cultivation. Yield-growth data suggest that the use of synthetic microbial consortia is a promising strategy for efficient biological cultivation of sweet potato.

The main results of the thesis are as follows:

- 7 *Trichoderma* and 39 bacterial strains were isolated from the agricultural soils of the Hungary-Serbia border region and identified based on molecular marker sequences.
- With the multilocus sequence typing of 64 *Trichoderma* strains from the *Trichoderma harzianum* species complex we have shown that only 30% of the strains previously identified as *T. harzianum* based on the analysis of ITS sequences actually belongs to this species, the other strains belong to the *T. afroharzianum*, *T. simile*, *T. breve* and *T. guizhouense* species.
- We detected a new, yet undescribed *Trichoderma* species from Iranian samples.
- We showed that the *T. afroharzianum* SZMC 25231 strain we selected has a *tef1 α* genotype different from the genotype of *T. afroharzianum* strains recently described as maize pathogens.
- We collected data about the resistance of the isolated microorganisms to abiotic stress factors.
- We surveyed the enzyme activities, the biocontrol abilities against plant pathogenic filamentous fungi and the siderophore production of the isolated *Trichoderma* strains.
- We determined the growth of potential nitrogen-fixing bacteria on nitrogen-free medium, the biocontrol properties of *Bacillus* strains against plant pathogenic

filamentous fungi, and the indole-3-acetic acid production of *Ensifer* and *Pseudomonas* strains.

- With whole genome sequence analysis of the *P. resinovorans* SZMC 25872 strain we detected the *aldA* and *tso* genes which may play a role in the production of IAA, and the *pqqB*, *pqqC* and *pqqE* genes, which may play a role in the mobilization of phosphorus.
- We proved that the *P. resinovorans* SZMC 25872, *T. afroharzianum* SZMC 25231 and *T. ghanense* SZMC 25217 strains have the potential to be used in integrated pest management.
- Based on the results of our studies we selected the *T. afroharzianum* SZMC 25231, *T. ghanense* SZMC 25217, *B. velezensis* SZMC 24986, *A. globiformis* SZMC 25081 and *P. resinovorans* SZMC 25872 strains for the assembly of a soil inoculant.
- We firstly tested a multi-component microbiological preparation in sweet potato cultivation, which resulted in a positive effect in two consecutive years.
- We have shown that the product is effective on both loose and compact soil types.

7. Irodalomjegyzék

Aasfar, A., Bargaz, A., Yaakoubi, K., Hilali, A., Bennis, I., Zeroual, Y., & Meftah Kadmiri, I. (2021). Nitrogen fixing *Azotobacter* species as potential soil biological enhancers for crop nutrition and yield stability. *Frontiers in Microbiology*, 12, 628379. doi: 10.3389/fmicb.2021.628379

Adhikari, P., Jain, R., Sharma, A., & Pandey, A. (2021). Plant growth promotion at low temperature by phosphate-solubilizing *Pseudomonas* spp. isolated from high-altitude Himalayan soil. *Microbial Ecology*, 82(3), 677-687. doi: 10.1007/s00248-021-01702-1

Ahmad, P., Abdel Latef, A. A., Abd_Allah, E. F., Hashem, A., Sarwat, M., Anjum, N. A., & Gucel, S. (2016). Calcium and potassium supplementation enhanced growth, osmolyte secondary metabolite production, and enzymatic antioxidant machinery in cadmium-exposed chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Frontiers in Plant Science*, 7, 513. doi: 10.3389/fpls.2016.00513

Aktuganov, G. E., Melent'ev, A. I., Kuz'mina, L. Y., Galimzyanova, N. F., & Shirokov, A. V. (2003). The chitinolytic activity of *Bacillus Cohn* bacteria antagonistic to phytopathogenic fungi. *Microbiology*, 72, 313-317. doi: 10.1023/A:1024200132596

Al-Waily, D. S., & Hassan, S. M. (2019). Effect of two bioformulation *Trichoderma harzianum* and *Pseudomonas fluorescens* with manure in controlling *Fusarium* wilt disease in pumpkin. *Journal of University of Babylon for Pure and Applied Sciences*, 27(1), 446-456. doi: 10.29196/jubpas.v27i1.2207

Alfiky, A., & Weisskopf, L. (2021). Deciphering *Trichoderma*–plant–pathogen interactions for better development of biocontrol applications. *Journal of Fungi*, 7(1), 61. doi: 10.3390/jof7010061

Allaga, H., Bóka, B., Poór, P., Nagy, V. D., Szűcs, A., Stankovics, I., ... & Körmöczi, P. (2020). A composite bioinoculant based on the combined application of beneficial bacteria and fungi. *Agronomy*, 10(2), 220. doi: 10.3390/agronomy10020220

Allaga, H., Zhumakayev, A., Büchner, R., Kocsubé, S., Szűcs, A., Vágvölgyi, C., ... & Hatvani, L. (2021). Members of the *Trichoderma harzianum* species complex with mushroom pathogenic potential. *Agronomy*, 11(12), 2434. doi: 10.3390/agronomy11122434

- Allen, F., Andreotti, R., Eveleigh, D. E., & Nystrom, J. (2009). Mary Elizabeth Hickox Mandels, 90, bioenergy leader. *Biotechnology for Biofuels*, 2(1), 1-6. doi: 10.1186/1754-6834-2-22
- Amellal, N., Burtin, G., Bartoli, F., & Heulin, T. (1998). Colonization of wheat roots by an exopolysaccharide-producing *Pantoea agglomerans* strain and its effect on rhizosphere soil aggregation. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(10), 3740-3747. doi: 10.1128/AEM.64.10.3740-3747.1998
- An, L. V. (2004). *Sweet potato leaves for growing pigs* (Vol. 470, No. 470).
- Anees, M., Tronsmo, A., Edel-Hermann, V., & Hjeljord, L. G. Héraud, C. & Steinberg, C.(2010). Characterization of field isolates of *Trichoderma* antagonistic against *Rhizoctonia solani*. *Fungal Biology*, 114, 691-701. doi: 10.1016/j.funbio.2010.05.007
- Anshu, A., Agarwal, P., Mishra, K., Yadav, U., Verma, I., Chauhan, S., ... & Singh, P. C. (2022). Synergistic action of *Trichoderma koningiopsis* and *T. asperellum* mitigates salt stress in paddy. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 28(5), 987-1004. doi: 10.1007/s12298-022-01192-6
- Aranda, C., Méndez, I., Barra, P. J., Hernández-Montiel, L., Fallard, A., Tortella, G., ... & Durán, P. (2023). Melanin induction restores the pathogenicity of *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* in wheat plants. *Journal of Fungi*, 9(3), 350. doi: 10.3390/jof9030350
- Arisan-Atac, I., Heidenreich, E., & Kubicek, C. P. (1995). Randomly amplified polymorphic DNA fingerprinting identifies subgroups of *Trichoderma viride* and other *Trichoderma* sp. capable of chestnut blight biocontrol. *FEMS Microbiology Letters*, 126(3), 249-255. doi: 10.1111/j.1574-6968.1995.tb07426.x
- Asad-Uz-Zaman, M., Bhuiyan, M. R., Khan, M. A. I., Bhuiyan, M. K. A., & Latif, M. A. (2015). Integrated options for the management of black root rot of strawberry caused by *Rhizoctonia solani* Kuhn. *Comptes Rendus Biologies*, 338(2), 112-120. doi: 10.1016/j.crv.2014.11.006
- Atkinson, F. S., Foster-Powell, K., & Brand-Miller, J. C. (2008). International tables of glycemic index and glycemic load values: 2008. *Diabetes Care*, 31(12), 2281-2283. doi: 10.2337/dc08-1239

- Babalola, O. O. (2010). Beneficial bacteria of agricultural importance. *Biotechnology Letters*, 32, 1559-1570. doi: 10.1007/s10529-010-0347-0
- Babu, B., Kefialew, Y. W., Li, P. F., Yang, X. P., George, S., Newberry, E., ... & Paret, M. L. (2015). Genetic characterization of *Didymella bryoniae* isolates infecting watermelon and other cucurbits in Florida and Georgia. *Plant Disease*, 99(11), 1488-1499. doi: 10.1094/PDIS-04-14-0341-RE
- Backer, R., Rokem, S., Ilangumaran, G., Lamont, J., Praslickova, D., Subramanian, S., & Smith, D. L. (2018). Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1– 17. doi: 10.3389/fpls.2018.01473
- Bahado-Singh, P. S., Riley, C. K., Wheatley, A. O., & Lowe, H. I. (2011). Relationship between processing method and the glycemic indices of ten sweet potato (*Ipomoea batatas*) cultivars commonly consumed in Jamaica. *Journal of Nutrition and Metabolism*, 2011. doi: 10.1155/2011/584832
- Baker, G. C., Smith, J. J., & Cowan, D. A. (2003). Review and re-analysis of domain-specific 16S primers. *Journal of Microbiological Methods*, 55(3), 541-555. doi: 10.1016/j.mimet.2003.08.009
- Báldi, A., Csányi, B., Csorba, G., Erős, T., Hornung, E., Merkl, O., ... & Zsuga, K. (2017). Behurcolt és invazív állatok Magyarországon. *Magyar Tudomány*, 178(4), 399-437.
- Barrera, V. A., Iannone, L., Romero, A. I., & Chaverri, P. (2021). Expanding the *Trichoderma harzianum* species complex: Three new species from Argentine natural and cultivated ecosystems. *Mycologia*, 113(6), 1136-1155. doi: 10.1080/00275514.2021.1947641
- Barrie, F. R., Buck, W. R., Demoulin, V., Greuter, W. E., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., ... & Turland, N. J. (2012). *International Code of Nomenclature for Algae, Fungi and Plants (Melbourne Code)* (Vol. 154, p. 240). J. McNeill (Ed.). Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Beckham, G. T., Dai, Z., Matthews, J. F., Momany, M., Payne, C. M., Adney, W. S., ... & Himmel, M. E. (2012). Harnessing glycosylation to improve cellulase activity. *Current Opinion in Biotechnology*, 23(3), 338-345. doi: 10.1016/j.copbio.2011.11.030

- Behn, O. (2008). Influence of *Pseudomonas fluorescens* and arbuscular mycorrhiza on the growth, yield, quality and resistance of wheat infected with *Gaeumannomyces graminis*/Einfluss von *Pseudomonas fluorescens* und Mykorrhiza auf Wachstum, Ertrag, Qualität und Resistenz von Weizen bei Befall mit *Gaeumannomyces graminis*. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 4-8.
- Bel Cortés, Y., Ferré Manzanero, J., & Hernández Martínez, P. (2020). *Bacillus thuringiensis* Toxins: Functional characterization and mechanism of action. *Toxins*, 2020, vol. 12, num. 12, p. 785. doi: 10.3390/toxins12120785
- Bhanja, E., Das, R., Begum, Y., & Mondal, S. K. (2021). Study of pyrroloquinoline quinine from phosphate-solubilizing microbes responsible for plant growth: *in silico* approach. *Frontiers in Agronomy*, 30. doi: 10.3389/fagro.2021.667339
- Bharti, N., Pandey, S. S., Barnawal, D., Patel, V. K., & Kalra, A. (2016). Plant growth promoting rhizobacteria *Dietzia natronolimnaea* modulates the expression of stress responsive genes providing protection of wheat from salinity stress. *Scientific Reports*, 6(1), 1-16. doi: 10.1038/srep34768
- Bhattacharjee, R. B., Singh, A., & Mukhopadhyay, S. N. (2008). Use of nitrogen-fixing bacteria as biofertiliser for non-legumes: prospects and challenges. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 80, 199-209. doi: 10.1007/s00253-008-1567-2
- Bhattacharjee, R., & Dey, U. (2014). Biofertilizer, a way towards organic agriculture: A review. *African Journal of Microbiology Research*, 8(24), 2332-2343. doi: 10.5897/AJMR2013.6374
- Bhattacharyya, P. N., & Jha, D. K. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28, 1327-1350. doi: 10.1007/s11274-011-0979-9
- Bisby, G. R. (1939). *Trichoderma viride* Pers. ex Fries, and notes on *Hypocrea*. *Transactions of the British Mycological Society*, 23(2), 149-168. doi: 10.1016/S0007-1536(39)80020-1
- Bisen, K., Ray, S., & Singh, S. P. (2019). Consortium of compatible *Trichoderma* isolates mediated elicitation of immune response in *Solanum melongena* after challenge with *Sclerotium rolfsii*. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 52(7-8), 733-756. doi: 10.1080/03235408.2019.1587819

- Bissett, J. (1991a). A revision of the genus *Trichoderma*. II. Infrageneric classification. *Canadian Journal of Botany*, 69(11), 2357-2372. doi: 10.1139/b91-297
- Bissett, J. (1991b). A revision of the genus *Trichoderma*. III. Section *Pachybasium*. *Canadian Journal of Botany*, 69(11), 2373-2417. doi: 10.1139/b91-298
- Bissett, J. (1991c). A revision of the genus *Trichoderma*. IV. Additional notes on section *Longibrachiatum*. *Canadian Journal of Botany*, 69(11), 2418-2420. doi: 10.1139/b91-299
- Biswas, J. C., Ladha, J. K., Dazzo, F. B., Yanni, Y. G., & Rolfe, B. G. (2000a). Rhizobial inoculation influences seedling vigor and yield of rice. *Agronomy Journal*, 92(5), 880-886. doi: 10.2134/agronj2000.925880x
- Biswas, J. C., Ladha, J. K., & Dazzo, F. B. (2000b). Rhizobia inoculation improves nutrient uptake and growth of lowland rice. *Soil Science Society of America Journal*, 64(5), 1644-1650. doi: 10.2136/sssaj2000.6451644x
- Bolger, A. M., Lohse, M., & Usadel, B. (2014). Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, 30(15). doi:10.1093/bioinformatics/btu170
- Bovell-Benjamin, A. C. (2007). Sweet potato: a review of its past, present, and future role in human nutrition. *Advances in Food and Nutrition Research*, 52, 1-59. doi: 10.1016/S1043-4526(06)52001-7
- Bowman, S. M., & Free, S. J. (2006). The structure and synthesis of the fungal cell wall. *Bioessays*, 28(8), 799-808. doi: 10.1002/bies.20441
- Bric, J. M., Bostock, R. M., & Silverstone, S. E. (1991). Rapid *in situ* assay for indoleacetic acid production by bacteria immobilized on a nitrocellulose membrane. *Applied and Environmental Microbiology*, 57(2), 535-538. doi: 10.1128/aem.57.2.535-538.1991
- Britton, H. T. S., & Robinson, R. A. (1931). CXCVIII.—Universal buffer solutions and the dissociation constant of veronal. *Journal of the Chemical Society (Resumed)*, 1456-1462. doi: 10.1039/JR9310001456
- Brotman, Y., Lisec, J., Meret, M., Chet, I., Willmitzer, L., & Viterbo, A. (2012). Transcript and metabolite analysis of the *Trichoderma*-induced systemic resistance response to *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis thaliana*. *Microbiology*, 158(1), 139-146. doi: 10.1099/mic.0.052621-0

- Bruins, M. R., Kapil, S., & Oehme, F. W. (2000). Microbial resistance to metals in the environment. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 45(3), 198-207. doi: 10.1006/eesa.1999.1860
- Bruni, I., Gentili, R., De Mattia, F., Cortis, P., Rossi, G., & Labra, M. (2013). A multi-level analysis to evaluate the extinction risk of and conservation strategy for the aquatic fern *Marsilea quadrifolia* L. in Europe. *Aquatic Botany*, 111, 35-42. doi: 10.1016/j.aquabot.2013.08.005
- Buettner, C., von Bergen, M., Jehmlich, N., & Noll, M. (2019). *Pseudomonas* spp. are key players in agricultural biogas substrate degradation. *Scientific Reports*, 9(1), 12871. doi: 10.1038/s41598-019-49313-8
- Cacciari, I., Lippi, D., & Bordeleau, L. M. (1979). Effect of oxygen on batch and continuous cultures of a nitrogen-fixing *Arthrobacter* sp. *Canadian Journal of Microbiology*, 25(6), 746-751. doi: 10.1139/m79-108
- Cai, F., & Druzhinina, I. S. (2021). In honor of John Bissett: authoritative guidelines on molecular identification of *Trichoderma*. *Fungal Diversity*, 107, 1-69. doi: 10.1007/s13225-020-00464-4
- Calvo, P., Watts, D. B., Ames, R. N., Kloepper, J. W., & Torbert, H. A. (2013). Microbial-based inoculants impact nitrous oxide emissions from an incubated soil medium containing urea fertilizers. *Journal of Environmental Quality*, 42(3), 704-712. doi: 10.2134/jeq2012.0300
- Cappellari, L. del R., Santoro, M. V., Nievas, F., Giordano, W., & Banchio, E. (2013). Increase of secondary metabolite content in marigold by inoculation with plant growth-promoting rhizobacteria. *Applied Soil Ecology*, 70, 16-22. doi: 10.1016/j.apsoil.2013.04.001
- Cassán, F., Coniglio, A., López, G., Molina, R., Nievas, S., de Carlan, C. L. N., ... & Mora, V. (2020). Everything you must know about *Azospirillum* and its impact on agriculture and beyond. *Biology and Fertility of Soils*, 56, 461-479. doi: 10.1007/s00374-020-01463-y
- Catroux, G., Hartmann, A., & Revellin, C. (2001). Trends in rhizobial inoculant production and use. *Plant and Soil*, 230(1), 21-30. doi: 10.1023/A:1004777115628

- Ceulemans, T., Stevens, C. J., Duchateau, L., Jacquemyn, H., Gowing, D. J., Merckx, R., ... & Honnay, O. (2014). Soil phosphorus constrains biodiversity across European grasslands. *Global Change Biology*, 20(12), 3814-3822. doi: 10.1111/gcb.12650
- Chaverri, P., Castlebury, L. A., Samuels, G. J., & Geiser, D. M. (2003a). Multilocus phylogenetic structure within the *Trichoderma harzianum*/*Hypocrea lixii* complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27(2), 302-313. doi: 10.1016/S1055-7903(02)00400-1
- Chaverri, P., & Samuels, G. J. (2003b). *Hypocrea/Trichoderma* (ascomycota, hypocreales, *hypocreaceae*): species with green ascospores. *Studies in Mycology* 48, 1-35.
- Chaverri, P., Branco-Rocha, F., Jaklitsch, W., Gazis, R., Degenkolb, T., & Samuels, G. J. (2015). Systematics of the *Trichoderma harzianum* species complex and the re-identification of commercial biocontrol strains. *Mycologia*, 107(3), 558-590. doi: 10.3852/14-147
- Chen B., Luo S., Wu Y., Ye J., Wang Q., Xu X., Pan F., Khan K.Y., Feng Y., & Yang X. (2017). The effects of the endophytic bacterium *Pseudomonas fluorescens* Sasm05 and IAA on the plant growth and cadmium uptake of *Sedum alfredii* Hance. *Frontiers in Microbiology*. 8:2538. doi: 10.3389/fmicb.2017.02538
- Chen, D., Hou, Q., Jia, L., & Sun, K. (2021). Combined use of two *Trichoderma* strains to promote growth of pakchoi (*Brassica chinensis* L.). *Agronomy*, 11(4), 726. doi: 10.3390/agronomy11040726
- Chen, K., & Zhuang, W. Y. (2017a). Three new soil-inhabiting species of *Trichoderma* in the Stromaticum clade with test of their antagonism to pathogens. *Current Microbiology*, 74, 1049-1060. doi: 10.1007/s00284-017-1282-2
- Chen, K., & Zhuang, W. Y. (2017b). Discovery from a large-scaled survey of *Trichoderma* in soil of China. *Scientific Reports*, 7(1), 9090. doi: 10.1038/s41598-017-07807-3
- Chen, L., Bóka, B., Kedves, O., Nagy, V. D., Szűcs, A., Champramary, S., ... & Kredics, L. (2019). Towards the biological control of devastating forest pathogens from the genus *Armillaria*. *Forests*, 10(11), 1013. doi: 10.3390/f10111013

- Chernin, L., Ismailov, Z., Haran, S., & Chet, I. (1995). Chitinolytic *Enterobacter agglomerans* antagonistic to fungal plant pathogens. *Applied and Environmental Microbiology*, 61(5), 1720-1726. doi: 10.1128/aem.61.5.1720-1726.1995
- Clark, C. A., Ferrin, D. M., Smith, T. P., & Holmes, G. J. (Eds.). (2013). *Compendium of sweetpotato diseases, pests, and disorders* (p. 160). St. Paul, MN: APS press.
- Clayton, G. W., Rice, W. A., Lupwayi, N. Z., Johnston, A. M., Lafond, G. P., Grant, C. A., & Walley, F. (2004). Inoculant formulation and fertilizer nitrogen effects on field pea: Nodulation, N₂ fixation and nitrogen partitioning. *Canadian Journal of Plant Science*, 84(1), 79-88. doi: 10.4141/P02-089
- Contreras-Cornejo, H. A., Macías-Rodríguez, L., Cortés-Penagos, C., & López-Bucio, J. (2009). *Trichoderma virens*, a plant beneficial fungus, enhances biomass production and promotes lateral root growth through an auxin-dependent mechanism in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 149(3), 1579-1592. doi: 10.1104/pp.108.130369
- Csiszár Á. (2012). *Inváziós növényfajok Magyarországon. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó.*
- Dadnia, M. R., & Moaveni, P. (2011). Response of corn (*Zea mays* L.) production in response to PGPRs under different rates of phosphorus. *Research on Crops*, 12(2), 352-355.
- Damalas, C. A., & Eleftherohorinos, I. G. (2011). Pesticide exposure, safety issues, and risk assessment indicators. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 8(5), 1402-1419. doi: 10.3390/ijerph8051402
- Dania, V. O. (2022). Pathogenicity of *Colletotrichum coccodes* causing anthracnose disease and its effect on growth and yield of sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam]. *Ghana Journal of Agricultural Science*, 57(1), 1-14. doi: 10.4314/gjas.v57i1.1
- Daryanto, S., Wang, L., & Jacinthe, P. A. (2016). Drought effects on root and tuber production: A meta-analysis. *Agricultural Water Management*, 176, 122-131. doi: 10.1016/j.agwat.2016.05.019
- Datnoff, L. E., Nemec, S., & Pernezny, K. (1995). Biological control of *Fusarium* crown and root rot of tomato in Florida using *Trichoderma harzianum* and *Glomus intraradices*. *Biological Control*, 5(3), 427-431. doi: 10.1006/bcon.1995.1051

- Dawwam, G. E., Elbeltagy, A., Emara, H. M., Abbas, I. H., & Hassan, M. M. (2013). Beneficial effect of plant growth promoting bacteria isolated from the roots of potato plant. *Annals of Agricultural Sciences*, 58(2), 195-201. doi: 10.1016/j.aosas.2013.07.007
- Degenkolb, T., Dieckmann, R., Nielsen, K. F., Gräfenhan, T., Theis, C., Zafari, D., ... & Samuels, G. J. (2008). The *Trichoderma brevicompactum* clade: a separate lineage with new species, new peptaibiotics, and mycotoxins. *Mycological Progress*, 7, 177-219. doi: 10.1007/s11557-008-0563-3
- Devi, N. S. A., Kumutha, K., Anandham, R., Krishnamoorthy, R., Babu, R., & Gnanachitra, M. (2018). Plant growth promoting traits of *Firmibacteria* under drought stress. *Research Journal of Agricultural Science*, 9, 1294-1299.
- Dimkpa, C. O., Zeng, J., McLean, J. E., Britt, D. W., Zhan, J., & Anderson, A. J. (2012). Production of indole-3-acetic acid via the indole-3-acetamide pathway in the plant-beneficial bacterium *Pseudomonas chlororaphis* O6 is inhibited by ZnO nanoparticles but enhanced by CuO nanoparticles. *Applied and Environmental Microbiology*, 78(5), 1404-1410. doi: 10.1128/AEM.07424-11
- Doi Y, Abe Y, Sugiyama J, 1987. *Trichoderma* sect. Saturnisporum, sect. nov. and *Trichoderma ghanense*, sp. nov. *Bulletin of the National Science Museum*, 12, 1-9.
- Dou, K., Lu, Z., Wu, Q., Ni, M., Yu, C., Wang, M., ... & Zhang, C. (2020). MIST: A multilocus identification system for *Trichoderma*. *Applied and Environmental Microbiology*, 86(18), e01532-20. doi: 10.1128/AEM.01532-20
- Dow, E. G., Wood-Charlson, E. M., Biller, S. J., Paustian, T., Schirmer, A., Sheik, C. S., ... & Arkin, A. P. (2021). Bioinformatic Teaching Resources—For Educators, by Educators—Using KBase, a Free, User-Friendly, Open Source Platform. *Frontiers in Education* (p. 369). Frontiers. doi: 10.3389/educ.2021.711535
- Druzhinina, I., & Kubicek, C. P. (2005). Species concepts and biodiversity in *Trichoderma* and *Hypocrea*: from aggregate species to species clusters? *Journal of Zhejiang University-Science B*, 6(2), 100-112. doi: 10.1631/jzus.2005.B0100
- Druzhinina, I. S., & Kopchinskiy, A. G. (2006). TrichOKEY v. 2—A DNA oligonucleotide barcode program for the identification of multiple sequences of *Hypocrea* and *Trichoderma* In: Meyer W, Pearce C (Eds) International Proceedings of the 8th

International Mycological Congress. Cairns, Australia, pp. 53-59. Medimond, Bologna, Italy.

Druzhinina, I. S., Komoń-Zelazowska, M., Kredics, L., Hatvani, L., Antal, Z., Belayneh, T., & Kubicek, C. P. (2008). Alternative reproductive strategies of *Hypocrea orientalis* and genetically close but clonal *Trichoderma longibrachiatum*, both capable of causing invasive mycoses of humans. *Microbiology*, 154(11), 3447-3459. doi: 10.1099/mic.0.2008/021196-0

Druzhinina, I. S., Kubicek, C. P., Komoń-Zelazowska, M., Mulaw, T. B., & Bissett, J. (2010). The *Trichoderma harzianum* demon: complex speciation history resulting in coexistence of hypothetical biological species, recent agamospecies and numerous relict lineages. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 1-14. doi: 10.1186/1471-2148-10-94

Druzhinina, I. S., Komoń-Zelazowska, M., Ismaiel, A., Jaklitsch, W., Mullaw, T., Samuels, G. J., & Kubicek, C. P. (2012). Molecular phylogeny and species delimitation in the section *Longibrachiatum* of *Trichoderma*. *Fungal Genetics and Biology*, 49(5), 358-368. doi: 10.1016/j.fgb.2012.02.004

Dutta, P., Deb, L., & Pandey, A. K. (2022). *Trichoderma*-from lab bench to field application: Looking back over 50 years. *Frontiers in Agronomy* 4, 932839. doi: 10.3389/fagro.2022.932839

El-Katatny, M. H., & Idres, M. M. (2014). Effects of single and combined inoculations with *Azospirillum brasilense* and *Trichoderma harzianum* on seedling growth or yield parameters of wheat (*Triticum vulgaris* L., Giza 168) and corn (*Zea mays* L., hybrid 310). *Journal of Plant Nutrition*, 37(12), 1913-1936. doi: 10.1080/01904167.2014.911322

Elkelish, A. A., Alhaithloul, H. A. S., Qari, S. H., Soliman, M. H., & Hasanuzzaman, M. (2020). Pretreatment with *Trichoderma harzianum* alleviates waterlogging-induced growth alterations in tomato seedlings by modulating physiological, biochemical, and molecular mechanisms. *Environmental and Experimental Botany*, 171, 103946. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.103946

El-Mageed, A., Taia, A., Gyushi, M. A., Hemida, K. A., El-Saadony, M. T., El-Mageed, A., ... & Abdelkhalik, A. (2022). Coapplication of effective microorganisms and nanomagnesium boosts the agronomic, physio-biochemical, osmolytes, and antioxidants

defenses against salt stress in *Ipomoea batatas*. *Frontiers in Plant Science*, 13, 883274. doi: 10.3389/fpls.2022.883274

Falardeau, J., Wise, C., Novitsky, L., & Avis, T. J. (2013). Ecological and mechanistic insights into the direct and indirect antimicrobial properties of *Bacillus subtilis* lipopeptides on plant pathogens. *Journal of Chemical Ecology*, 39, 869-878. doi: 10.1007/s10886-013-0319-7

Fehér B. Hazánkban Is Termeszthető a Batáta. (2016). [(accessed on 27 March 2023)]. Available online: <https://magyarmezogazdasag.hu/2016/01/06/hazankban-termesztheto-batata>

Fitzpatrick, P. F. (2018). The enzymes of microbial nicotine metabolism. *Beilstein Journal of Organic Chemistry*, 14(1), 2295-2307.

Fujimori, F., & Okuda, T. (1994). Application of the random amplified polymorphic DNA using the polymerase chain reaction for efficient elimination of duplicate strains in microbial screening I. Fungi. *The Journal of Antibiotics*, 47(2), 173-182. doi: 10.7164/antibiotics.47.173

Gabilondo, R., Sánchez, J., Muñoz, P., Montero-Muñoz, I., Mauri, P. V., Marín, J., & Mostaza-Colado, D. (2023). Evaluation of biostimulatory activity of commercial formulations on three varieties of chickpea. *Agriculture*, 13(2), 474. doi: 10.3390/agriculture13020474

Gardener, B. B. M., & Fravel, D. R. (2002). Biological control of plant pathogens: research, commercialization, and application in the USA. *Plant Health Progress*, 3(1), 17. doi: 10.1094/PHP-2002-0510-01-RV

Gong, Y., Liu, J. Q., Xu, M. J., Zhang, C. M., Gao, J., Li, C. G., ... & Qin, S. (2022). Antifungal volatile organic compounds from *Streptomyces setonii* WY228 control black spot disease of sweet potato. *Applied and Environmental Microbiology*, 88(6), e02317-21. doi: 10.1128/aem.02317-21

Goswami, D., Vaghela, H., Parmar, S., Dhandhukia, P., & Thakker, J. N. (2013). Plant growth promoting potentials of *Pseudomonas* spp. strain OG isolated from marine water. *Journal of Plant Interactions*, 8(4), 281-290. doi: 10.1080/17429145.2013.768360

- Goswami, M., & Suresh, D. E. K. A. (2020). Plant growth-promoting rhizobacteria—alleviators of abiotic stresses in soil: a review. *Pedosphere*, 30(1), 40-61. doi: 10.1016/S1002-0160(19)60839-8
- Goteti, P. K., Emmanuel, L. D. A., Desai, S., & Shaik, M. H. A. (2013). Prospective zinc solubilising bacteria for enhanced nutrient uptake and growth promotion in maize (*Zea mays* L.). *International Journal of Microbiology*, doi: 10.1155/2013/869697
- Grobelak, A., Napora, A., & Kacprzak, M. J. E. E. (2015). Using plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) to improve plant growth. *Ecological Engineering*, 84, 22-28. doi: 10.1016/j.ecoleng.2015.07.019
- Grover, M., Ali, S. Z., Sandhya, V., Rasul, A., & Venkateswarlu, B. (2011). Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 27, 1231-1240. doi: 10.1007/s11274-010-0572-7
- Gu, X., Wang, R., Sun, Q., Wu, B., & Sun, J. Z. (2020). Four new species of *Trichoderma* in the Harzianum clade from northern China. *MycoKeys*, 73, 109. doi: 10.3897/mycokeys.73.51424
- Gupta, V. V. S. R., & Germida, J. J. (1988). Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. *Soil Biology and Biochemistry*, 20(6), 777-786. doi: 10.1016/0038-0717(88)90082-X
- Gupta, V. V. S. R., Roper, M. M., & Roget, D. K. (2006). Potential for non-symbiotic N₂-fixation in different agroecological zones of southern Australia. *Soil Research*, 44(4), 343-354. doi: 10.1071/SR05122
- Gupta, G., Parihar, S. S., Ahirwar, N. K., Snehi, S. K., & Singh, V. (2015). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): current and future prospects for development of sustainable agriculture. *Journal of Microbial and Biochemical Technology*, 7(2), 096-102. doi: 10.4172/1948-5948.1000188
- Guzmán-Guzmán, P., Porras-Troncoso, M. D., Olmedo-Monfil, V., & Herrera-Estrella, A. (2019). *Trichoderma* species: versatile plant symbionts. *Phytopathology*, 109(1), 6-16. doi: 10.1094/PHYTO-07-18-0218-RVW
- Hammami, I., Hsouna, A. B., Hamdi, N., Gdoura, R., & Triki, M. A. (2013). Isolation and characterization of rhizosphere bacteria for the biocontrol of the damping-off disease of

tomatoes in Tunisia. *Comptes Rendus Biologies*, 336(11-12), 557-564. doi: 10.1016/j.crv.2013.10.006

Hannan, M. A., Hasan, M. M., Hossain, I., Rahman, S. M., Ismail, A. M., & Oh, D. H. I. (2012). Integrated management of foot rot of lentil using biocontrol agents under field condition. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 22(7), 883-8. doi: 10.4014/jmb.1201.01008

Harman, G. E., Hayes, C. K., & Lorito, M. (1993). The genome of biocontrol fungi: modification and genetic components for plant disease management strategies. In *Pest Management Biologically Based Technologies: Proceedings of Beltsville Symposium XVIII*, American Chemical Society, Washington, DC (pp. 347-354).

Harman, G. E. (2000). Myths and dogmas of biocontrol changes in perceptions derived from research on *Trichoderma harzium* T-22. *Plant Disease*, 84(4), 377-393. doi: 10.1094/PDIS.2000.84.4.377

Harman, G. E., Howell, C. R., Viterbo, A., Chet, I., & Lorito, M. (2004). *Trichoderma* species—opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology*, 2(1), 43-56. doi: 10.1038/nrmicro797

Harman, G. E. (2006). Overview of mechanisms and uses of *Trichoderma* spp. *Phytopathology*, 96(2), 190-194. doi: 10.1094/PHYTO-96-0190

Harthmann, O. E. L., Mógor, Á. F., Wordell Filho, J. A., Luz, W. C. D., & Biasi, L. A. (2009). Seed treatment with rhizobacteria the onion production. *Ciência Rural*, 39, 2533-2538. doi: 10.1590/S0103-84782009000900023

Hashem, A., Tabassum, B., & Abd_Allah, E. F. (2019). *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(6), 1291-1297. doi: 10.1016/j.sjbs.2019.05.004

Hatvani, L., Manczinger, L., Vágvolgyi, C., & Kredics, L. (2013). *Trichoderma* as a human pathogen. In Mukherjee, P. K., Horwitz, B. A., Singh, U. S., Mala Mukherjee, M. M., & Schmoll, M. (Eds.). *Trichoderma: biology and applications* (pp. 292-313). Wallingford UK: CABI. doi: 10.1079/9781780642475.0292

Hatvani, L., Homa, M., Chenthamara, K., Cai, F., Kocsubé, S., Atanasova, L., ... & Kredics, L. (2019). Agricultural systems as potential sources of emerging human mycoses

caused by *Trichoderma*: a successful, common phylotype of *Trichoderma longibrachiatum* in the frontline. *FEMS Microbiology Letters*, 366(21), fnz246. doi: 10.1093/femsle/fnz246

He, C., Liu, C., Liu, H., Wang, W., Hou, J., & Li, X. (2022). Dual inoculation of dark septate endophytes and *Trichoderma viride* drives plant performance and rhizosphere microbiome adaptations of *Astragalus mongholicus* to drought. *Environmental Microbiology*, 24(1), 324-340. doi: 10.1111/1462-2920.15878

He, Q., & Silliman, B. R. (2019). Climate change, human impacts, and coastal ecosystems in the Anthropocene. *Current Biology*, 29(19), R1021-R1035. doi: 10.1016/j.cub.2019.08.042

Helepiciuc, F. E., & Todor, A. (2021). Evaluating the Effectiveness of the EU's Approach to the Sustainable Use of Pesticides. *PloS One*, 16(9), e0256719. doi: 10.1371/journal.pone.0256719

Hermosa, R., L Woo, S., Lorito, M., & Monte, E. (2010). Proteomic approaches to understand *Trichoderma* biocontrol mechanisms and plant interactions. *Current Proteomics*, 7(4), 298-305. doi: 10.2174/157016410793611783

Herrera-Jiménez, E., Alarcón, A., Larsen, J., Ferrera-Cerrato, R., Cruz-Izquierdo, S., & Ferrera-Rodríguez, M. R. (2018). Comparative effects of two indole-producing *Trichoderma* strains and two exogenous phytohormones on the growth of *Zea mays* L., with or without tryptophan. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 18(1), 188-201. doi: 10.4067/s0718-95162018005000704

Hider, R. C., & Kong, X. (2010). Chemistry and biology of siderophores. *Natural Product Reports*, 27(5), 637-657.

Hoang, D. T., Chernomor, O., Von Haeseler, A., Minh, B. Q., & Vinh, L. S. (2018). UFBoot2: improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35(2), 518-522. doi: 10.1093/molbev/msx281

Horváth, L. (1991a). A batáta és termesztése: Az édesburgonya Magyarországon. *Kertészet és Szőlészet* 40(15): 16-17.

Horváth, L. (1991b). A batáta Magyarországon: Védelem, tárolás. *Kertészet és Szőlészet* 40(16): 16.

Horváth, L. (1991c). A batáta szaporítása. *Kertészet és Szőlészet* 40(21): 7.

- Hou, M. P., & Oluranti, B. O. (2013). Evaluation of plant growth promoting potential of four rhizobacterial species for indigenous system. *Journal of Central South University*, 20, 164-171. doi: 10.1007/s11771-013-1472-4
- Howell, C. R. (2003). Mechanisms employed by *Trichoderma* species in the biological control of plant diseases: the history and evolution of current concepts. *Plant Disease*, 87(1), 4-10. doi: 10.1094/PDIS.2003.87.1.4
- Hoyos-Carvajal, L., Orduz, S., & Bissett, J. (2009). Genetic and metabolic biodiversity of *Trichoderma* from Colombia and adjacent neotropic regions. *Fungal Genetics and Biology*, 46(9), 615-631. doi: 10.1016/j.fgb.2009.04.006
- Hu, G., & St. Leger, R. J. (2002). Field studies using a recombinant mycoinsecticide (*Metarhizium anisopliae*) reveal that it is rhizosphere competent. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(12), 6383-6387. doi: 10.1128/AEM.68.12.6383-6387.2002
- Hungarian Meteorological Service, 2019. Climate of Hungary. Accessed 27 September 2019. https://www.met.hu/eghajlat/magyarorszag_eghajlata/
- Huynh, T., Vörös, M., Kedves, O., Turbat, A., Sipos, G., Leitgeb, B., ... & Szekeres, A. (2022). Discrimination between the two closely related species of the operational group *B. amyloliquefaciens* based on whole-cell fatty acid profiling. *Microorganisms*, 10(2), 418. doi: 10.3390/microorganisms10020418
- Innocenti, G., Montanari, M., Righini, H., & Roberti, R. (2019). *Trichoderma* species associated with green mould disease of *Pleurotus ostreatus* and their sensitivity to prochloraz. *Plant Pathology*, 68(2), 392-398. doi: 10.1111/ppa.12953
- Jackson, T. A., Pearson, J. F., O'Callaghan, M., Mahanty, H. K., & Willocks, M. (1992). Pathogen to product - development of *Serratia entomophila* (*Enterobacteriaceae*) as a commercial biological control agent for the New Zealand grass grub (*Costelytra zealandica*). In Jackson, T. A. & Glare, T. R. (Eds). *Use of Pathogens in Scarab Pest Management* (pp. 191– 198). Intercept.
- Jaiswal, D. K., Gawande, S. J., Soumia, P. S., Krishna, R., Vaishnav, A., & Ade, A. B. (2022). Biocontrol strategies: an eco-smart tool for integrated pest and diseases management. *BMC Microbiology*, 22(1), 1-5. doi: 10.1186/s12866-022-02744-2

- Jaklitsch, W. M., Samuels, G. J., Dodd, S. L., Lu, B. S., & Druzhinina, I. S. (2006). *Hypocrea rufa*/*Trichoderma viride*: a reassessment, and description of five closely related species with and without warted conidia. *Studies in Mycology*, 56(1), 135-177. doi: 10.3114/sim.2006.56.04
- Jaklitsch, W. M., Poldmaa, K., & Samuels, G. J. (2008). Reconsideration of *Protocrea* (*Hypocreales*, *Hypocreaceae*). *Mycologia*, 100(6), 962-984. doi: 10.3852/08-101
- Jaklitsch, W. M. (2009). European species of *Hypocrea* Part I. The green-spored species. *Studies in Mycology*, 63, 1-91. doi: 10.3114/sim.2009.63.01
- Jaklitsch, W. M. (2011). European species of *Hypocrea* part II: species with hyaline ascospores. *Fungal diversity*, 48, 1-250. doi: 10.1007/s13225-011-0088-y
- Jaklitsch, W. M., Stadler, M., & Voglmayr, H. (2012). Blue pigment in *Hypocrea caerulescens* sp. nov. and two additional new species in sect. *Trichoderma*. *Mycologia*, 104(4), 925-941. doi: 10.3852/11-327
- Jaklitsch, W. M., & Voglmayr, H. (2015). Biodiversity of *Trichoderma* (*Hypocreaceae*) in Southern Europe and Macaronesia. *Studies in Mycology*, 80, 1-87. doi: 10.1016/j.simyco.2014.11.001
- Jang, S., Jang, Y., Kim, C. W., Lee, H., Hong, J. H., Heo, Y. M., ... & Kim, J. J. (2017). Five new records of soil-derived *Trichoderma* in Korea: *T. albolutescens*, *T. asperelloides*, *T. orientale*, *T. spirale*, and *T. tomentosum*. *Mycobiology*, 45(1), 1-8. doi: 10.5941/MYCO.2017.45.1.1
- Javaid, A., & Ali, S. (2011). Herbicidal activity of culture filtrates of *Trichoderma* spp. against two problematic weeds of wheat. *Natural Product Research*, 25(7), 730-740. doi: 10.1080/14786419.2010.528757
- Kabaluk, J. T., & Ericsson, J. D. (2007). *Metarhizium anisopliae* seed treatment increases yield of field corn when applied for wireworm control. *Agronomy Journal*, 99(5), 1377-1381. doi: 10.2134/agronj2007.0017N
- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B. Q., Wong, T. K., Von Haeseler, A., & Jermin, L. S. (2017). ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, 14(6), 587-589. doi: 10.1038/nmeth.4285

- Karuppiah, V., Vallikkannu, M., Li, T., & Chen, J. (2019). Simultaneous and sequential based co-fermentations of *Trichoderma asperellum* GDFS1009 and *Bacillus amyloliquefaciens* 1841: a strategy to enhance the gene expression and metabolites to improve the bio-control and plant growth promoting activity. *Microbial Cell Factories*, 18, 1-16. doi: 10.1186/s12934-019-1233-7
- Kashyap, P. L., Rai, P., Srivastava, A. K., & Kumar, S. (2017). *Trichoderma* for climate resilient agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33, 1-18. doi: 10.1007/s11274-017-2319-1
- Kaspar, F., Neubauer, P., & Gimpel, M. (2019). Bioactive secondary metabolites from *Bacillus subtilis*: a comprehensive review. *Journal of Natural Products*, 82(7), 2038-2053. doi: 10.1021/acs.jnatprod.9b00110
- Katoh, K., & Standley, D. M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4), 772-780. doi: 10.1093/molbev/mst010
- Kennedy, I. R., Choudhury, A. T. M. A., & Kecskés, M. L. (2004). Non-symbiotic bacterial diazotrophs in crop-farming systems: can their potential for plant growth promotion be better exploited? *Soil Biology and Biochemistry*, 36(8), 1229-1244. doi: 10.1016/j.soilbio.2004.04.006
- Kennedy, A. C., & Smith, K. L. (1995). Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. *Plant and Soil*, 170, 75-86. doi: 10.1007/BF02183056
- Khan N., Bano A. M., Babar A. (2020) Impacts of plant growth promoters and plant growth regulators on rainfed agriculture. *PLoS ONE*. 15:e0231426. doi: 10.1371/journal.pone.0231426
- Khan, R. A. A., Najeeb, S., Hussain, S., Xie, B., & Li, Y. (2020). Bioactive secondary metabolites from *Trichoderma* spp. against phytopathogenic fungi. *Microorganisms*, 8(6), 817. doi: 10.3390/microorganisms8060817
- Khan, R. A. A., Najeeb, S., Mao, Z., Ling, J., Yang, Y., Li, Y., & Xie, B. (2020). Bioactive secondary metabolites from *Trichoderma* spp. against phytopathogenic bacteria and root-knot nematode. *Microorganisms*, 8(3), 401. doi: 10.3390/microorganisms8030401

- Khare, E., & Arora, N. K. (2010). Effect of indole-3-acetic acid (IAA) produced by *Pseudomonas aeruginosa* in suppression of charcoal rot disease of chickpea. *Current Microbiology*, 61, 64-68. doi: 10.1007/s00284-009-9577-6
- Kihurani, A. W., Gatumbi, R. W., & Skoglund, L. G. (1991). Storage Diseases Of Sweet Potato (*IPOMOEA BATATAS* L.) IN KENYA. In *Symposium on Tropical Root Crops in a Developing Economy* 380 (pp. 517-517).
- Kindermann, J., El-Ayouti, Y., Samuels, G. J., & Kubicek, C. P. (1998). Phylogeny of the Genus *Trichoderma* based on sequence analysis of the internal transcribed spacer region 1 of the rDNA cluster. *Fungal Genetics and Biology*, 24(3), 298-309. doi: 10.1006/fgbi.1998.1049
- Kistler, H. C., & Miao, V. P. (1992). New modes of genetic change in filamentous fungi. *Annual Review of Phytopathology*, 30(1), 131-153. doi: 10.1146/annurev.py.30.090192.001023
- Knowles, S. L., Raja, H. A., Roberts, C. D., & Oberlies, N. H. (2022). Fungal–fungal co-culture: A primer for generating chemical diversity. *Natural Product Reports*, 39(8), 1557-1573. doi: 10.1039/d1np00070e
- Körmöczi, P., Danilovic, G., Manczinger, L., Jovanovic, L., Pankovic, D., Vágvölgyi, C., & Kredics, L. (2013). Species composition of *Trichoderma* isolates from the rhizosphere of vegetables grown in Hungarian soils. *Fresenius Environmental Bulletin*, 22(6), 1736-1741.
- Kredics, L., Antal, Z., Manczinger, L., Szekeres, A., Kevei, F., & Nagy, E. (2003). Influence of environmental parameters on *Trichoderma* strains with biocontrol potential. *Food Technology and Biotechnology*, 41(1), 37-42.
- Kredics, L., Manczinger, L., Antal, Z., Péntzes, Z., Szekeres, A., Kevei, F., & Nagy, E. (2004). *In vitro* water activity and pH dependence of mycelial growth and extracellular enzyme activities of *Trichoderma* strains with biocontrol potential. *Journal of Applied Microbiology*, 96(3), 491-498. doi: 10.1111/j.1365-2672.2004.02167.x
- Kredics, L., Antal, Z., Szekeres, A., Hatvani, L., Manczinger, L., Vágvölgyi, C. S., & Nagy, E. (2005). Extracellular proteases of *Trichoderma* species. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica*, 52(2), 169-184. doi: 10.1556/amicr.52.2005.2.3

Kredics, L. D. (2009). Mezőgazdasági és klinikai szempontból jelentős *Trichoderma* fajok taxonómiai és ökofiziológiai vizsgálata, molekuláris diagnosztikájuk lehetőségei, 38. [Doktori disszertáció, Szegedi Tudományegyetem] SZTE Doktori Repozitórium.

Kredics, L. (2012). Genetic and biochemical diversity among *Trichoderma* isolates in soil samples from winter wheat fields of the Great Hungarian Plain. *Acta Biologica Szegediensis*, 56(2), 141-149.

Kredics, L., Chen, L., Kedves, O., Büchner, R., Hatvani, L., Allaga, H., ... & Vágvölgyi, C. (2018). Molecular tools for monitoring *Trichoderma* in agricultural environments. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1599. doi: 10.3389/fmicb.2018.01599

Kredics, L., Naeimi, S., Hatvani, L., Vágvölgyi, C., Cai, F., Druzhinina, I. S., & Manczinger, L. (2021). 'The Good, the Bad and the Ugly' in the shades of green: the genus *Trichoderma* in the spotlight. *Indian Phytopathology*, 74(2), 403-411. doi: 10.1007/s42360-021-00352-0

Kubicek, C. P., & Harman, G. E. (1998). *Trichoderma and Gliocladium. Volume 1: Basic biology, taxonomy and genetics*. Taylor and Francis Ltd.

Kuklinsky-Sobral, J., Araújo, W. L., Mendes, R., Geraldi, I. O., Pizzirani-Kleiner, A. A., & Azevedo, J. L. (2004). Isolation and characterization of soybean-associated bacteria and their potential for plant growth promotion. *Environmental Microbiology*, 6(12), 1244-1251. doi: 10.1111/j.1462-2920.2004.00658.x

Kullnig-Gradinger, C. M., Szakacs, G., & Kubicek, C. P. (2002). Phylogeny and evolution of the genus *Trichoderma*: a multigene approach. *Mycological Research*, 106(7), 757-767. doi: 10.1017/S0953756202006172

Kumar, A., Meena, R., Meena, V. S., Bisht, J. K., & Pattanayak, A. (2016). Towards the stress management and environmental sustainability. *Journal of Cleaner Production*, 137, 821-822. doi: 10.1016/j.jclepro.2016.07.163

Kumar, A., Verma, H., Singh, V. K., Singh, P. P., Singh, S. K., Ansari, W. A., ... & Pandey, K. D. (2017). Role of *Pseudomonas* sp. in sustainable agriculture and disease management. *Agriculturally Important Microbes for Sustainable Agriculture: Volume 2: Applications in Crop Production and Protection*, 195-215. doi: 10.1007/978-981-10-5343-6_7

Kumar, S. M., Chowdappa, P., & Krishna, V. (2015). Development of seed coating formulation using consortium of *Bacillus subtilis* OTPB1 and *Trichoderma harzianum* OTPB3 for plant growth promotion and induction of systemic resistance in field and horticultural crops. *Indian Phytopathology*, 68(1), 25-31.

Ladha, J. K., Tirol-Padre, A., Reddy, C. K., Cassman, K. G., Verma, S., Powlson, D. S., ... & Pathak, H. (2016). Global nitrogen budgets in cereals: A 50-year assessment for maize, rice and wheat production systems. *Scientific Reports*, 6(1), 19355. doi: 10.1038/srep19355

Lantmännen BioAgri (2021). Product information for Cedoman[®], Cerall[®] and Cedress[®] biological seed treatments. <https://www.lantmannenbioagri.com/biological-seed-treatment/> Accessed 21/12/21.

Layton, C. (2011). *Bacillus* spp.; perspectiva de su efecto biocontrolador mediante antibiosis en cultivos afectados por fitopatógenos. *Nova*, 9(16). doi: 10.22490/24629448.501

Lee, H. K., & Lee, B. H. (1980). Taxonomical studies of genus *Trichoderma* in Korea [R.] *Korean Journal of Microbiology*, 18, 73-90.

Leifheit, E. F., Veresoglou, S. D., Lehmann, A., Morris, E. K., & Rillig, M. C. (2014). Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation—a meta-analysis. *Plant and Soil*, 374, 523-537. doi: 10.1007/s11104-013-1899-2

Li, C., Zhou, K., Qin, W., Tian, C., Qi, M., Yan, X., & Han, W. (2019). A review on heavy metals contamination in soil: effects, sources, and remediation techniques. *Soil and Sediment Contamination: An International Journal*, 28(4), 380-394. doi: 10.1080/15320383.2019.1592108

Li, N., Islam, M. T., & Kang, S. (2019). Secreted metabolite-mediated interactions between rhizosphere bacteria and *Trichoderma* biocontrol agents. *PLoS One*, 14(12), e0227228. doi: 10.1371/journal.pone.0227228

Li, Y., Gu, Y., Li, J., Xu, M., Wei, Q., & Wang, Y. (2015). Biocontrol agent *Bacillus amyloliquefaciens* LJ02 induces systemic resistance against cucurbits powdery mildew. *Frontiers in Microbiology*, 6, 883. doi: 10.3389/fmicb.2015.00883

- Lieckfeldt, E., Kuhls, K. & Muthumeenakshi, S. (1998). Molecular taxonomy of *Trichoderma* and *Gliocladium* and their teleomorphs. In: Kubicek, C. P., Harman, G. E. (Eds.): *Trichoderma and Gliocladium*, Vol. 1, *Taylor and Francis*, pp. 35-56.
- Ligon, J. M., Hill, D. S., Hammer, P. E., Torkewitz, N. R., Hofmann, D., Kempf, H. J., & Pée, K. H. V. (2000). Natural products with antifungal activity from *Pseudomonas* biocontrol bacteria. *Pest Management Science*, 56(8), 688-695. doi: 10.1002/1526-4998(200008)56:8<688::AID-PS186>3.0.CO;2-V
- Lim, S. M., Yoon, M. Y., Choi, G. J., Choi, Y. H., Jang, K. S., Shin, T. S., ... & Kim, J. C. (2017). Diffusible and volatile antifungal compounds produced by an antagonistic *Bacillus velezensis* G341 against various phytopathogenic fungi. *The Plant Pathology Journal*, 33(5), 488. doi: 10.5423/PPJ.OA.04.2017.0073
- Lin, Y. H. (1989). Relationship between trypsin-inhibitor activity and water-soluble protein and cumulative rainfall in sweet potatoes. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 114(5), 814-818. doi: 10.21273/JASHS.114.5.814
- Liu, H., Hao, D., Li, Y., Wang, X., & Chen, J. (2022). Approaches for the establishment of optimized co-culture system of multiple *Trichoderma* strains for culture metabolites highly effective in cucumber growth promotion. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1020077. doi: 10.3389/fmicb.2022.1020077
- López-Bucio, J., Pelagio-Flores, R., & Herrera-Estrella, A. (2015). *Trichoderma* as biostimulant: exploiting the multilevel properties of a plant beneficial fungus. *Scientia Horticulturae*, 196, 109-123. doi: 10.1016/j.scienta.2015.08.043
- Lorenzo, P., Rodríguez-Echeverría, S., González, L., & Freitas, H. (2010). Effect of invasive *Acacia dealbata* Link on soil microorganisms as determined by PCR-DGGE. *Applied Soil Ecology*, 44(3), 245-251. doi: 10.1016/j.apsoil.2010.01.001
- Lorito, M., Woo, S. L., Harman, G. E., & Monte, E. (2010). Translational research on *Trichoderma*: from omics to the field. *Annual Review of Phytopathology*, 48, 395-417. doi: 10.1146/annurev-phyto-073009-114314
- Lorito, M., & Woo, S. L. (2014). *Trichoderma*: a multi-purpose tool for integrated pest management. In *Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture* (pp. 345-353). Cham: Springer International Publishing. doi: 10.1007/978-3-319-08575-3_36

- Ludvik, B., Hanefeld, M., & Pacini, G. (2008). Improved metabolic control by *Ipomoea batatas* (Caiapo) is associated with increased adiponectin and decreased fibrinogen levels in type 2 diabetic subjects. *Diabetes, Obesity and Metabolism*, 10(7), 586-592. doi: j.1463-1326.2007.00752.x
- Lugtenberg, B., & Kamilova, F. (2009). Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual Review of Microbiology*, 63, 541-556. doi: 10.1146/annurev.micro.62.081307.162918
- Luna Castellanos, L. L., Sánchez López, D. B., & García Peña, J. A. (2020). Effect of the inoculation of nitrogen-fixing rhizobacteria in the sweet potato crop (*Ipomoea batatas* Lam.). *Horticulture International Journal*, 4(1), 35-40. doi: 10.15406/hij.2020.04.00153
- Macías-Rubalcava, M. L., & Sánchez-Fernández, R. E. (2017). Secondary metabolites of endophytic *Xylaria* species with potential applications in medicine and agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33, 1-22. doi: 10.1007/s11274-016-2174-5
- Madhavi, G. B., & Devi, G. U. (2018). Effect of combined application of biofumigant, *Trichoderma harzianum* and *Pseudomonas fluorescens* on *Rhizoctonia solani* f. sp. *sasakii*. *Indian Phytopathology*, 71, 257-263. doi: 10.1007/s42360-018-0039-6
- Maldaner, J., Steffen, G. P. K., Missio, E. L., Saldanha, C. W., de Moraes, R. M., & Nicoloso, F. T. (2021). Tolerance of *Trichoderma* isolates to increasing concentrations of heavy metals. *International Journal of Environmental Studies*, 78(2), 185-197. doi: 10.1080/00207233.2020.1778290
- Malik, A. I., Colmer, T. D., Lambers, H., Setter, T. L., & Schortemeyer, M. (2002). Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*, 153(2), 225-236. doi: 10.1046/j.0028-646X.2001.00318.x
- Marik, T., Tyagi, C., Balázs, D., Urbán, P., Szepesi, Á., Bakacsy, L., ... & Kredics, L. (2019). Structural diversity and bioactivities of peptaibol compounds from the Longibrachiatum clade of the filamentous fungal genus *Trichoderma*. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1434. doi: 10.3389/fmicb.2019.01434
- Martinez, D., Berka, R. M., Henrissat, B., Saloheimo, M., Arvas, M., Baker, S. E., ... & Brettin, T. S. (2008). Genome sequencing and analysis of the biomass-degrading fungus *Trichoderma reesei* (syn. *Hypocrea jecorina*). *Nature Biotechnology*, 26(5), 553-560. doi: 10.1038/nbt1403

- Martínez-Medina, A., Fernandez, I., Lok, G. B., Pozo, M. J., Pieterse, C. M., & Van Wees, S. C. (2017). Shifting from priming of salicylic acid-to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *New Phytologist*, 213(3), 1363-1377. doi: 10.1111/nph.14251
- Matsuoka, K., Matsumoto, S., Hattori, T., Machida, Y., & Nakamura, K. (1990). Vacuolar targeting and posttranslational processing of the precursor to the sweet potato tuberous root storage protein in heterologous plant cells. *Journal of Biological Chemistry*, 265(32), 19750-19757. doi: 10.1016/S0021-9258(17)45436-6
- McClerklin S. A., Lee S. G., Harper C. P., Nwumeh R., Jez J. M., Kunkel B. N., & Mackey D. (2018) Indole-3-acetaldehyde dehydrogenase-dependent auxin synthesis contributes to virulence of *Pseudomonas syringae* strain DC3000. *PLoS Pathogens*. 14:e1006811. doi: 10.1371/journal.ppat.1006811
- Meyer, S. L., & Roberts, D. P. (2002). Combinations of biocontrol agents for management of plant-parasitic nematodes and soilborne plant-pathogenic fungi. *Journal of Nematology*, 34(1), 1.
- Michel, B. E., & Kaufmann, M. R. (1973). The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology*, 51(5), 914-916. doi: 10.1104/pp.51.5.914
- Milagres, A. M., Machuca, A., & Napoleao, D. (1999). Detection of siderophore production from several fungi and bacteria by a modification of chrome azurol S (CAS) agar plate assay. *Journal of Microbiological Methods*, 37(1), 1-6. doi: 10.1016/S0167-7012(99)00028-7
- Minchev, Z., Kostenko, O., Soler, R., & Pozo, M. J. (2021). Microbial consortia for effective biocontrol of root and foliar diseases in tomato. *Frontiers in Plant Science*, 12, 756368. doi: 10.3389/fpls.2021.756368
- Molla, A. H., Manjurul Haque, M., Amdadul Haque, M., & Ilias, G. N. M. (2012). *Trichoderma*-enriched biofertilizer enhances production and nutritional quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and minimizes NPK fertilizer use. *Agricultural Research*, 1, 265-272. doi: 10.1007/s40003-012-0025-7
- Monostori, T., & Szarvas, A. (2015). A review on sweet potato with special focus on hungarian production: utilization, biology and transplant production. *Review on Agriculture and Rural Development*, 4(1–2), 68-81.

- Morales-García, Y. E., Baez, A., Quintero-Hernández, V., Molina-Romero, D., Rivera-Urbalejo, A. P., Pazos-Rojas, L. A., & Muñoz-Rojas, J. (2019). Bacterial mixtures, the future generation of inoculants for sustainable crop production. *Field Crops: Sustainable Management by PGPR*, 11-44. doi: 10.1007/978-3-030-30926-8_2
- Morán-Diez, E., Rubio, B., Domínguez, S., Hermosa, R., Monte, E., & Nicolás, C. (2012). Transcriptomic response of *Arabidopsis thaliana* after 24 h incubation with the biocontrol fungus *Trichoderma harzianum*. *Journal of Plant Physiology*, 169(6), 614-620. doi: 10.1016/j.jplph.2011.12.016
- Morgan, T., Custódio, F. A., Tavares, M. P., Pereira, O. L., Guimarães, V. M., & de Oliveira Mendes, T. A. (2022). Genome sequencing and evolutionary analysis of a new endophytic *Trichoderma* species isolated from orchid roots with reduced repertoire of protein-coding genes. *Mycological Progress*, 21(7), 60. doi: 10.1007/s11557-022-01811-2
- Mortley, D. G., & Hill, W. A. (1990). Sweetpotato growth and nitrogen content following nitrogen application and inoculation with *Azospirillum*. *HortScience*, 25(7), 758-759. doi: 10.21273/HORTSCI.25.7.758
- Mukherjee, M., Mukherjee, P. K., Horwitz, B. A., Zachow, C., Berg, G., & Zeilinger, S. (2012). *Trichoderma*–plant–pathogen interactions: advances in genetics of biological control. *Indian Journal of Microbiology*, 52, 522-529. doi: 10.1007/s12088-012-0308-5
- Mukherjee, P. K., Horwitz, B. A., Singh, U. S., Mukherjee, M., & Schmoll, M. (Eds.). (2013). *Trichoderma: biology and applications*. CABI. Kredics, L., Naeimi, S., Hatvani, L., Vágvölgyi, C., Cai, F., Druzhinina, I. S., & Manczinger, L. (2021). ‘The Good, the Bad and the Ugly’ in the shades of green: the genus *Trichoderma* in the spotlight. *Indian Phytopathology*, 74(2), 403-411. doi: 10.1007/s42360-021-00352-0
- Naeimi, S., Okhovvat, S. M., Javan-Nikkhah, M., Vágvölgyi, C., Khosravi, V., & Kredics, L. (2010). Biological control of *Rhizoctonia solani* AG1-1A, the causal agent of rice sheath blight with *Trichoderma* strains. *Phytopathologia Mediterranea*, 49(3), 287-300. doi: 10.14601/Phytopathol_Mediterr-3437
- Nagy, V. D., Zhumakayev, A., Vörös, M., Bordé, Á., Szarvas, A., Szűcs, A., ... & Kredics, L. (2023). Development of a Multicomponent Microbiological Soil Inoculant and Its Performance in Sweet Potato Cultivation. *Microorganisms*, 11(4), 914. doi: 10.3390/microorganisms11040914

- Nassal, D., Spohn, M., Eltlbany, N., Jacquioud, S., Smalla, K., Marhan, S., & Kandeler, E. (2018). Effects of phosphorus-mobilizing bacteria on tomato growth and soil microbial activity. *Plant and Soil*, 427, 17-37. doi: 10.1007/s11104-017-3528-y
- Negi, S., Bharat, N. K., & Kumar, M. (2021). Effect of seed biopriming with indigenous PGPR, *Rhizobia* and *Trichoderma* sp. on growth, seed yield and incidence of diseases in French bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Legume Research-An International Journal*, 44(5), 593-601. doi: 10.18805/LR-4135
- Netzker, T., Fischer, J., Weber, J., Mattern, D. J., König, C. C., Valiante, V., ... & Brakhage, A. A. (2015). Microbial communication leading to the activation of silent fungal secondary metabolite gene clusters. *Frontiers in Microbiology*, 6, 299. doi: 10.3389/fmicb.2015.00299
- Ndamage, G. (1997). Development et Amelioration de la Production de la Patate Douce au Rwanda. pp. 167–184. At the INTERNATIONAL POTATO CENTER. 1988. Improvement of Sweet Potato (*Ipomoea batatas*) in East Africa, with some reference of other tuber and root crops. Report of the „Workshop on Sweet Potato Improvement in africa”, held at ILRAD, September 28 – October 2, 1987 (UNDP Project CIAT-CIP-ILTA). 208 p.
- Nguyen, H. C., Chen, C. C., Lin, K. H., Chao, P. Y., Lin, H. H., & Huang, M. Y. (2021). Bioactive compounds, antioxidants, and health benefits of sweet potato leaves. *Molecules*, 26(7), 1820. doi: 10.3390/molecules26071820
- Norvell, L. L. (2011). Fungal nomenclature. 1. Melbourne approves a new Code. *Mycotaxon*, 116(1), 481-490. doi: 10.5248/116.481
- O'Callaghan, M., Ballard, R. A., & Wright, D. (2022). Soil microbial inoculants for sustainable agriculture: Limitations and opportunities. *Soil Use and Management*, 38(3), 1340-1369. doi: 10.1111/sum.12811
- Oke, M. O., & Workneh, T. S. (2019). A review on sweet potato postharvest processing and preservation technology. *International Journal of Agricultural Sciences*, 9(9), 001-014.
- Ongena, M., & Jacques, P. (2008). *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol. *Trends in Microbiology*, 16(3), 115-125. doi: 10.1016/j.tim.2007.12.009

- Orozco-Mosqueda, M. D. C., Kumar, A., Babalola, O. O., & Santoyo, G. (2023). Rhizobiome Transplantation: A Novel Strategy beyond Single-Strain/Consortium Inoculation for Crop Improvement. *Plants*, 12(18), 3226. doi: 10.3390/plants12183226
- Overton, B. E., Stewart, E. L., Geiser, D. M., & Jaklitsch, W. M. (2006a). Systematics of *Hypocrea citrina* and related taxa. *Studies in Mycology*, 56(1), 1-38. doi: 10.3114/sim.2006.56.01
- Overton, B. E., Stewart, E. L., & Geiser, D. M. (2006b). Taxonomy and phylogenetic relationships of nine species of *Hypocrea* with anamorphs assignable to *Trichoderma* section Hypocreanum. *Studies in Mycology*, 56(1), 39-65. doi: 10.3114/sim.2006.56.02
- Park, M. S., Seo, G. S., Bae, K. S., & Yu, S. H. (2005). Characterization of *Trichoderma* spp. associated with green mold of oyster mushroom by PCR-RFLP and sequence analysis of ITS regions of rDNA. *The Plant Pathology Journal*, 21(3), 229-236.
- Parnell, J. J., Berka, R., Young, H. A., Sturino, J. M., Kang, Y., Barnhart, D. M., & DiLeo, M. V. (2016). From the lab to the farm: an industrial perspective of plant beneficial microorganisms. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1110. doi: 10.3389/fpls.2016.01110
- Patel, K. S., Naik, J. H., Chaudhari, S., & Amaresan, N. (2017). Characterization of culturable bacteria isolated from hot springs for plant growth promoting traits and effect on tomato (*Lycopersicon esculentum*) seedling. *Comptes Rendus Biologies*, 340(4), 244-249. doi: 10.1016/j.crv.2017.02.005
- Penha, R. O., Vandenberghe, L. P., Faulds, C., Soccol, V. T., & Soccol, C. R. (2020). *Bacillus lipopeptides* as powerful pest control agents for a more sustainable and healthy agriculture: recent studies and innovations. *Planta*, 251, 1-15. doi: 10.1007/s00425-020-03357-7
- Persoon, C. H. (1794). Neuer versuch einer systematischen eintheilung der schwämme. *Neues Magazin für die Botanik*, 1, 63-128.
- Pérez-Montaña, F., Alías-Villegas, C., Bellogín, R. A., Del Cerro, P., Espuny, M. R., Jiménez-Guerrero, I., ... & Cubo, T. (2014). Plant growth promotion in cereal and leguminous agricultural important plants: from microorganism capacities to crop production. *Microbiological Research*, 169(5-6), 325-336. doi: 10.1016/j.micres.2013.09.011

Petcu, V., Bubueanu, C., Casarica, A., Săvoiu, G., Stoica, R., Bazdoaca, C., ... & Horhocea, D. (2023). Efficacy of *Trichoderma harzianum* and *Bacillus subtilis* as Seed and Vegetation Application Combined With Integrated Agroecology Measures on Maize. *Romanian Agricultural Research*, (40), 439-448.

Pfordt, A., Schiwek, S., Karlovsky, P., & von Tiedemann, A. (2020). *Trichoderma afroharzianum* ear rot—a new disease on maize in Europe. *Frontiers in Agronomy*, 2, 547758. doi: 10.3389/fagro.2020.547758

Phookamsak, R., Hyde, K. D., Jeewon, R., Bhat, D. J., Jones, E. G., Maharachchikumbura, S. S., ... & Xu, J. (2019). Fungal diversity notes 929–1035: taxonomic and phylogenetic contributions on genera and species of fungi. *Fungal Diversity*, 95, 1-273. doi: 10.1007/s13225-019-00421-w

RI, P. (1948). Mobilization of phosphorus in soil in connection with the vital activity of some microbial species. *Microbiologiya*, 17, 362-370.

Pimentel, M. F., Arnao, E., Warner, A. J., Rocha, L. F., Subedi, A., Elsharif, N., ... & Fakhoury, A. M. (2022). Reduction of *Pythium* damping-off in soybean by biocontrol seed treatment. *Plant Disease*, 106(9), 2403-2414. doi: 10.1094/PDIS-06-21-1313-RE

Porpaczy, A. (1953). Batátatermesztési kísérletek. *A Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományi Osztályának Közleményei* 2: 19-28.

Poveda, J., Abril-Urias, P., & Escobar, C. (2020). Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: *Trichoderma*, mycorrhizal and endophytic fungi. *Frontiers in Microbiology*, 11, 992. doi: 10.3389/fmicb.2020.00992

Poveda, J., & Eugui, D. (2022). Combined use of *Trichoderma* and beneficial bacteria (mainly *Bacillus* and *Pseudomonas*): Development of microbial synergistic bio-inoculants in sustainable agriculture. *Biological Control*, 176, 105100. doi: 10.1016/j.biocontrol.2022.105100

Prijbelski, A., Antipov, D., Meleshko, D., Lapidus, A., & Korobeynikov, A. (2020). Using SPAdes De Novo Assembler. *Current Protocols in Bioinformatics*, 70(1). doi: 10.1002/cpbi.102

Qessaoui, R., Bouharroud, R., Furze, J. N., El Aalaoui, M., Akroud, H., Amarraque, A., ... & Chebli, B. (2019). Applications of new rhizobacteria *Pseudomonas* isolates in

agroecology via fundamental processes complementing plant growth. *Scientific Reports*, 9(1), 1-10. doi: 10.1038/s41598-019-49216-8

Qiao, M., Du, X., Zhang, Z., Xu, J., & Yu, Z. (2018). Three new species of soil-inhabiting *Trichoderma* from southwest China. *MycKeys*, (44), 63-80. doi: 10.3897/mycokeys.44.30295

Qin, W. T., & Zhuang, W. Y. (2016a). Four new species of *Trichoderma* with hyaline ascospores from central China. *Mycological Progress*, 15, 811-825. doi: 10.1007/s11557-016-1211-y

Qin, W. T., & Zhuang, W. Y. (2016b). Two new hyaline-ascospored species of *Trichoderma* and their phylogenetic positions. *Mycologia*, 108(1), 205-214. doi: 10.3852/15-144

Qin, W. T., & Zhuang, W. Y. (2017). Seven new species of *Trichoderma* (Hypocreales) in the Harzianum and Strictipile clades. *Phytotax*, 305(3), 121-139. doi: 10.11646/phytotaxa.305.3.1

Quecine, M. C., Araujo, W. L., Marcon, J., Gai, C. S., Azevedo, J. L. D., & Pizzirani-Kleiner, A. A. (2008). Chitinolytic activity of endophytic *Streptomyces* and potential for biocontrol. *Letters in Applied Microbiology*, 47(6), 486-491. doi: 10.1111/j.1472-765X.2008.02428.x

Raaijmakers, J. M., & Weller, D. M. (2001). Exploiting genotypic diversity of 2, 4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas* spp.: characterization of superior root-colonizing *P. fluorescens* strain Q8r1-96. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(6), 2545-2554. doi: 10.1128/AEM.67.6.2545-2554.2001

Raghavendra, M. P., Chandra Nayaka, S., & Nuthan, B. R. (2016). Role of rhizosphere microflora in potassium solubilization. In Raghavendra, M. P., Nayaka S. C. and Nuthan B. R. (Eds), *Potassium solubilizing microorganisms for sustainable agriculture*, Springer, New Delhi, 43-59. doi: 10.1007/978-81-322-2776-2_4

Rahman, M. M., Tsukamoto, J., Rahman, M. M., Yoneyama, A., & Mostafa, K. M. (2013). Lignin and its effects on litter decomposition in forest ecosystems. *Chemistry and Ecology*, 29(6), 540-553. doi: 10.1080/02757540.2013.790380

- Ramírez-Bahena, M. H., Tejedor, C., Martin, I., Velazquez, E., & Peix, A. (2013). *Endobacter medicaginis* gen. nov., sp. nov., isolated from alfalfa nodules in an acidic soil. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 63(Pt_5), 1760-1765. doi: 10.1099/ijs.0.041368-0
- Rath, A. (1992). *Metarhizium anisopliae* for control of the Tasmanian pasture scarab *Adoryphorus couloni*. In Jackson, T. A. & Glare T. R. (Eds), *Use of pathogens in scarab pest management* (pp. 217– 226). Intercept.
- Reed, S. C., Cleveland, C. C., & Townsend, A. R. (2011). Functional ecology of free-living nitrogen fixation: a contemporary perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 489-512. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145034
- Reese, E. T. (1976). History of the cellulase program at the U. S. Army Natick Development Center. *United States*. 6.
- Reino, J. L., Guerrero, R. F., Hernandez-Galan, R., & Collado, I. G. (2008). Secondary metabolites from species of the biocontrol agent *Trichoderma*. *Phytochemistry Reviews*, 7, 89-123. doi: 10.1007/s11101-006-9032-2
- Reva, O. N., Dixelius, C., Meijer, J., & Priest, F. G. (2004). Taxonomic characterization and plant colonizing abilities of some bacteria related to *Bacillus amyloliquefaciens* and *Bacillus subtilis*. *FEMS Microbiology Ecology*, 48(2), 249-259. doi: 10.1016/j.femsec.2004.02.003
- Richardson, A. E. (2001). Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. *Functional Plant Biology*, 28(9), 897-906. doi: 10.1071/PP01093
- Richardson, A. E., & Simpson, R. J. (2011). Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology*, 156(3), 989-996. doi: 10.1104/pp.111.175448
- Rifai, M. A. (1969). A revision of the genus *Trichoderma*. *Mycological Prpers*, 116, 1-56.
- Rillig, M. C., & Mummey, D. L. (2006). Mycorrhizas and soil structure. *New phytologist*, 171(1), 41-53. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x

- Rousseau, A., Benhamou, N., Chet, I., & Piché, Y. (1996). Mycoparasitism of the extramatrical phase of *Glomus intraradices* by *Trichoderma harzianum*. *Phytopathology*, 86(5), 434-443.
- Rubin, R. L., van Groenigen, K. J., & Hungate, B. A. (2017). Plant growth promoting rhizobacteria are more effective under drought: a meta-analysis. *Plant and Soil*, 416, 309-323. doi: 10.1007/s11104-017-3199-8
- Rudresh, D. L., Shivaprakash, M. K., & Prasad, R. D. (2005). Effect of combined application of *Rhizobium*, phosphate solubilizing bacterium and *Trichoderma* spp. on growth, nutrient uptake and yield of chickpea (*Cicer aritenium* L.). *Applied Soil Ecology*, 28(2), 139-146. doi: 10.1016/j.apsoil.2004.07.005
- Ruiu, L. (2015). Insect pathogenic bacteria in integrated pest management. *Insects*, 6(2), 352-367. doi: 10.3390/insects6020352
- Saber, W. I. A., Abd El-Hai, K. M., & Ghoneem, K. M. (2009). Synergistic effect of *Trichoderma* and *Rhizobium* on both biocontrol of chocolate spot disease and induction of nodulation, physiological activities and productivity of *Vicia faba*. *Journal of Microbiology*, 4(8), 286-300.
- Saini, I., Yadav, K., & Aggarwal, A. (2019). Response of arbuscular mycorrhizal fungi along with *Trichoderma viride* and *Pseudomonas fluorescens* on the growth, biochemical attributes and vase life of *Chrysanthemum indicum*. *Journal of Environmental Biology*, 40(2), 183-191. doi: 10.22438/jebM2/MRN-848
- Samuels, G. J., Petrini, O., Kuhls, K., Lieckfeldt, E., & Kubicek, C. P. (1998). The *Hypocrea schweinitzii* complex and *Trichoderma* sect. *Longibrachiatum*. *Studies in Mycology*, 41, 0-54.
- Samuels, G. J., Dodd, S. L., Gams, W., Castlebury, L. A., & Petrini, O. (2002). *Trichoderma* species associated with the green mold epidemic of commercially grown *Agaricus bisporus*. *Mycologia*, 94(1), 146-170. doi: 10.1080/15572536.2003.11833257
- Samuels, G. J., Dodd, S. L., Lu, B. S., Petrini, O., Schroers, H. J., & Druzhinina, I. S. (2006a). The *Trichoderma koningii* aggregate species. *Studies in Mycology*, 56(1), 67-133. doi: 10.3114/sim.2006.56.03

- Samuels, G. J. (2006b). *Trichoderma*: systematics, the sexual state, and ecology. *Phytopathology*, 96(2), 195-206. doi: 10.1094/PHYTO-96-0195
- Samuels, G. J., Ismaiel, A., Mulaw, T. B., Szakacs, G., Druzhinina, I. S., Kubicek, C. P., & Jaklitsch, W. M. (2012a). The *Longibrachiatum* Clade of *Trichoderma*: a revision with new species. *Fungal Diversity*, 55, 77-108. doi: 10.1007/s13225-012-0152-2
- Samuels, G. J., Ismaiel, A., de Souza, J., & Chaverri, P. (2012b). *Trichoderma stromaticum* and its overseas relatives. *Mycological Progress*, 11, 215-254. doi: 10.1007/s11557-011-0743-4
- Sayers, E. W., Beck, J., Bolton, E. E., Bourexis, D., Brister, J. R., Canese, K., ... & Sherry, S. T. (2021). Database resources of the national center for biotechnology information. *Nucleic Acids Research*, 49(D1), D10. doi: 10.1093/nar/gkaa892
- Sandhya, V., & Ali, S. Z. (2015). The production of exopolysaccharide by *Pseudomonas putida* GAP-P45 under various abiotic stress conditions and its role in soil aggregation. *Microbiology*, 84, 512-519. doi: 10.1134/S0026261715040153
- Sandoval-Denis, M., Sutton, D. A., Cano-Lira, J. F., Gené, J., Fothergill, A. W., Wiederhold, N. P., & Guarro, J. (2014). Phylogeny of the clinically relevant species of the emerging fungus *Trichoderma* and their antifungal susceptibilities. *Journal of Clinical Microbiology*, 52(6), 2112-2125. doi: 10.1128/jcm.00429-14
- Santoyo, G., Orozco-Mosqueda, M. D. C., & Govindappa, M. (2012). Mechanisms of biocontrol and plant growth-promoting activity in soil bacterial species of *Bacillus* and *Pseudomonas*: a review. *Biocontrol Science and Technology*, 22(8), 855-872. doi: 10.1080/09583157.2012.694413
- Šantrić, L., Potočnik, I., Radivojević, L., Umiljendić, J. G., Rekanović, E., Duduk, B., & Milijašević-Marčić, S. (2018). Impact of a native *Streptomyces flavovirens* from mushroom compost on green mold control and yield of *Agaricus bisporus*. *Journal of Environmental Science and Health, Part B*, 53(10), 677-684. doi: 10.1080/03601234.2018.1474559
- Satyaprakash, M., Nikitha, T., Reddi, E. U. B., Sadhana, B., & Vani, S. S. (2017). Phosphorous and phosphate solubilising bacteria and their role in plant nutrition. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 6(4), 2133-2144. doi: 10.20546/ijcmas.2017.604.251

- Savci, S. (2012). Investigation of effect of chemical fertilizers on environment. *Apcbee Procedia* 1: 287–292. doi: 10.1016/j.apcbee.2012.03.047
- Scharf, D. H., Heinekamp, T., & Brakhage, A. A. (2014). Human and plant fungal pathogens: the role of secondary metabolites. *PLoS Pathogens*, 10(1), e1003859. doi: 10.1371/journal.ppat.1003859
- Schuster A., Schmoll M. (2010) Biology and biotechnology of *Trichoderma*. *Applied Microbiology and Biotechnology* 87:787–799. doi: 10.1007/s00253-010-2632-1
- Schwyn, B., & Neilands, J. B. (1987). Universal chemical assay for the detection and determination of siderophores. *Analytical biochemistry*, 160(1), 47-56. doi: 10.1016/0003-2697(87)90612-9
- Seiboth, B., Ivanova, C., & Seidl-Seiboth, V. (2011). *Trichoderma reesei*: a fungal enzyme producer for cellulosic biofuels. In Marco, A. and Santos, B. (Eds), *Biofuel production-recent developments and prospects*, 309-340.
- Sekhon, G. S. (1995). Fertilizer-N use efficiency and nitrate pollution of groundwater in developing countries. *Journal of Contaminant Hydrology*, 20(3-4), 167-184. doi: 10.1016/0169-7722(95)00067-4
- Sellstedt, A., & Richau, K. H. (2013). Aspects of nitrogen-fixing Actinobacteria, in particular free-living and symbiotic Frankia. *FEMS Microbiology Letters*, 342(2), 179-186. doi: 10.1111/1574-6968.12116
- Senanayake, S. A., Ranaweera, K. K. D. S., Gunaratne, A., & Bamunuarachchi, A. (2013). Comparative analysis of nutritional quality of five different cultivars of sweet potatoes (*Ipomea batatas* (L) Lam) in Sri Lanka. *Food Science & Nutrition*, 1(4), 284-291. doi: 10.1002/fsn3.38
- Sharon, E., Chet, I., Viterbo, A., Bar-Eyal, M., Nagan, H., Samuels, G. J., & Spiegel, Y. (2007). Parasitism of *Trichoderma* on *Meloidogyne javanica* and role of the gelatinous matrix. *European Journal of Plant Pathology*, 118, 247-258. doi: 10.1007/s10658-007-9140-x
- Shrivastava, U. P., & Kumar, A. (2011). A simple and rapid plate assay for the screening of Indole-3-Acetic Acid (IAA) producing microorganisms. *International Journal of Applied Biology and Pharmaceutical Technology*, 2, 120-123.

- Shrivastava, M., Srivastava, P. C., & D'souza, S. F. (2016). KSM soil diversity and mineral solubilization, in relation to crop production and molecular mechanism. In: Meena, V., Maurya, B., Verma, J., Meena, R. (Eds) *Potassium solubilizing microorganisms for sustainable agriculture*, Springer, New Delhi, 221-234. doi: 10.1007/978-81-322-2776-2_16
- Shoresh, M., & Harman, G. E. (2008). The molecular basis of shoot responses of maize seedlings to *Trichoderma harzianum* T22 inoculation of the root: a proteomic approach. *Plant Physiology*, 147(4), 2147-2163. doi: 10.1104/pp.108.123810
- Singh, H., Singh, B. N., Singh, S., & Sarma, B. (2013). Exploring different avenues of *Trichoderma* as a potent bio-fungicidal and plant growth promoting candidate-an overview. *Annual Review of Plant Pathology*, 5, 315-321.
- Sood, M., Kapoor, D., Kumar, V., Sheteiwy, M. S., Ramakrishnan, M., Landi, M., ... & Sharma, A. (2020). *Trichoderma*: The “secrets” of a multitaled biocontrol agent. *Plants*, 9(6), 762. doi: 10.3390/plants9060762
- Srinivasan, R., Sevgan, S., Ekesi, S., & Tamò, M. (2019). Biopesticide based sustainable pest management for safer production of vegetable legumes and brassicas in Asia and Africa. *Pest Management Science*, 75(9), 2446-2454. doi: 10.1002/ps.5480
- Stern, V. M. R. F., Smith, R., Van den Bosch, R., & Hagen, K. (1959). The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid: the integrated control concept. *Hilgardia*, 29(2), 81-101. doi: 10.3733/hilg.v29n02p081.
- Strakowska, J., Błaszczuk, L., & Chelkowski, J. (2014). The significance of cellulolytic enzymes produced by *Trichoderma* in opportunistic lifestyle of this fungus. *Journal of Basic Microbiology*, 54(S1), S2-S13. doi: 10.1002/jobm.201300821
- Sun, J. Z., Liu, X. Z., McKenzie, E. H., Jeewon, R., Liu, J. K., Zhang, X. L., ... & Hyde, K. D. (2019a). Fungicolous fungi: terminology, diversity, distribution, evolution, and species checklist. *Fungal Diversity*, 95, 337-430. doi: 10.1007/s13225-019-00422-9
- Sun, J. Z., Liu, X. Z., Jeewon, R., Li, Y. L., Lin, C. G., Tian, Q., ... & Nilthong, S. (2019b). Fifteen fungicolous Ascomycetes on edible and medicinal mushrooms in China and Thailand. *Asian Journal of Mycology*, 2(1), 129-169. doi: 10.5943/ajom/2/1/7

Surányi, J. (1916). Termelési kísérletek édes burgonyával (*Ipomea batatas*) 1913. és 1914. években. *Kísérletügyi Közlemények* 19(1): 41-49.

Szatmári, G., Bakacsi, Z., Laborczi, A., Petrik, O., Pataki, R., Tóth, T., & Pásztor, L. (2020). Elaborating Hungarian segment of the global map of salt-affected soils (GSSmap): national contribution to an international initiative. *Remote Sensing*, 12(24), 4073. doi: 10.3390/rs12244073

Szekeres, A., Leitgeb, B., Kredics, L., Manczinger, L., & Vágvölgyi, C. (2006). A novel, image analysis-based method for the evaluation of *in vitro* antagonism. *Journal of Microbiological Methods*, 65(3), 619-622. doi: 10.1016/j.mimet.2005.09.014

Széll, Z., Bacsadi, Á., Szeredi, L., Nemes, C., Fézer, B., Bakcsa, E., ... & Sréter, T. (2020). Rapid spread and emergence of heartworm resulting from climate and climate-driven ecological changes in Hungary. *Veterinary Parasitology*, 280, 109067. doi: 10.1016/j.vetpar.2020.109067

Tatusova, T., Dicuccio, M., Badretdin, A., Chetvernin, V., Nawrocki, E. P., Zaslavsky, L., Lomsadze, A., Pruitt, K. D., Borodovsky, M., & Ostell, J. (2016). NCBI prokaryotic genome annotation pipeline. *Nucleic Acids Research*, 44(14). doi: 10.1093/nar/gkw569

Taylor, J. W. (2011). One fungus= one name: DNA and fungal nomenclature twenty years after PCR. *IMA Fungus*, 2(2), 113-120. doi: 10.5598/imafungus.2011.02.02.01

Tejera-Hernández, B., Rojas-Badía, M. M., & Heydrich-Pérez, M. (2011). Potencialidades del género *Bacillus* en la promoción del crecimiento vegetal y el control biológico de hongos fitopatógenos. *Revista CENIC. Ciencias Biológicas*, 42(3), 131-138.

Timofeeva, A., Galyamova, M., & Sedykh, S. (2022). Prospects for using phosphate-solubilizing microorganisms as natural fertilizers in agriculture. *Plants*, 11(16), 2119. doi: 10.3390/plants11162119

Tiwari, S., Lata, C., Chauhan, P. S., & Nautiyal, C. S. (2016). *Pseudomonas putida* attunes morphophysiological, biochemical and molecular responses in *Cicer arietinum* L. during drought stress and recovery. *Plant Physiology and Biochemistry*, 99, 108-117. doi: 10.1016/j.plaphy.2015.11.001

Tiwari, S., Prasad, V., Chauhan, P. S., & Lata, C. (2017). *Bacillus amyloliquefaciens* confers tolerance to various abiotic stresses and modulates plant response to

phytohormones through osmoprotection and gene expression regulation in rice. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1510. doi: 10.3389/fpls.2017.01510

Tomer, A., Singh, R., Maurya M (2015) Determination of Compatibility of *Pseudomonas fluorescens* and *Trichoderma harizianum* Grown on Deoiled Cakes of Neem and Jatropha for Mass Multiplication of *P. fluorescens* and *T. harizianum* in vitro. *African Journal of Agriculture Research*, 10(2): 67-75.

Tóth, G., Hengl, T., Hermann, T., Kocsis, M., Tóth, B., Makó, A., Berényi Üveges, J. 2015. Magyarország mezőgazdasági területeinek talajtulajdonság-térképei (Soil property maps of the agricultural land of Hungary) EUR 27539. doi: 10.2788/673710

Trujillo, M. E., Alonso-Vega, P., Rodríguez, R., Carro, L., Cerda, E., Alonso, P., & Martínez-Molina, E. (2010). The genus *Micromonospora* is widespread in legume root nodules: the example of *Lupinus angustifolius*. *The ISME Journal*, 4(10), 1265-1281. doi: 10.1038/ismej.2010.55

Tsou, S. C., Kan, K. K., & Wang, S. J. (1987). Biochemical studies on sweet potato for better utilization at AVRDC. In: Mackay, K. T., Palomar, M. K., & Sanico, R. T. (Eds) *sweet potato research development and ôr smaH*, SEAMEO-SEARCA, 197.

Tulasne, L. (1860). De quelques sphéries fungicoles, à propos d'un mémoire de M. Antoine de Bary sur les Nyctalis. *Annales des Sciences Naturelles Botanique*, 13, 5-19.

Turner, T. R., James, E. K., & Poole, P. S. (2013). The plant microbiome. *Genome Biology*, 14(6), 209. doi: 10.1186/gb-2013-14-6-209

Turóczi, G., Fekete, C., Kerényi, Z., Nagy, R., Pomázi, A., & Hornok, L. (1996). Biological and molecular characterisation of potential biocontrol strains of *Trichoderma*. *Journal of Basic Microbiology*, 36(1), 63-72. doi: 10.1002/jobm.3620360113

Tutt, M., & Olt, J. (2011). Suitability of various plant species for bioethanol production. *Agronomy Research*, 9(1), 261-267. doi:

Vaidya, G., Lohman, D. J., & Meier, R. (2011). SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*, 27(2), 171-180. doi: 10.1111/j.1096-0031.2010.00329.x

- Vance, C. P., Graham, P. H., & Allan, D. L. (2000). Biological nitrogen fixation: phosphorus-a critical future need? In: Pedrosa, F.O., Hungria, M., Yates, G., Newton, W.E. (Eds.) Nitrogen Fixation: From Molecules to Crop Productivity. *Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture*, 38, 509-514. doi: 10.1007/0-306-47615-0_291
- Vargas, W. A., Mandawe, J. C., & Kenerley, C. M. (2009). Plant-derived sucrose is a key element in the symbiotic association between *Trichoderma virens* and maize plants. *Plant Physiology*, 151(2), 792-808. doi: 10.1104/pp.109.141291
- Vargas, W. A., Crutcher, F. K., & Kenerley, C. M. (2011). Functional characterization of a plant-like sucrose transporter from the beneficial fungus *Trichoderma virens*. Regulation of the symbiotic association with plants by sucrose metabolism inside the fungal cells. *New Phytologist*, 189(3), 777-789. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03517.x
- Verma, M., Brar, S. K., Tyagi, R. D., Surampalli, R. N., & Valero, J. R. (2007). Antagonistic fungi, *Trichoderma* spp.: panoply of biological control. *Biochemical Engineering Journal*, 37(1), 1-20. doi: 10.1016/j.bej.2007.05.012
- Villarreal-Delgado, M. F., Villa-Rodríguez, E. D., Cira-Chávez, L. A., Estrada-Alvarado, M. I., Parra-Cota, F. I., & Santos-Villalobos, S. D. L. (2018). The genus *Bacillus* as a biological control agent and its implications in the agricultural biosecurity. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 36(1), 95-130.
- Vinale, F., Sivasithamparam, K., Ghisalberti, E. L., Marra, R., Woo, S. L., & Lorito, M. (2008). *Trichoderma*–plant–pathogen interactions. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(1), 1-10. doi: 10.1007/s12088-012-0308-5
- von Haeseler, A., Schmidt, H. A., Bui, M. Q., & Nguyen, L. T. (2014). IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Mol. Biol. Evol.*, 32:268-274. doi: 10.1093/molbev/msu300
- Vörös, M., Manczinger, L., Kredics, L., Szekeres, A., Shine, K., Alharbi, N. S., ... & Vágvolgyi, C. (2019). Influence of agro-environmental pollutants on a biocontrol strain of *Bacillus velezensis*. *MicrobiologyOpen*, 8(3), e00660. doi: 10.1002/mbo3.660
- Wang, S., Seiwert, B., Kästner, M., Miltner, A., Schäffer, A., Reemtsma, T., ... & Nowak, K. M. (2016). (Bio) degradation of glyphosate in water-sediment microcosms—A stable isotope co-labeling approach. *Water Research*, 99, 91-100. doi: 10.1016/j.watres.2016.04.041

- Wang, Z., Li, Y., Zhuang, L., Yu, Y., Liu, J., Zhang, L., ... & Wang, Q. (2019). A rhizosphere-derived consortium of *Bacillus subtilis* and *Trichoderma harzianum* suppresses common scab of potato and increases yield. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 17, 645-653. doi: 10.1016/j.csbj.2019.05.003
- Wang, W., Chen, L. N., Wu, H., Zang, H., Gao, S., Yang, Y., ... & Gao, X. (2013). Comparative proteomic analysis of rice seedlings in response to inoculation with *Bacillus cereus*. *Letters in Applied Microbiology*, 56(3), 208-215. doi: 10.1111/lam.12035
- Wang, X., Wang, L., Wang, J., Jin, P., Liu, H., & Zheng, Y. (2014). *Bacillus cereus* AR156-induced resistance to *Colletotrichum acutatum* is associated with priming of defense responses in loquat fruit. *PLoS One*, 9(11), e112494. doi: 10.1371/journal.pone.0112494
- Weller, D. M., Thomashow, L. S., & Cook, R. J. (1995). Biological control of soil-borne pathogens of wheat: benefits, risks and current challenges. *Biological Control: Benefits and Risks*. H. M. a. L. Hokkanen, JM, Cambridge University Press, 4, 149-160. doi: 10.1017/CBO9780511661730.015
- Walter, S., Nicholson, P., & Doohan, F. M. (2010). Action and reaction of host and pathogen during *Fusarium* head blight disease. *New Phytologist*, 185(1), 54-66. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03041.x
- Weltje, L., Simpson, P., Gross, M., Crane, M., & Wheeler, J. R. (2013). Comparative acute and chronic sensitivity of fish and amphibians: a critical review of data. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 32(5), 984-994. doi: 10.1002/etc.2149
- Wilkes, T. I., Warner, D. J., Edmonds-Brown, V., Davies, K. G., & Denholm, I. (2021). The tripartite Rhizobacteria-AM fungal-host plant relationship in winter wheat: impact of multi-species inoculation, tillage regime and naturally occurring *Rhizobacteria* species. *Plants*, 10(7), 1357. doi: 10.3390/plants10071357
- Woo, S. L., & Pepe, O. (2018). Microbial consortia: promising probiotics as plant biostimulants for sustainable agriculture. *Frontiers in plant science*, 9, 1801. doi: 10.3389/fpls.2018.01801
- Wu, Q., Ni, M., Dou, K., Tang, J., Ren, J., Yu, C., & Chen, J. (2018). Co-culture of *Bacillus amyloliquefaciens* ACCC11060 and *Trichoderma asperellum* GDFS1009

enhanced pathogen-inhibition and amino acid yield. *Microbial Cell Factories*, 17(1), 1-12. doi: 10.1186/s12934-018-1004-x

Wu, X., Lyu, Y., Ren, H., Zhou, F., Zhang, X., Zhao, X., ... & Yang, H. (2022). Degradation of oxalic acid by *Trichoderma afroharzianum* and its correlation with cell wall degrading enzymes in antagonizing *Botrytis cinerea*. *Journal of Applied Microbiology*, 133(5), 2680-2693. doi: <https://doi.org/10.1111/jam.15617>

Xiong, J., Xie, L., & Ojaghian, S. (2021). First record of white rot on *Ipomoea batatas* caused by *Sclerotinia sclerotiorum* in China. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 54(7-8), 354-358. doi: 10.1080/03235408.2020.1832380

Yadav, S. K., Dave, A., Sarkar, A., Singh, H. B., & Sarma, B. K. (2013). Co-inoculated biopriming with *Trichoderma*, *Pseudomonas* and *Rhizobium* improves crop growth in *Cicer arietinum* and *Phaseolus vulgaris*. *International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology*, 6(2), 255-259.

Yan, H., Qiu, Y., Yang, S., Wang, Y., Wang, K., Jiang, L., & Wang, H. (2021). Antagonistic activity of *Bacillus velezensis* SDTB038 against *Phytophthora infestans* in potato. *Plant Disease*, 105(6), 1738-1747. doi: 10.1094/PDIS-08-20-1666-RE

Yang, J. W., Nam, S. S., Lee, H. U., Choi, K. H., Hwang, S. G., & Paul, N. C. (2018). Fusarium root rot caused by *Fusarium solani* on sweet potato (*Ipomoea batatas*) in South Korea. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 40(1), 90-95. doi: 10.1080/07060661.2017.1394914

Yanni, Y. G., Rizk, R. Y., Abd El-Fattah, F. K., Squartini, A., Corich, V., Giacomini, A., ... & Dazzo, F. B. (2001). The beneficial plant growth-promoting association of *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* with rice roots. *Functional Plant Biology*, 28(9), 845-870. doi: 10.1071/PP01069

Yasmin, F., Othman, R., & Maziz, M. N. H. (2020). Yield and nutrient content of sweet potato in response of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) inoculation and N fertilization. *Jordan Journal of Biological Science*, 13(1), 117-122.

Yi-Chun, C., & Cheng-Hua, H. (2020). Biocontrol of bacterial spot on tomato by foliar spray and growth medium application of *Bacillus amyloliquefaciens* and *Trichoderma asperellum*. *European Journal of Plant Pathology*, 156(4), 995-1003. doi: 10.1007/s10658-020-01947-5

- Zafra, G., & Cortés-Espinosa, D. V. (2015). Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by *Trichoderma* species: a mini review. *Environmental Science and Pollution Research*, 22, 19426-19433. doi: 10.1007/s11356-015-5602-4
- Zhang, C., Liu, D., Wu, L., Zhang, J., Li, X., & Wu, W. (2019). Chemical characterization and antioxidant properties of ethanolic extract and its fractions from sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) leaves. *Foods*, 9(1), 15. doi: 10.3390/foods9010015
- Zhang, D. F., Xiong, X. L., Wang, Y. J., Gao, Y. X., Ren, Y., Wang, Q., & Shi, C. B. (2021). *Bacillus velezensis* WLYS23 strain possesses antagonistic activity against hybrid snakehead bacterial pathogens. *Journal of Applied Microbiology*, 131(6), 3056-3068. doi: 10.1111/jam.15162
- Zhang, S., Gan, Y., Ji, W., Xu, B., Hou, B., & Liu, J. (2017). Mechanisms and characterization of *Trichoderma longibrachiatum* T6 in suppressing nematodes (*Heterodera avenae*) in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1491. doi: 10.3389/fpls.2017.01491
- Zhang, T., Tang, J., Sun, J., Yu, C., Liu, Z., & Chen, J. (2015). Hex1-related transcriptome of *Trichoderma atroviride* reveals expression patterns of ABC transporters associated with tolerance to dichlorvos. *Biotechnology Letters*, 37, 1421-1429. doi: 10.1007/s10529-015-1806-4
- Zhao, J., Liu, T., Zhang, D., Wu, H., Zhang, T., & Dong, D. (2021). Biocontrol potential of *Trichoderma afroharzianum* TM24 against grey mould on tomato plants. *Current Microbiology*, 78, 4115-4126. doi: 10.1007/s00284-021-02671-x
- Zhou, Y., Yang, L., Wang, J., Guo, L., & Huang, J. (2021). Synergistic effect between *Trichoderma virens* and *Bacillus velezensis* on the control of tomato bacterial wilt disease. *Horticulturae*, 7(11), 439. doi: 10.3390/horticulturae7110439
- Zhumakayev, A. R., Vörös, M., Szekeres, A., Rakk, D., Vágvölgyi, C., Szűcs, A., ... & Hatvani, L. (2021). Comprehensive characterization of stress tolerant bacteria with plant growth-promoting potential isolated from glyphosate-treated environment. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 37(6), 94. doi: 10.1007/s11274-021-03065-8
- Zhumakayev, A. R., Varga, M., Vörös, M., Kocsube, S., Ramteke, P. W., Szekeres, A., ... & Marik, T. (2022). Characterization of the antagonistic potential of the glyphosate-tolerant *Pseudomonas resinovorans* SZMC 25872 strain against the plant pathogenic

bacterium *Agrobacterium tumefaciens*. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1034237. 10.3389/fpls.2022.1034237

Zhumakayev A.R. Ph.D. Thesis. University of Szeged; Szeged, Hungary: 2022. [(accessed on 27 March 2023)]. Comprehensive Examination of Glyphosate-Tolerant Bacteria with Plant Growth-Promoting and Biocontrol Potential. 123p. Available online: https://doktori.bibl.u-szeged.hu/id/eprint/11293/1/Thesis_Zhumakayev.pdf

Zimand, G., Elad, Y., & Chet, I. (1996). Effect of *Trichoderma harzianum* on *Botrytis cinerea* pathogenicity. *Phytopathology*, 86(11), 1255-1260.

8. Köszönetnyilvánítás

Elsősorban szeretném köszönetemet kifejezni témavezetőimnek, Dr. Kredics Lászlónak és Dr. Palanisamy Manikandannak, akik iránymutatást adtak a környezeti mikrobiológiai munkám során és szakmai támogatásukkal lehetővé tették a kitűzött célok elérését.

Köszönettel tartozom Prof. Dr. Vágvölgyi Csabának, hogy lehetőséget és helyet biztosított dolgozatom elkészítéséhez a Szegedi Tudományegyetem Mikrobiológiai Tanszékén.

Köszönöm a 308-as laboratóriumban nyújtott nélkülözhetetlen segítségét Varga Andrásnak, Bordé Ádámnak, Vörös Mónikának, Dr. Marik Tamásnak, Dr. Bencsik-Bóka Bettinának, Dr. Anuar Zhumakayevnek, Dr. Allaga Henriettának, Büchner Ritának, Kedves Orsolyának, Balázs Dóra Krisztinának, hogy bizalommal fordulhattam hozzájuk, amikor segítségre volt szükségem.

Szeretném megköszönni Dr. Szekeres Andrásnak és laboratóriumának a HPLC-MS vizsgálatokban nyújtott segítséget.

Külön köszönetet szeretnék mondani Dr. Kocsubé Sándornak és Dr. Szűcs Attilának, akik bioinformatikai munkájukkal és szakértelmükkel segítették dolgozatom elkészítését.

Köszönetet szeretnék továbbá mondani Dr. Marik Tamásnak és Dr. Szabó Zsoltnak, hogy házi bírálói munkájukkal hozzájárultak dolgozatom végleges változatának elkészüléséhez.

Valamint szeretnék hálás köszönetet mondani Családomnak és Barátaimnak. Szüleimnek a rengeteg segítségért és szeretetért, amit a korábbi tanulmányaim és PhD-éveim alatt kaptam. Különösen szeretném megköszönni Menyasszonyomnak, aki elhozta életem következő szakaszának céljait és ezzel inspirációt adott tanulmányaim befejezéséhez. Továbbá szeretném megköszönni Barátaim támogatását, mikor reménytelennek tűnő helyzetekben is mellettem álltak, és támogattak.

Végül, de nem utolsó sorban szeretnék köszönetet mondani az SZTE TTIK Mikrobiológiai Tanszék összes dolgozójának, hogy munkájukkal és szakértelmükkel segítették dolgozatom elkészítését.

A dolgozat az Interreg-IPA CBC (Hungary-Serbia) HUSRB/1602/41/0031 „Az ökológiai növényvédelmet elősegítő, talajtípusokra adaptált mikrobiológiai termékek fejlesztése - PLANTSVITA” projekt keretén belül valósult meg.