

A talajban élő mikroorganizmusok kölcsönviszonyáról

A különböző fajokhoz tartozó mikroorganizmusok nem egymástól elszigetelt állapotban fejtik ki tevékenységüket a talajban, hanem rendkívül bonyolult biocénózist képeznek, amelyen belül az egyes fajok és fiziológiai csoportok között meghatározott kölcsönviszony áll fenn. Ezt a kölcsönviszonyt az egyes szerzők többféleképpen csoportosítják. WAKSMAN [100] két alapvető együttélési formát különböztet meg, az asszociációt és az antagonizmust. FJODOROV [21] felosztása részletesebb. Szerinte a mikroorganizmusok között fennálló kölcsönviszonyt négy alapvető csoportra lehet felosztani: szimbiózisra, metabiózisra, antagonizmusra és parazitizmusra. Az egyes mikroorganizmus csoportok közötti bonyolult kapcsolatok következtében az egymásrahatások legkülönbözőbb formái érvényesülhetnek, amelyek egymással összefonódnak és sokszor kiegyensúlyozzák egymást, tehát a különböző együttélési formák merev elhatárolása rendkívül nehéz. Ennek ellenére a Fjodorov-féle felosztás jó áttekintést ad az élő világ e méreteiben parányi, de tevékenységüket tekintve rendkívül fontos tagjainak egymáshoz való viszonyáról.

FJODOROV szimbózisnak nevezi az olyan kölcsönviszonyt amikor az együttélésben résztvevő szervezetek anyagcseretermékeiken keresztül kölcsönösen kedvezően befolyásolják egymást. A szimbiózisban résztvevő szervezetek együtt gyorsabban fejlődnek mint külön-külön, sőt egyes esetekben az egymásrautaltság olyan erős, hogy azok egymástól elválasztva nem képesek növekedni.

A biológiai tankönyvek a szimbiózis tipikus példájaként említik az egyes gomba és algafajok közötti együttélést, amely annyira szoros, hogy eredményeként új szervezet jön létre, a zuzmó. FJODOROV [21] szerint ebben a szimbiózisban elsősorban a tömlősgombák (*Ascomycetes*) osztályához tartozó szervezetek vesznek részt, jóllehet egyes szerzők a bazidiumos gombákhoz (*Basidiomycetes*) tartozó szervezeteket is leírták mint a

zuzmóképzésben résztvevő gombapartnereket. A szerző szerint az algák közül mind a kékalgák (*Cyanophyceae*) mind pedig a zöldalgák (*Chlorophyceae*) képesek a gombákkal szimbiózist alkotni. A kékalgák közül a *Nostoc*, *Croococcus* és a *Scytonema* genuszok tagjai, a zöldalgák közül pedig a *Treptopholia* és *Cladospira* családokhoz tartozó szervezetek a leggyakoribbak. A heterotrof gomba micéliumain keresztül felveszi a környezetéből az ásványi sókat és a vizet, s azok egy részét átadja az algapartnernek, amely viszont klorofilja segítségével szénhidrátokat szintetizál és azokból a gombának is juttat. TOBLER [97] kutatásai azt mutatják, hogy a szimbiózis nem korlátozódik csupán az ásványi tápanyagok és az asszimiláták cseréjére, hanem a gombapartner az algák által szintetizált szerves savakat, főleg az oxálsav sóit, az oxalátokat is hasznosítani képesek.

FEHÉR [19] a szimbiózis példájaként említi a lignin elbontásában résztvevő bazidiumos gombák és a cellulozbontó baktériumok együttélését. Más szerzők a szabadonélő nitrogénkötő baktériumok és a cellulozbontó baktériumok közötti kölcsönviszonyt tekintik a szimbiózis példájaként. IMSENECKIJ [36] irodalmi forrásmunkák és a saját vizsgálatai alapján az alábbi következtetésekhez jut: Az együttes tenyésztés folyamán a cellulozbontó baktériumok, — legalább is azok egyrésze — az *Azotobacter* számára szénforrásként értékesíthető anyagcseretermékeket képeznek. A cellulozbontó baktériumok egyrésze az *Azotobacter* sejteinek lizise folyamán képződő produktumokat nitrogénforrásként hasznosítani képes. Felteszi a kérdést, hogy lehet-e ezt szimbiózisnak nevezni, amikor az egyik partner a másik elhalása után, sőt annak eredményeként jut hozzá a számára szükséges táplálékhoz. Fel lehet azonban tételni, hogy az élő *Azotobacter* sejtek által a környezetbe kiválasztott anyagcseretermékeket is képesek a cellulozbontó baktériumok hasznosítani.

A talajban élő mikroorganizmusok szimbiotikus együttélése szempontjából min-

den valószínűség szerint döntő jelentősége van az általuk szintetizált különböző biológiailag aktív anyagoknak. Az egyes mikroorganizmusok biotikus anyag termelésével kapcsolatban jelentős számú irodalmi forrásmunka található, amelyeket egy korábbi dolgozatunkban ismertettünk (SZEGI [93]). A biotikus anyagoknak a mikroba közösségek kialakításában vitt szerepe módszertani nehézségek miatt még kevésbé tisztázott.

A talajmikrobák azonban nem csupán egymással élhetnek szimbiózisban, hanem a magasabbrendű növényekkel is. A legismertebb ilyen együttélési forma a pillangósvirágú növények és a gyökérzetükön élő és gumókat képző nitrogénkötő baktériumok (*Rhizobiaceae*) szimbiózisa, amellyel kapcsolatban a kérdés gyakorlati fontosságára való tekintettel nagyszámú adat található az irodalomban. Újabban BOND [9] hasonló együttélést írt le sok más növény és mikroorganizmus faj között, azonban ezek a megfigyelések még további megerősítésre szorulnak.

A magasabbrendű növények és a mikroorganizmusok szimbiotikus együttélésének másik jellegzetes és erdészeti szempontból nem kevésbé fontos formája a fás növények és a gyökérzetükön előforduló gombaflóra között fennálló kölcsönviszony. Az együttélésben résztvevő mykorrhiza gombákat különbözőképpen csoportosítják attól függően, hogy milyen kontaktusban vannak a gyökérzettel. Legelfogadottabb a FRANK [23] féle csoportosítás, amely endotrof és ektotrof mykorrhiza típusokat különböztet meg, attól függően, hogy a gombafonalak a gyökér szöveteiben helyezkednek-e el, vagy pedig annak felszínén, kapcsolatolatlanul a gyökérrel. Több szerző mutatott rá arra, hogy a FRANK-féle felosztás nem mentes hiányosságoktól. Megfigyelték ugyanis, hogy az ektotrof mykorrhiza esetében a gyökér felszínén elhelyezkedő micéliumtömegekből egyes esetekben olyan hifák nőnek ki, amelyek behatolnak a gyökérszövet sejtközötti járataiba. Ez a jelenség, amelyet ektoendotrof mykorrhizának neveznek, BJÖRKMAN [7, 8] szerint főleg akkor lép fel, amikor a gazdanövény legyengülése következtében a gombaszimbióta hatalmasodik el. Negyedik típusként JAHN [39] peritrof mykorrhizát különböztet meg. Ide szerinte olyan asszociáció tartozik, amikor a gombák micéliumai a gyökér felszínét körülveszik, azonban nincsenek vele közvetlenül kontaktusban. AHROMEJKO [3], valamint POCHON és BARJAC [71] arra mutatnak rá, hogy a peritrof mykorrhizát képező gombák azonosnak

mondhatók a rhizoszféra mikroszervezeteivel.

Jelentős véleményeltérések vannak a szerzőknél a mykorrhiza gombák faji hovatartozását illetően. KELLEY [46] szerint minden gombafaj képes mykorrhizát képezni. Azonban ezt a feltételezést mind- ezideig nem sikerült kísérletekkel alátámasztani, s mindössze 55–60 ra lehet becsülni azoknak a gombafajoknak a számát, amelyekről minden kétséget kizáróan megállapították, hogy szimbiózisban tudnak élni a fás növényekkel. A legismertebb ektotrof mykorrhiza gombák az *Amanita*, *Boletus*, *Cartinarius*, *Lactarius*, *Russula*, *Tricholoma*, *Rizopogon* és *Cenococcum* génuszokhoz tartoznak. Mai ismereteink szerint a nyitvatermők (*Gymnospermae*) közül a *Pinus*, *Picea*, *Abies* és *Larix*, a zárvatermők (*Angiospermae*) közül pedig a *Fagus*, *Carpinus*, *Corylus*, *Quercus* és *Castanea* génuszok tagjai képeznek a bazidiumos gombákkal mykorrhizát. MELIN [60] a fenti ún. obligat típusú mykorrhiza fákon kívül megkülönböztet fakultatív típusú mykorrhiza fákat (*Batula*, *Talix*, *Populus*, *Alnus* és *Tilia* génuszok tagjai), amelyek bár mykorrhiza gombák nélkül gyökérszörök útján is táplálkozhatnak, de gomba asszociációban is előfordulhatnak. Az endotrof mykorrhiza gombák FEHÉR [19] szerint főleg az *Ericaceae* és *Orchidaceae* családokba tartozó növényfajokkal élnek együtt, míg a fák közül a tiszafa (*Taxus*) gyökérzetén található meg.

A mykorrhiza problémával foglalkozó szakemberek az ektotrof mykorrhiza pozitív hatását kezdetben azzal magyarázták, hogy a gombafonalak megnövelik a gyökérzet tápanyagok felvételére képes fel-színét s ezáltal fokozzák a felvett tápanyagok mennyiségét. HATCH [32], MITCHEL, FINN és ROSENTHAL [66], STAHL [83]. A későbbiek folyamán elsősorban ROUNTIEN és DAWSON [76] vizsgálatai bizonyították be, hogy a mykorrhizával borított gyökerek 3–4 szer nagyobb mennyiségű széndioxidot termelnek, mint a mykorrhiza nélküli növény gyökérzete. Az említett szerzők feltételezik, hogy a CO₂ termelés ilyen nagyarányú fokozódása megkönnyíti a talaj ásványi sóinak felvételét, mivel megnöveli a gyökér körüli talajoldatban a hidrogén ionok koncentrációját, amelyek kicserélődnek a légzés folyamán képződő széndioxiddal. Másrészt az oldatba kerülő széndioxid elősegíti a növényi tápanyagok, elsősorban a foszfor feltáródását a gyökérszónában.

A fentiekből látható, hogy a mykorrhiza gombák kedvező hatása nem magyarázható csupán azzal a ténnyel, hogy a

gyökérzethez csatlakozó micélium tömeg az aktív felületet (anyagok felvétele és leadása) növeli, hanem azzal is, hogy a micélium olyan anyagokat juttat magába a gyökérbe, amelyek az utóbbi anyagcseréjét tetemesen befolyásolják (ROU-TIEN és DAWSON [76], McCOMB és GRIF-FITH [58]). A radioaktív izotópokkal vég-zett legutóbbi vizsgálatok (HARLEY és munkatársai [29, 30, 31], KRAMER és WILLBURK [49], MELIN és NILSON [62]) kimutatták, hogy a mykorrhizával rendelkező növények jelentősen több P^{32} foszforizotópot tudnak felvenni, mint amelyek nem élnek asszociációban a gombák-kal. STONE [84] megfigyelései ugyancsak azt támasztják alá, hogy a mykorrhizával rendelkező növények foszfor anyagcseréje intenzívebb, mint azon növényeknek, amelyeknek nincs mykorrhizájuk. A mykor-rhiza társulás ugyancsak elősegíti a nitro-gén és a káliumvegyületek felvételét. WILDE [105], WILDE és ROSENDAHL [106], MELIN [60] és RUSSEL [77] véleménye szerint elsősorban a lassabban minerali-zálódó savanyú humuszt tartalmazó erdei talajokban van rendkívül fontos jelentő-sége a mykorrhiza gombáknak, mivel elősegítik a humusz mineralizációját. Ezzel szemben a kevésbé savanyú, nagyszámú mikroorganizmust tartalmazó termékeny talajokban, ahol a tápanyagok feltáródása intenzíven megy végbe, a mykorrhiza asszociáció jelentősége jóval kisebb.

A mykorrhiza gombák az ásványi sókon kívül képesek hasznosítani a szerves nitrogéntartalmú vegyületeket is, így a különböző aminosavakat és amidokat (MELIN [60], MIKOLA [65], MELIN és MIKOLA [61] stb.). Egyes szerzők (McDOUGAL és DUFRENOY [59], WHITE [104], MARIAT [56] és SLANKIS [81]) a mykor-rhiza gombák pozitív hatását azzal is magyarázzák, hogy azok növekedésserkentő anyagokat szintetizálnak és átadják azokat a növényeknek.

A mykorrhiza gombák amint McDOUGAL és DUFRENOY [59] és mások vizsgálatai megállapították, mint heterotrof szervezetek, széntáplálékukat elsősorban a gazdanövénytől kapják. Ennek tulajdonítható az a megfigyelés, hogy a gombák csak azután jelennek meg a növény gyökérzetén, miután annak levélzete már kifejlődött és asszimilálni képes. BJÖRKMAN [7, 8] szerint a túlevelű fák gyökérzete cukortartalmának növekedésével párhuzamosan emelkedik a gyökérzetet beborító mykorrhiza gombák mennyisége. ROMMEL [75] vizsgálatai azt mutatják, hogy a mykorrhiza gombák csak abban az eset-

ben képesek termőtestet képezni, ha azok asszociációban élnek a fákkal.

Az ektotrof mykorrhiza jelenléte rendkívül fontos sőt egyes esetekben nélkülözhetetlen az erdőtelepítésekben. WHITE [104] és WILDE [105] az Egyesült Államok Wisconsin államában folyó erdőtelepítések során megfigyelték, hogy a túlevelű fák csemetéi mykorrhiza gombákat tartalmazó talajjal történő beoltás nélkül nem képesek növekedni. A szerzők szerint olyan talajokban, ahol korábban már fenyeződő volt s a gombák megmaradtak aktív állapotban a talajban, a csemeték oltás nélkül is kielégítően növekedtek.

Az endotrof mykorrhiza rendkívül el van terjedve a természetben sok lágyszárú és fás növény gyökérzetén. A kutatók megfigyelései szerint a gomba hifái azokon a sejteken keresztül hatolnak be az endoderma szöveteibe, amelyekből a gyökérszőrök nőnek ki, s a szállítószövetek csak a legtrikább esetben fertőződnek. Az endotrof mykorrhiza mezőgazdasági és erdészeti jelentősége még nincsen megnyugtatóan tisztázva. Egyes szerzők kimondottan parazitizmushoz sorolják az endotrof mykorrhiza asszociációt.

A mikroszervezetek együttélésének igen elterjedt formája a metabiózis, amely FJODOROV [21] megfogalmazása szerint olyan kölcsönviszonyt jelent, melynek során az egyik organizmus tápanyagként hasznosítja a másik produktumait. Annak következtében, hogy az egyik organizmus a másik anyagcseretermékeit felhasználja, — ugyanis azok ellenkező esetben felhalmozódnának és mérgezőleg hatnának a szintetizáló szervezetre — jelentősen meggyorsul a mineralizáció folyamata. Ha azt mondjuk, hogy kevésbé ismerik a mikroszervezetek szimbiotikus együttélését, azt is le kell szőgezni, hogy majdnem ismeretlen számunkra az asszociációnak az a formája, amelynek eredményeként mineralizálódnak a talajba kerülő növényi maradványok. RÜBALKINA és KONONENKO [78] arra hívják fel a figyelmet, hogy a növényi maradványok elbontása a különböző mikroorganizmusok bonyolult komplexusának eredményeként megy végbe és ebben a folyamatban résztvevő mikroszervezetek kvalitatív és kvantitatív összetétele a mineralizáció különböző fázisaiban jelentősen különbözik egymástól. A kezdeti szakaszban elsősorban a spórát nem képező baktériumok vannak túlsúlyban amelyek nagy mennyiségben képeznek nyálkaanyagokat. Ebben a szakaszban egyes gombafajok is előfordulnak. A mineralizáció későbbi stádiumában a spórás baktériumok és gombák követ-

keznek. KRASZILNIKOV [51] szerint a növényi maradványok mineralizációjának kezdeti szakaszában a gombák dominálnak, amelyek felhasználják a könnyen értékesíthető szerves savakat, cukrokat és keményítőt. A következő stádiumban a baktériumok tevékenysége kerül előtérbe, melyek a cellulózt, hemicellulózt és a pektint bontják le. A legnehezebben mineralizálódó lignin anyagok elbontásában egyes gombafajok, valamint actinomyeták és proactinomyeták vesznek részt.

FJODOROV [21] a metabiózishoz sorolja a cellulózbontó és nitrogénkötő mikroorganizmerek asszociációját. Laboratoriumi körülmények között végzett vizsgálataik során több szerző, így KALNINS [44,45], IMSENECKIJ [36], IMSENECKIJ és SZOLNCEVA [37], STUCER [87], JENSEN [41] valamint VINTIKA [98] megfigyelték, hogy az *Azotobacter* tápanyagként értékesítheti a cellulózbontó mikroorganizmusok anyagcseretermékeit. Saját vizsgálataink során (SZEGI és GULYÁS [94]) mi is megfigyeltük, hogy az előzőleg mosott *Azotobacter* sejtek Warburg készülékben mért respirációjára a cellulózbontó sugárgombák anyagcseretermékeit tartalmazó tenyészfolyadék szűrlésben hasonló aktivitást mutatott, mint olyan esetben, amikor glukóz képezte az energiaforrást. A talajba vitt szalma mineralizációja, valamint a légköri nitrogén megkötése közötti összefüggésre mutat rá FJODOROV [20] is.

FJODOROV [21] a metabiózis példaként említi az aerob és anaerob mikroorganizmusok között fennálló kölcsönviszonyt a természetben. Ismeretes, hogy az anaerob cellulózbontó baktériumok számottevő mennyiségben mutathatók ki a különböző talajokból, így a jó aerációval rendelkező szerkezetes talajokból is. FJODOROV feltételezi, hogy az anaerob szervezetek fennmaradása és szaporodása azért lehetséges ilyen körülmények között, mivel a mikroorganizmerek települési göcainak felületén aerob mikroorganizmusok elnyelik a levegő molekuláris oxigénjét és ezáltal fejlődési lehetőséget biztosítanak a göcök belsejében élő anaerob szervezetek részére.

A metabiotikus együttélés másik példaként hozza fel FJODOROV a nitrifikáló baktériumok két csoportja, a nitrosobaktériumok és a nitrobaktériumok közötti együttélést. Ismeretes, hogy a nitrifikáció két fázisban megy végbe. Az első fázisban a nitrít baktériumok az ammoniából nitrítet képeznek, amelyet a nitrátképző baktériumok tovább oxidálnak nitrátokká. A nitrátképző baktériumok termékei kiindulási

anyagként szolgálnak a második csoport-hoz tartozó mikroorganizmusok részére.

A mikroorganizmusok együttélésének hamadik formája FJODOROV [21] szerint az antibiózis, amely olyan kölcsönviszonyt jelent, amikor az egyik mikroorganizmus az általa kiválasztott speciális anyagoknak, az antibiotikumoknak segítségével elpusztítja a másik organizmust, vagy gátolja annak szaporodását. KRASZILNIKOV [51] az antibiózis fogalmán belül megkülönböztet bakteriosztatikus, baktericid és bakteriolitikus hatást, attól függően, hogy az antagonista csupán gátolja a másik organizmus szaporodását, vagy pedig elpusztítja azt, illetve az utóbbi esetben feloldja annak sejtjeit. Véleményünk szerint az ilyen csoportosítás meglehetősen relatívnak mondható, mivel egy adott antibiotikum ugyanazon mikroorganizmattal szemben kifejtethet mind bakteriosztatikus, mind pedig baktericid hatást, az alkalmazott dózis erősségétől függően.

Az antibiotikus anyagoknak a talajok mikropopulációja kialakulása szempontjából vitt szerepét az egyes szerzők különbözőképpen értékelik. WAKSMAN és munkatársai [99, 102, 107] az antibiotikus anyagokat olyan anyagcseretermékeknek tekintik amelyek csupán bizonyos véletlen körülmények között szintetizálódnak. Szerintük az antibiotikumtermelés nem faji bélyeg, hanem egyes törzsek sajátossága, s nincs számottevő szerepe a talajmikroorganizmusok tevékenysége szempontjából. A fentiekkel szemben KRASZILNIKOV [50, 51, 52] KORENJAKO és munkatársai [48] több esetben azon véleményüknek adtak kifejezést, hogy az antibiotikus anyagok az azokat szintetizáló mikroorganizmusok normális anyagcseréjének termékei, amelyeket azok fegyvereinek lehet tekinteni. Az antibiotikum termelés szerintük a mikroorganizmusok evolúciója során alakult ki s arra szolgál, hogy segítségével az azokat szintetizáló mikroorganizmerek sikeresebben tudnak versenyezni a létért folytatott küzdelemben más mikroorganizmakkal szemben. E véleményének alátámasztása céljából hozza fel KRASZILNIKOV a „kierőszakolt antagonizmus” jelenségét. A mikroorganizmusok között nagy számban találhatók olyanok, amelyek csak akkor képeznek antibiotikus anyagokat, ha a tápközegben jelen van a konkurrens mikroszervezet is. Ezt a jelenséget először SILLER [79] figyelte meg, majd KRASZILNIKOVON kívül más szovjet szerzők (PERETC [70], IZABELSZKIJ és SZOBOLJEVA [38], SZTRESINSZKIJ [91] is alátámasztották. Lényegében ezt az álláspontot képviselte FEHÉR [19] is.

Az antibiotikus hatásoknak kitett mikroorganizmusok azonban nem passzív szenvedői az antagonisták által szintetizált antibiotikus anyagoknak, hanem igen gyakran ellenanyagokat termelnek, amelyek segítségével hatástalanítják az előbbieket. Több szerző mutatott rá arra, hogy egyes kórokozó baktériumokkal szemben (*Staphylococcus*) a penicillin készítmények hatástalanok, mivel az előbbieket által termelt penicillináz enzim elbontja azokat (ABRAHAM és CHAIN [1], WOODRUFF és FOSTER [109]). Hasonló antimetabolitikumokat képeznek a mikroorganizmusok más antibiotikumokkal szemben is.

A fentiekből kiindulva KRASZILNIKOV [54] feltételezi, hogy az antibiotikumok szintézise a természetben, — ahol az egyes mikroorganizmusok nem egymástól elszigetelten fordulnak elő, — jobban el van terjedve mint a laboratóriumi tenyészetknél. Véleménye szerint az antibiotikus anyagok meghatározott befolyást gyakorolnak a különböző mikroorganizmus-cönózisok kialakulására a talajban, és döntő mértékben befolyásolják az egyes mikroorganizmus fajok elterjedését a természetben.

Az első mikrobagátló anyag a pyocyanin az előállításáról EMMERICH és Löw [17] adtak hírt, míg az első kereskedelmi forgalomba kerülő antibiotikum, a penicillin felfedezése FLEMING [22] nevéhez fűződik. Az azóta eltelt időben az újonnan leírt antibiotikumok száma állandóan növekszik. Ezeknek túlnyomó részét a sugárgombák, mikroszkópikus gombák és baktériumok képezik, azonban egyes szerzők a nyálkagombák (SOBELS [82]), a myxobaktériumok (OXFORD és SINGH [69]), sőt egyes algák (PRATT [73]) esetében is figyelték meg antibiotikum szintézist. Arról is vannak irodalmi adataink, hogy egyes protozoonok mikrobagátló anyagokat szintetizálnak.

A baktériumok közül mind a spórás mind pedig a spórát nem képző fajok között számos antagonista található, amelyek gátolják más fajokhoz tartozó baktériumok, gombák és sugárgombák növekedését. PORTER [72] vizsgálatai szerint a *Bacillus capsulatus*, *Bacillus mesentericus* és *Bacillus mycoides* spórás baktériumok gátolják egy *Helmitosporium* genuszhoz tartozó kórokozó gomba szaporodását. BAMBERG [5] arról ad hírt, hogy egy fajilag nem meghatározott spórás baktérium gátolja a kórokozó üszöggombák (*Tilletia tritici*, *Ustilago zaeae*, *Ustilago levis* és *Ustilago avena*) növekedését. ARK és HUNT [4] adatai szerint a *Bacillus vulgatus* és *Bacillus* sp. baktériumok gátolják több

növényi kórokozó gomba növekedését. AFRIKJAN [2] arról közöl adatokat, hogy a *Bacillus subtilis* és *Bacillus mesentericus* gátolják az *Azotobacter chroococcum* és *Bacillus mycoides* szaporodását.

A spórátlan baktériumok, mind a Pseudomonadaceae mind pedig a Bacteriaceae-hez tartozó fajok között több antagonista található. BISBY [6] szerint az általa kísérletbe vont *Pseudomonas phaseoli* baktériumtörzs gátolja a *Fusarium oxysporum* nevű növényi kórokozó gomba növekedését. FAWCETT [18] adatai azt mutatják, hogy a *Pseudomonas juglandis* elnyomja a *Dothiorella gregaris* gomba szaporodását. JOHNSON és MURVIN [42] szerint egyes spórát nem képző baktériumok antagonistáknak mutatkoztak a különböző növényi kórokozó gombafajokkal szemben.

Bár a baktériumok között jelentős számban fordulnak elő antagonisták, kétségtelen azonban, hogy a legnagyobb számú és gyakorlati felhasználásukat tekintve legfontosabb antagonisták a sugárgombák közül kerülnek ki. Az antagonista sugárgombák nagyon el vannak terjedve a legkülönbözőbb talajokban. NAHIMOVSKAJA [67] szerint az általa izolált 80 actinomyceta törzs közül 47 antagonista sajátosságokkal rendelkezett. WAKSMAN és munkatársai [101] 224 törzset tenyésztettek ki melyek közül 20% igen erős, 23% pedig gyenge antagonistának bizonyult. LANDERKIN és munkatársai [55] által Kanada északi részének talajaiból kiválasztott sugárgombatörzsek 61%-a rendelkezett antagonista sajátosságokkal. KRASZILNIKOV, KORENJAKO és ARTAMONOVA [53] az általuk kitenyésztett 3000 sugárgomba 30%-ánál találtak antagonista sajátosságokat. KORENJAKO és munkatársai [47, 48] megfigyelései szerint a Kola félsziget talajaiból kitenyésztett actinomyceták 10–89%-a antagonista volt. BURKHOLDER [13] különböző talajokból 7369 sugárgombát tenyésztett ki s ezek között 1869 antagonistát talált.

Az antagonista sugárgombák elterjedését a magyarországi talajokban SZABÓ [88] tanulmányozta részletesen. Vizsgálatai arra mutatnak, hogy az erősen savanyú, kilúgozott talajokban élő sugárgombák között gyenge antagonista tulajdonságokkal rendelkező törzsek fordulnak elő. A gyengén savanyú, mezőgazdasági művelésbe vont talajok antagonista actinomycetákban jóval gazdagabbak. A művelésbe vont barna erdőtalajok öszmikroflórájának 60%-át sugárgombák alkotják, s közöttük nagy számban mutathatók ki antagonisták. A trópusi égöv talajaiban

mind a Bikini szigeteken, mind Jamaikában, mind pedig Trinidad szigetének talajaiban sok antagonista sugárgomba fordul elő. THAYSEN [95], MEREDITH [63, 64] JOHNSTONE [43], COOPER és CHILTON [14, 15] 181 louisianai talajmintából 8302 aktinomyceta törzset izoláltak, amelyek közül 18,5–31,5%-ban olyan törzsek voltak kimutathatók, amelyek gátolták a cukornád megbetegedését kiváltó *Phytophthora arrhenouoes* kórokozó gomba szaporodását.

A mikroszkópikus gombák között több antagonista a *Penicillium* és *Aspergillus* genuszokhoz tartozó fajoknál fordul elő, azonban a többi gombafajoknál is jelentős számú antagonista található. Így számos antagonistát írtak le a tömlősgombák, bazidiumos gombák, sőt a phycomyceták között is (BRIAN és munkatársai [12]).

Mint közismert, az első gyógyászatban alkalmazott antibiotikum a penicillin amelyet FLEMING [22] írt le gomba eredetű volt. Az elmúlt években újabb *Penicillium* eredetű antibiotikumokat írtak le, így a canescint, albidint, gladiosavat, griseofulvint stb. Az *Aspergillus* eredetű antibiotikumok közül a legismertebbek a citricin, fumigacin, clavacin, ustin stb.

A mikroorganizmusok által szintetizált antibiotikus anyagoknak a talajban történő felhalmozódásával, illetőleg az ott betöltött szerepével kapcsolatban az e kérdéssel foglalkozó talajmikrobiológusok és fitopatológusok véleménye megoszlik. KRASZILNIKOV [51, 52], KORENJAKO és munkatársai [48] rendkívül fontos szerepet tulajdonítanak az antibiotikus anyagoknak nemcsak a talaj mikrobatárulásainak kialakulásánál, hanem a benne természetesen növények immunológiai sajátosságainak fokozása szempontjából is. WINTER és WILLEKE [108] valamint BRIAN és munkatársai [11] ugyancsak arra mutatnak rá, hogy a talajban felhalmozódó antibiotikus anyagok a gyökérrendszeren keresztül bejuthatnak a növények szöveteibe.

A kutatók egyöntetű megállapításai szerint elsősorban olyan esetben lehet számottevő mennyiségű antibiotikus anyagot kimutatni a talajból, ha azt előzőleg különböző szerves anyagokkal (szalmaliszt, glukóz, keményítő stb.) dúsítják, amelyet az antagonista mikroorganizmet energiaforrásként hasznosíthat, majd sterilizálják a konkurens mikrobák megsemmisítése céljából. A dúsított és sterilizált talajt beoltják az antagonista mikroorganizmussal. GROSSBARD [28] aki ezt a problémát részletesen tanulmányozta, olyan következtetésekhez jutott, hogy a talaj dúsítása

szerves anyagokkal nemcsak a mikroflóra összetételében hoz létre változásokat, hanem a kórokozó mikrobákra ható antibiotikumoknak legalább is helyenként és időlegesen nagyobb koncentrációját idézhetik elő. WRIGHT [110, 111], GREGORY és munkatársai [27], STEVENSON [85, 86], SZEGI [92] ugyancsak arról közölnek adatokat, hogy steril körülmények között antibiotikus anyagok termelődhetnek és halmozódhatnak fel a talajban. Más szerzők, így GOTTLIEB és munkatársai [25, 26], NANDI [68], HESSAYON [33, 34] nem steril talajban is mutattak ki antibiotikus anyagokat, előszörban olyan esetekben, ha azt előzőleg a mikroorganizmetek számára értékesíthető organikus anyagokkal (glukóz, keményítő, szalmaliszt stb.) dúsították.

A talajban termelt antibiotikumok észlelése céljából alkalmazott módszereink meglehetősen durvák, s az a tény, hogy a vizes talajkivonatban, vagy szerves oldószerekkel kivont és bepárolt extraktumok nem tartalmazzák a keresett antibiotikumot, még nem jogosít fel annak feltételezésére, hogy ezen anyagok nem befolyásolják a talajmikrobák tevékenységét. Több szerző (KRASZILNIKOV [50, 51, 52], GARETT [24], BRIAN [10], THORNTON [96]) arra hívja fel a figyelmet, hogy a talajban képződő antibiotikus anyagok elsősorban az antagonista mikroorganizmetek mikrozonái körül fejtik ki hatásukat, azonban nem képesek a talajt antibiotikumokkal átítatni (kontakt-antagonizmus).

Számos dolgozat foglalkozik az antibiotikus anyagok talajban végbemenő inaktivációjának a kérdésével. JEFFERYS [40] szerint az antibiotikumok inaktivációját természetes viszonyok között négy alapvető tényező határozza meg: 1. a talaj kémhatása, 2. biológiai inaktiváció, 3. adszorbeió a talajkolloidok felületén, 4. egyéb faktorok.

A mikrobiológiai irodalomban található adatok szerint (KRASZILNIKOV [52], BRIAN [10], JEFFERYS [40] stb.) a talaj kémhatása döntő mértékben befolyásolja számos talajba vitt antibiotikum inaktivációjának mértékét. A hidrogén ion koncentráció csökkenésével párhuzamosan csökken a talajba vitt antibiotikum készítmény stabilitása.

A biológiai inaktivációt az váltja ki, hogy a mikroorganizmusok elbontják az antibiotikumot. KRASZILNIKOV [52], KRASZILNIKOV és NIKITINA [54] arra mutatnak rá, hogy a mikroorganizmusok ellenanyagokat termelnek, amelyek segítségével hatástalanítják az antibiotikus anyagokat. A mikrobiológiai irodalomban

számos közleményt ismerünk azzal kapcsolatban, hogy a kórokozók által szintetizált penicillináz ferment hatástalanítja a penicillint. Hasonló megfigyeléseket más antibiotikumok esetében is leírtak. KRASZILNIKOV [52] szerint a különböző baktériumok különbözőképpen hatnak az antibiotikus anyagokra.

Az antibiotikumok inaktivációja szempontjából igen fontos jelentőségük van a talajok organikus és anorganikus kolloidjainak amelyek mint számos kutató (WAKSMAN és WOODRUFF [102], THORNTON [96], SIMINOFF és GOTTLIEB [80], MARTIN és GOTTLIEB [57] stb.) megállapította, hogy a talajkolloidok megkötik felületükön az antibiotikumokat. JEFFERYS [40] szerint az antibiotikumok a fentiekén kívül reakcióba léphetnek a talaj különböző elemeivel, vagy az utóbbiak katalizálhatják az inaktivációt.

Szorosan összefügg a fentiekkel a mikroorganizmumok településformáinak kialakulása a talajban, amely a talajmikrobiológia legkevésbé felderített területét képezi. Jóllehet az elmúlt években ezirányban végzett talajmikrobiológiai vizsgálatok eredményei nem mondhatók egyöntetűnek, azonban azzal mindnyájan egyetértenek, hogy a mikroorganizmumok nem diffúz állapotban találhatók a talajrészecskék között, hanem települési góccokat alkotnak. KRASZILNIKOV [50] szerint ezekben a góccokban amelyeknek mérete 20–70 mikron között van, elsősorban egy, vagy néhány, azonban egymással szemben sohasem antagonistá fajokhoz tartozó mikroorganizmumok fordulnak elő. KRASZILNIKOV [51, 52] feltételezi, hogy a mikroorganizmumok góccainak fontos szerepe van a táplálék megszerzéséért folytatott küzdelemben, mivel a góccokba tömörült mikroorganizmumok sikeresebben tudják felvenni a harcot a konkurrens fajokkal szemben. A góccokon belül, KRASZILNIKOV szerint, a mikroorganizmumok által szintetizált antibiotikus anyagok mindig aktív állapotban vannak, míg azokból kikerülve ki vannak téve a gyors inaktivációnak. Az antibiotikumok, mint az azokat szintetizáló mikroorganizmumok fegyverei, megakadályozzák, hogy a góccba idegen mikrobák hatoljanak be, illetve azt megközelítsék. A mikroorganizmumok góccainak a talajban történő kialakulására mutatnak rá SZABÓ, MARTON és OROSZLÁN [90] vizsgálatai is. WALLHAUSER [103] azon véleményének ad kifejezést, hogy a talajokban előforduló antibiotikus anyagok csekély koncentrációjuknál fogva serkentő hatást is gyakorolhatnak, amely SZABÓ [89] szerint gyorsíthatja az élet-

közösségek adaptációját és a mikrobiológiai folyamatok aktivitását. FRAHM és LEMBKE ugyancsak azt hangsúlyozzák, hogy a talajban kis koncentrációban előforduló antibiotikus anyagok hatására a mikroorganizmusok intenzívebben szaporodnak, fejlődési idejük meghosszabodik, s így az egyedek jobban ellenállnak a konkurrens szervezeteknek.

FJODOROV [21] a mikroorganizmumok kölesönviszonya negyedik típusaként a parazitizmust említi. Megfogalmazása szerint parazitizmusnak nevezzük a kölesönviszonynak azt a formáját amikor az egyik mikroorganizmum megtámadja a másikat, feloldja annak sejtjeit. Egyik példaként először HUDJAKOV [35] majd később más szerzők által is leírt mikolitikus baktériumokat hozza fel, amelyek képesek feloldani a növényi kórokozó gombák micéliumait. Egyes szerzők (WAKSMAN [100], POCHON és BARJAC [71]) a parazitizmust nem sorolják külön csoportba, hanem az antagonizmus sajátos formájának tekintik.

A mikolitikus baktériumokhoz hasonlóan, mint közismert, a fágok is megtámadják és feloldják a mikroorganizmusok sejtjeit. Ezek az 50–100 millimikron nagyságú farokkal rendelkező, gömbalakú vagy ovális formájú testecskék kizárólag a mikroorganizmus gazda sejtjeiben képesek szaporodni. A fágok által megtámadott sejtek protoplazmájában erős fiziológiai és morfológiai változások mennek végbe (RAUTENSTEIN [74], DELBRÜCK [16]). Nagy mennyiségben képződik dezoxiribonukleinsav, amely a fágképződés második fázisában apró különálló testecskék formájában különül el. Ezekből komplett fertőzőképes fágok jönnek létre, amelyek a sejtfeloldása után válnak szabaddá. Az egyes mikrobasejtben képződő fágok mennyisége néhánytól több ezerig terjed.

Az irodalomból közismert, hogy a fágok túlnyomó többsége rendkívül specifikus mivel nemcsak meghatározott fajokat, hanem ugyanazon fajnak is csak meghatározott törzseit képesek fertőzni. A baktériumokat károsító fágokat bakteriofágoknak nevezik a sugárgombákat károsító aktinofágokkal szemben. Újabban gombákat megtámadó fágokat is leírtak.

A fágok, mint RAUTENSTEIN [74] és más szerzők rámutattak, rendkívül elterjedtek a természetben. Előfordulnak a legkülönbözőbb talajokban, vizekben, növényi és állati maradványokon és általában mindenütt, ahol mikroorganizmusok élnek. Rendkívül nagy hatást gyakorolnak a különböző mikroorganizmumokra és azoknál új variánsok kialakulásához ve-

zethetnek, ezért az utóbbi időben a genetikai vizsgálatoknál a lizogén transzdukción és a fággenézis jelenségeit egyre kiterjedtebben teszik kutatások tárgyává.

A fentiekből látható, hogy a mikroorganizmusok közötti kölcsönviszony igen bonyolult és sokoldalú, s távolról sem mondható tisztázottnak. Nem fér kétség ahhoz, hogy mesterséges táptalajokon kapott kísérleti eredmények nem azonosíthatók teljesen a talajok speciális körülményeire. A mikroorganizmusok által termelt serkentő és gátló anyagok tanulmányozása közelebb visz bennünket a mikrobátársulások kialakulásának, valamint azok lényegének megismeréséhez. Azonban jelenleg még a mikrobák által a talajban szintetizált anyagok szerepe megfelelő érzékeny vizsgálati módszer hiánya következtében, inkább feltételezésekre mint exakt vizsgálati eredményekre támaszkodunk. Valószínűleg a talajmikrobiológia egyik alapvető feladata az lesz a jövőben, hogy olyan módszereket dolgozzon ki, amelyek alkalmasak lesznek arra, hogy a mikroorganizmusok egymásra gyakorolt hatását, legalább is megközelítőleg, közvetlenül a talajban is regisztrálni tudják.

Irodalom

- [1] ABRAHAM, E. & CHAIN, E.: Enzyme from bacteria to destroy penicillin. *Nature*. **146**. 837, 1940. **151**. 107. 1943.
- [2] AFRIKJAN, E. K.: O zakonomernoszti ekologo-geograficeszkogo raszprosztranenii Bac. myocoides i Bac. mesentericus v szvete mezsvidnogo antagonizma. *Trudü Inszt. Mikrobiol.* **3**. 144. 1954.
- [3] AHROMEJKO, A.: Rol' mikorriza v zszizni leszov. *Lesznoe Hozajszstvo*. (5) 1944.
- [4] ARK, P. & HUNT, M.: Saprophytes antagonistic to phytopathogenic and other microorganisms. *Science*. **93**. 355. 1941.
- [5] BAMBERG, R.: Bacteria antibiotic to *Ustilago zaeae*. *Phytopath.* **21**. 881. 1931.
- [6] BISBY, G.: (1919 cit. FAWCETT 1931).
- [7] BJÖRKMAN, E.: Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. *Symbolae Bot. Upsalensis*. **2**. 1942.
- [8] BJÖRKMAN, E.: The ecological significance of the ectotrophic mycorrhizal association in forest trees. *Svens. Bot. Tidskrift*, **38**. 1. 1944.
- [9] BOND, J.: Fixation of nitrogen in non-legume root nodule plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **13**. 59. 1959.
- [10] BRIAN, P. W.: The production of antibiotics by microorganisms in relation to biological equilibria in soil. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **3**. 537. 1950.
- [11] BRIAN, P. W., HEMMING, H. & MCGOVEN, J.: Origin of toxicity to mycorrhiza in Warcham heath soil. *Nature* **155**. 637, 1945.
- [12] BRIAN, P. W., WRIGHT, J. M., STUBBS, I. & WAX, A. M.: Uptake of antibacterial metabolites of soil microorganisms by plants. *Nature*. **167**. 347. 1951.
- [13] BURCHOLDER, P.: Studies of the antibiotic activity of *Actinomyces*. *J. Bact.* **52**. 503, (1940)
- [14] COOPER, W. E. & CHILTON, S. J. P.: Antibiotics of *Actinomyces* strains to *Pytium arrhenomanes*, *Pytium ultimum* and *Rhizoctonia solani*. *Abst. in Phytopath.* **39**. (5) 1949.
- [15] COOPER, W. E. & CHILTON, S. J. P.: Studies on the antibiotic soil organisms. I. *Actinomyces* antibiotis to *Pytium arrhenomanes* in sugar-cane soils Louisiana. *Phytopath.* **40**. 544. 1950.
- [16] DELBRÜCK, M.: Interference between bacterial virus. II. The mutual exclusion effect and the depressor effect. *J. Bact.* **50**. 150. 1950.
- [17] EMMERICH, R. & Löw, O.: Bacteriolytische Enzyme als Ursachen der Immunität und Heilung von Infektionskrankheiten. *Z. Hyg. Infect.* **31**. 1. 1889.
- [18] FAWCETT, H.: The importance of investigations on the effects on known mixtures of microorganisms. *Phytopath.* **21**. 545. 1931.
- [19] FEHÉR, D.: Talajbiológia. Akadémiai Kiadó. Budapest. 1954.
- [20] FJODOROV, M. V.: Biologiceszkaja fixacija azota atmosferii. *Szeljhozgiz. Moszkva*. 1950.
- [21] FJODOROV, M. V.: Pocsvennaja mikrobiológija. *Izd. Nauka. Moszkva*. 1954.
- [22] FLEMING, A.: On the antibacterial action of cultures of *Penicillium* with

- special reference to their use in the isolation of *B. influenzae*. *Brit. J. Exp. Path.* **10**. 226. 1929.
- [23] FRANK, A. B.: Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. deutsche bot. Ges.* **3**. 28. 1885.
- [24] GARRETT, S. D.: Soil conditions and the disease of wheat. *Ann. Appl. Biol.* **23**. 667. 1936.
- [25] GOTTLIEB, D. & SIMINOFF, P.: The production and role of antibiotics in the soil. *Phytopath.* **42**. 91. 1952.
- [26] GOTTLIEB, D. & SIMINOFF, P.: The production and role of antibiotics in the soil. IV. *Phytopath.* **42**. 493. 1952.
- [27] GREGORY, K. F., ALLEN, O. N., RIKER, A. I. & PETERSON, W. H.: Antibiotics as agents for the control of certain damping of fungi. *Amer. J. Bot.* **39**. 405. (1952).
- [28] GROSSBARD, E.: Antibiotic production by fungi on organic manures and in soil. *J. Gen. Microb.* **6**. 295. 1952.
- [29] HARLEY, J. L. & MCCREADY, C. C.: The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. *New Phytol.* **49**. 388, 1950.
- [30] HARLEY, J. L. & MCCREADY, C. C.: The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. *New Phytol.* **51**. 56. 1952.
- [31] HARLEY, J. L., MCCREADY, C. C. & BRIERLEY J. K.: The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. *New Phytol.* **52**. 124, 1953.
- [32] HATCH, A. B.: The physical basis of mycotrophy in *Pinus*. *Black Rock. Forest. Bull.* **6**. 168. 1937.
- [33] HESSAYON, D. G.: Fungitoxins in the soil. II. Trichothecin its production and inactivation in unsterilized soils. *Soil Sci.* **75**. 395. 1953.
- [34] HESSAYON, D. G.: Fungitoxins in the soil. *Soil Sci.* **75**. 317. 1953.
- [35] HUDJAKOV, J. P.: Liticeseszkoe dejstvo pocsvenüh bakterij na patogenüe gribü. *Mikrobiol.* **4**. 789. 1935.
- [36] IMSENECKIJ, A. A.: Mikrobiologija cellulozü. AN SSSR. Moszkva. 1953.
- [37] IMSENECKIJ, A. & SZOLNCEVA L.: Szimbioz celluloznüh i azotfixirujuscih bakterij. *Mikrobiol.* **9**. 789. 1940.
- [38] IZABELSZKIJ, M. & SZOBOLJEVA P.: K voproszu ob antagonizme mikroorganizmov. *Zsurn. Epid. i Mikrobiol.* N^o 3. 96. 1934.
- [39] JAHN, E.: Die peritrophe Mykorrhiza. *Ber. deutsche bot. Ges.* **52**. 463. 1934.
- [40] JEFFERYS, E. G.: The stability of antibiotics in soils. *J. Gen. Microbiol.* **7**. 295. 1952.
- [41] JENSEN, H.: Nitrogen fixation and cellulose decomposition by soil microorganisms. Aerobic cellulose-decomposers in association with azotobacter. *Proc. Linn. Soc. New South Wales.* **65**. 543. 1940.
- [42] JOHNSON, D. & MURVIN: The antibiosis of certain bacteria to smuts and some other fungi. *Phytopath.* **12**. 843. 1940.
- [43] JOHNSTONE, D. B.: Soil actinomycetes of Bikini Atoll with special reference to their antagonistic properties. *Soil Sci.* **64**. 453. 1947.
- [44] KALNINS, A.: Aerobic soil bacteria that decompose cellulose. *Acta Univ. Latviensis.* **11**. 221. 1930.
- [45] KALNINS, A.: A detailed study of the spore-forming aerobic cellulose decomposing bacteria has been made by P. E. Simola. *Ann. Acad. Sci. Fenn. A.* **34**. N^o 1. 1931.
- [46] KELLEY, A. P.: Mikotrofia rasztenij. *Izd. Inosztr. Lit. Moszkva* 1952.
- [47] KORENJAKO, A. I., KUCSAJEVA A. G. & MISUSZTINA J. E.: Raszprosztrananije aktinomicetov antagonisztoz v pocsvah Kolszkogo Poluosztrova. *Mikrobiol.* **24**. 62. 1955.
- [48] KORENJAKO, A. I., ARTOMONOVA, O. I. & LETUNOVA, S. V.: Obrazovaniye i szohraneniye antibioticeseszkih vescesztv aktinomicetov v pocsve. *Mikrobiol.* **24**. 550 1955.
- [49] KRAMER, P. J. & WILLBURK, K. M.: Absorption of radioactive phosphorus by mycorrhizal roots of Pine. *Science.* **110**. 8. 1949.
- [50] KRASZILNIKOV, N. A.: Ocsagovoe raszprosztrananije mikroorganizmov v pocsve. *Izv. AN SSSR szer. biol.* **1**. 193. 1936.

- [51] KRASZILNIKOV, N. A.: Aktinomicetü antagonisztü i antibioticeszkie vescesztva. Izd AN SSSR. Moszkva. 1950.
- [52] KRASZILNIKOV, N. A.: Mikroorganizmü i vüszsie rasztenija. Izd. AN SSSR. Moszkva. 1958.
- [53] KRASZILNIKOV, N. A., KORENJAKO, A. I. & ARTOMONOVA, O. I.: Raszprosztratenije aktinomicetov antagonisztov v pocsvah. Mikrobiol. **22**. 3. 1953.
- [54] KRASZILNIKOV, N. A. & NIKITINA, N. I.: Vlijanije produktov zszinedejatelnosztü bakterij na aktivnoszt antibiotikov. Mikrobiol. **20**. 217. 1951.
- [55] LANDERKIN, G. B., SMITH, J. R. G. & LOCHEAD, A. G.: A study of the antibiotic activity of actinomycetes from soils of northern Canada. Canad. J. Res. **28**. C 690. 1950.
- [56] MARIAT, F.: Recherches sur la physiologie des embrions d'orchidées. Rev. Gen. Bot. **59**. 324. 1952.
- [57] MARTIN, N. & GOTTLIEB, D.: The production and role of antibiotics in the soil. II. Terramycin. Phytopath. **42**. 294. 1952.
- [58] MCCOMB, A. M. & GRIFFITH, J. E.: Growth stimulation and phosphorus absorption of mycorrhizal and non-mycorrhizal Northern White Pine etc. Plant. Physiol. **21**. 11. 1946.
- [59] MCDUGAL, D. T. & DUFRENOY, J.: Mycorrhizal symbiosis in Aplectum, Collarolhiza and Pinus. Plant. Physiol. **21**. 1. 1944.
- [60] MELIN, E.: Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Fischer. Jena. 1925.
- [61] MELIN, E. & MIKOLA, P.: Effect of some amino-acids on the growth of Cenococcum graniforme. Physiol. Plant. **3**. 88. 1950.
- [62] MELIN, E. & NILSON, H.: Transfer of radioactive phosphorus of Pine seedlings by means of mycorrhizae hyfae. Physiol. Plant. **3**. 88. 1950.
- [63] MEREDITH, C. H.: Soil Actinomyces in relation to Panama disease of banana. Phytopath. **36**. 406. 1946.
- [64] MEREDITH, C. H.: Soil Actinomyces applied to banana plants in the field. Phytopath. **36**. 983. 1946.
- [65] MIKOLA, P.: On the physiology and ecology of Cenococcum graniforme as a mycorrhizal fungus of birch. Commun. Inst. Forest. Fennianae. **36**. 1. 1948.
- [66] MITCHELL, H. L., FINN, P. F. & ROSENDAHL, R. O.: The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. Black Rock Forest Papers, **1**. 58. 1937.
- [67] NAHIMOVSKAJA, M. I.: Antagonizm mezsdu aktinomicetami i pocsvenniümi bakterijami. Mikrobiol. **6**. 131. 1937.
- [68] NANDI, P. N.: The influence of antibiotics on microorganisms in soil. Ph. D. Thesis University of London. 1948.
- [69] OXFORD, A. E.: Factors contributing to the bacteriolytic effect of species of Myxococcus upon viable Eubacteria. Nature (London) **158**. 745. 1946.
- [70] PERETC, L. G.: Znacsenie normalnoj mikroflorü dlja organizma cseloveka. Moszkva. 1955.
- [71] POCHON, J., & DE BARJAC, H.: Microbiologie du sol. Dunod. Paris. 1958.
- [72] PORTER, C.: Concerning the characters of certain fungi as exhibited by their growth in the presence of other fungi. Amer. J. Bot. **11**. 168. 1924.
- [73.] PRATT, R.: Chlorellin, an anticacterial substance from Chlorella. Science **99**. 351. 1944.
- [74] RAUTENSTEIN, J. I.: Bakteriofagia. Izd. AN SSSR. Moszkva. 1955.
- [75] ROMMEL, L. G.: A trenching experiment in spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy. Svensk. Bot. Tiskr. **32**. 89. 1938.
- [76] ROUTIEN, J. B. & DAWSON, R. F.: Some interrelationship of growth, salt absorption, respiration and mycorrhizal development in Pinus echinata. Amer. J. Bot. **30**. 440. 1943.
- [77] RUSSEL, E. J.: Soil conditions and plant growth. 8th ed. Logmans. Green and Co. London. 1950.
- [78] RÜBALKINA, A. V. & KONONENKO E. V.: Mikroflora razlagajuscisihszja rasztitelnüü oszatkov. Pocsvovedenie, N° 5. 21. 1959.

- [79] SILLER, J. G.: Napravlennij antagonizm mikrobov. Kiev. 1952.
- [80] SIMINOFF, P. & GOTTLIEB, D.: The production and role of antibiotics in the soil. I. Fate of streptomycin. *Phytopath.* **41**. 420. 1951.
- [81] SLANKIS, V.: Einfluss von Exsudaten von *Boletus variegatus* auf die dichotomische Verzweigung isolierter Kieferwurzeln. *Physiol. Plant.* **1**. 390. 1948.
- [82] SOBELS, J. C.: *Ann. Inst. Pasteur*, **75**. 147. 1948. (cit. POCHON J. & DE BARJAC H.: *Microbiologie du sol*. Dunod, Paris. 1958).
- [83] STAHL, E.: Der Sinn der Mykorrhizenbildung. *Jahrb. wiss. Bot.* **34**. 539. 1900.
- [84] STONE, E. L.: Some effects of mycorrhizae on the phosphorus nutrition of Minterey pine seedlings. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **14**. 340. 1949.
- [85] STEVENSON, J. L.: Antibiotic activity of actinomycetes in soil and their controlling effects on root-rot wheat. *J. Gen. Microbiol.* **14**. 440. 1954.
- [86] STEVENSON, J. L.: Antibiotic production by actinomycetes in soil demonstrated by morphological changes induced in *Helminthosporium sativum*. *Nature*. **174**. 598. 1954.
- [87] STUCER, J.: O szimbioticszeszkil otnosenijah mezsdü cellulozorazlagajusesimi bakterijami i azotobacterom. *Mikrobiologija* **14**. 129. 1945.
- [88] SZABÓ, I.: Antibiotika erzeugende Actinomycetes in Böden Ungarns. *Die Naturwissenschaften* **43**. 330. 1956.
- [89] SZABÓ, I.: A talajmikrobák antagonizmus kérdéseinek mai állása. *Agrokémia és Talajtan* **2**. 439. 1953.
- [90] SZABÓ, I., OROSZLÁN, I. & MARTON, M.: A talajmikrobák gócszerű településének okairól. *Agrokémia és Talajtan* **5**. 183. 1956.
- [91] SZTRESINSZKI, M. O.: Napravlenaja izmensivoszt bakterij pod vlijaniem zszinedejatelnoszti drugih form mikroorganizmov. *Zsurn. Obscs. Biol.* **11**. 131. 1950.
- [92] SZEGI, J.: A talajban élő sugárgombák hatása az *Azotobacter* fejlődésére természetes viszonyok között. *Agrokémia és Talajtan*. **8**. 153. 1959.
- [93] SZEGI, J.: A talajmikrobiológiai kutatások néhány időszerű problémája. *MTA Agrártud. Oszt. Közlem.* **20**. 279. 1962.
- [94] SZEGI, J. & GULYÁS, F.: Egyes cellulóz-bontó mikroorganizmusok anyagcseretermékeinek hatása az *Azotobacter* légzésére, valamint a lucernamagvak csírázására. *Agrokémia és Talajtan*. **12**. 99. 1963.
- [95] THAYSEN, A. C., FORSYTH, W. G. C. & THAYSEN, J.: Organisms producing antibiotics in tropical soils. *Nature*. **163**. 835. 1949.
- [96] THORNTON, H. G.: The ecology of microorganisms in soil. *Proc. Roy. Soc. Biol.* **145**. 364. 1956.
- [97] TOBLER, F.: Ernährungsphysiologie der Flechten. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* **29**. 1911.
- [98] VINTIKA, J.: Příspěvek ke studiu symbios *Azotobacteria*. *Českoslov. Biol.* **2**. (2) 1953.
- [99] WAKSMAN, S. A.: Microbial antagonism and antibiotics substances. *Comm. Fund. New York*. 1945.
- [100] WAKSMAN, S. A.: *Soil microbiology*. Wiley. New York. 1952.
- [101] WAKSMAN, S. A., HORNING, A. L., WELSCH, M. & WOODRUFF, H. B.: Distribution of antagonistic Actinomycetes in nature. *Soil Sci.* **54**. 281. 1942.
- [102] WAKSMAN, S. A. & WOODRUFF, H. B.: The occurrence of bacteriostatic and bactericidal substances in the soil. *Soil Sci.* **53**. 233. 1942.
- [103] WALLHÄUSER, K. H.: Investigations on the antagonistic behaviour of microorganisms in their natural habitat. *Arch. für Microbiol.* **16**. 237. 1951.
- [104] WHITE, P. D.: Prairie soil as a medium for tree growth. *Ecology* **22**. 398. 1954.
- [105] WILDE, S. A.: Mycorrhizal fungi, their distribution and effect on tree growth. *Soil Sci.* **78**. 23. 1954.
- [106] WILDE, S. A. & ROSENDAHL, L. O.: Value of potassium feldspar as a fertilizer in forest nurseries. *J. Forestry* **43**. 366. 1945.
- [107] WILLEMIN, P. & LECHEVALIER, H. & WAKSMAN, S. A.: Antibiotics of Actinomycetes with special reference

- to their role in the physiology of the organism producing them. Congr. Intern. Microbiol. 177. Roma. 1953.
- [108] WINTER, G. & WILLEKE, L.: Über die Aufnahme von Antibiotika durch höhere Pflanzen und ihre Stabilität in natürlichen Böden. Naturwissenschaften. **38**. 455. 1951.
- [109] WOODRUFF, H. & FOSTER, I.: Microbiological aspects of penicillinase. J. Bact. **49**. 7, 1945.
- [110] WRIGHT, J. M.: Production of gliotoxin in unsterilized soil. Nature. **170**. 673. 1952.
- [111] WRIGHT, J. M.: The production of antibiotics in soil. Ann. Appl. Biol. **43**. 288. 1955.

SZEGI JÓZSEF

Érkezett: 1966. február 14.