

A növényi nitrogén-hasznosítás elemei és kihívásai

Veres Szilvia

biológus, egyetemi docens, Debreceni Egyetem, Debrecen¹

Bevezetés

Napjaink növénytermesztésének úgy kell élelemmel ellátnia a Föld növekvő népességét, hogy a fenntarthatóság elveinek megfeleljen. A talajok termékenységének fenntartása kulcsfontosságú mind a mennyiségi, mind a minőségi elvárásoknak tekintetében. A nitrogén-műtrágyázás a növényi produkció növelésének egyik legfontosabb eszköze világszerte, ugyanakkor nem megfelelő mennyiségben való alkalmazása környezeti-, természetvédelmi, egészségügyi károkat okozhat. A túlzott műtrágya-használat gazdaságilag is előnytelen a felhasználó számára, az emelkedő bekezdési költségek miatt jelentősen csökkenti a profitot. Az optimális mennyiség kijuttatása, valamint olyan genotípusok kiválasztása, melyek az eddig optimálisnak tartott mennyiségnél kevesebb adaggal is ugyanolyan minőséget és hozamot produkálnak, megoldást jelent a felvetett problémákra. Vajon mit jelent az 'optimális' mennyiség? Fajon belül és a külső körülményekhez alkalmazkodva milyen különbségek vannak az ideálisan kijuttatandó mennyiségekben? A műtrágyázás csökkentésének hatékony eszköze az olyan genotípusok kiválasztása, melyek kisebb tápanyagszintnél is ugyanazt a mennyiségű és kiváló minőségű termést produkálják, alapot adva ezzel a további nemesítések számára. Ennek a megvalósulásához azonban részleteiben ismernünk kell a növényi nitrogén-hasznosítási hatékonyság összetevőit, valamint az azokat befolyásoló tényezők kapcsolatrendszerét.

Röviden a nitrogénről

A nitrogént hivatalosan Daniel Rutherford skót orvos fedezte fel 1772-ben, a levegőből elválasztva, lemérve annak sűrűségét is. Az ismert tény alapján, mely szerint a nitrogéngáz nem táplálja az égést, Antoine Laurent de Lavoisier francia vegyész „fojtó levegő”-nek illetve „azote”-nak nevezte el a görög *azotos* szó után, melynek jelentése: élettelen. A ma használatos nitrogén elnevezés a francia *nitrogène* szóból

¹ A 2018. évi DAB Plakett díjjal kitüntetett kutató előadása.

származik, amelyet 1790-ben alkotott meg Jean-Antoine Chaptal ugyancsak francia kémikus, a görög *nitron* (nátrium-karbonát) és a francia *gène* (termelő) szavakból.

A nitrogén nagy elektronegativitású nemfémes elem, mely elemi állapotban színtelen, szagtalan, íztelen kétatomos gáz (N_2). Vegyértékében öt elektron található, ennek következtében a legtöbb vegyületében három vegyértékű, háromszoros kovalens kötés létesítésére képes inert gáz. E kötésnek az erőssége meghatározó a természetben és az emberi gazdasági tevékenységek szempontjából, mert megnehezíti a nitrogéngáz más vegyületekké alakítását, de megkönnyíti azok N_2 gázzá visszaalakítását. A Föld légkörének közel 80%-át (78,09 t^o%) N_2 alkotja. Légköri nyomáson a molekuláris nitrogén forráspontja $-195,79$ °C; olvadáspontja pedig $-210,01$ °C. Sűrűsége a víz sűrűségének 80,8%-a.

Univerzum léptékben mérve is gyakran előforduló elem, becslések szerint galaxisunkban és a Naprendszerben a hetedik leggyakoribb. A természetben a nitrogén sokféle oxidációs állapotban fordul elő. A légkörben $N_2(0)$, $NH_3(-3)$, dinitrogén-oxid $N_2O(+1)$, nitrogén-monoxid $NO(+2)$, nitrogén-dioxid $NO_2(+4)$ vannak jelen. Kevésbé ismert tény, hogy az N_2O üvegházhatása csaknem 300-szorosa a CO_2 -nak. A talajban és a vizekben pedig nitrát $NO_3^-(+5)$, ammónium $NH_4^+(-3)$ és oldott N_2 található. Az élő szervezetekben a nitrogén a negyedik leggyakoribb elem a szén, a hidrogén és az oxigén után.

A nitrogén körforgalma a természetben

A szerves kötésben lévő nitrogén elsődleges forrása a légköri N_2 , de az évente közel 170 Tg N biológiai megkötéssel való hasznosulása csak mikroorganizmusok közreműködésével valósul meg. A mikroorganizmusok lehetnek a talajban szabadon élő aerob és anaerob fajok, akik képesek az elemi nitrogént ammóniumsókká és nitráttá alakítani. A szimbiózisban élők közül a pillangósvirágú növények gyökérgümőiben a *Rhizobium* baktériumok által ammóniává redukált nitrogén mennyisége a legjelentősebb, elérheti a $200\text{--}250$ kg ha⁻¹ év⁻¹ megkötött nitrogént. Az együttműködés nemcsak a résztvevő partnerek számára előnyös, hanem alapvető jelentőségű a bioszféra nitrogén-körforgalmában is. Dashora (2011) becslése szerint a pillangósok gyökérgümőiben megkötött légköri nitrogén mennyisége évente elérheti a 35-40 millió tonnát. A gümő kialakulásában a növényi hormonoknak is fontos szerep jut, így a citokinineknek, auxinoknak, gibberellineknek és brassinoszteroidoknak serkentő hatása van a gümőképződésre, ugyanakkor az abszcizinsav, a jázmonsav, az etilén és a szalicilsav gátolják azt (Oldroyd et al., 2011). A nitrogénkötő baktériumok a növényi növekedést serkentő talajbaktériumok csoportjába sorolhatók (PGPR: *Plant Growth Promoting Rhizobacteria*). Napjaink környezetkímélő, fenn-

tartható növényi tápanyag-utánpótlásának egyik módja ezen baktériumok alkalmazása – más hasznos baktériumokkal együtt – mikroorganizmus alapú ‘biotrágya’-ként (Veres et al., 2007, 2008).

A növények a talajból NH_4^+ (ammónium) és főként NO_3^- (nitrát) ionokat vesznek fel saját testük felépítésére (Crawford és Glass, 1998). A legtöbb növény számára azonban a talajoldatban oldott NO_3^- a fő szervesetlen nitrogénforrás, melyet a nitrátredukció során NH_4^+ -vá redukálnak, amit azután szerves vegyületekbe építenek be. A nitrátfelvétel a gyökérszinten történik. Két nitráttranszporter-rendszer létezik és működik együtt a növényekben, koordinálva a nitrát felvételét a talajoldatból és elosztását az egész növényben (Tsay et al., 2007). A felvett nitrát asszimilációja a gyökérben is zajlik, de nagyobb mennyiségben szállítódik tovább a hajtások felé. A NO_3^- redukciója két lépésben zajlik. A NO_3^- ionból nitrát-reduktáz enzim segítségével NO_2^- (nitrit) keletkezik a citoplazmában, majd nitrit-reduktáz enzim segítségével NH_4^+ (ammóniumion) keletkezik a kloroplasztiszban és glutamin-szintetáz által a kloroplasztiszban és a citoplazmában. A felvett nitrátból képződött és a közvetlenül, ammónia-transzportereken keresztül felvett ammónia tovább asszimilálódik aminosavakba (reduktív aminálás) a glutamin-szintetáz (GS)/glutamin-2-oxoglutarate aminotranszferáz (GOGAT) cikluson keresztül. Az asszimilált nitrogént a keletkezett glutaminsavból más aminosavakba a transzaminázok, vagy aminosav-transzferázok viszik át. A folyamathoz szükség van egy aminosav-donorra és egy α -ketosav akceptorra. A húszféle aminosav szénváza a fotoszintézis és a légzés néhány köztes termékéből képződik, ez a tény önmaga is igazolja a szén- és nitrogén-anyagszere szoros kapcsolatát, egymásrataltságát.

Az állati szervezetben a növények által szintetizált és táplálékként elfogyasztott fehérjék előbb más fehérjékké alakulnak át, majd az életfolyamatok során elhasználódnak, elbomlanak és egyszerűbb nitrogéntartalmú vegyületek (húgsav, karbamid stb.) formájában kiürülnek a szervezetből. Az állati ürülék valamint az elhaló növényzet a talajba kerülve elrothad, és a bennük lévő nitrogéntartalmú vegyületekből az ammonifikáció során ammóniumsók keletkeznek. Ez utóbbiakat a növények ismét hasznosítani tudják, így a körforgás újratekődik. A ciklus veszteségeként jelenik meg az ammonifikáció során képződő NH_3 volatilizációja, ami becslések szerint 100 Tg nitrogén veszteséget jelent évente. A savas, nem jól szellőző talajokban folyó denitrifikációs folyamatok ugyancsak jelentős veszteséget eredményezhetnek. A veszteséghez hozzájárul a nitrát talajból való könnyű kimosódása is. A nitrogén körforgását az emberi tevékenység egyre nagyobb mértékben befolyásolja, így a learatott terméssel jelentős mennyiségű nitrogén kerül ki a rendszerből, amit jó esetben pótolnak. Az ember ipari méretekben végzi a levegő nitrogénjének megkötését

(döntően az ammónia-szintézisben). Ugyanakkor számos technológia nitrózus gázokat bocsát a levegőbe. Mindkét tevékenység következményeként jelentősen nő a talajvíz és a felszíni vizek nitrát tartalma, ami az emberi egészségre káros hatással van. A kijuttatott nitrogénműtrágyák növényekben nem hasznosuló hányada a felszíni vizekbe, vagy a talajvízbe kerülhet, illetve a talaj redukív, anaerob körülményei között mikroorganizmusok denitrifikálják, és a nitrogén egy része (N_2O , vagy ammónium formájában) a légkörbe kerül. Karbamid kiszórásakor akár annak 15–20%-a is elillanhat ammónia formájában, ha lúgos kémhatású talajra juttatják ki és nem munkálják be a talajba. Bármilyen legyen is a növény által fel nem használt nitrogén sorsa, az jelentősen terheli, szennyezi a környezetet: az EU25-ös országokban az üvegházhatású gázok 9,5%-a mezőgazdasági eredetű (Environmental Protection Agency, 2006). A talajok nitrifikációs-denitrifikációs folyamatának termékei, a nitrogén-oxidok további problémát jelentenek. A dinitrogén-oxid (N_2O) kevésbé reakcióképes, hosszú tartózkodási idejű gáz, kibocsátásának mértéke elsősorban a talaj szervesanyag- és nitrogéntartalmától, víztartalmától és hőmérsékletétől függ. A talajok víztartalma ugyancsak fontos az N_2O keletkezése szempontjából. Viszonylag alacsony relatív talaj-víztartalom esetén nitrogén-monoxid (NO) keletkezik, míg nagy relatív víztartalomnál (60–80%) N_2O gáz szabadul fel. Könnyen belátható, hogy a nitrifikációs folyamatok gátlásával mind gazdasági, mind környezetvédelmi problémákat oldhatunk meg a nitrogén-oxidok kibocsátásának csökkentése révén. Japán és kolumbiai kutatók együttműködésének köszönhető az a megfigyelés, mely szerint egyes trópusi és mérséklet-éghajlati gyökerei olyan anyagokat választanak ki, melyek gátolják a biológiai nitrifikációt: biológiai nitrifikációs inhibitorok (BNI). A biológiai nitrifikációt gátló anyagok kutatása az 1980-as évek elején kezdődött, de igazán csak a 2000-es években értek el kiemelkedő eredményeket Subbarao és munkatársainak vizsgálatai eredményeként. Vizsgálataik szerint a növények által kiválasztott biológiai nitrifikációs inhibitoroknak potenciális szerepe lehet a nitrogénhasznosítási hatékonyságának növelésében (Subbarao et al., 2015). A nitrogénműtrágyázás növekvő mértéke illetve a klímaváltozás fokozódása miatt ezen biológiai nitrifikációs inhibitorok kutatása, az abban szerepet játszó anyagok leírása mint újabb, kiemelt jelentőségű szabályozással bíró folyamat vizsgálata kap szerepet (Antal et al., 2014).

További jelentős veszteséget jelent a nitrát-ion kimosódása, mivel jól oldódó sókat képez, melyek a talajvíz mozgásával a talaj mélyebb rétegeibe mosódhatnak, mivel negatív töltésük miatt nem adszorbeálódnak a talajkolloidok felületén. A növények számára ugyancsak hozzáférhetetlen formát jelent, ha az ammóniumionok az agyagásványok rétegrácsai közötti résben megkötődnek, fixálódnak. Ennek mértékét

a talaj ammónium-ionokban való telítettsége, a kémhatás és a többi kation jelenléte befolyásolja. Ugyancsak nitrogénvesztést jelent a fentebb már említett nitrogén-immobilizáció, melynek során a nitrogént a mikroszervezetek megkötik és beépítik saját szerkezetükbe.

A szén és nitrogén anyagcseréjének kapcsolata

A fotoszintézis és a nitrogén-anyagcsere közötti kapcsolat alapjai jól ismertek, de napjainkban is intenzív kutatás tárgyát képezik. A fotoszintézis során adenzin-trifoszfát (ATP) – mely molekula az adeninbázis révén nitrogén tartalmú – és redukált nikotinamid-adenin-dinukleotid (NADPH+H⁺) molekulák képződnek, melyek szén- és nitrogéntartalmú molekulák szintézisére fordítódnak. A fotoszintézis és a nitrogén-anyagcsere közötti összefüggést több kapcsolódási pont is erősíti. Az eritroz-4-foszfát az aromás aminosavak egyik primer prekursora, valamint a ribóz-5-foszfát a ribonukleinsavak, nukleotidok ribózának prekursora. Emellett a glikolízis során ketosavak keletkeznek, melyek az aminosavak kiindulási anyagai. A kloroplasztiszokban folyik NH₄⁺ asszimiláció is, amihez a szükséges kofaktorokat (ATP, NADPH+H⁺) a fényreakció szolgáltatja. A N-ellátottság a kloroplasztiszok fotoszintetikus pigmentjeinek, a klorofiloknak a mennyiségét is befolyásolja, hiszen a levél N-tartalmának többsége a klorofilokban található (Peterson et al., 1993). A növények adott stresszhelyzet hatására először a fehérjéket és a klorofilokat kezdik lebontani, ezért a klorofill vesztéssel környezeti stresszre, tápelem hiányra lehet asszociálni. Általában elmondható, hogy a levelek magasabb N-tartalma összefügg a nagyobb maximális fotoszintetikus rátával, ami a kloroplasztiszokban jelenlévő nagy mennyiségű szerves nitrogéntartalomnak (pl.: Calvin-ciklus fehérjéi) köszönhető, e vegyületek nagy része a fotoszintézis szerves részét képezi (Evans és Seemann, 1989). Erős pozitív korrelációt figyeltek meg a levelek fotoszintézisének fényteltettségi pontja és azok szerves N-tartalma között is (Reich et al., 1994, 1995 a, b).

A ribulóz-1,5-difoszfát-karboxiláz-oxigenáz (RUBISCO) a Calvin-ciklus kulcsenzime, a legnagyobb mennyiségben előforduló fehérje a szárazföldi organizmusokban (Raven, 2013). Ez az enzim a levél összes oldható fehérjetartalmának 30–60 %-át alkotja a C3-as növényekben, a C4-esekben ez 5–20%-ot tesz ki. Továbbá a C3-as növényekben a levél nitrogéntartalmának 15–30%-a a RUBISCO-ban van. Ugyanakkor a RUBISCO a C3-as növényekben az oxigenáz funkciója révén fotorespiratórikus ammóniát termel vissza. A C4-es kukoricában a levél nitrogéntartalmának csak 6,5%-át tartalmazza a RUBISCO. A C3-as növények 2–2,5-szer több RUBISCO-t tartalmaznak egységnyi nitrogénre vonatkoztatva, mint a C4-es növények. Az enzim

mennyisége és aktivitásbeli különbsége is nagymértékben befolyásolja azt, hogy a fajok mennyire tudják a rendelkezésükre álló nitrogén hatékonyan hasznosítani (Rowan et al., 1987). A nitrogénellátás a RUBISCO koncentrációján keresztül nagy hatással van a Calvin-ciklus aktivitására is. A megnövekedett RUBISCO-aktivitás gyorsuló nitrát átalakulást, ezáltal fokozódó fotoszintetikus teljesítményt eredményezett só tűrő alanyoknál (Liu et al., 2013). A nitrogén-anyagcsere hatékonyságának romlása és a nitrogénellátás csökkenése mérsékli a fotoszintetikus kapacitást (Makino, 2011).

Az aminosavak további kapcsolatot jelentenek a szén- és nitrogén-anyagcsere között. A növények aminosavakat szintetizálnak szerves anyagokból, majd további termékeket állítanak elő belőlük: fehérjéket, színyanyagokat, nukleotidokat, enzimek kofaktorait, hormonokat, stb. A proteinogén aminosavak csoportja azon molekulák körét jelöli, melyek részt vesznek a fehérjék felépítésében. A legtöbb nem-pillangós mezőgazdasági növény esetében az aminosavak szintézisének és eloszlásának fő helye a levél, ami energiát és a fotoszintézis által létrehozott szénlancot használja fel a nitrogén asszimilálásához az elsődleges aminosavakba, azaz glutaminsavba és glutaminba. A magasabb rendű növények képesek mind a 20 proteinogén aminosavat szintetizálni, míg az emberi, állati szervezet erre nem képes. Így azokat az aminosavakat, melyeket nem tud bioszintetikus utakon előállítani, kívülről adott fehérjékből kell beszerezze a táplálkozás, takarmányozás során. A teljes aminosav-készlet összetétele változó. Nyolc aminosav (Glu, Gln, Gly, Ser, Asp, Asn, Ala, Thr) alkotta a teljes aminosav készlet 85-97%-át búzánál és 61-90%-át paradicsomnál (Noctor et al., 2002).

A növényi nitrogénhasznosítási hatékonyság

A nitrogénhasznosítási hatékonyságnak (NUE: *Nitrogen Use Efficiency*) számos definíciója létezik, de összességében azt fejezi ki, hogy a növény a felvehető összes nitrogénből ténylegesen mennyi szerves anyagot állít elő. Nyilvánvalóan maga a nitrogénellátás (a talaj természetes nitrogén tartalma és a mesterséges nitrogén-utánpótlás együtt), annak hozzáférhetősége nagymértékben befolyásolja azt, hogy a növény mennyire tud hatékony lenni a nitrogén hasznosítását illetően. A nitrogénhasznosítási hatékonyság alapvetően két fő összetevőre bontható: a nitrogén felvételének hatékonyságára (NUpE: *Nitrogen Uptake Efficiency*), valamint a felvett nitrogén hasznosulásának hatékonyságára (NUtE: *Nitrogen Utilization Efficiency*). A két tényező szorzata adja a fajtára jellemző nitrogénhasznosító képesség értékét, azaz $NUE = NUpE \times NUtE$. A nitrogén-felvételi hatékonyság a növény által felvett nitrogén és a teljes, a növény számára hozzáférhető nitrogénmennyiség hányadosa.

A nitrogénhasznosulási hatékonyság pedig a termés hozam és a teljes, a növény számára hozzáférhető nitrogén mennyiség hányadosa. A növény nitrogén ellátottsága, azaz a hozzáférhető nitrogénszint különbözőképpen befolyásolja a nitrogénhasznosítási hatékonyságot. Magas nitrogénellátottságnál a NUE-ben megmutatkozó változékonyságot a nitrogén-felvételi hatékonyságban mutatkozó eltérésekkel magyarázták, ugyanakkor az alacsony nitrogén-ellátottság melletti NUE különbségeket a nitrogénhasznosulás hatékonyságában jelenlevő eltérésként értelmezték. Ezek az eredmények azt a tényt támasztják alá, hogy számos géncsalád kifejeződésének mértéke függ a növény rendelkezésére álló nitrogén mennyiségétől (Han et al., 2015). A biológiai alapoknak, azaz a fajok, fajták genetikai meghatározottságának lényeges szerepe van a nitrogénfelvételben és az asszimilációban egyaránt, hiszen minden genotípusnak saját morfológiai és funkcionális jellemzői vannak, ami lényeges a szervek szintjén is (Schenk, 2006, Thorup-Kristensen és Sørensen, 1999, Thorup-Kristensen és Van der Boogard, 1999, Veres et al., 2017). Ugyanakkor a környezeti tényezők – hőmérséklet, csapadék, talajszerkezet, stb. – szerepe sem vitatható el a NUE egyik összetevőjének tekintetében sem mint befolyásoló tényező, hiszen azok a növényi életen kívül hatással vannak a talajtani tényezőkre is (Agostini et al., 2010). Napjainkban már számos olyan gén ismert, melyek segítségével transzgenikusan kereshető a nitrogénhasznosítási hatékonyság tökéletesítése (Han et al., 2016). Fontos, hogy olyan fajtákat hozzunk létre, amelyek a talaj tápanyagkészletét minél hatékonyabban hasznosítják, nagyobb gazdasági hasznot és kedvező környezeti hatásokat eredményezve.

A nitrogénfelvétel hatékonyságának számításához fontos a talaj összes felvehető nitrogén tartalmának ismerete, ez az érték a kijuttatott nitrogéntrágya mellett függ a talajban zajló nitrogén-feltáródás mértékétől is. A NUE értékét számos genetikai és környezeti faktor szabályozza, továbbá komplex vissza-szabályozási mechanizmussal rendelkezik mind a nitrogén felvétel, mind a nitrogén asszimiláció révén a transzkripciótól a poszt-transzlációs szintekig. A fokozottá teendő nitrogénfelvétel a nitrát- és az ammónia-transzporterek túlműködtetésével a növekedés elősegítésében kell, hogy hasznosuljon, annak érdekében, hogy elkerülhetőek legyenek a transzporter-aktivitásra gyakorolt visszacsatoló hatások, és ne növekedjen a gyökök nitrogén kibocsátása. A nitrogén- és szén-anyagcsere – különös tekintettel a légzési anyagcsereútra – és a citoplazmatikus pH mérleget kontroláló kulcs-gének manipulációja az egyik fő célpontja lehet a nitrogénhasznosítási hatékonyság növelésének (Guohua et al., 2012).

Irodalomjegyzék

- Agostini, F., Tei, F., Silgram, M., Farneselli, M., Benincasa, P., Aller, M. F. (2010): *Decreasing N leaching in vegetable crops through improvements in N fertiliser management, Genetic engineering, biofertilisation, soil quality and organic farming*, ed Lichtfouse E. (Springer, Dordrecht, The Netherlands) *Sustainable Agr. Rev.*, 4: 147–200
- Antal, G., Kurucz, E., Domokosné-Szabolcsy, É., Fári, M. G. (2014): *Biogenerációs növények kutatása és a bioipari farmok jövője Magyarországon: áttekintés*. LVI. Georgikon Napok, Keszthely, Összefoglaló kötet, 15–24.
- Crawford, N.M., Glass, A.D.M. (1998): *Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants*. *Trends in Plant Science*, 3: 389–395
- Dashora, K. (2011): Nitrogen Yielding Plants: *The Pioneers of Agriculture with a Multipurpose*. *American-Eurasian Journal of Agronomy*, 4(2): 34–37
- Evans, J. R., Seemann, J. R. (1989): *The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control*. In: Briggs WR (ed) *Photosynthesis*. Liss, New York, pp 183–205
- Guohua, X., Fan, X., Miller, A. J. (2012): *Plant nitrogen assimilation and use efficiency*. *Annual Rev. Plant Biol.*, 63: 153–182
- Han, M., Okamoto, M., Beatty, P. H., Rothstein, S.J., Good, A.G. (2015): *The Genetics of Nitrogen Use Efficiency in Crop Plants*. *Annual Review of Genetics*, 49: 269–289
- Han, M., Wong, J., Su, T., Beatty, P. H., Good, A. G. (2016): *Identification of Nitrogen Use Efficiency Genes in Barley: Searching for QTLs Controlling Complex Physiological Traits*. *Front. Plant Sci.*, 21;7:1587 eCollection
- Liu, Z., Bie, Z., Huang, Y., Zhen, A., Niu, M., Lei, B. (2013): *Rootstocks improve cucumber photosynthesis through nitrogen metabolism regulation under salt stress*. *Acta Physiol. Plant* 35: 2259–2267
- Makino, A. (2011): *Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat*. *Plant Physiol.* 155:125–129
- Noctor et al. (2002): *Co-ordination of leaf minor amino acid contents in crop species: significance and interpretation*. *J of Exp. Bot.*, 53: 939–945
- Oldroyd, G. E., Murray, J. D., Poole, P. S., Downie, J. A. (2011): *The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis*. *Annual Rev. Genet.* 45: 119–144
- Peterson, T. A., Blackmer, T. M., Francis, D. D., Scheppers, J. S. (1993): *Using a chlorophyll meter to improve N management. Webguide in Soil Resource Management: D-13 Fertility*. Cooperative Extension, Institute of Agriculture and Natural Resources, University of Nebraska, Lincoln, NE, USA
- Raven, J. A. (2013): *Rubisco: still the most abundant protein of Earth?* *New Phytologist*, 198: 1–3

- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Uhl, C. (1995b): *Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of different successional status in an oligotrophic amazonian forest*. *Funct. Ecol.*, 9: 65–76
- Reich, P. B., Kloeppel, B. D., Ellsworth, D. S., Walters, M. B. (1995a): *Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species*. *Oecologia*, 104: 24–30
- Reich, P. B., Walters, M. B., Ellsworth, D. S., Uhl, C. (1994): *Photosynthesis-nitrogen relations in amazonian tree species. I. Patterns among species and communities*. *Oecologia*, 97: 62–72
- Rowan, F. S., Pearcy, W. R., Seeman, J. R. (1987): *The Nitrogen Use Efficiency of C3 and C4 plants*. *Plant Phys.*, 85: 355–359
- Schenk, M. K. (2006): *Nutrient efficiency of vegetable crops*. *Acta Hort.*, 700: 25–38
- Subbarao, G. V., Yoshihashi, T., Worthington, M., Nakahara, K., Ando, Y., Sahrawat, K. L., Rao, M. I., Lata, J.-C., Kishii, M., Braun, H.-J. (2015): *Suppression of soil nitrification by plants*. *Plant Science*, 233: 155–164
- Thorup-Kristensen, K., Van der Boogard, R. (1999): *Vertical and horizontal development of the root system of carrots following green manure*. *Plant Soil*, 212: 145–153
- Thorup-Kristensen, K., Magid, J., Jensen, S.L. (2003): *Catch crops and green manures as biological tools in nitrogen management in temperate zones*. *Adv. Agron.*, 79: 227–302
- Tsay, Y.F., Chiu, C.C., Tsai, C.B., Ho, C.H., Hsu, P.K. (2007): *Nitrate transporters and peptide transporters*. *FEBS Letters*, 581: 2290–2300
- Veres, Sz., Lévai, L., Mészáros, I., Gajdos, É. (2007): *The effects of bio-fertilizers and nitrogen nutrition on the physiology of maize*. *Cereal Research Communications*, 35/2: 1297–1301
- Veres, Sz., Lévai, L., Bákonyi, N., Gajdos, É. (2008): *Correlation of nutrient contents and biofertilizations*. *Cereal Research Communications*, 36: 1831–1835
- Veres, Sz., Petek, M., Tóth, B., Rengel, Z. (2014): *Investigation of barley genotypes from the double haploid population under different nitrogen supply*. *Növénytermelés*, 63: 123–126
- Veres, Sz., Malik, A. I., Rengel, Z. (2017): *Differential nitrogen supply causes large plasticity in photosynthetic parameters in wheat germplasm*. *Crop and Pasture Science*, 68: 703–712