

EGYES MAGYARORSZÁGI ERDŐK EKTOMIKORRHIZÁI

Jakucs Erzsébet

MTA doktori értekezés

**Eötvös Loránd Tudományegyetem Biológiai Intézet
NövénySZervezettani Tanszék**

2008

Szüleim emlékének

1. Bevezetés és célkitűzés

A bioszféra törvényszerűségeinek alapvető felismerései közé tartozik, hogy az élővilág különböző rendszertani csoportokhoz tartozó fajai között élőhelyükön szoros táplálkozás-élettani kapcsolatok alakulnak ki. Ezeknek a kapcsolatoknak igen fontos típusa a kölcsönös előnyökön alapuló szimbiózis (mutualizmus), amelynek egyik legelterjedtebb formája a mikorrhiza, a hajtásos növények gyökereinek együttélése gombákkal. A mikorrhizát nemcsak mint önálló szerveződési és tápanyag-felvételi egységet határozhatjuk meg, de olyan szimbionta együttesnek is tekinthetjük, amely mind a növény, mind a gombapartner fitnessének növelése révén az életközösségek szerkezetének egyik fő befolyásoló tényezőjét képezi (Trappe 1996, Smith és Read 1997, Read 1999a, Van der Heijden és mts. 1998).

Mivel a mikorrhizák a Földön mindenütt elterjedtek és a szárazföldi növényfajok több, mint 90%-ának a gyökere gombákhoz kapcsolt (Smith és Read 1997, Wang és Qiu 2006), a mikorrhizaképzést a hajtásos növények általános és ősi tulajdonságának tekinthetjük. Az evolúció során a szárazföldön a növények a gombákkal szoros kapcsolatban fejlődtek (Pirozynski és Malloch 1975) és több, különböző partnerekhez és környezeti viszonyokhoz adaptálódott mikorrhizatípus alakult ki (vezikuláris-arbuszkuláris, ekto-, ektendo, erikoid, arbutoid, monotropoid és orchid mikorrhizák). Ezek közül az ektomikorrhiza a fás növények gyökerei és főként bazídiumos gombák (kisebb részben tömlősgombák) között kialakuló, gyakori és ökológiai szempontból fontos szimbionta együttes. Bár az ektomikorrhizaképzésben résztvevő növényfajok aránya az összes fajnak mindössze 3%, egyedszámuk és borításuk igen magas, mivel nagy részben ezek a növények (a nyitvatermő és zárvatermő fák) alkotják az északi félteke boreális és mérsékeltövi területeinek jelentős részét borító tűlevelű és lombos erdőket.

A fás növények növekedésében és fejlődésében az ektomikorrhiza-képzés elsőrendű szerepet játszik. A gyökéren képződő gombaköpeny és a hozzá csatlakozó hatalmas felületű hifahálózat a nagymennyiségű víz mellett olyan anyagok felvételét és átadását is biztosítja a talajból a növény számára, amelyeket az maga nem képes felvenni (pl. foszforvegyületek, egyes fémionok) (Chilvers és Harley 1980), és védő hatást fejt ki bizonyos mérgező anyagokkal (Bradley és mts. 1982, Trappe és mts. 1984, Colpaert és van Assche 1993, Turnau és mts. 1993) és kórokozó szervezetekkel szemben (Duchesne és mts. 1989a). Számos fafaj kimutathatóan jobban növekszik gombapartner jelenlétében, sőt egyeseknél a csíranövény továbbfejlődéséhez az elengedhetetlenül szükséges is. A gombák számára az

együttélés szintén számtalan előnnyel jár (pl. a növény által szintetizált szénhidrátok, vitaminok, növekedésszabályozók felvétele). Ismeretes, hogy az ektomikorrhizás gombák termőtestképzése kizárólag csak a gyökérrel együtt élve valósulhat meg. Mivel a mikorrhizás gomba hifarendszere nagy területen behálózza a talajt, több növénnyel alkothat szimbiózist egyszerre. A hifákon keresztül anyagátadás történik a különböző növényegyedek között is (**Newman 1988, Simard és mts. 1997**). Az erdők talajában a gombamicéliumok mindent átszövő és minden növénnyel kapcsolatban álló szövedéke („wood wide web”) döntően befolyásolja a fák állapotát. Ezért van különös jelentősége annak, hogy alaposan feltárjuk a természetes növénytársulások rhizoszféráját alkotó fajok együttesét és meghatározzuk az adott erdőtípusra jellemző mikorrhizák minőségi és mennyiségi összetételét. Az eddigi eredmények arra mutatnak, hogy az eltérő éghajlati viszonyok között és különböző talajokon kialakuló erdőtársulások jellegzetes mikorrhizaegyüttesekkel jellemezhetők.

Indokolt tehát, hogy Magyarországon is fokozott figyelmet fordítsunk a természetes erdőtársulások mikorrhiza-együtteseinek megismerésére, annál is inkább, mivel ilyen vizsgálatok 1995 előtt még nem történtek hazánkban. Mivel az elmúlt húsz év során az ektomikorrhizák kutatása világszerte robbanásszerűen fejlődött, elmaradottságunk ezen a téren még tovább fokozódott. A magyarországi erdők mikorrhiza-viszonyainak vizsgálata nemzetközi szempontból is érdeklődésre tarthat számot, mert eddig alig van adat a Kárpát-medencére jellemző éghajlati- és földrajzi viszonyok között kialakuló növénytársulásokból. A fenti okok miatt vált szükségessé a tématerület hazai fejlesztése.

A mikorrhizaképzés jelensége régóta ismert (**Frank 1885, 1894**), de valódi ökológiai jelentőségét csak az elmúlt évtizedben kezdték felismerni. A mikorrhizaképző gombákról és a különböző mikorrhizatípusokról szerzett tudásunk mérföldköveit jelentő morfológiai, élettani, taxonómiai és evolúciós felfedezések szintézise forradalmian átalakította a mikorrhizák szerepéről alkotott képünket. Ma már a mikorrhizaképzést nem ritka, elszigetelt, hanem általánosan elterjedt jelenségnek tartjuk. A mikorrhiza nemcsak egy gomba és egy növény közötti strukturális és funkcionális egység, hanem több egyed között kialakuló, komplex kapcsolatrendszer. Ez lehetővé teszi az anyagáramlást egy adott élőhely különböző tagjai között és az életközösséget fizikailag és funkcionálisan egységes hálózatba szervezi (**Simard és mts. 1997, 2004**). A genetikailag heterogén micéliumrendszerek mozaikszerű mintázata biztosítja a talajban a növények számára a különböző mikrokörnyezetek optimális kihasználását és ezzel fokozza az életközösség stabilitását.

A téma gyakorlati szempontból is rendkívül fontos, mert az ektomikorrhizák erdészeti alkalmazása jelentős gazdasági haszonnal járó és egyben természetközeli, környezetkímélő

módszer. A mesterséges mikorrhizálási technológia ma már az EU egyes országaiban (Anglia, Spanyolország, Franciaország, Németország, Lengyelország, Csehország) és világszerte is olyan rutinszerűen használt eszköz, amely lehetővé teszi a hatékony erdőtelepítést és a különböző környezeti károsodások (pl. talajleromlás, légszennyezés, epidémiák) hatásának ellensúlyozását. A mikorrhizált csemetékkel végzett erdősítés gazdasági és ökológiai előnyei összetettek. Alkalmazásuk gazdagíthatja a mezőgazdasági területek elszegényedett élővilágát, megakadályozhatja a további talajpusztulást, csökkentheti a vegyszer- és műtrágya felhasználást, valamint a nehézfém-vegyületek és a szermaradványok bejutását az élővizekbe, fokozhatja az őshonos fafajokkal végzett erdőtelepítések sikerességét védett területeken, javíthatja az erdők általános egészségi állapotát. Mivel az ektomikorrhiza a kiültetési stressz ellensúlyozása révén meggyorsítja a facsemeték megeredését és fokozza a fák növekedését, ültetés után elkerülhető a többszöri pótlás, ami jelentős költségmegtakarítással jár. Mindennek ellenére hazánkban még nem terjedt el ez a módszer az erdészetben.

Bár az első mikorrhizákat már a 19. században leírták (**Frank 1885**), intenzív kutatásuk csak az utóbbi évtizedekben kezdődött, és különösen a nyolcvanas években vált a biológiai alapkutatások rohamosan fejlődő területévé. Az ektomikorrhizák megismerésének csupán a kezdetén tartunk, hiszen a feltételezett 6-8000 ektomikorrhizaképző gombafaj (**Molina és mts. 1992**) szimbiózisai közül morfológiai és taxonómiai szempontból mindössze alig ötszázat jellemeztek részletesen (**Agerer 1987-2006, Agerer és Rambold 2004-2005, de Román és mts. 2005a**). Ezek az alapkutatás jellegű vizsgálatok elsődlegesen rendszertani értékűek, hiszen a gombák mikorrhizája a faj egyik, sajátos funkcióval rendelkező megjelenési formáját képviseli, amelyet, az anamorfákhoz hasonlóan, specifikus morfológiai képletek kialakulása jellemez. A gombafaj leírásához és szerepének tisztázásához tehát nem elég a termőtestek vizsgálata, hanem hozzá tartozik a talajban fejlődő, rejtett alak morfogenetikai és funkcionális ismerete is. Jelenleg alábecsülik az ektomikorrhiza-kapcsolat fontosságát az erdők anyagforgalmában és ökológiai egyensúlyának fenntartásában. Ma még kevésbé ismerjük az ektomikorrhizák diverzitását és abundanciáját az egyes erdőtársulásokban, mivel ezek a kutatások csak az elmúlt két évtizedben kezdődtek meg. A faji struktúra ismerete nélkül azonban nem lehet részletesebb mennyiségi és funkcionális vizsgálatokat végezni. Mivel az eddigi eredmények egyöntetűen azt mutatják, hogy a mikorrhizák talajban való jelenléte és gyakorisága nem mutat korrelációt a termőtestekével (**Agerer 1990, Dahlberg és mts. 1997**), a termőtestek felmérésén alapuló következtetések megtévesztők. Emiatt az ektomikorrhiza-képző gombák elterjedésének, gyakoriságának és

ökológiai jelentőségének értékelése csak közvetlenül a talajból vett gyökérminták vizsgálata alapján történhet.

Ebből a célból az ELTE Növényismereti Tanszékén az elmúlt évtized során nemcsak egy lelkes oktatókból és hallgatókból álló mikorrhiza-kutató munkacsoportot hoztunk létre, de gazdag módszertani tapasztalatokra is szert tettünk az ektomikorrhizák mikroszkópos és molekuláris taxonómiai vizsgálatainak terén. Ezzel a tématerületet közvetlenül bekapcsoltuk a felsőoktatásba is. Jelentős pályázati támogatással (NKFP, OTKA, OMFB, GVOP) sikerült egy, az ektomikorrhizák kutatására alkalmas, nemzetközi szinten is jól felszereltnek számító laboratóriumot kialakítani Tanszékünkön. Mindezek eredményeképpen megjelentek az első, hazánk területéről származó ektomikorrhiza-leírások és megindult a különböző hazai növénytársulások ektomikorrhizáinak rendszeres felmérésére irányuló kutatómunka. Ennek szintéziseként született meg ez a disszertáció, amely az alábbiakban megfogalmazott célokat kívánta elérni.

Célkitűzések

1. Bemutatjuk és részletes morfológiai-anatómiai leírással, valamint képdokumentációval jellemezzük az elsőként hazánk területéről kimutatott, eddig ismeretlen huszonegy ektomikorrhizát.

2. Ismertetjük különböző magyarországi erdők egyes erdőalkotó fái (*Populus alba*, *Quercus spp*, *Fagus sylvatica*) gyakori és jellegzetes ektomikorrhizáit.

3. Beszámolunk az egyes ektomikorrhiza-típusok előfordulására és relatív gyakoriságára vonatkozó vizsgálatainkról alföldi nyárasokban, tölgyesekben, homokpusztagyepekben és hegyvidéki bükkösökben.

4. Részletesebben ismertetjük a mérsékeltövi lombos erdők egyik gyakori szimbióta gombacsoportja, a *Tomentella*-nemzetség ektomikorrhizáinak morfológiai-anatómiai sajátosságait és egyes hazai tomentelloid mikorrhizák, köztük hét új morfotípus molekuláris taxonómiai meghatározásának eredményeit.

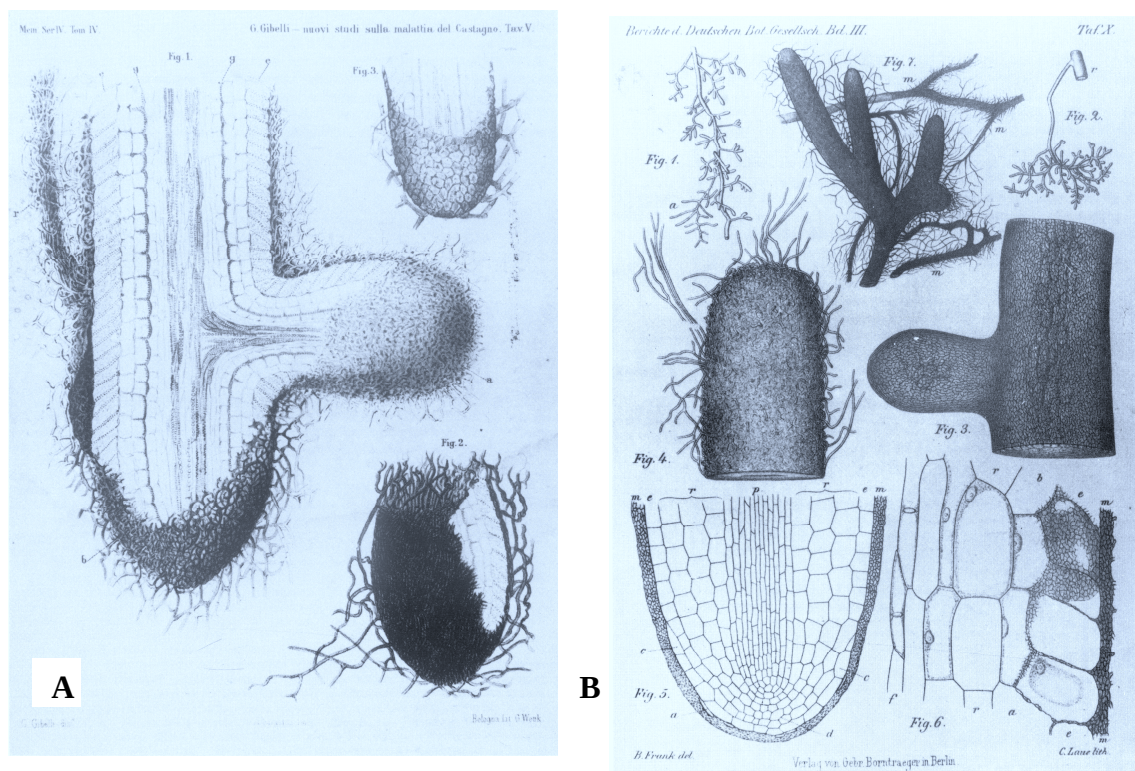
5. Megvitatjuk a mesterséges ektomikorrhizák gyakorlati felhasználásának és hazai erdészeti alkalmazásának lehetőségeit és problémáit.

2. Irodalmi ismertetés

Mivel magyar nyelven ebben a témakörben még nem jelent meg hosszabb összefoglaló, rövid irodalmi áttekintést adunk a mikorrhizák szervezettani, rendszertani és élettani sajátosságairól, az ektomikorrhizák vizsgálatára alkalmas morfológiai-anatómiai és molekuláris módszerekről, valamint ökológiai jelentőségükről. Behatóbban tárgyaljuk az egyik legjelentősebb ektomikorrhizas gombacsoport, a tomentelloidok morfológiai-anatómiai és molekuláris taxonómiai kutatásának irodalmát. Röviden tárgyaljuk a mesterséges ektomikorrhizák gyakorlati alkalmazásának lehetőségeit is.

2.1. Történeti áttekintés

Gibelli (1883) és **Frank (1885)** voltak az elsők, akik megfigyelték az erdei fák gyökerein kialakuló, gombamicélium okozta elváltozásokat és leírták a gyökereket körülvevő gombaköpenyt, a kiágazó hifarendszert és a gyökér kéregsejtek közé behatoló belső hifahálózatot. A jelenséget Frank nevezte el mikorrhizának és már akkor feltételezte, hogy a kapcsolat nem parazitizmus, hanem mind a gomba, mind a növény számára előnyös együttélés, *in sensu* DeBary mutualizmus (**DeBary 1887, Frank 1894**). (2.1. ábra).



2.1. ábra. Gibelli (A) és Frank (B) ektomikorrhizákat bemutató rajzai a 19. századból
(Forrás: **Agerer 1996**)

Kamienski 1882-ben írta le a klorofillmentes fenyőspárga (*Monotropa hypopitys*) mutualista kapcsolatát gombákkal és hangsúlyozta ennek jelentőségét a növény túlélésében. A következő száz év során azonban e felfedezések jelentőségét nem értékelték megfelelően és a mikorrhizaképzést csupán ritka, különleges érdekességként tartották számon. Ennek megfelelően kutatása is elszigetelt maradt és elsősorban az erdészeti szaporítóanyag előállítását, valamint a szarvasgomba termesztés és a trópusi orchidea kereskedelem fellendítését célzó vizsgálatokra korlátozódott (**Burgeff 1932**). Bár a múlt század hetvenes éveiben izotópos kísérletekkel igazolták a mikorrhizákban a szénvegyületek növény és gomba közötti transzportját és ezzel igazolódott a szimbiózis anyagcsereélettani alapja (**Hayman 1973, Ho és Trappe 1973**), Frank művének megjelenése után csaknem száz évnek kellett eltelnie ahhoz, hogy általánosan elfogadottá váljon az a nézet, hogy a mikorrhizaképzés a növények általános tulajdonsága és a mikorrhizáltság a gyökök természetes állapota. Tömören fogalmazva: „*The majority of plants, strictly speaking, do not have roots; they have mycorrhizas.*” (BEG Committee).

A mikorrhizák kutatásának a hatvanas évek után jelentős lökést adott a gombarendszertan átalakulása, amelynek során új megvilágításba került a vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhizaképző (VAM) Glomales gombacsoport rendszertani helyzete is. Ennek fontos mérföldkövei voltak az ordovíciumból származó, Glomus-típusú, 460 millió éves fosszilis spórák és a felső szilur és alsó devon kori *Aglaophyton* ősharasztokból kimutatott vezikulák és arbuszkulumok felfedezése (**Taylor 1995**), valamint a VAM-gombák taxonómiai és filogenetikai kapcsolatait tisztázó munkák megjelenése (**Gerdemann és Trappe 1974, Morton és Benny 1990, Simon és mts. 1993, Redecker és mts. 1999, Schüssler és mts. 2001**). A modern fénymikroszkópok elterjedése lehetővé tette az ektomikorrhizák részletesebb morfológiai-anatómiai vizsgálatát is, és a nyolcvanas évek végétől az addigra egységesen kialakított módszerekkel (**Ingleby és mts. 1990, Agerer 1991**) megkezdődött az ektomikorrhizák rendszeres, összehasonlító leírása is (**Agerer (szerk.) 1987-2006, Goodmann és mts. (szerk.) 1996-, Agerer és Rambold 2004-2005**).

Az igazi áttörést azonban a DNS-alapú (PCR) technikák és a kladsztikai módszerek bevezetése hozta a mikorrhizakutatásba, ami forradalmasította a mikorrhizák taxonómiai helyzetére és diverzitására vonatkozó ismereteket. A PCR-technikával a gombapartneret már egyetlen mikorrhizás gyökércsúcs alapján is meg lehet határozni (**Gardes és Bruns 1993**) és ezzel lehetővé vált a különböző mikorrhizaközösségek faji összetételének feltárása (**Gardes és Bruns 1996, Dahlberg és mts. 1997, Köljalg és mts. 2000, Smith és mts. 2007, Taniguchi és mts. 2007, Walker és mts. 2007**). A mikorrhizák mezőgazdasági és erdészeti

felhasználására irányuló kísérletek pedig lendületet adtak a steril és nem steril mikorrhizatenyészetek előállításának (**Norris és mts. 1994**). Ezek egyben kiváló modellrendszerként szolgáltak a szimbiózis anyagcserefolyamataira, valamint a mikorrhizakialakulás és -működés genetikai szabályozására irányuló kutatásoknak (**Martin és mts. 1997, Gianinazzi-Pearson és Brechenmacher 2004, Paszkowski 2006**).

Ennek a felgyorsult fejlődésnek köszönhetően az elmúlt öt évben az összes addig megjelenethez képest harmadával nőtt a Web of Science-ben nyilvántartott, mikorrhizákkal kapcsolatos, referált publikációk száma, amely már meghaladja a 2500-at. Az 1996-ban Berkeleyben rendezett I. Nemzetközi Mikorrhiza Konferencia megteremtette a tudományterület nemzetközi összefogását, és az azóta két-három évente megrendezett hasonló rendezvények (Uppsala 1998, Adelaide 2001, Montreal 2003, Granada 2006) a tudományterület töretlen fejlődését tükrözik. Megalakult a Nemzetközi Mikorrhiza Társaság, ami ma már több mint 90 ország 2000-nél több kutatóját fogja össze.

A mikorrhizakutatás nemzetközi történetének és óriási irodalmának részletes áttekintése nem lehet ezen dolgozat feladata, szükségesnek látjuk viszont – a teljesség igénye nélkül - a tématerület fontosabb hazai eredményeinek rövid összefoglalását.

A mikorrhizák kutatása Magyarországon csak az utóbbi évtizedben erősödött föl, de régebbi gyökerekre nyúlik vissza. Az erdészeti kutatásokban a talajélet alakulásának vizsgálatát a múlt század első felében Bokor Rezső (**Bokor 1928, 1932, 1943, 1958**) és Fehér Dániel (**Fehér és Sommer 1928**) munkái alapozták meg. Az elmúlt évtizedekben Gyurkó Pál és Kiss László foglalkozott az erdei fák számára kiemelten fontos ektomikorrhizák élettani folyamataival (**Kiss 1966, Gyurkó 1966, 1978**). Bohus Gábornak a különböző magyarországi erdőtípusokban gyakori gombatermőtestek előfordulási arányaira és az acidofil erdők nagyomba fajaira vonatkozó alapvető munkái (**Bohus és Babos 1967, Bohus 1984**) jó alapot adnak az ektomikorrhizas fajok ökológiai kérdéseinek tisztázására. A hazai ökológiai kutatások egyik legkomplexebb vizsgálati programjában, a “Síkfőkút Project”-ben azonban a mikorrhizák feltárására még kevés hangsúlyt fektettek (**Berki és Holes 1988, Holes és Berki 1988, Jakucs 1984, 1989, Jakucs és mts. 1986**). Az 1990-es években Szántó Mária publikálta mikorrhizált fenyőfajokon végzett kísérleteinek eredményeit a fák magasság, tömeg, és ásványianyag összetevőire vonatkozóan (**Szántó 1992, Szántó 1995a, Szántó 1995b, Szántó 1996, Szántó 1997**).

A mezőgazdasági talajokban előforduló VA-mikorrhizákkal és azok nehézfém-toleranciájával kapcsolatban Vörös Ibolya és Takács Tünde végeztek vizsgálatokat (**Takács és Vörös 1998, Vörös és mts. 1998, Takács és mts. 2000**). Posta Katalin kandidátusi

disszertációjában szintén az arbuszkuláris mikorrhizák makro- és mikroelem felvételével foglalkozott (**Posta 1997**). Bíró Borbála és munkatársai a VAM.-gombáknak a szikes talajok ionforgalmára gyakorolt hatását és a szennyezett talajok remediációjában játszott szerepét hangsúlyozták (**Bíró és mts. 2000, Bíró 2004-2006**). Bakonyi Gábor, Seres Anikó és munkatársai a talaj mezofauna (elsősorban a *Collembolák*) a *Glomus* spórák terjesztésében is jelentős mikofágiáját vizsgálták (**Bakonyi 1989, Bakonyi és mtsai. 1994**). Parádi István vizsgálatainak tárgya a VAM-kapcsolatnak a növényi stresszre gyakorolt hatása volt (**Füzi és mts. 2001, Parádi és mts. 1998, 2002, 2003**).

A hazai természetes erdők ektomikorrhizáinak az ELTE Növénysszervezettani Tanszékén 1986-ban megkezdett, rendszeres vizsgálatairól a jelen dolgozat számol be részletesen. Egyes magyarországi ektomikorrhizák élettani és ökológiai jellemzését foglalja össze Bratek Zoltán PhD anyaga (**Bratek 2000**). Kovács Gábor a kiskunsági erdők és homokpusztagyepek növényeinek mikorrhizáltsági viszonyairól és jellegzetes mikorrhizakapcsolatairól számol be (**Kovács 2002, 2008, Kovács és Bagi 2001**).

Az egyéb mikorrhizatípusok, pl. az orchid mikorrhizák kutatása is lendületet vett az elmúlt évtizedben (**Vértényi és Bratek 1996, Bratek és mtsai. 2001**).

Az ezredfordulón hazánkban is megkezdődtek az ektomikorrhizák erdészeti és mezőgazdasági alkalmazására irányuló előkészítő vizsgálatok és inokulálási kísérletek (**Halász és mts. 2000, Rudnóy és mts. 2000, Barna és mts. 2001, Bratek és mts. 2002**).

A hazai mikorrhiza kutatások történetét **Szántó (1990)** és **Rév (2003)** tekintették át részletesebben.

2.2. A mikorrhizák általános jellemzése

2.2.1. A mikorrhizakapcsolat működése

A *mikorrhiza* definícióját az elmúlt évtizedek során többféle szempont alapján próbálták megfogalmazni, ami egyfajta személetváltást is tükröz (**Read 1999a**). A kezdeti statikus, strukturális megközelítésekkel szemben egyre inkább előtérbe kerülnek a mikorrhizák funkcionális és ökológiai szempontokat is figyelembe vevő meghatározásai. Trappe (**1996**) klasszikus megfogalmazása szerint a mikorrhizák „két különböző faj által alkotott abszorpciós szervek, melyekben egy szimbióta gomba egy egészséges szárazföldi növény szervezetében él”. Smith és Read definíciójában (**1997**) a strukturális szempont mellett a funkció is megjelenik. E szerint a mikorrhiza „olyan szimbiózis, melyben egy gomba

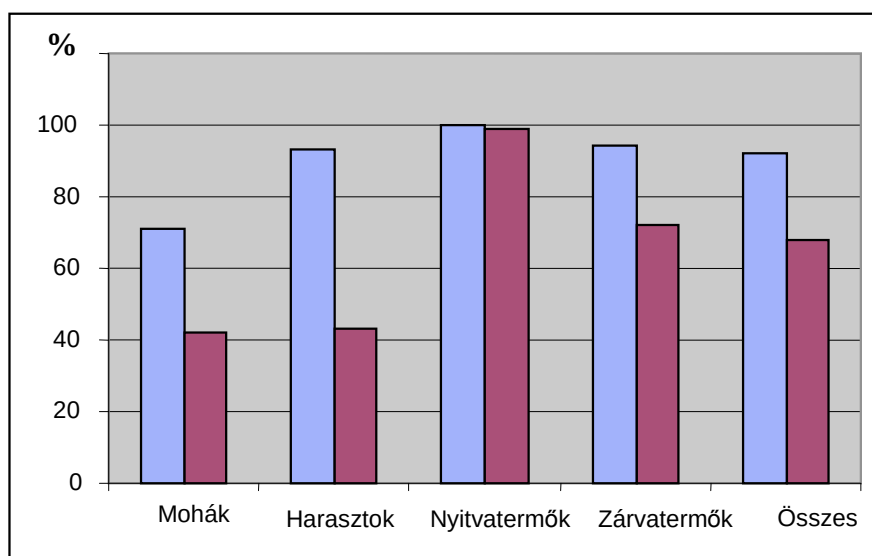
mikorrhizán kívüli micéliuma talajból származó tápanyagokkal lát el egy növényi gyökeret”. Read újabb definíciója már kiküszöböli azt, a régebbi meghatározásokat jellemző egyoldalúságot, hogy csak a növénypartner oldaláról közelítik meg a kapcsolatot, és úgy fogalmaz, hogy a mikorrhiza „olyan szimbiózis, melyben többnyire, de nem feltétlenül kölcsönös anyagátadás történik a gomba és a gyökér között” (**Read 1999a**). A fenti meghatározások a mikorrhiza leginkább hangsúlyozott szerepének a partnerek közötti anyagátadást tekintik. Emellett azonban ez a kapcsolat számos más előnnyel is jár: ellenállóvá teszi a növényt a különféle stresszhatásokkal (pl. szárazság-, oxidatív-, sóstressz) szemben (**Lehto 1992, Morte és mts. 2000**). A kialakult mikorrhizakapcsolat véd a kórokozóktól is (**Whipps 2004**). Ezek figyelembevételével Read újabb definíciója már holista szemléletű. Eszerint a mikorrhiza „olyan struktúra, amely a gomba és a növény közös anyagfelvevő szervét képezi és amelynek segítségével a partnerek kölcsönösen növelik egymás fitneszt” (**Read 1999b**). Minthogy a fitneszt egy adott élőhelyre és életközösségre vonatkoztatva értelmezhetjük, a definíció ökológiai szempontokat is magába foglal.

A mikorrhizaképzés előnye a növény számára főként abban áll, hogy javítja annak vízfelvételi kapacitását és ásványi anyag felvételét. A mikorrhizás gomba hifáinak hossza gyakran a gyökér összes hosszának akár a két-háromszázszorosát, felszínének pedig több tízezerszeresét is kiteszi, tehát jelentősen nő az aktív felszívó felület. Emellett a gombák ásványianyag-mobilizáló és felvevő képessége is nagyobb, mint a gyökereké, ezért a mikorrhizás gyökér hatékonyabban tudja felvenni a talajból a különböző tápanyagokat, elsősorban a foszfort és a nitrogént, valamint sokféle ásványi sót és nyomelemet (**Landeweert és mts. 2001**). Számtalan kísérletben igazolták, hogy a mikorrhizának a növényi fotoszintézisre és a vegetatív növekedésre gyakorolt pozitív hatása elsősorban a fokozottabb víz, foszfor- és káliumfelvételnek köszönhető, ami főként száraz és tápanyagszegény talajokban jelent előnyt a nem mikorrhizaképző növényrel szemben. Az említettek mellett nem elhanyagolható a mikorrhizának a toxikus nehézfémekkel és a különböző kórokozókkal szembeni védő hatása. Összegezve tehát: a mikorrhizakapcsolat kialakulása jelentős védelmet jelent a növény számára a különböző abiógén stressztényezőkkel, pl. a szárazsággal (**Lehto 1992, Davies és mts. 1996, Morte és mts. 2000**), a nehézfémterheléssel (**Kraigher és mts. 1995, Leyval és mts. 1997, Ott és mts. 2002**) vagy a hidegstresszel (**Tibbett és mts. 2002**), de a biogén stresszel szemben is. Mindennek eredményeként növekszik a növényi produktivitás. A mikorrhizakapcsolatnak azonban „ára” van: a növény szerves vegyületeinek egy részével „fizet” partnerének: a fotoszintetikusán keletkező asszimilátumoknak akár 30%-a is a gombába épül be (**Finlay és Söderström 1992**).

A szimbiota kapcsolat előnyét a gomba számára elsősorban a növénytől (főként glukóz formájában) kapott szerves tápanyagok jelentik. Az obligát biotróf mikorrhizaképző gombák (mint a VAM) kizárólag a gazdanövénytől kapnak szerves anyagokat. Más mikorrhizatípusok (pl. az ektomikorrhizák) micéliumrendszere elhalt szerves anyagot is hasznosíthat, de a termőtestképzési folyamatokhoz ezeknek is feltétlenül szükségük van a gazdanövényből származó szerves tápanyagokra és egyes növekedésszabályozó anyagokra, valamint vitaminokra (Smith és Read 1997).

2.2.2. A mikorrhizák típusai

A mikorrhizák globális jelentőségét jelzi, hogy becslések szerint a szárazföldi növényfajok 90 %-a mikorrhizaképző (Malloch és mts. 1980, Smith és Read 1997). A virágos növények és a harasztok gyökerén kialakuló mikorrhizák mellett egyes mohák és harasztok gametofitonja is szimbiózisban él gombákkal. Ez utóbbi kapcsolatokat mikotalluszokként is emlegetik, de egyes szerzők tágabb értelemben ezeket is a mikorrhizák közé sorolják (Wang és Qiu 2006). A 2.2. ábra a mikorrhizás fajok és családok arányát mutatja a szárazföldi növények nagy csoportjain belül.



2.2. ábra. A szárazföldi növények mikorrhizáltsági %-a (obligát + fakultatív)

Wang és Qiu (2006) nyomán. Kék oszlopok: fajok, bordó oszlopok: családok.

A gomba-gyökér szimbiózisnak morfológiai és funkcionális szempontból, valamint a résztvevő partnerek rendszertani hovatartozását tekintve több típusa alakult ki. Ezeket alapvetően két csoportra, *endomikorrhizákra* és *ektomikorrhizákra* osztjuk aszerint, hogy a gomba behatol-e a növényi sejtek belsejébe, vagy csak kívülről érintkezik-e velük. A további felosztás alapját a gombapartner által képzett morfológiai képletek (osztatlan, vagy osztott

hifák, vezikulumok, arbuszkulumok, köpeny), valamint a szimbiózisban részt vevő gomba- és növénypartner rendszertani hovatartozása képezi (Smith és Read 1997).

A ma élő mikorrhizatípusok a velük szimbiózisban élő növénycsoportokkal párhuzamosan, hosszú evolúció eredményeképpen alakultak ki (**Pirozynski és Malloch 1975**). Már 460 millió évvel ezelőtről, az ordovíciumból vannak olyan ősmaradványaink, amelyek a Glomales típusú gombák meglétét igazolják (**Simon 1996, Krings és mts. 2007**). Valószínűleg ezek léphettek kapcsolatba a szárazföldi növények kezdetben még gyökér nélküli őseivel, kezdetben mint paraziták. A legrégebb ismert növényi lelet, amelyben már fosszilis arbuszkulumokat mutattak ki, a devonból származó 400 millió éves *Aglaophyton major* (**Taylor 1995**), amely bizonyos átmeneti bélyegeket visel a mohák és ősharasztkok között. A parazitizmus a partnerek egymásrautaltsága miatt hamarosan mutualizmussá alakulhatott át, ami genetikai rendszerük kölcsönös összehangolódását igényelte. A VAM - gombák a ma élő szárazföldi növények szinte minden rendszertani csoportjával képeznek szimbiózisokat. A fentebb említett mikotalluszok esetében a gombák a haploid gametofitonnal élnek szimbiózisban, a VAM viszont a harasztkok, nyitvatermők és zárvatermők diploid sporofitonjának földbeni szervében, a gyökérben alakul ki. A VAM-képzés a növénypartner tekintetében nem specifikus, mivel a résztvevő növényfajok száma igen nagy és ezek rendszertanilag a legkülönbözőbb családokba tartoznak. A VA-mikorrhizák földrajzi elterjedése az egész hajdani Pangea területére kiterjed, ami szintén alátámasztja ősi eredetüket. A mi éghajlatunkon elsősorban a lágyszárú növények (füves vegetációtípusok és erdei aljnövényzet) jellemző mikorrhizái ezek, de a trópusi erdei közösségekben a fákban is jelentősek (**Allen 1991, Smith és Read 1997**).

Bár a legfontosabb ektomikorrhiza-képzőként ismert bazídiumos kalapos gombák legrégebbi fosszilis termőtesteit eddig csak viszonylag késői időszakból, az eocénből ismerjük (kb. 130 millió év), molekuláris taxonómiai vizsgálatok alapján nyilvánvaló, hogy egyes ektomikorrhizás gombacsoportok eredete jóval régebbre nyúlik vissza. A 18S rRNS és a mitokondriális RNS szekvenciavizsgálata alapján szerkesztett molekuláris törzsfák azt mutatják, hogy egyes ektomikorrhizás csoportok mind a tömlős-, mind a bazídiumos gombák között valószínűleg már 200-220 millió évvel ezelőtt kialakultak (**Cairney 2000**). Ezt támasztja alá az is, hogy a ma is legjelentősebb növényi partnereik, a kizárólag ektomikorrhizás fajokból álló fenyőfélék (Pinaceae) a késő triászban, mintegy 200 millió évvel ezelőtt kezdek elterjedni. Mivel a ma élő ektomikorrhizás gombák rendszertanilag heterogének, már régebben feltételezték, hogy az ektomikorrhiza-képzés képessége a

különböző gombacsoportokban egymástól függetlenül alakult ki. A DNS-vizsgálatok alapján igazolódni látszik ez a feltevés, mert a molekuláris törzsfán legalább kilenc elágazási pontból erednek ektomikorrhizas taxonokat is tartalmazó monofiletikus leszármazási vonalak (**Hibbett és mts. 2000**).

Az ektomikorrhizas gombák vegetatív micéliumának önálló életképességéből és egyes szervesanyagok (pl. cellulóz, lignin) lebontására alkalmas enzimatis aktivitásából arra lehet következtetni, hogy ezeknek ősei (a VAM-mal szemben) nem biotróf-parazita, hanem szabadon élő, szaprotróf szervezetek lehettek (**Hibbett és mts. 2000**). Ezt támasztja alá, hogy az ektomikorrhizas gombataxonok őseinek széttrajzása szorosan követte a fás szárazföldi növények elterjedését, amelyek nagy mennyiségű lignocellulóz hulladékot halmoztak fel a talajokban. Az ősi, főként reszupinátus termőtestű bazídiumos Thelephoraceae család fajai pl. világszerte elterjedt ektomikorrhizas gombák, amelyek avar és faanyag lebontására is képesek, és közeli rokonságban állnak a főként xylofág fajokat tartalmazó Corticiaceae családdal. A szaprotrófokkal való kapcsolatra utal az is, hogy az ektomikorrhizák elsősorban a nagy szervesanyag-tartalmú talajokon növény mérsékelt övi erdőkben terjedtek el (**Allen 1991**).

2.2.3. A mikorrhizák ökológiai jelentősége

Bár egyre nyilvánvalóbbá vált, mennyire jelentős a mikorrhizáknak az életközösségek anyagforgalmában és szerkezetében betöltött szabályozó szerepe, ezek a felismerések csak lassan válnak elfogadottá az ökológiában és sok ökológus még ma sem értékeli valódi jelentőségének megfelelően a mikorrhizákat. Williamson (**1972**) paradigmáját, mely szerint „a mutualizmus izgalmas biológiai téma, de jelentősége a populáció szempontjából általában kicsi”, még ma is gyakran idézik. Soká élt a hatása az olyan, tankönyvekben is szereplő kijelentéseknek is, mint „a mutualizmus legtöbb példája a trópusokon fordul elő” (**Roughgarden 1979**), „a mérsékelt égövben kevés a mutualista kapcsolat” és hogy „a mutualizmus matematikailag instabil” (**May 1981**). Napjainkban azonban egyre elfogadottabbá válik a gondolat, hogy a mikorrhizákat az ökoszisztémák szerkezete, anyag- és energiaforgalma, valamint evolúciója szempontjából is elsődlegesen fontos tényezőknek kell tekintenünk (**Van der Heijden és mts. 1998, Bezermer és Van der Putten 2007**).

A mikorrhizáknak az élettelen és élő környezetre gyakorolt hatásai összetettek. A közvetlen abiotikus hatások között a legfontosabbak a talaj mechanikai szerkezetére, kémiai összetételére és anyagforgalmára gyakorolt hatások.

A mikorrhizas gyökerek és a hozzájuk kapcsolódó kiágazó hifák és rhizomorfák hálózata lényegesen befolyásolja a talaj szerkezetét, kötöttségét, aggregátum képződését, vízáteresztő

képességét és komoly szerepet játszik a talajok lemosódás és erózió elleni védelmében (**Graf és Böll 2006**). Mivel a talaj összes biomasszájának sok esetben a felét, aktív felületének pedig ennél jóval nagyobb részét a gombasejtek teszik ki, fizikai és biokémiai hatásuk nem lebecsülendő. Közismert pl., hogy a gombafajok nagy része szerves savakat választ ki és ezzel a hifák környezetében a pH-t jelentősen csökkentheti, ami a talajban lejátszódó kémiai és biológiai folyamatokra alapvető hatással van. A savkiválasztás kedvez az ásványi anyagok mobilizációjának, amihez hozzájárul a gombák aktív közetoldó és a növényekénél lényegesen nagyobb fémion-akkumulációs képessége is (**Leyval és mts. 1997**). A mikorrhizák jelentős része (az obligát biotróf típusok, pl. a VAM kivételével) szaprotróf lebontásra is képes, tehát hasznosítani tudja a talajban felhalmozódott elhalt szerves anyagokat. Gazdag enzimatikus kapacitásuk révén pl. az ektomikorrhizaképző gombafajok nagyban hozzájárulnak a talajban felhalmozódó szerves vegyületek (pl. lignocellulóz és fehérjék) lebontásához és jelentős részt vállalnak a mineralizációs folyamatokban (**Smith és Read 1997, Read és Perez-Moreno 2003**). Szerves anyag lebontó képességük alátámasztja azt az evolúciós elképzelést, hogy az ektomikorrhizás gombacsoportok nagy része szaprotróf gombáktól származik (**Hibbett és mts. 2000, Brundrett 2002**).

Különösen jelentős a szerves anyagban gazdag, tözeges talajokon élő erikoid mikorrhizák szaprotróf aktivitása, amelyek szerves nitrogén és foszforforrások hasznosítása mellett, egyes ektomikorrhizákhoz hasonlóan, képesek a lebontásból származó szén továbbítására is a növény felé (**Smith és Read 1997**). Mindezen folyamatok révén a mikorrhizák kulcsszerepet játszanak a talajok C, N és P forgalmában. A mikorrhizás gombák fontos tényezői a talajban kialakuló széndioxid szintnek is, sőt kiterjedt vizsgálatok történtek arra vonatkozóan is, hogy a mikorrhizák közvetetten hatást gyakorolhatnak-e a légköri CO₂ szint szabályozására és az üvegházhatás kialakulásának mérséklésére a növényi fotoszintézis fokozásán keresztül (**Rillig és mts. 2002**).

A mikorrhizáknak az élettelen környezetre való hatása mellett az ökoszisztéma szempontjából még fontosabbak a biotikus kölcsönhatások, amelyek a mikorrhizák és más élőlények (baktériumok, növények, állatok) közötti trofikus, parazita, mutualista vagy antagonista kapcsolatokat jelentik. Ezeknek a hatása azonban jóval túlmutat az egyedi partnerek szintjén, és ahogy az alábbi példákból látható, olyan szupraindividuális szinten jelentkező hatásokban összegeződik, amelyek meghatározó módon hatnak az életközösség szerkezetére, működésére és egyensúlyi állapotára.

Mivel a mikorrhizaképző gombák különböző növényfajokkal tudnak szimbiózist kialakítani és az egyes növényegyedek gyökerein egyszerre több gombafaj is képezhet

mikorrhizát, a szimbionta kombinációk száma igen magas lehet. Skandináviai lucfenyvesek ektomikorrhiza-közösségének vizsgálata során bebizonyosodott, hogy bár a faállományt szinte kizárólag egyetlen fenyőfaj alkotja, a mikorrhizás gombák száma több mint száz. Az egyes fák gyökérzete egyszerre akár több tucat gombafajjal is mikorrhizálódhat, amelyek genetikailag és biokémiai kapacitás tekintetében is heterogének. Ez lehetővé teszi a növény számára a talaj víz- és tápanyagellátottság szempontjából inhomogén mikrohabitatjaihoz való optimális alkalmazkodást. Dahlberg és munkatársai ezt úgy fogalmazták meg, hogy „az erdő biodiverzitása nem a fafajokban, hanem a mikorrhizákban van” (**Dahlberg és mts 1997, Dahlberg 2001**).

Bár az elmúlt harminc év során számos laboratóriumi vizsgálattal igazolták a mikorrhizáknak a növénypartner vegetatív növekedésére gyakorolt serkentő hatását, csak az utóbbi évtizedben végeztek olyan szabadföldi, állomány szintű vizsgálatokat, amelyek közvetlenül a mikorrhizának a növényi partner fitnessére gyakorolt hatására irányultak. A rövid tenyészidejű kékharang (*Hyacinthoides non-scripta*) Angliában végzett szabadföldi vizsgálatai során megállapították, hogy a növények gyökereinek VAM-képzése feltétlenül szükséges ahhoz, hogy a tenyészidőszak végére a hagymák olyan P-többletet halmozzanak fel, ami a következő tenyészidőszakban is biztosítja a virágzást. Ebben az esetben tehát igazolták a mikorrhizák több nemzedéken át érvényesülő hatását, ami alapvető tényező a populáció hosszú távú megmaradásában az adott környezetben (**Merryweather és Fitter 1995**).

A mikorrhizák közösségi szintű vizsgálatai közül az egyik legnagyobb jelentőségű volt az a szabadföldi kísérlet, amelynek során bebizonyították, hogy az erdőben egymáshoz közeli (azonos vagy különböző fajhoz tartozó) növényegyedeket nemcsak fizikailag köti össze a mikorrhizák micéliumhálózata, de ezen keresztül növényből-növénybe történő szénátadás is történik. A kísérlet során papírníyr (*Betula papyrifera*) és duglászfenyő (*Pseudotsuga menziesii*) szomszédos egyedeivel ^{13}C és ^{14}C -izotóppal jelölt CO_2 -ot fixáltattak és kimutatták, hogy a fotoszintetikusán megkötött, jelölt szén megjelenik a szomszédos növényekben is. A gyökereket összekötő micéliumhálózatot ennek alapján (az információs világhálóra utalva) „wood-wide web”-nek nevezték el (**Simard és mts. 1997, Simard és Durall 2004**). Igazolták azt is, hogy a növények közötti szénátadás iránya az évszaktól függően változik: a nyári időszakban a nyírből a fenyőbe, míg a téli időszakban az örökzöld fenyőből a lomb nélküli nyírbe irányul a nettó szén-transzfer. A fák és gombák kapcsolatrendszerét ezért szuperorganizmusként is emlegetik, melynek kiegyenlítő (*dajka* vagy *nursing*) funkciója van, hiszen a kedvezőtlenebb feltételek közötti (pl. gyengébb talajfoltokon vagy erősebben

árnyékolt helyeken élő) növényegyedek így nagyobb eséllyel maradhatnak életben a közösségben (**Wiemken és Boller 2002**). A „www” másik jelentősége, hogy a gomba szénhidrátigényét egyszerre több fikobionta fedezheti (**Jones és mts. 2003**).

Érdekes eredményeket hozott a növények egy polifiletikus csoportja, az ún. „szaprofitonok” mikorrhizáinak vizsgálata (**Leake 1994**). Ezekről a növényekről, mivel klorofillmentesek, de nem gyökérparaziták, azt feltételezték, hogy a korhadékból jutnak szerves szénforrásokhoz. Valójában ezeket a növényeket gombák látják el szerves tápanyagokkal, ezért helyesebb *mikoheterotrófoknak* nevezni őket (**Taylor és mts. 2002**). Ilyen típusú pl. a fenyőspárga (*Monotropa hypopitys*) vagy egyes nem fotoszintetizáló orchideafélék. Kimutatták, hogy a mikoheterotróf növények gyökerét olyan gombák kolonizálják (a speciális anatómiával jellemezhető ún. *monotropoid* mikorrhizát kialakítva), amelyek egyébként tipikus ektomikorrhizaképzőként ismertek (pl. Thelephoraceae és Russulaceae fajok) (**Young és mts. 2002**). Ebben az esetben a micélium másik része a fák gyökerén szabályos ektomikorrhizát alakít ki és a zöld növényben képződött asszimilátumok a gombahálózaton keresztül a klorofillmentes növény gyökerébe jutnak. Hasonló jelenséget írtak le pl. az orchideákhoz tartozó korallgyökér (*Corallorhiza spp.*) és madársisak fajok (*Cephalanthera spp.*) esetében is (**Taylor és Bruns 1997, Kendrick és mts. 2000**). A mikoheterotróf kapcsolatokban tehát az egyik növénypartner „csalóként” telepszik rá egy mutualizmusra és a gomba micéliumán keresztül fér hozzá egy másik növény asszimilátumaihoz, tehát végső soron annak parazitája.

A növényekkel kialakított kapcsolatokon kívül a mikorrhizás gombák a más szervezetekkel való kapcsolataik révén is befolyásolhatják a közösségi anyagcserét. Ezek közül említhetjük pl. a gombáknak prokariótákkal való kapcsolatait, pl. a rhizoplán és rhizoszféra baktériumközösségével kialakított (gátló vagy serkentő) kapcsolatrendszereket. Ismeretes, hogy a rhizoszférában egyes baktériumok jelentősen segítik a mikorrhizák kialakulását (MHB, Mycorrhiza Helper Bacteria) (**Garbaye és mts. 1992**). Egyes növények esetében nagy jelentőségük van az ún. tripartit (hármasszimbiózisoknak is. A Fabaceae család gyökérgümőképző fajainak gyökereiben pl. a *Rhizobiumokon* kívül VAM-gombák is kolonizálnak és többszörösen igazolták, hogy a hármasszimbiózis szinergista módon növeli a növény növekedését és produkcióját (**Kaur és Singh 1988**). Hasonló hatást tapasztaltak az enyves éger (*Alnus glutinosa*) mikorrhizái és szimbionta sugárgombái (*Frankia spp.*) közötti hármasszimbiózisban is (**Arnebrant és mts. 1993**). A mikorrhizás gombák és az állatok bonyolult kapcsolatrendszere is befolyásolja az életközösség szerkezetét és dinamikáját. A mikofág állatok (elsősorban rovarok, férgek és különböző talajállatok, de nagyobb testű

állatok, pl. egerek, vaddisznók, sőt az ember is) nemcsak trofikus kapcsolatban állnak a gombákkal, de mint spóraterjesztők, a gombák számára fontos tényezőt jelentenek a túlélésben és terjedésben is. Kísérletesen igazolták pl. a *Collembolák* szerepét a VAM gombák spóráinak terjesztésében (**Bakonyi 1989, Bakonyi és mts. 1994**). Egyes mikorrhizás gombataxonok és a spóráikat terjesztő állatok esetében (pl. a *Rhizopogon* nemzetség gombái és egyes rágcsáló fajok között) valódi koevolúciós kapcsolatokat igazoltak biogeográfiai elterjedésük és időbeli szétraajzásuk alapján (**Bruns és mts. 1989**).

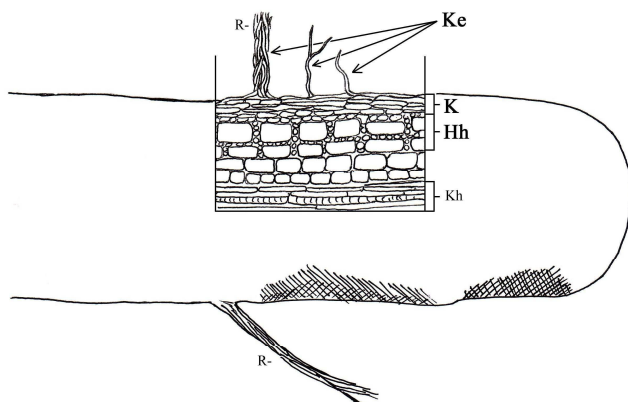
Új megközelítést jelentettek a mikorrhizák komplex ökológiai hatásának tisztázásában azok a szabadföldi és „mikrokozmosz” vizsgálatok, amelyek nem az egyes partnerek közötti anyagcsere kapcsolatra, hanem a mikorrhizák szupraindividuális szinten jelentkező hatásaira irányultak. Van der Heijden és munkatársai bebizonyították, hogy az egyes növényfajok P-felvétele és biomasszája különböző VAM-gombákkal kolonizálva különbözik, a biomassa tehát attól függ, milyen gombák vannak a talajban. Igazolták, hogy kísérleti rendszerükben, növényi magkeveréket tartalmazó talajon annál több növényfajból álló közösség fejlődött ki és annál nagyobb volt a produktivitás, minél nagyobb volt a talajba inokulált VAM gombák fajszáma. Ebből azt a következtetést vonták le, hogy a mikorrhiza a biodiverzitás, az ökoszisztéma variabilitás és produktivitás meghatározó tényezője (**Van der Heijden és mts. 1998**).

Összefoglalva tehát megállapíthatjuk, hogy a mikorrhizák (az élettelen és élő környezetre gyakorolt közvetlen hatásaikon túl is) alapvetően befolyásolják az életközösséget azáltal, hogy:

- Fontos szabályozó szerepet játszanak az élőhely mikrobái, növényei- és állatai közötti faji és egyedi szintű kapcsolatokban, és ezáltal az életközösségek szerkezetének egyik fő meghatározó tényezőjét képezik.
- A mikorrhiza összeköttetéseket képez a növények gyökerei között és az egyedeket egységes tápanyagfelvételi hálózatba szervezi („www”, szuperorganizmus)
- A mikorrhizaképzés növeli az életközösség diverzitását
- A mikorrhizának jelentős szerepe van az életközösségek stabilitásának fenntartásában

2.3. Az ektomikorrhizák

2.3.1. Az ektomikorrhizák általános jellemzése



2.3. ábra. Az ektomikorrhizák alapvető szerkezeti elemei.

Jelölések: Ke: kiágazó elemek, K: gombaköpeny, Hh: Hartig-hálóval körülvett kéregsejtek. Kh: központi henger,

gombapartner tekintetében jóval nagyobb diverzitásúak, mint a VA-mikorrhizák, és ma élő alakjaik több leszármazási vonalat képviselnek. 6-8 ezerre becsülik az ektomikorrhiza-képző gombafajok számát (Molina és mts. 1992), a VAM-hoz képest azonban jóval szűkebb a szimbiózisban résztvevő növénypartnerek köre.

A szimbiózis alapját a növény részéről a szerves tápanyagok (cukrok), a gomba részéről pedig a víz és a talajból felvett ásványi anyagok átadása képezi. A partnerek közötti kapcsolat azonban mind szerveződési, mind funkcionális szempontból alapvetően eltér a VAM-tól. Az ektomikorrhiza-képzés morfológiai sajátossága, hogy a kolonizáló gomba fonalai csak a gyökér felszínén és kéregsejtjeinek intercelluláris járataiban találhatók, de nem

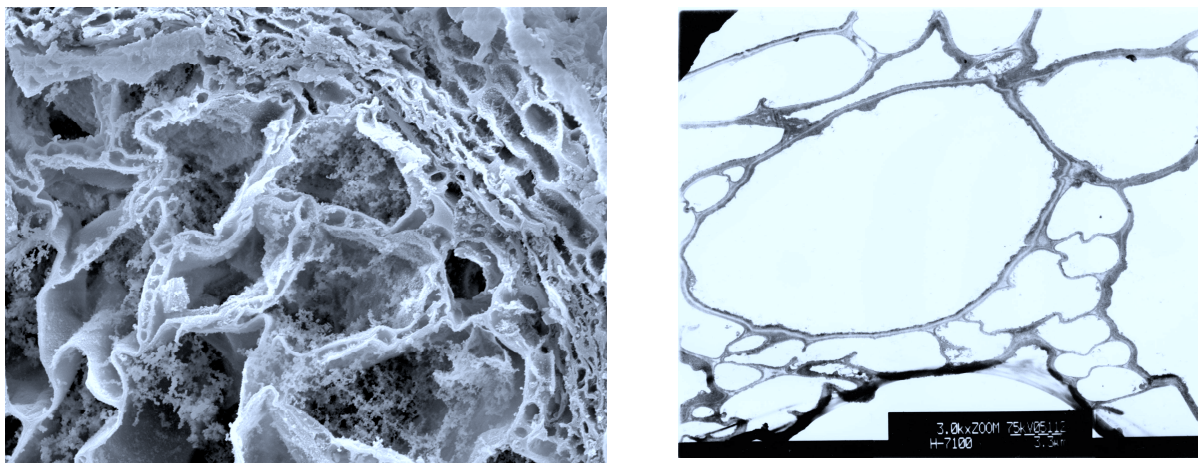


2.4. ábra. Ektomikorrhizás nyárfa gyökér. Látható a fehér köpeny és kiágazó hifák a vattaszerű tömege.

A VAM után a második legelterjedtebb és ökológiai szempontból legjelentősebb mikorrhizatípus az *ektomikorrhiza* (EM). Bár a földtörténet során később alakult ki, mint a VAM, igen régi evolúciós múltra tekinthet vissza. A nyitvatermő és zárvatermő fás növények kialakulásával párhuzamosan, elsősorban a szárazföldi területek jelentős részét borító erdei ökoszisztémákban terjedt el. Az ektomikorrhizák a gombapartner tekintetében jóval nagyobb diverzitásúak, mint a VA-mikorrhizák, és ma élő alakjaik több leszármazási vonalat képviselnek. 6-8 ezerre becsülik az ektomikorrhiza-képző gombafajok számát (Molina és mts. 1992), a VAM-hoz képest azonban jóval szűkebb a szimbiózisban résztvevő növénypartnerek köre.

hatolnak be magukba a sejtekbe, tehát nem alkotnak intracelluláris képleteket. Az ektomikorrhizáknak három szerveződési és funkcionális összetevőjük van: a gyökércsúcs felszínét borító álszövetes köpeny, a gyökér kéregsejtjeit körülvéő intercelluláris Hartig-háló, valamint a köpeny felszínéről a talajba ágazó ún. kiágazó hifák rendszere (2.3. ábra).

A kiágazó hifák biztosítják a talajból való tápanyagfelszívást (2.4. ábra). A gomba tápanyagainak zöme a köpenyben raktározódik. A partnerek közötti anyagátadás a Hartig-háló hifái és a kéregsejtek között történik, tehát ez tekinthető az ektomikorrhiza-rendszer interface-ének (2.5. ábra).



2. 5. ábra. a. Hartig-hálóval borított kéregsejtek egy ektomikorrhiza keresztmetszetében (SEM felvétel). b. A Hartig-háló TEM-képe

A VAM-mal ellentétben az ektomikorrhizás gomba nem tekinthető obligát biotrófnak, mert heterotróf módon táplálkozva önállóan is képes vegetatív micéliumot fejleszteni a talajban, és táptalajon is tenyészthető, bár jóval gyengébben nő, mint a gyökérhez kapcsoltan. A gomba termőtestképzése azonban csak a szimbióta kapcsolat, vagyis az ektomikorrhiza kialakulása után mehet végbe. Ivaros szaporodása tekintetében tehát a gombapartner függ a növénytől. Intenzív kísérletek folynak a növény szerepének tisztázására a gomba termőtestképzésének morfogenetikai és élettani folyamataiban, de eddig még nem sikerült növényi gyökek nélkül, mesterséges tenyészetben érett mikorrhizás gomba termőtesteket létrehozni.

A Földön élő, 6-8 ezerre becsült ektomikorrhizaképző gomba mikorrhizakapcsolatai közül mindössze alig több mint 500-at írtak le és jellemeztek részletesen (**Agerer 1987-2002**, **Agerer és Rambold 2004-2005**). Észak-Amerika, valamint Észak- Nyugat- és Dél-Európa túlévelű erdeinek ektomikorrhiza közösségeit viszonylag intenzíven tanulmányozták az elmúlt két évtizedben (**Molina és Trappe 1982**, **Gronbach 1988**, **Gardes és Bruns 1996**, **Dahlberg és mts. 1997**, **Comandini és mts. 1998**, **Gehring és mts. 1998**, **Jonsson és mts. 1999**, **Taylor és Bruns 1999**, **Köljalg és mts. 2000**, **rnaghan 2001**), de a lombos erdőkről jóval kevesebb adatunk van. Elsősorban a bükk (**Brand 1991**), a nyír (**Cuvelier 1991**) és az éger fajok (**Miller és mts. 1991**, **Pritsch és mts. 1997 a,b**) ektomikorrhizáit tanulmányozták

részletesebben, de alig tudunk valamit Közép-Európa szárazabb, kontinentális éghajlatú erdeinek mikorrhiza-viszonyairól. Erről a területről a Magyar Alföld Duna-Tisza-közi homoki nyárasaiból (**Jakucs 2002**) és hortobágyi tölgyesekből (**Jakucs és Csiha 2002-2004**) vannak részletesebb adatok. Az európai lombos erdők legfontosabb társulásalkotói közé tartozó tölgyekről viszonylag sok ektomikorrhiza leírása jelent meg, például *Q. ilex*-ről (**Fischer és Agerer 1996, Montecchio és mts 1998, 2001a, b, 2002, De Roman és mts 2002a, b**), *Q. robur*-ról (**Palfner 1994, Palfner és Agerer 1996a,b, Beenken 2001**), *Q. cerris*-ről és *Q. pubescens*-ről (**Zambonelli és mts. 1993a, 1997**), de a mediterrán térségekben jelentős paratölgyesek kivételével (**Azul és mts. 1999, 2001a, b, c, d, e**) rendszeres, az állományokat jellemző ektomikorrhiza-közösségek felmérésére kevés kísérlet történt (**Schmith és mts. 2007**).

2.3.2. Az ektomikorrhizás gombák és növénypartnereik rendszertani áttekintése

Bár a magvas növényfajoknak csak kb. 3%-át becsülik ektomikorrhizaképzőnek, ezek a legnagyobb egyedszámban előforduló növények közé tartoznak a Földön, ezért ökológiai jelentőségük kiemelkedő. Az ektomikorrhizák kialakulása a fák gyökereire jellemző, így a növénypartnerek főként a fás növénycsaládokba tartoznak. Legjelentősebbek ebben a tekintetben a nyitvatermők, amelyeknek valamennyi ma élő faja fás szárú, és valamennyien ektomikorrhiza-képzők. A nyitvatermő fenyőfélék mindössze néhány faja alkotja az északi félteke boreális és szubboreális erdeinek nagy részét. A zárvatermők között az északi félgömb mérsékelt éghajlatú területein a bükkfafélék (Fagaceae) és nyírfafélék (Betulaceae) nemzetségei a legtömegesebbek, amelyek közül a bükk, a tölgy és a gesztenye, illetve a nyír, a gyertyán és a mogyoró fajok a legfontosabb erdőalkotók. A déli félgömb mérsékelt és szubtrópusi területein a mirtuszfélék (Myrtaceae) családjának nemzetségei dominánsak. Az óvilág trópusi esőerdeiben a leggyakoribb ektomikorrhiza-képzők a Dipterocarpaceae család és a pillangósvirágúak közé tartozó, nem gyökérgümőképző Caesalpinioideae alcsalád fajai, a gümőképző pillangósok (Mimosoideae és Papilionoideae) viszont főként csak VAM-ot alkotnak. Vannak ektomikorrhiza-képző fajok a törpecserjék között is (pl. Cistaceae család), de csak igen kevés lágyszárú növény (pl. *Polygonum*) képez ilyen szimbiózist. Nem ektomikorrhizásak viszont a juhar (*Acer*) és a kőris (*Fraxinus*) fajok, a fehér akác (*Robinia pseudoacacia*) valamint a fás szárú rózsafélék (köztük gyümölcsfáink) többsége.

Az ektomikorrhiza-képző fák egy része VAM kapcsolatot is ki tud alakítani. A nyárák és fűzek pl. a talaj szervesanyag tartalmától függően vagy ekto, vagy VA-mikorrhizát

képezhetnek. Egyes fák csemetéi fiatalon VAM-ot, később pedig ektomikorrhizát alkotnak (pl. eukaliptusz, éger).

A **2.1. táblázatban** néhány hazánkban gyakori ektomikorrhizás növénynemzetséget foglaltunk össze.

2.1. táblázat. Néhány fontos hazánkban élő ektomikorrhiza-képző növénycsoport

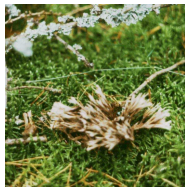
Család	Nemzetség	Magyar név
Gymnospermatophyta (nyitvatermők)		
Cupressaceae	<i>Juniperus</i>	boróka
Pinaceae	<i>Abies</i>	jegenyefenyő
	<i>Larix</i>	vörösfenyő
	<i>Picea</i>	lucfenyő
	<i>Pinus</i>	erdeifenyő
Angiospermatophyta (zárvatermők)		
Betulaceae	<i>Alnus</i>	éger
	<i>Betula</i>	nyír
	<i>Carpinus</i>	gyertyán
	<i>Corylus</i>	mogyoró
Cistaceae	<i>Helianthemum</i>	naprózsa
Fagaceae	<i>Castanea</i>	gesztenye
	<i>Fagus</i>	bükk
	<i>Quercus</i>	tölgy
Tiliaceae	<i>Tilia</i>	hárs

Az ektomikorrhiza-képző gombákat különböző rendszertani csoportokba soroljuk. Legnagyobb részük a bazídiumos gombák közé tartozik. Ilyen a közismert, kalapos termőtestű családok jó része, pl. a tinórufélék, a galócák, a pókhálógombák, a rókagombák, a fakógombák, a susulykák, a galambgombák és a tejelőgombák. Kisebb arányban azonban a tömlősgombák (pl. csészegombák, szarvasgombák), sőt a járomspórás gombák (pl. Endogonales) között is vannak ektomikorrhiza-képző csoportok. Az ektomikorrhizás gombafajok kb. egynegyedének a termőteste hipogéikus, tehát a föld alatt keletkezik. A **2.2. táblázatban** néhány, hazánkban gyakori ektomikorrhizás gombanemzetséget sorolunk fel.

2.2. táblázat. Néhány fontos, hazánkban élő ektomikorrhiza-képző gombacsoport

Család	Nemzetség	Magyar név
Ascomycota (tömlősgombák)		
Elaphomycetaceae	<i>Elaphomyces</i>	álszarvasgomba
Geneaceae	<i>Genea</i>	-
	<i>Choiromyces</i>	-
Tuberaceae	<i>Tuber</i>	szarvasgomba
Basidiomycota (bazídiumos gombák)		
Amanitaceae	<i>Amanita</i>	galóca
Boletaceae	<i>Boletus</i>	vargánya
	<i>Xerocomus</i>	molyhos tinóru
	<i>Suillus</i>	gyűrűs tinóru
	<i>Leccinum</i>	érdesnyelű tinóru



Cantharellaceae	<i>Cantharellus</i>	rókagomba	
Clavariaceae	<i>Ramaria</i>	korallgomba	
Cortinariaceae	<i>Cortinarius</i>	pókhálógomba	
	<i>Dermocybe</i>	bőrgomba	
	<i>Hebeloma</i>	fakógomba	
	<i>Inocybe</i>	susulyka	
Hygrophoraceae	<i>Hygrophorus</i>	csigagomba	
Russulaceae	<i>Russula</i>	galambgomba	
	<i>Lactarius</i>	tejelógomba	
Sclerodermataceae	<i>Scleroderma</i>	áltrifla	
Thelephoraceae	<i>Thelephora</i>	szemölcsgomba	
Tricholomataceae	<i>Laccaria</i>	pénzecskegomba	
	<i>Tricholoma</i>	pereszke	

Az ektomikorrhiza-kapcsolatok a VAM-hoz képest jóval specifikusabbak. Ez azt jelenti, hogy egyes gombataxonok csak a növénypartnerek bizonyos körével képezhetnek szimbiózist. A földalatti termőtestű *Rhizopogon* nemzetség, valamint a gyűrűstinóruk (*Suillus*) pl. kizárólag fenyőkkel (főként *Pinus*okkal) alkotnak mikorrhizát. Ismerünk szigorúan fajspecifikus kapcsolatok is, pl. a sárga gyűrűstinóru (*Suillus grevillei*) természetes körülmények között csak a vörösfenyővel (*Larix decidua*) él együtt. Léteznek azonban viszonylag széles gazdaspektrumú ektomikorrhizás gombák is, amelyek különböző gazdanövényeken az egész Földön elterjedtek.

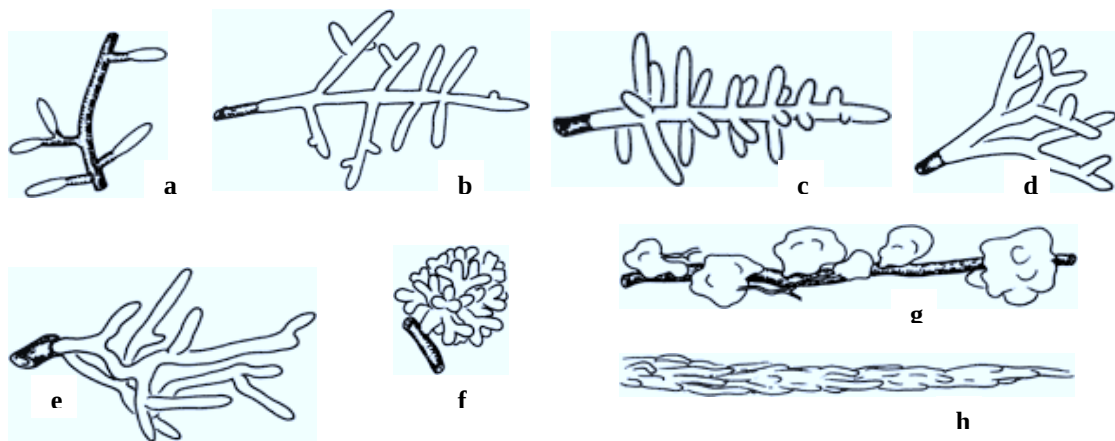
Az ektomikorrhizáknak, mint szimbionta rendszereknek a tudományos elnevezése a zuzmókéhoz hasonlóan a mikobionta partner tudományos nevével történik, a növénypartner esetleges megjelölésével. Pl. a barna gyűrűstinórunak az erdei fenyővel képzett mikorrhizája a *Suillus luteus* (+*Pinus sylvestris*) nevet viseli. A gombákat általában a termőtest morfológiája

alapján határozzák meg. A termőtestek gyakorisága egy területen azonban egyáltalán nincs korrelációban az ektomikorrhizák gyakoriságával a talajban, ezért a termőtestek előfordulásából nem következtethetünk a mikorrhizaegyüttes összetételére (**Agerer 1990, Dahlberg és mts. 1997**). A mikorrhizás gyökereket közvetlenül a talajból izolálva kell vizsgálni, és ilyenkor előfordul, hogy nem lehet azonosítani a gombát. Bár az ektomikorrhizák közvetlen meghatározására vannak morfológiai-anatómiai és molekuláris taxonómiai módszerek is, ezek nem minden esetben sikeresek. Ismeretes az is, hogy egyes ektomikorrhiza-képző gombák egyáltalán nem képeznek termőtestet, ezeket tehát anamorfáknak tekinthetjük. Ezekben az esetekben szükség van arra, hogy az ektomikorrhiza-rendszert (a konídiumos gombákhoz hasonlóan) imperfekt névvel lássuk el. A tudományos kettős név első tagját ilyenkor egységesen a gazdanövény nemzetségének nevéből képezzük a "rhiza" (gyökér) szó hozzáadásával, második tagja pedig egy, a leíró által adott fajnév. Ezeket, a csak a gomba meghatározásáig használt, ideiglenesnek tekintett neveket idézőjelbe tesszük (**Agerer 1996**) Pl. az egyik, lucfenyőről (*Picea*) leírt fekete ektomikorrhizát a "*Piceirhiza nigra*" névvel látták el (**Agerer és mts. 1995**).

2.3.3. Az ektomikorrhizák morfológia-anatómiai leírása

Mivel a mikorrhizáknak jellegzetes morfológiai képletei jönnek létre, mint pl. a gyökeret borító köpeny, a rhizomorfák, a cisztídiumok, a szkleróciumok (**Grenville és mts. 1985**), vagy a kéreg intercelluláris járataiban kialakuló Hartig-háló (**Kottke és Oberwinkler 1987**), kialakultak azok a módszerek, amelyeknek segítségével a mikorrhizák (a gomba termőtest nélkül) fénymikroszkópos morfológiai vizsgálatokkal és kémiai színreakciók alapján (**Ingleby és mts 1990, Hutchinson és Summerbell 1990, Agerer 1991**) nemzetségre vagy akár fajra is meghatározhatók. A szimbióta kapcsolat funkcionális megértésében az elektronmikroszkópos módszereknek is jelentős szerepük van (**Massicotte és mts. 1989a, b**). Megszilárdultak a mikorrhiza taxonómia módszerei és alapelvei is. Az 1996-ban az új ektomikorrhizák leírására alapított folyóirat, a **Descriptions of Ectomycorrhizae** és a folyamatosan bővülő **Colour Atlas of Ectomycorrhizae** (szerk.: **Agerer 1987-2006**) már csaknem 300 faj részletes leírását és képdokumentációját tartalmazza. Ma már az interneten szabadon hozzáférhető ektomikorrhiza képi adatbázis és határozókulcs is létezik (**Agerer és Rambold 2004-2005**).

Az ektomikorrhizák morfológiai és anatómiai vizsgálatának standardizált módszertanát Agerer foglalta össze (1991, 1996). Ezek a módszerek a talajból vízzel kimosott EM-rendszerek fénymikroszkópos megfigyelésén alapulnak. A leírási és meghatározási protokoll során vizsgáljuk sztereomikroszkóppal a mikorrhiza színét, elágazási rendszerét (2.6. ábra), a köpeny felszínét (sima, gyapjas, vattás, tüskés, szemölcsös), a rhizomorfák alakját, elágazását, illeszkedését a köpenyhez, valamint a szleróciumokat. Az ektomikorrhizák morfológiáját a két szimbionta partner együttesen alakítja ki, de elsősorban a gombapartner határozza meg. Ezen belül a növényi partner szabja meg az elágazási rendszert és részben a Hartig-háló szerkezetét, míg a köpeny struktúrája és függelékeinek morfológiája a gombától függ (Smith és Read 1997).



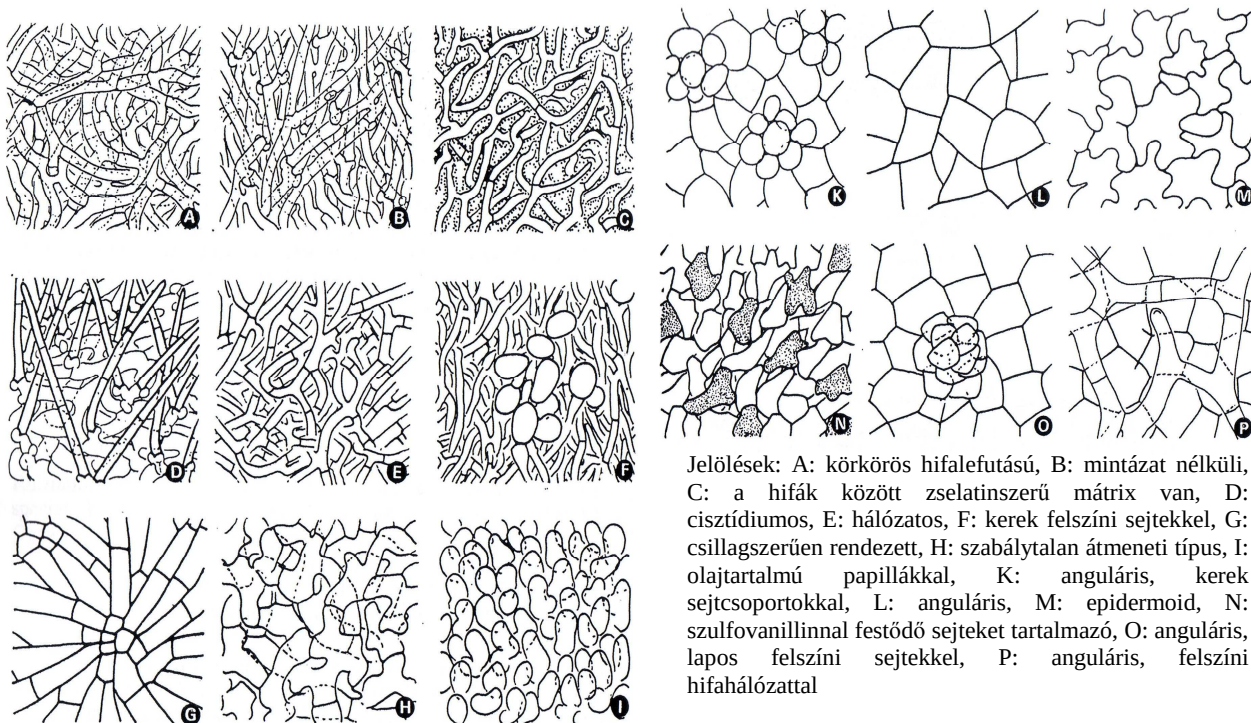
2.6. ábra. Az ektomikorrhizák elágazási rendszerének típusai (Agerer nyomán). a. egyszerű, b. fésűs, c. piramidális, d. villás, e. szabálytalan, f. koralloid, g. tuberkuloid, h. köteges

A mikobionta taxonómiai helyzetének meghatározásához a legtöbb információt a köpeny szerkezetének és függelékeinek fénymikroszkópos anatómiai vizsgálata szolgáltatja, amihez nagy nagyítású (100x) immerziós objektívvel felszerelt differenciál-interferenciakontraszt (Nomarski-DIK) mikroszkóp szükséges. Az ektomikorrhizáról finom tüvel lehántott köpenydarabkák vízben vagy tejsavban lefedve, felülnézetben vizsgálhatók, mert a DIK-módszer lehetővé teszi az egyes köpenyrétegek külön „optikai szeletként” való leképzését. A köpeny álszövetes szerkezete alapvetően két fő típusba sorolható: plektenhimatikus (megnyúlt sejtekből álló, még felismerhetően hifás szerkezetű) vagy pszeudoparenhimatikus (izodiametrikus sejtekből álló) lehet (2. 7. ábra).



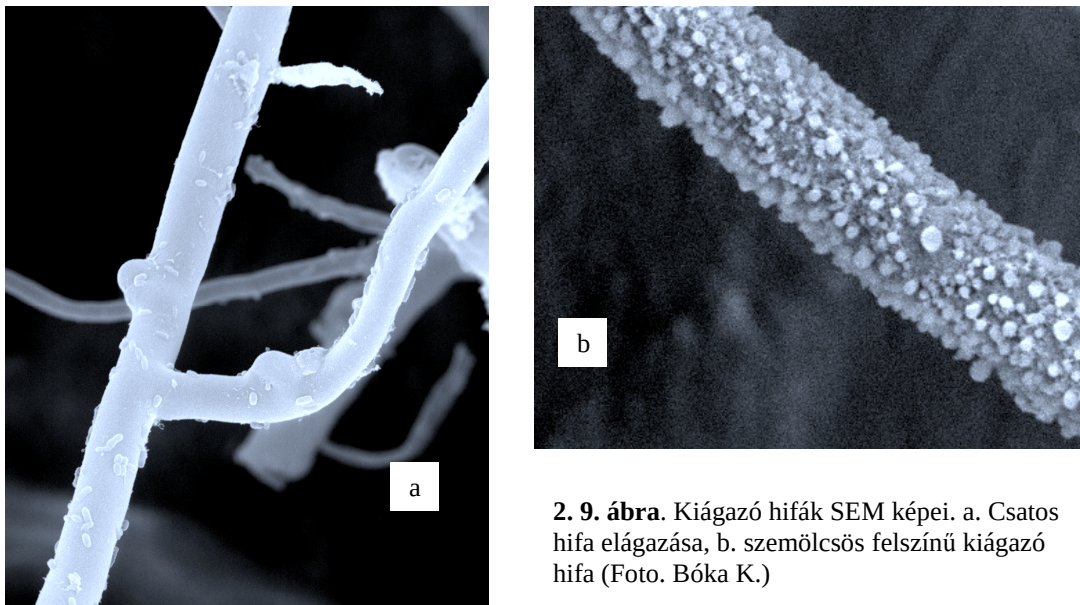
2.7. ábra. a. Plektenhimatikus és b. pseudoparenhimatikus ektomikorrhiza köpeny

A két fő típuson belül különböző altípusokat, változatokat lehet elkülöníteni (2. 8. ábra). A köpenytípus jól használható határozóbélyeg, aminek filogenetikai értéke is van. A plektenhimatikus típus ősbibnek, a pseudoparenhimatikus levezetettnek tekinthető és ez a tendencia az ontogenetikus folyamatokban (az érett, pseudoparenhimatikus köpeny kialakulása során) is tükröződik (Agerer 1995).



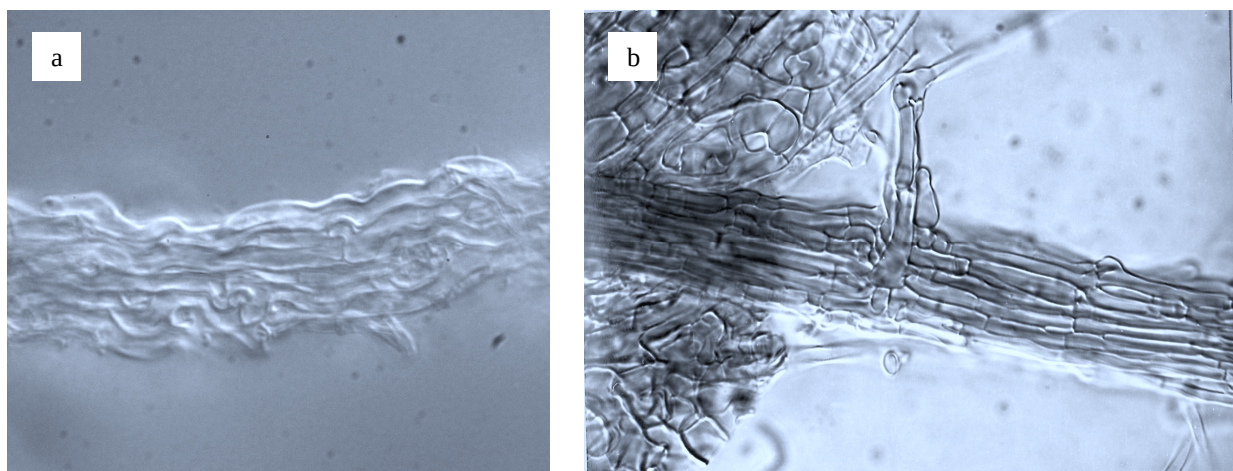
2. 8. ábra. Köpenytípusok. A plektenhimatikus (A-I) és a pseudoparenhimatikus (K-P) köpeny morfológiai kategóriái (Agerer nyomán)

Az ektomikorrhizák meghatározásában a gombaköpeny szerkezetén kívül fontos bélyegek a köpenyből a talajba növő, ún. kiágazó elemek. Ezek lehetnek egyszerű hifák, laza vagy kompakt hifakötegek (rhizomorfák), vagy a köpenyfelszínéről eredő korlátolt növekedésű sejtek vagy sejtcsoportok (cisztídiumok). A kiágazó hifák esetében a szeptáltság, a csatok hiánya vagy jelenléte, a hifa sejtfalának vastagsága és annak felszíni mintázata, valamint az anasztomózisok szerkezete a legfontosabb bélyegek (2.9. ábra).



2. 9. ábra. Kiágazó hifák SEM képei. a. Csatos hifa elágazása, b. szemölcsös felszíni kiágazó hifa (Foto. Bóka K.)

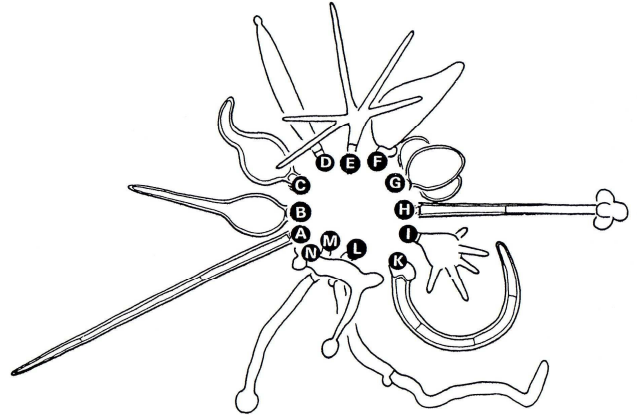
Hifáik morfológiája és szerkezeti felépítésük alapján a rhizomorfák is több típusba sorolhatók a vékony, laza hifakötegektől a vastag, differenciált szerkezetű rhizomorfáig, amelyeknek tág, centrális hifái a szeptumok feloldódásával hatékony anyagszállítást végző csövekké alakulhatnak (2.10. ábra).



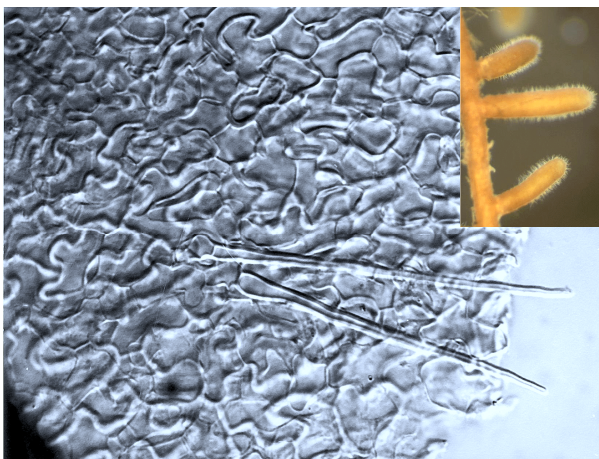
2. 10. ábra. a. Laza, differenciálatlan (*Tomentella* sp.) és b. kompakt, differenciált szerkezetű, nádusszal elágazó (*Boletus* sp.) rhizomorfa részlete

A rhizomorfák mellett az ektomikorrhizák felismerésében a cisztídiumok is igen jól használható bélyegek, mivel méretük és alakjuk sok esetben a nemzetségre vagy a fajra jellemző is lehet. Alakilag igen változatosak és különböző, gyakran meghatározott rendszertani csoportokhoz is köthető típusokba sorolhatók (2.11. és 2. 12. ábra).

A köpeny és a kiágazó elemek mellett az ektomikorrhizáról sok információt hordoz annak keresztmetszeti és hosszmetzeti képe is, amihez beágyazott metszeteket kell készíteni. Ezek vizsgálatára a legalkalmasabb a fáziskontraszt mikroszkóp (PhC). Főként a hosszmetseten figyelhető meg jól a köpeny vastagsága, rétegezettsége és a Hartig-háló jellegzetességei. A kialakult Hartig-hálót a funkcionáló ektomikorrhiza kapcsolat anatómiai bizonyítékának tekintik. Az egyes ektomikorrhizákra jellemző, hogy a Hartig-



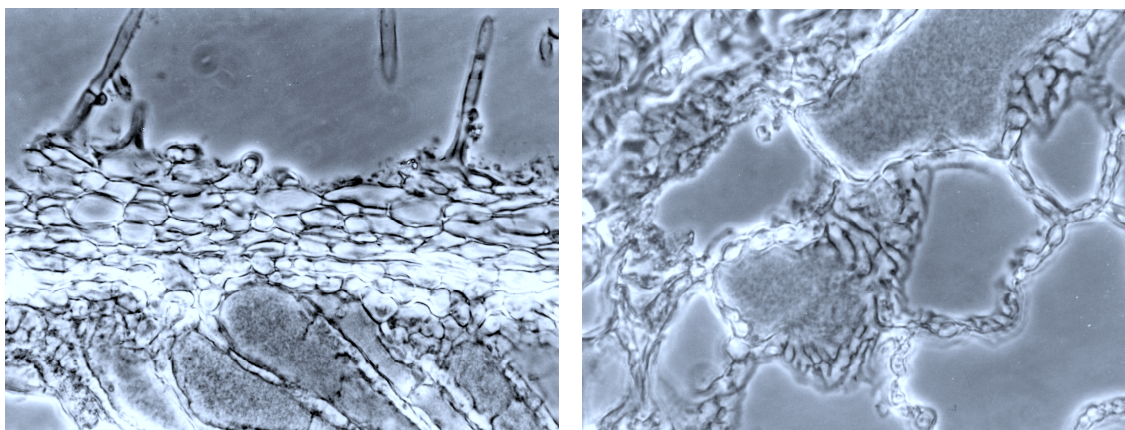
2. 11. ábra. A cisztídiumok típusai (Agerer nyomán). Jelölések: A: árszerű, B: egyenes nyakú palack alakú, C: palack alakú, görbe nyakú, D: palack alakú, apikális gömbbel, E: elágazó, F: fuziform, G: gömbszerű, H: szörszerű, apikális gömbbel, I: palack alakú, ujjyszerű kinövésekkel, K: vastagfalú, görbült, L: dugóhúzó, M: fejes, N: elfekvő, laterális gömbbel



2.12. ábra. Vastagfalú, epidermoid köpenyről eredő áralakú cisztídiumok (*Tuber sp.*). Kis kép: az ektomikorrhiza tüskés felszíne sztereomikroszkóppal.

tangenciális irányban megnyúltak lehetnek és gyakran a gyökér hossz tengelyéhez képest ferdén rendeződnek (2.13. ábra).

Az ektomikorrhizákhoz néha egyéb képletek is kapcsolódhatnak: ilyenek a hosszabb, kedvezőtlen időszak átvészelésére szolgáló klamidospórák vagy a hifák tömött szövedéke alkotta kitartóképletek, a szkleróciumok. Ezek megléte, szerkezete szintén fontos bélyeg az ektomikorrhizák elkülönítésében.



2.13. ábra. a. A köpeny és a Hartig-háló részlete *Tomentella-Quercus* ektomikorrhiza hosszmeteszében. A köpenyen cisztidák is láthatók. b. A Hartig-háló részlete *Rhizopogon-Pinus* ektomikorrhizából. PhC.

2.3.4. A molekuláris módszerek jelentősége az ektomikorrhizák megismerésében

A DNS-alapú, molekuláris módszerek alkalmazása újabb távlatokat nyitott a gombák taxonómiájában és ökológiájában, mert lehetővé vált a mikorrhizák meghatározása termőtestek nélkül, közvetlenül a gyökérmintákból is (**Gardes és mts. 1991, Henrion és mts. 1994, Agerer és mts. 1995**). A DNS PCR technikával való amplifikálása, RAPD-dal, vagy RFLP-vel történő elemzése illetve egyes génszakaszok teljes szekvenciáinak összehasonlítása már rutin módszereknek tekinthetők a mikorrhizák kutatásában (**Gardes és Bruns 1993, Henrion és mts. 1994**).

Faji meghatározás céljára a RAPD csak korlátozottan, az RFLP módszer pedig elsősorban csak az ektomikorrhizák és a termőtestek feltételezett összetartozásának igazolására alkalmas, vagy az egy vizsgálati területen élő gombaközösség termőtesteinek és mikorrhizás gyökérmintáinak összehasonlítására ad lehetőséget. A PCR-termék nukleotid-szekvenciájának meghatározása („szekvenálás”) ma már alig drágább és lassúbb, mint az RFLP, de annál sokkal több információt szolgáltat és lehetővé teszi az egymástól térben és időben távoli minták közötti összehasonlítást is. A mikorrhizák molekuláris meghatározására ma már szinte kizárólagosan a szekvenciaanalízist használják. Ehhez természetesen szükség van elegendő mennyiségű, megbízhatóan meghatározott termőtestekből származó szekvenciaadatra, amelyekkel összehasonlítva az ismeretlen mikorrhiza rendszertani helyzete meghatározható.

A PCR módszerek fejlődésével lehetővé vált a herbárium termőtestekből, akár a holotípusokból kinyert DNS elemzése is (**Bruns és mts. 1990**). Az interneten elérhető molekuláris adatbázisok (NCBI, EMBL, UNITE) ma már egyre növekvő számban

tartalmaznak olyan szekvenciaadatokat, amelyek segítenek a mikorrhizák meghatározásában. A molekuláris mikorrhiza-vizsgálatok színvonalas szakfolyóiratokban való publikálásának ma már előfeltétele a dolgozatban szereplő szekvenciák előzetes elhelyezése nyilvános génbankokban. Ezáltal lehetővé válik az ismeretlen DNS-szekvenciák gyors összehasonlítása az összes publikált adattal (BLAST program). A különböző kladisztikai módszerekkel (NJ, MP, ML) történő, tetszőlegesen összeválogatott szekvenciákon alapuló, részletes filogenetikai elemzés („faépítés”) pedig meghatározhatja az ismeretlen mikorrhiza pontos rendszertani helyzetét és rokoni kapcsolatait.

A DNS-alapú fajmeghatározás fontos kritériuma a megfelelő célszekvenciák kiválasztása. Ennek feltétele, hogy a génszakasz fajon belüli (intraspecifikus) változékonysága kicsi, ugyanakkor a fajok közötti (interspecifikus) változékonysága nagy legyen (**Egger 1995**). Ezen elvárásnak eleget tesznek a magi DNS rRNS génjei (rDNS), amelyek ezen kívül nagy kópiaszámban is fordulnak elő a genomban, ezért könnyű belőlük megfelelő mennyiségű DNS-t előállítani (**Debaud és mts. 1999**). Az rDNS további előnye, hogy több, különböző sebességgel evolválódó szakaszt tartalmaz, amelyek különböző rendszertani szinteken használhatók a filogenetikai kapcsolatok tisztázására (**Debaud és mts. 1999, Buscot és mts. 2000, Moncalvo és mts. 2000, Horton és Bruns 2001**). Míg a gombák nagyobb rendszertani csoportjainak (rendek, családok) elkülönítésére főként az rDNS riboszomális kis és nagy alegységet kódoló átíródó, szakaszai (SSU és LSU) alkalmasak, az ektomikorrhizák nemzetségi és faji szintű meghatározására a fenti szakaszok egy részéből (18S rDNS, 5,8S rDNS, 28S rDNS), valamint az ezeket összekötő átíródó, de a mRNS érése során kivágódó szakaszokból („*internal transcribed spacer*” = ITS 1 és 2) álló ún. ITS-régiót használják. A faji és faj alatti szintű elkülönítésre alkalmas még az ún. IGS-régió, amely a 28S és 18S rDNS közötti, az 5S rDNS-t valamint az IGS1 és -2 spacert tartalmazó szakaszt jelenti. Ilyen szekvenciák alkotják a génbankokban található gombaadatok legnagyobb részét (**Buscot és mts. 2000**). A gombák filogenetikájának vizsgálatában alkalmazott egyéb génszakaszokat (pl. mitokondriális DNS, β -tubulin gének) (**Bruns és mts. 1998**) kifejezetten mikorrhizák azonosítására ritkán használják.

A mikorrhizás gyökérben lévő növényi DNS-től való elválasztáshoz gombákra (ezen belül külön tömlős és bazídiumos gombákra) specifikus indítószekvenciákat (primereket) (pl. ITS1, ITS1f, ITS4, ITS4b) dolgoztak ki (**White és mts. 1990, Gardes és mts. 1991, Henrion és mts. 1992, Egger 1995**), amelyeknek mikorrhizákban való alkalmazhatóságát széles körben igazolták (**Gardes és Bruns 1993, Dahlberg és mts. 1997, Kåren és mts. 1997**).

Az ektomikorrhizák vizsgálata során a molekuláris módszerek alkalmazásának előnye, hogy mivel a DNS-t nem érinti a fenotípusos plaszticitás, nagyobb valószínűséggel azonosíthatók velük a fajok, mint morfológiai vizsgálatokkal. Fontos továbbá, hogy kevesebb időt és szakértelmet igényelnek, mint a morfológiai-anatómiai vizsgálatok. Hátrányuk azonban, hogy a különböző kiindulási anyagoktól függően igen változó a DNS-kinyerés és a PCR-reakció sikeressége (**Sakakibara és mts. 2002**), valamint drágábbak is a hagyományos technikáknál.

Az ektomikorrhizák meghatározásában azonban a leghatékonyabban a morfológiai és a molekuláris módszerek együttes használatával érhetünk el eredményeket (**Kåren és mts. 1997, Horton és Bruns 2001, Sakakibara és mts. 2002, Jakucs és mts. 2005b**). A megfelelő tapasztalattal végzett, de nem túl részletes morfológiai vizsgálaton alapuló csoportosítás („morfotipizálás”) csökkenti a molekuláris vizsgálatokba bevonandó minták számát anélkül, hogy jelentősen megnövelné a teljes vizsgálat idejét és már előzetesen lehetővé teszi az ektomikorrhizák hozzávetőleges rendszertani besorolását. A „vakon” végzett molekuláris vizsgálat ellentétben a morfotipizálás lehetőséget ad az új, eddig ismeretlen mikorrhizák felfedezésére, részletes morfológiai-anatómia leírására, megfelelő referenciaminták konzerválására és közgyűjteménybe történő elhelyezésére. Ennek alapvető jelentősége van az eredmények kontrollálhatóságának és reprodukálhatóságnak szempontjából (**Agerer és mts. 2000**).

2.4. A tomentelloid ektomikorrhizák

A mérsékeltövi erdők ektomikorrhiza közösségeit alkotó gombák között a legnagyobb arányban a Boletales, a Russulales és a Thelephorales rend fajai szerepelnek. Ezek közül a Boletalesbe tartozó mikobionták (ide tartoznak a jól ismert tinórufélék, nyálkásgombák, cölöpgombák) termőtestei gyakoriak a boreális és kontinentális tűlevelű- és lombos erdőkben. Hasonlóképpen gyakran fordulnak elő ezekben a növénytársulásokban a Russulales (ezen belül a tejelőgombák és a galambgombák) termőtestei is, ezért ezeket a gombákat régóta a fák legfontosabb ektomikorrhiza-partnereinek tartják. A Thelephorales rend képviselőinek az erdők mikorrhizaközösségében megjelenő magas arányára és jelentőségére azonban csak az utóbbi évtizedekben derült fény, amióta az ektomikorrhizákat közvetlenül a talajmintákból mutatják ki. Számos vizsgálat igazolta, hogy semmiféle összefüggés nincs az egy területen megjelenő mikorrhizás gomba termőtestek és a gyökereket kolonizáló ektomikorrhizák faji

összetétele és számaránya között (**Agerer 1990, Dahlberg és mts. 1997**). Vannak olyan, nagy mennyiségben termőtestet képző csoportok (pl. *Amanita*), amelyek csekély arányban vesznek részt a gyökérkolonizációban és vannak termőtestet ritkán (pl. *Tomentella*), sőt egyáltalán nem képző (pl. *Cenococcum geophilum*) taxonok, amelyeknek a számaránya a mikorrhizás gyökérvégek között igen magas, sőt domináns is lehet. Ez utóbbi jellemző a bazídiumos gombák közé tartozó Thelephorales rend ektomikorrhizáira is, amelynek termőtestei (a jól ismert és elsősorban a tűlevelű erdőkben gyakori *Thelephora*-fajok, pl. a *Thelephora terrestris* kivételével) ritkán jelennek meg, az ektomikorrhiza-közösségekben azonban igen jelentős arányt képviselnek. A dolgozatban részletesebben ismertetjük a Thelephorales rendbe tartozó ún. „tomentelloid mikorrhizák” irodalmát, mert hazai vizsgálataink ennek a csoportnak a megismerésében kitüntetett szerepet játszottak és számos új eredményt hoztak.

2.4.1. A tomentelloidok taxonómiai helyzete

A Thelephorales tagjainak rendszertani helyzete sokáig vitatott volt (**Alexopoulos 1996**). Korábban a többi, nem lemezes trámájú, holobazídiumos gombafajjal együtt ezeket is az Aphyllophoralesbe sorolták, amiből később különítették el a Thelephorales rendet (**Donk 1964, Corner 1968**), melynek taxonómiai revízióját Stalpers végezte el (**Stalpers 1993**). A rendre jellemző apomorf bélyeg a szabálytalan alakú, nem amiloid, ornamentált sejtfalú, általában pigmentált bazidiospóra, aminek nagy apikususa van. A termőtestek alakja igen változatos, a reszupinátustól (pl. *Tomentella*, *Pseudotomentella*) a felemelkedő, bunkóalakú, legyezőszerű, tölcséres vagy klavarioid formán át (pl. egyes *Thelephora* fajok) a pilotéciumig (pl. a *Sarcodon* nemzetségben) változhat. Még egy-egy nemzetségen, sőt akár egyetlen fajon belül is változó lehet a sporokarpium morfológiája (**Corner 1968**).

A renden belül Stalpers a termőtest és a himenofórum szerkezete alapján két családot különböztetett meg, a Bankeraceae-t és a Thelephoraceae-t. A Bankeraceae (Donk) családban minden esetben felemelkedő termőtestet találunk, poroid vagy hidnoid himenofórummal, míg a Thelephoraceae (Chev.) család tagjainak sporokarpiuma flabelloid, reszupinátus, vagy csak a szélein emelkedik el a szubsztrátumtól, a tráma szerkezete többnyire szemölcsös vagy sima, és csak ritkán hidnoid vagy poroid. A rendszertani felosztást a **2.3. táblázat** mutatja. Az rDNS szekvenciákon alapuló legújabb összehasonlító molekuláris taxonómiai vizsgálatok szerint a Thelephorales monofiletikus csoportot alkot a Hymenomycetes-en belül (**Larsson és mts. 2004, Lutzoni és mts. 2004, Binder és mts. 2005, Hibbett és Thorn 2001, 2007**).

2. 3. táblázat. A Thelephorales Corner ex Oberw. rendszere (Corner 1968, Stalpers 1993 és Køljalg 1996 nyomán)

O. Thelephorales Corner ex Oberw.

Fam. Bankeraceae Donk /Syn.: Boletopsidaceae Bond. & Singer ex Jülich/

- Gen. *Bankera* Coker & Beers ex Pouzar
- Gen. *Boletopsis* Fayod
- Gen. *Hydnellum* P. Karst.
- Gen. *Phellodon* P. Karst.
- Gen. *Sarcodon* Quélet ex P. Karst.

Fam. Thelephoraceae Chev.

/Syn.: Phylacteriaceae Maire; Tomentellaceae Bref.;
Botryohypochnaceae (Parm.) Jülich; Lenzitopsidaceae Jülich/

- Gen. *Amaurodon* J. Schröt.
- Gen. *Botryohypochnus* Donk
- Gen. *Lenzitopsis* Malençon & Bertault
- Gen. *Polyozellus* Murr.
- Gen. *Pseudotomentella* Svrček
- Gen. *Thelephora* Ehrh.: Fr.
 - Subgen. *Sarcothelephora* Corner
 - Subgen. *Parathelephora* Corner
 - Subgen. *Thelephora* Corner
- Gen. *Tomentella* Pat.
 - Subgen. *Odontia* (Pers.) /Basionym: *Odontia* Pers./
 - Subgen. *Tomentella* (Pers.) Pat.
- Gen. *Tomentellago* Hjortstam
- Gen. *Tomentellopsis* Hjortstam
- Gen. *Tylospora* Donk

Újabb molekuláris taxonómiai vizsgálatok szerint a régebben a *Thelephorales*-be sorolt *Tomentellopsis* és *Tylospora* (Stalpers 1993) a *Piloderma*, *Amphinema* és a *Byssocorticium* nemzetségek közeli rokonai, amelyek az *Atheliales* rendbe tartoznak (Larsson 2004).

Régen ismert, hogy a *Thelephorales* rend egyes fajai ektomikorrhizaképzők. Részletes leírások születtek a felemelkedő termőtestű *Thelephora*, *Hydnellum*, *Bankera*, *Phellodon* és *Sarcodon* nemzetségek egyes képviselőinek ektomikorrhizáiról, amelyeknek morfológiai jellegzetességeit és irodalmát legújabban Agerer (2006) tekintette át. A „tomentelloid gombák” kifejezés azonban csak azokra a reszupintátus termőtestű fajokra vonatkozik, amelyek a *Tomentella* nemzetségbe és annak néhány rokon nemzetségébe (*Amaurodon*, *Pseudotomentella*, *Tomentellopsis*) tartoznak (Köljalg és mts. 2000). Ezeknek a gombáknak a termőtesteit gyakran nem veszik észre, mert nem feltűnők, hanem főként csak vékony, pókhálószerű rétegben jelennek meg a talajon, a lehullott ágak, vagy más növényi hulladék felszínén, sokszor annak fonákán (Köljalg 1996). Emiatt a tomentelloidokat régebben ritka, szaprotróf, fakorhasztó fajoknak tartották (Larsen 1974). A 80-as években azonban igazolták, hogy a tomentelloid gombák képesek ektomikorrhizát alkotni (Danielson és Pruden 1989). Ezidáig minden megvizsgált fajról bebizonyosodott, hogy ektomikorrhizaképző. Talajminták vizsgálatai igazolják, hogy ez a körülbelül 70 fajból álló csoport mindenütt elterjedt és világszerte a különböző növénytársulások rhizoszférájának leggyakoribb mikobiontái közé (Köljalg és mts. 1998, 2006). Bizonyos, hogy a mikorrhizaképző stratégia komoly szerepet játszott ezeknek a gombáknak az evolúciójában és földrajzi elterjedésében (Hibbett és Thorn 2001).

A tomentelloid mikorrhizák meghatározását a legeredményesebben a mikroszkópos és a molekuláris módszerek együttes alkalmazásával lehet megoldani. A tomentelloid ektomikorrhizák esetében a morfológiai megközelítés különösen fontos, mert számos olyan specifikus morfológiai-anatómiai bélyeggel rendelkeznek (Agerer 2006), amelyek megkönnyítik a morfotipizálást és sokszor még faji szinten is lehetővé teszik a meghatározást. Bár a DNS-adatbázisokban sok tomentelloid szekvencia van, a helyesen meghatározott, kontrollálható termőtestekből származó minták száma elégtelen és ez kétséges vagy rossz meghatározásokhoz vezethet. Noha a tomentelloid csoport legtöbb fajt Eurázsia mérsékelt éghajlatú területeiről írták le (Köljalg 1996), a más kontinensek és trópusi területek talajmintáiból kimutatott új tomentelloid szekvenciák nagy száma arra enged következtetni, hogy a csoportban még sok ismeretlen faj rejtőzhet.

2.4.2. A tomentelloid mikorrhizák morfológiai-anatómiai jellegzetességei

A tomentelloid gombák 70 körülire becsült fajszaából mindössze kilencnek az ektomikorrhizájáról készült eddig részletes morfológiai-anatómiai leírás és képdokumentáció (De Roman és mts. 2005a). A 2.4. táblázatban a meghatározottak mellett a meg nem határozott, de morfológiai alapon bizonyosan a tomentelloidok közé tartozó, eddig leírt ektomikorrhizák adatait foglaltuk össze. Ezen leírásokhoz a legtöbb esetben a Colour Atlas of Ectomycorrhizae-ben (Agerer szerk. 1987-2006) megjelent képdokumentációk is tartoznak.

Köljalg és mts. szerint (2000) a tomentelloid gombákra általában jellemzők a melanintartalmú hifák és megfelelnek a következő három kritérium valamelyikének: csatok megléte, cisztídiumok előfordulása és a KOH hatására mutatott zöldeskék színreakció, amely a Thelephoralesre jellemző másodlagos metabolit, a teleforasav jelenlétét jelzi (Agerer és mts. 1995). (A pozitív KOH-reakció azonban (a *Thelephorákkal* szemben) a tomentelloid ektomikorrhizákban viszonylag ritkán mutatható ki.).

Ezek az ektomikorrhizák a leggyakrabban feketésbarnák, barnák vagy sárgák (ritkábban olivzöld, okker vagy rózsaszínűek) és hifáik többnyire csatosak. A *Pseudotomentella tristis*, *Tomentellopsis submollis* és *Tomentella brunneorufa* esetében a *Thelephora* fajokéhoz hasonlóan plektenhimatikus köpenyt mutattak ki, de az eddig vizsgált többi *Tomentella* faj külső köpenyrétege pszeudoparenhimatikus, főként angu-



2.14. ábra. Tipikus, feketés-barna köpenyű, a kiágazó hifáktól gvias felszínű, rhizomorfás tomentelloid

lális, ritkábban epidermoid, a sejtek nagysága és a sejtfaak vastagsága nagy mértékben változik (2.14. ábra). Egyes tomentelloidoknak a köpenyfelszínén hifákból vagy három-négyszögű, szarvszerű sejtekből álló sejhálózat figyelhető meg. Sok fajnak vannak rhizomorfái vagy fajra jellemző cisztídiumai (Agerer 1995, 2002, Jakucs és mts. 2005b). A rhizomorfák differenciálatlanok vagy differenciáltak lehetnek. Egyes tomentelloidokra jellemző a nóduszokkal tagolt, a nóduszban uni- vagy bilaterálisan elágazó, differenciált rhizomorfa, amit keskeny, de vastagfalú, dúsan elágazó, kanyargós, csatos marginális hifákból álló kéreg határol (ld. pl. *T. subtestacea*, *T. pilosa* és *T. ferruginea*). A *Tomentella galzinii*, *T. pilosa* és *T. subtestacea* fajokban egy jellegzetes, „fibulocisztídiumnak” nevezett, csatos cisztídiumtípus fordul elő, amit apomorf bélyegnek tekinthetünk (Köljalg és mts. 2001).

2.4. táblázat. Adatok a meghatározott tomentelloid mikorrhizák földrajzi elterjedéséről és gazdanövényeiről

Mikobionta	Lelőhely	Gazdanövény	Hivatkozás
<i>Pseudotomentella tristis</i>	Németország Svédország	<i>Salix herbacea</i> <i>Picea abies</i>	Agerer 1994 Köljalg és mts. 2000
<i>Pseudotomentella larsenii</i>	Ausztrália	<i>Eucalyptus sp.</i>	Köljalg és Dunstan 2001
<i>Tomentella brunneorufa</i>	Ausztrália	<i>Eucalyptus sp.</i>	Agerer és Bougher 2001
<i>Tomentella ferruginea</i>	Németország Magyarország	<i>Fagus sylvatica</i> <i>Populus alba</i>	Raidl és Müller 1996 Jakucs és mts. 2005b
<i>Tomentella galzinii</i>	Magyarország Spanyolország	<i>Populus alba</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Quercus ilex</i>	Jakucs 2002 Jakucs és mts. 2005b De Roman és Miguel 2005
<i>Tomentella pilosa</i>	Magyarország Spanyolország	<i>Populus alba</i> <i>Quercus ilex</i>	Jakucs 2002 De Roman és Miguel 2005
<i>Tomentella Sublilacina</i> (<i>T. albomarginata</i>)	USA USA Németország	<i>Pinus muricata</i> <i>Pinus muricata</i> <i>Pinus sylvestris</i>	Gardes és Bruns 1996 Taylor és Bruns 1999 Agerer 1996
<i>Tomentella subtestacea</i>	Magyarország	<i>Populus alba</i>	Jakucs 2002
<i>Tomentella stuposa</i>	Magyarország Németország	<i>Quercus spp</i> <i>Picea abies.</i>	Jakucs és mts. 2005a Jakucs és mts. 2005a
<i>Tomentellopsis submollis</i> (= <i>Pinirhiza rosea</i> , <i>Fagirhiza rosea</i>)	Németország Észtország Finnország Svédország	<i>Pinus sylvestris</i> <i>Pinus sylvestris</i> <i>Pinus sylvestris</i> <i>Pinus sylvestris</i> <i>Quercus sp.</i>	Agerer 1998 Köljalg és mts. 2002 Köljalg és mts. 2002 Köljalg és mts. 2002 Köljalg és mts. 2002
<i>Tomentellopsis echinospora</i>	Finnország	<i>Pinus sylvestris</i>	Köljalg és mts. 2002

Más fajokban csat nélküli, árszerű cisztídiumokat lehet megfigyelni. Az ITS-szekvenciákon alapuló filogenetikai fákon külön kládokat alkotó tomentelloid ektomikorrhizák anatómiai jellegzetességeit legutóbb Agerer hasonlította össze (Agerer 2006).

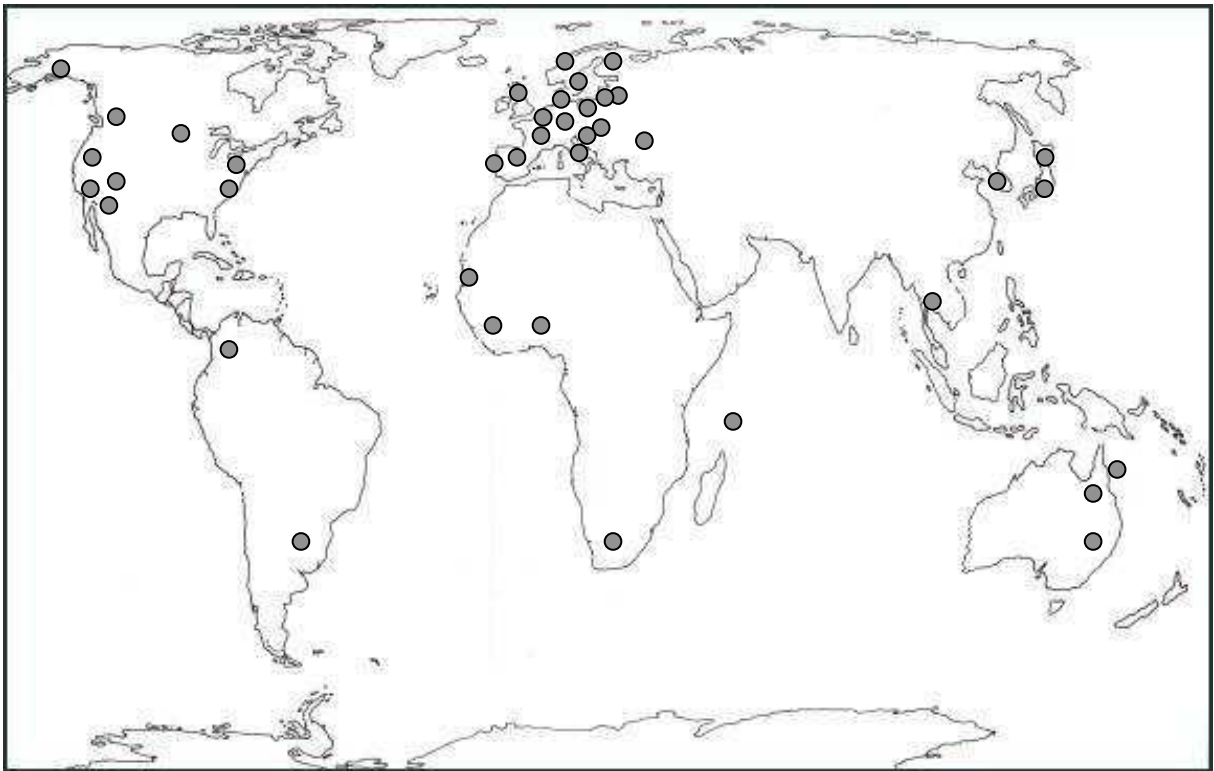
2.4.3. A tomentelloidok elterjedése és gyakorisága

A tomentelloid mikorrhizákról a molekuláris adatbázisokban sok DNS-szekvencia adatot találunk. Ezeknek kb. a 80%-a magi rDNS ITS szekvencia, a többi a riboszomális kis és nagy alegység, a mitokondriális DNS és néhány polimeráz gén szekvenciája. A GenBankban név szerint keresve, a Thelephorales rendet több mint 900 szekvenciátétel képviseli, BLAST homológia vizsgálataink szerint azonban csak a tomentelloid szekvenciák száma több, mint 700, mert ezek egy részénél nem szerepel pontosabb taxonómiai azonosítás. Ezek jórésze talajmintákból nyert, nem azonosított, nem jellemzett mikorrhizákra vonatkozó adat és csupán néhány származik jól meghatározott termőtestből vagy részletesen jellemzett mikorrhizából (Comandini és mts. 1998, Köljalg és mts. 2000, Jakucs 2002, Buée és mts. 2004, Kaldorf és mts. 2004, De Roman és Miguel 2005b, Baier és mts. 2006). A kifejezetten az ektomikorrhizák meghatározásának segítésére létrehozott UNITE adatbázis (Köljalg és mts. 2005), amely megbízhatóan meghatározott és dokumentált herbárium gombatermőtestek DNS-adatait gyűjti össze, 35 *Tomentella* fajnak (tehát az ismert fajok kb. 50%-ának) a (főként ITS) szekvenciaadatait tartalmazza.

A ritkán látható termőtestek ellenére a közvetlenül a mikorrhizákra irányuló vizsgálatok azt mutatják, hogy a tomentelloidok sok élőhelyen ektomikorrhiza-közösségének gyakori tagjai (Visser 1995, Gardes és Bruns 1996, Köljalg és mts. 2000, Dahlberg 2001, Sakakibara és mts. 2002). A fákkal alkotott tipikus ektomikorrhiza-kapcsolatokon kívül (Brand 1991, Taylor és Bruns 1999, Köljalg és mts. 2000, Jakucs és mts. 2005a,b) endomikorrhizákat is képezhetnek pl. mikoheterotróf orchideákkal vagy különböző fotoszintetizáló és nem fotoszintetizáló lágyszárú gazdanövényeket köthetnek össze fák gyökereivel (Taylor és Bruns 1997, McKendrick és mts. 2000, Harrington és mts. 2005). A ritka és nem feltűnő termőtestek ellenére ez az egyik leggyakoribb és legváltozatosabb gombacsoport a rhizoszférában, amely a sarki régióktól a trópusokig mindenütt megtalálható (Dahlberg és mts. 1997, Comandini és mts. 1998, Haug és mts. 2005). Köljalg szerint a Thelephoraceae fajok (és ezen belül a tomentelloidok) talán a Földön a legfajgazdagabb ektomikorrhizaképző csoport (Köljalg és mts. 2006). Bár a tomentelloid mikorrhizákat, mint a rhizoszféra állandó és közönséges tagjait a legkülönbözőbb növénytársulásból és gazdanövényekről világszerte

kimutatták (2.5. táblázat), és sok közösségi vizsgálatban szerepelnek a tomentelloid mikorrhizák jelenlétét igazoló molekuláris adatok, morfológiájuk, meghatározásuk, gazdaspecifitásuk, földrajzi elterjedésük és ökológiai szerepük hiányosan ismert.

A molekuláris vizsgálatok igazolják, hogy a tomentelloid mikobionták valamennyi kontinensen és sok szigeten (pl. Britannia, Japán, Seychell-szigetek, a Nagy Korallzátony szigetei) jelen vannak, de az elterjedési adatok nagyon hiányosak. A GenBankban található szekvenciák kb. 15%-ának földrajzi eredetére vonatkozóan semmiféle információt nem publikáltak, a többi minta a legnagyobb arányban Európából (34.7 %) és Észak-Amerikából (30.6 %) származik, míg Ausztrália (5.4 %), Ázsia (5.0%), Afrika (6.7 %) és Dél-Amerika (1.3 %) jóval kisebb arányban szerepel a lelőhelyek között (2.15. ábra).



2.15. ábra. A GenBankban szereplő tomentelloid szekvenciák földrajzi eredete

Ez azonban nem tükrözi a természetes elterjedési viszonyokat, hanem inkább a kiegyenlítetlen gyűjtőmunka következménye, mert a molekuláris adatok főként azokból az országokból származnak (gyakorisági sorrendben: USA, Észtország, Ausztrália, Svédország, Magyarország, Japán), ahol a tomentelloid mikorrhizákkal legintenzívebben foglalkozó laboratóriumok találhatóak.

2.5. táblázat. Adatok a meghatározatlan tomentelloid mikorrhizák földrajzi elterjedéséről és gazdanövényeiről

Ausztrália (Nagy Korallzátony)	<i>Pisonia grandis</i>	Chambers és mts. 2005
Ecuador	<i>Guapira sp.</i> <i>Neea sp.</i> <i>Torrubia sp.</i> <i>Pisonia sp.</i>	Oberwinkler és mts 2005 Oberwinkler és mts 2005 Oberwinkler és mts 2005 Oberwinkler és mts 2005
Franciaország	<i>Fagus sylvatica</i>	Buée et al 2004
Írország	<i>Dryas octopetala</i>	Harrington és Mitchell 2005
Japán	<i>Pinus thunbergii</i>	Taniguchi és mts. 2006
Kanada	<i>Picea pungens</i> <i>Pseudotsuga menziesii</i> <i>Pinus contorta</i> <i>Abies grandis</i> <i>Arbutus menziesii</i> <i>Lithocarpus densifolia</i> <i>Pinus ponderosa</i> <i>Pseudotsuga menziesii</i>	Danielson és Pruden 1989 Goodman 1996 Bradbury 1998 Massicotte és mts. 1999 Massicotte és mts. 1999 Massicotte és mts. 1999 Massicotte és mts. 1999 Hagerman és mts. 2001
Magyarország	<i>Populus alba</i> <i>Quercus spp.</i> <i>Fagus sylvatica</i>	Jakucs és mts. 2005b Jakucs és mts. 2005b Jakucs és mts. 2005b
Németország	<i>Fagus sylvatica</i> <i>Populus tremula x P. tremuloides</i> <i>Picea abies</i>	Brandt 1991 Kaldorf és mts. 2004 Bauer és mts. 2006 Bauer és mts. 2006
Spanyolország	<i>Quercus ilex</i> <i>Quercus suber</i>	De Román és Miguel 2005 Azul és mts. 2006
Svédország	<i>Picea abies</i> <i>Picea abies</i>	Köljalg és mts. 2000 Dahlberg és mts. 1997
USA	<i>Helianthemum icknellii</i> <i>Corallorhiza trifida</i>	Dickie és mts. 2004 Taylor és Bruns 1997, McKendrick és mts. 2000

A GenBank mintái közül (amelyeknél egyáltalán megnevezték a növénytársulást) a legtöbbet (51.9 %-ot) mérsékeltövi lombos erdőkben és boreális vagy mérsékeltövi fenyvesekben (35.0 %) gyűjtötték. Mindössze 13.1 %-uk származik trópusi esőerdőkből, száraz ligeterdőkből, pusztagyepékből, vagy extrém élőhelyekről, mint pl. homokdűnékről, vulkáni talajokból, gleccserek közeléből vagy korallszigetekről (saját, nem publikált adatok).

A tomentelloid gombák nemcsak diverzitásuk miatt jelentősek, de a különböző növénytársulások mikorrhizaegyütteseiben számarányuk is jelentős lehet. Bár szinte valamennyi ektomikorrhizaközösségben képviselve vannak, frekvenciájuk és abundanciájuk igen tág határok között mozoghat. Erre (a teljesség igénye nélkül) az alábbiakban mutatunk be néhány példát.

Svédországi *Picea* állományokban végzett vizsgálatok alapján azt állapították meg, hogy a tomentelloidok a mikorrhizas gyökérvégek 1-8%-át alkották (**Köljalg és mts. 2000**). Észak-amerikai *Pinus muricata* erdők ektomikorrhiza közösségeiben a *Tomentella subulilacinát* domináns fajnak találták (**Gardes és Bruns 1996, Taylor és Bruns 1999**). Egy nem-meghatározott tomentelloid ektomikorrhiza, a *Piceirhiza nigra* gyakorisága 28% volt egy meszezett talajú lucfenyvesben (**Brand és mts. 1994**). Németországi nyárfaültetvényekben az ektomikorrhiza közösségben a legnagyobb relatív abundanciát (31 %) egy tomentelloid mikorrhiza mutatta (**Kaldorf és mts. 2004**). Bükkösökben végzett egész éven keresztül tartó monitoring vizsgálatok szerint az első tíz leggyakoribb ektomikorrhiza között két, különböző környezeti igényekkel jellemezhető tomentelloid morfortípus is volt (**Buée és mts. 2004**). Hazai vizsgálatainkban a tomentelloid ektomikorrhizák alföldi *Populus alba* állományokban minden talajmintában előfordultak, részben mint minor (10% alatti), más esetekben mint kodomináns (10-50% közötti) komponensek (**Jakucs 2002**). Egyes, alföldi tölgyesekből származó mintákban a tomentelloid mikorrhizák aránya a 90%-ot is meghaladta (**Jakucs és Csiha 2002-2004**).

Figyelembe kell venni azonban, hogy a fent említett példákban tükröződő nagy eltérések abból is adódnak, hogy a tomentelloidok talajban való horizontális elterjedése nem homogén, hanem random, tipikusan folt-szerű (**Kaldorf és mts. 2004**), ezért az alkalmazott (még nem kiforrott) mintavételi módszerek különbségeitől eltekintve sem biztos, hogy a frekvencia és abundancia-adatok jól jellemzik a tomentelloid mikorrhizák valódi gyakoriságát és jelentőségét egy adott területen.

2.4.4. Ökológiai jellegzetességek

A vertikális térbeli elterjedésre vonatkozó vizsgálatok azt mutatják, hogy alpesi lucfenyvesekben a tomentelloidok elsősorban a talajok szerves anyagban szegényebb rétegében, az ásványi horizontban gyakoribbak (**Baier és mts. 2006**), ami a sima köpenyű vagy csak kiágazó hifákat fejlesztő, ún. „kontakt típusú” (**Agerer 2001**) ektomikorrhizákra jellemző, amelyek közé a tomentelloidok többségét is sorolják. A tomentelloid mikorrhizák ásványi horizontban való gyakoribb előfordulását mutatták ki más fenyvesekben és *Dryas octopetala* (**Harrington és Mitchell 2005**) állományokban is. Lombos erdőkben végzett hazai vizsgálataink szerint azonban ez nem általánosítható, mert a tomentelloid mikorrhizák egy része inkább a szerves horizontban, gyakran levéltöredékekhez tapadva fordul elő és számos faj differenciálatlan, vagy kissé differenciált rhizomorfákat is fejleszt, aminek alapján inkább a „közepes hatótávolságú” (medium distance exploration type, **Agerer 2001**) típusba sorolható.

Spórakkal történő mikorrhizálási kísérletek azt igazolták, hogy a *T. subulacina* a szerves tápanyagban gazdag talajokban kisebb arányban és lassabban kolonizálja a gyökereket, mint pl. a gyors stratégiájú *Rhizopogon* fajok (**Lilleskov és Bruns 2005**). A környezeti zavarások (pl. erdészeti műveletek vagy erdőtűz) hatásának kitett területeken a tomentelloidok abundanciája alacsony, de a természetközeli erdőállományokban magasabb (**Gardes és Bruns 1996, Taylor és Bruns 1999, Baar és mts. 1999**). Ez arra utal, hogy nagy kompetíciós képességük miatt a tomentelloidok a szukcesszió későbbi szakaszaiban sikeresebbek a gyors kolonizálónál. Egy fehér akáccal elegyes fenyőállomány mikorrhizáinak vizsgálata alapján japán kutatók megállapították, hogy az akác arányának növekedése az állományon belül a tomentelloidok arányának növekedésével járt együtt. Ezt azzal magyarázták, hogy az akác környezetében (a nitrogénfixáló gyökérgümők révén) kialakuló nitrogénben gazdagabb talajokban a tomentelloidok előnyben vannak más késői kolonizálókkal (pl. *Lactarius*, *Russula*) szemben (**Taniguchi és mts. 2006**). A legtöbb adat tomentelloid ektomikorrhizák előfordulására főként fenyvesekből és semleges vagy savas talajú természetes erdőkből származik, ennek ellenére egyes irodalmi adatok arra utalnak, hogy a talaj pH értékének a bázikus irányú eltolódása (pl. a meszezés hatása) kedvezhet egyes tomentelloid ektomikorrhizák elterjedésének (**Brand és mts. 1994, Baier és mts. 2006**). Több felmérés eredményeiből arra lehet következtetni, hogy a tomentelloid mikorrhizák szárazságtűrése jelentős, amit melanin-pigment tartalmukkal is összefüggésbe hoznak (**Jakucs 2002, De Román és Miguel 2005b**), de több fajra kiterjedő kísérletek hiányában ez a megállapítás nem általánosítható.

A tomentelloid mikorrhizák terjedése a talajban részint micéliumnövekedés útján, részint bazidiospórákkal történik. A spórák (más reszupinátus termőtestű gombákéhoz hasonlóan) nem szél útján, hanem elsősorban talajállatokkal terjednek. Észak-amerikai fenyvesekben gerinctelen állatok béltartalom-vizsgálatával igazolták, hogy a talaj szerves horizontjában gyakori *Tomentella subulacina* spórái főként mikofág rovarok (százlábúak, ugróvillások, bogár- és légylárvák) és atkák segítségével terjednek (Lilleskov és Bruns 2005). A tomentelloid mikorrhizák talajbeli előfordulása és lokalizációja szempontjából tehát a talaj fentebb említett fiziko-kémiai paraméterei mellett igen fontos szerepük van a biotikus tényezőknek, pl. a spóraterjesztő állatoknak és mindenek előtt a mikorrhizas növénypartnereknek.

2.5. Az ektomikorrhizák erdészeti alkalmazása

A erdők természetes ektomikorrhiza-együtteseinek vizsgálata mellett hihetetlenül megnőtt a mesterséges mikorrhizákkal kapcsolatos kutatások száma, mivel a mikorrhizált facsemetékkel való erdőtelepítés jelentős gazdasági haszonnal járó, természetkímélő technológiának bizonyult, amit világszerte sikerrel alkalmaznak. Számos fafajra már jól bevált oltóanyag-előállítás és gyökér-inokulálási módszereket dolgoztak ki (Brundrett és mts. 1996). A legfontosabbak ezek közül a fenyőfélékre és az eukaliptuszokra kialakított módszerek de jelentősek a tölgygel és akáccal folytatott kísérletek is (Malajczuk és mts. 1982, Thapar és Paliwal 1982).

Ma már jól kidolgozott módszerek vannak, amelyekkel mesterséges körülmények között létre lehet hozni a mikorrhizakapcsolatot a gomba és a növénypartner között (Norris és mts. 1994) és különféle mikorrhizas oltóanyagok is kaphatók a nemzetközi kereskedelembe. A mesterségesen mikorrhizálás kétféle módon történhet: vagy a gombainokulumot keverik a talajba (spórakeverék, micéliumszuszpenzió vagy granulátum formájában)



2.16. ábra. Erdei fenyő magonc mesterséges ektomikorrhizálása agaros táptalajon (www.world-of-fungi.org)

és ezután ültetik bele a növényeket, vagy pedig a növény gyökerét még a kiültetés előtt beoltják a megfelelő gombával, és egy ideig konténerben nevelve alakítják ki gyökerén a mikorrhizát (**2.16. ábra**). Az erdőgazdálkodás szempontjából különösen nagy jelentőségű az ilyen csemeték alkalmazása az erdőtelepítésekben. Ilyenkor a fiatal növénykék, amelyek az átültetés következtében amúgy is erős sokkot élnek át, semmi segítséget nem kapnak a megmaradáshoz, a túléléshez, mert az eredetileg mezőgazdaságilag hasznosított talajból hiányoznak a szükséges szimbióta gombák. A mesterségesen mikorrhizálás egyik legfőbb előnye, hogy a mikorrhizált facsemeték a kiültetési stresszel könnyebben megbirkóznak, hiszen víz- és tápanyag-felvételi kapacitásuk többszöröse a mikorrhiza nélküli növényének. Ezen kívül a kialakult mikorrhizaköpeny különleges mechanikai és fiziológiai védelmet nyújt a kórokozók (elsősorban a *Phytophthora*, *Pythium*, *Fusarium*, *Cylindrocarpon* és *Rhizoctonia* nemzetségekbe tartozó gombákkal) szemben, amelyek megpróbálnak behatolni a gyökér szöveteibe.

Az Egyesült Államokban, Franciaországban, Kínában, Ausztráliában és Indonéziában végzett több százezer hektáros erdősítések bizonyítják az előre mikorrhizált csemetékkel történt erdőtelepítések nagyobb megmaradási százalékát, a csemeték erőteljesebb fejlődését, és főleg nagyobb szárazságtűrését (**2.17. ábra**). Különösen sikeresnek bizonyultak a mikorrhizás csemeték a kiirtott trópusi esőerdők újraterelítése során (ezekben gyakran VAM-ot is használnak). Bizonyos esetekben ezeket a területeket a talaj leromlása miatt másként nem is sikerült újra erdősíteni.

A mesterséges mikorrhizák kialakítására a leggyakrabban alkalmazott *Pisolithus*, *Hebeloma*, *Laccaria*, *Scleroderma*, *Suillus*, *Rhizopogon*, *Paxillus*, *Amanita*, *Cantharellus*, *Cenococcum* és *Hasterangium* fajok mellett sikerrel használják a Thelephorales rend egyes fajait is, elsősorban a *Thelephora terrestri*s.(**Cairney és Chambers 1999**). A világszerte gyakori tomentelloidok erdészeti alkalmazása is kézenfekvőnek látszana, használatuk azonban nem terjedt el, mert tenyésztésükhöz további kísérletekre van szükség. (**Erland és Taylor 1999**).



2.17. ábra. Fenyőtelepítés Dél-Kínában. Előtérben a mikorrhizált csemetékkel telepített terület, háttérben a mikorrhizálatlan kontroll (Brundrett és mts. felvétele).

Kevés sikeres kísérletet írtak le *Tomentella* fajokkal történt mikorrhizálásról. Ezek egyike egy *Tomentella crinalis* és *Pinus sylvestris* közötti in vitro mikorrhizarendszer kialakítása volt, amelyet bazidiospórából nyert steril micéliummal inokuláltak (**Köljalg 1992**). Raidl (1997) nem steril mikorrhizarendszert hozott létre *T. ferruginea* és *Pinus sylvestris* között. Reményteljes azonban az a Szenegálban végzett faiskolai kísérlet, amelynek során helyben izolált folyékony tomentelloid inokulummal sikerült *Afzelia africana* magoncokat mikorrhizálni (**Diedhiou és mts. 2004**).

A mikorrhizált facsemetékkel történt sikeres erdőtelepítési kísérletek óriási irodalmát itt nem célunk áttekinteni, csupán néhány példán mutatjuk be ezeknek az eredményességét. Francia kísérletek szerint a *Laccaria bicolorral* mikorrhizált *Pinus nigra* csemeték esetén az átlagos megeredési százalék a nem mikorrhizált kontrol 48 %-ával szemben az első tenyészeti évben 98 % volt (**Le Tacon 1991**). Egy amerikai erdőtelepítési kísérlet során *Pisolithus tinctorius*sal mikorrhizált erdei facsemeték (*Pinus* és *Quercus* fajok) megmaradásának és növekedésének többletét mérték különböző termőhelyeken, és egyes esetekben akár 50 vagy 80 %-os többletet is kimutattak a mikorrhizált növények javára (**Marx és Cordell 1988**). *Pisolithus tinctorius*-szal és *Paxillus involutus*-szal mikorrhizált bükk (*Fagus sylvatica*) csemeték esetében a növények hajtástérfogata a kontrol 172, illetve 158 %-a volt (**Schmitz-Zeitz 1996**). Számos kísérlet bizonyítja, hogy a megmaradási arány javulása mellett a fokozott nitrogén- és foszforfelvételi képességük miatt a mikorrhizált facsemeték akár még évek múlva is jelentős növekedési többletet mutatnak. Egy franciaországi ültetvényben *Hebeloma cylindrosporum*mal és *Pisolithus tinctorius*sal végzett mikorrhizálás hatását vizsgálták *Pinus pinaster* csemeték földfeletti része nitrogén- és foszfortartalmának növekedésére és a kontrollhoz képest mindkét esetben szignifikáns többletet kaptak a mikorrhizált növényeknél, 10 hónappal a kiültetés után (**Moussain és mts. 1979**).

A mesterséges mikorrhizálás gazdaságosságának az egyik legfontosabb összetevője az eredési arány javulása. Ez a pozitív hatás természetesen nagyon sok tényezőtől (talajtípus, fafaj, oltóanyag) függ, de annál fokozottabban jelentkezik, minél kedvezőtlenebbek a körülmények a csemete számára, hiszen annál jobban érvényesül a mikorrhiza védő hatása. Fontos azonban hangsúlyozni, hogy a fenti kísérletei eredmények a különböző környezeti körülmények és fafajok esetében rendkívül nagy különbségeket mutattak. Mindez arra hívja fel a figyelmet, hogy az erdészeti mikorrhizálás hatékonyságát az adott terület, éghajlat, gazdanövény és gombapartner figyelembevételével, előzetes kísérletek alapján lehet csak biztosan megbecsülni.

3. Anyag és módszer

3.1. Mintavétel és gyűjteménykezelés

Az ektomikorrhizas gyökereket tartalmazó talajmintákat random mintavételi módszerrel vettük, alkalmanként és vizsgálati területenként 3 ismételtsben. A talaj felső, szerves anyagban gazdag rétegéből kb. 20x20x20 cm-es talajkockákat vágunk ki éles késsel vagy ásóval (**3.1. kép**). Mivel a szomszédos fák gyökerei a talajmintában összekeverednek, feljegyeztük a mintavételi pont 10 m-es körzetében növény fafajokat, amelyek közül a későbbiekben a gyökerek anatómiai jellegzetességei alapján kiválaszthatjuk a gazdanövényt. A kiásott gyökeres talajmintákat alufóliába csomagolva szállítottuk a laboratóriumba, ahol 4 °C-on tartottuk a feldolgozásig (de legfeljebb két hétig), **Agerer (1991)** szerint.

A talajminta egy napig tartó beáztatása után a mikorrhizas gyökerek közül 9 mm lyukméretű szita fölött csapvízzel kimostuk a talajt, majd az azonnali, élő anyagon történő vizsgálatokhoz víz alatt tartottuk a gyökereket. A később elvégezhető mikroszkópos



3.1. kép. A mikorrhizákat tartalmazó talajkocka kivétele ásóval

morfológiai vizsgálatokhoz a mikorrhizált gyökérvégeket FEA-oldatban (formaldehid, 70 %-os etanol és jégcet 5:90:5 arányú keverékében) fixáltuk és gyűjtőfiolákban szobahőmérsékleten tároltuk. A DNS-alapú vizsgálatokhoz morfortípusonként három, idegen hifáktól megtisztított mikorrhizált gyökércsúcsot helyeztünk 0,3 ml CTAB-puffert tartalmazó Eppendorf-csőbe. A puffer összetétele: 2% CTAB (hexadecil/ctetil-trimetil-ammónium-bromid)-, 20mM EDTA pH 8, 100 mM Tris-HCl pH 9, és 1.4 mM NaCl. A CTAB-os mintákat 4-8 °C-on tároltuk.

A szteromikroszkóppal szétválogatott morfortípusokat törzsszámmal láttuk el és a publikált anyagok fixált mintáit a Magyar

Természettudományi Múzeum Növénytárának (BP) gyűjteményében helyeztük el. A minták herbáriumi számait, lelőhelyi adatait és génbanki azonosító számait a már publikált ektomikorrhizák esetében a 4.1. fejezetben, a tomentelloid ektomikorrhizák esetében pedig az **F1 táblázatban** tüntettük fel.

3.2. Gyűjtési helyszínek és időpontok

1997 és 2005 között Magyarország területéről számos helyszínen gyűjtött, több mint 550 ektomikorrhizas talajmintát dolgoztunk föl. A mintavételi helyek közül kiemeljük azt az ötöt, ahol rendszeres, több alkalommal történt, vagy több éven keresztül tartó, ismételt mintavételezések folytak. A helyszínek közül négy az Alföld területén található nyáras és tölgyes erdőtársulás, vagy homokpusztagyep (Tompá, Kelebia, Püspökladány, Fülöpháza) (**3.2. és 3.3. kép**), egy pedig a Bükk-hegységben lévő montán bükkös állomány volt (**3.4. kép**). Ezeken a területeken eddig nem történtek mikorrhiza vizsgálatok, az ott előforduló gombafajokról azonban termőtestek alapján már születtek feldolgozások (**Babosné 1973, Siller 2004 és Sántha és Orbán 2006**). A területek rövid jellemzését az alábbiakban adjuk meg:

3.2.1. Tompa

A tompai mintavételi terület a szerb határ közelében, 120-130 m-es tengerszint feletti magasságon elhelyezkedő *Populus alba* állomány volt, amelyet egy autochton zonális *Convallario-Quercetum roboris* társulás helyére telepítettek. Az éves átlagos csapadék 550 mm. A talaj löszös homok, viszonylag vastag (10 cm) moder humuszcéteg, ami 0,4 % meszet tartalmaz, a pH 7.1-7.6 (Barna Tamás szóbeli közlése). A nyárfák elérik a 30 m-es magasságot, közéjük *Acer negundo* L., *Celtis occidentalis* L., *Fraxinus excelsior* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Sambucus nigra* L. és *Ulmus laevis* Pall. elegyednek. A területről 1997 és 1999 között öt alkalommal gyűjtöttünk mikorrhizákat (**4.1. táblázat**).



3.2. kép. Fiatal fehér nyáras a Dél-Alföldön, a kelebiai mintaterületen

3.2.2. Kelebia

A kelebiai mintaterületet a tompaitól keletre mindössze 10 km távolságban található fiatal fehér nyárasban jelöltük ki (3.2. kép). A két terület tengerszint feletti magassága, fekvése és éghajlata tehát nagyon hasonló. Talajában azonban vékonyabb (4 cm) a humuszos réteg és 2.4-2.6 % meszet tartalmaz, a pH 7,9. A nyárfák magassága 15-20 m körüli és *Celtis occidentalis*, *Crataegus monogyna* Jacq., *Robinia pseudoacacia* és *Prunus sp.* elegyedik közéjük. A mintavételi időpontok ugyanazok voltak, mint a tompai minták esetében. Ezeket a 4.2. táblázat tartalmazza.

3.2.3. Püspökladány

Az ERTI Hotobágyi Nemzeti Parkhoz tartozó püspökladányi Kísérleti Állomásának területén három mintavételi pontot jelöltünk ki. A terület tengerszint feletti magassága 85-90 m. Az átlagos évi csapadékmennyiség 526 mm. A vizsgált terület talaja szolonyeces réti csernozjom.

Az 1. sz. mintavételi pont egy 1954-ben telepített *Quercus robur* állományban volt,



3.3. kép. A fülöpházi homokpusztagyep a *Fumana procumbens* és a *Helianthemum ovatum* virágzó példányaival

amelynek cserjeszintjében *Ligustrum vulgare*, *Rosa spp.* és *Fraxinus spp.* fordult elő. A 2. sz. mintavételi pont fiatal, 1976-ban telepített *Q. robur* állomány volt, főként *Fraxinus* fajokkal a cserjeszintben. A 3. mintavételi pontot egy 1934-ből származó csertölgy állományban (*Q. cerris*) jelöltük ki, ahol a *Rosa spp.* mellett a cserjéket nagyobb arányban *Prunus spinosa* képviselte. A területen 1998 és 2001 között mindhárom helyszínen öt időpontban gyűjtöttünk talajmintákat (4.5. táblázat).

3.2.4. Fülöpháza

A mintaterület a Kiskunsági Nemzeti Parkhoz tartozó fülöpházi homokpusztagyep nyílt része volt (*Junipero-Festucetum vaginatae*) (3.3. kép). A tengerszint feletti magasság kb. 200 m, a

talaj homok. Itteni gyűjtésünk célja a gyepten élő egyes fásszárú törpecserjék (*Fumana procumbens*, *Helianthemum ovatum*) ektomikorrhiza-kapcsolatainak feltárása volt. Itt nem folytattunk rendszeres gyűjtést, csak néhány mintavétel történt, amelyek során egy-egy napvirág példány gyökérzetének egy részét távolítottuk el. Az innen leírt ektomikorrhizákat szokatlanul nagy (50-80 cm-es) talajmélységben találtuk meg.

3.2.5. Bükk-Őserdő

A Bükki Nemzeti Parkhoz tartozó szigorúan védett Őserdő Rezervátum 830–850 m magasságban elhelyezkedő, autochton montán bükkös állomány (3.4. kép), amelyben 1942 óta nem folytatnak művelést. Talaja mészkövön kialakult, enyhén savas erdei talaj (pH 5,4-5,0). A lombkoronaszintet kizárólag a bükk (*Fagus sylvatica* L.) alkotja, alatta szórványosan juhar (*Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*) vagy magas kőris (*Fraxinus excelsior*) fordul elő. A mintavételi időpontokat a 4.7. táblázat tartalmazza.



3.4. kép. A mintavételi terület a bükki Őserdőben

3.3. Az abundancia becslése

Mivel vizsgálataink célja elsődlegesen a hazai ektomikorrhiza közösségek tipikus tagjainak megismerése volt, nem végeztünk kvantitatív felméréseket. Vizsgáltuk azonban a talajmintákon belül az egyes ektomikorrhiza morfortípusok relatív gyakoriságát, amit a **Gardes és Bruns (1996)** által közölt szemikvantitatív módszerrel végeztünk el, kisebb módosításokkal (**Jakucs 2002**). Ennek során a talajmintákban megbecsültük az egyes morfológiai típusokhoz tartozó mikorrhizavégeknek az összes mikorrhizált gyökérvéghez viszonyított arányát és ezt az azonos területen és időpontban gyűjtött három-három minta között átlagoltuk. Hangsúlyozzuk azonban, hogy az így kapott eredményeket a mikorrhizák mozaikszerű térbeli elterjedése miatt nem vonatkoztathatjuk a vizsgált területek egészére, csupán magára a talajmintára. Arra vonatkozóan azonban ezek az adatok is nyújtanak némi támpontot, hogy az adott ektomikorrhiza mennyire tömeges vagy ritka a területen, különösen,

ha több talajmintában és több egymás utáni mintavételi időpontban hasonló gyakorisági értékeket mutat.

Az alábbi négy *abundancia-kategóriát* állítottuk fel:

A – minor komponens: a mikorrhizált gyökérvégek kevesebb, mint 10 %-át teszi ki;

B – kisebbségi kodomináns: a mikorrhizált gyökérvégek 10-50 %-át teszi ki;

C – többségi kodomináns: a mikorrhizált gyökérvégek 50-90 %-át teszi ki;

D – domináns: a mikorrhizált gyökérvégek több, mint 90 %-át teszi ki.

3.4. Morfológia-anatómiai és hisztokémiai módszerek

Az ektomikorrhizák morfológiai-anatómiai vizsgálata során az **Agerer (1991)** által bevezetett, a nemzetközi gyakorlatban általánosan elfogadott, egységes módszertani protokollt követtük.

Ezek egy részét élő mikorrhizákon kell elvégezni. A talajmintákból kimosott mikorrhizákat hűtőszekrényben, vízben tárolva mindössze két-három napig lehet eltartani morfológiai változások nélkül, ezért az élő anyagon történő vizsgálatokat a mintavételt követően haladéktalanul el kell végezni.

Az élő mikorrhizákon végzendő vizsgálatok a következők:

3.4.1. Sztereomikroszkópos vizsgálatok

A talajtól kimosott ektomikorrhizákat Petri-csészében, víz alá merítve OLYMPUS SZX9 típusú sztereomikroszkóp alatt, kis nagyítás mellett (10x-25x) válogattuk szét morfortípusokra (**3.5. kép**), majd a mikorrhizákról szabadkézi habitusrajz és fényképfelvétel készült. A fényképek készítésénél napfény spektrumú megvilágítást és fekete hátteret kell alkalmazni. Ezután meghatároztuk a mikorrhiza színét, elágazási típusát, a végágak alakját és milliméterskála segítségével megmértük az elágazási rendszer,



3.5. kép. Ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe 25x nagyítással

a főágak és a végágak hosszát és átmérőjét. 50x-es nagyítás mellett megvizsgáltuk a mikorrhizaköpeny felszíni sajátságait, a rhizomorfák és a kiágazó hifák méretét, alakját és kapcsolatát a köpennyel.

3.4.2. Köpeny- és rhizomorfa preparátumok készítése

A fénymikroszkópos vizsgálatok céljára az élő vagy fixált mikorrhizákból köpenypreparátumokat készítettünk. Sztereomikroszkóp alatt, 50x-es nagyítás mellett a vízcseppben tárgylemezre helyezett gyökércsúcsról finom csipesz és vékony bonctű vagy rovar tű segítségével óvatosan lehántottuk a gombaköpenyt vagy annak egyes darabjait. Ez a művelet rendkívüli türelmet, ügyességet és gyakorlatot kíván. A köpenydarabokat vízben vagy 90%-os tejsavban fedtük le és keretezés nélkül használtuk a mikroszopi vizsgálatokhoz. Hasonló módon jártunk el a rhizomorfák darabjaiból készült preparátumok esetében is. A 100x immerziós objektívekkel történő vizsgálatokhoz nagyméretű (24x32 mm) fedőlemezt használtunk, hogy megakadályozzuk a fedőlemez elcsúszását valamint az immerziós olaj és a tejsav keveredését.

3.4.3. Kémiai színreakciók

Az ektomikorrhizák jellemzésében fontos kémiai színreakciókat élő anyagból, vízben frissen készített köpenypreparátumokon végeztük. A reagensek hozzáadása előtt a preparátumokról gondosan leitattuk a vizet, majd a reagenst rájuk cseppentve fedtük le azokat. Egyes színreakciónál (pl. szulfovanillin) a lefedett preparátumon a reagenst szűrőpapírcsík segítségével átszívattuk.

A reakciók eredményét fénymikroszkópban, napfény spektrumú megvilágítás mellett vizsgáltuk (**Agerer 1991**).

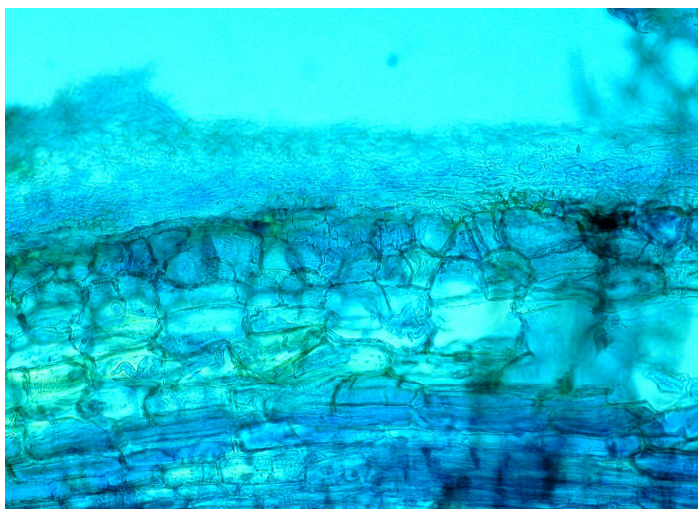
A leggyakrabban használt hisztokémiai reakciókat a **3.1. táblázat** foglalja össze.

3.1. táblázat. Az ektomikorrhizák jellemzésére használt legfontosabb kémiai színreakciók

Reagens	Koncentráció m/v (oldószer)	Pozitív reakció színe
Melzer reagens (glikogénre)	1 % I + 3 % KI (d. víz + klorálhidrát)	lilásfekete
KOH	15 % (d. víz)	ibolya, kék, zöld, piros
kárminecetsav (sejtmagra)	1 % (45% ecetsav)	piros
guajak	15 % (70 %- etanol)	
brillant krezilkék	0,1 % (d. víz)	kék, zöld
tejsavas gyapotkék	0,1 % (90 % tejsav)	kék
etanol	70 % (d. víz)	halványodik
FeSO ₄	10 % FeSO ₄ (d.víz + néhány csepp cc. H ₂ SO ₄)	zöld
formalin	40 % (d. víz)	változik
tejsav	90 % (d. víz)	kék
Sudan III	1 % (etanol)	piros
szulfo-vanillin (tejnedvre)	vanillin kristályok (cc. H ₂ SO ₄)	kék, ibolya, fekete
toluidinkék	1 % (d. víz)	kék

3.4.4. Fagyasztott metszetek készítése

Az ektomikorrhizák egyes jellemzőinek (pl. a köpeny vastagsága, a Hartig-háló fejlettsége) gyors vizsgálatára élő vagy fixált anyagból készített, fagyasztott metszeteket használtunk. A fixált minta esetében a sav eltávolítása érdekében előzetesen 1%-os vizes glicerinben történő, 60 perces áztatás szükséges. A kriótóm tárgyasztalán vízcseppbe fagyasztott mikorrhizákból C-késsel 10-35 µm vastag kereszt- vagy hosszmetseteket



3.6. kép. Ektomikorrhiza fagyasztó mikrotommal készített hosszmetsete anilinkékkel festve

készítettünk, amelyeket vízben vagy tejsavban lefedve festés nélkül, vagy 0,1%-os anilinkékkel festve vizsgáltunk fénymikroszkóppal (**3.6. kép**). A kriótómos metszetek alkalmasak a mikorrhiza autofluoreszcenciájának és a gazdanövény gyökéranatómiájának vizsgálatára is, ami a növénypartner mikroszkópos meghatározásának alapját képezi.

3.4.5. Autofluoreszcencia vizsgálatok

Egyes ektomikorrhizákra jellemző, hogy autofluoreszcenciát mutatnak. A köpeny egyes rétegei és a rizomorfák különböző hullámhosszúságú fénnel gerjesztve különböző színekben fluoreszkálhatnak. A vizsgálatokat élő anyagból készült, 10-25 µm vastagságú, festetlen kriotomos metszeteken, vízben lefedve végeztük. Fluoreszcens mikroszkóppal (LEITZ) meghatároztuk az egyes rétegek autofluoreszcenciájának a színét 340-380, 450-490 és 530-560 nm-es hullámhosszakon, ultraibolya, kék és zöld szűrők segítségével.

Az alábbi következő vizsgálatokhoz már nem szükséges élő mikorrhiza, ezeket fixált anyagon is elvégezhetjük.

3.4.6. Tartósított metszetek készítése

Az ektomikorrhiz fixált ektomikorrhizákból Historesin műgyantába ágyazott, tartósított metszeteket is készítettünk. A beágyazáshoz levegőtől záró kiöntő formát használtunk. A folyamat a gyártó utasításai szerint történt (LEICA HISTORESIN Embedding Kit), a következő lépésekben:

1. részleges víztelenítés 30-30 percig 20%, 50%, 70% és 96 % etanolt tartalmazó, felszálló alkoholsorozatban
2. 6 órás inkubáció Historesin infiltráló oldat és 96% etanol 1:1 elegyében
3. 24 órás inkubáció tiszta infiltráló oldatban
4. a mikorrhizák beágyazása a szilárdító komponenst is tartalmazó műgyantába, a mintákat a kiöntő formában megfelelően orientálva
5. a műgyanta 12-24 órás polimerizációja

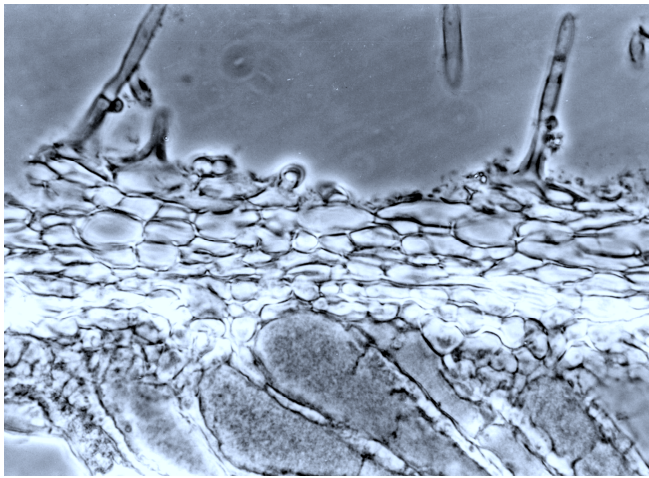
A műgyantába ágyazott mintákból mikrotómmal 4-5 µm vastagságú sorozatmetszeteket készítettünk. A metszeteket tárgylemezen vízcseppben elrendeztük, majd beszárítottuk és festés nélkül, Entellannal fedtük le.



3.7. kép. Ektomikorrhizaköpeny és felszíni hifahálózat felülnézeti képe DIC-beállítással.

3.4.7. Fénymikroszkópos anatómiai vizsgálatok (DIC, PhC)

A köpenypreparátumokat, a hrizomorfákat és a kiágzó elemek (hifák, cisztídiumok) anatómiáját LEITZ és OLYMPUS BX51 típusú fénymikroszkóppal, 100x immerziós objektívvel, differenciál-interferenciakontraszt (Nomarski-DIC) beállítás mellett vizsgáltuk. Ez a módszer alkalmas a köpeny szerkezetének metszés nélküli vizsgálatára (3.7. kép). A köpenypreparátumokat felülnézetben vizsgáltuk, az egyes rétegeket, mint optikai síkokat, külön-külön élesre állítva. Az anatómiai sajátosságok (pl. a köpeny, a hifák színe, az elágazások, a csatok és az anasztomózisok típusa) feljegyzése mellett kalibrált okulár



3.8. kép. Ektomikorrhiza hosszmeteszete részlete a köpennyel és a Hartig-hálóval. Beágyazott, festetlen meteszete , PhC beállítás.

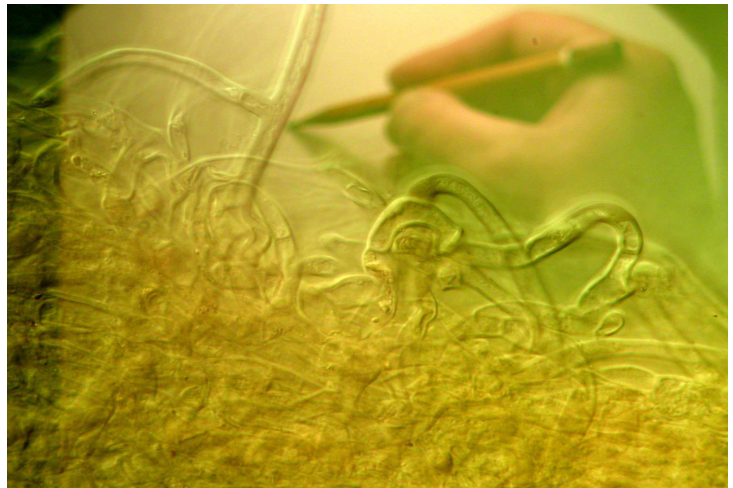
mikrométer segítségével elvégeztük a szükséges morfometriai méréseket (pl. a hifák átmérője, sejtfaak vastagsága, a szeptumok távolsága).

A beágyazott, festetlen mikorrhiza kereszt- és hosszmeteszeteke a fáziskontraszt (PhC) módban, 40x, 60x és 100x immerziós objektívekkel vizsgáltuk (3.8. kép). Ezek a meteszete alkalmasak a köpeny meteszete, a vastagabb rhizomorfák szerkezetének,

illetve az elsősorban a növénypartnertől függő jellegzetességekek, mint a Hartig-háló, a gyökércsúcs, a tannin sejt, a gyökér kéregsejt alakjának és méretének vizsgálatára.

3.4.8. Mikroszkópos rajz- és fotodokumentáció

A preparátumokat DIC beállítás mellett, rajztükör segítségével készített mikroszkópi rajzokkal, fekete-fehér mikroszkópos fényképfelvételekkel (AGFAPAN APX 25 filmre), illetve digitális kamerával (OLYMPUS C-4040 ZOOM) készült színes képekkel dokumentáltuk. A mikroszkópi rajz a

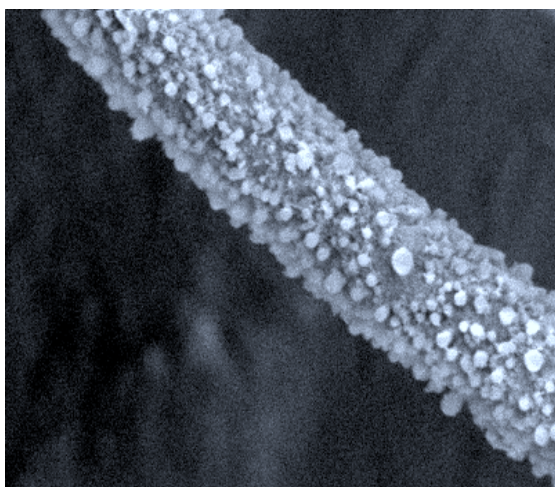


3.9. kép. Mikroszkópi rajz készítése rajztükörrel

fényképeknél jóval több információt ad a mikorrhiza szerkezetéről, mert míg a fényképen csak egyetlen optikai síkot állíthatunk élesre, a rajzon folyamatos élesre állítás mellett követhetjük az egyes vonalak folytatását más mélységben is. Minthogy az ektomikorrhizák vizsgálatához 1000x-es nagyítás szükséges, a mélységélesség már olyan kicsi, hogy a foto esetében csak a kép kis részlete lesz éles. Ezt a problémát a rajz készítése kiküszöböli. Bár ez időigényes és alkalmazásához némi gyakorlat is szükséges, a modern DIC mikroszkópok megfelelő képalkotása és megvilágítási rendszere lehetővé teszi ezeknek a finom struktúráknak a szinte térhatású ábrázolását (3.9. kép).

Mivel a mikroszkópi rajzok az ektomikorrhizák anatómiai sajátosságainak rögzítésében rendkívül informatívak, az új típusokat bemutató kiadvány, a *Descriptions of Ectomycorrhizae* a rajzokat a leírások mellett meg is követeli a publikációhoz. A *Colour Atlas of Ectomycorrhizae* c. periodika, amely az ektomikorrhizák szteromikroszkópos és fény-mikroszkópos dokumentációját közli, ennek kiegészítésére szolgál.

3.4.9. Scanning elektronmikroszkópos (SEM) vizsgálatok



3.10. kép. Szemölcsös sejtfalvastagodású hifa
SEM képe

Az ektomikorrhizák anatómiai sajátosságainak vizsgálatához nem feltétlenül szükséges a scanning elektronmikroszkópia, de egyes esetekben (pl. jellegzetes cisztidiumok és köpeny-, rhizomorfa- vagy hifafelszíni struktúrák térbeli megjelenítésére) hasznos lehet (3.10. kép). A SEM vizsgálatok céljára FEA-ban fixált mikorrhizás gyökércsúcsokat használtunk. A mintákat a felhasználás előtt 3 órán át 0,1 M K-Na foszfát pufferben (pH 7.2) oldott. 1% OsO₄-ban utófixáltuk. Az ugyanazon pufferrel történt kimosás után a gyökereket absz. etanolig

emelkedő alkoholsorozatban víztelenítettük. Az absz. etalolt amilacetátra cseréltük, amit kritikuspont-száritással távolítottunk el a gyökérből. Ezt követően a kiszáradt minták felszínére aranyréteget gőzöltettünk a védelem és a képminőség javítása érdekében. A vizsgálatokat és a SEM-képdokumentációt HITACHI 2360 N scanning electronmikroszkóppal végeztük 20 és 25 kV gyorsító feszültségen.

3.4.10. Az ektomikorrhizák és a gazdanövények morfológiai meghatározása

Az ektomikorrhizák termőtest nélküli, nemzetségi szintű meghatározására gyakran az anatómiai jellegzetességek már önmagukban is elégségesek. A pontos, faji szintű meghatározáshoz azonban a mikroszkópos vizsgálatok csak kivételesen (pl. egyes tipikus cisztídiumok megléte esetén) megfelelők. Ha azonban az ektomikorrhizákat tartalmazó talajmintát eredeti helyzetben megőrzött termőtestekkel együtt gyűjtjük, ritka esetekben lehetőség van a mikorrhiza azonosítására, ha az óvatosan kezelt talajmintán belül sztereomikroszkóp alatt közvetlen rhizomorfa- vagy hifakapcsolatokat tudunk kimutatni a mikorrhiza és a termőtest bázisa között, és az azonosságot az anatómiai bélyegek is megerősítik. Ez esetben a meghatározás gomba határozókönyvek segítségével, a termőtest alapján történik.

Anatómiai módszerekkel, a mikorrhizás gyökér natív vagy festett, fagyasztott metszeteinek szövettani sajátosságai (elsősorban a tracheák sejtfalvastagodásai és harántfalai) alapján a gazdanövény is meghatározható nemzetségi szinten, gyökér-határozókulcsok (pl. a Colour Atlas of Ectomycorrhizae függelékében található kulcs) segítségével. Ezt az azonosítást segíti, hogy már a terepen feljegyezzük a minta környezetében előforduló, lehetséges növénypartnereket, amelyekből választani kell.

3.5. Molekuláris taxonómiai módszerek

3.5.1. DNS-kinyerés

A DNS kinyerése és amplifikálása során **Gardes és mts. (1991)** eljárását követtük kisebb módosításokkal (**Kovács és mts. 2001**).

Az idegen hifáktól megtisztított mikorrhizavégeket feltáró pufferben (2 % CTAB, 20 mM EDTA pH 8, 100 mM Tris-HCl pH 9, 1,4 mM NaCl) steril kvarchomok jelenlétében gondosan eldörzsöltük egy Eppendorf-csőben. Az összekevert mintákat 45 percen át 60 °C-on inkubáltuk. Ezt követően a csövekhez a fehérjék denaturálásának érdekében 400 µl kloroformot adtunk, és gondosan összeráztuk tartalmukat. 10 percen át, percenként 12.000-es fordulatszámmal (rpm) végzett centrifugálás után (JOUAN MR 18.22, 6 cm-es sugár) a felülúszót új Eppendorf-csövekbe pipettáztuk át, melyeket ismét 400 µl kloroformmal extraháltunk, és megismételtük a centrifugálást (10 perc, 12.000 rpm). Ezt követően a felső fázist ismét átpipettáztuk egy steril csőbe, gondosan ügyelve rá, hogy az alsó

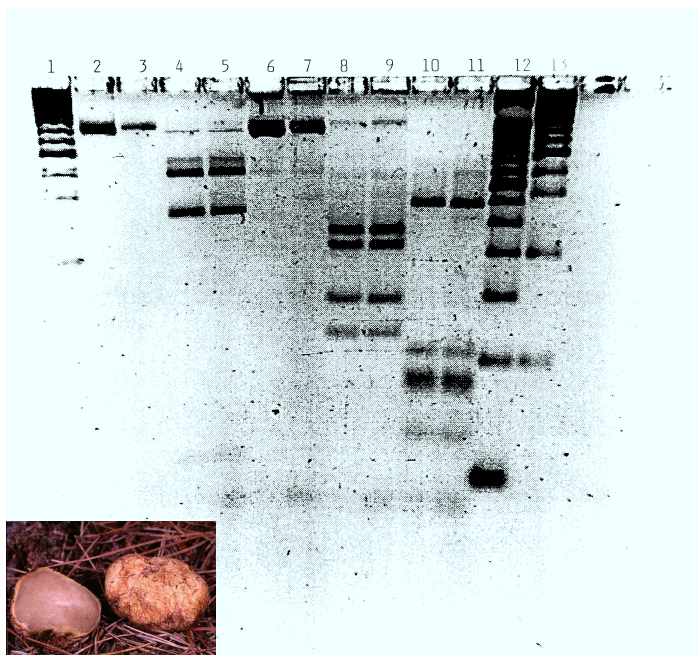
fázisból se kloroform, se egyéb szennyezés ne juthasson az új csőbe. 1 ml absz. etanol hozzáadását követően legalább egy éjszakán át –20 °C-on tartottuk a mintákat.

Az etanollal lecsapott DNS-t 30 percen át 13.000 rpm fordulaton centrifugáltuk, majd elöntöttük a folyadékfázist. A kinyert nukleinsavat kétszer mostuk át hűtött, 80 %-os etanollal; mindkét mosás után 10 percig, 12.000 rpm fordulatszámú centrifugálással ülepítettük a csapadékot. A második mosást követően az elöntött etanol-oldatot már nem pótoltuk, a DNS-t szobahőmérsékleten beszárítottuk. Végezetül 40 µl steril, ultratiszta vízben oldottuk fel a nukleinsavat, amit a további vizsgálatokig – 20 °C-on tároltunk.

Az idegen DNS-kontamináció elkerülése végett és hogy megakadályozzuk a környezetben jelen levő DNS-bontó enzimek (DNázok) oldatba jutását, végig steril eszközökkel, gumikesztyűben dolgoztunk.

3.5.2. DNS-amplifikáció (PCR)

Az rDNS ITS-régiójának amplifikálását polimeráz láncreakcióval (PCR) végeztük el ITS4 – ITS1f primerpár felhasználásával, **Gardes és Bruns (1993)** módszere szerint. A reakcióelegy 2 µl 10-szeres töménységű, Mg^{2+} -t is tartalmazó PCR-puffert (SIGMA), 200-200 µM dATP-t, dTT-t, dGTP-t és dCTP-t (SIGMA), 0,5-0,5 µM primert és 1 egységnyi Taq-polimerázt (RedTaqTM, SIGMA) tartalmazott, az 50-100-szorosára hígított DNS-extraktum mellett. Az optimális hígítást mintánként, előzetes vizsgálatok segítségével határoztuk meg. A PCR során (HYBAID PCR Sprint Temperature Cycling System) az 5 percig tartó, 95 °C-on



3.11. kép. A *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius* termőtest és mikorrhiza azonosítása ITS RFLP analízissel. Jelölés: 1.12.13. Bázispárstandard, 2. Termőtest 3. Mikorrhiza PCR termék, 4.5. ALU1, 6.7. ECoR1, 8.9.HINF1, 10. 11. TAQ1

végzett denaturációt követően 36-szor ismételtük meg a következő ciklust: 1 perc denaturáció 95 °C-on, 20 másodperc primerbekötés 55 °C-on, 2 perc polimerizáció 72 °C-on. A reakciót 14 percig tartó polimerizáció zárta le, ami után mintáinkat 4 °C-on tartottuk a további vizsgálatokig. A reakció sikerességét 1%-os agaróz gélben végzett elektroforézis segítségével vizsgáltuk, etídium-bromidos festés mellett, UV-detektálással.

3.5.3. RFLP-analízis

Amennyiben a mintavétel során az ektomikorrhizával feltételezhetően azonosítható termőtestet találunk, az azonosságot az amplifikált DNS ITS szakaszainak RFLP-vel történő összehasonlítása révén is igazolhatjuk. Ez a módszer gyorsabb és olcsóbb, mint a szekvenanciaanalízis. Az ITS 1 és ITS 4 primerekkel történt felszaporítás után mind a termőtestből, mind a mikorrhizából származó DNS-szakaszt legalább négy restrikciós enzimmel (ALU I, EcoRI, Hinf I, Taq I) emésztettük (**White és mts. 1990, Gardes és Bruns 1993**). A fragmentumokat a PCR termék ellenőrzésére használt módszer szerint, agaróz gélelektroforézissel megfuttattuk. Ha a termőtest és a mikorrhiza összes megfelelő restrikciós fragmentjének a hossza (3-5 %-os hibát feltételezve) megegyezett, akkor azokat azonos fajhoz tartozónak tekintettük, amennyiben ezt morfológiai bélyegek is alátámasztották (**3.11. kép**).

3.5.4. Nukleotidszekvenancia-analízis

A direkt szekvenáláshoz PCR Clean Up-M kit (Viogene) segítségével tisztítottuk a PCR-terméket. A ciklikus szekvenálási reakciót az ABI PRISM BigDye Terminator Kit (Perkin Elmer) felhasználásával végeztük, a kiértékelést az ABI PRISM 3100 Genetic Analyser készülékkel hajtottuk végre, a gyártó utasításai szerint. A kiválasztott génszakasz szekvenálását a PCR-hez használt primerekkel mindkét irányban elvégeztük.

3.5.5. Filogenetikai analízis

A DNS-szekvenciák szerkesztését, pontosítását a GeneStudioTM Professional programcsomag 1.03.59 verziójának Contig editor alprogramjával végeztük el. A GenBank adatbázisból a minta-szekvenciákhoz közeli szekvenciákat BLAST algoritmussal (**Altschul és mts. 1990**) kerestük ki, majd ezeket ClustalX program felhasználásával (**Thompson és mts. 1997**) illesztettük a saját szekvenciáinkkal.

A mikorrhizák rendszertani kapcsolatainak felderítéséhez távolság és karakter alapú módszereket egyaránt felhasználtunk. Mindkét típusú filogenetikai elemzést a PAUP* program 4.0 beta verziója (**Swofford 1998**) segítségével végeztük. Az algoritmikus neighbor-joining módszer (**Saitou és Nei 1987**) esetében Hasegawa, Kishino és Yano szubsztitúciós modelljén alapuló távolságindexet (HKY85) alkalmaztuk (**Hasegawa és mts. 1985**).

Karakter-alapú elemzésünk egyrészt a maximális parszimónia elvét követte. Ennek során a nukleotidpozíciókat rendezetlen, súlyozás nélküli karaktereknek tekintettük. Az inszerciós helyeket („gap”) ötödik karaktertípusként értelmeztük. A heurisztikus topológia-optimalizáló eljáráshoz a kiindulási fát lépésenkénti taxonhozzávéttel („stepwise addition”)

állítottuk elő. Az optimális topológiát „metszés-újraegyesítés” („*t*ree *b*isection and *r*econnection”, TBR) algoritmussal kerestük. A heurisztikus keresést hússzor ismételtük meg.

Az adatok elemzését maximum likelihood módszerrel is elvégeztük. A módszerhez szükséges paramétereket (evolúciós modell, bázisgyakoriságok, a gamma-eloszlás alakparamétere, az invariáns helyek aránya) hierarchikus valószínűségi-aránytesztel végeztük a Modeltest 3.0 program (**Posada és Crandall 1998**) alkalmazásával. A becsült paraméterek mellett a PAUP* program 4.0b verziójának (**Swofford 1998**) felhasználásával heurisztikus módszerrel kerestük a legvalószínűbb fát (a kiindulási fát lépésenkénti hozzávétellel állítottuk elő, a topológiát TBR-algoritmussal optimalizáltuk). A mikorrhizák molekuláris vizsgálata során gyökértelen fákat konstruáltunk.

A filogenetikai fák statisztikai próbáját bootstrap-analízissel végeztük (**Felsenstein 1985**), a neighbor-joining módszernél 1000, a parsimónia-elvű fáknál 100 ismétlés elvégzésével.

4. Eredmények

A magyarországi erdők ektomikorrhiza közösségeinek tíz évvel ezelőtt indult kutatása során elért eredményeinket három fő csoportba sorolhatjuk. 1. Huszonegy, eddig ismeretlen ektomikorrhiza kapcsolatot írtunk le és jellemeztünk morfológiai és anatómiai módszerekkel Magyarország területéről. 2. Feltártuk, illetve folyamatosan vizsgáljuk egyes, hazánkban jelentős erdőtípusok (alföldi nyárasok és tölgyesek, valamint montán bükkösök) néhány társulásalkotó fafájának (*Populus alba*, *Quercus robur*, *Q. cerris*, *Q. petraea*, *Fagus sylvatica*) a legfontosabb ektomikorrhiza-kapcsolatait. 3. Ezeken belül mikroszkópos és molekuláris módszerek segítségével részletesebben elemeztük morfológiai-anatómiai és taxonómiai szempontból a lombos erdők ektomikorrhiza-közösségeinek egyik legjelentősebb csoportját, az ún. tomentelloid ektomikorrhizákat.

4.1. Új ektomikorrhizák morfológiai-anatómiai leírása

Az alábbi fejezetben annak a tizehat, elsőként Magyarország területéről leírt ektomikorrhizának a morfológiai-anatómiai jellemzését és képdokumentációját közöljük, amelyek nagy részét az Agerer és mts. által szerkesztett Descriptions of Ectomycorrhizae és a Colour Atlas of Ectomycorrhizae c. periodikákban publikáltuk. (Magyar nyelven ezek a leírások eddig nem jelentek meg.). A disszertációban követjük ezeknek a kiadványoknak a nemzetközi szakirodalomban általánosan elfogadott tematikai és formai protokollját. A leírások nem a publikálás időbeli sorrendjében, hanem abc sorrendben követik egymást.

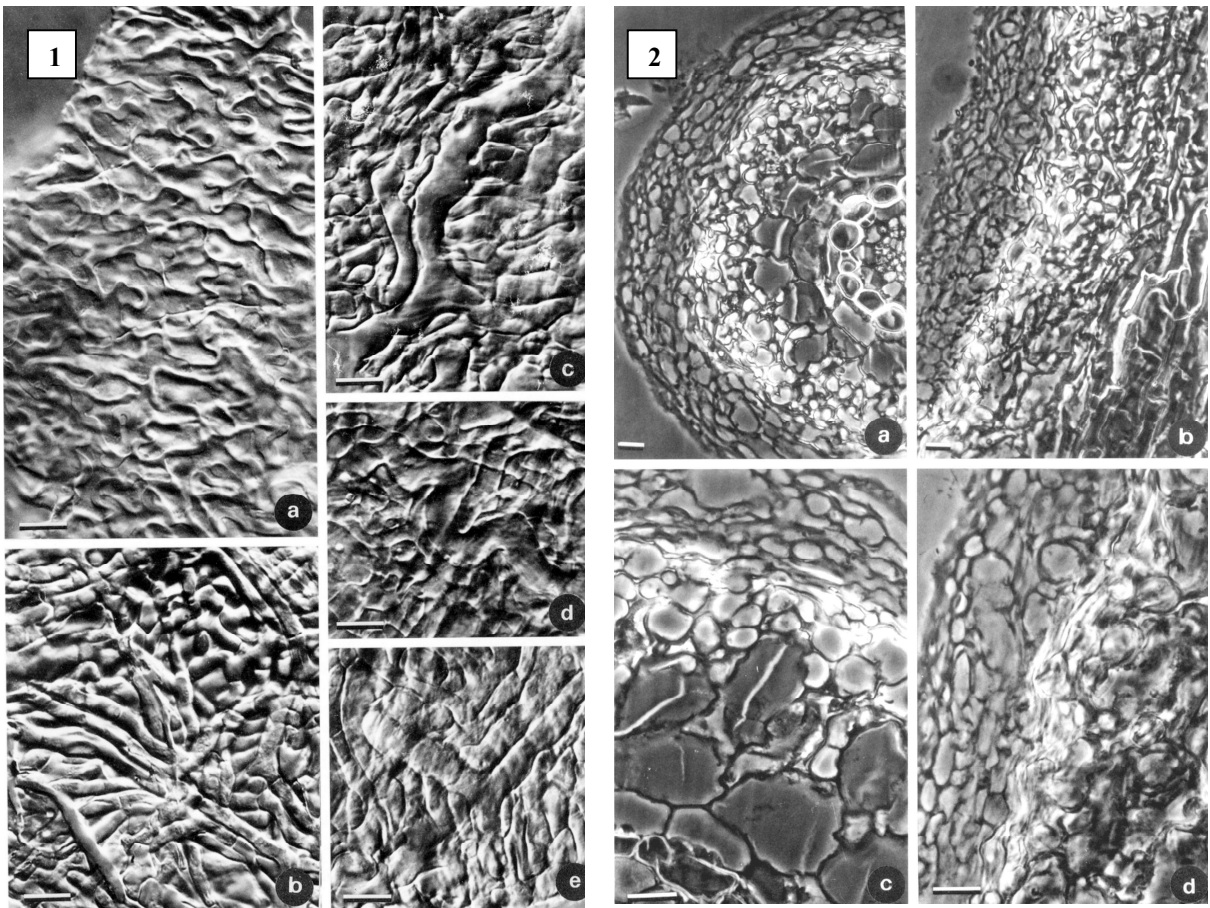
4.1.1. “*Fagirhiza vermiculiformis*” + *Fagus sylvatica* L. (4.1. kép)

Általános jellemzés

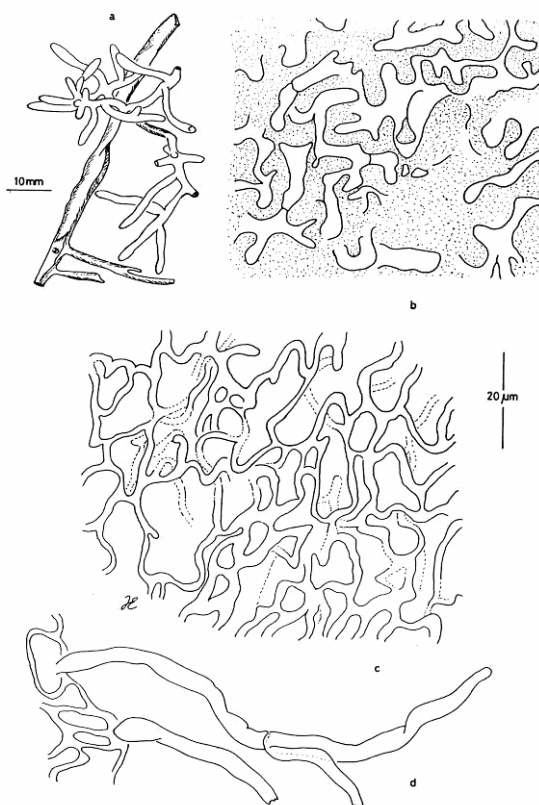
Az ektomikorrhiza sárgás-okker, monopodiális-piramidális elágazási rendszerű, egyes oldalágak hosszabbak, mint a főág. Felszíne sima, jól látható hyalin tejszővekből álló hálózattal. A tejszővek jellegzetesen kanyargósak, fűegyszerűek (innen származik az elnevezés). Rizomorfák nincsenek, a kiágzó hifák ritkák. Köpenye pszeudoparenhimatikus, epidermoid sejtekkel, felszínét hifa-szerű hálózatot beágyazó zselatinszerű matrix borítja. A belsőbb köpenyretegek plektenhimatikusak. A Hartig-háló szabálytalan, lebenyes.



4.1.1. kép. A *“Fagrhiza vermiculiformis”* + *Fagus sylvatica* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a mikorrhizarendszer a főágnál hosszabb oldalágakkal (22x). Középen: a mikorriza elágazása, a sima felszínen jól látható tejsővekkel (36x), Jobbra: oldalágak, a tejsővek sűrű hálójával (44x).



4.1. 2. kép. A *“Fagrhiza vermiculiformis”* + *Fagus sylvatica* L. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. A köpeny külső, pseudoparenchimatikus rétege vastagfalú, epidermoid sejtekkel. b. A belső köpenyréteg csillag alakban rendezett hifákkal.. c-e. Tejsővek a középső és belső köpenyrétegben. 2.a,c. A mikorrhiza keresztmetszete a köpennyel, Hartig-hálóval és endodermisszel. b,d. A mikorrhiza hosszsmetszete a köpennyel és a Hartig-hálóval. 1. DIC, 2. PhC. Mércé: 10µm



4.1. ábra. „*Fagrhiza vermiculiformis*” + *Fagus sylvatica*. a. habitus, b. a köpeny felszíne, c. a köpeny külső rétege, d. kiágazó hifák.

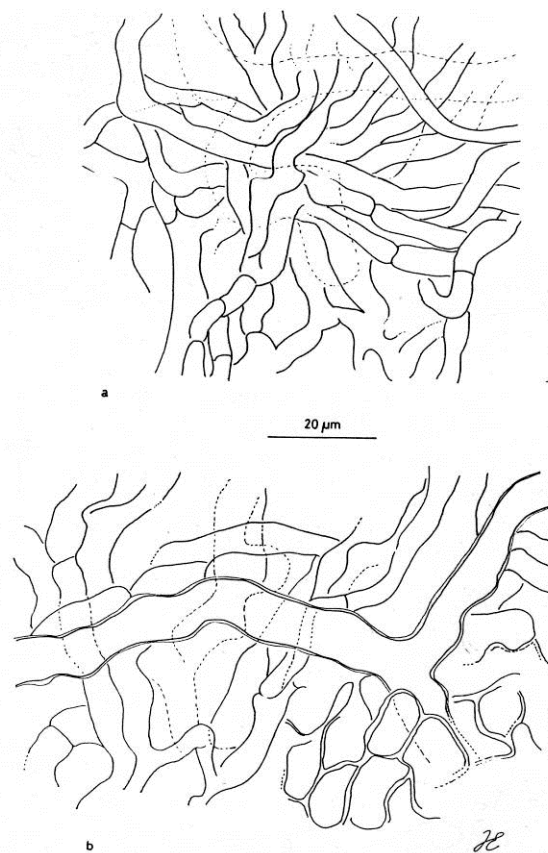
A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A legkülső felszíni réteg (4.1.b ábra) egy, a köpenyen elhelyezkedő zselatinszerű bevonat, amelyben hálózatos sejtmintázat látható.

— A külső köpenyréteg (4.1.c ábra) pszeudoparenhimatikus, sárgás sejtfalú epidermoid sejtekből áll (Q-típus, Agerer 1987-2004), amelyeknek sejtfaala gyakran egyenetlenül vastagodott, kiöblösödő, felszínük sima. Tejcsövek és kiválasztott pigmentcseppek nincsenek. A sejtek száma egy 20x20 µm -es

Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer szabálytalan piramidális, ≤ 8 mm hosszú, az oldalágak hosszabbak, mint a főág. A főágak 0,25-0,3 mm átmérőjűek. A végágak egyenesek vagy kissé görbültek, ≤ 4 mm hosszúak és 0,25-0,3 mm átmérőjűek. A csúcsok kissé megvastagodtak. — A mikorrhiza színe sárgásokker, a csúcsokon világosabb okker, az idősebb részeken sárgásbarna. — A köpeny felszíne sima, fényes, a tejcsövek jól kivehetők rajta. A kiágazó hifák nagyon ritkák. — Rizomorfák nincsenek.



4.2. ábra. „*Fagrhiza vermiculiformis*” + *Fagus sylvatica*. a. belső, plektenhimatikus köpenyréteg, b. a köpeny középső rétege tejcsövekkel

négyszetben (5)6-8(10), a sejtfalak (1)1,3-1,5(2) μm vastagok. A tipikus epidermoid réteg külső, megvastagodott és zselatinizálódott sejtfalai a felszíni mátrixban hifahálózathoz hasonló alakzatot mutatnak. — *A középső köpenyréteg (4.2.b ábra)* plektenhimatikus, nem mutat szabályos mintázatot, a sejtfalak sárgásak, felszínük sima. A tejcsövek (6)8-10 μm átmérőjűek, feregyszerűen kanyargósak, sűrűn elágazók, a szeptumok ritkák. — *A belső köpenyréteg (4.2.a ábra)* plektenhimatikus, a hifák helyenként csillagszerűen rendezettek, sejtfaluk halványsárga. A sejtfalak 0,5-1 μm vastagok, a mátrix hiányzik. A sűrűn elágazó, feregyszerű tejcsövek előfordulnak, de kisebb az átmérőjük (5-6 μm), mint a középső rétegben és sejtfaluk színtelenebb, mint a többi hifáé. — *A csúcsi köpeny* hasonló a köpeny többi részéhez.

A kiágazó elemek jellemzése

A kiágazó hifák ritkák, egyedülállóak, vékonyfalúak, csatokat nem viselnek (4.1.d ábra). — *Cisztidiumok* nincsenek. — *Rizomorfák* nincsenek.

A hosszmeteszet jellemzése

A köpeny (20)23-25(30) μm vastag, három különböző rétegből áll. A külső réteg kompakt pszeudoparenhima, a sejtek tangenciálisan 4-6 μm , radiálisan 2-2,5(4) μm hosszúak, tejcsövek nincsenek benne. A középső köpenyréteg plektenhimatikus, hifái tangenciálisan 10-14(18) μm , radiálisan 3-4(6) μm hosszúak. A legtöbb tejcső a középső rétegben látható, ezek 10-12(15) μm átmérőjűek. A belső köpenyréteg sűrű plektenhima, a sejtek tangenciálisan 15-18(20) μm , radiálisan 4-6 μm hosszúak. Itt kevesebb tejcső van, mint a középső rétegben. A köpeny a csúcsi részen is 10-12(15) μm vastag. — *Tannin sejtek* nincsenek. — *A kéregsejtek* radiálisan ovális, elliptikus alakúak, ferde helyzetben rendezettek, tangenciálisan (9)10-15(18) μm , radiálisan (22)28-30(32) μm méretűek. $CC_t=13,6 \mu\text{m}$, $CC_q=0,47$. — *A Hartig-háló* szabálytalan, a fiatalabb gyökérrészekben csak a külső kéregsejtek körül alakul ki, az idősebb részekben egészen az endodermiszig hatol. A sejtek hifaszerűek, alakjuk a kéregsejtek körül változatos, 6-10. A lebenyek szabálytalanok, 4-6 μm szélesek.

Hisztokémiai reakciók

A köpenypreparátumokban az anilin, a brillant-krezil-kék, a gyapotkék, a 70% etanol, a FeSO_4 , a guajak, a tejsav és a Melzer-reagens negatív reakciót mutat. A 10% KOH is negatív, de a felszíni sejtek sötétebb sárgára színeződnek. A tejcsövek a Melzer reagens hatására sötét sárga színt adnak, a szulfovanillin-reakció viszont negatív.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny keresztmetszete UV-szűrővel 340-380 nm között határozottan kék. Kék szűrővel a minta 450-490 nm között sárgászölden fluoreszkál. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a köpeny piros.

Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 92139, RA 12223. UN 50 (JE). Gyűjtési hely és időpont: Órség, Farkasfa, Dó-erdő, elegyes bükkösben. 1995. 10. 08. A talajmintát gyűjtötte: Agerer, R., Jakucs E., Bratek Z. A mikorrhizát izolálta: Jakucs E., Agerer, R. A mikorrhiza meghatározása: meghatározatlan, a morfológia-anatómiai analógiák alapján a *Lactarius* nemzetségbe tartozik.

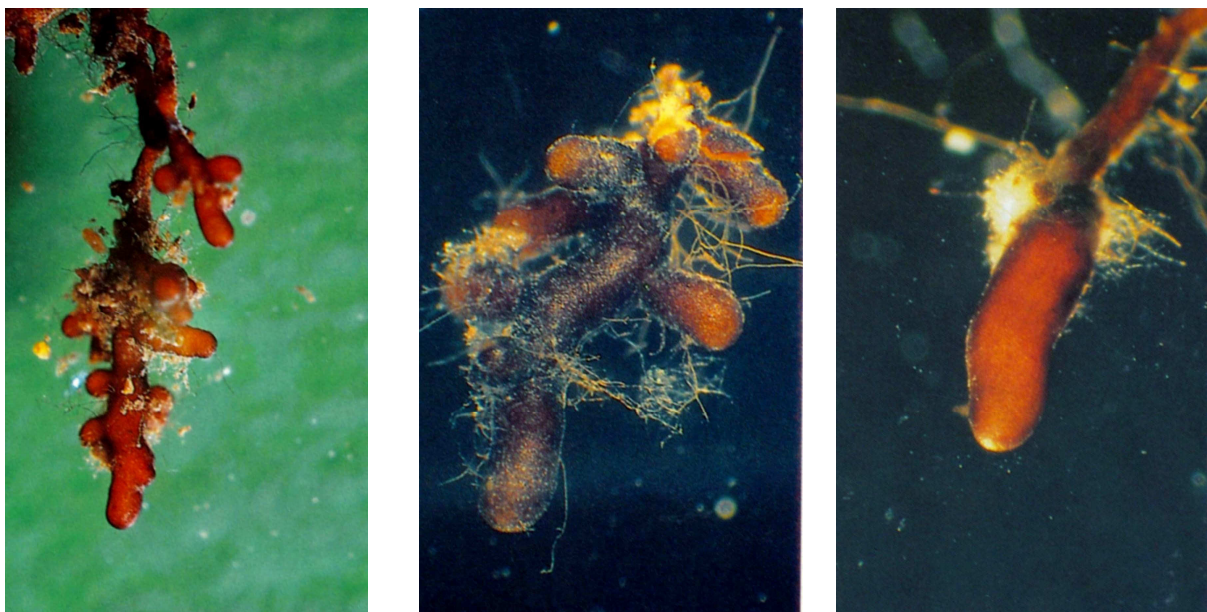
4.1.2. *Genea verrucosa* Vitt. + *Quercus robur* L. (4.2. kép)

Általános jellemzés

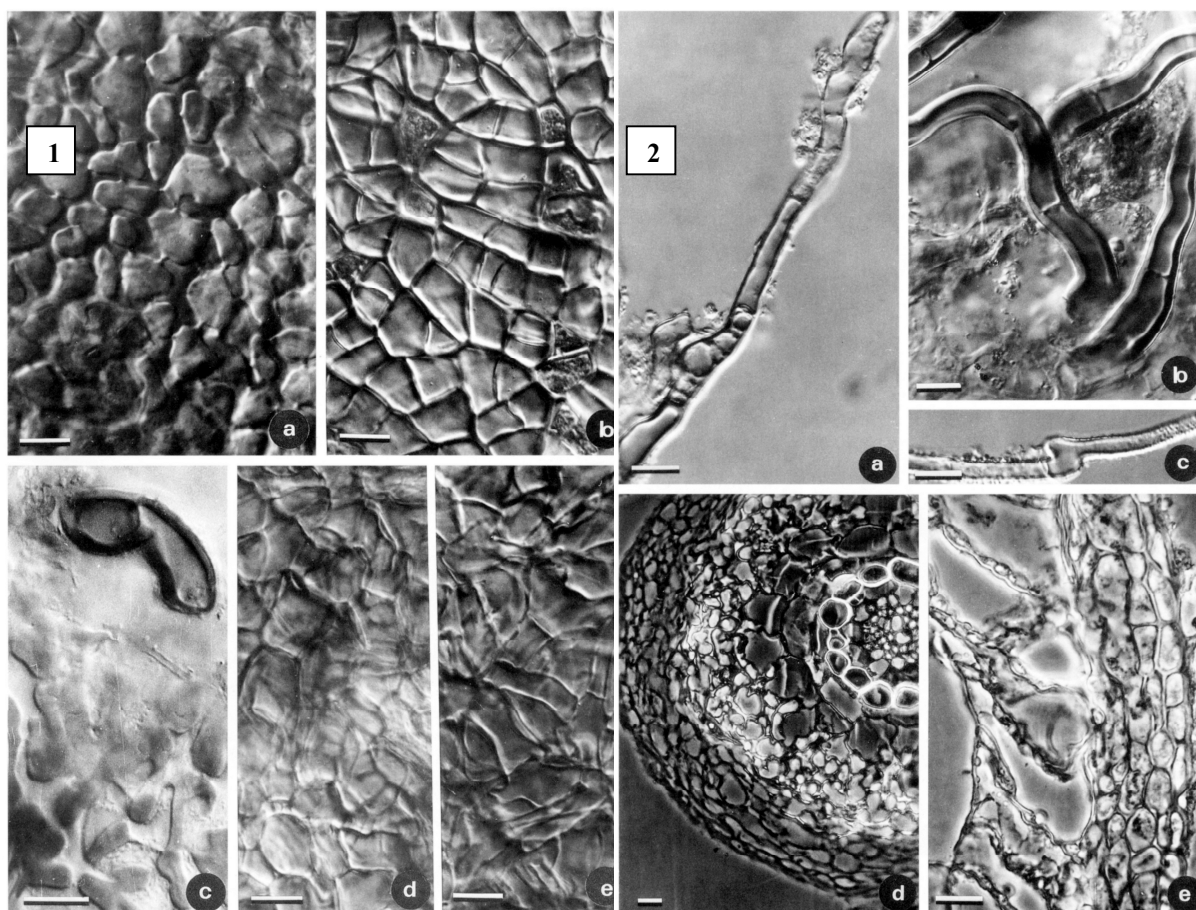
Az ektomikorrhiza barna-gesztenyebarna, a csúcsokon és az öregebb részeken sötétebb barna, a bázisnál sárgásabb barna. Az elágazási rendszer monopodiális, fésűs-piramidális, dúsan elágazó, rövid, de megvastagodott, egyenes vagy kissé görbült végekkel, amelyeknek felszíne sima, fényes, ritkán álló, merev, vastag kiágazó hifákkal. Köpenye vastagfalú, barna, anguláris sejtekből felépülő pszeudoparenhima. Legjellemzőbb megkülönböztető bélyegei az egyenes, hosszú, vastag falú, barna, szeptumos, de csat nélküli kiágazó hifák. Ezeknek a felszíne részben sima, részben szemölcsös. Elágazásaik derékszögűek vagy Y-alakúak, anasztomózisaik nyitottak. Sűrűn elágazó, színtelen végeikre talajszemcsék ragadnak. A köpeny felszínén egyesével elhelyezkedő gömbszerű, vastag falú, sötétbarna, cisztidiumoknak is nevezhető sejtek vannak.

Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer (4.3.d ábra) monopodiális, fésűs-piramidális, 2-3(5) mm hosszú. A főágak 0,3-0,5 mm átmérőjűek. A végágak egyenesek vagy néha kissé görbültek, hengeresek, 0,4-1,2 mm hosszúak és 0,2-0,3 mm átmérőjűek, a csúcsok néhol enyhén bunkósak.

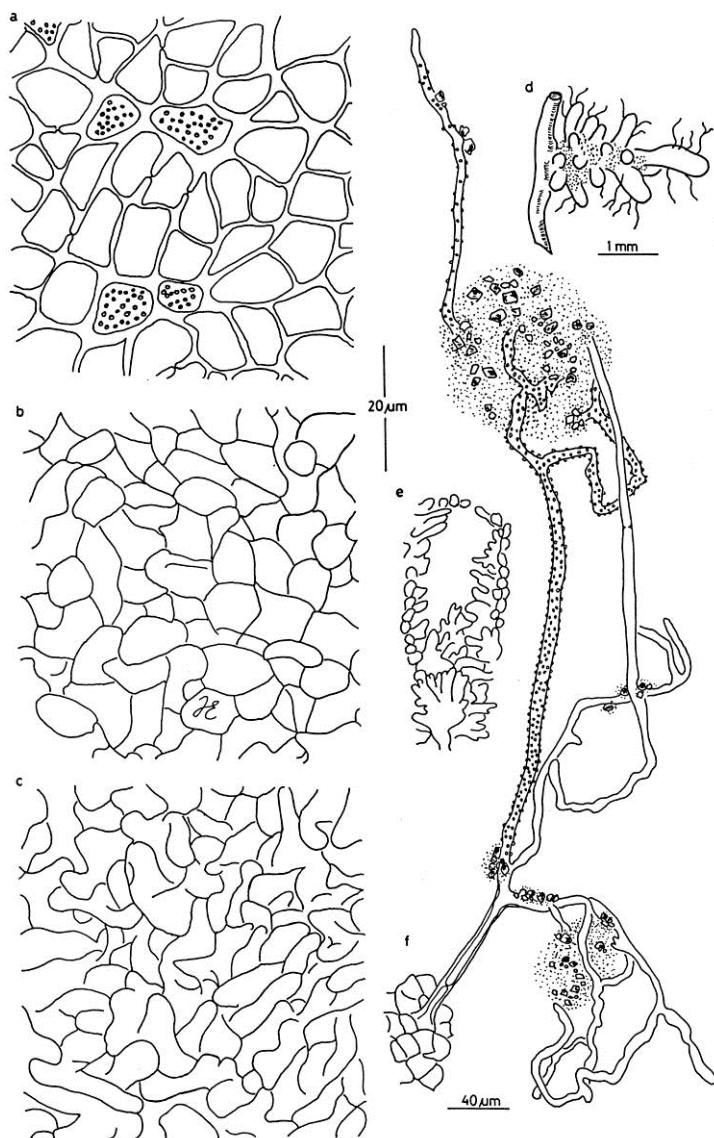


4.2.1. kép. A *Genea verrucosa* Vitt. + *Quercus robur* L ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a mikorrhiza elágazási rendszere (15x). Középen: a mikorrhiza, felszínén vastag kiágazó hifákkal (25x), Jobbra: fiatal mikorrhizacsúcs (30x).



4.2.2. kép. A *Genea verrucosa* Vitt. + *Quercus robur* L ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. A köpeny külső rétege vastagfalú, anasztomizáló, anguláris sejtekkel. b. A hifacsúcs köpenye granulumokat tartalmazó anguláris sejtekkel. c. A kiágazó hifák alapi sejtjéhez hasonló vastagfalú sejtek a köpeny felszínén. d. A köpeny középső rétege. e. A köpeny belső rétege. 2.a. A kiágazó hifák csúcsa ráragadt talajszemcsékkel. b. A vastagfalú, szeptált kiágazó hifák bazális része a köpeny felszínén. c. Szemölcsös kiágazó hifák. d. A mikorrhiza keresztmetszete a köpennyel, Hartig-hálóval és endodermisszel, e. A mikorrhiza hosszmetzete a köpennyel és a Hartig-hálóval. 1.-2a-c: DIC, 2.d-e: PhC. Mércse=10 μ m.

— *A mikorrhiza színe* barna-gesztenyebarna, a csúcsokon és az idősebb részeken sötétbarna, az elágazások alapjánál világosabb, sárgásbarna hajló. — *A köpeny felszíne* sima, fényes, helyenként szerves talajrészek borítják. A vastag, barna kiágazó hifáktól nagyon ritkán gyapjas. — *Rizomorfák* nincsenek.

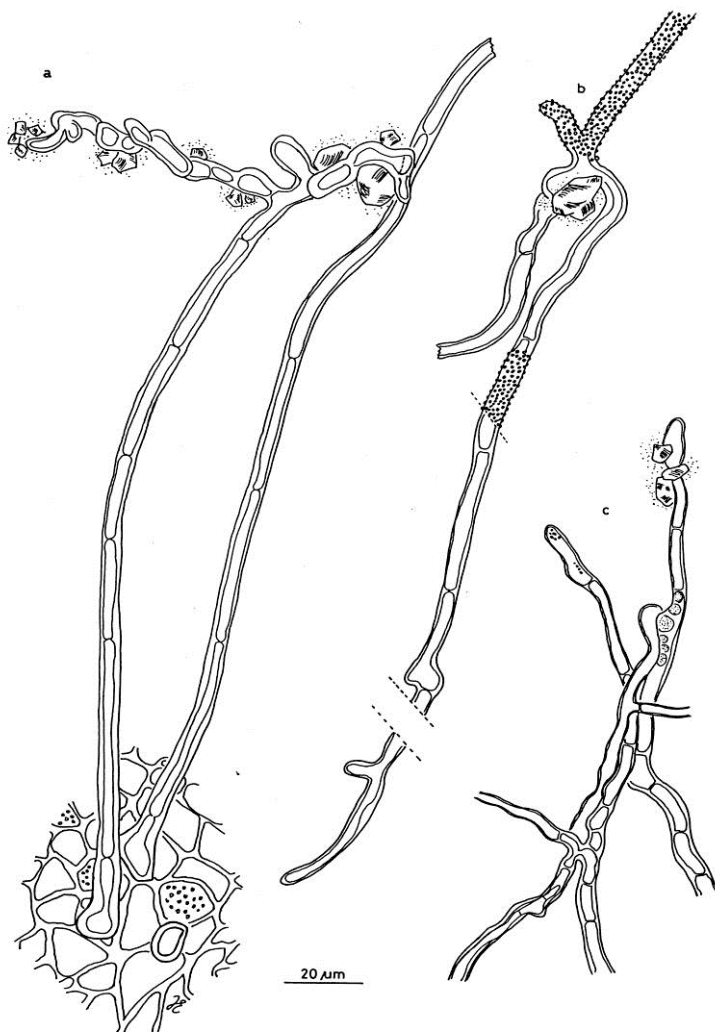


4.3. ábra. *Genea verrucosa* Vitt. + *Quercus robur* L. a. külső, anguláris köpenyréteg, b. a köpeny középső rétege, c. belső köpenyréteg, d. habitus, e. Hartig-háló, f. kiágazó hifák

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A külső köpenyréteg (4.3.a ábra) pszeudoparenchimatikus, anasztomizáló anguláris sejtek alkotják. A legkülső rétegben a sejtek fala erősen megvastagodott. A köpeny felszínén különálló, kerek, vastag falú sejtek találhatók (K-típus, Agerer 1987-2006). A sejtek száma egy 20x20 µm-es négyzetben 8-10. A sejtek átmérője (5)7-9(12) µm. A sejtfalak barnák vagy sárgák, 0,5-1 µm vastagok, legkívül akár 8 µm-esre is megvastagodhatnak. Egyes köpenysejtekben intracelluláris granulumok láthatók (4.3.a és 4.4.a ábrák). — *A középső köpenyréteg* pszeudoparenchimatikus, angulárisból epidermoidba átmenő sejtekkel, a sejtek fala barnássárga, vastagsága 0,5 µm, számuk egy 20x20 µm-es négyzetben 9-11(13).

— *A belső köpenyréteg* (4.3.c ábra) átmenet a rövidsejtes plektenchimatikus és a pszeudoparenchimatikus-epidermoid között, a hifák szélessége 4-5(7) µm, sejtfaluk sárgás. — *A csúcsi köpeny* hasonló szerkezetű, mint a köpeny többi része, de a sejtek valamivel kisebbek és homogénebb méretűek, szabályosabb mintázatot adnak és az intracelluláris granulumokat tartalmazó sejtek gyakoribbak itt, mint a többi részen.



4.4. ábra. *Genea verrucosa* Vitt. + *Quercus robur* L.

a. A köpenyből nagy alapi sejttel eredő kiágazó hifák, ragadós végekkel, b. elágazó hifák, részben a középsőkben, részben felületileg ábrázolva, szemölcsökkel, c. hifák nyitott anasztomózissal, intrahifális hifákkal, valamint elágazással, szeptumok kal és intracelluláris cseppekkel.

A kiágazó elemek jellemzése

Rizomorfák nincsenek.

— A kiágazó hifák szeptumai gyűrűszerűek, tág pórussal, csatok nélkül. Az anasztomózisok nyitottak. Vékony falú intrahifális hifák gyakran megfigyelhetők bennük (4.4.c ábra). A hifák enyhén görbültek, a csúcsukon szabálytalanul megduzzadtak és talajszemcsék tapadnak rájuk. Az elágazások csaknem derékszögűek vagy Y-alakúak, a szeptumok alatt 1-2 hifa-átmérőnyire egyesével erednek. A hifák vége egyszerű vagy elágazó, hasonló vagy még vastagabb sejtfallal, mint a hifa többi része. A kiágazó

hifák átmérője (3)5-7(10) µm, a szeptumok közötti távolság (25)30-40(52) µm. A hifák alapi része gömbszerűen kiszélesedett, a sejtfalak proximálisan 3-4 µm vastagok, barnássárgák. A többi részen a falvastagság 0,5-1 µm közötti és a falak disztálisan színtelenek. Felszínük sima vagy durván szemölcsös, 0,6-1 µm átmérőjű, lencse alakú szemölcsök borítják. A sima és szemölcsös szakaszok váltakoznak a hifákon belül. A szemölcsös hifák gyakran a sima szakaszokból erednek. — *Valódi cisztidiumok* nincsenek, de a köpeny felszínének különálló, barna, vastag falú gömbszerű sejtjeit akár kerek cisztidiumoknak is minősíthetjük. Ezek hasonlítanak a kiágazó hifák alapi részéhez (4.4.a ábra).

A hosszmet szet jellemzése

A köpeny 30-32 μm vastag, három különböző pszeudoparenhimatikus rétegből áll. A köpeny alatt a kaliptra sejtek erősen fénytörő maradványi láthatók, különösen a csúcs közelében. A külső réteg sejtjei nagyok, vastag falúak, a középső és belső rétegben a sejtek keskenyebbek és a sejtfa lak vékonyabbak. A köpeny a csúcson 20-25(28) μm vastag, szerkezete hasonló a köpeny többi részéhez. — *Tannin sejtek* nincsenek. — *A kéregsejteket* paraepidermális Hartig-háló határolja. A kéregsejtek radiálisan ovális-elliptikus alakúak, ferdén rendezettek, radiálisan 30-52 μm , tangenciálisan 7-12 μm méretűek. CCt=10,2 μm , CCq=0,25. A Hartig-háló nélküli belsőbb kéregsejtek csaknem gömb alakúak, átmérőjük 30-40 μm . — *A Hartig-háló (4.3.e ábra)* felülnézetben tenyeres típusú, a lebenyek 1,5-2(3) μm szélesek. A hifák a kéregsejtek körül egy sorban rendeződnek, átmérőjük 3-4 μm , keresztmet szetük kör alakú.

Hisztokémiai reakciók

A köpeny preparátumokban a 10% KOH, a Melzer-reagens, a FeSO_4 , a guajak, a tejsav, a tejsavas gyapotkék, a brillant krezilkék és a fenol negatív reakciót mutat. A szulfovanillin-reakció is negatív, de a sejtek sötétebb barnák lesznek. AgNO_3 hatására a sejtfa lak barnára színeződnek.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny metszete UV-szűrővel 340-380 nm között világoskék, határozott foltokkal. Kék szűrővel a minta 450-490 nm között narancsos-sárgán fluoreszkál. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a köpeny piros.

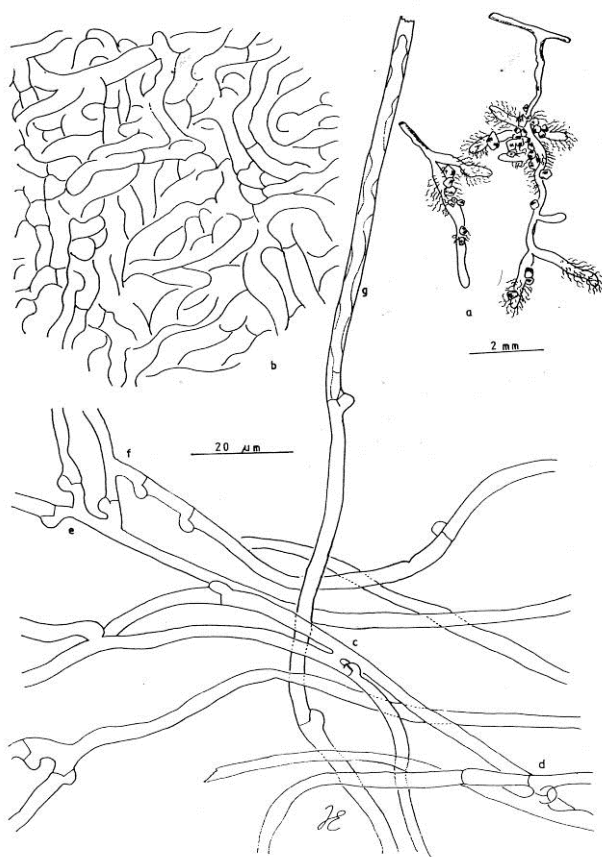
Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 92140, RA 12366. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 13 (JE). Termőtest herbárium mintaszáma: BZ 1057. Gyűjtési hely és időpont: Miskolc-Görömböly, gyertyános tölgyes, 1996 09. 27. A talajmintát gyűjtötte: Bratek Z., a mikorrhizát izolálta: Jakucs E. Meghatározás: A termőtestet meghatározta: Bratek Z. A termőtest és mikorrhiza azonosítása morfológiai irodalmi adatok alapján, a mikorrhiza meghatározása a termőtest alapján történt.

4.1.3. *Hebeloma ammophilum* Bohus + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr (4.3. kép)

Általános jellemzés

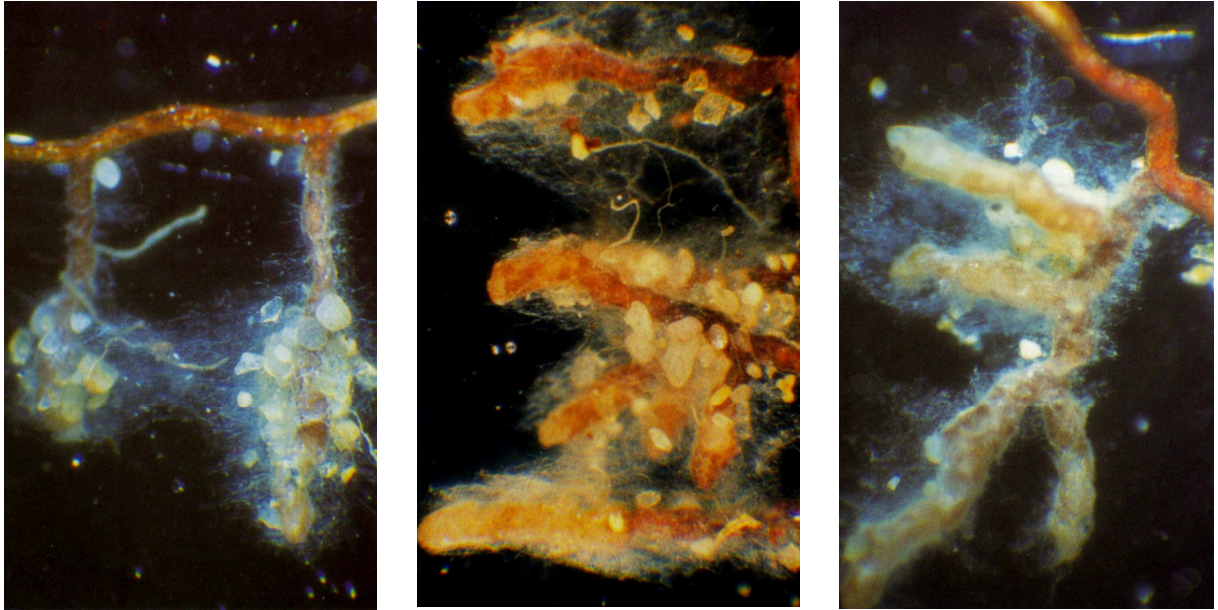
Az ektomikorrhiza egyszerű vagy ritkán elágazó, színe okkertől barnáig változhat, a csúcán világosabb, az idősebb részeken sötétebb, felszíne vattás. A köpeny három vékony rétegből áll. A külső réteg plektenhimatikus és felszínét zselatinszerű mátrix borítja. A köpeny és a belőle eredő, csatos kiágazó hifák között folyamatosság van. A belsőbb köpenyrétegek átmenetet jelentenek a plektenhimatikus és a pseudoparenhimatikus típus között. Rizomorfák és szkleróciumok nincsenek. A sima kiágazó hifák dúsan elágazó, vattás hálózatot képeznek, ami megköti a talajszemcséket. A kiágazó hifák sűrűn csatosak és változatos elágazásokat képeznek. Az egyszerű szeptumok ritkák. A Hartig-háló alig lebenyezett.



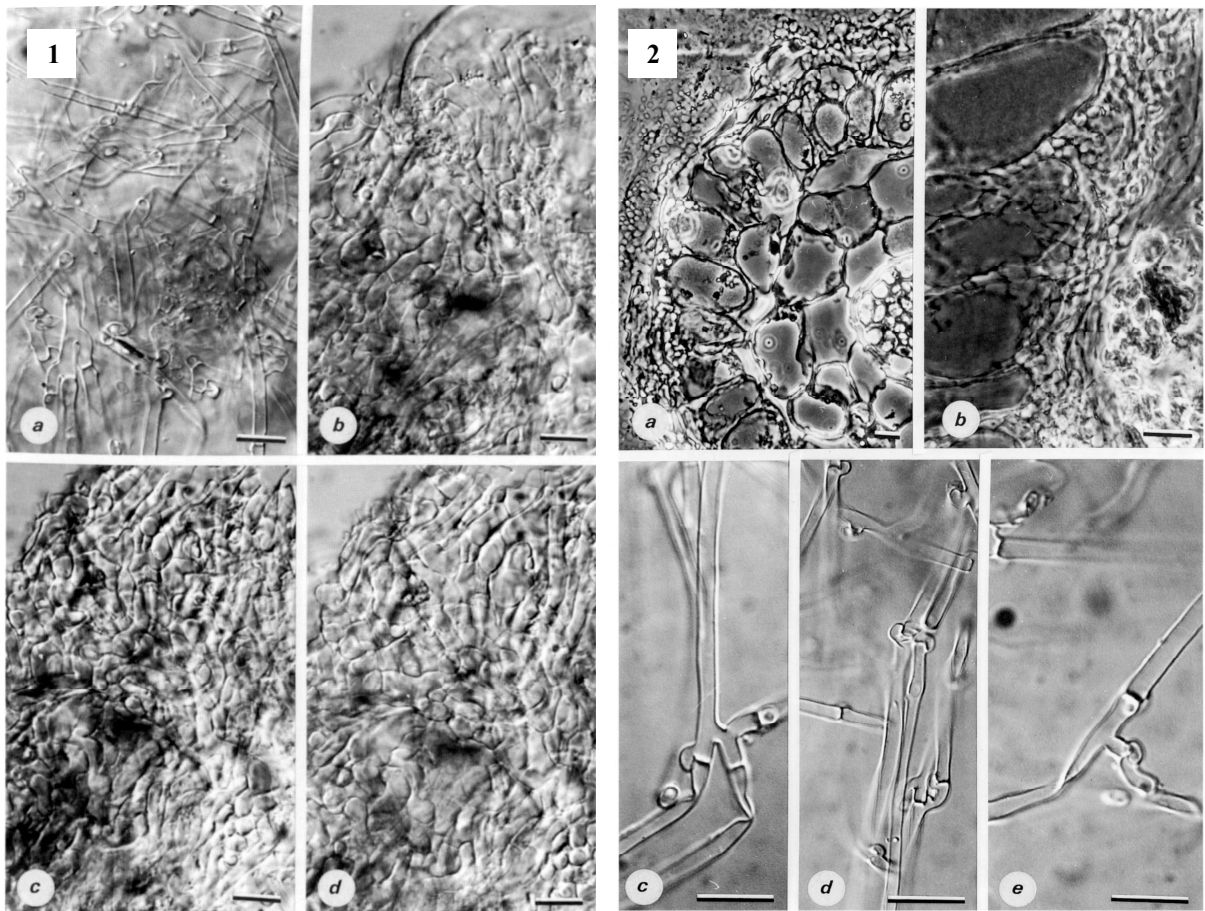
4.5. ábra. *Hebeloma ammophilum* Bohus + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr. a. habitus, b. belső, plektenhimatikus köpenyréteg, c. nyílt anasztomózis, rövid híddal, d. kontakt csat, e. egyszerű elágazás, f. elágazás visszaforduló csattal, g. intrahifális hifa

Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer ≥ 4 mm hosszú, egyszerű monopodiális-fésűs, vagy elágazás nélküli (4.5.a ábra). A fő ágak 0,2-0,3 mm átmérőjűek. A végágak görbültek, enyhén csavarodottak, 3-4 mm hosszúak és 0,2-0,3 mm átmérőjűek. — A mikorrhiza színe okkertől barnáig változik, halvány okker a csúcsokon és a fiatal részeken és világosbarna az idősebb részeken. — A végágak felszíne határozott, a fehér, vékony kiágazó hifák az egész mikorrhizát vattaszerűen beborítják. — Rizomorfák nincsenek. — Szkleróciumok nincsenek. — Cisztidiumok nincsenek.



4.3.1. kép. A *Hebeloma ammophilum* Bohus + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. *Godr* ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a vattás felszínű mikorrhiza, megkötött talajszemcsékkel (10x). Középen: kiágazó hifákkal és talajszemcsékkel borított mikorrhizavégek (20x), Jobbra: fiatal elágazási rendszer vattás kiágazó hifatömeggel (20x).



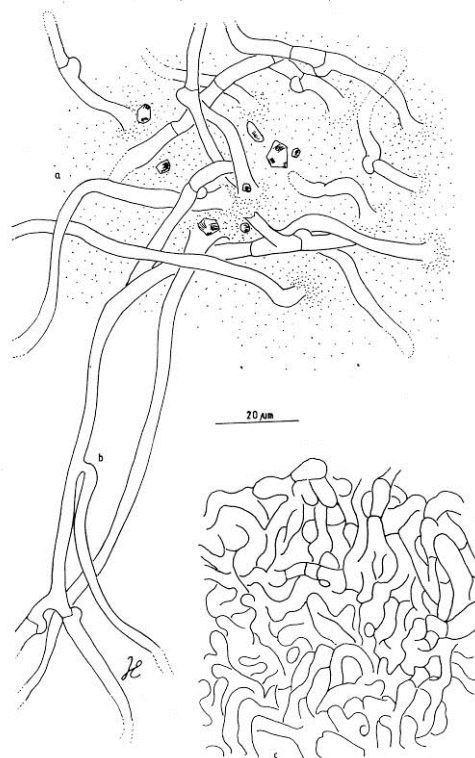
4.3.2. kép. A *Hebeloma ammophilum* Bohus + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. *Godr* ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. A köpeny felszínét borító csatos kiágazó hifák. b. A külső köpenyréteg csatos hifákkal. c. A köpeny középső rétege. d. A köpeny belső rétege. 2.a. A mikorrhiza keresztmetszete. b. A mikorrhiza hosszmetzete a köpennyel és az epidermális sejtek a Hartig-hálóval. c-e. A kiágazó hifák különböző elágazási és anasztomózis típusai. c. Nyitott, rövid hidas anasztomózis. d. Elágazás visszaforduló hifákkal. e. Kontakt csatos anasztomózis. 1. és 2. c-e: DIC, 2. a, b: PhC. Mércé: 10µm

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A *külső köpenyréteg* (4.6.a ábra) plektenhimatikus, a felszínét zselatinszerű mátrix borítja, amit a kiágazó hifák áttörnek és ami talajszemcséket ragaszt (C-típus, Agerer 1987-2006). A hifák hengeresek, 3 μm átmérőjűek, a sejtfaalak ≤ 0.5 μm vastagok. A sejtek színtelenek, vagy halvány sárgás sejtfaalúak. A hifák csatosak, de a csatok a mátrix alatt nehezen vehetők észre, inkább a mátrix fölé kinövő hifákon láthatók. — A *középső köpenyréteg* (4.6.c ábra) sűrűn plektenhimatikus, csaknem pseudoparenhimatikus, a hifák szabálytalan elrendezésűek, egyszerű szeptumaik vannak, átmérőjük 3 μm , felszínük sima. A sejtfaalak ≤ 0.5 μm vastagok, színtelenek vagy halvány sárgák. — A *belső köpeny réteg* (4.5.b ábra) sűrűn plektenhimatikus, csaknem pseudoparenhimatikus, mintázat nélküli. A hifák átmérője 3 μm . A sejtfaalak ≤ 0.5 μm vastagok, színtelenek vagy halvány sárgák. — A *csúcsi köpeny* olyan, mint a köpeny többi része, de kevesebb kiágazó hifa van rajta.

A kiágazó elemek jellemzése

Rizomorfák nincsenek. — A *kiágazó hifák* (4.6.b és 4.5.c-g ábrák) nem szabályosan egyenesek, a szeptumoknál enyhén befűzöttek. Átmérőjük általában 3 μm , a szeptumok távolsága 5-50 μm . A hifák csatosak, az egyszerű szeptum ritka. A csatok nem lyukasak, felülnézetben oválisak, oldalnézetben félkör alakúak, mindkét irányban olyan szélesek, mint a hifa. Sejtfaaluk ≤ 0.5 μm vastag, színtelen, sima, felszínükre néha talajszemcsék tapadnak. Az elágazások gyakoriak (4.5.e,f ábra), Y-alakúak, egy oldalággal szeptumonként, amely egy-két hifaátmérőnyire a szeptum alatt ágazik ki. Az anasztomózisok nyitottak, rövid hidat képeznek (4.5.c ábra), vagy kontakt csattal záródók (4.5.d ábra). Az anasztomózisok sejtfaala ugyanolyan vastag, mint a hifaké. Visszaforduló csatok és intrahifális hifák megfigyelhetők (4.5.g ábra). — *Cisztidiumok* nincsenek.



4.6. ábra. *Hebeloma ammophilum* Bohus + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. God. a. külső köpenyréteg zselatinszerű mátrixszal, a rajta megragadó talajszemcsékkel és a belőle kiágazó hifákkal, b. a kiágazó hifák anasztomózisa, c. belső köpenyréteg

A hosszmet szet jellemzése

A köpeny 20-30(40) μm vastag, a csúcsán valamivel vékonyabb, három réteget lehet benne megkülönböztetni. A külső réteg plektenhimatikus, a sejtek tangenciálisan 10-12 μm és radiálisan 3-4 μm hosszúak. A középső réteg kompaktabb, a hifák tangenciálisan 4-8 μm , radiálisan 3-4 μm méretűek. A belső réteg sejtjei tangenciálisan 2-6 μm , radiálisan 2-4 μm -esek. — *Tannin sejtek* nincsenek. — *A kéregsejtek* mérete és alakja változó, tangenciálisan (10)12-18(25) μm , radiálisan (25)30-36(50) μm , $\text{CC}_t=16.8 \mu\text{m}$, $\text{CC}_q=0.5$. A Hartig-hálóval körülvett kéregsejtek tangenciálisan ovális-elliptikus alakúak, ferdén rendezettek. — *A Hartig-háló* paraepidermális, helyenként periepidermális. A hifák a kéregsejtek körül egy sorban helyezkednek el, a sejtek kerekdedek-hengeresek, (1)2-4(5) μm vastagok. Felülnézetben a Hartig-háló nem tipikusan tenyeres típusú, gyengén lebenyezett, a lebenyek 3-5 μm szélesek. — *Hausztóriumok* nincsenek.

Hisztokémiai reakciók

A köpeny preparátumokban a FeSO_4 , a tejsav, a 10% KOH és a Melzer-reagens negatív reakciót mutat. A guajak reakciója negatív, de a sejtek enyhén zöldesek, a szulfovanillin reakció is negatív, de a sejtek enyhén pirosak.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát.

Referencia minta

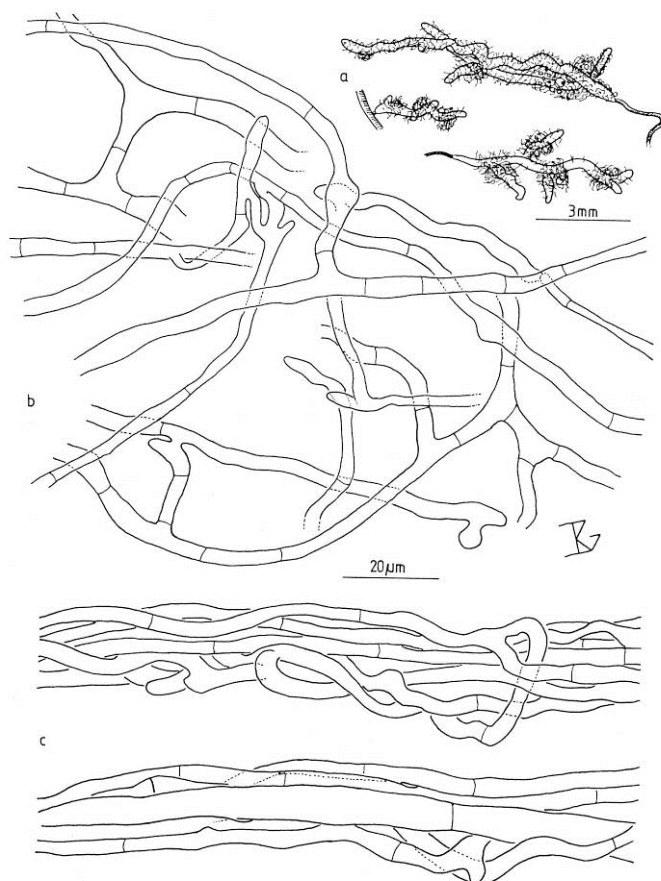
Múzeumi mintaszám: BP 92143. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 20. Gyűjtési hely és időpont: Kiskunsági Nemzeti Park, Fülöpháza, homokpusztagyep (*Junipero-Festucetum vaginatae*), termőtestekkel együtt *Fumana procumbens* alatt, 1996.10.18. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs E., Bratek Z. A mikorrhizát izolálta Jakucs E. Meghatározás: termőtestek alapján Babos M. és Siller I. A termőtest és a mikorrhiza azonosságának igazolása RFLP analízissel történt.

Egyéb tanulmányozott minta: BP 92144

4.1.4. “*Helianthemirhiza hirsuta*” + *Helianthemum ovatum* (Viv.) Dun

Általános jellemzés

Az ektomikorrhizát egyszerű, okker-barnás, vattás felszínű elágazási rendszer jellemzi. A végek egyenesek, enyhén hajlottak vagy csavarodottak. A köpeny plektenhimatikus, felszínét sűrű hifahálózat borítja, amelynek keskenyebb kiágazó hifái folyamatosan átmennek a külső és középső köpenyréteg nagyobb méretű hifáiba. A belső réteg pszeudoparenhimatikus-epidermoid. Cisztídiumok és rizomorfák nincsenek, csak a köpenytől távolabb összszeszedődő, differenciálatlan hifakötegeket lehet megfigyelni. A kiágazó hifák sűrűn elágaznak, osztottak, nem csatosak. Gyakoriak a nyitott és zárt anasztomózisok, gyakran a hifacsúcsok közelében is. A kéregsejtek körül csak néhány helyen fejlődött ki a szabálytalanul lebenyezett Hartig-háló.



4.7.ábra. “*Helianthemirhiza hirsuta*” + *Helianthemum ovatum* (Viv.) Dun. a. habitus, b. sűrűn elágazó kiágazó hifák zárt vagy nyitott anasztomózisokkal a hifacsúcs közelében, c. a köpenyhez nem kötött, rizomorfa-szerű hifaköteg felszíne és optikai metszete.

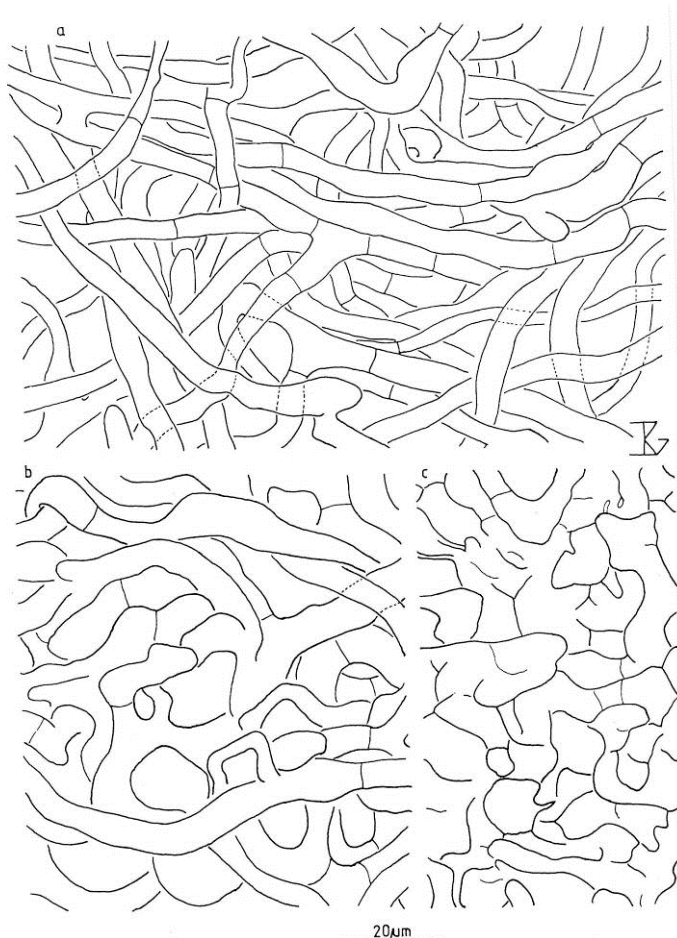
Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer (4.7.a ábra) monopodiális-fésűs, 2-10 mm hosszú, egyszeresen elágazó, vagy elágazás nélküli. A főágak átmérője 0,2-0,4 mm. A végágak egyenesek, kissé görbültek vagy csavarodottak, hosszuk (0,5)1-4 mm, átmérőjük 0,2-0,3 mm. A mikorrhiza felszíne határozott, a köpeny nem áttetsző, többnyire sűrűn vattás, egyes helyeken lazán vattás vagy fényes, talajszemcsékkel a felületén. A csúcsok hengeresek vagy kissé kihegyesedők. — *A mikorrhiza színe* okker vagy világos barna, a csúcsi részeken rendszerint sötétebb barna, mint a többi részen. Az idősebb mikorrhiza barna-szürkésbarna, nem feketedik. — *Rizomorfák* nincsenek, csak olyan hifakötegek, amelyek nem kapcsolódnak a köpenyhez. — *Szkleróciumok* nincsenek.

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A *külső köpenyréteg* (4.8.a ábra) plektenhimatikus, szabálytalanul rendezett, vagy gyűrűszerű struktúrákat képző hifákkal (A és B-típus, Agerer 1987-2006). A köpeny külső hifái folyamatos átmenetet képeznek a kiágazó hifákkal. A hifák hengerek vagy átmérőjük változó. Az elágazások szöge kb. 90°-os. A sejtek átmérője 4-6(8) μm , a szeptumok távolsága 30-55(100) μm , a sejtfa­lak vastagsága $\leq 0,5$ μm . A szeptumok fala ugyanolyan vastag, mint a hifáké. A sejtek nem csatosak, színtelenek, nincs bennük tartalom, felszínük sima, helyenként talajszemcsék vannak rajta. — A *középső köpenyréteg* (4.8.b ábra) sűrű plektenhima, csatok nincsenek

benne, a sejtek átmérője (4)6-10(15), a sejtfa­lak színtelenek, felszínük sima. — A *belső köpenyréteg* (4.8.c ábra) a plektenhimatikus és a pszeudoparenhimatikus-epidermoid közötti átmenet, csatok nincsenek benne, sejt­tartalom nem látható. — A *csúcsi köpeny* olyan, mint a köpeny többi része, de igen vékony, egyes kihegyesedő csúcsokról hiányzik is.



4.8.ábra. "*Helianthemirhiza hirsuta*" + *Helianthemum ovatum* (Viv.) Dun. a. a köpeny plektenhimatikus külső rétege a kiágazó hifák felé folyamatos átmenetet mutató felszíni hifákkal, b. középső köpenyréteg. C. belső köpenyréteg.

A kiágazó elemek jellemzése

A *kiágazó hifák* színtelenek, nem csatosak. Dolipórus-szerű struktúrák figyelhetők meg bennük. A hifák egyszerűek, de átmérőjük nem egyenletes és könyökszerű kitüremkedések vannak rajtuk, felszínük sima. A hifák átmérője 3-6(8) μm , a szeptumok közötti távolság 15-80 μm , az elágazások szöge kb. 90°-os (4.7.b ábra). Szeptumonként egy oldalág ered egy-két hifaát­mé­rőnyire a szeptum alatt. A hihavégek egyszerűek (4.7.b ábra). A sejtfa­lak $\geq 0,5$ μm vastagok, a csúcsokon ugyanúgy, mint a hifák többi részein. Az anasztomózisok hosszú,

szeptummal elzárt vagy rövid, nyitott hidakat képeznek. Az anasztomózisok a hifacsúcsok közelében is gyakoriak. Az anasztomózisok átmérője és falvastagsága megegyezik a hifákéval. Intrahifális hifák és sejttartalom nem látható. — *Cisztidiumok* nincsenek. — *Rizomorfák* (4.7.c ábra) csak a köpenytől távoleső, különböző átmérőjű hifákból szerveződő, laza kötegekként vannak jelen, amelyeknek nincs kapcsolatuk a köpennyel.

A hosszmeteszet jellemzése

A köpeny 20-30 μm vastag, két rétegre különül. A külső réteg plektenhimatikus. A kiágazó hifák hálózata folyamatosan átmegy a kompakt köpenybe. A hifák tangenciálisan 25-60 μm , radiálisan 4-8(15) μm méretűek. A belső réteg pszeudoparenhimatikus. — *Tannin sejtek* nincsenek. — Az epidermális sejtek szorosan kapcsolódnak, nincs rajtuk Hartig-háló. Az epidermiszből származó kutikuladarabok a köpenybe ágyazódva láthatók. A Hartig háló csak a kéregsejtek külső sora körül fejlődött ki, de egyes helyeken egészen az endodermiszig behatol. A kéregsejtek szögletesek vagy kerekdedek, tangenciálisan (25)38-50(62) μm , radiálisan (16)35-40(55) μm méretűek. $\text{CCt}=36,7\ \mu\text{m}$, $\text{CCq}=1$. — A Hartig-háló csak egyes helyeken alakult ki, a hifasejtek egy sorban helyezkednek el a kéregsejtek körül. Átmérőjük 3-6 μm , gyengén lebenyezettek, 6-8 μm széles lebenyekkel. — Hausztóriumok nincsenek.

Hisztokémiai reakciók

A köpeny preparátumokban a Melzer-reagens, a FeSO_4 , a guajak, a 10% KOH és a tejsav negatív reakciót mutat. A szulfovanillin is negatív, de egyes növényi maradványok pirosak. Az anilin a köpenyben halvány kék színreakciót ad.

Autofluoreszcencia

A köpeny metszete UV-szűrővel 340-380 nm között világoskéken, kék szűrővel 450-490 nm között fehéresen, az 530-560 nm közötti zöld szűrővel pirosan fluoreszkál. A Hartig-háló UV és kék szűrővel a köpenyéhez hasonló fluoreszcenciát mutat.

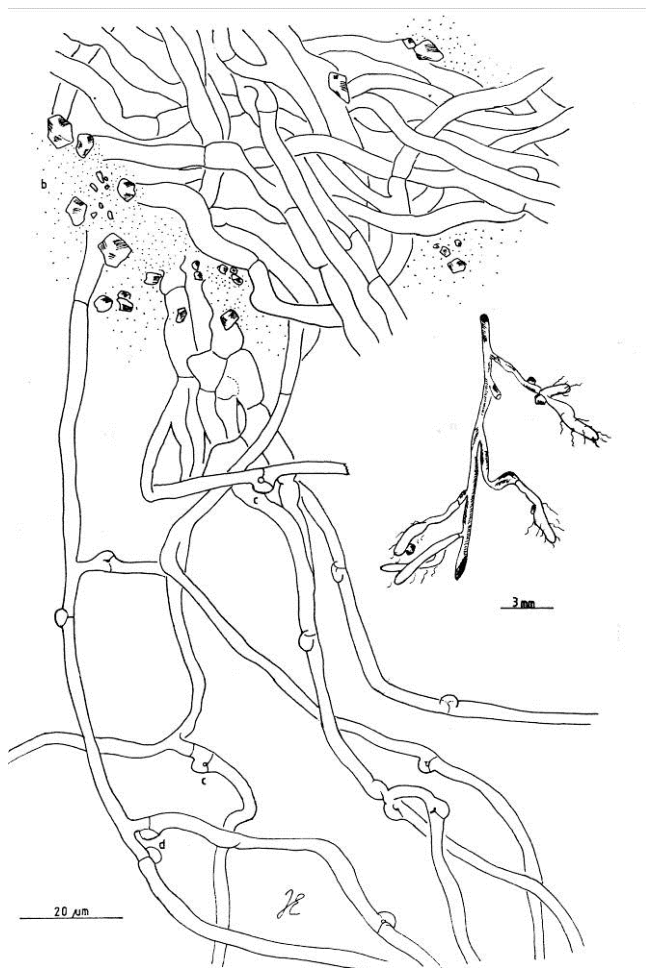
Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 93080. Gyűjtési hely és időpont: Fülöpháza, Kiskunsági Nemzeti Park, cca. 200 m-es tengerszint feletti magasságban, százaz homokpusztagyep (*Junipero-Festucetum vaginatae*) ásványi talajából. A talajmintát gyűjtötte: Kovács M.G. és Szigetvári Cs. A mikorrhizát izolálta: Kovács M.G. Meghatározatlan.

4.1.5. *Inocybe heimii* Bon + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr. (4.4. kép)

Általános jellemzés

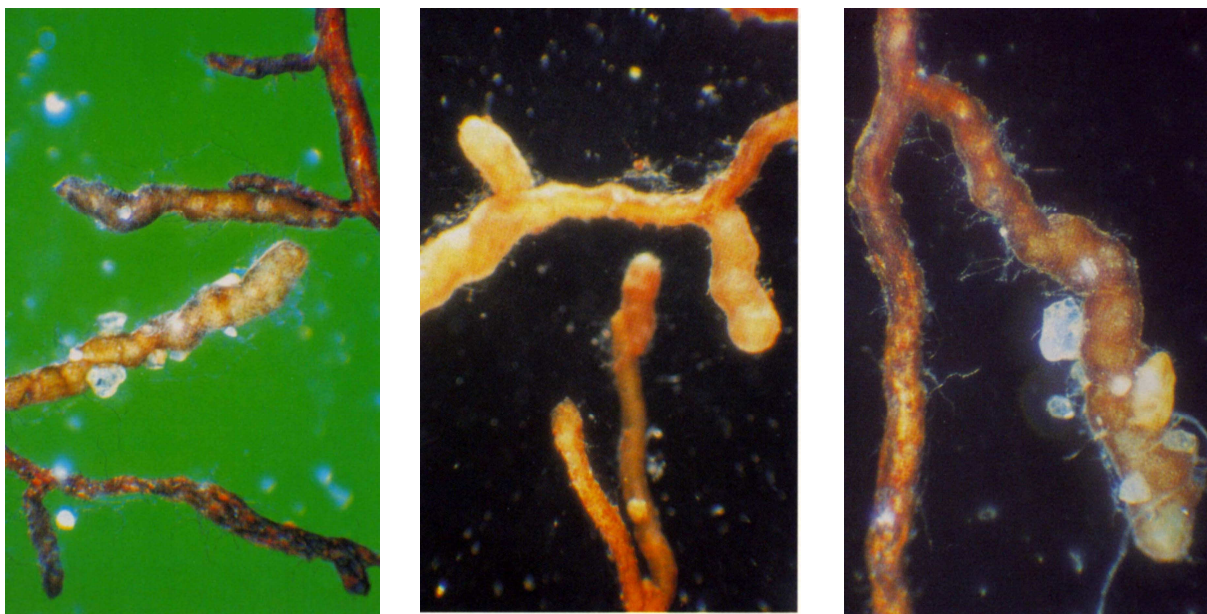
Az ektomikorrhiza színe okkertől barnáig terjed, felszíne lazán vattás. Az egyszerű, elágazás nélküli mikorrhizavégek egyenesek vagy enyhén görbültek, csavarodottak. A vékony, plektenhimatikus köpeny három rétegű. A külső réteg zselatinizált és csat nélküli hifákból áll. A belsőbb rétegek átmenetet mutatnak a plektenhima és a pszeudoparenhima között. Cisztidiumok és rizomorfák nincsenek. A dúsan elágazó kiágazó hifáknak nagy, lyukas csatjaik vannak, az egyszerű szeptumok nagyon ritkák. Az anasztomózisok ritkák és csattal zártak. A hifák csúcsai elágazók és ragadósak, felszínükön talajszemcsék tapadnak. Jellemző a gyengen lebonyozott Hartig-háló.



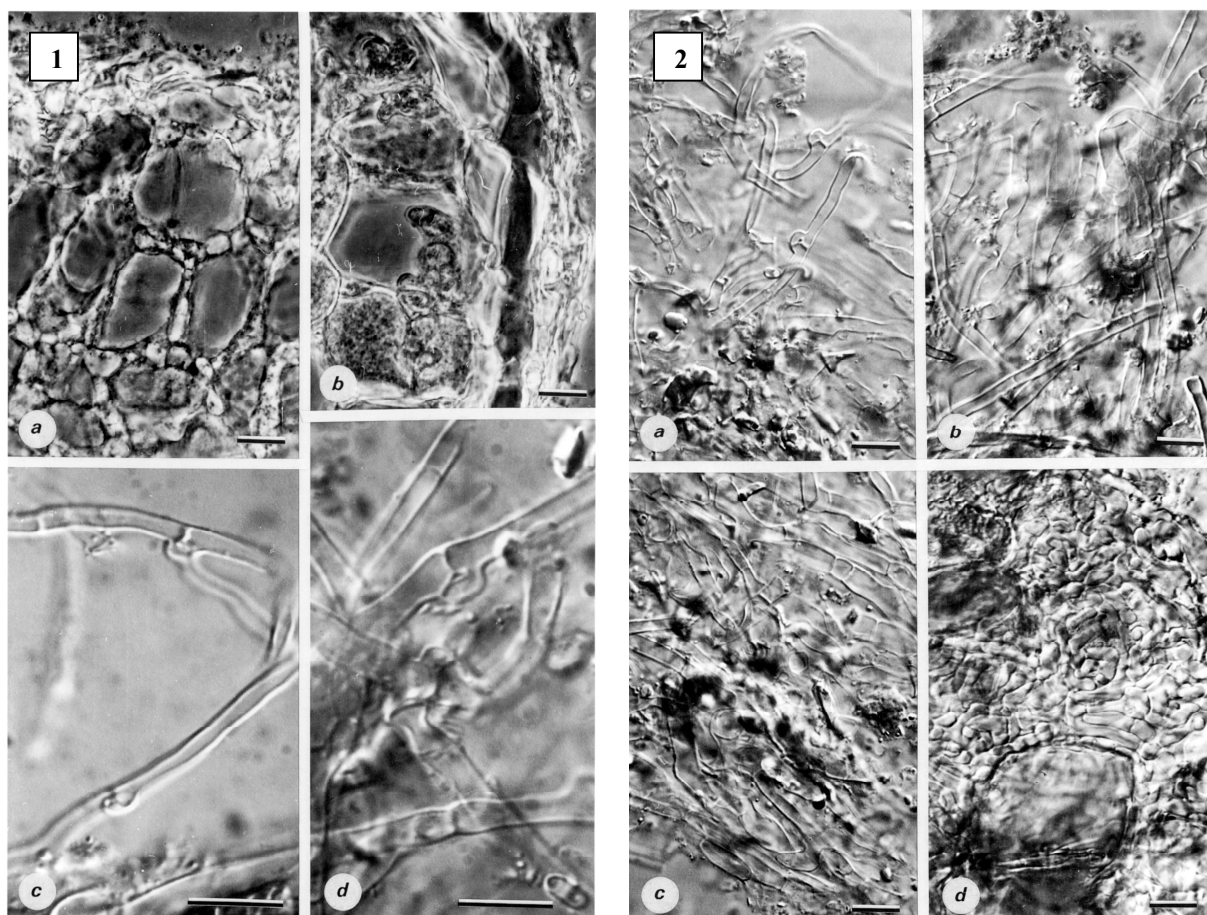
4.9. ábra. *Inocybe heimii* Bon + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr. a. habitus, b. csat nélküli külső köpenyréteg, kiágazó hifákkal és zselatinszerű mátrixszal, c. csatok nagy lyukakkal, d. elágazó hifák

Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer (4.9.a ábra) ≤ 5 mm hosszú, elágazás nélküli, vagy néha egyszeresen elágazó. A végágak egyenesek, vagy valamelyest görbültek, 2-3(5) mm hosszúak, 0,2-0,3 mm átmérőjűek. Felszínük határozott, a köpeny nem átlátszó, fényes nagyon ritkán vattás. A csúcsok hengeresek vagy enyhén duzzadtak, rajtuk néhány talajszemcsével. — A mikorrhiza színe halvány barna vagy okkerszínű, a csúcsok valamivel világosabbak, mint a mikorrhiza többi része. Az idősebb mikorrhizarészek barnák vagy sötétbarnák, de nem feketednek. A kiágazó hifák gyakoriak. — Rizomorfák nincsenek.



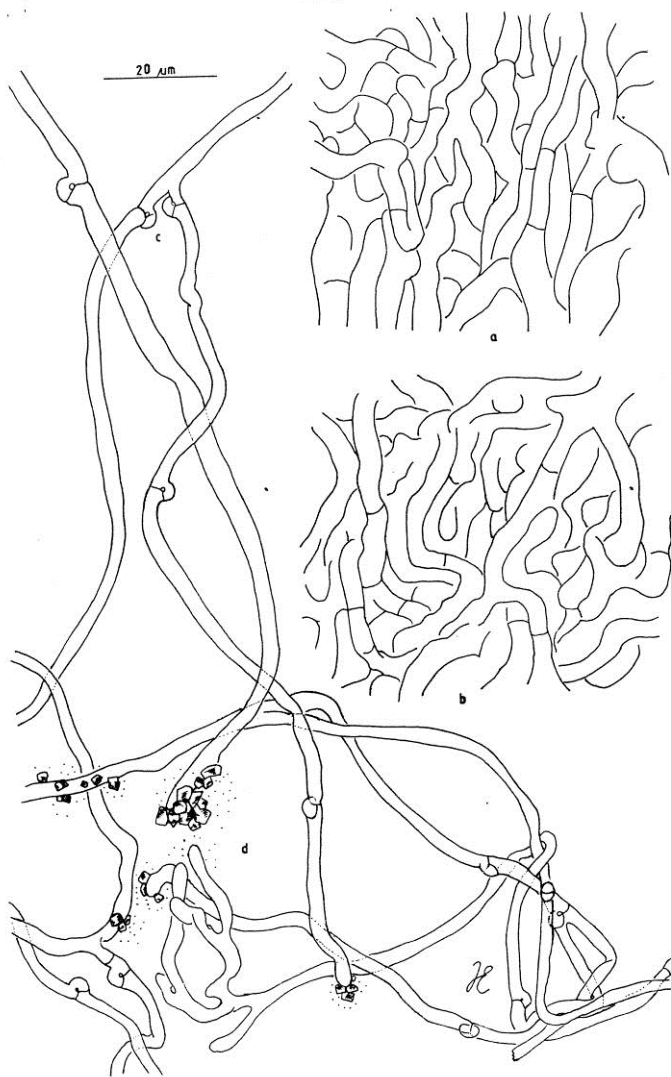
4.4.1. kép. Az *Inocybe heimii* Bon + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: az elágazás nélküli rendszer (10x). Középen: fiatal, enyhén duzzadt mikorrhizaesúcsok (16x), Jobbra: kissé csavarodott mikorrhiza, felszínén a rátapadt talajszemcsékkel (22x).



4.4.2. kép. Az *Inocybe heimii* Bon + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. A köpeny a belőle eredő csatos kiágazó hifákkal. b. A köpeny külső, zselatinizált rétege talajszemcsékkel és csat nélküli hifákkal. c. A középső köpenyréteg. d. A belső köpenyréteg. 2.a. A mikorrhiza hosszmetsete a köpennyel és a Hartig-hálóval. b. Az epidermális sejtek hosszmetsete idegen eredetű hausztóriumokkal. c. A kiágazó hifák elágazásai. d. A kiágazó hifák tipikus lyukas csatokkal. 1. és 2.c-d: DIC, 2.a-b: PhC. Mérc: 10µm

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A *külső köpenyréteg* (4.9.b ábra) plektenhimatikus, zselatinszerű anyaggal a hifák között. A hifák szabálytalanul rendezettek (C-típus, Agerer 1987-2006). A hifák hengeresek, a szeptumoknál enyhén befűzöttek, átmérőjük 2,5-3 μm , sejtfaik $\leq 0,5$ μm vastagok. A szeptumok fala ugyanolyan vastag, mint a hifáké. A sejtfaik sárgásak, felszínükön ragadós matrix van, ami talajszemcséket és baktériumokat köt meg. A köpeny hifái nem csatosak. — A *középső köpenyréteg* (4.10.a ábra) sűrűn plektenhimatikus, átmenetet mutat a pszeudoparenhima felé. A sejtek átmérője 3- 4 μm , a sejtfaik sárgásak, $\leq 0,5$ μm vastagok, felszínük sima, nincs rajtuk matrix. — A *belső köpenyréteg* (4.10.b ábra) sűrű plektenhima, mint a középső réteg, a sejtek 3- 4 μm átmérőjűek, matrix nincs. — A *csúcsi köpeny* olyan, mint a köpeny többi része.



4.10. ábra. *Inocybe heimii* Bon + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr. a. középső köpenyréteg, b. belső köpenyréteg, c. a kiágazó hifák elágazása és csatjai, d. sűrűn elágazó, talajszemcséket ragasztó hifavégek.

A kiágazó elemek jellemzése

Rizomorfák (4.10.a ábra) nincsenek. — A *kiágazó hifák* (4.9. c, d és 4.10.c, d ábrák) színtelenek, csatosak, egyszerű szeptumok ritkán láthatók. A hifák alakja nem különleges, átmérőjük 3-4 μm . A szeptumok közötti távolság 50-60 μm , a hifák a szeptumoknál enyhén befűzöttek. Az elágazások szöge kb. 90° (4.9.c, d ábra), szeptumonként egy elágazás van, amely egy-két hifaátmérőnyire a szeptum alatt ered. A hifák vége egyszerű, vagy többszörös, szeptum nélküli elágazásokban végződik (4.10.d ábra). A hifák sejtfa 0,5 μm vastag, a csúcsokon is hasonló vastagságú, mint a többi részen, felszínük sima. A hifacsúcsok ragadós

mátrixot választanak ki, amire homokszemcsék tapadnak. A hifákon nagyméretű, határozottan lyukas csatok vannak (4.9.c és 4.10.c ábrák). Ezek felülnézetben oválisak, oldalnézetben félkör alakúak és mindkét irányban olyan szélesek, mint a hifák. A csatok fala olyan vastag, mint a hifa többi részéé. Az anasztomózisok kontakt csattal zártak, nagyon ritkák. Intrahifális hifák és visszaforduló csatok nem fordulnak elő. — *Cisztidiumok* nincsenek.

A hosszmeteszet jellemzése

A *köpeny* 10-15(20) μm vastag, plektenhimatikus, nem különül határozott rétegekre. A csúcson a köpeny nagyon vékony, a gyökérsüveg-sejtek maradványai láthatók rajta. — *Tannin sejtek* nincsenek. — Az *epidermális sejteket* Hartig-háló borítja, ezek tangenciálisan ovális-elliptikus alakúak, ferdén rendezettek. Méretük tangenciálisan 12- 20 μm , radiálisan (15)20-30(35) μm , CCt 16.5 μm , CCq 0,65. A kéregsejtek izodiametrikusak. — A *Hartig-háló* paraepidermális, egyes helyeken nem látható. A hifák az epidermisz sejtek körül egy sorban helyezkednek el, átmérőjük 2-4(6) μm . Felülnézetben a sejtek ritkán lebenyezettek, a lebenyek 3-5 μm szélesek. — *Hausztóriumok* nincsenek, de helyenként a Hartig-hálóval nem határolt kéregsejtekben idegen hifákból eredő hausztóriumokat lehet megfigyelni, amelyek intracellulárisan 5-10 μm átmérőjű lebenyeket alkotnak.

Hisztokémiai reakciók

A *köpeny* preparátumokban a tejsav, a FeSO_4 , a guajak, a 10% KOH, a Melzer-reagens és a szulfovanillin is negatív reakciót mutat

Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 92145. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 22. Gyűjtési hely és időpont: Kiskunsági Nemzeti Park, Fülöpháza, homokpusztagyep, 1996 10. 18. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs E, Bratek Z. A mikorrhizát izolálta: Jakucs E. A termőtestet meghatározta Babos L.né. A termőtest és mikorrhiza azonosítás: a HU 205 mintával való azonosság alapján DNS/RFLP-analízissel történt. *Egyéb tanulmányozott minta:* BP 92146 (HU 205) Fülöpháza, homokpusztagyep, 1998 10. 22. Gyűjtötte és izolálta Jakucs E, Siller I.. Majoros É. A termőtest és mikorrhiza azonosítása: DNS/RFLP-analízissel történt.

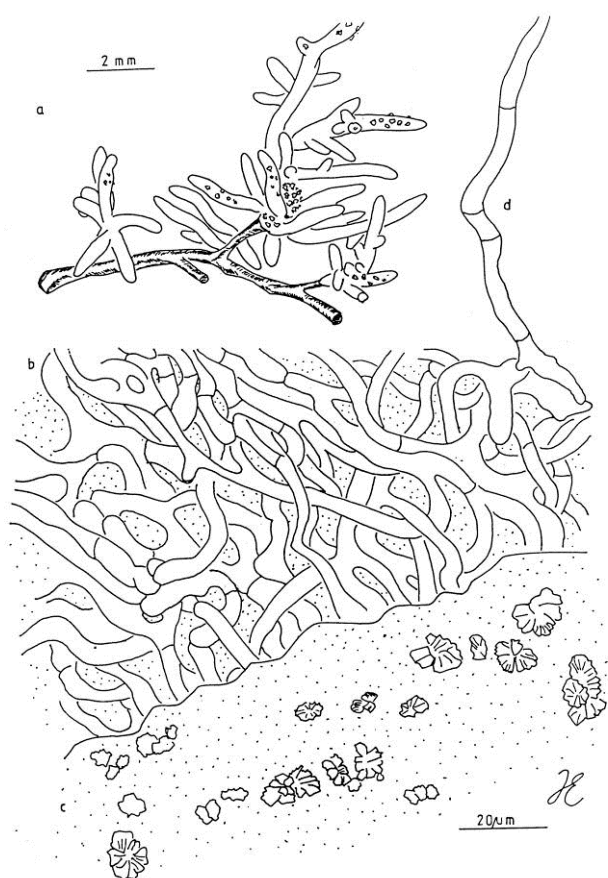
4.1.6. *Lactarius controversus* Pers. + *Populus alba* L. (4.5. kép)

Általános jellemzés

Az ektomikorrhiza sima, sárgásfehér, monopodiális-piramidális, dúsan elágazó, egyenes vagy kissé hajlott végekkel. A köpeny plektenhimatikus, a hifák között zselatinszerű mátrixszal. A felszín fehér Ca-oxalát rozetta kristályok borítják. A tejcsövek főregszerűek, átmérőjük nem egyenletes. Egyes helyeken sötétkék szulfovanillin-reakciót mutatnak. Rizomorfák és cisztídiumok nincsenek. A kiágazó hifák nagyon ritkák. A Hartig-háló paraepidermális, széles lebenyekkel

Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer (4.11.a ábra) monopodiális-piramidális, 3-5 mm hosszú. A főágak 0,4-0,5 mm átmérőjűek. Az ágvégek egyenesek vagy enyhén hajlottak, hengeresek, 0,5-2 mm hosszúak és 0,3 mm átmérőjűek. — *A mikorrhiza színe* sárgásfehér, a csúcsokon világosabb, az idősebb részeken inkább barnásabb. A gyökérsejtek nem tűnnek át a köpenyen. — *A csúcsok felszíne* sima, de fehér rozetta kristályok borítják. A kiágazó hifák nagyon ritkák. — *Rizomorfák* nem láthatók.

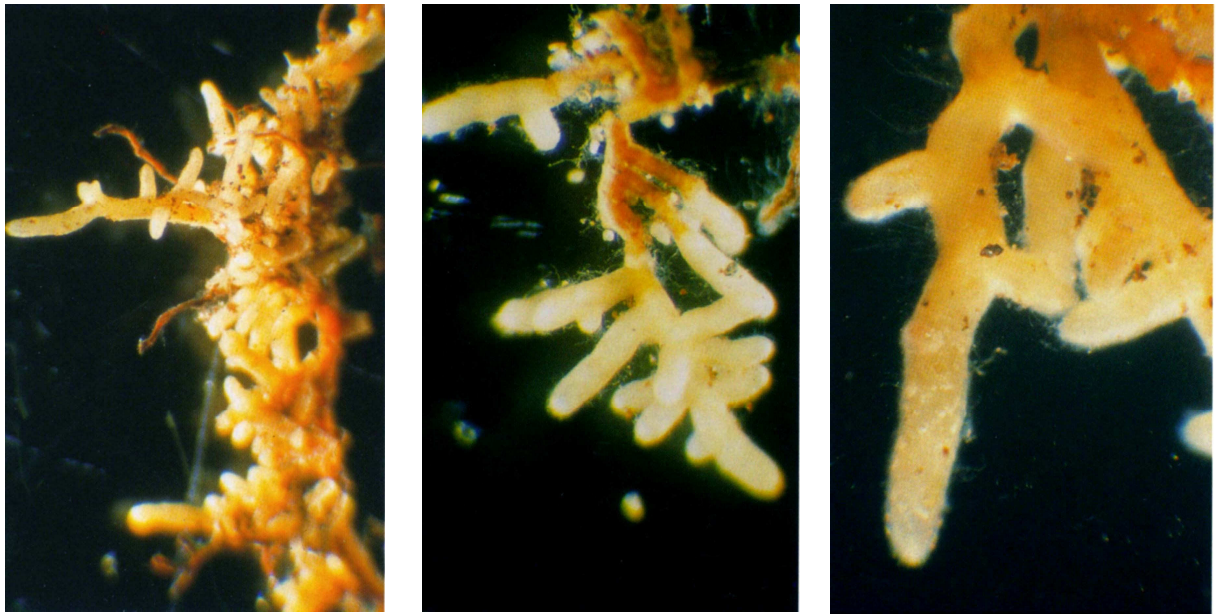


4.11. ábra. *Lactarius controversus* Pers. + *Populus alba* L. a. habitus, b. a külső köpenyréteg zselatinszerű anyagba ágyazott hifákkal, c. a köpenyt borító mátrix fehér rozetta kristályokkal, d. csat nélküli kiágazó hifák.

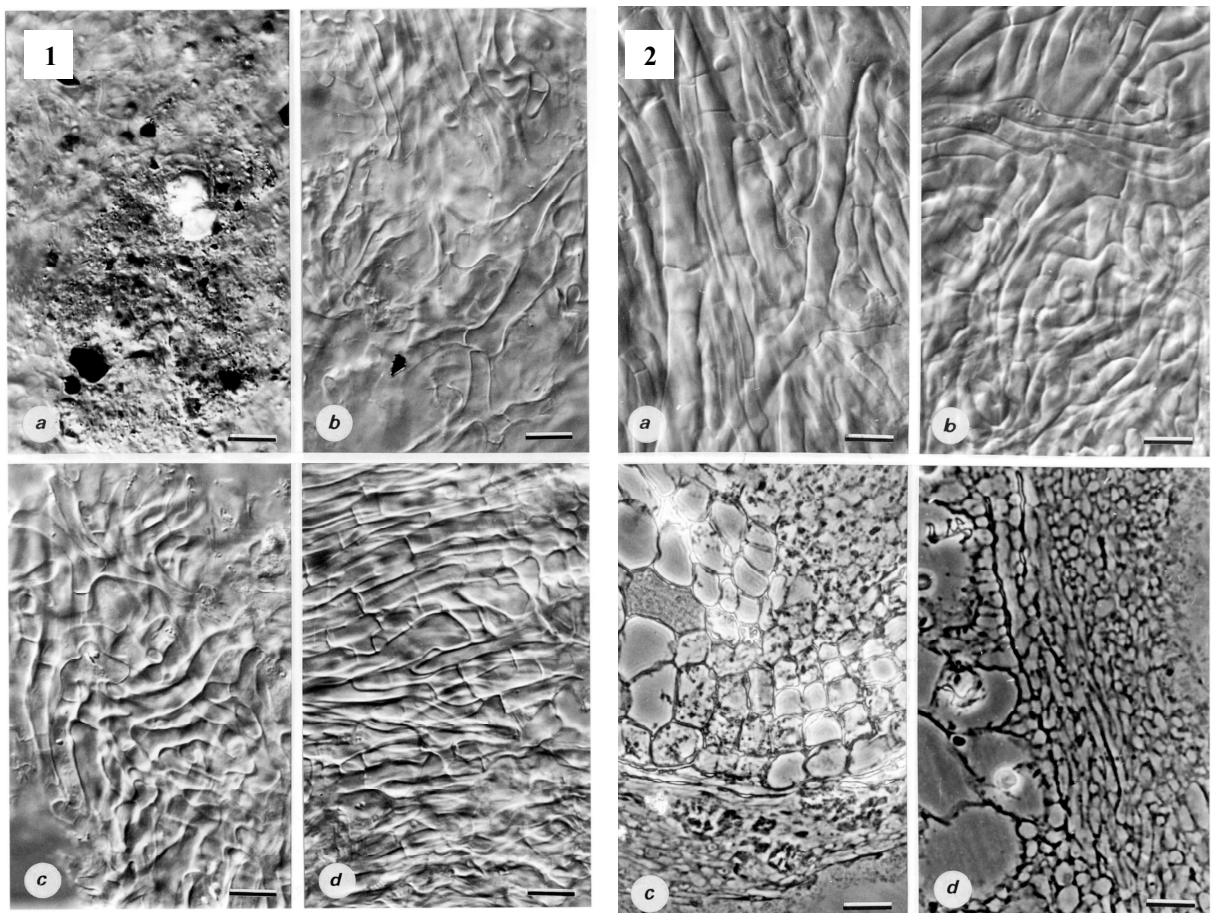
A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A külső köpenyréteg (4.11.b ábra)

plektenhimatikus, a hifákat zselatinszerű mátrix ágyazza be, ami a felszín is beborítja (C-típus, Agerer 1987-2006). A hifák hengeresek, a szeptumoknál nem befűzöttek. A hifarendszer differenciálatlan, egyes helyeken a hifák villásan elágazók. A sejtek átmérője 3-4 µm. A sejtfaalak és a szeptumok fala 0,5 µm vastag. A sejtek felszínét 5-10 µm nagyságú rozetta kristály-csoportok borítják, amelyeknek anyaga valószínűleg Ca-oxalát (H₂SO₄-tal

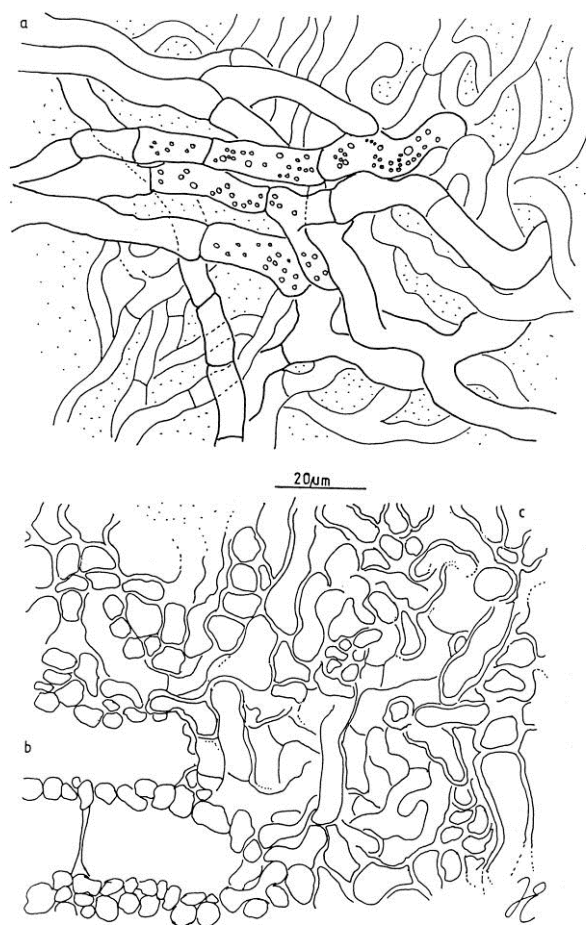


4.5.1. kép. A *Lactarius controversus* Pers. + *Populus alba* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a mikorrhizarendszer (9x). Középen: a monopodiális-piramidális elágazási rendszer egyenes vagy enyhén hajlott végekkel (14x). Jobbra: a mikorrhiza csúcsa, felszínén fehér rozetta kristályokkal (24x).



4.5.2. kép. A *Lactarius controversus* Pers. + *Populus alba* L. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. A köpeny felszíne talajszemcsékkel és fehér kristályokkal. b. A köpeny külső, zselatinizált rétege, c. A külső, plektenhimatikus köpenyréteg a mátrix alatt. d. A köpeny belső rétege. 2. a-b. A köpeny középső rétegei tejsővekkel. c. A mikorrhizacsúcs hosszmetsete a köpennyel és a rhizodermisz maradványokkal. d. A köpeny és a kéregsejtek hosszmetsete a paraepidermális Hartig-hálóval. 1. és 2.a-b: DIC, 2. c-d: PhC. Mércé: 10µm

átkristályosítva tűkristályok képződnek) (4.11.c ábra). Tejcsövek nincsenek. — *A középső köpenyréteg* (4.12.a ábra) plektenhimatikus, a hifák nagyobbak, mint a külső vagy a belső rétegben, nem mutatnak mintázatot. A sejtek átmérője 3-6 μm , a sejtfaalak 0,5 μm vastagok. A hifák zselatinszerű mátrixba ágyazottak. A tejcsövek feregyszerűek, átmérőjük változó (7-10 μm), gyakran elágaznak. A szeptumok távolsága 15-25 μm . — *A belső köpenyréteg* (4.12.b ábra) plektenhimatikus, a hifák nem rendeződnek mintázatba. A sejtek zselatinszerű mátrixba ágyazottak, átmérőjük 4-8 μm , tejcsövek nincsenek. — *A csúcsi köpeny* olyan szerkezetű, mint a többi rész, zselatinszerű mátrix van.



4.12. ábra. *Lactarius controversus* Pers. + *Populus alba* L. a. a középső köpenyréteg mátrixba ágyazott hifákkal és tejcsövekkel, b. a belső köpeny és a Hartig-háló.

A kiágazó elemek jellemzése

Rizomorfák nincsenek. — *A kiágazó hifák* (4.11.d ábra) nagyon ritkák, csat nélküliek, egyenesek, átmérőjük 3-5 μm . — *Cisztidiumok* nincsenek.

A hosszmetset jellemzése

A köpeny 60-70 μm vastag, három plektenhimatikus rétegből áll. A külső réteg mátrixba ágyazott, a hifák tangenciálisan 3-5(10) μm , radiálisan 3-5 μm méretűek. A középső réteg hifái tangenciálisan 5-10(40) μm , radiálisan 3-5(8) μm -esek. A tejcsövek átmérője 5-7 μm . A belső réteg hifáinak mérete 3-5(8) μm . A csúcsi köpeny 10-20(40) μm vastag. — *Az epidermális sejtek* Hartig-hálójá gyengén lebenyezett, a sejteknek csak egy sorát, vagy annak felét veszi körül. Az epidermiszsejtek szabálytalanul izodiametrikusak, tangenciálisan 20-30(40) μm , radiálisan (15)20-30(50) μm -esek, $EC_t=30,1\mu\text{m}$, $EC_q=0,88$. — *A Hartig-háló*

paraepidermális, 1-2 µm széles lebenyekkel. A hifák egy sorban helyezkednek el, a sejtek kerekdedek, átmérőjük 3-6 µm.

Hisztokémiai reakciók

A *köpeny* preparátumokban a FeSO₄, a guajak, a 10% KOH és a tejsav negatív reakciót mutat. A Melzer-reagens szintén negatív, de a tejsöveket sárgára festi. A szulfovanillinnal a kristályok pirosak, a tejsövek egyes helyeken sötétkékek lesznek. A rozetta kristályokból H₂SO₄-val tűkristályok keletkeznek.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny metszete UV-szűrővel 340-380 nm között világoskék színben fluoreszkál. Kék szűrővel a minta 450-490 nm között sárgán fluoreszkál. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a köpeny pirosan fluoreszkál.

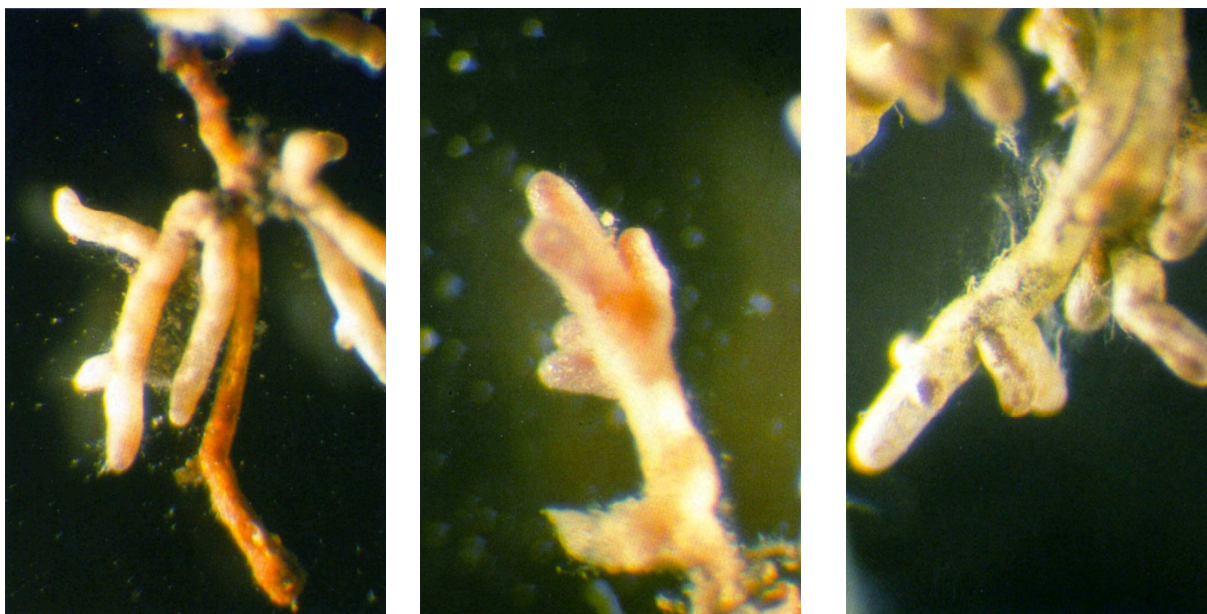
Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 92150. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 176. Gyűjtési hely és időpont: Zsana, *Ailanthus*-szal elegyes fehér nyáras, 1998 10. 08. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs E, Bratek Z. A mikorrhizát izolálta: Jakucs E. Meghatározás : a termőtesttel való azonosítás alapján DNS/RFLP-analízissel. A termőtestet meghatározta Albert L.

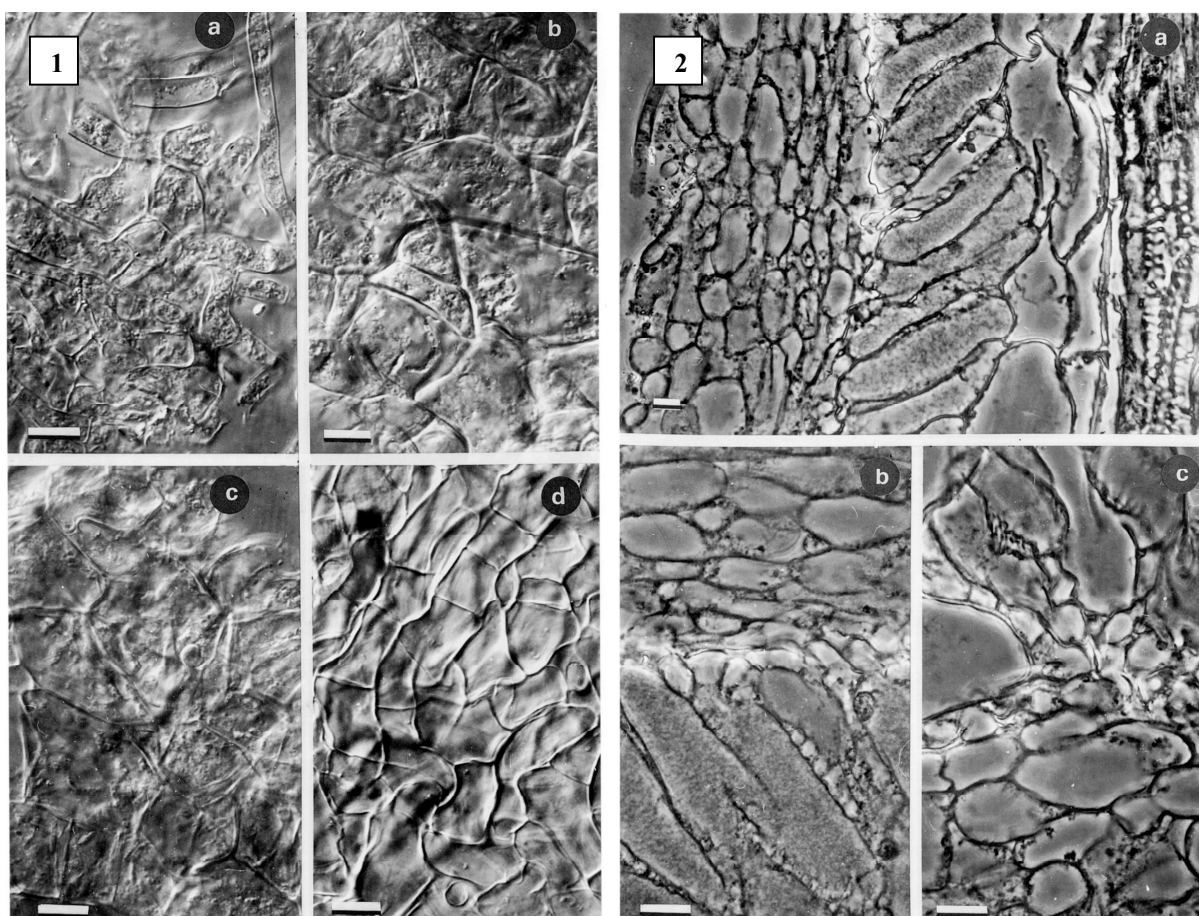
4.1.7. “*Quercirhiza albo-violacea*” + *Quercus robur* L. (4.6. kép)

Általános jellemzés

Az ektomikorrhiza monopodiális, szabálytalanul fésűs, enyhén duzzadt végekkel. A színe fehér-halvány szürke, a csúcson lilás vagy szürkéslilás elszíneződéssel. A felszín sima vagy lazán vattás. A köpeny pszeudoparenhimatikus, anguláris, kiágazó hifákból álló sűrű hálózat borítja. A hifák nem csatosak, átmérőjük nem egyenletes, a hifavégek duzzadtak vagy akár gömbszerűek is lehetnek. Rizomorfák és cisztídiumok nem láthatók.



4.6.1. kép. A "*Quercirhiza albo-violacea*" + *Quercus robur* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a mikorrhizarendszer (10x). Középen: a szürkés-lila színű, fiatal csúcsok (20x), Jobbra: a mikorrhiza kissé vattás felszíne (25x).

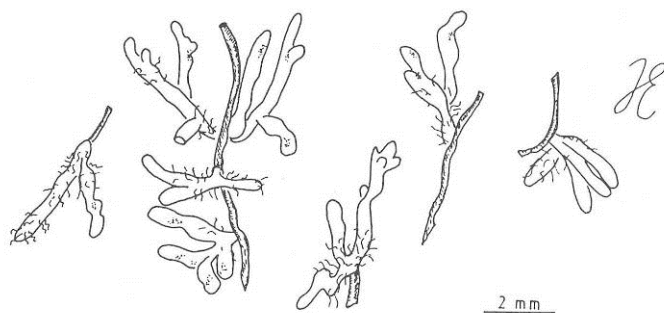


4.6.2. kép. A "*Quercirhiza albo-violacea*" + *Quercus robur* L. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. A köpeny külső rétege hifahálózattal. b. A külső, anguláris köpenyréteg. c. A köpeny középső rétege. d. A köpeny szabálytalanul plektenhimatikus belső rétege. 2.a. A mikorrhiza hosszmetsete a köpennyel, kéreggel és központi hengerrel. b. A paraepidermális Hartig-háló. c. A köpeny kapcsolata a Hartig-hálóval. 1. DIC, 2. PhC. Mércé: 10µm

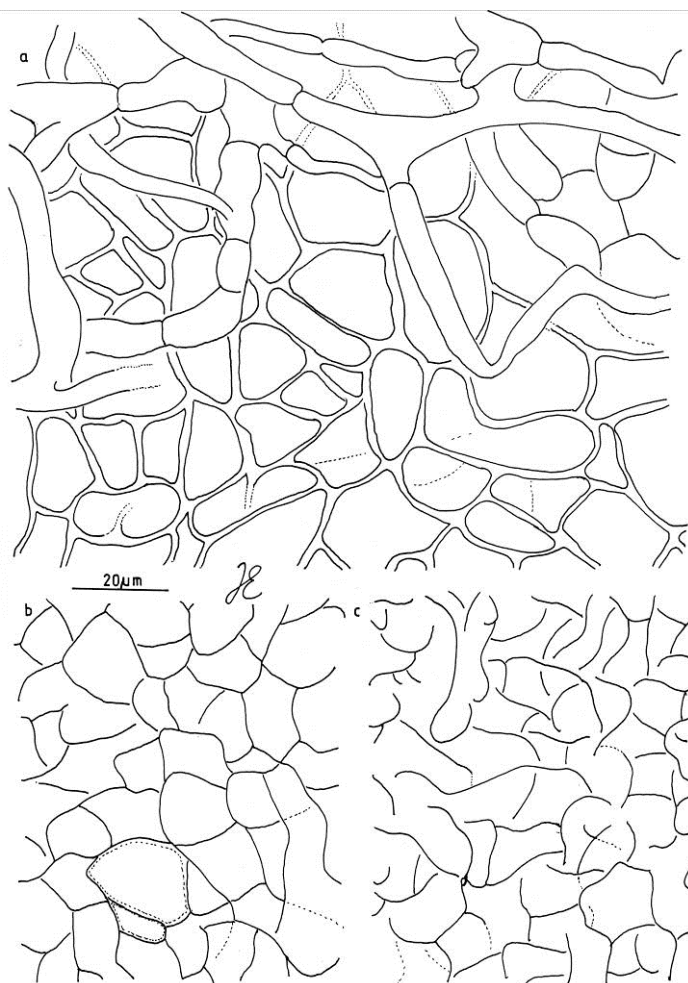
Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer (4.13. ábra) kevés, 5-6 mm hosszú, monopodiális, szabálytalanul fésűs, egyszerűen elágazó vagy különálló végből áll. A főágak átmérője 0,4-0,5 mm. A végágak egyenesek, enyhén hajlottak, vagy csavartak, 1-5 mm hosszúak és 0,3-0,4 mm átmérőjűek.

A csúcsok duzzadtak, enyhén bunkószerűek. A felszín határozott, sima, fényes vagy ezüstös, a finom, göndör kiágazó hifáktól ritkán vattás, helyenként vastagon borítják a rátapadt talajszemcsék. — *A mikorrhiza színe* sápadt, enyhén szürkéslila árnyalatú. A csúcsok vagy fehérek, vagy még fokozottabban lilák, az idősebb részek szürkék. — *Rizomorfák és szkleróciumok* nincsenek.



4.13. ábra. A "*Quercirhiza albo-violacea*" + *Quercus robur* L. habitusa.

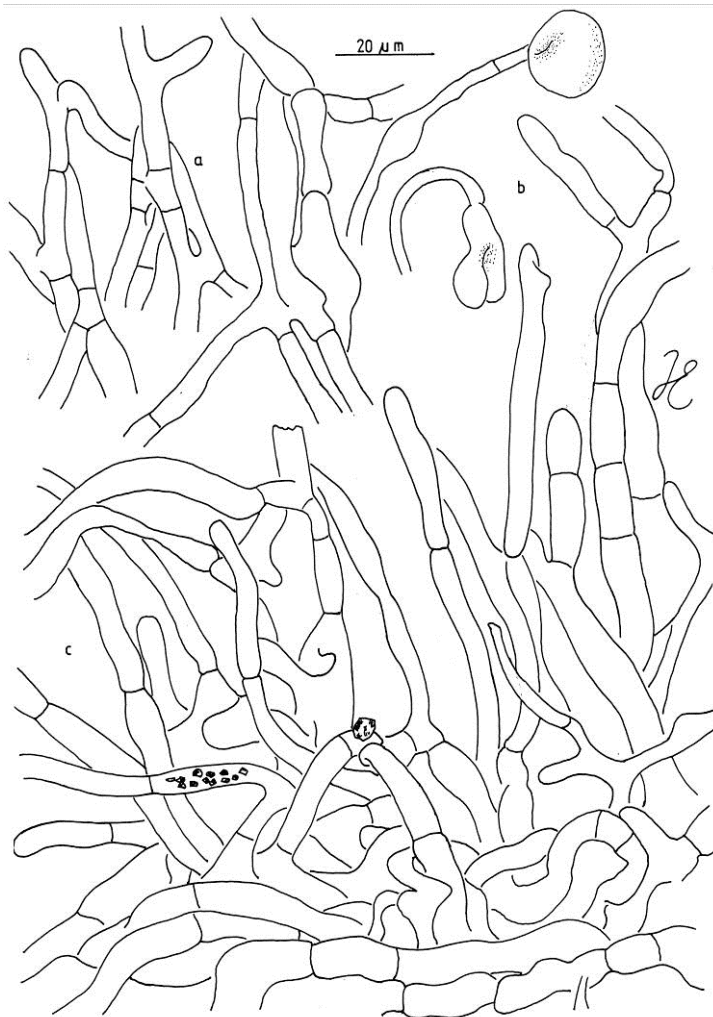


4.14. ábra. "*Quercirhiza albo-violacea*" + *Quercus robur* L. a. az anguláris külső köpenyréteg, b. középső köpenyréteg, c. belső köpenyréteg

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A külső köpenyréteg (4.14.a ábra) pszeudoparenhimatikus, anguláris sejtekkel, amelyeknek felszínén gyűrűszerűen rendezett hifákból álló hálózat van (P-típus, Agerer 1987-2006). A hálózat sejtjei (4.15.c ábra) egyszerűek, a hifák átmérője 6-10 µm. A sejtfalak nem vastagodottak, színtelenek, a sejtekben nincs tartalom, nem csatosak. Az anguláris sejtek is színtelenek, sejtfaik 0,8-1 µm vastagok, felszínükön nincs mátrix, de soknak a felszínére talajszemcsék tapadnak. Felülnézetben egy 20 x 20 µm-es négyzetben 4-6 sejt látható.

— *A középső köpenyréteg (4.14.b ábra)* pszeudoparenhimatikus, a sejtekben nincs tartalom, felszínük sima. A sejtfalak színtelenek, 0,6-0,8 μm vastagok. Egy 20 x 20 μm -es négyzetben 6-7 sejt van. — *A belső köpenyréteg (4.14.c ábra)* átmenetet képez a pszeudoparenhimatikustól a szabálytalan plektenhimatikus felé, a sejtek színtelenek. — *A csúcsi köpeny* olyan, mint a köpeny többi része, de kisebb anguláris sejtekkel, 6-8 sejt van egy 20 x 20 μm -es négyzetben.



4.15. ábra. "*Quercirhiza albo-violacea*" + *Quercus robur* L. a. hifák anasztomózisa, b. bunkó alakú és gömbszerűen kiöblösödő hifavégek, c. a kiágazó hifák hálózata a köpeny felszínén, talajszemcsékkel.

A kiágazó elemek jellemzése

Csatok, visszaforduló elágazások és intrahifális hifák nincsenek. — *A kiágazó hifák (4.15.a-c ábra)* egyenesek vagy szabálytalanul megduzzadtak. Az elágazásokban szeptumonként egy oldalág van, ami nem kapcsolódik a szeptumhoz. Az anasztomózisok nyitottak, ezek a hifacsúcsok közelében is megfigyelhetők (4.15.a ábra). A hifák átmérője (3)4-6(8) μm . A szeptumok távolsága 8-60 μm . A hifák a szeptumoknál enyhén befűzöttek. Egyes hifák a középső részükön is duzzadnak, könyök-szerű kinövéseik is vannak. A sejtfalak $\geq 0,5$ μm vastagok. A hifacsúcsok egyszerűek vagy felfűjtak, egyesek akár gömbszerűek is lehetnek. (4.15.b

ábra). A csúcsokon a sejtfal olyan vastag, mint a hifa többi részén, a sejtek színtelenek, nem inkrusztálódtak, felszínük sima, vagy talajszemcsék vannak rajtuk. — *Cisztidiumok, klamidospórák és rizomorfák* nincsenek.

A hosszmet szet jellemzése

A köpeny vastagsága 50-60 µm, a csúcsán vékonyabb (30-35 µm). Három réteg és egy 6-8 µm-es hifákból álló felszíni hálózat különíthető el benne. A külső réteg pszeudoparenhimatikus, tangenciálisan 20-25 µm, radiálisan 10-15 µm-es sejtekből áll. A középső réteg sejtjei tangenciálisan 20-25 µm, radiálisan 10-12 µm-es méretűek. A belső rétegben tangenciálisan 15-35 µm-es, radiálisan 8-10 µm-es sejtek vannak. — *Tannin sejtek* nincsenek. — *Az epidermális sejtek* tangenciálisan 15-20 µm, radiálisan 52-60 µm-esek, $CC_t=18,6$ µm, $CC_q=0,33$. Az epidermisz sejtek radiálisan oválisak, hengerek, ferdén rendezettek. — *A Hartig-háló* paraepidermális, helyenként gyengén fejlett. A hifák az epidermisz sejtek körül egy sorban helyezkednek el. A sejtek kerekdedek, 1-4 µm szélesek, felülnézetben tenyeresek, 1-2 µm széles lebenyekkel.

Hisztokémiai reakciók

A köpeny preparátumokban Melzer-reagens, a szulfovanillin, a 10% KOH, a FeSO₄, a guajak és a tejsav negatív reakciót mutat.

Autofluoreszcencia

A köpeny metszete (minden réteg) UV-szűrővel 340-380 nm között világos kék, kék szűrővel 450-490 nm között világos zöld, világos sárga, sárga, az 530-560 nm közötti zöld szűrővel halvány pirosan fluoreszkál.

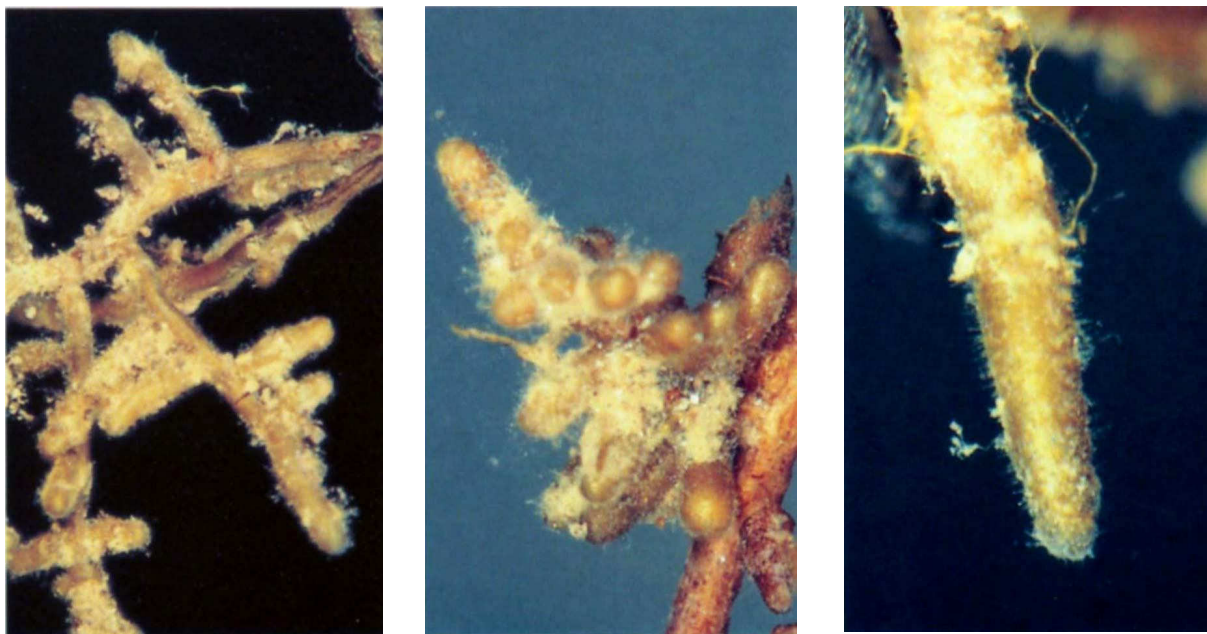
Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 93081. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 213. Gyűjtési hely és időpont: Püspökladány, fiatal ültetett kocsányos tölgyes, 1999 07. 07. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs E. A mikorrhizát izolálta: Jakucs E. Meghatározatlan.

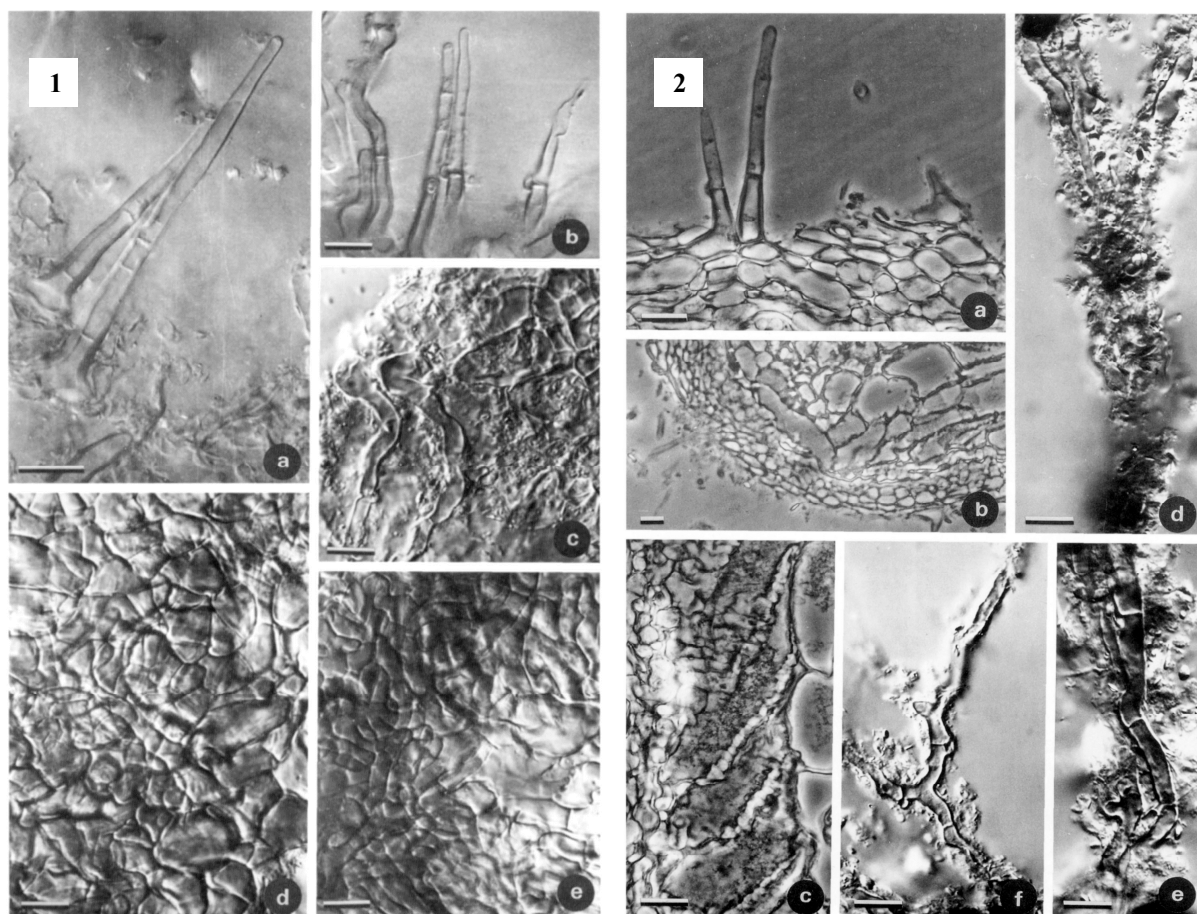
4.1.8 „*Quercirhiza fibulocystidiata*” + *Quercus spp.* (4.7. kép)

Általános jellemzés

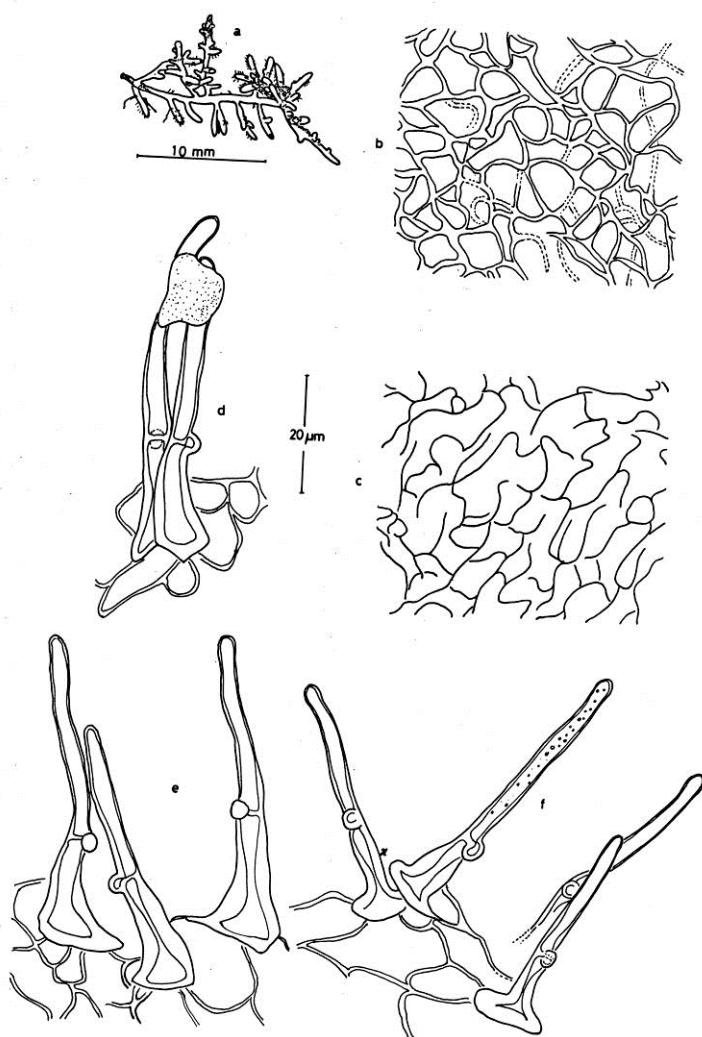
Az ektomikorrhiza sárgás-olivzöld, monopodiális-fésűs elágazási rendszerű. Köpenye pszeudoparenhimatikus-anguláris. Rizomorfái nem differenciáltak. Jellegzetes, ár-alakú, széles talpsejtű, proximálisan vastag falú, szeptált, csatos cisztidiumai vannak.



4.7.1. kép. A „*Quercirhiza fibulocystidiata*” + *Quercus spp.* ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a monopodiális-piramidális elágazási rendszer (10x). Középen: a mikorrhiza rhizomorfával és talajszemcséket megkötő kiágazó hifákkal (22x), Jobbra: a mikorrhiza csúcsa rhizomorfákkal és cisztídiumokkal (44x).



4.7. 2. kép. A „*Quercirhiza fibulocystidiata*” + *Quercus spp.* ektomikorrhiza anatómiája. 1.a-b. Vastagfalú cisztídiumok bazális csattal és egyszerű szeptummal. c. A köpeny felszínéről eredő vékonyfalú, csatos kiágazó hifák. d. A köpeny külső, pszeudoparenhimatikus rétege. e. A belső köpenyréteg. 2.a. A mikorrhiza hosszmetsete a köpennyel és cisztídiumokkal. b. A mikorrhizacsúcs hosszmetsete a köpennyel. c. A köpeny hosszmetsete a kéregsejtekkel és a Hartig-hálóval. d. Talajszemcsékkel borított, nem differenciált rhizomorfa. e. Hifa a rhizomorfa belső optikai metsetében. f. A rhizomorfáról eredő csatos kiágazó hifák. 1. és 2.d-e: DIC, 2. a-c: PhC. Mércé: 10µm



4. 16. ábra. „*Quercirhiza fibulocystidiata*” + *Quercus* spp. a. habitus, b. külső, anguláris köpenyréteg, c. belső köpenyréteg, d. csatos cisztídiumok amorf anyaggal, e. cisztídiumok a köpeny felszínén

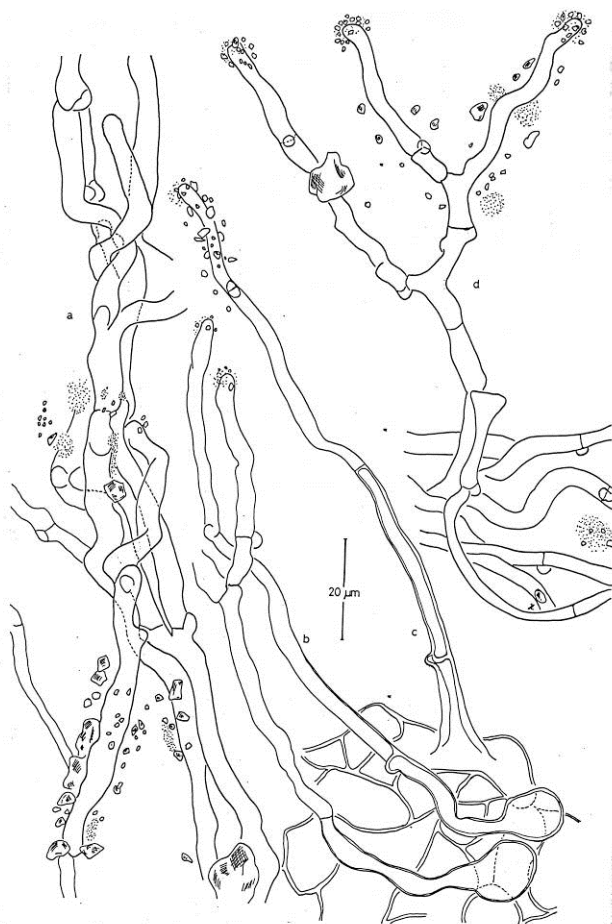
Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer (4. 16.a ábra) monopodiális, fésűs-piramidális, ≤ 15 mm hosszú. A főágak 0,25-0,4 mm átmérőjűek. A végágak egyenesek vagy néha kissé görbültek, hengeresek, ≤ 2 mm hosszúak és 0,3-0,4 mm átmérőjűek, a csúcsok néhol enyhén bunkósak. Az idősebb és fiatalabb részek között befűződés figyelhető meg. — *A mikorrhiza színe* sárga, sárgás-olivzöld, néhol barnás, a csúcsokon világosabb sárgás, az idősebb részeken barnába hajló. — *A köpeny* felszíne sima, fényes, de helyenként a cisztídiumok rövid tüskékként látszanak. A

kiágazó hifák ritkák, csúcsaik simák, vagy helyenként talajszemcsékkel borítottak. — *A rizomorfák* nagyon ritkák, a köpeny határozott pontjából erednek, szegélyük szőrözött.

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A külső köpenyréteg (4.16.b ábra) pszeudoparenhimatikus, anguláris sejtekkel (L-típus, Agerer 1987-2006), a sejtek szélessége 5-10 μm , hossza 8-13 μm , számuk egy 20x20 μm -es négyzetben 10-12, a sejtfaalak sárgák, 0,5-1 μm vastagok. A köpeny felszínét helyenként zselatinszerű mátrix borítja, sok ráragadt talajszemcsével, itt-ott kiválasztott pigmentcseppek láthatók. — *A középső köpenyréteg* pszeudoparenhimatikus, szabálytalan epidermoid, a sejtek szélessége 3-7 μm , hossza 8-16(25) μm , számuk egy 20x20 μm -es négyzetben 10-12, sejtfaalakuk sárga. — *A belső köpenyréteg* (4.16.c ábra) átmenet a rövidsejtes plektenhimatikus



4. 17. ábra. „*Quercirhiza fibulocystidiata*” + *Quercus* spp.
a. Egy rizomorfa részlete, b. a köpenyből kiágazó hifák gömbszerű alapi sejttel és csatokkal, c. a cisztidiumok és a kiágazó hifák közötti átmeneti hifatípus vastagfalú alapi résszel, d. a rizomorfa proximális részéről eredő, elágazó hifa, a csúcsát borító talajszemcsékkel.

és a pszeudoparenhimatikus között, a sejtek helyenként csillagszerű szerkezetbe rendezettek, szabálytalan epidermoid alakúak, szélességük 4-8 µm, hosszuk 9-16 µm, sejtfaluk sárga. — *A csúcsi köpeny* pszeudoparenhimatikus-anguláris, a sejtek szélessége 4-10 µm, hossza 7-13 (16) µm, számuk egy 20x20 µm -es négyzetben átlagosan 11, sejtfaluk sárga.

A kiágazó elemek jellemzése

A kiágazó hifák (4. 17.b, c, d ábra) a köpenyen és a rizomorfán egyformák, hullámos lefutásúak, egyesek Y-alakúak, az elágazások a szeptumok alatt 1-2 hifa-átmérőnyire egyesével erednek. A hifák csatosak, a csatok nem lyukasak, felülnézetben oválisak, oldalnézetben félkör

alakúak. Az egyszerű szeptumok ritkák. Könyök-szerű kinövések és intrahifális hifák előfordulnak. A hifák a szeptumoknál enyhén befűzöttek. A csatos szeptumok közötti távolság (25)40-50 µm, a hifák átmérője (2)2,6-3(3,3) µm, a sejtfalak ≤0,5 µm vastagok, felszínük sima, zselatinszerű bevonattal, amire gyakran talajszemcsék ragadnak. A hifák proximális részén a sejtfalak vastagabbak, sárgák, a disztális részeken vékonyabbak, színtelenek. A köpenyből eredő egyes kiágazó hifáknak a cisztidiumokéhoz hasonló, vastagfalú alapi sejtje van, ezek a sejtek átmenetet képeznek a hifák és a valódi cisztidiumok között. — *A cisztidiumok* (4. 16.d, e, f ábra) nagyon gyakoriak, jellegzetesen árszerűek (A típus, **Agerer 1987-2006**), kiszélesedő talprésszel és interkaláris csattal (fibula-szerű cisztidiumok). Az alapi részen, a csat alatt a sejtfal vastag, sárga, a csúchoz közelebb vékonyabb, gyakran színtelen. Néhány cisztidium citoplazmájában zöldeskék szemcsék figyelhetők meg. A cisztidiumok hossza (40)48-50(55) µm, proximális átmérője (4)5-6(7) µm, disztális átmérője (2)3-(4) µm. Egyes cisztidiumok csúcsa enyhén duzzadt. Helyenként sárga pigment anyag

választódik ki a cisztidiumok felszínére. — *A rizomorfák* (4.17.a ábra) ritkák, nem differenciáltak, néhány hifa laza kötegeként szerveződnek (A típus, Agerer 1987-2006). Felszínüket zselatinszerű anyag borítja, amely talajszemcséket köt, különösen a csúcsi részeken. A hifák átmérője 3-4(5) μm , a sejtfalak 0,5 μm vastagok. A szeptumok közötti távolság (10)26-36(50) μm . A hifák csatosak, a csatok nem lyukasak, disztális részük színtelen, proximális részükön a sejtfalak sárgák.

A hosszmeteszet jellemzése

A köpeny 25-30 μm vastag, két különböző pszeudoparenhimatikus rétegből áll. A külső rétegben a hifák tangenciálisan 9-12(15) μm , radiálisan (4)6-8 μm hosszúak. A belső réteg hifái tangenciálisan (4)6-8(12) μm , radiálisan 4-5(7) μm hosszúak. A köpeny a csúcsi részen is 25-30 μm vastag. — *Tannin sejtek* nincsenek. — *A kéregsejtek* tangenciálisan 8-20 μm , radiálisan 38-54(60) μm méretűek. $\text{CCt}=13,8$ μm , $\text{CCq}=0,25$. A Hartig-hálóval határolt kéregsejtek kerek-elliptikus átmetszetűek, a felszínhez képest ferde helyzetben, paraepidermálisan egy sorba rendezettek. — *A Hartig-háló* sejtjei kerek vagy hengerek, 2-4 μm szélesek, felülnézetben lebenyes tenyérszerű típusúnak látszanak. A lebenyek 1-3(4) μm szélesek. Hausztóriumok nincsenek. A köpeny és a kéregsejtek között az oldalgöyökér alatti részeken vékony kaliptra sejtek erősen fénytörő maradványai láthatók.

Hisztokémiai reakciók

A köpeny és rizomorfa preparátumokban a tejsavas gyapotkék zöld additív színreakciót ad. A 70% etanol, a FeSO_4 , a guajak, a 10% KOH és a Melzer-reagens negatív reakciót mutat. A szulfovanillin-reakció is negatív, de a sejtek sötét barnás-zöldre színeződnek. A tejsavas reakció szintén negatív, de a mikorrhiza sárga színét intenzívebben kiemeli.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny metszete UV-szűrővel 340-380 nm között világoskék, a külső részen enyhén sárgás színben fluoreszkál. Kék szűrővel a minta 450-490 nm között sárgán fluoreszkál, ami a külső rétegben még intenzívebb. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a köpeny pirosan fluoreszkál.

Referencia minta

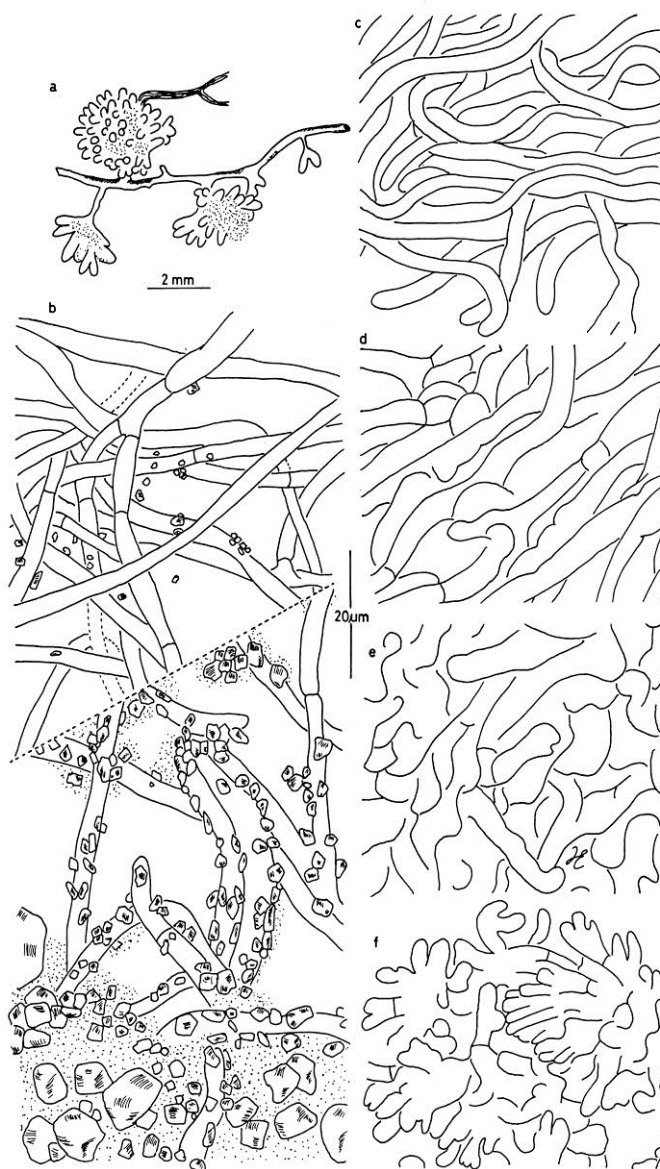
Múzeumi mintaszám: RA 12218. Egyéb gyűjteményi mintaszám: UN 45 (JE). Gyűjtési hely és időpont: Gödöllői Dombság, Zöldház, vegyes lomberdő, *Quercus petraea* alatt, 1995.

10. 03. A talajmintát gyűjtötte: Agerer, R., Jakucs E., Bratek Z. A mikorrhizát izolálta: Agerer, R., Jakucs E., Bratek Z. Meghatározás: a mikorrhiza meghatározása A HU 89-es, morfológiaialag azonos minta DNS szekvenciája alapján azonosítva: *Tomentella galzinii* Bourdot (**Köljalg és mts. 2001**). Egyéb tanulmányozott minta: Múzeumi mintaszám: BP 92138, egyéb mintaszám: RA 12220, UN 47 (JE). Gyűjtési hely és időpont: Gödöllői Dombság, Bag, vegyes lomberdő, *Quercus robur* alatt, 1995. 10. 03. A talajmintát gyűjtötte: Agerer, R., Jakucs E., Bratek Z. A mikorrhizát izolálta: Agerer, R., Jakucs E., Bratek Z.

4.1.9. *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius* Svrcek+ *Pinus nigra* L.(4.8. kép)

Általános jellemzés

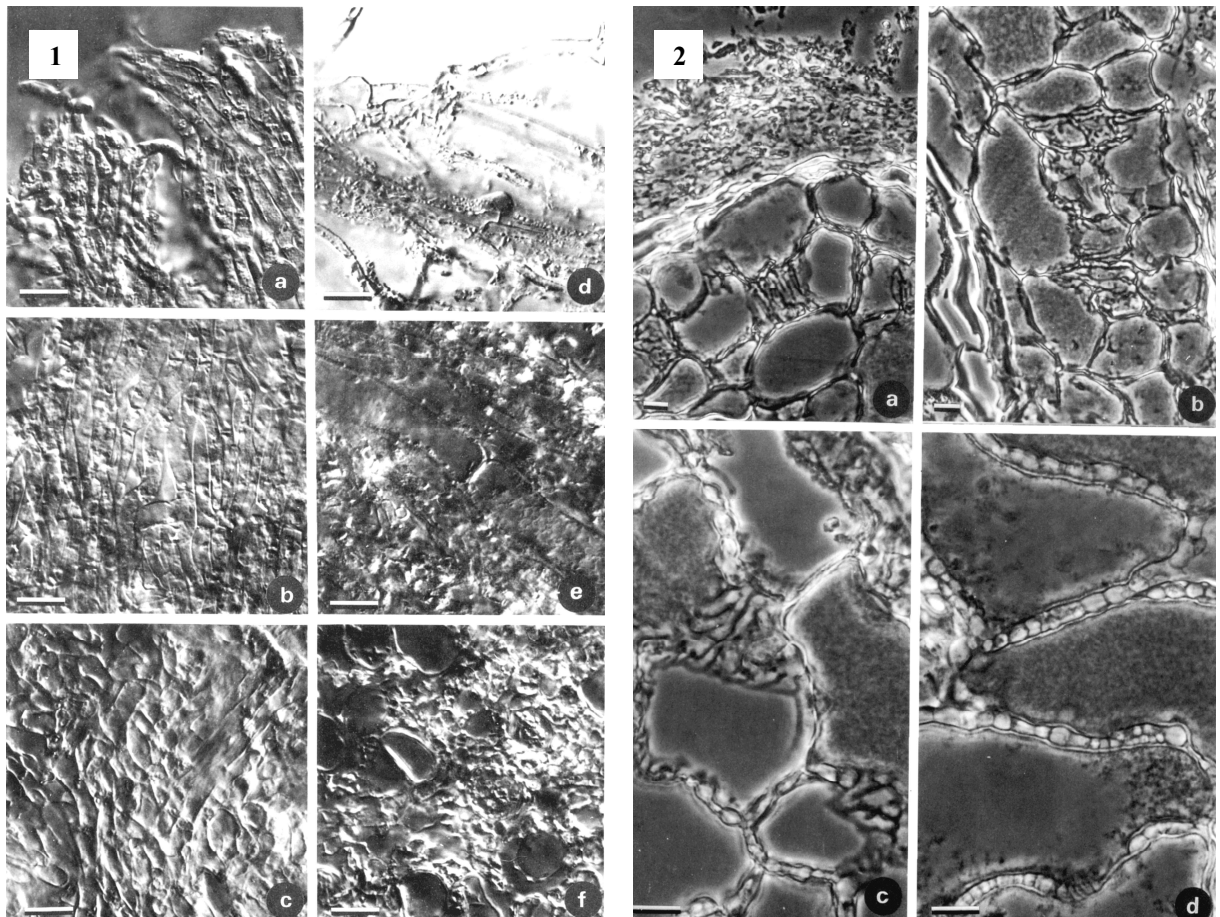
Az ektomikorrhiza rózsaszín, bíborvörös foltokkal. Elágazási rendszere dihotomikus-koralloid. A vastag köpenyen csat nélküli kiágazó hifákból álló, laza, gyapjas plektenhimatikus külső réteg van, amelyet sűrűn beborítanak a talajszemcsék és a kristályok. A belsőbb köpenyrétegek szintén plektenhimatikusak, de sűrűbbek. A legjellemzőbb elkülönítő bélyeget a gyakori rizomorfák jelentik, amelyek némileg lapítottak, gyakran képeznek anasztomózisokat és elágazásokat. A rizomorfák elágazásaiban a hifák ritkán csatokat is viselnek. Az idősebb, vastag rizomorfák szegélye kompakt, felszínükön vékonyabb, ragadós szegélyhifák találhatók, amelyeket sűrűn beborítanak a kristályok és a talajszemcsék.



4.18. ábra. *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius* Svrcek+ *Pinus nigra* L. a. habitus, b. külső köpenyréteg zselatinszerű mátrixszal, ráragadt talajszemcsékkel és kristályokkal borított hifákkal (lent) és ugyanaz a kristályok HC-dal való feloldása után, c. a köpeny külső rétege, d. a középső réteg, e. belső köpenyréteg, f. Hartig-háló.



4.8.1. kép. A *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius* Svrcek+ *Pinus nigra* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: fiatal, dichotomikusan elágazó mikorrhiza (9x). Középen: a koralloid mikorrhizarendszer rhizomorfákkal (9x), Jobbra: a dichotomikus felépítésű koralloid mikorrhiza metszete (27x).



4.8. 2. kép. A *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius* Svrcek+ *Pinus nigra* L. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. A köpeny külső felszíne, a kristályok sósavban történt feloldása után. b. A külső köpenyréteg felülnézetben. c. A köpeny belső felszíne. d. Egy rhizomorfa csatos kiágazó hifái. e. Egy rhizomorfa hosszmet szete nagy centrális hifával. f. Egy rhizomorfa keresztmet szete. 2 a. A köpeny keresztmet szete a kaliptra sejtek maradványaival és a Hartig-hálóval. b. A mikorrhiza hosszmet szete a kéregsejtekkel, a Hartig-hálóval és az endodermisszel. c-d. A mikorrhiza hosszmet szete a kéregsejtekkel és a Hartig-hálóval. 1. DIC, 2. PhC. Mérc e: 10µm

Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer (4.18.a ábra) dihotomikus, koralloid, a fiatalabb részek egyszerűen villások, 2-3 mm hosszúak. A végágak rövid hengerek, lekerekített végekkel, 0,5-1,2 mm hosszúak és 0,5-0,6 mm átmérőjűek. — *A mikorrhiza színe* rózsaszín, a csúcsokon fehérés rózsaszín, az idősebb részekben a termőtestekhez hasonlóan sötétebb rózsaszín, bíborvörös foltokkal. — *A köpeny* felszínét kristályokból és talajszemcsékből álló réteg borítja. — *A rizomorfák* nagyon gyakoriak, színük fehértől rózsaszínig terjed, az idősebb részekben bíborvörös foltokkal. A köpeny határozott pontjából erednek, keresztmetszetük ovális, dorziventrálisán lapítottak. A rizomorfák sűrűn elágaznak és anasztomizálnak, különösen a termőtestek közelében, ahol hálózatot képeznek. Végeiken vékonyabb, fonalas ágakra bomlanak. Az idősebb rizomorfák felszíne sima, a fiatalabb ágakat sűrűn borítják a kristályok és szemcsék.

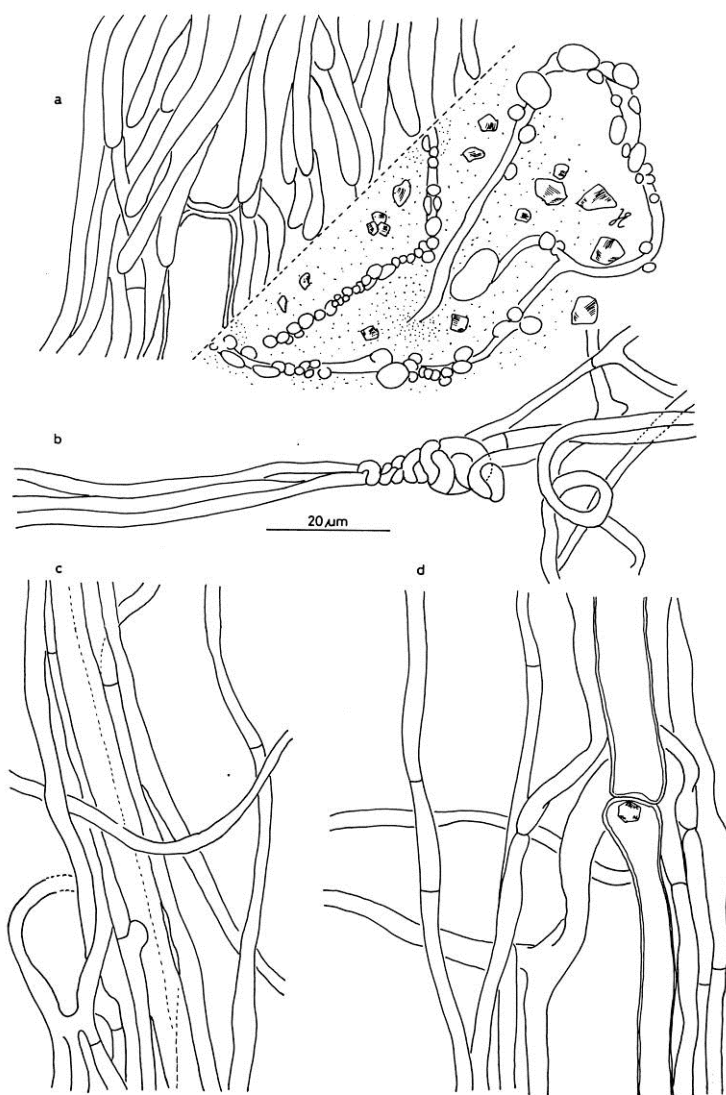
A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A köpeny (4.18.b-e ábra) nagyon vastag. A felszínét teljesen beborító kristályoktól és talajszemcséktől a hifák nem láthatók, a köpeny szerkezete csak a kristályok HCl-ban való feloldása után vizsgálható. A köpeny felszínén zselatinszerű mátrix van, ebbe ágyazódnak a szabálytalan hálózatot alkotó felszíni hifák, amelyeknek felszínét sűrűn beborítják a 2-3x4-5 méretű, kocka vagy oktaéder alakú kristályok. A hifák vékony falúak ($\geq 0,5 \mu\text{m}$), nem csatosak (C-típus, Agerer 1987-2006). — *A külső köpenyréteg (4.18.c ábra)* plektenhimatikus, sárga sejtfalú, hengeres, párhuzamosan rendezett hifák alkotják, amelyeknek lekerekített végeire talajszemcsék ragadnak. — *A középső köpenyréteg (4.18.d ábra)* plektenhimatikus, nem mutat határozott szerkezetet és kristályokat sem tartalmaz. A hifák fala sárga, átmérőjük 3-5 μm . — *A belső köpenyréteg (4.18.e ábra)* plektenhimatikus, nincs határozott szerkezete és kristályok sincsenek benne. A hifák sárgák, átmérőjük 3-6 μm .

— *A csúcsi köpeny* vékonyabb, de szerkezetileg hasonlít a többi köpenyrészhez.

A kiágazó elemek jellemzése

A kiágazó hifák (4.19.a-d ábra) nagyon ritkán csatosak, az anasztomózisok nyitottak, rövid hidat képeznek (4.19.c ábra). Visszaforduló csatok és intrahifális hifák nem láthatók. — *A rizomorfák (4.19.a ábra)* átmérője elérheti a 400 μm -t is. Ezek többnyire kompakta, szegélyük sima, disztálisan vékonyabb ágakra bomlanak. Az új elágazások kialakulásakor megfigyelhető, hogy az elől növekvő vezérhifákra a burkoló hifák spirálisan rácsavarodnak



4.19. ábra. *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius* Svrcek+ *Pinus nigra* L. a. a rizomorfa felszíne zselatinszerű mátrixszal, amit talajszemcsék és sárga pigmentet kiválasztó kiágazó hifák borítanak (jobbra), valamint a felszíni kristályok HCl-dal való feloldása után (balra), b. új oldalág képződése a rizomorfán egyenes vezérhifával és a rátekeredő burkoló hifákkal, c. a rizomorfa hifáinak anasztomózisa és csatjai, d. a rizomorfa részlete a nóduszban edényszerű centrális hifával, annak trombita-alakú szeptumával, közelében fehérjekristállyal

ritkán csatos hifák is előfordulnak, főként a nóduszos elágazások közelében. A csatok olyan szélesek, mint a hifa és oldalnézetben félkör alakúak (4.19.c ábra). A rizomorfák kiágazó hifáinak felszínén (4.19.a ábra) néhol sárga pigmentcseppek vannak. — *Cisztidiumok* nincsenek.

(4.19.b ábra). A rizomorfák felszínét zselatinszerű réteg vonja be, amit teljesen beborítanak a 2-3x5-6-es kristályok és a talajszemcsék. A marginális hifák sárgásbarnák, hasonlítanak a köpeny hifáihoz, végük lekerekített (4.19.a ábra). A rizomorfák erősen differenciáltak (F típus, Agerer 1987-2004), 3-8 μm átmérőjű, 0,5 μm sejtfa vastagságú hifákból szerveződnek. A vastagabb rizomorfákban 8-15 μm átmérőjű, 1 μm falvastagságú centrális hifák vannak, amelyeket vékonyabb, 3-4 μm átmérőjű hifák vesznek körül. A centrális hifák edényszerűek, gyakran sárgásbarna sejt tartalommal. A szeptumoknál egyes edényszerű hifák trombitaszerűen kiszélesednek, faluk a szeptumnál megvastagodott (4.19.d ábra). A rizomorfákban

A hosszmet szet jellemzése

A köpeny 60-100 µm vastag, laza hifahálózat szegélyezi, amely talajszemcséket köt meg. Három különböző plektenhimatikus rétegből áll. A köpeny alatt, különösen a csúcshoz közel kaliptra sejtek maradványai láthatók. A külső rétegben a hifák lazán helyezkednek el, hosszuk többnyire ≥ 45 µm és 3-4 átmérőjűek. A középső réteg hifái tangenciálisan 22-26 µm radiálisan 3-4 µm-esek. A belső réteg hifái tangenciálisan 5-7(11) µm, radiálisan 4-5 µm méretűek. A köpeny a csúcsi részen kompaktabb plektenhimát képez, 30 µm vastag. — *Tannin sejtek* a mikorrhizaágak rövidsége miatt csak helyenként láthatók, főként az elágazások alatt. — *A kéregsejtek* tangenciálisan 25-45 µm, radiálisan 25-40 µm méretűek. CCt=32,6 µm, CCq=0,81. — *A Hartig-háló (4.19.f ábra)* egészen az endodermiszig terjed, tenyeres típusú, 3-4 széles lebenyekkel. A hifák 2-5 vastagok, egy sorban helyezkednek el a kéregsejtek körül, metszetben oválisak vagy kör alakúak.

Hisztokémiai reakciók

A köpeny preparátumokban az anilin világos barna színeződést ad, a tejsav, a savas fuxin, a brillant krezilkék, a tejsavas gyapotkék, a FeSO₄, a guajak, a 10% KOH és a Melzer-reagens negatív reakciót mutat. A szulfovanillin-reakció is negatív, de a kristályok halványpiros színűek. — *A rizomorfa preparátumokban* a felszíni kristályok szintén pirosak szulfovanilinnal.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny metszete UV-szűrővel 340-380 nm között világoskék színben fluoreszkál. Kék szűrővel a minta 450-490 nm között sárgászöld. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a köpeny intenzív piros fluoreszcenciát mutat. — *A rizomorfa* 340-380 nm-es szűrővel halványkék, mint a köpeny.

Referencia minta

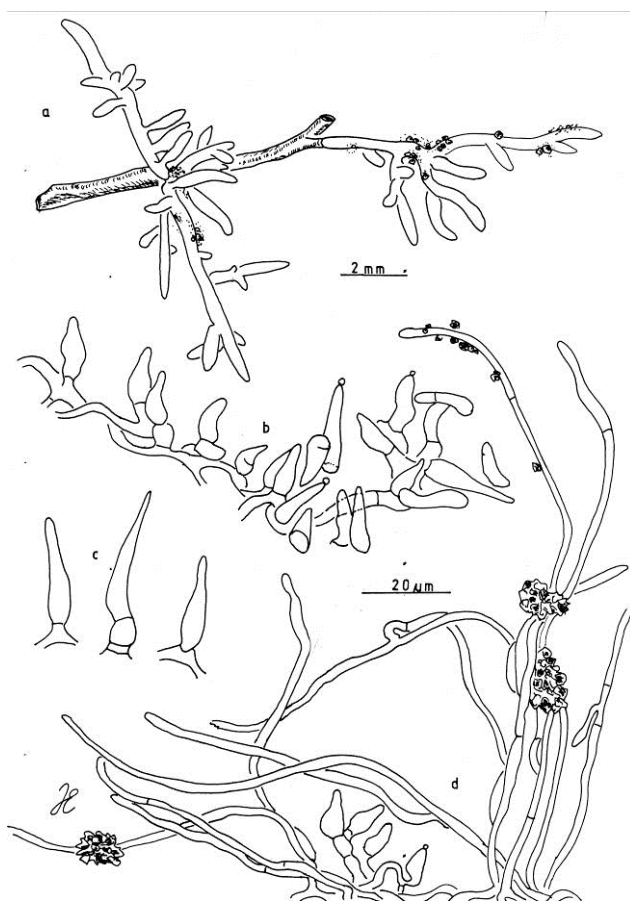
Múzeumi mintaszám : BP 91140, RA 12300. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 9 (JE).

Termőtest herbáriumi mintaszáma: HU 9 T (JE). Gyűjtési hely és időpont: Budai-hg., Szépvölgy, 6-8 m magas ültetett fekete fenyves, talaj pH 6.7, 1996 09. 12. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs E., Bratek Z., Magyar L., a mikorrhizát izolálta: Jakucs E. A termőtestet meghatározta: Bratek Z. A termőtest és mikorrhiza azonosítása: rhizomorfa kapcsolattal és DNS/RFLP analízissel. A mikorrhiza meghatározása a termőtest alapján történt.

4.1.10. *Russula amoenolens* Romagn. + *Populus alba* L. (4.9. kép)

Általános jellemzés

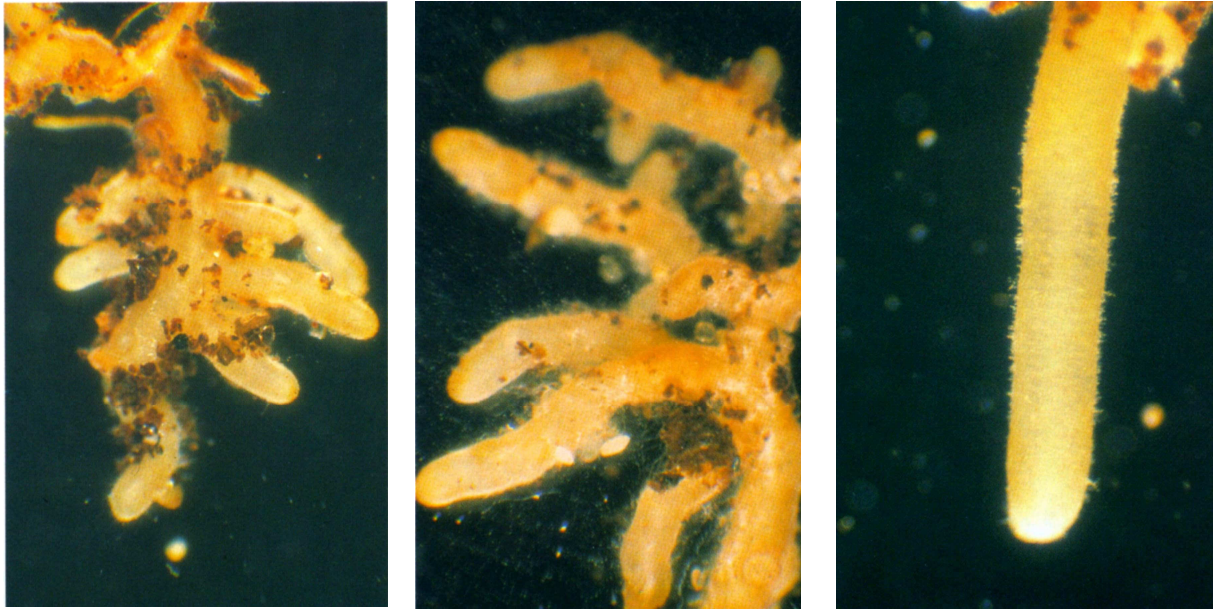
Az ektomikorrhiza sárgásfehér, gazdag, monopodiális-fésűs vagy piramidális elágazási rendszert képez. A köpenynek három plektenhimatikus rétege van, amelyek közül a középső nagyobb méretű hifákból áll, mint a másik kettő. A külső réteg felszínén hifahálózat van, amely tipikus, palack alakú cisztidiumokat visel. A kiágazó hifák ritkák, vékonyak, csat nélküliek. A rizomorfák ritkák, szerkezetük nem differenciált, inkább csak hifákból álló laza köteget alkot. A cisztidiumok vékony falúak és hialinok. Két típusuk különíthető el: a nagyobb, karcsúbb cisztidiumok csúcsán nincs gomb, a kisebb típusúak vagy szintén gomb nélküliek, vagy szimmetrikus gombban végződnek.



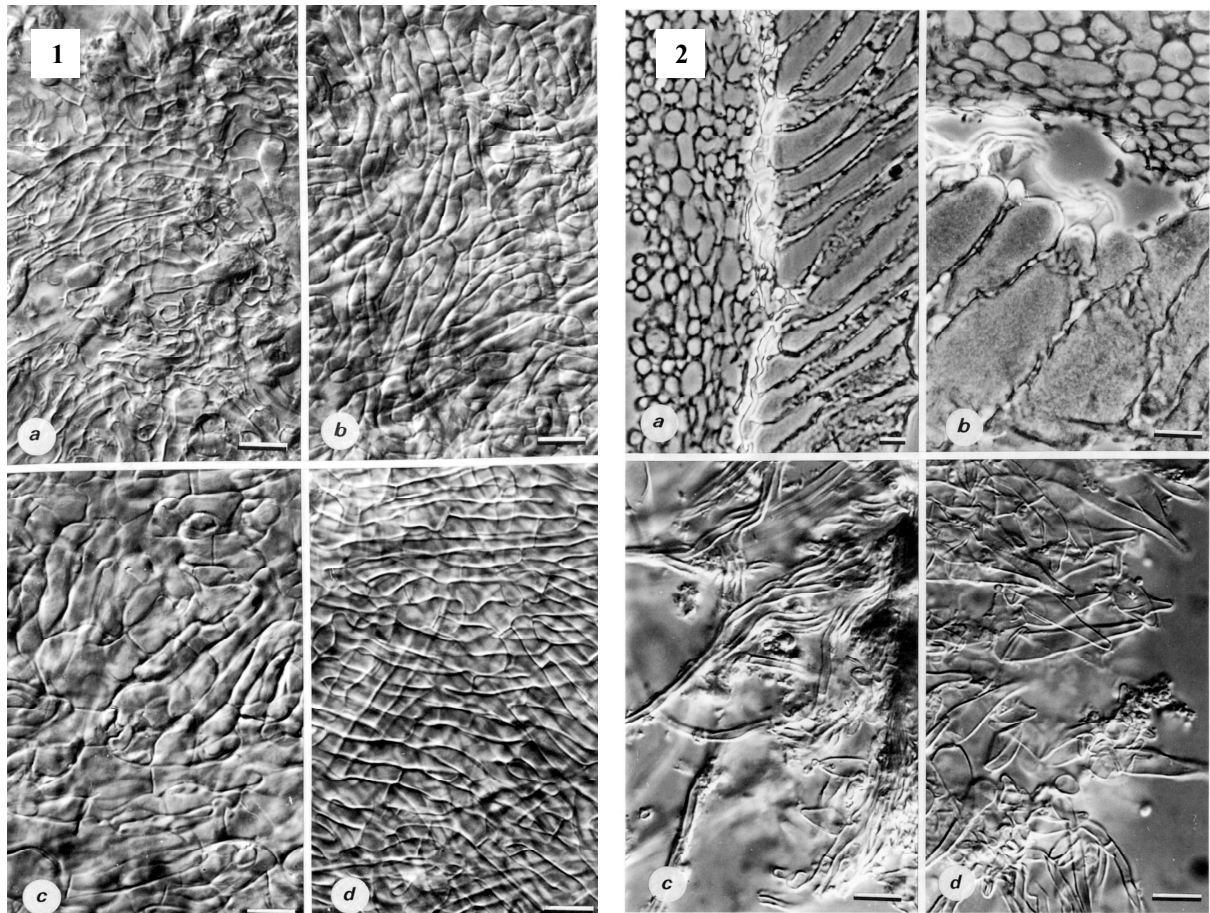
4.20. ábra. *Russula amoenolens* Romagn. + *Populus alba* L. a. habitus, b. kisebb méretű cisztidiumok a hifahálózaton, egyesek apikális gombbal, c. nagyobb cisztidiumok.

Morfológiai bélyegek

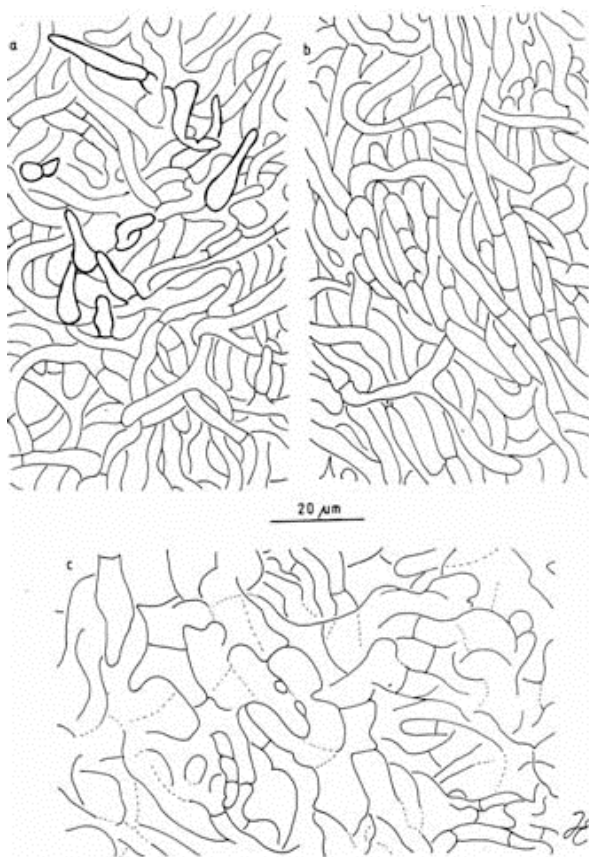
A mikorrhizarendszer (4.20.a ábra) sűrű, kiterjedt 4-7 mm hosszú, monopodiális, szabálytalanul fésűs vagy piramidális elágazásokat képez. A főágak 0,5-0,8 mm átmérőjűek. A végágak egyenesek vagy enyhén hajlottak, 1-2(4) mm hosszúak és 0,4-0,5 mm átmérőjűek. A csúcsok kissé kihegyesedők. — A köpeny felszíne határozott, rövid tüskék borítják sűrűn, néhol ezekre talajszemcsék tapadtnak. — A mikorrhiza színe fehéres, valamelyest sárgás árnyalattal a csúcsokon és a fiatalabb részeken. Az idősebb részek világos okker színűek. — A rizomorfák nagyon vékonyak, ritkák.



4.9.1. kép. A *Russula amoenolens* Romagn. + *Populus alba* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a monopodiális-piramidális mikorrhizarendszer szerves törmelékkal a felszínén (16x). Középen: a szabálytalanul elágazó mikorrhizarendszer (22x), Jobbra: a rövid tüskés felületű mikorrhiza csúcsa a cisztídiumokkal (27x).



4.9.2. kép. A *Russula amoenolens* Romagn. + *Populus alba* L. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. Felszíni sejthálózat cisztídiumokkal. b. A külső köpenyréteg, c. A középső köpenyréteg, a külsőnél és belsőnél nagyobb méretű hifákkal. d. A belső köpenyréteg párhuzamosan rendezett hifákkal. 2.a. A mikorrhiza hosszmettszete a köpennyel, a ferdén rendeződött epidermális sejtekkel és a Hartig-hálóval. b. A köpeny és a Hartig.háló részlete. c. Csát nélküli kiágazó hifák és rövid, gombos cisztídiumok a köpeny felszínén. d. Hosszú, karcsú, gomb nélküli cisztídiumok. 1. és 2. c-d: DIC, 2. a-b: PhC. Mércze: 10µm



4.21. ábra. *Russula amoenolens* Romagn. + *Populus alba* L. a. a köpeny külső rétege hifahálózattal és cisztídiumokkal, b. belső köpenyréteg, c. középső köpenyréteg.

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A külső köpenyréteg (4.21.a és 4.19.b ábra) plektenhimatikus, szabálytalan szerkezetű, cisztídiumokat viselő hifahálózattal a felszínén (D-típus, Agerer 1987-2006). A hifák fala párhuzamos, a szeptumoknál nincs befűzve, átmérőjük 3-4 μm, a sejtfaalak 0,5 μm vastagok. A sejtek színtelenek vagy halványsárga falúak, nincs bennük tartalom. Tejcsövek nincsenek. Csatok nem figyelhetők meg. A felszín nem zselatinizált, de néhány helyen amorf, sárga mátrix látható, amely talajszemcséket köt meg. — A középső köpenyréteg (4.21.c ábra) plektenhimatikus, mintázat nélküli. A sejtek jóval nagyobbak,

mint a külső vagy a belső rétegben. A hifakönszgerű szeptumok vannak,

átmérőjük 6-10 μm, a sejtfaalak 0,5 μm vastagok. A sejtek színtelenek, felszínük sima, nincs bennük sejtfaalom. — A belső köpenyréteg (4.21.b ábra) plektenhimatikus, mintázatot nem mutat, de egyes helyeken a hifák párhuzamosan rendezettek. A hifák átmérője 3-5 μm, a sejtfaalak színtelenek, 0,5 μm vastagok. — A csúcsi köpeny olyan, mint a köpeny többi része, vannak rajta cisztídiumok.

A kiágazó elemek jellemzése

A rizomorfák (4.20.d ábra) ritkák, 10-20 μm vastagok, differenciálatlanok, a kiágazó hifákból szerveződő kötegekből állnak, amelyeken talajszemcsék tapadnak. — A kiágazó hifák vékonyabbak, mint a külső köpenyréteg hifái, átmérőjük 2-3 μm. A szeptumok távolsága 10-40 μm, csatok nincsenek. A hifák színtelenek, faluk valamivel vastagabb, mint a köpeny hifái (0,5-0,6 μm). Felszínük sima vagy szerves törmeléket ragaszt. Az elágazások ritkák, Y-alakúak, némelyik visszaforduló. Az oldalágak eredése nem kapcsolódik a szeptumokhoz, anasztomózisokat nem lehet megfigyelni. — A cisztídiumok gyakoriak. Két

típusuk van. A kisebb, palack alakú cisztidiumok nyaka egyenes vagy hajlott, egyesek a végükön gombban végződnek. (B/D-típus, **Agerer 1987-2006**). A nagyobb, karcsúbb palack alakú cisztidiumoknak (B-típus, **Agerer 1987-2006**) **(4.20.c ábra)** nincs gombjuk. A kisebb cisztidiumok 10-15 μm hosszúak és proximális átmérőjük 4-6 μm , sejtfa­lvastagságuk a köpeny hifákéival egyező (0,5 μm). A gombok egyszerűek, szimmetrikus helyzetűek, sejtfa­luk olyan vastag, mint a cisztidium testén. A nagyobb cisztidiumok 20-25(35) μm hosszúak, proximálisan 4-5 μm átmérőjűek, a sejtfa­lak vastagsága 0,5 μm . Mindkét cisztidium színtelen, felszínük sima, nincs bennük sejtta­rtalom.

A hossz­metszet jellemzése

A köpeny 40-50 μm vastag, a csúcsán vékonyabb (25-30 μm). Három réteget lehet benne elkülöníteni. A külső réteg plektenhimatikus, radiálisan 10 μm méretű felszíni hálózattal. A külső réteg hifái radiálisan és tangenciálisan is 4-6 μm -esek. A középső réteg hifái tangenciálisan 10-20 μm , radiálisan 6-10 μm méretűek. A belső réteg sejtjei tangenciálisan 5-10(15) μm , radiálisan 4-6 μm -esek. — *Tannin sejtek* nincsenek. — *Az epidermális sejtek* tangenciálisan 10-20 μm , radiálisan (40)55-65(70) μm méretűek, $EC_t=14,6$, $EC_q=0,25$. A Hartig-hálóval körül­vett epidermisz sejtek radiálisan oválisak, hengere­sek, egy sorban ferdén rendezettek. — *A Hartig-háló* hifái hengere­sek, 1-2(3) μm vastagok, felülnézetben tenyere­sek, gyengén lebenyezettek, 1-2(3) μm széles lebenyekkel. — Hausztóriumok nincsenek.

Hisztokémiai reakciók

A köpeny preparátumokban a 10% KOH, a guajak, a FeSO_4 és a tejsav negatív reakciót mutat. A Melzer-reagens negatív, de a köpeny felszínén lévő mátrix narancsszínűre vagy barnára festődik. A szulfovanillin is negatív, de a köpenyhez tapadó szerves törmeléket pirosra színezi.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny metszete (minden réteg) UV-szűrővel 340-380 nm között határozottan sárgásbarna, a cisztidiumok kékes színben fluoreszkálnak. Kék szűrővel 450-490 nm között a köpeny sárgától barnáig terjedő fluoreszcenciát mutatnak, a cisztidiumok sárgák. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a minta pirosan fluoreszkál.

Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 92151. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 183. Gyűjtési hely és időpont: Kelebia, elegyes fehér nyáras, homokos lösztalaj szerves rétege, 1998 10. 08. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs E, Bratek Z. A mikorrhizát izolálta: Jakucs E. A termőtestet meghatározta: Albert L. A termőtest és a mikorrhiza azonosítása DNS/RFLP-analízissel történt.

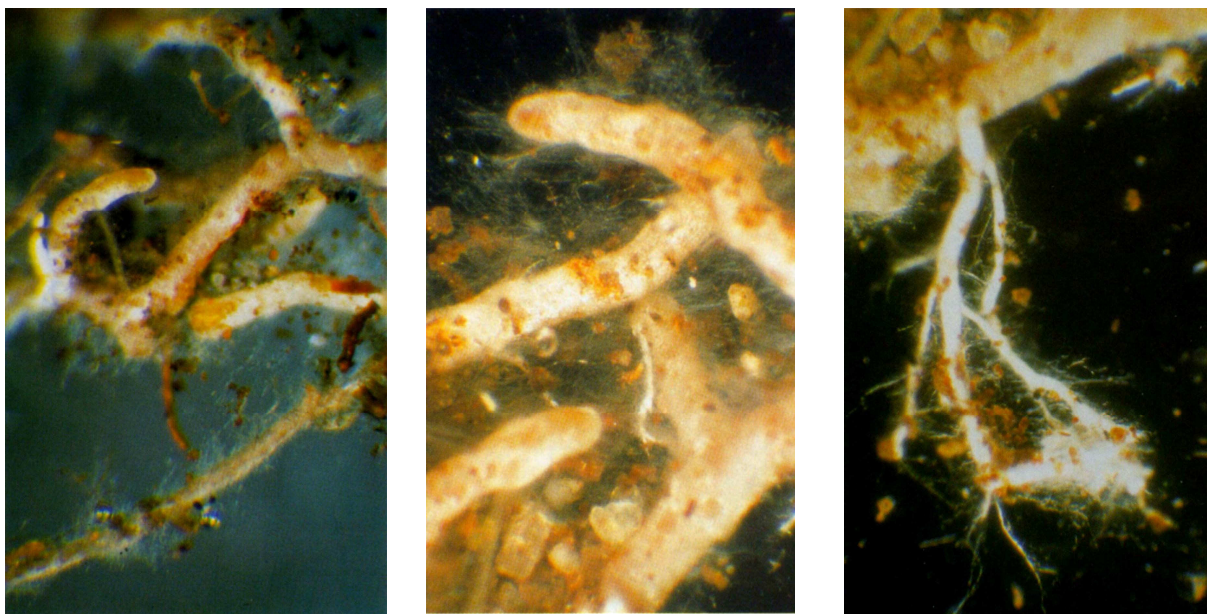
4.1.11. *Scleroderma bovista* Fr. + *Populus alba* L. (4.10. kép)

Általános jellemzés

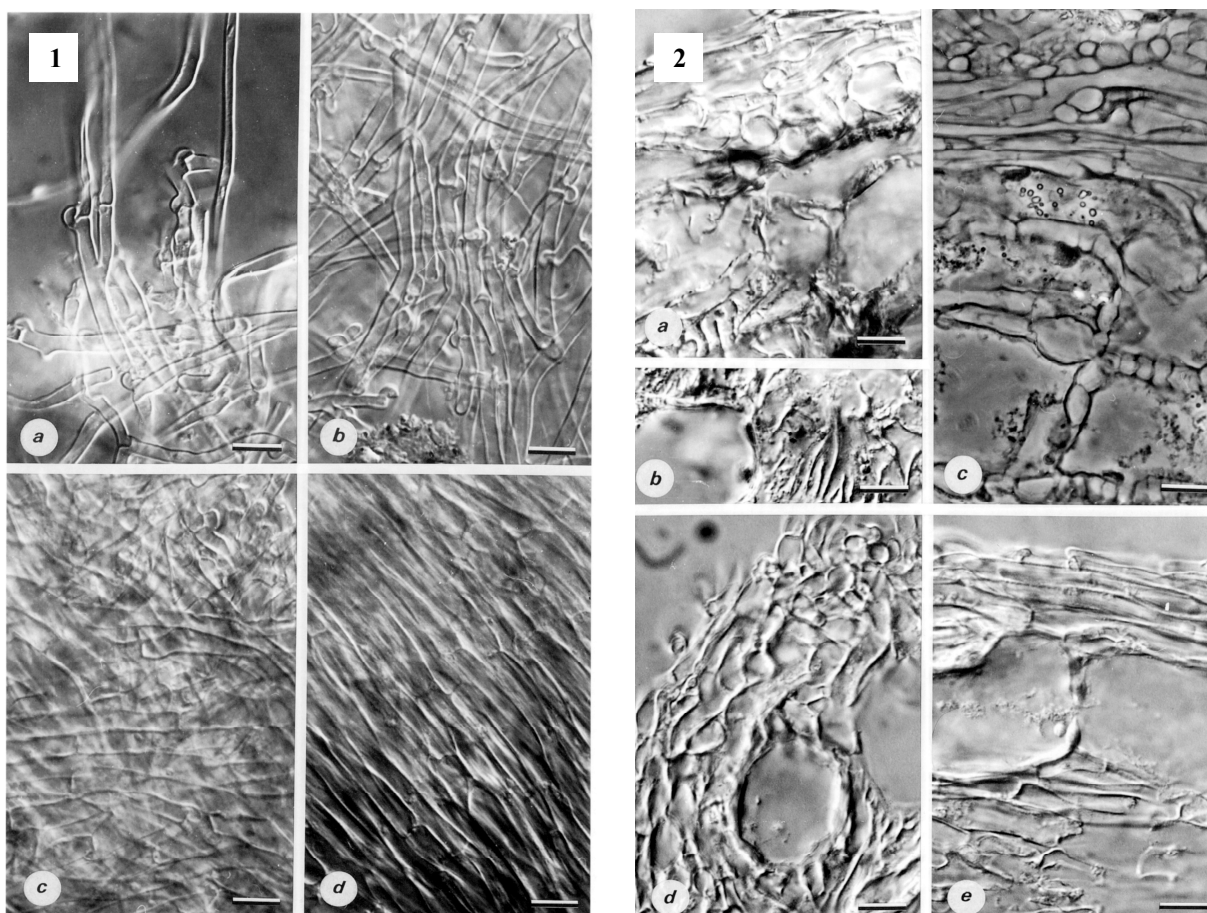
Az ektomikorrhiza fehér, a hifák közé szorult levegőtől ezüstös. Az elágazási rendszer monopodiális, szabálytalanul fésűs-piramidális. A felszint sűrű, vattás hifahálózat borítja, amely talajszemcséket behálózó, dúsan elágazó és anasztomizáló, csatos hifákból áll. A köpeny vékony, plektenhimatikus és gyengén áttetsző a csúcsokon és a proximális részeken. A rizomorfák ritkák, a köpennyel azonos színűek, felszínük sima vagy szőrös és talajszemcsék borítják. A rizomorfa szerkezete erősen differenciált, vastagfalú ,edényszerű centrális hifákkal, amelyeknek szeptumai részlegesen feloldódtak.

Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer (4.22.a ábra) monopodiális, szabálytalan fésűs-piramidális. Egyes helyeken hosszú gyökérrészeket borít be a köpeny. A főágak 12-25 mm hosszúak és 0,5 mm átmérőjűek, enyhén görbültek vagy csavarodottak. A végágak 1-3 (4) mm hosszúak és 0,3 mm átmérőjűek, egyenesek vagy kissé görbültek. — A mikorrhiza színe ezüstösen fehér. Helyenként a köpeny az ágakon vékony, laza, és a gyökérfelszín áttűnik rajta. A felszín sűrűn vattás, talajszemcséket köt. — A rizomorfák ritkák, átmérőjük 0,05 mm és 0,2 mm között van, a termőtestek közelében vastagabb. Színük a köpeny színével egyezően fehér. A köpenyből határozott pontban erednek. Keresztmetszetük kör alakú. Gyakran elágaznak és anasztomizálnak, különösen a termőtestek közelében, ahol hálózatot alkotnak. A rizomorfák felszíne a köpeny közelében szőrös. Az idősebb, vastagabb rizomorfarészek felszíne sima, talajszemcsék borítják.



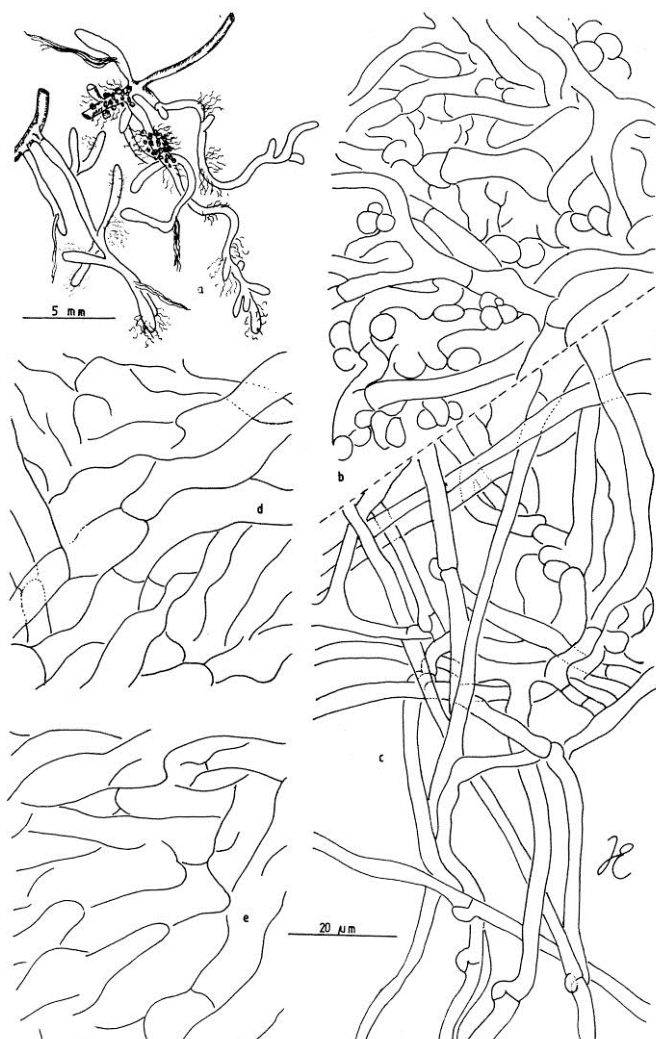
4.10.1. kép. A *Scleroderma bovista* Fr. + *Populus alba* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a fehér. Átlátszó, vattás elágazási rendszer (16x). Középen: a mikorrhiza, felszínén kiágazó hifákkal és talajszemcsékkel (22x), Jobbra: a köpenyhez határozott pontban illeszkedő rhizomorfa 22x).



4.10.2. kép. A *Scleroderma bovista* Fr. + *Populus alba* L. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. A köpeny felszínét borító, elágazó és anasztomizáló, csatos kiágazó hifák. b. A köpeny külső felszíne hifahálózattal. c. A köpeny külső rétege. d. A köpeny belső rétege párhuzamosan rendezett hifákkal. 2.a. A mikorrhiza hosszmetse a köpennyel és a Hartig-hálóval. b. A Hartig-háló részlete felülnézetben. c. A mikorrhiza hosszmetse a köpennyel és a Hartig-hálóval. d. A rhizomorfa keresztmetse nagy centrális hifával. e. Az erősen differenciált rhizomorfa hosszmetse vastag centrális hifával és részben feloldódott szeptummal. 1. és 2.b.d-e: DIC, 2. a,c: PhC. Mércé: 10µm

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A köpeny vékony, plektenhimatikus, vékonyfalú, csatos kiágazó hifákból álló hálózat borítja. A *külső köpenyréteg* (4.22.b, c ábra) plektenhimatikus, a hifák szabálytalanul rendeződnek vagy gyűrűszerű kötegeket képeznek (A vagy B -típus, Agerer 1987-2006). Egyes helyeken a hifák között különböző méretű pszeudoparenhimatikus sejtsoportok



4.22. ábra. *Scleroderma bovista* Fr. + *Populus alba* L. a. habitus, b. a külső köpenyréteg a kiágazó hifák alatt, c. a köpenyből eredő kiágazó hifák, d. középső köpenyréteg, e.

a többi részen, de vékonyabb.

láthatók. A köpeny hifái differenciálatlanok, hengerek, a szeptumoknál kissé befűzöttek, színtelenek, felszínük sima. Pigmentcseppek és kristályok nem láthatók. A sejtfalak 0,5 µm vastagok, a szeptumoknál a falvastagság ugyanekkora. A hifasejtek hossza változó (3-100 µm) és 2-10 µm szélesek. — A *középső köpenyréteg* (4.22.d ábra) plektenhimatikus, a sejtek színtelenek, 4-12 µm átmérőjűek és 15-50 (80) µm hosszúak. — A *belső köpenyréteg* (4.22.e ábra) plektenhimatikus, mintázat nélküli vagy a hifák valamelyest párhuzamosan rendezettek. A sejtek színtelenek, nagyobbak, mint a középső rétegben, átmérőjük 6-14 µm. — A *csúcsi köpeny* olyan, mint

A kiágazó elemek jellemzése

A hifák csatosak. Az anasztomózisok nyitottak, a hifánál vékonyabb rövid hidakat képeznek (4.23.b ábra). Hátraforduló csatok és intrahifális hifák nem láthatók. — A *kiágazó hifák* (4.23.a-d ábrák) egyenesek, az elágazások Y-alakúak vagy kb. 90°-os szöget zárnak be. (4.23.c, d ábra). Egy szeptum alatt egy-két hifaátmérőnyire egy vagy ritkán két elágazás ered.

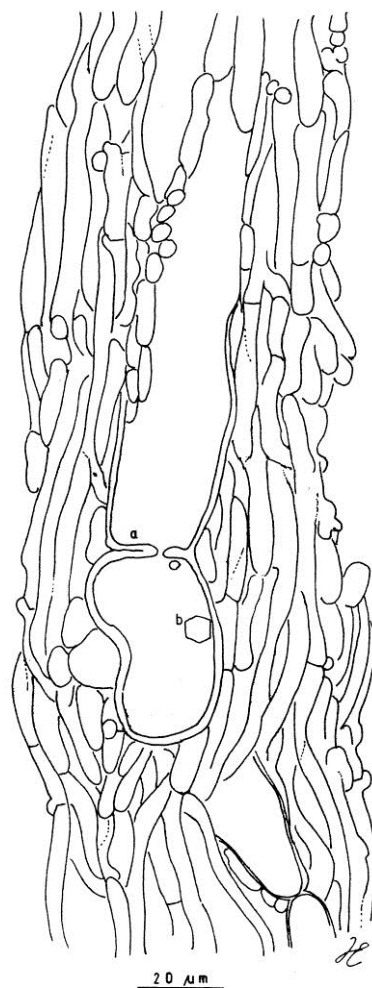
(**4.23.a ábra**). Egyszerű szeptumok nincsenek. A hifák 2-4 (5) μm vastagok, a szeptumok távolsága 12-100 μm . A hifák falvastagsága egyenletes (0,5 μm). A hifacsúcsok egyszerűek, sejtfaluk ugyanolyan vastag, mint a többi hifarészé, felszínük sima. A csatok nem lyukasak, oldalnézetben félkör alakúak, olyan szélesek, mint a hifa, felülnézetben oválisak. — *A rizomorfák* (**4.23.e-h és 4.24. ábrák**) nóduszosak. Az oldalágakban visszaforduló vezérhifák vannak. A rizomorfa szerkezete erősen differenciált (F-típus, **Agerer 1987-2006**). A centrális, edényszerű hifák átmérője 10-20 μm , sejtfalaik színtelenek, 1-2 μm vastagok. A szeptumok fala gyakran vastagabb, mint a többi sejtfal (**4.23.e ábra**). A szeptumok részlegesen feloldódtak és közelükben gyakran Melzer-reagenssel sárgára festődő fehérje kristályokat láthatunk (**4.24.a, b ábra**). A központi helyzetű, de nem edényszerű hifák átmérője 3-8 μm , sejtfaluk 0,5-1 μm vastag. A perifériális hifák nem specializálódtak, csatosak, sejtfaluk a rizomorfák felszínét borító és a köpenyből eredő kiágazó hifákéhoz hasonlóan 0,5 μm (**4.23.g ábra**). A marginális hifák között 5-10 μm átmérőjű pszeudoparenhimatikus sejtek csoportjai láthatók (**4.23.f ábra**). — *Cisztidiumok* nincsenek.

A hosszmeteszet jellemzése

A köpeny 30-40 (50) μm vastag, lazán rendezett hifák veszik körül, talajszemcsékkel a felszínükön. Három határozott réteg különíthető el. A köpeny alatt kaliptra maradványok láthatók, különösen a csúcs közelében. A külső köpenyrétegeket szabálytalanul elrendezett, tangenciálisan 5-10 μm és radiálisan 3-5 μm méretű hifák alkotják. A középső és a belső réteg hifái párhuzamos elrendezésűek, tangenciálisan hosszabbak, mint 50 μm és radiálisan 3-5 μm -esek. A csúcson a köpeny vékonyabb, mint a többi részen (10-15 μm). — *Tannin sejtek* nincsenek. — *Az epidermiszsejtek* izodiametrikusak, szögletesek vagy kerekdedek, nem ferdék, tangenciálisan (20) 24-30 (45) μm , radiálisan (15) 25-35 (45) μm méretűek. $CCt = 28.6 \mu\text{m}$, $CCq = 0.92$. — *A Hartig-háló* paraepidermális. A hifák egy sorban borítják az epidermisz sejteket vagy azok felét. Átmérőjük 2-4 μm , keresztmetszetük kör alakú, felülnézetben tenyeres típusú, lebenyeik 1-3 μm szélesek.



4.23. *Scleroderma bovista* Fr. + *Populus alba* L. a kiágazó hifa elágazása két oldalággal, b. nyitott anasztomózis, c. T-alakú elágazás, d. Y-alakú elágazás, e. a rizomorfa centrális hifája (radiális metszet), f. marginális hifák, g. a rizomorfáról kiágazó hifák (tangenciális metszet), h. a rizomorfa felszíne



4.24. *Scleroderma bovista* Fr. + *Populus alba* L. Egy öreg, differenciált rizomorfa radiális hosszmetsete vastagfalú, edényszerű centrális hifákkal. a centrális hifa részben felszívódott szeptuma, b. fehérje kristály a centrális hifában

Hisztokémiai reakciók

A köpeny preparátumokban a tejsav, a FeSO_4 , a guajak, a 10% KOH, a szulfovanillin és a Melzer-reagens negatív reakciót mutat.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny metszete (minden réteg) UV-szűrővel 340-380 nm között világoskék színben fluoreszkál. Kék szűrővel a minta 450-490 nm között sárgán fluoreszkál. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a köpeny halványpiros.

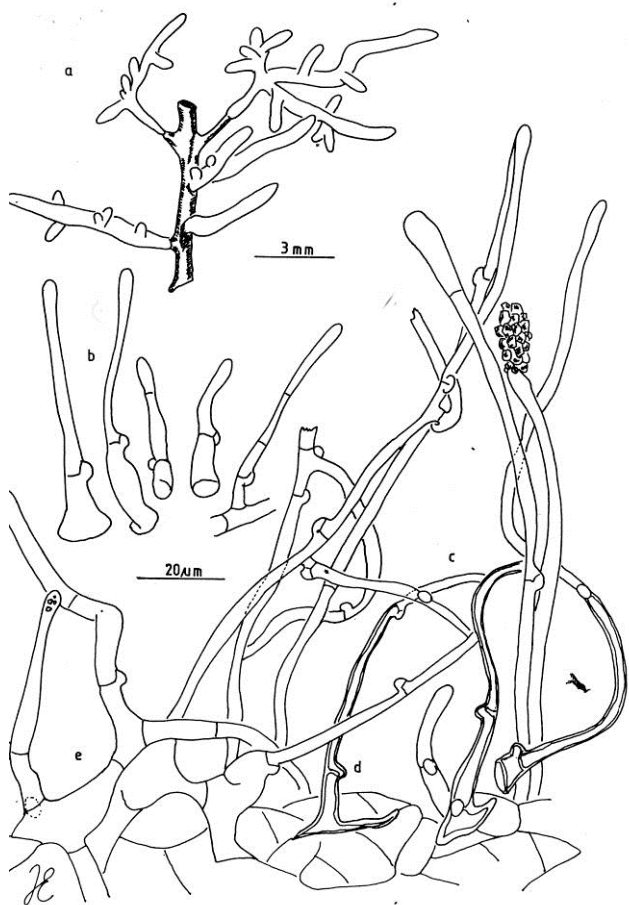
Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 92142. *Egyéb gyűjteményi mintaszám:* HU 50. *Gyűjtési hely és időpont:* Tompa, elegyes fehérnyáras, 1997 07. 29. *A talajmintát gyűjtötte:* Jakucs E, Barna T, Bratek Z. *A mikorrhizát izolálta:* Jakucs E. *Meghatározta* Albert L., a termőtest alapján, látható rhizomorfa kapcsolattal.

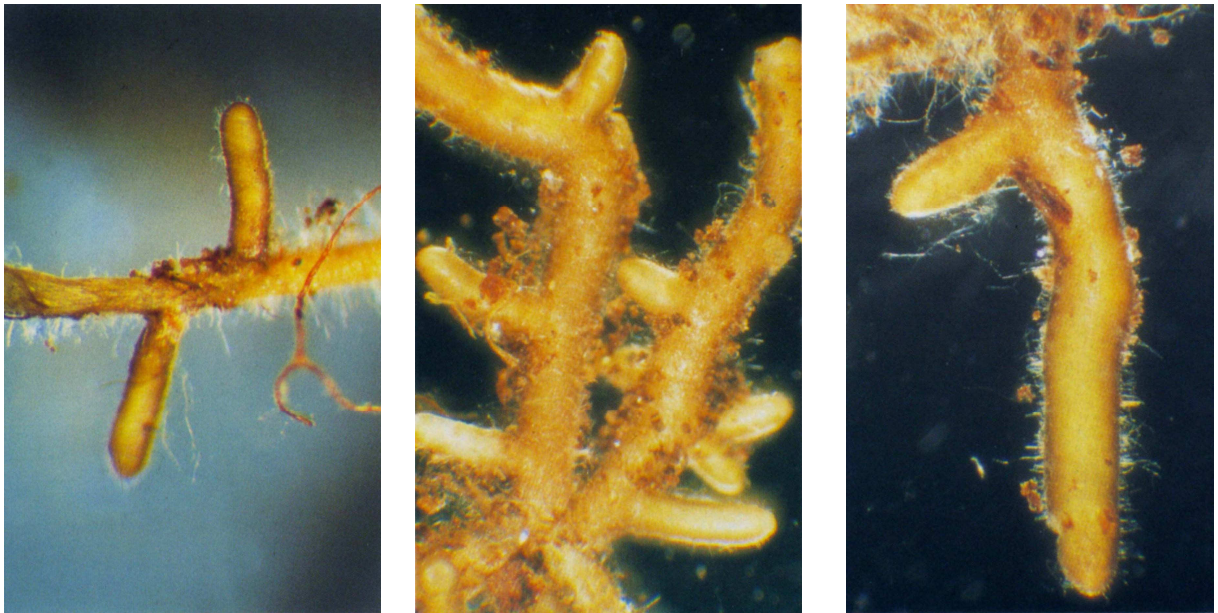
4.1.12. *Tomentella pilosa* (Burt.) Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. (4.11. kép)

Általános jellemzés

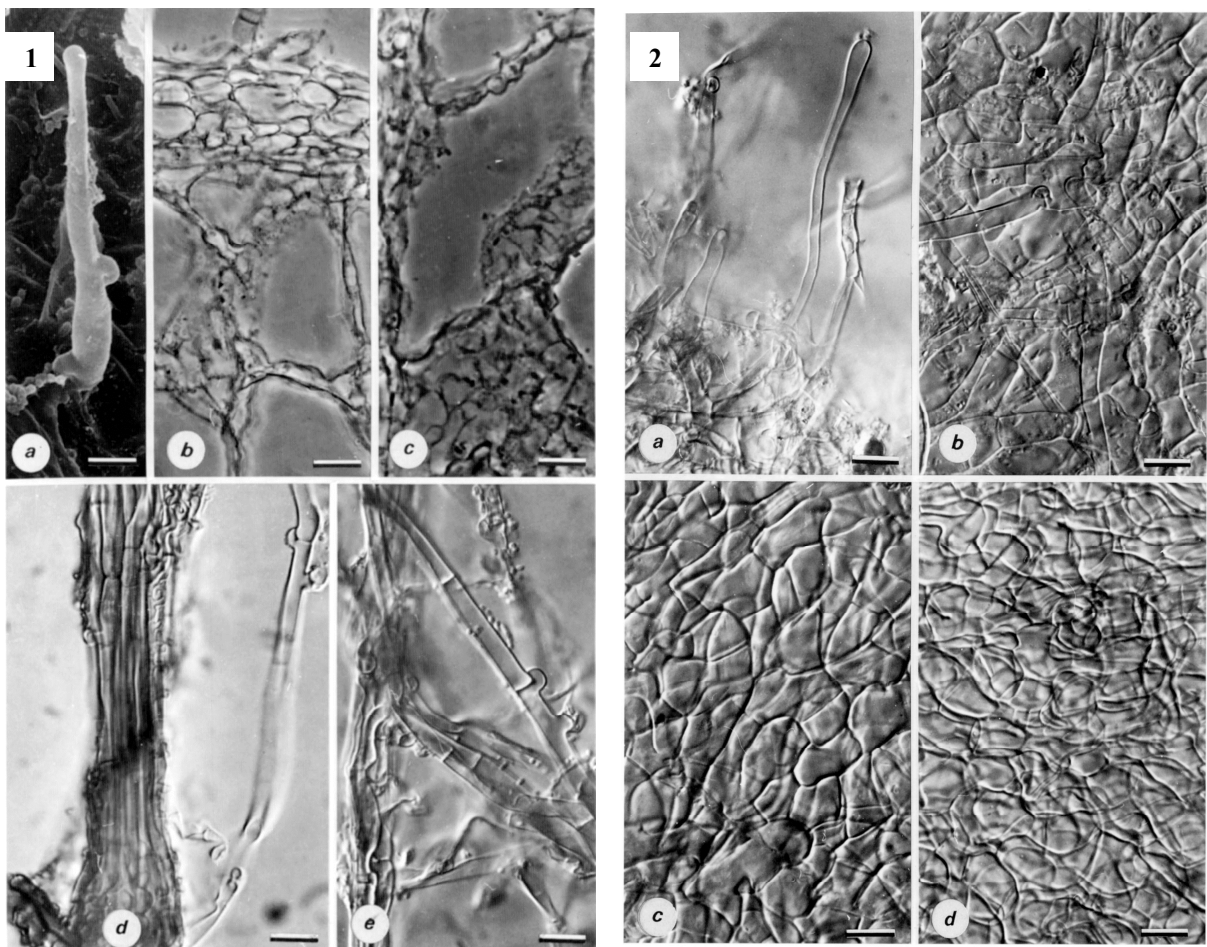
Az ektomikorrhiza sárgás-okker színű fiatalon és barna érettebb állapotban. Elágazása monopodiális, fésűs vagy piramidális. A köpeny pseudoparenhimatikus, anguláris sejtekkel a külső rétegben Ezt négy- vagy háromszögletű sejtekből álló felszíni hálózat borítja, amiből cisztidiumok erednek. A belsőbb köpenyrétegek az anguláris vagy epidermoid típustól a plektenhimatikus felé mutatnak átmenetet. A rizomorfák színe sárgától sötétbarnáig terjed, felszínükön a köpenyéhez hasonló cisztidiumok vannak. Belső szerkezetük kissé differenciált, az uni- vagy bilaterális elágazások nóduszokat képeznek. Felszínüket különleges, kanyargós hifák borítják. A leggyakoribb cisztidium típus vékonyfalú, csatos és a csúcsán kiöblösödő. A kiágazó hifák vékony- vagy vastagfalúak, a morfológiai hasonlóság alapján meghosszabodott cisztidiumoknak is tekinthetők. Ennek az ektomikorrhizának az elkülönítő bélyegei a „fibula-alakú” cisztidiumok és a vékony, sárga, vagy barna, csatos, kanyargós, dúsan elágazó, marginális hifákkal borított rizomorfák.



4.25.ábra. *Tomentella pilosa* (Burt.) Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. a. habitus, b. csatos cisztidiumok, c. kiágazó hifák, d. cisztidium-szerű kiágazó hifák vastagfalú alapi résszel, e. a felszíni hálózatból eredő kiágazó hifák, egyiknek a csúcsában granulumokkal

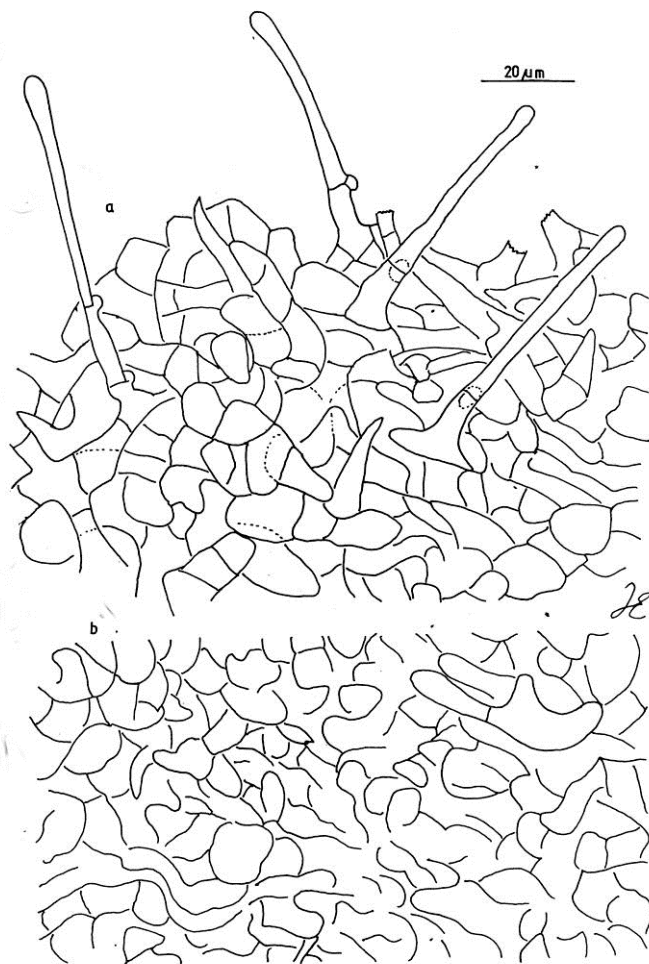


4.11.1. kép. A *Tomentella pilosa* (Burt.) Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: egyszerű mikorrhizavégek nyár gyökéren, rhizomorfával (16x). Középen: a mikorrhiza elágazási rendszere rhizomorfával (27x), Jobbra: a mikorrhiza csúcsa cisztídiumokkal (27x).



4.11.2. kép. A *Tomentella pilosa* (Burt.) Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. Cisztídium a köpeny felszínén. b. A köpeny felszínén elhelyezkedő, szögletes sejtekből álló hálózat, amelyről a cisztídiumok erednek. c. A köpeny külső rétege. d. A köpeny belső rétege. 2.a. Csatos cisztídium. b. A köpeny hosszmetsete. c. Az epidermális sejtek hosszmetsete a Hartig-hálóval. d. Rhizomorfa vastagabb centrális hifával és kanyargós marginális hifákkal. e. A kiágazó hifák és a rhizomorfa oldalágakkal. 1.és 2.d-e: DIC, 2. a: SEM, b-c: PhC. Mércze: 10µm

Morfológiai bélyegek



4.26. ábra. *Tomentella pilosa* (Burt.) Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. a. külső köpenyréteg anguláris-triangularis felszíni sejthálózattal és cisztidiumokkal, b. belső köpenyréteg

köpenyen eredési helyük barna foltként tűnik fel. A rizomorfák gyakran elágaznak, nóduszokat képeznek, egy vagy két oldalággal. A rizomorfák felszíne sima, a marginális hifák jellegzetes, kanyargós mintázatot képeznek, sűrűn elhelyezkedő cisztidiumokat visel.

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A köpeny (4.26. ábra) pszeudoparenhimatikus, felszínén sejthálózattal. - A külső köpenyréteg (4.26.a ábra) sejtjei angulárisak, fölöttük szabálytalan alakú, szögletes-háromszögletű sejtek alkotnak hálózatot (4.25.e ábra) (P-típus, Agerer 1987-2006). A felszíni hálózat sejtfalai vékonyak, gyengék, a sejtek csatokat viselnek. A köpeny sejtjei angulárisak, csat nélküliek, sejtfaik sárgák. A sejtek felszíne sima, egyes helyeken amorf sárgásbarna anyag vagy talajszemcsék vannak rajtuk. Kék szemcséket nem lehet látni. A sejtfaik vastagsága 0,5 μm. A sejtek száma egy 20 x 20 μm-es négyzetben 7-8. — A középső

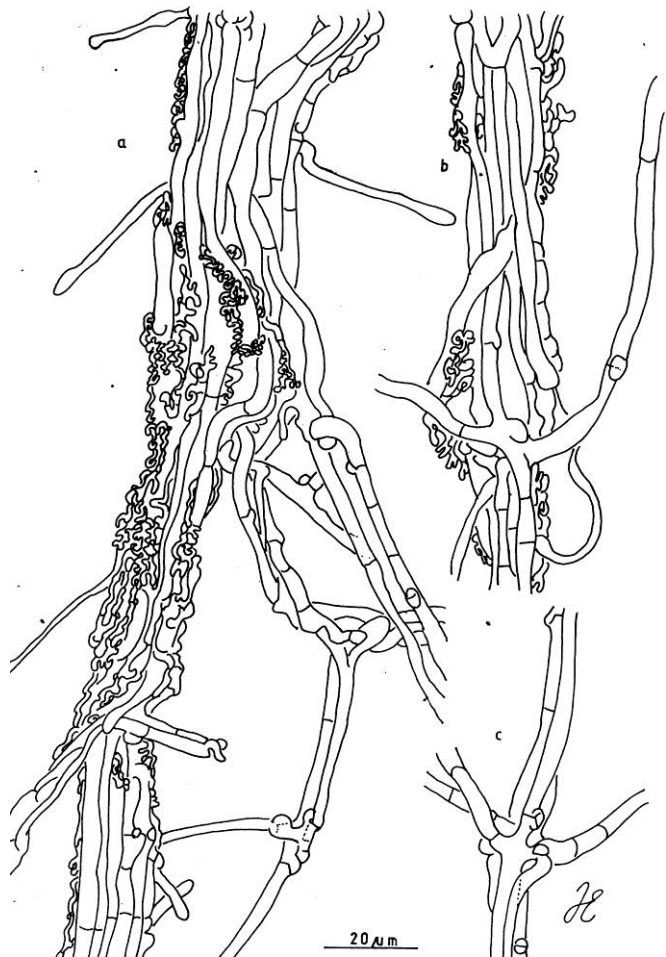
A mikorrhizarendszer (4.25.a ábra)

kiterjedt, sűrű, monopodiális, fésűs-piramidális. A főágak 3 - 4 (7) mm hosszúak és 0,4 - 0,5 mm átmérőjűek. A végágak egyenesek vagy kissé görbültek, 1-2 (4) mm hosszúak és 0,2 - 0,3 mm átmérőjűek, csúcsaik hengeresek vagy enyhén kihegyesedők. — A mikorrhiza színe sárgás okker, a csúcsokon valamivel világosabb, mint a többi részen, az idősebb részek színe okkertől sötétbarnáig terjed. A felszín fényes, ritkán vagy sűrűn rövid tüskés a cisztidiumoktól. — A rizomorfák gyakoriak, 0,02 - 0,2 mm átmérőjűek, keresztmetszetben kör alakúak. A fiatal, vékony rizomorfák sárgák, színük a köpenyével egyezik, az idősebb rizomorfák barnák-sötétbarnák. A rizomorfák a köpeny határozott pontjából erednek. A világosabb, sárga

köpenyréteg pseudoparenhimatikus, anguláristól epidermoidig változó alakú sejtekből áll. A sejtfa­lak sárgák, vastagságuk 0,5 μm , felszínük sima. — *A belső köpenyréteg* (4.26.b ábra) rövidsejtes plektenhima és szabálytalan, epidermoid pseudoparenhima közötti átmenetet mutat. A sejtfa­lak 0,5 μm vastagok, sárgák, felszínük sima. — *A csúcsi köpeny* pseudoparenhimatikus, a sejtek angulárisak, mint a köpeny többi részén, de a sejt­méret kisebb, egy 20 x 20 μm -es négyzetben 8-10 sejt található.

A kiágazó elemek jellemzése

A kiágazó elemek (4.25.b-e és 4.27. ábrák) csatosak, visszaforduló elágazások és csatok vannak, anasztomózisok nem figyelhetők meg. — *A kiágazó hifák* (4.25.c-d ábra) a cisztidiumok meghosszabbodott formáinak látszanak. Ezek egyenesek, a szeptumoknál is egyenletes vastagságúak, Y-alakú elágazásokat képeznek a szeptumok alatt egy-két



4.27. ábra. *Tomentella pilosa* (Burt.) Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. a. a rizomorfa szerkezete és felszíne kiágazó hifákkal és cisztidiumokkal, b. egy fiatal rizomorfa nódusza kétoldali elágazással, c. egy szerveződő új rizomorfa elágazó vezérhifája

hifaátmérőnyire. A hifák csatosak, az egyszerű szeptumok nagyon ritkák. A hifák 2-3 μm szélesek, sejtfa­luk többnyire egyenletesen 0,5 μm vastag, kivéve néhány vastagfalú hifa alapi részeit, ahol a sejtfa­lak akár 1.2 μm -es is lehet. A hifacsúcsok egyszerűek vagy megduzzadtak, sejtfa­laik ugyanolyan vastagok, mint a hifa többi részéé. A vékony sejtfa­lak színtelenek, a vastagfalú hifáké azonban sárga. Felszínük sima, vagy kevés talajszemcse látható rajta. A csatok nem lyukasak, oldalnézetben keskenyebbek, mint a hifájuk, alakjuk nem egészen félkörös, felülnézetben oválisak. — *A rizomorfák* (4.27. ábra) átmérője 20- 30 μm , felszínük sima. Nóduszok és kúp alakú elágazáskezdemények figyelhetők meg rajtuk. Nóduszonként

egy vagy két elágazás ered (**4.27.b, c ábra**). A rizomorfák belsőleg alig differenciáltak, de a centrális hifák kissé megnagyobbodtak (C-típus, **Agerer 1987-2006**). A centrális hifák színtelenek vagy sárgák, csatosak, 8-10 μm átmérőjűek, sejtfaik nem vastagodnak meg (0,5 μm). A keskeny marginális hifák erősen specializáltak, csatosak, kanyargós lefutásúak, többszörösen elágazók és szövédékszerűen összetapadva határozott felszíni mintázatot adnak. A marginális hifák színe sötétsárga vagy barna, felszínük sima, kék szemcsék, pigmentcseppek vagy kristályok nem figyelhetők meg rajtuk. A hifák átmérője 1-2 μm , sejtfaik viszonylag vastagok, elérik a 0.6-0.7 μm -t (**4.27.a ábra**). — *A cisztidiumok* a köpenyen (**4.25.b, e és 4.26.a ábrák**) és a rizomorfákon (**4.27.a ábra**) gyakoriak, a hosszú, fejes és csatos, ún. „fibula-alakú” cisztidiumok típusába tartoznak (**Jakucs és mts. 1997, A/N-típus, Agerer 1987-2006**). A cisztidiumok hossza (40) 55-60 μm , átmérőjük az alapjuknál 5-6 (10) μm és a csúcs közelében 2-3 (5) μm . A sejtfaik színtelenek, vastagságuk a köpeny sejtékéhez hasonlóan egyenletesen 0,5 μm . A cisztidiumok többségének egy csatja van, de néhányon két vagy több csat, vagy egyszerű szeptum is előfordul. A csatok nem lyukasak, félkör alakúak, felülnézetben oválisak. A cisztidiumok felszíne sima, de néha talajszemcsék vannak rajta. Néhány cisztidium apikális részében szemcsés sejttartalom figyelhető meg.

A hosszmeteszet jellemzése

A köpeny 20-30 μm vastag, három pszeudoparenhimatikus réteg különböztethető meg benne. A külső réteg sejtjei tangenciálisan 6-10 μm , radiálisan 6-8 μm -esek. A középső és a belső rétegek tangenciálisan 10-25 (30) μm -es, radiálisan 2-3 (5) μm -es méretűek. A köpeny a csúcson vékonyabb, mint a többi részen (15-20 μm). — *Tannin sejtek* nincsenek. — *Az epidermiszsejtek* a csúcs közelében radiálisan oválisak, elliptikusak, ferdén rendezettek, proximálisan inkább izodiametrikusak, tangenciálisan (15) 20-25 (35) μm , radiálisan (20) 30-35 (45) μm méretűek. $CCt = 24,8 \mu\text{m}$, $CCq = 0,86$. — *A Hartig-háló* para- vagy periepidermális. Néhol a kéreg csatlakozó sejtjét is hifák borítják, amelyek egy sorban helyezkednek el. A hifák 2-4 μm vastagok, metszetben kör vagy hengeres alakúak. Felülnézetben kevésbé elágazó, tenyeres típusúak, 2-3 μm széles lebenyekkel.

Hisztokémiai reakciók

A *köpeny* preparátumokban a guajak, a 10% KOH, a tejsav és a szulfovanillin negatív reakciót mutat. A Melzer-reagens is negatív, de a köpeny sötét sárgára színeződik. A FeSO₄ nem ad reakciót, de additíve a növényi sejteket sötétbarnára színezi.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny metszete (valamennyi réteg) UV-szűrővel 340-380 nm között világos szürkés-kék színben fluoreszkál. Kék szűrővel a minta 450-490 nm között sárgától barnáig terjedő színben fluoreszkál. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a köpeny nem mutat fluoreszcenciát.

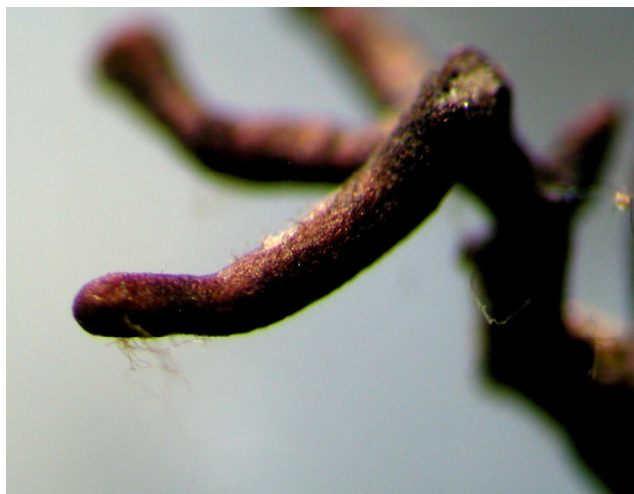
Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 92147. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 51. Gyűjtési hely és időpont: Tompa, elegyes fehérnyáras, 1997 07. 29. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs E, Barna T. A mikorrhizát izolálta: Jakucs E. Meghatározás: a BP 92148 mintával való azonosság alapján DNS szekvenenciaanalízissel (Köljalg és mts. 2001). *Egyéb tanulmányozott minta:* BP 92148 és BP 92149.

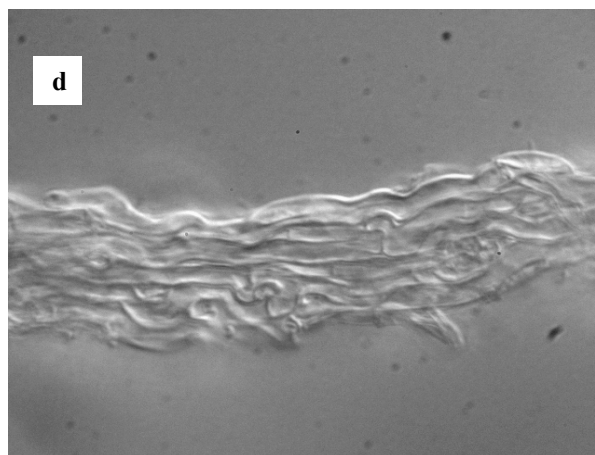
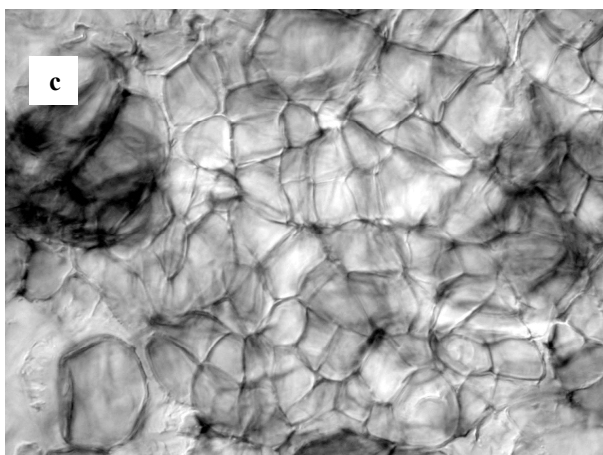
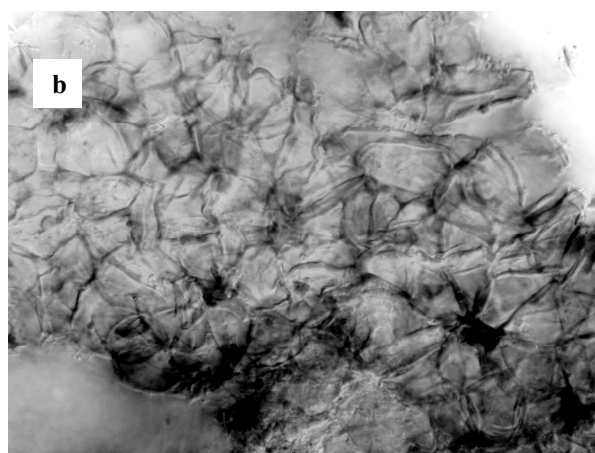
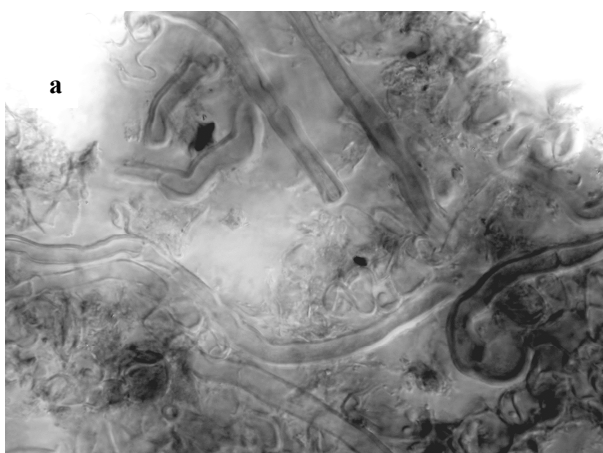
4.1.13. *Tomentella stiposa* (Link) Stalpers + *Quercus cerris* L. és *Picea abies* (L.) Karst.
(4.12. kép)

Általános jellemzés

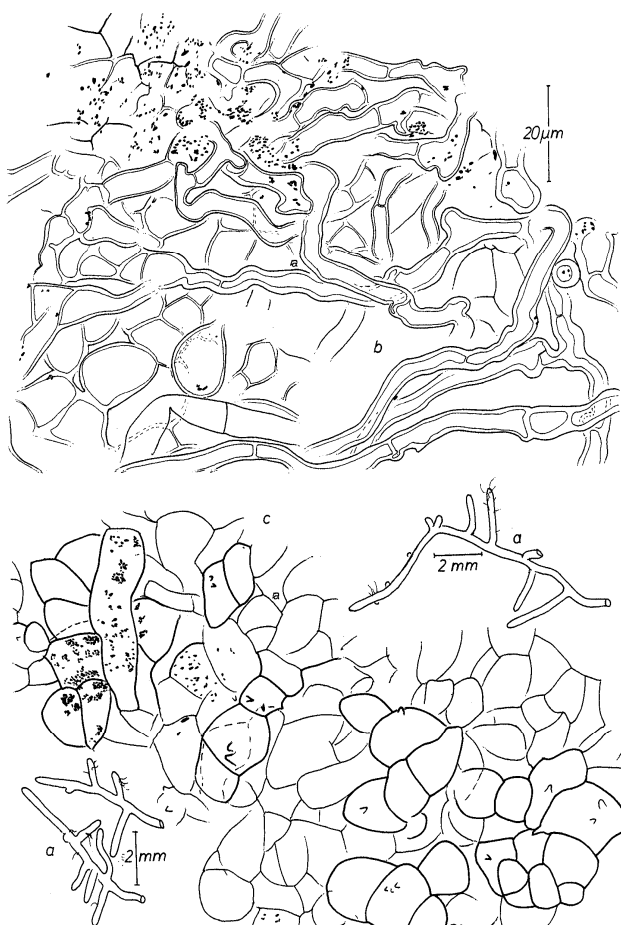
Az ektomikorrhiza monopodiális fésűs-piramidális elágazási rendszerű. — A *mikorrhiza* *színe* fiatalon sötét barna, érett állapotban pedig barnás-fekete. Felszínén helyenként fekete pettyezettség figyelhető meg, amelyet sűrű csoportokban elhelyezkedő, kék granulumok okoznak. A köpeny pszeudoparenhimatikus, a legkülső rétegben anguláris sejtekkel és a felszínén gömbszerű sejtekből álló sejtcsoportokkal (4.28.b és 4.30.b ábrák). A külső és a középső köpenyréteg anguláris, amely helyenként mintázat nélküli, de helyenként csillagszerű mintázatot mutat, ami különösen a felszínhez közel kifejezett (4.29.a és 4.30.a ábrák). A belső köpenyréteg plektenhimatikus, benne csillag- vagy gyűrű alakban rendezett fészkekkel, amelyeket pszeudoparenhimatikus sejtcsoportok alkotnak (4.29.c ábra). A rizomorfák nem differenciáltak. A kiágazó hifák csatosak, de egyszerű szeptumok is vannak bennük. A barna, enyhén hullámos lefutású hifák a köpeny egyes pontjaiból csoportokban erednek (4.28.b ábra).



4.12.1. kép. A *Tomentella stiposa* (Link) Stalpers + *Quercus cerris* L. és *Picea abies* (L.) Karst. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a mikorrhiza elágazási rendszere (8x). Jobbra: a mikorrhiza csúcsa kiágazó hifákkal (30x).



4.12.2. kép. A *Tomentella stiposa* (Link) Stalpers + *Quercus cerris* L. és *Picea abies* (L.) Karst. ektomikorrhiza anatómiája. a. Vastagfalú kiágazó hifák a köpeny felszínén. b. A köpeny külső, anguláris rétege. c. Gömbszerű sejtek csoportja a köpeny felszínén. d. A differenciálatlan rhizomorfa. a-d: DIC. Mércé: 10 μ m.



4.28. ábra. *Tomentella stuposa* + *Picea abies* (L.) Karst. a. habitus, b. a köpeny felszíne kiágazó hifákkal és kék intracelluláris granulumokkal, c. a köpeny felszíne gömbszerű, hegyes protuberanciákat viselő sejtek csoportjaival, és intracelluláris kék granulumokkal. (R. Agerer rajza a RA 12939 sz. ektomikorrhizáról)

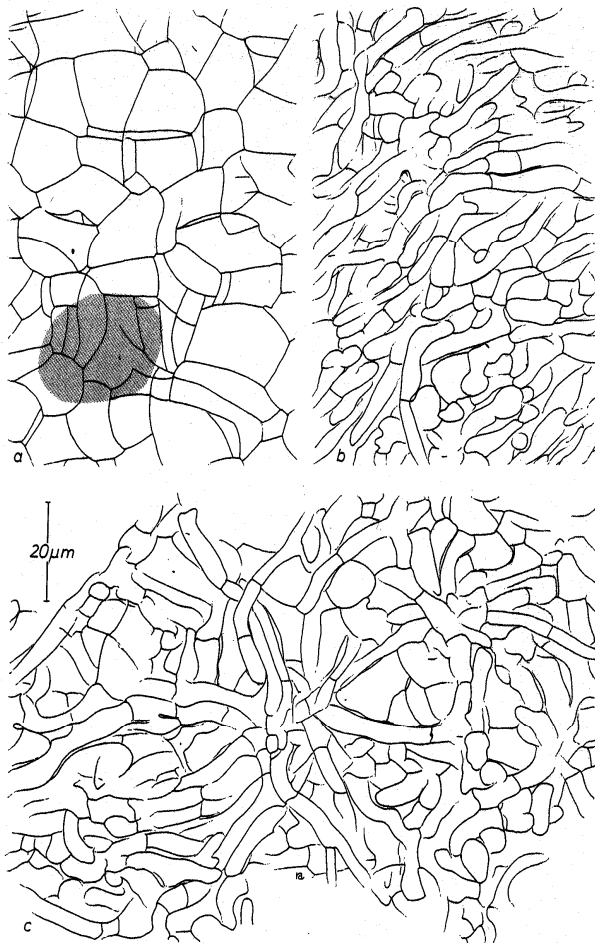
Morfológiai bélyegek

Az *ektomikorrhiza* gyakori, sűrű, fésűs-piramidális, 0-2. rendű elágazásokat képző rendszereket alkot (4.28.a ábra). A főágak ≤ 20 mm hosszúak és 0,3-0,5 (0,6) mm átmérőjűek, egyenesek vagy kissé görbültek, 10 mm-en belül 8-15 oldalágat viselnek. A végágak hossza 2 (3) mm, átmérőjük 0,25-0,3 mm. Alakjuk egyenes, kissé hajlott vagy görbült, hengeres. Színük barna, ami a csúcsokon valamivel világosabb, az idősebb részeken pedig sötétbarnából feketébe megy át. A köpenyt borító gömbsejt-csoportoktól a felszín sűrűn szemcsés, többnyire fénylő, helyenként lazán gyapjas. A rizomorfák nem gyakoriak, nem differenciált szerkezetűek, csak lazábban vagy sűrűbben összeszedődő hifakötegekként szerveződnek.

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A köpeny pseudoparenhimatikus, felszíni sejtcsoportokkal, amelyeket gömbszerű vagy ritkábban háromszögletű, kihegyesedő sejtek alkotnak (4.28.b, c ábra). A gömbsejtek mérete $10-21 \times 5-12 \mu\text{m}$, sejtfaik $0,5 \mu\text{m}$ vastagok, kúpszerű falvastagodások vannak a felszínükön. — A külső köpenyréteg sejtjei angulárisak (K-típus, Agerer 1987-2006), barnák. Belsejükben, de néha a felszínükön is, sűrű kék granulumok aggregátumai figyelhetők meg. Ezek okozzák a mikorrhiza kis nagyítással látható, feltűnő pöttyözöttségét (4.28.b,c és 4.29.a ábrák). A köpenysejtek felszíne sima. A sejtfaik vastagsága $0,3-0,5 \mu\text{m}$. Egy $20 \times 20 \mu\text{m}$ -es négyzetben 7-12 sejt helyezkedik el, amelyeknek mérete $10-20(25) \times 7-13 \mu\text{m}$. — A középső

köpenyréteg pszeudoparenhimatikus, anguláris. A sejtek valamelyest megnyúltak, méretük olyan, mint a külső réteg sejtjeié. Helyenként csillagszerű szerkezetbe rendeződött fészkeket

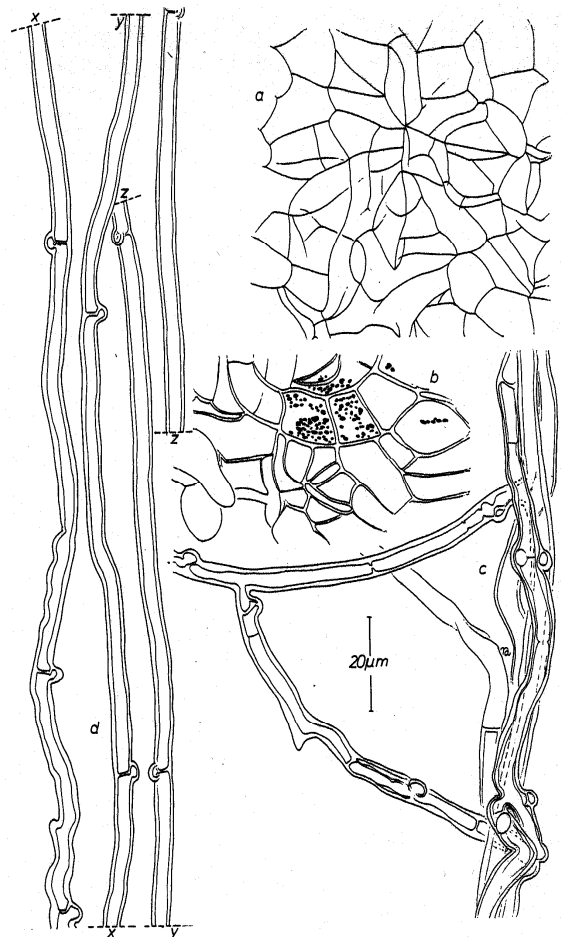


4.29. ábra. *Tomentella stuposa* + *Picea abies* (L.) Karst. A. a. középső köpenyréteg anguláris sejtekkel, pontozottan jelezve a felette lévő külső köpenyrész kék granulumokkal tele feltját, b. belső köpenyréteg szabálytalan hifaelrendezéssel, c. belső köpenyréteg csillag és gyűrű alakban rendezett hifákkal, amelyek között pszeudoparenhimatikus sejtek vannak. (R. Agerer rajza a RA 12939 sz. ektomikorrhizáról)

A kiágazó elemek jellemzése

A kiágazó elemek csatosak. Visszaforduló elágazások, reverz csatok és kontakt csatos anasztomózisok nem láthatók. — A kiágazó hifák (4.30.c, d ábra) egyenesek vagy kissé hullámosak, a szeptumoknál is egyenletesek. A csatos szeptumok közötti távolság (70)130-

alkotnak (4.30.a ábra). A sejtfaalak vékonyak, barnák. — A belső köpenyréteg plektenhimatikus, csak egyetlen hifaréteg vastagságú, gyűrű, vagy csillag alakban rendezett mintázatot ad, helyenként pszeudoparenhimatikus sejtek csoportjaival (4.29.c ábra). A sejtfaalak barnásak.. — A csúcsi köpeny pszeudoparenhimatikus, a sejtek angulárisak, mint a köpeny többi részén, de a sejtek apróbbak.



4.30. ábra. *Tomentella stuposa* + *Picea abies* (L.) Karst. A. a. a külső köpenyréteg esetenként rozetta-alakban elrendezett sejtekkel, b. a külső köpenyréteg kék granulumokat tartalmazó, vastagfalú sejtekkel, c. kiágazó hifák kötege intracelluláris hifával, d. egyetlen kiágazó hifa több részletben megrajzolva (az összeköttetési pontok x,y és z). (R. Agerer rajza a RA 12939 sz. ektomikorrhizáról)

200(235) μm . Az elágazások derékszögűek vagy Y-alakúak, egy oldalággal, amely a szeptumtól meglehetősen távol ágazik le. A csatos szeptumok mellett az egyszerű szeptumok ritkák, de helyenként gyakoribbak, eloszlásuk egyenletes. A hifák vastagsága 4-5.5 μm , nagyon ritkán könyökszerű kinövések láthatók rajtuk. Sejtfaluk sárga vagy barna, felszínük sima, kristályok és lerakódások nélküli. A sejtfalak többnyire egyenletesen vastagok, (0,5)1(1,5) μm -esek. A disztális végek egyszerűek vagy elágazók. A sejtfalak a csúcsokon vékonyabbak, mint a hifa többi részén. A csatok nem lyukasak, oldalnézetben keskenyebbek, mint a hifájuk, alakjuk nem egészen félkör, felülnézetben henger alakú. Az anasztomózisok nyitottak, rövid hidat képeznek. Sejtfalaik olyan vastagok, mint a hifáé, de maguk a hidak keskenyebbek, mint a hifa. — *A rizomorfák* (4.30. c ábra) differenciálatlanok, nem képeznek nóduszokat (B-típus, Agerer 1987-2006). Egyszerű hifaköteget alkotnak, amely átmeneti típus az “egyenletesen lazától az egyenletesen kompakt felé” (Agerer 1999). — *Cisztidiumok és szkleróciumok* nincsenek.

Referencia minta

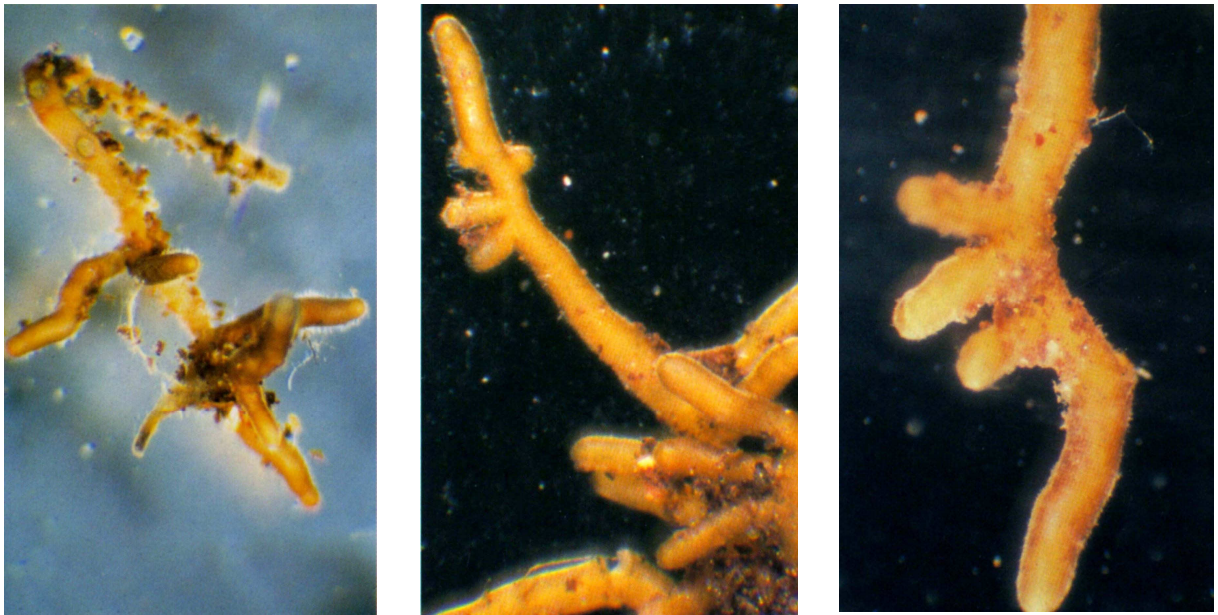
Múzeumi mintaszám: BP 96971 (HU 86). Gyűjtési hely és időpont: Püspökladány, ültetett tölgyes, *Quercus cerris* L. gyökeréről. 1998. 04. 08. Talajmintát gyűjtötte és a mikorrhizát izolálta: Jakucs E. Mikorrhiza meghatározása: DNS ITS szekvenciaanalízissel (Jakucs és mts. 2005a)

Egyéb tanulmányozott minta. RA 12939, München (nyilvántartva mint *Piceirhiza nigripunctata*, Agerer és mts. 2002). Gyűjtési hely és időpont: Bajorország, Höglwald, Tegernbach mellett, Odelzhausen és Mering között. 2000. 04. 08. A talajmintát gyűjtötte R. Agerer. A mikorrhizát izolálta: R. Agerer. Meghatározás: a mikorrhiza DNS és datbázisból származó ITS szekvenciák összehasonlítása alapján (Jakucs és mts. 2005a)

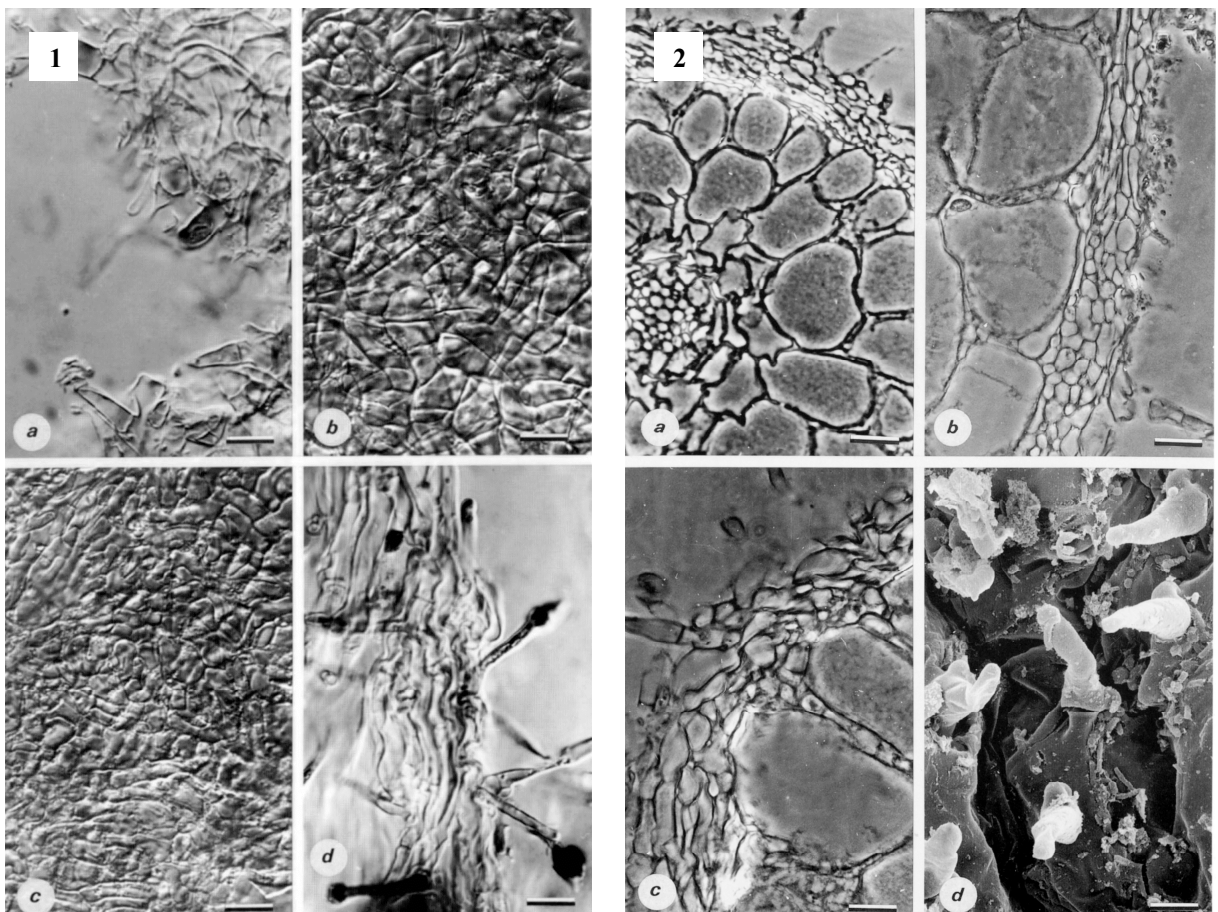
4.1.14. *Tomentella subtestacea* Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. (4. 13. kép)

Általános jellemzés

A fiatal ektomikorrhiza sárgás okker, kissé olivzöld árnyalatú, az érés során sötét barnává válik. Az elágazási rendszer sűrű, monopodiális, fésűs-piramidális. A köpeny pszeudoparenhimatikus, külső rétege anguláris. Ezt háromszögletű, kihegyesedő, szarvszerű sejtekből álló külső hálózat borítja, amelyből cisztidiumok erednek. A belsőbb köpenyrétegek átmenetet mutatnak a plektenhimatikus formák felé. A rizomorfák sárgától sötétbarnáig



4.13.1. kép. A *Tomentella subtestacea* Bourdot & Galzin + *Populus alba* L.. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a mikorrhizarendszer rhizomorfáival (15x). Középen: a mikorrhiza disztális része (20x), Jobbra: a mikorrhiza csúcsa (24x).

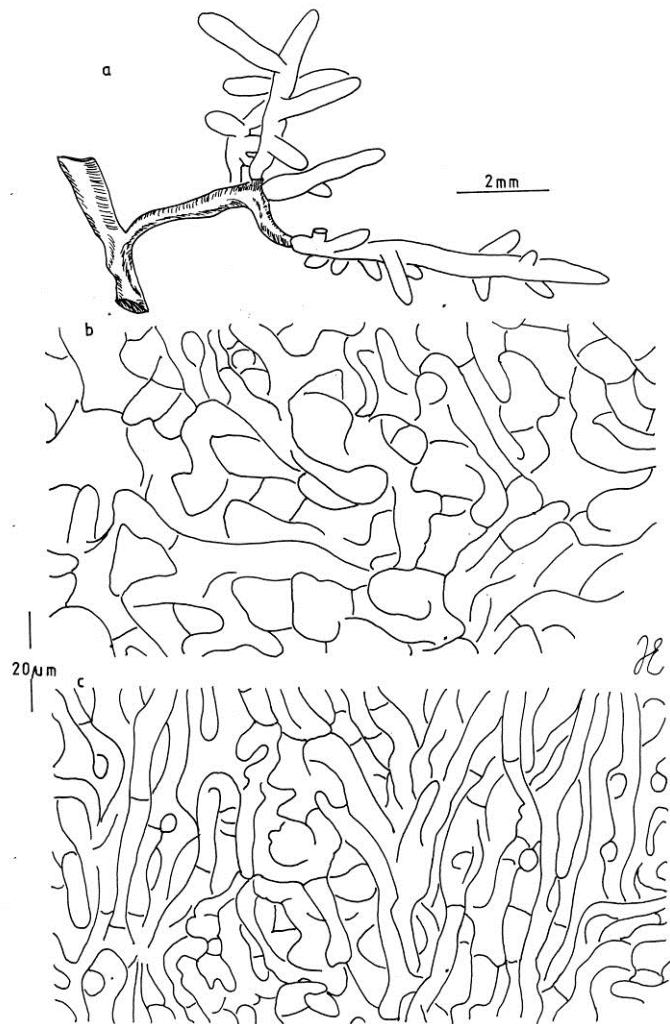


4.13.2. kép. A *Tomentella subtestacea* Bourdot & Galzin + *Populus alba* L.. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. A köpeny felszíne vékonyfalú cisztídiumokkal. b. A köpeny külső, anguláris rétege c. A köpeny belső rétege. d. A rhizomorfa felszíne kanyargós marginális hifákkal és cisztídiumokkal. 2.a. A mikorrhiza keresztmetszete a köpennyel. b-c. A köpeny hosszmetzete cisztídiumokkal a felszínén és paraepidermális Hartig-hálóval. D. A köpeny csatos cisztídiumokkal és háromszögletű sejtekből álló felszíni hálózattal. 1.: DIC, 2. a-c: PhC. 2.d: SEM. Mércse: 10µm

terjedő színűek, belső szerkezetük csak kissé differenciált. Nóduszokat és uni-vagy bilaterális elágazásokat képeznek. Marginális hifáik vékonyak, specializáltak, különleges, kanyargós mintázatot mutatnak. A cisztídiumok vékonyfalúak, csatosak és sokuk apikális része barna-fekete pigmentet tartalmaz. Ennek az ektomikorrhizának a jellemző elkülönítő bélyegei a kicsi, „fibulaszerű”, csatos, pigmentált cisztídiumok és a sötét sárga vagy barna, csatos kanyargós, többszörösen elágazó és sűrűn összenőtt, vékony perifériális hifák által borított rizomorfák.

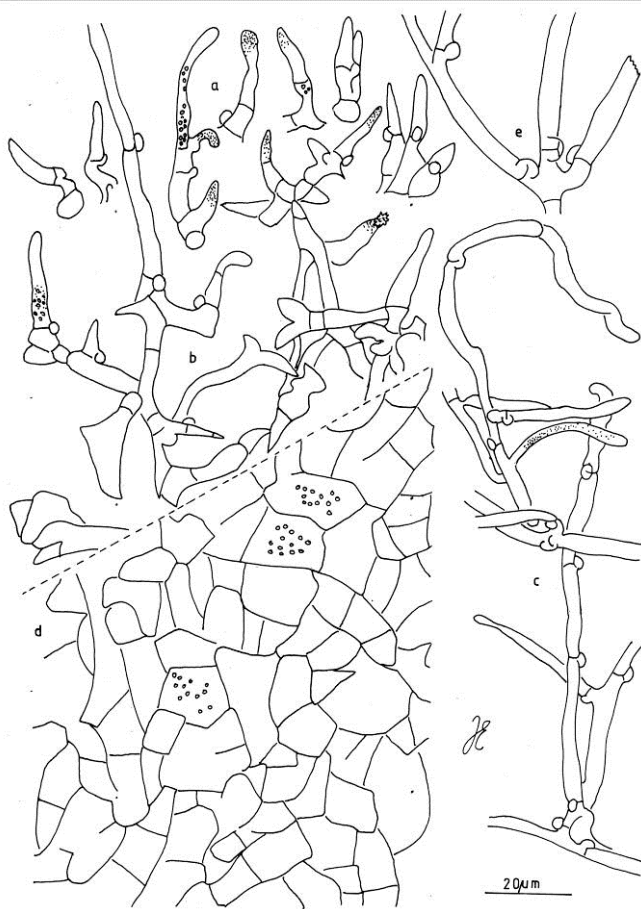
Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer gyakori, sűrű, monopodiális, fésűs-piramidális. A főágak 3 - 5 mm hosszúak és 0,4-0,5 mm átmérőjűek.. Avégágak egyenesek vagy enyhén görbültek, hengeresek vagy kissé kihegyesedők, 1-3 mm hosszúak és 0,2 – 0,4 mm átmérőjűek. — *A mikorrhiza színe* sárgás okker, enyhén olivzöld, a csúcsokon valamivel világosabb, mint a többi részen. Az idősebb részek okkertől barnáig terjedő színűek. Felszínük sima, fényes. — *A rizomorfák* gyakoriak. Átmérőjük kevesebb, mint 0,1 mm, keresztmetszetük kör alakú. A vékony rizomorfák sárgák (mint a köpeny), a vastagabbak barnák, sötét barnák. Eredési helyük határozott, a jóval világosabb, sárga köpenyen egy barna foltot képez. A rizomorfák gyakran elágaznak a nóduszoknál, uni- vagy bilaterális ágakat képeznek. A rizomorfa szegélye sima, rajta sűrűn elhelyezkedő, feketén pigmentált cisztídiumok láthatók.



4.31. ábra. *Tomentella subtestacea* Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. a. habitus, b. középső köpenyréteg, c. belső köpenyréteg

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben



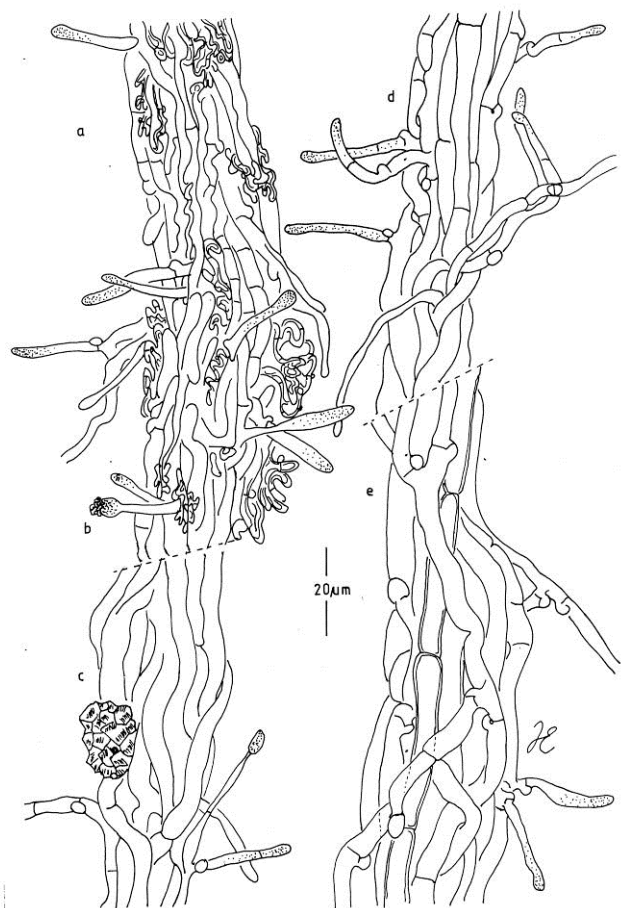
4.32. ábra. *Tomentella subtestacea* Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. a. cisztídiumok feketés-barna pigment granulumokkal, amelyek helyenként kitüremkednek a cisztídium csúcsán, b. háromszögletű és szarv alakú sejtekből álló hálózat a köpeny felszínén, amelyből cisztídiumok erednek, c. kiágazó hifák, anguláris külső köpeny réteg, egyes sejtekben citoplazmatikus granulumokkal, e. bilaterálisan elágazó hifák

A köpeny (4.31.b,c és 4.32.d ábrák) pszeudoparenhimatikus, cisztídiumokat viselő felszíni sejthálózattal. – *A külső köpenyréteg* (4.32.d ábra) anguláris, rajta szögletes-háromszögletes, kihegyesedő, szarvszerű sejtekből álló hálózat van (4.32.b ábra) (P-típus, Agerer 1987-2004). A hálózat sejtjei vékonyfalúak, törékenyek, csatosak. A köpeny sejtjei angulárisak, csat nélküliek, sejtfaik sárga. A külső réteg sejtjeiben barna granulumok vannak. A sejtek felszíne sima, de néhány helyen sárga amorf anyag látható rajta, különösen a rizomorfák alapja körül. A sejtfaik vastagsága $\geq 0,5 \mu\text{m}$, számuk egy $20 \times 20 \mu\text{m}$ -os négyzetben 7-8. – *A középső köpenyréteg* (4.31.b ábra) pszeudoparenhimatikus, átmenetet mutat a plektenhimatikus felé. A sejtfaik $\geq 0,5 \mu\text{m}$ vastagok, sárgák, a sejtek felszíne sima. – *A belső köpenyréteg* (4.31.c ábra) plektenhimatikus, mintázat nélküli. A hifák átmérője $5-6 \mu\text{m}$, a sejtfaik $\geq 0,5 \mu\text{m}$

vastagok, sárgák, sima felszínűek. – *A csúcsi köpeny* pszeudoparenhimatikus, a sejtek angulárisak, mint a köpeny többi részén, cisztídiumok vannak rajta. **A kiágazó elemek jellemzése** (4.32.a,b,c,e ábra) *A kiágazó elemek* csatosak, visszaforduló elágazások és reverz csatok vannak, de anasztomózisokat és intrahifális hifákat nem lehet megfigyelni. – *A kiágazó hifák* (4.32.c, e ábra) egyenesek, a szeptumnál is egyenletesek. Az elágazások kb. 90° -osak vagy Y-alakúak, egy vagy két oldalággal és a szeptum alatt egy-két hifaátmérőnyire ágaznak ki. A szeptumok távolsága $25-35 \mu\text{m}$. A csatok megléte jellemző, egyszerű szeptumokat ritkán lehet látni. A hifák $2-4 (6) \mu\text{m}$ szélesek, sejtfaik egyenletesen vastagok, $0,5-0,6 (1) \mu\text{m}$ -esek. A csúcsi végek egyszerűek, ezek fala olyan vastag, mint a hifa többi

részéé. A sejtfalak színtelenek, felszínük sima. A csatok nem lyukasak, oldalnézetben olyan szélesek, mint a hifa, alakjuk félkört, vagy több, mint félkört képez, felülnézetben oválisak. — *A rizomorfák* (4.33. ábra) uátmérője eléri a 20- 30 μm -t. Szegélyük sima. Belső nóduszok és kúpalakú, fiatal oldalág kezdemények láthatók, nóduszonként egy vagy két oldalággal. A rizomorfák belsőleg kissé differenciáltak (C-típus, Agerer 1987-2006). A centrális, nem edényszerű hifák kissé megnagyobbodtak, csatosak (4.33.d, e ábra), színtelenek vagy sejtfaluk sárga. Átmérőjük 6-10 μm , sejtfaluk 0,6-1 μm vastag. A szeptumok fala olyan vékony vagy még vékonyabb, mint a hifáké. A keskeny felszíni hifák (4.33.a ábra) erősen specializálódtak, csatosak, kanyargósak, többszörösen elágaznak, sűrűn összenőnek és ezzel egy jellegzetes felszíni mintázatot hoznak létre.

A marginális hifák sejtfalának színe sötét sárga vagy barna, felszínük sima. Kék granulumok, pigmentcseppek vagy kristályok nem láthatók. A hifák átmérője 2-3 μm , sejtfalaik vastagsága 0.6-0.7 μm . — *A cisztídiumok* a köpenyen (4.32.a ábra) és a rizomorfán (4.33 ábra) is gyakoriak, az ún. „fibulaszerű” cisztídiumok képviselői (Jakucs és mts. 1997), csatosak és néha kissé fejesek (A/N-típus, Agerer 1987-2006). A cisztídiumok hossza 25-30 μm , átmérője az alapnál 4-5 μm , a csúcsi részen 2-3 μm . A sejtfalak színtelenek és a köpenysejtekhez hasonlóan egyenletesen vastagok ($\geq 0,5 \mu\text{m}$). Többségüknek egy csatja van, de néhányon két vagy több interkaláris csat is megfigyelhető. Másodlagos szeptumok is vannak. A csatok nem lyukasak, félkör, vagy több, mint félkör alakúak, felülnézetben oválisak. A cisztídiumok felszíne sima vagy néha talajszemcsékkel borított. Néhány cisztídiumban sötétbarna-fekete granuláris sejttartalom látható, egyeseknél pedig az apikális sejtfalon áttör az amorf barna-fekete tartalom.



4.33. ábra. *Tomentella subtestacea* Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. a. a rizomorfa felszíne kanyargós marginális hifákkal, b. cisztídiumok kinyomódó fekete pigmenttel, c. egy fiatalabb rizomorfa belső rétegei, d. a rizomorfáról eredő kiágazó hifák és cisztídiumok, e. nem edényszerű centrális hifák kissé vastagodott sejtfallal

A hosszmetset jellemzése

A köpeny 15-25 μm vastag, három rétegre különül. A külső és középső réteg pszeudoparenhimatikus, a belső réteg plektenhimatikus. A belső réteg hifái tangenciálisan 15-20 μm és radiálisan 3-4 μm méretűek. A köpeny a csúcson vékonyabb, mint a többi részen (15 μm). — *Tannin sejtek* nincsenek. — *Az epidermális sejtek* a csúcshoz közel radiális-elliptikus alakúak, ferdén rendezettek, proximálisan inkább izodiametrikusak, tangenciálisan (20) 30-35 (40) μm , radiálisan (25) 35-45 (50) μm méretűek. $\text{CCt} = 32,5 \mu\text{m}$, $\text{CCq} = 0.89$. — *A Hartig-háló* periepidermális, két soros, de nem éri el az endodermiszt. A hifák 1-3 μm vastagok, metszetben hengerek, felülnézetben tenyeres típusúak, 3-4 μm széles lebenyekkel.

Hisztokémiai reakciók

A köpeny preparátumokban a Melzer-reagens, a szulfovanillin, a guajak, a 10% KOH, a FeSO_4 és a tejsav negatív reakciót mutat

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny metszete (minden réteg) UV-szűrővel 340-380 nm között határozottan sötétkék színben fluoreszkál. Kék szűrővel a minta 450-490 nm között sárgán, sárgásbarnán fluoreszkál. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a köpeny halványpirosan fluoreszkál.

Referencia minta

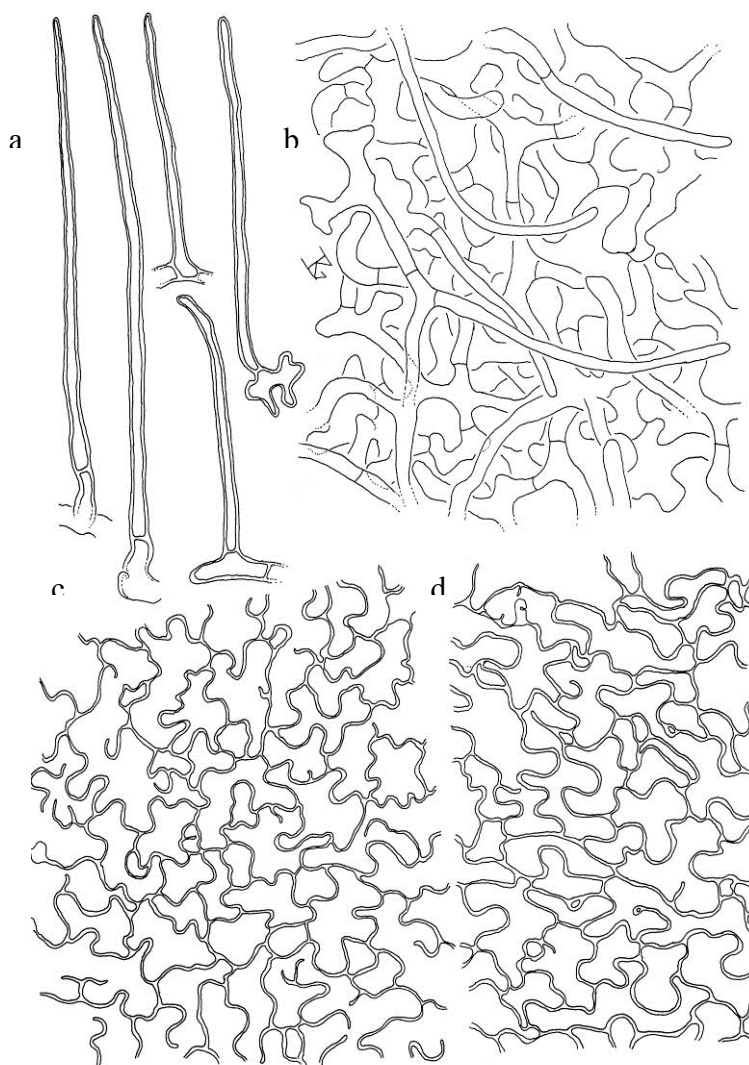
Múzeumi mintaszám BP 92153. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 184. Gyűjtési hely és időpont: Tompa, elegyes fehérnyáras, 1998 10. 08. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs E. A mikorrhizát izolálta: Jakucs E. Meghatározás: termőtestekből származó adatbanki DNS ITS szekvenciák és morfológiai bélyegek összehasonlításával (**Köljalg és mts. 2001.**)

4.1.15. *Tuber rapaeodorum* Tul.+ *Populus alba* L.

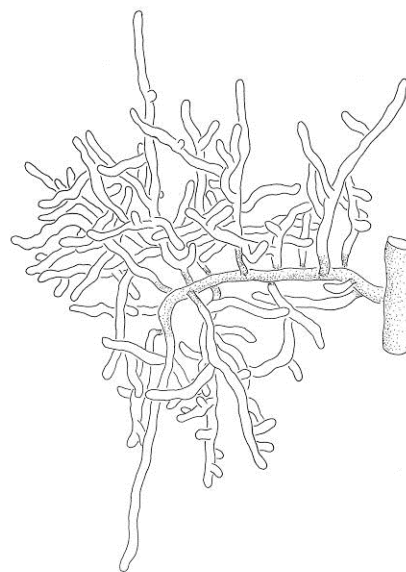
(4.14. kép)

Általános jellemzés

Az ektomikorrhiza sárgás-okker vagy barna színű, idős korban sötétbarna. Az elágazási rendszer szabálytalan, monopodiális. A köpeny pszeudoparenhimatikus, vastagfalú, epidermoid sejtekkel és ár-alakú, hegyes cisztídiumokkal, amelyek a köpeny felszínén elhelyezkedő hifahálózattól erednek.



4.35. ábra. *Tuber rapaeodorum* Tul.+ *Populus alba* L.. a. cisztídiumok, b. a köpeny felszíni hifahálózata, c. a köpeny külső, epidermoid rétege, d. a középső köpenyréteg



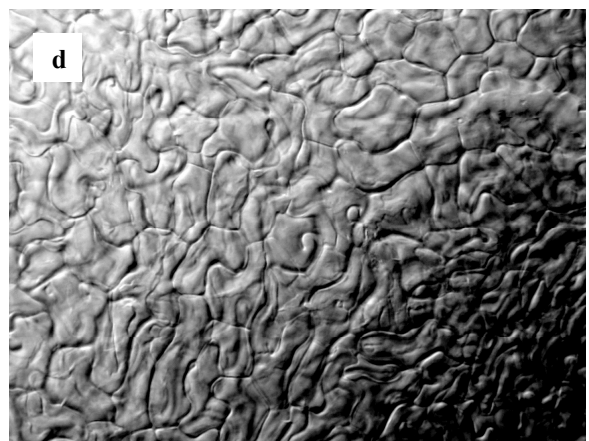
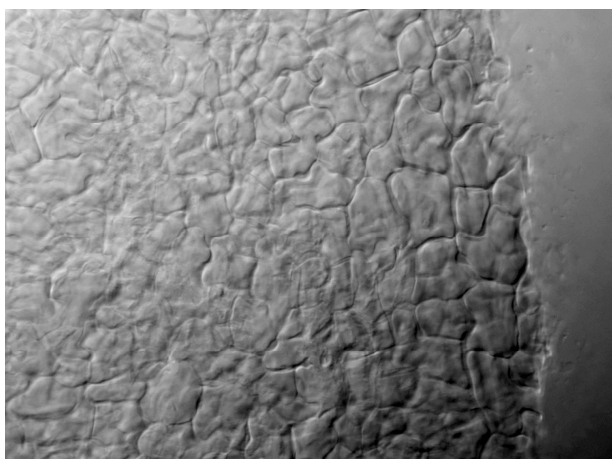
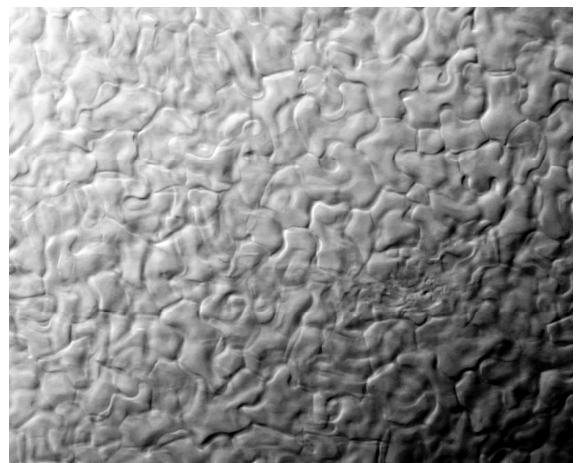
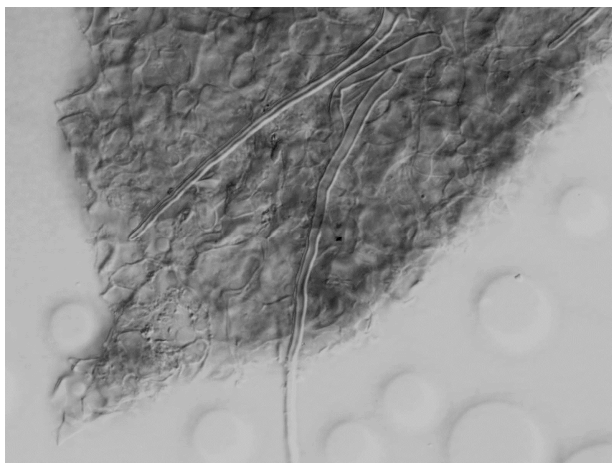
4.34. ábra. *Tuber rapaeodorum* Tul.+ *Populus alba* L.. habitus

Morfológiai bélyegek

A mikorrhizarendszer gyakori, dúsan elágazó, monopodiális-piramidális (4.34. ábra). A főágak. 3-4 mm hosszúak, egyenesek vagy kissé görbültek. A végágak 0,7 mm hosszúak és 0,2-0,3 mm átmérőjűek, hengerek vagy kissé kihegyesedők. — A mikorrhiza színe sárgás vagy okkerbarna, a csúcsokon világosabb, mint a többi részen. Az idősebb részek sötétebb barnák. A felszín a cisztídiumoktól sűrűn tüskés. — A cisztídiumok a csúcsokon és laterálisan is gyakoriak, színtelenek vagy sárgák. — Rizomorfák nincsenek.



4.14.1. kép. a. A *Tuber rapaeodorum* Tul. + *Populus alba* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe a köpeny felszínén elhelyezkedő cisztídiumokkal. (44x).



4.14.2. kép. a. A *Tuber rapaeodorum* Tul. + *Populus alba* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe a köpeny felszínén elhelyezkedő cisztídiumokkal. (44x). A *Tuber rapaeodorum* Tul. + *Populus alba* L. ektomikorrhiza anatómiája. b. A köpeny felszíne a hegyes cisztídiumokkal. c. A külső, epidermoid köpenyréteg. d. A köpeny középső, anguláris-epidermoid rétege. e. A köpeny belső rétege. a-d: DIC. Mércé: 10µm

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A köpeny pszeudoparenhimatikus-epidermoid, egyes helyeken a felszínén hifahálózatot visel, amelyből cisztídiumok erednek. A felszíni hálózatot (4.35. b ábra) szabálytalanul befűzött, 4-6 μm átmérőjű, anasztomizáló hifák képezik. A szeptumok közötti átlagos távolság 10-15 μm . A hifahálózat sejtfalai 0,2 μm vastagok, színtelenek vagy halvány okker színűek, felszínük sima. — *A külső köpenyréteg* (4.35.c ábra) sejtjei epidermoidok, sejtfalaik hullámos lefutásúak, sárgák, felszínük sima, de néhány helyen amorf sárga réteg van rajta. A sejtfalak vastagsága nem egyenletes, 0,5-2 μm között változik. A sejtek száma egy 20x20 μm -es négyzetben 4-9. — *A középső köpenyréteg* (4.35.d ábra) pszeudoparenhimatikus-epidermoid, egyes helyeken a sejtek valamivel kisebbek, mint a külső rétegben. A sejtfalak vastagsága 0,2-1 μm , színük sárga, felszínük sima. — *A belső köpenyréteg* epidermoid, a sejtfalak 0,2-0,5 μm vastagok, színtelenek vagy sárgák, felszínük sima. — *A csúcsi köpeny* sejtjei epidermoidok, mint a köpeny többi részén, de a sejtek kisebbek, a sejtfalak vékonyak (0,2 μm). A sejtek száma egy 20x20 μm -es négyzetben 10-12.

A kiágazó elemek jellemzése

A kiágazó elemek csat nélküliek, zárt anasztomózisaik vannak, amelyek rövid vagy hosszú hidat képeznek. — *A kiágazó hifák* halvány sárgák vagy színtelenek, a köpeny felszíni hifahálózatából nőnek ki. A sejtek átmérője 1-4 μm , a sejtfalak vastagsága 0,2-0,5 μm . Felszínük sima, disztális végük egyszerű, vagy kissé duzzadt. A hifák egyenesek vagy kissé hullámosak, a szeptumnál néha enyhén befűzöttek. A szeptumok közötti távolság 20 és 200 μm között változik. A hifák nem csatosak, sejtfalaik vastagsága többnyire 0,2 μm . Az elágazások nem gyakoriak, Y-alakúak, nem kapcsolódnak a szeptumokhoz. Az anasztomózisok zártak. — *A cisztídiumok* (4.35.a ábra) gyakoriak, ár vagy tű alakúak, egyenesek vagy kissé görbültek, szélesebb alapi részük és lekerekített csúcsuk van. A cisztídiumok hossza 70-120 μm , gyakran egy vagy két szeptumuk van. Átmérőjük az alapjuknál 3-4 μm , a közepükénél 1-2 μm , a csúcsuknál 1 μm . A cisztídiumok színtelenek vagy halvány sárgák, sejtfalaik 0,5-1 μm vastagok. Felszínük sima vagy durva, de nem szemölcsös. — *Rizomorfák* nincsenek.

Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 98694. Egyéb gyűjteményi mintaszám: HU 264. Gyűjtési hely és időpont: Tompa, 2000 06.12. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs E. A mikorrhizát izolálta: Jakucs E. Meghatározás: DNS ITS szekvenciaanalízissel

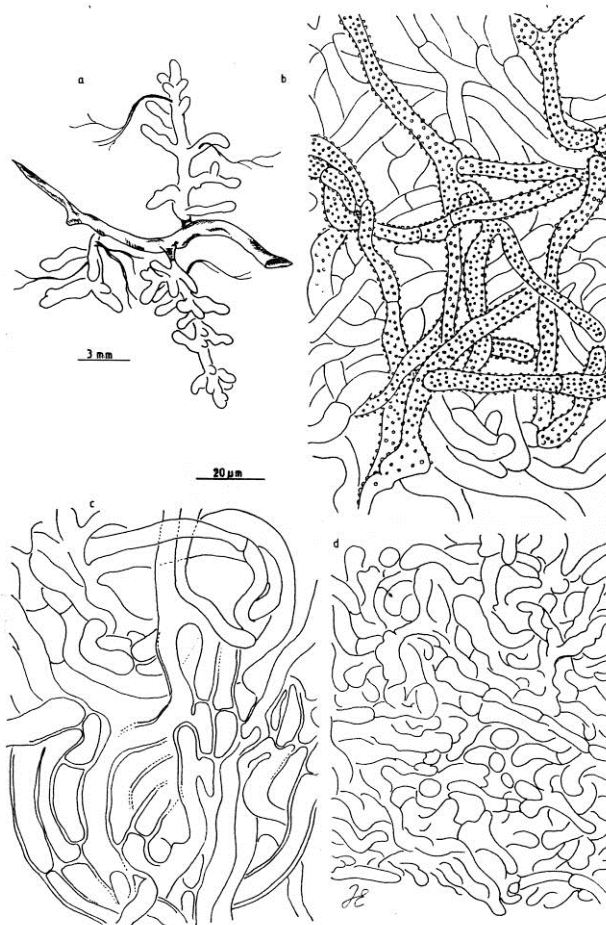
Egyéb tanulmányozott minta:

Múzeumi mintaszám: BP 98688. Egyéb mintaszám: HU 144. Gyűjtési hely és időpont: Kelebia 1998.10.08. A talajmintát gyűjtötte: Jakucs Erzsébet. A mikorrhizát izolálta: Jakucs Erzsébet. Mikorrhiza meghatározása: DNS ITS szekvenciaanalízissel

4.1.16. *Xerocomus lanatus* (Rostk.) Sing. + *Quercus cerris* L. (4.15. kép)

Általános jellemzés

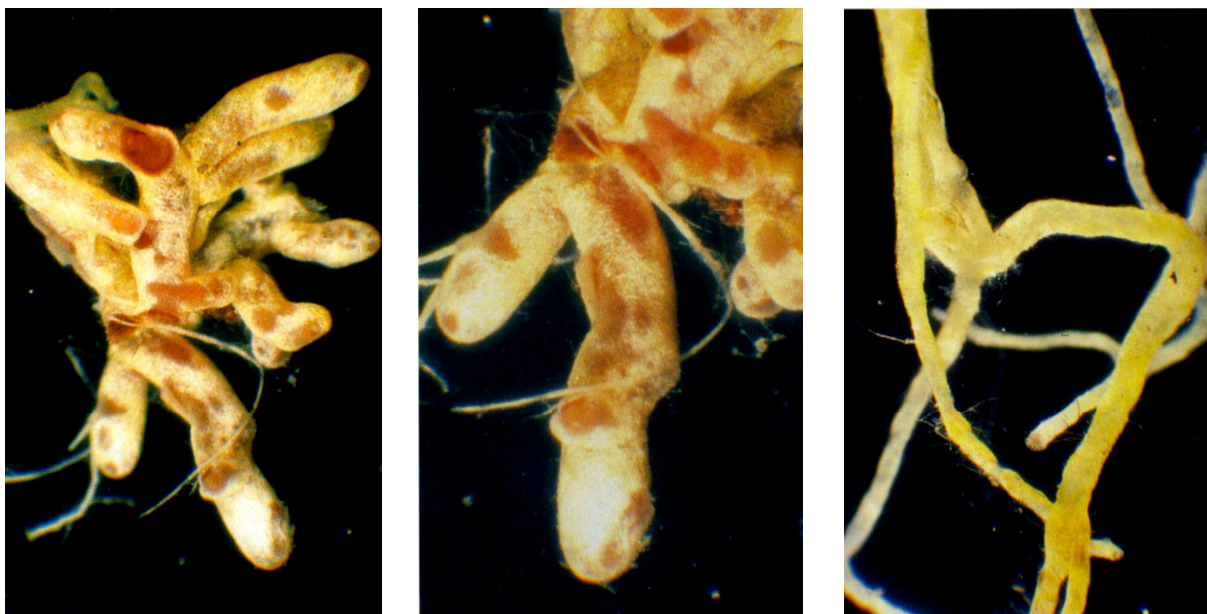
A mikorrhiza fehér, egyes helyeken citromsárga, felszíne a hifák közé szorult levegőtől ezüstös. Az elágazási rendszer monopodiális, szabálytalanul piramidális, felszíne sima. A köpeny plektenhima, amelyben a hifák lefutása szabálytalan, vagy gyűrűszerűen rendezett. A rizomorfák ritkák, fehérek vagy sárgák, felszínük sima. Szerkezetük erősen differenciált, nagy, vastag falú, edényszerű centrális hifáik vannak, amelyeknek szeptumai részben feloldódtak. A köpeny külső rétegének és rizomorfa felszínének hifái sűrűn szemölcsösek.



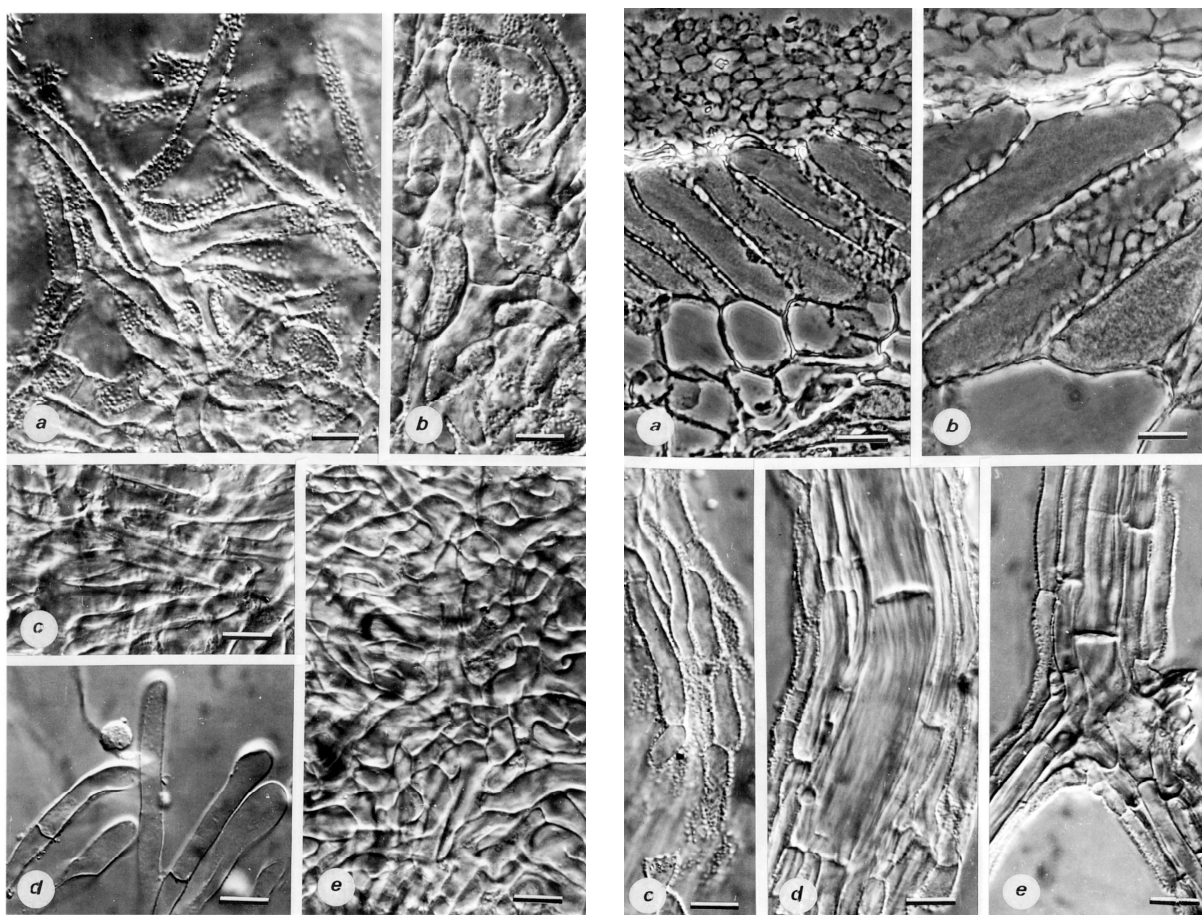
4.36. ábra. *Xerocomus lanatus* (Rostk.) Sing. + *Quercus cerris* L.a. habitus, b. a külső köpenyréteg (csak részben megrajzolva a hifák szemölcsseit), c. középső köpenyréteg, d. belső köpenyréteg

Morfológiai bélyegek

Az ektomikorrhiza kis számban előforduló, különálló, monopodiális, szabálytalanul piramidális elágazási rendszereket képez. Színe fehér, a hifák közé szorult levegőtől ezüstösen csillogó, helyenként egy etanolban oldható pigmenttől citromsárga vagy sárga. A felszín sima vagy enyhén ráncos. — Az elágazási rendszerek hossza 6-7 mm. A főágak 0,3-0,4 mm átmérőjűek, enyhén görbültek vagy csavarodottak. A végágak 1-2 mm hosszúak és 0,3 mm átmérőjűek, egyenesek, vagy kissé hajlottak, a csúcsok hengeresek vagy enyhén duzzadtak. — A rizomorfák ritkák, átmérőjük 0,1 mm-től 0,5 mm-ig



4.15.1. kép. A *Xerocomus lanatus* (Rostk.) Sing. + *Quercus cerris* L. ektomikorrhiza sztereomikroszkópos képe. Balra: a mikorrhizarendszer (24x). Középen: az elágazási rendszer rhizomorfákkal (29x), Jobbra: az elágazó rhizomorfák (44x).

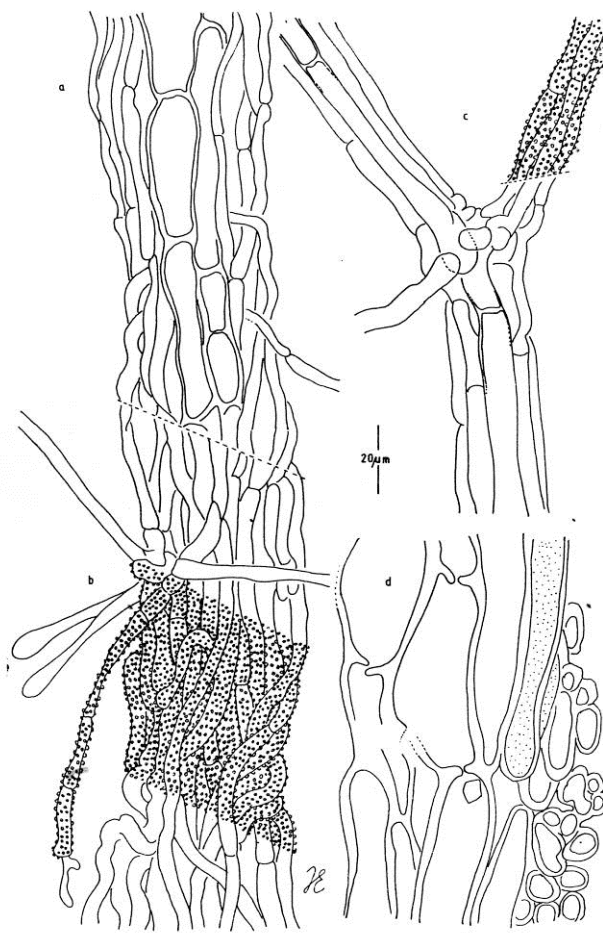


4.15.2. kép. A *Xerocomus lanatus* (Rostk.) Sing. + *Quercus cerris* L. ektomikorrhiza anatómiája. 1.a. Szemölcsös kiágazó hifák a köpeny felszínén. b. A köpeny külső, plektenhimatikus rétege körkörös hifaelrendezéssel. c. A köpeny középső rétege. d. A köpenyről kiágazó hifák végei. e. A köpeny belső rétege. 2.a-b. A mikorrhiza hosszmet szete a Hartig-hálóval. c. A rhizomorfa felszíne szemölcsös marginális hifákkal. d. A rhizomorfa optikai jhosszmet szete edényszerű centrális hifával. e. A rhizomorfa elágazása. 1.és 2.c-e: DIC, 2. a-b: PhC. Mérc e: 10µm

terjed, a termőtestek közelében vastagabbak. Színük fehér vagy citromsárga, eredési helyük nem jellemző, de a köpeny meghatározott pontjáról erednek. Keresztmetszetük fiatalon kör alakú, de az idősebb szakaszokon ovális, ellaposodó. Az elágazások ritkák, ezek meghatározott pontokból erednek. A rizomorfák felszíne sima. — *A kiágazó hifák* ritkák. — *Szkleróciák* nem figyelhetők meg.

A köpeny anatómiai bélyegei felülnézetben

A köpeny plektenhimatikus, a hifák többnyire szabálytalanul rendezettek, csatjaik nincsenek. — *A külső köpenyréteg* (4.36.b ábra) plektenhimatikus, a hifák szabálytalan lefutásúak vagy körkörös, gyűrűszerű kötegeket alkotnak (A vagy B-típus, Agerer 1987-2006) és egy részük a köpeny felszínén cisztidium-szerűen, enyhén bunkós csúcsokban végződik. A hifák villásan elágaznak, hengeresek, a szeptumoknál enyhén befűzöttek, színtelenek, felszínük durván szemölcsös. Kiválasztott folyadékcseppek vagy kristályok nem láthatók rajtuk. A sejtfa­lak vastagsága 0,5 μm . A szeptumok fala vékonyabb, mint a hifáké. A hifák hossza változatos, átmérőjük 3-5 μm . — *A középső köpenyréteg* (4.36.c ábra) plektenhimatikus, a hifák gyűrűszerűen rendezettek, zselatinszerű mátrixba ágyazottak és nagyobbak, mint a külső rétegben, átmérőjük 5-6(8) μm . A sejtek színtelenek. A sejtfa­lak vastagsága 0,5-1(1,5) μm . — *A belső köpenyréteg* (4.36.d ábra) plektenhimatikus, átmenetet mutat az epidermoid felé, nincs határozott mintázata. A hifák színtelenek, nem csatosak, zselatinszerű mátrixba ágyazottak. A sejtek átmérője 4-6 μm . — *A csúcsi köpeny* olyan, mint a köpeny többi része.



4.37. ábra. *Xerocomus lanatus* (Rost.) Sing. + *Quercus cerris* L. rizomorfák. a. a rizomorfa centrális hifái (hosszmetszet), b. a rizomorfa felszíne (a szemölcsös hifákat csak részben megrajzolva), c. egy fiatal rizomorfa elágazásnak optikai hossz­metszete, a felszínt csak részlegesen megrajzolva, d. idősebb, differenciált rizomorfa hossz­metszete vastagfalú, edényszerű centrális hifával, részben feloldódott szeptummal és sárga anyaggal teli centrális hifával. Az edényszerű hifa szeptumának

A kiágazó elemek jellemzése

A hifák csat nélküliek, anasztomózisok nem láthatók. — *A kiágazó hifák* (4.37.b, c ábra) ritkák, egyenesek, 4-5 μm vastagok. A hifák fala egyenletesen vastag (0,5-0,6 μm). A hifacsúcsok egyszerűek vagy kissé bunkó alakúak, a csúcsok sejtfa olyan vastag, mint a hifa többi részéé. A hifák felszíne szemölcsös. A szemölcsök félgömb alakúak, átmérőjük 0,5-1 μm . — *A rizomorfák* (4.37.a-d ábra) erősen differenciáltak, nagy méretű, edényszerű centrális hifákkal (F-típus, Agerer 1987-2004) (4.37. ábra). Gyakran előfordul bennük zselatinszerű mátrix és sárga anyaggal telt hifák (4.37.d ábra). A szeptumok közelében erősen fénytörő, Melzer-reagenssel sárgára festődő, oktaéderes fehérjekristályok figyelhetők meg (4.37.d ábra). Az edényszerű centrális hifák átmérője a 25 μm -t is elérheti. Ezek elágazása szeptumonként egy ágat képez. Sejtfaluk vastagsága 2-3 μm , a sejtfaak színtelenek vagy sárgák. Egyes szeptumaik részben felodódtak (4.37.d ábra), sejtfaik a szeptumoknál valamivel vastagabbak, mint a többi részen. A perifériális hifák színtelenek vagy sárgák, nem specializáltak, átmérőjük 3-5 μm , sejtfaluk 0,5-1 μm vastag. A rizomorfa felszínét a köpenyhez hasonlóan szemölcsös hifák borítják, amelyeknek csúcsa kissé bunkós (4.37.b ábra). — *Cisztidiumok* nincsenek.

A hosszmeteszet jellemzése

A köpeny 30-40 μm vastag, plektenhimatikus, alig lehet benne rétegeket elkülöníteni. A hifák tangenciálisan 60 μm , radiálisan 3-4(7) μm méretűek. — *Tannin sejtek* nincsenek. — *Az epidermális sejtek* radiálisan ovális-elliptikusak, ferdén rendezettek, tangenciálisan 10-15(22) μm , radiálisan (35)50-60(70) μm nagyságúak. $\text{ECt} = 14,5 \mu\text{m}$, $\text{ECq} = 0,22$. — *A Hartig-háló* paraepidermális, a hifák egy sorban helyezkednek el, 1-3 μm vastagok. Metszetben hengeresek, felülnézetben tenyeres típusúak, lebenyeik 2-3 μm szések.

Hisztokémiai reakciók

A köpeny preparátumokban a Melzer-reagens, a FeSO_4 , a guajak, a tejsav és a szulfovanillin negatív reakciót mutat. 10% KOH is negatív, de néhány külső sejtet barnára színez. — *A rizomorfa* preparátumokban a Melzer-reagens néhány helyen halvány kék, a szulfovanillin pedig világos rózsaszín színeződést ad. A guajak reakciója negatív, de egyes rizomorfák belsejében piros cseppeket képez. A 10% KOH, a FeSO_4 és a tejsav reakciója negatív.

Autofluoreszcencia

A teljes mikorrhiza 254 és 366 nm-es UV fényben nem mutat autofluoreszcenciát. A köpeny metszete (minden réteg) UV-szűrővel 340-380 nm között határozott kék színben fluoreszkál. Kék szűrővel a minta 450-490 nm között sárgásbarna, de a belső réteg nem mutat fluoreszcenciát. Az 530-560 nm közötti zöld szűrővel a köpeny gyengén pirosan fluoreszkál, ami hiányzik a belső rétegből.

Referencia minta

Múzeumi mintaszám: BP 92152. *Egyéb gyűjteményi mintaszám:* HU 119. *Gyűjtési hely és időpont:* Püspökladány, 63 éves ültetett csertölgyesben, 1998. 06. 02. *A talajmintát gyűjtötte:* Jakucs E. *A mikorrhizát izolálta:* Jakucs E. *Meghatározás:* a termőtest és a mikorrhiza azonosítása alapján DNS/RFLP-analízissel. *A termőtestet meghatározta:* Albert L.

4.2. Egyes erdei fák leggyakoribb ektomikorrhizái

4.2.1. A fehér nyár (*Populus alba* L.) ektomikorrhizái alföldi erdőkben (4.16. kép)

A magyarországi erdők ektomikorrhizáinak vizsgálata során a legtöbb új eredményt a száraz, homokos talajú, alföldi nyárasok adták, amelyeknek két, egymáshoz közeli és igen hasonló adottságú állományából (Tompá és Kelebia) vettünk mintákat. A két állományból 1997 és 1999 között vett fehér nyár gyökérmintákból összesen több mint 70 különböző ektomikorrhiza morfortípust különítettünk el. Ezekből csak a 14 leggyakoribbat határoztunk meg faji vagy nemzetségi szinten (**4.1. táblázat**). Megbecsültük a jellemző morfortípusok relatív gyakoriságát és könnyen vizsgálható mikromorfológiai tulajdonságok alapján mikorrhiza határozókulcsot készítettünk, ami alapot adhat a terület ektomikorrhizáinak részletesebb kvantitatív-ökológiai vizsgálatához (**Jakucs 2002**).

A taxonok meghatározása különféle módokon történt. A *Scleroderma bovista* és a *Xerocomus armeniacus* esetében a termőtestek meghatározása alapján történt az azonosítás, mivel ezeknél egyértelmű hifa- vagy rizomorfa összeköttetéseket találtunk a termőtest és a mikorrhiza között. Ezeket a megfeleltetéseket mikorrhiza-morfológiai hasonlóságok is alátámasztották. A *Tuber rapaeodorum* ektomikorrhizájának azonosságát a közelében talált

termőtestek és a *Tuber borchii*-hoz való morfológiai hasonlósága alapján feltételeztük (Rauscher és mts. 1996), és később molekuláris módszerekkel igazoltuk is (Kovács és Jakucs 2006).

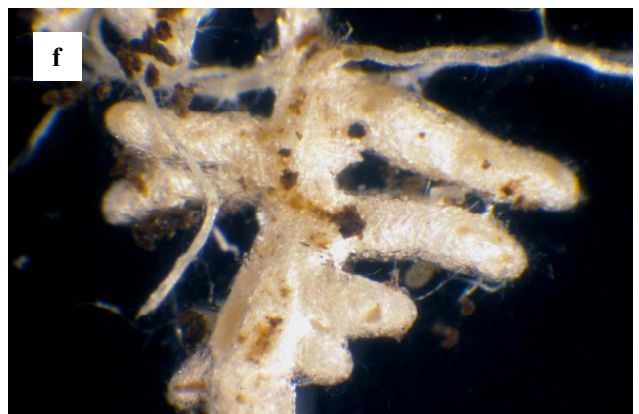
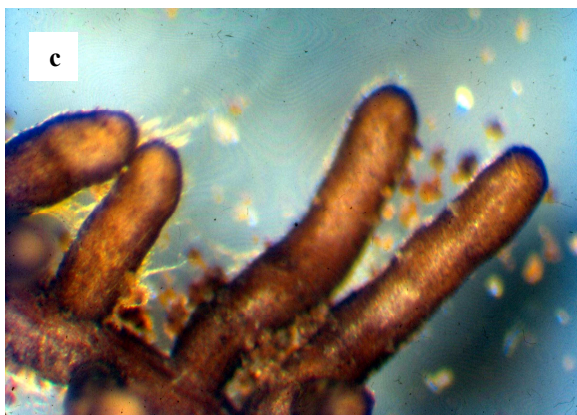
A hagyományosan meghatározott termőtestekből és a feltételezetten hozzájuk tartozó mikorrhizából kinyert rDNS-ITS RFLP-képének összehasonlításával sikeresen határoztuk meg a *Lactarius controversus* és a *Russula amoenolens* mikorrhizáját. Ezen két faj RFLP-analízisének eredményét az ektomikorrhizák leírásában publikáltuk (Jakucs és mts. 2001, Jakucs és Beenken 1999).

A három *Tomentella*-ektomikorrhiza (*T. galzinii*, *T. pilosa* és *T. subtestacea*) meghatározása rDNS ITS szekvenciáiknak *Tomentella* termőtestekből nyert génbanki szekvenciaadatokkal való összehasonlításával történt (Köljalg és mts. 2000). A többi, csak nemzeti szinten meghatározott taxon elkülönítése (*Cortinarius*, *Genea*, *Hebeloma*, *Lactarius*, *Russula* és az egyéb tomentelloid típusok) morfológiai-anatómiai bélyegeken alapult (Agerer és Rambold 2002-2004).

A mintákban leggyakoribb 14 morfotípust, amelyeket a lelőhelyek fehérnyárasaiban a *P. alba* jellemző ektomikorrhizáinak tekinthetünk, a **4.1. táblázat** foglalja össze. Az összeállításban hat újonnan felfedezett ektomikorrhiza szerepel (*Lactarius controversus*, *Russula amoenolens*, *Tomentella galzinii*, *T. pilosa*, *T. subtestacea* és *Tuber rapaeodorum*), amelyeknek részletes morfológia-anatómiai leírásait publikáltuk (Jakucs és mts. 2001, Jakucs és Beenken 1999, Jakucs és mts. 1997, Jakucs és Agerer 1999b, Jakucs és Agerer 2001, Kovács és Jakucs 2006). Ezeknek a leírása és képi dokumentációja a disszertáció 2.1. fejezetében található.

A **4.2. táblázat** az ektomikorrhizák előfordulását és relatív gyakoriságát mutatja a tompai és a kelebiai mintákban.

A **4.1. táblázatban** szereplő ektomikorrhiza típusok alapján könnyen megfigyelhető morfológiai karakterekre alapított határozókulcsot állítottunk össze, amely segítheti a terület ektomikorrhizaközösségeinek részletesebb vizsgálatát, beleértve a kvantitatív és ökológiai vizsgálatokat is. Ezt tartalmazza a **4.3. táblázat**.



4.16. kép. a. A fehér nyár (*Populus alba* L.) és néhány jellegzetes ektomikorrhizatípusa a tompai-kelebiai mintaterületen. Tomentelloid típusok: b. sárga köpenyű, cisztídiumos típus (*Tomentella pilosa*), c. barna köpenyű típus (*T. stuposza-szerű*). d. Sima felszínű, világos köpenyű típus (*Lactarius* vagy *Russula*). Differenciált rhizomorfás mikorrhizák: e. *Xerocomus armeniacus*, f. *Scleroderma bovista*.

4. 1. táblázat. A *Populus alba* leggyakoribb mikorrhizái a tompai-kelebiai területen (abc sorrendben)

Ekto-mikorrhiza típus/faj	Morfológiai jellemzők					
	Szín	Köpeny	Rizomorfa	Cisztidium	Csat	Jellemző bélyeg
¹ <i>Cortinarius</i> spp.	Feh	PL	NEM DIFF	-	+	Gyapjas felszín
¹ <i>Genea</i> sp.	B (S)	PSZ-A	-	Gömbszerű	-	Vastag kiágazó hifák
¹ <i>Hebeloma</i> spp.	O	PL	-	-	+	Vattás felszín
² <i>Lactarius controversus</i> Pers.	Feh (S)	PL	-	-	-	Rozetta kristályok
¹ <i>Lactarius</i> spp.	Feh (S)	PL	-	-	-	Sima felszín
² <i>Russula amoenolens</i> Romagn.	Feh (S)	PL	-	Palack alakú	-	Rövid tüskés felszín
¹ <i>Russula</i> spp.	Feh (S)	PL	-	Palack alakú	-	Rövid tüskés felszín
³ <i>Scleroderma bovista</i> Fr.	Feh	PL	DIFF	-	+	Vattás felszín
¹ tomentelloid típusok	B, Fek	PSZ-A	-	-	+ or -	Barna, csat + vagy -
⁴ <i>Tomentella galzinii</i> Bourd.	O, S	PSZ-A	NEM DIFF	Csatos	+	Kanyargós hifa -
⁴ <i>Tomentella pilosa</i> Bourd. & Galz.	O, S	PSZA	DIFF	Csatos	+	Kanyargós hifa +
⁴ <i>Tomentella subtestacea</i> Bourd. & Galz	O, S	PSZ-A	DIFF	Csatos	+	Kanyargós hifa +
¹ <i>Tuber rapaeodorum</i> Tul.	O, S	PSZ-E	-	Ar-alakú	-	Hosszú tüskés felszín
³ <i>Xerocomus armeniacus</i> Quéél.	Feh (S)	PL	DIFF	-	-	Ezüstös köpeny

Rövidítések: Színek: Feh (fehér), B (barna), S (sárga), O (okker), Fek. (fekete); Köpeny: PL (plektenhimatikus, PSZ (pszeudoparenhimatikus), A (anguláris), E (epidermoid); Rizomorfák: NEM DIFF (nem differenciált), DIFF (differenciált); Jellemző bélyegek: Kanyargós hifa (kanyargós, vékony marginális hifák a rizomorfán); Meghatározás módja: ¹morfológiai alapon, ²ITS –RFLP-analízissel, ³rizomorfa kapcsolattal a termőtest és a mikorrhiza közötti, ⁴ITS- szekvencia alapján, + (van), - (nincs).

4. 2. táblázat. A jellemző ektomikorrhizák relatív gyakorisága a *Populus alba*-ról gyűjtött mintákban a tompai és kelebiai területen. (Jelölés: + (<10%); ++ (10-50%); +++ (50-90%); ++++ (>90%); - (nincs jelen).

Mikorrhiza	Gyűjtési időpont	1997 július		1998 április		1998 június		1998 október		1999 június	
		Tompa	Kelebia	Tompa	Kelebia	Tompa	Kelebia	Tompa	Kelebia	Tompa	Kelebia
<i>Cortinarius</i> spp.	Gyűjtési hely	-	-	-	-	-	-	++	++	-	-
<i>Geuea</i> spp.		-		-	-	-	-	+	++	-	-
<i>Hebeloma</i> spp.		-	++	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lactarius controversus</i>		-	-	-	-	-	-	++	-	-	-
<i>Lactarius</i> spp.		-	+++	+++	-	+	-	+	-	++	-
<i>Russula amoenolens</i>		-	-	-	-	-	-	-	++	-	-
<i>Russula</i> spp.		+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Scleroderma bovista</i>		+	-	-	-	-	-	+	-	++	-
<i>Tomentella</i> spp.		++	++	+	++	++	+	++	++	++	+
<i>Tomentella galzinii</i>		+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tomentella pilosa</i>		-	-	+	-	++	-	-	-	++	-
<i>Tomentella subtestacea</i>		-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Tuber rapaeodorum</i>		++	-	+	-	++	+	++	++	-	++
<i>Xerocomus armeniacus</i>		-	++	-	+++	-	+++	-	++	-	+++

4. 3. táblázat. A *Populus alba* L. a tompai és kelebiai mintaterületen gyakori ektomikorrhizáinak határozókulcsa

1a A mikorrhiza színe feketésbarna vagy barna, a köpeny szerkezete pszeudoparenhimatikus, kiágazó hifák hiányoznak vagy jelen vannak, színtelenek vagy barnák, csatosak vagy csat nélküliek	
	<i>tomentelloid mikorrhizák</i>
b A mikorrhiza nem fekete vagy barna	2
2a Cisztídium nincs, a köpeny plektenhimatikus	3
b Cisztídium van	5
3a A mikorrhiza felszíne vattás, a köpeny plektenhimatikus, a kiágazó hifák csatosak, erősen differenciált szerkezetű rhizomorfák vannak	<i>Scleroderma bovista</i>
b A mikorrhiza felszíne sima	4
4a Rhizomorfa nincs, a felszínt rozetta alakú Ca-oxalát kristályok borítják, a köpeny zselatinszerű réteggel borított, plektenhimatikus, a középső rétegben tejcsövek vannak	
	<i>Lactarius controversus</i>
b Rhizomorfa van, amely erősen differenciált, a mikorrhiza fehéres-sárgás, a köpeny plektenhimatikus	<i>Xerocomus armeniacus</i>
5a A cisztídiumok csat nélküliek	6
b A cisztídiumok csatosak, szeptumokkal; a köpeny pszeudoparenhimatikus-anguláris, a mikorrhiza sárgás-okker, a kiágazó hifák csatosak, rhizomorfa van	7
6a A cisztídiumok kihegyesedő végű palack alakúak, a kisebbek gombban végződhetnek, a köpeny plektenhimatikus, zselatinszerű réteggel a felszínén	<i>Russula amoenolens</i>
b A cisztídium árszerű, csatok nélküli; a köpeny pszeudoparenhimatikus-epidermoid, a mikorrhiza sárgás-okkerbarna	<i>Tuber rapaeorum</i>
7a A cisztídium vastag falú, a rizomorfa differenciálatlan	<i>Tomentella galzinii</i>
b A cisztídium vékony falú, a rizomorfa differenciált, kanyargós, vékony marginális hifákkal	8
8a A cisztídium kék vagy barnás-fekete pigmentet tartalmaz, hossza 25-30 µm,	<i>Tomentella subtestacea</i>
b A cisztídium nem pigmentált, a vége kissé bunkós, hossza 55-60 µm	<i>Tomentella pilosa</i>

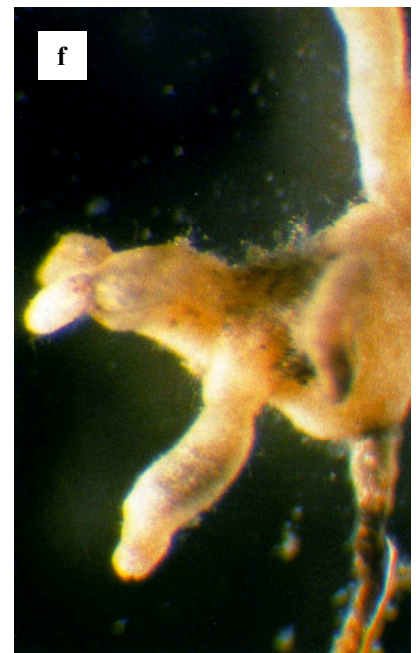
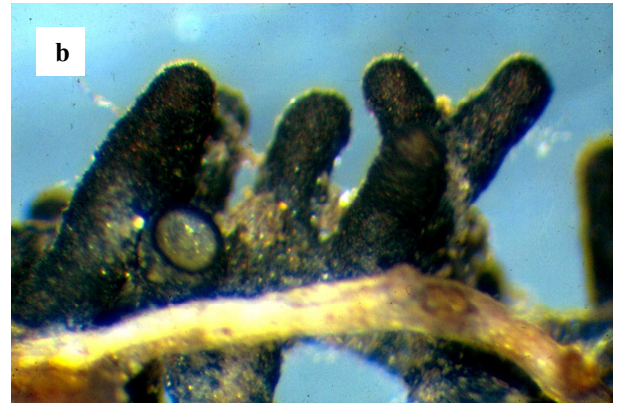
4.2.2. Tölgyek (*Quercus spp.*) ektomikorrhizái alföldi erdőkben (4.17. kép)

A magyarországi alföldi tölgyesek ektomikorrhizáinak megismerését célzó vizsgálatainkat a Hortobágyi Nemzeti Park területéhez tartozó, szolonyec talajon telepített tölgyesekben kezdtük meg. Az ERTI Püspökladányi Állomásának területéről 1998 és 2001 között három erdőállományból, több alkalommal gyűjtöttünk talajmintákat. Összesen 27 talajmintából több mint 30 ektomikorrhiza morfortípust különítettünk el. Ezek közül 12-t határoztunk meg faji vagy nemzetségi szinten a fent leírt molekuláris vagy morfológiai módszerekkel. Egyes nemzetségeken belül több morfortípust is el tudtunk különíteni, de ezeket itt most összevontan kezeljük. Kiszámítottuk a jellemző morfortípusok relatív gyakoriságát és könnyen vizsgálható mikromorfológiai tulajdonságok alapján mikorrhiza határozókulcsot készítettünk, ami alapot adhat a terület ektomikorrhizáinak részletesebb kvantitatív-ökológiai vizsgálatához (**Jakucs és Csiha 2002-2004**).

A három mintavételi terület leggyakoribb 12 ektomikorrhiza típusának fő morfológiai jellemzőit a **4.4. táblázat** tartalmazza. Ezeket a mikorrhizákat tekinthetjük a vizsgált terület tölgyeseiben az ektomikorrhiza közösségek legjellegzetesebb ismert tagjainak. A területről származó mintákban három új ektomikorrhizát találtunk, ezek részletes morfológiai-anatómiai leírását publikáltuk. Közülük a *Xerocomus lanatus*-t (**Jakucs és Beenken 2001, Jakucs 2002a**) és a *Tomentella stuposa*-t (**Jakucs és mts. 2005a**) molekuláris módszerekkel (ITS RFLP-, illetve szekvenciaanalízis segítségével) sikerült azonosítani, egy pedig, a "*Quercirhiza alboviolacea*" meghatározatlan (**Jakucs 2001, Jakucs 2002b**). Feldolgozásuk és képi dokumentációjuk a 2.1. fejezetben található.

A **4.5. táblázat** a legfontosabb ektomikorrhiza típusok előfordulását és relatív gyakoriságát mutatja az egyes mintavételi helyek és mintavételi időpontok szerint csoportosítva.

A **4.4. táblázatban** szereplő mikorrhiza típusokra a könnyen vizsgálható mikromorfológiai jellegzetességek alapján határozókulcsot állítottunk össze (**4.6. táblázat**), amely alapját képezheti a terület ektomikorrhizaközösségei kvantitatív felmérésének és részletes ökológiai vizsgálatának.



4.17. kép. a. A püspökladányi mintaterület jellegzetes fafaja a csertölgy (*Quercus cerris*) és néhány jellegzetes ektomikorrhizatípusa: b. *Tomentella stuposa*, c. *Xerocomus lanatus*. d. *Genea* sp, e. *Russula foetens*-szerű f. *Quercirhiza alboviolacea*

4.4. táblázat. A *Quercus robur* és *Q. cerris* leggyakoribb ektomikorrhizái a vizsgált hortobágyi erdőkben (abc sorrendben)

Ektomikorrhiza morfortípus/faj	Morfológiai jellemzők					
	Szín	Köpeny	Rhizomorfa	Cisztidium	Csat	Jellegzetesség
¹ <i>Cenococcum geophilum</i>	Fek	Pl	-	-	-	Merev, fekete kiágazó hifák
¹ <i>Geuea</i> sp.	B	Psz-A	-	-	-	Vastag, szemölcsös kiágazó hifák
¹ <i>Hebeloma</i> sp.	Feh, O	Pl	-	-	+	Vattás felszín
¹ <i>Hymenoscyphus ericae</i>	B	Pl	-	-	-	Barna kiágazó hifák
¹ <i>Lactarius</i> spp.	Feh (S)	Psz	-	-	-	Tejcsövek
„ <i>Quercirrhiza alboviolacea</i> ”	Feh	Psz-A	-	-	-	Lilás csúcsok, vattás felszín
¹ <i>Russula</i> spp.	O (S)	Pl	-	Palack-alakú	-	Rövid tüskés felszín
⁴ <i>Tpomentella galzinii</i> Bourd.	S	Psz-A	Nem diff	Csatos, árszerű	+	Csatos többsejtű cisztidiumok
⁴ <i>T. stuposa</i>	B, Fek	Psz-A	Nem diff	-	+	Pigmentáció, gömbsejt csoportok
⁴ <i>T. sublilacina</i> Ellis. Holw.	B	Psz-E	-	Csatos, hosszú	+	Robusztus, egyenes cisztidiumok
⁴ tomentelloid típus	B (Fek)	Psz-A	-	-	+	Felszíni gömbsejtek
⁴ <i>Tuber rapaeodorum</i> Tul.	S, O	Psz-E	-	Árszerű	-	Hegyes cisztidiumok
⁴ <i>Tuber borchii</i> -típus	S, O	Psz-E, A	-	Árszerű	-	Hegyes cisztidiumok
^{2,3} <i>Xerocomus lanatus</i> (Rostk.) Sing.	Feh (S)	Pl	Diff	-	-	Köpenyen sárga foltok

Rövidítések: Színek (Feh: fehér, Fek: fekete, B: barna, S: sárga, O: okker; Köpeny: Pl (plektenhimatikus), Psz: pszeudoparenhimatikus, A: anguláris, E: epidermoid; Rizomorfa: nem diff: nem differenciált, d: differenciált. A meghatározás módszere: ¹morfológiai alapon, ²ITS – RFLP analízissel, ³rizomorfa kapcsolattal, ⁴rDNS-ITS szekvencia-analízissel. + (van), - (nincs).

4.5. táblázat. A püspökladányi terület leggyakoribb ektomikorrhizáinak relatív gyakorisága az egyes mintavételi pontokról származó talajmintákban *A mintavételi időpontok jelzése: 1 (1998 04. 08.), 2 (1998 06. 02.), 3 (1999 06. 07.), 4 (2000 04. 24.), 5 (2001 06. 10).
Relatív gyakorisági kategóriák: + (<10%), ++ (10-50%), +++ (50-90%), ++++ (>90%).

Mintavétel	Helye Időpontja*	1. pont (idős <i>Q. robur</i>)					2. pont (fiatal <i>Q. robur</i>)					3. pont (<i>Q. cerris</i>)				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Mikorrhiza morfortípus/faj																
<i>Cenococcum geophilum</i>		-	+	++	-	-	-	-	-	+	-	++	+++	-	-	++
<i>Genea spp</i>		-	++	-	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hebeloma spp</i>		-	-	-	-	-	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hymenoscyphus ericae</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	+++	-	-	-	-	-
<i>Lactarius spp.</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
„ <i>Quercirhiza alboviolacea</i> ”		-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-
<i>Russula spp.</i>		+	++	+	++	++	-	-	+	++	++	-	-	-	-	-
<i>Tomentella gatzinii</i> Bourd.		-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>T. stiposa</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+++	-	-	-	-
<i>T. subtilacina</i> Ellis. Holw.		-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>tomentelloid típus</i>		-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Tuber borchii</i> -típus		+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tuber rapaeodorum</i> Tul.		-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Xeroconus lanatus</i> (Rostk.) Sing.		-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	+	-	-	-

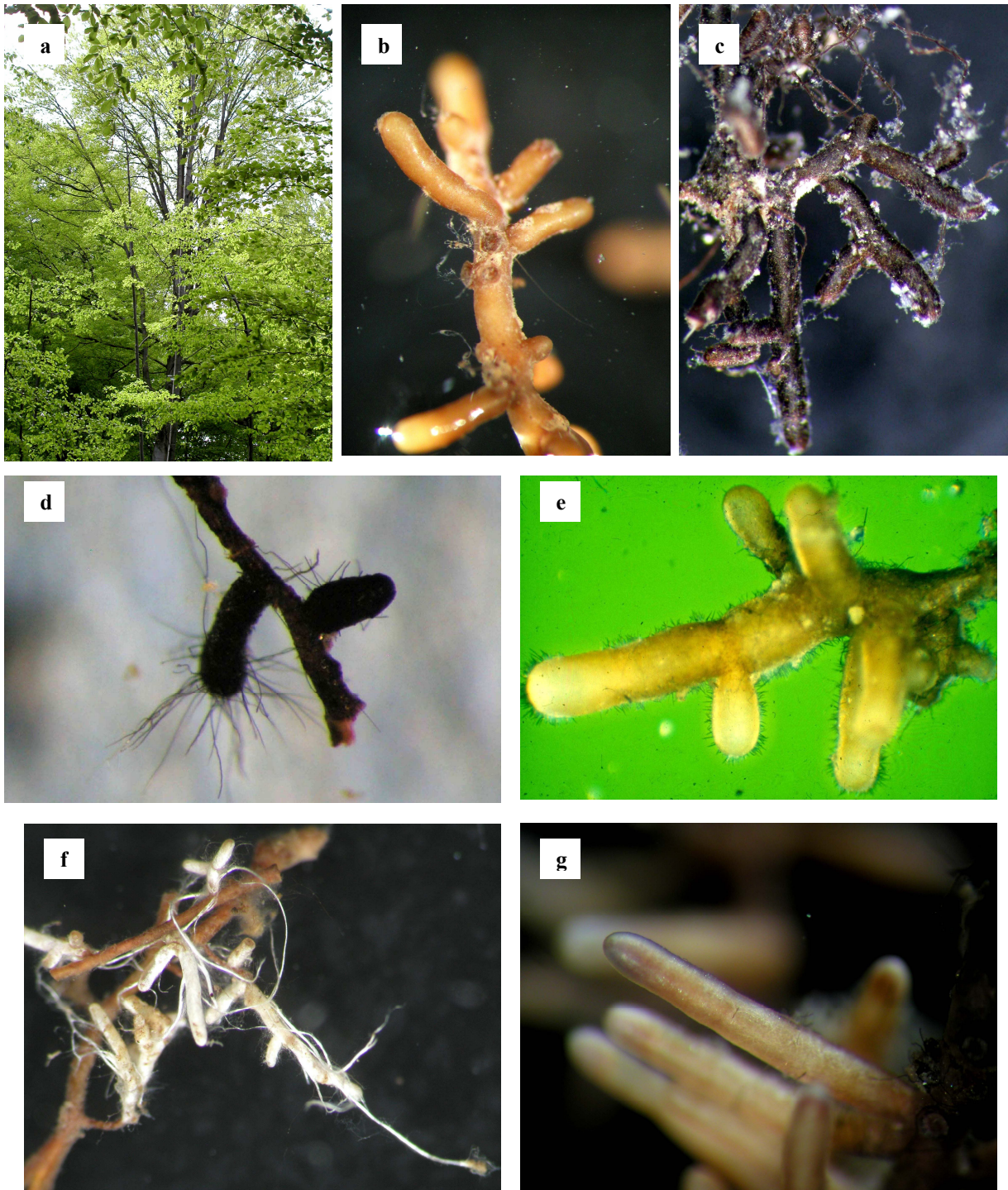
4. 6. táblázat. A püspökladányi terület eddig megismert ektomikorrhizáinak határozókulcsa

1a A mikorrhiza köpenye fekete vagy barna	2
1b A köpeny fehér, sárgásfehér, sárga vagy okker	5
2a A köpeny szurokfekete, plektenhimatikus, parketta-mintázatú. A kiágazó hifák feketék, merevek, csat nélküliek. <i>Cenococcum geophilum</i>	
2b A köpeny feketésbarna vagy barna, a köpeny és a kiágazó hifák másmylenek	3
3a A köpeny barna, plektenhimatikus, sűrűn szeptált hifákból épül fel, a kiágazó hifák sima felszínűek <i>Hymenoscyphus ericae</i>	
3b A köpeny pszeudoparenhimatikus	4
4a A köpeny barna vagy sárgásbarna, pszeudoparenhimatikus, nagy, anguláris sejtekkel, a kiágazó hifák vastagok, csat nélküliek, szemölcsösek, hagymaszerű alapi sejttel <i>Genea sp.</i>	
4b A köpeny barna vagy feketésbarna, pszeudoparenhimatikus anguláris vagy epidermoid, a kiágazó hifák csatosak <i>Tomentella spp.</i>	
5a A köpeny plektenhimatikus	6
5b A pszeudoparenhimatikus	9
6a. Rizomorfa van	7
6b Rizomorfa nincs	8
7a A rizomorfa nem differenciált, a köpenyt sűrű felszíni sejthálózat borítja, a kiágazó hifák csatosak <i>Thelephoraceae-típus</i>	
7b A rizomorfa erősen differenciált, vastag centrális hifával, a köpeny fehér, citromsárga foltokkal, felszíne síma, hifái nem csatosak <i>Xerocomus lanatus</i>	
8a A köpenyt sűrű, vattás hifahálózat borítja, a hifák csatosak <i>Hebeloma spp.</i>	
8b A köpeny felszíne rövid tüskés, palack alakú cisztidiumok borítják, csatok nincsenek <i>Russula spp.</i>	
9a A köpeny felszíne sűrűn vattás, a köpeny piszkosfehér, a csúcsok lilásak, a hifák nem csatosak <i>“Quercirhiza alboviolacea</i>	
9b A köpeny felszíne nem vattás	10
10a A köpeny felszíne sima, benne tejsövek vannak, a hifák nem csatosak <i>Lactarius spp.</i>	
10b A köpeny sárga, pszeudoparenhimatikus-anguláris, többsejtű csatos cisztidiumokkal a felszínén. Differenciálatlan rizomorfája van <i>Tomentella galzinii</i>	

4.2.3. A bükk ektomikorrhizái hegyvidéki erdőkben (4.18. kép)

Ebben a fejezetben összefoglaljuk a bükk-ektomikorrhizák hazai vizsgálatainak eddigi eredményeit, amelyek egy folyamatban lévő, hosszútávú kutatási programnak csak az első állomását jelentik. A 2006-tól induló, négyéves OTKA pályázatunk célkitűzése ugyanis a magyarországi bükkösök ektomikorrhizaközösségeinek részletesebb megismerése, amelyet három mintaterületen szándékozunk vizsgálni (Bükk-hegység, Mátra és Órség). Ezek közül a bükki terület vizsgálatát már több éve megkezdjük. 2002 és 2008 között tíz időpontban gyűjtöttünk mikorrhizas gyökérmintákat a Bükki Nemzeti Park Őserdő nevű védett bükkös állományából. A négy év során összesen 35 talajmintát dolgoztunk fel, amelyekből több, mint négyszáz egyedi ektomikorrhizát különítettünk el.

Ezeknek a faji azonosítása még csak részben történt meg, de folyamatban a minták PCR alapú ITS-szekvenciaanalízisen alapuló meghatározása. Az eddigi vizsgálatok során a **4.7. táblázatban** szereplő ektomikorrhizákat sikerült meghatározni mikroszkópos vagy molekuláris módszerekkel. A táblázat összefoglalja az eddigi vizsgálatokban leggyakoribb morfortípus-csoportok előfordulását és relatív gyakoriságát a különböző mintavételi időpontokban. A vizsgálatoknak ebben a stádiumában még csak tájékoztató adatokat szolgáltatunk a terület ektomikorrhizaközösségének összetételére vonatkozóan, azt azonban már most is megállapíthatjuk, hogy a területen a mind fajszámban, mind mennyiségüket tekintve a világos köpenyű EM-fajok dominálnak az ektomikorrhizaközösségben.



4.18. kép. a. A bükk (*Fagus sylvatica*) néhány jellegzetes ektomikorrhizája a bükki Őserdőben. b. Sárga köpenyű *Lactarius* sp., c. Sötétbarna, rhizomorfás *Tomentella* sp., d. *Cenococcum geophilum*, e. *Tuber puberulum*, f. Fehér, rhizomorfás boletoid típus, g. Világos köpenyű russuloid típus (*Lactarius* vagy *Russula*).

4.7. táblázat. A bükk (*Fagus sylvatica*) leggyakoribb ektomikorrhiza-típusainak előfordulása és relatív gyakorisága az Őserdőben gyűjtött talajmintákban.

Gyűjtési időpontok: 1. (2002.05.01.), 2. (2002. 11.01.), 3. (2003.04.18), 4. (2003. 10.21.), 5. (2004. 10.14.), 6. (2005.05.19.), 7. (2005. 10.23.), 8. (2006.10.23.), 9. (2007.10.10.), 10. (2008.06.08.). Relatív gyakorisági kategóriák: + (<10%), ++ (10-50%), +++ (50-90%), ++++ (>90%). Rövidítések: köpeny P (plektenhimatikus), A (anguláris), E (epidermoid)

Mikorrhiza morfortípus-csoport	Relatív gyakoriság az egyes gyűjtési időpontokban									
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
<i>boletoid típus</i>	-	+	-	++++	++	++	+	+	-	-
<i>Byssocorticium atrovivens</i>	-	+	-	+	-	-	-	+++	-	-
<i>Cenococcum geophilum</i>	-	+	+	-	+	-	+	-	+	+
<i>Clavulina sp.</i>	-	-	+	-	-	-	-	++	-	-
<i>Humaria hemisphaerica</i>	-	++	+	+	-	-	++++	+	++	-
<i>Hymenoscyphus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Inocybe (petiginosa?)</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Entoloma sp.</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lactarius (sárga)</i>	-	+++	++	+	+++	++++	++++	+++	+++	++
<i>Lactarius sp.(A)</i>		+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Lactarius (E) vellereus</i>	++	-	+	+	++	++	++	-	+	-
<i>Lactarius (P)</i>	+++	+	++	+	+	++	+	-	+	+
<i>Pachyphloeus sp.</i>	++	-	+	-	-	-	-	+	-	+
<i>Piloderma croceum</i>	-	-	-	-	-	-	-	+++	-	-
<i>Russula sp.</i>		+	-	-	+	-	+	+	-	-
<i>Sebacina sp.</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Tomentella atroarenicolor</i>	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. ramosissima</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. stuposa</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Egyéb tomentelloid</i>	+	+	++	+	+	++	+	+	++	++
<i>Tricholoma album</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>T. sulphureum</i>						+				
<i>Tuber puberulum</i>	-	-	++	-	-	+	-	+	-	-

4.3. A hazánkból eddig ismert tomentelloid ektomikorrhizák bemutatása és jellemzése

A magyarországi lombos erdőkben 1998 óta végzett ektomikorrhiza-vizsgálatok igazolták, hogy a tomentelloid ektomikorrhizák közönséges és gyakori tagjai a hazai erdei életközösségeknek. Munkánk során 31 különböző tomentelloid ektomikorrhiza morfortípust mutattunk ki alföldi nyárasokból (**Jakucs 2002**), 18-at alföldi tölgyesekből és 25-öt találtunk a bükk-i Őserdőben. Az utóbbi gyűjtési hely mintáinak feldolgozása még nem fejeződött be, ezért eredményeit a jelen dolgozat még nem tartalmazza. A különböző lelőhelyeken talált morfortípusok között természetesen átfedések lehetnek. A Függelékben közölt **F 1. táblázatban** foglaltuk össze valamennyi, általunk gyűjtött (csak részben meghatározott), magyarországi tomentelloid ektomikorrhiza minta előfordulását, lelőhelyi és gyűjteményi adatait, valamint (ha van DNS szekvencia-adata) génbanki számát.

Magyarországi lelőhelyekről eddig összesen kilenc különböző tomentelloid ektomikorrhizát jellemeztünk részletesen. Ezek közül négynek (*Tomentella galzinii*, *T. pilosa*, *T. subtestacea*, *T. stuposa*) a részletes morfológiai-anatómiai leírásait a 4.2.1. fejezetben már ismertettük. A fentiekén kívül még öt új, alföldi nyárasokból és tölgyesekből származó tomentelloid morfortípus mikroszkópos és molekuláris vizsgálatait fejeződtek be. Ezek rövid jellemzését és képi dokumentációját mutatjuk be az alábbiakban (4.3.1. fejezet). Az ektomikorrhizák meghatározását a magi rDNS ITS régiójának szekvenciáin alapuló filogenetikai analízis segítségével végeztük, ismert termőtestekből származó génbanki szekvenciákkal összehasonlítva. Ennek a vizsgálatnak az eredményeit tartalmazza a 4.3.2. fejezet.

4.3.1. A tomentelloid ektomikorrhizák morfortípusainak jellemzése

Az összesen kilenc részletesen leírt tomentelloid ektomikorrhiza morfortípus közül többet faji szinten is azonosítottunk, de néhányat a nemzetség elégtelen szekvenciaadatai miatt csak a jövőben lehet pontosabban meghatározni. Ezért az alábbiakban az összes, morfológiailag és molekulárisan is egyértelműen különböző mikorrhizát egységesen, morfortípusként (rövidítve Mt.) említjük, tekintet nélkül arra, hogy faji szinten meghatározott-e vagy sem és 1-től 9-ig folyamatosan számozzuk.

4.3.1.1. Az 1. morfortípus jellemzése

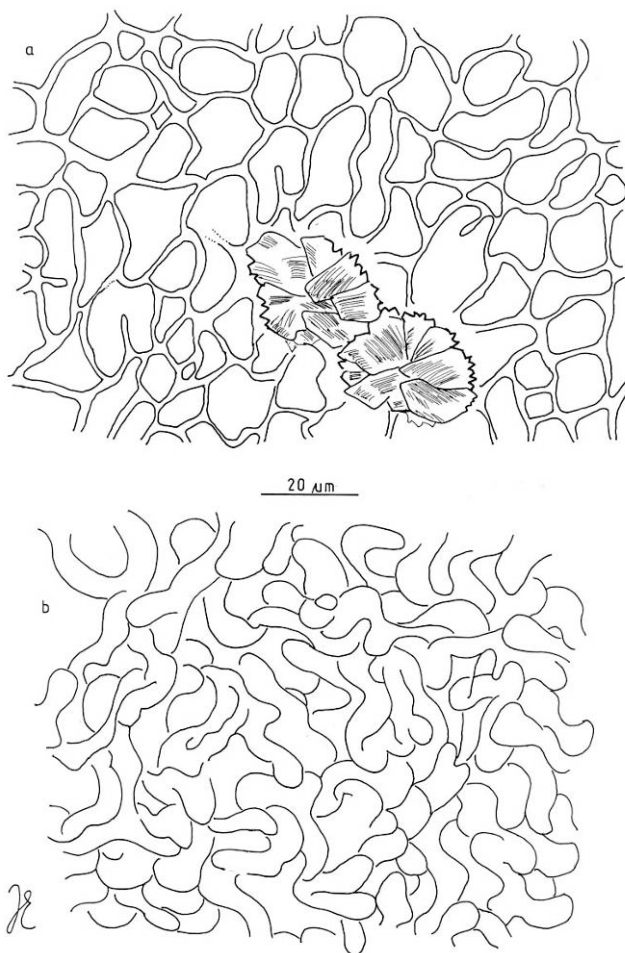
Az 1. morfortípus jelenlétét több magyarországi mintaterületen is igazoltuk. Tompán és Kelebián a fehér nyár, Püspökladányban és Gödöllőn különböző tölgy fajok, a bükki Őserdőben pedig a bükk gyökereiről is kimutattuk, bár egyik helyen sem volt tömeges. Ez a mikorrhiza jellegzetes anatómiai sajátosságai miatt könnyen felismerhető és DNS-vizsgálataink alapján, mint *Tomentella galzinii*, faji szinten meghatározottnak tekinthető. Morfológiai-anatómiai leírása „*Quercirhiza fibulocytidiata*” néven még a meghatározása előtt megtörtént. Ez volt Magyarország területéről az első publikált ektomikorrhiza leírás (Jakucs és mts. 1997, 1998). Részletes jellemzését a 4.1.8. fejezet tartalmazza.

4.3.1.2. A 2. morfortípus jellemzése

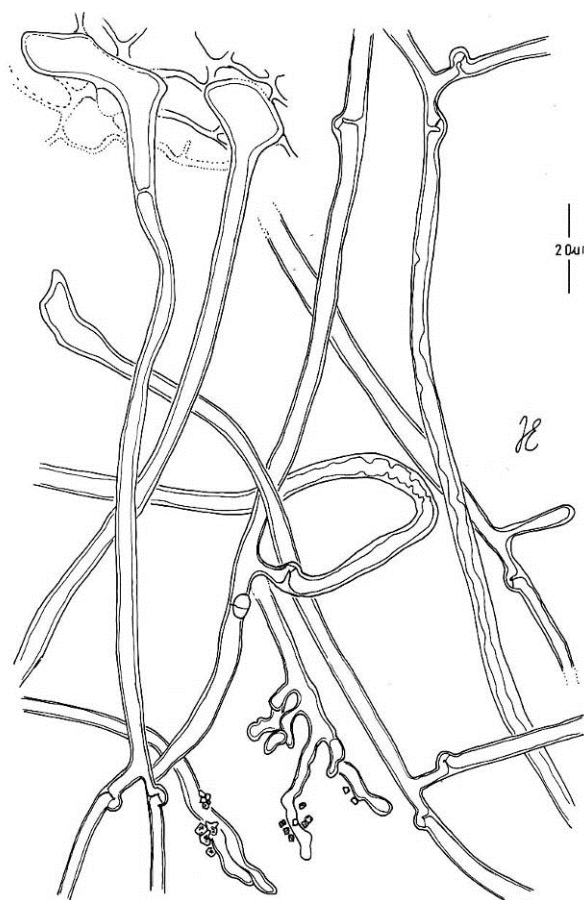
A 2. morfortípust egyetlen alkalommal találtuk nyár gyökéren. Mind az ITS-szekvenciák összehasonlítása, mind pedig anatómiai sajátosságai alapján *Tomentella subtestaceae*-ának határozható meg (Jakucs és Agerer 2001, Köljalg és mts. 2001, Jakucs 2002c). Részletes leírását a 4.1.14. fejezetben láthatjuk.

4.3.1.3. A 3. morfortípus jellemzése (vizsgált minta: BP 96986)

Az ektomikorrhiza barnásfekete, az elágazási rendszer monopodiális-piramidális. A felszíne sűrűn gyapjas, nagy, egyenes kiágazó hifákkal. (4.39. ábra). A külső köpenyréteg pszeudoparenhimatikus, nagy, anguláristól globulárisig változó alakú, 2-3 µm falvastagságú sejtekből szerveződik (4.38.a ábra). A belső rétegek plektenhimatikus-epidermoid átmenetet mutatnak, sejtfaluk vékony (4.38.b ábra). A köpeny felszínén egyes helyeken elpusztult sejtmaradványokból keletkezett pikkelyszerű képződmények láthatók. A kiágazó hifák egyenesek, enyhén hajlottak, elágazók és rendkívül robusztusak, átmérőjük elérheti a 10 µm-t. A hifák vastagfalúak (1-2), csatosak, nagy, kiszélesedő, 25-40 µm átmérőjű lábsejtekkel, amelyek a köpeny anguláris rétegéből erednek. A hifavégek szabálytalanul elágaznak, ragadósak, talajszemcsékkel a felszínükön (4.39. ábra).



4.38. ábra. A 3. Mt. anatómiája. – a. A köpeny nagy, vastagfalú, anguláris-globuláris sejtekből álló külső rétege sejtmaradványokból keletkezett pikkelyekkel a felszínén. – b. A plektenhimatikus-epidermoid belső réteg.



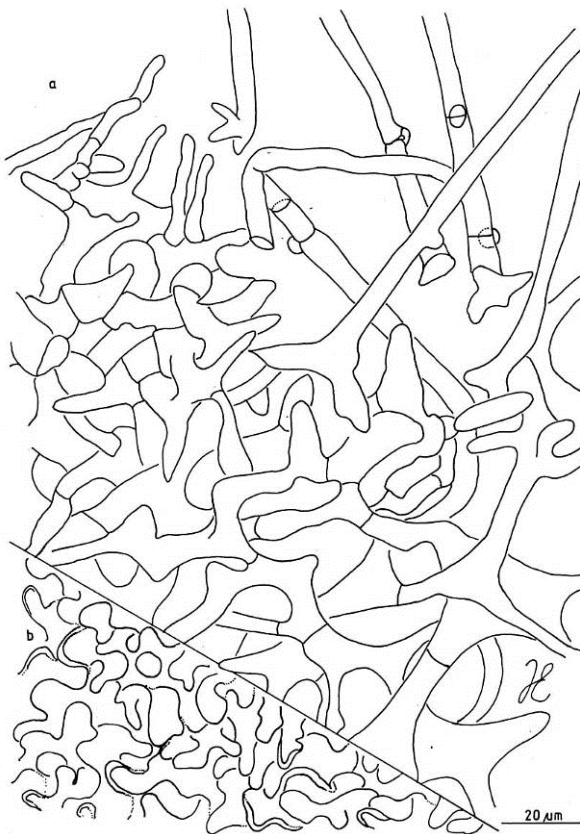
4.39. ábra. A 3. Mt. extrém robusztus, csatos, vastagfalú kiágazó hifái nagy alapi sejtekkel és szabálytalanul elágazó, ragadós végekkel.

4.3.1.4. A 4. morfortípus jellemzése (vizsgált minta: BP 96987)

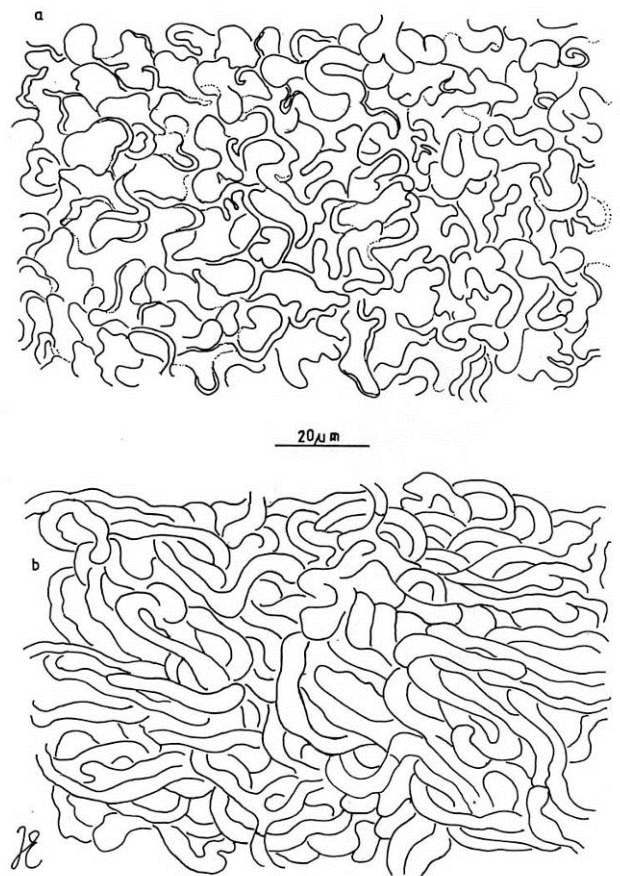
Az ektomikorrhiza barna, az elágazási rendszer monopodiális-piramidális. A felszín gyapjas, egyenes kiágazó hifákkal. A köpeny az idősebb részekén zselatinszerű mátrixszal borított vagy egyes helyeken kiterjedt, háromszögletű vagy szarv-alakú sejtekből álló hálózat van a felszínén, amelyből kiágazó hifák erednek (4.40.a ábra). A köpeny külső rétege pszeudoparenhimatikus, a sejtek szabálytalanul angulárisak, megnyúltak, vagy átmenetet mutatnak az epidermoid forma felé. (4.40.a, b ábra). A középső réteg (4.41.a ábra) kisméretű (1-3 µm-es), változó falvastagságú epidermoid sejtekből áll. A belső réteg plektenhimatikus, mintázatot nem mutat (4.41.b ábra). A fiatal kiágazó hifák (4.42. ábra)

hosszúak és extrém egyenesek és merevek, vékonyfalúak, csatosak és nagy, kiszélesedő talpi résszel erednek a felszíni hifahálózattól. Átmérőjük az alapjuknál 8-10 μm és 4-5 μm a csúcs közelében.

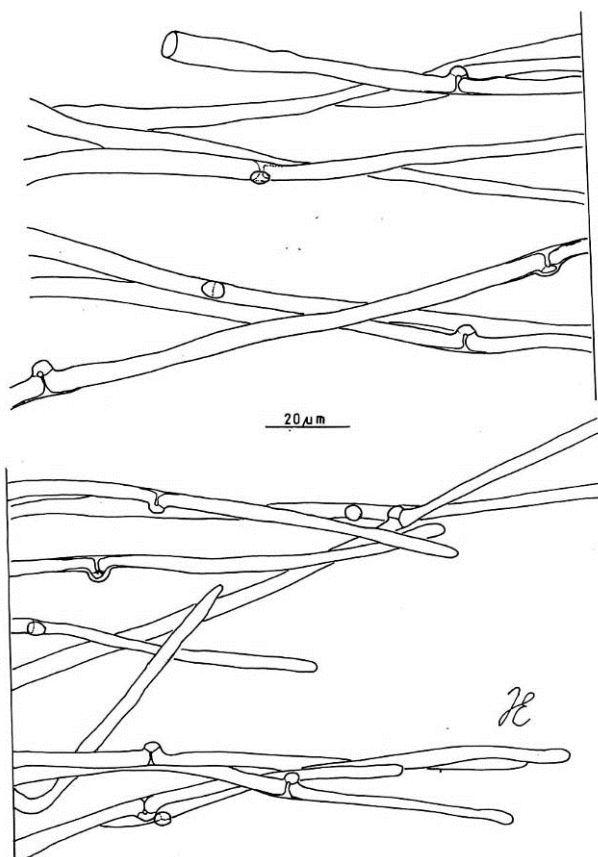
Néhány rövidebb, cisztídium-szerű kiágazó hifa is látható a felszínen (4.40.a ábra). Az idősebb hifák vastagabb falúak (kb. 1 μm), gyakran könyökszerű kiövésekkel, sejtfaik a hifacsúcson sapkaszerűen megvastagodnak. Rizomorfákat nem lehetett megfigyelni.



4.40. ábra. A 4. morfortípus anatómiája. a. a külső köpenyréteg, a felszínén nagy, három-négyszögletes, szarvszerű sejtekből álló hálózattal, b. a külső réteg és az epidermoid középső réteg átmenete



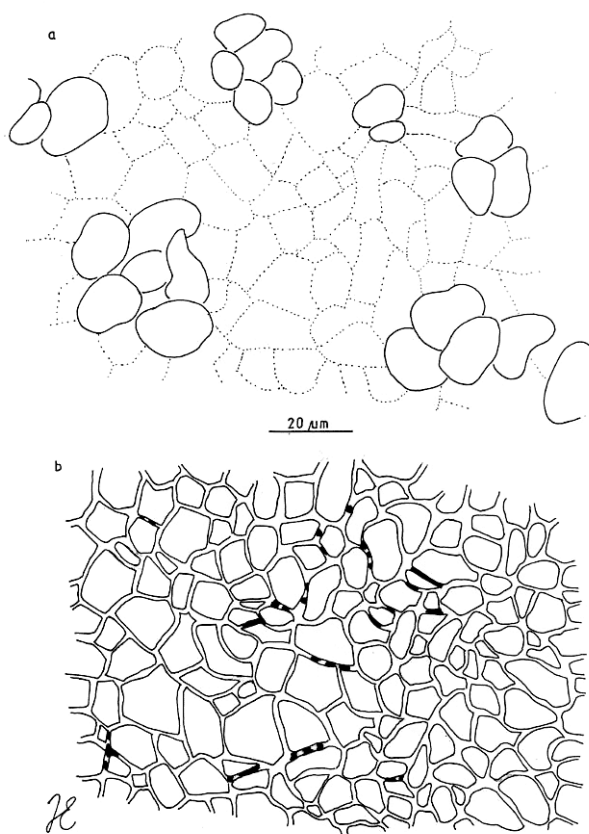
4.41. ábra. A 4. morfortípus anatómiája. a. középső köpenyréteg kisméretű, egyenlőtlen falvastagságú epidermoid sejtekkel, b. a belső, plektenhimatikus köpenyréteg



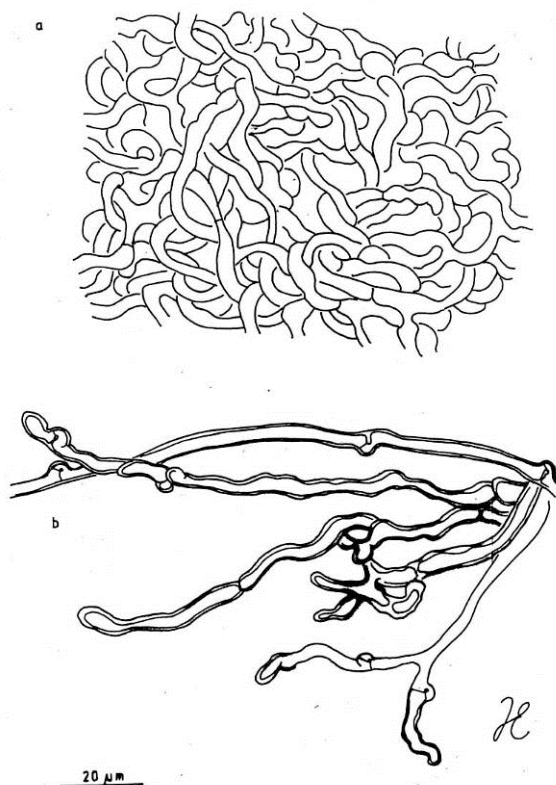
4.42. ábra. A 4. Mt. kiágazó jifái. Egyenes, vékonyfalú fiatal kiágazó hifák csattal és nagy talpi sejtekkel, amelyek a felszíni hálózattól erednek.

4.3.1.5. Az 5. morfortípus jellemzése (vizsgált minta: BP 96983)

Az ektomikorrhiza sötétbarna. A monopodiális-piramidális elágazási rendszer gyakori és sűrű. A mikorrhiza felszíne sima vagy ritkán gyapjas. A köpeny pszeudoparenhimatikus, a felszínén gömbszerű sejtekből álló csoportok vannak. (4.43.a ábra). A köpeny külső rétege anguláris, 1-2 μm sejtfa vastagságú sejtekből áll, a sejtek egyenetlenül pigmentáltak (4.43.b ábra). A belső rétegek plektenhimatikusak (4.44.a ábra). A kiágazó hifák (4.44.b ábra) csatosak, alakjuk valamelyest csavarodott, a szeptumoknál enyhén befűzött. A hifák sejtfa 1-1,5 μm vastag. A hifavégek bunkó alakúak, sejtfa vastagabb, mint a hifa többi részéé, akár a 3 μm -t is elérheti.



4.43. ábra. Az 5. Mt. anatómiája.- a. A köpeny felszíne gömbszerű sejtek csoportjaival. – b. A köpeny külső rétege egyenetlenül pigmentált, vastag sejtfa, anguláris sejtekkel.

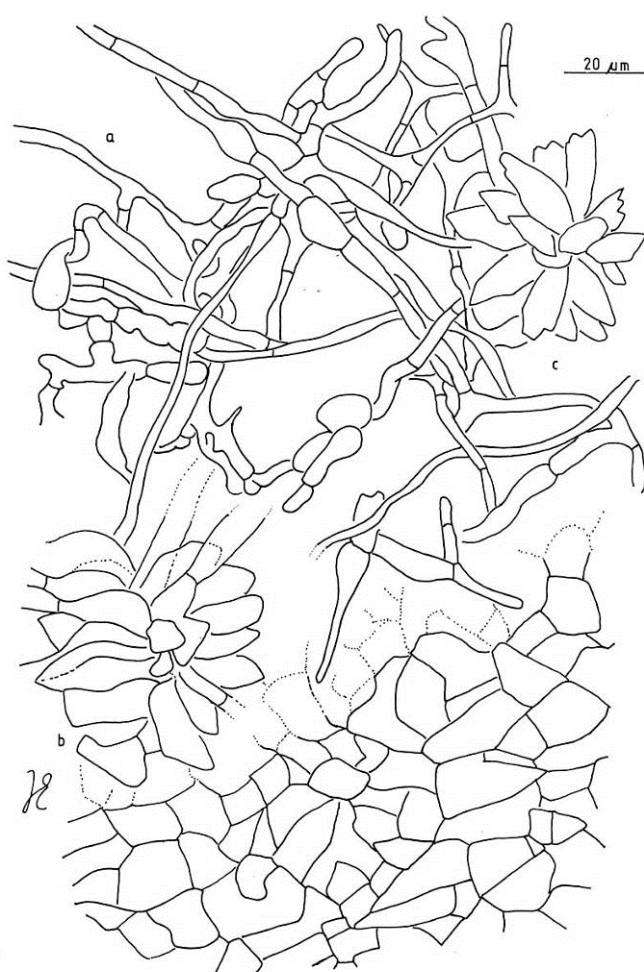


4.44. ábra. Az 5. Mt. anatómiája. – a. A plektenhimatikus belső köpenyréteg.. – b. A csatos kiágazó hifák, amelyeknek bunkószerű végein a sejtfa megvastagodtak

4.3.1.6. A 6. morfortípus jellemzése

A 6. morfortípust egyetlen alkalommal találtuk nyár gyökéren. Mind az ITS-szekvenciák összehasonlítása, mind pedig anatómiai sajátosságai alapján *Tomentella pilosa*-nak határozható meg (Jakucs és Agerer 1999, Köljalg és mts. 2001, Jakucs 2002d). Részletes leírását a 4.1.12. fejezetben láthatjuk.

4.3.1.7. A 7. morfortípus jellemzése (vizsgált minta: BP 96984)

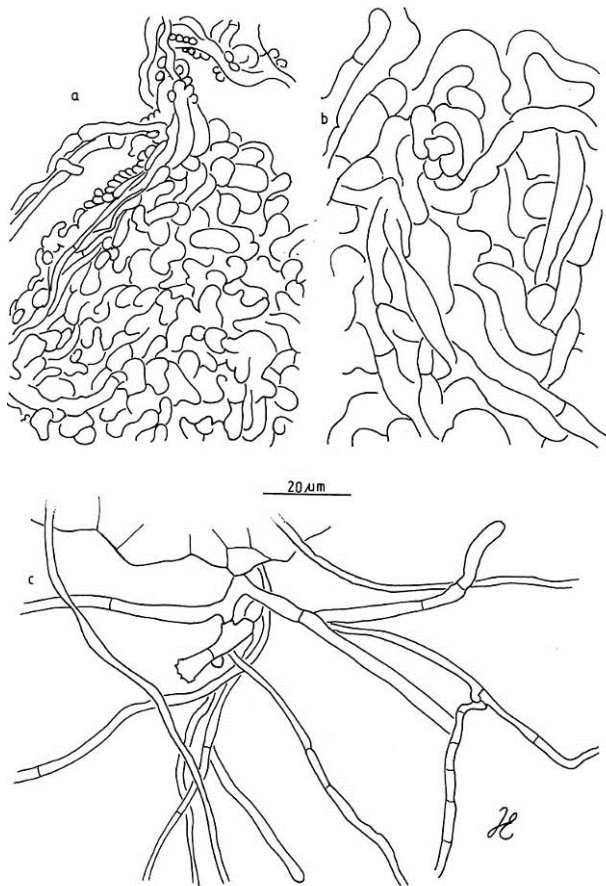


4.45. ábra. A 7. anatómiája. – a. Hifahálózat a köpeny felszínén. – b. Az anguláris külső köpeny. – c. A köpenyfelszínen látható, maradványsejek csoportjából képződött pikkelyek.

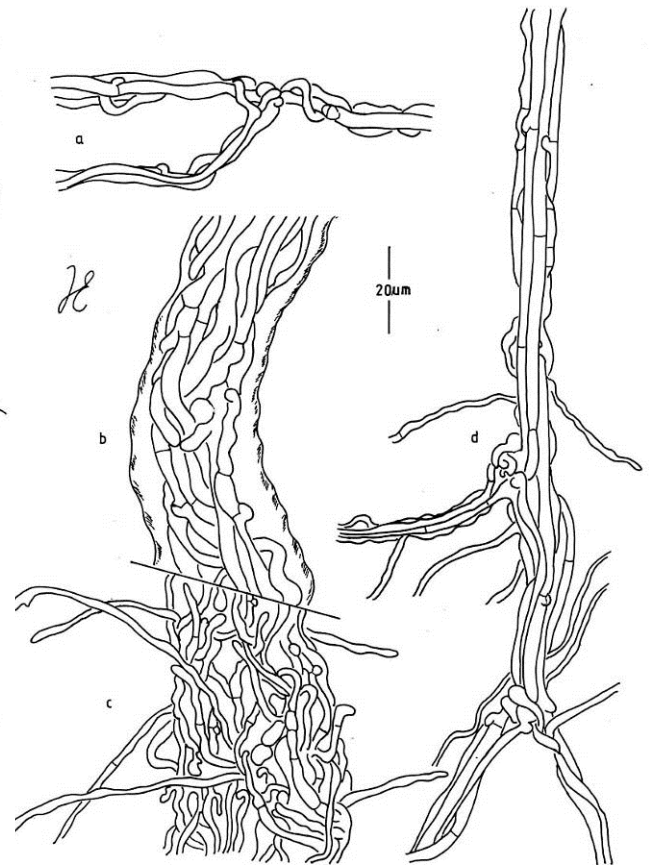
Az ektomikorrhiza sötétbarna-fekete, az elágazási rendszer monopodiális-piramidális. A felszín ritkán gyapjas. A köpeny pszeudoparenhimatikus, rajta egyenetlen átmérőjű ($0.6-1.2\ \mu\text{m}$) és cisztídium-szerű hifákból álló hálózat szerveződik (**4.45.a ábra**), csatok nélkül. A köpeny felszínén egyes helyeken maradvány sejtek csoportjaiból álló pikkelyek képződnek. (**4.45.c ábra**). A külső köpenyréteg anguláris (**4.45.b ábra**). A középső réteget kisebb sejtek alkotják, mint a külsőt, alakjuk epidermoid-plektenhimatikus átmenetet mutat (**4.46.a ábra**). A belső réteg plektenhimatikus, nagyobb hifákkal, mint a középső rétegben (**4.46.b ábra**). A kiágazó hifák (**4.46 ábra**) csatosak, keskenyebbek, mint a felszíni hálózat hifái és egyenetlen átmérőjűek ($2-5$

μm). Az egyszerű szeptumok gyakoriak. A rizomorfák a középső rétegből erednek (**4.46.a ábra**) és a kor előrehaladtával sárgáról barnára változnak. Belső szerkezetük nem differenciált

(4.47.b ábra), de az elágazásoknál nóduszokat képeznek (4.47.d ábra) és vékony (1-2 μm átmérőjű), kanyargós marginális hifák borítják őket, amelyek sokkal keskenyebbek, mint a centrális hifák, amelyeknek átmérője 5-6 μm (4.47. c ábra). A rizomorfa hifái vékonyfalúak és csatosak (4.47 a ábra).



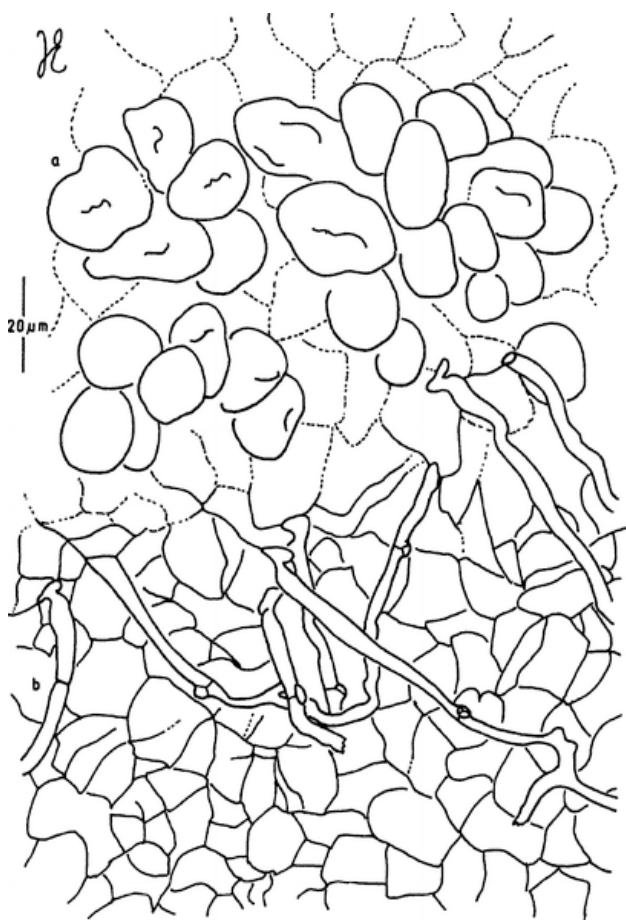
4.46. ábra. A 7. Mt. anatómiája. – a. Az epidermoid-plektenhimatikus átmenetű középső köpenyréteg egy rizomorfa eredési helyén. – b. A belső réteg hifái nagyobbak, mint a középsőé. – c. Vékony kiágazó hifák ritkán elhelyezkedő csatokkal és gyakori egyszerű szeptumokkal.



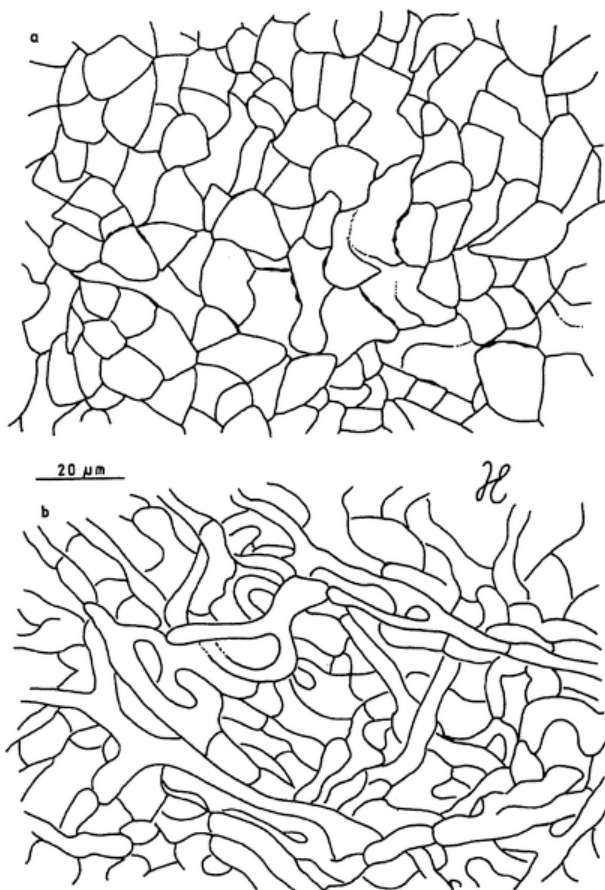
4.47. ábra. A 7. Mt. rizomorfája. – a. Vékonyfalú, csatos hifákból szerveződő fiatal, elágazó rizomorfa. – b. A rizomorfa nem differenciált belső szerkezete. – c. A rizomorfa felszíne, amelyet kanyargós, vékony marginális hifák borítanak. – d. Az elágazásoknál nóduszokat képző rizomorfák.

4.3.1.8. A 8. morfortípus jellemzése (vizsgált minta: BP 96972)

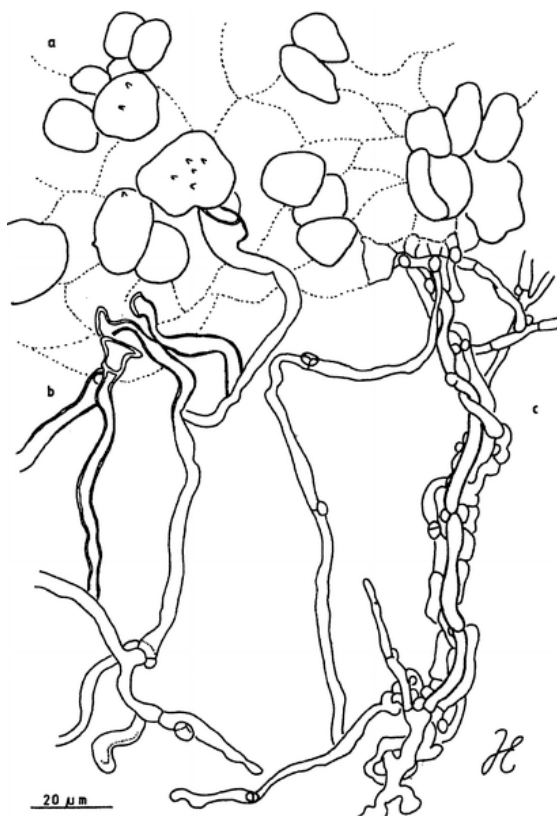
A mikorrhiza fiatalon sötétbarna és az érés során barnáról feketére változik. Elágazása monopodiális fésűs-piramidális. A köpeny pseudoparenhimatikus-anguláris, felszínén gömbszerű sejtekből álló csoportokkal (4.48.1 és 4.49.3 ábrák). A középső köpenyréteg is anguláris, valamennyire megnyúlt sejtekkel, amelyek csillag alakban rendeződnek (4.49. ábra). A belső köpenyréteg plektenhimatikus (4.50. ábra). A rizomorfák nem differenciáltak (4.50. ábra). A kiágazó hifák csatosak, hialinok, sárgák vagy barnák, valamelyest hullámos lefutásúak és a köpeny egyes, meghatározott pontjairól csoportokban erednek (4.50. és 4.51. ábrák).



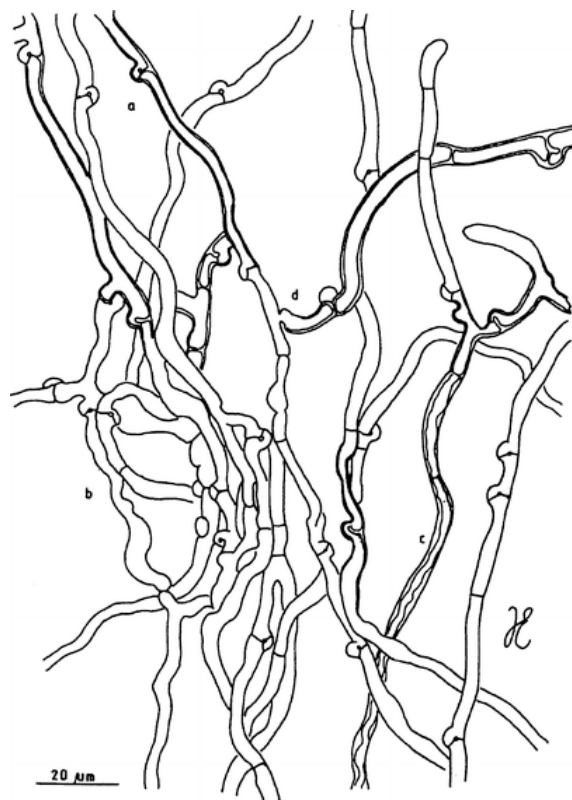
4.48. ábra. A 8. morfortípus anatómiája. a. a köpeny felszíne gömbölyű sejtek csoportjaival, b. a pseudoparenhimatikus-anguláris külső köpenyréteg kiágazó hifákkal.



4.49 ábra. A 8. morfortípus anatómiája. a. A külső köpeny, b. a köpeny belső, plektenhimatikus rétege.



4.50. a–c ábrák. A 8. Mt. anatómiája. **a.** A köpeny külső, anguláris rétege, felszínén, gömbszerű sejtsortokkal. A gömbsejtek falán néhol hegyes, kúpszerű sejtfa-kiemelkedések láthatók. **b** A köpenyből eredő kiágazó hifák. **c.** Egy fiatal, nóduszos rizomorfa eredése.

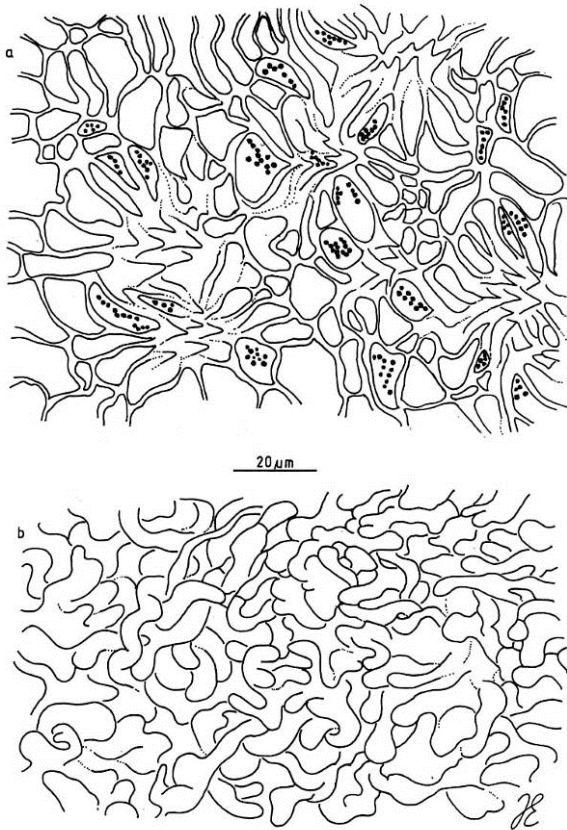


4.51. a–d ábra. A 8. Mt. anatómiája. **a** Vékonyfalú és vastagodott falú, csatos kiágazó hifák. **b, d.** Az elágazásoknál a hifák sejtfa

4.3.1.9. A 9. morfortípus jellemzése (vizsgált minta: BP 97486)

A mikorrhiza sötétbarna vagy fekete, az elágazási rendszer monopodiális fésűs-piramidális. A felszín sűrűn gyapjas. A köpeny pszeudoparenhimatikus, sztereomikroszkópban csillagszerű mintázatot mutat. A külső köpenyréteg sejtjei (**4.52.a ábra**) angulárisak vagy triangulárisak, sejtfa-uk 2-3 μm vastag. A sejtek csoportosulva csillag alakú pikkelyeket képeznek. A csillagok közepe a felszínből csúcsot képezve kiemelkedik. (**4.52.a, 4.53.a ábrák**). A külső köpenyréteg egyes sejtjei sűrűn tele vannak sötétkék pigmentcseppekkel vagy granulumokkal, amelyek valószínűleg teleforasavat, vagy annak valamilyen származékát tartalmazzák. A köpeny belső rétegei (**4.52.b ábra**) epidermoid sejtekből állnak, nincsenek bennük kék pigmentcseppek. A kiágazó hifák (**4.53.a, b ábra**)

nem csatosak, a sejtfaalak 0,5-1 μm vastagok. Néhány hifa a köpenyről alapi sejttel ered. Rizomorfák és cisztídiumok nincsenek.



4.52. ábra. A 9. morfotípus anatómiája. a. Külső köpenyréteg anguláris-triangularis, vastagfalú sejtekkel, a sejtek csillag alakú pikkelyekbe rendeződnek, amelyeknek csúcsa a felszínből kiemelkedik, néhány sejt sötétkék pigmentcseppekkel van tele, b. epidermoid belső köpenyréteg.



4.53. ábra. A 9. morfotípus anatómiája. a. A köpenyről alapi sejttel eredő, csat nélküli kiágazó hifák, b. a hifák anasztomózisa.

4.3.2. A tomentelloid morfortípusok rDNS-ITS szakaszának szekvenciaanalízise

A tomentelloid ektomikorrhizák meghatározását a termőtestek hiányában molekuláris módszerekkel, a magi rDNS ITS régiójának szekvenciaanalízise alapján végeztük, meghatározott termőtestekből származó génbanki szekvenciaadatokkal való összehasonlítással. A **4.8. táblázat** foglalja össze azoknak az általunk gyűjtött tomentelloid ektomikorrhizáknak az azonosító adatait, amelyek a **4.54. ábrán** látható filogenetikai fán más génbanki anyagokkal együtt szerepelnek.

A hierarchikus valószínűségi teszt alapján a maximum likelihood elemzéshez a HKY85 szubsztitúciós modellt alkalmaztuk, a tranzíciók és transzverziók arányát 4,9135-nek ($\kappa=9,6543$), az egyes bázisok arányát rendre: A=0,2161-nek, C=0,2624-nek, T=0,2871-nek és G=0,2344-nek véve. Invariáns hely nincsen az illesztett szekvenciákban; az egyes szubsztitúciós típusok aránya a variábilis pozíciókban gamma-eloszlást követ, amely alakparaméterének értéke 0,47278. Az optimalizált paraméterekkel elvégzett heurisztikus keresés során legvalószínűbbnek adódott fa pontértéke ($\ln L$) -4283,90581.

A szerkesztés után a 18 rDNA-ITS régió filogenetikai elemzését a 15 szekvenciának 415 nukleotidpozícióra, mint karakterekre végeztük el.

A maximális parszimónia elvén alapuló keresés során 196 karakter bizonyult informatívnak (154 karakter állandó, 65 pedig nem-informatív). A heurisztikus kereséssel 94 egyformán minimális hosszúságú (956 egység) filogenetikai fát találtunk, melyek egyetlen törzsfaszígon helyezkedtek el.

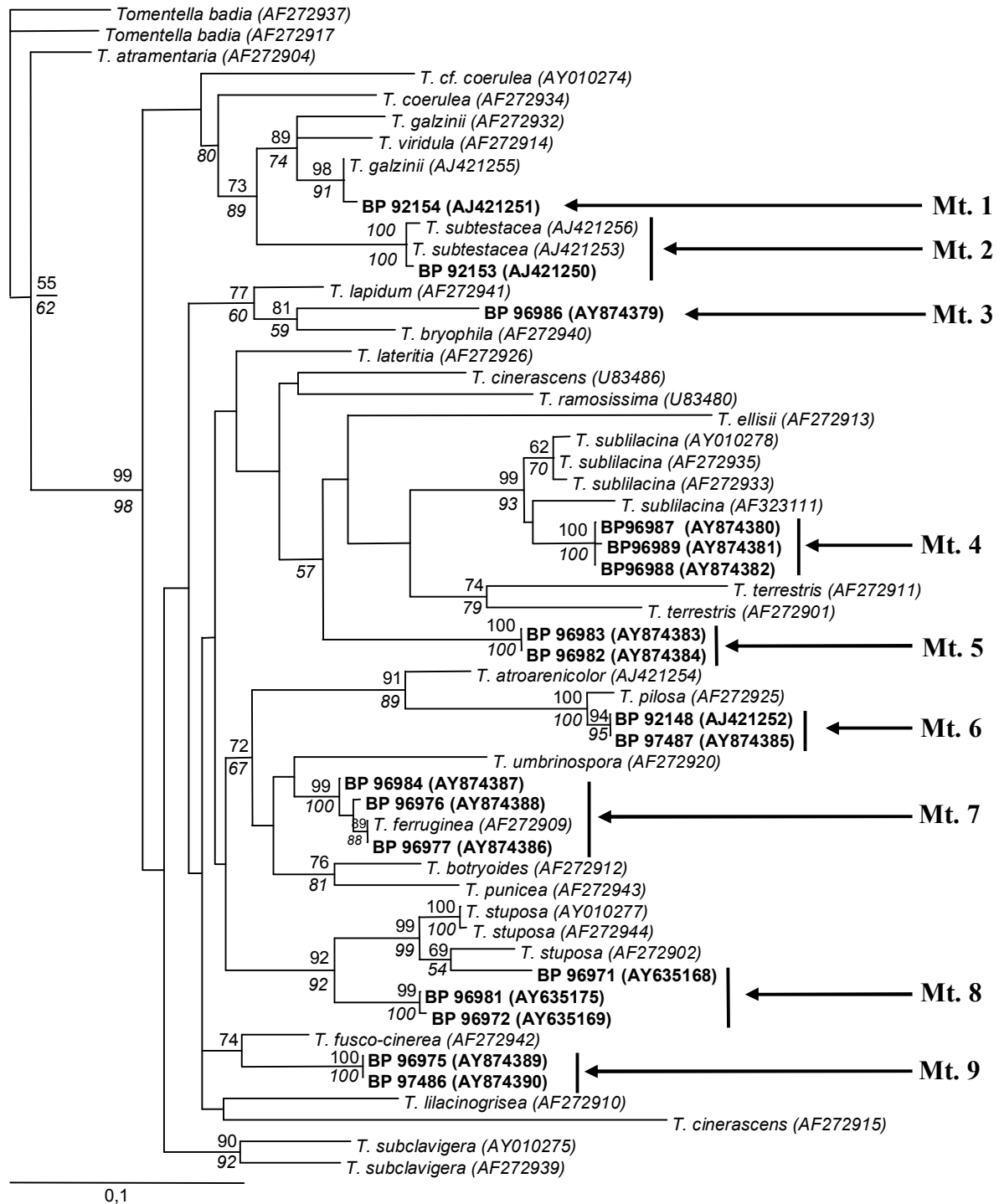
A különböző módszerekkel készített filogenetikai fák topológiája a vizsgált mikorrhizagombák rokonságának tekintetében igen hasonló; a távolság alapú és a parszimónia-elvű fa elsősorban a kládok bootstrap-támogatottságainak tekintetében tér el. A szekvenciák a morfortípusoknak megfelelően csoportosulnak: a különböző típusok rendszertanilag is elkülönülő kládokban fordulnak elő, de az egyes típusokba tartozó minták szekvenciái együtt jelennek meg mindhárom fán, és csoportjaikat minden esetben 90%-ot meghaladó bootstrap-értékek támogatják.

A dolgozatban csak a maximum likelihood fát mutatjuk be (**4.54. ábra**), amelyen azonban feltüntettük a NJ és az MP fák bootstrap értékeit is.

4.8. táblázat. A kladogrammon (4.54. ábra) szereplő magyarországi tomentelloid ektomikorrhizák gyűjtési és azonosító adatai

Herbáriumi mintaszám	Gyűjtési hely/idő	Gyűjtötte	Gazdanövény	Irodalom	Morfo- típus	Génbanki szám
BP 92148 HU 130	Tompa 1998.06.02.	Jakucs E.	<i>Populus alba</i>	Köljalg és mts. 2001	6.Mt	AJ421252
BP 92153 HU 184	Tompa 1998.10.08.	Jakucs E.	<i>Populus alba</i>	Köljalg és mts. 2001	2.Mt.	AJ421250
BP 92154 HU 89	Püspökladány 1998.04.09.	Jakucs E.	Quercus cerris	Köljalg és mts. 2001	1.Mt	AJ421251
BP 96971 HU 86	Püspökladány 1998.04.08.	Jakucs E.	Q. cerris	Jakucs és mts. 2005a	8.Mt	AY635168
BP 96972 HU 125	Tompa 1998.06.02.	Jakucs E.	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a	8.Mt	AY635169
BP 96975 HU 136	Tompa 1998.06.02.	Jakucs E.	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	9.Mt	AY874389
BP 97486 HU 145	Kelebia 1998.10.08.	Jakucs E., Bratek Z., Kovács G.	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	9.Mt	AY874390
BP 96976 HU 147	Kelebia 1998.10.08.	Jakucs E., Bratek Z., Kovács G.	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	7.Mt	AY874388
BP 96977 HU 161	Kelebia 1998.10.08.	Jakucs E., Bratek Z., Kovács G.	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	7.Mt	AY874386
BP 96981 HU 202	Tompa 1998.10.08.	Jakucs E., Bratek Z., Kovács G.	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a	8.Mt	AY635175
BP 96982 HU 211	Püspökladány. 1999.06.07.	Jakucs E.	Quecus robur	Jakucs és mts. 2005b	5.Mt	AY874384
BP 96983 HU 221	Püspökladány 1999.06.07.	Jakucs E.	<i>Quercus cerris</i>	Jakucs és mts. 2005	5.Mt	AY874383
BP 96984 HU 224	Kelebia 1999. 06.07.	Jakucs E.	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	7.Mt	AY874387
BP 97487 HU 226	Tompa 1999.06.07.	Jakucs E.	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	6.Mt	AY874385
BP 96986 HU 231	Tompa 1999.06.07.	Jakucs E.	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	3.Mt	AY874379
BP 96987 HU 236	Püspökladány 2000.04.24.	Jakucs E.	Quecus robur	Jakucs és mts. 2005b	4.Mt	AY874380
BP 96988 HU 250	Püspökladány 2000.04.24	Jakucs E.	Quecus robur	Jakucs és mts. 2005b	4.Mt	AY874382
BP 96989 HU 282	Püspökladány 2001.06.10.	Jakucs E.	Quecus robur	Jakucs és mts. 2005b	4.Mt	AY874381

4.54. ábra. 55 *Tomentella* r DNA-ITS szekvenciából álló, maximális hasonlósági (ML) módszerrel készült filogenetikai fa, amely 40 adatbázisból származó és 15 új, tomentelloid ektomikorrhiza szekvenciát tartalmaz. Csak az 50 %-nál magasabb bootstrap értékeket jeleztük. Felül az NJ, alul az MP fák értékei szerepelnek.



4. 3. 3. A molekuláris meghatározás eredményei

A morfológiai-anatómiai módszerek alapján felállított típusok elkülönülését a molekuláris eredmények alátámasztják, a meghatározott fajok termőtesteiből és mikorrhizáiból származó szekvenciák elhelyezkedése a törzsfákon pedig segítséget nyújthat a minták azonosításához, valamint rendszertani helyzetének megállapításához.

A fentebb jellemzett kilenc tomentelloid ektomikorrhiza morfortípus DNS mintái a filogenetikai fán külön kládokba szegregálódtak. Ezek közül öt olyan morfortípus van melyek jó közelítéssel fajra meghatározottnak tekinthetők.

Az 1., 2. és 6. morfortípusok mindegyike sárgás-okker színű, köpenyűk anguláris és csatos cisztídiumokat, valamint rizomorfákat képeznek. Az 1. morfortípus a *Tomentella galzinii*, a 2.a *T. subtestacea*, a 6. a *T. pilosa* fajokkal azonosítható. Ezeknek a mikorrhizáknak korábban nemcsak a morfológiai leírását és jellemzését (Jakucs és mts. 1997, 1998, Jakucs és Agerer 1999, Jakucs 2002c, Jakucs és Agerer 2001, Jakucs 2002c), de molekuláris alapú meghatározását is publikáltuk (Köljalg és mts. 2001).

A 8. morfortípus, ami a kladogramon két szomszédos kládra különül, egyben két anatómiai típusra is különíthető. Ezek közül az első képviselője a BP 96971-es minta, amely bizonyosan a *T. stupos*a faj ektomikorrhizája. Ennek leírása a 4.1.13. fejezetben található. A másik altípus, amelynek leírása a BP 96972-es minta alapján történt (4.3.1.8. fejezet) morfológiailag nagyon hasonlít a *T. stupos*ához és a molekuláris vizsgálat alapján is igen közel áll hozzá (Jakucs és mts. 2005a). A fákön belül mérhető intraspecifikus távolságokat figyelembe véve, ezek akár egy fajba tartozónak is tekinthetők, ezért a törzsfán ezt a két kládot 8. morfortípusként jelölve, összevontan kezeltük. A BP 96972 és a BP 96981 nagyobb távolsága az azonosított, *T. stupos*a termőtestekből származó szekvenciáktól (Köljalg és mts. 2000, Lilleskov és mts. 2002) azonban akár a külön fajhoz való tartozásának a kérdését is felvetheti. A rendelkezésünkre álló adatok alapján tehát nem dönthető el tehát, hogy a 8. morfortípust képviselő három szekvenciánk különböző fajokból származik-e, vagy pedig egyazon faj különböző, egymástól genetikailag távoli, különböző gazdanövényhez alkalmazkodott populációjából.

A 7. morfortípus *Populus albán* talált mikobiontája a törzsfá szerint a *T. ferruginea* faj képviselője, amit a négy szekvencia magas statisztikai támogatottsága mellett (99% és 100%) a rövid ágak is valószínűsítenek. Ezen faj *Fagus sylvaticával* képzett ektomikorrhizájáról már korábban készült részletes leírás (Raidl és Müller 1996, Raidl 1998), ami hasonlóságot mutat az általunk megfigyelt morfológiához, de nem egyezik meg mindenben vele. A fenti szerzők

nem említik sem a felszíni hifahálózatot, sem pedig az anguláris külső sejtréteget, ezek helyett hifák sűrű szövődése alkotta külső köpenyréteget jelölnek meg. Ez azonban lehet a felszíni hálózatnak egy sűrűbb változata, melynek vastagsága miatt az alatta elhelyezkedő anguláris sejteket még DIC-mikroszkóppal is nehéz észrevenni. Ezt a megállapításunkat később maguk a szerzők is megerősítették (Raidl személyes közlése), ami alátámasztja ennek a morfológiai típusnak a *T. ferrugineával* való azonosságát.

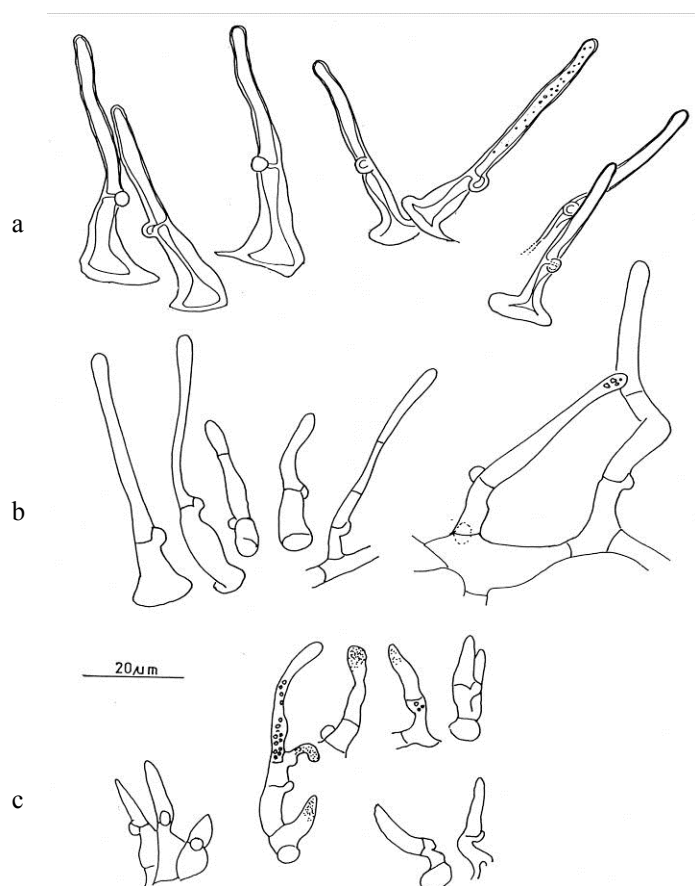
A meghatározható fajok mellett van négy olyan morfotípus is, melynek azonosítása a morfológiai-anatómiai bélyegek és a molekuláris eredmények ellentmondása miatt kérdéses.

A 4. morfotípus három szekvenciája közös kládot alkot a *T. sublilacinával*. A magas bootstrap-értékek (99% és 93%) is az ezen fajjal való közeli kapcsolatot támogatják. Ennek az ektomikorrhizájáról (*Tomentella albomarginata* szinonímként) már készült részletes bemutatás (Agerer 1996a, b), amitől az általunk talált minta több bélyeget illetően eltér. Különbözik a külső köpeny szerkezete, valamint a kiágazó hifák megjelenése. Megjegyzendő azonban, hogy Agerer leírása (1996b) *Pinus sylvestris*ről gyűjtött mikorrhizát mutat be, a GenBank adatbázisban pedig szintén fenyvesekből gyűjtött termőtestek és ektomikorrhizák (Köljalg és mts. 2000, Wurzburger és mts. 2001) szekvenciái szerepelnek, míg a magyar minták tölgyesből származnak. A szekvenciák közötti különbségek a kládon belül elég nagyok ahhoz, hogy akár két külön fajt is feltételezzünk, de ez esetben ezeknek nagyon közelieknek kellene lenniük. A morfológiai összehasonlítás alapján sem lehet határozottan eldönteni, hogy az általunk jellemzett 4. morfotípus azonos-e az Agerer által leírt *T. albomarginata* ektomikorrhizával, vagy nem.

Három morfotípus (3., 5. és 9.) esetében a molekuláris eredmények tanúsága szerint az ITS-adatbázisban nem szereplő fajok ektomikorrhizáit sikerült gyűjtenünk. A 3. morfotípus a *Tomentella bryophilával* és a *T. lapidummal* került közös csoportba, de molekuláris alapon nem tekinthető faji szinten meghatározottnak mert igen nagy a szekvenciák különbözősége. Az 5. morfotípusról faji hovatartozásáról mondhatunk a legkevesebbet. Az ehhez tartozó két szekvencia igen távol áll minden meghatározott mintától, és nem jelölhető meg egyetlen olyan fajklád sem, amelynek mindhárom törzsfán a tagja lenne. Vitatható a 9. morfotípusnak és a *T. fuscocinerea* fajnak viszonya is. Bár mindhárom törzsfán egy kládban, és a többi fajnál megfigyelhető intraspecifikus változékonysághoz képest egymáshoz közel jelennek meg, az alacsony bootstrap-támogatottság bizonytalanná teszi az azonosságot.

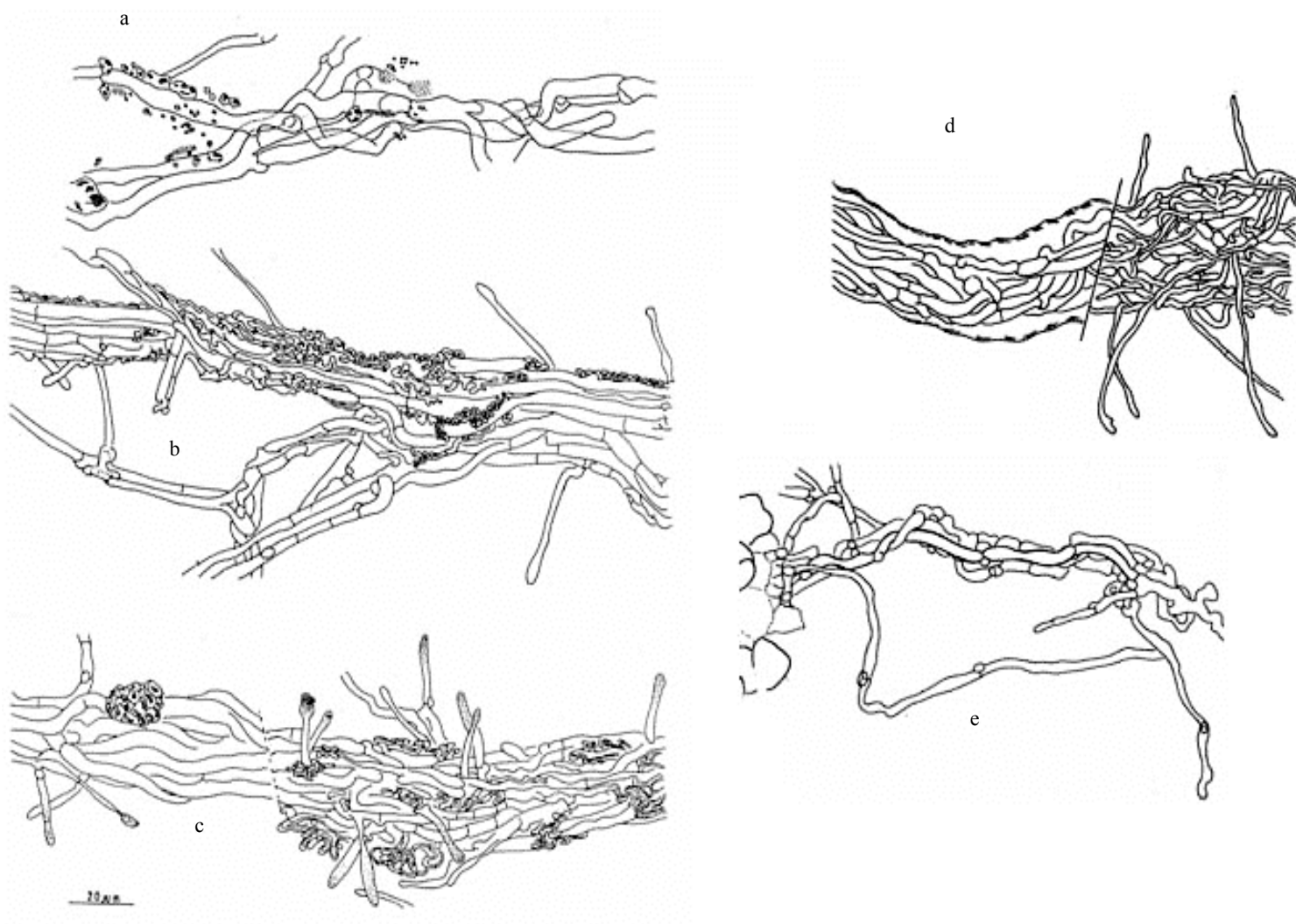
4.3.4. A tomentelloid ektomikorrhizák morfológiai jellemzése és differenciáló bélyegei

Az alábbiakban összefoglaljuk a vizsgálatainkban szereplő tomentelloid ektomikorrhizák jellegzetes morfológiai-anatómiai sajátosságait, hangsúlyozva a csoportra általánosan jellemző és más ektomikorrhizáktól elkülönítő jellegzetességeket, valamint az egyes fajok (morfotípusok) elkülönítésére alkalmas differenciáló bélyegeket. Ezek közül a legfontosabbaknak tekintjük a mikorrhiza színét, a köpeny szerkezetét, a rizomorfák felépítését, valamint a cisztídiumok és a kiágazó hifák jellegzetességeit, elsősorban a csatok jelenlétét vagy hiányát. A **4.9. táblázat** a vizsgált ektomikorrhizák ezen bélyegeinek összehasonlítását tartalmazza. Egyes fontos anatómiai sajátságok a **4.19.**, **4.20.** és **4.21.** képeken láthatók.

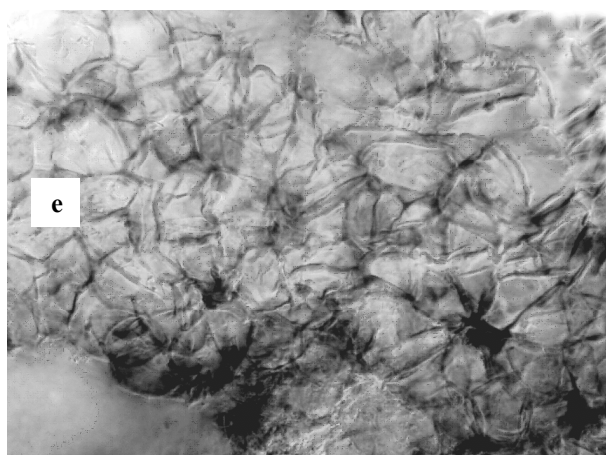
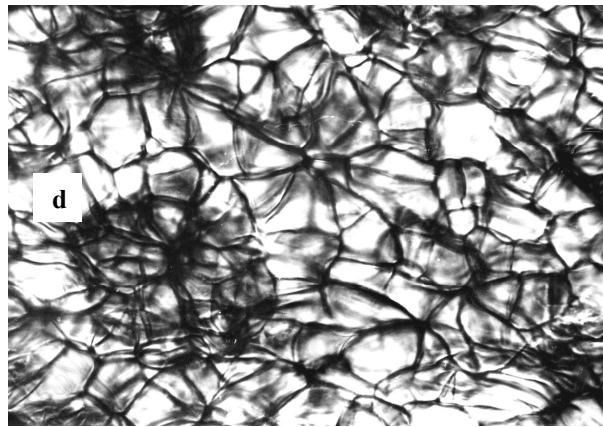
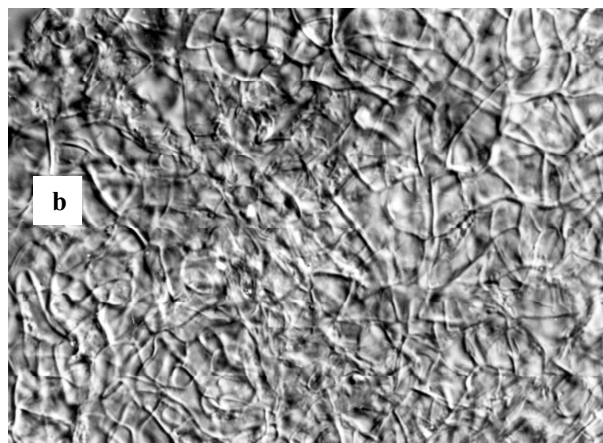


4.55. ábra. A vizsgált tomentelloid ektomikorrhiza morfotípusok cisztídiumainak összehasonlítása. a. *T. galzinii*, b. *T. pilosa*, c. *T. subtestacea*

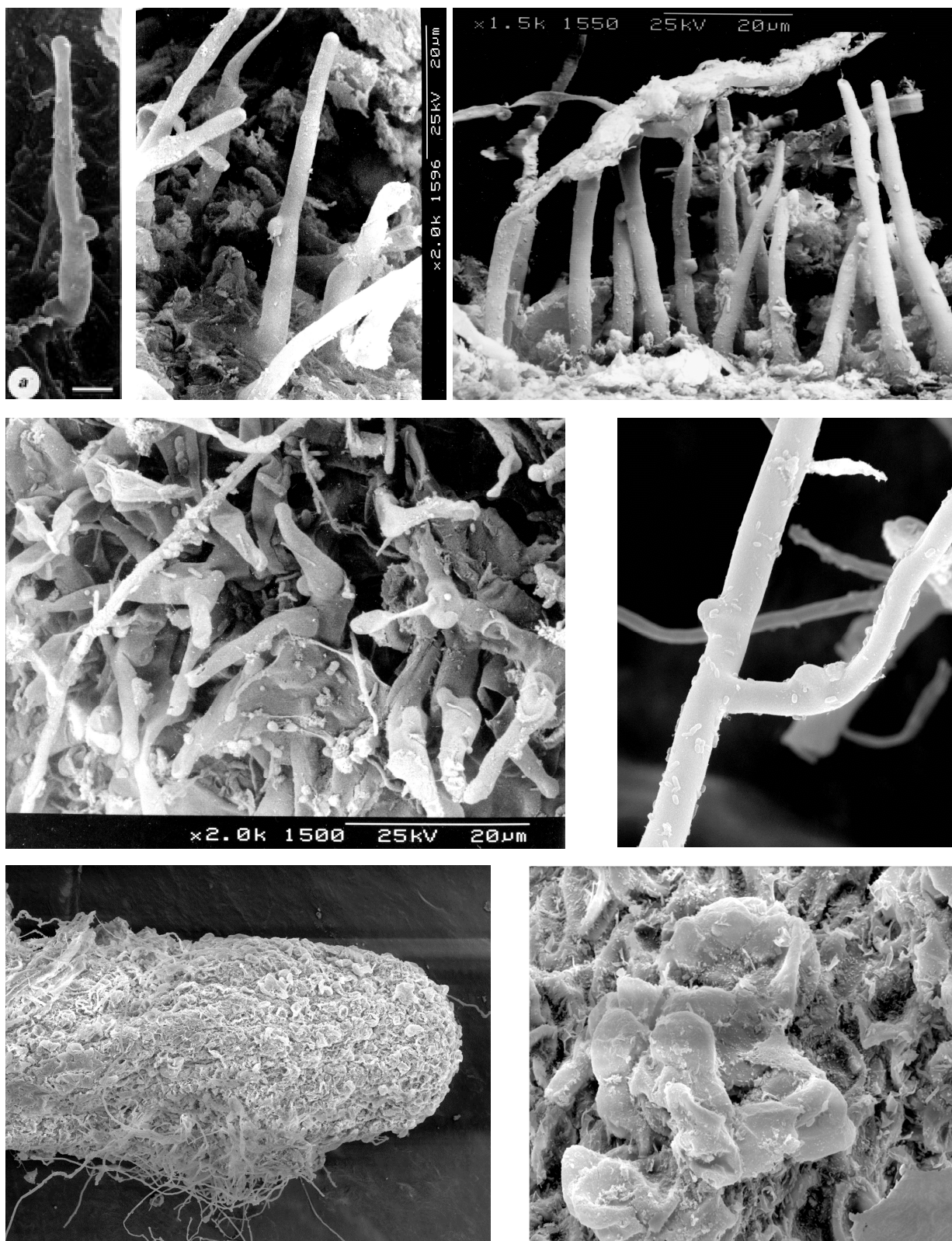
A köpeny külső rétege az összes eddig vizsgált tomentelloid ektomikorrhiza esetében a pszeudoparenhimatikus (anguláris vagy epidermoid) típusba tartozik (**4.19. kép**). Az anatómiai bélyegek közül különösen alkalmasnak látszanak a faji szintű meghatározásra a köpeny függelékei, mint a cisztídiumok, a felszíni sejthálózatok, a kiágazó hifák jellegzetességei (**4.20. kép**), valamint a rizomorfák (**4.21. kép**). Ezeknek az összehasonlítását mutatjuk be néhány példán a **4.55.** és a **4.56.** ábrán.



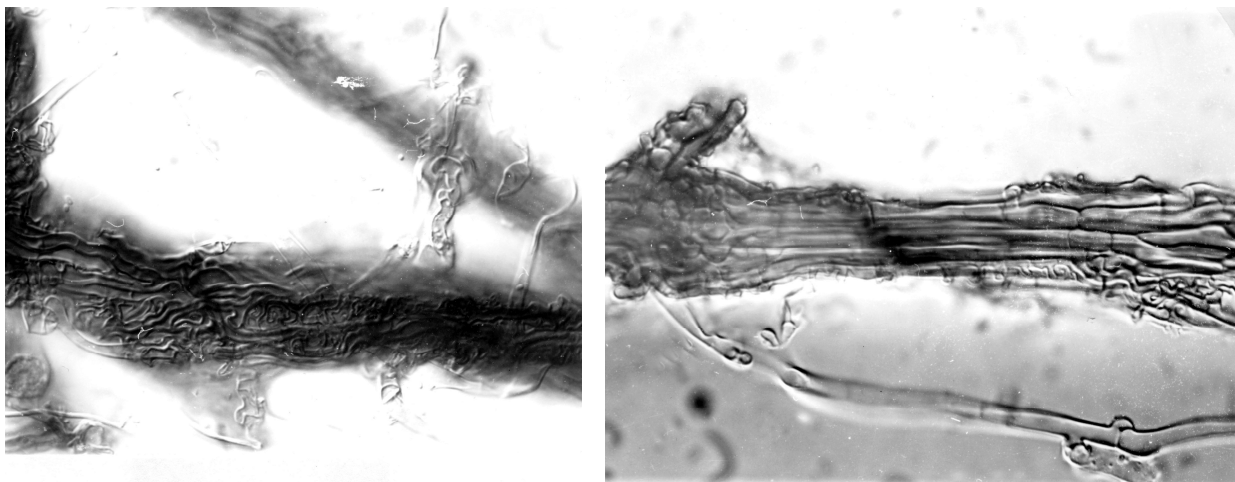
4.56. ábra. A vizsgált tomentelloid ektomikorrhiza morfortípusok rizomorfáinak összehasonlítása. a. *T. galzinii*, b. *T. pilosa*, c. *T. subtestacea*, d. *T. ferruginea*, e. *T. stuposa*



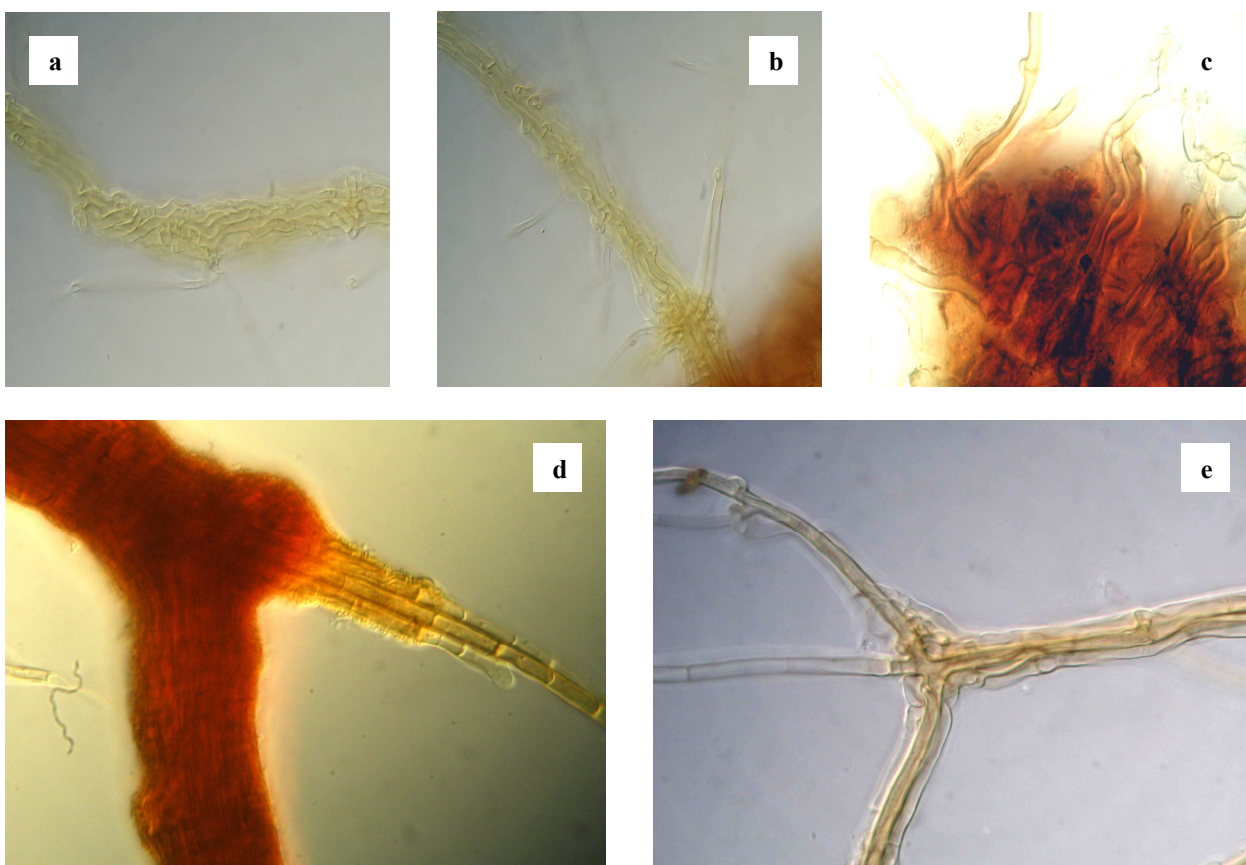
4.19. kép. Néhány *Tomentella* ektomikorrhiza köpenyének külső, pseudoparenchimatikus rétege. a. *Tomentella pilosa*, b. *T. subtestacea*, c. *T. galzinii*, d. 8. MT (*T. stuposa*-szerű), e. *T. stuposa*, f. HU 359 (meghatározatlan). Mércé: 10 μ m



4.20. kép. Tomentelloid ektomikorrhizák köpenyfüggelékei (SEM). Cisztídiumok: a. *Tomentella pilosa*, b-c. *T. galzinii*, d. *T. subtestacea*. e. Csatos hifa (*T. galzinii*). f. A *T. stuposa* mikorrhizájának csúcsa és f. gömbszerű sejtsortjai a köpeny felszínén. Mércé (ahol nem automatikus) 10 µm



4.21.1. A *Tomentella pilosa* kissé differenciált rhizomorfája jellegzetes, vékony, kanyargós marginális hifákkal



4.21.2. A tomentelloid ektomikorrhizákra jellemző néhány rhizomorfa-anatómiai sajátosság. a. Differenciálatlan, laza köteggént szerveződött rhizomorfa, b. A mikorrhiza nódusos elágazása, c. Csatos kiágazó hifák, d. Egy fejlődő rhizomorfa-oldalág a vezérhifával, e. Fiatal rhizomorfa kettős elágazása

4. 9. táblázat. A tomentelloid ektomikorrhiza morfortípusok jellemző anatómiai bélyegeinek összehasonlítása.

Rövidítések: Színek: Feh (fehér), B (barna), S (sárga), O (okker), Fek. (fekete); Köpeny: PL (plektenhimatikus, PSZ (pseudoparenhimatikus),

A (anguláris), E (epidermoid); Rizomorfák: NEM DIFF (nem differenciált), DIFF (differenciált); típusok (A-C-ig, Agerer szerint)

Morfortípus	Név	Szín	Morfológiai-anatómiai bélyeg				Jellegzetesség
			Külső köpeny	Rizomorfa	Cisztídium	Kiágazó hifa	
1.	<i>T. galzinii</i>	S	PSZ-A	NEM DIFF (A-típus)	vastagfalú, csatos	csatos	cisztídium
2.	<i>T. subtiestacea</i>	S, O (B)	PSZ-A	DIFF (C-típus)	vékonyfalú, csatos, feketén pigmentált	csatos	cisztídium, rizomorfa marginális hifái
3.	<i>T. bryophila ?</i>	B, Fek	PSZ-A	-	-	csatos, robusztus, vastagfalú hifák	vastagfalú köpeny, robusztus hifák
4.	<i>T. subtililacina ?</i>	B	PSZ-A, E	-	-	csatos, egyenes, merev, vékonyfalú	felszíni hálózat szögletes sejtekből
5.	<i>T. spec.</i>	B	PSZ-A	-	-	csatos, vastagfalú	vastagfalú köpeny, felszíni gömbsejt csoportok
6.	<i>T. pilosa</i>	S, O (B)	PSZ-A	DIFF (C-típus)	vékonyfalú, csatos	csatos	cisztídium, rizomorfa marginális hifái
7.	<i>T. ferruginea</i>	B, Fek	PSZ-A (E)	DIFF (C-típus)	-	ritkán csatos, vékonyfalú	felszíni hifahálózat, pikkelyek
8.	<i>T. stuposa</i>	B, Fek	PSZ-A	NEM DIFF (A-típus)	-	csatos	kék granulumok, felszíni gömbsejt csoportok
9.	<i>T. fusco-cinerea</i>	B, Fek	PSZ-A	-	-	csat nélküli	csillagos köpeny, kék granulumok

5. Az eredmények megvitatása

Ebben a fejezetben először az elsőként Magyarországról leírt ektomikorrhizák meghatározását, rendszertani helyzetét és jellemzését vetjük össze irodalmi forrásokkal. Részletesen értékeljük a tomentellod mikorrhizák terén végzett vizsgálatainkat a nemzetközi szakirodalom tükrében. Ezt követően összehasonlítjuk az általunk kutatott magyarországi erdők ektomikorrhizaközösségeiről szerzett ismereteket más, elsősorban európai területeken végzett hasonló vizsgálatok eredményeivel. Végül javaslatot teszünk a mesterséges mikorrhizák hazai alkalmazásának lehetőségeire.

5.1. Meghatározatlanként leírt ektomikorrhizák

A Magyarországról elsőként közölt ektomikorrhizák közül négyet, mint nem meghatározott morfortípust írtunk le. Mivel ezek közül három („*Fagirhiza vermiculiformis*”, „*Quercirhiza alboviolacea*” és „*Helianthemirhiza hirsuta*”) esetében nem történt molekuláris elemzés, rendszertani azonosításukat morfológiai alapon kíséreltük meg.

5.1.1. A „*Fagirhiza vermiculiformis*” + *Fagus sylvatica* (Jakucs 1998, Jakucs és Agerer 1998)

A mikorrhiza morfológiai-anatómiai bélyegei alapján egyértelműen a *Lactarius* nemzetségbe tartozik. Ezt igazolja a sima, áttetsző köpeny és a tejcsövek jelenléte (Agerer 1995). Hasonló szerkezetű, pszeudoparenhimatikus-epidermoid, „puzzle-mintázatú”, zselatinréteggel borított köpenyt a *Lactarius* Singer szekció fajairól írtak le (Palfner és Agerer 1996a). Eddig ebből a szekcióból az (eredetileg – tévesen – *L. vellereus*ként leírt) *L. blennius* Fr. (Brandt és Agerer 1986), a *L. porninsis* Roll. (Treu 1990, 1990a), a *L. pallidus* Pers.: Fr. (Brandt 1991) és a *L. chrysorrheus* Fr. (Palfner és Agerer 1996ab) ektomikorrhizája volt ismert. A *L. scrobiculatus* (Scop.:Fr.) Fr.-a Amiet és Egli (1991) által leírt ektomikorrhizája Singer (1996) szerint szintén ide tartozik. A „*F. vermiculiformis*” azonban különbözik a *L. porninsis*től, mert az utóbbinak plektenhimatikus köpenye, egyenesen lefutó tejcsövei és sok rhizomorfája van és inkább a *Dapetes* szekció (Treu

1990) fajaira hasonlít. A *L. scrobiculatus*nak is plektenhimatikus a köpenye és kristályok borítják (Amiet és Egli 1991). Bár a köpeny szerkezete a többi felsorolt fajhoz nagyon hasonlít, mindegyiktől határozottan megkülönböztethető. A *L. pallidus* és a *L. chrysorrheus* tenyeres típusú Hartig-hálójától különbözik, a *L. blennius*éra viszont hasonlít a „*F. vermiculiformis*” szabálytalan, lebenyes Hartig-hálója, amely a fiatal gyökérrészekben csak a hipodermális rétegre terjed ki, idősebb részeknél azonban egészen az endodermiszig hatol. Mind a négy faj tejszővei sűrűn elágazók, vékonyfalúak (0,5-1 µm), ritkán szeptáltak és hullámos lefutásúak, de a „*F. vermiculiformis*” a leginkább kanyargós, „féregszerű”. Habár a pozitív szulfovanillin reakciót általánosan jellemzőnek tartják a *Lactarius* nemzetségben (Agerer 1995), a „*F. vermiculiformis*” a *L. blennius*hoz hasonlóan negatív reakciót ad, ellentétben a *L. pallidus* és a *L. chrysorrheus* sötétkék vagy sötét ibolya színreakciójával. Szintén a *L. blennius*éhoz hasonlít a „*F. vermiculiformis*” háromrétegű köpenye, míg a *L. pallidus* és a *L. chrysorrheus* köpenye kétrétegű. A „*F. vermiculiformis*” esetében nem figyeltünk meg rhizomorfákat, míg a másik három faj esetében vékony, differenciálatlan rhizomorfák voltak jelen. Kisebb különbségek voltak a három faj között a mikorrhiza színében és a mikorrhizaköpeny rétegeinek autofluoreszcenciájában is. Megállapítható tehát, hogy a „*F. vermiculiformis*” mikorrhizája a fenti fajokétól elkülöníthető, de azokkal igen közeli rokonságban áll, és különösen hasonlít a *L. blennius*éhoz, amiktől csak a mikorrhiza sárgásabb színében, a rhizomorfák hiányában és kisebb autofluoreszcencia-beli különbségekben tér el.

5.1.2. „*Quercirhiza alboviolacea*” + *Quercus robur* (Jakucs 2001, 2002c)

Az ektomikorrhizát alföldi tölgyesből írtuk le. Bár mostanáig több, mint 40 ektomikorrhizát írtak le tölgy fajokról (Agerer 1987-2006), a *Quercus* nemzetség még kevésbé kutatottnak számít, mint pl. a fenyők vagy a lombos fák közül a bükk. Az utóbbi években számos nem meghatározott mikorrhiza leírása jelent meg tölgyekről, elsősorban mediterrán területeken honos *Q. ilex*ről és *Q. suber*ről (De Roman és mts. 2002a, b, 2005, De Roman és Miguel 2005), ezeknek a leírásoknak azonban egyike sem hasonlít a „*Quercirhiza alboviolacea*” néven leírt mikorrhizára. Ennek, az alföldi kocsányos tölgyesben gyakorinak talált mikorrhizának a jellemzői nem elegendők ahhoz, hogy morfológiai alapon meghatározzuk, mivel hiányzanak róla az olyan jellegzetességek, mint

pl. a cisztídiumok, rhizomorfák vagy tejcsövek. Minthogy sem csatokat, sem dolipórus-szerű képleteket, sem Woronin-testeket nem tudtunk megfigyelni, még azt sem lehet megállapítani, hogy bazídiumos vagy tömlős mikobionta képzi-e. Az ilyen típusú mikorrhizák meghatározása csak molekuláris módszerekkel lehetséges, de ez eddig nem volt sikeres.

5.1.3. „*Helianthemirhiza hirsuta*” + *Helianthemum ovatum* (Kovács és Jakucs 2001)

A mikorrhiza leírása egy kiskunsági homokpusztagyepből történt Ismeretes, hogy a Cistaceae családba tartozó törpecserjék endo- ektendo- és ektomikorrhizát is képezhetnek különböző tömlős és bazídiumos gombákkal (Fortas és Chavalier 1992, Harley és Harley 1987, Malloch és Thorn 1985, Read és mts. 1977). A *Cistus* fajok mikobiontái közül részletesebben tanulmányozták a földalatti tömlős *Terfezia* és *Tirmania* fajokat (Fortas és Chavalier 1992, Giovanetti és Fontana 1982) és igazolták, hogy a *Cenococcum graniforme* ektomikorrhizát képez a *Helianthemum chaemacistus*on (Read és mts. 1977). A *Hebeloma ammophilum* és az *Inocybe heimii* ektomikorrhizáját *Fumana procumbens*ről írták le (Jakucs és mts. 1999, Magyar és mts. 1999). Molekuláris bizonyíték van arra is, hogy a *Helianthemum bicknelli* tomentelloid fajokkal is képezhet mikorrhizát (Dickie és mts. 2004). A „*Helianthemirhiza hirsuta*” egyik eddig leírt mikorrhizára sem hasonlít. Mivel kevés anatómiai jellegzetessége van, morfológiai alapon nem határozható meg. Azt azonban a hifák mérete és a köpeny szerkezete alapján sejteni lehet, hogy a mikobionta a tömlősgombák közé tartozik. A meghatározás csak molekuláris módszerekkel lehetséges.

5.1.4. „*Quercirhiza fibulocystidiata*” + *Quercus spp.* (Jakucs és mts. 1997, 1998)

Az először e néven, meghatározatlanként leírt ektomikorrhizát a későbbiekben ITS szekvenciák alapján, mint *Tomentella galzini*it határoztuk meg (Köljalg és mts. 2001), ezért taxonómiai vizsgálatát a tomentelloid mikorrhizák között ismertetjük.

5.2. Meghatározott, nem tomentelloid mikorrhizák

Ebben a részben a hazai erdőkből leírt, meghatározott ektomikorrhizákat hasonlítjuk össze az eddigi szakirodalmi adatokkal. Az itt szereplő mikobionták közül kettő a tömlős gombák közé tartozik. Bár az első ektomikorrhiza leírása tömlős mikobiontáról történt (**Frank 1885**), a bazídiumos gombákéihoz képest jóval kevesebb tömlős mikorrhizát ismerünk. A gazdasági szempontból fontos szarvasgombákat (*Tuber spp.*) nem számítva, a leírt aszkuszos mikorrhizák száma kevesebb, mint száz (**Maia és mts. 1996**). A többi leírt mikorrhiza a bazídiumos gombák legjelentősebb ektomikorrhizaképző családjaiba (Boletaceae, Rhizopogonaceae, Sclerodermataceae, Cortinariaceae, Russulaceae) tartozik. A Thelephoraceae családba tartozó, munkánkban hangúlyosan szereplő tomentelloid mikorrhizákat külön alfejezetben tárgyaljuk.

5.2.1. *Tuber rapaeodorum* + *Populus alba* (Kovács és Jakucs 2006)

A szarvasgombák (*Tuber spp.*) földalatti termőtestű tömlősgombák, amik közül elsősorban a ritka csemegének számító, jelentős kereskedelmi értékű fajokat (pl. *T. aestivum* Vitt., *T. brumale* Vitt., *T. magnatum* Pico) tanulmányozták alaposan. A gasztronómiailag kevésbé értékes fehér szarvasgombák közül a *T. borchii* Vitt., mint a tömlős ektomikorrhizák modellszervezete, biokémiai, élettani és molekuláris taxonómiai szempontból viszonylag jobban kutatott (**Malatesa és Stocchi 1998, Miozzi és mts. 2005, Barbieri és mts. 2005**), de a többi fajról kevés információnk van.

A *Tuberek* taxonómiája problematikus, mert a fajok elkülönítése az aszokarpiumok alapján nem egyértelmű. **Montecchi és Lazzari (1992)** a fehér szarvasgombákon belül kiemeli a „puberulum” fajcsoportot, amely a *T. borchii*, *T. dryophilum* Tul. et Tul., *T. foetidum* Vitt., *T. maculatum* Vitt., *T. puberulum* Berk. et Br. és *T. rapaeodorum* Tul. et Tul. fajokat foglalja magába. Bár részletes molekuláris taxonómiai vizsgálatokat végeztek (**Urbanelli és mts. 1998, Roux és mts. 1999, Mello és mts. 2000, Urban és mts. 2004, Halász és mts. 2005**) és specifikus molekuláris markereket is kifejlesztettek néhány faj meghatározására (**Longato és Bonfante 1997, Bertini és mts. 1998, Amicucci és mts. 1998, 2000**), ezek eredményeit nem hasonlították össze morfológiai bélyegekkel.

A hazai vizsgálatok során a dél-alföldi fehér nyárasokban a fehér szarvasgombák mikorrhizáit gyakran találtuk (**Jakucs 2002**). Az ITS szekvencia vizsgálatok alapján *T. rapaeodorum*-nak határozott. ektomikorrhiza részletes morfológiai-anatómiai leírását a 4. fejezetben közöltük. Filogenetikai analízisünk során a vizsgált fajok két nagy kládot alkottak: az egyik tartalmazta a *T. rapaeodorum*, *T. maculatum*, és *T. foetidum*, a másik pedig a *T. puberulum*, *T. borchii*, *T. oligospermum* és *T. dryophilum* fajokat, és a kládokon belül az egyes minták is jól elkülönültek. A fajok között tehát jelentős genetikai távolság alakult ki (**Kovács és Jakucs 2006**).

Eddig a fehér szarvasgombák ektomikorrhizái közül a *T. borchii* (**Rauscher és mts. 1996**), a *T. albidum* Pico (synonym of *T. borchii*) (**Zambonelli és mts. 1993a**), a *T. puberulum* (**Blaschke 1987, 1988**), a *T. rufum* Pico (**Rauscher és mts. 1995, Rauscher és Chevalier 1996**) és a *T. maculatum* (**Zambonelli és mts. 1999**) esetében született részletes anatómiai leírás. Bár a fehér szarvasgombák ektomikorrhizái nemzetség szinten könnyen felismerhetők, faji elkülönítésük anatómiai alapon kétséges. A *T. rufum* kivételével a fenti mikorrhizáknak epidermoid köpenyűk és felszíni hifahálózattól eredő hegyes, árszerű cisztídiumaik vannak. A *T. rapaeodorum* mikorrhizája, bár a molekuláris vizsgálatokban az előző fajokétól határozottan elválik, anatómiai szempontból szintén alig különíthető el. Kisebb különbségek vannak a fajok között az epidermoid köpenysejtek alakjában, a sejtfal vastagságában, a cisztídiumok hosszában és sejtfalvastagságában. A *T. rapaeodorum* cisztídiumai a *T. borchii*-éhoz hasonlóak, egyenesek, de kevésbé merevek és vékonyabb falúak. A *T. rapaeodorum* minden köpenyrétege epidermoid, míg a *T. borchii* külső és középső köpenyrétegében anguláris sejtek is megjelennek. A sejtek kisebbek és faluk is vékonyabb, mint a *T. borchii* vagy a *T. puberulum* esetében. A fenti különbségek azonban nem szignifikánsak (**Kovács és Jakucs 2006**). Végeredményként tehát azt állapíthatjuk meg, hogy a termőtestek bizonytalan elkülönítéséhez hasonlóan, a “puberulum” fajcsoportban a mikorrhizákat sem lehet morfológiai alapon fajok szerint megkülönböztetni, bár a molekuláris vizsgálatokkal a fajok jól szétválhatnak. Azonos következtetést vonhattunk le a szintén tömlős *Genea* és *Humaria* mikorrhizák esetében is (**Erős-Honti és mts. 2008**).

5.2.2. *Genea verrucosa* Vitt + *Quercus robur* (Jakucs és mts. 1998 a,b).

A *Genea* nemzetség egy, a Pyronemataceae családba tartozó, földalatti termőtestű csoport, amelynek mikorrhizái közül az első leírást Brand tette közzé, aki a *G. hispidula* Berk. & Br. mikorrhizáját írta le bükk gyökeréről (**Brand 1991**), majd Jakucs és mts. a *G. verrucosa* Vitt. tölgygel képzett ektomikorrhizáját mutatták be (**Jakucs és mts. 1998a,b**). Mivel ezen leírások szerint a *Genea* mikorrhizák feltűnő, jellegzetes, könnyen felismerhető bélyegeket mutatnak (nagy, vastagfalú, sárga anguláris sejtekből álló köpeny, robusztus szeptált vastagfalú, gyakran szemölcsös kiágazó hifák). Ezek a morfortípusok a ritkán található termőtestek ellenére a talajokban igen gyakorinak bizonyultak, és számos tanulmányban morfológiai vizsgálatok alapján igazolták jelenlétüket bükkösökből (**Rumberger és mts. 2004**), tölgyesekből (**Valentine és mts. 2004, Mosca és mts. 2007**), *Shorea* -állományokból (**Lee és mts. 1997, Ingleby és mts. 1998**) és vegyes erdőkből (**Izzo és mts. 2005, Tedersoo és mts. 2006b, Smith és mts. 2006**).

A riboszomális RNS-gének szekvenciája alapján újabban bebizonyították (**Tedersoo és mts 2006a, Perry és mts. 2007**), hogy a hipogéikus *Genea* nemzetség közeli rokonságban áll az epigéikus *Humaria* nemzetséggel és a **Laiho és Mikola (1964)** által felfedezett "E-strain fungi" néven összefoglalt alaktani csoporttal, amelyek a környezeti körülményektől függően ekto és ektendo-mikorrhizát is tudnak képezni (**Wilcox 1983, Yu és mts 2001**) és amelyek a *Wilcoxina*, a *Tricharina*, a *Trichophaea* és a *Sphaerosporella* nemzetségekhez tartoznak (**Danielson 1982, 1984, Egger 1996, Yu és mts 2001**). A *Humaria* nemzetségből a *H. hemisphaerica* (Wigg.: Fr.) Fuckel ektomikorrhizáját írták le részletesen (**Ingleby és mts 1990**). A mikorrhiza morfológiai leírásokat a molekuláris eredményekkel összevetve azonban kiderült, hogy ellentmondás van a meghatározások között. Mivel az eredeti morfológiai leírások idején a molekuláris vizsgálatok még nem terjedtek el, és a *Genea hispidula*, a *G. verrucosa* és a *H. hemisphaerica* esetében is a meghatározás a mikorrhiza és a hozzá tartozónak vélt termőtest közötti hasonlóság vagy hifakapcsolat alapján történt, ezeket a régebbi azonosításokat kétkedéssel kell fogadnunk. Mivel újabban több *H. hemisphaerica* mintát sikerült egyszerre morfológiai és molekuláris módszerekkel is jellemezni, biztosnak látszik, hogy az Ingleby és mts. által (**Ingleby és mts 1990**) eredetileg ezen név alatt leírt mikorrhiza nem *Humaria*, hanem valamilyen hasonló, a talajokban gyakori rokon mikobionta (pl. *Wilcoxina*) lehetett. Kétségesse vált az is, hogy a

Genea-ként közzétett (**Brand 1991, Jakucs és mts. 1998a, b**) leírások valóban *Genea* mikorrhizákra vonatkoznak-e, vagy inkább ezek is a gyakoribb és elterjedtebb *Humaria* mikorrhizákról származnak. Kétségtelenül bebizonyosodott ugyanis, hogy a *Genea* és a *Humaria* mikorrhizák morfológiai-anatómiai szempontból annyira hasonlóak, hogy nem lehet őket megkülönböztetni. Emiatt a *Genea* mikorrhizákra vonatkozó, molekuláris megerősítés nélkül publikált előfordulási és ökológiai adatokat óvatosan kell kezelni, illetve az eredményeket lehetőség szerint revideálni kell. Az eredeti, *G. verrucosaként* leírt mintánk morfológiai revízióját, anatómiai és molekuláris módszerekkel is vizsgált *Humaria* és *Genea* mikorrhizákkal való összehasonlítását újabban publikáltuk (**Erős-Honti és mts. 2008**).

5.2.3. *Xerocomus lanatus* + *Quercus cerris* (Jakucs és Beenken 2001, Jakucs 2002a)

A *Xerocomus* nemzetségből ezen kívül a *X. armeniacus* (Quél.) Quél. + *Quercus* (**Palfner és Agerer 1995**), a *X. badius* (Fr.) Kühn.: Gilb. + *Picea* (**Agerer és Gronbach 1990, Berg 1989**), a *X. chrysenteron* (Bull.: St. Amans) Quél. + *Fagus* (**Gronbach 1988, Brand 1989, 1989a, Hofmann 1989, Haug és Pritsch 1992**) és a *X. subtomentosus* (L.: Fr.) Quél. + *Quercus* (**Palfner 1995, Palfner és Agerer 1995**) mikorrhizákat írták le. Ezek mindegyikének plektenhimatikus a köpenye és erősen differenciált rhizomorfáik vannak. A *X. subtomentosus* és a *X. armeniacus* mikorrhizákat összehasonlítva **Palfner és Agerer (1995)** úgy találták, hogy ezeket morfológiai alapon nem lehet megkülönböztetni, de könnyű őket elkülöníteni az egyébként hasonló *X. badius* és *X. chrysenteron* mikorrhizáktól világos sárga színük és a köpeny, valamint a rhizomorfa felszínét sűrűn borító szemölcsös kiágazó hifáik alapján. A *X. lanatus* taxonómiaiilag is és morfológiaiilag is nagyon közel áll a *X. subtomentosushoz* és a *X. armeniacushoz*, és ennek mikorrhizájára is jellemző a sárga pigment és a szemölcsös hifák jelenléte. A *X. lanatus* ektomikorrhiza színe azonban alapvetően fehér, a hifák többsége színtelen, de citromsárga foltok vannak a köpenyen és a rhizomorfán, míg a *X. subtomentosus* és a *X. armeniacus* hifáinak sejtfalai és plazmája is sárgák. További különbség, hogy a *X. armeniacus* és a *X. subtomentosus* rhizomorfái 4-18 µm, illetve 5-12 µm átmérőjűek, míg a *X. lanatuséi* csak 3-6 µm-esek. Kisebb eltérések jelentkeznek a kémiai színreakciókban (pl. a guajak, KOH és FeSO₄ esetében) is.

Összességükben azonban ezek a különbségek jelentéktelenek és nem alkalmasak e három faj mikorrhizájának morfológiai alapon történő elválasztására.

5.2.4. *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius* + *Pinus nigra* (Jakucs és mts. 1998b, Jakucs és Bratek 1998)

Bár a *Rhizopogon* ektomikorrhizákat elterjedten alkalmazzák a gyakorlatban is (Malajczuk és mts. 1982, Molina és Trappe 1994, Massicotte és mts. 1994), a nemzetségből eddig csak kevés morfológiai leírás született. A *R. rubescens* + *Pinus silvestris* (Fontana és Centrella 1967) és a *R. vinicolor* + *Pinus silvestris* (Zak 1971) valamint a *R. vinicolor* + *Pseudotsuga menziesii* (Goodman 1996) mikorrhizák korai leírásai óta Uhl (1988, 1988a) jellemezte a *R. luteolus* + *Pinus silvestris* és Agerer és mts. (1996) a *R. subcaerulescens* + *Tsuga heterophylla* mikorrhizát. Valamennyi eddig leírt *Rhizopogon* mikorrhiza plektenhimatikus köpenyű, a hifák ritkán viselnek csatokat, erősen differenciált rhizomorfáik vannak és a mikorrhiza (*Pinus* gazdanövényen!) többnyire koralloid-tuberkuloid elágazási rendszerű. Az eddig leírtak közül a *R. vulgaris* var. *intermedius* a leginkább a *R. subcaerulescens* + *Tsuga heterophylla* mikorrhizától különbözik, amely kékesfehér színű, fésűs elágazású, a köpeny külső rétegében a hifák gyűrűszerűen rendeződnek és Hartig-hálójá nagyon vékony. A *R. vinicolor* mikorrhizája sárgásokker-barnásokker színében, vastag, sötét hifákból álló kéreggel borított tuberkuloid rendszerében, vékonyabb köpenyében és a KOH-dal adott barnászöld-fekete színreakciójában különbözik a *R. vulgaris* var. *intermedius*tól. A rózsaszínű *R. rubescens* ugyan színben hasonló a *R. vulgaris* var. *intermedius*hoz, de sokkal vékonyabb a köpenye. A legnagyobb hasonlóságot a *R. vulgaris* var. *intermedius*hoz a *R. luteolus* + *Pinus silvestris* ektomikorrhiza mutatja, amelyhez mind dichotomikus elágazási rendszerében, mind a sárgás pigmentet tartalmazó, vastag centrális hifákkal és vékonyabb marginális hifákkal jellemezhető rhizomorfájában hasonlít. A legnagyobb különbség a két faj között a *R. luteolus* sárgás-okker és a *R. vulgaris* var. *intermedius* rózsaszín, helyenként meggypiros foltokkal tarkázott köpenyének színében van, de az utóbbi mikorrhiza köpenye és rhizomorfája is sokkal vastagabb.

5.2.5. *Scleroderma bovista* + *Populus alba* (Jakucs és Agerer 1999, Jakucs 2002i)

A *Scleroderma* nemzetség fajai gyakoriak mind a természetes állapotú, mind a bolygatott és ültetett erdőkben Európában, Ázsiában és Észak-Amerikában (Sims és mts.1995). Bár számos *Scleroderma* izolátumot alkalmaznak ektomikorrhiza inokulumként szerte a világon, különösen pedig a trópusokon (Marx és mts. 1991), a nemzetség 25 fajából eddig még csak a *S. citrinum* mikorrhizáját írták le *Betuláról* (Waller és Agerer 1993, Waller és mts. 1993) és *Pinusról* (Mohan és mts. 1993, Raidl 1997, Waller és mts. 1993). A *S. bovista* mikorrhizája a *S. citrinum*éhoz hasonlóan ezüstös-fehér elágazási rendszerrel, erősen differenciált rhizomorfákkal és plektenhimatikus köpennyel jellemezhető, amelyet csatos kiágazó hifák sűrű hálózata vesz körül. Vannak azonban kisebb különbségek is. A *S. bovista* köpenye pl. a csúcsokon, de néhol még más részeken is olyan vékony, hogy a gyökér sejtek áttűnnek rajta. Ez nem jellemző a *S. citrinumra* (Waller és mts. 1993). A *S. citrinum* köpenyének belső rétegét pszeudoparenhimatikus fészkeket is tartalmazó plektenhimának írták le, amelyben csatok is láthatók. Ezeket a bélyegeket nem figyeltük meg a *S. bovista* esetében. A sima hifák mellett a *S. citrinum* durva felszínű hifákat is fejleszt, amik nem fordulnak elő a *S. bovistánál* és 4-7 µm széles disztális hifavégek sem láthatók. A *S. citrinum* + *Betula* pozitív színreakciót ad guajakkal, ez a reakció negatív a *S. bovista* mikorrhizájánál. Vannak kisebb különbségek az autofluoreszcenciában és a Hartig-háló szerkezetében is, de mivel ez utóbbit elsősorban a gazdanövény határozza meg, a *S. bovista* *P. albával* képzett mikorrhizája jobban hasonlít a *S. citrinum* nyírrel, mint fenyővel képzett mikorrhizájához.

5.2.6. *Hebeloma ammophilum* + *Fumana procumbens* (Jakucs és mts. 1999, Jakucs 2002e)

A Cortinariaceae család legfontosabb ektomikorrhizaképző nemzetségei a *Cortinarius*, a *Hebeloma* és az *Inocybe*. A *Hebelomák* közül az alföldi nyárasokban és homokpusztagyepekben előforduló homoki fakógombát (*Hebeloma ammophilum*) elsőként Magyarországról írta le Bohus Gábor (Bohus 1978). Természetes élőhelyén (a Junipero-Populetum és Junipero-Festucetum vaginatae társulásokban) ennek a gombának a mikorrhizapartnere (a *Populus alba* L. mellett) a *Fumana procumbens* (Cistaceae). Bár a Cistaceae család egyes nemzetségei (pl. a *Cistus* és *Helianthemum*) ismert mikorrhizás

növények (**Dexheimer és mts. 1985, Fortas és Chevalier 1992, Leduc és mts. 1986, Roth-Bejerano és mts. 1990**), a *Fumana procumbens*nek ez az első leírt mikorrhizakapcsolata. A *Hebeloma* nemzetségből eddig a *Hebeloma crustuliniforme* (Bull.: St. Amans) Quél. (**Brunner és mts. 1991**), a *Hebeloma edurum* Metr. (**Treu 1990 b**), a *Hebeloma mesophaeum* (Pers.: Fr.) Quél. (**Luppi Mosca 1963, Fassi és Fontana 1966, Ingleby és mts. 1990**) és a *Hebeloma sacchariolens* Quél. (**Ingleby és mts. 1990**) mikorrhizákról készült részletes morfológiai leírás. Az eddig megismert *Hebeloma* mikorrhizák köpenye plektenhimatikus, a külső réteget csatos hifák alkotják és a felszínük vattás a sűrűn álló, anasztomizáló, csatos kiágazó hifáktól. Mindezek a bélyegek a *H. ammophilum* mikorrhizáját is jellemzik. A *Hebelomák* esetében (a *H. crustuliniforme* + *Picea abies* (L.) Karst. kivételével (**Brunner és mts. 1991**)) nem figyeltek meg rhizomorfákat. A *H. ammophilum* a *Hebeloma* alnemzetség *Denudata* szekciójának a tagja, ezért mikorrhizáját az ezen szekcióba tartozó *H. sacchariolens*ével és *H. mesophaeum*éval hasonlítjuk össze. Mindhárom mikorrhiza elágazási rendszere egyszerű, a csúcsok egyenesek, görbültek vagy csavartak, színük fehértől barnáig változik, felszínük vattás. Rhizomorfáik és cisztídiumaik nincsenek. A csatos kiágazó hifák anasztomózisai nyíltak vagy zártak, kontakt csatok is előfordulnak és a másodlagos szeptumok ritkák.

A: *H. mesophaeum* és a *H. sacchariolens* abban különbözik a *H. ammophilum*tól, hogy az előbbieket köpenye B-típusú, míg a *H. ammophilum* köpenye C-típusú (**Agerer 1991**), zselatinizált mátrixszal a felszínén. Ennek a fajnak a termőtestét is ragadós anyag borítja, ami megköti a homokszemcséket. Az így kialakuló nyálkás, felszíni homokréteg védi a gombát a kiszáradástól, a felszíni mátrix tehát a száraz, homokos környezethez való adaptáció jele. A *H. sacchariolens* köpenyén fehér, gömbszerű szkleróciumokat figyeltek meg. Ezek hiányoznak a *H. mesophaeum* és a *H. ammophilum* esetében. A *H. mesophaeum* és a *H. sacchariolens* hifáinak felszíne sima vagy durva, a *H. mesophaeum*éin berakódások és toluidinkékkel kékre festődő kristályok is előfordulnak. Ezzel szemben a *H. ammophilum* hifái mindig sima felszínűek. Természetes élőhelyén a *Fumana procumbens* gyökerén a *H. ammophilum* az *Inocybe heimii* Bon (**Magyar és mts. 1999**) hozzá sokban hasonló mikorrhizájával együtt fordul elő. A két mikorrhizának a habitusa és a színe is hasonló, ezért könnyű őket összetéveszteni. Az *Inocybe* mikorrhiza felszíne azonban nem

olyan vattás, mint a *Hebelomáé*, nincsenek csatjai a külső köpenyrétegben, kiágazó hifái ritkábban anasztomizálnak és nagy, lyukas csatokat viselnek.

5.2.7. *Inocybe heimii* + *Fumana procumbens* (Magyar és mts. 1999, Jakucs 2002f)

Az *Inocybe heimii* homokos területeken, pl. tengerparti homokdűnéken fordul elő Európában. Magyarországról a fülöpházi homokpusztagyepről írtuk le *Fumana procumbens*vel alkotott ektomikorrhizáját. Meghatározása a termőtesttel való azonosításával történt, RFLP módszerrel. Eddig 8 *Inocybe* mikorrhizát jellemeztek részletesen (Agerer és Rambold 2004-2005). Ezek a következők: *Inocybe appendiculata* (Beenken és mts. 1996a), *Inocybe fuscomarginata* (Beenken és mts. 1996b), *Inocybe lacera* (Cripps és Miller 1995, Cripps 1997), *Inocybe lanuginella* (Ingleby és mts. 1990), *Inocybe obscuroidia* (Beenken és mts. 1996c), *Inocybe petiginosa* (Ingleby és mts. 1990), *Inocybe terrigena* (Beenken és mts. 1996d). Az *Inocybe heimii* mikorrhiza a nemzetségre jellemző tipikus morfológiát mutatja, mint a csatok nélküli plektenhimatikus köpeny, a nagy, lyukas csatokat viselő kiágazó hifák és a rhizomorfák hiánya. Az *I. heimii* mikorrhizája okkerbarna, C-típusú, enyhén zselatinizált köpenyével különbözik az *Inocybe* alnemzetség fajaitól, mint az *I. appendiculata*, *I. lacera*, *I. lanuginella*, *I. obscuroidia* és *I. Petiginosa*, amelyeknek A vagy B típusú, hialin köpenyük van (Agerer 1991). Az *I. heimii* sárgás színével, ragadós köpenyével és a lyukas, nagy csatos hifáival jobban hasonlít a hozzá közelebbi rokonságban lévő *I. fuscomarginata* és *I. terrigena* fajokhoz, amelyek a *Mallochybe* alnemzetségbe tartoznak. Az *I. heimii* + *Fumana procumbens* mikorrhiza elkülönítő bélyegei a dúsan elágazó, ragadós végű kiágazó hifák, a zárt anasztomózisok, a másodlagos szeptumok csaknem teljes hiánya és az alig lebonyozott Hartig-háló, míg a többi (*Pinusról*, *Piceáról* és *Salixről* leírt) *Inocybe* mikorrhizákat tenyeresen elágazó Hartig-háló jellemzi.

5.2.8. *Russula amoenolens* + *Populus alba* (Jakucs és Beenken 1999, Jakucs 2002h)

A Russulaceae család a legnépesebb, legelterjedtebb és leggyakoribb ektomikorrhizaképző bazídiumos csoportok közé tartozik, amelynek fajai világszerte minden erdőtípusban a mikorrhizaközösség jelentős alkotói (Eberhardt 2000). Két fontos nemzetségének, a *Russulának* és a *Lactariusnak* az ektomikorrhizái a viszonylag jól

kutatottak közé tartoznak (**Beenken 2004, Eberhardt 2000**). Eddig csaknem 40 *Russula* mikorrhizát írtak le (**Agerer és Rambold 2004-2005**). A Dél-Alföld szárazságtűrő nyárasaiban a *R. amoenolens* ektomikorrhizáját találtuk gyakorinak (**Jakucs 2002**). A *R. amoenolens*éhez a nemzetség fajai közül a *R. acrifolia* Romagn. (**Agerer és mts. 1994**), a *R. aeruginea* Lindbl. (**Taylor és Alexander 1989**) és a *R. fuegiana* Singer (**Palfner és Godoy 1996**) ektomikorrhizája hasonlít a leginkább. Ezeknek a fajoknak plektenhimatikus, C vagy D típusú köpenyűk (**Agerer 1991**), és palack alakú, gombban végződő cisztídiumaik vannak. A *R. amoenolens* az Ingratae szekció Foetentinae alszekciója Pectinata csoportjába tartozik (**Romagnesi 1967**). Ebből a szekcióból eddig csak a Foetens csoportba tartozó *R. illota* Romagn. mikorrhizáját írták le részletesen (**Brand 1991a**), ezért ezzel hasonlítjuk össze. Mindkét fajnak csat nélküli hifái és differenciálatlan, vékony rhizomorfái vannak. A köpeny színe és szerkezete, valamint a cisztídiumok színe és alakja azonban különbözik. A *R. illota* köpenye narancsszínű, rozsdabarna vagy barna, mert a cisztídiumok barna citoplazmatikus cseppeket és granulumokat tartalmaznak, míg a *R. amoenolens* köpenye fehér-sárgásfehér és hifái és cisztídiumai színtelenek. A *R. illota* köpenye vékony, a felszíni hifahálózat alatt két rétegből áll, plektenhimája szabálytalan szerkezetű, a *R. amoenolens* pedig három rétegű, szabályos, párhuzamos lefutású hifákkal, a középső réteg hifáinak átmérője nagyobb (6-10 µm), mint a külső és a belső rétegé (3-4 µm). A két mikorrhizát legkönnyebb a cisztídiumok alapján megkülönböztetni: a *R. illota* cisztídiumai sűrűn helyezkednek el, hosszúak, viszonylag vastag falúak (1 µm), csúcsukon aszimmetrikus gombbal vagy anélkül és citoplazmatikusan barnák, a *R. amoenolens* pedig ritkábban állnak, vékony falúak és két típusuk van: egy nagyobb, vékonyabb, gomb nélküli és egy rövidebb, zömökebb típus, szimmetrikusan elhelyezkedő apikális gombbal.

5.2.9. *Lactarius controversus* + *Populus alba* (Jakucs és mts. 2001, Jakucs 2002g)

A *Russula* mellett a *Lactarius* a Russulaceae család másik gyakori ektomikorrhizaképző nemzetsége, amelynek csaknem 30 ektomikorrhizáját jellemezték részletesen (**Agerer és Rambold 2004-2005**). A *L. controversus* + *Populus alba* mikorrhiza köpenye zselatinizált, plektenhimatikus, jellegzetes mintázat nélkül. Ez jellemző néhány más *Lactarius*-ektomikorrhizára is, mint pl. a *L. acris* Bolt. : Fr. + *Fagus sylvatica* L. (**Brand 1991**), a *L. lignyotus* Fr. + *Picea abies* (**Kraigher és mts. 1995**), a *L. lilacinus* (Lasch.) Fr.

+ *Alnus glutinosa* (**Pritsch 1996**), a *L. porninsis* Roll. + *Larix decidua* Mill. (**Treu 1990**), a *L. salmonicolor* R. Heim & Leclair + *Abies alba* Mill. (**Pillukat 1996**) és a “*Pinirhiza lactogelatinosa*” + *Pinus sylvestris* L. (**Golldack és mts. 1997**). A *L. controversus*hoz hasonlóan, az említett mikorrhizák tejcsövei erős (többnyire sötétkék) színreakciót adnak szulfovanilinnal. A *L. controversus*t azonban könnyű megkülönböztetni a *L. porninsis*től és a *L. salmonicol*ortól, mivel nincsenek rhizomorfái, a *L. acrist*ól és a *L. lignytust*ól mivel nincsenek cisztídiumai, a sárgásbarna *L. lilacinust*ól és “*Pinirhiza lactogelatinosat*ól” pedig, köpenyének fehér-halványsárga színében különbözik. A *L. controversus* köpenyének felszínén látható fehér rozetta kristályok ennek a mikorrhizának a fő elkülönítő bélyegei. A *Lactarius* nemzetségben eddig a *L. scrobiculatus* (Scop.: Fr.) Fr. esetében figyeltek meg (alakilag másféle) kristályokat (Agerer szem. közl.), bár ezt a bélyeget ennek a mikorrhizának a leírásában nem említik (**Amiet és Egli 1991**). A *L. intermedius* *Abies alba*val képzett mikorrhizáján **Eberhardt és mts. (2000)** szintén kristályokat mutattak ki, amelyek kénsavban oldódtak.

5.3. Tomentelloid mikorrhizák

A tomentelloid mikorrhizák számos olyan, általános morfológiai bélyeget viselnek, amelyek lehetővé teszik gyors, mikroszkópos felismerésüket (ld. 2.4.2.fejezet), de olyan specifikus jellegzetességeik is vannak, amelyek alkalmasak a fajcsoportok vagy fajok elkülönítésére is. Ezért ezen mikorrhizák esetében a mikroszkópos módszereknek különösen nagy szerepük van (**Agerer 2006, Jakucs és Erős-Honti 2008**). A hazai erdőkben a tomentelloidok bizonyultak az egyik leggyakoribb és legelterjedtebb mikorrhizacsoportnak, amelyből kilenc morfortípust jellemeztünk részletesen morfológiai és molekuláris módszerekkel (4.3. fejezet). Ezek közül némelyiket már korábban is leírták, de négy új mikorrhizát hazai mintáinkból mi írtunk le elsőként (**Jakucs 2002b, d, Jakucs és Agerer 1999, 2001, Jakucs és mts. 1997, 1998a, 2005a**).

5.3.1. A tomentelloid mikorrhizák morfológiai-anatómiai összehasonlítása

Pilosa-típus

Három tomentelloid ektomikorrhiza, a *Tomentella galzinii*, a *T. pilosa* és a *T. subtestacea* külön formacsoportot (pilosa-típus) alkot, amely egyedi tulajdonságokkal jellemezhető. Ilyen tulajdonság a mikorrhizák színe, amely a tomentelloidok általánosan barna-sötétbarna színétől eltérően sárga, sárgásokker. A köpeny felszíne jól láthatóan tüskés a cisztídiumoktól. A cisztídiumok csatosak, jellegzetesen „fibula-alakúak” (**Jakucs és mts. 1997, Köljalg et al 2001**), amelyeket eddig még más fajokról nem írtak le. A „*Quercirhiza flavocystidiata*” cisztídiumai ugyan szintén csatosak, de hifaszerűek (**Azul és mts. 2006c**). Különböző alakú, csat nélküli cisztídiumok más tomentelloid mikorrhizák esetében is előfordulnak. A „*Q. auraterocystidiata*” cisztídiumai pl. árszerűek vagy kampósan görbültek, a „*Q. ateracusrugosa*” és a „*Q. tomentellocystidiata*” cisztídiumai pedig hegyesek, palack alakúak (**Azul és mts. 2006a, b, d**). A pilosa-típusú mikorrhizák köpenyének külső rétege pszeudoparenhimatikus, anguláris, a *T. pilosa* és a *T. subtestacea* felszínén háromszögletű, szarvszerű sejtekből álló hálózattal, amelyből a cisztídiumok erednek. Ez a sejthálózat igen gyakori a tomentelloid mikorrhizák között, pl. a *T. sublilacina* köpenyén is látható. A pilosa-típusú fajoknak rhizomorfájuk is van, amelynek szerkezete azonban eltér az egyes fajok között. A *T. galzinii* rhizomorfája differenciálatlan, többé-kevésbé lazán összeszőtt hifákból álló köteg, a két másik fajé viszont nagyon karakterisztikus, differenciált, nóduszos, a nóduszokban unilaterálisan vagy bilaterálisan elágazó, és a felszínét kanyargós, keskeny, de vastagfalú, dúsan elágazó csatos marginális hifákból álló kéreg határolja. A rhizomorfa felszínéről kiágazó hifák és cisztídiumok is erednek. Ehhez hasonló rhizomorfákat figyelhetünk meg más tomentelloid mikorrhizák, pl. a *T. ferruginea* (**Raidl és Müller 1996, Raidl 1997, 1998**), a „*Quercirhiza tomentelloflexuosa*” (**Azul és mts. 2006e**) és a „*Q. tomentello funiculosa*” (**Azul és mts. 2006f**) esetében is.

Stuposa-típus

A molekuláris alapon *T. stuposának* meghatározott feketés-barna mikorrhizát régebben „*Piceirhiza nigripunctata*” néven írták le, nevét a köpeny jellegzetes, sötét

pigmentfoltjairól kapta (**Agerer és mts. 2002**). Molekuláris vizsgálataink igazolták, hogy ez a morfortípus a *T. stuposával* azonos (**Jakucs és mts. 2005a**). A *T. stupos*a sokban hasonlít a „*Piceirhiza nigra*” néven leírt, igen gyakori mikorrhizához is (**Gronbach 1988, Haug és Pritsch 1992**), amelyet teleforasav tartalma alapján már régebben a Thelephoraceae család tagjának tartottak (**Agerer és mts. 1995**). Saját vizsgálataink megerősítették ezt a hasonlóságot, de bár a barna, vastagfalú anguláris köpeny, a felszínén elhelyezkedő gömbsejt csoportok és a barna, csatos kiágazó hifák megegyeznek, a *T. stupos*a biztosan más faj, mint a „*Piceirhiza nigra*”, mivel belső köpenyrétege nem plektenhimatikus, nincsenek cisztídiumai és szemölcsös hifái. Sajnos, a „*P. nigráról*” nincsenek molekuláris adatok.

Molekuláris vizsgálataink a *T. stupos*át németországi *Picea abies*ről és hazai *Quercus robur*ról származó gyökerekről mutatták ki. Egy ezekkel egy kládba tartozó, de kissé elkülönülő csoportot alkottak a dél-alföldi nyárasokban gyakorinak talált, hasonló mikorrhizák (8. morfortípus), amelyek az előzőhöz képest kisebb morfológiai különbségeket (kisebb köpenysejtek, vékonyabb sejtfal, a pigmentcseppek hiánya) mutattak, de kétségtelenül szintén a *T. stupos*ához, vagy egy ahhoz rendszertanilag nagyon közel álló, de szekvenciaadatokkal még nem dokumentált fajhoz tartoznak. A **De Román és mts. (2002a)** által leírt „*Quercirhiza cumulosa*” is igen hasonlít a *T. stupos*ára, mert szintén barna, anguláris a köpenye, csatos hifái vannak és nincsenek cisztídiumai, a belső köpenyrétege viszont epidermoid és vastag, centrális hifát tartalmazó, differenciált rhizomorfái, valamint szemölcsös kiágazó hifái vannak. Mindezek ellenére az említett mikorrhizák igen hasonlítanak a *T. stupos*ához, és vele együtt külön morfortípus-csoportot alkotnak. Ezek közé tartozik a szintén barna, anguláris köpenyű és felszíni gömbsejtcsoportokat viselő „*Pinirhiza amyloidea*” (**Mleczko 2004**) is. Saját mintáink között volt egy másik, szintén felszíni gömbsejtcsoportokat viselő, de más köpenyszerkezetű morfortípus (az 5. számú), ami a filogenetikai fán a *T. stupos*a csoporttól igen távoli kládba sorolódott. Ennek a morfortípusnak a jellegzetessége, hogy külső köpenyrétegének anguláris sejtfalai egyenetlenül vastagodottak, egyes sejtfalszakaszok vastagabbak és pigmentáltabbak a többinél. Ezt a bélyeget a „*Quercirhiza stellata*” (**De Román és mts. 2002b**) nevű mikorrhizán is kimutatták, az azonban nem visel gömbsejteket. Mindez arra utal, hogy a feltűnő gömbsejtek, amelyekről a mikorrhiza felszíne sztereomikroszkóp alatt szemcsésnek

látszik, bár jó elkülönítő bélyegnek tűnnek, nem feltétlenül jeleznek monofiletikus csoportokat.

Ferruginea-típus

Molekuláris vizsgálataink igazolták a *T. ferruginea* jelenlétét az alföldi *Populus alba* állományokban. Anatómiai szempontból mintánk nagyon hasonlít a *T. ferruginea* Raidl *Fagus sylvaticáról* származó eredeti leírására (**Raidl és Müller 1996, Raidl 1996, 1998**). A köpenyszerkezet, a rhizomorfák és a kiágazó hifák is azonosak, bár egyes struktúrák értelmezésében van eltérés. Raidl szerint a mikorrhiza külső köpenyrétege plektenhimatikus (**Raidl és Müller 1996**). Véleményünk szerint a külső réteg pszeudoparenhimatikus, anguláris de a felszínén hifahálózat van, ami plektenhimának tűnhet. Raidl revideálta eredeti nézetét, mert típusmintáját újra megvizsgálva, felfedezte a hifaréteg alatt az anguláris sejteket és egyetértett értelmezésünkkel (Raidl szóbeli közlés). A *T. ferruginea* rhizomorfája igen jellegzetes, a tipikus nóduszos elágazást mutatja és felszínét sűrűn rövid, kanyargós kiágazó hifák borítják, amiktől felszíne borzasnak, bundásnak látszik. Ehhez nagyon hasonló rhizomorfa szerkezetet találtak két másik tomentelloid mikorrhiza, a *T. tomentelloflexulosa* (**Azul és mts. 2006e**) és a „*Q. tomentellofuniculosa*” (**Azul és mts. 2006f**) esetében is.

Sublilacina-típus

A *Tomentella sublilacina* mikorrhizáját gyakorinak találták az ektomikorrhiza közösségek molekuláris vizsgálatai során fenyves állományokban (**Gardes és Bruns 1996, Kranabetter és Wylie 1998, Jonsson és mts. 1999, Köljalg és mts. 2000**). Részletes morfológiai leírását *Pinus sylvestrisről* **Agerer (1996a, b)** publikálta *T. albomarginata*, néven, ami a *T. sublilacina* szinonímája (**Köljalg 1996**). Az eredeti leírásban a *T. albomarginata* ektomikorrhiza meghatározása a termőtest és a mikorrhiza hifaösszeköttetései, valamint a hifák és rhizomorfák morfológiája alapján történt, az azonosság tehát nem tekinthető teljesen bizonyítottnak. Az általunk ITS szekvenciák alapján *T. sublilacinának* határozott mikorrhiza az Agerer-féle leírásnak nem mond ellent, de néhány jellegzetességet másként interpretálunk. A *T. albomarginata* köpenye pl. Agerer szerint „pszeudoparenhimatikus, a sejtek gyakran szabálytalanul angulárisak vagy

kerekdedek” (**Agerer 1996a**). A háromszögletű, szarvszerű sejtekből álló hifahálózatról Agerer nem tesz említést és nem írja le a vastagfalú, epidermoid középső köpenyréteget sem, holott eredeti rajzán ez jól látható. Mintáinkban ez az anguláris külső réteg alatti, epidermoid köpenyréteg tűnt ezen mikorrhiza egyik legfeltűnőbb bélyegének. A fajra jellemzők a kiszélesedő alapi testből kiinduló, nagyon hosszú, egyenes, kihegyesedő, csatos kiágazó hifák is. A korábbi leírással szemben mi nem találtunk rhizomorfákat ezen a mikorrhizán és **Köljalg (1996)** szerint azok a *T. sublilacina* termőtestén sincsenek jelen. Ezen eltérések alapján mintánk akár más, akár azonos is lehetne az Agerer által leírttal. A molekuláris fán a *T. sublilacina* termőtestekből és mikorrhizamintáinkból származó szekvenciák közötti távolság elég nagy ahhoz, hogy akár külön fajhoz is tartozhatnának, de ezesetben is igen közeli fajról lehet csak szó. Sajnos, az eredeti *T. albomarginata* mintából nem áll rendelkezésre DNS az összehasonlításhoz.

Bryophila-típus

Mikorrhizáink között előfordult egy jellegzetes, *Populus*-ról leírt új morfortípus (a 3. morfortípus), amely a filogenetikai fán a *Tomentella bryophila* és *T. lapida* szekvenciáival képzett közös kládot. Mivel azonban nem minden *Tomentella* fajról állnak rendelkezésre adatok a DNS adatbázisokban, ennek pontos meghatározása ma még nem lehetséges. A 3. morfortípus és a két, rokon faj termőtestének morfológiai tulajdonságai között azonban nincsenek ellentétek, mivel a *T. bryophila* és a *T. lapida* sem fejleszt rhizomorfákat és cisztídiumokat és mindkettő előfordul nyárok alatt (**Köljalg 1996**). Ezt a morfortípust egyik eddig leírt mikorrhizával sem azonosíthatjuk, bár a vastagfalú, pszeudorarenhimatikus-anguláris sejtekből álló, barna köpeny és a megnagyobbodott alapi sejtű, robusztus, vastagfalú, csatos kiágazó hifák, valamint a köpeny felszínén látható, elhalt sejtekből kialakult pikkelyek („squama”) nagyon hasonlítanak a „*Quercirhiza squamosa*” néven leírt meghatározatlan mikorrhizára (**Palfner és Agerer 1996**).

Fusocinerea-típus

Mintáink közül a 9. morfortípus a filogenetikai elemzésben a *T. fuscocinerea*-val került egy kládba. Ennek a mikorrhizának a jellegzetessége, hogy a hifái nem csatosak és a köpenysejtekben sötétkék pigmentcseppek formájában teleforasav van jelen. Csak három

olyan *Tomentella* fajt ismerünk, amelynek a termőtesthifái csat nélküliek (*T. fuscocinerea*, *T. badia* és *T. cinereoumbrina*) és ezek közül csak a *T. badia* tartalmaz kék pigmentet (Köljalg 1996). A *T. badia* azonban mikorrhizánktól nagyon távol helyezkedik el az ITS-alapú molekuláris fán, tehát azonosságuk kizárható. Nem lehetetlen azonban, bár nem bizonyított, hogy ez a mikorrhiza a *T. fuscocinereához* tartozik.

A 9. morfortípus köpenyszerkezete igen sajátos, mert a köpeny csillagszerű mintázatot mutat. A pszeudoparenhimatikus külső köpenyréteg anguláris-triangularis sejtjei csillag alakban csoportosulva pikkelyeket képeznek és a csillagok közepe, csúcsot képezve, a felszínből kiemelkedik. Ehhez nagyon hasonló köpenyszerkezetet írtak le a „*Pinirhiza ligulata*” esetében, amely viszont nem tartalmaz teleforasavat és nagy, csatos kiágazó hifákat visel (Mleczko 2004).

5.3.2. A tomentelloid mikorrhizák hazai előfordulása és ökológiája

A különböző országokban és növénytársulásokban a tomentelloid mikorrhizák gyakoriságára vonatkozó vizsgálatok eltérő eredményekre vezettek. Svédországi *Picea* állományokban végzett felmérések alapján azt állapították meg, hogy a tomentelloidok a mikorrhizás gyökérvégek 1-8%-át alkották (Köljalg és mts. 2000). Észak-amerikai *Pinus muricata* erdők ektomikorrhiza közösségeiben a *Tomentella sublilacinát* domináns fajnak találták (Gardes és Bruns 1996, Taylor és Bruns 1999). A tomentelloidokhoz tartozó *Piceirhiza nigra* gyakorisága 28% volt egy meszezett talajú lucfenyvesben (Brand és mts. 1994). Németországi nyárfaültetvényekben az ektomikorrhiza közösségben a legnagyobb relatív abundanciát (31 %) egy tomentelloid mikorrhiza mutatta (Kaldorf és mts. 2004). Bükkösökben végzett egész éven keresztül tartó monitoring vizsgálatok szerint az első tíz leggyakoribb ektomikorrhiza között két, különböző környezeti igényekkel jellemezhető tomentelloid morfortípus is volt (Buée és mts. 2004).

Az elmúlt tíz év során a különböző magyarországi erdőtípusokból és helyszínekről gyűjtött talajminták szinte mindegyikében találtunk tomentelloid ektomikorrhizákat. Ezek morfológiája az egyes mintavételi helyeken, de több esetben még egy-egy mintán belül is nagy változatosságot mutatott. A kilenc, itt ismertetett morfortípus (4.3.1. fejezet) között

voltak olyanok is, melyek az adott mintában a gyökérvégeknek több, mint 50%-át borították. Volt olyan mikorrhiza is, amit több, távoli mintavételi helyről és különböző fafajú erdőkből származó mintákban egyaránt megtaláltunk. A *Tomentella galziniit* pl. egy gödöllői és egy püspökladányi tölgyesből, a tompai fehérnyárasból és a bükki Őserdőből is kimutattuk. Az ismételt vizsgálatok azt mutatták, hogy ugyanazon a mintavételi ponton ugyanazokat a morfortípusokat lehet megtalálni éveken keresztül. A *T. ferruginea* pl. Püspökladányból 2000-ben és 2001-ben is, a fuscocinerea-típus pedig Tompáról 1998-ban és 1999-ben is előkerült.

Az abundancia vizsgálatok szerint hét tomentelloid mikorrhizát (az. 1, 2, 3, 4, 6, 7 és 9. morfortípusok) 10%-nál kisebb, vagy 10-50% közötti gyakorisággal találtuk meg a vizsgált talajmintákban. Az 5.(nem meghatározott) morfortípus és a stuposa-típus 50-90% közötti, sőt egy esetben 90% feletti relatív gyakorisággal volt jelen a tölgyek gyökerén Püspökladányban. Természetesen, ezekből a sporadikus adatokból nem lehet határozott következtetéseket levonni ezeknek a mikorrhizáknak a gyakoriságára az egész erdei életközösségre vonatkozóan, mivel ismeretes, hogy a mikorrhizák a talajban heterogén, foltszerű elterjedést mutatnak (**Ozinga és mts. 1997, Agerer és mts. 2002, Kaldorf és mts. 2004**). A földalatti gombaközösségek térbeli elterjedésének, horizontális és vertikális mintázatának vizsgálata csak kiterjedt, nagyléptékű mintavételi módszerekkel történhet (**Dahlberg és mts. 1997**). Ilyen vizsgálatok pedig nem szerepeltek célkitűzéseink között. Figyelemre méltó azonban, hogy a tomentelloid mikorrhizák a tompai és kelebiai nyárasokban egy négyéves vizsgálatsorozat minden talajmintájában jelen voltak (**Jakucs 2002**), és az összes gyökércsúcsnak átlagosan 5-20%-át ezek kolonizálták.

Az irodalmi adatokkal összevetve, úgy tűnik, hogy a tomentelloid mikorrhizák hasonló, vagy akár még nagyobb gyakorisággal fordulnak elő a hazai alföldi területek szárazsághoz alkalmazkodott nyárasaiban és tölgyeseiben, mint az észak-atlanti és pacifikus tűlevelű és lombos erdőkben (**Dahlberg és mts. 1997, Jonsson és mts. 1999, Köljalg és mts. 2000**). Ez arra enged következtetni, hogy a tomentelloid mikorrhizák melanintartalmuknak köszönhetően versenyképesebbek a szárazabb környezeti viszonyok között. A sejtfalak melanizáltsága ugyanis összefüggésben lehet a talaj kiszáradásához való alkalmazkodással (**Pigott 1982**). Alátámasztja ezt a vélekedést, hogy ezeken a száraz, alföldi területeken más melanintartalmú gombák, pl. az ún. DSE (dark septate endophytes)

csoport fajai is gyakoriak (**Kovács és Bagi 2001, Kovács és Szigetvári 2002**), bár a tomentelloidok szárazságtűrését közvetlenül még nem igazolák. Annyit mindenesetre kétségtelenül állíthatunk, hogy a *Tomentella* fajok fontos és gyakori ektomikorrhizaképző gombák az abiotikus sztreessznek kitett Alföldön és hogy ez a gombacsoport gyakori tagja a mérsékelt-kontinentális lombhullató erdők mikorrhizaközösségeinek.

A tomentelloidok gazdaspecificitására vonatkozóan közvetlen vizsgálatok nem történtek. Az egyes fajok (pl. *T. sublilacina*, *T. stuposa*, *T. ferruginea*, *Pseudotomentella tristis*) széleskörű földrajzi elterjedtsége, valamint az a tény, hogy tomentelloid mikobiontákat a legkülönbözőbb növénycsaládokból és fajokból is kimutattak, arra enged következtetni, hogy gazdaspektrumuk széles. Nem biztos azonban, hogy ez a megállapítás, ami csoport szintjén igaz lehet, feltétlenül igaz az egyes fajokra, vagy azok különböző törzseire is. A *T. stuposa*-csoport tagjait pl. főleg fenyőfélékről mutatták ki (**Brand és mts. 1994; Agerer és mts. 1995, Gardes és Bruns 1996; Al Sayegh-Petkovsek és Kraigher 1999; Köljalg és mts. 2000**), de saját eredményeink is igazolták, hogy a lombos fafajokon, mint a bükk, a nyárok és a tölgyek, szintén gyakran előfordulnak. Ennek alapján tehát a csoport nem tűnik gazdaspecifikusnak. Megfigyeltük azonban, hogy a *stuposa*-típus mikorrhizái a molekuláris törzsfákon olyan kládokra válnak szét, amelyek egy-egy gazdanövényről izolált mintákat csoportosítanak együvé (**Jakucs és mts. 2005a**). Mindez a különböző gazdafajokhoz alkalmazkodott genotípusok fajon belüli szegregálódását támasztja alá.

5.4. A vizsgálatokban szereplő magyarországi erdők ektomikorrhizáinak összehasonlítása

Észak-Amerika és Európa boreális tűlevelű erdeinek ektomikorrhizáit az elmúlt évtizedben intenzíven vizsgálták ((**Molina és Trappe 1982, Gronbach 1988, Gardes és Bruns 1996, Comandini és mts. 1998, Dahlberg és mts. 1997, Gehring és mts. 1998, Jonsson és mts. 1999, Kernaghan 2001, Taylor és Bruns 1999, Köljalg és mts. 2000, Korkama és mts. 2006**), a mérsékeltövi lombos erdők ektomikorrhiza közösségeinek összetételére vonatkozóan azonban jóval kevesebb adat áll rendelkezésünkre. A lombos fák

közül vizsgálták a bükk (**Brand 1991, Buée és mts. 2004**), a nyír (**Cuvelier 1991**), az égerék (**Miller és Koo 1991, Pritsch és mts. 1997 a,b**), a tölgyek mikorrhizáit (**De Roman és Miguel 2005, Richard és mts. 2005**) de szinte alig tudunk valamit a szárazabb közép-európai kontinentális területek jellemző fás növényeinek (pl. a nyáaraknak) az ektomikorrhiza-kapcsolatairól.

5.4.1. Alföldi nyárasok

Annak ellenére, hogy a nyár fajok mesterséges mikorrhizáit kísérleti rendszerekben és erdészeti célra is elterjedten használják (**Godbout és Fortin 1985, Bencivenga és mts. 1994, Kaldorf és mts. 2004**), a természetes nyárasok mikorrhizaviszonyairól kevés volt az ismeretünk. Részletes morfológiai leírások csak a *Tricholoma scalpturatum* /Fr./ Quél. és az *Inocybe lacera* /Fr./ Kumm. *Populus tremuloides*-szel Michx. (**Cripps és Miller 1995, Cripps 1997**), az *Inocybe fuscomarginata* Kühn. *Salix* sp. és *P. nigra* L. (**Beenken és mts. 1996b**) valamint a “*Populirhiza pustulosa*” *P. tremula* L. gazdanövényekkel (**Mleczko 1997**) képzett ektomikorrhizáiról születtek. Az Eurázsia déli részén, az erdős sztyepp zónában a 25. és 52. szélességi fok között elterjedt fehér nyár (*Populus alba*) (**Gencsi és Vancsura 1992**) mikorrhizáiról az első adatokat a Duna-Tisza közén végzett felméréseink szolgáltatták.

Hároméves vizsgálatsorozatunk eredményeképpen a *P. alba* hat új mikorrhizájáról adtunk morfológiai-anatómiai leírást (**Jakucs 2002, Jakucs és Beenken 1999, Jakucs és Agerer 1999, Jakucs és Agerer 1999, Jakucs és mts. 2001, Kovács és Jakucs 2006**) és meghatároztuk a mintákban leggyakoribb 14 ektomikorrhiza morfortípust, amelyeket a lelőhelyek fehérfenyőerdeiben a *P. alba* jellemző ektomikorrhizáinak tekinthetünk (**Jakucs 2002**).

A Délalföld homoktalajon kialakult, szárazsághoz alkalmazkodott nyáras erdeiben Tompán és Kelebián a *Populus alba* legjellegzetesebb ektomikorrhizái különböző gyakoriságban fordultak elő. Az adatok elégtelenek ahhoz, hogy évszakos változásokra következtessünk belőlük. Csak a fekete-barna tomentelloid típusok és a *Tuber rapaeodorum* mikorrhizái voltak jelen kiegyenlítetten a teljes vegetációs időszak folyamán. Az 1997, 1998 és 1999-es év június-júliusi mintáinak összehasonlítása nagy különbségeket mutat a három év az eltérő időjárása miatt. Az 1998 áprilisi minta tanúsítja, hogy a

mikorrhizák már korán tavasszal aktívak, de a nyári és őszi talajmintákban sokkal több ektomikorrhiza volt jelen. A három év során az egyes mintavételi pontokon ugyanazok az ektomikorrhiza típusok fordultak elő újra meg újra. A két mintavételi helyszín azonban, bár közel voltak egymáshoz és ökológiailag is hasonlóak voltak, jelentősebben különbözött egymástól faji összetételét tekintve. A megfigyelt különbségek a fehér nyárral együtt előforduló más növényfajok összetételével és térbeli elhelyezkedésével függhetnek össze, amely befolyásolhatja a generalista ektomikorrhizas gombák gazdaszelekcióját.

A tomentelloid ektomikorrhizák tavasztól őszig mindkét helyszínen minden mintában jelen voltak. A tompai területen ezek közül három sárgásosker faj (*T. galzinii*, *T. pilosa* and *T. subtestacea*) mikorrhizáit sikerült fajra azonosítani, mégpedig egy négyzetméteren belül, de csak a *T. pilosát* találtuk meg több alkalommal is. Eredményeink szerint a fekete-barna tomentelloidok, amelyeket a ferruginea-típus, a stuposa-típus és a fuscocinerea-típus képviselt, mint minor (< 10%) vagy minor kodomináns (10-50 %) alkotók, folyamatosan jelen vannak a Dél-Alföld nyárasainak ektomikorrhiza-közösségében. Meglepő azonban, hogy a fekete mikorrhizák között a *P. alba* gyökereken egyszer sem nem találtuk meg az egyébként minden tűlevelű és lombos erdőben közönséges *Cenococcum geophilum* mikorrhizát, holott a területen jelenlévő fenyő és tölgy gyökereken megfigyeltük a jelenlétét. A kelebiai területen az egész szezomban domináns típus volt a *Xerocomus armeniacus* ektomikorrhiza (akár 50 % feletti gyakorisággal), amelynek termőtestei is nagy számban fordultak elő. Ezt a fajt azonban (és egyetlen más boletoid fajt sem) a tompai területről nem sikerült kimutatni. Ezzel szemben a Tompán mind a talaj fölött, mind a talajban gyakori *Scleroderma bovista* hiányzott Kelebiáról. Feltehető, hogy ez a két mikobionta hasonló ökológiai szerepet tölt be a két helyszínen, mivel mindkettőre jelentős termőtest produkció és erősen differenciált, nagy átmérőjű centrális hifákkal rendelkező rhizomorfák jellemzők, ami a hosszú távú tápanyagszállítás egyik fő jelzője (**Raidl 1997, Agerer 1995**).

A földalatti termőtestű *Tuber rapaeodorum* jelenléte jellemző a homokos talajú nyárasokra és ektomikorrhizája is meglepően gyakori volt a *P. alba* gyökereken. Szintén gyakori típusnak bizonyultak a kezdetben tévesen *Genea*-nak határozott *Humaria*-ektomikorrhizák. Ez utóbbiak azt jelzik, hogy a tömlős ektomikorrhizáknak is jelentős szerepe lehet a nyárasokban. Hasonlóképpen gyakoriak voltak még a *Cortinarius*-fajok

mindkét terület mintáiban. Ezzel szemben *Hebeloma*-mikorrhizát csak a kelebiai területen találtunk.

A Russulaceae családot több, pontosabban meg nem határozott *Lactarius* és *Russula* morfortípus képviselte. Ezek közül Kelebiáról a *R. amoenolens*-t, Tompától pedig a *L. controversus*-t sikerült faji szinten meghatározni. A *L. controversus* az alföldi szárazságtűrő nyárasok tipikus gombája (**Rimóczi és mts. 1990**). A *Russula*-típusok többsége a Foetentinae csoportba tartozik, amelyeknek köpenye ragadós mátrixot választ ki, ami szintén a szárazsághoz való alkalmazkodást jelző bélyeg. A *R. amoenolens* ektomikorrhizáját gyakran találták kaliforniai fenyvesekben, bár kevés termőtestet fejlesztett. Ez összhangban van a mi megfigyeléseinkkel, és magyarázható azzal a feltételezéssel, hogy a *R. amoenolens* kis hatékonysággal továbbít szénvegyületeket a gyökerek felől a micélium felé és ez eredményezi az alacsony termőtest biomasszát (**Gardes és Bruns 1996**). Az ilyen típusú gombák elsődlegesen nem bazidiospórával, hanem sokkal inkább vegetatív, magával a mikorrhizával terjednek a talajban.

Eredményeink azt mutatják, hogy a szárazságtűrő nyárasokban diverz gombaközösség alakult ki, amelyeknek ektomikorrhizái jelentős szerepet játszhatnak ezeknek az erdőknek az anyag- és energiaforgalmában. A természetes mikorrhizaközösségek tanulmányozása nemcsak az életközösség szerkezetének tisztázása szempontjából fontosak, de alapját képezhetik az Alföld erdősítési programjának is.

5.4.2. Alföldi tölgyesek

Az európai lombos erdők legfontosabb társulásalkotói közé tartozó tölgyekről viszonylag sok ektomikorrhiza leírása jelent meg, például *Q. ilex*-ről (**Montecchio és mts 1998, 2001a, b, 2002, Fischer és Agerer 1996, De Roman és mts 2002a, b,**), *Q. robur*-ról (**Palfner 1994, Palfner és Agerer 1996a, b, Beenken 2001**), *Q. cerris*-ről és *Q. pubescens*-ről (**Zambonelli és mts. 1993a**), de a mediterrán térségekben jelentős paratölgyesek kivételével (**Azul és mts. 1999, 2001a, b, c, d, e**) az állományokat jellemző ektomikorrhiza közösségek felmérésére kevés rendszeres kísérlet történt (**De Roman és Miguel 2005, Richard és mts. 2005**).

Magyarországon a tölgyek zonális erdőtársulás alkotó fajok, ezért kiemelt jelentőségű lenne a hazai viszonyaink között jellemző mikorrhizás partnereik ismerete. A

Hortobágyi Nemzeti Park területéhez tartozó, szolonyeces-szíkes talajon telepített tölgyesekben végzett mikorrhiza vizsgálataink, amelyek során *Quercus* fajokról három új mikorrhizát is leírtunk (**Jakucs 2001, Jakucs és Beenken 2001, Jakucs és mts. 2005a**) ezen erdők ektomikorrhiza-közösségeinek faji összetételére és gyakoriságára is szolgáltatott új eredményeket (**Jakucs és Csiha 2002-2004**).

Az egyazon időpontban gyűjtött mikorrhizák a mintavételi helyek szerint jelentősen különböztek egymástól, tehát előfordulásukat még ilyen viszonylag közeli helyszínek esetében sem elsősorban az évszakos, vagy időjárási tényezők szabják meg. A három mintavételi pont mikorrhizatípusainak gyűjtési időponttól független összehasonlítása azt mutatja, hogy ugyanazon a helyen egyes típusok éveken keresztül rendszeresen előfordulnak, tehát a szűkebb környezet szabja meg elterjedésüket. A mintavételi pontok fajmintázatának különbségeit a területek talajának, a gazdanövénynek és az aljnövényzetnek a különbségeivel magyarázhatjuk.

A területről azonosított ektomikorrhizák közül a fekete-barna *Tomentella*-morfortípusok viszonylag kiegyenlített és magas arányú (esetenként többségi kodomináns vagy akár abszolút domináns) részvétele tűnik fel leginkább. Ezek mindhárom helyszínen és szinte minden időpontban kimutathatók voltak. Hasonló megfigyeléseket tettünk ezekre a morfortípusokra vonatkozóan a kiskunsági fehérnyárasok vizsgálatai során is (**Jakucs 2002**), úgyhogy nem tűnik túlzottnak az a következtetés, hogy a *Tomentella* fajok alföldi erdeink életközösségeinek legfontosabb mikorrhizaképzői közé tartoznak. Annál is indokoltabb ezt hangsúlyozni, mivel ezek a fajok ritkán képeznek termőtesteket és ezek alig észrevehetőek, tehát a gombafajok felmérésekor elkerülik a figyelmet. A *Tomentellák* elterjedése a mérsékelt övben általános és ismeretes, hogy ezek a túlevelű erdők mikrobiótájában is rendszeresen előfordulnak (**Bradbury és mts 1998, Kranabetter és Wylie 1998, Köljalg és mts 2000**). Ilyen általános és domináns előfordulásról azonban, mint amit az erdős sztyepp régióhoz tartozó Alföld kontinentális lombos erdeiben (nyárasokban és tölgyesekben) jelen vizsgálataink igazolnak, eddig sehol sem történt említés a szakirodalomban.

A területen rendszeresen előforduló, bár nem domináns ektomikorrhizák között kell említenünk a *Cenococcum geophilumot*, amely ubikvista faj, a mérsékelt övben minden erdőtípusból kimutatható. A gyakori, kodomináns mikorrhizák közé tartoznak még

mintáinkban a különböző *Russula* fajok, amelyek közül több morfortípust sikerült elkülöníteni, elsősorban a *R. foetens* a *R. emetica* és a *R. fellea* fajcsoportok tagjait. A Foetintinae szekcióba tartozó fajok esetében gyakran figyelhető meg nyálka, vagy zselatinszerű réteg képződése a termőtesten és a mikorrhizaköpenyen is, ami a kiszáradás elleni védekezés egyik jellemző bélyege. Ezek a gombák, mint szárazságtűrő fajok ismertek, amelyeknek a termőtestei az alföldi erdőkben száraz nyarakon is rendszeresen megjelennek.

A ritkábban kimutatható mikorrhizák közül a *Tomentella galzinii* kétszer került elő. Ez a faj nyárral kapcsolatosan is előfordult, de eredeti leírása tölgyről történt a Gödöllői-dombságból. A tömlős mikobionták közül viszonylag nagyobb arányban fordult elő egy *Humaria* és egy *Tuber borchii*-típusú mikorrhiza is, amelyekhez mind morfológiailag, mind ITS szekvenciákban hasonló fajok a kiskunsági nyárasokban is gyakoriak. A differenciált, nagy átmérőjű centrális hifát tartalmazó rhizomorfával rendelkező mikorrhizák (pl. a Boletaceae család fajai) hosszú távú anyagszállításra képesek (**Raidl 1997**). Területünkön ezt az ökotípust az elsőként ezekből a mintákból leírt *Xerocomus lanatus* mikorrhiza képviselte. A kelebiai nyárasokban hasonló gyakorisággal az ennek funkcionálisan megfelelő *Xerocomus armeniacus* előfordulását tapasztaltuk. Úgy tűnik, a kontinentális éghajlatú erdőkben a szárazsághoz jobban alkalmazkodott *Xerocomus* fajok töltik be azt a szerepet, amit a csapdékosabb területeken a *Boletus*ok. A többi mikorrhizatípus (pl. az univerzálisnak mondható *Lactarius* és *Hebeloma* morfortípusok) csak egy-egy helyszínről volt kimutatható. Egy alkalommal, de magas abundancia százalékban találtuk az elsőként innen leírt "*Quercirhiza alboviolacea*" mikorrhizatípust és egy különleges szerkezetű, barnaköpenyű tömlős ektomikorrhizát, amit morfológiai és DNS alapon is a *Hymenoscyphus ericae* fajcsoportához tartozónak határoztunk. Erről, az egyébként a hangaféléken tipikus, ún. erikoid mikorrhizát képző fajról nemrég igazolták, hogy számos nyitva- és zárvatető fával ektomikorrhizas kapcsolatot alakít ki (**Vralstad és mts 2002**)

Vizsgálataink, amelyek a Hortobágy elszíkesedett, volt mocsári talajára telepített tölgyes állományokban az ektomikorrhizák magasfokú diverzitását igazolták, az első lépését jelenthetik egy olyan széleskörű erdészeti-ökológiai vizsgálatsorozatnak, amely fényt deríthet a tölgyek különböző környezetekhez való alkalmazkodásának sajátosságaira és

stratégiájára. Ehhez azonban még hiányzik a hazánkra jellemző más jellegű tölgyes erdőtársulások, az alföldi gyöngyvirágos tölgyesek, a hegyvidéki zonális tölgyesek, a tölgyes karsztbokorerdők és a szárazabb molyhos tölgyesek mikorrhizáinak vizsgálata.

5.4.3. Hegyvidéki és dombvidéki bükkösök

Tekintettel arra, hogy Európában a legintenzívebb ektomikorrhiza vizsgálatok a hűvösebb éghajlatú északi és nyugati országokban folynak, a lombos fák közül az e területen gyakori bükk (*Fagus sylvatica*) ektomikorrhizáit ismerjük a legjobban (**Brand 1991, Buée és mts. 2004**). A hazai bükkösök ektomikorrhizáinak felmérése elsősorban abból a célból indult, hogy összehasonlítsuk, van-e különbség Európa különböző földrajzi és éghajlati területeinek bükkösei között a mikorrhizaközösségek faji összetételében és diverzitásában. Vizsgálataink első szakaszában a Bükk-hegység Őserdő Rezervátumában végeztünk felméréseket. Most folyó kutatásainkat kiterjesztettük a Mátra és az Őrség területén fekvő bükkös állományokra. A kutatás jelenlegi szakaszában még nem lehet messzemenő következtetéseket levonni, de az megállapítható, hogy a bükkösökben gyűjtött minták között az alföldi tölgyesekben és nyárasokban gyakoribb sötét színű (főként tomentelloid) ektomikorrhizákkal szemben a világos köpenyű (elsősorban *Lactarius*) mikorrhizák dominálnak. A három bükkös mintaterületen ugyanazok a nagyobb fajszámban jelenlévő morfortípus-csoportok szerepelnek és vannak közösen előforduló fajok is (pl. *Piloderma croceum*, *Byssocorticium atrovivens*), az egyes mikorrhizaközösségek faji összetétele azonban markánsan különbözik.

A *Lactarius* és a *Russula* mikorrhizákat mindegyik mintaterületen több EM morfortípus képviseli. A Bükkben a *Lactarius*ok közül egy, fajra még nem pontosan meghatározott (a *L. subdulcishoz* taxonómiaiilag közelálló), sárga köpenyű tejelögomba mikorrhizája fordul elő tömegesen a bükk gyökereken. Ez a faj az Őrségből is előkerült. Az életközösség gyakori tagjai a boletoid csoport tagjai. Ezek közül csak az *Xerocomus subtomentosus* mikorrhizáját sikerült fajra meghatározni az Őrségi mintákból. Mindhárom területen gyakoriak a tomentelloid mikorrhizák is. Az utóbbiakat összesen tíznél több morfortípus képviseli, de eddig még csak a bükki mintákból vannak fajra meghatározott mikorrhizáink (*Tomentella atroarenicolor*, *T. galzinii*, *T. pilosa*, *T. ramosissima*, *T. stuposa*).

Különösen érdekes a tömlős mikobionták (*Humaria*, *Tuber*) viszonylag magas előfordulási aránya. Mind a három minteterületeről kimutattuk a *Humaria hemisphaerica* ektomikorrhizáját, az ehhez anatómiailag nagyon hasonló *Genea*-mikorrhizák egy képviselőjét viszont csak az őrségi bükkösben sikerült megtalálni. A *Cenococcum geophilum* mindhárom mintavételi helyen, rendszeresen, szinte minden talajmintában, de alacsony abundancia-százalékban fordul elő. Két *Pachyphloeus* faj ektomikorrhizáját elsőként találtuk meg a Bükkben, ebből a nemzetségből még nincs publikált mikorrhiza.

Csak a Bükkből kerültek elő eddig a *Clavulina*, az *Inocybe*, az *Entoloma*, a *Sebacina* és a *Tricholoma* nemzetség képviselői és az alföldi tölgyesekhez hasonlóan az elsősorban erikoid mikorrhizaképzőnek ismert *Hymenoscyphus* ektomikorrhizája is.

5.4.4. Homokpusztagyeppek

Az erdőalkotó fákon kívül kisebb számban vannak olyan lágyszárú vagy fásszárú növények is (pl. Polygonaceae, Cistaceae), amelyek ektomikorrhizát képeznek (**Smith és Read 1997**). Különösen nagy jelentőségük van ezeknek a szimbiózisoknak a félsivatagos-sivatagos környezeti viszonyok között és a homokdűnéken élő növények esetében, amelyek gyakran földalatti gombákkal (pl. *Mattiolomyces*, *Tuber*, *Terfezia* fajok) képeznek mikorrhizát (**Fortas és Chavalier 1992**). A fülöpházi homokpusztagyepben élő fásszárú törpecserjék ektomikorrhiza-kapcsolatait vizsgálva három új ektomikorrhizát mutattunk ki és jellemzetünk morfológiai-anatómiai szempontból. Ezek közül a *Fumana procumbens* gyökereiről (erről a fajról elsőként) egy susulyka és egy fakógomba mikobiontát írtunk le (**Jakucs és mts. 1999, Jakucs 2002e, Magyar és mts. 1999, Jakucs 2002f**), amelyek jellegzetes szárazságtűrő tulajdonságokat mutatnak. Mind a két gombafaj termőtestét és mikorrhizáját is vastag, zselatinszerű mátrix borítja, amely a kalap tetején és a tönk alján is nedves homokréteget köt meg. A mikorrhizákon a köpeny mátrixa mellett a kiágazó hifák vattás, ragadós tömege is köti a homokszemcséket. Maguk a mikorrhizás gyökök pedig a homok mélyebb rétegeiben (50-80 cm) mélyen fejlődnek ki. Ennek a növényfajnak ezek az elsőként leírt mikorrhizái. A szintén itt élő *Helianthemum ovatum* gyökereiről egy eddig meg nem határozott, tömlős mikobiontával képzett ektomikorrhizát mutattunk ki (**Kovács és Jakucs 2001**), amely szintén dús, gyapjas hifatömeget képez a köpeny felszínén. Ebben az extrém száraz környezetben a törpecserjék túléléséhez a mikorrhizapartnerek jelenléte

valószínűleg elengedhetetlen. A száraz környezethez való alkalmazkodás lehet a szerepe a szintén Duna-Tisza közti homokos élőhelyről származó homoki szarvasgomba (*Mattiolomyces terfezioides*) termőtestein kialakuló, jellegzetes, homokszemcséket inkorporáló, gyökérszerű képződménynek is, amit szkleróciumként írtunk le (Kovács és Jakucs 2007).

5.5. Mesterséges mikorrhizák magyarországi alkalmazásának lehetőségei

5.5.1. A mesteréges mikorrhizák hazai alkalmazásának háttere és lehetséges előnyei

A mesterséges mikorrhizák alkalmazásával az erdőtelepítésben világszerte jelentős eredményeket érnek el (Jakucs 2005). Ennek a módszernek az előnyei gazdasági, mind környezetvédelmi szempontból nyilvánvalók és különösen a száraz, gyenge termőképességű, vagy a mezőgazdasági művelés alól kivont területeken történő erdőtelepítésben jelentkeznek. Az erdészeti mikorrhizálás környezetkímélőnek is számít, mert szükségtelessé teszi a kémiai talajjavítást (pl. foszforpótlást) és korlátozza a fungicidekkel történő növényvédelmet (Jakucs és Barna 2006). Ennek ellenére hazánkban még alig ismerik, és nem alkalmazzák ezt a technikát (Jakucs 2003).

Magyarország mindig Európa élvonalában járt az erdőtelepítések mennyiségét illetően. A második világháború után ennek köszönhetően nőtt az ország erdősültsége 11 %-ról a jelenlegi 18 %-ra. Hosszútávú erdőtelepítési programunk az ország területe 25%-os erdősültségének elérését tűzte ki célul. Ez évi 15-20 ezer hektár erdőtelepítést tenne szükségessé, amelynek nagyrésze a kedvezőtlenebb adottságú alföldi területekre esik. Egyes becslések 700 ezer és 1 millió 200 ezer hektár közé teszik az ország mezőgazdasági területeiből erdősítéssel hasznosítható terület nagyságát.

Sok olyan, a mezőgazdasági művelésre alkalmatlan, vagy a privatizáció során művelésből kivont földterület is van, amely nem éri el a 17 aranykorona értéket, de erdőtelepítésre potenciálisan felhasználható lenne. Ezek a gyenge termőképességű talajok azonban gyakran vízhiányosak is és mivel nem borította őket erdő, hiányoznak belőlük a

fák egészséges fejlődéséhez szükséges mikorrhizás gombák. Az erdőtelepítésre kerülő mezőgazdasági területek, egyrészt a Nyírség és a Duna-Tisza közének igen száraz homoki termőhelyei képezik. Itt a száraz jelleget sokszor a nagy mésztartalom is erősíti. Hegy- és dombvidékeink meredek lejtésű, úgynevezett „feltétlen erdőtalajú” részeinek mezőgazdasági művelése a jelenlegi körülmények között szintén gazdaságtalan. Ezeken a területeken eredetileg erdők álltak, de a több száz éve folyó mezőgazdálkodás következtében a talajokat a művelés és az erózió tönkretette. Ezeknek a talajoknak a humusztartalma rendkívül kicsi, rendszerint nem éri el az 1 %-ot sem. A mezőgazdasági területek talajaiban ráadásul nem az erdei talajokra jellemző mikro- és mezofauna ill. flóra található, amihez az erdei fák törzsfejlődésük során alkalmazkodtak, hanem egy teljesen más összetételű életközösség, ami a kiültetett csemeték megmaradása és fejlődése szempontjából hátrányos. Azt is mondhatjuk, hogy a mezőgazdaságilag hasznosított talajokba ültetett facsemeték gyökérzete ellenséges környezetbe kerül, amelynek a körülményeivel nem minden csemete képes sikeresen megküzdeni. Többek között ezzel magyarázható az, hogy az erdőtelepítéseinket 1,6-1,7- szer, nem ritkán kétszer is újra kell ültetni, mire beállnak.

Az utóbbi évek gyors ökológiai változásai – a melegedő és egyben szárazodó éghajlat, a talajvízszint drasztikus csökkenése - arra intenek bennünket, hogy keresni kell azokat a megoldásokat, amelyek segítségével az ilyen kedvezőtlen adottságok között is sikeres erdősítéseket tudunk létrehozni. Ilyen - ráadásul természetszerű - megoldás a *mesterséges mikorrhiza* kialakítása a facsemeték gyökerén. Alapvetően kétféle mikorrhizálást ismerünk: vitalizáló és gombatermesztési célú mikorrhizálást. Az erdőszet szempontjából elsősorban a *vitalizáló mikorrhizálásnak* van jelentősége, különösen olyan országban, mint Magyarország, ahol nagy kiterjedésű, száraz, sovány talajú mezőgazdasági területek várnak erdősítésre, fásításra. A *gombatermesztési célú mikorrhizálásban* az erdőszet szerepe valószínűleg csak annyi, hogy előállítja a mikorrhizált szaporítóanyagot. Az alternatív földhasznosítás szempontjából azonban ennek az eljárásnak is nagy jelentősége van, mert értékes földalatti (szarvasgombák) és kalapos gombák (tinóruk, rizikék) koncentrált termesztését teszi lehetővé, bio-módszerekkel, olyan területeken, ahol haszonnövények gazdaságos termesztése szóba sem kerülhet.

A vitalizáló mikorrhizálás ökológiai és ökonómiai előnyei:

- javítja az erdők általános egészségi állapotát, fokozza az őshonos fafajokkal végzett erdősítések sikerességét
- hatékonyabbá teszi és meggyorsítja a facsemeték megeredési folyamatát, ezáltal lerövidíti az erdősítések befejezésének időtartamát és csökkenti költségeit
- olyan területeken teszi lehetővé a sikeres erdő- és ültetvénytelepítést, ahol megakadályozhatjuk a további talajpusztulást, valamint ezzel együtt a vegyszer – és a műtrágya maradékok bemosódását az élővizekbe
- adott termőhelyen a gazdaságtalan mezőgazdasági növénytermesztés helyett gazdaságos fatermesztést tesznek lehetővé, amely alternatív földhasználatként jöhet szóba a magántulajdonra épülő kisgazdaságokban.
- Lehetővé teszi szennyezett és nehézfémekkel terhelt talajok, meddőhányók sikeres rekultivációját.

A mesterséges mikorrhizálás megvalósításához a terület sajátos viszonyaihoz alkalmazott oltóanyagok előállítása, adaptált technológiák kidolgozása, tehát több éves kísérleti program szükséges. Ennek során a legfontosabb szempont a terület adottságainak és a gazdanövénynek legjobban megfelelő gombapartner kiválasztása. A kompatibilis partnereket kiválasztására laboratóriumi, üvegházi vagy kisparcellás elővizsgálatokat kell végezni. A mikorrhizaképzés hatékonysága ugyanis egyazon növény- és gombafaj esetében is nagymértékben változhat a különböző fajtáktól, klónoktól, vagy az alkalmazott gombatorzsektől, de a környezeti feltételektől függően is. Ez a módszer a kimondottan nagy szellemi tőkét és technológiai fegyelmet követelő eljárások közé tartozik. Magának a mikorrhizálásnak a kivitelezése és alkalmazása komoly szakértelmet igénylő tevékenység, amihez megfelelő ellenőrzési háttérrel is kell biztosítani, mert a szakszerűtlen alkalmazásnak fennáll az a veszélye, hogy nem váltja be a hozzá fűzött reményeket és gazdaságtalanná válik.

Ennek a technológiának a sikeres bevezetésével azonban (a mikorrhizálás költségeinek levonása után) a fentebb említett telepítési ütemre számítva, mai árakon országosan kb. évi 6 milliárd forint megtakarításra lehetne szert tenni (**Barna és mts. 2001**).

5.5.2. A mesterséges mikorrhiza oltóanyagok alkalmazásának problémái

A mikorrhizálási technika elterjedéséhez és sikeres alkalmazásához Magyarországon a következő feltételeket kellene megteremteni és működtetni:

1. Az oltóanyagok vizsgálatát és optimalizálását végző kutatólaboratórium létrehozása
2. Inokulumkészítést és inokulálást végző üzem működtetése
3. Kísérleti- és referenciaültetvény létrehozása
4. Minőségellenőrző laboratórium felszerelése és fenntartása (mind fogyasztóvédelmi, mind természetvédelmi szempontok miatt fontos)
5. Kereskedelmi hálózat kiépítése
6. Ismeretterjesztési és oktatási hálózat kiépítése a felhasználók részére
7. Kutató és oktató szakemberek képzése

Valódi gazdasági sikert csak átgondolt, tervszerű állami támogatási és beruházási politikától lehet várni. A magántőke bevonása szükséges, de csak a teljes vertikum kiépítése esetében lehet hatékony, hiszen ha a lánc egyes elemei hiányoznak, a várt eredmény el fog maradni.

Bár a mesterséges mikorrhizálás természetközeli és környezetkímélő módszer, az oltóanyagok kontrollálatlan használata természetvédelmi károkat is okozhat. Fontos tehát, hogy az előnyök mellett időben felhívjuk a figyelmet a lehetséges buktatókra és hátrányokra is, és egyben javaslatot tegyünk azok megelőzésére (**Jakucs és mts. 2004, Jakucs és Kovács 2006**).

Figyelemmel kell lenni arra, hogy az eljárás során ne vigyünk be olyan gombatörzseket a talajba, amelyek a hazai életközösségek természetes szerkezetét az őshonos fajok rovására károsan módosítják. Ezért elsősorban olyan oltóanyagok használatát javasoljuk, amelyet a betelepítendő terület közelében lévő természetes életközösségből izoláltak. Ezeknek megvan az az előnyük, hogy az adott környezethez eleve alkalmazkodtak, tehát jó hatásfokkal illeszkednek be a talaj mikrobaközösségébe. A hazai, természetes élőhelyekről származó mintákból izolált, mesterségesen nem módosított örökítőanyagú gombatörzsekkel

mikorrhizált csemeték az izolátum származási területén belül veszélytelenül kihelyezhetők szabadtéri körülmények közé, zárt rendszerben végzett előzetes kísérletek nélkül. A tájidegen, más vidékekről származó inokulumok használatának viszont az a veszélye, hogy az őshonos gombafajokat kiszoríthatják élőhelyükről, amint az számos, behurcolt kórokozó gombatörzs esetében már megtörtént. Kíváncos lenne, hogy a biogeográfiai szempontból új élő szervezetnek minősülő gombatörzsek (a Magyarország egyéb területeiről izolált, vagy külföldről származó gombatörzsek, vagy a bármilyen módszerrel genetikailag módosított gombatörzsek) felhasználását csak zárt rendszerben, kísérleti körülmények között valósítsuk meg, szabadtéri kijuttatásuk pedig csak a természetvédelmi hatóság engedélyével legyen lehetséges. A hosszú távon is pozitív természetvédelmi hatóssági elbírálást csak a terület természetes mikocönózisainak alapos kutatása (pl. **Rimóczi 1994, Siller 1986, 2004**), a környezeti hatások alapos elemzése, és az alacsony környezeti kockázatot igazoló tudományos vizsgálatok alapozhatják meg.

Mind a gazdaságossági, mind a környezetvédelmi szempontok mellett szólnak tehát, hogy a mesterséges mikorrhizálását csak igazolt származású és ellenőrizhető oltóanyagokkal végezzék, a növények inokulálását szakszerűen ellenőrizzék és kiültetés utáni sorsukat nyomon kövessék. Minden egyes inokulálásra felhasznált gombatörzsből referenciatenyésztetet szükséges fenntartani, és lehetővé kell tenni azonosításukat, ismételésre alkalmas molekuláris biológiai módszerrel. A gyártó és forgalmazó cégeknek és a fogyasztóvédelemnek egyaránt elemi érdeke, hogy kiépüljön egy olyan független ellenőrző rendszer, ami alkalmas az oltóanyagok azonosítására, valamint a mikorrhizált csemeték minőségének ellenőrzésére. Az erdészeti célú felhasználáson kívül hasonló igény jelentkezhet a szántóföldi és kertészeti növénytermesztésben is a lágyszárú növényekre jellemző VA-mikorrhizák mesterséges alkalmazására, aminek külföldön már szintén jelentős hagyományai és eredményei vannak.

Magyarországon évek óta folynak a természetes mikorrhizák alkalmazási lehetőségeire irányuló kutatások (**Barna és mts. 2001, Halász és mts. 2000, Bratek és mts. 2002, Rudnóy és mts. 2000**), de a gyakorlatban ezt a gazdaságilag előnyös és környezetkímélő módszert még nem terjedt el. A közeljövőben azonban várható, hogy megindul a hazai és külföldi eredetű oltóanyagok előállítása és forgalmazása, ami megfelelő ellenőrzés hiányában a fenti természetvédelmi problémák kockázatát rejti. Szükségesnek tartjuk a

mikorrhiza oltóanyagok előállításának, behozatalának és forgalmazásának szabályozását, amivel a természetvédelmi kockázat minimálisra csökkenthető. Ez az igény szerencsés módon találkozik a forgalmazók és felhasználók minőség-ellenőrzés iránti igényével, a kontroll bevezetése tehát egyszerre mindkét fél érdekét szolgálná.

5.5.3. Javaslataink mesterséges mikorrhiza oltóanyagokra

Vizsgálataink szerény mértékben hozzájárulhatnak a hazai ektomikorrhiza oltóanyagok kifejlesztéséhez. Mivel az eredeti izolátumok mind gazdasági, mind természetvédelmi szempontból előnyösebbnek tekinthetők, feltétlenül az alkalmazási terület földrajzi és élőhelyi adottságaihoz alkalmazkodott, helyben izolált inokulumok használata mellett törünk pálcát. Ehhez azonban szükséges a területeken őshonos vagy jól adaptálódott erdőtípusok mikorrhizaközösségeinek megismerése. Mivel vizsgálataink ilyen adatokkal már szolgálhatnak, ezeket itt röviden közrebocsátjuk.

Az általunk részletesen vizsgált Dél-alföldi nyárasok autochton gyöngyvirágos tölgyesek helyére telepített, természetközeli állapotú állományok voltak, amelyek részben megőrizve az eredeti mikorrhizaközösség összetételét, részben a körülményekhez (művelés, éghajlatváltozás, szárazodás) alkalmazkodva alakultak ki és alkalmas kiindulási alapnak látszanak a területen végzett erdőtelepítések szempontjából. Oltóanyagként azok a mikorrhizatípusok felelnek meg, amik nemcsak hogy előfordulnak a terület erdőállományaiban, de ott gyakoriak is. Igen fontos szempont, hogy könnyen lehessen belőlük steril tenyészeteket izolálni, azokat fenntartani és belőlük inokulumot előállítani. Csak a korai kolonizáló, ún. r-stratégista mikobiontákkal érdemes kísérletezni, amik gyorsan kolonizálják a gyökereket és az erdőtelepítés kezdeti, gyorsan változó körülményei között is élet- és versenyképesek.

A tompai és kelebiai vizsgálatok alapján a Dél-alföldi homokos területeken a fehér nyár telepítését ideálisnak tartjuk. A fehér nyár az alföldi galériaerdők mentén, folyami hordaléktalajon és a Duna-Tisza közti homokdünéken is otthonos, extrém évszakos hőmérsékletváltozásokat és szárazságot elviselő, bennszülött fafaj, amely a globális klímaváltozás és a természetvédelem szempontjából is ígéretes lehetőséget jelenthet az erdészet számára. A *P. alba* természetes mikobionta partnereiről szerzett ismereteink hasznos alapot adhatnak a mesterséges ektomikorrhizák alkalmazásához a száraz, homokos

délalföldi területek újraerdősítési programjában, ezért az alábbiakban javaslatot teszünk néhány, inokulumként használható gombafajra.

Az egyik ezek közül a *Tuber rapaeodorum*, amelyről igazolódott, hogy gyakori a területen élő nyárok gyökerein. Minthogy a *Tuber* fajokat (elsősorban a nagy gasztromómiai értékű fekete szarvasgombákat) rutinszerűen használják mesterséges mikorrhizák előállítására Nyugat-Európában, az ilyen gombák alkalmazásáról sok tapasztalat gyűlt össze. A *T. rapaeodorum*hoz rendszertanilag is igen közel álló *T. borchii* az egyik legtöbbet tanulmányozott fehér szarvasgomba. A szarvasgombák inokulálási technológiája kidolgozott és régen bevált módszerek szerint sikeresen megvalósítható. Javasoljuk ezen kívül a boletoid mikorrhizák közé tartozó, a területen domináns *Xerocomus armeniacus* alkalmazását. A boletoidok mesterséges mikorrhizáinak (pl. *Suillus*, *Xerocomus*) szintén nagy irodalma van. A nyárasok esetében érdemes lenne megpróbálkozni a kifejezetten homoki területekhez adaptálódott *Hebeloma ammophilum*mal is, ami a fehér nyárnak is mikorrhizapartnere. Ismeretes, hogy a *Hebelomák* a kísérleti és gyakorlati célra létrehozott mikorrhizakapcsolatok legsikeresebben alkalmazott alanyai közé tartoznak. Végül a legtöbb eredménnyel bíztató fajnak a *Scleroderma bovista* tekinthető, aminek nemcsak mikorrhizája gyakori, de termőtestei is nagy tömegben találhatók a területen, ami a spórából kiinduló inokulumkészítés egyik fő forrása lehetne. A *Scleroderma* nemzetség fajai az erdészeti mikorrhizálás céljára gyakran használt, könnyen tenyészthető, gyors stratégiájú gombák, amelyek világszerte sok növényfajra a legsikeresebben alkalmazott inokulumok közé tartoznak.

Bár eredetileg az Alföld legjellemzőbb, őshonos erdőtársulásai a tölgyesek voltak, a környezet változásai, a mezőgazdasági használat és a talajvíz szintjének süllyedése sok területen a tölgy csemeték telepítését szinte lehetetlenné teszi. Ilyen területeken és ezekben az esetekben sokat segíthet a mesterséges mikorrhizák alkalmazása. Vizsgálataink alapján a tölgyek mikorrhizálására a nyár esetében is javasolt *T. rapaeodorum* mellett a *Xerocomus lanatus* fajt ajánljuk, ami hasonló szerepet tölt be a tölgyesekben, mint a nyárasokban a *X. armeniacus* és a mellette szülő érvék is hasonlóak.

Bár vizsgálataink az alföldi erdők talán legjellemzőbb ektomikorrhizaképző gombáinak a sok fajjal jelen lévő tomentelloidokat találták, mesterséges mikorrhizálás céljára ezeket

csak a kísérletezés szintjén javasolhatjuk. Bár a világszerte elterjedt és közönséges tomentelloidok alkalmazása kézenfekvő lenne, eddig még hiányzik a mesterséges tenyésztésükre vonatkozó gyakorlati tapasztalat. **(Erland és Taylor 1999)**. Kevés sikeres kísérlet történt mesterséges *Tomentella* mikorrhizák előállítására. Köljalg **(1992)** *Tomentella crinalis* bazidiosprórájából izolált micéliummal inokulált in vitro mikorrhizarendszer összeállításáról számolt be *Pinus sylvestris* gazdanövényen, Raidl **(1997)** pedig steril mikorrhizarendszert hozott létre *T. ferruginea* és *Pinus sylvestris* között. Biztatónak látszik azonban az a sikeres csemetekerti kísérlet, amelyben őshonos tomentelloid izolátummal kolonizáltak *Azelia africana* magoncokat Szenegálban **(Diedhiou és mts. 2004)**.

6. Összefoglalás

Az ektomikorrhizák a mérsékeltövi erdőkben alapvető szerepet játszanak az életközösség tápanyagforgalmában és ökológiai stabilitásának biztosításában. Az ektomikorrhizaközösségek faji összetételének és szerkezetének feltárására a termőtest-alapú vizsgálatok nem alkalmasak, ezért a mikorrhizákat közvetlenül a talajmintákban kell tanulmányozni.

Munkánk fő célja az volt, hogy megismerjük, leírjuk és dokumentáljuk különböző magyarországi erdők egyes erdőalkotó fáinak (*Populus alba*, *Quercus spp*, *Fagus sylvatica*) gyakori és jellegzetes ektomikorrhizáit. Tíz éve tartó vizsgálataink során a Kiskunsági, a Hortobágyi, a Bükki és az Őrségi Nemzeti Park területén végeztünk az ektomikorrhizaközösség faji összetételére vonatkozó kutatásokat.

Az ektomikorrhizák morfológiai-anatómiai vizsgálatát az általánosan elfogadott Agerer-féle mikroszkópos módszertani protokoll szerint végeztük, amely során különböző mikroszkópos módszereket, valamint hisztokémiai színreakciókat alkalmaztuk. A taxonómiai azonosításban elsősorban molekuláris módszereket használtunk. Az ektomikorrhizákat a magi rDNS ITS régiójának RFLP-vizsgálatával vagy szekvenciaanalízissel határoztuk meg génbanki adatok bevonásával végzett filogenetikai elemzés alapján.

Eredményeink egy részét az elsőként hazánk területéről kimutatott huszonegy új ektomikorrhiza részletes morfológiai-anatómiai leírása valamint mikroszkópi rajz- és fotodokumentációja képezi.

Ismertetjük néhány erdőalkotó fafaj (fehér nyár, kocsányos és kocsánytalan tölgy, csertölgy, bükk) gyakori ektomikorrhizas gombapartnereit és jellemezzük az általunk vizsgált alföldi nyárasok, tölgyesek, homokpusztagyeppek és hegyvidéki bükkösök ektomikorrhizaképző gombaközösségeit. Beszámolunk az egyes ektomikorrhiza-típusoknak a talajmintákban való előfordulására és relatív gyakoriságára vonatkozó vizsgálatainkról is.

Részletesebben elemezzük a mérsékeltövi lombos erdők egyik gyakori szimbionta gombacsoportja, a *Tomentella*-nemzetség ektomikorrhizáinak morfológiai-anatómiai sajátosságait és összefoglaljuk egyes hazai tomentelloid mikorrhizák, köztük hét új morfortípus, molekuláris taxonómiai meghatározásának eredményeit.

Végül megvitatjuk a mesterséges ektomikorrhizák gyakorlati felhasználásának és erdészeti alkalmazásának lehetőségeit és javaslatokat teszünk a vizsgált alföldi területekről származó, a környezeti viszonyokhoz adaptálódott gombainokulumok felhasználására mikorrhizas oltóanyagok előállítására Magyarországon.

Summary

Ectomycorrhizae play essential role in nutrient transport and ecological stability of communities in temperate forests. As sporocarp-based studies are not proper for detecting species composition of ectomycorrhizal communities, investigations of ectomycorrhizae directly from the soil samples are needed.

The main aim of this work was to study, describe and document the most frequent and characteristic ectomycorrhizae of some forest trees (*Populus alba*, *Quercus spp*, *Fagus sylvatica*) in Hungary. During a ten-year-program, species composition of ectomycorrhizal communities of forests located in the National Parks Kiskunság, Hortobágy, Bükk and Órség had been investigated.

Morphological-anatomical study of the ectomycorrhizae was carried out by the widely accepted protocol of Agerer, using different light microscopic and histochemical methods. Taxonomical determination was completed mainly by molecular techniques. Ectomycorrhizae were identified using RFLP or phylogenetic analyses, based on nrDNA-ITS sequences, involving data from the GenBank.

The first part of our results contains the detailed morphological-anatomical descriptions, microscopic drawings and photodocumentations of twenty-one, newly detected ectomycorrhizae from Hungary.

The frequent ectomycorrhizal partners of the trees (white poplar, pedunculate and Turkey oak, beech) were introduced and the ectomycorrhizal communities of the investigated poplar and oak forests and sandy grasslands of the Hungarian Plain, as well as those of some mountain beech forests, were characterized. Results on relative abundance of the different ectomycorrhizal types in the soil samples were also presented.

Morphological-anatomical characteristics of the ectomycorrhizae of the genus *Tomentella*, one of the most common symbiotic fungal groups in moderate leafy forests, was discussed in detail. Results of molecular identification of some tomentelloid ectomycorrhizae collected in Hungary, including seven new morphotypes, was presented.

Finally, the possibility of applying artificial ectomycorrhizae in forestry was discussed. To produce mycorrhizal inocula used for afforestation of the lowland territories in Hungary, fungal strains isolated from the investigated area, well adapted to the local environmental conditions, are suggested.

7. Irodalomjegyzék

- Agerer R (1990) Is there a correlation between the abundance of ectomycorrhizae and the abundance of their fruitbodies? *Zeitschr Mykol* 56(1): 155-158
- Agerer R (1991) Characterization of Ectomycorrhiza. *Methods in Microbiol* 23: 27-72
- Agerer R (1995) Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: an attempt towards a natural classification. In: Varma A, Hock B (szerk.) *Mycorrhiza*. Springer, Heidelberg
- Agerer R (1996) Characterization of ectomycorrhizae: a historical overview. *Descr Ectomyc* 1: 1-22
- Agerer R (1996a) Ectomycorrhizae of *Tomentella albomarginata* (Thelephoraceae) on Scots pine. *Mycorrhiza* 6: 1-7
- Agerer R (1996b) *Tomentella albomarginata*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 111. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Agerer R (2001) Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza* 11: 107-114
- Agerer R (2002) Rhizomorph structures confirm the relationship between Lycoperdales and Agaricaceae (Hymenomycetes, Basidiomycota). *Nova Hedwigia* 75: 367-385
- Agerer R (2006) Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycol Progress* 5: 67-107
- Agerer R (szerk.) (1987-2004) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. 1-13. kötet. Einhorn, Swäbisch Gmünd
- Agerer R, Ammirati J, Baroni TJ, Blanz P, Courtecuisse R, Desjardin DE, Gams W, Hallenberg N, Halling R, Hawksworth DL, Horak E, Korf RP, Mueller GM, Oberwinkler F, Rambold G, Summerbell RC, Triebel D, Watling R (2000) Always deposit vouchers. *Applied Soil Ecology* 15: 295 298/ *Can J Bot* 78(7): 981 983/ *Mycol Res* 104 (6): 642 644/ *Mycorrhiza* 10 (2): 95 97/ *Mycotaxon* 76: 489 493/ *Newsl Myc Soc America* 51(5): 2 4/ *Nord J Bot* 20(2): 221 234/ *Nova Hedwigia* 71(3 4): 539 543
- Agerer R, Franz F, Acker G (1994) The ectomycorrhizae of *Russula acrifolia*: an anatomical and ultrastructural treatise. *Mycol Helvetica* 6: 23-48

- Agerer R, Gronbach E (1990) *Xerocomus badius*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 49. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Agerer R, Grote R, Raidl S (2002) The new method 'micro-mapping', a mean to study species-specific associations and exclusions of ectomycorrhiza. Mycol Progr 1: 155-166
- Agerer R, Klostermeyer D, Steglich W (1995) "*Piceirhiza nigra*", an ectomycorrhiza on *Picea abies* formed by a species of Thelephoraceae. New Phytol 131: 377-380
- Agerer R, Müller WR, Bahnweg G (1996) Ectomycorrhizae of *Rhizopogon subcaerulescens* on *Tsuga heterophylla*. Nova Hedwigia 63: 397-415
- Agerer R, Rambold G (2004-2005) DEEMY – an information system for characterization and DEtermination of EctoMYcorrhizae. www.deemy.de München, Germany
- Al Sayegh-Petkovsek S, Kraigher H (1999) Black types of ectomycorrhizae on six-month old Norway spruce seedlings. Phytol 39: 213-217
- Alexopoulos CJ, Mims C, Blackwell M (1996) Introductory Mycology. (4. kiadás) John Wiley & Sons Inc., New York
- Allen MF (1991) The ecology of mycorrhizae. Cambridge Univ. Press
- Altschul SF, Gish W, Miller W, Myers EW, Lipman DJ (1990) Basic local alignment search tool. J Mol Biol 215: 403-410
- Amicucci A, Guidi C, Zambonelli A, Potenza L, Stocchi V (2000) Multiplex PCR for the identification of white truffle species. FEMS Microbiol Lett 189: 265-269
- Amicucci A, Zambonelli A, Giomaro G, Potenza L., Stocchi V (1998) Identification of ectomycorrhizal fungi of the genus *Tuber* by species-specific ITS primers. Mol Ecol 7: 273-277
- Amiet R, Egli S (1991) Die Ektomykorrhizen des Grubigen Milchlings (*Lactarius scrobiculatus* (Scop.: Fr.) Fr.) an Fichte (*Picea abies* Karst.). Schweiz Z Forstwesen 142: 53-60
- Arnebrant K, Ek H, Finlay RD, Söderström B (1993) Nitrogen translocation between *Alnus glutiosa* (L.) Gaertn. seedlings inoculated with *Frankia* sp. and *Pinus contorta* Doug. Ex Lond seedlings connected by a common ectomycorrhizal mycelium. New Phytol 124: 231-242
- Azul A.M, Agerer R, Freitas H (1999) „*Quercirhiza nodulosomorpha*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 4: 103-108
- Azul AM, Agerer R, Freitas H (2001a) „*Quercirhiza russulocystidiata*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 5: 93-98

- Azul AM, Agerer R, Freitas H (2001b) „*Quercirhiza ectendotrophica*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 5: 67-72
- Azul AM, Agerer R, Freitas H (2001c) „*Quercirhiza pedicae*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 5: 85-91
- Azul AM, Agerer R, Freitas H (2001d) „*Quercirhiza internangularis*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 5: 79-83
- Azul AM, Agerer R, Freitas H (2001e) „*Quercirhiza nodulosomorpha*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 4: 103-108
- Azul AM, Agerer R, Freitas H (2006a) “*Quercirhiza ateracusrugosa*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 9/10: 75-79
- Azul AM, Agerer R, Martin PM, Freitas H (2006b) “*Quercirhiza auraterocystidiata*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 9/10: 81-86
- Azul AM, Agerer R, Martin PM, Freitas H (2006c) “*Quercirhiza flavocystidiata*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 9/10: 93-97
- Azul AM, Agerer R, Freitas H (2006d) “*Quercirhiza tomentellocystidiata*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 9/10: 115-119
- Azul AM, Agerer R, Freitas H (2006e) “*Quercirhiza tomentelloflexuosa*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 9/10: 121-126
- Azul AM, Agerer R, Martin PM, Freitas H (2006f) “*Quercirhiza tomentellofuniculosa*” + *Quercus suber* L. Descr Ectomyc 9/10: 127-134
- Baar J, Horton TR, Kretzer A, Bruns TD (1999) Mycorrhizal recolonization of *Pinus muricata* from resistant propagules after a stand-replacing wildfire. New Phytol 143: 409-418
- Babosné GM (1973) A magyarországi homokterületek ritka és érdekes gombafajai I.-II. Studia Bot Hung 8: 3-24
- Baier R, Ingenhaag J, Blaschke H, Göttlein A, Agerer, R (2006) Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in upper soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps. Mycorrhiza 16: 197-206
- Bakonyi G (1989) Effects of *Folsomia candida* (Collembola) on the microbial biomass in a grassland soil. Biology and Fertility of Soils 7: 138-141
- Bakonyi G, Dobolyi C, Le BT (1994) ¹⁵N uptake by collembolans from bacterial and fungal food source. Acta Zool Fennica 194: 136-138

- Barbieri E, Bertini L, Rossi I, Ceccaroli P, Saltarelli R, Guidi C, Zambonelli A, Stocchi V (2005) New evidence for bacterial diversity in the ascoma of the ectomycorrhizal fungus *Tuber borchii* Vittad. FEMS Microbiol Lett 247: 23-35
- Barna T, Jakucs E, Bratek Z, Szántó M (2001) Az erdősítések eredményességét fokozó közös mikorrhiza kutatások az ESZTK-ERTI-ELTE részvételével. Gondolatok az erdővédelemről az ezredfordulón. Erdészeti Tudományos Intézet Kiadványai 15: 169-178
- Beenken L (2001) *Russula virescens* (Schaeff.) Fr. + *Quercus robur* L. Descr Ectomyc 5: 199-203
- Beenken L (2004) Die Gattung *Russula*. PhD értekezés, LMU München
- Beenken L, Agerer R, Bahnweg G (1996a) *Inocybe appendiculata* Kühn + *Picea abies* (L.) Karst. Descr Ectomyc 1: 35-40
- Beenken L, Agerer R, Bahnweg G (1996b) *Inocybe fuscomarginata* Kühn + *Salix spe./Populus nigra* (L.). Descr Ectomyc 1: 41-46
- Beenken L, Agerer R, Bahnweg G (1996c) *Inocybe obscurobadia* (J. Favre) Grund & D.E. Stuntz + *Picea abies* (L.) Karst. Descr Ectomyc 1: 47-52
- Beenken L, Agerer R, Bahnweg G (1996d) *Inocybe terrigena* (Fr.) Kuyper + *Pinus silvestris* L. Descr Ectomyc 1: 53-58
- Bencivenga M, Donnini D, Cenci CA, Hasko A (1994) The development of symbiont plants and the analysis of mycorrhizas in a cultivated truffle bed of *Tuber magnatum* Pico. Ann Fac Agric Univ Perugia 45: 321-338
- Berg B (1989) Charakterisierung und Vergleich von Ektomykorrhizen gekalkter Fichtenbestände. PhD Diss Univ München
- Berki I, Holes L (1988) Lokale industrielle Emission und Waldschaden in Nordungarn II. Acta Bot Hung 34: 25-37
- Bertini L, Agostini D, Potenza L, Rossi I, Zeppa S, Zambonelli A, Stocchi V (1998) Molecular markers for the identification of the ectomycorrhizal fungus *Tuber borchii*. New Phytol 139: 565-570
- Bezemer TM, Van der Putten WH (2007) Biodiversity and stability in plant communities. Nature 446: E6-E7 doi:10.1038/nature05749
- Binder M, Hibbett DS, Larsson K-H, Larsson E, Langer E, Langer G (2005) The phylogenetic distribution of resupinate forms across the major clades of mushroom-forming fungi (Homobasidiomycetes). Syst Biodivers 3: 113-157

- Biró B (2004-2006) A környezeti állapot megőrzésének, indikálásának és helyreállításának mikrobiológiai eszközei a növény-talaj rendszerben. Akadémiai doktori értekezés
- Biró B, Köves-Péchy K, Vörös I, Takács T, Eggenberg P, Strasser R J (2000) Interrelation between *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of alfalfa at sterile, AMF-free or normal soil conditions. J Appl Soil Ecol 15: 159-168
- Blaschke H (1987) Vorkommen und Charakterisierung der Ektomykorrhizaassoziation *Tuber puberulum* mit *Picea abies*. Z Mykol 53: 283-288
- Blaschke H (1988) *Tuber puberulum* Berk. et Br. + *Picea abies* (L Karst). In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 22. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Bohus G (1978) *Hebeloma* studies II. Basidiomycetes (Cortinariaceae). Ann Hist Nat Mus Natnl Hung 70: 99-104
- Bohus G (1984) Studies on the pH requirement of soil-inhabiting mushrooms: the R-spectra of mushroom assemblages in deciduous forest communities. Acta Bot Hung 30: 155-171
- Bohus G, Babos M (1967) Mycocoenological investigations of acidophilous deciduous forests in Hungary. Botanische Jahrbücher 87: 304-360
- Bokor R (1928) A szíkes talajok mikroflórája, tekintettel azok megjavítására. Erdészeti Kísérletek 30/4
- Bokor R (1932) Die Mikroflora der Szík-, (Salz-) oder Alkaliböden mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fruchtbarmachung (II.) Erdészeti Kísérletek 34/1-4
- Bokor R (1943) A mikorrhiza-kérdés erdőgazdasági vonatkozásai. Erdészeti Lapok: 82: 8-9
- Bokor R (1958) Vizsgálatok a tölgyek valódi mikorrhiza gombáinak meghatározására és az ezekkel való társulásuknak mesterséges létrehozása terén. Erdészeti Tud Közl 1: 93-118
- Bradbury SM, Danielson RM, Visser S (1998) Ectomycorrhizas of regenerating stands of lodgepole pine (*Pinus contorta*). Can J Bot 76: 218-227
- Bradley R, Burt AJ, Read DJ (1982) The biology of the mycorrhiza in the Ericaceae VIII. The role of mycorrhizal infection in heavy metal resistance. New Phytol 91: 197-210
- Brand F (1989) Studies on ectomycorrhizae XXI. Beech ectomycorrhizae and rhizomorphs of *Xerocomus chrysenteron* (Boletales). Nova Hedwigia 48: 469-483
- Brand F (1989a) *Xerocomus chrysenteron*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 34. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Brand F (1991) Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica*. Charakterisierung und Identifizierung, ökologische Kennzeichnung und unsterile Kultivierung. Libri Botanici. 2. IHW

- Brand F (1991a) *Russula illota*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 64. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Brand F, Agerer R (1986) Studien an Ektomykorrhizen VIII: Die Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis*, *Lactarius vellereus* und *Laccaria amethystina* an Buche. Z Mykol 52: 287-320
- Brand F, Taylor, AF, Agerer R (1994) Quantitative Erfassung bekannter Ektomykorrhizen in Fichtenversuchsflächen nach Behandlung mit saurer Beregnung und Kalkung. Bonn, BMFT-Bericht
- Bratek Z (2000) Mikorrhiza-kapcsolatok élettani, morfológiai és ökológiai jellemzése. PhD értekezés, ELTE
- Bratek Z, Illyés Z, Szegő D, Vértényi G (2001) Az orchidea-típusú mikorrhiza képződésének és működésének egyes kérdései. Bot Közlem 88: 185-193
- Bratek Z, Vörös I, Takács T, Parádi I, Rudnóy S, Halász K (2002) Advantages of application of mycorrhizated plants in environment-friendly agriculture and forestry. Proc 7th Hungarian Congress on Plant Physiology
- Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N (1996) Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. ACIAR Monograph 32, Canberra, 374. o.
- Brundrett MC (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. New Phytol 154: 275-304
- Brunner I, Amiet R, Schneider B (1991) Characterisation of naturally grown and in vitro synthesized ectomycorrhizae of *Hebeloma crustuliniforme* and *Picea abies*. Mycol Res 95: 1407-1413
- Bruns TD, Fogel R, White TJ, Taylor JW (1989) Accelerated evolution of a false truffle from a mushroom ancestor. Nature 339: 140-142
- Bruns TD, Fogel R, Taylor JW (1990) Amplification and sequencing of DNA from fungal herbarium specimens. Mycologia 82: 175-184
- Bruns TD, Szaro TM, Gardes M, Cullings KW, Pan JJ, Taylor DL, Horton TR, Kretzer A, Garbelotto M, Li Y (1998) A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis. Mol Ecol 7: 257-272
- Buée M, Vairelles D, Garbaye J (2004) Year-round monitoring of diversity and potential metabolic activity of the ectomycorrhizal community in a beech (*Fagus silvatica*) forest subjected to two thinning regimes. Mycorrhiza 15: 235-245
- Burgeff H. (1932) Saprophytismus und Symbiose. Gustav Fischer, Jena

- Buscot F, Munch JC, Charcosset JY, Gardes M, Nehls U, Hampp R (2000): Recent advances in exploring physiology and biodiversity of ectomycorrhizas highlight the functioning of these symbioses in ecosystems. *FEMS Microbiol Rev* 24: 601-614
- Cairney JWG (2000) Evolution of mycorrhiza systems. *Naturwissenschaften* 87: 467-475
- Cairney JWG, Chambers SM.(eds.) (1999) Ectomycorrhizal fungi. Key genera in profile. Springer
- Chilvers GA, Harley JL (1980) Visualization of phosphate accumulation in beech mycorrhizas. *New Phytol* 84: 319-326
- Colpaert JV, von Assche JA (1993) The effects of cadmium on ectomycorrhizal *Pinus silvestris* L. *New Phytol* 123: 325-334
- Comandini O, Pacioni G, Rinaldi AC (1998) Fungi in ectomycorrhizal associations of silver fir (*Abies alba* Miller) in Central Italy. *Mycorrhiza* 7: 323-328
- Corner EJH (1968) A monograph of Thelephora (Basidiomycetes). Beihefte zur Nova Hedwigia 27: 1-110
- Cripps CL (1997) *Inocybe lacera* (Fr.: Fr.) Kumm. + *Populus tremuloides*. *Descr Ectomyc* 2: 19-24
- Cripps CL, Miller OK Jr. (1995) Ectomycorrhizae formed in vitro by quaking aspen: including *Inocybe lacera* and *Amanita pantherina*. *Mycorrhiza* 5: 357-370
- Cuvelier JJ (1991) Characterization of ectomycorrhizae grown on *Betula pendula*. I. *Cortinarius armillatus*, *Dermocybe phoenicea* and *Amanita muscaria*. *Belgian J Bot* 123: 73-91
- Dahlberg A (2001) Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytol* 150: 555-562
- Dahlberg A, Jonsson L, Nylund J-E (1997) Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. *Can J Bot* 75: 1323-1335
- Danielson RM (1982) Taxonomic affinities and criteria for identification of the common ectendomycorrhizal symbiont of pines. *Can. J Bot* 60: 7-18
- Danielson RM (1984) Ectomycorrhiza formation by the operculate discomycete *Sphaerosphorella brunnea* (Pezizales). *Mycologia* 76: 454-461
- Danielson RM, Pruden M (1989) The ectomycorrhizal status of urban spruce. *Mycologia* 81: 335-341

- Davies JFT, Svenson SE, Cole JC, et al. (1996) Non-nutritional stress acclimation of mycorrhizal woody plants exposed to drought. *Tree Physiol* 16: 985-993
- De Bary A (1887) Comparative morphology and biology of the Fungi, Mycetozoa and Bacteria. (az 1884-es kiadás angol fordítása) Clarendon Press, Oxford
- De Roman M, Agerer R, Miguel A (2002a) „*Quercirhiza cumulosa*” + *Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp. *Descr Ectomyc* 6: 13-18
- De Roman, M, Agerer R, Miguel A (2002b) „*Quercirhiza stellata*” + *Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp. *Descr Ectomyc* 6: 19-24
- De Roman M, Claveria V, Miguel AM (2005a) A revision of the descriptions of ectomycorrhizas published since 1961. *Mycol Res* 109: 1063-1104
- De Roman M, Miguel AM (2005b) Post-fire, seasonal and annual dynamics of the ectomycorrhizal community in a *Quercus ilex* L. forest over a 3-year period. *Mycorrhiza* 15: 471-482
- Debaud JC, Marmeisse R, Gay G (1999) Intraspecific genetic variation and populations of ectomycorrhizal fungi. In: Varma A, Hock B (szerk.) *Mycorrhiza*. (2. kiadás) 75-110 o. Springer, Berlin, Heidelberg
- Dexheimer J, Gerard J, Leduc J-P, Chevalier G (1985) Étude ultrastucturale comparée des associations symbiotiques mycorrhiziennes *Helianthemum salicifolium* - *Terfezia claveryi* et *Helianthemum salicifolium* - *Terfezia leptoderma*. *Can J Bot* 63: 582-591
- Dickie IA, Guza RC, Krazewski SE, Reich PB (2004) Shared ectomycorrhizal fungi between a herbaceous perennial (*Helianthemum bicknellii*) and oak (*Quercus*) seedlings. *New Phytol* 164: 375-382
- Diedhiou AG, Ba AM, Sylla SN, Dreyfus B, Neyra M, Ndoeye I. 2004. The early-stage ectomycorrhizal Thelephoroid fungal sp is competitive and effective on *Afzelia africana* Sm. in nursery conditions in Senegal. *Mycorrhiza* 14: 313-322
- Donk MA (1964) A conspectus of the families of the Aphyllophorales. *Persoonia* 3: 199-324
- Duchesne LC, Campbell SE, Koehler H, Peterson RL (1989) Pine species influence suppression on *Fusarium* root rot by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *Symbiosis* 7: 139-148
- Eberhardt U (2000) Molekulare Analysen zur Verwandtschaft der agaricoiden Russulaceen in Vergleich mit Mykorrhiza- und Fruchtkörpermerkmalen. PhD. Értekezés. EKU, Tübingen
- Eberhardt U, Oberwinkler F, Verbeken A, Rinaldi AC, Pacioni G, Comandini O (2000) *Lactarius* ectomycorrhizae on silver fir (*Abies alba*): morphological description, molecular characterization and taxonomical remarks. *Mycologia* 92: 860-873

- Egger KN (1995) Molecular analysis of ectomycorrhizal fungal communities. *Can J Bot* 73: S 1415-S 1422
- Egger KN (1996) Molecular systematics of E-strain mycorrhizal fungi: *Wilcoxina* and its relationship to *Tricharina* (Pezizales). *Can J Bot* 74: 773-779
- Erland S, Taylor AFS. (1999) Resupinate ectomycorrhizal fungal genera. In: Cairney JWG, Chambers SM. eds. *Ectomycorrhizal fungi. Key genera in profile*. Springer
- Erős-Honti Z, Kovács GM, Szedlay G, Jakucs E (2008) Morphological and molecular characterization of *Humaria* and *Genea* ectomycorrhizae from Hungarian deciduous forests. *Mycorrhiza* 18: 133-143
- Fassi B, Fontana A (1966) Ricerche sulle micorrize ectotrofiche del *Pino strobo* in vivaio. II. Micorrize di *Thelephora terrestris* Ehrh. ex Fr., di *Laccaria laccata* (Scop.) Berk. et Br. e di *Hebeloma mesophaeum* Pers. ex Fr. *Allionia* 12: 47-53
- Fehér D, Sommer G (1928) Vizsgálatok az erdőtalaj lélegzéséről, különös tekintettel annak az erdő életében elfoglalt biológiai szerepére és gazdasági jelentőségére. *Erdészeti Kísérletek* 30/3
- Felsenstein J (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791
- Finlay RD, Söderström B (1992) Mycorrhiza and carbon flow to the soil. In: Allen M. (szerk.) *Mycorrhiza functioning*. 134-160. o. Chapman & Hall, London
- Fischer CR, Agerer R (1996) „*Quercirhiza argenteobrunneola*” + *Quercus ilex* L. *Descr Ectomyc* 1: 101-105
- Fontana A, Centrella E (1967) Ectomicorrize prodotte da funghi ipogei. *Allionia* 13: 149-176
- Fortas Z, Chevalier G (1992) Effects of cultivation conditions on the mycorrhization of *Helianthemum guttatum* by three terfez species of the genera *Terfezia* and *Tirmania* in Algeria. *Can J Bot* 70: 2453-2460
- Frank AB (1885) Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber Dtsch Bot Ges* 3: 128-145
- Frank AB (1894) Die Bedeutung der Mykorrhiza-pilze für die gemeine Kiefer. *Forstwissenschaftliches* 16: 1852-1890
- Füzy A, Vörös I, Takács T, Tóth T, Biró B (2001) Colonisation of arbuscular mycorrhizal fungi on *Festuca pseudovina* and *Matricaria chamomilla* in two Hungarian salt-affected soils. *Sci Bullet C (XIV)*: North Univ Baia Mare
- Garbaye J, Churin J-L, Duponnois R (1992) Effects of substrate sterilization, fungicide treatment and mycorrhization helper bacteria on ectomycorrhizal formation of

- pedunculate oak (*Quercus robur*) inoculated with *Laccaria laccata* in two peat bare-root nurseries. Biol Fertil Soils 13: 55-57
- Gardes M, Bruns TD (1993) ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. Mol Ecol 2: 113-118
- Gardes M, Bruns TD (1996) Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. Can J Bot 74: 1572-1583
- Gardes M, White TJ, Fortin JA, Bruns TD, Taylor JW (1991) Identification of indigenous and introduced symbiotic fungi in ectomycorrhizae by amplification of nuclear and mitochondrial ribosomal DNA. Can J Bot 69: 180-190
- Gehring CA, Theimer TC, Whitham TG, Keim P (1998) Ectomycorrhizal fungal community structure of pinyon pines growing in two environmental extremes. Ecology 79: 1562-1572
- Gencsi L, Vancsura R (1992) Dendrológia. (*Populus alba*: 332-339) Mezőgazda Kiadó, Budapest
- Gerdemann JW, Trappe JM (1974) The Endogonaceae in the Pacific Northwest. Mycol Mem 5: 1-76
- Gianinazzi-Pearson V, Brechenmacher L (2004) Functional genomics of arbuscular mycorrhiza: decoding the symbiotic cell programme. Can J Bot 82: 1228-1234
- Gibelli G. (1883) Nuovi studii sulla malattia del castagno detta dell'inchostro. Mem Accad Sci Inst Bologna 4: 287-314
- Giovanetti G, Fontana A (1982) Mycorrhizal synthesis between Cistaceae and Tuberaceae. New. Phytol 92: 533-537.
- Godbout C, Fortin JA (1985) Synthesized ectomycorrhizae of aspen: fungal genus level of structural characterization. Can J Bot 63: 252-262
- Golldack J, Münzenberger B, Hüttel RF (1997) "*Pinirhiza lactogelatinosa*" + *Pinus sylvestris* L. Descr Ectomyc 2: 49-53
- Goodman DM (1996) *Rhizopogon vinicolor*-like + *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. In Manual of Concise Descriptions of North American Ectomycorrhizae CDE 7 1-4
- Goodmann DM, Durall DM, Trofymow JA, Berch SM (szerk.) (1996-) Concise descriptions of North American Ectomycorrhizae. Mycologue Publications and Canada-B.C. Forest Resource Development Agreement. Canadian Forest Service, Victoria, B.C.
- Graf F, Böll A (2006) Mycorrhiza in alpine erosion control and slope stabilization. Proc. 5th Internat Conf Mycorrhiza, Granada 172. o.
- Grenville DJ, Piché Y, Peterson RL (1985) Sclerotia as viable sources of mycelia for the establishment of ectomycorrhizae. Can J Microbiol 31: 1085-1087

- Gronbach E (1988) "*Piceirhiza obscura*" In: Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen in einem Fichtenbestand mit Untersuchungen zur Merkmalsvariabilität in sauer berechneten Flächen. Bibl Mycol 125: 1-217
- Gyurkó P (1966) Mikorrhizagombák termesztése erdei avaron. Erdészeti és Faipari Egyetem Tud Közl 1-2: 109-115
- Gyurkó P (1978) Physiological investigations of ectomycorrhizal fungi. Mushroom Science 10. Proc Tenth Internat Congr Sc and Cult of Edible Fungi, France
- Halász K, Bratek Z, Jakucs E, Albert L, Csiha I (2000) Ökológiailag stabil szikfásítás. In: Horváth B. (szerk.) Kutatói Nap 1998-1999. Baja-Kecskemét-Sopron. Alföldi Erdőkért Egyesület 91-93. o.
- Halász K, Bratek Z, Szegő D, Rudnóy S, Rácz I, Lásztity D, Trappe JM (2005) Tests of species concepts of the small, white, european group of *Tuber spp.* based on morphology and rDNA its sequences with special reference to *Tuber rapaeodorum*. Mycol Prog 4: 75-79
- Harley JL, Harley EL (1987) A check-list of mycorrhiza in the British flora.. New Phytol 105: 1-102
- Harrington TJ, Mitchell DT (2005) Ectomycorrhizas associated with a relict population of *Dryas octopetala* in the Burren, western Ireland. I. Distribution of ectomycorrhizas in relation to vegetation and soil characteristics. Mycorrhiza 15: 425-433
- Hasegawa M, Kishino H, Yano T (1985) Dating the human-ape split by a molecular clock of mitochondrial DNA. J Mol Evol 22: 160-174
- Haug I, Pritsch K (1992) Ectomycorrhizal types of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the Black Forest. A microscopical atlas. Kernforschungszentrum Karlsruhe
- Haug I, Weiss M, Homeier J, Oberwinkler F, Kottke I (2005) Russulaceae and Thelephoraceae form ectomycorrhizas with members of the Nyctaginaceae (Caryophyllales) in the tropical mountain rain forest of southern Ecuador. New Phytol. 165: 923-936
- Hayman DS (1973) The effects of light intensity on VA mycorrhiza. Rothamsted Report on 1972/I: 81
- Henrion B, Chevalier G, Martin F (1994) Typing truffle species by PCR amplification of the ribosomal DNA spacers. Mycol Res 98: 37-43
- Henrion B, Le Tacon F, Martin F (1992) Rapid identification of genetic variation of ectomycorrhizal fungi by amplification of ribosomal RNA genes. New Phytol 122: 289-298

- Hibbett DS, Gilbert L-B, Donoghue MJ (2000) Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature* 407: 506-508
- Hibbett DS, Thorn RG (2001) Basidiomycota: Homobasidiomycetes In: McLaughlin DJ, McLaughlin EG, Lemke PA (szerk.) *The Mycota VII*. Springer, 121-168
- Hibbett DS, Binder M, Bischoff JF, Blackwell M, Cannon PF, Eriksson OE, Huhndorf S, James T, Horton TR, Molina R, Hood K (2005) Douglas-fir ectomycorrhizae in 40-and 400-year-old stands: mycobiont availability to late successional western hemlock. *Mycorrhiza* 15: 393-403
- Hibbett DS, Binder M, Bischoff JF, Blackwell M, Cannon PF, Eriksson OE, Huhndorf S, James T, Kirk PM, Lücking R, Lumbsch T, Lutzoni F, Matheny PB, McLaughlin DJ, Powell MJ, Redhead S, Schoch CL, Spatafora JW, Stalpers JA, Vilgalys R, Aime MC, Aptroot A, Bauer R, Begerow D, Benny GL, Castlebury LA, Crous PW, Dai Z.-C, Gams W, Geiser DM, Griffith GW, Gueidan C, Hawksworth DL, Hestmark G, Hosaka K, Humber RA, Hyde K, Ironside JE, Köljalg U, Kurtzman CP, Larsson K-H, Lichtwardt RJ, Longcore J, Dlikowska MIA, Miller A, Moncalvo J-M, Mozley-Standridge S, Oberwinkler F, Parmasto E, Reeb V, Rogers JD, Roux C, Ryvarden L, Sampaio JP, Schüssler A, Sugiyama J, Thorn RG, Tibell L, Untereiner WA, Walker C, Wang Z, Weir A, Weiss M, White MM, Winka K, Yao Y-J, Zhang N (2007) A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycol Res* 111:504-548
- Ho I, Trappe JM (1973) Translocation of ^{14}C from *Festuca* plants to their endomycorrhizal fungi. *Nat New Biol* 244: 30-31
- Hofmann H-P (1989) The ultrastructure of natural beech ectomycorrhizae and rhizomorphs of the basidiomycete *Xerocomus chrysenteron* (Bull.: St. Amans) Qué. *Nova Hedwigia* 48: 455-468
- Holes L, Berki I (1988) Lokale industrielle Emission und Waldschaden in Nordungarn III. *Acta Bot Hung* 34: 39-49
- Horton TR, Bruns TD (2001) The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Mol Ecol* 10: 1855-1871
- Hutchison LJ, Summerbell RC (1990) Studies on the systematics of ectomycorrhizal fungi in axenic culture: Reactions mycelia to diazonium blue B staining. *Mycologia* 82: 36-42
- Ingleby K, Mason PA, Last FT, Fleming LV (1990) Identification of ectomycorrhizas. ITE Research Publication no. 5. HMSO, London
- Ingleby K, Munro RC, Noor M, Mason PA, Clearwater MJ (1998) Ectomycorrhizal populations and growth of *Shorea parvifolia* (Dipterocarpaceae) seedlings regenerating under three different forest canopies following logging. *Forest Ecol Manag* 111: 171-179

- Izzo AD, Meyer M, Trappe JM, North M, Bruns TD (2005): Hypogeous Ectomycorrhizal Fungal Species on Roots and in Small Mammal Diet in a Mixed-Conifer Forest. *Forest Sci.* 51: 243-254
- Jakucs E (1998) “*Fagirhiza vermiculiformis*” + *Fagus sylvatica* L. *Descr Ectomyc* 3: 7-11
- Jakucs E (2001) “*Quercirhiza albo-violacea*” + *Quercus robur* L. *Ectomyc* 5: 61-65.
- Jakucs E (2002) Ectomycorrhizae of *Populus alba* L. in South Hungary. *Phyton* 42: 199-210
- Jakucs E (2002a) *Xerocomus lanatus*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 149. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs (2002b) *Tomentella pilosa*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 141. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E (2002c) „*Quercirhiza alboviolaceae*”. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 148. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E (2002d) *Tomentella subtestacea*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 147. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E (2002e) *Hebeloma ammophilum*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 145. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E (2002f) *Inocybe heimii*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 146. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E (2002g) *Lactarius controversus*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 143. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E (2002h) *Russula amoenolens*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 142. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E (2002i) *Scleroderma bovista*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 144. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E. (2003) A mikorrhizák erdészeti alkalmazásának perspektívái és veszélyei. *Erdészeti Lapok* 138: 136-137.
- Jakucs E (2005) Mikorrhizák alkalmazása az agráriumban I. A mikorrhizák szerepe a természetes és mesterséges ökoszisztémákban. *Gyakorlati Agrofórum* 16 : 56-58
- Jakucs E, Agerer R (1998) *Fagirhiza vermiculiformis*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 118. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E, Agerer R (1999a) *Scleroderma bovista* Fr. + *Populus alba* L. *Descr Ectomyc* 4: 121-126
- Jakucs E, Agerer R (1999b) *Tomentella pilosa* (Burt.) Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. *Descriptions of Ectomycorrhizae* 4: 121-126

- Jakucs E, Agerer R (2001) *Tomentella subtestacea* Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. Descriptions of Ectomycorrhizae 5: 213-219
- Jakucs E, Agerer R, Bratek Z (1997) "*Quercirhiza fibulocystidiata*" + *Quercus* spp. Descr Ectomyc 2: 67-72
- Jakucs E, Agerer R, Bratek Z (1998) *Quercirhiza fibulocystidiata*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 132. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E, Barna T (2006) Mikorrhizák alkalmazása az agráriumban IV. Az ektomikorrhizák erdészeti célú felhasználása. Gyakorlati Agrofórum 17: 75-78
- Jakucs E, Beenken L (1999) *Russula amoenolens* Romagn. + *Populus alba* L. Descr Ectomyc 4: 115-119
- Jakucs E, Beenken L (2001) *Xerocomus lanatus* (Rostk.) Sing. + *Quercus cerris* L. Descr Ectomyc 5: 221-225
- Jakucs E, Bratek Z (1998) *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 136. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E, Bratek Z, Agerer R (1998a) *Genea verrucosa* Vitt. + *Quercus spec.* Descr Ectomyc 3: 19-23
- Jakucs E, Bratek Z, Agerer R (1998b): *Genea verrucosa*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 120. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs E, Bratek Z, Agerer R (1998c) *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius* Svrcek + *Pinus nigra* Arn. Descr Ectomyc 3: 111-116
- Jakucs E, Csiha I (2002-2004) Ektomikorrhiza vizsgálatok alföldi tölgyesekben. Erdészeti Kutatások 91: 39-49
- Jakucs E, Erős-Honti Z (2008) Morphological-anatomical characterization and identification of *Tomentella* ectomycorrhizas. Mycorrhiza 18: 277-285
- Jakucs E, Kovács GM, Agerer R, Romsics C, Erős Z (2005a) Morphological-anatomical characterization and molecular identification of *Tomentella stuposa* ectomycorrhizae and related anatomotypes. Mycorrhiza 15: 247-258
- Jakucs E, Kovács GM, Szedlay G, Erős-Honti Z (2005b) Morphological and molecular diversity and abundance of tomentelloid ectomycorrhizae in broad-leaved forests of the Hungarian Plain. Mycorrhiza 15: 459-470
- Jakucs E, Kovács GM, Takács T (2004) Amikorrhizák mezőgazdasági alkalmazásának természetvédelmi problémái. KTH háttér tanulmány

- Jakucs E, Kovács GM (2006) Mikorrhizák alkalmazása az agráriumban (VI). A mesterséges mikorrhizálás hazai alkalmazásának lehetőségei és problémái Gyakorlati Agroforum 17: 74-74
- Jakucs E, Magyar L, Beenken L (1999) *Hebeloma ammophilum* Bohus + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr. Descr Ectomyc 4: 49-54
- Jakucs E, Majoros É, Beenken L (2001) *Lactarius controversus* Pers. + *Populus alba* L. Descr Ectomyc 5: 55-59
- Jakucs P (1984) Ecological explication of the dyeback of the sessile oak forests. Az Erdő 119: 342-344
- Jakucs P (1989) Summarizing the trends of element-movement in the forest. In: Jakucs, P. (szerk.): Ecology of an Oak Forest in Hungary, results of "Síkfőkút Project" I. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Jakucs P, Mészáros I, Papp BL, Tóth JA (1986) Acidification of soil and decay of sessile oak in the "Síkfőkút project" area. Acta Bot Hung 32: 302-322
- Johnson NC, O'Dell TE, Bledsoe CS (1999) Methods for ecological studies of mycorrhizae. Standard soil methods for long-term ecological research 2: 378-412
- Jones MD, Durall DM, Cairney JWG (2003) Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. New Phytol 157: 399-422
- Jonsson T, Kokalj S, Finlay RD, Erland S (1999) Ectomycorrhizal community structure in a limed spruce forest. Mycolgical Research 103: 501-508.
- Kaldorf M, Renker C, Fladung M, Buscot F (2004) Characterization and spatial distribution of ectomycorrhizas colonizing aspen clones released in an experimental field. Mycorrhiza 14: 295-306
- Kamienski F (1882) (Berch SM ford. 1985) The vegetative organs of *Monotropa hypopitys* L. In: Proc. 6th North American Conf On Mycorrhizae (Molina R szerk.) 12-17. Forest Research Laboratory, Corvallis, O.R.
- Karen O, Höglberg N, Dahlberg A, Jonsson L, Nylund JE (1997) Inter-and intraspecific variation in the ITS region of rDNA of ectomycorrhizal fungi in Fennoscandia as detected by endonuclease analysis. New Phytol 136:313-325
- Kaur S, Singh OS (1988) Response of ricebean to single and combined inoculation with *Rhizobium* and *Glomus* in a P-deficient sterilized soil. Plant and Soil 112: 293-295
- Kernaghan G (2001) Ectomycorrhizal fungi at tree line in the Canadian Rockies II. Identification of ectomycorrhizae by anatomy and PCR. Mycorrhiza 10: 217-229

- Kiss L (1966) Mikorrhiza szabadföldi oltások eredményei. Erdészeti Kutatások 62: 285-292
- Korkama T, Pakkanen A, Pennanen T (2006) Ectomycorrhizal community structure varies among Norway spruce (*Picea abies*) clones. New Phytol 171: 815–824
- Kottke I, Oberwinkler F (1987) Cellular structure and function of the Hartig net: coenocytic and transfer cell-like organization. Nord J Bot 7: 85-95
- Kovács GM (2002) Mikorrhiza vizsgálatok alföldi területeken. Ph D értekezés (SZIE)
- Kovács GM (2008) Magyarországi növények mikorrhizáltsági vizsgálatainak összefoglalása. Mit mondhatnak ezek az adatok? Kitaibelia 13: 62-73
- Kovács GM, Bagi I (2001) Mycorrhizal status of a mixed deciduous forest from the Great Hungarian Plain with special emphasis on the potential mycorrhizal partners of *Terfezia terfezioides* (Matt.) Trappe. Phytion - Annales Rei Botanicae 41: 161-168
- Kovács GM, Jakucs E (2001) “*Helianthemirhiza hirsuta*” + *Helianthemum ovatum* (Viv.) Dun. Descr Ectomyc 5: 49-53
- Kovács GM, Jakucs E (2006) Morphological and molecular comparison of white truffle ectomycorrhizae. Mycorrhiza 16: 567-574
- Kovács GM, Jakucs E, Bagi I (2007) Identification of host plants and description of sclerotium of sclerotia of the truffle *Mattirolomyces terfezioides*. Mycol Progress 6: 19-26
- Kovács GM, Szigetvári C (2002) Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain. Phytion - Annales Rei Botanicae 42: 211-223
- Köljalg U (1992) Mycorrhiza formed by basidiospores of *Tomentella crinalis* on *Pinus sylvestris*. Mycol Res 96: 215-220
- Köljalg U (1996) *Tomentella* (Basidiomycota) and related genera in Temperate Eurasia. Synopsis Fungorum. Fungiflora, Oslo
- Köljalg U, Dahlberg A, Taylor AFS, Larsson E, Hallenberg N, Stenlid J, Larsson K-H, Fransson PM, Kårén O, Jonsson L (2000) Diversity and abundance of resupinate thelephoroid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forests. Mol Ecol 9: 1985-1996
- Köljalg U, Jakucs E, Bóka K, Agerer R (2001) Three ectomycorrhizae with cystidia formed by different *Tomentella* species as revealed by rDNA IST sequences and anatomical characteristics. Folia Cryptog Estonica 38: 27-39
- Köljalg U, Larsson K-H, Abarenkov K, Nilsson RH, Alexander IJ, Eberhardt U, Erland S, Hoiland K, Kjoller R, Larsson E, Pennanen T, Sen R, Taylor AFS, Tedersoo L, Vralstad

- T, Ursing BM (2005) UNITE: a database providing web-based methods for the molecular identification of ectomycorrhizal fungi. *New Phytol* 166: 1063-1068
- Köljalg U, Taylor AFS, Larsson E, Hallenberg N, Larsson K-N, Stenlid J (1998) Molecular identification of tomentelloid and closely related mycorrhizal fungi. Abstr. ICOM 2, Uppsala, Sweden
- Köljalg U, Tedersoo, L, Kjølner R, Smith ME (2006) Frantic diversity of resupinate thelephoroid fungi on ectomycorrhizal tree roots. 5th Internat Conf Mycorrhizae Granada
- Kraigher H, Agerer R, Javornik B (1995) Ectomycorrhizae of *Lactarius lignyotus* on Norway spruce, characterized by anatomical and molecular tools. *Mycorrhiza* 5: 175-180
- Kraigher H, Batic F, Agerer R (1995) Mycobioindication of forest site pollution. Proc. BIOFOSP, Ljubljana, 195-200 o.
- Kranabetter JM, Wylie T (1998) Ectomycorrhizal community structure across forest openings on naturally regenerated western hemlock seedlings. *Can J Bot* 76: 189-196
- Krings M, Taylor TN, Hass H, Kerp H, Dotzler N, Hermsen EJ (2007) Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytol* 174: 648-657
- Laiho O, Mikola P (1964) Studies on the effect of some eradicants on mycorrhizal development in forest nurseries. *Acta For Fenn* 77: 1-33
- Landeweert R, Hoffland E, Finlay RD, Kuyper TW, van Breemen N (2001) Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 248-254
- Larsen MJ (1974) A contribution to the taxonomy of the genus *Tomentella*. *Mycologia Memoirs* 4: 1-145
- Larsson K-H, Larsson E, Köljalg U (2004) High phylogenetic diversity among corticioid homobasidiomycetes. *Mycol Res* 108: 983-1002
- Le Tacon F (1991) Les possibilités de mycorhization contrôlée en sylviculture tempérée. *Forêt - Entreprise*, 74: 29 -41
- Leake JR (1994) The biology of myco-heterotrophic (saprophytic) plants. *New Phytol* 127: 171-216
- Leduc JP, Dexheimer J, Chevalier G (1986) Étude ultrastructurale comparée des associations de *Terfezia leptoderma* avec *Helianthemum salicifolium*, *Cistus albidus* et *Cistus salviaefolius*. In: Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S (szerk.) Physiological and genetical aspects of mycorrhizae. Proc Eur Symp Myc 1985 INRA Paris 291-299

- Lee SS, Alexander IJ, Watling R (1997) Ectomycorrhizas and putative ectomycorrhizal fungi of *Shorea leprosula* Miq. (Dipterocarpaceae). *Mycorrhiza* 7: 63-81
- Lehto T (1992) Mycorrhizas and Drought Resistance of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. II. In Conditions of Adequate Nutrition. *New Phytol* 122: 669-673
- Leyval C, Turnau K, Haselwandter K (1997) Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza* 7: 139-153
- Lilleskov EA, Bruns TD (2005) Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella subulilacina*, via soil food webs. *Mycologia* 97: 762-769
- Lilleskov EA, Fahey TJ, Horton TR, Lovett GM (2002) Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecology* 83: 104-115
- Longato S, Bonfante P (1997) Molecular identification of mycorrhizal fungi by direct amplification of microsatellite regions. *Mycol Res* 101: 425-432
- Luppi Mosca AM (1963) Simbiosi micorrizica tra *Betula alba* L. var. *pendula* Roth ed *Hebeloma mesophaeum* (Pers. ex Fr.) Kummer. *Giorn Bot Ital* 70: 641-643
- Lutzoni F, Kauff F, Cox CJ, Vylgalys R (2004). Assembling the fungal tree of life: progress classification and evolution of subcellular traits. *Am J Bot* 9: 1446-1480
- Magyar L, Beenken L, Jakucs E (1999) *Inocybe heimii* Bon + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. *Godr. Descr Ectomyc* 4: 61-65
- Maia LC, Yano AM, Kimbrough JW (1996) Species of Ascomycota forming ectomycorrhizae. *Mycotaxon* 57: 371-390
- Malajczuk N, Molina R, Trappe JM (1982) Ectomycorrhiza formation in *Eucalyptus* I. Pure culture synthesis, host specificity and mycorrhizal compatibility with *Pinus radiata*. *New Phytol* 91: 467-482
- Malatesa M, Stocchi V (1998) Biochemical and morphological modifications during the growth of *Tuber borchii* mycelium. *Mycol Res* 102: 403-409
- Malloch DW, Pirozynski KA, Raven PH (1980) Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 77: 2113-2118
- Malloch D, Thorn RG (1985) The occurrence of ectomycorrhizae in some species of Cistaceae in North America. *Beihefte zur Sydowia Ann Mycol* 8: 258-267
- Martin F, Lapeyrie F, Tagu D (1997) Altered gene expression during ectomycorrhiza development. In: Lemke P, Carroll G. (szerk.) *The Mycota 6. Plant relationships*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York 223-241

- Marx DH, Cordell CE (1988) Use of ectomycorrhizas to improve forestation practices. In: Whipps JM, Lumsden RD (szerk) Biotechnology of fungi for improving plant growth. Cambridge Univ Press 1-25
- Marx DH, Ruehle JR, Cordell CE (1991) Methods for studying nursery and field responses of trees to specific ectomycorrhiza. In Norris JR, Read DJ, Varma AK (szerk.) Techniques for the study of mycorrhiza: Methods in Microbiol 23: 383-411
- Massicotte HB, Ackerly CA, Peterson RL (1989a) Ontogeny of *Alnus rubra*-*Alpova diplophloeus* ectomycorrhizae II. Transmission electron microscopy. Can J Bot 67: 201-210
- Massicotte HB, Peterson NL, Melville LH (1989b) Hartig net structure of ectomycorrhizae synthesized between *Laccaria bicolor* (Tricholomataceae) and two hosts: *Betula alleghaniensis* (Betulaceae) and *Pinus resinosa* (Pinaceae). Amer J Bot 76: 1654-1667
- Massicotte HB, Molina R, Luoma DL, Smith JE (1994) Biology of the ectomycorrhizal genus, *Rhizopogon* II. Patterns of host-fungus specificity following spore inoculation of diverse hosts grown in monoculture and dual culture. New Phytol 126: 677-690
- May RM (1981) Models for two interacting populations. In: Theoretical Ecology, Principles and applications Szerk. May RM, 78-104. o. Sinauer Ass. Sunderland, MA
- McKendrick SL, Leake JR, Read DJ (2000) Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through hyphal connections. New Phytol 145: 539-548
- Mello A, Vizzini A, Longato S, Bonfante P, Trappe JM (2000) *Tuber borchii* versus *Tuber maculatum*: neotype studies and DNA analyses. Mycologia 92: 326-331
- Merryweather J, Fitter A (1995) Phosphorus and carbon budgets - mycorrhizal contribution in *Hyacinthoides non-scripta* (L) Chouard ex Rothm under natural conditions. New Phytol 130: 467-467
- Miller SL, Koo CD, Molina R (1991) Characterization of red alder ectomycorrhizae: A preface to monitoring belowground ecological responses. Can J Bot 69: 516-531
- Miozzi L, Balestrini R, Bolchi A, Novero M, Ottonello S, Bonfante P (2005) Phospholipase A(2) up-regulation during mycorrhiza formation in *Tuber borchii*. New Phytol 167: 229-238
- Mleczko P1 (1997) "*Populirhiza pustulosa*" + *Populus tremula* L. Descr Ectomyc 2: 61-66
- Mleczko P (2004) "*Pinirhiza ligulata*" + *Pinus sylvestris* L. Descr Ectomyc 7/8: 79-86

- Mohan V, Natarajan K, Ingleby K (1993) Anatomical studies on ectomycorrhizas. III. The ectomycorrhizas produced by *Rhizopogon luteolus* and *Scleroderma citrinum* on *Pinus patula*. Mycorrhiza 3: 51-56
- Molina R, Massicotte H, Trappe JM (1992) Specificity phenomena in mycorrhizal symbiosis: Community-ecological consequences and practical implications. In: Mycorrhizal functioning: An integrative plant-fungal process. Allen MF (szerk) 357-423 o., Chapman and Hall, New York
- Molina R, Trappe JM (1982) Patterns of ectomycorrhizal host specificity and potential among Pacific Northwest conifers and fungi. Forest Sci 28: 423
- Molina R, Trappe JM (1994) Biology of the ectomycorrhizal genus, *Rhizopogon* I. Host associations, host specificity and pure culture synthesis. New Phytol 126: 653-675
- Moncalvo JM, Lutzoni FM, Rehner SA, Johnson J, Vilgalys R (2000) Phylogenetic relationships of agaric fungi based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. Syst Biol 49: 278-305
- Montecchi A, Lazzari G (1992) Precisazioni su alcuni *Tuber* del gruppo „*Puberulum*” *T. borchii* e *T. gibbosum* Harkn. Rev Micol 35: 165-167
- Montecchio L, Rossi S, Grendene A, Causin R, Mutto Accordi S (1998) „*Quercirhiza sublutea*” + *Quercus ilex* L. Descr Ectomyc 3: 93-98
- Montecchio L, Rossi S, Grendene A, Causin R (2001a) *Cortinarius ionochlorus* + *Quercus ilex* L. Descr Ectomyc 5: 35-40
- Montecchio L, Rossi S, Grendene A, Causin R (2001b) „*Quercirhiza incrustata*” + *Quercus ilex* L. Descr Ectomyc 5: 73-78
- Montecchio L, Rossi S, Grendene A, Causin R (2002) *Amphynema byssoides* (Pers.: Fr.) Erikss. + *Quercus ilex* L. Descr Ectomyc 6: 1-6
- Morte A, Lovisolo C, Schubert A (2000) Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense*-*Terfezia clavaryi*. Mycorrhiza 10: 115-119
- Morton JB, Benny GL (1990) Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. Mycotaxon 37: 471-491

- Mosca E, Montecchio L, Sella L, Garbaye J (2007) Short-term effect of removing tree competition on the ectomycorrhizal status of a declining pedunculate oak forest (*Quercus robur* L.). *Forest Ecol Manag* 244: 129-140
- Mousain D, Matumoto-Pintro P, Quiquampoix H (1997) Le rôle des mycorrhizes dans la nutrition phosphatée des arbres forestiers. *Revue Forestière Française* XLIX. N° sp. 67-81
- Newman E (1988) Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. *Adv Ecol Res* 18: 243-27
- Norris JR, Read D, Varma AK (1994) *Techniques for Mycorrhizal Research Methods in Microbiology*. Academic Press Inc, San Diego, CA. 928 o.
- Ott T, Fritz E, Polle A, Schutzendubel A (2002) Characterisation of antioxidative systems in the ectomycorrhiza-building basidiomycete *Paxillus involutus* (Bartsch) Fr. and its reaction to cadmium. *FEMS Microbiol Ecol* 42: 359-366
- Ozinga WA, van Andel J, McDonnell, Alexander MP (1997) Nutritional soil heterogeneity and mycorrhiza as determinants of plant species diversity. *Acta Botanica Neerlandica* 46: 237-254
- Palfner G (1994) *Characterisierung und Identifizierung einiger Ektomycorrhizen an Eiche (Quercus robur L.) in Slowenien* (diplomamunka, LMU München)
- Palfner G (1995) *Xerocomus subtomentosus*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 90. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Palfner G, Agerer R (1995) Sind die Ektomycorrhizen von *Xerocomus subtomentosus* und *X. armeniacus* anatomisch unterscheidbar? *Z Mykol* 61: 45-58
- Palfner G, Agerer R (1996a) Die Ektomycorrhizen von *Lactarius chrysorrheus* und *L. serifulus* an *Quercus robur*. *Sendtnera* 3: 119-136
- Palfner G, Agerer R (1996b) "*Quercirhiza squamosa*" eine nichtidentifizierte Ektomycorrhiza an *Quercus robur*. *Sendtnera* 3: 137-145
- Palfner G, Godoy G (1996) *Russula fuegiana* Singer + *Nothofagus pumilio* (Poepp. Et Endl.) Krasse. *Descr Ectomyc* 1: 131-136
- Parádi I, Bratek Z, Berecz Z, Halász K (2002) Influence of arbuscular mycorrhiza, P-limitation and Cd-stress on polyamine content of plants. *Acta Biologica Szegediensis* 46: 59-60
- Parádi I, Bratek Z, Láng F (2003) Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorous supply on polyamine content, growth and photosynthesis of *Plantago lanceolata*. *Biol Plantarum* 46: 563-569

- Parádi I, Zimányi Z, Bratek Z (1998) Az *Arabidopsis thaliana* mikorrhizaképzésének vizsgálata. Bot Közl 85: 95-98
- Paszkowski U (2006) A journey through signaling in arbuscular mycorrhizal symbioses. New Phytol 172: 35-46
- Perry BA, Hansen K, Pfister DH (2007) A phylogenetic overview of the family Pyronemataceae (Ascomycota, Pezizales). Mycol Res 111: 549-571
- Pigott CD (1982) Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils. New Phytologist 92: 513-517
- Pillukat A (1996) *Lactarius salmonicolor* R. Heim & Leclair + *Abies alba* Mill. Descr Ectomyc 1: 59-64
- Pirozynski KA, Malloch DW (1975) The origin of land plants: a matter of mycotrophism. BioSystems 6: 153-164
- Posada D, Crandall KA (1998) MODELTEST: testing the model of DNA substitution. Bioinformatics 14: 817-818
- Posta K (1997) Az endomikorrhiza szerepe a környezeti stresszhatások kivédésében. Agrokémia és Talajtan 46: 359-369
- Pritsch K (1996) Untersuchungen zur Diversität und Ökologie von Mykorrhizen der Schwarzerle (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). PhD Diss. Tübingen
- Pritsch K, Boyle H, Munch JC, Buscot F (1997a) Characterization and identification of black alder ectomycorrhizas by PCR/RFLP analyses of the rDNA internal transcribed spacer (ITS). New Phytol 137: 357-369
- Pritsch K, Munch JC, Buscot F (1997b) Morphological and anatomical characterisation of black alder *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. ectomycorrhizas. Mycorrhiza 7: 201-216
- Raidl S (1997) Studien zur Ontogenie an Rhizomorphen von Ektomykorrhizen. Bibl Mycol 169: 1-184
- Raidl S (1998) *Tomentella ferruginea*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 137. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Raidl S, Müller WR (1996) *Tomentella ferruginea* (Pers.) Pat. + *Fagus sylvatica* L. Descr Ectomyc 1: 161-166
- Rauscher T, Agerer R, Chevalier G (1995) Ektomykorrhizen von *Tuber melanosporum*, *Tuber mesentericum* und *Tuber rufum* (Tuberales) an *Corylus avellana*. Nova Hedwigia 61: 281-322

- Rauscher T, Chevalier G (1996) *Tuber rufum*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 89. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Rauscher T, Müller WR, Chevalier G, Agerer R (1996) *Tuber borchii* Vitt. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 113. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Read DJ (1999a) Mycorrhiza –the state of the art. In: Varma és Hock (szerk.) Mycorrhiza. Springer
- Read DJ (1999b) The ecophysiology of mycorrhizal symbioses with special reference to impacts upon plant fitness. In Press MC, Scholes JD, Baker MG (szerk.) Physiological plant ecology. Blackwell, Oxford
- Read DJ, Perez-Moreno J (2003) Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? New Phytol 157: 475-492
- Read DJ, Kianmehr H, Malibari A (1977) The biology of mycorrhiza in *Helianthemum* Mill. New Phytol 708: 35-312
- Redecker D, Morton JB, Bruns TD (1999) Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales). Mol. Phylogenet Evol 13: 276-284
- Rév Sz (2003) Az ektomikorrhizák jellemzése és a mikorrhizakutatás hazai irányzatai. Mikol Közlem 42: 95-106
- Richard F, Millot S, Gardes M, Selosse M-A (2005) Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. New Phytol 166: 1011–1023
- Rillig M, Treseder KK, Allen MF (2002) Global change and mycorrhizal fungi. In: van der Heijden, MGA és Sanders IR (szerk.) Mycorrhizal ecology. 135-162. o. Springer
- Rimóczi I (1994) Nagygombáink cönológiai és ökológiai jellemzése. Mikol Közlem. 33: 5–180
- Rimóczi I, Vetter J (eds.) Gombahatározó (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). OEE Mikológiai Társaság, Budapest, 1990, 421 o.
- Romagnesi H (1967) Les Russulales d'Europe et d'Afrique du Nord. Bordas, Paris 359-360 o.
- Roth-Bejerano N, Livne D, Kagan-Zur V (1990) *Helianthemum -Terfezia* relations in different growth media. New Phytol 114: 235-238
- Roughgarden J (1979) The theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction. MacMillan Publ. Co., New York

- Roux C, Sejalon-Delmas N, Martins M, Parguey-Leduc A, Dargent R, Becard G (1999) Phylogenetic relationships between European and Chinese truffles based on parsimony and distance analysis of ITS sequences. *FEMS Microbiol Lett* 180: 147-155
- Rudnóy Sz, Bratek Z, Albert L, Barna T, Lásztity D (2000) Kiskunsági fehérnyárasok mikorrhiza viszonyainak feltárása. *Kutatói Nap 1998-1999. Baja-Kecskemét-Sopron* (Szerk.: Horváth B.) *Alföldi Erdőkért Egyesület*, 94-97. o.
- Rumberger MD, Münzenberger B, Bens O, Ehrig F, Lentzsch P, Hüttel RF (2004) Changes in diversity and storage function of ectomycorrhiza and soil organoprofile dynamics after introduction of beech into Scots pine forests. *Plant Soil* 264: 111–126
- Saitou N, Nei M (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol Biol Evol* 4: 406-425
- Sakakibara SM, Jones MD, Gillespie M, Hagerman SM, Forrest ME, Simard SW, Durall DM (2002) A comparison of ectomycorrhiza identification based on morphotyping and PCR-RFLP analysis. *Mycol Res* 106: 868-878
- Sántha T, Orbán S (2006) Nagygombák a Bükk-hegységből. *Estreházy Károly Főisk Közlem* 33: 55-68
- Schmitz-Zeitz D (1996) Einfluß von Vitanal auf das Wachstum von *Paxillus involutus* und die Mykorrhizabildung. The influence of Vitanal on growth of *Paxillus involutus* and mycorrhiza formation. *Mitteilungen der Versuchsanstalt für Pilzanbau der Landwirtschaftskammer Rheinland Krefeld-Großhüttenhof* (no. 18-19) 55-57
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol Res* 105: 1413-1421
- Siller I (1986) Nagygombák cönológiai vizsgálata rezervátum és gazdasági bükkös állományokban. *Mikol Közlem* 86: 95–116
- Siller I (2004) Hazai montán bükkös erdőrezervátumok (Mátra: Kékes-Észak, Bükk: Óserdő) nagygombái. PhD-disszertáció. Corvinus Egyetem, Budapest
- Simard SW, Durall DM (2004) Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Can J Bot* 82: 1140-1165
- Simard SW, Perry DA, Jones MD, Myrold DD, Durall DM, Molina R (1997) Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388: 579-582
- Simon L (1996) Phylogeny of the Glomales: deciphering the past to understand the present. *New Phytol* 133: 95-101

- Simon L, Levesque RC, Lalonde M (1993) Identification of endomycorrhizal fungi colonizing roots by fluorescent singlestrand conformation polymorphism-polymerase chain reaction. *Appl Environ Microbiol* 59: 4211-4215
- Sims KP, Watling R, Jeffries P (1995) A revised key to the genus *Scleroderma*. *Mycotaxon* 56: 403-420
- Singer R (1996) Agaricales in modern taxonomy. Koeltz, Königstein 4. kiadás.
- Smith ME, Trappe JM, Rizzo DM (2006) *Genea*, *Genabea* and *Gilkeya* gen. nov.: ascomata and ectomycorrhiza formation in a *Quercus* woodland. *Mycologia* 98: 699-716
- Smith ME, Douhan G, RizzoDM (2007) Ectomycorrhizal community structure in a xeric *Quercus* woodland based on rDNA sequence analysis of sporocarps and pooled roots. *New Phytol* 174: 847-863
- Smith SE, Read DJ (1997) Mycorrhizal symbiosis. 2. kiadás. Acad Press, London
- Stalpers JA (1993) The Aphyllophoraceous fungi I. Keys to the species of the Thelephorales. *Studies in Mycology* 35: 1-168
- Swofford D L (1998) PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Szántó M (1990) A hazai mikorrhizakutatás története. *Mikol Közl* 29: 89-101
- Szántó M (1992) Adatok a mikorrhizált fenyőcsemeték foszfortartalmáról. *Mikol Közl* 31: 27-33
- Szántó M (1995a) Mikorrhizált erdei- és feketefenyő (*Pinus sylvestris* L., *Pinus nigra* Arn.) csemeték összehasonlító vizsgálata 1. *Mikol Közl* 34: 64-75
- Szántó M (1995b) Mikorrhizált erdei- és feketefenyő (*Pinus sylvestris* L., *Pinus nigra* Arn.) csemeték összehasonlító vizsgálata 2. *Mikol Közl* 34: 42-47
- Szántó M (1996) Mikorrhizált erdei- és feketefenyő (*Pinus sylvestris* L., *Pinus nigra* Arn.) csemeték összehasonlító vizsgálata 3. *Mikol Közl* 35: 85-91
- Szántó M (1997) Mikorrhizált erdei- és feketefenyő (*Pinus sylvestris* L., *Pinus nigra* Arn.) csemeték összehasonlító vizsgálata 4. *Mikol Közl* 36: 39-46
- Takács T, Biró B, Vörös I (2000) Kadmium, nikkel és cink hatása az arbuszkuláris mikorrhiza gombák faji diverzitására. *Agrokémia és Talajtan* 49: 465-476
- Takács T, Vörös I (1998) Colonization of arbuscular endomycorrhizal fungi on maize affected by various N rates in longterm field experiment. *Agrokémia és Talajtan* 47: 289-296

- Taniguchi T, Kanzaki N, Tamai S, Yamanaka N, Futai K (2007) Does ectomycorrhizal fungal community structure vary along a Japanese black pine (*Pinus thunbergii*) to black locust (*Robinia pseudoacacia*) gradient? *New Phytol* 173: 322-334
- Taylor AFS, Alexander IJ (1989) Ectomycorrhizal synthesis with an isolate of *Russula aeruginea*. *Mycol Res* 92: 103–107
- Taylor DL, Bruns TD (1997) Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two nonphotosynthetic orchids. *Proc Natl Acad Sci USA* 94: 4510-4515
- Taylor DL, Bruns TD (1999) Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: minimal overlap between the mature forest and resistant propagule communities. *Mol Ecol* 8: 1837-185
- Taylor DL, Bruns TD, Leake JR, Read DJ (2002) Mycorrhizal specificity and function in myco-heterotrophic plants. In: Varma A, Hock B (szerk.) *Mycorrhiza* (2. kiadás) 375-413. o. Springer, Berlin, Heidelberg
- Taylor TN (1995) Fossil arbuscular mycorrhizae from Early Devonian. *Mycologia* 87: 560-573
- Tedersoo L, Hansen K, Perry BA, Kjølner R (2006a) Molecular and morphological diversity of pezizalean ectomycorrhiza. *New Phytol* 170: 581-596
- Tedersoo L, Suvi T, Larsson E, Kõljalg U (2006b) Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in a wooded meadow. *Mycol Res* 110: 734-748
- Thapar HS, Paliwal DP (1992) Studies on pine mycorrhiza in nursery seedlings. *Indian For* 108: 51-59
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG (1997) The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucl Acid Res* 24: 4876-4882
- Tibbett M, Sanders FE, Cairney JWG (2002) Low-temperature-induced changes in trehalose, mannitol and arabitol associated with enhanced tolerance to freezing in ectomycorrhizal basidiomycetes (*Hebeloma spp.*). *Mycorrhiza* 12: 249-255
- Trappe J (1996) What is a mycorrhiza? *Proc 4th European Symp on Mycorrhizae*. Granada. EC report EUR 16728, 3-9
- Trappe JM, Molina R, Castellano M (1984) Reactions of mycorrhizal fungi and mycorrhiza formation to pesticides. *Ann Rev Phytopathol* 23: 331-359
- Treu R (1990) Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen aus dem Nationalpark Berchtesgaden. *Bibl Mycol* 134: 1-196

- Treu R (1990a) *Lactarius porninsis*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 42. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Treu R (1990b) *Hebeloma edurum* In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 39. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Turnau K, Kottke I, Oberwinkler F (1993) Element localization in mycorrhizal roots of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn collected from experimental plots treated with cadmium dust. New Phytol 123: 313-324
- Uhl M (1988) Studies on ectomycorrhizaeXV. Mycorrhizae formed by *Rhizopogon luteolus* on *Pinus silvestris*. Persoonia 13: 449-458
- Uhl M (1988a) *Rhizopogon luteolus*. In: Agerer R (szerk.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Pl. 21. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Urban A, Neuner-Plattner I, Krisai-Greilhuber I, Haselwandter K (2004) Molecular studies on terricolous microfungi reveal novel anamorphs of two *Tuber* species. Mycol Res 108: 749-758
- Urbanelli S, Sallicandro P, De Vito E, Bullini L (1998) Biochemical systematics of some species in the genus *Tuber*. Mycologia 90: 537-546
- Valentine LL, Fiedler TL, Hart AN, Petersen CA, Berninghausen HK, Southworth D (2004) Diversity of ectomycorrhizas associated with *Quercus garryana* in southern Oregon. Can J Bot 82: 123-135
- Van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglou P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity ecosystem variability and productivity. Nature 396: 69-72
- Vértényi G, Bratek Z (1996) Talajlakó orchideák mikorrhizaképző gombáinak izolálása és annak nehézségei. Mikol Közl 35: 31-36
- Visser S (1995) Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. New Phytol 129: 389-401
- Vörös I, Biró B, Takács T, Köves-Péchy K, Bujtás K (1998) Effect of AM fungi on the heavy metal toxicity to *Trifolium pratense* in soils contaminated with Cd, Zn and Ni salts. Agrokémia és Talajtan 47: 277-289

- Vralstad T, Schumacher T, Taylor AFS (2002) Mycorrhizal Synthesis between Fungal strains of the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and potential ectomycorrhizal and ericoid hosts. *New Phytol* 153: 143-152
- Waller K, Agerer R (1993) *Scleroderma citrinum*. In: Agerer R (szerk.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Pl. 80. Einhorn, Schwäbisch Gmünd
- Waller K, Raidl S, Agerer R (1993) Die Ektomykorrhizen von *Scleroderma citrinum*. *Z Mykol* 59: 141-153
- Walker C, Vestberg M, Demircik F, Stockinger H, Saito M, Sawaki H, Nishmura I, Schüßler (2007) A Molecular phylogeny and new taxa in the Archaeosporales (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., *Ambisporaceae* fam. nov., and emendation of *Archaeospora* and *Archaeosporaceae*. *Mycol Res* 111: 137-153
- Wang B, Qiu YL (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299-363
- Whipps JM (2004) Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Can J Bot* 82: 1198-1227
- White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ (szerk.) *PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications*. 315-322. o. Acad Press, New York
- Wiemken A, Sanders IR (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72
- Wiemken V, Boller T (2002) Ectomycorrhiza: gene expression, metabolism and the wood-wide web. *Curr Opinion in Plant Biology* 5: 355-361
- Wilcox HE (1983) Fungal parasitism of woody plant roots from mycorrhizal relationships to plant disease. *Ann Rev Phytopathol* 21: 221-242
- Williamson M (1972) *The analysis of biological populations*. Acad Press, London
- Wurzburger N, Bidartondo MI, Bledsoe CS (2001) Characterization of *Pinus* ectomycorrhizas from mixed conifer and pygmy forests using morphotyping and molecular methods. *Can J Bo.* 79: 1211-1216
- Young BW, Massicotte HB, Tackaberry LE, Baldwin QF, Egger KN (2002) *Monotropa uniflora*: morphological and molecular assessment of mycorrhizae retrieved from sites in the Sub-Boreal Spruce biogeoclimatic zone in central British Columbia. *Mycorrhiza* 12: 75-82

- Yu TEJ-C, Egger KN, Peterson RL (2001) Ectendomycorrhizal associations – characteristics and functions. *Mycorrhiza* 11: 167-177
- Zak B (1971) Characterization and classification of ectomycorrhizae of Douglas fir II. *Pseudotsuga menziesii* + *Rhizopogon vinicolor*. *Can J Bot* 49: 1079-1084
- Zambonelli A, Giunchedi L, Pollini CP (1993b) An enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) for the detection of *Tuber albidum* ectomycorrhiza. *Symbiosis* 15: 71-76
- Zambonelli, A, Salomoni S, Pisi A (1993a) Caratterizzazione anatomo-morfologica delle micorrize di *Tuber* spp. su *Quercus pubescens* Willd. *Micol Ital* 3: 73-90
- Zambonelli A, Tibiletti E, Pisi A (1997) Caratterizzazione anatomo-morfologica delle micorrize di *Tuber borchii*, *Tuber aestivum*, *Tuber mesentericum*, *Tuber brumale*, *Tuber melanosporum* su *Pinus pinea*. *Mic Ital* 1995: 119-137
- Zambonelli A, Iotti M, Amicucci A, Pisi A (1999) Caratterizzazione anatomo-morfologica delle micorrize di *Tuber maculatum* Vittad. su *Ostrya carpinifolia* Scop. *Micol Ital* 28: 29-35

8. Függelék

Herbárium szám	Mikorrhiza neve	Gyűjtés helye, ideje	Relatív gyakoriság	Gazdanövény	Publikáció	Morfotípus száma	Génbanki szám
HU 35	<i>Tomentella sp</i>	Kelebia 1977.07.29.	0	<i>Populus alba</i>			
HU 36	<i>Tomentella sp</i>	Kelebia 1977.07.29.	0	<i>Populus alba</i>			
HU 41	<i>Tomentella sp</i>	Kelebia 1977.07.29.	+	<i>Populus alba</i>			
HU 44	<i>Tomentella sp</i>	Tompa 1997.07.29.	0	<i>Populus alba</i>			
HU 49	<i>Tomentella sp</i>	Tompa 1997.07.29.	0	<i>Populus alba</i>			
HU 51 BP 92147	<i>T. pilosa</i>	Tompa 1997.07.29.	0	<i>Populus alba</i>	Jakucs és Agerer 999		
HU 66	<i>Tomentella sp</i>	Püspökladány 1997.10.22.	0	<i>Quercus cerris</i>			
HU 69	<i>Tomentella sp</i>	Püspökladány 1997.10.22.	0	<i>Q. cerris</i>			
HU 71	<i>Tomentella sp</i>	Püspökladány 1997.10.22.	+++	<i>Q. robur</i>			
HU 73	<i>Tomentella sp</i>	Püspökladány 1997.10.22.	0	<i>Q. cerris</i>			
HU 86 BP 96971	<i>Tomentella sp</i>	Püspökladány 1998.04.08.	++	<i>Q. cerris</i>	Jakucs és mts. 2005a	8	AY635168
HU 89 BP 92154	<i>T. galzinii</i>	Püspökladány 1998.04.08.	+	<i>Q. cerris</i>	Köljalg és mts. 2001	1	AJ421251
HU 91	<i>Tomentella sp</i>	Kelebia 1998.04.09.	+	<i>Populus alba</i>			
HU 101	<i>T. galzinii</i>	Tompa 1998.04.09.	+	<i>Populus alba</i>	Köljalg és mts. 2001		
HU 100	<i>Tomentella sp</i>	Tompa 1998.04.09.	+	<i>Populus alba</i>			
HU 103	<i>Tomentella sp</i>	Tompa 1998.04.09.	+	<i>Populus alba</i>			
HU 116	<i>Tomentella sp</i>	Püspökladány 1998.06.02.	++	<i>Q. robur</i>			

HU 122	<i>Tomentella sp</i>	Püspökladány 1998.06.02.	++	<i>Q. cerris</i>			
HU 125 BP 96972		Tompa 1998.06.02.	++	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a		AY635169
BP 92148 HU 130	<i>T. pilosa</i>	Tompa 1998.06.02.	++	<i>Populus alba</i>	Köljalg és mts. 2001	6	AJ421252
HU 132 BP 96973		Tompa 1998.06.02.	++	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a		AY635170
HU 133 BP 92149	<i>T. pilosa</i>	Tompa 1998.06.02.	++	<i>Populus alba</i>			
HU 134 BP 96974		Tompa 1998.06.02.	+	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a		AY635171
HU 135		Kelebia 1998.06.02.	0	<i>Populus alba</i>			
HU 136 BP 96975		Kelebia 1998.06.02.	0	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	9	AY874389
HU 145 BP 97486		Kelebia 1998.10.08.	+	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	9	AY874390
HU 147 BP 96976		Kelebia 1998.10.08.	++	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	7	AY874388
HU 161 BP 96977		Kelebia 1998.10.08.	+	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	7	AY874386
HU 170 BP 96978		Tompa 1998.10.08.	0	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a		AY635172
HU 177		Zsana 1998.10.08.	0	<i>Populus alba</i>			
HU 184 BP 92153	<i>T. subtestacea</i>	Tompa 1998.10.08.	+	<i>Populus alba</i>	Köljalg és mts. 2001	2	AJ421250
HU 190 BP 96979		Tompa 1998.10.08	+	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a		AY635173
HU 197 BP 96980		Tompa 1998.10.08	+	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a		AY635174
HU 200		Tompa 1998.10.08	++	<i>Populus alba</i>			
HU 202 BP 96981		Tompa 1998.10.08	++	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a	8	AY635175
HU 211 BP 96982		Püspökladány 1999.06.07.	+++	<i>Q. robur</i>	Jakucs és mts. 2005b	5	AY874387

HU 221 BP 96983		Püspökladány 1999.06.07.	++++	<i>Q. cerris</i>	Jakucs és mts. 2005b	5	AY874383
HU 224 BP 96984		Kelebia 1999.06.07.	+	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	7	AY874387
HU 226 BP 97487	<i>T. pilosa</i>	Tompa 1999.06.07.	++	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	6	AY874385
HU 230 BP 96985		Tompa 1999.06.07.	+++	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005a		AY635176
HU 231 BP 96986		Tompa 1999.06.07.	++	<i>Populus alba</i>	Jakucs és mts. 2005b	3	AY874379
HU 236 BP 96987		Püspökladány 2000.04.24.	+	<i>Q. robur</i>		4	
HU 243		Püspökladány 2000.04.24.	+	<i>Q. robur</i>			
HU 249		Püspökladány 2000.04.24.	+++	<i>Q. cerris</i>			
HU 250 BP 96988		Püspökladány 2000.04.24.	+	<i>Q. cerris</i>	Jakucs és mts. 2005b	4	AY874382
HU 282 BP 96989		Püspökladány 2001.06.10.	+	<i>Q. robur</i>	Jakucs és mts. 2005b	4	AY874381
HU 286	<i>T. galzinii</i>	Püspökladány 2001.06.10.	++	<i>Q. robur</i>			
HU 287 BP 96990		Püspökladány 2001.06.10.	+++	<i>Q. robur</i>			
HU 292		Püspökladány 2001.06.10.	++	<i>Q. cerris</i>			
HU 299		Bükk, Óserdő 2002.05.01.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 302	<i>T. atro- arenicolor</i>						
HU 305		Bükk, Óserdő 2002.05.01.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 306	<i>T. atro- arenicolor</i>						
HU 307	<i>T. galzinii</i>	Bükk, Óserdő 2002.05.01.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 315		Bükk, Óserdő 2002.11.01.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			

HU 346		Bükk, Óserdő 2003.04.18.	++	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 354		Bükk, Óserdő 2003.04.18.	++	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 359		Bükk, Óserdő 2003.04.18.	+++	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 361		Bükk, Óserdő 2003.04.18.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 367		Bükk, Óserdő 2003.04.18.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 390		Bükk, Óserdő 2003.10.21.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 391		Bükk, Óserdő 2003.10.21.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 395		Bükk, Óserdő 2003.10.21.	++	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 401		Bükk, Óserdő 2003.10.21.	++	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 425		Bükk, Óserdő 2004.10.14.	++	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 444a		Bükk, Óserdő 2004.10.14	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 447		Bükk, Óserdő 2004.10.14	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 449		Bükk, Óserdő 2004.10.14	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 462		Bükk, Óserdő 2005.05.19	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 465		Bükk, Óserdő 2005.05.19	++	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 475		Bükk, Óserdő 2005.05.19	++	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 481	<i>T. stuposa</i>	Bükk, Óserdő 2005.05.19	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 496		Bükk, Óserdő 2005.10.23.	++	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 534		Bükk, Óserdő 2005.10.23.	+++	<i>Fagus sylvatica</i>			

HU 536	<i>T. ramosissima</i>	Bükk, Őserdő 2005.10.23.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 543		Bükk, Őserdő 2005.10.23.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			
HU 628		Bükk, Őserdő 2006.10.23.	+	<i>Fagus sylvatica</i>			

F 1. táblázat. A magyarországi lelőhelyekről származó tomentelloid ektomikorrhizák gyűjtési adatai. A HU számok Jakucs Erzsébet (ELTE) mikorrhiza gyűjteményének számait, a BP számok a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárának számait jelentik. A morfortípus számok a **4.8. táblázat** és a **4.54. ábra** számozására utalnak.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Hálás vagyok mindazoknak, akik eddigi pályám során segítettek tudományos munkámat. Elsőként azokat említeném, akik a legnagyobb hatással voltak szellemi és szakmai fejlődésemmre. Közülük, sajnos, már nincsenek az élők sorában szüleim, akik megalapozták természettudományos érdeklődésemet és középiskolai tanárom, Dr. Wiesinger Márton, aki az élővilág iránti olthatatlan csodálatával figyelmemet a biológia felé fordította, valamint Balogh János professzor, akinek ökológiai előadásai jelentősen hatottak gondolkodásomra.

Hálás vagyok Berczik Árpád akadémikusnak, akitől a hidrobiológia ismeretek mellett a tudományos eredmények szóbeli és írásbeli prezentációját is megtanulhattam és aki mindig figyelemmel követte szakmai sorsomat. Szabó István Mihály akadémikusnak köszönhetem, hogy rutint szerezhettem a mikrobiológiai-bakteriológiai módszerek terén és hogy érdeklődésem a mikrobiális ökológia felé fordult. Dr. Rácz Ilonának és Dr. Lásztity Demeternek köszönöm, hogy bevezettek a nukleinsavak biokémiájának rejtelseibe és minden körülmények között baráti támogatóim voltak.

A mikorrhizák kutatása terén elért eredményeimet legnagyobb részben Dr. Reinhard Agerer professzor szakértő és önzetlen segítségének és támogatásának köszönhetem, aki lehetővé tette, hogy több alkalommal dolgozhassam laboratóriumában a Münchener Egyetemen. Mint a tématerület egyik legismertebb szakemberétől, közvetlenül tőle tanulhattam az mikorrhizák mikroszkópos vizsgálatának bonyolult, aprólékos és hihetetlenül nagy türelmet követelő módszerét. Általa ismerkedtem meg az ektomikorrhizák színes, formagazdag világával, ami életem egyik meghatározó élménye lett.

Köszönettel tartozom munkahelyi vezetőimnek, Dr. Gyurján István és Dr. Böddi Béla egyetemi tanároknak, hogy lehetővé tették a mikorrhiza-téma meghonosodását és kiteljesedését az ELTE Növényyszervezettani Tanszékén. Szomorú aktualitás, hogy Gyurján professzor úrnak ezt a köszönetet itt már nem tudom átadni. A kutatások feltételeinek biztosítása nem sikerült volna jelentős pályázati háttér nélkül, amiben a legnagyobb segítséget az OTKA támogatások jelentették.

A disszertációban ismertetett tudományos eredmények egy része a munkatársaimmal és tanítványaimmal, Dr. Szedlay Gyöngyivel, Dr. Kovács Gáborral és Dr. Erős-Honti Zsolttal végzett közös munka révén született meg. Köszönöm nekik, hogy nemcsak a molekuláris taxonómiai módszerek és a számítógép-problémák megoldásában voltak felbecsülhetetlen segítségemre, de véleményük, elvárásaik és a számomra fontos személyes támogatásuk jelentős szellemi inspirációt is jelentett. Köszönöm Dózsainé Kerekes Piroska segítségét is, aki laboratóriumunk háziasszonyaként szorgalmával és segítőkészségével nagyban hozzájárult eredményeinkhez.

Szeretném kifejezni köszönetemet azoknak a hazai és külföldi kollégáknak, barátoknak és hallgatóknak is, akikkel az elmúlt évek során közösen dolgoztunk egyes feladatok megoldásán. Közülük elsősorban Ludwig Beenken, Dr. Bóka Károly, Dr. Bratek Zoltán, Dr. Király István, Magyar László, Majoros Éva, Dr. Márialigeti Károly, Dr. Romsics Csaba, Dr. Siller Irén, Dr. Stefan Raidl és Dr. Urmas Köljalg segítése jelentett sokat számomra.

Végezetül köszönet illeti családom valamennyi tagját, akik türelmükkel és biztatásukkal támogatták ennek a dolgozatnak az elkészítését.

10. Tartalomjegyzék

1. Bevezetés és célkitűzés	1
2. Irodalmi ismertetés	5
2.1. Történeti áttekintés	5
2.2. A mikorrhizák általános jellemzése	8
2.2.1. A mikorrhizakapcsolat működése	8
2.2.2. A mikorrhizák típusai	10
2.2.3. A mikorrhizák ökológiai jelentősége	12
2.3. Az ektomikorrhizák	17
2.3.1. Az ektomikorrhizák általános jellemzése	17
2.3.2. Az ektomikorrhizás gombák és növénypartnereik rendszertani áttekintése	19
2.3.3. Az ektomikorrhizák morfológia-anatómiai leírása	23
2.3.4. A molekuláris módszerek jelentősége az ektomikorrhizák megismerésében	28
2.4. A tomentelloid-ektomikorrhizák	30
2.4.1. A tomentelloidok taxonómiai helyzete	31
2.4.2. A tomentelloid mikorrhizák morfológiai-anatómiai jellegzetességei	34
2.4.3. A tomentelloidok elterjedése és gyakorisága	36
2.4.4. Ökológiai jellegzetességek	40
2.5. Az ektomikorrhizák erdészeti alkalmazása	41
3. Anyag és módszer	44
3.1. Mintavétel és gyűjteménykezelés	44
3.2. Gyűjtési helyszínek és időpontok	45
3.2.1. Tompa	45

3.2.2. Kelebia	46
3.2.3. Püspökladány	46
3.2.4. Fülöpháza	46
3.2.5. Bükk-Őserdő	47
3.3. Az abundancia becslése	47
3.4. Morfológia-anatómiai és hisztokémiai módszerek	48
3.4.1. Sztereomikroszkópos vizsgálatok	48
3.4.2. Köpeny- és rhizomorfa preparátumok készítése	49
3.4.3. Kémiai színreakciók	49
3.4.4. Fagyasztott metszetek készítése	50
3.4.5. Autofluoreszcencia vizsgálatok	51
3.4.6. Tartósított metszetek készítése	51
3.4.7. Fénymikroszkópos anatómiai vizsgálatok (DIC, PhC)	52
3.4.8. Mikroszkópos rajz- és fotodokumentáció	52
3.4.9. Scanning elektronmikroszkópos (SEM) vizsgálatok	53
3.4.10. Az ektomikorrhizák és a gazdanövények morfológiai meghatározása	54
3.5. Molekuláris taxonómiai módszerek	54
3.5.1. DNS kinyerés	54
3.5.2. DNS-amplifikáció (PCR)	55
3.5.3. RFLP-analízis	56
3.5.4. Nukleotidszekvencia-analízis	56
3.5.5. Filogenetikai analízis	56
4. Eredmények	58
4.1. Új ektomikorrhizák morfológiai-anatómiai leírása	58
4.1.1. " <i>Fagirhiza vermiculiformis</i> " + <i>Fagus sylvatica</i> L.	58
4.1.2. <i>Genea verrucosa</i> Vitt. + <i>Quercus robur</i> L.	62
4.1.3. <i>Hebeloma ammophilum</i> Bohus + <i>Fumana procumbens</i> (Dun.) Gr. Godr.	67
4.1.4. " <i>Helianthemirhiza hirsuta</i> " + <i>Helianthemum ovatum</i> (Viv.) Dun	71
4.1.5. <i>Inocybe heimii</i> Bon + <i>Fumana procumbens</i> (Dun.) Gr. Godr.	74
4.1.6. <i>Lactarius controversus</i> Pers. + <i>Populus alba</i> L.	78
4.1.7. " <i>Quercirhiza albo-violacea</i> " + <i>Quercus robur</i> L.	81

4.1.8. „ <i>Quercirhiza fibulocystidiata</i> ” + <i>Quercus spp.</i>	85
4.1.9. <i>Rhizopogon vulgaris</i> var. <i>intermedius</i> Svrcek+ <i>Pinus nigra</i> L.	90
4.1.10. <i>Russula amoenolens</i> Romagn. + <i>Populus alba</i> L.	95
4.1.11. <i>Scleroderma bovista</i> Fr. + <i>Populus alba</i> L.	99
4.1.12. <i>Tomentella pilosa</i> (Burt.) Bourdot & Galzin + <i>Populus alba</i> L.	104
4.1.13. <i>Tomentella stuposa</i> + <i>Populus alba</i> L.	109
4.1.14. <i>Tomentella subtestacea</i> Bourdot& Galzin + <i>Populus alba</i> L.	113
4.1.15. <i>Tuber rapaeodorum</i> Tul. + <i>Populus alba</i> L.	119
4.1.16. <i>Xerocomus lanatus</i> (Rostk.) Sing. + <i>Quercus cerris</i> L.	122
4.2. Egyes erdei fák leggyakoribb ektomikorrhizái	126
4.2.1. A fehér nyár (<i>Populus alba</i> L.) ektomikorrhizái alföldi erdőkben	126
4.2.2. Tölgyek (<i>Quercus spp.</i>) mikorrhizák alföldi erdőkben	132
4.2.3. A bükk ektomikorrhizái hegyvidéki erdőkben	137
4.3. A hazánkból eddig ismert tomentelloid ektomikorrhizák bemutatása és jellemzése	140
4.3.1. A tomentelloid ektomikorrhizák morfortípusainak jellemzése	140
4.3.2. A tomentelloid morfortípusok rDNS-ITS szakaszának Szekvencia-analízise	151
4.3.3. A molekuláris meghatározás eredményei	154
4.3.4. A tomentelloid ektomikorrhizák morfológiai jellemzése és differenciálóbélyegei	156
5. Az eredmények megvitatása	162
5.1. Meghatározatlanként leírt ektomikorrhizák	162
5.1.1. “ <i>Fagirhiza vermiculiformis</i> ” + <i>Fagus sylvatica</i>	162
5.1.2. “ <i>Quercirhiza albo-violacea</i> ” + <i>Quercus robur</i>	163
5.1.3. “ <i>Helianthemirhiza hirsuta</i> ” + <i>Helianthemum ovatum</i>	164
5.1.4. „ <i>Quercirhiza fibulocystidiata</i> ” + <i>Quercus spp.</i>	164
5.2. Meghatározott, nem tomentelloid mikorrhizák	165
5.2.1. <i>Tuber rapaeodorum</i> + <i>Populus alba</i>	165
5.2.2. <i>Genea verrucosa</i> + <i>Quercus robur</i>	167
5.2.3. <i>Xerocomus lanatus</i> + <i>Quercus cerris</i>	168
5.2.4. <i>Rhizopogon vulgaris</i> var. <i>intermedius</i> + <i>Pinus nigra</i>	169
5.2.5. <i>Scleroderma bovista</i> + <i>Populus alba</i>	170

5.2.6. <i>Hebeloma ammophilum</i> + <i>Fumana procumbens</i>	170
5.2.7. <i>Inocybe heimii</i> + <i>Fumana procumbens</i>	172
5.2.8. <i>Russula amoenolens</i> + <i>Populus alba</i>	172
5.2.9. <i>Lactarius controversus</i> + <i>Populus alba</i>	173
5.3. Tomentelloid mikorrhizák	174
5.3.1. A tomentelloid mikorrhizák morfológiai-anatómiai összehasonlítása	175
5.3.2. A tomentelloid mikorrhizák hazai előfordulása és ökológiája	179
5.4. A vizsgálatokban szereplő magyarországi erdők ektomikorrhizáinak összehasonlítása	181
5.4.1. Alföldi nyárasok	182
5.4.2. Alföldi tölgyesek	184
5.4.3. Hegyvidéki és dombvidéki bükkösök	187
5.4.4. Homokpusztagyeppek	188
5.5. Mesterséges mikorrhizák magyarországi alkalmazásának lehetőségei	189
5.5.1 A mesterséges mikorrhizák hazai alkalmazásának háttere és lehetséges előnyei	189
5.5.2. A mesterséges mikorrhiza oltóanyagok alkalmazásának problémái	192
5.5.3. Javaslataink mesterséges mikorrhiza oltóanyagokra	194
6. Összefoglalás	197
7. Irodalomjegyzék	198
8. Függelék	227
9. Köszönetnyilvánítás	232
10. Tartalomjegyzék	233