

KITAIBELIA	XIII. évf. 1. szám	pp.: 62-73.	Debrecen 2008
------------	--------------------	-------------	---------------

Magyarországi növények mikorrhizáltsági vizsgálatainak összefoglalása. Mit mondhatnak ezek az adatok?

KOVÁCS M. Gábor

Eötvös Loránd Tudományegyetem BI Növénysszervezetani Tanszék 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C.
gmkovacs@elte.hu

Közismert tény, hogy a szárazföldi növények döntő többsége gyökerén keresztül valamilyen gombával él mutualista szimbiózisban, és ezt a strukturális, funkcionális egységet mikorrhizának nevezzük. A mikorrhizákkal foglalkozók általában teljesen biztosak abban, hogy vizsgálataikban mit tekintenek mikorrhizának, annak ellenére, hogy a fogalom definíciója számos kérdést, problémát felvet (TRAPPE 1996). Hogy mást ne említsünk, egy mutualista kölcsönhatás esetében, a definíció szerint, az abban résztvevők fitnesszére gyakorolt pozitív hatását kellene igazolni – igaz, a mikorrhiza kapcsolat sem minden esetben kölcsönösen előnyös, és számos tényező befolyásolja a kölcsönhatás elhelyezkedését a mutualizmus-parazitizmus kontinuum mentén (FRANCIS – READ 1995). TRAPPE (1996) inkább strukturalista, mint funkcionalista meghatározása, miszerint a mikorrhizák: „*az abszorpció kettős szervei, melyek akkor jönnek létre, mikor szimbiotikus gombák kolonizálják a legtöbb szárazföldi növény és számos vízi és epifiton egészséges felszívó szerveit (gyökerek, rhizómák, talluszok)*” elfogadható és jól használható, jelen szemleciikkben is ezen definíció szerint beszélünk mikorrhizákról.

A cikk célja, hogy összefoglalja a magyarországi természetes élőhelyekről származó növényeken eddig végzett és publikált mikorrhizáltsági adatokat, továbbá, hogy olyan háttér-információkat mutasson be, és olyan problémákat vessen fel, melyek ismerete elengedhetetlen az adatok megfelelő, kritikai használatához. A dolgozatban a mikorrhizáltsági adatok bemutatásakor kizárólag természetes környezetből származó eredményekkel foglalkoztam. Mikorrhizáltsági adatok fellelhetők szakdolgozatokban, bemutatásra kerültek konferenciákon is, jelen munkában azonban csak a szakmai folyóiratokban közölt eredmények kerültek feldolgozásra.

Mikorrhizák fő típusai és az endofitonok

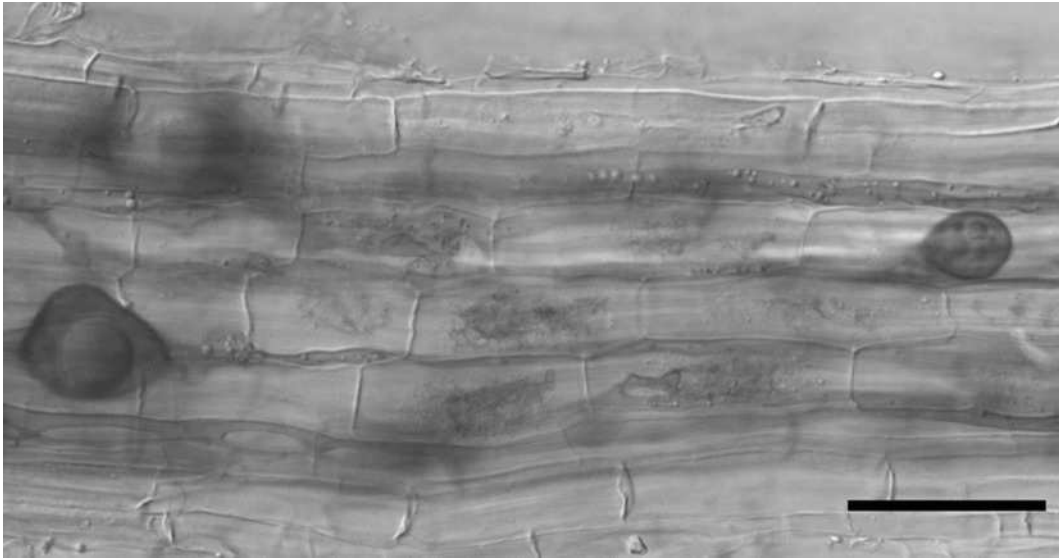
A mikorrhizákat két fő csoportra különíthetjük annak alapján, hogy a gyökereket kolonizáló gomba belenő-e a gazdanövény sejtjeibe – ha nem, úgy ektomikorrhizákról, ha igen, úgy endomikorrhizákról beszélünk. Az ektomikorrhizákat általában tömlős és bazídiumos nagygombák leggyakrabban fás szárú növényekkel képzik (SMITH – READ 1997). Az ektomikorrhizáknak az interakció szempontjából legfontosabb struktúrája a gyökér kéregsejtek közötti intercellulárisokban létrejövő, speciális szerkezetű (KOTTKE – OBERWINKLER 1987) Hartig-háló, mely jelentős határfelületet biztosít a partnerek közötti anyagátadáshoz, de a kolonizált gyökér általában borító gombaköpeny is jellemző sajátosága ennek mikorrhizának.

Az endomikorrhizák közé tartozik a Földön leginkább elterjedt, leggyakoribb típus (BRACHMANN – PARNISKE 2006), az úgynevezett arbuskuláris mikorrhiza. Ezt a mikorrhizát az gyökér kéregsejtekbe intracellulárisan behatoló, többszörösen elágazó, fácskára emlékeztető gombaképletekről, az arbuskulumokról nevezték el (SMITH – READ 1997) (1. ábra). Az elágazódások miatt jelentős felületű arbuskulumok fontos határfelületek a partnerek közötti anyagátadáshoz. Míg az összes szárazföldi növénycsoportban találunk arbuskuláris mikorrhiza képző növényeket (WANG – QIU 2006), addig az ezt a kapcsolatot képző gombák minden esetben a valódi gombák evolúciójában a tömlős és bazídiumos gombák testvércsoportjaként leágazó Glomeromycota törzsbe tartoznak (SCHÜBLER et al. 2001).

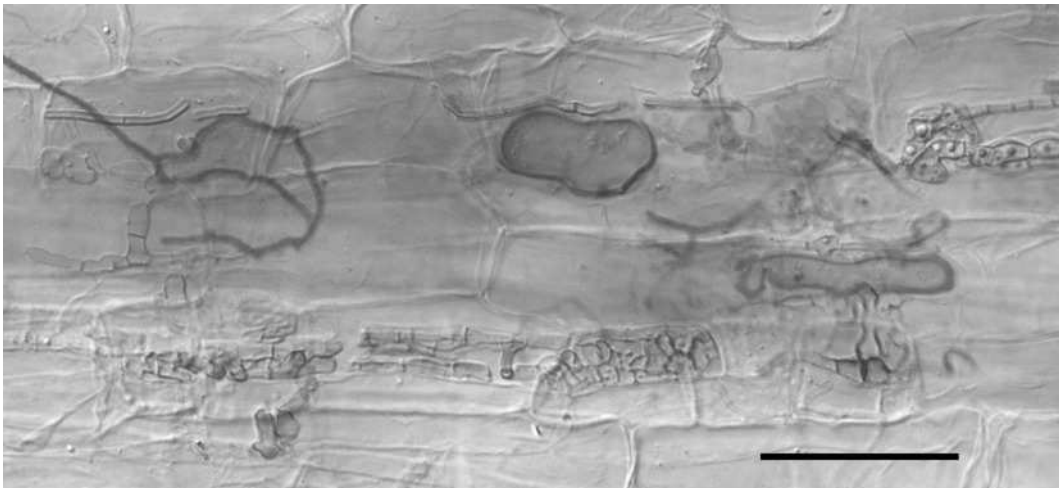
Elkülönítik a gazdanövények egy szűk csoportjára jellemző, speciális anatómiai sajátosságokat is mutató orchid-, erikoid- és arbutoid mikorrhizákat is (SMITH – READ 1997).

A mikorrhizák mellett gyakori gyökérkolonizáló gombák azok az endofitonok (2. ábra), amelyek sötét, melanizált, szeptált hifáik miatt a „sötét-szeptált-endofitonok” (dark septate endophytes, DSE) formacsoportha soroltatnak (JUMPPONEN – TRAPPE 1998, JUMPPONEN 2001, MANDYAM – JUMPPONEN 2005). Habár a leggyakrabban tömlős gombákhoz tartozó DSE gombák növénykapcsolatai a szó klasszikus értelmében nem mikorrhizák, hatásuk inkább pozitív, és egyes szélsőséges időjárású területeken gyakoriságuk és szerepük összemérhető a mikorrhizákéval (JUMPPONEN 2001).

1. ábra. Arbuskuláris mikorrhiza jellemző képletei *Fragaria vesca* gyökerében. Jól láthatók az intercellulárisokban futó hosszanti hifák, a vezikulumok és a sejteket kolonizáló, sűrűn elágazó arbuskulumok. Mércé: 50 μm .



2. ábra. Sötét szeptált endofiton (DSE) gomba kolonizációja Hieracium cymosum gyökerében. Láthatók a sűrűn szeptált hifák és a formacsoporra jellemző, a gyökér kéregsejtekben létrehozott mikroszkeróciomok. Látható továbbá egy arbuskuláris mikorrhiza képző gomba hifája és vezikuluma is. Mércé: 50 μm .



Mikorrhizák funkciói, hatásai

A mikorrhiza kapcsolat legismertebb funkciója, hogy a gomba segíti a növényt a tápanyagok és víz talajból történő felvételében, míg a növény asszimilátumokat és vitaminokat juttat a gombának (SMITH – READ 1997). Mind a mikorrhizaképző növények, mind a gombák között találunk obligát biotrófokat, melyek mikorrhiza kapcsolat nélkül természetes körülmények között életképtelenek. Más esetekben táptalajokon fenntarthatók a mikorrhizás gombák, de például a nagygombák növénypartner nélkül termőtestet nem tudnak képezni. A mikorrhizák egyed feletti szerveződési szintekre gyakorolt különböző hatásait is sok esetben igazolták (van der HEIJDEN – SANDERS 2002). A mikorrhizaképző gombák növénytársulások szerkezetére gyakorolt hatását is vizsgálták, kimutatva, hogy az arbuskuláris mikorrhiza képző gombák diverzitása

alapvető hatással van az adott terület növényzetének diverzitására (van der HEIJDEN et al. 1998). A mikorrhizákon keresztül a gombák számos növényt összekapcsolhatnak, és ezen a hálózaton keresztül tápanyag-áramlás valósulhat meg akár külön fajok egyedei között is. Ezt a fajta anyagáramlást izotópos vizsgálatokkal először laboratóriumi rendszerekben (FRANCIS – READ 1994), később természetes körülmények között bizonyították (SIMARD et al. 1997). Megoszlanak a vélemények az ilyen kapcsolatok működéséről, és az ilyen hálózatoknak számos funkciója ismeretlen még, a szerepe biztosan jelentős (WHITFIELD 2007). Vannak, akik kétségbe vonják a növények közötti gombakapcsolatokon keresztül megnyilvánuló anyagáramlás jelentőségét (ROBINSON – FITTER 1999). Az mindenestre elmondható, hogy hasonlóan sok mikorrhiza vizsgálathoz, a gombapartner szempontjából történő vizsgálatok szinte teljesen hiányoznak. Az egyértelmű, hogy nem lehet fenntartások nélkül a laboratóriumi eredményeket alkalmazni a természetes élőhelyeken előforduló jelenségre. A növények között, mikorrhiza gomba hálózatokon történő tápanyg-átadódásra vannak egyértelmű példák, mint például a mikoheterotróf növények, melyek szintén gombakapcsolatokon keresztül jutnak szénhidrátokhoz fotoszintetizáló növényektől (LEAKE 1994, BIDARTONDO 2005). Más esetben egy inváziós növényről (*Centaurea maculosa*) igazolták, hogy jelentős mennyiségű szén képes elvonni az őshonos *Festuca idahoensis* fajtól mikorrhiza kapcsolatokon keresztül (CAREY et al. 2004).

Az inváziós növényfajok sikerességében a talaj mikrobióta hatása egyértelműen nagy jelentőségű (REINHART – CALLAWAY 2006). Az inváziós fajok, amennyiben mikorrhizaképzők, úgy leginkább kevésbé specifikus arbuskuláris mikorrhizákat képeznek (RICHARDSON et al. 2000) – ez egyébként a magyarországi eredményekből is látszik (1. táblázat). A kevésbé specifikus kapcsolat miatt könnyebben tudnak kapcsolatba lépni egy adott élőhely arbuskuláris mikorrhizaképző gombáival. Az pedig, hogy az inváziós fajok leggyakrabban mikorrhiza képző növények, nem csak a *Centaurea* fentebb leírt példája miatt lehet előnyös, hanem azért is, mert a nem mikorrhizás növényekre a mikorrhizás növények szomszédsága erős negatív hatással lehet (FRANCIS – READ 1995). Túlzás nélkül állítható, hogy a mikorrhiza kapcsolatoknak a jelentősége és szerepe az ökoszisztémákban alapvető.

Magyarországi természetes élőhelyeken végzett mikorrhiza vizsgálatok

A mikorrhizáltsági státusz vizsgálatok során azt tanulmányozzák, hogy például egy bizonyos élőhely növényei képeznek-e mikorrhizát, ha igen, milyen típusút, és megfigyelhetők-e egyéb gomba-képletek a gyökérben. A vizsgálatok sok esetben a mikorrhizáltságot jellemző mennyiségi adatokkal egészülnek ki (lásd alább). Magyarországon több ilyen vizsgálatot végeztek: például az őrségi Fekete-tavon összesen 18 növényfaj (RÉPÁS et al. 1998, ZÖLD-BALOGH et al. 2002), a kunfehértói holdrutás erdőben 49 növényfaj (KOVÁCS – BAGI 2001) és a fülöpházi területen 89 növényfaj (KOVÁCS – SZIGETVÁRI 2002) mikorrhizáltsági státuszát jellemezték. Külön vizsgálták az *Arabidopsis thaliana* (PARÁDI et al. 1998), a *Helianthemum ovatum* (KOVÁCS – JAKUCS 2001), a *H. canum* (Erős 2003) és a *Fumana procumbens* (JAKUCS et al. 1999, MAGYAR et al. 1999) mikorrhizáltságát. Részletes ultrastruktúra vizsgálatát végezték a virginiai holdruta sporofiton arbuskuláris mikorrhizájának (KOVÁCS et al. 2003a), később pedig a kolonizáló gombák molekuláris diverzitását is vizsgálták (KOVÁCS et al. 2007a). Részletes, kvantitatív mikorrhizáltsági eredményeket is adó kutatásokat végeztek a *Brachypodium pinnatum* faj löszterületeken végzett vizsgálatokor (ENDRESZ et al. 2005), és szikeseiken öt növényfaj mikorrhizáltságának szezonális változásainak vizsgálatokor (FÜZY et al. 2006). Más vizsgálatok során is nyertek adatokat egyes növényfajok gomba-kolonizáltságáról, mint például a homoki szarvasgomba partnereinek vizsgálata során (KOVÁCS – JAKUCS – BAGI 2007). Azon vizsgálatok, melyek alföldi nyárerdők (JAKUCS 2002) és tölgyesek (JAKUCS – CSIHA 2002-2004) ektomikorrhiza képző gomba közösségeinek megismerését tűzték ki célul, a számos, részletes ektomikorrhiza leírás mellett (1. táblázat) az adott fásszárú növények mikorrhizáltságáról is fontos adatokat szolgáltatottak. Eddig magyarországi élőhelyekről 163 növényfaj mikorrhizáltságára vonatkozóan publikáltak adatokat, több mint harminc tudományos közleményben (1. táblázat).

1. táblázat. Magyarországi természetes élőhelyekről publikált mikorrhiza adatok összefoglalása. Rövidítések: AM: arbuskuláris mikorrhiza, ECM: ektomikorrhiza, ErM: erikoid mikorrhiza, NoM: nem-mikorrhizált, end: endogén gomba. Zárójelben a bizonytalan adatok. Az egyes mikorrhiza adatokhoz írt számok az alábbi irodalmakat jelölik: **1:** KOVÁCS – BAGI 2001; **2:** KOVÁCS – SZIGETVÁRI 2002; **3:** RÉPÁS et al. 1998; **4:** PARÁDI et al. 1998; **5:** ZÖLD-BALOGH et al. 2002; **6:** ERŐS 2003; **7:** ENDRESZ et al. 2005; **8:** FÜZY et al. 2006; **9:** BRATEK et al. 1996; **10:** JAKUCS et al. 1997; **11:** JAKUCS 1998; **12:** JAKUCS et al. 1998a; **13:** JAKUCS et al. 1998b; **14:** JAKUCS et al. 1999; **15:** MAGYAR et al. 1999; **16:** JAKUCS 2001; **17:** JAKUCS – BEENKEN 2001; **18:** KOVÁCS – JAKUCS 2001; **19:** JAKUCS – BEENKEN 1999; **20:** JAKUCS – AGERER 1999a; **21:** JAKUCS – AGERER 1999b; **22:** JAKUCS et al. 2001; **23:** JAKUCS – AGERER 2001; **24:** JAKUCS 2002; **25:** JAKUCS – CSIHA 2002-2004; **26:** KOVÁCS et al. 2003; **27:** ILLYÉS et al. 2005; **28:** JAKUCS et al. 2005a; **29:** JAKUCS et al. 2005b; **30:** KOVÁCS – JAKUCS 2006; **31:** KOVÁCS et al. 2007a.

Aceraceae		Cannabaceae	
<i>Acer negundo</i>	AM 2; ECM 2; end 2	<i>Cannabis sativa</i>	AM 1; end 1
Apiaceae		Caprifoliaceae	
<i>Anthriscus sylvestris</i>	AM 1; end 1	<i>Sambucus nigra</i>	AM 1; end 1
<i>Peucedanum palustre</i>	AM 5	Caryophyllaceae	
<i>Pimpinella saxifraga</i>	AM 2; end 2	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	NoM 2; end 2
Asclepiadaceae		<i>Cerastium semidecandrum</i>	NoM 2; end 2
<i>Asclepias syriaca</i>	AM 2	<i>Cucubalus baccifer</i>	NoM 1
Asteraceae		<i>Dianthus serotinus</i>	NoM 2; end 2
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	AM 1,2; end 1	<i>Gypsophila fastigiata</i>	NoM 2; end 2
<i>Anthemis ruthenica</i>	AM 2; end 2	<i>Gypsophila paniculata</i>	NoM 2
<i>Artemisia campestris</i>	AM 2; end 2	<i>Holosteum umbellatum</i>	NoM 2; end 2
<i>Artemisia santonicum</i>	AM 8	<i>Minuartia verna</i>	NoM 2; end 2
<i>Aster tripolium</i>	AM 8	<i>Saponaria officinalis</i>	NoM 1; end 1
<i>Centaurea arenaria</i>	AM 2; end 2	<i>Silene conica</i>	NoM 2; end 2
<i>Chondrilla juncea</i>	AM 2; end 2	<i>Silene latifolia</i> ssp. <i>alba</i>	NoM 1; end 1
<i>Conyza canadensis</i>	AM 1,2; end 1,2	<i>Silene otites</i>	NoM 2; end 2
<i>Crepis rhoeadifolia</i>	AM 2; end 2	<i>Stellaria media</i>	NoM 1; end 1
<i>Echinops ruthenicus</i>	AM 2	Celastreaceae	
<i>Helichrysum arenarium</i>	AM 2; end 2	<i>Euonymus europaeus</i>	AM 1; end 1
<i>Odontites lutea</i>	AM 2; end 2	Chenopodiaceae	
<i>Senecio vernalis</i>	NoM 2	<i>Bassia laniflora</i>	NoM 2
<i>Solidago gigantea</i>	AM 1; end 1	<i>Chenopodium album</i>	NoM 1; AM 2; end 1,2
<i>Solidago virga-aurea</i>	AM 2; end 2	<i>Corispermum canescens</i>	NoM 2
<i>Taraxacum officinale</i>	AM 1; end 1	<i>Corispermum nitidum</i>	NoM 2
<i>Tragopogon floccosus</i>	AM 2	<i>Salsola kali</i>	NoM 2
Berberidaceae		Cistaceae	
<i>Berberis vulgaris</i>	AM 1,2; end 2	<i>Fumana procumbens</i>	AM 2; ECM 2,14,15; end 2
Betulaceae		<i>Helianthemum ovatum</i>	AM 2; ECM 2,18; end 2
<i>Alnus glutinosa</i>	ECM 3; end 3	<i>Helianthemum canum</i>	ECM 6
<i>Betula pubescens</i>	ECM 3,5; (end) 3	Crassulaceae	
Boraginaceae		<i>Sedum hillebrandtii</i>	NoM 2; end 2
<i>Alkanna tinctoria</i>	AM 2	<i>Sedum telephium</i> ssp. <i>maximum</i>	NoM 1
<i>Buglossoides arvensis</i>	AM 2 end 2	Cupressaceae	
<i>Myosotis stricta</i>	NoM 2	<i>Juniperus communis</i>	AM 2
<i>Onosma arenaria</i>	AM 2 end 2	Cyperaceae	
Brassicaceae		<i>Carex echinata</i>	NoM 3; AM 5; end 3
<i>Alliaria petiolata</i>	NoM 1	<i>Carex liparicarpos</i>	NoM 2; end 2
<i>Alyssum tortuosum</i>	NoM 2; end 2	<i>Carex stenophylla</i>	NoM 2; end 2
<i>Alyssum turkestanicum</i>	NoM 2	<i>Eriophorum angustifolium</i>	NoM 3; AM 5; end 3
<i>Arabidopsis thaliana</i>	NoM 4; (AM) 4; end 4	<i>Scirpoides holoschoenus</i>	AM 2; end 2
<i>Erophila verna</i>	NoM 2; end 2	Dipsacaceae	
<i>Erysimum canum</i>	NoM 2; end 2	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	AM 2; end 2
<i>Thlaspi perfoliatum</i>	NoM 1	Droseraceae	
<i>Sisymbrium orientale</i>	NoM 2	<i>Drosera rotundifolia</i>	NoM 3, end 3

Folytatás az 1. táblázathoz

Euphorbiaceae		<i>Bromus squarrosus</i>	AM 2; end 2
<i>Euphorbia cyparissias</i>	NoM 2	<i>Bromus tectorum</i>	NoM 2
<i>Euphorbia seguieriana</i>	AM 2	<i>Calamagrostis epigeios</i>	AM 2; end 2
Fabaceae		<i>Cenchrus incertus</i>	NoM 2; end 2
<i>Astragalus onobrychis</i>	AM 2; end 2	<i>Cleistogenes serotina</i>	AM 2; end 2
<i>Astragalus varius</i>	AM 2; end 2	<i>Cynodon dactylon</i>	AM 2
<i>Cytisus ratisbonensis</i>	AM 2; end 2	<i>Digitaria sanguinalis</i>	AM 1; end 1
<i>Medicago minima</i>	AM 2; end 2	<i>Festuca pseudovina</i>	AM 8
<i>Ononis spinosa</i>	AM 2; end 2	<i>Festuca vaginata</i>	AM 2; end 2
<i>Robinia pseudo-acacia</i>	AM 1, ENM 9; end 1	<i>Koeleria glauca</i>	AM 2; end 2
Fagaceae		<i>Molinia arundinacea</i>	AM 3,5; end 3
<i>Fagus sylvatica</i>	ECM 11,30	<i>Poa angustifolia</i>	AM 2
<i>Quercus</i> sp.	AM 5; ECM 3,5,10; end 3	<i>Poa bulbosa</i>	NoM 2; end 2
<i>Quercus cerris</i>	ECM 17,25,28,29	<i>Puccinellia limosa</i>	AM 8
<i>Quercus robur</i>	ECM 1,13,16,25,29,30; end 1	<i>Secale sylvestre</i>	AM 2; end 2
Geraniaceae		<i>Setaria pumila</i>	AM 1; end 1
<i>Geranium robertianum</i>	AM 1; end 1	<i>Setaria viridis</i>	AM 2; end 2
Lamiaceae		<i>Stipa borysthenea</i>	AM 2
<i>Balota nigra</i>	AM 1; end 1	<i>Stipa capillata</i>	AM 2; end 2
<i>Clinopodium vulgare</i>	AM 1; end 1	<i>Tragus racemosus</i>	AM 2; end 2
<i>Glechoma hirsuta</i>	AM 1; end 1	Polygonaceae	
<i>Salvia glutinosa</i>	AM 1; end 1	<i>Fallopia dumetorum</i>	AM 1
<i>Teucrium chamaedrys</i>	AM 2; end 2	<i>Polygonum arenarium</i>	NoM 2
<i>Thymus odoratissimus</i>	AM 2; end 2	Primulaceae	
Liliaceae		<i>Lysimachia vulgaris</i>	NoM 3; AM 5; end 3
<i>Asparagus officinalis</i>	AM 2	Rhamnaceae	
<i>Muscari comosum</i>	AM 2; end 2	<i>Frangula alnus</i>	AM 3,5; end 3
<i>Muscari racemosum</i>	AM 1; end 1	<i>Rhamnus catharticus</i>	NoM 1
<i>Ornithogalum umbellatum</i>	AM 1; end 1	Rosaceae	
<i>Polygonatum latifolium</i>	AM 1; end 1	<i>Crataegus monogyna</i>	AM 1,2; ECM 1; end 2
<i>Polygonatum odoratum</i>	AM 1	<i>Geum urbanum</i>	AM 1; end 1
Menyanthaceae		<i>Potentilla arenaria</i>	AM 2; end 2
<i>Menyanthes trifoliata</i>	NoM 3; end 3	<i>Prunus padus</i>	AM 1; end 1
Moraceae		<i>Prunus spinosa</i>	AM 1; ECM 1; end 1
<i>Morus alba</i>	AM 1; ECM 1; end 1	<i>Rubus caesius</i>	AM 1; end 1
Oleaceae		Rubiaceae	
<i>Ligustrum vulgare</i>	AM 1; end 1	<i>Galium aparine</i>	AM 1; end 1
Onagraceae		<i>Galium verum</i>	AM 2; end 2
<i>Oenothera biennis</i>	AM 2; end 2	Salicaceae	
Ophioglossaceae		<i>Populus alba</i>	AM 2, ECM 2,20,21,22,23,24,28,29,30
<i>Botrychium virginianum</i>	AM 1,26,31; end 1	<i>Populus × canescens*</i>	AM 1; ECM 1; end 1
Orchidaceae		<i>Populus tremula</i>	ECM 3; (end) 3
<i>Liparis loeselii</i>	ErM 27	<i>Salix auritia</i>	ECM 3,5; end 3
Papaveraceae		<i>Salix repens</i>	L.3 AM 2; ECM 2; end 2
<i>Chelidonium majus</i>	NoM 1; end 1	Scrophulariaceae	
Pinaceae		<i>Linaria genistifolia</i>	AM 2
<i>Pinus nigra</i>	ECM 12	<i>Verbascum lychnitis</i>	AM 2
<i>Pinus sylvestris</i>	AM 3; ECM 3,5; end 3	<i>Veronica hederifolia</i>	NoM 1; end 1
Plantaginaceae		<i>Veronica praecox</i>	AM 2; end 2
<i>Plantago maritima</i>	AM 8	Simaroubaceae	
<i>Plantago arenaria</i>	AM 2; end 2	<i>Ailanthus altissima</i>	AM 1,2; end 1,2
Poaceae		Ulmaceae	
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	AM 2; end 2	<i>Celtis occidentalis</i>	AM 1; end 1
<i>Brachypodium pinnatum</i>	AM 7	<i>Ulmus minor</i>	AM 1; end 1
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	AM 1		

Folytatás az 1. táblázathoz

Urticaceae		Violaceae	
<i>Urtica dioica</i>	NoM 1; end 1	<i>Viola cyanea</i>	AM 1; end 1
		<i>Viola kitaibeliana</i>	AM 2; end 2
		Zygophyllaceae	
		<i>Tribulus terrestris</i>	NoM 2; end 2

Mikorrhizáltsági adatok felhasználása

A mikorrhiza kapcsolatok hatásának ismeretében érthető, hogy sok esetben próbálják egy növény mikorrhizáltsági adatait is valamilyen módon figyelembe venni a különböző botanikai munkákban. GRIMME et al. (1998) például a brit flóra ökológiai mutatószámait bemutató munkájukban az egyes fajok mikorrhizáltságát is próbálták jellemezni HARLEY – HARLEY (1987a) adatait használva. Kiemelték azonban, hogy bár az adatok számos forrásból származnak, egyes fajok esetében az adatok száma alacsony. Hasonlóan, a magyar flóra vonatkozásában CSECSEKITS et al. (2004) szintén fontosnak látták egyes fajok esetében a mikorrhizáltsági adatok, mint fontos jellemzők, figyelembe vételét.

A Flora című tudományos lapban közlésre kerülő „*Flora of Central Europe*” sorozatban az egyes növények biológiai tulajdonságai között azok mikorrhizáltsági adatait is közlik (pl. HERRMANN et al. 2006). A közelmúltban kiadott inváziós növényeket bemutató könyvekben (MIHÁLY – BOTTA-DUKÁT 2004, BOTTA-DUKÁT – MIHÁLY 2006) különböző publikációk adataira támaszkodva számos faj esetében tárgyalták azok mikorrhizáltsági viszonyait is (CSISZÁR – BARTHA 2004, UDVARDY 2004a,b, SZIGETVÁRI – TÓTH 2004, BALOGH 2004, DANCZA 2004, BAGI 2004, SZIGETVÁRI – BENKŐ 2004, BARTHA et al. 2006, BAGI – BÖSZÖRMÉNYI 2006, BÖSZÖRMÉNYI – BAGI 2006, BALOGH 2006, BALOGH – DANCZA 2006, SZIGETVÁRI 2006). Sajnos, néhol olyan növények esetében is közölték, hogy mikorrhizáltsági adat nem áll rendelkezésre, ahol vannak adatok az adott fajról. Az *Euphorbia cyparissias* átfogó jellemzésekor (PAPP 2006) szintén megemlítsére került a faj mikorrhizáltsága.

Mikorrhizáltsági adatok felhasználásának problémái

A szakirodalomban fellelhető mikorrhizáltsági adatok felhasználása során nem szabad megfélekedni számos lehetséges problémáról.

A mikorrhizáltság mennyiségi jellemzésére többféle értéket használnak. Lehetnek például néhány kategórián alapuló becslések, vagy különböző, jóval pontosabb számolások, mérések. Az arbuskuláris mikorrhizák esetében az előbbire lehet példa az a HOPKINS (1987) által kidolgozott módszer, amikor a kolonizáció intenzitását három kategóriával (A: kolonizáció kis, lokalizált foltokban, B: kolonizáció nagyobb, de diszkrét foltokban, C: összefüggő kolonizáció), míg a kolonizáció kiterjedtségét, mértékét öt kategóriával (a gyökérhossz 0-5 (1), 6-25 (2), 26-50 (3), 51-75 (4) és 76-100 (5) %-a kolonizált) jellemzik (KOVÁCS – BAGI 2001, KOVÁCS – SZIGETVÁRI 2002). Pontosabb mennyiségi jellemzőknek tűnnek a különböző számolások és számításokkal kapott, az arbuszkulumok (A%), vezikulumok (V%) mennyiségére vonatkozó vagy például a kolonizáció mértékére utaló mikorrhizáltsági százalékok (M%). Az ektomikorrhizák esetében gyakorta pontos számolásokon alapuló, mikorrhizás gyökérvégek százalékos arányát használják mennyiségi jellemzésre, de ennél a mikorrhiza típusnál is használnak gyakorisági kategória-becsléseket, például a GARDES – BRUNS (1996) által kidolgozott becslés egyszerűsített változatát rendszeresen alkalmazzák hazai ektomikorrhiza vizsgálatok során az egyes morfortípusok abundanciájának jellemzésére (pl. JAKUCS 2002, JAKUCS et al. 2005a,b).

Annak ellenére, hogy a különböző mennyiségi adatok vonzóak lehetnek, hogy valamilyen analízisben felhasználják őket, ennek során azonban több okból is nagyon körültekintőnek kell lenni. A mikorrhizáltság mennyiségi jellemzői óriási változatosságot mutathatnak, nem csak egy faj különböző egyedei, hanem egy-egy egyed különböző gyökérrészei között is. Előfordul, hogy ugyanazon minta két gyökér darabja teljesen eltérő mértékben kolonizált. A durvább kategóriákat használó becslések kevésbé érzékenyek az ilyen változatosságra, de amennyiben elegendő mintát vizsgálnak – mondjuk egy autökológiai vizsgálatnál – úgy akár pontosabb mérőszámok is használhatók. De még ezekben az esetekben is felmerül a kérdés, mi is a biológiai jelentés egy-egy érték mögött? Az ismert, hogy az amúgy is efemer – csupán néhány napig funkcionál (SMITH – READ 1997) – arbuszkulumokat nem feltétlenül képez minden faj, egyes csoportok esetében pedig nehezen festődnek az arbuszkulumok. Az arbuskuláris mikorrhizák két nagy morfológiai típusa közül a Paris-típusnál (GALLAUD 1905, SMITH – SMITH 1997), hifahurkokkal egy sejtben létrejövő kisebb arbuszkulumokat kimondottan nehéz lehet detektálni, különösen, ha a hifák el is takarják azokat. A vezikulumok számolásakor pedig szem előtt kell tartani, hogy azok nem minden esetben képződnek, és akár

összekeverhetők egyes fajok gyökéren belül képzett klamidospóráival.

Egy másik probléma a különböző gyökérpreparátum készítési módok hatása a kolonizáló gombastruktúrák kimutatására. Bizonyított tény, hogy egyes eljárások nagyobb hatékonysággal teszik lehetővé endomikorrhizák detektálását, és a különböző festési eljárások is jelentős eltérést adhatnak. GANGE et al. (1999) 10 növényfajról származó gyökérmintát négy különböző (egy autofluoreszcencián alapuló és három különböző festéket alkalmazó) eljárással vizsgáltak, és azt találták, hogy az eljárás számos faj esetében jelentősen befolyásolta az eredményeket. Egyes DSE gombák gyökéren belüli kimutatása kimondottan nehéz. Például az Észak-amerikai és Észak-afrikai füves területeken (FOX et al. 2006, OPPERMAN – WEHNER 1994) gyakori gyökérkolonizáló *Periconia macrospinosa* faj, melyet Fülöpházán is sikerült izolálni (PINTYE – KOVÁCS 2006), hialin hifái nehezen vagy hagyományos módon egyáltalán nem festhetőek (BARROW – AALTONEN 2001, PINTYE 2007). Szintén probléma lehet, ha az erős DSE gomba kolonizáció megnehezítheti, vagy lehetetlenné teszi az esetleg jelenlévő arbuskuláris mikorrhiza detektálását.

Az ektomikorrhizák esetében előszeretettel alkalmazzák a mikorrhizált, nem-mikorrhizált gyökérvégek pontos számolása után képzett arányokat. Az ilyen értékek még alapos kísérlettervezés esetén is csak nagy körültekintéssel értékelhetők. Az egyes ektomikorrhiza típusok, vagy taxonok ektomikorrhizáinak kategóriákon alapuló mennyiségi becslése informatív lehet egyes ektomikorrhiza gomba közösségek összetételével kapcsolatban. Az ilyen vizsgálatoknál – elvileg – szem előtt kellene tartani az adott gomba „tápközeg kihasználási típusát” (AGERER 2001), mert ez erősen befolyásolja azt, hogy adott mennyiségű tápanyag talajból való felvételét egy gomba mekkora közegből teszi meg. Habár az ektomikorrhizák hosszabb élettartamú képletek, nem zárható ki az sem, hogy a mikorrhizáltként számolt gyökérvég már nem funkcionáló mikorrhiza. Fluoreszcens tesztekkel összekötött vizsgálatok során azt találták, hogy az ektomikorrhizák életképessége nagy változatosságot mutat, mely egyértelműen jelzi, hogy a strukturális diverzitásra vonatkozó adatokból nem lehet funkcionális következtetéseket levonni (QIAN et al. 1998a,b).

Problémás lehet a nagy, átfogó szemlecekkel adatainak fenntartások nélküli átvétele, elfogadása. A nagyobb lélegzetvételű munkák biztosan tartalmaznak hibákat, hiányokat. Nem véletlen, hogy az egyik legismertebb ilyen munka, a Brit flóra mikorrhizáltsági adatainak bemutatásának (HARLEY – HARLEY 1987a) megjelenése után a Szerzők két kiegészítést is közöltek (HARLEY – HARLEY 1987b, 1990), ezek azonban kevésbé ismertek és használtak, mint az első munka. Egy példa a mikorrhizáltsági adatok ilyen listákból való felhasználásának lehetséges problémáira a *Buddleja davidii* faj esete (DICKIE et al. 2007). HARLEY – HARLEY (1987a) a fajt nem-mikorrhizásként jelöli, és ezt a későbbiekben több munka is átvette (CORNELISSEN et al. 2001; PEAT – FITTER 1993; WANG – QIU 2006), történt mindez annak ellenére, hogy korábbi vizsgálatok még arbuskuláris mikorrhiza gomba kolonizáció pozitív hatását is közölték a fajról (STEVENSON 1964). DICKIE et al. (2007), az irodalmi áttekintés mellett, kétséget kizáróan igazolták, hogy a növény több élőhelyen is egyértelműen arbuskuláris mikorrhizát képez. A legutóbbi komoly ambíciójú áttekintés nem kisebb célt tűzött maga elé, mint hogy a szárazföldi növények mikorrhizáltsági adatait áttekintse és ezeknek filogenetikai összefüggéseit vizsgálja (WANG – QIU 2006). A cikk magyar adatokra hivatkozva közöl hibás megállapításokat, miszerint a homoki szarvasgomba (*Mattirolomyces terfezioides*) in vitro kísérleteit bemutató cikkre (KOVÁCS et al. 2003b) utalva közli a fehér akác (*Robinia pseudo-acacia*) és az ékes napvirág (*Helianthemum ovatum*) fajokról, hogy ektomikorrhizát képeznek. Egyrészt az idézett cikk (KOVÁCS et al. 2003b) egy in vitro kísérletet mutat be, melyben a *Helianthemum ovatum*–*Mattirolomyces terfezioides* kísérleti párosítás teljesen mesterséges, a *H. ovatum* kísérletbe vonását nem területi együttélés indokolta, hanem irodalmi adatokkal való várt összevetés, ugyanis a gomba rokonai, a sivatagi szarvasgombák (*Terfezia* és *Tirmania* nemzetség fajtái) a mediterrán régióban gyakran képeznek mikorrhizát *Cistaceae* családbeli fajokkal, és kísérletekben is használják ezeket a növényeket. Másrészt a létrejött kapcsolatok nem mikorrhiza kapcsolatok, és a cikk megkérdőjelezi a homoki szarvasgomba mikorrhizás stratégiáját. Azóta sikerült tisztázni, hogy a gomba számos növényfaj gyökerét kolonizálja, és több növény gyökerén képez szkleróciumokat (KOVÁCS et al. 2007b), de mikorrhizás viselkedése továbbra is kérdéses – ahogy arra BARTHA et al. (2006) is rámutattak az akác – homoki szarvasgomba kapcsolat bemutatásakor. Az akác ektomikorrhiza képzőként való bemutatása különösen komoly félreértésekre adhat okot, hiszen a legtöbb eddigi adat azt mutatja, hogy a faj csak arbuskuláris mikorrhizát képez (HARLEY – HARLEY 1987a) sőt, arbuskuláris mikorrhiza hatásának kísérleti vizsgálataiban is használták a növényt (OLESNIEWICZ – THOMAS 1999). WANG és QIU (2006) az akác esetében BRATEK et al. (1996) munkájára is, mint ektomikorrhiza referenciára hivatkozik, holott abban semmi adat nincs, ami az ektomikorrhiza kapcsolatot alátámasztaná. Ezekon kívül idézi HARLEY és HARLEY 1987-es áttekintését és az 1990-ben publikált kiegészítést, javítást. Ez utóbbiban nincs adat a *Robinia pseudo-acacia* fajról, az előbbi az akác ektomikorrhizájához TRAPPE (1962)

munkáját idézi. Ezt a munkát egyébként WANG és QIU (2006) külön is hivatkozta. Ebben az áttekintő cikkben TRAPPE (1962) az ektomikorrhizas gombapartnereket mutatja be, és a *Clathrus cancellatus* (*C. ruber*, piros kosárgomba) gombafajnál írja az akácot mint partnert, és hivatkozta BARSALI (1922) munkáját. Ebben a cikkben azonban semmilyen egyértelmű adat nincs, mely az ektomikorrhiza képzést igazolná, ráadásul a kosárgomba, jelenlegi ismereteink szerint, szaprotróf.

Ezek a példák természetesen nem azt jelentik, hogy mikorrhizáltsági adatok nem használhatók fel például meta-analízisekben, vagy adatbázisok kiépítésében, inkább arra világítanak rá, hogy körültekintően kell eljárni azok felhasználásánál és értékelésénél, és ez alól nem kivételek a jelen dolgozatban közölt adatok sem.

Köszönetnyilvánítás

Ezúton is szeretnék köszönetet mondani Fekete Gábornak és Bagi Istvánnak a kéziratához fűzött hasznos megjegyzéseikért és Balázs Tímeának a szöveg alapos átnézéséért. A munka során anyagi támogatást nyújtott az OTKA (D048333) és a Bolyai János Kutatási Ösztöndíj.

Summary

Review of the mycorrhizal status data for the Hungarian flora. Why are these results important?

G. M. KOVÁCS

This mini-review summarizes the published data about the mycorrhizal status of plant species in Hungary. Only data originating from natural environments and published in peer-reviewed journals have been collected. These refer to the mycorrhizae and other fungal root colonization of a total of 159 plant species studied in Hungary. The data were published in more than 30 papers. The review discusses the importance of the mycorrhizae and also the problems related to the usage of mycorrhizal data.

Irodalom

- AGERER R. (2001): Exploration types of ectomycorrhizae. – *Mycorrhiza* **11**: 107-114.
- BAGI I. (2004): Selyemkóró. In: MIHÁLY B. – BOTTA-DUKÁT Z. (eds.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények*. – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp. pp.: 319-336.
- BAGI I. – BÖSZÖRMÉNYI A. (2006): Süntök. In: BOTTA-DUKÁT Z. – MIHÁLY B. (eds.) *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények II.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 10. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp., pp.: 143-170.
- BALOGH L. (2004): Japánkeserűfű-fajok. In: MIHÁLY B. – BOTTA-DUKÁT Z. (eds.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények*. – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp. pp.: 207-253.
- BALOGH L. (2006): Napraforgófajok. In: BOTTA-DUKÁT Z. – MIHÁLY B. (eds.) *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények II.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 10. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp., pp.: 247-305.
- BALOGH L. – DANCZA I. (2006): Japán komló. In: BOTTA-DUKÁT Z. – MIHÁLY B. (eds.) *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények II.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 10. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp., pp.: 337-360.
- BARROW, J. R. – AALTONEN, R. E. (2001): Evaluation of the internal colonization of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. roots by dark septate fungi and the influence of host physiological activity. – *Mycorrhiza* **11**: 199-205.
- BARSALI, E. (1922): Contribuzione allo studio dei rapporti delle micorize ectotrofiche di alcune essenze arboree. *Atti della Societa toscana di scienze naturali residente in Pisa. – Processi verbali* **31**: 16-20.
- BARTHA D. – CSISZÁR Á. – ZSIGMOND V. (2006): Fehér akác. In: BOTTA-DUKÁT Z. – MIHÁLY B. (eds.) *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények II.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 10. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp., pp.: 37-67.
- BIDARTONDO, M. I. (2005): The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. – *New Phytologist* **167**: 335-352.
- BOTTA-DUKÁT Z. – MIHÁLY B. (eds.) (2006): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények II.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 10. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp., 412 pp.
- BÖSZÖRMÉNYI A. – BAGI I. (2006): Olasz szerbtövis. In: BOTTA-DUKÁT Z. – MIHÁLY B. (eds.) *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények II.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmány-

- BRACHMANN, A. – PARNISKE, M. (2006): The most widespread symbiosis on earth. – *PLoS Biology* **4**: 1111-1112.
- BRATEK Z. – JAKUCS E. – BÓKA K. – SZEDLAY G. (1996): Mycorrhizae between black locust (*Robinia pseudoacacia*) and *Terfezia terfezioides*. – *Mycorrhiza* **6**: 271-274.
- CAREY, E. V. – MARLER, M. J. – CALLAWAY, R. M. (2004) Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. – *Plant Ecology* **172**: 133-141.
- CORNELISSEN, J. H. C. – AERTS, R. – CERABOLINI, B. – WERGER, M. J. A. – VAN DER HEIJDEN, M. G. A. (2001): Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. – *Oecologia* **129**: 611-619.
- CSECSERITS A. – BOTTA-DUKÁT Z. – BÖLÖNI J. – CSONTOS P. – KALAPOS T. – KENDERES K. – KUN A. – MORSCHHAUSER T. – PAPP L. – RÉDEI D. – RÉDEI T. – VARRÓNÉ DARÓK J. (2004): Növényi tulajdonságok magyarországi adatbázisa - szerkezet és feltöltöttség. In: SZABÓ I. – HERMANN T. – SZALÓKY I. (eds.): Aktuális flóra- és vegetációkutatás a Kárpát- Medencében VI. Előadások és poszterek, összefoglaló kötet, Keszthely, p. 116.
- CSISZÁR Á. – BARTHA D. (2004): Amerikai kőrís. In: MIHÁLY B. – BOTTA-DUKÁT Z. (eds.): Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények. – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp. pp.: 131-142
- DANCZA I. (2004): Kaukázusi medvetalp. In: MIHÁLY B. – BOTTA-DUKÁT Z. (eds.): Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények. – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp. pp.: 255-271.
- DICKIE, I. A. – THOMAS, M. M. – BELLINGHAM, P. J. (2007): On the perils of mycorrhizal status lists: the case of *Buddleja davidii*. – *Mycorrhiza* **17**: 687-688.
- ERŐS Zs. (2003): Ektomikorrhiza-kapcsolatok a törpecserjéket magába foglaló szuharfélék (Cistaceae) családjában. – *Mikológiai Közlemények* **42**(3): 35-44.
- ENDRESZ G. – ZÖLD-BALOGH Á. – KALAPOS T. (2005): Local distribution pattern of *Brachypodium pinnatum* (Poaceae) – field experiments in xeric loess grassland in N. Hungary. – *Phyton* **45**: 249-265.
- FOX, C. B. – TROWBIDGE, J. – MANDYAM, K. G. – RIFFEL, A. K. – BARBARE, H. W. – DUNN, R. L. – KAGEYAMA, S. A. – JUMPPONEN, A. (2006): Microscopic analysis of novel, root-associated ascomycetous endophytes from grassland and meadow ecosystems of the Western United States. 5th International Conference on Mycorrhiza, Abstracts, Granada, Spain, p. 173.
- FRANCIS, R. – READ, D. J. (1984): Direct transport of carbon between plants connected by vesicular-arbuscular mycorrhizal mycelium. – *Nature* **307**: 53-56.
- FRANCIS, R. – READ, D. J. (1995): Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. – *Canadian Journal of Botany* **73**: S1301-S1309.
- FÜZY A. – TÓTH T. – BIRÓ B. (2006): Seasonal dynamics of mycorrhizal colonization in the rhizosphere of some dominant halotypes. – *Agrokémia és Talajtan* **55**: 231-240.
- GALLAUD, I. (1905): Études sur les mycorrhizes endotrophes. – *Rev. Gen. Bot.* **17**: 5-48, 66-83, 123-136, 223-239, 313-325, 425-433, 479-500.
- GANGE, A. C. – BOWER, E. – STAGG, P. G. – APLIN, D. M. – GILLAM, A. E. – BRACKEN, M. (1999): A comparison of visualization techniques for recording arbuscular mycorrhizal colonization. – *New Phytologist* **142**: 123-142.
- GARDES, M. – BRUNS, T. D. (1996): Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: Above- and below-ground views. – *Canadian Journal of Botany* **74**: 1572-1583.
- GRIME, J. P. – HODGSON, J. G. – HUNT, R. (1988): Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. – Unwin Hyman, London 742 pp.
- HARLEY, J. L. – HARLEY, E. L. (1987): A check-list of mycorrhiza in the British flora. – *New Phytologist* **105**: S1-S102.
- HARLEY, J. L. – HARLEY, E. L. (1987b): A check-list of mycorrhiza in the British flora-Addenda, Errata and Index. – *New Phytologist* **107**: 741-749.
- HARLEY, J. L. – HARLEY, E. L. (1990): A check-list of mycorrhiza in the British flora – second addenda and errata. – *New Phytologist* **115**: 699-711.
- HERRMANN, N. – WEISS, G. – DURKA, W. (2006): Biological flora of Central Europe: *Muscari tenuiflorum* Tausch. – *Flora* **201**: 81-101.
- HOPKINS, N. A. (1986): Mycorrhizae in a California serpentine grassland community. – *Canadian Journal of Botany* **65**: 484-487.
- ILLYÉS Z. – RUDNÓY SZ. – BRATEK Z. (2005): Aspects of in situ, in vitro germination and mycorrhizal partners of *Liparis loeselii*. Proceedings of the 8th Hungarian Congress on Plant Physiology and the 6th Hungarian Conference on Photosynthesis. – *Acta Biologica Szegediensis* **49**: 137-139.
- JAKUCS E. (1998): "Fagirhiza vermiculiformis" +

- Fagus sylvatica* L. – Descriptions of Ectomycorrhizae **3**: 7-11.
- JAKUCS E. (2001): “*Quercirhiza albo-violacea*” + *Quercus robur* L. – Descriptions of Ectomycorrhizae **5**: 61-65.
- JAKUCS E. (2002): Ectomycorrhizae of *Populus alba* L. in South Hungary. – *Phyton* **42**: 199-210.
- JAKUCS E. – AGERER, R. (1999): *Scleroderma bovista* Fr. + *Populus alba* L. – Descriptions of Ectomycorrhizae **4**: 121-126.
- JAKUCS E. – AGERER, R. (1999): *Tomentella pilosa* (Burt.) Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. – Descriptions of Ectomycorrhizae **4**: 121-126.
- JAKUCS E. – MAJOROS É. – BEENKEN L. (2001): *Lactarius controversus* Pers. + *Populus alba* L. – Descriptions of Ectomycorrhizae **5**: 55-59.
- 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. – Descriptions of Ectomycorrhizae **2**: 67-72.
- JAKUCS E. – BEENKEN L. (1999): *Russula amoenolens* Romagn. + *Populus alba* L. – Descriptions of Ectomycorrhizae **4**: 115-119.
- JAKUCS E. – BEENKEN, L. (2001): *Xerocomus lanatus* (Rostk.) Sing. + *Quercus cerris* L. – Descriptions of Ectomycorrhizae **5**: 221-225.
- JAKUCS E. – BRATEK Z. – AGERER, R. (1998): *Rhizopogon vulgaris* var. *intermedius* Svrcek + *Pinus nigra* Arn. – Descriptions of Ectomycorrhizae **3**: 111-116.
- JAKUCS E. – BRATEK Z. – AGERER, R. (1998): *Genea verrucosa* Vitt. + *Quercus robur* L. – Descriptions of Ectomycorrhizae **3**: 19-23.
- JAKUCS E. – CSIHA I. (2002-2004): Ektomikorrhiza vizsgálatok alföldi tölgyesekben. – *Erdészeti Kutatások* **91**: 39-49.
- JAKUCS E. – KOVÁCS G. M. – AGERER, R. – ROMSICS Cs. – ERŐS-HONTI Zs. (2005): Morphological-anatomical characterization and molecular identification of *Tomentella stiposa* ectomycorrhizae and related anatomotypes. – *Mycorrhiza* **15**: 247-258.
- JAKUCS E. – KOVÁCS G. M. – SZEDLAY Gy. – ERŐS-HONTI Zs. (2005): Morphological and molecular diversity and abundance of tomentelloid ectomycorrhizae in broad-leaved forests of the Hungarian Plain. – *Mycorrhiza* **15**: 459-470.
- JAKUCS E. – MAGYAR L. – BEENKEN, L. (1999): *Hebeloma ammophilum* Bohus + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr. – Descriptions of Ectomycorrhizae **4**: 49-54.
- Jumpponen, A. (2001): Dark septate endophytes – are they mycorrhizal? – *Mycorrhiza* **11**: 207-211.
- JUMPPONEN, A. – TRAPPE, J. M. (1998): Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. – *New Phytologist* **140**: 295-310.
- KOTTKE, I. – OBERWINKLER, F. (1987): Cellular structure and function of the Hartig net: coenocytic and transfer cell-like organization. – *Nordic Journal of Botany* **7**: 85-95.
- KOVÁCS G. M. – BALÁZS T. – PÉNZES Zs. (2007a): Molecular study of the arbuscular mycorrhizal fungi colonizing the sporophyte of the eusporangiate rattlesnake fern (*Botrychium virginianum*, Ophioglossaceae). – *Mycorrhiza* **17**: 597-605.
- KOVÁCS G. M. – 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. – *Phyton* **41**: 161-168.
- KOVÁCS, M. G. – JAKUCS E. (2001): “*Helianthemirhiza hirsuta*” + *Helianthemum ovatum* (Viv.) Dun. – Descriptions of Ectomycorrhizae **5**: 49-53.
- KOVÁCS G. M. – JAKUCS E. (2006): Morphological and molecular comparison of white truffle ectomycorrhizae. – *Mycorrhiza* **16**: 567-574.
- KOVÁCS G. M. – JAKUCS E. – BAGI, I. (2007b): Identification of host plants and description of sclerotia of the truffle *Mattirolomyces terfezioides*. – *Mycological Progress* **6**: 19-26.
- KOVÁCS G. M. – KOTTKE I. – OBERWINKLER F. (2003a): Light and electron microscopic study on the mycorrhizae of sporophytes of *Botrychium virginianum* – arbuscular structures resembling fossil forms. – *Plant Biology* **5**: 574-580.
- KOVÁCS G. M. – SZIGETVÁRI Cs. (2002): Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain. – *Phyton* **42**: 211-223.
- KOVÁCS G. M. – VÁGVÖLGYI Cs. – OBERWINKLER, F. (2003b): In vitro interaction of the truffle *Terfezia terfezioides* with *Robinia pseudoacacia* and *Helianthemum ovatum*. – *Folia Microbiologica* **48**: 369-378.
- LEAKE, J. R. (1994): The biology of myco-heterotrophic (‘saprophytic’) plants. – *New Phytologist* **127**: 171-216.
- MAGYAR L. – BEENKEN, L. – JAKUCS E. (1999): *Inocybe heimii* Bon + *Fumana procumbens* (Dun.) Gr. Godr. – Descriptions of Ectomycorrhizae **4**: 61-65.
- MANDYAM, K. – JUMPPONEN, A. (2005): Seeking the elusive function of root-colonising dark septate endophytic fungi. – *Studies in Mycology* **53**: 173-189.
- MIHÁLY B. – BOTTA-DUKÁT Z. (eds.) (2004): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények.* – A KVVMM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. TermészetBúvár

- Alapítvány Kiadó, Bp., 408 pp.
- OPPERMAN, L. – WEHNER, F. C. (1994): Survey of fungi associated with grass-roots in virgin soils on the Springbok flats. – *South African Journal of Botany* **60**: 67-72.
- PAPP N. (2006): A farkas kutyatej (*Euphorbia cyparissias* L.) morfológiai, szaporodásbiológiai és fitokémiai jellemzői. – *Kitaibelia* (2005) **10**(1): 65-72.
- PARÁDI I. – ZIMÁNYI Zs. – BRATEK Z. (1998): Az *Arabidopsis thaliana* mikorrhizaképzésének vizsgálata. – *Botanikai Közlemények* **85**: 95-98.
- PEAT, H. – FITTER, A. (1993): The distribution of arbuscular mycorrhizas in the British flora. – *New Phytologist* **125**: 845–854.
- PINTYE A. (2007): A fülöpházi homokgyep növényeiről izolált gyökérendofitonok jellemzése. – Szakdolgozat. ELTE Növényészervezteti Tanszék, 51 pp.
- PINTYE A. – KOVÁCS G. M. (2006): Isolation and characterisation of root colonizing endophytic fungi from a semi-arid grassland of the Great Hungarian Plain. Annual Meeting of the Hungarian Society for Microbiology, Abstracts. – *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* **53**: 333.
- QIAN, X. M. – KOTTKE, I. – OBERWINKLER, F. (1998a): Activity of different ectomycorrhizal types studied by vital fluorescence. – *Plant and Soil* **199**: 91-98.
- QIAN, X. M. – KOTTKE, I. – OBERWINKLER, F. (1998b): Influence of liming and acidification on the activity of the mycorrhizal communities in a *Picea abies* (L.) Karst. stand. – *Plant and Soil* **199**: 91-98.
- REINHART, K. O. – CALLAWAY, R. M. (2006): Soil biota and invasive plants. – *New Phytologist* **170**: 445-457.
- RÉPÁS L. – BRATEK, Z. – KOVÁCS G. – BALOGH M. (1998): A növények mikorrhizáltságának vizsgálata az őrségi Fekete-tavon. – *Botanikai Közlemények* **85**: 89-93.
- RICHARDSON, D. M. – ALLSOPP, N. – D'ANTONIO, C. M. – MILTON, S. J. – REJMÁNEK M. (2000): Plant invasion – the role of mutualisms. – *Biological Reviews* **75**: 65-93.
- ROBINSON, D. – FITTER, A. (1999): The magnitude and control of carbon transfer between plants linked by a common mycorrhizal network. – *Journal of Experimental Botany* **50**: 9-13.
- SCHÜBLER, A. – SCHWARZOTT, D. – WALKER, C. (2001): A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. – *Mycological Research* **105**: 1413–1421.
- SIMARD, S.W. – PERRY, D. A. – JONES, M. D. – MYROLD, D. D. – DURALL, D. M. – MOLINA R. (1997): Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. – *Nature* **388**: 579-582.
- SMITH, S. E. – READ, D. J. (1997): *Mycorrhizal symbiosis* (2nd ed.). – Academic Press, London, 605 pp.
- SMITH, F. A. – SMITH, S. E. (1997): Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbioses. – *New Phytologist* **137**: 373-388.
- STEVENSON, G. (1964): The growth of seedlings of some pioneer plants and the micro-organisms associated with their roots. – *Trans Br Mycol Soc* **47**: 331–33.
- SZIGETVÁRI Cs. (2006): Átoktüske. In: BOTTA-DUKÁT Z. – MIHÁLY B. (eds.) *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények II.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 10. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp., pp.: 385-394.
- SZIGETVÁRI Cs. – BENKŐ Zs. R. (2004): Ürömlevelű parlagnyír. In: MIHÁLY B. – BOTTA-DUKÁT Z. (eds.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp. pp.: 337-370.
- SZIGETVÁRI Cs. – TÓTH T. (2004): Gyalogakác. In: MIHÁLY B. – BOTTA-DUKÁT Z. (eds.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp. pp.: 187-206.
- TRAPPE, J. M. (1962) Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. – *The Botanical Review* **28**: 538-606.
- TRAPPE, J. M. (1996): What is a mycorrhiza? In: AZCON-AGUILAR, C. – BAREA, J.-M. (eds.) *Mycorrhiza in integrated systems – from genes to plant development.* – *Proceeding of Fourth European Symposium on Mycorrhiza.* Commission of the European Union, Luxembourg, pp: 3–6.
- UDVARDY L. (2004a): Bálványfa. In: MIHÁLY B. – BOTTA-DUKÁT Z. (eds.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp. pp.: 143-160.
- UDVARDY L. (2004b): Zöld juhar. In: MIHÁLY B. – BOTTA-DUKÁT Z. (eds.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények.* – A KVVVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Bp. pp.: 371-386.

- van der HEIJDEN, M. G. A. – SANDERS, I. R. (eds.) (2002): *Mycorrhizal ecology*. – Springer, Berlin, 469 pp.
- van der HEIJDEN, M. G. A. – KLIRONOMOS, J. N. – URSIC, M. – MOUTOGLIS, P. – STREITWOLF-ENGEL, R. – BOLLER, T. – WIEMKEN, A. – SANDERS, I. R. (1998): Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. – *Nature* **396**: 69-72.
- WANG, B. – QIU, Y.-L. (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. – *Mycorrhiza* **16**: 299-363.
- WHITFIELD, J. (2007): Fungal roles in soil ecology: Underground networking. – *Nature* **449**: 138-138.
- ZÖLD-BALOGH Á. – PARÁDI I. – BRATEK Z. (2002): Az őrségi Fekete-tó úszólápi növényeinek mikorrhiza-kapcsolatai. – *Kanitzia* **10**: 217-224.