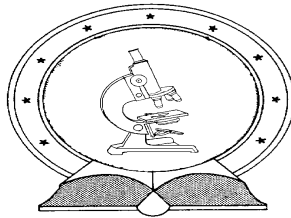


DE TTK



1949

**EKTOMIKORRHIZÁS KAPCSOLATOK ÖKOLÓGIAI VIZSGÁLATAI:
Módszerek, környezeti manipulációk, és invazív fajok
hatásai**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

a szerző neve: Tóth Beáta

témavezető neve: Dr. Tóth János Attila (DE)

DEBRECENI EGYETEM
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2013.

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Terresztris ökológia programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.
Debrecen, 201.

a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy Tóth Beáta doktorjelölt 200.- 200. . . között a fent megnevezett Doktori Iskola Terresztris ökológia programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 201.

a témavezető aláírása

EKTOMIKORRHIZÁS KAPCSOLATOK ÖKOLÓGIAI VIZSGÁLATAI: Módszerek, környezeti manipulációk, és invazív fajok hatásai

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a biológia tudományágban

Írta: Tóth Beáta okleveles biológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál doktori iskolája
(Terresztris ökológia programja) keretében

Témavezetők: Dr. Tóth János Attila (DE)

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr.

tagok: Dr.

Dr.

A doktori szigorlat időpontja: 201... ..

Az értekezés bírálói:

Dr.

Dr.

Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.

tagok: Dr.

Dr.

Dr.

Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 201... ..

Tartalomjegyzék

1. BEVEZETÉS	1
2. CÉLKITŰZÉSEK.....	5
3. ÁLTALÁNOS MÓDSZREK.....	7
3.1. A vizsgálat tárgya.....	7
3.1.1. Vizsgált gombacsoport.....	7
3.1.2. Vizsgált növénycsoportok.....	8
3.2. A vizsgálati területek.....	9
3.2.1. Heves-Borsodi dombság.....	9
3.2.2. Debreceni Nagyerdő.....	10
4. VIZSGÁLATOK.....	12
4.1. A nagygomba termőtestek biomassa becslésének új módszere.....	12
4.1.1. Bevezetés.....	12
4.1.2. Módszerek.....	12
4.1.3. Eredmények.....	16
4.1.4. Diszkusszió	18
4.2. Ektomikorrhízás gombák ökológiai szempontú tanulmányozása: a felvételezési módszerek analízise.....	20
4.2.1. Bevezetés.....	20
4.2.2. Módszerek.....	22
4.2.3. Eredmények.....	22
4.2.4. Diszkusszió.....	36
4.3. Levél- és makkeltávolítás hatása a kocsányos tölgy (<i>Quercus robur</i> L.) magoncok mikorrhizáltsági fokára egy alföldi homoki tölgyes társulásban.....	40
4.3.1. Bevezetés.....	40
4.3.2. Módszerek	43
4.3.3. Eredmények	44
4.3.4. Diszkusszió.....	47
4.4. Az avar minőségének és mennyiségének hatása az őshonos fák magoncainak fejlődésére, gyökérzetük mikorrhizáltsági szintjére.....	51
4.4.1. Bevezetés.....	51
4.4.2. Anyagok és Módszerek.....	53
4.4.3. Eredmények.....	54
4.4.4. Diszkusszió.....	56
5. ÖSSZEFOGLALÁS.....	62
6. SUMMARY.....	65
6.1. Introduction.....	65
6.2. Goals.....	66
6.3. Methods.....	67
6.4. Results and Discussion.....	68
7. KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS.....	71
8. IRODALOMJEGYZÉK.....	72

9. FÜGGELÉK.....	89
------------------	----

1. BEVEZETÉS

Az emberiség évezredek óta tisztában van azzal, hogy a különböző növényfajok populációi jól megkülönböztethető struktúrákba, társulásokba szerveződnek (Jorgensen *et al.* 2007). Mágis sem teljesen ismertek viszont azok a mechanizmusok, amelyek a növénytársulások összetételének kialakulásáért és fenntartásáért felelősek. Különösen a talajban rejtve lejátszódó folyamatokról hiányosak az ismereteink (Bebber *et al.* 2007). Történik ez annak ellenére, hogy a legújabb kutatások rávilágítottak, a szárazföldi növények közel 90%-nak legtöbb öko-fiziológiai tulajdonságát egy olyan talajbeli szimbionta kapcsolat – a mikorrhizás kapcsolat¹ – formálja, amely a növények gyökere és talajlakó gombák közötti együttműködés révén jön létre (Johnson és Gehring 2007). Ezen kapcsolat révén az ektomikorrhizás (EM) gombák kulcsszerepet játszanak a szárazföldi, de különösen az erdei ökoszisztémák formálásában. Az EM gombák közvetítőként ékelődnek a növény és a talaj közé, de a micéliumaikkal behálózva a talajt, kapcsolatot teremtenek az ökoszisztéma különböző növényei között is (Whitfield 2007).

A mérsékelt égövi erdők fái szinte kivétel nélkül ektomikorrhizás kapcsolatban élnek (Carlile *et al.* 2001, Hoeksema *et al.* 2010). A gomba partner szénhidrátokat, vitaminokat, hormonokat „kap” a fotoszintetizáló gazdaszervezettől. „Cserébe” vizet, tápanyagokat „ad”, védelmezheti a gyökeret a patogén mikroorganizmusoktól, vagy akár magasabb rendű állatoktól is, növelheti a szárazsággal szembeni toleranciát, és csökkentheti a toxikus allelok-emikáliák² hatását (Donelly *et al.* 1993; Smith 1990; Colpaert 2008; Hoeksema *et al.* 2010). Általánosan fogalmazva elmondhatjuk, az ektomikorrhizás gombák az ökoszisztémákban multifunkcionális szerepet töltenek be. (a) Speciális, a növények gyökerétől eltérő növekedési stratégiájuk, anyagcsere folyamataik és gyorsabb anyagforgalmuk, valamint nagy számú előfordulásuk révén fontos szerepet töltenek be a növények tápanyagellátásában (200m/1g száraz talaj (Read és Boyd 1986)). A gomba (micélium) tulajdonképpen a gyökérszőrök munkáját helyettesíti, azonban sokkal hatékonyabb azoknál: (i) Jóval nagyobb összfelületű (egyes mérések szerint 60-szor nagyobb felszívó felületet eredményez (Simard *et al.* (2002)), ezért több anyagot tud felszívni. (ii) Az aktív transzporttal felvett tápanyagokat (pl.: ammónia) képes felhalmozni magas koncentrációgradiens ellenében is, s az ezáltal létrehozott rezervoárból a növény igényeit egyenletesen kielégíteni (van Tichelen és Colpaert 2000). (iii) A gombasejtek kisebb méretéből, s így a hifa kisebb átmérőjéből adódóan azokat az apró talajszemcséket is képesek feltárni, amelyekre a növényi gyökérszőrök már nem képesek (Van Breemen *et al.* 2000). Végül, (iv) a gombasejtek olyan anyagokat is képesek felvenni és továbbítani, amilyeneket a növényi szőrök nem (Futai *et al.* 2008, Carlile *et al.* 2001). Elsősorban a növény számára nehezen felvehető nitrogén- és foszforvegyületek felszívását könnyítik meg, különösen amikor ezek az anyagok alacsony koncentrációban, vagy nem oldott formában vannak jelen (Claridge *et al.* 2009). Vizsgálatok szerint az ektomikorrhizás gombák (pl.: *Rhizopgon* sp.) extracelluláris enzimeikkel aktívan képesek különböző kőzetekből (pl.: apatit, biotin) P-t és K-t felszabadítani (Wallander *et al.* 2002). (b) A tápanyag-mobilizáció mellett az ökoszisztéma szempontjából egy másik kulcsszerepük is van, a növények által megkötött, nagy-energiájú szénvegyületek jelentős része (20-40%-a) az EM gombák közvetítésével jut el a talaj mikrobiális közösségéhez (Finlay és Södertström 1992). Ez tulajdonképpen a talajélővilág „üzemanyagának” tekinthető,

1 .Görög eredetű szavak összeolvadásával jött létre: mycos, gomba; rhizon, gyökér. Magasabb rendű növények gyökerei és gombák közötti szimbiózis. Ha a gomba a gyökér felületén, ill. a gyökérsejtek közé ékelődve helyezkedik el létrehozva az úgynevezett Hartig-hálót, ektomikorrhizáról, ha behatol a gyökér sejtjeibe, vezikulumokat-arbuszkuimokat alakítva ki, endomikorrhizáról beszélünk (Bánhegyi *et al.* 1985)

2 Allelokemikáliák: Valamely élőlény által termelt olyan biokemikália, mely egy másik élőlény növekedését, túlélését, szaporodását befolyásolja. Ez lehet pozitív, vagy negatív hatású a célszervezetre nézve. Ezek a biokemikáliák általában szekunder metabolitok, tehát alapvetően nem szükségesek a termelőszervezet növekedéséhez, túléléséhez vagy szaporodásához.

mely kiegészülve az elhalt szerves-anyag lebomlásából származó szénvegyületekkel, energiát biztosít a heterotróf talajlakó élőlények működéséhez. (c) Nem csak a növényekkel, de a talaj bakteriális közösségével is szoros kapcsolatban állnak az EM gombák, s aktívan befolyásolni képesek a baktérium közösség struktúráját (Arthurson *et al.* 2005). (d) Sőt, a micélium és a termőtestek jelentős táplálékbázist jelentenek a talajlakó és a felszíni erdei állatok számára, ami miatt is kulcspozíciót töltenek be a táplálékhálózatban (Tuno *et al.* 2007, Vernes K és McGrath K 2009). (e) A talaj összetételének és szerkezetének formálása ugyancsak része az ökoszisztémában betöltött szerepüknek (Claridge *et al.* 2009; Read *et al.* 2004). (f) Akkumulációs képességeik révén pedig fontos szerepük van a talaj egyes kémiai elemeinek helyi felhalmozásában is (pl.: foszfort (Vogt és Edmonds, 1980); fémek elemeket (Tobin *et al.* 1994; Vetter 2005)), ami növeli az ökoszisztémák heterogenitását, ezáltal niche differenciálódást indukálhat, valamint puffferolhatja egyes toxikus vegyületeknek a növényre gyakorolt hatását. Azonban nem csak a gombák hatnak a környezetükre, a kapcsolatok révén az ökoszisztéma abiotikus és biotikus faktoriái ugyancsak formálják a mikorrhizás gombaközösséget és befolyásolják azok működését (Brundrett 2002; 4.4 alfejezet).

A mikorrhizás gombák ökoszisztémában betöltött kulcspozíciójának köszönhetően ez a szimbiózis a globális folyamatok szempontjából is fontos. Az élővilág, a biológiai sokféleség világszerte tapasztalható riasztó mértékű pusztulása és ennek az emberiséget is fenyegető beláthatatlan következményeinek felismerése cselekvésre bírta a felelős nemzetközi szervezeteket. A 90-es évek eleje óta sok, párhuzamosan futó szálon indult és halad előre az élővilág védelmének ügye, a minimálisan szükséges biológiai sokféleség feltárásán és megőrzésén munkálkodva. Az ökológiai kutatások kiemelt témája lett az emberi tevékenység indukálta változások hatásainak vizsgálata különböző ökoszisztémákban. A múlt század végén, 1992-ben megszületett a "Nemzetközi Egyezmény a Biológiai Diverzitásról" (Rio de Janeiro (1992) Convention on Biological Diversity) amely igen nagy lendületet adott a regionális, és globális élővilág-védelmi programok kialakításának, a nemzetközi, kollektív akcióknak. A legtöbb ország, köztük Magyarország is, ratifikálta a rioi egyezményt, vállalva, hogy elkészítik a biodiverzitás állapotának általános felmérését, valamint hosszú távú megőrzését. Azonban a döntéshozó szervezetek által használható egységes biodiverzitási indikátorok még mindig hiányosak, fejletlenek és nem kellőképpen feltártak. Az EM gombák nagy faj és egyedszámuknak, specializált életformájuknak, gyors anyagcsere-folyamataiknak, valamint a táplálékhálózatban elfoglalt kulcspozíciójuknak köszönhetően potenciálisan kiváló indikátorai lehetnek azoknak az emberi tevékenységekből eredő, s minden valószínűség szerint káros, hatásoknak, melyek mind helyi, mind globális szintű változásokat idéznek elő az ökoszisztémákban (4.2 alfejezet). A termőtestek számának, a gyökerek mikorrhizáltsági fokának csökkenése, vagy a gyökereket borító ektomikorrhiza közösség fajösszetételének megváltozása mind jelzésértékű információval bír, és az utóbbi időben számos kutató dokumentált így kedvezőtlen változásokat a nagygomba-közösségek vizsgálata során (pl. Arnolds 1991, Arnolds 1988b, Dighton és Jansen 1991; Kraigher *et al.* 1996, Jakucs *et al.* 1986). Leginkább a levegőszennyezés (Fellner és Pesková 1995, Bytnerowicz 1996, Cairney és Meharg 1999), a savas eső (Deans 1990, Jakucs *et al.* 1986), a talaj megnövekedett nitrogén készlete (Wallenda *et al.* 1998, Vogt *et al.* 1991), az éghajlati változások (van Tol *et al.* 1998), a levegő megemelkedett CO₂ szintje (Ceulemans *et al.* 1999, Berntson és Bazzaz 1996, Hodge 1996), a helyi és trópusi fertőzések és járványok, a túlzott termőtest begyűjtés és taposás (Pilz és Molina 2002), útépítések, erdőtüzek, valamint az erdészeti beavatkozások (Jurgensen 1997) kerülnek szóba mint káros hatások.

A számos vizsgálat ellenére máig hiányosak az ismereteink a tényleges ok-okozati összefüggésekről, valamint a talajban lejátszódó, rejtett folyamatokról. Az új molekuláris technikáknak köszönhetően (például: PCR, RFLP, Sanger-szekvenálás, 454-pyroszekvenálás) a talajban található micélium és a gyökereket borító mikorrhiza azonosítása szinte rutinszerűvé vált (Buée *et al.* 2009). Azonban ez nem minden esetben jelenti a faji szintű meghatározást, de mindenképpen új távlatokat nyitott az ökoszisztémák gombaközösségeinek vizsgálatában (Horton és Bruns 2002; 4.2 alfejezet). Az új technikák révén a vizsgálatok a talajfelszínről a ta-

lajba és a gyökerek szintjére tevődnek át (Copley 2000; Horton és Bruns 2001). Új lendületet kapott az ektomikorrhizas gombaközösségek faji összetételének vizsgálata (Garden és Bruns 1996), formálódásuk – ökológiai és evolúciós – kulcsfaktorainak feltárása (Cavender-Bares *et al.* 2009; Kennedy és Sousa 2006, Kennedy és Bruns 2005, Kennedy *et al.* 2009), funkcionális összetételük feltérképezése és nyomon követése (Diédhiu *et al.* 2010; Buée *et al.* 2007; Pietro *et al.* 2007, Finlay 2004). A vizsgálatok zöme végső soron a Föld biodiverzitásának a megőrzését, az emberi élet számára élhető környezet fenntartását célzó döntések meghozatalához nyújt információkat. Újabb vizsgálatok rávilágítottak például arra, hogy egyes tájidegen növényfajok képesek lehetnek úgy megváltoztatni a helyi talajadottságokat, hogy közvetlenül, vagy közvetve károsan befolyásolják a gomba és a honos növénypartner közötti mikorrhizas kapcsolatot. Ezek a folyamatok azután elősegíthetik a tájidegen fajok megtelepedését, invazív fajjá válását, s az őshonos fajok visszaszorulását, eltűnését egy adott területen (Conn és Dighton 2000 *et al.* 4.4 alfejezet). Az éghajlati változásoknak, ezen belül különösen a globális klímaváltozási folyamatoknak az erdei ökoszisztémákra gyakorolt hatásainak feltárása is a központi kérdéskörök egyikévé vált. A szoros gomba-növény szimbionta kapcsolatból adódóan, azonban szükségessé vált már nem csak szeparáltan, közvetlenül a növényekre gyakorolt hatások vizsgálata, hanem a mikorrhizas kapcsolat és ezen keresztül a közvetett folyamatok felderítése is (4.3 alfejezet).

Kutatásaim során erdeink gombaközösségének összetételét és ökológiáját tanulmányoztam mind megfigyeléssel, mind kísérletes úton, különös hangsúlyt fektetve az ektomikorrhizas gombákra. Vizsgáltam, hogy különböző környezeti faktorok milyen mértékben befolyásolják az erdők talajának ektomikorrhizas gombaközösségét, ezen belül a tölgymagoncok vékony-gyökérzetén kialakuló mikorrhizas kapcsolatok mértékét. A munkám során számos módszertani problémába ütköztem, így ezekre a felmerülő metodikai kérdésekre is választ kerestem értekezésemben (4.1 és 4.2 alfejezetek). Az értekezés további részében röviden ismertetem az erdei ökoszisztémákban előforduló nagygombákon³ végzett módszertani és ökológiai vizsgálataim specifikus célkitűzéseit (2. fejezet) és módszereit (3. fejezet), majd a 4. fejezetben vizsgálataim eredményivel együtt, külön-külön bevezetőben részletesen ismertetem az egyes problémakörök hátterét, a kapott eredményeket és diszkussziójukat.

3 Nagygomba: nem rendszertani kategória, szabad szemmel jól látható termőtestet képző gombák.

2. CÉLKITŰZÉSEK

Egy területet gombaállományát legegyszerűbben az előforduló fajok listájával jellemezhetjük, azonban a fajok mennyiségi adatainak hiányában erősen beszűkültek az elemzési lehetőségeink. Így például nincs semmilyen módunk az ökoszisztémában kulcsszerepet betöltő fajok, funkcionális csoportok azonosítására sem. Abundancia adatok (darabszám, biomassa) felhasználásával már részletesebben elemezhetjük az EM gombaközösséget. Az értekezésben ismertetem azt a módszertanilag új, a vizsgálandó egyedeket nem károsító egyszerűen eljárást, amit a gombatermőtestek biomasszájának a becslésére dolgoztunk ki (4.1 fejezet). Teszteltük, hogy a termőtestek irodalmi adatait (maximális kalapátmérő) felhasználva, milyen pontossággal becsülhető egy adott területen talált (számba vett) nagygomba termőtestek biomasszája.

Tóth BB, Feest A (2007) *A simple method to assess macrofungal sporocarp biomass for investigating ecological change. Canadian Journal of Botany* 85: 652–658. Impact Factor: 0.98.

A molekuláris fajazonosítási módszerek fejlődésével és elterjedésével könnyebbé vált, s így előtérbe került a gyökereken lévő mikorrhiza azonosítása és felmérése. Azonban egy adott területen a termőtesteken alapuló felmérések, illetve a mikorrhizán alapuló felmérések a legtöbb esetben eltérő összetételű ektomikorrhiza közösségről adnak számot. Az értekezés következő részében áttekintem a kétféle módszerrel végzett felméréseket, és elemzem az eredményeik között lévő különbségek mértékét és lehetséges okait (4.2 alfejezet).

Tóth, B.B., Barta, Z. (2010) *Ecological studies of ectomycorrhizal fungi: an analysis of survey methods. Fungal Diversity.* 45(1):3-19. Impact Factor: 5.08.

Az értekezés további részében a terepi kísérleteim eredményeit adom közre.

Máig sem ismertek azok a mechanizmusok amelyek a növénytársulások összetételének kialakulásáért és fenntartásáért felelősek. Különösen rejtve, a talajban lejátszódó folyamatokról hiányosak az ismereteink (Watkinson 1998). A mérsékelt övi erdők fái szinte kivétel nélkül ektomikorrhizas kapcsolatban élnek (Smith 1997). Ezen kapcsolat révén a két organizmus reciprok kölcsönhatásban befolyásolja egymás életfolyamatait, az interakciók mértéke, kimenetele azonban nagymértékben függhet a résztvevők kondíciójától. Vizsgáltam a partner-növény kondíciójának hatását az ektomikorrhizas gombapartnerrel kialakított szinbionta kapcsolatra. Mikorrhizáltsági viszonyok szintjét mértem és elemeztem egy terepi kísérlet során, ahol természetes újlátú tölgygagyoncokon (*Quercus robur* L.) levéltávolítással és/vagy makkeltávolítással manipuláltam a gazda növény állapotát (4.3 alfejezet).

Tóth B, Tóth JA: *Effect of defoliation and acorn deprivation on oak seedlings development and ectomycorrhizal interaction - a field study. (in prep.)*.

A következő részben (4.4 alfejezet) környezeti faktorok szerepét tanulmányoztam a gomba és növénypartner közötti mikorrhizas kapcsolat alakulásában. Kísérletesen, a talajt borító avarréteg mennyiségi és minőségi manipulálása révén vizsgáltam az avar és a tölgygagyoncok növekedése, túlélése, valamint ektomikorrhizáltsági (EM) viszonyuk közötti összefüggéseket. Az avarminőség hatásának vizsgálatakor a Közép-Európában legproblémásabb tájidegen fafajának, az akácnak a (*Robinia pseudoacacia* L.) lombvarját használtam. Agresszív, invazív jellege miatt mára világszerte küzdenek a faj visszaszorításáért (Williams 1997). Ökofiziológiai tulajdonságainak megértése elősegítheti ezen törekvéseket. Az invazív biológiai kutatások szinte kivétel nélkül a föld feletti folyamatokra fókuszálnak, míg nagyon keveset tudunk a föld alatt lejátszódó folyamatokról, mint például, hogy milyen a mikorrhizas gombák szerepe a növények inváziójában (4.4 fejezet).

Tóth BB, Kata E, Tóth JA: *The effect of litter quality and quantity on the interaction between ectomycorrhizal fungi and native oak tree seedlings. (in prep.)*.

3. ÁLTALÁNOS MÓDSZREK

E fejezetben azokat a módszertani részleteket ismertetem, amelyek általánosan vonatkoznak az értekezésben ismertetett vizsgálatokra. A 4. fejezet minden alfejezeténél specifikusan kitérek az ismertetett vizsgálat során alkalmazott módszerekre, illetve azok részleteire.

3.1. A VIZSGÁLAT TÁRGYA

3.1.1. Vizsgált gombacsoport

A módszertani leíró kutatások során az erdőkben előforduló összes nagygomba termőstere kiterjedt a vizsgálat, függetlenül életmód szerinti elkülönítésre. Így a biotróf⁴ (ektomikorrhiza⁵, parazita⁶), és szaprotróf⁷ fajok is a vizsgálat tárgyát képezték (az endomikorrhizas fajok nem képeznek termőtestet). Míg az összegző és kísérletes vizsgálatokban csak az ektomikorrhizas gombák képezték a kutatásom tárgyát. A terepi kísérletekben a felvételezés a gyökereket borító mikorrhiza alapján történt, termőstes vizsgálat nélkül.

A mikorrhizák főbb típusai az arbuszkuláris (endomikorrhiza, AM), ekto- és ektendomikorrhizák. Ez a csoportosítás morfológiai bélyegek alapján történik, azt figyelembe véve, hogy a gombapartner behatol-e a gyökérsejtbe, ott különböző arbuszkuláris, ill. vezikuláris képleteket kialakítva (endomikorrhiza), vagy csak a gyökér felszínét borítja be és a külső, laza szerveződésű kéregsejtek közötti járatokat behálózva úgynevezett Hartig-hálót alakít ki (ektomikorrhiza, EM), (Brundrett 2004). A kettő közötti átmeneti forma is előfordul, ezt ektendomikorrhizának (ericoid, orchid, monotropoid, arbutoid) nevezzük, de újabban csak az ektomikorrhiza altípusának tekintik (Brundrett 2004). A fentiekkel tulajdonképpen strukturális alapon írtuk le a mikorrhizát. További osztályozási szempont lehet a gazdanövények családja: arbutoid-, ericoid- és orchid-mikorrhizák (Carlile *et al.* 2001). Funkcionális alapon egy mutualista, szimbióta kapcsolatról van szó, ahol a növénypartner és a gombapartner számára kölcsönösen előnyös az együttélés (Carlile *et al.* 2001). Az utóbbi évek kutatásaiból kiderült, hogy ez a kölcsönös előny nem feltétlenül azonos időben realizálódik, tulajdonképpen az ektomikorrhizas szimbiózis időben egy biotróf-szaprotrof kontinuum mentén mozog (Koide *et al.* 2008). Például vizsgálatok alapján Murat és kollégái (2005) arra a következtetésre jutottak, hogy a triflák (szarvasgombák) különböző táplálkozási stratégiák (szaprotróf, endofita, szimbiózis) mentén mozognak aszerint, hogy az adott életciklusban milyenek a környezeti feltételek. Sőt a kutatásokból az is kiderült, hogy a mikorrhizas kapcsolat nem közvetlenül a direkt kölcsönösség (reciprocity) elven működik (lásd például a myco-heterotrofia, a nem fotoszintetizáló növények mikorrhizáit, Bidartondo 2005, Hynson *et al.* 2009). A talajban több gombafajból álló micéliumhálózat egyszerre több növény-egyedet – de akár fajt is – magába foglaló bonyolult kapcsolatrendszere lehetővé teszi, hogy a hálózaton keresztül folyó anyagáramlás következtében olykor egyfajta nettó előnyről lehet beszélni, ami nem feltétlenül egy adott gomba, vagy növény partnertől származik (egy növény és gomba egyed kapcsolata lehet, hogy az adott pillanatban az egyik fél számára előnyös a másinak hátrányos, azonban ez időben és/vagy térben kiegyenlíthető; Brundrett 2004; Horton és Bruns 1998).

4 Biotróf: élő szervezetek anyagát használja fel, azok sejtjeiből vonja el a tápanyagot.

5 Ectomikorrhiza:., Élő anyagból táplálkozik, az együttélés a gomba és a növénypartner számára is előnyös.

6 Parazita: élő anyagból táplálkozik, élősködő életmódot folytató szervezet, a növénypartner számára előnytelen a kapcsolat.

7 Szaprotróf: elhalt szerves anyagon élő szervezet.

3.1.2. Vizsgált növénycsoportok

3.1.2.1. A kocsányos tölgy (*Quercus robur* L.)

A terepi kísérletekben a kocsányos tölgy (*Quercus robur* L.) féléves, illetve egyéves magoncjai voltak a vizsgálat alanyai. Ez a faj az alföldi területek jellegzetes homokpusztai társulásának, a homoki gyöngyvirágos tölgyes (Convallario-Quercetum roboris) társulásalkotó fafaja (Soó 1962). A fajról közismert, hogy ektomikorhízás kapcsolatba lép számos gombával (Keizer és Arnolds 1994). Fái elérhetik a 25-40 m magasságot, és megérhetik a 2-300 évet is (de akár az 1000 évet is; <http://www.kew.org/plants-fungi/Quercus-robur.htm>). Ez azonban az Alföldön napjainkban már csak néhány hírmondónak megmaradt erdőrészlet folt fájáról mondható el. A kocsányos tölgy az Alföld őshonos fája, telepítése kívánatos. Helybe vetve, karó gyökere egyenesen lefelé haladva megkeresi a talajvizet, még akkor is, ha az igen mélyen helyezkedik el. Az egyéves kocsányos tölgy csemeték föld feletti része mindössze 10-20 cm magas, főgyökérük hosszúsága azonban meghaladhatja 30-50 cm-t, és akár elérhetik az egy métert is a talaj kötöttségtől függően. Felnőve magas termetű, terebélyes, szétterülő ágrendszerű, boltozatos koronájú lombhullató fa. Törzse többnyire alacsonyan elágazik, de sudaras is lehet, erős ágai többszörösen görbültek. Kérge sötétszürke vagy világos barnás-szürke, már a fiatal példányokon is feltűnően árkolt, repedezett (Krahl-Urban 1959). Kedvező időjárási viszonyok mellett a kocsányos tölgy már 6 éves korában meghozza első terméseit, bő termést azonban csak bizonyos években hoz.

3.1.2.2. A fehér akác (*Robinia pseudoacacia* L.)

A fehér akác Észak-Amerikában őshonos, az Appalache déli lejtőin más fajokkal keveredve alkot erdőket. 1601-ben került először Európába XIII. Lajos kertészének jóvoltából, aki díszfaként ültette el. Mára az egész világon közkedvelt fajként használják felhagyott területek újrafásítására, valamint ültetik mezőgazdasági és ipari hasznosítása végett is, a természetvédők azonban mint invazív fajt tartják számon (Keresztes 1988). Nitrogénfixáló képességének köszönhetően képes azokat az alacsony tápanyagszinttel bíró területeket is kolonizálni, ahol csak kevés faj él túl. Eredeti élőhelyén az adott területen élő akácfák más fajok egyedeivel állandó versengésben vannak. A betelepített akác számára egyrészt előnyös lehet, hogy hátrahagyja versenytársait (Enemy Release Hypothesis; Callaway és Aschehoug 2000), másrészt azonban a specifikussegítő mikroszervezeteit is nélkülöznie kell, melyek az őshonos környezeti viszonyok közt biztosítják az akác elhalt szerves anyagának (avar) humuszosodási, ammonifikációs-nitrifikációs és mineralizálódási útjait (Home Field Advantage Hypothesis). Azonban mára az akác agresszív terjedését látva nyilvánvalóvá vált, hogy ezen faj esetén az új területek kolonizálásából származó előnyök túlszárnyalják az idegen környezetből adódó hátrányokat. A világ országaiban található akácültetvények területe meghaladja az egymillió hektárt, így az Eucalyptus spp. után világviszonylatban a második leggyakrabban ültetett fajnak számít (Boring és Swank 1984). Nagyszámú telepítése érthető, mivel igen sokrétűen alkalmazható: kiváló a talajerózió csökkentésére; tartós, kemény fája van, ami jó tüzelő értékkel is bír; tápláléka lehet a tenyésztett állatoknak, valamint kiváló nektárforrás (Keresztes 1988); gyors újraerdősítésre alkalmas, felhagyott bányaterületek rekreációjában is jól használható (Dzwonko és Loster 1997). A széleskörű telepítésének másik oka a gyors és agresszív növekedése. Hazánkban 30 évesen vágásérett, míg a bükknél és a tölgy fajoknál ez 100 év körül mozog. Ez az agresszív növekedés magjának gyors csírázási képességével, a magoncok gyors növekedésével, a levelek magas fotoszintetikus rátájával valamint kiterjedt gyökérzetével függ össze (Barette *et al.* 1990). Ezen pionír képességek következtében, valamint, hogy a talaj tápanyagszintjét képes a normál érték felé emelni és növekvő árnyékolást okoz, a fehér akác képes megtámadni a megzavart élőhelyeket (pl.: erdészeti beavatkozások területeit) ahol még akár – a tövises hajtásai révén – fizikailag is károsítva vetélytársait, képes a natív fajok növeke-

dését gátolni, kiszorítani azokat a területről. Ezáltal megakadályozza, hogy a bolygatott ökoszisztéma visszatérjen eredeti állapotához. Ennek ellenére egyes erdészek és erdőtulajdonosok körében napjainkra olyannyira kedvelt fa, hogy 2011-ben a Hungarikum törvény megvitatásakor felvetették, hogy legyen az akác Hungarikum (http://forestpress.hu/jie_hu/index.php?option=com_content&task=view&id=20550&Itemid=234). Jelenleg a magyar erdők 19%-át a fehér akác (*Robinia pseudoacacia* var. *rectissima*) alkotja. Annak ellenére, hogy az akác agresszív terjedése a világ nagy részén problémát okoz, nincs általánosan elfogadott módszer az invázió hatásainak csökkentésére. Mivel az állomány teljes kiirtására tett kísérletek az akác esetében általában nem hozzák meg a kívánt eredményt, inkább az irtás és a vegyszeres kezelés kombinációját szokás alkalmazni, vagy egyedül csak vegyszeres kezelést. Ezek hátránya, hogy hatására sok őshonos, esetleg védett faj is eltűnhet a társulásból (Illyés 2003).

3.2. A VIZSGÁLATI TERÜLETEK

3.2.1. Heves-Borsodi dombság

A vizsgálati terület a Mátrától és a Bükkől északra, a szlovák határhoz közel elhelyezkedő (48°07' N, 20°12' E), turisták által ritkán látogatott dombvidék, melynek legnagyobb tengerszint feletti magassága 541m. Harmadkori oligocén glaukonitos homokkőzetten nagyrészt rozsdabarna erdőtalaj alakult ki, de a Ramman-féle barnafölddel és agyagbemosódásos barna erdőtalajokkal is találkozunk. A hőmérséklet az év folyamán nagy ingadozásokat mutat. Az évi átlaghőmérséklet 8.5 °C, az országos átlagnál valamivel alacsonyabb. A tenyészidőszak átlaga 15.5 °C, a napfényes órák száma 1850 körüli, tenyészidőszakban 1400. Azonban télen nem ritka a mínusz 20 °C alatti hajnali minimum és a köd. A hótakarós napok száma 50 körülinek adódik. Az évi csapadék szárazabb években 400 mm, a csapadékosabb években 650 mm körül van. Ezek alapján a terület csapadékkal való ellátottsága a hazai viszonyok között átlagosnak mondható. Az uralkodó szélirány É-ÉNY-i. Változatosak a mezo- és mikroklimatikus viszonyok a különböző felszíni formáknak és az eltérő növényzeti borítottságnak köszönhetően. A vizsgált terület, a Gyepes-völgy a Hangonyba ömlő Hódos-patak vízgyűjtőjének a része. Egy állandó vízfolyása, a Gyepes-patak hat állandó és több időszakos forrásból táplálkozik. A völgyben három állandó kisvizet (tavacskát) találunk, amelyek a korábban itt lévő négy pisztrángos tó maradványai. A völgytalpakban több mocsár- és néhány láprét is kialakult.

A terület élővilágára jellemző, hogy a kontinentális klíma fajai közé egyaránt keverednek déli melegkedvelő, mediterrán és északi hidegkedvelő, hegyvidéki fajok. Ennek köszönhetően változatos a növénytakarója. A Sulyok (1998) által a Gyepes-völgyről készített vegetáció térkép szerint zonális fás társulásként legelterjedtebb a cseres tölgyes (*Quercetum petraeae-cerris*), de az észak felé nyitott völgyekben az alacsony tengerszint feletti magasság ellenére gyakran előfordulnak szubmontán bükkösök (*Melitti-Fagetum*) és - kis kiterjedésben - montán bükkölt (*Aconito-Fagetum*) foltok is. A Gyepes-patak mentén, a viszonylag gyorsabb folyású szakaszon, a völgytalpakban gyertyános-égerligetek (*Aegopodium-Alnetum*), a láposodó talajú, csendesebb szakaszokon sásos égerligetek (*Carici acutiformis-Alnetum*) alakultak ki, melyeket magas-kórós társulás szegélyez (*Angelico-Cirsietum oleracei*). Az erdőgazdálkodásnak köszönhetően, a védetség ellenére, egyre nagyobb területen találhatók telepített fenyvesek.

Vegetációja alapján a Gyepes-völgy, Sulyok (1998) szerint sokkal inkább hegyvidéki, mint dombsági képet nyújt. A terület 1993 óta védett, mint Tarnavidéki Tájvédelmi Körzet. Az eddigi kutatások eredményeként 29 védett növény-, 115 védett és 7 fokozottan védett állatfaj jelenlétét sikerült kimutatni (Bartha 1996). Ez ideig a Tájvédelmi Körzet déli részén, a Tarna völgyében folytak csak mikológiai kutatások, ennek eredményeként a tölgyesekből 69, elegyes szubmontán bükkösből 107, telepített lucosból pedig 10 nagyfajta sikertelenül kimutatni (Rimóczi 1992).

3.2.2. Debreceni Nagyerdő

A Nagyerdő az Alföld keleti részén (47°53' N, 21°63' E) található síkvidéki erdő, melynek átlagos tengerszint feletti magassága 122m. Éghajlata kontinentális, melyre jellemző a meleg nyár, és a hideg tél. A hőmérséklet nagy eltéréseket mutat az évszakok közt (éves átlag 9.8 C°, nyári átlag 19,5 C°, téli átlag -0,9 C°). A csapadék az év minden időszakában előfordulhat, de jelentős része május és augusztus között hullik (éves átlag 566 mm, február: 30 mm/hónap, június: 80 mm/hónap). A Nagyerdő talaja barna erdőtalaj. A Nagyerdő vegetációját Jakucs (1989) munkája alapján ismertetem. A várostól (Debrecen) északi irányban elterülő Nagyerdő az egykori hatalmas, összefüggő nyírségi erdők egyik utolsó maradványa. Ebben a korai, az emberi behatásoktól jórészt mentes időszakban a zárt, felső lombkoronaszintben a kocsányos tölgy uralkodott, csak néhol tűnt fel a fehér nyár (*Populus alba*) és a vadcserezsnye (*Prunus avium*) egy-egy egyede. A magasra törő fák alatt azonban, kihasználva a tölgyek levelének azt az adottságát, hogy a napfényt jobban átengedik, mint pl. a hegyvidék bükkösei, volt egy alacsonyabb fákból (*Acer campestre*, *A. tataricum*, *Ulmus campestris*, *U. scabra*, *Pyrus piraster*, *Malus silvestris*, *Tilia cordata*, *T. argentea*) álló második lombkorona szint is. Mint a legtöbb tölgyerdőben, az igen dús kettős lombkorona még mindig átengedi a fény egy további részét, ami gazdag cserje és lágyszárú szintet eredményez (cserjék pl.: *Coryllus avellana*, *Crataegus monogyna*, *C. oxyacantha*, *Euonymus europeus*, *E. verrucosus*, *Cornus sanguinea*, *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus catharticus*, *Frangula alnus*, *Staphylea pinnata*, *Viburnum opulus*; lágyszárúak pl.: *Ficaria verna*, *Scilla bifolia*, *Convalaria majalis*, *Coridalis cava*, *Anemone ranunculoides*, *Gagea pusilla*, *Poligonata latifolium*, *P. multiflorum*, *Silene vulgaris*, *Epipactis helleborine*, *Lychnis coronaria*, *Actea spicata*, *Viola ssp.*, *Stachys officinalis*, *S. silvatica*, *Salvia glutinosa*, *Melampyrum nemorosum*, *Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina*) (Jakucs 1989). Azonban mára már az a 31 hektáros természetvédelmi terület is, amelyet Magyarországon 1939-ben elsőként nyilvánítottak védetté a Nagyerdő ÉK-i sarkában, csak torzója az eredeti Nagyerdőnek. Az összefüggő nyírségi erdőket mind több helyen kiirtották, a vizes laposokat pedig mesterséges csatornákkal lecsapolták. A talajvíz szintje egyre mélyebbre süllyedt, s a megmaradt kisebb erdőfoltok nem voltak képesek fenntartani maguk alatt a talajvíznívót, „elengedték” azt. Az 1950-es években letermelték a Nagyerdő idős fáit, s 1959-ben kijelöltek egy új „országos jelentőségű” nagyerdei természetvédelmi területet a Pallagi út két oldalán, az erdő északi részén. Ezekhez a folyamatokhoz társult egy másik nagy jelentőségű, szintén az ember által okozott változás, amely az erdőgazdálkodással függ össze. A nagy kiterjedésű, egy időben történő fakitermelések, tarvágások, olyan mezoklimatikusan meleg viszonyokat teremtettek, amelyek behatoltak a szomszédos ősi erdőfoltok alá is, szárazabbá, melegebbé változtatták az erdő klímáját. Az a tény pedig, hogy a kivágott tölgyesek helyébe tájidegen akácot, vörös tölgyet, vagy éppen fenyőféléket ültettek, katasztrofális folyamatok elindítójává vált a még megmaradt, bár már labilis helyzetbe jutott utolsó ősi erdei vegetáció maradványai számára. Ezek a tájidegen fák intenzív növekedésükkel kiszárítják, kiélik saját talajaikat, sarjhajtásaikkal elfoglalnak minden területet, s néhány generáció után (80-100 év) már önmaguk sem tudnak fává nőni ugyanott. Mindenütt sarjad az akác, az öreg tölgyek alatt is, s környezetükben itt is terjednek a nitrofitá gyomok. Az ősi növények populációi egyre kisebb foltokra szorulnak vissza. A helyi zavaráshoz globális környezeti változások is társulnak, melyek közvetlen hatásait még nem ismerjük. A ténylegesen összefüggő Nagyerdő területe ma jóval 1000 hektár alatt van. Fái többnyire fiatal korúak, idősebb (80 év felett) fákból álló erdőrésztlet, vagy erdőtag lényegében csak az Augusztai szanatórium mögött és a természetvédelmi területeken található.

A terepi vizsgálatok a Debreceni Egyetem Botanikus Kertjében folytak, ahol egy idősebb (80 év feletti), a Nagyerdőhöz tartozó erdőrésztlet található.

4. VIZSGÁLATOK

4.1. A NAGYGOMBA TERMŐTESTEK BIOMASSZA BECSLÉSÉNEK ÚJ MÓDSZERE

Tóth, B.B.; A. Feest. (2007) *A simple method to assess macrofungal sporocarp biomass for investigating ecological change. Canadian Journal of Botany* Vol.85: 652–658

4.1.1. Bevezetés

Információt gyűjteni egy terület nagygomba állományának a biomasszájáról nem is olyan egyszerű, mint ahogy azt gondolnánk (részletesen diszkusszálva Tóth és Feest 2003). Számos módszer kínálkozik, és általában a különböző kutatócsoportok mind-mind a saját módjukon végzik a vizsgálataikat, s így nem meglepő, hogy mostanra a nagygomba közösségek kutatására a módszerek eklektikus gyűjteménye jellemző. Ezen problémákat és az általuk okozott nehézségeket ismerve egyre nő az igény egy standardizált mennyiségi és minőségi felmérési módszerre, amellyel hosszabb távon is figyelemmel követhetjük a gomba populációk alakulását, s így jobban megérthetjük működésüket, az ökoszisztémákban betöltött szerepüket, valamint időbeli és térbeli összehasonlításokat is tehetünk. Ezen kívánalmakat szem előtt tartva javasunk egy egyszerű, a környezetet kímélő, de mégis igen pontos és széleskörűen alkalmazható felmérési módszert egy vizsgálati területen található nagygomba termőtestek biomasszájának a becslésére. A módszer a talált termőtestszámot, valamint az irodalmi adatok alapján a fajok maximum kalapátmérőjét használja, ebből kalkulálva a 'Kalap Terület Indexet' ($CAI_i = n_i \pi d_i^2 / 4$).

4.1.2. Módszerek

1994-ben hat, egyenként cc.500 m²-es (megközelítőleg 20 m x 25 m) állandó kvadrátot jelöltünk ki a Heves-Borsodi dombság területén található Gyepes-völgyben annak gombaállományának felmérése céljából. Ezek közül négy kvadrát bükkösben (*Fagus sylvatica*), egy kvadrát egy patak menti lucosban (*Picea abies*), egy pedig egy patak menti égeresben (*Alnus glutinosa*) kapott helyet. 1994 és 1998 között 17 alkalommal gyűjtöttünk nagygomba termőtesteket 3 kvadrátból, két bükkösbeliből és a patak menti lucosból, míg a másik három kvadrátból összesen csak hét alkalommal, 1995-ben és 1996-ban. Mivel a gombafajok többsége ősszel fejleszt termőtestet, ezért ebben az időszakban gyakoribbak voltak a terepbejárások. A felvételezések során a mérőnégyzetekben található összes gombát felszedtük, meghatároztuk a fajt, megszámoltuk, majd gyengéd tisztogatás után szárítószekrényben 60 °C-on tömegállandóságig szárítottuk, végül száraz-tömegüket lemértük. A határozáshoz és a maximum kalapátmérőkhöz adataihoz Rimóczi-Vetter (1990), Moser (1983), Courtecuisse és Duhem (1995), Ewald (1997) határozókönyveit használtuk. A ritka, vagy problematikus fajok meghatározásában Dr. Vasas Gizella, Albert László, Dr. Bratek Zoltán és Francois Brunelli voltak segítségemre. A fajok kalapterületét a πr^2 képlettel számoltuk, ahol r -t a határozókönyvekben megadott maximum kalapátmérőből ($2r$) kalkuláltuk. Ezt a kalapterület értéket ezután az adott faj talált darabszámaival (abundancia) megszorozva kaptuk meg a faj Kalapterület Indexét $CAI_i = n_i \pi d_i^2 / 4$. Ahol CAI_i ('Cap Area Index') az i -edik faj kalapterülete, n_i a gyűjtött darabszám az i fajból és d_i a maximum kalapátmérője az i -edik fajnak. Hogy feltárjuk az esetleges statisztikai kapcsolatot a száraz tömeg és a Kalapterület Index között, lineáris modellel elemeztük az adatokat, a száraz tömeget mint függő változót, a Kalapterület Indexet mint független/magyarázó változót vittük be a modellbe. Ezt az alapmodellt később bővítettük más független változókkal (például rendszertani besorolás, életforma típusok stb.) (4.1.1. és 4.1.2. táblázat; 4.1.1., 4.1.2., és 4.1.3. áb-

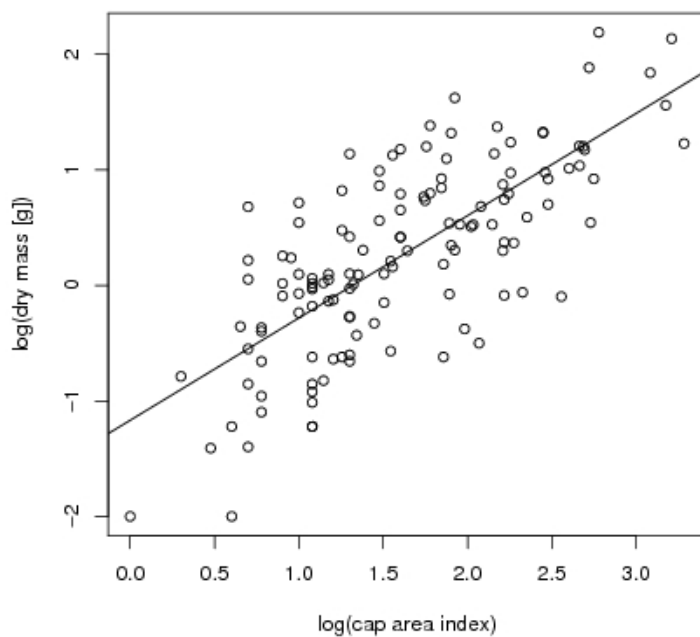
ra). Az összes statisztikai számításoknál az R statisztikai programcsomag 'lm' funkcióját használtuk (R Development Core Team, 2006). Mind a száraz tömeg értékeket, mind a Kalapterület Index értékeket logaritmikusan ($\log_{10}$) transzformáltuk az analízisek előtt, hogy javítsunk eloszlásbeli tulajdonságaikon.

4.1.1. Táblázat: Lineáris modell illesztve a $\log_{10}$ Kalapterület Indexre és a gomba rendekre a $\log_{10}$ száraz tömeg változatosságának magyarázatára. Tengelymetszet és a meredekség adatok. További információ az analízisről a szövegben.

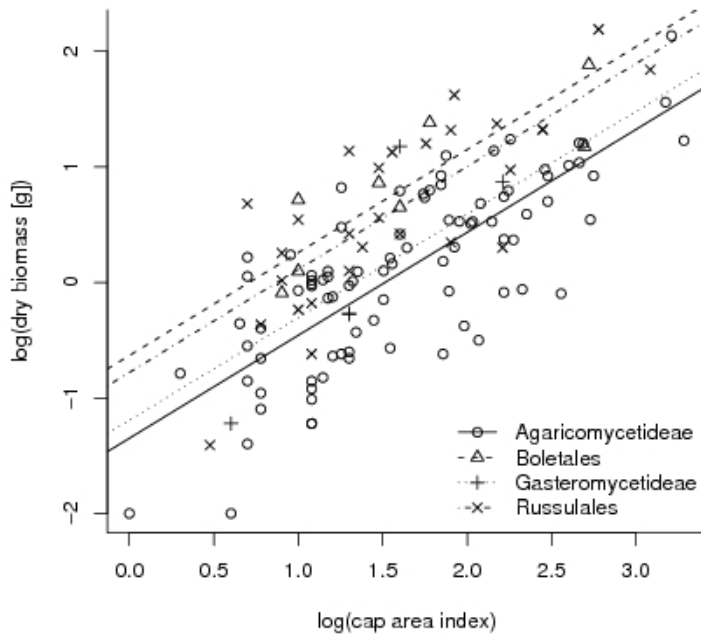
Rend	a (intercept)	b (slope)
Agaricales	-1.3494	0.8913
Boletales	-0.6331	0.8913
Gasteromycetales	-1.1935	0.8913
Russulales	-0.7799	0.8913

4.1.2. Táblázat: Lineáris modell illesztve a $\log_{10}$ Kalapterület Indexre és a nagygombák ökofiziológiai csoportjaira a $\log_{10}$ száraz tömeg változatosságának magyarázatára. Tengelymetszet és meredekség adatok.

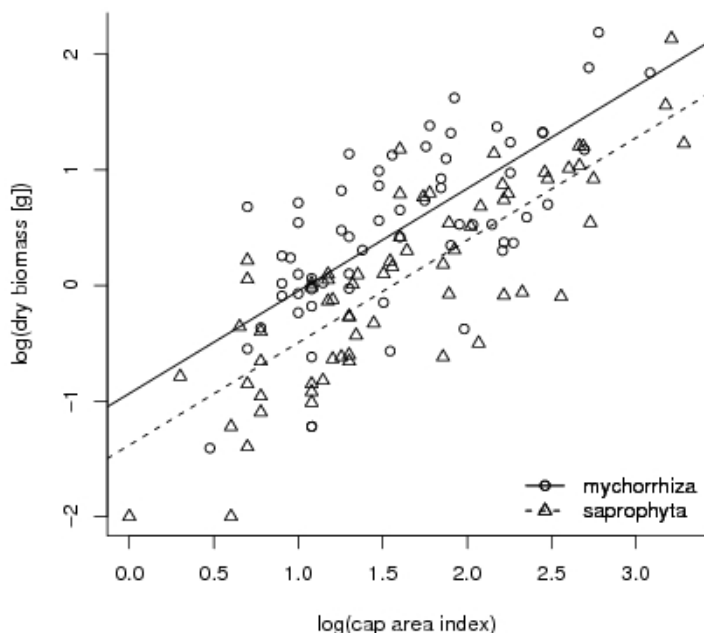
ökofiziológiai funkció	a (intercept)	b (slope)
mikorrhiza	-0.9357	0.8867
szaprotrof	-1.3822	0.8867



4.1.1. Ábra: A Kalapterület Index (definíciót lásd a szövegben) és a termőtest mért száraz tömege közötti kapcsolat. Az egyenes, $\log_{10}(\text{száraz tömeg}) = -1.168 + 0.886 \log_{10}(\text{kalapterület})$, lineáris modellel volt illesztve ($R^2 = 0.541$, $F_{1,128} = 150.700$, $p < 0.001$).



4.1.2. Ábra: A Kalapterület Index és a mért száraz tömeg kapcsolata a fő gomba rendekként elkülönítve. Az egyenes a lineáris modellel készült legjobb illesztést illusztrálja ($\log_{10}(\text{Kalapterület Index})$): $F_{1,122} = 192.232$, $p < 0.001$; gomba rend: $F_{3,122} = 12.973$, $p < 0.001$; Kalapterület Index X Gomba rend interakció: $F_{3,122} = 0.7905$, $p = 0.501$).



4.1.3. Ábra: A Kalapterület Index és a mért száraz tömeg kapcsolata az gombák életforma szerinti elkülönítésében (mikorrhizás vs. szaprotróf).

Az egyenes a legjobb illesztést illusztrálja ($\log_{10}$ (Száraz tömeg Index):

$F_{1,126} = 177.601, p < 0.001$; életforma: $F_{1,126} = 24.662, p < 0.001$; interakció:

$F_{1,126} = 0.199, p = 0.656$.

4.1.3. Eredmények

A hat kvadrátból összesen 6599 darab gombát gyűjtöttünk be, amelyek 214 fajt reprezentálnak (104 genus, 45 család, 6 rend) a több mint öt éves vizsgálat alatt. Ehhez az elemzéshez csak az Agaricales, Russulales, Boletales és a Gasteromycetales rend fajait használtuk, mivel ezen a fajok termőtestjei viszonylag jól meghatározható alakkal és méretekkel jellemezhetők, ellentétben például az eléggé amorf Gomphales, vagy Pezizales rendekkel. Ugyancsak csökkentette a vizsgálatba bevonható fajok számát, hogy egyes esetekben hiányoztak a száraz tömeg adatok, melynek okai a termőtestek gyűjtési, szállítási és mérési nehézségeiben keresendők (lásd Bevezetőt), de előfordult, hogy a gombát határozás céljából kellett specialistához elvinni és nem került sor a szárításra, vagy herbáriummi példány lett belőle (Tóth 1999a, Tóth 1999b). Így a vizsgálatunkban 130 faj (51 genus, 17 család, 4 rend) 2585 darab termőtestének a száraz tömeg adatával rendelkezünk. Azonban a genusok még így is nagy száma a biztosíték rá, hogy az adatok széles körben reprezentálják a lehetséges alakú és méretű fajokat és egyedeket, amelyekkel a különböző területeken készült felvételezések során találkozhatunk.

Az egész adatbázist elemezve (2585 darab, 130 faj, 51 genus), erős szignifikáns kapcsolatot találtunk a Kalapterület Index és a termőtest mért száraz tömege között: $\log_{10}$ (száraz tömeg [g])

$= -1.168 + 0.886 \log_{10}(\text{Kalapterület Index})$ ($R^2 = 0.541$, $F_{1,128} = 150.700$, $p < 0.001$; 4.1.1. ábra). Ezt az összefüggést felhasználva lehetőség nyílik becsülni a nagygomba termőtestek biomasszáját (száraz tömegét) a termőtestek száma és a kalapátmérő irodalmi adata alapján.

A részletesebb analízis során, amikor rendszerként külön elemeztük a kapcsolatot (Kalapterület Index és a gomba rend volt a független változó, száraz tömeg a függő változó), az elemzések azt mutatták, hogy a regressziós egyeneseknél a tengelymetszetek különböztek az egyes rendeknél (4.1.1. táblázat), míg az egyenesek esése megkülönböztethetetlen volt ($\log_{10}(\text{Kalapterület Index})$: $F_{1,122} = 192.232$, $p < 0.001$; gomba rend: $F_{3,122} = 12.973$, $p < 0.001$; Kalapterület Index x gomba rend interakció: $F_{3,122} = 0.7905$, $p = 0.501$; 4.1.2. ábra).

Ha az Agaricales (legfajgazdagabb) renden belül vizsgáltuk a családok közötti különbséget a Kalapterület Index és a száraztömeg kapcsolatát tekintve, azt találtuk, hogy a családi hovatartozás nem befolyásolta az egyébként erős szignifikáns kapcsolatot: (Kalapterület Index: $F_{1,68} = 133.579$, $p < 0.001$; család: $F_{6,68} = 0.9231$, $p = 0.484$; Kalapterület Index x család interakció: $F_{6,68} = 0.8264$, $p = 0.554$)

Az eltérő életmódú csoportok (mikorrhizás, szaprotróf) esetén sincs különbség az illesztett egyenesek esésében, míg a tengelymetszetek szignifikánsan különböztek (4.1.2. táblázat): [$\log_{10}(\text{Kalapterület Index})$: $F_{1,126} = 177.601$, $p < 0.001$; életmód: $F_{1,126} = 24.662$, $p < 0.001$; interakció: $F_{1,126} = 0.199$, $p = 0.656$; 4.1.3. ábra].

Annak kiderítésére, hogy használhatók-e a különböző kvadrátokból származó Kalapterület Index-el becsült biomassza értékek a kvadrátok összehasonlítására, összegeztük az egy kvadrátból gyűjtött száraz tömeg adatokat, valamint a Kalapterület Index értékeket. Erősen szignifikáns kapcsolatot találtunk a két érték között [$r = 0.920$, $r^2 = 0.8464$, $p = 0.009$, $\log_{10}(\text{Kalapterület Index})$ vs. $\log_{10}(\text{száraz tömeg})$ $n=6$], ami jelzi, hogy a Kalapterület Index használható különböző területek összevetésére is. Hasonlóan, jól egybevágó eredményt adott az is, amikor a különböző mérőnégyzeteket hasonlítottuk össze a Shannon-Wiener hasonlósági indexet használva, egyszer a száraz tömeget véve alapul, következőleg pedig a Kalapterület Indexet ($r = 0.841$, $r^2 = 0.707$, $p = 0.036$, $n = 6$).

Hogy bizonyosságot szerezzünk az új módszer pontosságáról, a fenti analíziseket megismételtük úgy, hogy a Kalapterület Index értékeit a termőtestek darabszámával helyettesítettük. Habár a termőtestek darabszáma is szignifikáns kapcsolatban állt minden esetben a száraz tömeggel, a száraz tömeg varianciájának csak 27-44%-t magyarázta a darabszám (R^2), szemben a Kalapterület Index 54-65%-val.

4.1.4. Diszkusszió

Alkalmazhatóság, megkötések a módszer használatakor

Ebben a vizsgálatban egy egyszerűen kivitelezhető, a termőtesteket sértetlenül hagyó, ezáltal a környezetet kímélő, mégis informatív módszert javasolunk az erdei ökoszisztémákban megjelenő nagygomba termőtestek biomasszájának a becslésére. A mérőnégyzetekben megtalált termőtestek darabszámát és a fajok irodalomban közölt kalapátmérőjét használtuk, ebből kalkuláltuk ki a Kalapterület Indexet. Kimutattuk, hogy ez az index szorosan korrelál az azonos mérőnégyzetekből származó termőtestek összesített száraz tömegével. Ugyancsak kimutattuk, hogy a Kalapterület Index részesedése a biomassza variancia (R^2) magyarázatában lényegesen nagyobb mintha csak a darabszámot használnánk. Ezáltal a Kalapterület Index pontosabb becslését adja a föld feletti termőtestek biomasszájának, mint a termőtestek darabszáma egyedül.

Eredményeink szerint a mintaterületek Kalapterület Indexszel becsült nagygomba termőtest biomassza értékek alapján történt sorba rendezése konzisztens a mért száraz tömeg szerinti nagygomba termőtest biomassza alapján készült területsorrenddel. E szerint módszerünk alkalmas a különböző területek időbeli és térbeli összevetésére is, akár régi adatbázisokat használva is.

Hangsúlyoznunk kell, hogy ez a nem destruktív módszer alkalmas bármilyen (mikorrhizás, szaprotróf, parazita) életmódú nagygomba termőtest-biomassza felvételezésére, ellentétben a vékonygyökérzet mikorrhizás közösségek mintázásával szerzett információval. Jelenleg a nagygombákra irányuló terepi vizsgálatok nagyrészt a mikorrhizás gombákra fókuszálnak, nem véve számba a szaprotróf és parazita gombákat, mindez annak ellenére, hogy ugyanazokért az ásványi anyagokért versenyeznek (Wu *et al.* 2003; Bending és Read 1996; Read *et al.* 2004). Ugyancsak az utóbbi években, olyan közvetlen bizonyítékok kerültek napvilágra, amelyek antagonisztikus interakciókat állapítottak meg a mikorrhizás és a szaprotróf életmódú nagygombák között (Cairney és Meharg 2002; Koide és Wu 2003). Ezért, ha jobban meg akarjuk érteni az erdei ökoszisztémákban a nagygombák szerepét, a szaprotrófokat és a parazitákat is figyelembe kell venni.

Ebben a vizsgálatban az adatokat nem súlyoztuk a termőtestek fejlettsége és az aktuális kalapméret alapján. Az adott fajnak az irodalomban megadott kalapátmérőjének a normál értékhatárai közül a felső határértékekkel számoltunk. Ezáltal a teljesen kifejlett, érett termőtestet, a potenciális biomasszáat becsültük az adott területen. Valaki vitathatja, hogy néhány termőtest soha nem éri el a normál értékhatár felső értékét (pl.: megeszik előtte, elrohad stb.) vagy egyéni különbségek lehetnek a száraz tömegben a termőtest képzés idején fennálló környezeti viszonyoknak köszönhetően. Azonban a maximum kalapátmérőt használva, a maximum biomasszáat becsülhetjük és ezzel az állandó értékkel számolva eredményeink kevésbé lesznek érzékenyek a felvételezés időpontjára. Míg, ha az aktuális kalapátmérő értékkel számolnánk, sokkal kisebb biomasszaértéket becsülhetünk, ha akkor végezzük a felmérést amikor a termőtest például még nagyon fiatal és kicsi, összehasonlítva néhány nappal később, amikor teljesen kifejlett. Nem mellékes az sem, hogy a maximális kalapátmérővel számolva is viszonylag pontosan tudtuk a biomasszáat becsülni.

Egy másik forrása is lehet a becslés pontatlanságának, azáltal, hogy a különböző gombafajok az általános kalap-tönk kép ellenére, az arányokat tekintve eltérő alakkal rendelkeznek. Például a kalaptömeg-termőtesttömeg aránya eltérő lehet az ízletes vargánya (*Boletus edulis* robusztus tönkkel) és a nagy őzlábgomba (*Macrolepiota procera*) vagy a barna csengettyűgomba (*Pluteus atricapillus*, inkább karcsú fajok, vékony tönkkel és nagy kalappal) esetén. Vizsgálatainkban különbséget találtunk az egyes rendek, valamint a különböző életmódú fajok tengelymetszetei között is, amiben lehet, hogy az egyes rendek karakterisztikus alakja tükröződik. Ez azt jelenti, hogy a Russulales és a Boletales rendbe tartozó fajok rendszerint nehezebbek, mint az ugyanakkora kalapátmérővel rendelkező Agaricales rendbe tartozó fajok. Ennek következtében nagyon eltérő fajösszetétellel rendelkező területek összehasonlításakor a módszer nem ad megbízható eredményeket. Másrészt azonban, nem találtunk hasonló különbséget az egy rendbe tartozó családok között. Ezért, ha az összehasonlítandó területek fajösszetétele nagyon különböző, az összehasonlításra csak a megközelítőleg hasonlóan reprezentált gomba rendek használata javasolt.

Az itt bemutatott biomassza becslési módszer használatakor a gombatermőtestek sértetlenül a területen maradnak, így a felvételezési terület ismételt bejárásaikor előfordulhat, hogy ismét számba vesszük őket. Különösen a termőtest képzés csúcsideszakában fontos a gyakori felvételezés, hogy minél pontosabb képet kapjunk a terület gombafajainak termőtest képzési potenciálról, azonban a több alkalommal számba vett termőtest adatok torzíthatják az eredményt. Ezt elkerülendő javasoljuk a számba vett termőtestek kalapjának a megjelölését valamilyen ártalmatlan festékkel, mint például a metilénkék (Egli *et al.* 2006), vagy kis zászlócska kitűzésével a gomba mellett (Nara *et al.* 2003a).

Kísérletünk, hogy a gombatermőtestek geometriáját használjuk fel egy vizsgálatban nem egyedülálló. Ignold (1971) tárgyalta a gomba tönk és a kalap részesedését a nagygomba termőtestből és Bond (1952) hasonló munkájára is hivatkozott. Kimutatták, hogy a tönk keresztmetszeti felülete közel lineárisan változik a kalap átmérőjének négyzetével. Azonban egyik szerző sem tett kísérletet, vagy javasolta a gomba alakot biomasszájuk becslésének alapjául, mint ahogyan ezt mi most megtettük.

A Kalapterület Index értéket ugyancsak használhatjuk az úgynevezett biodiverzitási és hasonlósági indexek számolásakor (pl.: Shannon-Wiener, Simpson's, valamint a Berger Parker Dominancia számolásakor), a becsült biomassza értékekkel számolva az egyedek darabszáma helyett. Ezzel a megközelítéssel elkerülhetőek azok a problémák, amik csak a termőtestek számolásából fakadhatnak. Például a csoportosan megjelenő *Coprinus disseminatus* nagyon nagy számban fordulhat elő egy időben, de az össz biomasszája a kicsi, törékeny termőtestekből fakadóan előfordulhat, hogy kevesebb lehet mint egy robusztus termetű faj egyetlen termőtestének tömege. A helyzet pont ellenkező az olyan nagy termetű fajok esetén, mint például a *Lactarius vellereus*, *Boletus edulis* vagy a *Strobilomyces floccopus*, amikor egy termőtest jelentős biomassza értékkel bírhat. Így a dominancia és a tömeg-dominancia adatokkal számolt diverzitási értékeket összevetve könnyen láthatóvá válik hol torzít a diverzitási érték a tömeges apró fajok esetén (pl.: *Coprinus disseminatus*, *Marasmius androsaceus*), vagy épp ellenkezőleg, egy egyedüli, nagy termőtest esetén mint például a *Leccinum scabrum*.

Ha mindezt a nagygomba termőtest biomassza becslési módszert egy standardizált felvételezési procedúra keretein belül alkalmazzuk, lehetőség nyílik a különböző erdők nem faanyag, hanem nagygomba termékenységi potenciájának a becslésére (miközben nem okoz súlyos konzervációbiológiai problémát a termőtest begyűjtés), és nyitva hagyja a lehetőséget a menedzsment számára olyan intézkedések meghozatalára, amelyek segítik, hogy a terület elérje a lehető legnagyobb gombatermőtest produktíót.

A módszert alkalmazva a nagygomba termőtestek biomasszájának hosszú távú monitoringja során, a termőtestképzés környezeti érzékenysége miatt (Last *et al.* 1976), korai jelzést kaphatunk a területen bekövetkezett lokális (pl.: erdészeti beavatkozások, környezetszennyezés), vagy globális eredetű (pl.: klíma változás, CO₂ szint növekedés) változásokról, ami nagy előnyt jelenthet a természetvédelmi biológusoknak és a döntéshozó szervezeteknek.

Vizsgálatunkban kimutattuk, hogy lehetőség van nagy pontossággal becsülni a nagygomba termőtestek biomasszáját egy közvetett, viszonylag gyors és nem destruktív módszerrel. Ez a módszer alkalmas egy terület gombaközösségének a tanulmányozására, de nem javasoljuk fajok összevetésére, az egyedi alakbeli különbségekből származó kisebb torzítások miatt. Ez a módszer lehetőséget ad egy terület nagygomba közösségének a tér-időbeli nyomon követésére is. Különböző nagygomba felvételezési módszerek (Termőtesten alapuló pl.: Feest 1999; Bohus és Babos 1960, vékony-gyökér mikorrhizáltságát vizsgáló pl.: Horton és Bruns 2001) kiegészíthetik egymást így adva egy összetettebb és átfogóbb képet a vizsgált ökoszisztéma gombaközösségéről. Ez segíthet megtalálni a kulcsfontosságú funkcionális csoportokat és tisztázni a talajban lejátszódó, az ökoszisztémát formáló folyamatokat. Azonban hangsúlyoznunk kell, hogy széleskörűen elfogadott standardizált felvételezési módszerek nélkül az egyes kísérletek eredményei nehezen általánosíthatók.

4.2. EKTOMIKORRHIZÁS GOMBÁK ÖKOLÓGIAI SZEMPONTÚ TANULMÁNYOZÁSA: A FELVÉTELEZÉSI MÓDSZEREK ANALÍZISE.

Tóth, B.B., Barta, Z. *Ecological studies of ectomycorrhizal fungi: an analysis of survey methods. Fungal Diversity* (2010) 45:3-19. DOI: 10.1007/s13225-010-0052-2

4.2.1. Bevezetés

Az ökoszisztémákban végbemenő, emberi tevékenység okozta káros folyamatok feltárása napjainkra az ökológiai kutatások középpontjába került (Staddon *et al.* 2002). Az ektomikorrhizás (EM) gombák potenciálisan kiváló indikátorai az emberi tevékenységből fakadó káros hatásoknak. Köszönhető mindez széleskörű elterjedtségüknek, nagy fajszaúknak, speciális

életmódjuknak (szimbiózis) és az ökoszisztémában betöltött sokrétű funkciójuknak. A mikorrhizás gombák közvetítő szerepet töltenek be a növények és a talaj között, fontos szerepük van a tápanyag körforgásban és a talaj szerkezetének formálásában (Read *et al.* 2004). Így az ektomikorrhizás gombaközösségekkel foglalkozó ökológiai vizsgálatok feltárhatják egy adott környezeti faktor közvetlen, illetve közvetett hatásait (pl.: a partner növényen vagy a talaj mikrobiális közösségén keresztül) magára az ektomikorrhizás gombaközösségre (Staddon *et al.* 2002). Ennek megfelelően, az ektomikorrhizás gombaközösségek gyakran kutatottak és kiemelkedően fontos vizsgálati célpontjai lettek az ökológiai vizsgálatoknak (van der Heijden *et al.* 1998; Copley 2000; Heckman *et al.* 2001; Högborg *et al.* 2001; Stinson *et al.* 2006). A közelmúltig az alkalmazott felmérési módszerek az EM gombák összes fejlődési, illetve előfordulási formáira kiterjedtek. Ezek a következők: (i) a spóratermelő föld feletti (epigeous) és föld alatti (hypogeous) termőtestek, (ii) a mikorrhizás forma, amely tulajdonképpen a növény és a gombapartner közötti anyag kicserélődés helyszíne a gyökérzeten, (iii) és a micélium, ami a víz és tápanyagok felderítéséért és felvételéért felelős a talajban. Ez a kiegyensúlyozott EM gomba felmérési mód mostanra megszűnt, köszönhetően az új, molekuláris-biológiai technikákra alapuló fajazonosítási módszerek robbanásszerű fejlődésének és terjedésének. Így mára megfelelő laboratóriumi háttérrel a vékony-gyökérzeten előforduló mikorrhiza azonosítása szinte rutinszerűvé vált. Ennek következtében napjainkban az EM gombaközösségeket tanulmányozó ökológiai kutatások szinte kizárólag a mikorrhiza tanulmányozására korlátozódnak. A módszerbeli váltás másik fő oka az a tény, hogy egy területen végzett termőtestes felmérés eredménye nagyban eltérhet az azonos területen végzett, de a talajban lévő micélium vagy a vékony-gyökérzet mikorrhizáinak a felmérésével és molekuláris biológiai módszerekkel történő azonosításával gyűjtött vizsgálati eredményektől (Gardes és Bruns 1996). Míg a mikorrhiza felmérése, kombinálva a molekuláris fajazonosítási technikák alkalmazásával mára teljesen elfogadottá vált, addig a termőtestes vizsgálatokból származó adatokat gyakran éri az a vád, hogy csak egy kiszámíthatatlan al-halmazát adják a talajban található teljes EM gombaközösségnek, s így csak nehezen interpretálható eredményeket nyújtanak (Dahlberg *et al.* 1997; Gehring *et al.* 1998; Horton és Bruns 2001; Anderson és Cairney 2007; Lilleskov és Parrent 2007). Ezen nézet elterjedése a termőtestes vizsgálatok számának csökkenéséhez vezetett. Más tanulmányok azonban rámutattak, hogy a fent említett, az EM gombaközösségek felmérésére használt három módszernek (a termőtest, a vékony-gyökérzeten lévő mikorrhiza vagy a talajban lévő micélium mintázása), mind megvannak a saját előnyei és hátrányai is (Buscot *et al.* 2000; Horton 2002; Allen *et al.* 2003; Schmidt és Lodge 2005; Koide *et al.* 2005; Avis *et al.* 2006; Dickie és FitzJohn 2007). Ezért nem meglepő, hogy a különböző módszereket alkalmazó felmérések lényegesen eltérő adatokat eredményezhetnek (pl.: Peintner *et al.* 2007). Ennek következtében az EM gombaközösségek részletes biodiverzitásának a feltárása csak a föld feletti vagy csak a föld alatti megközelítéssel nagyon nehéz. Egy EM gombaközösség biodiverzitásáról szóló részletes adatsor önmagában is értékes információval bír, azonban talán még lényegesebb kérdés, hogy mit árul el annak az ökoszisztémának a működéséről amiben előfordul. Ezért érdekesebbnek tűnik azt megvizsgálni, hogy a különböző módszerekkel nyert adatokból hasonló következtetések vonhatók-e le a vizsgált ökológiai folyamatok tekintetében, mint a fajlisták hiánytalan feltárására koncentrálni. Hogy a fenti felvetésre válasz kaphassunk, áttekintettük azokat a tanulmányokat, amelyek az EM gombaközösségek vizsgálatokor mind föld feletti (termőtestes), mind föld alatti (mikorrhiza a növény vékony-gyökérzetén) felvételezési módszert is alkalmaztak. Végül, a tanulmányokat elemezve, áttekintjük az EM gombaközösségek ökológiai vizsgálataiban alkalmazott módszerek előnyeit és hátrányait.

4.2.2. Módszerek

Számos kereső programot felhasználva, valamint a saját cikk adatbázisunkra támaszkodva 34 tanulmányt találtunk, amely az EM gombaközösségek feltárásakor a vizsgálat során

termőtestes és mikorrhizás felvételezési módszert is alkalmazott (Függelék 1., 2. Táblázat (Tóth és Barta 2010)). Mind a célkitűzések, mind a vizsgálatok során alkalmazott módszerek nagyban variáltak. Azonban két fő kategóriát sikerült felállítanunk: az első kategóriába tartozó tanulmányok az élőhely vizsgálata során termőtestes és mikorrhizás felvételezést is alkalmaztak, hogy összevethessék a különböző módszer által nyújtott eredményeket és így becsüljék a módszerek hatékonyságát. A második kategóriába tartozó tanulmányok termőtestes és mikorrhizás felvételezési adatokat elemeztek, hogy megállapítsák hogyan változtak a gombaközösségek egy környezeti faktor, vagy kezelés hatására, illetve megállapítsák alkalmaz-e ezen módszerek a környezeti változások indikálására.

4.2.3. Eredmények

4.2.3.1. Tanulmányok az EM gombaközösségek kompozíciójáról

Amikor a vizsgálat célja egyszerűen csak a termőtestes és mikorrhizás módszerek révén az EM gombaközösségek struktúrájának (fajlista, fajgazdagság, abundancia, diverzitás, eloszlás) a meghatározása volt, a két különböző megközelítés általában eltérő eredményeket szült (Tóth és Barta 2010 1., 2. táblázat; lásd Függelék). Azonban ettől eltérő (hasonló struktúrát mutató) eredménnyel is találkozunk. Nara és kollegái (2003a,b) például azt találták, hogy a vékony-gyökérzetben az EM gombaközösség fajösszetétele szorosan egybevág a termőtestes vizsgálat eredményeivel a Fuji hegyen található vulkanikus sivatag korai szukcessziójában. Néhány mélyrehatóbban tanulmányozott taxon esetén szintén hasonlóságot találtak a föld feletti és föld alatti vizsgálati eredmények között, mint például a *Paxillus involutus* (Laiho 1970), a *Suillus grevillei* (Zhou *et al.* 2001), a *Hebeloma cylindrosporum* (Guidot *et al.* 2002), egyes *Russula* fajok (Avis *et al.* 2003; Matsuda és Hijii 2004; Palmer *et al.* 2009), a *Suillus pictus* (Hirose *et al.* 2004, Kikuchi és Futai 2003), a *Pisolithus microcarpus* (Ducousso *et al.* 2004), a *Tylospora fibrillosa* (Carfrae *et al.* 2006), a *Tricholoma matsutake* (Lian *et al.* 2006) és négy Hypogaeus genera esetén (Luoma *et al.* 1997 cf: Valentine *et al.* 2004). Ezek a tanulmányok számottevő egyezőséget találtak egy területen belül a termőtestek térbeli kiterjedése és a biomassa értékei, valamint ugyanehhez az egyedhez vagy fajhoz tartozó micélium kiterjedése és/vagy a vizsgált gyökérzet mikorrhizáltsági foka között.

4.2.3.2. Tanulmányok az EM gombaközösségekről a környezeti változók viszonylatában

Annak ellenére, hogy ismereteink gyorsan bővülnek az EM gombaközösségek ökológiájáról, ahhoz, hogy jobban feltáruljon előttünk az EM gombaközösségek működése még mindig bővítenünk kell a tudásunkat az egy élőhelyen található termőtestek és a hozzá tartozó mikorrhiza viszonyáról. A pontosabb megértés érdekében fontos lenne megtudnunk, hogy egy gomba egyed különböző részeinek (pl.: mikorrhiza, termőtest) a felvételezésével nyert adatok hasonló háttérben húzódó ökológiai folyamatokat jeleznek-e az adott ökoszisztémában. A Föld számos pontjáról (habár főleg az északi féltekéről) rendelkezésre álló adatok számának a növekedése lehetővé tette számunkra, hogy megvizsgáljuk ezt a kérdést. A következő részben röviden áttekintjük azokat a tanulmányokat, melyek során egyidejűleg termőtestes és mikorrhizás felvételezést is végeztek, és ezt összekötötték a vizsgált EM közösség és a mért környezeti változók közötti összefüggések elemzésével is.

Nitrogén fölösleg

Azokból a terepi kísérletekből, ahol nitrogént (N) adtak a talajhoz, vagy a terület erősen nitrogén szennyezett volt (a N sok talaj esetén a fő limitáló faktor a növények számára),

levonhatjuk azt a következtetést, hogy a kezelés kezdete óta eltelt időtartam hosszának jelentős szerepe lehet az EM gombaközösségekben kimutatható változásokra. A rövid távú vizsgálatok szerint a főlöslégen adott nitrogénnek nincs hatása a vékony-gyökérzetben található mikorrhiza közösség fajgazdagságára vagy diverzitására, míg a termőtestes vizsgálat drasztikus diverzitás csökkenést mutatott ki ugyanazon EM gombaközösség esetén (Káren és Nylund 1997; Jonsson *et al.* 2000). Peter és kollégái (2001a) hasonló eredményeket kaptak az első évben, de a két évig tovább folytatott nitrogén adagolás után lényeges változást figyeltek meg. A vékony-gyökérzetben a nagy termőtestet képző fajok (a termőtest > 7 cm) abundanciája lecsökkent, míg a termőtestet nem képző és a reszupinatus (elterülő, nem meghatározott alakú termőtest, a spóratermő réteg a felszínen található; pl.: *Peniophora* genus a Russulales rend *Peniophoraceae* családjából) termőtesttel rendelkező fajok részesedése nőtt. Egy hasonló kísérletben, Lilleskov *et al.* (2001, 2002a) kimutatta, hogy a fajgazdagság, mind a termőtesteket, mind a vékony-gyökérzetet vizsgálva, csökken egy növekvő antropogén eredetű N felhalmozódási gradiensen. Ugyancsak megállapították, hogy míg viszonylag gyors csökkenés mutatkozott a termőtestek abundanciájában és diverzitásában a N főlöslé hatására, addig a mikorrhizáltság szintjén a hatás valamivel lassabban manifesztálódott. Az Egyesült Államokban (Minnesota) Avis és munkatársai (2003) egy 16 évig tartó N fertilizációs terepi kísérletben mérték az EM gombaközösség összetételét, struktúráját, diverzitását. A teljes termőtest fajgazdagság lecsökkent több mint a felére a fertilizációs kezelést kapott területeken, s a diverzitás és az egyenletesség is csökkent. Azt is kimutatták, hogy különböző fajok eltérően reagálnak a kezelésre. A föld alatti (mikorrhiza) válasz hasonló volt ha területi egységenként történt az összehasonlítás, de eltűnt a hatás ha blokkonként analízálták az eredményeket (Avis *et al.* 2003). Lilleskov és munkatársai (2002b) egy másik vizsgálatban ugyancsak felhívják a figyelmet arra, hogy az EM gombák eltérően reagálhatnak a talajban történő N felhalmozódásra. Hasonló eredményt kaptak Carfrae és munkatársai (2006): három éves nitrogén kezelés után a N felhalmozódás visszaszorította a nagy termőtestet képző EM gombák megjelenését a fiatal ültetvényeken. Általánosságban kevesebb termőtest és alacsonyabb EM gomba diverzitás volt a N kezelt területeken. Azonban annak ellenére, hogy ugyancsak a N trágyázott területeken volt a legalacsonyabb a vékony-gyökérzet EM fajgazdagsága és a diverzitása, a termőtestes vizsgálatoktól eltérően a fertilizált területeken volt megfigyelhető a legmagasabb mikorrhizáltsági fok a vékony-gyökérzetben (Carfrae *et al.* 2006). Káren és Nylund (1997), valamint Wiklund és munkatársai (1995) vizsgálatukban ammónium szulfátos kezelést alkalmaztak 4 éven keresztül, s 50%-os csökkenést tapasztaltak a mikorrhizás gombák termőtest számában és a fajgazdagságában a fertilizált területeken. Ezzel ellentétben a föld alatti mintavétel alapján megállapították, hogy a mikorrhizált gyökérvegek száma (aránya a nem mikorrhizáltakhoz képest) nem változott, s az EM gombaközösség fajgazdagsága és diverzitása sem tért el a kontrolltól. Azonban a vékony-gyökérzet biomasszája és így az össz mikorrhizás gyökérvegek száma lefeleződött az ammónium szulfátos trágyázás hatására. Ez felhívja a figyelmet arra, hogy a mikorrhizáltsági adatokat szigorúan véve, tulajdonképpen a vékony-gyökérzet biotomassza adatainak az ismeretében lehet pontosan kiértékelni, mivel ebben az esetben tulajdonképpen ugyancsak 50%-os csökkenés mutatható ki a abszolút mikorrhizáltság terén is. Összegezve a fenti N fertilizációs tanulmányokat megállapíthatjuk, hogy az EM gombaközösségek a N főlöslégre adott válasza a két megközelítéssel vizsgálva egyformán struktúra változást mutat ki az EM gombaközösségekben, azonban ezek a változások hamarabb észlelhetők a termőtestek szintjén, mint a mikorrhizáltság szinten.

Kronoszekvencia tanulmányok

Azon általános megállapítás ellenére, hogy a kétféle (termőtesteken alapuló és a vékony-gyökérzet mikorrhizáltsági fokán alapuló) módszerrel nyert adatok az EM gombaközösségek összetételéről csak kis mértékben fednek át, a következő idő-szekvencia vizsgálatokban az EM gombaközösségek struktúrája hasonlóan változott az idővel, az alkalmazott felvételezési módszertől függetlenül. Peter és munkatársai (2001b) például kimutatták, hogy erdős területek

eltérő korú állományai vagy különböző térbeli struktúrájú állományai elkülöníthetők az EM gombaközösségük által, bármelyik felvételezési módszert használjuk is. Hasonlóan, Visser (1995) kimutatta, hogy mind a termőtestek, mind a gyökérvégek felvételezésével a mikorrhizás gombáknak egy határozott szekvenciája állítható fel, ami szoros összefüggést mutatott az erdőállományok korával amit az adott területen pusztított legutóbbi erdőtűztől számítottak (6, 41, 65 és 122 év). Az EM gomba közösségek tagjait kategóriákba lehetett sorolni, úgymint korai-állapotú, kevert-állapotú és késői állapotú gombák (Visser 1995). Egy másik kutatócsoport, ugyancsak mind termőtestek, mind vékony-gyökérzetek felvételezésével, progresszív növekedést mutatott ki az EM gombák fajgazdagságában egy, különböző korú (6, 12, 30, és 40 éves) állományokból álló Sitka fenyő erdőségben, bár a fajok száma kortól függetlenül elég alacsony volt (Palfner *et al.* 2005). Gebhardt *et al.* (2007) különböző korú (5, 21, 33, 43, és 46 éves) regenerálódó vörös tölgy erdőkben próbálta karakterizálni az EM gombaközösségek diverzitását és a szukcesszióját a termőtestek és az ugyanott a gyökérvégeken talált mikorrhiza morfo-típusok alapján. Mindkét módszer kimutatta, hogy az egyes területek sajátos, az adott állományra jellemző EM gombaközösséggel rendelkeznek, egymáshoz alig hasonlítanak. A legtöbb fajt -mindkét módszer- a 46 éves, háborítatlan erdőtagból mutatta ki.

Az eddigiekkel ellentétben Richard *et al.* (2004, 2005) azt találta, hogy a *Quercus ilex* (Magyaltölgy) erdő kora nem befolyásolja számottevően az EM gombaközösség diverzitását és összetételét a vékony-gyökérzetben. Látni kell azonban, hogy ez a vizsgálat nem különböző korú erdőkben zajlott, hanem egyetlen, 170 éves erdőben vizsgálták a magoncok és idősebb csemeték vékony-gyökérzetét. Ennek megfelelően, a termőtestes vizsgálatot ehhez a kutatási részhez nem tudták felhasználni, hiszen a micéliumok gyakran nagy területű kiterjedése nem teszi lehetővé a tényleges partnernövény meghatározását. A termőtestes vizsgálat kimutatta, hogy ebben az erdőben a vegetáció függőleges rétegződésének növekedésével az EM fajgazdagság csökken. Sajnos a vékony-gyökérzet mikorrhiza vizsgálata nem terjedt ki ennek az összefüggésnek a kutatására. A termőtestes vizsgálat azt is kimutatta, hogy egyes fajok gyakrabban megjelennek vagy az *Q. ilex*, vagy az *Arbutus unedo* (Nyugati szamócafa) közelében, s ezt az eredményt a gyökérvégeken talált mikorrhizák elemzése is alátámasztja, mivel a két partnernövényen kevés volt a közös fajok száma (csak 12.9%; Richard *et al.* 2004). Hollandiában egy terepi vizsgálat során egy szukcessziós dűne ökoszisztémáiban a kúszó v. serevény fűz (*Salix repens*) EM gombapartnerait derítették fel föld feletti (termőtestek) és föld alatti (mikorrhiza) felvételezésekkel, a talajkémiai viszonyokat is figyelembe véve (van der Heijden *et al.* 1999). A tanulmány bemutatta, hogy mindkét felvételezési módszerrel, az EM gombaközösségről nyert adatok alátámasztják a 16 területnek a talajkémiai tulajdonságok (pH és nedvességtartam) alapján 4 habitat kategóriába való besorolását. Ezek a gombaközösségek által is kimutatott élőhely kategóriák tulajdonképpen ennek a dűne ökoszisztémának az egyes szukcessziós fázisai.

Ezek a szukcessziós tanulmányok jelzik, hogy amikor elegendő idő áll rendelkezésre az EM gombaközösségnek, hogy alkalmazkodjon a megváltozott környezethez, mindkét módszerrel azonos következtetések vonhatók le.

Más élettelen környezeti faktorokkal kapcsolatos tanulmányok

Több vizsgálat kutatta, hogy az EM gombaközösségek reagálnak-e a talaj N szintjén kívül más környezeti faktorokra, mint például a talaj típusára, nedvesség tartalmára vagy tápanyag összetételére, ami tulajdonképpen szorosan kapcsolódhat a szukcessziós tanulmányokhoz. Egy Egyesült Államokbeli vizsgálatban kéttűs diófenyő (*Pinus edulis*) erdőkben az EM gombák termőtestszáma, valamint a gyökérvégek mikorrhiza mintázata azonos jellegű kapcsolatot mutatott a talajok tápanyag- és nedvesség-szintjével (Gehring *et al.* 1998). Az EM gombaközösségek fajgazdagsága egyik felmérési módszer eredményei alapján sem állt kapcsolatban az ökoszisztémákban mért produktivitással. A vizsgált két talajtípuson azonos számú ektomikorrhizás gomba fajt találtak, de a faji összetételük eltérő volt (Gehring *et al.* 1998). Egy svéd tanulmányban, ahol több mint 10 évig különböző szintű dolomitos kezelést alkalmaztak, lucfenyve-

sekben (*Picea abies*) az EM gombaközösség struktúráját hasonlították össze (Jonsson *et al.* 1999c). Annak ellenére, hogy a termőtestes és a mikorrhizás felvételezések eltérő gomba taxonokat eredményeztek, a kezelések közötti tesztek bármelyik felmérési módszer esetén hasonló változást mutattak ki az EM gombaközösség szerkezetében. Egy másik vizsgálatban, Jonsson *et al.* (1999a) azt találta, hogy a kis intenzitású erdőtűz nem befolyásolja az átlagosan talált termőtest fajszámot a felvételezési négyzetekben. Ehhez hasonlóan nem volt szignifikáns különbség a vékony-gyökérzetben talált RFLP (restriction fragment length polymorphis) taxonok száma között a kontroll (tűztől elszigetelt) és a tűznek kitett tagok tekintetében. A föld alatti EM gombaközösség azonban a felégetett területeken kevésbé egyenletesen oszlott el. Ezzel ellentétben, Fujimura *et al.* (2005) néhány hónappal egy alacsony intenzitású erdőtűz után öt, jellemzően tűzvész után megjelenő (post-fire) csészegomba genust talált a termőtestes vizsgálatok során, míg a gyökérvégeket ezek közül egyik 'post-fire' *Pezizales* gomba sem kolonizálta. Ezek alapján arra a következtetésre jutottak, hogy ezek a gombák a stabil, zavartalan erdőkben mutualista kapcsolatban élnek a növényekkel, míg zavarás után ezt felváltja egy szaprotróf életmód addig, amíg a rendszer vissza nem áll a korábbi állapotába. Azonban ez az eredmény adódhatott az alkalmazott mikorrhiza felvételezési módszer alacsony hatékonyságából is, így a kérdés tisztázásához további vizsgálatok szükségesek. Ecuadorban, egy füves terület beerdősítése után vizsgálták a tájidegen Monterey-fenyő (*Pinus radiata*) mikorrhizás gombaközösségét (Chapela *et al.* 2001). Az eredeti élőhelyén növekvő Monterey-fenyő vékony-gyökérzetén lévő EM gombaközösséhez képest Ecuadorban extrém csökkenést tapasztaltak az EM gombaközösségben, csak három fajt (*Suillus luteus*, *Thelephora terrestris* és *Rhizopogon vulgaris*) találtak a termőtestes vizsgálat során. Ezt a fajszám csökkenést a gyökérvégeken talált mikorrhizák DNS alapú fajazonosításával is alátámasztották. A Cseh Köztársaságban Peter és munkatársai (Peter *et al.* 2008) egy erősen leromlott erdőállományban tanulmányozta az EM gombaközösséget és felmérték, hogy esetlegesen a hiányzó EM-s gombapartner az oka a regenerálódás elmaradásának. Az EM gombaközösség fajgazdagsága a vékony-gyökérzetben szignifikánsan alacsonyabb volt a súlyosan károsult területeken a másik két, kevésbé zavart területhez képest. A termőtestes vizsgálat még drasztikusabb csökkenést mutatott ki a fajgazdagságban.

Tanulmányok biotikus környezeti faktorokkal

Néhány tanulmány azt vizsgálta, hogy a habitat méretei („sziget nagyság”) és izolációja hogyan befolyásolja az EM-s fajgazdagságot. Peay *et al.* (2007) kimutatta, hogy a „sziget méret”-nek nagy hatása van az EM-s közösség struktúrájára. Az össz-fajszám szignifikánsan növekedett a habitat nagyságával, az alkalmazott felmérési módszertől függetlenül. A legközelebbi EM-s kolónia távolsága önmagában gyenge előjelzője volt a fajgazdagságnak, mivel csak a legnagyobb „szigetek” esetén találtak negatív korrelációt a fajszám és a legközelebbi EM kolónia távolsága között. Durall *et al.* (1999) az erdőkben található lékek (tisztások), valamint a folt-vágások hatását vizsgálta az EM gombaközösségek diverzitására és biomasszájára, hogy javaslatokat tehessen az optimális erdészeti kezelések kiválasztásához mind faanyag, mind az ehhez gombagyűjtés szempontjából. Azt találták, hogy a termőtestek fajgazdagsága egy 100 méteres transzekt mentén csökkent, ahogy a lék nagysága nőtt. 1995-ben a léknagyság becsült küszöb értéke (az a lék-terület nagyság, amitől a fajgazdagság nagymértékben lecsökken) 214-950 m²volt, míg 1996-ban ez 629 és 950m² közé esett. A vékony-gyökérzet EM gazdagsága a magoncokon ugyancsak finoman csökkent az összefüggő erdőtől való távolság növekedésével. A maximum EM fajgazdagság a 7 m-re vagy annál közelebbi magoncokon volt mindkét (cédrus (*Cedrus* sp.), nyugati bürök (*Tsuga heterophylla*)) vizsgált fafaj esetén.

4.2.3.3. Miért olyan kicsi az átfedés a fajösszetétel tekintetében a föld feletti és a föld alatti felvételezések eredményeiben?

Ebben a fejezetben a korábban elemzett tanulmányok segítségével megvizsgáljuk milyen okok eredményezhetik a kétféle felvételezési módszerrel nyert fajlisták eltérését.

Szórványos termőtestképzés, különböző szexuális-aszexuális szaporodási viselkedés

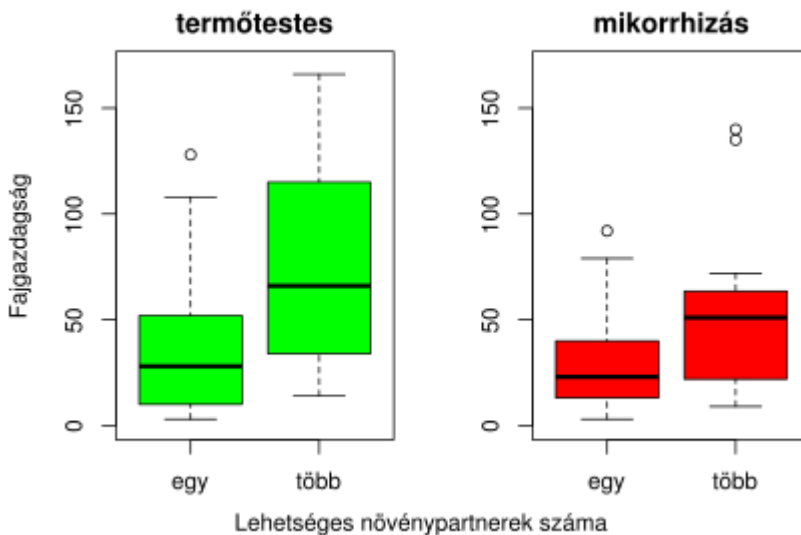
Gyakran emlegetett gyengesége a termőtesteken alapuló felméréseknek a szórványos, nem predikálható termőtestképzése az adott fajnak. Ezen sztochasztikus megjelenés következtében számos faj kimaradhat a listáról a termőtestes felvételezések során (Gehring *et al.* 1998). A mikorrhizákról molekuláris módszerekkel nyert adatok azt jelzik, hogy számos EM-s gombafaj nem túl gyakran képez szexuálisan spórát. Ennek több oka is lehet: Előfordulhat, hogy a szexuálisan képzett spóra nem annyira fontos az adott faj szaporodásában, mint azt korábban feltételezték (Sanders 2004). Tanulmányok alapján azonban a legmeghatározóbbnak az tűnik, hogy a spóráképzés (termőtestképzés) nagy mértékben függ a környezeti feltételektől.

Vizsgálatok és tapasztalatok rávilágítottak, hogy a termőtestképzést erősen befolyásolják az uralkodó éghajlati és az adott időjárási viszonyok, így sok kutató legalább 5-10 éves vizsgálati időt tart szükségesnek ahhoz, hogy értékelhető információkhoz jussunk egy adott közösségről (Hering 1966; Arnolds 1988a). Azonban ez az ökológiai vizsgálatok jelentős részénél túl hosszúnak tűnik és talán elkerülhető, vagy legalábbis csökkenthető egy jól megválasztott felvételezési módszerrel (pl.: Feest 1999). Másrészt, ha hosszútávon képesek vagyunk követni ezt a többé-kevésbé szabálytalan termőtestképzési mintázatot, értékes információkat nyerhetünk az adott ökoszisztéma működéséről. Ugyancsak az éghajlat szerepére hívják fel a figyelmet a termőtestes vizsgálatok során Gehring és munkatársai (Gehring *et al.* 1998). Szerintük a termőtestes vizsgálatok nem informatívak a száraz területeken, ahol a termőtestképzés ritka és potenciálisan eltolódik néhány faj irányába. Azonban az adatok információtartalmának megítélése függ a vizsgálat céljától. Ha valaki például az adott száraz élőhelyen az EM-s gombák funkcionális aktivitását szeretné feltérképezni, a termőtestes vizsgálat adatai is hasznos információkat nyújthatnak. Azonban nem csak a változó időjárási viszonyok okozhatják a sporadikus termőtestképzést. Garden és Bruns (1996) például nem észlelt nagy különbséget a fajdiverzitásban a vizsgált három termőtestképzési szezonban annak ellenére, hogy az éves átlagos csapadék mennyisége nagymértékben eltért az évek során. Peter *et al.* (2001b) egy három éves vizsgálat során hasonló eredményekről számol be: a tíz leggyakoribb faj nem változott az évek során, annak ellenére, hogy az évek között az időjárási viszonyok jelentősen variáltak az adott időszakban. Sőt, az időjárás kiszámíthatatlanságából adódó bizonytalansági tényező csökkenthető vagy minimalizálható. Egy lehetséges módja ennek, hogy a szaprotróf gombaközösséget kontrollnak használjuk. Sok tanulmány utal arra, hogy a szaprotróf gombaközösségben nem történt változás a kísérlet eredményeként, amikor a kísérleti kezelés közvetlenül csak az EM-s gombák környezetében történt (e.g., Peter *et al.* 2001a). Míg az időjárási viszonyok azonnal hatnak mindkét életmódú gombaközösségre (Wiklund *et al.* 1995). Így, a szaprotróf és a mikorrhizás gombaközösség egymáshoz viszonyított arányában bekövetkező változások követésével már igen korán és precízen észlelhetjük az EM gombák számára zavaró hatásokat.

Mint termőtest képzést befolyásoló tényező, az időjárás mellett, az EM-s gombák termőtestképzése szorosan köthető a gyökerekbe jutó aktuális fotoszintetikus termékek mennyiségéhez (Högberg *et al.* 2001). Kutatásokból az is kiténik, hogy kedvezőtlen körülmények között, sok EM-s gomba első lépésben felhagy a termőtestképzéssel (egyfajta trade-off-ként a szexuális szaporodást feladja a túlélésért), s új forrás elosztási prioritás valósul meg (pl.: Last *et al.* 1979; Kuikka *et al.* 2003). Ez azonnal érzékelhető változást hoz a termőtesteken alapuló felmérések révén feltárt EM gombaközösségben. Högberg *et al.* (2001) például a termő-

testképzésben bekövetkezett változásokat vizsgálta azután, hogy a fotoszintetikus termékek gyökér felé történő áramlását megakadályozta a fa hancsrészének mellmagasságban történő körbemetszésével. Két hónappal a kezdeti kezelés (tavasszal) után a termőtestek látványos elmaradása volt tapasztalható a körbemetszésnek köszönhetően. Augusztusban még gyorsabb, 2-3 napon belüli válaszreakciót figyeltek meg. Ehhez hasonlóan, Last *et al.* (1979) tanulmánya a termőtestképzés kimagasló visszaesését mutatta ki a fák leveleinek eltávolítása után. Ezzel szemben a gyökerek mikorrhizáltsági szintje nem változott. További fontos eredmény, hogy új termőtestek képzése szinte azonnal abbamaradt (2 napon belül) a levéltávolítás után. A fák, melyek az EM gombák leggyakoribb partnerei, szinte órákon/napokon belül válaszolnak a kezelésekre, például a levegő megemelkedett CO² szintjére, ami indukálhatja a föld alatti szimbióták válaszát is. Mivel az EM-ás gombák nagy mértékben függnek az aktuális asszimilátumok mennyiségétől (ahogyan ezt kimutatták mind laboratóriumi, mind terepi kísérletekben: Söderström és Read 1987; Lamhamedi *et al.* 1994; Högberg *et al.* 2001), ezért a megváltozott szénutánpótlásra az EM gombák nagy valószínűséggel már rövid idővel a növény válasza után fiziológiailag reagálnak. Ezzel összhangban kimutatták, hogy az EM gombák funkcionális aktivitása igen hamar, számottevően megváltozik (pl.: megváltozott enzim aktivitási profil [François és Garbaye 2009], változás a termőtestképzési aktivitásban [Last *et al.* 1979]), azonban ez nem detektálható a gyökérvégek mintázásával, ami megnehezíti a zavaró hatások ilyen módon történő korai kimutatását. Érzékelhető változásokhoz a mikorrhiza közösség összetételében hosszabb idő szükséges (Fransson *et al.* 2001). Ezzel szemben egy alapfelmérés után (egy vagy két évet ajánlunk, a termőtestképzés magas környezeti érzékenysége miatt; Last *et al.* 1979; Högberg *et al.* 2001) a termőtest produkció monitorozásával és az adatok elemzésével – vizsgálatunk szerint – egy nagyon korai szignálját kaphatjuk az ökoszisztémát megváltoztató folyamatoknak. Ebből következően, a nem predikálható természete ellenére, a termőtestes közösségfelmérés egyfajta plusz információtartalommal bír, nem csak a közösség összetételéről ad tájékoztatást, de az ökoszisztémában a háttérben zajló működési folyamatokról is.

Hogy meghatározzuk azokat a kulcsfontosságú környezeti faktorokat, amelyek befolyásolják az EM-s gombaközösségek fajgazdagságát, nem parametrikus statisztikai tesztekkel (Spearman-féle rang korreláció, r_s ; Kruskal-Walis nem-parametrikus ANOVA, χ^2 ; és Wilcoxon páros rang teszt, W) analizáltuk az áttekintett tanulmányok eredményeit. Ahogy vártuk, erős szignifikáns kapcsolatot találtunk a partnernövény kora és (i) a termőtestek fajgazdagsága ($r_s=0.63$, $p<0.001$, $n=36$), valamint (ii) a vékony-gyökéren talált mikorrhiza közösség fajgazdagsága között ($r_s=0.52$, $p=0.001$, $n=35$), külön-külön (4.2.1. ábra). A termőtestes vizsgálatok ugyancsak szignifikánsan fajgazdagabb közösséget találtak azokban az erdőkben, ahol több mint egy feltételezett partnernövény fordult elő, összehasonlítva azokkal az erdőkkel ahol csak egy feltételezett partnernövény volt ($W=74.5$, $p=0.018$, $n=38$) (4.2.2. ábra), s ugyanez a trend látszódik a föld alatti mikorrhiza fajgazdagság esetében is ($W=91$, $p=0.087$, $n=37$) (4.2.2. ábra). Ez azt feltételezi, hogy az EM gombaközösség fajgazdagsága korrelálhat a potenciális partnernövények diverzitásával, ami erős kapcsolatot jelez a két trofikus szint között. Mindazonáltal, az erdők típusa (lombhullató, örökzöld vagy kevert) nem befolyásolta az EM fajgazdagságot, sem föld felett, sem föld alatt vizsgálva (föld felett, $\chi^2=3.72$, $df=2$, $p=0.156$; föld alatt, $\chi^2=2.61$, $df=2$, $p=0.272$). Hangsúlyoznunk kell, hogy a különböző metodikai megközelítéssel végzett vizsgálatok azonos eredményre jutottak a vizsgált környezeti változók tekintetében.



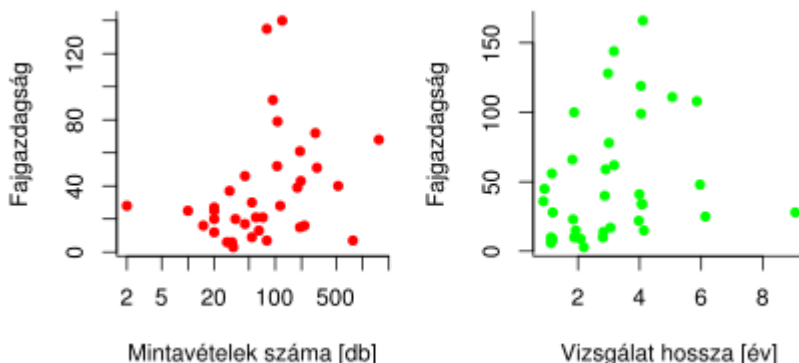
4.2.2. Ábra: A növénytársulás homogenitása és a talált ektomikorrhizás gombafajok száma a két vizsgálati módszerrel. Az áttekintett tanulmányok eredményeit analizálva ugyancsak pozitív összefüggést találtuk az EM gombaközösség fajgazdagsága és a lehetséges partnernövény fajok száma között, az alkalmazott módszertől függetlenül (Wilcoxon rank sum test, Termőtestes vizsgálat: $W=74.5$, $p=0.018$, $n=38$; Mikorrhizás vizsgálat: $W=91$, $p=0.087$, $n=37$).

Felmérési módszerek és mintavételezési erőfeszítések

A két felmérési módszer által jegyzett legnagyobb abundanciájú EM-s gombafajok egy adott területen gyakran eltérőek. Azonban, ahogy az a függelék 1. táblázatból ki is derül (citálva: Tóth és Barta 2010), a legtöbb vizsgálat (32-ből 17) csak a termőtestek számát vette alapul a biomasszabecsléshez ami nem a legpontosabb jelzője a biomasszának (Tóth és Feest 2007, 4.1. fejezet). Amikor a biomassza sokkal pontosabban volt mérve (csak 4 vizsgálatban, az összegyűjtött és megszártított termőtestek tömegét mérték le), az átfedés nagyobb volt a föld feletti és a föld alatti vizsgálati eredményekben (Hirose *et al.* 2004; Chapella *et al.* 2001; Nara *et al.* 2003 a,b; Gardes és Bruns 1996). További eltérést okozhat a két módszer által nyújtott eredményekben, hogy a legtöbb vizsgálatban a két módszer között nagy eltérés mutatkozik a mintavételi erőfeszítésekben, mind idő, mind mintanagyság tekintetében. Gyakran egészen rövid periódusú felvételezést is elegendőnek tekintenek ahhoz, hogy érvényes becsléseket és megállapításokat tegyenek a vékony-gyökérzet EM-s gombaközösségről. A termőtestes vizsgálatok átlagosan 3.054 évig tartottak ($SD=1.77$, $n=37$), míg a gyökérvégek mintázására fordított idő szignifikánsan rövidebb volt (átlagosan 1.97 év, $SD=1.18$, $n=36$, $W=919$, $p=0.004$), és gyakran csak egyszeri mintavétel történt (pl.: Dahlberg *et al.* 1997; Jonsson *et al.* 1999c; Taylor 2002; Fujimura *et al.* 2005; Chen *et al.* 2007). Koide *et al.* (2007) kimutatta, hogy egy közösségben eltérő időben lehetnek jelen a különböző EM-s fajok és emiatt a szezonális miatt számos faj kimaradhat a gyökérvégek felvételezésből a rövid és szabálytalan mintavételi eljárásoknak köszönhetően. Előfordult, hogy a két különböző módszerrel végzett felvételezést nem azonos évben végezték el (pl.: van der Heijden *et al.* 1999; Valentine *et al.* 2004), vagy nem is ugyanabban a felvételezési négyzetben (pl.: Dahlberg *et al.* 1997). Ezek a módszerbeli különbségek ugyancsak hozzájárulhatnak az eredményekben mutatkozó eltérésekhez. Mindezekhez hozzájön még az is, ahogy Taylor (2002) demonstrálta, hogy a vékony-gyökérzet mikorrhizás közösségében az alacsony abundanciájú fajok rendszerint kimaradnak a felvételezésekből, a

fajok igencsak foltos és sztochasztikus elrendeződésének köszönhetően, s így az eredményeket nagy mértékben befolyásolhatja a felvételezések, a minták száma. A talajminták száma 2 és 1536 között változott, ami átlagosan 156,6 (SD=278,6, n=37) mintát jelent vizsgálatonként (Függelék; Tóth és Barta 2010 1. táblázat). Ez szignifikánsan nagyobb, mint a termőtestes felmérések száma (átlag: 22,75, SD=25,4, n=32, range 1-100; W=188,5, $p<0.001$). A talajmintavétel mélysége is számottevő hatással lehet a mintánk fajösszetételére és fajgazdagságára (Fransson *et al.* 2000; Rosling *et al.* 2003; Hirose *et al.* 2004). Az áttekintett tanulmányokban a talaj-mitavétel maximális mélysége széles terjedelemben, 1 és 40 cm között variált (átlagos mélység 17,63 cm, SD=8,18, n=30), de gyakran egy vizsgálat folyamán is változott (pl.: Garden és Bruns 1996; van der Heijden *et al.* 1999; Jonsson *et al.* 2000; Függelék; Tóth és Barta 2010 1. táblázat). Rosling *et al.* (2003) kimutatta, hogy a vékony-gyökérzet leginkább az organikus rétegeket hálózza be, de számottevő mikorrhizás gyökérvég fordul elő a mélyebb, ásványos rétegekben is, és a különböző talaj profilokat eltérő gombák foglalják el. Így a nem teljes talajprofil mintázó felvételezésekből kimaradhatnak fajok, s ez is hozzájárulhat ahhoz, hogy a két módszer révén készített fajlistánk nem vág egybe.

Az áttekintett tanulmányokat analízálva a vizsgálatok során a metodikai változók közül (a vizsgálati terület nagysága, a talajminták mélysége, a talajminták száma, összes talajminta mennyisége, a vizsgálat időtartama, a felvételezések száma és a molekuláris fajazonosításhoz használt gyökérvégek száma) csak a talajminták számának volt szignifikáns hatása a vékony-gyökérzet becsült EM-s fajgazdagságára ($r_s=0.40$, $p=0.014$, $n=36$) (4.2.3. ábra). Eszerint, azok a vizsgálatok, amelyek több talajmintát vettek szignifikánsan nagyobb fajgazdagságot mutattak ki a vékony-gyökérzeten, míg a többi változónak nem volt kimutatható hatása a gyökérvégeken található mikorrhiza közösség fajgazdagságára. A termőtestes felmérések esetében a vizsgálat időtartama bizonyult szignifikáns változónak a termőtestek fajgazdagságára nézve ($r_s=0.41$, $p=0.011$, $n=37$) (4.2.3. ábra), míg a felvételezések száma, vagy a vizsgálati terület nagysága nem volt számottevő hatással a megfigyelt termőtestes fajgazdagságára.



4.2.3. Ábra: **Módszertani változók hatása a talált fajok számára.** A metodikai változók (talajminta mélysége, térfogata, száma, a vizsgált gyökérvégek száma, felmérési alkalmak száma, vizsgálati terület nagysága, vizsgálat hossza) közül, mikorrhizás vizsgálatok esetén csak a talajminták számának (Spearman rang korreláció $r_s=0.40$, $p=0.014$, $n=36$), valamint a termőtestes vizsgálatok esetén csak a vizsgálat időtartamának volt szignifikáns pozitív hatása a fajgazdagságra (Spearman rang korreláció $r_s=0.41$, $p=0.011$, $n=37$).

Számos nem azonosított RFLP típus

Egy másik okozója lehet a különböző eredményeknek a gyökér-végek vizsgálata során talált számos azonosítatlan RFLP típus. Jelenleg az a fő probléma a molekuláris ITS-RFLP fajazonosítási módszerrel, hogy ha magában alkalmazzuk igen magas marad az azonosítatlan típusok száma (átlagosan 55.8%, SD=21.5%, n=36, (Függelék; Tóth és Barta 2010 2. táblázat). Ez az alacsony hatékonyság (i) a korlátozott számú és (ii) a GénBankban megnevezett rITS (ribosomal internal transcribed spacer, génen belüli néma átíródo régiók) szakaszok szűk filogenetikai lefedettségéből adódik, valamint (iii), hogy a becsült fragmentek mérete számottevően variál, és (iv) szignifikánsan eltérő intraspecifikus variációk léteznek a geográfiai skálára nézve (Kárén *et al.* 1997). Számos recens tanulmány (Kárén *et al.* 1997; Buscot *et al.* 2000; Sanders 2004) figyelmeztet, hogy amíg nem ismerjük az egy egyeden belüli, az azonos fajhoz tartozó egyedek közötti és a különböző fajokhoz tartozó egyedek közötti genetikai variációk valódi mértékét, addig nagyon nehéz megmondani, hogy az adott mintánk szekvencia diverzitása valójában mit jelent. Smith *et al.* (2007a) egy tölgyerdőben 68 EM-s gombafajt begyűjtve az egy fajon belüli és az egy egyeden belül a termőtestek közötti ITS variációt vizsgálta a termőtestekből és gyökérmintákból származó DNS szekvenálásával. 27 faj esetén szignifikáns fajonbelüli ITS variációt talált, ami durván a vizsgált taxonok 40%-t érintette. Habár a fajon belüli ITS variáció általában alacsony volt (0.16-2.85%, átlag: 0.74%), a vizsgált gombaközösségekben széleskörűen elterjedt volt. Aanen *et al.* (2000, cf. Buscot *et al.* 2000) a *Hebeloma mesophaeum* dikariotikus hifájában lévő két sejtmag homológ kromoszómája között szintén különbséget talált, ami nagyrészt hozzájárult a szekvencia variációhoz. Közelmúltból származó publikációk figyelmeztetnek, hogy félrevezető szekvencia információkat találhatunk a GenBank-ban, s ezáltal megnő az esélye, hogy BLAST keresésekkel félreazonosítjuk az ismeretlen fajt (Douglas *et al.* 2005). Ugyancsak rámutattak arra a tényre is hogy a becslések alapján a gombagyűjteményekben található taxon-diverzitás 70%-a még nincs is reprezentálva a GenBank-ban (Brock *et al.* 2009). Ezek a gyengeségek a közeljövőben nagy valószínűséggel lecsökkennek vagy el is tűnnek. Analíziseink rávilágítottak, hogy minél recensebb a tanulmány, annál nagyobb számú explicit meghatározott fajt mutattak ki a gyökérvégek mikorrhiza vizsgálatai egy területről ($r_s=0.35$, $p=0.046$, $n=32$), és ugyancsak trend mutatkozott, hogy nagyobb fajgazdagságot találtak ($r_s=0.31$, $p=0.079$, $n=33$), míg nem volt korreláció a fajgazdagság és a vizsgálat időpontja között a termőtestes vizsgálatok esetén ($r_s=0.06$, $p=0.738$, $n=32$). Ez jelezheti, hogy az alkalmazott gyökérvég vizsgálati módszerek folyamatosan fejlődnek. Jelenleg azonban azokban a vizsgálatokban, ahol az EM-s gombaközösséget a vékony-gyökérzetet mintázva kutatják, a legtöbb esetben még mindig termőtesteket is be kell gyűjteniük ahhoz, hogy a gyökereken talált fajokat pontosan meg tudják határozni. Horton (2002) állítása szerint nagyobb fajgazdagságot kapunk a gyökérvégek adatait analizálva, mint a termőtestes adatokat analizálva. Mindazonáltal az áttekintett tanulmányok alapján (37db) úgy tűnik, hogy a termőtestes vizsgálat becslő pontosabban a fajgazdagságot, mivel az analízisek alapján a mikorrhizás vizsgálaton alapuló analízisekhez képest a szimbióta fajok száma magasabb, ha a termőtestes felmérésen alapul (termőtestes fajgazdagság medián= 35, mikorrhizás fajgazdagság median= 27, $n=37$, $W=164.5$, $p=0.008$), és ugyancsak több explicit fajnevet eredményez, mint a gyökérvég vizsgálata (a pontosan meghatározott fajok száma a gyökérvégeken: medián=11, $n=35$, $W=8.5$, $p<0.001$). Az áttekintett tanulmányok 73%-a (37-ből 27) talált nagyobb fajgazdagságot a termőtestes vizsgálat alapján, mint a gyökérvégek vizsgálatával (Függelék; 2. táblázat (Tóth és Barta 2010). Meg kell említenünk, hogy sok esetben a termőtestek morfológiai vizsgálatával történő fajazonosítás sem egyszerű, különösen az úgynevezett problematikus genusoknál, mint például a *Cortinarius*, *Inocybe* és *Russula*, ahol a faji szintű azonosítás nagy tapasztalatokkal bíró specialistákat igényel.

Fajok nem feltűnő (reszupinátus) termőtesttel

A különböző felvételezési módszerekkel kapott eredmények eltérésének egy másik oka lehet a gyökéren a nem feltűnő (pl.: reszupinátus), valamint a föld alatti (hipogeous) termőtesttel rendelkező fajoknak a nagy részesedése (23-41%, Jonsson *et al.* 2000; 51.1%, Smith *et al.* 2007b). Az áttekintett tanulmányok több mint a felében (56.25%-ban, vagy 32-ből 18 esetben, 6 esetben nem derült ki, Függelék; 2. táblázat (Tóth és Barta 2010) olyan faj volt domináns a gyökéren, ami nem rendelkezik termőtesttel, vagy a termőtest alig észrevehető. A *Cenococcum geophilum*, egy aszexuálisan szaporodó faj, jól reprezentálja ezt a csoportot. A vizsgálatok körülbelül 30%-ban a *C. geophilum* benne volt az első három leggyakoribb faj között, a föld alatti felvételezések alapján (Függelék; 2. táblázat (Tóth és Barta 2010). Több oka is lehet ennek, a széleskörű ökológiai és geográfiai elterjedés mellett közrejátszhat az is, hogy mikorrhizája könnyen megkülönböztethető morfológiai bélyegekkal bír, s így könnyen beazonosítható. (Douhan és Rizzo 2005). Nyilvánvalóan, azok a fajok, melyek nem rendelkeznek feltűnő termőtesttel könnyen kimaradhatnak a termőtestes felvételezésekből, különösen azért, mivel legtöbbször az EM-ás gombaközösség vizsgálatakor nem gyűjtik, vagy számolják a reszupinátus, vagy a föld alatti (hypogeous) termőtesteket. Az átfogóbb és gondosabb vizsgálatok jelzik, hogy ez komoly probléma lehet. Egy svéd boreális erdőben végzett vizsgálat szerint (Köljalg *et al.* 2000) a tomentelloid gombák (taxon reszupinatus termőtesttel) részesedése a föld alatti EM gombaközösségben eléri az 1-8%-ot. Így ez a taxon nagy fontossággal bír ezekben a boreális erdőkben. Egy közelmúltban végzett vizsgálatban, az átfogó és körültekintő termőtestes vizsgálatnak köszönhetően Smith és munkatársai (Smith *et al.* 2007b) kimutatták, hogy amellet, hogy számos faj formált föld feletti (epigeous) termőtestet (55.1%), a begyűjtött fajok 26.8%-a föld alatti termőtestet, 18.5%-a reszupinátus termőtestet képzett. Eszerint, a gyűjtött fajok közel felének (44.9%) nehezen észrevehető termőteste volt, amelyek könnyen figyelmen kívül maradhatnak egy kevésbé alapos felvételezés során. Mivel a vizsgálat során nem csak a föld feletti, feltűnő termőtesteket gyűjtötték be, a termőtestes és az EM-ás gyökérvégek felvételezésével nyert adatok hasonlósága a 20%-ról 45%-ra emelkedett.

Ektomikorrhizas vagy szaprotróf?

Számos tanulmány kimutatta, hogy sok gombafaj nem rendelkezik egyértelmű táplálkozási státusszal, azaz az EM-ás gombák könnyedén elmozdulnak a parazita-szimbionta-szaprofita kontinuumon (pl.: Lilleskov *et al.* 2002b, Koide *et al.* 2008). Néhány EM gomba, igaz korlátozott mértékben, de képes hasznosítani a cellulózt és más komplex szénforrást, s a ligninbontásért felelős gének sok helyen felbukkannak az EM-ás gombákban (Chen *et al.* 2001). Vizsgálataik alapján Murat és kollégái például arra a következtetésre jutottak, hogy a trüflák (szarvasgombák) különböző táplálkozási stratégiákat (szaprotróf, endofita, szimbiózis) használhatnak aszerint, hogy az adott életciklusban milyenek a környezeti feltételek (Murat *et al.* 2005). Fujimura *et al.* (2005) hasonló viselkedést feltételez a felégett területeken növe csészegombák (*pezizales*) esetében is (lásd feljebb). Mindazonáltal Taylor és Alexander (2005) arra a következtetésre jutott, hogy nincs egyértelmű bizonyíték arra, hogy partnernövény hiányában az EM-ás gombák közül egy is véghezvigye az életciklusát. Továbbmenve a témában Hibbett *et al.* (2000) szerint a mikorrhiza nagyon variábilis, evolúciósan dinamikus kapcsolat (többször is kialakult) és egyáltalán nem biztos, hogy a nagygomba családok monofiletikus, természetes egységek. A legújabb izotópos vizsgálatok, amelyek során megmérték a termőtestekben a stabil $\delta^{15}\text{N}$ és $\delta^{13}\text{C}$ izotópok mennyiségének természetes arányát, megállapították, hogy bizonyos családokban, mint például a Tricholomataceae és Cortinariaceae taxonokban nagy számban fordulnak elő szaprotróf de EM-ás fajok is (Taylor *et al.* 2003; Trudell *et al.* 2004). Sok genus, ami ektomikorrhizásként ismert szintén nem monofiletikus és ezért néhány faj alapján a genus szintre következtetni, általánosítani akár jelentős hibát is eredményezhet. Rinaldi *et al.* (2008) felhívta a figyelmet, hogy habár számos genus EM-ként van elkönyvelve, bizonyos tanulmányokban hiányoznak a bizonyítékok a hipotetikus EM-ás státus alátámasztására. Ezért körültekintően kell

eljárni amikor egy társulásszintű vizsgálatban az EM-ás és szaprofita gombák listáját, már publikált információk alapján állítjuk össze. Így a felvételezett gombaegyed kétséges (mind az aktuális, mind a faji szintű) táplálkozási státusza ugyancsak okozhat eltérést az eltérő felvételezési módszerek által nyújtott adatokban.

Kriptikus fajok

A gomba fajok definícióját már számos szerző áttekintette (pl.: Taylor *et al.* 2000). Ennek eredményeképpen számos fajfogalom van jelenleg is használatban. Ilyen a morfológiai faj (a fajok jól elkülönülő morfológiai karakterekkel bírnak), a filogenetikai faj (a filogenetikai fán genetikailag és evolúciósan elkülönülő terminális taxonok) valamint az Operatív Taxonómiai Egység (Operational Taxonomic Unit, OTU, DNS szekvenciák) 95-99%-os azonosságán alapul; Taylor *et al.* 2000). A nagygombák között számos reprodukciósan izolált rejtett (kriptikus, „cryptic”) faj létezik, amiket morfológiailag nehéz elkülöníteni egymástól, mivel hiányoznak a taxonómiai azonosításhoz szükséges eltérő morfológiai bélyegek (Sato és Murakami 2008). Erre a jelenségre, ami egy helyett több fajt eredményezhet a gyökérvégek elemzésekor, még a legközségebbi taxonok esetében is találunk példát (pl.: *Amanita muscaria* fajcsoport, Geml *et al.* 2006; *Cenococcum geophilum* fajcsoport, Douhan és Rizzo 2005). A kriptikus fajok kimutatásához nagyon pontos szekvencia analízis szükséges, csak RFLP tipizálás nem elégséges (Sato és Murakami 2008). Mindazonáltal ez a mintabeli eltérés kiküszöbölhető, vagy legalább csökkenthető ha nem csak a gyökérvégek mikorrhizáit szekvenáljuk, hanem a termőtesteket is.

4.2.4. Diszkusszió

A tanulmányunk célja volt, hogy rávilágítson arra, hogyan adhatnak eltérő adatokat az EM-ás gombaközösségek felmérését célzó különböző felvételezési módszerek és hogy ez a jelenség miként hat az ökológiai szempontú vizsgálódások eredményeire. A különböző felvételezési módszereket egyidejűleg alkalmazó tanulmányoknak az áttekintése során világossá vált, hogy jelenleg az EM gombaközösség vizsgálata során a kutatók az alkalmazott módszerek és kutatási perspektívák eklektikus gyűjteményét vonultatják fel. Ez megnehezíti az eredmények általánosítását és potenciálisan inkorrekt következtetések levonásához vezethet, legyen szó az ökoszisztémákban folyó folyamatokról, vagy az alkalmazott módszerek megbízhatóságáról (Dahlberg *et al.* 1997; Gehring *et al.* 1998; Horton és Bruns 2001; Anderson és Cairney 2007; Lilleskov és Parrent 2007). Elemzésünkéből kiderült, hogy az EM-ás gombák közösségének vizsgálata során egy adott területen ellentmondó eredményeket kaphatunk a közösség összetételének tekintetében attól függően, hogy milyen felvételezési módszert alkalmazunk. Azonban, annak ellenére, hogy a közösség összetételére nézve a különböző vizsgálati módszerek eltérő eredményeket hoztak, a mért környezeti változók és a gombaközösség közötti összefüggésekre hasonló kapcsolatokat kaptak a kutatók, függetlenül a felmérési módszertől. Ez azt jelenti, hogy a termőtestes adatokból ugyanazok az általános ökológiai következtetések vonhatók le az EM-as gombaközösségben bekövetkezett változásokról, mint a gyökérvégek mikorrhizáinak felméréséből. Ez megerősíti mindkét módszer használatának az érvényességét a gombaökológiai vizsgálatokban. Kivételt jelentettek azok a rövid távú tanulmányok, amikor a zavarásra a mikorrhizának látszólag nem volt elég ideje válaszolni (pl.: fertilizáció, levéltávolítás, hancs eltávolítás). Ez kiemeli a vizsgálati időtartam fontosságát a gombaközösségekben bekövetkező változások becslésekor.

Az ektomikorrhizas ökológiai vizsgálatok legátfogóbb célja, hogy meghatározzák azokat a kulcsfontosságú környezeti faktorokat, melyek befolyásolják az EM gombaközösség fajgazdagságát és diverzitását. Összehasonlító vizsgálatunk során számba vettük az esetleges kapcsolatokat a környezeti faktorok, módszertani tényezők és a mikorrhizas közösségek összetétele között. Igen erős, szignifikáns pozitív kapcsolatot találtunk a gombaközösség fajgazdagsága és (i) a partnernövény kora, valamint (ii) a lehetséges partnernövények fajsza között, az

alkalmazott felvételezési módszertől függetlenül. Ez arra utal, hogy az EM-ás gombaközösség fajgazdagsága korrelálhat a partnernövény diverzitással, ami szoros kapcsolatot jelez a két táplálkozási szint között. Ez összevág van der Heijden és munkatársai (van der Heijden *et al.* 1998) eredményeivel, ők ugyanis kimutatták, hogy az EM gombaközösség diverzitása szorosan korrelál ugyanazon területen a növények biodiverzitásával. A módszertani változók közül csak a talajminták száma (a mikorrhizás megközelítés esetén), és a vizsgálat időtartama (a termőtestes megközelítés esetén) volt szignifikáns hatással az EM-ás gombaközösség diverzitására, mindkét esetben pozitív korrelációt mutattunk ki. Ez támogatja Taylor (2002) vizsgálati eredményeit, miszerint a gyökérvégeken található EM-ás fajgazdagság erősen befolyásolható a talajminták számával. A termőtestes vizsgálatok esetén feltételezhetjük, hogy a környezeti faktorok értékei jobban variálnak egy hosszú távú vizsgálat során, és így több faj találkozhat a termőtestképzéséhez számára megfelelő környezeti faktoral.

Annak ellenére, hogy a termőtestképzésnek erős a környezeti érzékenysége, a kutatásaink azt mutatják, hogy az áttekintett tanulmányok 73%-ában (37-ből 27) nagyobb fajgazdagságot találtak a termőtestes felvételezésekkel, mint azokkal a módszerekkel, amelyek a gyökérvégek mikorrhizáltságát vizsgálták. ITS-RFLP és/vagy szekvenálás alkalmas módszer arra, hogy genetikai csoportokat diagnosztizáljon (species delimitation) és jó becslést adjon a terület fajgazdagságának. Azonban a diverzitási adatok fajnevek nélkül kevésbé használhatóak, különösen akkor, ha képesek vagyunk eltérő funkcionális jellemzőket kapcsolni az egyes fajokhoz. Például vannak fajok nagy számú, rövid élettartamú (1-2 év), kis genettekkel (pl.: *Hebeloma cylindrosporum*, *Laccaria amethystina*, *Amanita franchetii* és *Russula cremoricolor*), de olyanok is, ahol néhány, hosszú élettartamú, viszonylag nagy genet van (pl.: *Suillus* ssp. és *Cortinarius* ssp.; Redecker *et al.* 2001). Ugyancsak nagy eltérések vannak a gombafajok között olyan szempontból is, hogy milyen előnyöket biztosítanak a partnernövénynek (Morgan *et al.* 2005). Ez is a név szerinti azonosítás fontosságát hangsúlyozza. A faj pontos azonosítása további, új lehetőséget nyit meg az EM gombaközösségek elemzésében, például feltárhatjuk a közösség filogenetikus diverzitását, a filogenetikus kapcsolatok alakulását (pl.: Hibbett *et al.* 2007; Riviere *et al.* 2007) így tágítva ismereteinket az evolúciós folyamatokról, melyek az EM gombaközösséget formálják (Faith 1992; Vamosy *et al.* 2009). A fenti eredmények és a kínálókozó elemzési lehetőségek mind azt mutatják, hogy termőtestes vizsgálatokat folytatni kell, a molekuláris vizsgálatok mellett is, hiszen így széles idő és térbeli skálán is gyors és mégis értékes információkhoz juthatunk az ökoszisztémákról, azok működéséről. Alkalmazásuk különösen ajánlott a hosszú távú ökoszisztéma monitoring projektek esetén.

Fontos hangsúlyozni, hogy az EM gombaközösségek föld feletti felvételezésével lehetőség nyílik arra, hogy pontos képet fessünk az EM gombaközösségről, valamint változásokat detektálhassunk, s ezáltal értékes információhoz jussunk, amelyek felhasználhatók a konzervációs vagy erdészeti kezelésekhez, vagy bővítik ismereteinket az erdő biodiverzitásáról viszonylag kis erőfeszítéssel és költséggel. Epigeous termőtestek felvételezése sokkal könnyebb és olcsóbb mint a mikorrhiza azonosítás (valójában olyan embert kiképezni, aki jól ismeri az EM-ás fajok többségét költséges és időigényes lehet, de egyrészt szerencsére sok országban találhatunk ilyen embert, aki már csinálja ezt, másrészt egy így képzett ember hosszú ideig képes a termőtestek azonosítására), ezért fontos azt hangsúlyozni, hogy ezek a termőtestek igen jó indikátorai a gombaközösségek potenciális aktivitásának. Ismeretes, milyen nehéz terepi körülmények között bármilyen információhoz jutnunk az EM gombák fiziológiai folyamatairól és működésükről, így nem lenne okos dolog figyelmen kívül hagyni a termőtestképzést. A fajmeghatározás folyamata gyorsítható, vagy könnyíthető számítógépes programokkal, mint például a *MatchMaker: Mushrooms of the Pacific Northwest* (Gibson és Gibson 2008). Ezek az új eszközök kevesebb figyelmet kapnak, pedig fajazonosítási módszerük teljesen eltér a könyvekben használt dichotomikus kulcsokétól, s valójában a taxonomusok által is a gyakorlatban használt módszert követi, miszerint a megfigyelt jegyek alapján (sorrend nélkül) szűkíti le a lehetséges csoportot, amihez az adott faj tartozhat. Terepi alkalmazásuknak jelentős lökést adhat a könnyen hordozható tábla gépek egyre nagyobb mértékű elterjedtsége. A gyűjtők vagy

a piacok adatai további hasznos információkat adhatnak az EM gombaközösségeknek a térbeli és időbeli változásairól, mind lokálisan, mind tágabb térbeli skálán. Ezzel szemben a molekuláris megközelítés számos kutató számára elérhetetlen módszer a drága felszerelés, fenntartás, működtetés és kiképzés miatt. Azonban, ha egyszer egy laboratóriumot felszereltek, a molekuláris módszereket jól alkalmazhatjuk taxonoktól és geográfiai viszonyoktól függetlenül.

Mindemellett további előnyei lehetnek a termőtestes és mikorrhizás felvételezési módszerek párhuzamos alkalmazásának. Korlátozottak az ismereteink arról, hogy az ökológiai változók hogyan befolyásolják a különböző EM gombafajok szexuális és aszexuális reprodukzív viselkedését, ami igencsak ösztönzi az ilyen irányú vizsgálatok indítását. Hasznos lenne meghatározni azokat a környezeti és genetikai faktorokat, melyek terepi viszonyok közt meghatározzák az adott EM gombaközösség fajainak a szaporodási és termőtestképzési folyamatait, s így jelentést adnak a megfigyelt termőtestképzési struktúrának. A módszerek kombinálása (termőtestes felmérés és gyökérvégek mikorrhizái/micélium a talajban) az egyedüli módja annak, hogy megtudjuk mely gombák szaporodnak egy adott környezetben és melyek azok, amelyek jelen vannak, de nem szaporodnak (legalábbis szexuálisan). A különbség a föld feletti és a föld alatti vizsgálatok eredményei között (ha valós és nem az alkalmazott módszerek limitáltságából adódik) tágíthatja ismereteinket a fajok szaporodási és életmenet stratégiájáról. Számos EM gombafaj genetika térben kicsi helyet foglal el (Redecker *et al.* 2001), és néhány faj esetén a genetek eltűnése és újabbak kialakulása igen gyorsan megy végbe (Guidot *et al.* 2004). Ez rávilágít a spóra (termőtest) fontosságára az EM-ás gombapopulációk fennmaradásában és fejlődésében, mivel ezekben az esetekben a spórák által történő regeneráció az egyetlen útja az új genetek kialakulásának. Tanulmányok ugyancsak kimutatták, hogy az élőhely fragmentáció és elszigetelődés befolyásolja az élőhely EM gombaközösségének fajgazdagságát és struktúráját (pl. Peay *et al.* 2007). Ez jelzi, hogy legalább az EM gombaközösség néhány tagja közvetlenül korlátozva van valószínűleg diszperziós képességeik limitáltsága miatt, ami nagy mértékben függhet attól, hogy a különböző fajok különböző mértékben invesztálnak a különböző terjedési formákba (termőtest képzés/aszexuális propagulumok). Peay *et al.* (2007) vizsgálatában azok a fajok, melyek széleskörűen elterjedtek voltak és még a kis „szigeteket” is kolonizálták, azok közül kerültek ki, melyek többet invesztáltak a terjesztési képletekbe a vegetatív struktúrákhoz képest.

Megállapíthatjuk, hogy az EM-ás gombapopulációk termőtestes és molekuláris módszerekkel történő vizsgálatainak integrálása fontos, azért, hogy minél teljesebb képet kapjunk a közösség összetételéről, valamint hogy feltáruljanak azok az evolúciós és ökológiai mechanizmusok, melyek meghatározzák a közösség struktúrájának kialakításában. A környezet változásának követése, az ökoszisztémákban meglévő változatosság kimutatása gyorsan, és pontosan kell hogy történjen. Válaszul a biodiverzitás globális csökkenésére, a döntéshozó szervezeteknek egy pontosan meghatározható, széleskörűen alkalmazható, megfelelő jelzőértékű, a biodiverzitást érzékenyen indikáló szervezetsoporra van szükségük, hogy segítségükkel az időbeli változásokat nyomon követhessék, felmérjék a szabályozások, a megvalósítási folyamatok hatásait és hogy meghatározzák az elsődleges teendőket (Walpole *et al.* 2009). A termőtest produkció monitorozása kicsit ideje-múltnak tűnhet, de bebizonyosodott, hogy gyors és kiváló jelzője lehet az ökoszisztémában bekövetkezett változásoknak, s változatos élőhelyeken, számos területen azonnal alkalmazható. Kifejezetten ajánlható ez a módszert a hosszú-távú ökoszisztéma monitoring projektek esetén. Ezáltal bővíthetnek ismereteink, melyeknek nagy részét jelenleg pár kutatócsoport eredményei adják, főleg az északi félteke boreális éghajlatú fenyőerdeinek vizsgálatával. Végül, még egy valós, de nehezen mérhető hátránya lehet a termőtestes vizsgálatok mellőzésének, mégpedig, hogy a kutatók kevesebb időt töltenek terepen, így kevesebb megfigyelést végeznek a gombán az élő környezetében, s a „fekete dobozba való bekukucskálás” (Horton és Bruns 2001) számos előnye ellenére, egy egyre növekvő űr támad köztünk és az élő gomba között.

4.3. LEVÉL- ÉS MAKKELTÁVOLÍTÁS HATÁSA A KOCSÁNYOS TÖLGY (*QUERCUS ROBUR* L.) MAGONCOK MIKORRHIZÁLTSÁGI FOKÁRA EGY ALFÖLDI HOMOKI TÖLGYES TÁRSULÁSBAN

4.3.1. Bevezetés

A mérsékelt égövi erdők fái szinte kivétel nélkül ektomikorrhizas kapcsolatban élnek, mely révén a gomba és a növénypartner között tápanyag kicserélődés történik, a gomba oldott anyagokat biztosít a növénynek, míg a növény elsősorban szénhidrátokat a gombának. (Smith és Read 1997). Ezen bensőséges kapcsolat következtében a két szervezet kölcsönösen befolyásolja egymás működését. Az interakciók mértéke, kimenetele azonban nagymértékben függhet a résztvevők kondíciójától (Last *et al.* 1979, Ghering 1994, Jonsson *et al.* 2001). A talajban az adott időben rendelkezésre álló tápanyag mennyisége ugyancsak nagymértékben befolyásolja az interakciós folyamatokat (Douds *et al.* 1988; Dickson *et al.* 1999; Bücking és Heyser 2000; Janos 2007; Corrêa *et al.* 2008), ez azonban tulajdonképpen közvetve ugyancsak hatással van az interakcióban résztvevők kondíciójára. Vizsgálatok kimutatták, hogy a növényi fotoszintetikus asszimilátumok 10-70%-a a gyökéren keresztül távozik a talajba, a mikrobaközösség közreműködésével (Smith és Read 1997). Ha például a növénypartner fotoszintetizáló képessége valamilyen oknál fogva csökken (pl.: herbivórok támadása, patogén mikroorganizmusok, fényhiány, szárazság stb. miatt), a növény feltételezhetően kevesebb asszimilátumot tud a gyökerekbe juttatni. Mivel a gombapartner erősen rá van szorulva a folyamatos szén utánpótlásra (Högberg *et al.* 2001), így fellépő szén limitáció gátolhatja a mikorrhizas gombák növekedését, s emiatt csökkenhet az EM részesedése a vékony-gyökérzeten („szén-limitációs hipotézis”; (Markkola *et al.* 2004). Azonban ennek súlyos következményei lehetnek a növényre nézve is, mivel lecsökkenhet a gombák által biztosított táplálék utánpótlás, növekedhet a patogénnel szembeni érzékenység. Ezáltal a redukált fotoszintetizáló képességű növénypartner növekedése, túlélési esélye öngerjesztő módon tovább eshet. A növények kondíciója többféleképpen is csökkenhet. Az ismétlődő, illetve nagyon nagy mértékű lombvesztés a növények növekedését, valamint fiziológiai állapotát egyaránt visszaveti. A gyapjaslepké hernyói által okozott, 3–4 éven át ismétlődő tar-rágás tölgyeknél az átmérő növekedését több mint 50%-kal csökkentette (Varga 1964). A növekedésben mutatkozó visszaesés tüvelelűek esetében hasonlóan jelentős. Idősebb erdei fenyvesben, a fenyőpohók (*Lasiocampa pini* L.) okozta nagyfokú tűvesztést követően Sylwan (1975) a magassági növekedésben 60%-os, a fatérfogat növekedésben pedig 30%-os veszteséget említ. Ugyanezen faj erőteljes rágása fiatal erdei fenyvesben az átmérő növekedését 45–50%-kal, a magassági növekedését pedig 46–54%-kal vetette vissza (Csóka 1991). A fenyőrontó darázs lárváinak rágása után a tűvesztés mértékétől függően 10–45%-os növekedéscsökkenést említenek (Kolonits 1965). A rovarok mellett a rágcsálók is kiveszik részüket a növényi produkció fogyasztásából, elsősorban a termések fogyasztásával. Wang és Gao (2006) vizsgálatai szerint a rágcsálók makkfogyasztása jelentősen csökkenti a kihajtott tölgygamoncok számát. Herrera (1995) vizsgálatában a felszínre kihelyezett, valamint a 8 cm mélyre elásott makkok közel 100%-át fogyasztotta el valamilyen állat (rágcsálók, marha, vadgalamb, dämvad, nyulak, vaddisznó, gímszarvas). Kutatások világítottak rá arra, hogy a növényevők a földi növényi produkció több mint 10%-t fogyasztják el évente, ami több mint amennyit a növény szaporodásba investál (Colley *et al.* 1985). Ez a növényekre mind ökológiai, mind evolúciós skálán nézve is nagy hatással van. A növényevőkkel szembeni védekezés lehet igen költséges a növény számára, ez pedig közvetlenül csökkentheti a befektetés mértékét a növekedésbe, szaporodásba (Cates 1975). Ezek a korai vizsgálatok azonban csak a növény-növényevő kapcsolatot vizsgálták, s figyelmen kívül hagyták a gyökereken élő szimbióta gombapartner szerepét. Holott mind a növényevők, mind az EM gombák energi-

át igényelnek a növénytől, habár eltérő formában, ezért nagy a valószínűsége hogy antagonista interakcióban állnak egymással. Ahhoz, hogy a növény védekező anyagokat termeljen további energia szükséges. Míg egy adott területen a talaj mikroba közössége általában szén-limitált, a növények nitrogén limitáltak, egymásra táltaságuk egyértelmű, azonban ennek a szintje térben és időben változhat. Herbivor támadás következtében például lecsökken a növény fotoszintetikus kapacitása, ami negatívan érintheti a szimbiota gombapartneret. A természetes szelekció működése révén azonban olyan stratégiák megjelenése várható, melyek révén nem az adott pillanat költség-nyereség aránya érvényesül, hanem a végkimenet, a részvevő partnerek fitneszének alakulása formálja a gomba-növény interakciót. Így egy herbivor támadás esetén például azt is feltételezhetjük, hogy a szénlimitációs elmélettel ellentétben nemhogy lecsökken, hanem inkább nő a gyökérvégek mikorrhizáltsága, ezáltal segítve a stresszhelyzetben lévő növény és vele együtt a gombapartner túlélését (indukciós hipotézis).

Az előbbi megfontolásokat (szénlimitációs hipotézis, indukciós hipotézis) számos empirikus vizsgálat támogatja. Finn kutatók molyhos nyír (*Betula pubescens* Ehrh.) magoncon végeztek 50% és 100%-os levéltávolítást. Eredményeik alátámasztották a szén-limitációs hipotézis predikcióit, az EM gomba biomassza a vékony-gyökéren szignifikánsan csökkent a levéltávolítás után (Markkola *et al.* 2004). Hasonló jellegű klasszikus vizsgálat Last *et al.* (1979) tanulmánya, amikor szintén levéltávolítással csökkentették a fák fotoszintetizáló apparátusát, vagy Högborg és munkatársai (2001) kísérletükben a hancs bemetszésével vágták el az asszimilátum útját a gyökérbe, majd mérték az EM gombák termőtestképzési aktivitását. Mindkét esetben a növénypartner leromlott kondícióját szimulálták (tk.: herbivorok, patogén gombák támadásának szimulációja), s azonnali negatív hatást mutattak ki a termőtestképzési aktivitásban (Last *et al.* 1979; Högborg *et al.* 2001), azonban a gyökérvégek mikorrhizáltsága a néhány hónapos vizsgálati idő alatt nem változott (Last *et al.* 1979). Hasonló eredményeket kaptak azok a skandináv kutatók, akik erdeifenyőkről távolították el két éven át az előző évben hajtott összes új tülevelet. A termőtestképzés jelentősen, a harmadára esett vissza a kezelt fák körül a kontrollhoz képest, s a diverzitás is szignifikánsan csökkent. Ezzel szemben úgy tűnik a növény továbbra is juttatott valamennyi szénforrást a gyökérzetten át a gombapartnernek, mivel a mikorrhizáltsági szint nem változott számottevően (Kuikka *et al.* 2003). Számos vizsgálat tanulmányozta a herbivorok szerepét, a legelés hatását a füvek, lágyszárúak gyökerének mikorrhizáltsági szintjére, melynek nagy része azonban AM (arbuskuláris mikorrhiza) gombákkal volt kolonizálva. Gehring és Whitman összefoglaló munkájában a vizsgált 37 fajból 23 esetben csökkent, 10 esetben nem változott, 2 esetben pedig növekedett a gyökerek mikorrhizáltsága a legelés vagy mesterséges levéltávolítás hatására. Két faj esetén pedig változó eredményekről számoltak be (Gehring és Whitman 1994). Nem túl régen a berlini egyetem kutatói (Barto és Rillig 2010) szintén összegezték azokat a vizsgálatokat melyek a levéltávolítás és/vagy hajtáseltávolítás hatását elemezték a mikorrhiza partnerre, s ezeknek egy meta-analízisét végezték el. A szimbiota partner visszaszorult akár szimulált (levéltávolítás), akár valódi herbivor támadás érte a növényt lombhullató fák és évelő füvek esetén, míg növekedett a jelenlétük szimulációs levéltávolítás hatására. Nem volt számottevő hatása a kezeléseknak a mikorrhizáltsági szintre az egyéves növények, az évelő hajtásos növények és az örökzöld fák esetében. A füvek esetén azonban ha évelő hajtásos növényekkel voltak keverve szintén növekedést tapasztaltak a gombapartnernek által kolonizált gyökerek arányában. Az általuk füvekkel végzett levéltávolításos kísérlet is pozitív hatást mutatott ki a szimbiota partner tekintetében, azaz növekedett a gyökéren a részesedésük a levél és/vagy hajtáseltávolítás hatására. Végso következtetésként megkérdőjelezték a szén-limitációs hipotézist, s szerintük egy súlyos herbivor támadás után a sikeres regenerálódáshoz jelentős támogatást nyújt a szimbiota gombapartner (Barto és Rillig 2010). Kutatások azt is igazolták, hogy a növény mellett a gombapartner faji minőségének is számottevő hatása lehet a növények herbivorokkal szembeni ellenálló képességének alakulásában (Benett és Bever 2007). Ugyancsak számottevően befolyásolja az interakció végkimenetét ha a herbivor támadás csak meghatározott növényfajokat érint egy adott közösségben, akkor ezeknek a fajoknak gyengülhet a versenyképes-

sége, s visszaszorulhatnak az adott ökoszisztémában. Emiatt a növényevők által a mikorrhizáltsági szintben kiváltott változás potenciálisan hatással lehet az egész közösség összetételére. A fenti vizsgálatokból kitűnik, hogy az ökoszisztémákban korántsem tisztázottak még azok a folyamatok, melyek alapvetően formálják a növények és az EM gombák együttélésének alapjait. Ezen folyamatok tisztázásához próbáltunk hozzájárulni terepi kísérletünkkel – melynek során vizsgáltuk a mikorrhiza gombapartner szerepét stresszes állapotban lévő kocsányos tölgy (*Quercus robur* L.) magoncok növekedése, fejlődése, túlélése tekintetében. Próbáltunk olyan jelentős mértékű változást, változásokat – levél- és makkeltávolítás révén – előidézni a fiatal tölgymagoncok kondíciójában, ami elképzelésünk szerint a túlélési esélyeiket nagy mértékben csökkentette a kontroll csoporthoz képest, majd vizsgáltuk a mikorrhizáltsági viszonyokban bekövetkezett változásokat. A két kezelés eltérő módon okozott stresszes szituációt a növényeknek, és így különböző herbivor támadást szimulált. Levéltávolítással közvetlenül csökken a növények szénhidrát státusza, míg a – rágcsálók támadását imitáló – makkeltávolítás esetleges tartalék tápanyagok, metabolitok hozzáférésétől fosztja meg a növényt. Hipotézisünk szerint változás következik be a mikorrhizáltsági szintben a kezelések hatására. A változás iránya, valamint a növények fejlődése, túlélési rátája jelezheti számunkra, hogyan változik a gombapartner fenntartásának költség/nyereség aránya ebben a növénypartner számára stresszes helyzetben.

4.3.2. Módszerek

4.3.2.1. A vizsgálati terület.

A vizsgálatot 2004-ben, egy alföldi kocsányos tölgyes (*Quercus robur* L.) állományban végeztem, mely a Debreceni Nagyerdő részét képezi (4.3.1. ábra). A terület részletes jellemzését lásd a 3.2.2 fejezetben.



4.3.1. Ábra: A vizsgált tölgyes részlete és egy kísérleti tölgymagonc.

4.3.2.2. Kísérleti elrendezés

A terület a Debreceni Egyetem Botanikus Kertjének körbekerített, zavarástól mentes részén került kijelölésre. A körbekerítés igen fontos, mivel az erdő igen gazdag vadállománnyal rendelkezik, különösen a vaddisznó zavarásokat csökkenthettük ezáltal. Sajnos még így is előfordult, hogy a vadak ha kis mértékben is, de feldúlták a területet. Ötszáz természetes

újulatú tölgymagoncot (4.3.1. ábra) jelöltem meg véletlenszerűen egy idős tölgyfa alatt, ami kb. 5-10%-a volt az össz-újulatnak egy megközelítően 15m×20m-es területen. Így a kísérletben résztvevő magoncok nagy valószínűséggel egy anyafától származtak, csökkentve a genetikai eredetű variáció mértékét, s a kis terület a magoncokat érő környezeti változatosságot is minimalizálta. A jelölést normál méretű (kb. 40cm-es), címkézett hurkapálcikáknak közvetlenül a magonc mellé történő leszúrásával végeztem. A címkén szerepelt egy sorszám, valamint az elvégzett kezelés került jelölésre. Különböző logisztikai problémák miatt 5 magonc adatait nem tudtam felvenni, ezért a továbbiakban csak 495 adattal dolgozom. A kijelölt magoncokat 2004. május 21-én véletlenszerűen négy csoportba soroltam. 123 egyedről ollóval eltávolítottam a még rajtuk lévő makkot, 126 egyednél ollóval levéltávolítást végeztem úgy, hogy az eredeti állapottól függetlenül minden esetben maximum 2 levél maradt a magoncon, s ezt az állapotot 1-2 hetenkénti ellenőrzéssel végig fenntartottam a kezelés folyamán (5 hónap). 123 magonc esetében mindkét kezelést elvégeztem. Kontrollként 123 magonc szolgált, ezek semmilyen kezelést nem kaptak. 2004. május 25-én történt a magoncok szárhosszúságának mérése, 2004. június 15-én a kijelölt magoncok 14 cm-es körzetében lévő tölgymagoncok megszámlálását végeztem el (ez megközelítőleg az adott magonc gyökérzetének az átmérője, az ezen belül előforduló magoncok gyökérzetei interferálhatnak). 2004. június 30-án 20-20 véletlenszerűen kiválasztott magoncot kiástam mind a 4 csoportból. A laboratóriumban a levélszám, szárhosszúság, gyökérhosszúság mérése után a vékony-gyökérrendszert 1-3cm-es darabokra vágtam és véletlenszerűen kiválasztott darabok sztereomikroszkópos vizsgálatával 200 gyökérvég mikorrhizáltsági állapotát rögzítettem magonconként (4.3.2. ábra). A gyökér mikorrhizáltsági fokát a mikorrhizált végek arányával jellemeztem. A megfigyelt mikorrhizákat sztereomikroszkópban látható morfológiai jegyeik alapján csoportosítottam. 2004. november 2-án kiástam az összes még életben lévő magoncot és elvégeztem a fenti vizsgálatokat, azonban logisztikai okok miatt a méréseket és a vizsgálatokat kezelésenként csak 7-9 esetben tudtam elvégezni (kontroll csoport: 9 magonc, másik három csoport: 7-7 magonc).



4.3.2. Ábra: a, a kiásott magonc gyökérzete b, sztereomikroszkópos vizsgálatához feldarabolt vékony-gyökérzet.

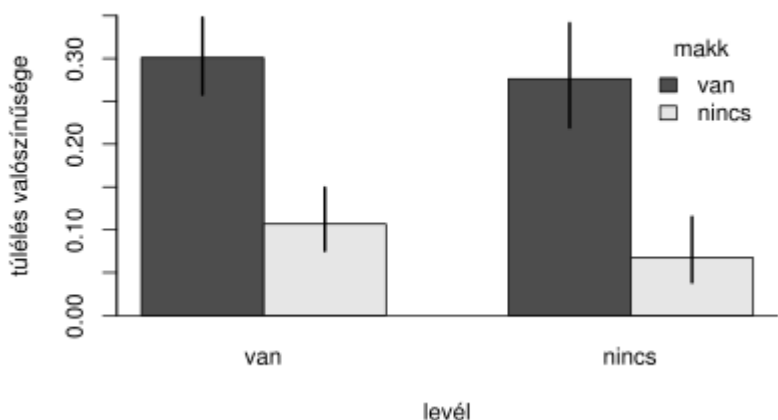
4.3.3. Eredmények

A nyáron nem kiásott 415 magonc közül 78 (18,8%) élt túl a vizsgálat végéig. A túlélés esélyét a makk eltávolítása szignifikánsan csökkentette ($\chi^2 = 28,93$, $df = 1$, $p < 0,001$), a levéltávolításnak, illetve a két kezelés közötti interakciónak nem volt szignifikáns hatása a túlélésre (levél: $\chi^2 = 0,68$, $df = 1$, $p = 0,409$; interakció: $\chi^2 = 0,42$, $df = 1$, $p = 0,513$; 4.3.3. ábra).

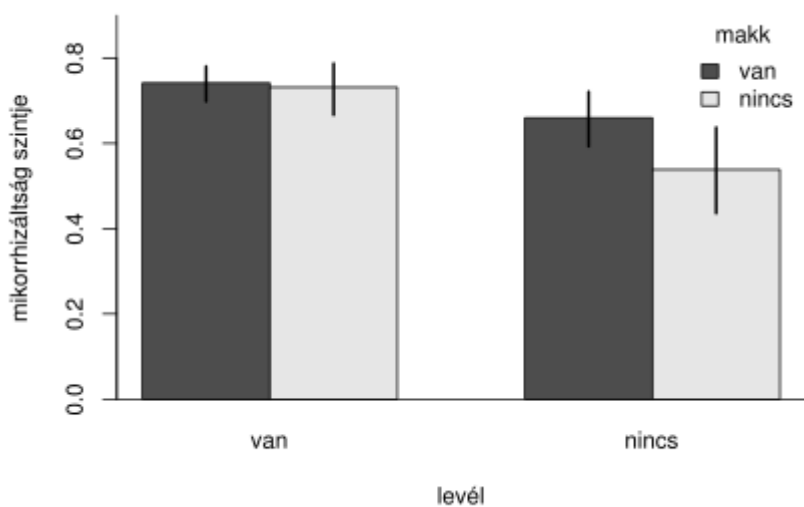
Mivel a nyáron és összesen kiásott csoportok között nem volt különbség a mikorrhizáltsági szintben ($F_{1,26} = 0,61$, $p = 0,4434$), a továbbiakban külön tárgyalom a nyári és őszi méréseket, főleg az analízisek könnyebb értelmezhetősége miatt.

A nyáron (rövid távú hatás) kiásott magoncok esetében a levéltávolítás szignifikánsan csökkentette a mikorrhizáltság fokát ($F_{1,76} = 9,16$, $p = 0,0034$). A makkeltávolításnak, illetve

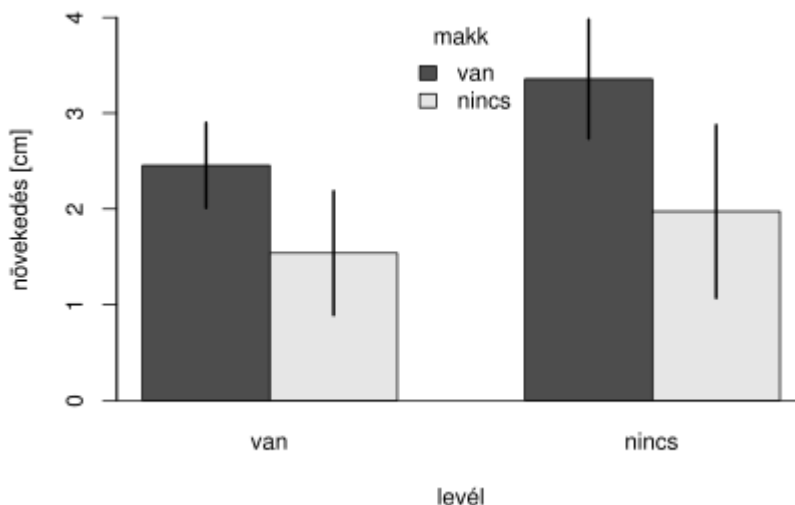
a két kezelés közötti interakciónak nem volt hatása (makk: $F_{1,75} = 2,35$, $p = 0,1296$; interakció: $F_{1,74} = 1,23$, $p = 0,2708$; 4.3.4. ábra). A makkok eltávolítása csökkentette a magoncok növekedését ($F_{1,74} = 6,54$, $p = 0,0126$, 4.3.5. ábra), ugyanakkor sem a levéltávolításnak, sem a két kezelés interakciójának nem volt hatása a magoncok növekedésére (levél: $F_{1,74} = 2,26$, $p = 0,1370$; interakció: $F_{1,74} = 0,27$, $p = 0,6069$).



4.3.3. Ábra: Magonc túlélés



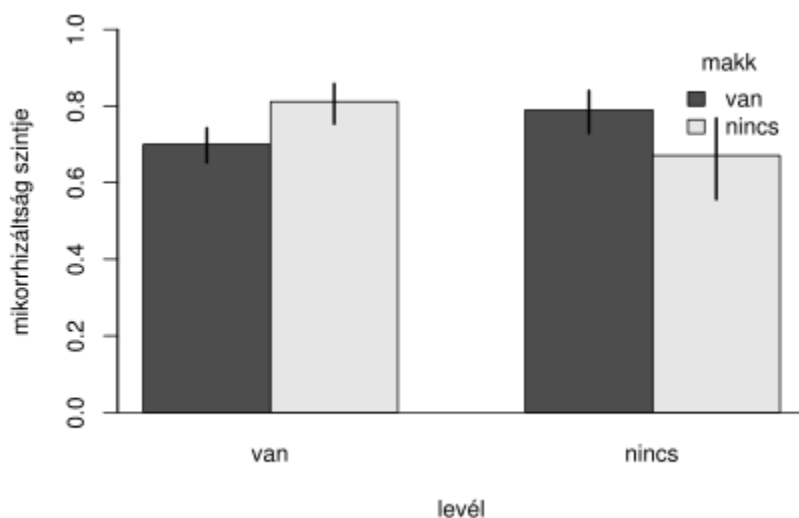
4.3.4. Ábra: Mikorrhizáltság szintje a nyáron kiásott magoncokon.



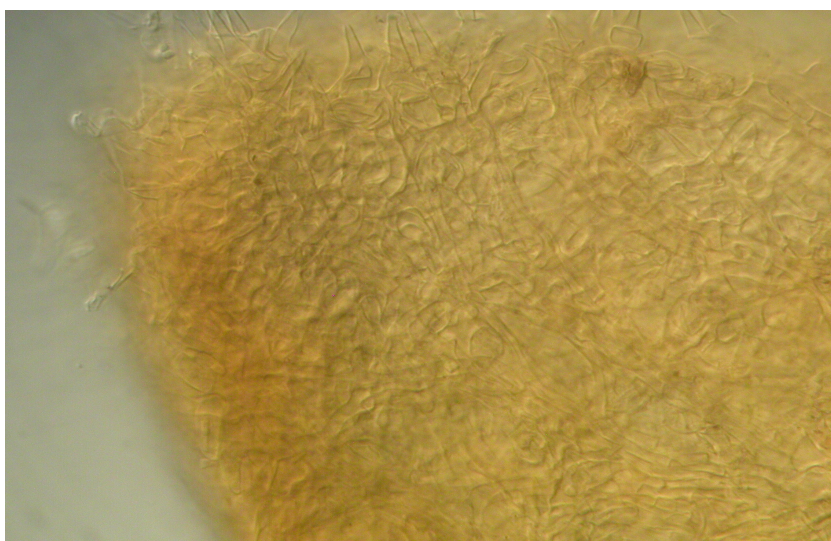
4.3.5. Ábra: Magoncok növekedése nyárig.

Az ősszel kiásott magoncok esetében (hosszú távú hatás) a két kezelésnek önállóan nem volt hatása a mikorrhizáltsági fokra (levéltávoltítás: $F_{1,27} = 0,19$, $p = 0,6661$; makkeltávolítás: $F_{1,26} = 0,00$, $p = 0,9721$; 4.3.6. ábra). A köztük lévő interakció viszont szignifikáns volt ($F_{1,25} = 6,53$, $p = 0,0171$), azon csoportokban, ahol csak az egyik szerv volt eltávolítva magasabb volt a mikorrhizáltsági fok, mint ahol mindkettő vagy egyik sem volt eltávolítva. Egyik kezelés, illetve interakciójuk sem befolyásolta a növekedést az őszi mintában (levél: $F_{1,25} = 0,24$, $p = 0,6290$; makk: $F_{1,25} = 1,51$, $p = 0,2302$; interakció: $F_{1,25} = 0,03$, $p = 0,8716$).

A sztereomikroszkópos vizsgálat során az ősszel kiásott magoncokon 22 különböző morfortípusba tudtuk sorolni a gyökérvégeken megfigyelt ektomikorrhizákat. A vizsgált ektomikorrhizás gyökérvégek megközelítőleg 58%-n egy morfortípus volt megfigyelhető. Ezt a típust plektenhimatikus sejtekből álló köpeny jellemzi, gyűrűs elrendezésben hifakötegek, valamint feltűnő, egyenes nyakú, palack alakú cisztidákat figyeltünk meg a köpenyfelszíni mintákon (4.3.7. ábra). Agarer mikorrhiza atlasza (Agerer 1987-1995) alapján *Russula* sp.-nek határoztuk. A kezeléseknek nem volt hatása a vékony-gyökérvégen talált EM gombafajok számára (levél: $F_{1,27} = 0,01$, $p = 0,9335$; makk: $F_{1,26} = 0,01$, $p = 0,9163$; interakció: $F_{1,25} = 0,49$, $p = 0,4902$). Nagyobb mikorrhizáltsági fokkal nagyobb fajsám járt együtt ($F_{1,26} = 4,57$, $p = 0,0420$).



4.3.6. Ábra: A magoncok mikorrhizáltsági szintje összesen.



4.3.7. Ábra: A kocsányos tölgy magoncok vékony-gyökérzetén talált leggyakoribb mikorrhiza mikroszkópos képe (*Russula sp.*). Nagyítás: 400X

A kísérlet során nem volt szignifikáns hatása a makk eltávolításának a magoncok levélszámára. A kezelések nem befolyásolták a gyökérhosszt. Ugyancsak nem volt kimutatható hatása a területen a magoncok denzitásának (azaz hogy mennyi tölgymagonc volt található a vizsgált magoncunk 14cm-es körzetében) egyik vizsgált változóra sem.

4.3.4. Diszkusszió

Vizsgálatunk során kísérletes úton manipuláltuk kocsánytalan tölgymagoncok kondícióját. Eredményeink azt mutatják, hogy a különböző beavatkozások eltérő választ eredményeztek a növények viselkedésében és a rövid és a hosszabb távú hatás is különbözött. Korábbi vizsgálatok is kimutatták már, hogy egy adott környezetben a források hozzáférhetősége alapvetően

meghatározza mind a formáját, mind a mértékét a növények védekezésének (Colley *et al.* 1985). Colley szerint azonban lényeges különbség van a növények válaszreakciójában a szerint is, hogy örökletesen lassú vagy gyors növekedésű-e az adott faj. Limitált források esetén a lassú növekedésű fajok előnyösebb helyzetben vannak, s ilyen esetekben a lassú növekedésű fajok többet invesztálnak a védekezésbe, a gyors növekedésű fajokhoz képest. A szerint, hogy milyen forrás válik limitáló tényezővé (szén, tápanyag, víz stb.) eltérő típusú védekezési/válasz mechanizmus indulhat be. Ha például a szén válik limitáló tényezővé, akkor a nitrogén alapú védekező anyagok termelődése emelkedik, míg tápanyag/nitrogén hiány esetén a szén-alapú védekező vegyületek szintetizálása indul be (Bryant *et al.* 1983; Tuomi *et al.* 1988). A levelek élettartama, melyet evolúciós skálán alapvetően megint csak befolyásolnak a források hozzáférhetőségei, ugyancsak meghatározó lehet a növények védekezési stratégiájára nézve. Ezek alapján a vizsgálatunkban az örökletesen lassú növekedésű tölgymagoncok elméletileg sokat invesztálnak védekezésbe, s a szén források limitálása után (levéltávoltítás), a nitrogén alapú szekunder vegyületek szintetizálása feltételezhető. Az így megnövekedő N igényhez pedig az EM gombapartner jelenléte meghatározó jelentőségű lehet.

Eredményeink szerint a levéltávoltítás hatására úgy tűnik kezdetben lecsökken a vékony-gyökérzet mikorrhizáltsági foka, amit magyarázhat a gyökerekbe juttatott szénhidrátok feltételezhetően alacsonyabb mennyisége, s a szén-limitációs hipotézist támogatja (Markkola *et al.* 2004). Valamint kezdetben a növény a megmaradt levelekben termelt szénhidrátokat új energiatermelő apparátus, azaz új hajtás és levelek kialakításába invesztálja, ez eredményezheti ezen magoncok kicsit jobb növekedését. A kapott eredmények alapján a magonc gyökerek mikorrhizáltsági fokának csökkenése még nem túl számottevő ahhoz, hogy a túlélésükre, növekedésükre kimutatható hatással lenne. Valószínűleg nem éri el azt a kritikus szintet ahol a nitrogén, víz és egyéb a gombák által juttatott anyagok a növények növekedését, túlélését limitálnák. Ezek szerint a mikorrhizáltsági szint egy bizonyos határok között változhat, anélkül hogy a növény növekedését, túlélését számottevően befolyásolná. A gombapartnernek is érdeke, hogy a növény túléljen. Előfordulhat az is, hogy alacsonyabb mikorrhizáltsági szint mellett is, funkcionális változások következtében, hasonló „szolgáltatást” nyújt/nyújtanak a mikorrhizás gombapartnernek. Ez megvalósulhat akár a meglévő gombapartnernek által, vagy a közösség összetételében bekövetkező változások révén is. Összel már szignifikánsan magasabb mikorrhizáltsági szintet találtunk a levéltávoltítással kezelt magoncok gyökérzetén, kicsit csökkenő növekedéssel, de változatlan túlélési mutatókkal mint a kontroll csoport. Ezek alapján levonhatjuk azt a következtetést, hogy a környezeti hatások következtében igen dinamikusan változik a gyökérvégek mikorrhizáltsága, s hogy milyen időintervallumot választunk a kezelések hatásának elemzésére a vizsgálatunkban döntően befolyásolhatja a kapott eredményeinket. Rövid távú vizsgálataink a szén-limitációs hipotézist támogatják. Hosszabb távon azonban már úgy tűnik, hogy a gombapartner nagyobb részesedéssel képes jelen lenni a gyökérzetben, ami utalhat a gomba szerepnövekedésére a társas kapcsolatban és esetlegesen eltolódhat akár a legyengült növénypartner bizonyos szintű kizsákmányolása felé is. Számos tanulmány számol be arról hogy a növény-gomba mutualista kapcsolatot, legalábbis egyes esetekben, helyesebb egy parazita-szimbionta kontinuum mentén értelmezni (pl.: Lilleskov *et al.* 2002b, Koide *et al.* 2008; lsd 4.3.3.3). Például vizsgálatok alapján Murat és kollégái arra a következtetésre jutott, hogy a triflák (szarvasgombák) különböző táplálkozási stratégiákat (szaprotróf, endofita, szimbiózis) használnak, a szerint, hogy az adott életciklusban milyenek a környezeti feltételek (Murat *et al.* 2005). Azonban vizsgálatunkban a kezelt növények kihasználásnak ellentmondanak a kontrollal megegyező növekedési és túlélési paraméterek. Súlyosan lecsökkent levélszám mellett a növények is erősen szén limitáltakká válhatnak, a nitrogén alapú védekező anyagok szintetizálásához pedig elengedhetetlen a mikorrhiza gombapartner fenntartása. Ha az adott pillanat költség-nyereség arányát nézzük a növénynek nem igazán érdeke több szén juttatni a gyökerekbe, amiből neki is limitáltak a készletei. De ahogy a bevezetőben már utaltunk rá, elméletileg térben és időben eltolódhat az egyedek közötti egyensúlyra épülő stabil kapcsolat. Számos vizsgálat kimutatta, hogy szénmegvonás ha-

tására drasztikusan csökken az EM gombák termőtestképzése (Last 1979), ami átmenetileg jelentősen csökkentheti a gombapartner szénigényét is. Sőt, térben is átrendeződhet ez a kapcsolat. Az is lehetséges magyarázat lehet a megnövekedett mikorrhizáltsági szintre, hogy ugyan az adott növény csökkenti a gombapartnernek juttatott szén mennyiségét, de a talajban lévő micéliumhálózaton keresztül, mely révén az adott gomba egyszerre több, akár eltérő fajú növényvel is kapcsolatban áll, a gomba kompenzálja ezt a hiányt (Simard *et al.* 1997). Több vizsgálat is kimutatta, hogy a talajban a kiterjedt micélium hálózat révén kapcsolat áll fenn a növénytársulás tagjai között, s ezen keresztül szén transzfer is megvalósulhat (Bidartondo 2005; Horton és Bruns 1998; Matsuda és Hijii 2004). Ezen talajbeli összeköttetés révén azonban az is előfordulhat, hogy egy gombaegyed több magoncát is kezeltük és az adott gomba egyedet a kezelés halmozottan érinti. Ezen hatást azonban vizsgálatunkban nem tudtuk mérni vagy kiszűrni. A területen a magoncok nagy abundanciája miatt azonban nem tekintjük jelentősnek ezt a hatást, mivel az 500 megjelölt magonc becslésünk szerint a 10%-a volt a területen növező magoncoknak, így az egy gomba egyedre eső kezelt magoncok aránya a kezeletlenekhez képest nagy valószínűséggel nem különbözik számottevően. Az EM gombák eltérő funkcionális szerepet tölthetnek be az adott közösségben (Miller 1995), így az is előfordulhat, hogy a gombaközösség összetételében változás történt, és a gyökereken lévő fajok kisebb szénigénnyel bírnak, nagyobb számban is jelen tudnak lenni és képesek a növény víz és tápanyag igényeit kielégíteni alacsonyabb „áron”. Számos ökológiai vizsgálat kimutatta már, hogy kezelések hatására megváltozhat a közösség fajösszetétele. Lilleskov és munkatársai (2001,2002a,b) kimutatták, hogy hosszú távú N trágyázás hatására lecsökkent az EM gombafajok száma és a faji összetételben is dramatikus változás történt. Eltűntek a nagy termőtestet képző fajok, s a kicsi vagy reszupinátus termőtesttel rendelkező fajok domináltak a közösségben. Jonsson és kutatócsapata (1999c) ugyancsak számottevő változást mutatott ki az EM gombaközösség fajösszetételében a talaj dolomittal történő kezelése után. Azonban kísérletünkben a kezelések hatására nem változott szignifikánsan a gyökérvégeken a mikorrhiza közösség fajgazdagsága, a növekedés esetleg arra utalhatott volna, hogy új fajok léptek be a rendszerbe, míg csökkenése egyes fajok kiszorulását jelezhetné. Természetesen ezek a folyamatok párhuzamosan is végbe mehetnek, s ezáltal az adott kezelési csoportok elkülönülhetnek a faj (értsd: morfo-típus) összetétel alapján (nem vizsgáltuk). Másik lehetséges opció, hogy a növény fenntarthatja/fokozhatja a gomba-partner szén ellátását például a fotoszintetikus ráta fokozásával a megmaradt levelekben vagy esetleges tartalék szövetek mozgósításával, ezáltal erősítve a mikorrhiza partner jelenlétét, mely révén növelheti tápanyag- és vízfelvételét, patogénnel szembeni ellenálló képességét, elősegítve az adott stressz helyzet átvészelését, ezáltal növelve túlélési és szaporodási esélyeit.

Kezelésünk másik típusa, a makkeltávolítás, drasztikusan csökkentette a túlélési esélyeket, s ezt az ősszel viszonylag magas mikorrhizáltsági szint sem volt képes kompenzálni. Irodalmi adatokat nem találtunk arra vonatkozólag, hogy a makknak meddig van szerepe a növekedés, túlélés tekintetében a magoncok kihajtása után. Ismereteink szerint a makkeltávolítás hatását sem vizsgálták ez ideig, így eredményeink új ismeretekkel bővítik a tölgymagoncok fejlődésével, túlélésével kapcsolatos tudásunkat. Kísérleti évünkben március végén már szárba szöktek a magoncok, így a kezelés 7 héttel ezután történt, amikor a magoncok már legalább 5 levéllel rendelkeztek. Eredményeink alapján a makk szerepe még ez időt meghaladva is fontos a magoncok növekedése és túlélése tekintetében. Valószínűleg a makk még a későbbi időkben is tartaléktápanyagként szolgálhat, vagy egyéb anyagokat (hormonok, védekezésben fontos anyagok) biztosíthat a fiatal növénynek, de az is előfordulhat, hogy a makkeltávolítás révén olyan káros hatások érik a növényt (pl.: patogén mikroorganizmusok könnyebb bejutása a növénybe), ami függetlenül a tápanyagellátástól (gombapartner jelenlététől) erősen lecsökkentheti túlélési esélyeiket. Rövid távon (nyár) a mikorrhizáltsági szintre nem volt hatása a makkeltávolításnak, ami azt jelzi, hogy a kezelésnek nem volt közvetlen hatása a gombanövény kapcsolatrendszerre, azonban ezen magoncok növekedése lecsökkent. Az őszi időszakra a gombapartner megnövekedett jelenlétéhez, a lecsökkent növekedés mellé alacsonyabb túlélési

esélyek kapcsolódnak, ellentétben a levéltávolításos kezelést kapott magoncokkal, ahol nem változott a kontrollhoz képest. Ez jelezheti, hogy a kevés számú túlélő magonc a makkeltávolítás hatására valószínűleg legyengültebb állapotba került és a gomba vagy kihasználja ezt, vagy „segíti” a regenerálódásukat. Azonban a kihasználás ellen szól, hogy a dupla kezelést kapott, leginkább stresszes állapotban lévő növények esetében – amely a gombák számára a leginkább kihasználható csoport – lecsökkent a mikorrhizáltsági szint. Úgy tűnik a gombák és a növények számára is már csak lecsökkent szintű mikorrhizáltságot érdemes/lehet fenntartani. Eredményeink felhívják a figyelmet a makk-fogyasztó szervezetek jelentőségére a magoncok növekedése, túlélése tekintetében. Az állati test nitrogén tartalma mindig jelentősen nagyobb, mint a növényi részeké. A legkisebb eltérést a koncentrált tápértékű magvaknál és a pollennél találjuk, nagyobb az eltérés a zárwatermők, még nagyobb a nyitwatermők leveleinél. A makk tápanyagokban gazdag szikleveleire sok rovarfaj specializálódott. Makkormányosok (pl.: *Curculio glandium*), makkmolyok (pl.: *Cydia spelandana*) és gubacsdarazsak egyaránt igyekeznek kivenni részüket a makk kínálta élestarból. Közülük legnagyobb jelentőségük talán a makkormányosok bírnak. A kaprofág (makk-fogyasztó) csoport együttes tevékenysége gyakran a potenciális makktermésnek 99 %-át is megsemmisíti (Varga 1964). A már kihajtott makkok is ki vannak téve ezen makk-károsító szervezeteknek, eredményeink alapján például a kisemlősök a már szárba szökött magoncokat is szívesen begyűjtik, ezzel tizedelve a magoncok számát. Vizsgálataink szerint azonban a makk hosszabb távon való megtartása igen fontosnak tűnik a növény növekedése, túlélése tekintetében, s a már ismert edafikus és mikroklimatikus tényezők mellett, ugyancsak igen jelentős lehet a makk-károsító szervezetek (pl.: kisemlősök, rovarok, patogén gombák) kis-léptékű términtázat alakító szerepe egy természetes ökoszisztémában.

Hipotézisünket alátámasztották a kapott eredményeink, a kezelések hatására változás következett be a magoncok vékony-gyökérzetének mikorrhizáltsági szintjébe. Rövid távú eredményeink támogatják a szén-limitációs hipotézist, azaz a gyökerekbe jutó asszimilátum/szén mennyiségének csökkenése a mikorrhiza közösség csökkenését eredményezi, azonban hosszabb távon épp ellenkező hatást tapasztaltunk, a növény-gomba kapcsolatrendszer erősödésével kompenzálódik a zavarás hatása és a levéltávolítás nem befolyásolja a magoncok növekedését, túlélési esélyeit. Az eltérő időpontokban végzett vizsgálatok tehát egymásnak ellentmondó eredményt adtak. Ez magyarázatul szolgálhat arra, miért találunk az irodalomban is annyi egymásnak ellentmondó vizsgálati eredményt. Vizsgálati eredményeinkre alapozva úgy gondoljuk, hogy ahhoz hogy fényt deríthessünk a vizsgált ökoszisztémában zajló folyamatok alakulására, elengedhetetlen, hogy az ökológiai jellegű ektomikorrhizas vizsgálatok során folyamatában tekintsük az adott változó alakulását, s egy optimalizált időskálán vizsgáljuk a jelenséget.

4.4. AZ AVAR MINŐSÉGÉNEK ÉS MENNYISÉGÉNEK HATÁSA AZ ŐSHONOS FÁK MAGONCAINAK FEJLŐDÉSÉRE, GYÖKÉRZETÜK MIKORRHIZÁLTSÁGI SZINTJÉRE

4.4.1. Bevezetés

Egy erdei ökoszisztémában a növények és a talaj közötti interakció számos direkt és indirekt mechanizmus révén képes befolyásolni az őshonos fajok természetes újulatanak csírázását és fejlődését, de az egzotikus növényfajok invázióját is (Tylianakis *et al.* 2008). Ebben a rendszerben a mikorrhizas gombák rendkívül fontos ökológiai funkcióval bírnak, mivel közvetítő szerepet töltenek be a növények és a talaj között, valamint a talajban lévő micélium hálózat révén az ökoszisztéma növényei között is (Kennedy *et al.* 2003). Egy „beállt” nö-

vény-talaj-mikróba rendszerben a környezeti faktorok megváltozása (pl. klíma változás) vagy egy újonnan betelepített, esetleg invazív faj hatására szerteágazó, gyakran öngerjesztő folyamatok indulhatnak el, melyek az ökoszisztémában kölcsönösen befolyásolhatják egymást és melyek eredményét predikálni rendkívül nehéz. Az ökológiai kutatások egyik központi kérdése lett az emberi tevékenység hatásainak, ezen belül a klímaváltozás, valamint az élőhelyváltozás hatásainak vizsgálata, különösen mióta az emberi hatások elszakadtak a lokális skálától és globális szinten is érzékelhető változást eredményeznek, és így az összes ökoszisztémára kiterjedhetnek. Egy erdei ökoszisztémában a fitomassza produkció, s vele párhuzamosan az avarréteg vastagsága, minősége, ezzel kapcsolatban lebomlási rátája nagyon érzékenyen reagál mind a helyi, mind a globális környezeti változásokra (Anderson és Swift 1983, Vitousek 1994, Shaw és Harte 2001). Az eddigi kutatásokból például kiderült, hogy a légkör emelkedő CO₂ szintjével párhuzamosan nő az avarprodukció mennyisége (De Lucia *et al.* 1999; Allen *et al.* 2000; Schlesinger és Lichter 2001; Finzi *et al.* 2001, Zak *et al.* 2003). Azonban csökkenés is előfordulhat a megváltozott hőmérséklet és csapadéeloszlás következtében (Aber *et al.* 1995). Egyre több bizonyíték van arra is, hogy a légköri szennyezés, mint például az ózon és a savas komponensek koncentrációjának növekedése ugyancsak hatással vannak az avar minőségére (Smith 1990; Findlay *et al.* 1996). A klímaváltozás az avar összetételében is jelentős változásokat eredményezhet, mivel megváltozhat a társulás összetétele, fajok egymáshoz viszonyított aránya, új fajok hódíthatnak tért. A Bükkben folyó hosszú távú monitoring vizsgálat, a Sikfőkút projekt kutatásaiból például kiderült, hogy a meteorológiai adatsorok szerint az erdő az elmúlt három évtized folyamán melegebbé és szárazabbá vált, valamint az erdő fafaj összetétele is kedvezőtlen irányba változott meg; a kocsánytalan tölgy erőteljesen visszaszorult, és az állomány elcseresedett és eljuharosodott. A teljes lombavar produkció az eddigi vizsgálatok szerint csökkent, romlott a talaj hőháztartása is, a vékonyodó avartakaró nyáron melegebb, télen hidegebb szélsőséges talajhőmérséklet kialakulását eredményezte (Kotroczó *et al.* 2007).

Az eredeti ökoszisztémát károsító környezeti változások kedvezhetnek új fajok megtelepedésének, vagy egyes fajok invazív térhódításának, így ma az ökológiai kutatások másik forró pontja az invazív fajok kutatása. E kutatásokon belül különösen fontos azon jegyek felderítése, melyek jellemzőek az invazív fajokra, s esetleg jelezhetik, hogy egy faj könnyen invazívvá válhat (van Kleunen *et al.* 2010, Hulme 2008). Ugyancsak fontos, hogy minél pontosabban tudjuk predikálni egy invazív faj terjedését (Ebeling *et al.* 2008, Schlaepfer *et al.* 2010), megismerjük hatásait a már ott élő fajokra, (Wolfe és Klironomos 2005, Hejda *et al.* 2009, McDougall *et al.* 2009, Thrope *et al.* 2009), és feltárjuk az esetleges kontrollálási lehetőségeket (Moody és Mack 1988). Az invazív biológiai kutatások azonban szinte kivétel nélkül a föld feletti folyamatokra fókuszálnak (Rejmanek és Richardson 1996; Lonsdale 1999). Ennek következményeképpen nagyon keveset tudunk a föld alatt lejátszódó folyamatokról, mint például, hogy a mikorrhizás gombák milyen szerepet játszanak a növények inváziójában. Már kimutatták, hogy az ember által behurcolt, nem őshonos növényfajok megtelepedését az őshonos növények mellett nagymértékben befolyásolja az ott élő mikrobiális közösség is (Stinson *et al.* 2006). Tanulmányok szerint a biológiai invázióban potenciális szerepe lehet a mikorrhizás gombák által közvetített, a növények közötti indirekt allelopátiának is (Weir 2007). A talaj mikrobiális közösségének megváltozása, s ennek hatása az ökoszisztéma folyamataira egy láthatatlan mechanizmus az egzotikus növények inváziójában, mely során az első lépés lehet az avarprodukció mennyiségi és minőségi megváltozása. A különböző növényfajok különböző mennyiségű és kémiai összetételű avart produkálnak (Berg és McClaugherty 1987), valamint a környezeti faktorok változása érzékenyen befolyásolhatja egy adott faj avarprodukciójának a mennyiségét és minőségét (Bohanomi *et al.* 2010; Jonsson *et al.* 2006). Így egy adott területen az avar produkció mennyisége és minősége környezeti hatásra megváltozhat, s ez hatással lehet a talaj tápanyag-összetételére és kémiai tulajdonságaira (pl.: felvehető nitrogén-vegyületek, polifenolok, tanninok, terpének mennyisége), s ezáltal a mikrobaközösségre is. Irodalmi adatok szerint az avarból kioldott anyagok módosíthatják a mikorrhizás gombák aktivitását (Conn és Dighton 2000; Piotrowski *et al.* 2008). Így a mikrobaközösség közvetítésével az avarprodukcióban bekö-

vetkezett változás a későbbiekben visszahathat a különböző fák biomassza-produkciójára és fitnessére is. Terepi kísérletünk során azt vizsgáltuk, hogy milyen szerepe van a lombavar mennyiségének és minőségének (milyen faj produkciója) az őshonos magoncok növekedésére, túlélésére és a vékony-gyökérzetük mikorrhizáltsági szintjére. A lombavar minőségi hatásának vizsgálatakor a fehér akác (*Robinia pseudoacacia* L.) avarját használtuk, mely faj Közép-Európában az egyik legproblematiszabb invazív fafaj, lombavarjában pedig magas a nitrogén-vegyületek mennyisége (köszönhetően az akáccal szinbionta kapcsolatban élő nitrogénkötő gyökérbaktériumoknak, *Rhizobium* sp.). Az akác, a többi invazív N-fixáló fajhoz (pl. *Acacia saligna*, *Myrica faya*, *Eleagnus umbellata*) hasonlóan gyors növekedésű, nagy mennyiségű magot termel, képes a vegetatív szaporodásra, a talaj tulajdonságait tekintve széles a tűrőképessége, mindezek következtében pedig képes a gyors és agresszív terjedésre. Az invaziós folyamatok karakterizálása a felgyorsult globális környezeti változások közepette különös jelentőséggel bír, mivel az invazív fajok veszélyeztethetik a natív ökoszisztémák létét, csökkentve az őshonos fajok biomasszáját és diverzitását vagy meggátolhatják a degradált területek regenerálódását. Az eredményeink új betekintést nyújthatnak azzal kapcsolatban, hogy egyes egzotikus fajok miért képesek oly sikeresen behatolni és megtelepedni a natív növényközösségekbe és javíthatja az invazív biológia predikciós erejét.

4.4.2. Anyagok és Módszerek

4.4.2.1. A vizsgálati terület

A vizsgálatot egy alföldi kocsányos tölgyes (*Quercus robur* L.) állományban végeztem, mely a Debreceni Nagyerdő részét képezi, s megegyezik az előző tanulmányban ismertetett vizsgálati területtel (3.2.2 alfejezet). Vizsgálatunk során a társulást alkotó tölgy avarján túl, a tájidegen akác lombavarját használtuk, mely fa agresszív terjedésével veszélyezteti az ősi vegetáció megmaradt foltjait, illetve az újulatokat egyaránt.

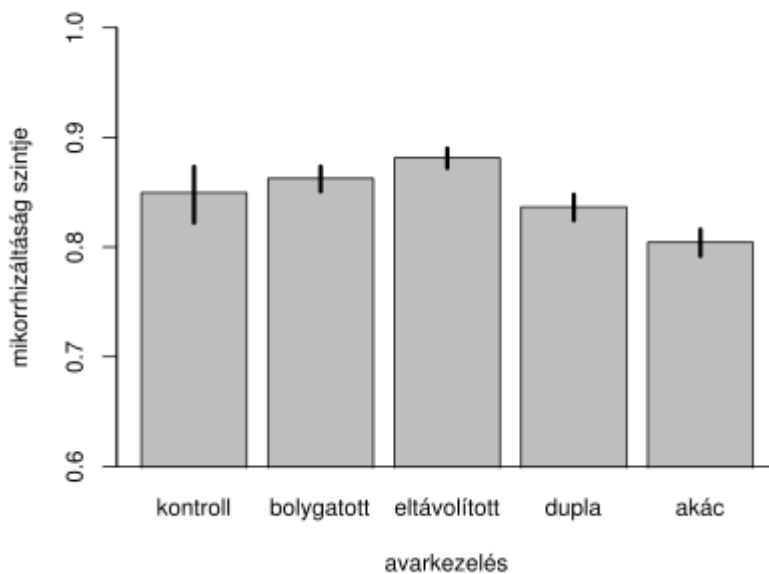
4.4.2.2. Kísérleti elrendezés

A kísérletet 2004 decemberében indítottuk, 10 db parcella került kijelölésre (1.ábra). Egy parcella 5 db 1,2m x 2m-es kvadrátot tartalmazott, így összesen 50 darab kvadrát került kijelölésre. A kvadrátok egy idős tölgyfa (becsült kora megközelítőleg 100 év) alatt kerültek kijelölésre, s mindegyikben legalább 12 db tölgymagonc volt. Az 50 kísérleti négyzetben a következő kezeléseket alkalmaztuk: (i) teljes avareltávolítás (nincs avar, NA), (ii) avar megduplázása (dupla avar, DA), (iii) az eredeti avart eltávolítottuk és akácavart (*Robinia pseudoacacia* L.) tettünk a helyére (akác avar, AA), (iv) bolygatott avar (BA) (a bolygatás hatásainak kontrollálására), (v) nincs kezelés (kontroll, K). Minden kezelést tízszer ismételtünk, úgy, hogy egy parcellán belül mind az öt kezelést végrehajtottuk, azokat véletlenszerűen rendelve a parcella öt kvadrátjához. Kvadrátonként 12db. természetes újulatú tölgymagonc volt véletlenszerűen kiválasztva, szárhosszuk megmérve és felcímkézett hurkapálcikával egyedileg megjelölve. Az akácavart egy közeli (500 m-re lévő) telepített akácusból hoztuk át, ahol a kísérleti kvadrátokkal megegyező méretű területről (1.2 x 2.0m) került az avar a kijelölt kvadrátokra (10db). 2005 június végén a megjelölt magoncokat kiástuk és megvizsgáltuk, hogy élnek vagy elpusztultak-e. Az élő magoncokon ezután a következő méréseket végeztük el: szárhossz, a főgyökér hossza, levélszám és levélhossz cm-ben, mikorrhizáltsági szint a vékony-gyökérzetben (magonconként véletlenszerűen kiválasztott 200 gyökérvég vizsgálatával), és a mikorrhiza morfo-típusok száma, abundanciája a vizsgált gyökérvégeken. Az adatok analízisét az R interaktív statisztikai környezetben (R Core Team, 2012), az lme4 csomag (Bates *et al.* 2012) segítségével végeztük.

4.4.3. Eredmények

4.4.3.1. Az avar manipuláció hatása a vékony-gyökerzet mikorrhiza szintjére, a magoncok fejlődésére és túlélésére

A kísérlet végére (6 hónap) a kijelölt 600 magoncból mindösszesen 61 magonc élt túl (cc:10%, AA:15, NA:15, BA:9, DA:9, K:13). Eredményeink szerint kezelésünk szignifikánsan befolyásolja a tölgymagoncok vékony-gyökerzetének ektomikorrhizas állapotát (generalizált mixed-effect lineáris modell binomiális hiba-eloszlással, log-likelihood-ratio teszt; $\chi^2 = 70.466$, $p < 0.001$; a kezdeti szárhosszra való kontrollálás után, random hatás: parcellák és kvadrátok, 4.4.1. abra). Az avar eltávolítás hatására a gyökérvégek mikorrhizáltsága nőtt ($z = 3.164$, $p = 0.002$), míg az akácavarral történő borítás hatására a mikorrhizáltság csökkent ($z = -4.095$, $p < 0.001$). A bolygatott és a dupla avarral borított területeken nem változott a mikorrhizáltsági szint a kontrollhoz képest ($z = 1.085$ illetve -1.143 , $p = 0.278$ illetve 0.253). A növények növekedése, fejlődése tekintetében mért változókat elemezve a bolygatott és a kontroll kvadrát nem különbözött szignifikánsan; rövidebbek voltak a gyökerek az akác-avaros kvadrátokban és az avar-eltávolításos kvadrátokban, míg a dupla-avaros kvadrátokban a gyökérhossz nem tért el a bolygatott és a kontroll kvadrátokétól ($\chi^2 = 14.773$, $p = 0.005$, lmer). Mindazonáltal nem találtunk szignifikáns kapcsolatot az avarmanipuláció és a magoncok levélszáma ($\chi^2 = 8.217$, $p = 0.084$, glmer) levél össz-hossza ($\chi^2 = 1.828$, $p = 0.767$, lmer), növekedési rátája ($\chi^2 = 5.081$, $p = 0.279$, lmer) és túlélése ($\chi^2 = 3.385$, $p = 0.496$, lmer) között. Ugyancsak nem találtunk szignifikáns különbséget a vékony-gyökerzet EM gombaközösségének fajgazdagságában a kezelések között (generalizált mixed-effect lineáris modell Poisson hiba-eloszlás, log-likelihood-ratio teszt; $\chi^2 = 1.811$ $p = 0.770$; random hatás: parcellák).



4.4.1 Ábra: A mikorrhizáltsági szint változása az avarkezelés függvényében.

4.4.3.2. Kapcsolat a vékonygyökérzet mikorrhizáltsági szintje és a magoncok fejlődése között

A gyökérvégek mikorrhizáltsági szintje szignifikánsan korrelált egyes általunk mért fejlődési mutatóval. Eredményeink szerint a gyökérzetben a mikorrhizáltsági szint pozitívan korrelált a szár növekedési rátájával (generalizált mixed-effect lineáris modell, log-likelihood-ratio teszt; $\chi^2 = 5.373$ $p = 0.020$; a kezdeti szárhosszra való kontrollálás után, random hatás: parcellák). Nem találtunk összefüggést a vékony-gyökérzet mikorrhizáltsági szintje és a gyökérhosszúság (generalizált mixed-effect lineáris modell, log-likelihood-ratio teszt; $\chi^2 = 0.004$ $p = 0.947$; random hatás: parcellák), valamint a levélszám (generalizált mixed-effect lineáris modell Poisson hibaeloszlással, log-likelihood-ratio teszt; $\chi^2 = 0.924$ $p = 0.336$; a kezdeti szárhosszra való kontrollálás után, random hatás: parcellák) között. Ezzel szemben az összesített levélhossz értékek negatív kapcsolatban voltak a mikorrhizáltsági szinttel (generalizált mixed-effect lineáris modell, log-likelihood-ratio teszt; $\chi^2 = 3.938$ $p = 0.047$; a kezdeti szárhosszra való kontrollálás után, random hatás: parcellák). Tehát a levél nélküli, illetve kicsi levéllel rendelkező magoncok mikorrhizáltsági szintje magasabb volt a nagy levéllel rendelkező magoncokhoz képest. A gyökéren lévő mikorrhiza közösséget elemezve elmondhatjuk, hogy a mikorrhizáltsági szintnek nem volt hatása az EM fajgazdagságra (generalizált mixed-effect lineáris modell Poisson hiba-eloszlás, log-likelihood-ratio teszt; $\chi^2 = 0.229$ $p = 0.632$; random hatás: parcellák).

4.4.4. Diszkusszió

Kísérletünkben predikáltuk, (i) hogy az invazív akác lombavarja, valamint (ii) az őshonos faj lombavarjának megduplázása, illetve hiánya megváltoztatja az őshonos faj magoncainak vékony-gyökérzete és az EM gombaközösség kapcsolatrendszerét. Ez az ektomikorrhizás gombaközösség közvetítésével olyan folyamatokat indíthat el, melyek révén végül az ökoszisztéma bármely szintjén jelentősen átalakulhat a faji összetétel, valamint a funkcionális kapcsolatok (Hoeksema *et al.* 2010). A módja azonban, ahogyan az egzotikus növények mindezt a változást eléri és a saját térhódításuk javára fordítják, területenként és fajonként eltérhet. Az eredményeink szerint az őshonos fák magoncainak a mikorrhizáltsági szintjét befolyásolja az avar minősége és mennyisége is: az invazív faj avarjának negatív, míg az avarreltávolításnak pozitív hatása volt. Az ökoszisztéma folyamatainak komplexitása és integritása megnehezíti, hogy egyértelmű és átlátható képet kapjunk az emberi tevékenység hatásairól. A klíma megváltozása például közvetlenül is befolyásolhatja egy területen a fitomassza produkció mennyiségét, de a társulás összetételének megváltozásával, esetleges invazív fajok térhódításával közvetett úton is hatással lehet a primer szerves anyag termelés mennyiségére és minőségére. A tájidegen fajok megjelenése, esetleges betelepítése pedig csökkentheti az adott ökoszisztéma stabilitását (Hejda *et al.* 2009; Ehrenfeld 2003; Chapin *et al.* 2000).

4.4.4.1. Az avarmanipuláció hatásairól

Az itt bemutatott eredmények valószínűsítik, hogy a fehér akác lombavarja megzavarja a területen őshonos kocsányos tölgymagoncok és mikorrhizájának kapcsolatát (szignifikánsan csökkent a gyökérvégek mikorrhizáltsági szintje), valamint az eredmények arra is utalnak, hogy az invazív növény oly módon változtatja meg a környezeti adottságokat, hogy ezáltal negatív visszacsatolást alakít ki a térhódítása és a natív fajok növekedése között, mivel a fejlődő magoncok növekedése pozitívan korrelált a vékony-gyökérzetük mikorrhizáltsági szintjével, ami pedig az akácavaros kvadrátokban szignifikánsan lecsökkent. A magoncok túlélési rátájában ez a hatás nem volt kimutatható, amit okozhat a magoncok egyébként is alacsony túlélési rátája (cc 10%), vagy akár a kísérleti kezelés rövidsége is. Ezzel szemben avar hiányában szignifikánsan növekedett a magoncok gyökérzetének a mikorrhizáltsági szintje, míg a saját avar megduplázásának nem volt kimutatható hatása. Ezek az eredmények arra

utalnak, hogy az akác avar nem az avartakaró fizikai szerkezetének megváltoztatása révén befolyásolja a mikorrhizás kapcsolatokat, hanem valamely kémiai összetevő(k) révén.

Ezen sejtések ellenére nem tudunk egyértelmű választ adni arra, hogy milyen folyamatok révén képes indukálni a fehér akác lombavarja az általunk kimutatott változásokat. Taniguchi és munkatársai (2009) vizsgálatából kiderült, hogy a nitrogén fixáló fehér akác képes befolyásolni az EM közösség összetételét, valamint a patogén gombák okozta megbetegedések mértékét a japán feketefenyő (*Pinus thunbergii*) magoncok esetén. Kutatásaik szerint a *Pinus thunbergii* magoncok túlélési rátája alacsonyabb volt ott, ahol a fehér akác volt a domináns faj az erdőben, azokhoz a magoncokhoz képest, amelyek olyan erdőrésztben nőttek, ahol a domináns faj a japán feketefenyő volt (Taniguchi *et al.* 2009). Vizsgálatunkból kiderült, hogy már az akác lombavarja is elegendő ahhoz, hogy szignifikáns változás következzen be az őshonos magoncok gyökérzetén az EM gombaközösség abundanciájában. Az invazív fajok lombavarjából kioldódó vagy lebomló anyagok közvetlenül vagy a talajtulajdonságok befolyásolása révén megváltoztathatják azt a kifinomult kapcsolatot ami az őshonos növény és EM gombapartnerre között áll fenn, s ezáltal felboríthatják a talajban meglévő kapcsolatrendszert (Conn és Dighton 2000; Piotrowski *et al.* 2008). Irodalmi adatok szerint az idegen avar hozzáadásával megváltozhat a talaj kémiai tulajdonsága a hozzáadott szerves és szervetlen tápanyagok, valamint polifenolok hatására (Cadisch és Giller 1997). Ez egyrészt egy esetleges tápanyag plusz miatt elősegítheti a növények növekedését (pl.: Nitrogénfixáló növények avarja esetén a N plusz), több okból kifolyólag azonban negatív hatású is lehet.

(i) Mivel az erdei ökoszisztémákban az EM gomba-növény együttműködés egyik leglényegesebb előnye a növények szempontjából, hogy az EM gombák elősegítik a N felvételt (Smith és Read 1997), így várhatóan, mind a növények, mind az EM gombaközösség érzékenyen reagál a talaj felvehető N készletének esetleges megemelkedésére (Avis *et al.* 2003). Az akác avar szén/nitrogén aránya alacsonyabb a keményfa fajok avarjához képest (Contrufo 1977), ahogy ez várható is az akác nitrogén-fixáló szimbióta baktériumainak köszönhetően. Egy fiatal akác-ültetvény éves nitrogénmegkötése körülbelül 30-kg N ha⁻¹/év (Boring és Swank 1984). Azonban ennek következtében feltételezhetjük, hogy idővel a talaj C: N aránya is megváltozik. Már számos vizsgálat kimutatta, hogy az avar kezdeti N koncentrációja a fő faktor ami befolyásolja az avar lebomlásával a talajba jutó nitrogén mennyiségét, kevésbé függve a környezeti feltételektől, mint például a klíma, talajadottságok vagy a bióta (Parton *et al.* 2007). Nitrogénben gazdag avar esetén a nettó N mineralizáció gyakran bizonyult magasabbnak az alacsony N tartalmú avarhoz képest (Högberg *et al.* 2006; Svan der Krift és Berendse 2001; Parton *et al.* 2007; Scheu 1997; Scott és Binkley 1997). Vizsgálatok szerint a növények nitrogénstátusuktól függően változtatják a fotoszintézis primer szénvegyületeinek felhasználási helyét, egyfajta dinamikus kapcsolat van a talaj felvehető nitrogénkészlete és a gyökerekbe jutó szén mennyisége között. Növekvő N hozzáférés esetén a szén gyökerekbe való allokálása csökken, a fás részekbe növekszik, míg a lombozatban stabil marad (Mäkelä *et al.* 2008). A növények vékony-gyökerének mikorrhizáltsági szintjét pedig egyértelműen befolyásolja a gyökérbe allokált szén mennyisége (pozitív korreláció, Corrêa *et al.* 2011). Így az akácavar lebomlásával emelkedhet a növények számára hozzáférhető nitrogénformák szintje a talajban, ez viszont végső soron közrejátszhat a vékony-gyökérzet mikorrhizáltságának csökkenésében. Mivel azonban a növények nitrogénnel való ellátása nem az egyetlen és kizárólagos szerep, amit a mikorrhizás gombák ebben a szimbiózisban betöltenek, így a gyökérzet mikorrhizáltsági szintjének csökkenésével, valószínűleg nitrogénben nem szenvednek hiányt a növények, de az EM gombák által biztosított összes többi előnyös funkció hiányozhat (például csökkenő C utánpótlás, víz, valamint egyéb tápanyag (pl.: foszfor), ásványi anyagok gombák általi felvétele, gyökerek védelme a kártevőktől, patogénektől (Whipps 2004), nagyobb tolerancia a toxikus anyagokkal, nehézfémekkel szemben (Barea *et al.* 2005)). Kezdetben amikor a növények N státusza jobbá válik (akác-avar), előfordulhat, hogy csökkent mikorrhizáltsági szint detektálható anélkül, hogy ez a növekedésben, túlélésben megnyilvánulna. Azonban az EM gombák hiányában csökkenhet a növények toleranciája stresszhelyzetben, s így az invazív fajok

könnyebben tért hódíthatnak az adott élőhelyen. Ezért a mikorrhizas szimbiózis egyéb előnyeinek a hiánya a későbbiekben eredményezheti az akác térhódítását ebben az őshonos fajok alkotta ökoszisztémában, amit a terepi megfigyelések alá is támasztanak. Míg az avareltávolítás következtében a talaj tápanyag készlete lecsökkenhet, s a lebomló avarból származó tápanyag utánpótlás hiánya hozzájárulhat a mikorrhizáltsági szint növekedéséhez. Ennek következtében emelkedhet a részesedésük a vékony-gyökérzetben, kiterjedtebb lehet a micéliumhálózat a talajban, s a nagyobb mérvű talaj-feltárás kompenzálhatja a talaj alacsonyabb N készletét („indukciós hipotézis”; Corrêa *et al.* 2008; Hobbie 2006; Högborg *et al.* 2003). Így azonban hiába magasabb a gyökerek mikorrhizáltsága, tulajdonképpen nem kap több tápanyagot a növény, ami magyarázhatja a kontrollal megegyező növekedés és túlélésbeli mutatókat.

(ii) A polifenolok megváltozott mennyisége is szerepet játszhat a mikorrhizáltsági szint csökkenésében. Piotrowskiék vizsgálatában a *Populus trichocarpa* szárított avarja teljesen gátolta a *Sorghum sudanese* gyökereinek AM gombák általi kolonizációját. Sőt már az avar kivonat és az oldott fenol vegyületek is hasonló hatásúaknak bizonyultak (Piotrowski *et al.* 2008). A leggyakoribb polifenol a tannin, szinte a növények összes családjában előfordul, s akár a levél száraz-súlyának az 50%-t is elérheti (Ferrazzano *et al.* 2011). Így az avar minőségének (fajtájának) a változása jelentősen befolyásolhatja a talajba jutó fenolok mennyiségét. A polifenolok igen nagy molekulaméretű, nehezen bomló anyagok (pl. lignin, tannin, flavonok...stb). Könnyen reakcióba léphetnek a talajban lévő fehérjékkel, kicsapva őket, fémekkel melynek eredményeként vízben oldódó vagy oldhatatlan komplexeket képeznek, s egyéb szerves vegyületek polimerizációjáért is felelősek. Ezáltal megakadályozhatják egyes tápanyagok növények számára való hozzáférését, ami igen érzékenyen érintheti az EM gomba-növény kapcsolatrendszerét. A hatások mértékére nézve meghatározó, hogy az avarban a fenti anyagoknak milyen az egymáshoz viszonyított aránya (polifenolok vs. tápanyagok) (Jonsson *et al.* 2006). Jonssonék (2006) például különböző minőségű avarnak kitett fenyőmagoncok gyökérzetének EM gombaközösségét vizsgálva arra a következtetésre jutottak, hogy az EM gombaközösség struktúrájában megfigyelt különbség valószínűleg a lebomló avar eltérő ásványi-anyag és polifenol arányának következménye. Korábban már Scott és Binkley kimutatta, hogy fák esetén, ahogy az avar lignin koncentrációja növekedett a nettó N mineralizáció lineárisan csökkent (Scott és Binkley 1997). Emellett a polifenolok részt vehetnek a talajban allelopatikus interakciókban is, s ezáltal közvetlenül, vagy a mikrobiális közösség közvetítésével hatást gyakorolhatnak egyes növények fejlődésére (Popa *et al.* 2008).

(iii) Az is előfordulhat, hogy valamilyen egyéb speciális anyag (fitotoxin), ami kimosódik az akáclevélből, vagy lebomlás révén kerül a talajba, hat negatívan a magoncok EM gombaközösségére. Ez is eredményezheti a mikorrhizáltsági szint különbségét az akác-avaros és a kontroll kvadrátok között. Az angolul „novel weapons” (új fegyver) hipotézis szerint az allelopátia nagymértékben közrejátszik az egzotikus növények inváziójában. A hipotézis szerint az invazív növény által termelt fitotoxinra a megtámadott növényközösség nagyobb érzékenységgel reagál, mint a saját elterjedési területének növényközössége (Weir *et al.* 2007). A *Centaurea maculosa* gyökérkivonata például csökkentette a megtámadott terület natív fajainak a növekedését, míg nem volt hatása a növények növekedésére a *Centaurea maculosa* eredeti élőhelyén (Thorpe *et al.* 2009). Gyakran ez a hatás az EM gombaközösség közvetítése révén manifesztálódik. A *Populus tremuloides* L. levélkivonata például számos mikorrhizas gombára toxikus (Olsen *et al.* 1971), míg a málna (*Rubus idaeus* L.) levélkivonata öt mikorrhizas faj növekedését csökkentette, kettőt növelte (Cote és Thibault 1988).

(iv) Egy másik tényező is hozzájárulhat az idegen avarból fakadó negatív hatásokhoz. A kutatásokból kiderült, hogy a talajmikrobák bizonyos szintig specializálódtak a felettük növekvő fajok avarjának a lebontására, átlagosan 8%-al gyorsabban bomlik le az avar azon növény alatt ahonnan származik, mint idegen növény alatt (Home Field Advantage, HFA)(Ayres *et al.* 2009a,b). Ez eredményezheti, hogy bizonyos anyagok az akácavarral borított talajban visszatartódnak, s ez végső soron befolyásolhatja az EM gomba-növény kapcsolatrendszerét.

(v) Az idegen avarral a területre került vagy a saját avarral eltávolított organizmusok (lebontó baktériumok, gombák; gerinctelenek, rovarok, csigák, kismélsők stb.), vagy azok élőhelyének hiánya közvetlenül, vagy a talaj közvetítésével ugyancsak hatással lehet a magoncok gyökérzetén az EM gombaközösség alakulására (Gartner és Cardon 2004). Jonsson és munkatársai például kimutatták (Jonsson *et al.* 2006), hogy az atkák és az ugróvillások (Collembola) denzitása nagy mértékben változik az avar típusától függően, a collembola denzitás több mint a harmadára esett vissza egyes avartakaró hatására. További kutatások arra is rávilágítottak, hogy a Collembola denzitás pozitívan vagy negatívan korrelált egyes mikorrhiza morfortípussal, valamint a felvehető NH_4 -nel, ami arra utalhat, hogy bizonyos gombafajokat az ugróvillások táplálkozásuk során előnyben részesítenek, s hogy kapcsolat van a Collembola denzitás és a nitrifikációs folyamatok között. Az akácavarral például olyan organizmusok is kerülhetnek a területre, melyek kedvező táplálkozási feltételeket találva, negatív hatással vannak az adott EM gombaközösségre. Míg a gombafogyasztó (fungivore) avarlakó organizmusok eltávolítása (NA), amelyek az EM és szaprotróf gombákat is fogyasztják, pozitív hatással lehetnek az EM gombaközösség abundanciájára, ami eredményezheti a nagyobb jelenlétet a magoncok vékony-gyökérzetén. Az idegen avar hozzáadása, valamint az avareltávolítás nagymértékben befolyásolhatja az adott terület szaprofita gombaközösségét is. Vizsgálatokból pedig kiderült, hogy a talajban lévő protein-tannin komplexekből az EM gombák N és P feltáró képessége sokkal alacsonyabb a szaprotrófokhoz képest (Wu *et al.* 2003; Bending és Read 1996). Így lehetséges, hogy azokon a területeken, ahol magas a talajokban a nehezen hozzáférhető tápanyagok mennyisége, az EM gombák számára csak a szaprotróf gombák általi feltárás után válnak a tápanyagok felvehetővé (Read *et al.* 2004). Megváltozott szaprofiton közösség így hatással lehet az EM gombák, s így a növények számára hozzáférhető tápanyagok mennyiségére, s ezáltal befolyásolhatja a mikorrhizas kapcsolatrendszer is (Cairney 2002). Mindemellett az avar fizikai tulajdonsága, valamint az avar mennyisége, esetleges hiánya feltételezhetően hatással van a talaj vízháztartására is, ami befolyásolhatja a talajban élő EM gombák víz és táplálék felvételi potenciáját, valamint a szaprotróf mikroorganizmusok avarlebontó folyamatait is (Koide és Wu 2003).

A növények növekedése, fejlődése tekintetében mért változókat elemezve megállapíthatjuk, hogy az akácavaros kezelés hatására rövidebb lett a gyökérhossz. A főgyökér hossza azért lehet fontos tényező, mert a talaj mélyebb rétegeiben tovább megmaradhat a nedvesség, így a hosszabb gyökerű magoncok ellenállóbbak lehetnek a szárazsággal szemben. Mivel az akácavaros kezelés hatására szignifikánsan lecsökkent a gyökérhossz, így ezek az egyedek jobban ki vannak téve a szárazság okozta stressznek, melynek átvészelésében az EM gombapartner szintén előnyt jelenthetne. Ez az eredmény azonban azt is jelezi nekünk, hogy a növény az adott körülmények között (a talaj összetételének, kémiai tulajdonságainak a megváltozása, avar szerkezetének a megváltozása) a gyökérzet növekedésébe kevesebbet investál, míg a föld feletti növekedésbe ugyanannyit investál mint a kontroll. Steinaker és Wilson (2008) kimutatta, hogy a fák esetén a hajtás és a gyökér fenológiája nem feltétlenül vág egybe. Míg vizsgálatukban a lombtermelés szignifikáns korrelációban állt a talaj nedvességtartalmával, addig a gyökértermelés a talaj hőmérsékletével nőtt szignifikánsan. Ennek következtében, esetükben a fák levél és gyökértermelése negatívan korrelált. Az avar szerkezetének a megváltozása hozzájárulhat a talaj hőmérsékletének szélsőséesebb változásához, ami közrejátszhat a főgyökér hosszának csökkenéséhez. Ezt az elképzelést ugyancsak támogatja, hogy az avareltávolításos kvadrátokban növő magoncok főgyökere szintén rövidebb a kontroll magonckéhoz képest, s feltételezzük, hogy a hőmérsékleti ingadozások ebben a kvadrátban a legszélsőséesebbek. Azonban míg az akácavaros magoncknál a gyökerek mikorrhizáltsági szintje lecsökkent, az eltávolított avarú kvadrátok magoncainál emelkedést tapasztaltunk, így úgy tűnik, hogy a mikorrhizáltsági szint és a főgyökér hosszának az alakulása nincs közvetlen kapcsolatban egymással.

4.4.4.2. A mikorrhizáltsági szint és a növények növekedése

Kísérletünkben a kontroll parcellákban növező magoncok mikorrhizáltsági szintje pozitívan korrelált a növekedésükkel, gyökérhosszukkal, levélszámmal, és az összegzett levélhosszal. Számos vizsgálat mutatta már ki, hogy a mikorrhizáltsági szint pozitívan korrelál a növények növekedésével, fitnessével, túlélésével (Barea *et al.* 2002; van der Heijden és Kuyper 2003). Ezek az eredmények tulajdonképpen alátámasztják az EM gomba és a partnernövény közötti kapcsolat mutualista szimbionta voltát. Míg a mikorrhizáltsági szint és az össz-levélhossz közötti negatív korreláció felhívja a figyelmet a kapcsolat dinamikus voltára, nem támogatja a szén-limitációs hipotézist, ellenben összevág a levéltávoltításos kísérletünk hosszú távú eredményeivel (4.3.3 fejezet), s a jelenség lehetséges magyarázatát a 4.3.4 fejezetben disszkuszáltuk.

A talált morfortípusok száma nem változott, s az uralkodó morfortípus sem tért el a kezelések hatására. Vizsgálataink alapján tehát a közösség összetételében nem következett be számottevő változás. Valószínűleg az abundanciában bekövetkező változás a mikorrhizás kapcsolat tekintetében a kezelésekre adott gyors válasz, míg lehetséges, hogy hosszabb idő elteltével a közösség összetételében is változásokat indukálnának a kezelések. Számos vizsgálat is változást mutatott ki az EM gombaközösség diverzitásában a környezeti körülmények hosszabb távú változásának hatására (Baar és Vries 1995).

Összefoglalva vizsgálatunk eredményeit elmondhatjuk, hogy az avarmanipuláció a talaj aktív vagy passzív közvetítése révén hatással van a tölgymagoncok mikorrhizáltsági szintjére. Kísérletünk nem tud egyértelmű választ adni arra, hogy a hatás milyen folyamatok révén manifesztálódik. A rendelkezésre álló adatok szerint az invazív növények hatására gyakran emelkedik a területen a nettó primer produkció és a biomassa, megváltozik a nitrogén fixálás aránya, nő a talajban a felvehető N mennyisége, s általában az invazív fajok gyorsabb lebomlási rátájú avart produkálnak, mint az ugyanott élő natív fajok (Evans *et al.* 2001; Ehrenfeld 2003). Ezek a változások eredményezhetik a mikorrhizáltsági szint csökkenését, azonban közvetlenül az avarból kimosódó anyagok is hatással lehetnek az EM gomba-növény kapcsolat rendszerre. Irodalmi adatok szerint területenként eltérhet ugyanannak a fajnak a hatása, ami azt sugallja, hogy a megtámadott terület közössége, valamint az adott környezeti feltételek, mint például a talaj típusa meghatározó az ökoszisztéma szintű hatásnak mind az irányára, mind a nagyságára nézve (Aučina *et al.* (2007). A Debreceni Nagyerdő még meglévő natív kocsányos tölgy erdeinek fennmaradásához elengedhetetlen, hogy az invazív fajok betelepülése megghiúsuljon. Eredményeink mindenképpen felhívják a figyelmet arra, hogy az akác térhódítása igen komplex folyamat, s gyakran olyan mechanizmusok révén valósul meg, melynek detektálása nehéz, mégis radikális változásokat eredményezhet a vegetáció fajösszetételében, okozza ezt nem utolsósorban a növények egymáshoz viszonyított versenyképességére hatva. További vizsgálatok szükségesek ahhoz, hogy pontosabb képet kapjunk ezekről a folyamatokról, s fontos lenne hosszabb időskálán, a talajtulajdonságok követésével vizsgálni a jelenséget.

5. ÖSSZEFOGLALÁS

Dolgozatomban áttekintettem a nagygyombok terepi felmérési módszereit, ezen belül részletesen tárgyaltam az ektomikorrhizás (EM) gombák felmérése során alkalmazott diverzitás becslési eljárásokat, ezek előnyeit és hátrányait, valamint tárgyaltam terepi kísérleteim eredményeit, melyben az EM gombák és tölgymagoncok mikorrhizás kapcsolatának ökológiáját vizsgáltam. Felhívtam a figyelmet a fajlisták adatainak korlátozott felhasználhatóságára, s hogy a nagy igény ellenére ezidáig nem forrt ki egy egységes, a többség által elfogadott standardizált mennyiségi és minőségi felmérési módszer. Ezen igény részleges kielégítésére egy új, egyszerűen kivitelezhető, nem destruktív, de igen informatív termőtesten alapuló biomassza becslési módszert javaslok. A módszer alapja, hogy a felvételezések során megtalált termőtestek darabszámát és a fajok irodalomban közölt kalapátmérőjét használja, ebből kalkulálja ki a Kalapterület Indexet ($CAI_i = n_i \pi d_i^2 / 4$). Kimutattuk, hogy ez az index szorosan korrelál az azonos mérőnégyzetekből származó termőtestek összesített száraz tömegével. Ugyancsak kimutattam, hogy a Kalapterület Index részesedése a biomassza variancia (R^2) magyarázatában lényegesen nagyobb mintha csak a darabszámot használnánk. Ezáltal a Kalapterület Index pontosabb becslést adja a föld feletti termőtestek biomasszájának, mint a termőtestek darabszáma egyedül.

A dolgozatom következő részében elemeztem azokat a tanulmányokat, melyek egy terület nagygyomba állományának a vizsgálatokor egyszerre termőtestes és mikorrhizás felvételezést is végeztek. Az ökológiai vizsgálat felvételezése során felmerül a kérdés, hogy a gomba mely részét vegyük számba, a termőtesteket, vagy a mikorrhizás gyökérvegeket? Áttekintve azokat az ökológiai tanulmányokat, amelyek az EM gombaközösségek vizsgálatokor mind (i) a termőtestek, mind (ii) a mikorrhizás gyökérvegek felvételezését is elvégezték, választ kerestem arra a kérdésre, hogy a különböző módszerekkel nyert adatokból hasonló következtetések vonhatók-e le a vizsgált ökológiai folyamatok tekintetében. Kimutattam, hogy annak ellenére, hogy a közösség összetételére nézve a kétféle vizsgálati módszer eltérő eredményt hozott, mégis hasonló kapcsolatot detektáltak a mért környezeti változók (pl.: kísérleti manipulációk, szukcessziós változások, környezeti zavarások) és a gombaközösségek között. Az áttekintett tanulmányok ($N=37$) eredményeit analizálva ugyancsak pozitív összefüggést találtam az EM gombaközösség fajgazdagsága és (i) a partnernövény kora, valamint (ii) a lehetséges partnernövény fajok száma között, az alkalmazott módszertől függetlenül. A metodikai változók közül, csak a talajminták számának (mikorrhizás vizsgálatok esetén), valamint a vizsgálat időtartamának (csak a termőtestes vizsgálatok esetén) volt szignifikáns pozitív hatása a fajgazdagságra. Az áttekintett tanulmányok 73%-a talált nagyobb fajgazdagságot, s több explicit fajnevet a termőtestes vizsgálat alapján, mint a gyökérvegek vizsgálatával. A fenti eredmények mindenképpen a termőtestes vizsgálatok folytatása mellett szólnak, amelyek révén széles idő és térbeli skálán, gyors és mégis értékes információhoz juthatunk az ökoszisztémákról. A két módszer együttes alkalmazásával pedig átfogóbb képet kaphatunk a vizsgált terület EM gombaközösségéről.

Terepi kísérleteimben először természetes újjulatú tölgymagoncok vékony-gyökérzetének (*Quercus robur* L.) mikorrhizáltsági viszonyaiban, növekedési és túlélési paramétereiben bekövetkezett változásokat vizsgáltam levéltávoltítás és makkeltávoltítást követően. Kimutattam, hogy a különböző beavatkozások eltérő választ eredményeztek a növények viselkedésében és a rövid és a hosszabb távú hatás is különbözött. A levéltávoltítás hatására kezdetben lecsökken a vékony-gyökérzet mikorrhizáltsági foka, de ez még nem túl számottevő ahhoz, hogy a túlélésükre, növekedésükre kimutatható hatással lenne. Ősszel már szignifikánsan magasabb mikorrhizáltsági szintet találtunk a levéltávoltítással kezelt magoncok gyökérzetén, kicsit csökkenő növekedéssel, de változatlan túlélési mutatókkal mint a kontroll csoport. Ezzel ellentétben a makkeltávoltítás hatására szignifikánsan csökkent a magoncok túlélése, míg a mikorrhizáltsági szintre rövid távon nem volt hatása a kezelésnek, hosszabb távon pedig a

levéltávolítással megegyező hatást találtunk, megemelkedett a vékony-gyökérzet mikorrhizáltsági szintje. Ezek alapján levonhatjuk azt a következtetést, hogy a környezeti hatások következtében igen dinamikusán változik a gyökérvégek mikorrhizáltsága, s hogy milyen időintervallumot választunk a kezelések hatásának elemzésére a vizsgálatunkban döntően befolyásolhatja a kapott eredményeinket.

Második terepi kísérletem során az avar minőségének és mennyiségének a hatását vizsgáltam a területen őshonos kocsányos tölgymagoncok mikorrhizáltsági viszonyaira, növekedésére, túlélésére. A következő kezeléseket alkalmaztam: (i) teljes avareltávolítás (nincs avar, NA), (ii) avar megduplázása (dupla avar, DA), (iii) az eredeti avar eltávolítottuk és akácavart (*Robinia pseudoacacia* L.) tettünk a helyére (akác avar, AA), (iv) bolygatott avar (BA) (a bolygatás hatásainak kontrollálására), (v) nincs kezelés (kontroll, K). Az eredmények szerint a kezelés szignifikánsan befolyásolja a tölgymagoncok vékony-gyökérzetének ektomikorrhizas állapotát. Kimutattam, hogy az avar eltávolítás hatására a gyökérvégek mikorrhizáltsága nőtt, míg az akácavarral történő borítás hatására a mikorrhizáltság csökkent. A bolygatott és a dupla avarral borított területeken nem változott a mikorrhizáltsági szint a kontrollhoz képest. A növények növekedése, fejlődése tekintetében mért változókat elemezve a bolygatott és a kontroll kvadrát nem különbözött szignifikánsan; azonban rövidebbek voltak a gyökerek az akác-avaros kvadrátokban és az avar-eltávolítási kvadrátokban, míg a dupla-avaros kvadrátokban a gyökérhossz nem tért el a bolygatott és a kontroll kvadrátokétól. A lombavar mennyiségének és minőségének a változása hatással lehet a talaj tápanyag és polifenol összetételére, valamint az avarból kioldódó anyagok ugyancsak megváltoztatják a mikorrhizas gombák aktivitását. A tájidegen betolakodó akác, beavatkozva a talajban lévő folyamatokba, megváltoztathatja az őshonos fajok között kialakult kifinomult ökológiai kapcsolatrendszert és így akár gátolhatja azok növekedését. Ez a hatás megnövelheti ezen agresszívan terjeszkedő invazív faj térhódítási potenciálját egy őshonos növényfajokból álló ökoszisztémában.

Vizsgálatainkat összegezve elmondhatjuk, hogy a termőtestes vizsgálatokkal jól becsülhető a nagygombaközösség biomasszája és fajgazdagsága, s releváns eredményt adnak az ökológiai vizsgálatok során. Míg a terepi vizsgálatokból kiderült, hogy a mikorrhiza mediálja a növénypartnert érő külső környezeti és belső állapotváltozások hatásait. Ennek révén mind a talaj, mind a növényközösség összetételére hatással lehet, s így kulcsfaktor az adott ökoszisztéma formálásában.

6. SUMMARY

6.1. INTRODUCTION

Recent studies shed light on the fact that most of the plant's ecophysiology is shaped by symbionts. For instance, the roots of cc. 90% of terrestrial plant species associate with soil fungi to form mycorrhiza⁸ (Johnson és Gehring 2007). The fungal partners “receive” saccharides, vitamins, hormones from the photosynthetic hosts. In return, they “give” water, nutrients to the plant partner, may provide protection against pathogens, increase tolerance against drought, and alleviate the toxic effects of allelochemicals⁹ (Donnelly *et al.* 1993; Smith 1990; Colpaert 2008; Hoeksema *et al.* 2010). The main types of mycorrhiza are the arbuscular (endomycorrhiza, AM), ecto-, and ect-endomycorrhiza. These groups have been recognized in view of their morphological features, i.e. whether the fungi penetrate into the root cells to form various arbuscular structures there, or only develop sheaths on the root surfaces, and is connected to an intercellular network of hyphae known as a “Hartig net” in the root cortex (ectomycorrhiza, EM) (Brundrett 2004). Functionally, it is a mutualistic, symbiotic relationship, where the partnerships is mutually beneficial for the co-existing plant and fungus partners (Carlile *et al.* 2001). Research in recent years has revealed, that this mutual benefit is not necessarily realized at the same time by both partners; in fact, the ectomycorrhizal symbiosis move along a biotrophic-saprotrophic continuum in time (Koide *et al.* 2008). For example, in the study of Murat and his colleagues (2005) concludes that Truffles seem to use different nutritional strategies (saprotrophic, endophytic and symbiotic) depending on the environmental conditions and the phase of their life cycles. Researches have also pointed out that the mycorrhizal relationship does not work directly in line with the principle of direct reciprocity (for example myco-heterotrophy, ectomycorrhiza of non-photosynthetic plants, Bidartondo 2005, Hynson *et al.* 2009). The complexity of the mycelial network of several fungal species linked up in the soil to form multiple plant specimens – or even multiple species - allows the transfer of nutrients among the partners, and owing to this nutrient transfer network there exists a kind of net advantages because of the given relationship. This does not necessarily originate from a specific fungal or plant partner; at a given moment, the unique relationship between plant and fungus may be preferable for either party, while being disadvantageous for the other; however, this situation may become outbalance over time and / or space (Brundrett 2004; Horton and Bruns 1998). Due to its key role and position in ecosystems, the mycorrhizal fungal symbiosis is also important to understand global processes (diversity loss, climate change, human-induced adverse effects). During our research, the community composition and ecology of wild fungi were studied both observationally and experimentally, with special emphasis on ectomycorrhizal (EM) fungi. We investigated the extent to which the various environmental factors affect forest soil EM fungal community, including the mycorrhizal level of the thin-roots of oak seedlings. During our work, we encountered a number of methodological issues, and therefore in this dissertation I was also looking for answers to the methodological issues that were faced.

8 Derived from the Greek words created by the merger of mycos, fungi, rhizon, root. Symbiosis between fungi and the roots of higher plants. If the fungus located on the root surface, and only inserted into the root cells to create the so-called Hartig net, it can be regarded as ectomycorrhiza whereas when it penetrates into the root cells to form vesicles-arbusculums, it is considered to be endomycorrhiza (Bánhegyi *et al.* 1985).

9 Allelochemicals: biochemicals produced by living organism that affects the growth, survival and reproduction of other organism. It can have positive, neutral or negative effects on the target organism. These biochemicals are usually secondary metabolites, so it is basically not necessary for the growth, survival or reproduction of the producer organism.

6.2. GOALS

- The easiest way to characterize the fungal community of an area is to take the list of prevailing species. However, lack of quantitative data on the species strongly restricts the analytical options. For example, there it is practically impossible to identify species and functional groups with key roles in the ecosystem. Using abundance quantitative data (number, biomass), we are able to analyze the EM fungal community in more details. In this dissertation, I am presenting our newly developed, simple and non-destructive methodology to assess the biomass of fungal fruiting bodies in an area. We have tested how accurately the biomass of fungal fruiting bodies found (counted) can be estimated in a given area, with the use of literary data (maximum diameter of the cap)(Section 4.1).

Tóth BB, Feest A (2007) A simple method to assess macrofungal sporocarp biomass for investigating ecological change. *Canadian Journal of Botany* 85: 652–658. Impact Factor: 0.98 (in the year of publication)

- Due to the development and spread of molecular biology-based fungal identification methods, the identification and evaluation of fungal partners on mycorrhized roots have become easier and more prevalent. Nevertheless, in most cases the composition of the EM community based on the sporocarp survey considerably differs from the results obtained from the mycorrhizal survey in the same habitat. In the next part of the this thesis, I will review the surveys applying the two methods, and analyze the extent and possible causes of the differences between the results (Section 4.2).

Tóth BB, Barta Z (2010) Ecological studies of ectomycorrhizal fungi: an analysis of survey methods. *Fungal Diversity*. 45(1):3-19. Impact Factor: 5.08 (in year of publication)

The following part of my thesis discusses the results of our field studies.

- Trees in the temperate zone almost exclusively live in symbiosis with ectomycorrhizal fungi. Due to this relationship, the two kinds of organisms have reciprocal influence on each others' life processes, but these interactions may predominantly depend on the conditions of the participants. In this study, our main goal has been to examine the effects of the conditions of plant on the symbiotic relationship formed with EM fungus partners. The level of mycorrhizal relationships were measured and analyzed in a field experiment where the status of the host plant, the naturally growing oak (*Quercus robur* L.) seedlings was manipulated by defoliation and/or acorn deprivation (Section 4.3).

Tóth B, Tóth JA: Effect of defoliation and acorn deprivation on oak seedlings development and ectomycorrhizal interaction -a field study. (in prep.).

- In the next section (Section 4.4), I have studied the possible effects of environmental factors on the relationship between mycorrhizal fungi and their plant partners. Soluble litter extracts have been shown to modify mycorrhizal fungal activity. Here, we experimentally investigated how the quality and quantity leaf litter influence the growth, survival and ectomycorrhizal development of naturally growing pedunculate oak seedlings. To study the effects of litter quality on native plants, we used the litter of the most problematic invader tree species in Central Europe, the locust tree (*Robinia pseudoacacia* L.). Due to aggressive and invasive nature of this species, there is a worldwide struggle for their suppression (Williams 1997). Understanding the ecophysiological characteristics of this species could facilitate these efforts. The altered soil microbial communities and their resultant effects on ecosystem processes can potentially be an invisible legacy of exotic plant invasions. Invasive biological research has almost exclusively focused on above-ground processes, while very little is known about the processes taking place in the ground, such as the nature of the role of mycorrhizal fungi in plant invasion (Section 4.4).

6.3. METHODS

While investigating methodological questions, we considered all the existent fungal sporocarps in forest plots, independently from the trophical status of the fungi. Thus, biotroph¹⁰ (ectomycorrhiza¹¹, parazita¹²), and saprotroph¹³ species were to be involved in the studies. For analytic purposes, the fruiting bodies were collected in the area of the Heves-Borsodi Hills. In the case of synthesis and experimental studies (Section 4.2, 4.3 and 4.4), only ectomycorrhizal fungi were considered. Field experiments were based on the survey of mycorrhizal roots without sporocarp survey. These field studies were carried out in an cc. 80 year old pedunculate oak forest, which is part of the Great Forest of Debrecen, situated in the Botanical Garden of the University of Debrecen.

6.4. RESULTS AND DISCUSSION

In my thesis I have had an overview on the methodologies used in fungal community surveys, and discussed in details the applied procedures for ectomycorrhizal fungal diversity assessment, their advantages and disadvantages. The results of the field experiments concerning the ecological aspects of mycorrhizal relationship between EM fungi and pedunculate oak seedlings have been discussed, as well.

I have highlighted the limited usability of data from species lists, and the fact that in spite of its being highly demanded there is no simple, standardized method for quantitative and qualitative surveys adopted by the majority of fungal ecologists. To partially satisfy this demand, our study proposes a simple, non-destructive, but still informative method to assess fungal sporocarp biomass in forested areas. We rely on the number of fruit bodies found in the surveyed plots and literature data on the maximal cap diameter of the species to calculate a 'Cap Area Index' ($CAI_i = \pi r_i^2 / 4$). It has been suggested that this index very strongly correlates with the measured total dry weight of the given species obtained from the same plots. We have pointed out that the proportion of variation in biomass explained by the number of fruit bodies (R^2) was considerably smaller than the variation explained by the Cap Area Index. Therefore 'Cap Area Index' offers a more accurate estimation of the epigeous fungal sporocarp biomass than the sporocarp number of the species alone. We have found that fungal sporocarp biomass estimated by the Cap Area Index allows the plots to be ordered consistently with the order obtained on the basis of the dry weight of collected fruiting bodies, and hence it provides a simple way to compare the sites over space and time, even with the use of the old databases. Furthermore, this new methodology is suitable for following the spatiotemporal distribution of any fungal community in an ecosystem, while data on saprotrophic species can also be included. Since sporocarp production is believed to responds much more sensitively to environmental changes than does the fine-root vegetative ectomycorrhiza (EM) community, surveys based on fruiting bodies may more readily reflect whether an ecosystem has been perturbed (Last et al. 1979). In consequence, the sporocarp survey can be viewed as an easily

10 Biotrophic: it uses the materials of living organisms, withdraws nutrients from their cells.

11 Ectomycorrhiza: it uses the materials of living organisms with the cohabitation being beneficial for both the fungus and the plant partner.

12 Parasite: it uses the material of living organisms and the relationship is rather non-beneficial for the plant partner.

13 Saprotrophic: it use the material of dead organisms.

applicable method for conservation biology and ecosystem management.

In the following part, we have investigated the following question: which part of the fungi should be surveyed during an ecological study? The fruiting bodies or the mycorrhizal stage? By reviewing ecological studies of ectomycorrhizal fungi where both fruiting bodies and mycorrhizal root tips were simultaneously surveyed, we examined whether the diversity data having been obtained with the two methods led to similar conclusions in relation to the underlying ecological processes of interest. Despite discrepancies in identifying the species, we found that both survey methods revealed similar responses by the ectomycorrhizal fungal communities to experimental manipulations, successional changes and environmental disturbances. By analyzing the results of the reviewed studies (n=37), we found positive relationships between fungal species richness and (i) the host plant age and (ii) the number of putative host plant species, independently from the applied survey method. Of the methodological variables, only the number of soil samples (mycorrhizal approach) and the duration of the study (sporocarp approach) have significant effects on the EM species richness, with species richness increasing with both of them. Our investigation also reflects that in 73% of the reviewed studies larger species richness was found by fruiting body surveys than methods based on the sampling of the root tips.

Currently, mycorrhizal sampling data are mostly obtained by a few research groups from several coniferous forests in the northern hemisphere. However, it is critically important to have input from the whole planet to develop solutions toward ecosystem sustainability. Based on the above findings, we argue of the continuation of fruiting body surveys in order to gain rapid and still valuable information on ecosystems over a wide spatial and temporal range. Furthermore, the combined use of the two methods has the potential to gain more complete view of the EM fungal community of the studied area.

In the first field experiments we examined such changes in mycorrhizal relationship, growth and survival parameters of naturally growing pedunculate oak seedlings (*Quercus robur* L.) that occurred after the conditions of seedlings had been manipulated by defoliation and acorn deprivation. It has been found that different treatment resulted in differences in the plant's behavior, while short- and long-term effects also deviated from each other. Initially, leaf removal significantly reduced the level of mycorrhiza on the fine roots, but it did not significantly affect the survival and growth of seedlings. In the autumn, significant interaction was found between the effects of defoliation and acorn deprivation. Significantly higher mycorrhizal levels were found on the fine roots of seedlings treated only by defoliation, while growth slightly declined, but yet their survival remained constant when compared to the control group. In contrast, we have found that initially the effects of acorn removal significantly reduced the growth of seedlings, while it had no effect on the mycorrhizal level. The long-term effect on the mycorrhizal level was similar to the effect of defoliation, i.e. it increased the mycorrhizal level of roots, whereas the survival rate considerably declined. In view of the foregoing, we can conclude that due to the environmental effects the level of the mycorrhization of fine roots can dynamically change, therefore the time interval chosen for the analysis of the effects of the treatments may as well critically influence the results.

In the second field experiment, we specifically investigated what role leaf litter quality and quantity had on growth, survival and the ectomycorrhizal development of naturally growing pedunculate oak seedlings. We applied the following treatments: (i) complete litter withdrawal, (ii) litter quantity doubled, (iii) original litter layer replaced by the litter of locust tree (*Robinia pseudoacacia* L.) (iv) litter layer disturbed (as control for disturbance) and (v) control: no alteration of the litter layer. We have shown that leaf litter quality and quantity have significant effects on the ECM community: the mycorrhizal level in root tips of the seedlings was significantly lower in plots covered with locust tree litter, but increased in the plots of litter removal, when compared to the control site. Regardless of treatments, we detected a significantly positive correlation between the growth of seedlings and the mycorrhizal levels in the root systems. It was also shown indicated that the roots of seedling grew signifi-

cantly shorter in plots of litter removal and locust tree litter than in the control ones. The mycorrhizal level in the disturbed and doubled leaf litter plots does not change in comparison with the control sites. The soil nutrient and polyphenol composition may be affected by the change of leaf litter quantity and quality, while other materials released by the litter may also alter the mycorrhizal fungal activity. Our experiment revealed, that only the litter of the non-native, invasive locust tree is sufficient to alter the sophisticated ecological relationships developed between the native tree species and mycorrhizal fungi. As a result, the litter of invasive species may hinder the growth and development of native species. This effect may explain the successful expansion of this invasive species in ecosystems made up of native plant species.

Summarizing our studies, we can claim that the sporocarp survey offers a reliable estimate of the biomass and species richness of the fungal community, as well as data relevant for ecological studies. On the other hand, the field studies suggested that the mycorrhiza mediated the effects of the changes in the external environment on plant partners, and moreover outbalanced the internal conditions of the plant. Therefore, both the soil and the plant community composition can be affected by EM community, which makes it a key factor in shaping the ecosystem.

7. KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS

Számos személy segítsége kellett ahhoz, hogy ez az értekezés elkészüljön, s ezúton szeretném köszönetemet és hálámat kifejezni ezeknek az embereknek.

Köszönöm témavezetőmnek, Dr. Tóth János Attilának a szakmai segítségét.

Dr. Alan Feestnek köszönöm az izgalmas terepi bejárásokat, beszélgetéseket és ötleteket a módszertani vizsgálatok során. Dr. Jakucs Erzsébet vezetett be a mikorrhiza vizsgálatok módszertanába, de ezen felül is segítette, támogatta munkámat. Dr. Vasas Gizella önzetlenül, idejét nem sajnálva segített a gomák meghatározásában. Dr. Nagy Péter talajtani kérdésekben adott tanácsokat, míg Kata Enikő a kísérletek során a terepmunkák kivitelezésében segített. Külön köszönet jár Ifj. Székely Tamásnak és Erdős Zsoltnek, akik az angol nyelvi korrektúrában segítettek.

Természetesen köszönöm azon szervezetek (személyek) pozitív, támogató hozzáállását is a munkámhoz, akik a tulajdonukban/kezelésükben lévő területeken engedélyezték a terepi munkákat, így a Bükki Nemzeti Parknak, a Heves-Borsodi Erdészeti és a Debreceni Egyetem Botanikus Kertjének, valamint munkatársaiknak.

Köszönettel tartozom Prof. Dr. Fésüs Lászlónak, aki biztatott és támogatta, hogy jelenlegi munkám mellett befejezzem a disszertációt.

Mindezen túl, azonban mégsem készült volna el ez a dolgozat a barátok, de különösen a családom kitartó szeretete, biztatása és támogatása nélkül. Nekik is köszönöm!

8. IRODALOMJEGYZÉK

- Aanen DK, Kuyper TW, Boekhout T, Hoekstra RF (2000) Phylogenetic relationships in the genus *Hebeloma* based on ITS1 and 2 sequences, with special emphasis on the *Hebeloma crustuliniforme* complex. *Mycologia* 92(2): 269-281.
- Aber JD, Ollinger SV, Federer CA, Reich PB, Goulden ML, Kicklighter DW, Melillo JM, Lathrop R (1995) Predicting the effects of climate change on water yield and forest production in the northeastern U.S. *Climate Res* 5:207-222.
- Agerer R (1987-1995) Studies on ectomycorrhizae 5-59. *Nova Hedwiga*, 44-55.
- Allen AS, Andrews JA, Finzi AC, Matamala R, Richter DD, Schlesinger WH (2000) Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on belowground processes in a *Pinus taeda* forest. *Ecol. Appl.* 10:437-448.
- Allen MF, Swenson W, Querejeta JJ, Egerton-Warburton LM, Treseder KK (2003) Ecology of mycorrhizae: A Conceptual Framework for Complex Interactions Among Plants and Fungi. *Annual Review of Phytopathology* 41:271-303.
- Anderson IC, Cairney JWG (2007) Ectomycorrhizal fungi: exploring the mycelial frontier. *FEMS Microbiology Reviews* 31:388-406.
- Arnolds E (1988a): Dynamics of macrofungi in two moist heathlands in Drenthe, The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica*, 37:291-305.
- Arnolds E (1988b): The changing macromycete flora in the Netherlands. *Transactions of the British Mycological Society* 90:391-406.
- Arnolds E (1991): Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agricultural ecosystems and environment*, 35 (2-3):209-244.
- Artursson V, Finlay RD, Jansson J. (2005) Combined bromodeoxyuridine immunocapture and terminal-restriction fragment length polymorphism analysis highlights differences in the active soil bacterial metagenome due to *Glomus mosseae* inoculation or plant species. *Environmental Microbiology* 7:1952-1966.
- Anderson JM, Swift MJ (1983) Decomposition in tropical forest. In: Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC, (Eds.), *Tropical Rain Forest: Ecology and management*. Blackwell Scientific, Oxford. pp.:287-309.
- Aučina A, Rudawska M, Leski T, Skridaila A, Riepsas E, Iwanški M (2007) Growth and Mycorrhizal Community Structure of *Pinus sylvestris* Seedlings following the Addition of Forest Litter. *Applied and Environmental Microbiology* 73(15): 4867-4873.
- Avis PG, Dickie I A, Mueller G (2006) A "dirty" business: Testing the limitations of TRFLP analysis of soil fungi. *Molecular Ecology* 15: 873-882.
- Avis PG, McLaughlin DJ, Dentinger BC, Reich PB (2003) Long term increase in nitrogen supply alters above- and below-ground ectomycorrhizal communities and increases the dominance of *Russula* spp. in temperate oak savanna. *New Phytologist* 160:239-253.
- Ayres E, Steltzer H, Berg S, Wall DH (2009a) Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter produced by the plant species above them. *J. Ecol.* 97:901-912.
- Ayres E, Steltzer H, Simmons, BL, Simpson, RT, Steinweg, JM, Wallenstein, MD, Mellor N, Parton WJ, Moore JC, Wall DH (2009b) Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biol Biochem* 41(5):606-610.
- Baar J, Vries FW (1995) Effect of litter manipulation of litter and humus layers on ectomycorrhizal colonization potential in Scots pine stands of different age. *Mycorrhiza* 5(4):267-272.
- Bánhegyi J, Tóth S, Ubrizsy G, Vörös J (1985) Magyarország mikroszkopikus gombáinak határozókulcsa I.-III. Akadémiai Kiadó 1985
- Barea JM, Azcon R, Azcon-Aguilar C (2002) Mycorrhizosphere interactions to improve plant fitness and soil quality. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 81:343-351

- Barea J-M, Pozo MJ, Azcón R, Ascón-Aguliar C (2005) Microbial cooperation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany* 56:1761-1778.
- Barrette RP, Mebrahtu T, Hanover JW (1990) Black Locust: A Multipurpose Tree Species for Temperate Climates. In: *Advances in New Crops*, Janick J. and J. Simon (Eds.). Timber Press, Portland, pp: 278-283.
- Bartha Cs (1996): *Arló nagyközség nyugati részének természeti értékei*. KTM kutatási jelentés, Budapest.
- Barto KE, Rillig MC (2010) Does herbivory really suppress mycorrhiza? A meta-analysis. *Journal of Ecology* 98: 745-753.
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2012): lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes. R package version 0.999999-0. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bebber DP, Tlalka M, Hynes J, Peter R, Darrah PR, Ashford A, Watkinson S C, Boddy L, Fricker MD: Imaging complex nutrient dynamics in mycelial networks pp.: 3-21. In [Gadd, Geoffrey, Watkinson, Sarah C., Dyer, Paul S.]. *Fungi in the Environment*. Cambridge University Press, 2007. Cambridge Books Online. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511541797>
- Bending, G.D., and Read, D.J. 1996. Nitrogen mobilization from protein-polyphenol complex by ericoid and ectomycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 28: 163-1612.
- Bennett AE, Bever JD (2007) Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory. *Ecology* 88: 210-218.
- Berg B, McClaugherty C (1987) Nitrogen release from litter in relation to disappearance of lignin. *Biogeochemistry* 4:219-224.
- Berntson GM, Bazzaz FA (1996): Belowground positive and negative feedbacks on CO₂ growth enhancement. *Plant and Soil*, 187 (2):119-131.
- Bidartondo MI (2005) The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytologist*. 167:335-352.
- Bohus G, Babos M (1960) Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. *Botanische Jahrbücher*, 80(1):1-100.
- Bonanomi G, Incerti G, Antignani V, Capodilupo M, Mazzoleni S (2010) Decomposition and nutrient dynamics in mixed litter of Mediterranean species. *Plant and Soil* 331:481-496.
- Bond TET (1952) A further note on size and form in agarics. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 35: 190-194.
- Boring LR, Swank WT (1984) The role of black locust (*Robinia pseudoacacia*) in forest succession. *Journal of Ecology* 72:749-766.
- van Breemen N, Finlay R, Lundström U, Jongmans AG, Giesler R, Olsson M (2000) Mycorrhizal weathering: a true case of mineral plant nutrition? *Biogeochemistry* 49:53-67
- Brock PM, Döring H, Bidartondo MI (2009) How to know unknown fungi: the role of a herbarium. *New Phytologist*: 181:719-724.
- Brundrett MC (2002) :Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154(2):275-304
- Brundrett MC (2004): Diversity and classification of mycorrhizal association. *Biological Reviews* 79: 473-495.
- Bryant JP, Chapin III S, Klein DR (1983). Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40 (3):357-368.
- Bücking H, Heyser W (2000) Subcellular compartmentation of elements in non-mycorrhizal and mycorrhizal roots of *Pinus silvestris*: an X-ray microanalytical study. I. The distribution of phosphate. *New Phytologist* 145: 311-320.
- Buée M, Courty PE, Mignot D, Garbaye J. (2007) Soil niche effect on species diversity and catabolic activities in an ectomycorrhizal fungal community. *Soil Biology and Biochemistry* 39:1947-1955.
- Buée M, Reich M, Murat C, Morin E, Nilsson RH, Uroz S, Martin F (2009) 454 Pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytologist* 184(2):449-456.
- 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 Microbiology Reviews* 24: 601-614.
- Bytnerowicz A (1996) Physiological aspects of air pollution stress in forest. *Phyton* (Horn) vol.36, no. 4, 15-22.
- Cadisch G, Giller K.E. (eds) (1997) *Driven by Nature: Plant Residue Quality and Decomposition*. CAB International, Wallingford, UK, 409 pp.
- Cairney JWG, Meharg AA (1999) Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities. *Environmental Pollution* 106: 169-182.
- Cairney JWG, Meharg AA (2002). Interactions between ectomycorrhizal fungi and soil saprotrophs: implications for decomposition of organic matter in soils and degradation of organic pollutants in the rhizosphere. *Canadian Journal of Botany* 80: 803-809.
- Callaway RM, Aschehoug ET (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.
- Carfrae JA, Skene KR, Sheppard LJ, Ingleby K, Crossley A (2006) Effects of nitrogen with and without acidified sulphur on an ectomycorrhizal community in Sitka spruce (*Picea sitchensis* Bong. Carr) forest. *Environmental Pollution* 141: 131-138.
- Carlile MJ, Watkinson SC, Gooday GW (2001): *The Fungi*. Fungi and Plant p:363-426. 2nd Edition Academic Press, London.
- Cates RG (1975): The interface between slugs and wild ginger: some evolutionary aspects. *Ecology* 56:391-400.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letter* 12 (7): 693-715.
- Ceulemans R, Janssens I, Jach ME (1999): Effects of CO₂ enrichment on trees and forests: Lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany* (London), 84(5), 577-590.
- Chapela IH, Osher LJ, Horton TR, Henn MR (2001) Ectomycorrhizal fungi introduced with exotic pine plantations induce soil carbon depletion. *Soil Biology Biochemistry* 33: 1733-1740.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitusek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405(6783):234-42.
- Chen DM, Taylor AFS, Bruke RM, Cairney JWG (2001) Identification of genes for lignin peroxidases and manganese peroxidases in ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 152: 151-158.
- Chen YL, Liu S, Dell B (2007) Mycorrhizal status of Eucalyptus plantation in south China and implication for management. *Mycorrhiza* 17: 527-535.
- Chesson P (1994) Multispecies competition in variable environments. *Theoretical population biology* 45 (3): 227-276.
- Claridge AW, Trappe JM, Hansen K (2009): Do fungi have a role as soil stabilizers and remediators after forest fire? *Forest Ecology and Management* 257(3):1063-1069.
- Colley PD, Bryant JP, Chapin III FS (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230 (4728): 895-899.
- Colpaert JV (2008) Heavy metal pollution and genetic adaptations in ectomycorrhizal fungi. In: Avery S, Stratford M, van West P, eds. *Stress in yeasts and filamentous fungi*. Amsterdam: Elsevier, 157-173.
- Contrufo C (1977) Nutrient content in litterfall of an Appalachian hardwood stand. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, Chapel Hill, North Carolina 93:27-33. in Boring, LR and W.T. Swank. 1984. The role of black locust in forest succession. *Journal of Ecology* 72:749-766.
- Conn C, Dighton J (2000) Litter type and soil quality strongly influenced the ECM community. *Soil Biology and Biochemistry*. 32. 489-496.
- Copley J (2000) Ecology goes underground. *Nature* 406: 452-454.

- Corrêa A, Hampp R, Magel E, Martins-Loução M-A (2011): Carbon allocation in ectomycorrhizal plants at limited and optimal N supply: an attempt at unraveling conflicting theories. *Mycorrhiza* 21:35–51.
- Corrêa A, Strasser RJ, Martins-Loução M-A (2008) Response of plants to ectomycorrhizae in N-limited condition: which factor determine its variation? *Mycorrhiza* 18: 413-427.
- Courtecuisse R, Duhem B (1995): Collins Field Guide to Mushrooms and Toadstools of Britain and Europe. Harper Collins, London.
- Cote JF, Thibault JR (1988): Allelopathic potential of raspberry foliar leachates on growth of ectomycorrhizal fungi associated with black spruce. *American Journal of Botany*. 75: 966-970.
- Csóka Gy (1991) Der Einfluss der Schadenerregung des Kieferspinner (*Dendrolimus pini* L.) auf das Wachstum eines Kiefernjungbestandes. *Anz. Pflanzenschutz, Umweltschutz* 64: 1991 148–150.
- Dahlberg A (2001) Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytol.* 150: 555-562.
- Dahlberg A, Jonsson L, Nylund J (1997) Species diversity and distribution of a biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. *Canadian Journal of Botany* 75: 1323-1335.
- DeLucia EH, Hamilton JG, Naidu SL, Thomas RB, Andrews JA, Finzi AC, Lavine M, Matamala R, Mohan JE, Hendrey GR, Schlesinger WH (1999) Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO₂ enrichment. *Science* 284: 1177-1179.
- Deans JD (1990): The influence of acid mist on growth, dry-matter partitioning, nutrient concentration and mycorrhizal fruiting bodies in red spruce seedlings. *New phytologist*, 115 (3):459-464.
- Diédhiou AG, Dupouey JL, Buée M, Dambrine E, Laüt L, Garbaye J (2010) The Functional Structure Of Ectomycorrhizal Communities In An Oak Forest In Central France Witnesses Ancient Gallo-Roman Farming Practices. *Soil Biol. Biochem.* 42:860-862.
- Dickie IA, FitzJohn RG (2007) Using terminal restriction fragment length polymorphism (T-RFLP) to identify mycorrhizal fungi: a methods review. *Mycorrhiza* 17: 259-270.
- Dickson S, Smith SE, Smith FA (1999) Characterization of two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Allium porrum*: colonization, plant growth and phosphate uptake. *New Phytologist* 144:163–172.
- Dighton J, Jansen AE (1991): Atmospheric pollutants and ectomycorrhizae -- more questions than answer. *Environmental pollution* 73 (3-4), 179-204.
- Donnelly PK, Entry JA, Crawford DL. (1993) Degradation of atrazine and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid by mycorrhizal fungi at 3 nitrogen concentrations in vitro. *Applied and Environmental Microbiology* 59, 2642–2647.
- Douds DD, Johnson CR, Koch KE (1988) Carbon cost of the fungal symbiont relative to net leaf P accumulation in a split-root VA mycorrhiza symbiosis. *Plant Physiology* 86:491-496.
- Douglas RB, Parker VT, Cullings KW (2005) Belowground ectomycorrhizal community structure of mature lodgepole pine and mixed conifer stands in Yellowstone National Park. *Forest ecology and Management* 208: 303-317.
- Douhan GW, Rizzo GM (2005) Phylogenetic divergence in a local population of the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum*. *New Phytologist* 166: 263-271.
- Ducousso M, Galiana A, Chaix G, Prin Y (2004) Relative infectivity of two *Pisolithus* spp. strains inoculated to the nitrogen-fixing legume tree *Acacia crassicaarpa* A. Cunn. ex Benth. in a field experiment in Madagascar. *European Journal of Soil Biology* 40: 105-111.
- Durall DM, Jones MD, Wright EF, Kroeger P, Coates KD (1999) Species richness of ectomycorrhizal fungi in cutblocks of different size in the Interior Cedar-Hemlock forest of northwestern British Columbia: sporocarp and ectomycorrhizae. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1322-1332.
- Dzwonko Z, Loster S (1997) Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on

- species richness and floristic composition of secondary communities in southern Poland. *Journal of Applied Ecology* 1997;34:861-870.
- Ebeling SK, Welk E, Auge H, Bruelheide H (2008): Predicting the spread of an invasive plant: combining experiments and ecological niche model. *Ecography* 31:709-719.
- Egli S, Peter M, Buser C, Stahel W, Ayer F (2006) Mushroom picking does not impair future harvests – results of a long-term study in Switzerland. *Biological Conservation* 129: 271-276.
- Ehrenfeld JG (2003) Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. *Ecosystems* 6(6): 503-523.
- Evans RD, Rimer R, Sperrz L, Belnap J. 2001. Exotic plant invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland. *Ecological Applications* 11: 1301-1310.
- Ewald G (1997) *Der große BLV Pilzführer für unterwegs*. BLV Verlagsgesellschaft mbH; Auflage: 2, München, Germany.
- Faith D (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- Feest A (1999) A practical methodology for surveying the macrofungus flora (Agarics, Boletes and Gasteromycetes) of a site for conservation. *Journal of Practical Ecology and Conservation* 3: 23-32.
- Feest A (2001) Macrofungi and Sustainable Forestry. In: Radoglou, K. (ed.) *Forest Research: a challenge for an integrated European approach*. Proceedings of International Conference, NAGREF, EC, Thessaloniki, (Greece) 27/8-1/9/01. pp. 83-88.
- Fellner R, Pesková V (1995) Effect of industrial pullutants on ectomycorrhizal relationships in temperate forests. *Can.J.Bot.* vol. 73(suppl.1), 1310-1315
- Ferrazzano GF, Amato I, Ingenito A, Zarrelli A, Pinto G, Pollio A, (2011) Plant polyphenols and their anti-cariogenic properties: a review. *Molecules*. 16(2):1486-507.
- Filep Gy (1995) *Talajvizsgálat (egyetemi jegyzet)* 108-111. University of Debrecen ATC press. Debrecen.
- Finlay RD (2004) Mycorrhizal fungi and their multifunctional roles. *Mycologist* 18, 91–96.
- Findlay S, Carreiro M, Krischik V, Jones CG (1996) Effects of damage to living plants on leaf litter quality. *Ecol Appl* 6:269–275.
- Finlay RD, Söderström B (1992) Mycorrhiza and carbon flow to soil. In: Allen MF, ed. *Mycorrhizal functioning*. London: Chapman and Hall, 134–160.
- Finzi AC, Allen AS, DeLucia EH, Ellsworth DS, Schlesinger WH (2001) Forest litter production, chemistry, and decomposition following 2 years of free-air CO₂ enrichment. *Ecology* 82: 470-484.
- François R, Garbaye J (2009) Does forest liming impact the enzymatic profiles of ectomycorrhizal communities through specialized fungal symbionts? *Mycorrhiza* 19(7):493-500.
- Fransson PMA, Taylor AFS, Finlay RD (2000) Effects of optimal fertilization on belowground ectomycorrhizal community structure in Norway spruce forest. *Tree Physiology* 20: 599-606.
- Fransson PMA, Taylor AFS, Finlay RD (2001) Elevated atmospheric CO₂ alters root symbiont community structure in forest trees. *New Phytologist* 152: 431-442.
- Fujimura KE, Smith JE, Horton TR, Weber NS, Spatafora JW (2005) Pezizalean mycorrhizas and sporocarps in ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) after prescribed fires in eastern Oregon, USA. *Mycorrhiza* 15: 79-86.
- Futai K, Taniguchi T, Kataoka R (2008): Ectomycorrhizae and Their Importance in Forest Ecosystems. In: Siddiqui ZA, Akhtar MS, Futai K (editors): *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry*. pp241-285. Springer Netherlands.
- Gardes M, Bruns TD (1996) Community structure of ectomycorrhizal fungi in a forest: above- and below-ground views. *Canadian Journal of Botany* 74: 1572-1583.
- Gartner TB, Cardon ZG. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104: 230-246.

- Gebhardt S, Neubert K, Wöllecke J, Münzenberger B, Hüttl RF (2007) Ectomycorrhiza communities of red oak (*Quercus rubra* L.) of different age in the Lusatian lignite mining district, East Germany. *Mycorrhiza* 17: 279-290.
- Gehring CA, Theimer TC, Whitham TG, Keim P (1998) Ectomycorrhizal fungal community structure of Pinyon pines growing in two environmental extremes. *Ecology* 79(5): 1562-1572.
- Gehring CA, Whitman TG (1994) Interaction between aboveground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *TREE* 9:251-255.
- Geml J, Laursen GA, O'Neil K, Nusbaum HC, Taylor, DL (2006) Beringian origins and cryptic speciation events in the fly agaric (*Amanita muscaria*). *Molecular Ecology* 15: 225-239.
- Gibson I, Gibson E (2008) MatchMaker: Mushrooms of the Pacific Northwest. <http://forestry-dev.org/cgi-bin/matchmaker/MatchMaker.asp>. Accessed 07/06/2010.
- Guidot A, Debaud JC, Effosse A, Marmeisse R (2004) Below-ground distribution and persistence of an ectomycorrhizal fungus. *New Phytologist* 161: 539-547.
- Guidot A, Debaud J-C, Marmeisse R (2002) Spatial distribution of the below-ground mycelia of an ectomycorrhizal fungus inferred from specific quantification of its DNA in soil samples. *FEMS Microbiology Ecology* 42: 477-486.
- Heckman DS, Geiser DM, Eidell BR, Stauffer RL, Kardos NL (2001) Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science* 293: 1129-1133.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wicken A, Sanders IR (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- van der Heijden EW, de Vries FW, Kuyper ThW (1999) Mycorrhizal associations of *Salix repens* L. communities in succession of dune ecosystems. I. Above-ground and below-ground views of ectomycorrhizal fungi in relation to soil chemistry. *Canadian Journal of Botany* 77: 1821-1832.
- van der Heijden EW, Kuyper ThW (2003) Ecological Strategies of Ectomycorrhizal Fungi of *Salix repens*: Root Manipulation versus Root Replacement. *Oikos* 103(3):668-680.
- Hejda M, Pyšek P, Jarošík V (2009) Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97(3): 393-403.
- Hering TF (1966) The terricolous higher fungi of four Lake District woodlands. *Transactions of the British Mycological Society* 49(3): 369-383. Hering, T.F.
- Herrera J (1995) Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forrest Ecology and Management* 76:197-201.
- Hibbett DS, Binder M, Bischoff JF, Blackwell M, Cannon PF (2007) A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research* 111: 509-547.
- Hibbett DS, Gilbert L-B, Donoghue MJ (2000) Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature* 407: 506-508.
- Hirose D, Kikuchi J, Kanzaki N, Futai K (2004) Genet distribution of sporocarps and ectomycorrhizas of *Suillus pictus* in a Japanese white pine plantation. *New Phytologist* 164: 527-541.
- Hobbie EA (2006) Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. *Ecology* 87:563-569
- Hodge A (1996) Impact of elevated CO₂ on mycorrhizal association and implications for plant growth. *Biology and Fertility of Soils*, 23(4) 388-398.
- Hoeksema JD, Chaudhary BV, Catherine AG, Johnson NC, Karst J, Koide RT, Pringle A, Zabinski Bever JDC, Moore JC, Wilson GWT, Klironomos JN, Umbanhowar J (2010): A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13: 394-407.
- Högberg MN, Baath E, Nordgren A, Arnebrant K, Högberg P (2003) Contrasting effect of nitrogen availability on plant carbon supply to mycorrhizal fungi and saprotrophs- a hypothesis based on field observation in boreal forest. *New Phytologist* 160:225-238.

- Högberg MN, Myrold DD, Giesler R, Högberg P (2006) Contrasting patterns of soil N cycling in model ecosystems of Fennoscandian boreal forests. *Oecologia*, 147, pp 96-107.
- Högberg P, Nordgren A, Buschmann N, Taylor AFS, Elbald A, Högberg MN, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read DJ (2001) Large-scale forest girdling experiment demonstrates that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411: 789-792.
- Horton TR (2002) Molecular approaches to ectomycorrhizal diversity studies: variation in ITS at a local scale. *Plant and Soil* 244: 29-39.
- Horton TR, Bruns TD (2001) The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Molecular Ecology* 10: 1855-1871.
- Horton TR, Bruns TD (1998) Multiple-host fungi are the most frequent and abundant ectomycorrhizal types in a mixed stand of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and bishop pine (*Pinus muricata*). *New Phytologist* 139(2): 331-339.
- Hulme PE (2008): Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology* 22:3-8.
- Hynson NA, Preiss K, Gebauer G, Bruns TD (2009): Isotopic evidence of full and partial myco-heterotrophy in the plant tribe *Pyroleae* (*Ericaceae*). *New Phytologist* 182(3): 719-726.
- Ignold CT (1971) *Fungal Spores- their liberation and dispersal*. Clarendon Press. Oxford.
- Illyés A (2003) A növényi invaziók hatása a társulások nitrogén-körforgalmára. PhD értekezés. ELTE-TTK Genetika tanszék, Budapest.
- Jakucs P (1989): A Nagyerdő vegetációja. – *Calandrella*, Nagyerdei különszám: pp.:6–18.
- Jakucs P, Mészáros I, Papp LB, Tóth JA (1986) Acidification of soil and decay of sessile oak in the "Síkfőkút projekt" area (N-hungary), *Acta Botanica Hungarica* 32 (1-4)303-322.
- Janos DP (2007) Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* 17: 75-91.
- Jonsson L, Dahlberg A, Brandrud T (2000) Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: above- and below-ground views. *Forest Ecology and Management* 132: 143-156.
- Jonsson L, Dahlberg A, Nilsson M-C, Kårén O, Zackrisson O (1999b) Continuity of ectomycorrhizal fungi in self-regenerating boreal *Pinus sylvestris* forests studied by comparing mycobiont diversity on seedlings and matured trees. *New Phytologist* 142: 151-162.
- Jonsson L, Dahlberg A, Nilsson M-C, Zackrisson O, Kårén O (1999a) Ectomycorrhizal fungal communities in late-successional Swedish boreal forest, and their composition following wildfire. *Molecular Ecology* 8: 205-215.
- Jonsson L, Dighton J, Lussenhop J, Koide RT. (2006). The effect of mixing ground leaf litters to soil on the development of pitch pine ectomycorrhizal and soil arthropod communities in natural soil microcosm systems. *Soil Biology and Biochemistry* 38(1):134-144.
- Johnson NC, Gehring CA (2007) Mycorrhizas: Symbiotic mediators of rhizosphere and ecosystem processes, pp.:73-118. In: *The Rhizosphere -- An Ecological Perspective*. Z. Cardon and J. Whitbeck, eds. Elsevier Academic Press, New York, 2007.
- Jonsson L, Nilsson M-C, Wardle DA, Zackrisson O (2001) Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos* 93: 353-364.
- Jonsson T, Kokalj S, Finlay R, Erland S (1999c) Ectomycorrhizal community structure in a limed forest. *Mycological Research* 103: 501-508.
- Jørgensen SE (2009): *Ecosystem ecology*. Edited by Jørgensen SE. Academic press.
- Jørgensen, SE , Bastianoni, S, Müller, F, Patten, BC, Fath, BD, Marques, JC , Nielsen, SN & Tiezzi, E 2007, . 1 udg, Elsevier Science, Oxford, UK.
- Jurgensen, M.F.; Harvey, A.E.; Graham, R.T.; Page-Dumroese, D.S.; Tonn, J.R.; Larsen, M.J.; Jain, T.B.(1997): Impacts of timber harvesting on soil organic matter nitrogen productivity and health of inland Northwest forests. *Forest Science*, 43 (2), 234-251.
- Kårén O, Högberg MN, Dahlberg A, Jonsson L, Nylund J-E (1997) Inter- and intraspecific

- variation in the ITS region of rDNA of ectomycorrhizal fungi in Fennoscandia as detected by endonuclease analysis. *New Phytologist* 136: 313-325.
- Kårén O, Nylund J-E (1997) Effect of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in southwester Sweden. *Canadian Journal of Botany* 75: 1628-1642.
- Krahl-Urban J: *Die Eichen*. Verlag Paul Parey, Hamburg, 1959. 288p.
- Keizer PJ and Arnolds E (1994): Succession of ectomycorrhizal fungi in roadside verges planted with common oak (*Quercus robur* L.) in Drenthe, The Netherlands. *Mycorrhiza* 484:147-159.
- Kennedy PG, Bruns TD (2005) Priority effects determine the outcome of ectomycorrhizal competition between two *Rhizopogon* species colonizing *Pinus muricata* seedlings. *New Phytologist* 166: 631-638.
- Kennedy PG, Izzo AD, Bruns TD (2003) There is high potential for the formation of common mycorrhizal networks between understorey and canopy trees in a mixed evergreen forest *Journal of Ecology* 91: 1071-1080.
- Kennedy PG, Peay KG, Bruns TD (2009) Root tip competition among ectomycorrhizal fungi: Are priority effects a rule or an exception? *Ecology* 90(8): 2098–2107.
- Kennedy PG, Sousa WP (2006) Forest encroachment into a Californian grassland: examining the simultaneous effects of facilitation and competition on tree seedling recruitment. *Oecologia* 148: 464-474.
- Keresztes B (1988) The black locust. *Unasylva* 32:23-33 in Boring, LR and W.T. Swank. 1984. The role of black locust in forest succession. *Journal of Ecology* 72:749-766.
- Kikuchi J, Futai K (2003) Spatial distribution of sporocarps and biomass of ectomycorrhizas of *Suillus pictus* in a Korean pine (*Pinus koraiensis*) stand. *Journal of Forest Research* 8: 17-25.
- Koide RT, Sharda JN, Herr JR, Malcolm GM (2008) Ectomycorrhizal fungi and the biotrophy-saprotrophy continuum. *New Phytologist* 178(2): 230-233.
- Koide RT, Shumway DL, Xu B, Sharda JN (2007) On temporal partitioning of a community of ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 174: 420-429.
- Koide RT, Xu B, Sharda J (2005) Contrasting below-ground views of an ectomycorrhizal fungal community. *New Phytologist* 166: 251-262.
- Koide TR, Wu T. 2003 Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytologist* 158: 401-407.
- Kotroczó ZS, Krakomperger ZS, Konc G, Papp M, Bowden RD, Tóth J A (2007): A Síkfőküti cseres-tölgyes fafaj összetételének és struktúrájának hosszú távú változása. [Long term changes in the composition and structure of an oak forest at Síkfőkút, North Hungary] *Természetvédelmi Közlemények* 13: 93-100. (In Hungarian with English Summary).
- Köljalg U, Dahlberg A, Taylor AFS, Larsson E, Hallenberg N, Stenlid-Larsson K-H, Fransson PM, Kårén O, Jonsson L (2000) Diversity and abundance of resupinate thelephoroid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forests. *Molecular ecology* 9: 1985-1996.
- Kolonits J (1965) Life habits and damage caused by *Neodiprion sertifer* Geoffr. in Hungary. *Erdészeti Kutatások* 61: 1965 225–239. p
- Kraigher, H.; Batic, F.; Agerer, R. (1996): Types of ectomycorrhizae and mycobioindication of forest site pollution. *Phyton-annales Rei Botanicae* 36(3), 115-120.
- Kuikka K, Härmä E, Markkola AM, Rautio P, Roitto M, Saikkonen. K, Ahonen-Jonnarth U, Finlay R, Tuomi J (2003) Severe defoliation of Scots pine reduces reproductive investment by ectomycor- rhizal symbionts. *Ecology* 84: 2051-2061.
- Laiho O (1970) *Paxillus involutus* as a mycorrhizal symbiont on forest trees. *Acta for. Fenn.* 106: 1-73.
- Lamhamedi MS, Godbout C, Fortin JA (1994) Dependence of *Laccaria bicolor* basidiome development on current photosynthesis of *Pinus strobus* seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 412–415.

- Last FT, Pelham J, Mason PA, Ingleby K (1979) Influence of leaves on sporophore production by fungi forming sheathing mycorrhizas with *Betula* spp. *Nature* 280: 168-169.
- Lian C, Narimatsu M, Nara K, Hogetsu T (2006) *Tricholoma matsutake* in a natural *Pinus densiflora* forest: correspondence between above- and below-ground genets, association with multiple host trees and alteration of existing ectomycorrhizal communities. *New Phytologist* 171: 825-836.
- Lilleskov EA, Hobbie EA, Fahey TJ (2002b) Ectomycorrhizal fungal taxa differing in response to nitrogen deposition also differ in pure culture organic nitrogen use and natural abundance of nitrogen isotopes. *New Phytologist* 154: 219-231.
- Lilleskov EA, Fahey TJ, Horton TR, Lovett GR (2002a) Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecology* 83(1): 104-115.
- Lilleskov EA, Fahey TJ, Lovett GM (2001) Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications* 11: 397-410.
- Lilleskov EA, Parrent JL (2007) Can we develop general predictive models of mycorrhizal fungal community-environment relationships? *New Phytologist* 174: 250-256.
- Lonsdale WM (1999). Global patterns of plant invasion and the concept of invasibility. *Ecology* 80:1522-1536.
- Luoma DL (1988) Biomass and community structure of sporocarps formed by hypogeous ectomycorrhizal fungi within selected forest habitats of the H.J. Andrews Experimental Forest. PhD thesis, Oregon State University, Corvallis, Oregon
- Luoma DL, Eberhart JL, Amaranthus MP (1997) Biodiversity of ectomycorrhizal types from southwest Oregon. In Conservation and management of native plants and fungi. Proceedings of an Oregon conference on Conservation and Management of Native Vascular Plants, Bryophytes, and Fungi, Corvallis, Ore., 15-17 November 1995. Edited by T.N Kaye, A. Liston, R.M. Love, D. L. Luoma, R. J. Meinke and M.V. Wilson. Native plant Society of Oregon, Corvallis, Ore. pp. 249-253.
- MacDougall AS, Gilbert B, Levine JM (2009): Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97:609-615.
- Mäkelä A, Valentine HT, Helmisaari H-S (2008): Optimal co-allocation of carbon and nitrogen in a forest stand at steady state. *New Phytologist* 180(1): 114-123.
- Marchant J. (1994): The New Breeding Bird Survey. *British Birds*. 87, 26-28.
- Markkola A, Kuikka KA, Rautio P, Härmä E, Riotto M, Tuomi J (2004) Defoliation increases carbon limitation in ectomycorrhizal symbiosis of *Betula pubescens*. *Oecologia* 140: 234-240.
- Matsuda Y, Hijii N (2004) Ectomycorrhizal fungal communities in an *Abies firma* forest, with special reference to ectomycorrhizal associations between seedlings and mature trees. *Canadian Journal of Botany* 82: 822-829.
- Miller SL (1995) Functional diversity in fungi. *Canadian Journal of Botany* 73(Suppl.), 50-57.
- Moody ME, Mack RN (1988): Controlling the Spread of Plant Invasions: The Importance of Nascent Foci. *Journal of Applied Ecology* 25(3): 1009-1021.
- Morgan JAV, Bending GD, White PJ (2005) Biological cost and benefits to plant-microbe interactions in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany* 56: 1729-1739.
- Moser M (1983) Die Röhrlinge und Blätterpilze-Kleine Kryptogamenflora, II b/1. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Murat C, Vizzini A, Bonfante P, Mello A (2005) Morphological and molecular typing of the below-ground community in a natural *Tuber magnatum* truffle-ground. *FEMS Microbiology Letters* 245: 307-313.
- Nara K, Nakaya H, Hogetsu T (2003a) Ectomycorrhizal sporocarp succession and production during early primary succession on Mont Fuji. *New Phytologist* 158: 193-206.
- Nara K, Nakaya H, Wu B, Zhou Z, Hogetsu T (2003b) Underground primary succession of ectomycorrhizal fungi in a volcanic dessert on Mont Fuji. *New Phytologist* 159: 743-756.

- Olsen RA, Odham G, Lindberg G (1971): Aromatic substances in leaves of *Populus tremula* as inhibitors of mycorrhizal fungi. *Journal of Ecology*. 60: 219-224.
- Palfner G, Casanova-Katny MA, Read DJ (2005) The mycorrhizal community in a forest chronosequence of Sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] in Northern England. *Mycorrhiza* 15: 571-579.
- Palmer JM, Lindner DL, Volk TJ (2009) Ectomycorrhizal characterisation of an American chestnut (*Castanea dentata*)-dominated community in Western Wisconsin. *Mycorrhiza* 19: 27-36.
- Parton WP, Silver WL, Burke IC, Grassens L, Harmon ME, Currie WS, King JY, Adair EC, Brandt LA, Hart SC, Fasth B (2007). Global scale similarities in nitrogen release patterns during longterm decomposition. *Science* 315, pp 361-364.290.
- Peay KG, Bruns TD, Kennedy PG, Bergemann SE, Garbelotto M (2007) A strong species-area relationship for eukaryotic soil microbes: island size matters for ectomycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 10: 470-480.
- Peintner U, Iotti, M, Klotz P, Bonuso E, Zambonelli A (2007) Soil fungal communities in a *Castanea sativa* (chestnut) forest producing large quantities of *Boletus edulis sensu lato* (porcini): where is the mycelium of porcini? *Environmental Microbiology* 9: 880-889.
- Peter M, Ayer F, Cudlín P, Egli S (2008) Belowground ectomycorrhizal communities in three Norway spruce stands with different degrees of decline in the Czech Republic. *Mycorrhiza* 18: 157-169.
- Peter M, Ayer F, Egli S (2001a) Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycetes sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. *New Phytologist* 149. 311-325.
- Peter M, Ayer F, Egli S, Honegger R (2001b) Above and below-ground community of ectomycorrhizal fungi in three Norway spruce (*Picea abies*) stands in Switzerland. *Canadian Journal of Botany* 79: 1134-1151.
- di Pietro M, J-LL Churin, Garbaye J (2007): Differential ability of ectomycorrhizas to survive drying. *Mycorrhiza* 17(6): 547-550.
- Pilz, D.; Molina, R. (2002): Commercial harvest of edible mushrooms from the forests of Pacific Northwest United States: issues, management and monitoring for sustainability. *Forest Ecology and Management* 155 (1-3), 3-16.
- Piotrowski JS, Morford SL, Rillig MC (2008): Inhibition of colonization by a native arbuscular mycorrhizal fungal community via *Populus trichocarpa* litter, litter extract, and soluble phenolic compounds. *Soil Biology & Biochemistry*. 40(3):709-717.
- Pollard T, Yates TJ, (1993): *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation*. Chapman and Hall, London.
- Popa V, Dumitru M, Volf I, Anghel N (2008): "Lignin and polyphenols as allelochemicals". *Industrial Crops and Products* 27 (2): 144-149.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Read DJ, Boyd R (1986): Water relations of mycorrhizal fungi and their host plants. In: Ayres PG, Boddy L (eds) *Water, fungi and plants*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 287-303.
- Read DJ, Leake JR, Perez-Moreno J (2004) Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany* 82: 1243-1263.
- Rejmanek M, Richardson DM 1996. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology* 77:1655-1661.
- Redecker D, Szaro TM, Bowman RJ, Bruns TD (2001) Small genets of *Lactarius xanthogalactus*, *Russula cremoricolor* and *Amanita franchetii* in late-stage ectomycorrhizal successions. *Molecular Ecology* 10: 1025-1034.
- Richard F, Millot S, Gardes M, Selosse MA (2005) Diversity and specificity of ectomycorrhizal

- fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. New Phytologist 166: 1011-1023.
- Richard F, Moreau P-A, Selosse M-A, Gardes M (2004) Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and saprobic fungi in an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex* L. Canadian Journal of Botany 82: 1711-1729.
- Richardson MJ (1970) Studies on *Russula emetica* and other agarics in a Scots Pine plantation. Transactions of the British Mycological Society, 55(2):217-229.
- Rimóczi I (1992) A Tarnavölgyi erdők nagygyombái. Fol. Hist.-nat. Mus. Matr., 17: 131-138.
- Rimóczi I, Vetter J (eds.) 1990. Gombahatározó (Identification of Mushrooms). Országos Erdészeti Egyesület Mikológiai Társasága, Budapest.
- Rinaldi AC, Comandini O, Kuyper TW, (2008) Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. Fungal Diversity 33: 1-45.
- Rio de Janeiro (1992) Convention on Biological Diversity, <http://www.cbd.int/cop10/>
- Riviere T, Diedhiou AG, Diabate M, Senthilarasu G, Natarajan K, Verbeken A, Buyck B, Dreyfus B, Bena G, Ba AM (2007) Genetic diversity of ectomycorrhizal Basidiomycetes from African and Indian tropical rain forests. Mycorrhiza 17: 415-428.
- Rosling A, Landeweert R, Lindahl BD, Larson K-H, Kuyper TW, Taylor AFS, Finlay RD (2003) Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile. New Phytologist 159: 775-783.
- Sanders IR (2004) Plant and arbuscular mycorrhizal fungal diversity—are we looking at the relevant levels of diversity and are we using the right techniques? New Phytologist 164: 415-418.
- Sato H, Murakami N (2008) Reproductive isolation among cryptic species in the ectomycorrhizal genus *Strobilomyces*: Population-level CAPS marker-based genetic analysis. Molecular Phylogenetics and Evolution 48: 326-334.
- Schlaepfer DR, Glättli, M, Fischer, M & van Kleunen, M (2010) A multi-species experiment in their native range indicates pre-adaptation of invasive alien plant species. New Phytologist 185:1087-1099.
- Schlesinger WH, Lichter J (2001) Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. Nature 411:466-469.
- Scheu S (1997) Effects of litter (beech and stinging nettle) and earthworms (*Octolasion lacteum*) on carbon and nutrient cycling in beech forests on a basaltlimestone gradient: a laboratory experiment. Biol. Fertil. Soils, 24:384 – 393.
- Scott NA, Binkley D (1997). Foliage litter quality and annual net mineralization: comparison across North American forest sites. Oecologia, 111:151–159.
- Schmidt JP, Lodge DJ (2005) Classical methods and modern analysis for studying fungal diversity. In: Dighton, J. White, J.F. Oudemans, P. (eds.) The Fungal Community: Its Organisation and Role in the Ecosystem. 3rd. edition. pp. 193-214. CRC Press. New York.
- Shaw MR, Harte J (2001): Control of litter decomposition in a subalpine meadow-sagebrush steppe ecotone under climate change. Ecological Applications 11(4): 1206-1223.
- Simard SW, Jones MD, Durall DM (2002) Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. In: M. van der Heijden and I. Sanders. Mycorrhizal Ecology. Springer-Verlag, Heidelberg. Ecological Studies, Vol. 157: 33-61., Springer
- 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.
- Smith ME, Douhan GW, Rizzo DM (2007a) Intra-specific and intra-sporocarp ITS variation of ectomycorrhizal fungi as assessed by rDNA sequencing of sporocarps and pooled ectomycorrhizal roots from a *Quercus* woodland. Mycorrhiza 18:15-22.
- Smith ME, Douhan GW, Rizzo DM (2007b) Ectomycorrhizal community structure in a xeric *Quercus* woodland based on rDNA sequence analysis of sporocarps and pooled roots. New Phytologist 174: 847-863.
- Smith SE, Read DJR (1997) Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.

- Smith WH (1990): Forest Nutrient Cycling: Toxic Ions, In Air Pollution and Forests: Interactions between Air Contaminants and forest Ecosystems New York, NY: Springer-Verlag.
- Soó R (1962): Növényföldrajz. Tankönyvkiadó, Budapest 1962. 159 o.
- Söderström B, Read DJ (1987) Respiratory activity of intact and excised ectomycorrhizal mycelial systems growing in unsterilised soil. Soil Biology and Biochemistry 19: 231–236.
- Staddon PL, Heinemeyer A, Fitter AH (2002) Mycorrhizas and global environmental change: research at different scales. Plant and Soil 244: 253–261.
- Steinaker, DF; Wilson, SD. (2008) Phenology of fine roots and leaves in forest and grassland. Journal of Ecology. 96(6):1222–1229.
- Steinaker, DF; Wilson, SD. (2008) Scale and density dependent relationships among roots, mycorrhizal fungi and collembola in grassland and forest. OIKOS. 117(5):703–710
- Stinson KA, Campbell SA, Powell JR, Wolfe BE, Callaway RM, Thelen GC, Hallett S G, Prati D, Klironomos JN (2006) Invasive Plant Suppressed the Growth of Native Tree Seedlings by Disrupting Belowground Mutualisms. Public Library of Science. 4(5): 727–731.
- Sulyok J. (1998): Vegetáció-térképezés és degradáltsági vizsgálatok a Tarna-mentén. FO12787 számú OTKA pályázat zárójelentés, Eger.
- Sylwan ES (1975) Charakter i rozmiar szkod wyrzadzanych przez barczatke sosonowke (*Dendrolimus pini* L.) i regeneracia uszkodzonych drzewostanov. p.:14–29.
- Taniguchi T, Kataoka R, Tamai S, Yamanaka N, Futai K (2009) Distribution of ectomycorrhizal and pathogenic fungi in soil along a vegetational change from Japanese black pine (*Pinus thunbergii*) to black locust (*Robinia pseudoacacia*). Mycorrhiza 19(4):231–8
- Taylor AFS (2002) Fungal diversity in ectomycorrhizal communities: sampling effort and species detection. Plant and Soil 244: 19–28.
- Taylor AFS, Alexander I (2005) The ectomycorrhizal symbiosys: life in the real world. Mycologist 19 (3): 102–112.
- Taylor JW, Jacobson DJ, Kroken S, Kasuga T, Geiser DM, Hibbett DS, Fisher MC (2000) Phylogenetic Species Recognition and Species Concepts in Fungi. Fungal Genetics and Biology 31: 21–32.
- Taylor AFS, Fransson PM, Högborg P, Högborg MN, Plamboeck AH (2003) Species level patterns in ¹³C and ¹⁵N abundance of ectomycorrhizal and saprotrophic fungal sporocarps. New Phytologist 159: 757–774.
- Thorpe AS, Thelen GC, Diaconu A, Callaway RM (2009): Root exudate is allelopathic in invaded community but not in native community: Field evidence for the novel weapons hypothesis. Journal of Ecology. 97: 641–645.
- van Tichelen KK, Colpaert JV (2000): Kinetics of phosphate absorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal Scots pine seedlings. Physiol Plant. 110: 96–103.
- Tobin JM, White C, Gadd GM (1994): Metal accumulation by fungi: Application in environmental biotechnology. Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology 13(2):126–130.
- Tóth B (1999a) Adatok a Gyepes-völgy (Heves Borsodi Dombság) nagygyombról. Kitaibelia, Vol.4, No. 2, pp.:261–270.
- Tóth B (1999b) Gombacönológiai vizsgálatok a Gyepes-völgyben (Heves Borsodi Dombság). Clusiana Mikológiai Közlemények, Vol.38. No 1–3. pp.:25–52.
- Tóth BB, Barta Z (2010) Ecological studies of ectomycorrhizal fungi: an analysis of survey methods. Fungal Diversity. 45(1):3–19.
- Tóth BB, Feest A (2007) A simple method to assess macrofungal sporocarp biomass for investigating ecological change. Canadian Journal of Botany 85: 652–658.
- Tóth B, Feest A (2003) Nagygyomba (Agaricales, Boletales, Gasteromycetales) állományok felmérésének egy új módszere a kozervációbiológia fényében. Mikológiai Közlemények, Clusiana, Vol.42. No 3. pp.:17–34.
- Trappe JM, Fogel RD (1977) Ecosystematic functions of mycorrhizae. In The belowground ecosystem: a synthesis of plant-associated processes. Edited by J.K. Marshall. Range Scien-

- ce Department Science Series No. 26. Colorado State University, Fort Collins, Co. pp. 205–214.
- Trudell AS, Rygiewicz PT, Edmonds RL (2004): Patterns of nitrogen and carbon stable isotope ratios in macrofungi, plants and soils in two old-growth conifer forests. *New Phytologist* 164: 317-335.
- Tuomi J, Niemela P, Chapin III FS, Bryant JP, Siren S (1988) "Defensive responses of trees in relation to their carbon/nutrient balance". In William J. Mattson, Jean Levieux, C. Bernard-Dagan. Mechanisms of woody plant defenses against insects: search for pattern. Berlin.
- Tuno N, Takahashi KH, Yamashita H, Osawa N, Tanaka C (2007): Tolerance of *Drosophila* flies to ibotenic acid poisons in mushrooms. *Journal of Chemical Ecology* 33(2):311-317.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems . *Ecology Letters* 11: 1351-1363.
- Valentine LL, Fiedler TL, Hart AN, Petersen CA, Berninghausen HK, Southworth D (2004) Diversity of ectomycorrhizas associated with *Quercus garryana* in southern Oregon. *Canadian Journal of Botany* 82:123-135.
- Vamosy SM, Heard SB, Vamosy JC, Webb CO (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* 18:572-592.
- Van der Krift T A, Berendse F (2001) The effect of plant species on soil nitrogen mineralization. *Journal of Ecology* 89:555 561.
- van Kleunen M, Weber E, Fischer M (2010): A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13(2):235-45
- van Tol, G.; van Dobben, H.F.; Schmidt, P.; Klao, J.M.(1998): Biodiversity of Dutch forest ecosystems as affected by receding groundwater levels and atmospheric deposition. *Biodiversity and Conservation*, 7 (2), 221-228.
- Vernes K, McGrath K (2009): Are introduced black rats (*Rattus rattus*) a functional replacement for mycophagous native rodents in fragmented forests? *Fungal Ecology* 2(3): 145-148.
- Vetter J (2005) Mineral composition of basidiomes of *Amanita* species. *Micological Research* 109: 746-750.
- Visser S (1995) Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytologist* 129: 389-401.
- Vogt KA, Edmonds RL (1980): Patterns of nutrient concentration in basidiocarps in western Washington. *Can. J. Bot.* 58: 694-698.
- Vogt KA, Publicover DA, Vogt DJ (1991): A critique of the role of ectomycorrhizas in forest ecology. *Agriculture, Ecosystem & Environment* 35 (2-3): 171-190.
- Wallenda T, Kottke I (1998): Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. *New Phytologist*. 139 (1) 169-187.
- Wallander H, Johansson L, Pallon J. (2002) PIXE analysis to estimate the elemental composition of ectomycorrhizal rhizo- morphs grown in contact with different minerals in forest soil. *FEMS Microbiology Ecology* 39, 147–156.
- Walpole M, Almond REA, Besançon Ch, *et al.* (2009) Tracking progress toward the 2010 biodiversity target and beyond. *Science* 325:1503-1504.
- Wang Z, Gao X (2006) Predating strategy of rodents on acorns of *Quercus aliena* var. *acutesserrata* under different predating risks and fate of acorns. *Acta. Ecol. Sinica* 26: 3533-3540.
- Varga F (1964) A *Lymantria dispar* károsítása következtében fellépő növedékkiesés cser állományokban. *EFE Tud. Közl.* 2: 1964 217–226.
- Weir TL (2007) The role of allelopathy and mycorrhizal associations in biological invasions. *Allelopathy Journal* 20 (1): 43-50.
- Wiklund K, Nilsson L-O, Jacobson S (1995) Effect of irrigation, fertilization, and artificial drought on basidioma production in a Norway spruce stand. *Can. J.Bot.* 73: 200-208.
- Williams CE (1997) "Potential valuable ecological functions of nonindigeneous plants" in Luken JO and Thieret JW editors, Editors. *Assesment and Management of Plant Invasions*. Springer-Verlag New-York, Inc.

- Whipps JM (2004) Prospects and limitation for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian Journal of Botany* 82: 1198-1227.
- Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ, Sanford RL (1994) Litter Decomposition on the Mauna Loa Environmental Matrix, Hawai'i: Patterns, Mechanisms, and Models. *Ecology* 75:418-429.
- Whitfield J (2007): Underground networking. *Nature*. 449(13):136-139.
- Wolfe BE, Klironomos JN (2005) Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion. *BioScience* 55: 477-487.
- Wu, T., Sharda, J.N., and Koide, R.T. (2003) Exploring interactions between saprotrophic microbes and ectomycorrhizal fungi using a protein-tannin complex as an N source by red pine (*Pinus resinosa*). *New Phytol.* 159: 131-139.
- Zak DR, Holmes WE, Finzi AC, Norby RJ, Schlesinger WH (2003) Soil Nitrogen cycling under elevated CO₂: a synthesis of forest FACE experiments. *Ecol. Appl.* 13: 1508-1514.
- Zhou ZH, Miwa M, Matsuda Y (2001) Spatial distribution of the subterranean mycelia and ectomycorrhizae of *Suillus grevillei* genets. *Journal of Plant Research* 114:179-185.

9. FÜGGELÉK