*Bot. Közlem. 88. kötet 1–2. füzet 2001.*

# AZ ORCHIDEA-TÍPUSÚ MIKORRHIZA KÉPZŐDÉSÉNEK ÉS MŰKÖDÉSÉNEK EGYES KÉRDÉSEI

BRATEK ZOLTÁN, ILLYÉS ZOLTÁN, SZEGŐ DÓRA és VÉRTÉNYI GÁBOR

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Növényélettani Tanszék 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C.

Elfogadva: 2002. február 25.

**Kulcsszavak**: orchidea, *Rhizoctonia,* protokorm, mikorrhiza, peloton, fitoalexinek

**Összefoglalás**: Az orchideák sajátos, teljes mértékben gombákhoz kötött fejlődése ugyan több mint száz éve ismert, de a gombapartner általi tápanyagellátás részletei, mint a makro- és mikroelemek felvétele, a protokorm és a kifejlett orchideák széntáplálása, a széntáplálás változása a növény fejlődése során, csakúgy, mint a szimbiotikus és az aszimbiotikus növénynevelés lehetőségei, mind olyan kérdések, melyekre még a legújabb kutatások is csak részben adtak választ. A gombák gazdanövény-specificitása, transzport folyamatai és a növényi védekező reakciók elhárításának mechanizmusai területén is sok a nyitott kérdés. Jelen dolgozat a szakirodalom áttekintése alapján az orchideák mikorrhiza-képzésével és a mikorrhiza működésével kapcsolatban a fentiekben említett és számos további kérdésre keresi a választ.

## Bevezetés

Az Orchidaceae család közismerten rendkívül fajgazdag (hozzávetőleg 15000–30000 faj alkotja), melyek közt számos (kb. 150) részben vagy teljesen heterotróf faj is található. A családban túlnyomó többségben vannak a trópusi fajok, melyek jobbára epifiton életmódot folytatnak. A nem trópusi fajok többségükben talajlakók. Az orchideák számos egyedi jellegzetessége közül leginkább a mag sajátos tulajdonságait és a növény obligát mikorrhiza-képzését érdemes kiemelni. A magok igen kicsik, tömegük 0,3–14 μg, differenciálatlanok és szokatlanul nagy számban termelődnek. A magok annyira kevés tartaléktápanyagot (fehérje, lipid, cukor, esetenként keményítő) tartalmaznak, hogy az nem képes fedezni a fotoszintézis megindulása előtti differenciálódás energiaigényét. Az orchideáknak tehát ezen életszakaszukban szükségük van a gombapartnerek által biztosított tápanyagra (szénforrás, vitaminok, növekedési faktorok). A csíranövény kapcsolata a gombával a talajban alakul ki, azaz a magok nem hozzák magukkal az anyanövényről szimbiontájukat. A heterotróf fajok egész életükben a gomba segítségével szerzik meg a tápanyagokat. A kifejlett, fotoszintetizáló orchideák gyökérzetében is szinte kivétel nélkül találtak mikorrhizált részt (NIEIEWIECZERZALOWNA 1932). Az orchidea-típusú mikorrhiza endomikorrhiza, mert a gomba kizárólag az orchideagyökér kortikális sejtjeinek belsejében hozza létre mikorrhiza képletét. A mikorrhizált gyökérszakasz hossza (illetve a mikorrhizált sejtek százalékos aránya) igen változó, és egyes szerzők szerint éves ciklust követ. A terresztris orchideák gyökerei rövidek, gyakran vastagodottak, húsosak, a gyökérszőr kevés, a felvételi folyamatokhoz szükséges felületet ilyenkor a talajt átszövő gombamicélium biztosítja. Számos talajlakó orchidea

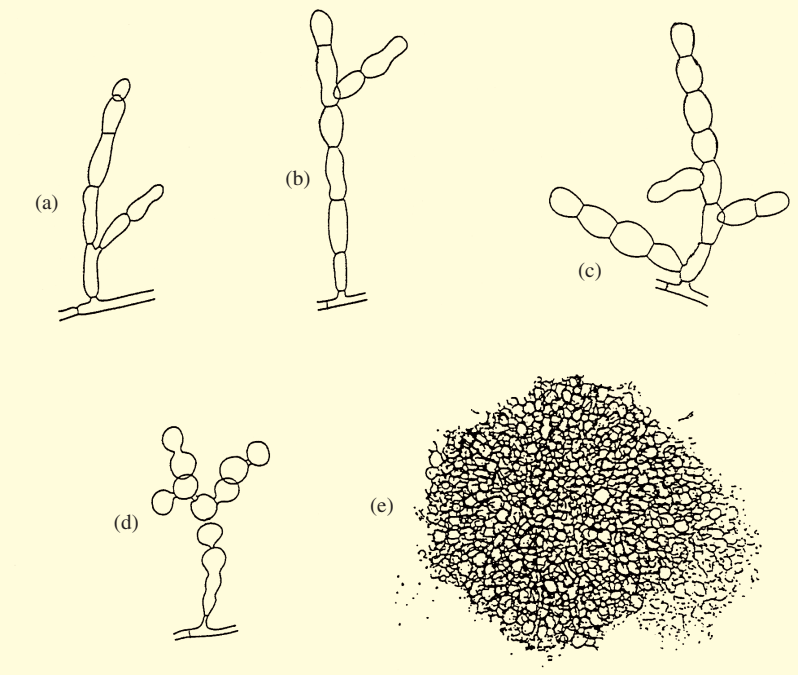
kedvezőtlen körülmények között akár évekig a földben marad, hajtást nem képez (pl.: *Goodyera repens*, *Limodorum abortivum*), a tápanyagellátásukat ilyenkor szimbiontájuk biztosítja. Az epifiton fajok gyökereinek mikorrhizáltsága lényegesen alacsonyabb és többnyire csak a szubsztrátummal érintkező oldalai kolonizáltak.

## A gombapartnerek rendszertana és a szimbionták specificitása

Az orchideákat mikorrhizáló gombák steril tenyészeteinek létrehozása számos nehézséggel jár (VÉRTÉNYI és BRATEK 1996). A mikorrhizált gyökérrészekből izolált gombák a mesterséges mikorrhizálási kísérletek szerint a morfológiai bélyegeik alapján közös csoportot alkotó *Rhizoctonia* forma-nemzetség (*Mycelia sterilia*) fajai. A *Rhizoctonia* forma-nemzetség jellegzetességei: a fiatal hifák áttetszők, oldalágaik hegyesszögben erednek, míg az idősödő hifák megbarnulnak, elágazódásuk szöge megnő. A hifák átalakulhatnak vékony falú, sárgás-barnás színű moniliform sejtekké, melyek kétféle kitartóképletté alakulhatnak tovább. Szétdarabolódásuk klamidospórákat, osztódásuk, elágazódásuk és aggregálódásuk mikroszkleróciumokat hoz létre (1. ábra).

Az izolátumok egy része bizonyos körülmények között képes ivaros formát, bazidiumot produkálni. WARCUP és TALBOT (1980) jelentős számban azonosította az orchideákkal együtt élő *Rhizoctonia* fajok ivaros (teleomorf) alakjait, melyek a *Tulasnella*, a *Ceratobasidium*, a *Sebacina*, a *Thanatephorus* és az *Ypsilonidium* nemzetségekbe tartoznak. Az ivartalan (anamorf) alakok egyik lehetséges csoportosítása a sejtmagok száma alapján történik: a kétmagvú *Rhizoctoniák* között a *Rhizoctonia repens* (teleomorf: *Tulasnella calospora*) és a *Rhizoctonia goodyerae-repentis* (teleomorf: *Ceratobasidium cornigerum*), a sokmagvú *Rhizoctoniák* közül a *Rhizoctonia solani* (teleomorf: *Thanatephorus cucumeris*) fajokat izolálták gyakrabban, de előkerültek még a *R. anaticula, R. stahlii, R. mucoroides* fajok is. MOORE (1987) a dolipórus szerkezete alapján csoportosította az anamorfokat, a *Rhizoctonia*, az *Epulorhiza*, a *Ceratorhiza* és a *Moniliopsis* nemzetségekbe. Az orchideák leggyakoribb mikorrhiza gombái a *Ceratorhiza* és az *Epulorhiza* nemzetségekhez tartoznak (CURRAH et al. 1997). A *Rhizoctonia* a *Helicobasidium purpureum*, a *Moniliopsis* a *Thanatephorus cucumeris*, az *Epulospora* a *Tulasnella calospora*, a *Ceratorhiza* a *Ceratobasidium cornigerum* ivartalan alakja. SNEH et al. (1991) *Rhizoctonia* monográfiája az orchideákból kitenyésztett gombák anamorfjait anasztomózis-csoportokba osztja (csak az azonos csoporthoz tartozó fajok hifái képesek kizárólag egymással fúzionálni, azaz anasztomózisokat képezni) és a következő fajokat illetve anasztomózis-csoportokat említi: *R. repens*, *R. anaticula* (AG–A, AG–C, AG–E, AG–I), *R. solani* (AG 5, AG 6). Az ivaros és ivartalan alakok klasszikus rendszerezése tehát alapjaiban már megoldottnak tekinthető (ANDERSEN és STALPERS 1994), a biokémiai és molekuláris-genetikai vizsgálatok pedig – pl. DNS-fragment analízis (VILGALYS és GONZALES 1990), enzimanalízis (SWEETINGHAM et al. 1986) – lehetővé teszik a további részletek feltárását.

Nagyszámú további izolátum vizsgálata alapján lehet majd érdemben állást foglalni az egyes szimbionta gombafajok növénypartnerrel kapcsolatos specifitásáról. Ausztrál orchideák szimbiontáival végzett vizsgálatokban (WARCUP 1988) egyes mikorrhizagombákat számos gazdanövényen megtaláltak, másokat viszont csak egy, vagy néhány közeli rokon orchideafajon. Mikorrhizaoltásokkal sem sikerült egy-egy orchideafajra speciali-




*1. ábra.* A *Rhizoctonia* anamorfok jellegzetességei. (a) derékszögben elágazó hifa, az elágazáshoz közel szeptum található, (b) moniliform sejtekből álló hifa, (c) klamidospórák kialakulása a monilioid hifán, (d) hialinnyakkal kapcsolódó klamidospórák, (e) mikroszklerócium keresztmetszete, (a-c) *R. endophytica,* (d) *R. globularis* (SAKSENA és VAARTAJA 1960 után), (e) *R. praticola* (TU és KIMBROUGH 1975 után).
*Figure 1.* Characteristics of *Rhizoctonia* anamorphs. (a) hypha branching at right angles, with a septum near, (b) moniliform hypha, (c) development of chlamydospores on a monilioid hypha, (d) chlamydospores connecting with hyaline neck, (e) cross-section of a microsclerotium, (a–c) *R. endophytica,* (d) *R. globularis* (SAKSENA and VAARTAJA 1960), (e) *R. praticola* (TU and KIMBROUGH 1975)

zálódott gombafajt kimutatni, sőt gabonafélékre patogén *R. solani* izolátummal is sikeresen tudtak csíranövényt fertőzni, és növekedését serkenteni (MASUHARA et al. 1993).

Az orchideák arbuszkuláris mikorrhiza-képzésére csupán egyetlen adat van (HALL 1976), és az is megkérdőjelezhető. Nehezen értelmezhető az orchideák gyökereiből esetenként izolált aszkuszos gombák, és egyéb gombák (*Armillaria mellea*, *Fomes* ssp., stb.), valamint az un. pseudomikorrhizás gombák, *Leptodontidium orchidicola, Phialocephala fortinii* stb. (CURRAH et al. 1989) jelenléte.

## Az orchideák aszimbiotikus nevelése

Amint a bevezetőben már említettük, az orchidea magvak nagyon aprók és rendkívül kevés tartaléktápanyagot tartalmaznak (ARDITTI et. al. 1979). A glioxiszómák hiánya miatt a lipidek hasznosítása nem lehetséges. A keményítőszemcsék felhasználásával sem képes a növény a leveles fotoszintetizáló állapotig eljutni. Képes azonban pusztán nedves közegben is megkezdeni a differenciációt, mely során a mag megduzzad, majd a maghéj felreped és vékony gyökérszerű képletek (rhizoidok) alakulnak ki. Ez a képződmény az ún. protokorm. Abban az esetben, ha cukrok felvehető állapotban állnak a pro-

tokorm rendelkezésére, számos faj esetében gombapartner nélkül is tovább fejlődik a levelek, vagy esetenként a virág képződéséig. A felvehető cukor lehet D-glükóz, D-fruktóz, szacharóz, nem alkalmasak viszont az L-cukrok, és a szerves savak sem (HARLEY és SMITH 1983). A gomba cukoranyagcseréjében fontos trehalóz (diszacharid) szinte mindig, a mannitol (redukált monoszacharid) pedig csak egyes fajoknál (PURVES és HADLEY 1975, 1976) képes tovább lendíteni a protokorm fejlődését. A szénhidrátok mellett vitaminok (főleg B), növekedési faktorok és aminosavak is szükségesek az aszimbiotikus nevelés során. Történeti érdekesség, hogy 1914-ben GALAMBOS MÁRIA aszimbiotikus módszerrel a világon először nevelt fel kifejlett orchidea növényeket. Azóta is születnek jelentős eredmények hazánkban (SZENDRÁK és ESZÉKI 1993). A terresztris orchideák aszimbiotikus nevelése még napjainkban is nagy kihívást jelent.

## A szimbiotikus növénynevelés

Az aktív *Rhizoctonia* törzsek hatására a magok nagyobb számban csíráznak ki, és nő a csírázás sebessége is. A már kialakult protokormot fertőzik a gombahifák a protokorm rhizoidjain (HADLEY és WILLIAMSON 1971, RASMUSSEN et al. 1990) vagy a szuszpenzor sejtjein keresztül (CLEMENTS 1988). Egyes vizsgálatok alapján a szuszpenzor sejtjein keresztül történő kolonizáció nem vezet szimbiózishoz (RASMUSSEN 1990). A gyökér kortikális sejtjeibe, ill. a protokorm sejtjeibe bejutó hifa felszaporodva, elágazódva és feltekeredve egy „hifa-gombolyagot", ún. pelotont képez. A peloton hifái és a gazdasejt plazmalemmája között csak egy vékony szénhidrátréteg található, ennek anyaga kallóz, pektin és kevés cellulóz (PETERSON és CURRAH 1990). Hasonló szénhidrátsapka fogja körül a parazita gombák behatoló hausztóriumait is. E szénhidrát réteg a peloton képződésének befejeződése után még tovább vastagszik, jellegzetes elektrontranszparens, anilinkékkel jól festhető réteget képez. A peloton nem állandó képlet a gyökér sejtjeiben, hifái idővel ellaposodnak, majd a peloton zsugorodni kezd, a hifák degenerálódnak, végül a peloton szinte teljesen eltűnik. HADLEY és WILLIAMSON (1971) szerint a pelotonok képződése és eltűnése a *Dactylorhiza purpurella* esetében 30–40 óra alatt lejátszódhat. Bár bizonyítani nem sikerült, sokan a peloton degenerálódását nem tápanyaghiánnyal, hanem a gazdasejtek védekező reakciójával magyarázzák. Ezt támasztja alá a degenerált pelotonokat tartalmazó sejtekben a savas foszfatáz aktivitás növekedése (WILLIAMSON 1973). Feltehetően a gomba lízisében van szerepe a kitináz és a β(1,3)glükanáz aktivitásnak (ZENGMING és ZHONG 1990). A protokorm fertőzött sejtjei fiziológiailag aktívak, nagy számú mitokondriumot, jól fejlett endoplazmatikus retikulumot, diktioszómákat és különböző méretű vakuólumokat tartalmaznak. A gazdasejtekben a magok térfogata megnő, a DNS felszaporodik (WILLIAMSON 1970). Megjegyzendő, hogy megfigyeltek kolonizálatlan gyökerek sejtjeiben is nagymértékű (4 vagy 8-szoros) poliploidiát. A gyökércsúcshoz közeli sejtekben (európai terresztris orchideáknál a csúcstól számított 1–2 cm-en belül) nincs fertőzés, csak a távolabb fekvő gyökérrészek kortikális sejtjeiben. A mikorrhizált gyökérrész sejtjeinek egy része nem tartalmaz pelotont, ezekben a sejtekben mindig találunk keményítő szemcséket. A pelotont tartalmazó sejtekben viszont nincs keményítő.

A növény gomba segítségével történő felnevelése csak akkor lehetséges, ha nincs jelen könnyen hozzáférhető szénforrás és a felhasználható nitrogén mennyisége is csekély, különben a gomba parazitálja a növényt (SMITH 1966, 1967; BEYRLE et al. 1991).

## Tápanyagtranszport

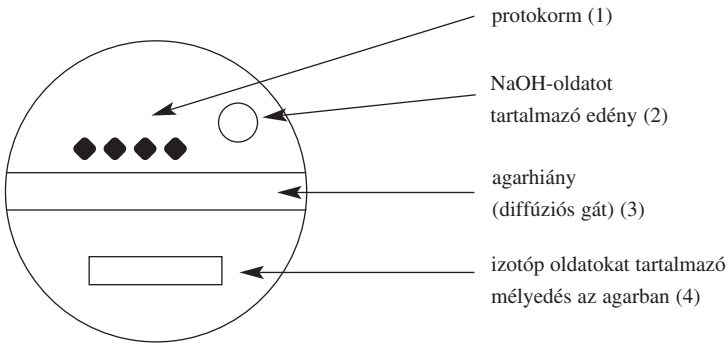
Minden más típusú mikorrhizával ellentétben az orchideamikorrhiza esetében csak a gombapartnerből a növénybe irányuló széntranszportot sikerült bizonyítani. A kísérletben, melynek során a táptalajt a felette levő $^{14}CO_2$-tartalmú, zárt légtértől elszigetelték, a növények által fixált $^{14}CO_2$ mennyisége és eloszlása azonos volt a mikorrhizált illetve a mikorrhizálatlan növényekben, és a táptalaj gombamicéliuma nem jelölődött (PURVES és HADLEY 1975, 1976; ALEXANDER és HADLEY 1985).

SMITH (1966) a 2. ábrán látható kísérleti rendszerben bizonyította, hogy a gomba képes szenet és foszfort szállítani a orchidea protokormok számára. Kísérletében radioaktív ortofoszfátot ($^{32}P$) és D-glükózt ($^{14}C$) használt. Miután gombával inokulálta és szövette át az agarhiánnyal két részre osztott táptalaj izotópot tartalmazó térfelét, az izotópok jelentős aktivitását mérte a túloldali agarmintákban már 24 óra elteltével. Ha az izotópok adása előtt propilén-oxiddal elölte a gombát, az izotóppal jelölt tápanyagokat tartalmazó térféllel ellentétes oldalon radioaktivitás nem volt kimutatható. Abban az esetben, mikor a *Dactylorhiza purpurea* 1–2 hónapos (1–3 mm hosszú) protokormjait is felhelyezte, azok 72 óra múlva mindkét izotópra jelöltté váltak. A gomba közvetítésével tehát mindkét izotóp eljutott az orchidea növénykékbe. A kromatográfiás feldolgozás (3. ábra) eredményei arra utalnak, hogy a szénhidrát szállítás a gomba hifákban trehalóz formájában történik. Az orchidea sejtek a trehalózt végül szacharózzá konvertálják. A trehalóz glükózzá hidrolizálásának folyamata részleteiben még nem ismert, s azt sem tudjuk, hogy gomba- vagy növénytrehaláz végzi-e. ALEXANDER és HADLEY (1985) kísérlete szerint a *Goodyera repens* 3–4 leveles növényeinél az extramatrikális micélium részére biztosított $^{14}C$-forrás a tiabendazol fungiciddel nem kezelt növényekben jóval nagyobb $^{14}C$ -tartalmat hozott létre. Az 5–7 leveles *G. repens* növények esetében viszont már nincs különbség a fungiciddel kezelt és a kezeletlen növények között. Úgy tűnik, a *G. repens* hamar szénautotróffá válik. A *Dactylorhiza majalis* ssp. *purpurella* esetén is hasonló eredményt kaptak. A már fotoszintetizáló orchideák fejlődése során a gombából a növénybe történő szénszállítás leáll, de feltételezhető, hogy számos fajnál esetleg folytatódik, mint azt egyes részben vagy teljesen heterotróffá vált fajok esetében kimutatták (PARÁDI et al. 2000). Kifejlett autotróf orchideák bizonyos körülmények között újból igénybe vehetik a gomba által biztosított szénforrást, például amikor több évig talajban maradnak.

A gomba által történő nitrogénfelvételt kifejlett növényeken ALEXANDER és HADLEY (1985) bizonyította. A külső micéliumot tiobendazollal elpusztította, s így a mikorrhizált és fungiciddel nem kezelt növények nitrogéntöbblete a mikorrhizált, de kezelt növényekkel szemben a gomba által felvett nitrogénnel azonos. A nitrogéntöbblet mellett foszfortöbbletet is találtak, és a nem fungicidkezelt növények növekedése is jobb volt. ALEXANDER (1987) százszor nagyobb foszforfelvételeli sebességet talált a fertőzött növényeinél, mint a fertőzetleneknél.

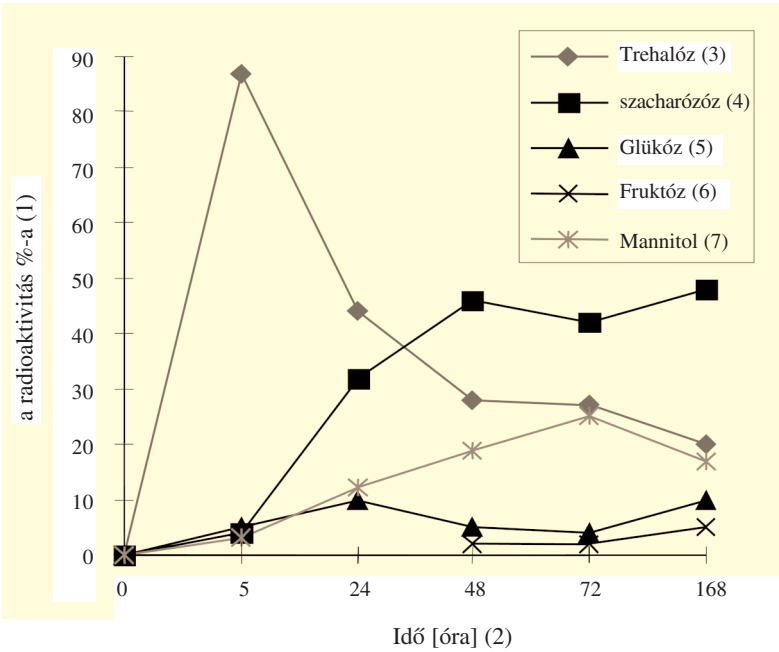
## A szimbionta partnerek közötti kapcsolat egyensúlya és stabilitása

Az in vitro kísérletek szerint a szimbiózis és parazitizmus közti egyensúly a tápanyag ellátással van kapcsolatban: alacsony glükózkoncentráció vagy kizárólag cellulóztartalmú




*2. ábra.* SMITH (1966) kísérletei Petri-csészében, melyekkel a gombától a protokormok felé irányuló szén- illetve foszforvegyületek szállítását kimutatta (SMITH 1966 alapján módosítva)

*Figure 2.* SMITH's experimental system in Petri-dish, demonstrating the transfer of carbon and phosphorous metabolites from the fungus to the orchid-protocorms (SMITH 1966, modified). (1) protocorms, (2) NaOH solution, (3) no agar-solidified medium (diffusion barrier), (4) pit in the solid medium containing isotope solutions.




*3. ábra.* A $^{14}C$ radioaktivitás megoszlása a fertőzött protokormból etanollal kioldható szénhidrátok között. (SMITH 1967 alapján)

*Figure 3.* Distribution of $^{14}C$ in the components of the ethanol-soluble fraction of mycorrhizal protocorms. (1) % of radioactivity, (2) Time [hours], (3) Trehalose, (4) Sucrose, (5) Glucose, (6) Fructose, (7) Mannitol. (SMITH 1967)

táptalaj esetében szimbiózis (SMITH 1966, 1967), magas cukorkoncentráció esetén parazitizmus alakul ki. Magas felvehető nitrogénkoncentráció esetén a gomba szintén elpusztítja a növénykéket (WARCUP 1975).

A szimbionta partnerek közti egyensúly fenntartásában szerepet játszik a gombák és orchideák által termelt enzimek és toxinok mennyisége is. Az orchideák szimbionta gombái rendelkeznek cellulázokkal és pektinázokkal, mely enzimek szükségesek például a talajbeli oldhatatlan szubsztrátok bontásához. A gomba pektináz és celluláz aktivitásának szabályozása részben a mikorrhizált gyökerekben megnövekedett cukorkoncentrációnak (PURVES és HADLEY 1975), és feltehetően a gazda- és a gomba-fehérjék kopolimerizációjának köszönhető.

A gomba támadása, behatolása után a növény gombaellenes anyagokat (fitoalexineket) termel, melyek többnyire bibenzil- és dihidroxifenantrén, monomer és dimer fenantrén származékok (MAJUNDER és SEN 1987, GEHLERT és KINDL 1991), ezek a fenilalanin metabolizmus útjához kapcsolódva a bibenzil-szintetáz segítségével képződnek. Az ilyen fitoalexinek közül az ismertebbek: az orchinol (egy dihidroxifenantrén), a hircinol, a loroglossol (GÄUMANN és KERN 1959, ARDITTI et al. 1975). E vegyületek általában széles hatásspektrumú toxinok és antibiotikumok. Sajátosságuk, hogy más fitoalexinekkel ellentétben nemcsak a sérülés vagy támadás helyén képződnek, hanem e ponttól távolabb is. Ez egy szignálrendszert is feltételez. Nagyobb mennyiségben akkor képződnek, ha a mikorrhizagomba által kolonizált gyökér mechanikailag is sérül. A mikorrhizagombák növekedésének gátlásában leghatékonyabb az orchinol, melynek jelenlétét már a protokormokban is kimutatták (BEYRLE et al. 1995). A fitoalexinek inaktiválását a gomba polifenoloxidázok termelésével éri el.

A gombainfekció egyik következménye a fertőzött sejtek ploidiafokának növekedése. RASMUSSEN (1990) szerint lehetséges, hogy az orchidea ily módon megnövekedett genetikai állománya is részt vesz az egyensúly fenntartásában.

A szimbionta partnerek közti kapcsolat molekuláris szintű vizsgálatában kutatások ez ideig még alig történtek, szemben a részleteikben egyre ismertebbé váló arbuszkuláris (HARRISON 1999) és ektomikorrhiza-kapcsolatokkal (VOIBLET et al. 2001). Érdekes eredményeket hozhatnak az orchidea-típusú mikorrhiza képződésének és működésének feltárásában a növény és a gomba által termelt hormonok, a flavonoidok, valamint a patogenezissel kapcsolatos fehérjék (PR-fehérjék) szerepét tisztázó vizsgálatok.

## IRODALOM – REFERENCES

ALEXANDER C. E. 1987: Mycorrhizal infection in adult orchids. In: Proceedings of the 7th North American Conference on Mycorrhizas. (Eds.: SYLVIA D. M., HUNG L. L., and GRAHAM J. H.). Institute of Food and Agriculture Sciences, University of Florida, Gainesville, Fla, pp. 324–327.

ALEXANDER C. E., HADLEY G. 1985: Carbon movement between host and mycorrhizal endophyte during the development of the orchid *Goodyera repens* Br. *New Phytol*., 101: 657–665.

ANDERSEN T. F., STALPERS J. A. 1994: A checklist of *Rhizoctonia epithets. Mycotaxon*, 51: 437–457.

ARDITTI J., FLICK H. B., EHMANN A., FISCH H. M. 1975: Orchid phytoalexins. II. Isolation and characterization of possible sterol companions. *Amer. J. Bot*. 62: 738–742.

ARDITTI J., MICHAUD J D., HEALEY P. L. 1979: Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Cypripedium. Amer. J. Bot*. 66: 1128–1137.

BEYRLE H., PENNINGSFIELD F., HOCK B. 1991: The role of nitrogen concentration in determining the outcome of the interaction between *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó and *Rhizoctonia* sp. *New Phytol*. 117: 665–672.

BEYRLE H. F., SMITH S. E., PETERSON R. L., FRANCO C. M. M. 1995: Colonization of *Orchis morio* protocorms by a mycorrhizal fungus: effects of nitrogen nutrition and glyphosate in modifying the responses. *Can. J. Bot*. 73: 1128–1140.

CLEMENTS M. A. 1988: Orchid mycorrhizal associations. *Lindleyana*, 3: 73–86.

CURRAH R. S., SMRECIU E. A., HAMBLETON S. 1989: Mycorrhizae and mycorrhizal fungi of boreal species of *Platanthera* and *Coeloglossum* (Orchidaceae). *Can. J. Bot*. 68: 1171–1181.

CURRAH R. S., ZETTLER L. W., MCINNIS T. M. 1997: *Epulorhiza inquilina* sp. nov. from *Platanthera* (Orchidaceae) and a key to *Epulorhiza* species. *Mycotaxon*, LXI, pp. 335–342.

GÄUMANN E., KERN H. 1959: Über die Isolierung und den chemischen Nachweis des Orchinols. *Phytopath. Z.* 35: 347–356.

GEHLERT R., KINDL H. 1991: Induced formation of dihydrophenanthrenes and bibenzyl synthase upon destruction orchid mycorrhiza. *Phytochemistry* 30: 457–460.

HADLEY G., WILLIAMSON B. 1971: Analysis of the post-infection growth stimulus in orchid mycorrhiza. *New Phytol* 70: 445–455.

HALL I. R. 1976: Vesicular arbuscular mycorrhizas in the orchid *Corybus macranthus. Trans. Brit. Mycol. Soc*. 66: 160.

HARLEY J. L., SMITH S. E. 1983: Orchid mycorrhizas. In: Mycorrhizal Symbiosis.. Academic Press. London, New York, pp. 268–295.

HARRISON M. 1999: Molecular and cellular aspects of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol*. 50: 361–389.

MAJUNDER P. L., SEN R. C. 1987: Moscatilin, a bibenzyl derivative from the orchid *Dendrobium moscatum. Phytochemistry* 26: 2121.

MASUHARA G., KATSUYA K., YAMAGUCHI K. 1993: Potential for symbiosis of *Rhizoctonia solani* and binucleate *Rhizoctonia* with seed of *Spiranthes sinensis* var. *amoena* in vitro. *Myc. Res*. 97: 746–752.

MOORE R. T. 1987: The genera of *Rhizoctonia*-like fungi: *Ascorhizoctonia, Ceratorhiza* gen. nov., *Epulorhiza* gen. nov., *Moniliopsis,* and *Rhizoctonia. Mycotaxon*. 29: 91–99.

NIEWIECZERZALOWNA B. 1932: Studja morfologiczne nad mykorrhiza storczykow krajowych. *Compt. Rend. Soc. Sci. Varsovie*, 25: 86–115.

PARÁDI I., BRATEK Z., BÓKA K., ZIMÁNYI ZS., SÁRVÁRI É., BÖDDI B., SZIGETI Z., LÁNG F. 2000: Structural and functional studies on the photosynthetic apparatus of two partially autotrophic orchids. *Plant Physiol. Biochem*. 38 (Suppl.): 118.

PETERSON R. L., CURRAH R. S. 1990: Synthesis of mycorrhizae between protocorms of *Goodyera repens* (Orchidaceae) and *Ceratobasidium cereale. Can. J. Bot*. 68: 1117–1125.

PURVES S., HADLEY G. 1975: Movement of carbon compouds between the partners in orchid mycorrhiza. In: Endomycorrhizas (Eds.: SANDERS F. E., MOSSE B., TINKER P. B.), Academic Press. London, New York, San Francisco. pp. 175–194.

PURVES S., HADLEY G. 1976: The physiology of symbiosis in *Goodyera repens. New Phytol*. 77: 689–696.

RASMUSSEN H. N. 1990: Cell differentiation and mycorrhizal infection in *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) Hunt, Summerh. (Orchidaceae) during germination in vitro. *New Phytol*. 116: 137–147.

RASMUSSEN H. N., ANDERSEN T. F., JOHANSEN B. 1990: Temperature sensitivity of in vitro germination and seedling development of *Dactylorhiza majalis* (Orhidaceae) with and without a mycorrhizal fungus. *Plant Cell Environ*. 13: 171–177.

SAKSENA A H. K., VAARTAJA O. 1960: Descriptions of new species of *Rhizoctonia. Can. J. Bot*. 38: 931–943.

SMITH S. E. 1966: Physiology and ecology of orchid mycorrhizal fungi with reference to seedling nutrition. *New Phytol*. 65: 488–499.

SMITH S. E. 1967: Carbohydrate translocation in orchid mycorrhizas. *New Phytol*. 66: 371–378.

SNEH B., BURPEE L., OGOSHI A. 1991: Identification of *Rhizoctonia* species. The American Phytopathological Society. USA, pp. 59–87.

SWEETINGHAM M. W., CRUICKSHANK R. H., WONG D. H. 1986: Pectic zymograms and taxonomy and pathogenicity of the Ceratobasidiaceae. *Trans. Brit. Mycol. Soc*. 86: 305–311.

SZENDRÁK E., ESZÉKI R. E. 1993: Hazai szabadföldi kosborfélék (Orchidaceae) aszimbiotikus in vitro szaporítása. *Publ. Univ. Horticult. et Ind. Aliment*. 53 (Suppl): 66–70.

TU C. C., KIMBROUGH J.W. 1975: Morphology, development and cytochemistry of the hyphae and sclerotia in the *Rhizoctonia complex. Can. J. Bot*. 53: 2282–2296.

VÉRTÉNYI G., BRATEK Z. 1996: Talajlakó orchideák mikorrhizaképző gombáinak izolálása és annak nehézségei. *Mikol. Közl*. 35: 31–36.

VILGALYS R., GONZALEZ D. 1990: Ribosomal DNA restriction fragment length polymorphism in *Rhizoctonia solani. Phytopathol*. 80: 151–158.

VOIBLET C., DUPLESSIS S., ENCELOT N., MARTIN F. 2001: Identification of symbiosis-regulated genes in *Eucalyptus globulus-Pisolithus tinctorius* ectomycorrhiza by differential hybridization of arrayed cDNAs. *Plant J*. 25: 181–191.

WARCUP J. H. 1975: Factors affecting symbiotic germination of orchid seed. In: Endomycorrhizas (Eds.: SANDERS F. E., MOSSE B., TINKER P. B.). Academic Press. London, New York, San Francisco, pp. 87–104.

WARCUP J. H. 1988: Mycorrhizal associations of isolates os *Sebacina vermifera. New Phytol*. 110: 227–231.

WARCUP J. H., TALBOT P. H. B. 1980: Perfect states of *Rhizoctonia*s associated with orchids. III. *New Phytol*. 86: 267–272.

WILLIAMSON B. 1970: Induced DNA synthesis in orchid mycorrhiza. *Planta* 92: 347–354.

WILLIAMSON B. 1973: Acid phosphatase and esterase activity in orchid mycorrhiza. *Planta* 112: 149–158.

ZENGMING Y., ZHONG H. 1990: A preliminary study on the chitinase and 1,3-glucanase in corms of *Gastrodia elata. Acta Bot. Yunnanica* 12: 421–426.

## ASPECTS IN RESEARCH OF FORMATION AND PHYSIOLOGY OF ORCHID MYCORRHIZA

Z. Bratek, Z. Illyés, D. Szegő, and G. Vértényi

Eötvös Loránd University of Sciences, Department of Plant Physiology,
Budapest, P.O.B. 120, H–1518, Hungary

Accepted: 25 February 2002

**Keywords**: orchid, *Rhizoctonia,* protocorm, mycorrhiza, peloton, nutrient transport, phytoalexines

It has been known for more than 100 years that the development of orchids depends obligately on fungal partners. Little is known and further research is needed on the macro- and microelements uptake of orchids, carbon-supply of protocorms and possibilities of symbiotic and asymbiotic growth. Connections among adult orchids and the different developmental stages of plants also require further studies. There have been only a few research on fungus-host plant specificity, transports of nutrients, and plant-fungus interactions, either. The present paper reviews the problems of orchid mycorrhiza and tries to find answers for the questions of development and functioning of it.