

S Z E M L E

„QUID PRO QUO” - AZ EKTOMIKORRHIZÁS SZIMBIÓZIS: A KAPCSOLAT KIALAKULÁSA ÉS ANYAGCSERE-ÉLETTANI JELLEMZŐI

LUDMERSZKI EDIT és RUDNÓY SZABOLCS

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Biológiai Intézet,
Növényélettani és Molekuláris Növénybiológiai Tanszék, 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C;
ludmerszki.edit@gmail.com, koma@ludens.elte.hu

Elfogadva: 2011. december 13.

Kulcsszavak: ektomikorrhiza, Hartig-háló, hidrofobinok, mikorrhizoszféra, szimbiózis, transzport

Összefoglalás: A mérsékelt és a hideg égöv természetes vegetációiban a tülevelű és lombhullató erdők hatalmas területet foglalnak el. Az általuk alkotott életközösségek kevésbé látványos, de ökofiziológiai szempontból igen fontos része a talaj mikrobiológiai élettere. Az erdei fák nagy része ugyanis ektomikorrhizás gombákkal él szimbiózisban, amelyek gombafonalakkal gazdagon behálózzák az erdei talajt. A kapcsolat nyújtotta előnyök a növény számára többek között a jobb víz- és tápanyagellátás, illetve biotikus és abiotikus stresszorokkal szembeni védelem, míg a gombapartner szempontjából a fotoasszimilátumok elérhetősége a legfontosabb. Jelen dolgozatban áttekintjük a legújabb ismereteket a két partner közti kapcsolat kialakulásáról, valamint felvázoljuk a felek közötti tápanyagcsere útvonalait és a mikorrhizoszféra jelentőségét.

Bevezetés

A mikorrhiza szót 1885-ben vezette be A. B. FRANK (MOLINA és TRAPPE 1984), a szó görög eredetű, jelentése „gomba-gyökér”. FRANK már ekkor felismerte, hogy a növényeknek a megfelelő tápanyagellátáshoz és növekedéshez sokszor szükségük van a gombák jelenlétére. Hamarosan fényt derítettek a gombafonalak közvetítésével kialakuló fizikai kapcsolatra, míg az 1920-as évektől kezdve a szélesebb körű megfigyeléseknek köszönhetően folyamatosan bővült az ismert ektomikorrhizás gombafajok száma.

Míg az arbuszkuláris mikorrhiza gombafonalai behatolnak a növényi gyökér sejtfa-lain belülre, addig az ektomikorrhiza (EM) nem képez intracelluláris képleteket (innen származik az *ekto* előtag). Az EM-kra jellemző három legfontosabb struktúra a **gombaköpeny**, amely kívülről körülöleli a növényi gyökeret, a **Hartig-háló**, ami a növényi gyökér kérgi és epidermális sejtjei között alakít ki labirintusszerűen elágazó képződményt és a tápanyagok cseréjére szolgáló speciális határfelületet képezi, és az **extraradikális micélium** (kiágazó hifahálózat), ami elengedhetetlenül szükséges a talajjal és az EM-gomba termőtestével történő kapcsolat kialakításában (MOLINA és TRAPPE 1984, SMITH és READ 2008).

A legkorábbi fosszília, amely *Pinus* ektomikorrhizákkal mutat formai hasonlóságot, kb. 50 millió éves (LE PAGE et al. 1997). Az ilyen maradványok azonban rendkívül ritkák, hiszen a gombákat felépítő anyagok igen rosszul fosszilizálódnak. Molekuláris vizsgálá-

tok alapján megállapítást nyert, hogy a makrogombák három legjelentősebb csoportjában (Basidiomycota, Ascomycota és Zygomycota) e szimbiózis az evolúció során több alkalommal alakult ki, egymástól független utakon (MONCALVO et al. 2000, TEDERSOO et al. 2010).

A szárazföldi növények hozzávetőlegesen 86%-a gombákkal él szimbiózisban, közülük körülbelül 8000 fajról ismert, hogy EM szimbiózist képez, ezen fajok többsége pedig a zárvatermők közé tartozik (BRUNDRETT 2009, MARTIN et al. 2007, SMITH és READ 2008). Az EM-szimbiózis ősi kialakulását jelzi az Antarktisz kivételével minden kontinensen való széles körű elterjedésük (TEDERSOO et al. 2010). A boreális és mérsékelt övi erdőkben az EM az uralkodó növény-gomba szimbiózis típus, mely a talaj felső, humuszt nagy mennyiségben tartalmazó rétegében fordul elő nagy számban (BÄÄTH et al. 2004, NEHLS et al. 2007). Az erdei talajban a N és P sokszor kötött formában található meg, ezért az erdőalkotó fák nehezen tudják felvenni és hasznosítani őket. A tápanyagok nehéz mobilizálása miatt a fák más szervezetek segítségére szorulnak. Ilyen segítőknek tekinthetők az ektomikorrhizas gombák, a velük kialakított szimbiózis éppen ezt az akadályt segít leküzdeni (NEHLS et al. 2007). A gomba által fölvert N és P jelentős része a növénybe kerül, a fordított útvonalon fotoszintetikus eredetű, energiadús szerves anyagok jutnak a növényből a gombába (MARTIN et al. 2007). A kiterjedt micéliumhálózat a gyökérrendszerrel nagyobb területet képes sűrűn behálózni, így a növény számára egyébként hozzáférhetetlen területekről is képes tápanyagokhoz és vízhez jutni és azok egy részét a növénypartnerrel megosztani (SELOSSE et al. 2006). A növények a fotoszintézis során megkötött szénvegyületeket, valamint élőhelyet biztosítanak a gombának, cserébe oldott, valamint szerves anyaghoz kötött tápanyagokat vonnak el a partnertől. A gomba emellett jelentősen javítja a gazdanövény reakcióját kémiai anyagok, növényevők, patogének, valamint szárazság által kiváltott stresszel szemben (SMITH és READ 2008, TEDERSOO et al. 2010).

Az ektomikorrhiza-képzés menete

A kolonizációt megelőző események

A növények számos élőhelyet képesek benépesíteni, ahol mindig kapcsolatba kerülnek a talajban élő mikroorganizmusokkal is. Életben maradásukhoz, sikeres fennmaradásukhoz elkerülhetetlen, hogy változatos módon kapcsolatot teremtsenek ezen élőlényekkel. A növényi gyökerek speciális molekulákat bocsátanak a közeli talajrégióba, melyek fontos tápanyagforrásul és jelzésként is szolgálnak a talajban élő mikroszervezetek számára. A gyökér anyagcseréje nitrogénben szegény és egyes szénvegyületekben gazdag talajrégiót eredményez, amelyet a patogén és szimbióta gombák trofikus szignálként ismernek fel (BAPTISTA et al. 2011). Bár e szignál molekulák még nem ismertek pontosan, de maga a megfigyelés igazolja, hogy a növény és a talaj mikrobaközössége jelentős hatással van egymásra (GILES és SILKE 2011, SMITH és READ 2008).

A gombahifák növekedéséhez és elágazódásához, így közvetve az ektomikorrhizák kialakulásához számos hormon és vitamin (pl. tiamin, vagy közismertebb nevén a B1-vitamin) is szükséges (LANGER et al. 2008, SMITH és READ 2008). A hormonok közül érdemes említeni az indol-3-ecetsavat (IAA, auxin) és egyes citokinineket, amelyek a gazdanövény gyökérsajtjeinek növekedését, ezáltal terjeszkedését teszik lehetővé (LAURANS

et al. 2001). Az IAA-nak a Hartig-háló képződésére kifejtett pozitív hatását GAY et al. (1995) eredményeire támaszkodva TRANVAN et al. (2000) is igazolták egy nyitvatermő, a *Pinus pinaster* és EM-partnere, a *Hebeloma cylindrosporum* vizsgálata alapján. A pontos hatásmechanizmus még nem ismert, de az auxin mindenképpen sokrétű szabályozó szereppel bír a kapcsolat kialakulásában, mivel befolyásolja a gyökér növekedését és a növény elicitor és szignál molekuláinak termelését is (HERRMANN és BUSCOT 2007, BAPTISTA et al. 2011). Kimutattak olyan növényi gyökérmódosítókat is, amelyek EM-gombák spóráinak csírázási folyamatait indukálták (BAPTISTA et al. 2011). Eukaliptusz fajokon és EM partnereikkel végzett kísérletek alapján két olyan molekulát azonosítottak, amelyek jelentősen befolyásolták a gombahifák növekedését (LAGRANGE et al. 2001). Ezek a növekedési faktorok a rutin (flavonoid) és a zeatin (citokinin) voltak. A növényeknek valószínűleg azért éri meg a gombahifákra specifikus növekedési faktorokat kibocsátani a gyökérgörnyezetbe, mivel a gombahifák növekedési ütemét növelve nagyobb eséllyel találkozhatnak a növény gyökérével, ezáltal nagyobb valószínűséggel alakul ki a szimbiózis.

A fizikai kapcsolat kialakulása - a folyamatban részt vevő molekulák

BAPTISTA et al. (2011) az EM-kapcsolat kiépülését négy részre osztja: a pre-infekció, az iniciáció és a differenciáció fázisára, melyeket a már stabilan funkcionáló kapcsolat fázisa zár. A szimbiózis kialakulása szigorú szabályozási folyamatok alatt áll, amelyért növényi és gombagének egyaránt felelősek. Ezen folyamatok felderítése során a fehérjeszintézis, valamint az mRNS-készlet változásait mérték. Azon fehérjéknek, amelyek hozzájárultak a szimbiózis kialakulásához, az ektomikorrhizin nevet adták (HILBERT és MARTIN 1988, SMITH és READ 2008).

Már néhány órával a gomba kolonizációja után jelentős változások mérhetők a növényi polipeptidok szintézisének mértékében (HILBERT et al. 1991). Hét különböző ektomikorrhizin akkumulációját mutatták ki már a korai kolonizáció során. Ezzel együtt viszont lecsökkent számos növényi és gomba polipeptid mennyisége, valószínűleg a megnövekedett ektomikorrhizin termelés következtében (SMITH és READ 2008).

Az ektomikorrhizinek mellett másik fontos fehérjecsoport a hidrofobinok, amelyek szerkezeti stabilitását cisztein aminosavak között kialakuló diszulfid-hidak biztosítják. Sejtfelismerési, valamint a vízháztartásban betöltött szabályozási szerepet tulajdonítanak ezen molekuláknak (TAGU et al. 2002). Amfipatikus tulajdonságuknak köszönhetően hidrofíli és hidrofób felszínnek összeköttetésében is fontos szerepet játszanak. Funkcióik olyan különböző és fontos területekre terjednek ki, mint a növénypartner felismerésének elősegítése, a hifák adhéziója a gyökerekhez, a hifák egymáshoz való kötődése és mindezek révén hozzájárulás a kapcsolat specifikusságához (BAPTISTA et al. 2011). A hidrofobinok mennyisége *Eucalyptus-Pisolithus* EM-ban az iniciációs fázisban erősen megnövekszik, majd a kolonizációt követő 7. napon csökkenésnek indul (DUPLESSIS et al. 2005). Ez is alátámasztja azt az elképzelést, miszerint a kapcsolat kialakulása során végbemenő morfológiai változások elképzelhetetlenek lennének hidrofobinok nélkül, viszont a szimbiózis kialakulása után már nincs szükség ilyen szerkezeti változásokra. A szimbiózis kialakulásának köszönhetően akvaporinok és dehidrinok jelennek meg a sejtmembránokban. Előbbi a víztájtárhatóságot szabályozza, míg utóbbi a vízhiány miatt kialakuló stressz elviselésében segíti a növényt (DUPLESSIS et al. 2005, SMITH és READ 2008).

Szintén jellemző az EM-gombákra a hipaforinnak nevezett indol alkaloid szintézise, amelynek termelése többszörösére növekszik a mikorrhiza területén lévő hifákban. A növény valószínűleg serkenti a gomba hipaforin termelését, amely viszont visszahat a növény auxin-anyagcseréjére. A hipaforin specifikus hatása lehet a gyökérszörök számának csökkentése a kolonizált gyökérrészen, aminek eredménye a jellegzetesen gyökérszörökben szegény EM struktúra (BAPTISTA et al. 2011).

Az *Eucalyptus-Pisolithus* EM-ban a 4. és 7. napok között már kialakul a partnerek közötti szénszállítás, ami az alábbi, metabolizmusban részt vevő enzimek kimutatásával igazolható: hexokináz, NAD-malát dehidrogenáz, aszpartát-aminotranszferáz és NAD-dehidrogenáz (DUPLESSIS et al. 2005). A megnövelt széntranszfer emeli a glikolízis és légzés mértékét is. A 12. napon mutatható ki különböző sejtszintű folyamatok megváltozása a gombában, úgymint a mitokondriális aktivitás növekedése, fehérjék szintézise és lebontása, valamint szignál-transzdukciós útvonalak indukciója (DUPLESSIS et al. 2005, SMITH és READ 2008). Szintén a 7-12. napok között csökken a gomba által termelt SRAP fehérjék (symbiosis-regulated acidic polypeptides) mennyisége, amelyek szerepe a hifák aggregációjában és a Hartig-háló kialakításában ismert (DUPLESSIS et al. 2005).

A gomba a kolonizáció során elicitorokat termel, amelyek hatására a növényben olyan védekezési reakciók aktiválódnak, amelyek a patogén gombák ellen is megfigyelhetők. Fehérjék foszforilálása és defoszforilálása, alkalizáció, antioxidáns enzimek aktivitás-növekedése figyelhető meg, valamint kallózttermelés és a sejtfalak erősödése. A patogén interakciókkal ellentétben azonban a szimbiózis kialakulásakor viszonylag gyorsan csökken a növényi védekezés. Ehhez járul hozzá a növény kitináz enzimeinek működése, amelyek elbontják az elicitor szerepű kitin fragmenteket, így szüntetve meg a védekezési reakciót kiváltó ingert. A gomba auxintermelése is mérsékelheti a növény védekezési válaszát. A védekező folyamatokban szerepet játszó metallothionein-szerű, hiperszenzitív reakció-indukálta és patogenezissel összefüggő (PR) fehérjék szintézise a 3. hétre már jelentősen csökken, ami jelzi a szimbiózis stabil kialakulását (BAPTISTA et al. 2011, DUPLISSIS et al. 2005, SMITH és READ 2008).

Változások a gazdanövény gyökerének szintjén

A gyökérszörök nagyfokú proliferációja figyelhető meg a nem kolonizált gyökérrégióban, melynek szerepe feltételezhetően az EM kolonizáció esélyének a növelése. A kapcsolat kialakulása során az EM-gombahifák módosítani tudják növekedésük irányát, aminek eredményeképpen részlegesen beborítják a gyökércsúcsot. A gomba-növény határfelületen egy fibrilláris szerkezetű, feltételezhetően glikoproteinekből álló anyagot azonosítottak, ami szerepet játszhat a gombahifának a gyökér irányába történő növekedésében. Ezt az anyagot a gomba választja ki és növényi lektinek megkötéséért felelős receptorokat azonosítottak rajta. A kötőhelyek feltételezhetően mindkét szimbiózisban résztvevő félen megtalálhatók, viszont számos nem reaktív anyag fedi el őket. A gombán található nem reaktív anyagok emésztéséért laminaráz, illetve proteáz enzimek felelősek. A felszabadult receptorok lehetővé teszik a közvetlen fizikai kapcsolat kialakulását (SMITH és READ 2008).

Az EM struktúra kialakulása során a gombahifa a gyökércsúcs közelében lép kapcsolatba a gyökérrel, és ebből a pontból ágazik el bazi- és akropetálisan, aminek eredményeképpen teljesen beborítja a gyökércsúcs felszínét, és a későbbiekben is lépést tart a gyökér növekedésével. Ez a folyamat a felismeréstől számított 24–48 órán belül bekö-

vetkezik, ezzel egyidőben pedig a gyökércsúcsához közeli régióban a gyökér duzzadása is megfigyelhető. A gyökércsúcsi részen a köpeny belső területéről gombahifák kezdenek behatolni a gyökér belsejébe, és idővel az epidermális sejtek közé is elágazásokat küldenek, így alakítva ki a Hartig-hálót (SMITH és READ 2008).

A gomba által kibocsátott hormonok stimulálják a növényi gyökér elágazását és megnyúlását. Az EM elágazása fajspecifikus, melyet a növény határoz meg: a *Pinus* nemzettségben pl. dichotomikusan elágazó (villás, koralloid, vagy gümős), míg más gazdafajok esetében szárnyas monopodiális (szárnyas, vagy piramidális) elágazási rendszer alakul ki (MOLINA és TRAPPE 1984).

Tápanyagok felvétele és szállítása ektomikorrhizas szimbiózisokban

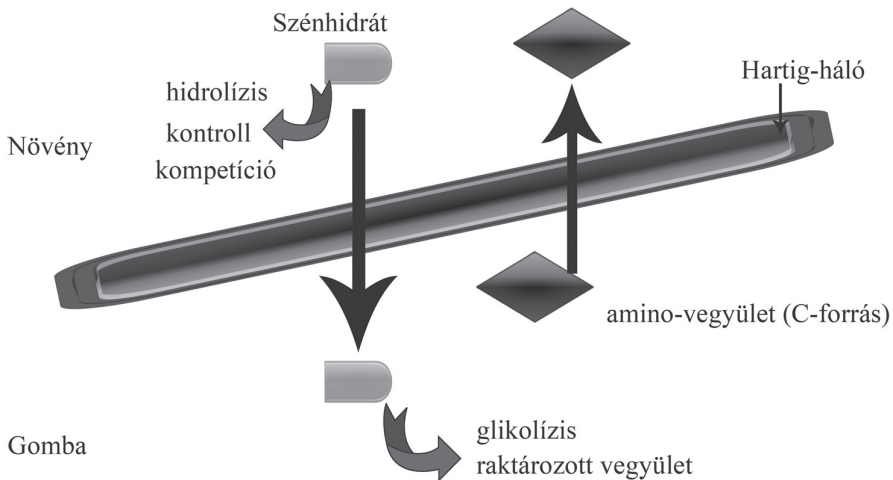
A mikorrhizát képző szárazföldi növényeknél elsősorban nem a gyökér, hanem a mikorrhiza tekinthető tápanyagfelvételre módosult képletnek. Az első, szárazföldet meghódító növények még nem rendelkeztek kifejlett, valódi gyökérrzellettel. A mikorrhizas kapcsolat – elsősorban az arbuskuláris típusú – már minden bizonnyal segíthette a növényeket a szárazföldi környezethez való alkalmazkodásban. A mikorrhizagombák hifái – kisebb átmérőjüknek köszönhetően – olyan talajterületeket is képesek kolonizálni, amelyek a gazdanövény számára hozzáférhetetlenek lennének. Ennek eredményeképpen a növény számos tápanyagot gombahifák segítségével hatékonyabban képes felvenni. Az ektomikorrhizákban a Hartig-hálón keresztül történik meg a növényi szénhidrátok és a gomba által felvett tápanyagok kicserélődése (NEHLS et al. 2007). Sokrétűen kutatták négy, a növény számára fontos kémiai elem (szén, nitrogén, foszfor és kén), valamint alapvető kationok (K^+ , Ca^{2+} és Mg^{2+}) felvételét és szállítását a növény és gomba között.

A szén transzportja

Már FRANK korai megfigyelései (1894) alapján is az volt az általánosan elfogadott nézet, hogy az EM-gombák fő szerves szénforrása a fotoszintetizáló növény (SMITH és READ 2008), emellett viszont bizonyos mennyiségű szenet a talajból is képesek felvenni kiegészítésként. Az első bizonyító kísérleteket jóval később, csak 1925-ben végezték el (SMITH és READ 2008). Az erdei talaj humuszrétege ligninben és cellulózban gazdag, de az EM-gombák ezen komplex szénvegyületeket kis mértékben tudják csak hasznosítani, ami nem fedezné a növekedéshez szükséges mennyiséget (NEHLS et al. 2007). Ezzel szemben a monoszacharidokat (glükóz, mannóz és fruktóz) már könnyen fel tudják venni és képesek hasznosítani is (SMITH és READ 2008). Mérések alapján sikerült igazolni, hogy a fotoszintézisből származó szénhidrátoknak mintegy 25%-a megjelenik a gombaköpenyben, illetve a gyökérbe szállított szénvegyületek 10%-a kerül át az EM-be (JOHANSSON et al. 2009, WEIHONG et al. 2000). A növénytől származó szacharózt a gomba hidrolizálja egy invertáz enzim segítségével (NEHLS et al. 2007, SMITH és READ 2008). A hexózok felvétele hőmérséklet- és oxigénfüggő, valamint számos metabolikus útvonal képes gátolni azt. A gomba a felvétel során a glükózt trehalózzá, a fruktózt pedig mannitollá alakítja (SMITH és READ 2008).

A hatékony felvétel szempontjából fontos, hogy az apoplasztikus térben, a gomba-gyökér határfelületen állandó hexóz gradiens legyen (SMITH és READ 2008). Ennek

fenntartásához a Hartig-háló gombahifái az apoplasztból gyorsan veszik fel a cukrokat, majd átalakítják a gomba számára fontos anyagcseretermékekké. Az átalakítás kétféleképpen valósulhat meg: a glikolízis fokozásával, vagy raktározott vegyületek képzésével. A raktározott vegyületek a lánc hossza alapján két csoportba sorolhatók: rövid láncú szénvegyületek (trehalóz és poliolo: mannitol, arabitol és eritrol), valamint hosszú láncú szénvegyületek (glikogén). A trehalóz és a poliolo rövidtávon képesek csak fedezni a gomba szénigényét, ezzel szemben a glikogén hosszútávon, melynek felszabadítása a trehalóz és poliolo felhasználása után történik csak meg (NEHLS et al. 2007). A növény képes szabályozni a szimbiózis szénmérlegét a gomba számára elérhető szacharóz mennyisége által. A Hartig-háló apoplasztikus régiójában a növényi gyökérsejtek kompetícióban állnak a gombahifákkal a hexóz felvételéért. Szélsőséges esetben a növény teljesen el tudja zárni a gombát a cukorforrástól. A gomba irányából is történhet szénszállítás a növény felé, méghozzá aminosavak C-vázaként (1. ábra) (SMITH és READ 2008).



1. ábra. Szénhidrátok transzportja a gomba-növény határfelületen

A növény a szénhidrátokat hidrolizálhatja, szabályozhatja a gomba felé történő transzportot. A gomba a felvett szénhidrátot azonnal továbbalakítja (belép a glikolízisbe, vagy raktározott vegyület képződik belőle), így hozva létre hexóz grádiens. A gomba felől is szállítható szén a növénybe aminosavak formájában. Az ábra Adobe Illustrator CS5.1 programmal készült SMITH és READ 2008 alapján.

Figure 1. Carbohydrate transport on the fungus-plant interface.

The plant can control the transport towards the fungus by hydrolysing the carbohydrates. The fungus immediately turns the carbohydrates into further metabolites (carbohydrates could be routed into the glycolysis, or stored), as a result a hexose gradient is created. Carbon transport can happen from the fungus as well, in the form of amino acids.

The figure was created by Adobe Illustrator CS5.1 program, based on SMITH and READ 2008.

A fotoszintézisből nyert szénvegyületek mozgását tanulmányozva csökkent mennyiségű tápanyagszállítás figyelhető meg a gomba irányába kora tavasszal. A növény a növekedéséhez és rügyfakadásához szükséges cukrokat a gomba rovására használja fel, így ebben az időszakban minimálisra csökkenti a gombahifák által felvehető szén mennyiségét. Nyáron, amikor a kifejlődött lombzat bőven termel már tápanyagokat, a gomba nagy mennyiségben veheti fel a szénhidrátokat, amit termőtestfejlesztésre használhat

fel. Ősszel megnövekszik a foszfor felvétele az ektomikorrhizas gyökerekben, ami télre elraktározódik, majd tavasszal a gazdanövény növekedéséhez használandó fel (SMITH és READ 2008). BUÉE et al. (2007) kísérletesen igazolták, hogy a csökkent szénutánpótlás miatt néhány ektomikorrhizát képző gomba télen szaprotróf életmódra válthat (*Laccaria bicolor*, *L. amethystina*, *Clavulina cristata*, valamint *Tomentella* és *Russula* spp.) (BUÉE et al. 2005, 2007). A várakozásokkal ellentétben számos EM-morfotípust sokkal gyakoribb-
nak és aktívabbnak találtak télen, mint nyáron (BUÉE et al. 2005, 2007). BUÉE et al. (2005) feltételezik, hogy a télen tapasztalt megemelkedett hidrogenáz aktivitás összefüggésben állhat raktározott és protektív szénvegyületek szintézisével (mannitol, trehalóz). Ezáltal a szaprotróf életmódra történő átmeneti életmódváltás egyrészt segítheti a szénlimitáció leküzdését, továbbá lehetőséget ad a kedvezőtlen téli időszak átvészeléséhez, a fagyás és kiszáradás ellen védő szénhidrátok előállításával.

EM szimbiózis kialakításával jelentősen változik a növény szénmérlege, melyben a levelek tekinthetők a szénforrásnak, míg a gyökér és szimbiontája a szénnyelő szerepét töltik be. A növény megemelkedett szénnyelőre adott válasza kétféle lehet: megnöveli fotoszintézisének mértékét, vagy szabályozza a gomba irányába történő szénvesztéséget, ügyelve arra, hogy a szimbiózis ne alakuljon át parazitizmussá. A szabályozás az alábbi módokon valósulhat meg: a szacharóz apoplastikus régióba szállításának a kontrollja (még ismeretlen mechanizmus), a szacharóz hidrolízise növényi invertázok segítségével, illetve a Hartig-háló területén a gyökérsejtek és gombahifák közötti versengéssel a hexózokért.

A gomba fiziológiai állapotát jól tükrözi a PAL enzim (fenilalanin-ammónia-liáz) aktivitása, amelynek expressziója erősen függ a hozzáférhető cukrok mennyiségétől. A PAL kulcsenzime számos, a baktériumok és gombák ellen védelmet biztosító másodlagos anyagcseretermék szintézisének (NEHLS et al. 2007).

Az utóbbi években két EM-gombafaj, a *Laccaria bicolor* és a *Tuber melanosporum* teljes sejtmagi genomszekvenciája is ismertté vált (MARTIN et al. 2008, 2010). Az általuk képzett ektomikorrhizák számos morfológiai és élettani hasonlósága ellenére nyilvánvalóvá vált, hogy a szimbiózisban szerepet játszó génekészlet a két, rendszertanilag távol álló gombafajban jelentősen eltér. Különbőség fedezhető fel ezáltal az enzimkészletükben is, aminek következtében különböző mechanizmussal alakítják ki a fizikai kontaktust a gazdanövény gyökerével. További fontos eltérés a két faj között, hogy ellentétben a *L. bicolorral*, a *T. melanosporum* termel egy invertáz enzimet is, ami jelentősen megkönnyíti számára a szénhidrátfelvételt. Ez a látszólag kis különbség fontos következménnyel bír: az enzim birtokában a *T. melanosporum* könnyebben fedezi szénhidrátigényét, mert a hexózok mellett a növény által termelt és szállított szacharózhoz is hozzáfér, ezért függetlenebb lehet a gazdanövénytől, mint a *L. bicolor*, amelynek nincs ilyen enzime, s így teljes mértékben a partnere glükózkészletétől függ (MARTIN et al. 2010).

A nitrogén mobilizációja

Az északi féltekén, jellemzően a boreális és a mérsékelt övben, a nitrogén a produktivitás fő meghatározója. Az erdei talajban a nitrogén legnagyobb mennyiségben ammónium-ion formájában van jelen. Az ammónium-ion asszimilációja az EM-ben kétféle úton történhet meg: a glutamin-szintetáz útvonalon (GS-GOGAT), amikor a felvett ammónium-ion a glutaminba amid csoportként épül be, illetve a glutaminsav-dehidrogenáz (GDH) útvonalon, mely folyamán a glutaminsav amino csoportja lesz (SMITH és READ 2008).

A nitrát felvételére is jó néhány EM-gomba képes, elsősorban olyan fajok, amelyek zavart élőhelyek pionír betelepülői, mint pl. egyes *Hebeloma* fajok (SMITH és READ 2008).

Az ektomikorrhizák a szerves és szervetlen nitrogénformákat korlátozottan képesek csak felvenni, utóbbiért a talajban élő mikroorganizmusok között kompetíció alakul ki. Az aminosavak szállítása proton szimporton keresztül történik. Az ammónium-ion mellett a gomba fel tud venni szerves N-tartalmú vegyületeket is: pl. glutamin, glutaminsav, alanin és aszparaginsav. A szerves nitrogénvegyületek felvétele függ a pH-tól, a N-tartalomtól és az elérhető szénforrásoktól (TALBOT és TRESEDER 2010).

A nitrogén- és a szénháztartás szoros kapcsolatban áll egymással a gombaszervezetekben, ennek eredményeképpen jelentős hatással bírnak a másik szabályozására. *L. bicolor* genomját vizsgálva szoros összefüggést találtak a gombaszervezet számára hozzáférhető nitrogén mennyisége és a szénhidrát-transzporter gének kifejeződése között (LÓPEZ et al. 2008). Amennyiben szénhiány lépne fel, deaminációs folyamatok kerülnek előtérbe, melyek során a gomba fehérjék szénvázának felszabadításával pótolja a szükséges szénmennyiséget. A talajban lévő fehérjék szerkezete, oldódása és kapcsolata más talajalkotókkal döntően befolyásolja felvehetőségüket (SMITH és READ 2008). A nitrogénforrások felosztása alapvetően két szempont alapján történik: a forrás szerves vagy szervetlen eredetű-e. A továbbiakban ezt a felosztást követve ismertetjük a potenciális nitrogénforrásokat.

Szervetlen nitrogénforrások

A felvett nitrogén elsősorban glutaminba, alaninba, argininbe, aszparaginsavba és aszparaginba épül be. Az arginin hozzájárulása a folyamatban fajonként változó lehet. Az arginin felhalmozódhat a sejtek vakuólumában, ahol szerepe van a polifoszfátok stabilizálásában. A felvett nitrogén jelentős része valószínűleg glutaminba épülve szállítódik a micéliumtól a növény irányába, illetve az ammónium asszimilációja során is glutamin keletkezik. Az ammónium asszimilációjában szerepet játszó enzimek lokalizációja alapján 3 típus különíthető el, melyeket azokról a fajokról neveztek el, amikben először írták le őket (SMITH és READ 2008):

- *Fagus* fajokban a GS (glutamin-szintetáz) a gombaköpenyben, míg a GOGAT (glutamin-oxoglutarát-aminotranszferáz) a gyökérben található.
- *Picea* fajoknál a GDH (glutamát-dehidrogenáz) és GS az extraradikális micéliumban, valamint a köpenyben lokalizáltak, az aszparagin-szintetáz (AS) viszont a gyökérben.
- A harmadik típus a *Pisolithus tinctorius* gombafajjal ektomikorrhizát képző növényekben található meg, amelyekben a GS-GOGAT útvonal dominál (SMITH és READ 2008).

Az ammónium-ion szállítása részleteiben még nem tisztázott folyamat. Az egyik lehetőség az ammónia diffúziója a plazmamembránon keresztül a Hartig-háló apoplasztikus régiójába. Ebben az esetben az apoplaszt alacsony pH-ja miatt az ammónia protonálódna, és ez megakadályozná diffúzióval történő visszajutását a plazmamembránon keresztül. Lehetőségként merült fel nem specifikus csatornák jelenléte is, úgymint akvaporinok és feszültségfüggő kation csatornák, amelyek az ammónium-ion transzportjában játszanak szerepet (CHALOT et al. 2006, SMITH és READ 2008).

Szerves nitrogénforrások

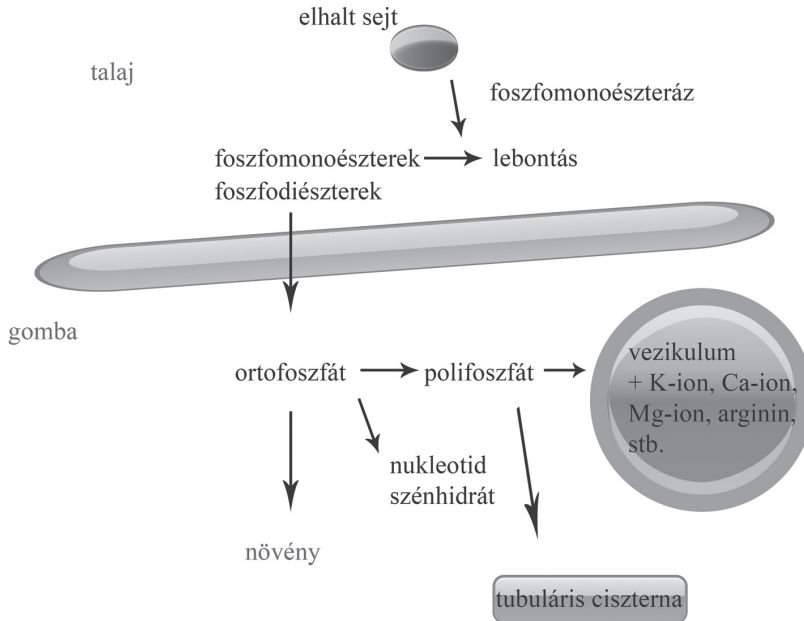
Az EM gyökerek képesek az aminosavak közvetlen felvételére is, melyek közül nagy affinitással veszik fel a glutamint és a glicint. Nyírfajokon végzett kísérletek során megfigyelték, hogy EM kolonizáció hiányában nem tudták az alanint hasznosítani, illetve nitrogénhiányban is szenvedtek. Amennyiben ektomikorrhizák kolonizálták a gyökeket, javult a nyírfajok növekedésének a mértéke, valamint a felvett N mennyisége is jelentősen megemelkedett a növényekben (SMITH és READ 2008).

MARTIN et al. (2008) intenzíven kutatták és teljes egészében feltárták a *Laccaria bicolor* genomját. Más bazídiumos gombákkal összehasonlítva feltűnő a transzporterek géneinek nagy száma a *L. bicolor* genomjában, s ezek között egy nitrát-permeáz és több ammónia-transzporter gént mutattak ki. Az ammónia az egyik legfontosabb szerves nitrogénforrás az ektomikorrhizáknál. Kísérleteik során – ezzel összhangban – az egyik ammónia-transzporter (AMT2.2) fokozott kifejeződését figyelték meg az ektomikorrhizában. A gombák proteolitikus enzimeket bocsátanak a környezetbe, ami segíti a nitrogén mobilizációját a lebomlott szerves anyagból. A *L. bicolor* vizsgálata során aszpartil-, metallo- és szerin-proteázok jelenlétét mutatták ki, melyek segítették az állati eredetű hulladék lebontását (MARTIN et al. 2008).

MOSCA et al. (2007) a talaj nitrogéntartalmának, az évszakok váltakozásának és a fák egészségi állapotának az ektomikorrhizákra gyakorolt hatásait vizsgálták mérsékelt övi erdőkben. Eredményeik szerint a nitrogén mobilizációjához szükséges egyik enzim, a leucin-aminopeptidáz mennyisége a talajban évszakos ingadozást mutatott, tavaszi maximummal, amikor a fáknak a legnagyobb a nitrogénigényük. A talajban jelenlevő kitint, amely az elpusztult gombák és izeltlábúak maradványa és az egyik legjelentősebb szerves nitrogénforrás, több EM-gomba is képes hasznosítani. A kitin lebontásában elsősorban kitináz enzimek játszanak szerepet, utóbbit N- és C-hiány, valamint hőmérsékleti stressz is aktiválhatja (DAHIYA 2010). Ezen enzimek aktivitását fokozza még a növényzet gyérülése, továbbá az eredményeket befolyásolta a vizsgált fák egészségi állapota is. A viszonylag egészséges fák esetében a gyérülés hatására a gombapartner növekvő enzimaktivitást mutatott. Számos EM-gomba télen, vagy amikor a gazdanövény saját szükségletei kielégítése végett megvonja tőle a cukorforrást, szaprotróf életmódra képes átváltani (MOSCA et al. 2007).

Foszforfelvétel ektomikorrhizas növényekben

A szerves foszfor a felszíni talajrétegekben fordul elő nagy koncentrációban. A P két formában lehet jelen: foszfomonoészterek, mint az inozitol-hexafoszfát, vagy foszfodiészterek formájában, utóbbi közé a nukleinsavak és foszfolipidek sorolhatók (DOUGHERTY et al. 2007). Néhány foszfomonoészter rövid életidővel jellemezhető a talajban, mivel szubsztrátjául szolgál az elhalt sejtek lebontása során felszabaduló endogén foszfomonoészterázoknak. Más formák ellenállóbbak a lebontással szemben, ilyenek az inozitol-penta- és hexafoszfátok (2. ábra). Néhány ektomikorrhizas gomba ásványokból (pl. apatit) is képes oldott formában foszfort kinyerni. Ez többek között podzolos talajban figyelhető meg, melyben feltételezések szerint az EM-gombák az ásványi anyagok oldásával járato-
kat vájnak (ROSLING 2009).



2. ábra. A foszfor mozgása a talajból az ektomikorrhizába

A talajban foszfomonoészterek és foszfodiészterek vannak jelen, melyeket felvétel után ortofoszfáttá alakít a gomba. Ebben a formában szállítódik a növénybe is, de a gombában polifoszfátok formájában vezikulumokba és tubuláris ciszternába kerülhet, vagy nukleotidokba és szénhidrátokba is beépülhet.

Az ábra Adobe Illustrator CS5.1 programmal készült SMITH és READ 2008 alapján.

Figure 2. The movement of phosphorus from the soil to the ectomycorrhiza.

In the soil phosphomonoesters and phosphodiesters are present, from which, after uptake by the fungus, orthophosphates are synthesized. After the synthesis a transfer towards the plant occurs, or the phosphate can remain in the fungus, in the form of polyphosphates in vesicles of tubular cisternae or built into nucleotides or carbohydrates. The figure was created by Adobe Illustrator CS5.1 program, based on SMITH and READ 2008.

A tápanyagfelvétel mértéke a gyökérvégeken a legmagasabb. Egyes kutatók azonban ezzel ellentmondó folyamatot figyeltek meg *Fagus* fajok ektomikorrhizáinak foszforfelvételét vizsgálva, miszerint a gyökérvégtől nézve 12 cm-es szakaszon nem tapasztaltak csökkenést a felvétel mértékében. A foszfor felvétele aktív folyamat, mely erős elektrokémiai grádiens ellenében történik (SMITH és READ 2008).

A foszforfelvételt vizsgálva évszakos ingadozás figyelhető meg. A gyökerek megnyúlásos növekedésének befejeztével, késő tavasszal és ősszel tapasztalható a maximális felvétel. A foszfor főleg a gombaköpenyben és a Hartig-háló területén halmozódik fel, ezzel együtt a növényi szövetekben alacsonyabb szintet mutat. *Fagus* fajokban végzett vizsgálatok alapján igazolták, hogy a foszfor ortofoszfát formájában szállítódik a növénybe, valamint a felvételt követően azonnal nukleotidokba és szénhidrátokba épül be (HARLEY és LOUGHMAN 1963). A felvételt követően az ektomikorrhizát képző gombák polifoszfátokat szintetizálnak, amiket vezikulumokban tárolnak, lecsökkentve és egyúttal szinten tartva a citoplazmatikus foszforkoncentrációt (2. ábra) (SMITH és READ 2008).

A polifoszfátszint változik a növekedés különböző fázisaiban: intenzív növekedési

szakaszban alacsony. *P. tinctorius* gombafaj esetében a polifoszfát egyenletesen jelenik meg a vezikulumokban és főleg K^+ stabilizálja, de mellette Ca^{2+} , Mg^{2+} , vagy akár arginin is tölthet be hasonló szerepet. A vezikulumokon kívül polifoszfát a tubuláris ciszternákban is megtalálható, mely kompartmentekben erősen savas környezet uralkodik (2. ábra). Ennek eredményeképpen a polifoszfát jelentős negatív töltésfelesleggel rendelkezik, aminek ellensúlyozására szükségesek a kationok, így a polifoszfát alkalmas a növényben a főlöszleges kationok megkötésére is (SEUFFERHELD és CURZI 2010).

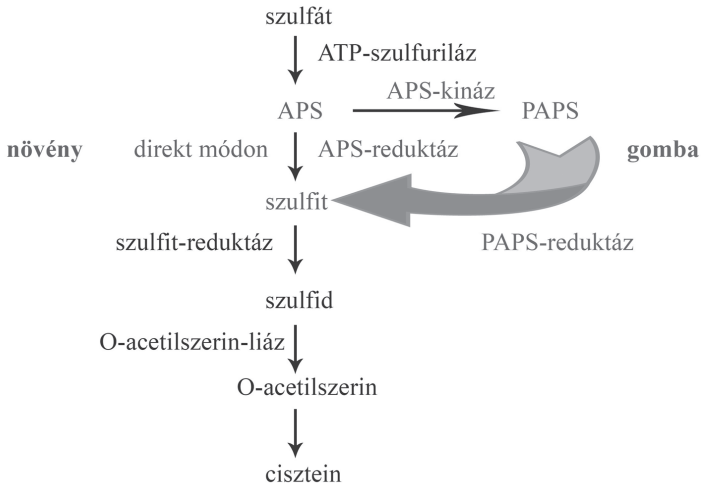
Magas foszforkoncentráció mellett a mikorrhizát nem képző növények jobban növekednek, azonban alacsony foszforkoncentrációnál a mikorrhizát képzők vannak előnyben (SMITH és READ 2008). A mikorrhiza megnöveli a P-felvétel mértékét, mivel alacsonyabb koncentrációnál is tudja azt hasznosítani, szemben a kolonizálatlan növényi gyökérrel (BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2009). Mikorrhizát nem képző növényeknél a foszfor felvétele kezdetben gyors, majd idővel csökken, azonban foszfor ismételt adagolásával a felvétel mértéke újra megemelkedik. Mikorrhizát képző növényeknél lassabban történik a felvétel, viszont hetekig is tarthat, így hosszabb idő elteltével a mikorrhizált növények gyökerét vizsgálva magasabb foszfortartalom mérhető. Foszforhiány esetén az ektomikorrhizát képző gomba vakuóluma foszforraktárként működhet, melyből fokozatosan szabadítja fel a növény számára szükséges foszfort ortofoszfát formájában (SMITH és READ 2008).

A kén és néhány fontos kation (K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}) felvétele

A kén felvétele

A természetben számos organizmus a kénszükségletét kéntartalmú aminosavak felvételével fedezi. Ezzel szemben a növények, a gombák és a legtöbb baktérium szerves kénvegyületeket asszimilál. Ezen organizmusok jelentős része a ként szulfát formájában veszi fel, melyet redukál, majd ciszteinbe vagy homociszteinbe építi be. A redukálás során a szulfátot ATP-szulfurilázzal aktiválják, melynek eredményeképpen adenzin-5'-foszfoszulfát (APS) keletkezik. Az APS növényekben, algákban és néhány baktériumban direkt módon szulfittá redukálódik APS-reduktáz segítségével, vagy tovább foszforilálódik 3'-foszfoadenzin-5'-foszfoszulfáttá (PAPS) APS-kináz segítségével, ami néhány enterobaktériumban, cianobaktériumokban, és gombákban (pl. élesztő) figyelhető meg. A PAPS ezután szulfittá redukálódik a PAPS-reduktáz közreműködésével. A szulfít a szulfít-reduktázzal szulfiddá redukálódik, ami O-acetilszerinbe épül be, hogy végül ciszteint képezzen (3. ábra) (MANSOURI-BAULY et al. 2006).

Kénhiány esetén megnő a szulfátfelvétel mértéke, redukált kéntartalmú vegyületek (glutation, cisztein vagy H_2S) jelenlétekor azonban csökken. Régebben feltételezték, hogy az ektomikorrhizát képző gombák nincsenek hatással a szulfátfelvétel mértékére, azonban a kénhiány során tapasztalható szulfátranszport-csökkenés nem mutatható ki EM-képző növényeknél. MANSOURI-BAULY et al. (2006) igazolták, hogy az ektomikorrhizas szervezetek képesek fokozni a szulfátfelvétel mértékét, mégpedig a gyökérfelület megnövelése révén. A gomba a növénytől „cserébe” redukált kénvegyületeket vesz föl. A növény kénellátása a szulfát megnövekedett mennyisége miatt javul, és a gombát is kompenzálja az energetikailag kedvezőtlen szulfátredukció miatt, aminek során mellelleg toxikus intermedierek is keletkeznek (MANSOURI-BAULY et al. 2006).



3. ábra. Szulfátredukción ektomikorrhizában

A szulfát energiaigényes folyamatok során cisztein formájában hasznosul a gombában. APS-ből két úton is kialakulhat szulfit: direkt módon APS-reduktázzal, vagy közvetve PAPS-on keresztül. APS: adenosin-5'-foszfoszulfát, PAPS: 3'-foszfoadenosin-5'-foszfoszulfát, ATP: adenosin-5'-trifoszfát. Az ábra Adobe Illustrator CS5.1 programmal készült SMITH és READ 2008 alapján.

Figure 3. Sulphate reduction in ectomycorrhizae.

Sulphate is utilized by the fungus in the form of cysteine by the means of energy consuming processes. Sulphite can be made from APS in two ways: directly with APS-reductase, or indirectly through PAPS.

APS: adenosine-5'-phosphosulphate, PAPS: 3'-phosphoadenosine-5'-phosphosulphate, ATP: adenosine-5'-triphosphate. The figure was created by Adobe Illustrator CS5.1 program, based on SMITH and READ 2008.

A K⁺ mobilizációja, felvétele és transzlokációja

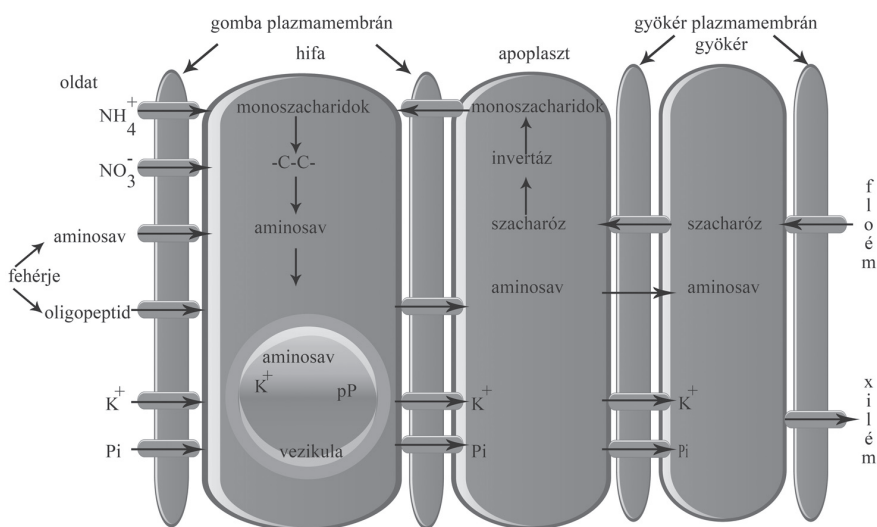
A metabolizmushoz, bioszintézishez, valamint a membrán transzportfolyamataihoz szükséges enzimek megfelelő működéséhez magas intracelluláris K⁺-koncentrációra van szükség, emellett a K⁺ a sejt ozmotikus potenciáljának fenntartásához is elengedhetetlenül fontos. Az ektomikorrhizákat borító köpeny a talajból felvett tápanyagok, közöttük a kálium fontos raktározó szerve. A talajban az alábbi ásványok tartalmaznak a gomba számára hozzáférhető káliumot: flogopit, biotit, valamint szilikátos ásványok, mint a muszkovit. A *Paxillus involutus* képes a flogopitból felszabadítani a káliumot, és vermikulittá alakítani. Káliumhiány esetén a növény kevesebb asszimilátumot juttat a gombába. *Pinus* fajokkal végzett kísérletek során megfigyelték, hogy jelentősen lecsökkent a fenyő kálium-felvétele, ha ektomikorrhiza is jelen volt a gyökéren. A gombaköpeny hidrofobinokat tartalmaz a felszínén, amelyek gátolják az anyagok szabad áramlását, ezáltal átjárhatatlanná teszik az ektomikorrhizás gyökeret. Ezen impermeábilis rétegek lehetővé teszik az irányított anyagmozgást, mely során az extraradikális micéliumból szimplasztikus úton a Hartig-hálóba kerülnek a tápanyagok, majd effluxszal az apoplasztba ürülnek. A Hartig-háló területén történik meg a szimbionták közötti anyagkicserélődés. A maximális határfokhoz elengedhetetlen tehát, hogy az anyagkicserélődés, az anyagok felvétele kizárólagosan kontrollált körülmények között mehessen végbe. Ehhez a kiágazó hifahálózat és a Hartig-háló biztosít teret (MARTIN és NEHLS 2009, VAN SCHÖLL et al. 2006).

A magnézium és a kalcium anyagcseréje

Az erdei talajban a magnézium a káliumhoz hasonlóan egy nem limitáló, könnyen hozzáférhető, mobilis elem. Mégis, az ember általi környezetmódosító folyamatok következtében csökkennek a talajban fellelhető kálium- és magnéziumraktárak. A talajok savanyodása megnehezíti a fák számára, hogy az ősszel a levelekben elhullatott magnéziumot újra visszanyerjék a talajból (YANAI et al. 2005, SMITH és READ 2008).

A kalcium legnagyobb mennyiségben a növényi sejtfalban található meg. A Ca^{2+} intracellulárisan szignalizációs szerepet tölt be, ezért fontos, hogy a citoszólban alacsony koncentrációban legyen jelen. Aggodalmakra adhat ezért okot, hogy a talajsavanyodásnak és a folyamatos talajművelésnek köszönhetően néhány területen már veszélybe kerültek a talaj kalciumraktárai. Különböző nitrogénvegyületek alkalmazása során változik a kalcium felvétele, ami egy érzékeny anion-kation egyensúlynak köszönhető. Ammónium jelenlétében a kalcium- (és magnézium-) felvétel EM-gomba jelenlétében kevésbé szenved kárt, mint mikorrhizát nem képző növényeknél. Ez azzal magyarázható, hogy a nem kolonizált gyökér esetében az egész gyökérre kiterjedő savanyodás lép fel, ami nehezíti a kalcium (és magnézium) felvételét (JENTSCHKE et al. 2001, SMITH és READ 2008).

A talajban található különböző tápanyagok felvételéről a 4. ábra mutat egy átfogó képet:



4. ábra. Különböző nitrogénformák felvétele a talajból és szállítása a gombahifa és a növényi gyökér között
 pP: polifoszfát, -C-C-: karboxiláció, Pi: foszfát. A vízszintes „buborékok” csatornákat jelölnek, a nyíl a szállítás irányát mutatja. A növény a gombán keresztül K -iont, foszfátot és aminosavakat vesz fel, míg fordított irányban szacharózt juttat az apoplasztba, ahol invertáz enzim segítségével a gomba számára felvehető monoszacharidok képződnek.

Az ábra Adobe Illustrator CS5.1 programmal készült SMITH és READ 2008 alapján (347. oldal).

Figure 4. The uptake of different forms of nitrogen from the soil and their transport between the fungus' hyphae and the plants root.

pP: polyphosphate, -C-C-: carboxylation, Pi: phosphate. The horizontal tunnels with the arrows in it stand for channels, the arrows indicate the direction of transport. The plant acquires K ion, phosphate and amino acids via the fungus, while in the opposite direction sucrose is transported to the apoplast, where sucrose is converted into monosaccharides by invertase enzymes.

The figure was created by Adobe Illustrator CS5.1 program, based on SMITH and READ 2008.

A vízhiány hatása, szárazságstressz kialakulása

Régóta ismert, hogy az EM-szimbiózis javítja a növény vízháztartását, valamint pozitívan járul hozzá a gazda szárazsággal szembeni rezisztenciájának növeléséhez is. *Ulmus americana* esetében EM-kolonizáció hatására az akvaporin csatornák magas száma miatt megnő a víztranszport az apoplasztikus térben, valamint a gyökér hidraulikus konduktivitása is (MUHSIN és ZWIAZEK 2002, SMITH és READ 2008). Az EM a jobb tápanyagellátás miatt a növénypartner transzpirációs igényét is csökkenti (MARJANOVIC és NEHLS 2008).

A talaj felső régiója (A1 szint) szerves anyagokban gazdag és intenzív a tápanyag körforgalom is, ennek köszönhetően rendkívül nagyszámú ektomikorrhizas szimbiózis található itt (BUÉE et al. 2007). A nyári melegben a felső talajréteg viszonylag gyorsan kiszárad. Mivel a fáknek magas a vízigényük, gyorsan elszívják a talajban maradt kevés vizet, ezért jelentős vízhiány lép fel. Szárazság esetén az ektomikorrhizák átmenetileg eltűnnek, majd a szárazság végével a mikorrhizagombák újrakolonizálják a területet. Mivel az újabb szimbiózis kialakítása szénigényes folyamat, ezért előnyösebb a fáknek, ha olyan szimbiotáik vannak, amelyek jól viselik az időszakos szárazságot. A *Lactarius subdulcis* a nyír egyik gombapartnere, elágazó, monopodiális ektomikorrhizát képez. A *Cenococcum geophilum* nem gazdaspecifikus gombafaj, kicsi, szurokfekete, szőrös, csak kissé elágazó ektomikorrhizát képez. Mind a két fajnak hidrophil köpenye és hifa-felsőszíne van, de a *C. geophilum*-nak vannak egyéb tulajdonságai is, amik szárazság ellen ellenállóbbá teszik: melanint halmoz fel, valamint vastag, mikrofibrilláris szerkezetű, gélszerű sejtfala van. Vízben a gélszerű hifa megduzzad, és magában tartja a vizet akár napokkal az eső után is. A *C. geophilum* emiatt jobban ellenáll a szárazság és egyéb tényezők (pl. gyérülés hatása) okozta stressznek (BUÉE et al. 2005, DI PIETRO et al. 2007).

A mikorrhizoszféra és szerepe

Az ektomikorrhizák köpenye élőhelyet biztosít számos egysejtű szervezetnek, főleg baktériumoknak, melyek a termőtestekbe is bejuthatnak (Ascomycota és Basidiomycota), így szabályozva akár a gomba életmenetét is (BONFANTE és ANCA 2009, REDDY és SATYANARAYANA 2006). Mivel egyes baktériumok jelenléte előnyös a gombának, ezért ez az együttélés szimbiózisnak is tekinthető. 2009-ig az alábbi baktérium taxonokról derült ki, hogy szimbiotái ektomikorrhizát képző szervezeteknek: Actinobacteria, Bacillales, Bacteroidetes/Chlorobi, *Burkholderia*, Clostridia, Cyanobacteria, Delta-Proteobacteria, Enterobacteria, *Neisseria*, *Pseudomonas*, Rhizobia, *Serratia*, Spirochaetales, *Vibrio*, és *Xanthomonas* (BONFANTE és ANCA 2009, POOLE et al. 2001).

Suillus bovinus mikorrhizáján végzett vizsgálatok során a köpeny felületén, továbbá inter- és intracellulárisan a köpeny és a Hartig-háló területén is találtak baktériumokat. A kötegeket képző fonalakban kevesebb baktérium telepedett meg, ellentétben a finom hifákkal, melyek felületét kiterjedten, egysejtű rétegben lepték be. Egy másik ektomikorrhizát képző gombával, a *Paxillus involutus*-szal összevetve eltérő eredményt kaptak. Mind a két gombafaj jellemző mikorrhizas növénypartnere a *Pinus sylvestris*. A *P. involutus* esetében, szemben a *S. bovinus*-szal, a kiágazó hifahálózat tartalmazta a legtöbb baktériumot (TIMONEN és HUREK 2006, ZHANG et al. 2010).

A baktériumok szerepe még nem tisztázott. Felmerült az elképzelés, miszerint a baktériumok növelik a kis molekulatömegű szerves savak képződésének mértékét, melyek az ektomikorrhizák számára megkönnyítik egyes ásványi anyagok (foszfor, kálium és kalcium) felvételét (HOFFLAND et al. 2004). Normális esetben ez a folyamat kis mértékben járul hozzá a tápanyagfelvételhez, azonban jelentősége manapság egyre nagyobb ütemben növekszik, mivel az antropogén eredetű N-feldúsulás sorra borítja fel a talajban jelenlevő tápanyag-egyensúlyi viszonyokat erdei élőhelyeinken. Egy másik elképzelés szerint egyes ektomikorrhizákhoz kötött, vagy környezetükben élő baktériumok képesek megkötni a nitrogént, ezáltal járulva hozzá az erdők talajának nitrogénegyensúlyához (SMITH és READ 2008).

Az utóbbi évtizedekben derítettek fényt a folyamatra, melyben a baktériumok jelentősen segítik az ektomikorrhiza-képzés folyamatát. Ennek alapján mikorrhiza-segítő baktériumoknak (MHB, *mycorrhiza helper bacterium*) nevezték el e szervezeteket. A pozitív hatás sokféleképpen valósulhat meg:

- Segítik a kolonizációt sejtfalbontó enzimek termelésével, valamint fokozzák a gomba-növény felismerési folyamatot.
- A gomba növekedéséhez szükséges tápanyagok felvételét segítik. Ennek egyik formája a talajban található vegyületek detoxifikációja, ami indirekt módon javítja a tápanyagok felvehetőségét.
- Módosíthatják a talajösszetételt, aminek következtében kelátor ágensek szabadulnak fel, melyek fokozzák a gombaspórák csírázását a talajban (SMITH és READ 2008).
- Gátolják antagonisták és versenytársak megjelenését. Ennek egy példája *Rhizobium* baktériumok 1-aminociklopropán-1-karboxilát-(ACC)-deamináz termelése, ami jelentősen javítja a növény stresszválaszt környezeti faktorokkal szemben, és elősegíti a nodulációt (BONFANTE és ANCA 2009).

BONFANTE és ANCA (2009) cikkükben említést tesznek egy ektomikorrhizát képző gomba, az *Amanita muscaria* (légyölő galóca) és MHB szimbiotája, egy *Streptomyces* faj kapcsolatáról. Az MHB-k génextpressziós változásokat okoznak a mikorrhiza partnerben. A vizsgált *Streptomyces* faj AcH 505 jelű génje fontos szabályozó szerepet tölt be a hifák növekedésében és az ektomikorrhizas szimbiózis kialakításában lucfenyővel. Feltételezésük szerint az MHB szimbiota ezen gén expresszióját befolyásolva segíti elő a hatékonyabb gomba-növény szimbiózis kialakítását. Immunofluoreszcens vizsgálatok alkalmazásával a gombahifa csúcsi részén morfológiai változást is felfedeztek, amennyiben MHB partnerrel is rendelkezett (BONFANTE és ANCA 2009).

Az ektomikorrhizák a tápanyagfelvétel és a gazdanövény számos stresszválaszának javításán felül a patogének támadását is segítenek kivédeni. *Pinus* fajokon végzett kísérletek során két ektomikorrhizát képző gombaszimbiotájáról (*P. tinctorius* és *Thelephora terrestris*) is bebizonyosodott, hogy jelentősen csökkentette egy gyökérpatógén, a *Phytophthora cinnamomi* gazdanövényre gyakorolt virulenciáját. Más fenyőfajoknál a *Laccaria laccata* szorította vissza a patogén *Fusarium oxysporum* terjedését. Az ektomikorrhizák biztosította védelem mögött számos tényező áll: a gombaköpeny fizikailag gátat vet a patogének behatolásának, továbbá fenoltartalmú vegyületeket és antibiotikumot is termelhet (BENDING et al. 2006, SMITH és READ 2008).

Jövőbeni kutatási lehetőségek

A kétoldalú tápanyagforgalom legtöbb lépése ma már kielégítően tisztázott, ezzel együtt a „wood-wide-web”, vagyis az adott ökoszisztéma különböző tagjainak mikorrhizás összeköttetése (WIEMKEN és BOLLER 2002) és az ezen a hálózaton lebonyolított anyagforgalom még számos felfedezésre váró eredményt tartogat. A kapcsolat kialakulásának molekuláris finomságú részletei szintén a közeli jövőben kerülhetnek tisztázásra, akárcsak a stabil működés közben fennálló dinamikus együttműködés elemei, ideértve a támadási és védekezési mechanizmusok kontrollját, összehangolását, a tápanyagok megosztásának finomabb szabályozását és a baktériumokkal, illetve egyéb résztvevőkkel kialakuló többszintű együttműködés genetikai részleteit. Ehhez jelentősen hozzájárul a napjainkban robbanásszerű fejlődésen átmenő genomika, amelyet a szimbioták megismert genomjainak egyre növekvő száma is támogat. Reméljük, mindez az ektomikorrhizás szimbiózis gyakorlati felhasználásának további terjedésében is segítséget jelent.

IRODALOM – REFERENCES

- BAÁTH, E., NILSSON, L. O., GÖRANSSON, H., WALLANDER, H. 2004: Can the extent of degradation of soil fungal mycelium during soil incubation be used to estimate ectomycorrhizal biomass in soil? *Soil Biology and Biochemistry* 36: 2105–2109.
- BAPTISTA, P., TAVARES, R. M., LINO-NETO, T. 2011: Signaling in ectomycorrhizal symbiosis establishment. In: *Diversity and biotechnology of ectomycorrhizae* (Eds.: RAI, M., VARMA, A.). Springer, Berlin, pp. 157–175.
- BENDING, G. D., ASPRAY, T. J., WHIPPS, J. M. 2006: Significance of microbial interactions in the mycorrhizosphere. *Advances in Applied Microbiology* 60: 91–132.
- BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BRAUCKMANN, H.-J., BRÖLL G., SCHREIBER, K.-F., POSCHLOD P. 2009: Mycorrhizal infection indicates the suitability of different management treatments for nature conservation in calcareous grassland. *Botanica Helvetica* 119: 87–94.
- BONFANTE, P., ANCA, I.-A. 2009: Plants, mycorrhizal fungi and bacteria: a network of interactions. *Annual Review of Microbiology* 63: 363–383.
- BRUNDRETT, M. C. 2009: Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* 320: 37–77.
- BUÉE, M., VARIELLES, D., GARBAYE, J. 2005: Year-round monitoring of diversity and potential metabolic activity of the ectomycorrhizal community in a beech (*Fagus sylvatica*) forest subjected to two thinning regimes. *Mycorrhiza* 15: 235–245.
- BUÉE, M., COURTY, P. E., 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.
- CHALOT, M., BLAUDEZ, D., BRUN, A. 2006: Ammonia: a candidate for nitrogen transfer at the mycorrhizal interface. *Trends in Plant Science* 11: 263–266.
- DAHIYA, N. 2010: Chitin metabolism in fungi. In: *Progress in Mycology* (Eds.: RAI, M., KÖVICS, G.). Springer, Berlin, pp. 409–423.
- DI PIETRO, M., CHURIN, J.-L., GARBAYE, J. 2007: Differential ability of ectomycorrhizas to survive drying. *Mycorrhiza* 17: 547–550.
- DOUGHERTY, W. J., SMERNIK, R. J., BÜNEMANN, E. K., CHITTLEBOROUGH, D. J. 2007: On the use of hydrofluoric acid pretreatment of soils for phosphorus-31 nuclear magnetic resonance analyses. *Soil Science Society of America Journal* 71: 1111–1118.
- DUPLESSIS, S., COURTY, P.-E., TAGU, D., MARTIN, F. 2005: Transcript patterns associated with ectomycorrhiza development in *Eucalyptus globulus* and *Pisolithus microcarpus*. *New Phytologist* 165: 599–611.
- GAY, G., SOTTA, B., TRANVAN, H., GEA, L., VIAN, B. 1995: Fungal auxin is involved in ectomycorrhiza formation: genetical, biochemical and ultrastructural studies with IAA-overproducer mutants of *Hebeloma cylindrosporum*. In: *Eurosilva contribution to forest tree physiology* (Eds.: SANDERMANN, H., BONNET-MASIMBERT, M.). INRA Editions, Paris, pp. 215–231.

- GILES, E. O., SILKE, R. 2011: The broad spectrum of plant associations with other organisms. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 347–350.
- HARLEY, J. L., LOUGHMAN, B. C. 1963: The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. IX. The nature of the phosphate compounds passing into the host. *New Phytologist* 62: 350–359.
- HERRMANN, S., BUSCOT, F. 2007: Cross talks at the morphogenetic, physiological and gene regulation levels between the mycobiont *Piloderma croceum* and oak microcuttings (*Quercus robur*) during formation of ectomycorrhizas. *Phytochemistry* 68: 52–67.
- HILBERT, J.-L., COSTA, G., MARTIN, F. 1991: Ectomycorrhizin synthesis and polypeptide changes during the early stage of eucalypt mycorrhiza development. *Plant Physiology* 97: 977–984.
- HILBERT, J. L., MARTIN, F. 1988: Regulation of gene expression in ectomycorrhizas. I. Protein changes and the presence of ectomycorrhiza-specific polypeptides in the *Pisolithus-Eucalyptus* symbiosis. *New Phytologist* 110: 339–346.
- HOFFLAND, E., KUYPER, T. W., WALLANDER, H., PLASSARD, C., GORBUSHINA, A. A., HASELWANDTER, K., HOLMSTRÖM, S., LANDEWEERT, R., LUNDSTRÖM, U. S., ROSLING, A., SEN, R., SMITS, M. M., VAN HEES, P. A. W., VAN BREEMEN, N. 2004: The role of fungi in weathering. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 258–264.
- JENTSCHKE, G., BRANDES, B., KUHN, A. J., SCHRÖDER, W. H., GODBOLD, D. L. 2001: Interdependence of phosphorus, nitrogen, potassium and magnesium translocation by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *New Phytologist* 149: 327–337.
- JOHANSSON, E. M., FRANSSON, P. M. A., FINLAY, R. D., VAN HEES, P. A. W. 2009: Quantitative analysis of soluble exudates produced by ectomycorrhizal roots as a response to ambient and elevated CO₂. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 1111–1116.
- LAGRANGE, H., JAY-ALLEMAND, C., LAPEYRIE, F. 2001: Rutin, the phenolglycoside from Eucalyptus root exudates, stimulates *Pisolithus* hyphal growth at picomolar concentrations. *New Phytologist* 149: 349–355.
- LANGER, I., KRPA, D., PEINTNER, U., WENZEL, W. W., SCHWEIGER, P. 2008: Media formulation influences in vitro ectomycorrhizal synthesis on the European aspen *Populus tremula* L. *Mycorrhiza* 18: 297–307.
- LAURANS, F., PEPIN, R., GAY, G. 2001: Fungal auxin overproduction affects the anatomy of *Hebeloma cylindrosporum* - *Pinus pinaster* ectomycorrhizas. *Tree Physiology* 21: 533–540.
- LE PAGE, B. A., CURRAH, R. S., STOCKEY, R. A., ROTHWELL, G. W. 1997: Fossil ectomycorrhizae from the middle eocene. *American Journal of Botany* 84: 410–412.
- LÓPEZ, M. F., DIETZ, S., GRUNZE, N., BLOSCHIES, J., WEISS, M., NEHLS, U. 2008: The sugar porter gene family of *Laccaria bicolor*: function in ectomycorrhizal symbiosis and soil-growing hyphae. *New Phytologist* 180: 365–378.
- MANSOURI-BAULY, H., KRUSE, J., SYKOROVÁ, Z., SCHEERER, U., KOPRIVA, S. 2006: Sulfur uptake in the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N. *Mycorrhiza* 16: 421–427.
- MARIJANOVIC, Z., NEHLS, U. 2008: Ectomycorrhiza and water transport. In: *Mycorrhiza* (Ed.: VARMA A.). Springer, Berlin, pp. 149–160.
- MARTIN, F., KOHLER, A., DUPLESSIS, S. 2007: Living in harmony in the wood underground: ectomycorrhizal genomics. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 204–210.
- MARTIN, F., AERTS, A., AHRÉN, D., BRUN, A., DANCHIN, E. G. J., DUCHAUSSOY, F., GIBON, J., KOHLER, A., LINDQUIST, E., PEREDA, V., SALAMOV, A., SHAPIRO, H. J., WUYTS, J., BALUDEZ, D., BUÉE, M., BROKSTEIN, P., CANBACK, B., COHEN, D., COURTY, P. E., COUTINHO, P. M., DELARUELLE, C., DETTER, J. C., DEVEAU, A., DIFAZIO, S., DUPLESSIS, S., FRAISSINET-TACHET, L., LUCIC, E., FREY-KLETT, P., FOURREY, C., FEUSSNER, I., GAY, G., GRIMWOOD, J., HOEGGER, P. J., JAIN, P., KILARU, S., LABBÉ, J., LIN, Y. C., LEGUÉ, V., LE TACON, F., MARMEISSE, R., MELAYAH, D., MONTANINI, B., MURATETMM, M., NEHLSMM, U., NICULITA-HIRZEL, H., OUDOT-LE SECO, M. P., PETER, M., QUESNEVILLEMM, H., RAJASHEKARMM, B., REICHMM, M., ROUHERMM, N., SCHMUTZMM, J., YINMM, T., CHALOTMM, M., HENRISSATMM, B., KÜESMM, U., LUCASMM, S., VAN DER PEERMM, Y., PODILAMM, G. K., POLLEM, A., PUKKILAM, P. J., RICHARDSONM, P. M., ROUZÉM, P., SANDERSMM, I. R., STAJICHMM, J. E., TUNLIDM, A., TUSKAN, G., GRIGORIEVM, I. V. 2008: The genome of *Laccaria bicolor* provides insights into mycorrhizal symbiosis. *Nature* 452: 88–92.
- MARTIN, F., KOHLER, A., MURAT, C., BALESTRINI, R., COUTINHO, P. M., JAILLON, O., MONTANINI, B., MORIN, E., NOEL, B., PERCUDANI, R., PORCEL, B., RUBINI, A., AMICUCCI, A., AMSELEM, J., ANTHOUARD, V., ARCIONI, S., ARTIGUENAVE, F., AURY, J.-M., BALLARIO, P., BOLCHI, A., BRENNIA, A., BRUN, A., BUÉE, M., CANTAREL, B., CHEVALIER, G., COULOUX, A., DA SILVA, C., DENOEU, F., DUPLESSIS, S., GHIGNONE, S., HILSELBERGER, B., IOTTI, M., MARÇAIS, B., MELLO, A., MIRANDA, M., PACIONI, G., QUESNEVILLE, H., RICCIANI, C., RUOTOLO, R., SPLIVALLO, R., STOCCHI, V., TISSERANT, E., VISCOMI, A. R., ZAMBONELLI, A., ZAMPIERI, E., HENRISSAT, B., LEBRUN, M.-H., PAOLOCCI, F., BONFANTE, P., OTTONELLO, S., WINCKER, P. 2010: Périgord black truffle genome uncovers evolutionary origins and mechanisms of symbiosis. *Nature* 464:1033–1038.

- MARTIN, F., NEHLS, U. 2009: Harnessing ectomycorrhizal genomics for ecological insights. *Current Opinion in Plant Biology* 12: 508–515.
- MOLINA, R., TRAPPE, J. M. 1984: Mycorrhiza management in bareroot nurseries. In: *Forest nursery manual: production of bareroot seedlings* (Eds: DURYE, M. L., LANDIS, T. D.). Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publishers, The Hague/Boston/Lancaster, pp. 211–223.
- MONCALVO, J.-M., LUTZONI, F. M., REHNER, S. A., JOHNSON, J., VILGALYS, R. 2000: Phylogenetic relationships of agaric fungi based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequence. *Systematic Biology* 49: 278–305.
- MOSCA, E., MONTECCHIO, L., SCATTOLIN, L., GARBAYE, J. 2007: Enzymatic activities of three ectomycorrhizal types of *Quercus robur* L. in relation to tree decline and thinning. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 2897–2904.
- MUHSIN, T. M., ZWIAZEK, J. J. 2002: Ectomycorrhizas increase apoplastic water transport and root hydraulic conductivity in *Ulmus americana* seedlings. *New Phytologist* 153: 153–158.
- NEHLS, U., GRUNZE, N., WILLMANN, M., REICH, M., KÜSTER, H. 2007: Sugar for my honey: Carbohydrate partitioning in ectomycorrhizal symbiosis. *Phytochemistry* 68: 82–91.
- POOLE, J. E., BENDING, G. D., WHIPPS, J. M., READ, J. D. 2001: Bacteria associated with *Pinus sylvestris* - *Lactarius rufus* ectomycorrhizas and their effects on mycorrhiza formation *in vitro*. *New Phytologist* 151: 743–751.
- REDDY, M. S., SATYANARAYANA, T. 2006: Interactions between ectomycorrhizal fungi and rhizospheric microbes. In: *Microbial activity in the rhizosphere* (Eds.: MUKERJI, K. G., MANOHARACHARY, C., SINGH, J.). Springer, Berlin, pp. 245–264.
- ROSLING, A. 2009: Trees, mycorrhiza and minerals – field relevance of *in vitro* experiments. *Geomicrobiology Journal* 26: 389–401.
- SELOSSE, M.-A., RICHARD, F., HE, X., SIMARD, S. W. 2006: Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 621–628.
- SEUFFERHELD, M. J., CURZI, M. J. 2010: Recent discoveries on the roles of polyphosphates in plants. *Plant Molecular Biology Reporter* 28: 549–559.
- SMITH, S. E., READ, D. 2008: *Mycorrhizal symbiosis* Third Edition, Academic Press, London, 815 pp.
- TAGU, D., LAPEYRIE, D., MARTIN, F. 2002: The ectomycorrhizal symbiosis: genetics and development. *Plant and Soil* 244: 97–105.
- TALBOT, J. M., TRESSEDER, K. K. 2010: Controls over mycorrhizal uptake of organic nitrogen. *Pedobiologia* 53: 169–179.
- TEDERSOO, L., MAY, T. W., SMITH, M. E. 2010: Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20: 217–263.
- TIMONEN, S., HUREK, T. 2006: Characterization of culturable bacterial populations associating with *Pinus sylvestris* – *Suillus bovinus* mycorrhizospheres. *Canadian Journal of Microbiology* 52: 769–778.
- TRANVAN, H., HABRICOT, Y., JEANNETTE, E., GAY, G., SOTTA, B. 2000: Dynamics of symbiotic establishment between an IAA-overproducing mutant of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* and *Pinus pinaster*. *Tree Physiology* 20: 123–129.
- VAN SCHÖLL, L., SMITS, M. M., HOFFLAND, E. 2006: Ectomycorrhizal weathering of the soil minerals muscovite and hornblende. *New Phytologist* 171: 805–814.
- WEIHONG, L., FUSUO, Z., KEZHI, B. 2000: Responses of plant rhizosphere to atmospheric CO₂ enrichment. *Chinese Science Bulletin* 45: 97–101.
- WIEMKEN, V., BOLLER, T. 2002: Ectomycorrhiza: gene expression, metabolism and the wood-wide web. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 1–7.
- YANAI, R. D., BLUM, J. D., HAMBURG, S. P., ARTHUR, M. A., NEZAT, C. A., SICCAMI, T. G. 2005: New insights into calcium depletion in northeastern forests. *Journal of Forestry* 103: 14–20.
- ZHANG, H.-H., TANG, M., CHEN, H., ZHENG, C.-L. 2010: Effects of inoculation with ectomycorrhizal fungi on microbial biomass and bacterial functional diversity in the rhizosphere of *Pinus tabulaeformis* seedlings. *European Journal of Soil Biology* 46: 55–61.

E. Ludmerszki and Sz. Rudnóy

Eötvös Loránd University, Institute of Biology,
Department of Plant Physiology and Molecular Plant Biology,
H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C
e-mail: ludmerszki.edit@gmail.com, koma@ludens.elte.hu

Accepted: 13 December 2011

Keywords: ectomycorrhiza, Hartig-net, hydrophobins, mycorrhizosphere, symbiosis, transport

In boreal and temperate climate, deciduous and coniferous forests occupy vast areas. Their microbiological communities may seem to have negligible importance, however their ecophysiological role is an important issue that should be taken into consideration. The majority of forest trees live in symbiosis with ectomycorrhizal fungi, the hyphal network of which can penetrate and utilize soil regions that are inaccessible for the plant. The advances of the connection provide better water and nutrient access for the plant and defence against biotic and abiotic stressors, while the fungi enjoy the benefit of acquiring photoassimilates. In the recent work we aimed to present the most up to date knowledge about the establishment of the symbiotic connection, to review the nutrient pathways between the partners and also to highlight the importance of the mycorrhizosphere.

