

KITAIBELIA	XVI. évf. 1–2. szám	pp.: 57–66.	Debrecen 2011
------------	---------------------	-------------	---------------

Az orchidea-típusú mikorrhiza – áttekintés a *Magyarország Orchideáinak Atlasza* című kötethez^{*}

ILLYÉS Zoltán

8900 Zalaegerszeg, Várberki u. 13., illyes.zoltan1@gmail.com

A görög eredetű – és magyarul gombagyökeret jelentő – mikorrhiza szóösszetételt Abel Frank alkotta meg, németországi erdőkben folytatott vizsgálatai során (FRANK 1885). Két élőlénycsoport, a gombák és a növények között kialakult kapcsolatok közül elsősorban a mindkét fél számára előnyös kapcsolat (mutualizmus) során létrejövő struktúrák elnevezését értjük alatta, melyeknek elsődleges célja a tápanyagátadás. A két szervezet szoros együttélése (szimbiózis) többféle megjelenési formában ismert.

Hogyha a gomba talajt behálózó fonalai (hifák) elérve a növény gyökerét behatolnak nemcsak a szövetek közé, hanem a gyökeret alkotó növényi sejtek sejtfallal határolt belsejébe is, akkor endomikorrhiza alakul ki (endo előtag jelentése: belül, bent). Viszont, hogyha a gombafonalak csak a növény szöveteit alkotó sejtek közötti járatokban és a növények gyökér felszínén kapcsolódnak a partner növény egyedeihez, de nem hatolnak be a sejtfallal által körülvett sejtekbe, akkor ektomikorrhizáról beszélünk (ekto előtag jelentése: kívül, kint). Ezek kombinációja pedig az ektendo-mikorrhiza-típust hozza létre.

A gomba növény kapcsolat legalább 400 millió évre nyúlik vissza az eddig talált legkorábbi mikorrhiza kövületek tanúsága szerint, és jelentős evolúciós szerepe lehetett a növények szárazföldre való lépésében (LEWIS 1987, HECKMAN és mtsai 2001). A gombák nagy hatékonysággal tárják fel a talaj ásványi anyag tartalmát és a vizet, aminek egy jelentős részét átadhatják növénypartnereiknek, segítve azok fejlődését a szárazföldön. Ebből a szoros együttélésekből (szimbiózis) a gombapartner is profitál, ugyanis a növény a napfény segítségével a légköri széndioxidból cukrokat állít elő, és ennek egy részét „ellenszolgáltatásként” gombapartnerének adja. A legősibb mikorrhiza-típus az arbuskuláris mikorrhiza (röviden AM, vagy VAM = vezikuláris-arbuskuláris mikorrhiza), ami egy endomikorrhiza fajta, és egy ősi gombacsoport (Glomeromycota) és számos főleg lágyszárú növényfaj között kialakult általánosan elterjedt kapcsolat. A fás szárú növényeknél gyakoribb az ektomikorrhiza (ECM), mely az AM mikorrhizában résztvevő gombáktól eltérő taxonokat, és a résztvevő gombafajok szempontjából igen széles spektrumot mutató mikorrhiza-típus.

Az orchideák kialakulásának idején már a két korábban említett mikorrhiza-típus (AM és ECM) már jól működő rendszerként működött a növényvilágban. Az orchidea-típusú mikorrhiza viszont főleg lebontást végző, bazídiumos gombák csoportjaiból származó gombák és kizárólag orchideák között létrejött endomikorrhiza kapcsolat. Egyes elképzelések szerint ez az addigiaktól eltérő kapcsolat az orchideák fán lakó életformájával magyarázható. A trópusi fák ágain összegyűlő növényi avart ugyanis a bazídiumos gombák egyes csoportjai tudták hatékonyan bontani, így a talajban már létező gomba-növény kapcsolatoktól távol a fák ágain jött létre az új típusú mikorrhiza-kapcsolat, az orchidea-típusú mikorrhiza. Majd másodlagosan a talajra visszatérve a mai talajlakó orchideák megtartották a fák ágain kialakult kapcsolatrendszerüket. Ez az elmélet az orchideák elsődlegesen fán lakó (epifita) kialakulását feltételezi, amit egyelőre cáfolni látszik a legősibb teljes orchideát őrző kövület, amiben egy talajlakó (terresztris) orchidea ismerhető fel, valamint az a tény is, hogy a ma élő legősibb bélyegeket őrző orchidea csoport (*Apostasioideae*) talajlakó fajokból áll és tipikus orchidea-típusú mikorrhiza jelenlétét mutatták ki csírázó egyedeikből (KRISTIANSEN és mtsai 2001). Az orchidea-gomba kapcsolat talajszerinti történő kialakulásának elméletét erősíti az a felfedezés is, hogy egyre több olyan orchidea szimbiota gomba azonosítása történik meg, melyek fák ektomikorrhiza partnerei is egyben.

A gomba jelenléte az orchideák fejlődése során

Az orchideák magja igen apró (0,3–14 µg tömegű), porszerű. Az új egyedek létrehozó embrió fejletlen (differenciálatlan), és nincs körülötte a kezdeti fejlődéséhez szükséges tartalék tápanyag (BURGEFF 1936). A legtöbb faj esetében már a növényvilágban általánosan elterjedt kettős megtermékenyítés második fázisa sem

^{*} A szemle a *Magyarország Orchideáinak Atlasza* (Kossuth Kiadó, Budapest 2011) című kötet egy fejezetének szerkesztett, szövegváltozatát tartalmazza, nevezéktana e könyvét követi.

történik meg, amikor a pollennel érkező két hímvarsejt közül a második a petesejt melletti ún. központi sejttel kellene, hogy egyesüljön, így kialakítva a táplálósövetet (endospermium). Mivel ekkor még a kis növény nem képes a fotoszintézisre és sziklevél formájában tápanyag sem áll a rendelkezésére, így nem tud fejlődésnek indulni külső segítség nélkül. A talajba kerülő mag vízfelvétele után az embrió csak néhány osztódáson tud átesni, kialakítva ezzel egy kezdetleges és differenciálatlan csíranövényt az úgynevezett protokormot. Ez a gömbszerű képlet sok esetben alig nagyobb a magnál, és kis nyúlványokat (rhizoidokat) növeszt környezetébe, majd a növekedése leáll. Fejlődése csak abban az esetben folytatódik, ha a megfelelő gomba rátalál. Arról még megoszlik a kutatók véleménye, hogy okoz-e különbséget a gomba behatolásának helye a kapcsolat további alakulásában. Különbség lehet ugyanis a kis szőröszerű nyúlványon (rhizoid), illetve a csíranövény felszínét borító egyéb sejteken keresztül történő behatolás helye és a bekövetkező szimbionta együttműködés vagy a növény elhalását eredményező parazita kapcsolat kialakulása között. Egyes esetekben a rhizoidokon keresztül történő gombakolonizáció nagyobb eséllyel vezet szimbiózisra, míg vannak orchidea fajok, ahol az embrió alsó részének kidudorodásán (szuszpenzor) keresztül történik a sikeres kolonizáció (WILLIAMSON – HADLEY 1970, PETERSON – CURRAH 1990). A legtöbb növénynél a szuszpenzor az embrió azon része, ami az öt körbevevő tápláló szövetbe türemkedik, és onnan továbbítja a tápanyagot a fejlődő hajtás felé. Ez a képlet bizonyos orchidea fajokban még megvan, de tápláló szövet híján csak a mag levegővel kitöltött üregébe türemkedik, de érdekes módon a gombával való kolonizáltság révén újra az embrió táplálásának funkciójában játszhat szerepet.

Az orchidea csíranövény szövetei közé behatoló gomba behatol a sejt belsejébe maga előtt tolja a növényi sejt plazmamembránját. A külső sejtfalon belülré került hifa többszörösen elágazik és feltekeredik, létrehozva az orchidea-típusú mikorrhiza jellegzetes képletét a peloton. A gomba nem nyomást gyakorolva töri át a sejtfalat, hanem lokálisan lebontja (hidrolizálja) a sejtfal anyagát, és kissé elvékonyodva halad át rajta (PETERSON – CURRAH 1990). A külső sejtfalon belüli peloton nagy felületet biztosít a tápanyagok átadására. Ahogyan a gomba sejtről sejtre terjed a csíranövény alsó (bazális) régiójának nagy részét kolonizálhatja. Egy sejten belül nem marad meg sokáig a gomba. Részletes vizsgálatok alapján a peloton életideje átlagosan egy nap (HADLEY – WILLIAMSON 1971). Miután a gomba hifái ellaposodnak az egész gombolyag egyre kisebb csomóvá zsugorodik és a növényi sejt sejtfalanyagokkal (kallóz, pektin, cellulóz) veszi körül (PETERSON – CURRAH 1990). Az egész folyamat alatt és után is élő és aktív növényi sejt később újra kolonizálható a gomba által a szomszédos sejtek felől (BURGEFF 1936). Ebből is kitűnik, hogy a gomba kolonizációja az orchidea gyökerekben egy térben és időben dinamikus folyamat.

A gomba által szállított tápanyagok segítségével a csíranövény igen gyors növekedéssel, fajtól függő idő alatt, zöld hajtást növeszt fotoszintetizáló levelekkel. A fotoszintézis megindulása után alapvető változás következik be az orchidea anyagcseréjében. Saját maga is élő tudja állítani az eddig gomba által szállított tápanyagokat, főleg cukrokat. Így a kifejlett, fotoszintetizáló egyedek már fakultatív kapcsolatba lépnek az eddig nélkülözhetetlen (obligát kapcsolat) függőségéből. Bizonyos orchidea fajok azonban egész életükben megtartják gombapartnerüktől függő életvitelüket, ugyanis több orchidea faj elindult a fotoszintézis vesztes útján. Egyes fajok még zöldek, levelük is van, de a levelek már olyan kicsik, hogy abból fotoszintézissel önmagában nem tudnák fedezni a növekedésükhöz szükséges szénhidrát mennyiséget (például *Epipactis microphylla*). Más fajok már zöld színüket is elvesztették, min a *Limodorum abortivum*, bár a fotoszintézisük még működik, ha nem is tökéletesen. A *Neottia nidus-avis* pedig már egyáltalán nem fotoszintetizál, és minimális zöld színanyagot tartalmaz (PARÁDI és mtsai 2000), amit nem is érzékelünk, ugyanis elfedik az egyéb színanyagok (például karotinoidok), ezért látjuk barnás-sárgásnak.

A legtöbb fotoszintetizáló faj kifejlett példányából is kimutatták már szimbionta gomba jelenlétét, ami arra utal, hogy orchideák függése partner gombáiktól nem szűnik meg végleg a csírázást követően.

A fán lakó (epifita) orchidea fajok kifejlett korukban kevésbé függenek gombapartnerüktől, mint a mérsékelt égövi és trópusi talajlakó rokonaik (RUINEN 1953, RICHARDSON és mtsai 1993). A mérsékelt égövön bekövetkező téli, nyugalmi periódus alatt az orchideák többsége elveszti gyökérzete nagy részét és tápanyagraktáraikba, gumóikba húzódnak vissza. Mivel a talajlakó orchideák többségére jellemző gumó részben vagy teljesen gombamentes, így ez azt is jelenti, hogy évről évre megszakadhat ezen orchidea fajok és szimbionta gombáik közötti kapcsolat (SMITH – READ 2008).

A talajlakó orchideák között a gumós fajok mellett a másik nagy csoport a gyöktörzset növesztők. A két nagy csoport több tulajdonságában eltér. Az élőhelyek tekintetében a gumósok inkább a gyepkehez, a gyöktörzses fajok inkább az erdei élőhelyekhez kötődnek. Mikorrhizáltságuk évszakos ritmusában is eltérés mutatkozik a két eltérő tápanyag raktározó szervvel rendelkező csoport között. A gumós *Dactylorhiza majalis* és a rizómás *Cephalanthera longifolia* vizsgálatok a gumós faj magasabb átlagos mikorrhizáltsági szintet mutatott, ugyanakkor nagy szezonálisitást is, vagyis a virágzási periódusban magas, a nyugalmi

periódus közeledtével viszont igen alacsony mikorrhiza jelenlét volt kimutatható a gyökereiből. Ezzel szemben a gyöktörzses madársisak gyökereiben elsősorban megfigyelhető alacsony szintű gombakolonizáltság volt kimutatható, ez viszont állandó szinten a virágzási periódustól függetlenül (LÁTR és mtsai 2008).

A gyökérben létrejövő mikorrhiza-kapcsolat folyamán a gomba hifái a gyökér kortex-nek (kéregnek) nevezett külső részében hozzák létre a pelotonokat, melyek ugyanolyan képletek, mint a csíranövények sejtjeiben. A gyökér belső, víz és tápanyagok szállítására szolgáló központi hengerébe nem tud behatolni a gomba. A növény gyökérsejtjeiben egyszerre több gombafaj is jelen lehet, sőt akár egyetlen sejtben is létrehozhat pelotont több gombafaj (WARCUP 1971).

Mutualista szimbiózis vagy parazitizmus?

A mutualista szimbiózisban részt vevő szervezetek kölcsönös előnyben részesülnek a köztük kialakult kapcsolat által, míg a parazita kapcsolatban csak az egyik fél részesül előnyökben, a másik fél legyengül, vagy akár el is pusztulhat. Bár a mikorrhiza, vagyis gombagyökér kifejezés általában csak a gomba és növényi gyökér morfológiai kapcsolatára utal, de funkcióját tekintve tápanyag transzporton alapuló mutualista szimbiózis speciális megjelenési formájának tekintjük. A mutualista szimbiózis és a parazitizmus között nagyon tűnik a különbség, de az orchidea-típusú mikorrhiza esetében mégsem olyan egyértelmű a két kapcsolattípus határa. Az orchideák gyökeréből kezdetben azonosított gombacsoportok szinte kizárólag a mezőgazdaságban már jól ismert növénypatogén *Rhizoctonia* gombák rokonsági köréből kerültek ki, melyek többek között paprika palántadőlést, burgonya csíra- és hajtásrothadást, valamint burgonyahimlőt okoznak. A kezdeti orchidea mikorrhiza-gomba izolálási módszerek nagy teret engedtek a nem mikorrhizaként gyökérben jelenlevő gombák kimutatásának, és így később több patogén törzsről kiderült, hogy bár jelen lehet orchidea gyökerében, de nem egyértelműen mikorrhiza partnerként (RASSMUSSEN 1995). Azonban egyes esetekben a patogén gombatorzsek mégis képezhetnek orchidea mikorrhizát (CARLING és mtsai 1999, PERKINS – MCGEE 1995). A parazita hajlam a gomba részéről már a csíranövénnyel kialakuló kapcsolatban is jelentkezhet. A fejlődésében leállt kezdetleges csíranövény talajban kialakuló gombakapcsolata sok esetben nem a továbbfejlődés irányába alakul, hanem a gomba kolonizációjával és a csíranövény elhalásával véget is ér. Mesterséges körülmények között megfigyelték, hogy bizonyos táptalaj komponensek felerősíthetik egyes gombatorzsek patogén hajlamát. A könnyen feldolgozható egyszerű cukrok szénforrásként való használatakor a potenciálisan szimbiontának számító gombatorzsz parazitálhatja az orchidea csíranövényt, míg a komplex formában táptalajba juttatott cukor például cellulóz mikorrhiza kapcsolatot eredményezhet (SMITH 1966, HADLEY 1969). Az egyes gombatorzsek másként reagálnak a cukor forrás összetételére. Jó példa erre az a kísérlet, melyben természetes élőhelyén csíráztatott *Liparis loeselii* egyedeket laboratóriumi körülmények közé helyeztünk. Az élőhelyen az egyes csíranövényeket két különböző gomba kolonizálta. A mesterséges táptalaj burgonyakeményítőt és egyszerű cukrot, glükózt is tartalmazott. A csíranövények az egyik gombatorzssal stabil szimbionta kapcsolatot alakítottak ki, míg a másik gombatorzsz, a növények kezdeti gyors növekedését követően, elpusztította azokat. Az orchideák, a gombák szöveteikben történő túlzott elszaporodásának megakadályozására, toxikus anyagokat, úgynevezett fitoalexinokat termelnek (pl. *orchinol*, *hircinol*, *loroglossol*) (STOESSL – ARDITTI, 1984). Ezek az anyagok legnagyobb mennyiségben az orchideák gumóiban találhatók, így ezek védve vannak a gombák eluralkodásától. Ez az oka annak, hogy az orchidea-típusú mikorrhiza valóban szinte kizárólag a növény gyökereiben alakul ki, és az ugyancsak talajban lévő gumóban szinte soha. Az orchinolt az *Anacamptis morio* protokormjaiból is kimutatták, így lehetséges, hogy a növény-gomba kapcsolat kezdeti fázisaiban is szerepet játszik (BEYRLÉ és mtsai 1995).

A gomba parazita-hajlamának bemutatása után érdekes lehet, hogy egyes kutatók éppen az orchideákat tartják gombapartnereik parazitáinak! Sokáig ugyanis a két szervezet közti tápanyag átadását vizsgáló kísérletekben csak a gombából a növény felé történő anyagátadást tudták kimutatni (ALEXANDER – HADLEY 1985, HADLEY – PURVES 1974). Sőt a növény gomba általi tápanyagokhoz jutását úgy gondolták, hogy a növényi sejtekbe benövő gombát a növény megemészti. Ma már tudjuk, hogy a növényi sejtben található élő gombahifák szolgáltatják a tápanyagokat. Feltételezhetően pont ennek hatékonyságát növeli meg a gomba feltekeredése és elágazódása, mely révén kialakul a nagy felületű peloton. A peloton elhalásakor pedig úgy tűnik, hogy inkább a gomba élő szakaszai hasznosítják saját elhaló részeit, vagyis a gomba-növény kapcsolat aktív anyagátadás a két partner között, szemben a korábbi elhaló gombahifa elmélettel. A tápanyagtranszport egyirányúsága is megdőlt, ugyanis néhány esetben már sikerült kismértékű tápanyag mozgást kimutatni a növénytől a gomba felé is, de nagyságrendileg még mindig a gomba növénytáplálása a hangsúlyosabb (CAMERON és mtsai 2006). Az orchideák parazita jellege a nem fotoszintetizáló fajoknál vetődött fel elsőként, így például a *Neottia nidus-avis* esetében, ahol a fotoszintézis hiánya egyértelműen maga után vonja a külső szénforrás használatát. Ezeket az orchideákat korábban helytelenül szaprotróf,

valószínűleg lebontó szervezeteknek tartották, de ma már tudjuk, hogy a gombáktól kapják a tápanyagaikat, így megfelelő elnevezésük a mikoheterotróf orchideák. Az említett orchideákkal kapcsolatban álló gombákról sorban derül ki, hogy maguk sem szaprotrófok, hanem fák ekto-mikorrhizái. Így ezek az orchideák igazából a fától szerzik tápanyagaikat, a gomba „csak” a szállítást végzi a két növény között (LEAKE 1994).

A gombából növénybe szállított tápanyagokat izotópos kísérlettel tudták azonosítani (SMITH 1967). A gombáknak szénforrásul ¹⁴C-es izotóppal jelölt cukrokat adtak, majd csíranövényekkel való kapcsolatra bírták őket. Egy idő után már a csíranövényekben is kimutatható volt az izotóp jelenléte, bizonyítva a szén átjutását a növény szöveteibe. Persze a gombával átszőtt növényi szövetek esetében az izotóp pontos helye nehezen lenne megállapítható, így külön-külön vizsgálták az egyes cukorformákat. Vannak ugyanis csak gombákra és csak növényekre jellemző cukrok. Amikor a szacharózban, mint csak a növényekre jellemző diszaharidban megjelent az izotóp, akkor vált bizonyítottá a tápanyag átadása. A gombából növénybe kerülő cukor valószínűleg a trehalóz. A cukrok mellett az orchideák nitrogén- és a foszfor-ellátásában is nagy szerepe lehet a gombáknak (BURGEFF 1936, SMITH 1967, CAMERON és mtsai 2006). A fotoszintetizáló orchidea fajok csírázását követő periódusban nagy anyagcsere változás következik be, amikor zöld leveleket növesztenek és elkezdnek fotoszintetizálni. Korai vizsgálatok (ALEXANDER – HADLEY 1985) a Kárpát-medencében is élő *Goodyera repens* esetében a fotoszintetizálás beindulásával párhuzamosan történő tápanyag átadás leállítását mutatták ki a gombapartner felől. Újabb kutatások viszont igazolták a gomba táplálásának fennmaradását kifejtett avarvirág egyedek esetében (CAMERON és mtsai 2006). Sőt a mutualizmus bizonyítékaként kimutatható volt a növényből gomba felé történő tápanyagátadás is. A két kísérlet arra is jó példa, hogy a laboratóriumi körülmények mennyire befolyásolhatják az eredményt. A korábbi kísérlet megismétlésénél már a növény természetes környezetéhez jobban hasonlító kísérleti beállításokat alkalmaztak, ami megfordította a kísérlet kimenetelét.

Összességében elmondható, hogy az orchidea-típusú mikorrhizára nem jellemző a más mikorriza típusoknál megszokott hosszabb távon is mutualista kapcsolat. A szimbiózis egyértelműen kevésbé stabil, talán úgy írható le mint egy potenciális patogén támadás, melyet a növény védekező reakciókkal tart kordában (SMITH – READ 2008).

Az orchidea típusú mikorrhizában résztvevő gombacsoportok

Izolálás és azonosítás

A szimbiózis vizsgálatának egyik elengedhetetlen lépése a gombák izolálása, mellyel vizsgálhatóvá válnak laboratóriumi körülmények között is. Az izolálási módszerek közül a legkorábbi az ún. gyökérszegmens technika (BERNARD 1904). A gyökér felületét ebben az esetben alapos mosást követően sterilizálni kell, mert nemcsak a felületén, de a felszíni gyökér bőrszövet (rhizodermisz) és az alatta lévő sejtrétegekben is számtalan gomba és baktérium élhet pusztán gyökérlakóként (endofiton), de nem mikorrhizaként. Az így előkészített, majd feldarabolt kis gyökérdarabokat gombatáptalajra helyezik, ami ideális körülményt jelent sok gomba számára, így a szimbiota gombák bizonyos csoportjai is „kicsalogathatók” a gyökerekből. Ezzel a módszerrel azonban óvatosan kell bánni, mivel egyetlen sejtben többféle szimbiota is jelen lehet, de akár nem szimbiota szervezetek is előfordulhatnak a gyökér mélyebb, felületi sterilizálás által nem érintett területein, valamint a szimbioták hiperparazita gombái, sőt gombákkal szorosan együtt élő baktériumok is együtt nőhetnek az orchidea gombapartnerével. Biztosabb eredményt hozhat, ha a növény gyökerének sejtjeiből közvetlenül emeljük ki a szimbiózist kialakító gombaképletet, a pelotont. Így elkerülhető számos a kapcsolatban aktívan részt nem vevő gomba és baktérium zavaró jelenléte. Újabbban egyre több kutatás fordul a csíranövényekből való gombaizolálás felé, ami nemcsak az orchidea-gomba szimbiózis legfontosabb, kezdeti szakaszának vizsgálatát teszi lehetővé, hanem természetvédelmi szempontból is előnyösebb, hiszen ezzel a módszerrel nem esik kár a természetes populáció kifejtett egyedeinek gyökérzetében. Az apró orchidea magok oly módon történő talajba helyezése, hogy a későbbiekben visszakereshetők legyenek, speciális körülményeket igényel. Talán az egyik legalkalmasabb módszer, hogy olyan lyukátmérőjű hálóba (80–100 µm), helyezik ki a magokat, ahol az orchidea magjai már nem esnek ki, de a talajélet minél több résztvevője, így a gombák hifái is szabadon átszöhetnek a hálón keresztül a magokat. Ezzel gyakorlatilag csapdázni lehet egy adott élőhely potenciális orchidea szimbiota gombáit (RASMUSSEN – WHIGHAM 1993, ILLYÉS és mtsai 2007).

A gombák azonosítása nehéz feladat, mivel laboratóriumi körülmények között ritkán, vagy egyáltalán nem képeznek ivaros szaporító képleteket (bazídiumokat, askuszkokat). A vegetatív hifa morfológiai bélyegei pedig korlátozott lehetőségeket jelentenek az egyes gombatorzsek azonosítására. Bár a hifatagok kapcsolódásainak (szseptum pórus szerkezet), a sejttagok számának és más, csak szinte kizárólag elektronmikroszkóppal vizsgálható sejtfelepítésbeli bélyeg vizsgálatával többé-kevésbé azonosítani lehet a

szimbionta gombák egy részét, de a pontos azonosításhoz szükséges a szaporító képlet. A mikroszkópos bélyegekre épülő határozás mellett egyre jobban elterjednek a molekuláris módszerek. Ezek közül is kiemelkedik a gomba DNS állományának vizsgálata (DEARNALEY 2007). Az örökítő anyagnak ugyanis minden egyes szervezetben egyedi a bázissorrendje. A megfelelő DNS szakasz kiválasztásával azonosíthatóvá válnak a fajok. A fajazonosításra leggyakrabban használt DNS szakasz a sejtek fehérje előállításáért felelős riboszómáinak RNS komponenseit kódoló része. A 600–1000 bázispár hosszúságú riboszómális ITS régió (Internal Transcribed Spacer) úgy tűnik, hogy a gombák esetében a fajok azonosításához jól alkalmazható (FROSLEV és mtsai 2007).

A szekvencia-analízis a már izolált gombatorzsek azonosításában is nagy előrelépést jelentett, de a módszer segítségével sikerült korábban nem ismert gombapartnereket is azonosítani. Kiderült ugyanis, hogy sok szimbionta gomba nem izolálható a klasszikus módszerekkel, ugyanis nem képesek a korábban általánosan használt gomba táptalajokon nőni, vagyis nem csalhatók ki a gyökerekből, vagy az orchidea csíranövényekből. Ezekben az esetekben nem áll rendelkezésre tiszta gomba tenyészet, hanem csak az orchidea szövetében vizsgálható a gomba. A DNS alapú módszerek kiválóan alkalmazhatóak ezekben az esetekben is, ugyanis a mikorrhizált növényi szövetdarabokból kivont DNS, bár tartalmazza mind a növényi, mind a gomba DNS-t, mégis ezek külön-külön vizsgálhatók maradnak.

Hazai orchideáink szimbionta gombacsoportjai

Rhizoctonia

A fotoszintetizáló orchideák nagy részében egy korábban egységesnek tartott gombacsoport uralkodó szerepe mutatható ki. A *Rhizoctonia* forma-nemzetség ivaros szaporító képletek nélküli (anamorf), csak gombahifa alakú bélyegeire épülő csoport. Közös jellegzetességei, hogy fiatal hifáik áttetszőek és oldalágaik hegyesszögben erednek, míg az idősödő hifák megbarnulnak, és elágazásaik szöge megnő. A hifák módosulásai, melyeknek nagyrészt az ivaros folyamatokon alapuló spóráképzést kiváltó, szaporodást segítő funkciójuk van, többfélék lehetnek. A hifák szétdarabolódásából, ún. klamidospórák, osztódásuk, elágazódásuk és aggregálódásukból pedig kicsiny hifaszövedékek, ún. mikroszkleróciumok jönnek létre. A gombacsoport egyes törzseinél sikerült ivaros folyamatokat indukálni (teleomorf gombák), melynek eredményeképpen kiderült, hogy a korábban egységesnek tűnő *Rhizoctonia* forma-nemzetség legalább három, rendszertanilag egymástól távol álló gombacsoportot foglal magába (WARCUP – TALBOT 1967, 1971, 1980). Ezt a felismerést később a DNS alapú vizsgálatok is alátámasztották (ANDERSEN 1996, MA és mtsai 2003). Az egyik nagy csoport a Ceratobasidiaceae gomba család két közel rokon nemzetsége a *Ceratobasidium* és a *Thanatephorus*. Ebbe a bazídiumos gombákhoz sorolt csoportba tartoznak a már említett növénypatogén gombatorzsek is. A másik két, ugyancsak bazídiumos „*Rhizoctonia*” csoport a Tulasnellaceae család *Tulasnella* nemzetsége és a Sebacinaceae család *Sebacina* nemzetsége. A rendszertanilag elég távoli gombacsoportok közül az utolsó kettő nem egy egységes, kiforrott társaság. A *Sebacina* nemzetség fajainak határai, rokonsági szintjei még nem tisztázottak. Lebontó életmódú fajaik mellett vannak képviselőik, amelyek mikorrhiza kapcsolatban élnek az orchideákon kívül már növényekkel, például fákkal is együtt élhetnek ektomikorrhiza-kapcsolatban (SELOSSE és mtsai 2002). Sőt *Tulasnella* fajt olyan nyír ektomikorrhizaként is kimutattak már, amely egy nem fotoszintetizáló májmoha (*Chryptotallus mirabilis*) mikorrhizája is egyben, vagyis összekapcsol egy fotoszintetizáló és egy nem fotoszintetizáló növényt, megteremtve közöttük a tápanyagáramlás lehetőségét (BIDARTONDO és mtsai 2003). A *Tulasnella* gombanemzetség fajtái a tágan értelmezett „*Rhizoctonia*” forma-nemzetségen kívül az ugyancsak anamorf *Epulorhiza* nemzetség fajjaival is rokoníthatók. Az említett gombacsoportok mind olyan bazídiumos gombák, melyek a spóráképzésüket nem a nagygombákra jellemző termőtesteken hozzák létre, így csak ritkán kerülnek az ember szeme elé, nyálkás bevonatot képezve növények szárain (*Sebacina incrustans*), vagy gyenge elszíneződéseket okozva korhadó fák felszínén (pl. lila kéregrontógomba – *Tulasnella violae*).

A hazai orchidea fajok többségében kimutatható a *Rhizoctonia* forma-nemzetség valamely csoportja. A *Neottia nidus-avis* gyökereiben pedig kizárólag *Sebacina* rokonsági körbe tartozó gombákat mutattak eddig ki, melyek egyben a környező fák ektomikorrhizái is, segítve a fa által szintetizált cukrok eljutását a zöld lomblevellel nem rendelkező, és egyáltalán nem fotoszintetizáló orchideába. Érdekes kontraszt, hogy a részlegesen fotoszintetizáló *Epipogium aphyllum* és *Corallorhiza trifida* fajokból viszont még nem mutatták ki *Rhizoctonia* gombák jelenlétét, ahogyan az ugyancsak erdei fajokat magában foglaló *Cephalanthera* nemzetség képviselőiből sem.

Egyéb bazídiumos gombacsoportok

A *Rhizoctonia* típusú gombákon kívül egyre több, az említett csoportba nem sorolható bazídiumos gombát mutatnak ki orchideák gyökereiből mikorrhiza partnerként. A tinórugomba-alkatúak (Boletales) rendből az egyik tinóru fajokat magába foglaló nemzetség (*Xerocomus*) képviselőit az *Epipogium aphyllum* gyökeréből mutatták ki (ROY és mtsai 2009).

A galambgomba-alkatúak (Russulales) rendjének több nemzetségében is előfordulnak orchidea szimbionta fajok. Az *Epipactis microphylla* többek között büdös galambgombával (*Russula foetens*) (SELOSSE és mtsai 2004), a *Limodorum abortivum* pedig földtoló galambgombával (*Russula delica*) vagy keskenylemezű galambgombával (*R. chloroides*) élhet szimbiózisban (GIRLANDA és mtsai 2006). Az általában fák ektomikorrhizáiként élő galambgomba fajokat még a *Gymnadenia conopsea* gyökereiből is kimutatták már, de ebben az esetben az orchidea-szimbiózis még nem bizonyított (STARK és mtsai 2009). A *Limodorum abortivum* a galambgomba fajokon kívül azok föld alá bújt rokonaival is szimbiózisban élhet a Földközi-tenger térségében. Ezek a *Makowanites* és *Gymnomyces* nemzetségek fajai (GIRLANDA és mtsai 2006). Ugyancsak a galambgomba rokonsági körbe tartozó tejelögombák közül eddig a szalmasárga tejelögomba (*Lactarius scrobiculatus*) orchidea kapcsolatát mutatták ki az *Epipogium aphyllum*-mal (ROY és mtsai 2009).

A kéreggomba-alkatúak (Thelephorales) rendjének két nemzetségéből is írtak már le orchidea mikorrhizákat. A szemölcsösgomba (*Thelephora*) fajok általában az aljzaton hozzák létre sötét termőtesteiket és a hazai orchideák közül az *Epipogium aphyllum* (ROY és mtsai 2009) és a *Cephalanthera damasonium* (BIDARTONDO és mtsai 2004) fajokban már bizonyított a jelenlétük, de más orchidea fajokkal való rendszeres előfordulásai miatt várható a partnerlista bővülése. A rend egy másik nemzetsége a *Tomentella* fajokat foglalja magába, melyek hazai lombos erdeinkben gyakori ektomikorrhiza gombák, és több orchidea fajban is kimutatták már jelenlétüket, így az *Epipactis microphylla* (SELOSSE és mtsai 2004), a *Corallorhiza trifida* (ZIMMER és mtsai 2008), a *Gymnadenia conopsea* (STARK és mtsai 2009) valamint a *Cephalanthera damasonium* és *C. rubra* (BIDARTONDO és mtsai 2004) esetében. Talaj vagy korhadék felületét vékonyan beborító felületet ritkán alkothatnak, de látványos termőtestet szinte egyáltalán nem képeznek, így jelenlétük nehezen észrevehető.

A kalaposgombák (Agaricales) rendjének egyes csoportjait is megtalálták már orchideák gyökereiben, mint mikorrhiza-partnert. A rend föld feletti és a földalatti termőtesteket hozó nemzetségei is szimbionták lehetnek. Az *Epipogium aphyllum* fő mikorrhiza-partnereit úgy tűnik, hogy a susulyka nemzetség fajai alkotják, mint az *Inocybe fuscidula*, *I. dulcamara* és *I. terrigena* (ROY és mtsai 2009). De susulykák jelenlétét mutatták ki a *Epipactis atrorubens* és a *Cephalanthera damasonium* gyökeréből is (BIDARTONDO és mtsai 2004). Az utóbbi két orchidea nemzetség további fajaiban is várhatók susulyka fajok mikorrhizáinak további megfigyelése. A rokon pókhálógomba (*Cortinarius*) nemzetség képviselőit ugyancsak a fent említett két orchidea nemzetség egyes képviselőiből, az *Epipactis microphylla* (SELOSSE és mtsai 2004) és a *Cephalanthera damasonium* (BIDARTONDO és mtsai 2004) fajokból mutatták ki. A szintén barna lemezű, mérgező fakógomba nemzetség egyik fajt (*Hebeloma velutipes*) a hazánkban előforduló orchideák közül még csak a az *Epipogium aphyllum*-ból mutatták ki (ROY és mtsai 2009). A másodlagosan föld alá költözött bazídiumos „kalaposgombák” közül a hártýáspöfetegek (*Hymenogaster*) nemzetsége a már többször említett két fotoszintetizáló orchidea fajt magában foglaló nemzetségek egyes fajaival lép szimbiózisra. Eddig a *Cephalanthera damasonium* (BIDARTONDO és mtsai 2004), és az *Epipactis microphylla* gyökereiből mutatták ki a földalatti gombanemzetség képviselőit, többek között az *Hymenogaster olivaceus*-t és a *H. bulliardii*-t (SELOSSE és mtsai 2004).

Tömlösgombák

Az orchideák a már említett bazídiumos gombákon (Basidiomycota) kívül a korábbi feltevésekkel ellentétben a tömlösgombákkal (Ascomycota) is kialakíthatnak mikorrhiza-kapcsolatot. Egyre több vizsgálat során mutatják ki főleg erdei orchideafajok gyökereiből az ismertebb, látványosabb és kevésbé látványos tömlösgombafajokat, melyek szinte kizárólag fák ektomikorrhizái, és feltehetően tápanyag transzport funkcióját töltik be a fák és az orchideák között. A csészegombák (Pezizales) rendjén belül eddig két nemzetség fajait mutatták ki orchideák biztos mikorrhiza partnereiként. A termőtestét tekintve alig észrevehető, maximum néhány milliméteres csészécskét növesztő *Wilcoxina* nemzetség összesen eddig leírt két faja jelentős ektomikorrhizaképző, vagyis fákkal való kapcsolatuk ismert. Ugyanakkor már három nőszőfű fajból: *Epipactis atrorubens* és *E. helleborine* (BIDARTONDO és mtsai 2004), valamint *E. microphylla* (SELOSSE és mtsai 2004), illetve a *Gymnadenia conopsea*-ból is kimutatták, bár utóbbiban nem bizonyított a mikorrhiza-kapcsolat (STARK és mtsai 2009). A valódi szarvasgombák (*Tuber*) nemzetsége földalatti

termőtesteket képez, melyek közül néhány értékes és ízletes, ugyanakkor többségük az előző nemzetséghez hasonlóan kisméretű, jelentéktelen méretű. A nőszőfüvek több fajában is képezhetnek mikorrhiza-képleteket: *E. atrorubens* és *E. helleborine* (BIDARTONDO és mtsai 2004), *E. micropylla* (SELOSSE és mtsai 2004). Bár utóbbinak Franciaországban már kimutatták a nyári szarvasgombával (*T. aestivum*) alkotott mikorrhizáját, de hazánkból csak az igen kemény, és így étkezési célokra nem alkalmas üreges szarvasgomba (*T. excavatum*) kapcsolata bizonyított (OUANPHANIVANH és mtsai 2008). A magyarországi élőhelyeken a másik jelentős mikorrhiza képző szarvasgomba faj a kis fehér fajok közé sorolható foltos szarvasgomba (*T. maculatum*), melyet az *Epipactis helleborine* és *Cephalanthera damasonium* gyökereiből azonosítottak (OUANPHANIVANH és mtsai 2008). Az említett gombafajok fákkal alkotott ektomikorrhizái sokkal több helyen mutathatók ki, mint ahol termőtesteik előkerülnek, és az említett orchidea fajok, ahogyan az már a többi gombacsoport bemutatásánál látszott, igen sok gombapartnerrel élhetnek együtt, így az orchideák szarvasgomba jelző szerepe elenyésző. További tömlős gomba csoportok is kimutathatók orchideák gyökereiből, de ezek rendszertani helyzete, vagy mikorrhiza alkotó tulajdonsága még kérdéses.

Egy eddig ismeretlen rendszertani hovatartozású gomba szekvenciáira sikerült ráakadni hazai *Anacamptis coriophora* (ILLYÉS és mtsai 2011) és németországi *Gymnadenia conopsea* (STARK és mtsai 2009) gyökerében. Az nrITS szekvenciák némi hasonlóságot mutatnak a sivatagitrifla (*Terfezia*) nemzetség fajainak szekvenciáival, így elképzelhető, hogy ezeknek a gombáknak a rokonai.

Az orchidea-típusú mikorrhiza specifikációja

Az orchideák, ahogyan az az előbbi fejezetből kiténik, igen sokféle gombával képesek kapcsolatba lépni, és szimbiózist kialakítani. Az egyes fajok szintjén azonban ez a sokszínűség sokszor nem lelhető fel. Olyan eset is előfordul, hogy az adott orchidea csak egyféle gombával alakít ki sikeres együttműködést. A mikorrhiza specifikációnak egy másik megjelenési formája, hogy az orchideákban általánosan elterjedt gombacsoportok helyett egy sajátos, csak az adott kosborfélére jellemző gombával alakul ki kapcsolat. Az egy növényfaj–egy gombafaj kapcsolatra kevés példa van az orchideák között. Az amerikai *Liparis liliifolia* esetében egyetlen *Tulasnella* nemzetséghez tartozó gomba fajt tudtak kimutatni az orchidea összes vizsgált populációjában és a növény minden fejlődési állapotában (MCCORMICK és mtsai 2004). Hazai kosborfajaink között több olyan is van, amiből az eddigi kutatások során még csak egy gombafaj került elő, melyek az esetek többségében nagy hasonlóságú DNS szekvenciájú, fajszinten még nem azonosított gombatörzsek. Ilyenek az *Ophrys* nemzetség egyes fajtái (ILLYÉS és mtsai 2009), de feltehetően a további kutatások szélesíteni fogják a szimbiota gomba spektrumát e fajoknak. A *Liparis loeselii* hazai vizsgálatai világítanak rá egy specifikációt érintő fontos szempontra: az élőhelyek gombák elterjedésére gyakorolt hatására. A hagymaburok gyökerében és csiranövényeiben ugyanis döntő többségében egyféle gomba került elő, ami az amerikai rokonához hasonlóan a fajspecifikáció koncepcióját erősítené. Viszont a hazánkban nagyrészt úszólápokhoz, de mindenképpen állandó vizellátottságú, extrém vizes, lápi környezethez kötődő faj esetében felmerült a kérdés, hogy ezen az élőhelyen nem szűkül-e le az élőhely gombáinak igen kedvezőtlen, oxigénszegény élőhelyi adottságai miatt a potenciális gombapartner spektruma. Ilyen irányú vizsgálatok kimutatták, hogy azok az orchideák, melyek a *Liparis* élőhelyein is, de más élőhelyeken (terresztris lápok, kiszáradó élőhelyek) is előfordulnak (*Dactylorhiza incarnata*, *Anacamptis palustris*, *Epipactis palustris*), az eltérő élőhelyeken eltérő gombacsoportokkal lépnek kapcsolatba, míg a hagymaburokkal közös élőhelyeken ők is szinte kizárólag a hagymaburokból kimutatható gombával lépnek kapcsolatba. A vizsgálat kimutatta, hogy egyes gombák bizonyos élőhelyi adottságok mellett fordulnak csak elő, míg más gombacsoportok széles elterjedésűek. A *Liparis* esetében pedig a növény szűk élőhely-választása korlátozza a fajt az élőhely nyújtotta szinte egyfajos gombakínálatra (ILLYÉS és mtsai 2009). Ez azt is jelenti, hogy a természetes orchidea populációk vizsgálatakor számolni kell a vizsgált egyedek élőhelyi adottságaival, ami abban nyilvánul meg, hogy egy adott élőhelytípuson nem fordul elő minden potenciális gombapartner egy orchidea fajnak. Ezt az élőhelyi gomba spektrum csökkenést ökológiai specifikációnak nevezzük (MASUHARA – KATSUYA 1994).

A specifikáció másik fajtája általában a nem fotoszintetizáló kosborféléknél mutatható ki és az orchideák többségétől eltérő gombacsoporttal áll kapcsolatban. Ezekben az esetekben nem feltétlenül beszélhetünk egyetlen gombafajhoz való kötődéstől, sőt igen sokféle gomba viselkedhet partnerként, mint például az *Epipogium aphyllum* esetében, amiből egy vizsgálat során öt susulyka fajt, egy fakógomba fajt, egy tinórút, egy tejelőgombát és egy szemölcsősgomba fajt (*Thelephora*) mutattak ki (ROY és mtsai 2009), melyek között több olyan gomba is van, amit más orchideákból még nem jeleztek.

Úgy tűnik, hogy az erdei orchidea fajok a fák ektomikorrhizáinak partnerségét kihasználva, fáktól szerzik be tápanyagaik nagy részét. Ez a kapcsolat állandóbbnak is tűnik, mint a gumós fajok évről évre megszakadó

és újra kialakuló gombakapcsolat-rendszere. Így ezek az orchideák a biztos tápanyagforrások birtokában elindultak a saját tápanyagtermelés, a fotoszintézis képességének elvesztése útján. Az *Epipactis* és a *Cephalanthera* nemzetségek még kezdeti stádiumában vannak a folyamatnak, és még csak redukált levelű fajokkal (*E. microphylla*), esetleg egy amúgy fotoszintetizáló faj klorofill-mentes egyedével találkozhatunk. De vannak olyan orchidea nemzetségek, melyek jóval előrébb tartanak a fotoszintézis elvesztésének folyamatában, így a *Limodorum*, a *Corallorhiza*, a *Neottia nidus-avis* és az *Epipogium aphyllum*. Ezek a fajok már szinte teljesen rá vannak utalva a külső táplálásra. Heterotróffá váltak, ami maga után vonja az igen erős kötődést, és specifikus kapcsolatokat az öt tápláló szervezetekkel, gombákkal és rajtuk keresztül a fákkal. Így ezekben a fajokban találjuk az orchideák között „legkülönlegesebb”, a többtől eltérő gombapartnereket.

Az orchideák különböző mértékben függenek gombapartneriktől. Életciklusuk kezdetén nélkülözhetetlen bizonyos gombák jelenléte. Ez a kapcsolat a fotoszintetizáló fajoknál, a zöld levelek kialakulása után megváltozhat, de egyre több talajlakó fajnál mutatják ki, hogy a növény egész életében fontos szerepe marad a gombáknak. Ezért az orchideák védelme maga után vonja a velük szimbiózisban élő gombák védelmét is, ami a változatos és természetközeli élőhelyek megőrzése nélkül nem lehetséges. Az erdei orchidea fajok mikorrhiza gombáinak feltárása jól mutatja az élőlények egymásrautaltságát. Az erdőben, csak a változatos fafajú és korú faállományok biztosíthatják azt a változatos ektomikorrhizaközösséget, ami elengedhetetlennek tűnik sok erdei orchidea számára.

Abstract

The orchid mycorrhiza – A review

Z. ILLYÉS

The paper gives a brief account of the latest results of mycorrhizae of orchids by reviewing the current literature. Main parts are: the presence of fungus in the ontogenesis of the orchids; mutualistic symbiosis or parasitism?; isolation and identification of mycorrhizal fungi; the mycorrhizal fungi of the Hungarian orchids: *Rhizoctonia*, other basidiomycetous fungi, ascomycetous fungi; and the specificity of the orchidaceous mycorrhiza.

The main aim of this account is to provide a more detailed scientific background to the chapter entitled 'The orchid mycorrhiza' in the forthcoming title Atlas of Hungarian Orchids published in Hungarian.

Irodalom

- ALEXANDER, C. E. – HADLEY, G. (1985): Carbon movement between host and mycorrhizal endophyte during the development of the orchid *Goodyera repens* Br. – *New Phytologist* **101**: 657–665.
- ANDERSEN, T. F. (1996): A comparative taxonomic study of *Rhizoctonia* sensu lato employing morphological, ultrastructural and molecular methods. – *Mycol. Res.* **100**: 1117–1128.
- BERNARD, N. (1904): Recherches experimentales sur les orchidées. I–III. Methodes de culture; champignon endophyte; la germination des orchidées. – *Revue Generale de Botanique* **16**: 405–451.
- 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.
- BIDARTONDO, M. I. – BRUNS, T. D. – WEISS, M. – SERGIO, C. – READ, D. J. (2003): Specialised cheating of the ectomycorrhizal symbiosis by an epiparasitic liverwort. – *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **270**: 835 – 842.
- BIDARTONDO, M. I. – BURGHARDT, B. – GEBAUER, G. – BRUNS, T. D. – READ, D. J. (2004): Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**: 1799–1806.
- BURGEFF, H. (1936): Samenkeimung der Orchideen. – Gustav Fischer, Jena.
- CAMERON, D. D. – LEAKE, J. R. – READ, D. J. (2006): Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant–fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. – *New Phytologist* **171**: 405–416.
- CARLING, D. E. – POPE, E. J. – BRAINARD, K. A. – CARTER, D. A. (1999): Characterization of mycorrhizal isolates of *Rhizoctonia solani* from an orchid including AG-12, a new anastomosis group. – *Phytopathology* **89**: 942–946.
- DEARNALEY, J. D. W. (2007): Further advances in orchid mycorrhizal research. – *Mycorrhiza* **17**: 475–486.
- FRANK, A. B. (1885): Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. – *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **3**: 128–145.

- FROSLEV, T. G. – JEPPESEN, T. S. – LAESOE, T. – KJOLLER, R. (2007): Molecular phylogenetics and delimitation of species in *Cortinarius* section Calochroi (Basidiomycota, Agaricales) in Europe. – *Mol. Phylogenet. Evol.* **44**: 217–227.
- GIRLANDA, M. – SELOSSE, M. A. – CAFASSO, D. – BRILLI, F. – DELFINE, S. – FABBIAN, R. – GHIGNONE, S. – PINELLI, P. – SEGRETO, R. – LORETO, F. – COZZOLINO, S. – PEROTTO, S. (2006): Inefficient photosynthesis in the Mediterranean orchid *Limodorum abortivum* is mirrored by specific association to ectomycorrhizal Russu-laceae. – *Molecular Ecology* **15**: 491–504.
- HADLEY, G. (1969): Cellulose as a carbon source for orchid mycorrhiza. – *New Phytologist* **68**: 933–939.
- HADLEY, G. – PURVES, S. (1974): Movement of ¹⁴C carbon from host to fungus in orchid mycorrhiza. – *New Phytologist* **73**: 475–482.
- HADLEY, G. – WILLIAMSON, B. (1971): Analysis of the post infection growth stimulus in orchid mycorrhiza. – *New Phytologist* **70**: 445–455.
- HECKMAN, D. S. – GEISER, D. M. – EIDELL, B. R. – STAUFFER, R. L. – KARDOS, N. L. – HEDGES, S. B. (2001): Molecular Evidence for the Early Colonization of Land by Fungi and Plants. – *Science* **293**(5532): 1129–1133.
- ILLYÉS Z. – HALÁSZ K. – RUDNÓY SZ. – OUANPHANIVANH N. – GARAY T. – BRATEK Z. (2009): Changes in the diversity of the mycorrhizal fungi of orchids as a function of the water supply of the habitat. – *Appl. Bot. Food Qual.* **83**: 28–36.
- ILLYÉS Z. – OUANPHANIVANH N. – RUDNÓY SZ. – ORCZÁN Á. K. – BRATEK Z. (2011): Identification of orchid mycorrhizal fungi in Hungary. – *Acta Biologica Hungarica* (in press)
- ILLYÉS Z. – TAKÁCS A. A. – TAKÁCS G. – KISS P. (2007): Szempontok a *Liparis loeselii* magyarországi élőhelyeinek természetvédelmi szempontú kezeléséhez. – *Természetvédelmi Közlemények* **13**: 403–410.
- KRISTIANSEN, K. A. – RASMUSSEN, F. N. – RASMUSSEN, H. N. (2001): Seedlings of *Neuwiedia* (Orchidaceae subfamily Apostasioideae) have typical orchidaceous mycotrophic protocorms. – *Am. J. Bot.* **88**(5): 956–959.
- LÁTR, A. – ČURÍKOVÁ, M. – BALÁŽ, M. – JURČÁK, J. (2008): Mycorrhizas of *Cephalanthera longifolia* and *Dactylorhiza majalis*, two terrestrial orchids. *Ann. Bot. Fennici* **45**: 281–289.
- LEAKE, J. R. (1994): The biology of mycoheterotrophic ('saprophytic') plants. – *New Phytologist* **127**(2): 171–216.
- LEWIS, D. H. (1987): Evolutionary aspects of mutualistic associations between fungi and photosynthetic organisms. In RAYNER A. D. M. – BRASIER C. M. – MOORE D. (eds.): *Evolutionary biology of the fungi.* – Cambridge University Press, Cambridge, pp 161–178.
- MA, M. – TAN, T. K. – WONG, S. M. (2003): Identification and molecular phylogeny of *Epulorhiza* isolates from tropical orchids. – *Mycol. Res.* **107**: 1041–1049.
- MASUHARA, G. – KATSUYA, K. (1994): In situ and in vitro specificity between *Rhizoctonia* spp. and *Spiranthes sinensis* (Persoon.) Ames. var. *amoena* (M. Beiberstein) Hara (Orchidaceae). – *New Phytologist* **127**: 711–718.
- MCCORMICK, M. K. – WHIGHAM, D. F. – O'NEILL, J. (2004): Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids. – *New Phytologist* **163**: 425–438.
- OUANPHANIVANH, N. – MERÉNYI, ZS. – ORCZÁN, Á. K. – BRATEK, Z. – SZIGETI, Z. – ILLYÉS, Z. (2008): Could orchids indicate truffle habitats? Mycorrhizal association between orchids and truffles. – *Acta Biologica Szegediensis* **52**(1): 229–232.
- PARÁDI I. – BRATEK Z. – BÓKA K. – ZIMÁNYI ZS. – SÁRVÁRI É. – BÓDDI 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.
- PERKINS, A. J. – MCGEE, P. A. (1995): Distribution of the orchid mycorrhizal fungus *Rhizoctonia solani*, in relation to its host *Pterostylis acuminata*. – *Australian Journal of Botany* **43**: 565–575.
- 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.
- RASMUSSEN, H. N. (1995): *Terrestrial orchids: From seed to mycotrophic plant.* – Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- RASMUSSEN, H. N. – WHIGHAM D. (1993): Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids. – *Am. J. Bot.* **80**: 1374–1378.
- RICHARDSON, K. A. – CURRAH, R. S. – HAMBLETON, S. (1993): Basidiomycetous endophytes from the roots of neotropical epiphytic Orchidaceae. – *Lindleyana* **8**: 127–137.
- ROY, M. – YAGAME, T. – YAMATO, M. – IWASE, K. – HEINZ, C. – FACCIO, A. – BONFANTE, P. – SELOSSE, M. A. (2009): Ectomycorrhizal *Inocybe* species associate with the mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum* but not with its asexual propagules. – *Annals of Botany* **104**: 595–610.
- RUINEN, J. (1953): Epiphytosis. A second review on epiphytism. – *Annals of Bogorensis* **1**: 101–157.

- SELOSSE, M. A. – BAUER, R. – MOYERSON, B. (2002): Basal hymenomycetes belonging to the Sebacinaceae are ectomycorrhizal on temperate deciduous trees. – *New Phytologist* **155**: 183–195.
- SELOSSE, M. A. – FACCIO, A. – SCAPPATICCI, G. – BONFANTE, P. (2004): Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla*, (Neottieae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal septomycetes, including truffles. – *Microbial Ecology* **47**(4): 416–426.
- SMITH, S. E. (1966): Physiology and ecology of orchid mycorrhizal fungi with reference to seedling nutrition. – *New Phytologist* **65**: 488–499.
- SMITH, S. E. (1967): Carbohydrate translocation in orchid mycorrhizas. – *New Phytologist* **66**: 371–378.
- SMITH, S. E. – READ, D. J. (2008): *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed. – Academic Press, Elsevier. New York, London, Burlington, San Diego. 787 pp.
- STARK, C. – BABIK, W. – DURKA, W. (2009): Fungi from the roots of the common terrestrial orchid *Gymnadenia conopsea*. – *Mycological Research* **113**: 952–959.
- STOESSL, A. – ARDITTI, J. (1984): Orchid phytoalexins. In: ARDITTI, J. (ed.): *Orchid Biology. Reviews and Perspectives III*. – Cornell University Press, Ithaca, pp.: 151–175.
- WARCUP, J. H. (1971): Specificity of mycorrhizal association in some Australian terrestrial orchids. – *New Phytologist* **70**: 41–46.
- WARCUP, J. H. – TALBOT, P. H. B. (1967): Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. – *New Phytologist* **66**: 631–641.
- WARCUP, J. H. – TALBOT, P. H. B. (1971): Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. II. – *New Phytologist* **70**: 35–40.
- WARCUP, J. H. – TALBOT, P. H. B. (1980): Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. III. – *New Phytologist* **86**: 267–272.
- WILLIAMSON, B. – HADLEY, G. (1970): Penetration and infection of orchid protocorms by *Thanatephorus cucumis* and other *Rhizoctonia* isolates. – *Phytopathology* **60**: 1092–1096.
- ZIMMER, K. – MEYER, C. – GEBAUER, G. (2008): The ectomycorrhizal specialist orchid *Corallorhiza trifida* is a partial myco-heterotroph. – *New Phytologist* **178**(2): 395–400.