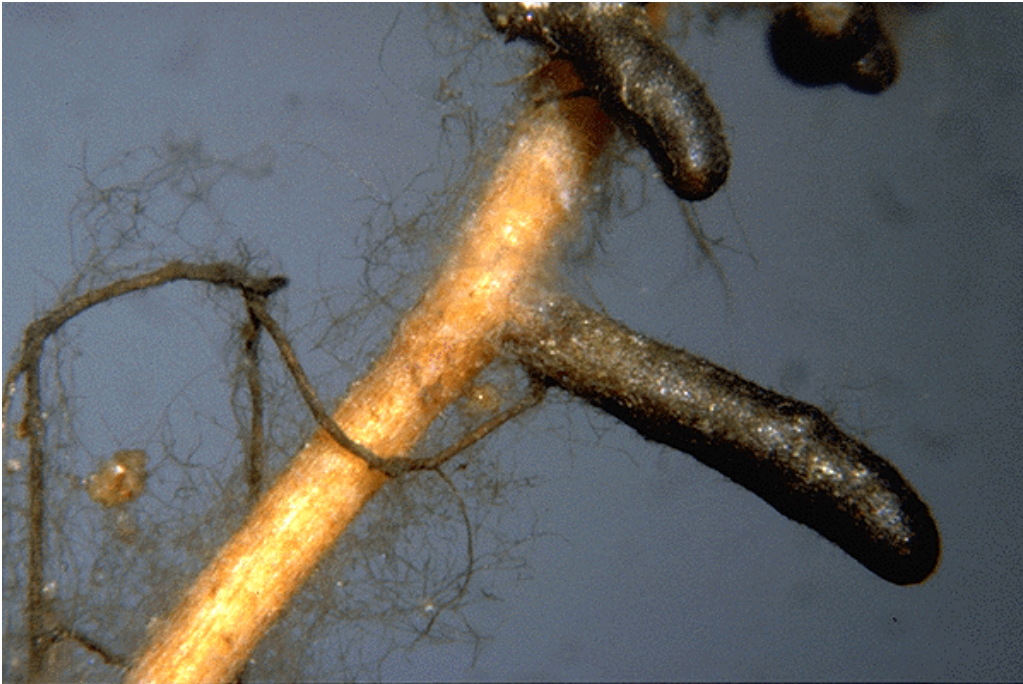


# Thelephoroid ektomikorrhizák diverzitása hazai erdőtársulásainkban

## ZÁRÓJELENTÉS 2005

Bár Észak-Amerika és Nyugat Európa nedvesebb mérsékeltövi és szubboreális területei fenyves és lombos erdeinek mikorrhiza viszonyait részletesen vizsgálták (**Brand 1991, Kraigher és mts. 1995, Gardes és Bruns 1996, Dahlberg és mts. 1997, Pritsch és mts. 1997, Kranabetter és Wylie 1998, Comandini és mts. 1998, Taylor és Bruns 1999, Köljalg és mts. 2000, Kernaghan 2001**), a Magyarország területén előforduló ektomikorrhizákról a 90-es évek közepéig egyáltalán nem volt adat. Az itt ismertetett vizsgálatok alapján a Kárpát-medence középhegységeiben és az erdős sztyepp zónába tartozó magyar Alföld helyenként szemiarid zónáiban élő lomboserdők egészen más ektomikorrhiza együttesekkel jellemezhetők, mint a nedvesebb területek erdei. Ez nem meglepő, hiszen az ektomikorrhizáknak alapvető szerepe van az erdei fák vízháztartásában. A szimbiózis legfőbb előnyét a növénypartnerek részére a gombák vízfelvételt és foszforfelvételt segítő tevékenysége jelenti (**Smith és Read 1997**). Az alföldi nyárasok ektomikorrhizaegyütteseit bemutató összefoglaló cikkünkben (**Jakucs 2002**) hangsúlyozzuk, hogy a domináns ektomikorrhizákat itt főként olyan gombafajok képezik, amelyeknek mikorrhizáját máshonnan eddig még nem írták le. Ezek között az egyik leggyakoribb és legjellegzetesebb csoportot alkotják a Thelephorales rend (Basidiomycetes) ún. thelephoroid ektomikorrhizái. Bár termőtesteik viszonylag ritkán láthatók, az erdők rhizoszférájának közvetlen vizsgálatai azt mutatják, hogy a thelephoroid ektomikorrhizák a mérsékelt övi túlevelű és lombos erdők életközösségeinek leggyakoribb tagjai közé tartoznak (**Gardes és Bruns 1996, Dahlberg és mts. 1997, Kaldorf és mts. 2004**). Míg az Észak-amerikai és európai szubboreális, atlantikus és kontinentális fenyvesekben a rend nemzetségei közül elsősorban a *Thelephora* fajok előfordulása gyakori a gyökereken (**Erland és Taylor 1999, Köljalg és mts. 2000**), saját vizsgálataink szerint a mérsékelt övi lombos erdőkben (pl. alföldi nyárasainkban, tölgyeseinkben és montán bükköseinkben) a thelephoroid mikorrhizákat elsősorban a mintákban jelentős számban előforduló, jellegzetes morfológia-anatómiai bélyegeket viselő, sárga vagy barnás-fekete, ún. *tomentelloid* ektomikorrhizák képviselik,

amelyeket a rendbe tartozó *Tomentella* és annak néhány rokon nemzetsége alkot (**Jakucs 2002, Jakucs és Csiha 2002-2004**). A továbbiakban ezért vizsgálatunk tárgyaira a fenti elnevezést alkalmazzuk.



**1. kép.** Feketés-barna, tomentelloid ektomikorrhiza rhizomorfával

Pályázatunk fő célja az volt, hogy a Magyarországon gyakori lombos erdőtársulásokban (alföldi nyárasokban, tölgyesekben, hegyvidéki bükkösökben) közvetlenül a talajból történő gyökérvizsgálat alapján mikroszkópos morfológiai és molekuláris taxonómiai módszerekkel (PCR, DNS-szekvenciaanalízis) meghatározzuk a leggyakoribb tomentelloid ektomikorrhizákat és adatokat szerezzünk azok gyakoriságára vonatkozóan. Célunk volt továbbá olyan mesterséges ektomikorrhiza modellrendszer létrehozása is, amely alkalmas a szimbióta kapcsolat élettani, biokémiai folyamatainak részletes tanulmányozására. Az alábbiakban beszámolunk a kutatás során a fenti témakörben végzett munkáról és az elért eredményekről.

## 1. Mintavétel és gyűjteménykezelés

A munka eredményei között nemcsak a pályázati időszak négy éve során gyűjtött, hanem az azt megelőző időszakban talált magyarországi tomentelloid ektomikorrhizák feldolgozása is szerepel, mivel ez a pályázat szerves folytatását képezi az előző ciklusban elnyert „Alföldi erdőtársulásaink domináns ektomikorrhizáinak morfológiai jellemzése és meghatározása” c. OTKA pályázatunknak. Minthogy a régebbi terepi minták feldolgozása az előző pályázatban más szempontok alapján történt és azokban a tomentelloidok csak mint „barna-fekete theleporoid mikorrhizák” szerepeltek, a régi és az új gyűjtések egyesített tomentelloid ektomikorrhiza-anyagának morfológiai és molekuláris taxonómiai feldolgozását a jelen zárójelentésben együttesen prezentáljuk.

Az ektomikorrhizas gyökereket tartalmazó talajmintákat random mintavételi módszerrel vettük a talaj felső, szerves anyagban gazdag rétegéből és **Agerer (1991)** módszere szerint dolgoztuk fel. A talajminta vízzel történt kimosását követően a mikroszkópos morfológiai vizsgálatokhoz a mikorrhizált gyökérvégeket FEA-oldatban, a DNS-alapú vizsgálatokhoz CTAB-pufferben fixáltuk.

A szteromikroszkóppal szétválogatott morfortípusokat törzsszámmal láttuk el és a publikált anyagok fixált mintáit elhelyeztük a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárának (BP) gyűjteményében. Összesen több mint 80 tomentelloid ektomikorrhiza morfortípust gyűjtöttünk be. A mikorrhizákkal egyidőben a meghatározást megkönnyítő termőtesteket nem találtunk.

## 2. Gyűjtési helyszínek

1997 és 2005 között Magyarország területéről számos helyszínen gyűjtött, több mint 55 talajmintát dolgoztunk föl. A mintavételi helyek közül kiemeljük azt a négyet, ahol rendszeres, több alkalommal történt, vagy több éven keresztül tartó, ismételt mintavételezések folytak. A helyszínek közül három az Alföld területén található nyáras és tölgyes erdőtársulás (Tompá, Kelebia, Püspökladány), egy pedig a Bükk-hegységben lévő montán bükkös állomány (Őserdő Rezervátum) volt. A gyűjtési adatokat mintavételi helyek és időpontok szerinti bontásban megjelent cikkeinkben publikáltuk (**Jakucs 2002, Jakucs és Csiha 2002-2004, Jakucs és mts. 2005a, b**).

### 3. Az ektomikorrhiza minták morfológiai-anatómiai feldolgozása

Elvégeztük a morfortípusok sztereomikroszkópos morfortipizálását, majd a szétválogatott morfortípusokból köpenypreparátumokat készítettünk, amiket fénymikroszkóp alatt, 100x Nomarski DIC (differenciál-interferenciakontraszt) objektívvel vizsgáltunk. Leírtuk és mikroszkópi rajztükör segítségével lerajzoltuk az ektomikorrhizák jellegzetes anatómiai képleteit és digitális fotodokumentációt készítettünk. A mikorrhizás gyökércsúcsokból Historesin műgyantába beágyazott félvékony metszeteket is készítettünk, amelyeken 100x PhC (fáziskontraszt) objektívvel tanulmányoztuk a gyökér anatómiai jellegzetességeit és a Hartig-hálót. A leírásokban **Agerer (1991)** általánosan elfogadott módszertani protokollját követtük.

A magyarországi lombos erdőkben (*Populus, Quercus, Fagus*) végzett ektomikorrhiza mintagyűjtésünk során összesen 9, eddig ismeretlen tomentelloid ektomikorrhizát írtunk le és jellemeztünk morfológiai-anatómiai módszerekkel. Ezek közül négynek a részletes leírását, valamint mikroszkópi rajz- és fotodokumentációját már korábban megjelentettük (**Jakucs és mts. 1997, 1998, Jakucs és Agerer 1999, 2001, Jakucs 2002a, b, Köljalg és mts. 2001**), az újabban leírt morfortípusokat pedig a *Mycorrhiza* c. folyóiratban megjelent két cikkünkben publikáltuk (**Jakucs és mts. 2005a, b**).

### 4. A molekuláris taxonómiai vizsgálatok eredményei

A CTAB pufferben fixált mikorrhiza mintákból DNS-t nyertünk ki a **Kovács és mts. (2001)** által leírt módszer szerint, majd a gomba-specifikus ITS1-F és ITS4 primerekkel amplifikáltuk és szekvenáltuk a magi riboszómális RNS gén ITS régióját. Az ektomikorrhizák meghatározását ezen szekvenciák filogenetikai elemzésével GenBank-i adatokkal összevetve kíséreltük meg. Az elemzések során neighbor-joining, maximum parsimony és maximum likelihood módszereket alkalmaztunk (**Felsenstein 1985, Saitou és Nei 1987, Posada és Crandal 1998, , Swofford 2003**). Ezeknek a vizsgálatoknak az eredményeit két cikkben jelentettük meg (**Jakucs és mts. 2005a,b**). Faji szinten sikerült meghatározni hat tomentelloid ektomikorrhizát (*Tomentella galzinii, T. subtestacea, T. sublilacina, T. pilosa, T. ferruginea* és *T. stuposa*) és további három taxonómiai helyzetét is megközelítően tisztáztuk. Ezeket az eredményeket a morfológiai és irodalmi adatok is alátámasztották. A törzsfát az ektomikorrhizák morfológiai-anatómiai leírásával és képi dokumentációjával együtt publikáltuk (**Jakucs és mts. 2005a, b**).

## 5. Az abundancia becslése

Mivel vizsgálataink célja elsődlegesen a hazai ektomikorrhiza közösségek tipikus tagjainak megismerése, leírása volt, nem végeztünk kvantitatív felméréseket. Vizsgáltuk azonban a talajmintákon belül az egyes ektomikorrhiza morfortípusok relatív gyakoriságát, amit a **Gardes és Bruns (1996)** által közölt szemikvantitatív módszerrel végeztünk el, kisebb módosításokkal (**Jakucs 2002**). Ennek során a talajmintákban megbecsültük az egyes morfológiai típusokhoz tartozó mikorrhiza végeknek az összes mikorrhizált gyökérvéghez viszonyított arányát. Hangsúlyozzuk azonban, hogy az így kapott eredményeket a mikorrhizák mozaikszerű térbeli elterjedése miatt nem vonatkoztathatjuk a vizsgált területek egészére, csupán magára a talajmintára. Arról azonban ezek az adatok is nyújtanak némi támpontot, hogy az adott ektomikorrhiza mennyire tömeges vagy ritka a területen, különösen, ha több talajmintában és több egymás utáni mintavételi időpontban hasonló gyakorisági értékeket mutat.

Az alábbi négy *abundancia-kategóriát* állítottuk fel:

A – minor komponens: a mikorrhizált gyökérvégek kevesebb, mint 10 %-át teszi ki;

B – kisebbségi kodomináns: a mikorrhizált gyökérvégek 10-50 %-át teszi ki;

C – többségi kodomináns: a mikorrhizált gyökérvégek 50-90 %-át teszi ki;

D – domináns: a mikorrhizált gyökérvégek több, mint 90 %-át teszi ki

Megállapítottuk, hogy a tomentelloid ektomikorrhizák minden vizsgált erdőtípusban, valamennyi talajmintában megtalálhatók voltak. Az abundancia százalékos értékei tág határok között (1-90%) változtak, de leggyakrabban a minor komponens és a kisebbségi kodomináns kategóriákba estek, kivéve a *T. stupos*a tölgyekkel alkotott mikorrhizáit, amelyek a többségi kodomináns és domináns értékeket is elérték. A minták többségében azonban a tomentelloidok átlagosan az összes mikorrhizált gyökérvég 5 és 20%-át képviselték. Ezek az értékek magasabbak, mint amiket eddig az irodalomból nyitvatermő gyökerekről publikáltak (**Köljalg és mts. 2000**). Vizsgálataink alátámasztják azt a feltevést, hogy a mérsékelt övi lombos erdőkben a tomentelloid mikorrhizák aránya magasabb a fenyvesekben megfigyelhetőnél és feltehetően szerepük is fontosabb ezen erdei ökoszisztémák diverzitásának és egyensúlyának biztosításában (**Jakucs és mts. 2005b**).

## 6. Élettani vizsgálatok ektomikorrhizaképző gombatorzseken

A Budapest környékéről és az Őrségből gyűjtött, termőtestekből izolált mikorrhizaképző gombatorzsek közül a *Paxillus involutus*, a *Leccinum duriusculum* és a *Thelephora terrestris* micélium-tenyészetével végeztünk élettani vizsgálatokat. A mikorrhizálás szempontjából legfontosabbnak ítélt paraméterek a növekedési erély foszfátszegény táptalajon, valamint a stressztűrés két fontos indikátora a malondialdehid (MDA) tartalom, és a szuperoxid diszmutáz (SOD) aktivitás. Az alkalmazott tápoldat a növénynevelésben elterjedten használt ¼ Hoagland oldat, volt, melyben a teljes foszfát tartalmat 2,4 mM-ra csökkentettük, s a tápoldatot 5 g/l glükózzal egészítettük ki. A stresszhelyzetet az oxigén szint csökkentésével szimuláltuk, ami közel áll a szilárd közegen végzendő mikorrhizálási kísérleteknél várható körülményekhez.

Az oxidatív stresszt indikáló SOD aktivitás a vizsgált törzseknél eltérő mértékű volt. A kontroll tenyészethez (K) viszonyítva jelentősen megnövekedett a MnSOD aktivitás (I.) a PAX2 és PAX3 tenyészetekben, míg a CuZnSOD (II.) és a monomerSOD (III.) aktivitás a PAX3 és PAX4 tenyészetekben a legjelentősebb. A sejten belüli (esetünkben intramiceliális) oxidatív stressz mértékének megítélésében a CuZnSOD aktivitás a legfőbb indikátor, mivel ez a citoplazmába kikerült reaktív oxigénformák mennyiségével arányos.

## 6. Ektomikorrhiza tenyészetek létrehozása

A mesterséges mikorrhizák létrehozását laboratóriumi körülmények között, mikroszaporított facsemetéken nevelve a PAX1, Lec2 és a Tel1 jelű *Thelephora terrestris* izolátumokkal valósítottuk meg.

A mikroszaporított *Populus glauca* és *Populus alba* növénykéket a kondicionálás után kezdtük növényházban nevelni úsztatott folyadékkultúrában (¼ Hoagland oldat, melyben a teljes foszfát tartalmat 2,4 mM-ra csökkentettük, és a tápoldatot 5 g/l glükózzal egészítettük ki).

A kezelést megelőzően 1 hétig neveltük a növényeket inert szilárd közegben (égetett agyaggolyón), melyet a fenti tápoldattal igény szerint nedvesítettünk. Mivel a gombák a folyadékfázisból vesznek fel tápanyagot, de a szilárd fázisban növekszenek jobban, a növénynevelő edényeket azonos magasságig töltöttük fel tápoldattal. Az inokulumot a szilárd- és folyadék fázis határán helyeztük el a fiatal gyökerek közelében.

A tenyészedenyek egy részét folyadékkultúrából származó inokulummal oltottuk be, növényenként 3 ponton a gyökérzet különböző részein. Hasonló elrendezésben vittünk fel szilárd kultúrából származó agar kockákat is a növények gyökerére.

A kultúrákat 6-héten át neveltük növényházban 10/14 órás fotoperiódus, 100  $\mu\text{E}$  fényintenzitás mellett 25  $^{\circ}\text{C}$ -on, 70% relatív páratartalmú légtérben.

Ezt követően minden variánsból 2-2 növény gyökérzetét átvizsgáltuk fénymikroszkóppal a mikorrhizálás előrehaladásának értékelésére. Ebben a szakaszban kialakult mikorrhiza köpenyt nem találtunk, a megvizsgált gyökér részletek felületén gyakran találtunk eltérő vastagságú hifákat, melyek ebben az összehasonlításban megegyeztek a kezelésre használt törzsek hifáival. Egyes vizsgált variánsokban a gyökérfelszín erőteljes kolonizálását figyeltük meg.

Az értékelést követően a növényeket műanyag konténerbe helyeztük át, ahol a közeg Futorral (mész-tartalmú adalék) kiegészített virágföld/tőzeg keverék volt. Az átültetéssel egy időben a kezelést folyékony – és szilárd közegről származó inokulummal megismételtük. A növényeket árnyékolt, nyitott sátrakban szabadföldön helyeztük el, ahol napi 3 alkalommal kaptak permetező öntözést. Ebből a 6x6 növényből három példány gyökérzetét vizsgáltuk át a kiültetést követő 3. héten. A növények gyökérzete egészséges volt, a gyökerek felszínén helyenként hifákat azonosítottunk, de az inokulumok szétterjedése még részleges volt. Kialakult mikorrhiza köpenyt nem találtunk. Mivel a micélium terjedése a közegben lassú, az átvizsgálást követően a kultúrák rendszeres öntözését kezdtük el glükóz tartalmú Hoagland oldattal.

## 8. Konferenciárészvétel

A konferenciákon előadott szóbeli és poszter-prezentációk adatait a publikációkban soroljuk fel. Munkacsoportunk a pályázat témakörében végzett munkáról a következő hazai és nemzetközi konferenciákon számolt be:

7th International Mycological Congress, Oslo, 11-17. 08. 2002

II. Magyar Mikológiai Konferencia, Szeged, 2002 05. 29-31.

Magyar Mikroszkópos Társaság Konferenciája, Balatonalmádi 2003 05. 29-30.

VI. Magyar Ökológus Kongresszus, Gödöllő, 2003 08. 27-29.

14th Internatnl. Congr. Hungarian Society for Microbiology, Balatonfüred, Oct. 9-11, 2003

Magyar Mikrobiológiai Társaság 2004 évi nagygyűlése. Keszthely 2004 október 7-9.

III. Magyar Mikológiai Konferencia, Mátraháza, 2005 május 26-27.

1st Central European Forum for Microbiology. Keszthely, October 26-28, 2005

## 9. Az eredmények hasznosulása az egyetemi oktatásban

A kutatómunka eredményei a mikorrhiza témában dolgozó hallgatók munkája révén közvetlenül az oktatásban is hasznosult. A következő hallgatói munkák készültek el, illetve vannak folyamatban:

Erős-Honti Zsolt: Ökológiai szempontból jelentős gombacsoportok molekuláris taxonómiai vizsgálata (Biológus Tudományos Diákköri Konferencia, Pécs 2005, 1. díj)

Szakedolgozatok:

Erős-Honti Zsolt: Ektomikorrhizák morfológiai és molekuláris taxonómiai vizsgálata

Ganyec Szilvia: *Tomentella* ektomikorrhizák morfológiai és anatómiai vizsgálata

## 10. Irodalomjegyzék

Agerer, R. (1991) Characterization of ectomycorrhiza. In Norris JR, Read DJ, Varma AK (eds.) Techniques for the study of mycorrhiza: Methods in Microbiology 23: 25-73.

Brand, F. (1991) Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica*. Charakterisierung und Identifizierung, ökologische Kennzeichnung und unsterile Kultivierung. Libri Botanici.2. IHW-Vlg. 1991

Comandini, O., Pacioni, G., Rinaldi, A. C. (1998) Fungi in ectomycorrhizal associations of silver fir (*Abies alba* Miller) in Central Italy. Mycorrhiza 7: 323-328

Dahlberg, A., Jonsson, L., Nylund, J-E. (1997) Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. Can. J. Bot. 75: 1323-1335

Erland, S., Taylor, A.F.S. (1999) Resupinate ectomycorrhizal fungi. In: Cairney J.W.G., Chambers S.M. (eds.) Ectomycorrhizal fungi. Key genera in profile. pp. 347-363. Springer Verlag, Heidelberg.

Felsenstein, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 39: 783-791.

Gardes, M., Bruns, T.D. (1996) Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. Can. J. Bot. 74: 1572-1583

Jakucs E, Kovács G M., Agerer R, Romsics C, Erős Z. (2005) Morphological-anatomical characterization and molecular identification of *Tomentella stuposa* ectomycorrhizae and related anatomotypes. Mycorrhiza 15: 247-258



- Jakucs E, Kovács GM, Szedlay Gy, Erős-Honti Zs. (2005) Morphological and molecular diversity and abundance of tomentelloid ectomycorrhizae in broad-leaved forests of the Hungarian Plain. *Mycorrhiza* 15: 459-470
- Jakucs, E. (2002) Ectomycorrhizae of *Populus alba* L. in South Hungary. *Phyton* 42: 199-210
- Jakucs, E. (2002) *Tomentella pilosa*. In: Agerer, R. (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. plate 141. Einhorn Vt. GmbH, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs, E. (2002) *Tomentella subtetacea*. In: Agerer, R. (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. plate 147. Einhorn Vt. GmbH, Schwäbisch Gmünd
- Jakucs, E., Agerer, R. (1999) *Tomentella pilosa* (Burt.) Bourdot & Galzin + *Populus alba* L. Descriptions of Ectomycorrhizae 4: 121-126
- Jakucs, E., Agerer, R., Bratek, Z. (1997): "*Quercirhiza fibulocystidiata*" + *Quercus* spp. Descriptions of Ectomycorrhizae 2: 67-72,
- Jakucs, E., Agerer, R., Bratek, Z. (1998): *Quercirhiza fibulocystidiata*. In: Agerer, R. (ed.) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, plate 132, Schwabisch Gmünd
- Jakucs, E., Agerer, R.. 2001. *Tomentella subtetacea* Bourdot& Galzin + *Populus alba* L. Descriptions of Ectomycorrhizae 5: 213-219.
- Jakucs, E., Csiha, I. (2002-2004) Ektomikorrhiza vizsgálatok alföldi tölgyesekben. Erdészeti Kutatások, 91: 39-49.
- Kaldorf, K., Renker, C., Fladung, M., Buscot, F. (2004) Characterization and spatial distribution of ectomycorrhizas colonizing aspen clones released in an experimental field. *Mycorrhiza* 14: 295-306.
- Kernaghan, G. (2001) Ectomycorrhizal fungi at tree line in the Canadian Rockies II. Identification of ectomycorrhizae by anatomy and PCR. *Mycorrhiza* 10: 217-229
- Kovács, G.M., Rudnóy S., Vágvölgyi C., Lásztity, D., Rácz, I., Bratek, Z. (2001) Intraspecific invariability of the ITS region of rDNA of *Terfezia terfezioides* in Europe. *Folia Microbiol.* 46: 423-426.
- Köljalg, U., Dahlberg, A., Taylor, A.F.S., Larsson, E., Hallenberg, N., Stenlid, J., Larsson, K-H., Fransson, PM., Karen, O., Jonsson, L. (2000) Diversity and abundance of resupinate theleporoid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forests. *Molecular Ecology* 9: 1985-1996.
- Köljalg, U., Jakucs, E., Bóka, K., Agerer, R. (2001) Three ectomycorrhizae with cystidia formed by different *Tomentella* species as revealed by rDNA IST sequences and anatomical characteristics. *Folia Cryptog. Estonica* 38: 27-39

- Kraigher, H; Agerer, R; Javornik, B. (1995) Ectomycorrhizae of *Lactarius lignyotus* on Norway spruce, characterized by anatomical and molecular tools. *Mycorrhiza* 5:175-180
- Kranabetter, J. M., Wylie, T. (1998) Ectomycorrhizal community structure across forest openings on naturally regenerated western hemlock seedlings. *Can. J. Bot.* 76: 189-196
- Posada, D., Crandall, K.A. (1998) MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14 (9): 817-818.
- Pritsch, K., Munch, J. C., Buscot, F. (1997) Morphological and anatomical characterization of black alder *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Ectomycorrhizas. *Mycorrhiza* 7: 201-216.
- Saitou, N., Nei, M. (1987): The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406-425.
- Smith, S.E., Read, D.J. (1997 *Mycorrhizal symbiosis*. 2. kiadás Academic Press, London.
- Swofford, D.L. (2003) PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taylor, D.L., Bruns, T.D. (1999) Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: minimal overlap between the mature forest and resistant propagule communities. *Mol. Ecol.* 8: 1837-1850

## 11. Köszönetnyilvánítás

Köszönjük az OTKA Kuratóriumnak, hogy munkánkat támogatásban részesítette, amely nélkül nem érhattük volna el a fent ismertetett eredményeket és elismerésünket fejezzük ki valamennyi döntéshozónak, bizottsági tagnak és bírálónak a hazai alap kutatások fejlesztésére irányuló erőfeszítéseikért.