

A talajlakó állatok és az endomikorrhiza-gombák közötti kapcsolatok szerepe a növények tápanyagellátásában

A Föld légköri változásai jelentősen átalakítják Európa klímáját. Az évi átlagos talajfelszíni hőmérséklet például várhatóan 1–3,5 °C-kal növekszik 2100-ig (WATSON et al., 1998). Bár a nézetkülönbségek az időjárás változásainak hosszú távú előrejelzésével kapcsolatban gyakran jelentősek, abban a legtöbbben egyetértenek, hogy az elkövetkező években és évtizedekben jelentősen megnő az eddig szokatlannak tartott időjárási jelenségek gyakorisága. Gyakrabban lesz például hirtelen hőmérsékletváltozás, jelentős csapadék, ill. szárazság. Ezek a jelenségek kétségtelenül nagy befolyást gyakorolnak majd a talajok fizikai, kémiai és biológiai jellemzőire, valamint a talajok biológiai folyamataira. Következésképpen megváltoznak a talaj életközösségei, aminek közvetlen hatásai lesznek majd a növénytermesztésre is (STANNERS & BOURDEAU, 1995). Ilyen körülmények között a mikorrhiza-gombák tevékenységének jelentősége növekedik a mezőgazdaságban is.

Az arbuskuláris mikorrhiza- (AM-) gombák hatása a növényi produkcióra

A mikorrhiza-gombák rendkívül elterjedtek a talajban. A szárazföldi növények 80–90 %-a él szimbiotikus kapcsolatban valamilyen mikorrhiza-gombával (MALLOCH et al., 1980; JAKUCS, 1996, 1999a,b). Többféle növény–mikorrhiza-gomba szimbiózis típus létezik. Elterjedtek a fák gyökereit kívülről borító ektomikorrhiza-gombák (JAKUCS, 1999a,b, 2002), de leggyakoribbak a hifafonalaikkal a gyökérszövetbe hatoló endomikorrhiza-gombák. A gyökerek kolonizációjának mértékét befolyásolja a gazdanövény és az arbuskuláris mikorrhiza- (AM-) gomba faji összetétele, valamint a környezet. A talajban élő állatok különböző direkt és indirekt hatásokon keresztül befolyásolhatják az AM-gomba kolonizációjának mértékét, a mikorrhiza térbeli elterjedését. Az AM-gomba spórái és externális hifái fontos táplálékforrást jelentenek a talaj mikofág állatainak. A talajlakó állatok két módon tudják befolyásolni a növényi tápanyagfelvétel folyamatait az AM-gombákon keresztül. Egyfelől a táplálkozásukkal hatással vannak az externális hifák eloszlására, denzitására és növekedésére, másrészt terjesztik az AM-gombákat a talajban. A mikorrhiza-gomba eloszlásának, növekedésének és kolonizációjának befolyásolásán keresztül a talajlakó állatok hatással vannak a növények víz- és tápanyagfelvételére és így a növekedésükre. Mivel az AM-gomba externális hifahálózata jelentősen hozzájárul a növény PO_4^{2-} , NH_4^+ , K^+ , Ca^{2+} , SO_4^{2-} , Cu^{2+} és Zn^{2+} -felvételéhez (MARSCHNER & DELL, 1994), az AM-gomba externális hifahálózatának megszakítása,

vagy eltávolítása jelentősen befolyásolhatja a növény tápanyagellátását, különösen extrém időjárási viszonyok között. A mikorrhiza azonban nem csak segítheti, de gátolhatja is egyes elemek (pl. mangán) felvételét a talajból, amely folyamatnak fontos szerepe van a nehézfémek okozta toxikózis kivédésében (POSTA et al., 1994).

A mikorrhiza-gombával kapcsolatban lévő növényben fiziológiai és morfológiai változások indukálódnak. A mikorrhiza kapcsolat kedvező hatása a növények tápanyagfelvételére és növekedésére régóta ismert tény. Egy adott növényfaj mikorrhizált és nem-mikorrhizált egyedei között számos vonatkozásban találunk különbségeket. A mikorrhizált egyedek szárazságtűrőbbek, mint nem-mikorrhizált fajtársaik (BETHLENFALVAY et al., 1988). A jelenség magyarázata, hogy a gombák externális hifahálózata a növények gyökerei számára hozzáférhetetlen talajrészek, a mikroaggregátumokba zárt víz feltáráására és felvételére is képesek. Az endomikorrhiza-gombák hatását a növények tápanyagfelvételére sokan vizsgálták. P-hiányos talajban háromszoros, foszforban gazdag talajban kétszeres különbséget találtak a mikorrhizált és nem-mikorrhizált növények között (POSTA & FÜLEKY, 1997a,b). Mikorrhiza-gombák jelenlétében növekszik a növények ellenálló képessége a kórokozókkal szemben, amit egyes szerzők a fokozott tápelemfelvételre (SMITH & KAPLAN, 1988), mások a rizoszférában bekövetkező változásokra vezetnek vissza (PINOCHET et al., 1993). Az említett pozitív hatások azt eredményezik, hogy a mikorrhizált növények hajtásainak száraztömege nagyobb, mint nem-mikorrhizált fajtársaiké (KAISER & LUSSENHOP, 1991; WARNOCK et al., 1982; BIRO et al., 2000). Laboratóriumi körülmények között az AM-gomba externális hifákon keresztül történő anyagfelvételének maximális értékei foszfor esetében a teljes elemfelvétel 80 %-át, nitrogén esetében 25 %-át érték el (MARSCHNER & DELL, 1994). Az eddigi eredmények azt mutatják, hogy a mikorrhiza jelentősége elsősorban stresszhelyzetben (szárazság, tápanyaghiány) nagy és így napjaink változó időjárási viszonyai mellett szerepe egyre inkább előtérbe kerül. Ezen túl a mikorrhiza oltás fontos eszköz lehet a műtrágyázás káros hatásainak kivédésében, hiszen jelenlétében a P-trágyázás mértéke csökkenthető (POSTA, 1997; POSTA & FÜLEKY, 2000), a növények kórokozókkal szembeni ellenállása fokozható.

A növények és a mikorrhiza-gombák közötti kapcsolatok azonban hátrányosak is lehetnek, ha a fotoszintetizációval képződő cukrok mennyisége kicsi. A mikorrhiza-gombák biomasszája a gyökerek tömegének 20 %-át is elérheti. Ha a mikorrhiza jelentős mennyiségű kész tápanyagot von el a növényektől, akkor kapcsolata a növényekkel inkább parazitikus jellegű, mint mutualista. Az AM-gomba relatíve vastag falú, ellenálló spórái nagy sűrűségben találhatóak a legtöbb talajban. A spórák száma 1–2 db/g talajtól egészen 200-ig terjedhet a talajtípustól függően (RABATIN, 1980; ABBOTT & ROBSON, 1977). Az AM-gomba ennek megfelelően jelentős táplálékforrás a talaj mikofág élőlényei számára. A mikotróp fajok jelenléte, eloszlása, mennyisége csak a talajállatokkal való bonyolult kapcsolatrendszer elemzése után válik értelmezhetővé. A talaj faunája jelentős hatással van az AM-gomba fajok növekedésére és funkcióira és ezen keresztül a növényi produkcióra is (LUSSENHOP, 1992; FITTER & GARBAYE, 1994; GANGE & BOWER, 1997; GRIFFITHS & BARDGETT, 1997).

Az AM-gombák és a mikrofauna közötti kapcsolatok

Az endomikorrhiza és a mikrofauna, mint a fonálféreg (Nematoda) és egysejtűek (Protozoa) kapcsolatáról meglehetősen keveset tudunk. A legtöbb információ a növénypatogén fonálféreg és az AM-gomba kapcsolatáról áll rendelkezésünkre. Mindkettő a rizoszférában él, sőt az endopatogén fonálféreg esetében mindkettő a gyökér kortikális sejtjeit kolonizálja. A kapcsolat érdekességét az adja, hogy az AM-gomba segít a növényeknek tolerálni a növénypatogén fonálféreg károsító hatását (SITARAMAH & SIKORA, 1982; GRANDISON & COOPER, 1986), ami mezőgazdasági szempontból jelentős tény. A növények növekedése ezáltal nem csökken. Megfigyelhető az is, hogy az AM-gomba hatására csökken a növényeken az endoparazita fonálféreg sűrűsége, kevesebb lesz a tojások, a lárvák és az adultak száma (SALEH & SIKORA, 1984; COOPER & GRANDISON, 1986). A mikorrhiza fonálféregre gyakorolt hatása azonban függ az AM-gomba kolonizáció mértékétől. Csak bizonyos kolonizációs százaléknál felett figyelhető meg a fonálféreg számának csökkenése (SALEH & SIKORA, 1984; GRANDISON & COOPER, 1986). Az AM-gombával való oltás időpontja is fontos tényező. Amikor négy héttel a fonálféreg megjelenése előtt a növényeket előre beoltották AM-gombával, kisebb növénypatogén fonálféreg fertőzöttséget találtak és a férgek gyengébben fejlődtek, mint amikor szimultán oltást alkalmaztak (COOPER & GRANDISON, 1986). Ebben az esetben a növénypatogén fonálféreg elkerülték az AM-gombával kolonizált gyökérrészeket. A fonálféreg–mikorrhiza interakciók azonban nagyon specifikusak és erősen függenek a szimbiózisban résztvevő gazdanövény, fonálféreg és AM-gomba fajoktól valamint a talaj tápanyag-ellátottságától (INGHAM, 1988).

A vizsgálatok másik része a mikofág fonálféreggel foglalkozik, melyek közönséges lakói a rizoszférának. A mikofág fonálféreg jelentősen csökkentheti a mikorrhiza tápanyag-abszorbeáló képességét és ezen keresztül csökkentik a növények P- és N-felvételét. A mikorrhiza-gombák externális hifáinak fogyasztásával és/vagy darabolásával káros hatással lehetnek a mikorrhiza szimbiózisra és ezen keresztül a növényre (SALAWU & ESTEY, 1979; HUSSEY & RONCADORI, 1980). A kallusz-fonálféreg (*Aphelenchus avenae*) csökkentette az AM-gomba kolonizációt a földben termő here (*Trifolium subterraneum*) gyökerein, viszont elősegítette a növények növekedését. Ennek lehetséges oka, hogy a fonálféreg növelték a mineralizált tápanyagok mennyiségét a talajban (BAKHTAIR et al., 2001). A mikofág fonálféreg károsító hatása a legtöbb vizsgálatban csak extrém magas sűrűségben jelentkezik, ami rendszerint ritka a természetben.

Az AM-gombák és a mikroarthropodák

Az AM-gombának a növények produkciójára gyakorolt, számos esetben kimutatott pozitív hatásait több tényező befolyásolhatja szabadföldi körülmények között. Ide tartozik a talaj tápanyagszintje, a különböző növényi stresszfaktorok (pl. szárazság), a növényi betegségek, valamint a növény- és gombaevő állatok széles köre. Ez utóbbiak fontos csoportját alkotják a mikroarthropodák, elsősorban az ugróvillások (Collembola) és az atkák (Acari). A mikorrhizára gyakorolt hatással kapcsolatban szinte kizárólag az ugróvillásokról vannak információk. Különböző táplálkozású ugróvillás fajokat ismerünk, beleértve a ragadozókat is. A legtöbb faj táplálkozási spektruma széles, elfogyasztják a

különböző gombafajok spóráját, hifáját, zuzmókat, mohákat, növényi maradványokat, baktériumokat, algasejteket, fonálférgeket stb. (ANDERSON & HEALEY, 1972; BAKONYI et al., 1994; BAKONYI, 1998; GILMORE & POTTER, 1993). Ugyanakkor számos esetben mutattak ki táplálékpreferenciát is. A táplálékválasztásról a legtöbb faj esetében kevés adat áll a rendelkezésünkre, de úgy tűnik, hogy a fajok többsége preferálja a gombahifát, beleértve az AM-gomba hifát is, más táplálékkal szemben (LARSEN & JAKOBSEN, 1996; MOORE et al., 1987; THIMM & LARINK, 1995). Több vizsgálat is alátámasztja, hogy az ugróvillások a metabolikusan aktív hifákat jobban kedvelik az öreg vagy elpusztult hifáknál, sőt a *Folsomia candida* esetében egyazon faj spórája és hifája közötti preferenciában is találtak különbséget (MOORE et al., 1985). Az ugróvillások a különböző AM-gomba fajok között is válogatnak (MOORE et al., 1985; SERES et al., 2002). Az állatok kora szerint is találunk különbségeket, a fiatalok elsősorban a baktériumokat, míg a kifejlett állatok a gombákat részesítették előnyben (BAKONYI, 1989). Más szerzők a talajban élő szaprofita, nem mikorrhiza-gombák szerepét hangsúlyozzák, mivel a táplálkozási vizsgálatokban az ugróvillások ezeket preferálták az AM-gomba fajokkal szemben és a preferencia nem változott különböző ugróvillás sűrűség mellett sem (KLIRONOMOS & URSIC, 1998).

Ahogy az a táplálkozási vizsgálatok eredményei alapján várható, több tanulmány számol be arról, hogy az ugróvillások AM-gomba fogyasztása következtében a mikorrhiza kolonizáció csökken és ez a növények tápanyagfelvételére, növekedésére és termelésére is negatív hatással van (HODGE, 2000; FINLAY, 1985; MCGONIGLE, 1995; WARNOCK et al., 1982). Ugyanakkor laboratóriumi kísérletek eredményei szerint, ha az ugróvillások kis mértékben fogyasztották csupán a mikorrhiza-gombákat, az stimulálta a növények P-felvételét (FINLAY, 1985). Növekvő állatsűrűség ellenkező hatással járt. Hasonló eredményt kaptak a N-felvételre vonatkozóan is. Terepi vizsgálatok azonban a kérdéssel kapcsolatban még nem történtek.

A növények növekedésben, vagy termelésben kifejezett válasza a növekvő ugróvillás sűrűsége harang alakú görbével írható le, azaz volt egy olyan, a növények számára optimális ugróvillás sűrűség, amely mellett a mikorrhizáltság és ezzel együtt a növények növekedése a legmagasabb értéket adta (BAKONYI et al., 2002; GANGE & AYRES, 1999). A jelenség egyik oka lehet, hogy optimális ugróvillás sűrűség esetén az állatok rágása stimulálja a hifa növekedését. Ezen túl az állatok ürülékében található nitrogén és foszfor újra felvehetővé válik az AM-gombák és a növény számára (GANGE, 2000).

Vannak olyan kísérleti eredmények is, amelyek szerint az ugróvillások az AM-gombákkal szemben preferálják a konídiumos gombákat, és ha ilyenek is vannak a vizsgált rendszerben, inkább ezeket fogyasztják (KLIRONOMOS & KENDRICK, 1995, 1996; KLIRONOMOS & URSIC, 1998). A konídiumos gombák fogyasztásával és lebontásával egy alternatív táplálékforrást nyújtanak az AM-gombás növénynek. Ezzel szemben SÁRVÁRY és munkatársai (2000) táplálékválasztási vizsgálataikban arra az eredményre jutottak, hogy a *Hemileius initialis* páncélosatka faj nem részesíti előnyben a szaprofita gombákat a *Glomus macrocarpum* AM-gombával szemben.

Bizonyították továbbá, hogy noha az AM-gomba spórák túl nagyok ahhoz, hogy inaktív módon átjuthassanak az ugróvillások bélcsatornáján, az állatok jelenléte mégis elősegíti a növények kolonizációját (KLIRONOMOS & MOUTOGLIS, 1999; SERES et al., 2002). A terjesztés mechanizmusa és az, hogy a terjedésben az AM-gombák hifája, spórája vagy valamilyen egyéb képlet játszik-e szerepet még tisztázatlan. Elképzelhető, hogy a hifanövekedés stimulálásán keresztül fejtik ki az ugróvillások előnyös hatásukat

az újabb növények kolonizálásában és nem a spórák vagy hifafragmentumok átvitelével. Az ugróvillás fajok között is különbség mutatkozott abban, hogy milyen mértékben képesek elősegíteni az újabb növények kolonizációját (SERES et al., 2002).

Áttekintve az ugróvillás-AM-gomba interakciókat azt mondhatjuk, hogy az ugróvillások hatása a mikorrhiza növekedésére és funkcióira egy negatív-pozitív kontinuumon mozog. Az, hogy az adott esetben milyen hatást észlelünk, elsősorban az ugróvillások denzitásától függ (BAKONYI et al., 2002; GANGE, 2000). Túl alacsony sűrűség esetén a stimuláló hatás nem jut érvényre, magas sűrűség esetén pedig az ugróvillások gombafogyasztásának káros hatásai érvényesülnek.

Az AM-gombák és a makrofauna

A makrofauna tagjai – a nagyobb ízeltlábúak (ászkák, ikerszelvényesek, bogarak), a giliszták és a kisemlősök – kiemelkedő szerepet játszanak a talajéletben, elsősorban a talaj szerkezetére gyakorolt hatásukkal. Az AM-gombák terjesztő képletei a talaj alatti régióban képződnek, így logikusnak tűnik a feltételezés, hogy a talaj szerkezetét jelentősen befolyásoló állatok fontos szerepet játszanak a terjesztésükben.

DOWDING (1959) volt az első, aki beszámolt arról, hogy a rágcsálók gyomra AM-gomba spórákat tartalmaz. A spórák eredetéről az volt a feltételezése, hogy azok a kisemlősök táplálékát képező, gombafogyasztó gerinctelenekkel kerültek oda. További vizsgálatok is azt mutatták, hogy különböző kisemlősök gyomrában vannak AM-gomba spórák (WHITAKER, 1962) és ezek a bélcsatornán való átjutás után is megőrzik életképességüket (TRAPPE & MASER, 1976). RABATIN (1980) vizsgálatai szerint a talajban található AM-gomba spórák száma szezonális változást mutat, ami a makrogerinctelenek és a kisemlősök spórafogyasztásának következménye. A makrofauna tagjainak jelenléte az AM-gomba spórák számát negyedére vagy akár a felére is csökkentheti egy éven belül.

Egy másik vizsgálatban talajcsapdával gyűjtött állatok béltartalmát vizsgálták át és a gyűrűsférgekben talált AM-gomba spóra diverzitás és sűrűség mutatkozott a legnagyobb az összes állatcsoport között (RABATIN & STINNER, 1988). A gyűjtött gyűrűsférgék 97 %-a tartalmazott AM-gomba spórákat. A spórák száma 2 és 25 között változott állatonként. Több tanulmány is azt hangsúlyozza, hogy az AM-spórák terjesztésében a gyűrűsférgék a legfontosabb terjesztő szervezetek (RABATIN & STINNER, 1991; GANGE, 1993). A makrofauna egyéb tagjai közül az ászkák (Isopoda) bélcsatornájából mutattak ki AM-gomba spórákat, melyek több mint fele életképesnek bizonyult (WALLWORK, 1970). Az előzőleg mikorrhizált gyökérrel táplált ászkák (Isopoda) és ezerlábúak (Diplopoda) ürülékével sikerült kezdeti fertőzést létrehozni nem-mikorrhizált növényeken (RABATIN & STINNER, 1988).

A táplálékláncon keresztül a ragadozó futóbogarak tápcsatornájába is eljuthatnak a spórák, azonban itt természetesen kisebb számban találhatóak. Futóbogarak 13 %-a tartalmazott AM-gomba spórákat (RABATIN & STINNER, 1988, 1991), ami származhatott közvetlen felvételtől, vagy más gerinctelenek elfogyasztásából. A futóbogarak és a kisemlősök, nagy mozgási aktivitásuk miatt széles körben terjeszthetik a tápláléklánc több lépcsőjén átjutott AM-gomba spórákat. A makrofauna és az AM-gomba közötti interakciók tehát erősen befolyásolják az AM-gombák eloszlásának mintázatát, hosszabb evolúciós időtávlatokban is.

A földigiliszták tevékenységükkel jelentősen átalakíthatják a talajok szerkezetét. Mechanikai hatásuk és – valószínűleg – táplálkozásuk következtében gátolhatják a mikorrhiza-gombák kolonizációját a növények gyökerein (PATTISON et al., 1997). Laboratóriumi körülmények között az *Aporrectodea caliginosa* gyűrűsféreg mechanikai tevékenységének hatására csökkent a póréhagyma (*Allium porum*), mikorrhiza-gomba micélium rendszerén keresztül történő, ³²P-felvétele (TUFFEN et al., 2002).

Az AM-gombák és a növényevő állatok

GANGE és munkatársai (1994) azt találták, hogy a mikorrhiza-gombákkal történő oltás csökkenti a gyökérrágó *Otyorhynchus sulcatus* (Coleoptera) lárvák túlélését és a növekedési rátájukat. Amikor a lárvák közepes sűrűségben voltak jelen a mikorrhizált növényekre nem volt hatásuk, míg a nem-mikorrhizált növények biomasszája redukálódott a lárvák jelenlétében. Kiderült, hogy a mikorrhiza-gomba jelenléte kitolja a növények ellenállóképességének határait, csak nagyobb lárvasűrűség mellett jelentkezik a lárvák rágásának káros hatása a növényen.

Az AM-gomba jelenléte nem csupán a rizoszféra állatvilágára, de a növények leveleit fogyasztó állatokra is hatással van. A kapcsolódó kísérleti eredmények azonban meglehetősen ellentmondásosak. GOVERDE és munkatársai (2000) laboratóriumi kísérletben vizsgálták az AM-gomba jelenlétének hatását a *Polyommatus icarus* (Lycaenidae) nevű lepkefaj lárváinak túlélésére. Eredményeik azt mutatták, hogy a lárvák túlélése és a harmadik stádiumú lárvák tömege magasabb volt, ha azok mikorrhizált növényeken nevelkedtek. Nagyobb volt a lárvák túlélése akkor, ha a növényeket csak egy-egy AM-gomba fajjal oltották be és alacsonyabb, ha két faj inokulumjainak keverékét használták. Ismertek vizsgálatok, amelyekben negatív összefüggés adódott az AM-gomba jelenléte és a hajtásokon táplálkozó rovarok növekedése, túlélése között (GANGE, 2001); vagy mind a két trend megfigyelhető volt, attól függően, hogy milyen növényevő fajokkal dolgoztak a vizsgálatban (GANGE & WEST, 1994). Az bizonyos, hogy a mikorrhizáltság a hajtások C/N arányának növekedését eredményezi és ez a generalista táplálkozású rovarok számára kedvezőtlen. A növények az AM-gomba segítségével nagyobb mennyiségű tápanyagot tudnak felszívni a talajból és így kémiai védekezőképességük növekszik a növényevőkkel szemben.

Az ugróvillások indirekt módon – a föld feletti növényevő populációk létszámára gyakorolt hatásukon keresztül is – befolyásolhatják a növények növekedését. Ha a *Heteromurus nitidus* és *Onychiurus scotarius* egyedek voltak jelen fehér here (*Trifolium repens*) kísérleti talajában, akkor az őszibarack-levéltetű (*Myzus persicae*) populációk reprodukciója átlagban 45 %-kal csökkent (SCHEU et al., 1999). Ezzel ellentétes volt a hatásuk a nyári perjére (*Poa annua*), mert ezen a növényen az ugróvillások hatására a levéltetvek reprodukciója a háromszorosára nőtt. A jelenséget kiváltó okok még nem ismertek, de maga a jelenség megint mutatja, hogy a föld feletti és a föld alatti folyamatok szoros kapcsolatban állnak egymással.

A növényi tápanyagellátás és produkció változása a talajlakó állatok közvetett hatására

A talajban élő állatok hatására az AM-gomba elterjedése és az AM-gomba gyökérkolonizációjának mértéke megváltozik, aminek hatása van a növényi növekedésre és produkcióra. Az ugróvillások AM-gomba fogyasztásának hatására csökken a gyökérkolonizáció mértéke, ami a növényi biomaszra csökkenését vonja maga után. WARNOCK és munkatársai (1982) azt találták, hogy a póréhagyma (*Allium porrum*) növekedését fokozta a mikorrhiza-gomba fertőzés, de a mikorrhiza és az ugróvillások együttes jelenlétében a növekedés a kontrollnövényekével volt azonos mértékű. FINLAY (1985) hasonló eredményekre jutott póréhagymával (*Allium porrum*) és vörös herével (*Trifolium pratense*) végzett kísérleteiben. Az ugróvillások száma emelkedett, ha az AM-gomba jelen volt a növények gyökerein, ami alátámasztja, hogy a mikorrhiza-gombák fontos táplálékforrások az ugróvillásoknak. Ha nem voltak állatok a rendszerben szignifikáns különbség mutatkozott a mikorrhizált és nem-mikorrhizált növények biomaszájában a mikorrhizáltak javára. Ez a különbség elmosódott az ugróvillások hatására, mivel azok elfogyasztották az externális hifákat. Érdekes eredménye a kísérletnek, hogy alacsony ugróvillás sűrűség mellett a hajtások P-tartalma emelkedett, míg magas sűrűség mellett csökkent. Szintén ilyen nem-lineáris hatást mutatott ki HARRIS & BOERNER (1990), valamint LUSSENHOP (1996) is. BAKONYI és munkatársai (2002) kimutatták, hogy létezik egy optimális ugróvillás sűrűség, ami mellett a mikorrhizáltság mértéke és a növények növekedése (kukorica, veres csenkesz) a legnagyobb. Az optimális sűrűséget 0,2–0,4 állat/g talajban határozták meg. Látható, hogy a növények biomaszájának változása a mikorrhiza-kolonizáció változását követi, ami viszont az állatok sűrűségének függvénye.

A növénypatogén fonálféreg hatását csökkenti a mikorrhiza jelenléte, ami a növények növekedésében is megnyilvánul. A legtöbb vizsgálatban a mikorrhiza-gomba és a fonálféreg együttes adásakor a növények növekedése rosszabb volt, mint a csak mikorrhizáltaké, de jobb, mint a kontrollcsoporté (GRANDISON & COOPER, 1986). A másik csoportba azok a vizsgálatok tartoznak, amelyekben a fonálféreg redukáló hatása kompenzálta a mikorrhiza jótékony hatását, így ezek a növények nagyobbak voltak, mint a csak fonálférget tartalmazó kezeléseknél, de alulmúlták a kontrollcsoport növényeit (INGHAM, 1988).

A talajlakó állatok hatása az AM-gombák és növények szimbiózisára változó klimatikus körülmények között

A klímaváltozásokra vonatkozó előrejelezések alapján várható, hogy a növényi gyökerek által felvehető tápanyagokban szegény talajokon, a szárazabb időszakokban az AM-gombák szerepe a növények víz- és tápanyagellátásában jelentősen megnő. Mivel a talajállatok szabályozzák a mikorrhiza-gombák növekedését és fejlődését, jelentőségük a növénytermesztésben fokozódik, amit nem lehet majd figyelmen kívül hagyni a talajművelési és növényvédelmi munkák során. Világos azonban az is, hogy a talajállatokat funkcióik alapján sem lehet egységes csoportnak tekinteni (1. táblázat). A mikrofauna jelenléte csökkenti az AM-gomba hatékonyságát a víz- és tápanyagfelvétel során. Ugyanakkor számítani lehet arra, hogy a mikorrhiza-rendszer fejlődésének elősegítésé-

1. táblázat

Különböző talajállatcsoportok legfontosabb hatásai az arbuszkuláris mikorrhiza- (AM-) gombára, valamint a növények víz- és tápelemfelvételére

Állatcsoport	Az állatok hatása	
	AM-gombára	Növény biomasszájára, víz- és elem-felvételére
Mikrofauna	Fogyasztásával csökkenti Kompetícióval kiszorítja	Csökkenti Csökkenti
Mezofauna	Mennyiségét szabályozza Terjeszti	Csökkenti, közömbös, növeli Növeli
Makrofauna	Hifahálózatot szétszakítja Terjeszti	Csökkenti Növeli

Megjegyzés: Természetesen számos más, kisebb jelentőségű hatás is létezik

vel a mikrofauna kártevő fajai ellen, természetserű védekezés lehetősége körvonalazódik. Úgy tűnik, hogy a mezofauna és a makrofauna jelenléte alapvetően kedvező a mikorrhiza-rendszer fejlődésére és működésére. A mezofauna tagjai jelentős szabályozó szerepet töltenek be. Ennek a szabályozásnak a részleteit azonban még alig ismerjük. A makrofauna tagjai a mikorrhiza terjesztésében fontosak, hiszen a talajban relatíve nagy távolságokra juttathatják el a mikorrhiza-képleteket. Viszont a talajszerkezet átalakításával, a mikorrhiza-gombák által kialakított hálózatot fizikailag tönkretelhetik. Erről a folyamatról, a mechanizmusok részleteiről keveset tudunk. A rendkívül bonyolult talajrendszerek megértéséhez további laboratóriumi és elsősorban többkomponensű terepvizsgálatok szükségesek.

Összefoglalás

A dolgozatban áttekintjük a talajban élő állatok és az arbuszkuláris mikorrhiza-gombák (AM-gomba) közötti sokféle kapcsolatrendszert. Várható, hogy a klímaváltozások következtében növekszik a száraz időszakok gyakorisága. Ilyen körülmények között a mikorrhiza-gombák jelentősége a növények tápanyag- és vízfelvételében a jelenlegi állapothoz képest növekedni fog.

Célunk, hogy bemutassuk az állatok hatását az AM-gombákra és ezen keresztül a növényi tápanyagfelvételre, valamint a növények növekedésére.

A különböző talajlakó állatfajok hatása az AM-gombákra egyidejűleg lehet pozitív és negatív is, ezért a hatások eredőjeként tapasztalt jelenségek magyarázata sokszor igen bonyolult.

Kulcsszavak: AM-gomba, talajlakó állatok, növények tápanyagfelvétele

Irodalom

- ABBOTT, L. K. & ROBSON, A. D., 1977. The distribution and abundance of vesicular-arbuscular endophytes in some Western Australian soils. *Australian Journal of Botany*. **25**. 515–522.
- ANDERSON, J. M. & HEALEY, I. N., 1972. Seasonal and interspecific variation in major components of the gut contents of some woodlands Collembola. *Journal of Animal Ecology*. **41**. 359–368.
- BAKHTAIR, Y. et al., 2001. Interactions between two arbuscular mycorrhizal fungi and fungivorous nematodes and control of the nematode with fenamifos. *Applied Soil Ecology*. **17**. 107–117.
- BAKONYI, G., 1989. Effects of *Folsomia candida* (Collembola) on the microbial biomass in a grassland soil. *Biology and Fertility of Soils*. **7**. 138–141.
- BAKONYI, G., 1998. Nitrogen turnover of *Sinella coeca* (Collembola: Entomobryidae). *European Journal of Entomology*. **95**. 321–326.
- BAKONYI, G., DOBOLYI, C. & LE, B. T., 1994. ¹⁵N uptake by collembolans from bacterial and fungal food source. *Acta Zoologica Fennica*. **194**. 136–138.
- BAKONYI, G. et al., 2002. Density-dependent regulation of arbuscular mycorrhiza by collembola. *Soil Biology and Biochemistry*. **34**. 661–664.
- BETHLENFALVAY, G. J. et al., 1988. Effects of drought on host and endophyte development in mycorrhizal soybeans in relation to water use and phosphate uptake. *Physiol. Plant*. **72**. 565–571.
- BIRO, B. et al., 2000. Interrelations between Azospirillum and Rhizobium nitrogen-fixers and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of alfalfa in sterile, AMF-free or normal soil conditions. *Appl. Soil Ecol.* **15**. 159–168.
- COOPER, K. M. & GRANDISON, G. S., 1986. Interaction of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and root-knot nematode on cultivars of tomato and white clover susceptible to *Meloidogyne hapla*. *Ann. App. Biol.* **108**. 555–565.
- DOWDING, E. S., 1959. The ecology of Endogone. *Trans. Br. Mycol. Soc.* **42**. 449–457.
- FINLAY, R. D., 1985. Interactions between soil micro-arthropods and endomycorrhizal associations of higher plants. In: *Ecological Interactions in Soil* (Eds.: FITTER, A. H. et al.) 319–331. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- FITTER, A. H. & GARBAYE, J., 1994. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil*. **159**. 123–132.
- GANGE, A. C., 1993. Translocation of mycorrhizal fungi by earthworms during early plant succession. *Soil Biology and Biochemistry*. **25**. 1021–1026.
- GANGE, A. C., 2000. Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. *Trends in Ecology & Evolution*. **15**. (9) 369–372.
- GANGE, A. C., 2001. Species-species responses of a root- and shoot feeding insect to arbuscular mycorrhizal colonization of its host plant. *New Phytologist*. **150**. (3) 611–618.
- GANGE, A. C. & AYRES, R. L., 1999. On the relation between arbuscular mycorrhizal colonization and plant 'benefit'. *Oikos*. **87**. 615–621.
- GANGE, A. C. & BOWER, E., 1997. Interactions between insects and mycorrhizal fungi. In: *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*. (EDS.: GANGE, A. C. & BROWN, V. K.) 115–132. Blackwell Science. Oxford.
- GANGE, A. C. & WEST, H. M., 1994. Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and foliar feeding insects in *Plantago lanceolata* L. *New Phytologist*. **128**. 79–87.
- GANGE, A. C., BROWN, V. K. & SINCLAIR, G. S., 1994. Reduction of black vine weevil growth by vesicular-arbuscular mycorrhizal infection. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **70**. 115–119.
- GILMORE, S. K. & POTTER, D. A., 1993. Potential role of Collembola as biotic mortality agents for entomopathogenic nematodes. *Pedobiologia*. **37**. 30–38.

- GOVERDE, M. et al., 2000. Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of a lepidopteran herbivore. *Oecologia*. **125**. (3) 362–369.
- GRANDISON, G. S. & COOPER, K. M., 1986. Interaction of vesicular–arbuscular mycorrhizae and cultivars of alfalfa susceptible and resistant to *Meloidogyne hapla*. *J. Nematology*. **18**. 141–154.
- GRIFFITHS, B. S. & BARDGETT, R. D., 1997. Interactions between microbe-feeding invertebrates and soil microorganisms. In: *Modern Soil Microbiology*. (Eds.: ELSAS, J. D., TREVORS, J. T. & WELLINGTON, E. M. H.) 165–181. Marcel Dekker Inc. New York
- HARRIS, J. L. & BOERNER, R. E. J., 1990. Effects of belowground grazing by collembola on growth, mycorrhizal infection, and P uptake of *Geranium robertianum*. *Plant and Soil*. **129**. 203–210.
- HODGE, A. 2000. Microbial ecology of the arbuscular mycorrhiza. *FEMS Microbiology Ecology*. **32**. 91–96.
- HUSSEY, R. S. & RONCADORI, R. W., 1980. Influence of *Aphelenchus avenae* on vesicular–arbuscular endomycorrhizal growth response in cotton. *J. Nematology*. **13**. 48–52.
- INGHAM, R. E., 1988. Interactions between nematodes and vesicular–arbuscular mycorrhizae. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. **24**. 169–182.
- JAKUCS E., 1996. Az ektomikorrhizák morfológiai vizsgálatának módszerei. *Mikológiai Közlemények*. **35**. 9–30.
- JAKUCS, E., 1999a. Fungal symbioses. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica*. **46**. 193–195.
- JAKUCS E., 1999b. A mikológia alapjai. ELTE, Eötvös Kiadó. Budapest.
- JAKUCS, E. 2002. Ectomycorrhizae of *Populus alba* L. in South Hungary. *Phyton*. (Megjelenés alatt).
- KAISER, P. A. & LUSSENHOP, J., 1991. Collembolan effects on establishment of vesicular–arbuscular mycorrhizae in soybean (*Glycine max*). *Soil Biology and Biochemistry*. **23**. 307–308.
- KLIRONOMOS, J. N. & KENDRICK, W. B., 1995. Stimulative effects of arthropods on endomycorrhizas of sugar maple in the presence of decaying litter. *Funct. Ecol.* **9**. 528–536.
- KLIRONOMOS, J. N. & KENDRICK, W. B., 1996. Palatability of microfungi to soil arthropods in relation to the functioning of arbuscular mycorrhizae. *Biology and Fertility of Soils*. **21**. 43–52.
- KLIRONOMOS, J. N. & MOUTOGLIS, P., 1999. Colonization of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbours as influenced by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility of Soils*. **29**. 277–281.
- KLIRONOMOS, J. N. & URSIC, M., 1998. Density dependent grazing on the extraradical hyphal network of the arbuscular fungus, *Glomus intraradices*, by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility of Soils*. **26**. 250–253.
- LARSEN, J. & JAKOBSEN, I., 1996. Effects of a mycophagous Collembola on the symbioses between *Trifolium subterraneum* and three arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. **133**. 295–302.
- LUSSENHOP, J., 1992. Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil. *Advances in Ecological Research*. **23**. 1–33.
- LUSSENHOP, J., 1996. Collembola as mediators of microbial symbiont effects upon soybean. *Soil Biology and Biochemistry*. **28**. 363–369.
- MALLOCH, D. W., PIROZYNSKI, K. A. & RAVEN, P. H., 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants (A review). *Proceedings of the National Academy of Science, USA*. **77**. 2113–2118.
- MARSCHNER, A. & DELL, B., 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*. **159**. 89–102.

- MCGONIGLE, T. P., 1995. The significance of grazing on fungi in nutrient cycling. *Canadian Journal of Botany*. **73**. (Suppl. 1.) 1370–1376.
- MOORE, J. C., INGHAM, E. R. & COLEMAN, D. C., 1987. Inter- and intraspecific feeding selectivity of *Folsomia candida* on fungi. *Biology and Fertility of Soils*. **5**. 6–12.
- MOORE, J. C., ST JOHN, T. V. & COLEMAN, D. C., 1985. Ingestion of vesicular–arbuscular mycorrhizal hyphae and spores by soil microarthropods. *Ecology*. **66**. 1979–1981.
- PATTISON, G. S., SMITH, S. E. & DOUBE, B. M., 1997. Earthworm *Aporrectodea trapezoides* had no effect on the dispersal of a vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus intraradices*. *Soil Biol. Biochem.* **29**. 1079–1088.
- PINCHET, J., CAMPRUBI, A. & CALVET, C., 1993. Effects of the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the growth of EMLA-26 apple rootstock. *Mycorrhiza*. **4**. 79–83.
- POSTA K., 1997. Az endomikorrhiza szerepe a környezeti stresszhatások kivédésében. *Agrokémia és Talajtan*. **46**. 359–369.
- POSTA, K. & FÜLEKY, GY., 1997a. Growth and phosphorus nutrition of mycorrhizal maize plants at different soil volumes and phosphorus supplies. *Acta Agronomica Hungarica*. **45**. 135–145.
- POSTA K. & FÜLEKY GY., 1997b. Foszfortrágyázás hatása a kukorica (*Zea mays*. L. cv. Pioneer) mikorrhizáltságára *Glomus mosseae* (Nicol. Gerd.) fertőzőskor. *Növénytermelés*. **46**. 573–582.
- POSTA, K. & FÜLEKY, GY., 2000. Phosphate activity in the rhizosphere and hyphosphere of maize induced by different phosphorus sources. *Bulletin of the Szent István University*. 55–67.
- POSTA, K., MARSCHNER, H. & RÖMHELD, V., 1994. Mangasen reduction in the rhizosphere of mycorrhizal and nonmycorrhizal maize. *Mycorrhiza*. **5**. 119–124.
- RABATIN, S. C., 1980. Factors influencing the distribution and activity of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in mesic herbaceous plant communities. PhD Thesis. University of Pittsburgh, PA.
- RABATIN, S. C. & STINNER, B. R., 1988. Indirect effects of interactions between VAM fungi and soil-inhabiting invertebrates on plant processes. *Agriculture, Ecosystem and Environment*. **24**. 135–146.
- RABATIN, S. C. & STINNER, B. R., 1991. Vesicular–arbuscular mycorrhizae, plant and invertebrate interactions in soil. In: *Microbial Mediation of Plant-Herbivore Interactions* (Ed.: BARBOSA, P., KRISCHIK, V.A. & JONES, C. G.) 141–168. John Wiley & Sons. Chichester.
- SALAWU, E. O. & ESTEY, R. H., 1979. Observations on the relationships between a vesicular–arbuscular fungus, a fungivorous nematode, and the growth of soybeans. *Phytoprotection*. **60**. 99–102.
- SALEH, H. & SIKORA, R. A. 1984. Relationship between *Glomus fasciculatum* root colonization of cotton and its effect on *Meloidogyne incognita*. *Nematologica*. **30**. 230–237.
- SÁRVÁRY M., BAKONYI G. & CLAASSEN, V. P., 2000. A *Hemileius initialis* (Acari: Oribatida) táplálékválasztása szaprofita és endomikorrhiza gombafajok jelenlétében. *Állattani Közlemények*. **85**. 53–58.
- SCHEU, S., THEENHAUS, A. & JONES, T. H., 1999. Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia*. **119**. 541–551.
- SERES A., BAKONYI G. & POSTA K., 2002. Ugróvillások (Collembola) szerepe a *Glomus mosseae* (Zygomycetes) terjesztésében. *Állattani Közlemények*. (Megjelenés alatt)
- SITARAMAIAH, K & SIKORA, R. A., 1982. Effect of the mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatus* on the host-parasite relationship of *Rotylenchus reniformis* in tomato. *Nematologica*. **28**. 412–419.
- SMITH, G. S. & KAPLAN, D. T., 1988. Influence of mycorrhizal fungus, phosphorous, and burrowing nematode interactions on growth of roughlemon citrus seedlings. *J. Nematol.* **20**. 539–544.

- STANNERS, D. & BOURDEAU, P. (Eds.) 1995. Europe's Environment. The Dobris Assessment. European Environment Agency, Copenhagen.
- THIMM, T. & LARINK, O. 1995. Grazing preferences of some collembola for endomycorrhizal fungi. *Biology & Fertility of Soils*. **19**. 226–268.
- TRAPPE, J. M. & MASER, C., 1976. Germination of spores of *Glomus macrocarpus* (Endogonaceae) after passage through a rodent digestive tract. *Mycologia*. **68**. 433–435.
- WALLWORK, J. A., 1970. *Ecology of Soil Animals*. McGraw-Hill, New York.
- TUFFEN, F., EASON, W. R. & SCULLION, J., 2002. The effect of earthworms and arbuscular mycorrhizal fungi on growth of and ³²P transfer between *Allium porum* plants. *Soil Biol. Biochem.* (In press).
- WARNOCK, A. J., FITTER, A. H. & USHER, M. B., 1982. The influence of a springtail *Folsomia candida* (Insecta, Collembola) on the mycorrhizal association of leek (*Allium porrum*) and the vesicular-arbuscular mycorrhizal endophyte *Glomus fasciculatus*. *New Phytologist*. **90**. 285–292.
- WATSON, R. T., ZINYOWERA, M. C. & MOSS, R. H., 1998. *The Regional Impacts of Climate Change: An Assessment Vulnerability. A Special Report by IPCC Working Group II*. Cambridge University Press. Port Chester, New York.
- WHITAKER, J. O., 1962. Endogone, Hymenogaster, and Melanogaster as small mammal foods. *Am. Midl. Nat.* **67**. 152–156.

Érkezett: 2002. április 16.

SERES ANIKÓ és BAKONYI GÁBOR

Szent István Egyetem,
Gödöllő

Postai cím:

SERES ANIKÓ, Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar, Állattani és Ökológiai Tanszék, 2103 Gödöllő, Páter Károly u. 1. *E-mail*: aseres@fau.gau.hu