



MIKOLÓGIAI KÖZLEMÉNYEK  
p 39-58.. Vol.36. No.2-3. 1997

## BEPILLANTÁS AZ ÜSZÖGGOMBÁK VÁLTOZATOS VILÁGÁBA ÉS ÚJ RENDSZERÉBE

VÁNKY Kálmán, Universität Tübingen, Botanisches Institut, Spezielle Botanik  
und Mykologie. Auf der Morgenstelle 1, D-72076 Tübingen, Németország  
TÓTH Sándor, Agrártudományi Egyetem, Növényteni Tanszék, H-2103 Gödöllő  
GÖNCZÖL János, Természettudományi Múzeum, Növénytár, H-1476  
Budapest, P.F. 222

**Kulcsszavak:** üszöggombák, gazdanövények, jellemzés, osztályozás  
**Keywords:** smut fungi, host plants, characterisation, classification:

Az üszöggombák (*Ustilaginomycetes*) a rozsdagombák (*Uredinomycetes*) mellett, az egyik legfontosabb növényparazita mikrogomba-csoport. Mintegy 1500 ismert fajuk 59 nemzetségbe sorolható. Megtalálhatók a világ minden olyan részén, ahol virágos növények előfordulnak, a tundráktól a trópusokig, a Holt tenger partjától az Andok hóhatáráig.

Hogyan ismerhetők fel az üszöggombák és miként lehet őket elkülöníteni más gombáktól? Mivel az üszöggombák növényeken élőködő, speciális betegségeket okozó mikroszkópikus gombák, ilyen betegségi tüneteket mutató növényeken kell keresnünk őket. (I. ÁBRA, A-G). De nem akármilyen, hanem csak magasabbrendű virágos növényeken. Tehát sem mohákon, sem harasztokon, sem pedig fenyőféléken nem fordul elő üszöggomba. Az azokról leírt, korábban üszöggombának vélt élőködőkről sorban kiderült (igen kevés kivétellel), hogy nem tartoznak az üszöggombák közé. A magasabbrendű virágos növények közül is csak lágyszárúakon található üszögök. A legtöbb üszöggomba - kb. 800 faj - a fűféléken (*Poaceae*) fordul elő, a palkaféléken (*Cyperaceae*) mintegy 160, a fészkes virágúakon (*Asteraceae*) kb. 80, a keserűfűféléken (*Polygonaceae*) 50 és a liliomféléken (*Liliaceae*) 35 üszögfaj ismert. A fennmaradó mintegy 275-375 faj több mint 70 különböző növény család tagjain osztozik.

Az üszöggombák vegetatív része szintelen, kétmagvú (dikariotikus) gombafonal (hypha) mely a növények szövetei között él, a gazdanövénytől táplálékot von el. Ilyen állapotban az üszöggombák szabad szemmel nem ismerhetők fel, csak mikroszkóppal és speciális festési technikák segítségével mutathatók ki.

Egyes üszöggomba csoportoknál az élősködő gombafonalak mindig csak a sejtek között, intercellulárisan találhatók és különleges, a sejtekbe hatoló szívó szerveket (haustoriumokat) fejlesztenek vagy nem. Más csoportoknál a gombafonalak a sejteken keresztül nőnek, intracellulárisan élősködve. Az utóbbi évek kutatásai a gazdanövény-parazita kapcsolat igen érdekes ultramikroszkópos morfológiai megnyilvánulási formáit és képződményeit mutatták ki, melyek jellemzőek az egyes üszöggomba csoportokra. (Többek között ezek ismerete alapján is készült el az üszöggombák új rendszere). Az egyedfejlődés későbbi fokán a gombafonalak a gazdanövény egy bizonyos szervében, az egész virágzatban, csak egyes virágokban, csak a magvakban vagy éppenséggel csak a porzók tokjaiban tömörülnek, attól függően, hogy melyik üszögfajról van szó. Az így, bizonyos helyeken, (a későbbi spóratelepekben) tömörült gombafonalak rövidesen spórákká, a spórák millióivá alakulnak át. Éppen e spóratömeg kialakulása az, ami szabad szemmel is elárulja az üszöggombák jelenlétét, sőt egyes esetekben még azt is, hogy melyik üszögfajról van szó. Például, a kukorica szárán megfigyelhető, gyakran ökölnagyságú, eleinte fehéres, később sötétbarna, porzódó daganatokat a kukorica golyvás üszögje, *Ustilago maydis* (DC.) Corda okozza. A búzakaralász összes virágját sötétbarna, porzódó spóratömeggé átalakító üszög a búza repülő üszögje, *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr. Ezzel szemben, a búza magvait átható szagú, sötétbarna, porzódó spóratömeget tartalmazó puffancsokká változtató üszög nem egy, hanem három különböző faj lehet. Ezeket egymástól a spórák falának díszítettsége (vagy annak hiánya) különíti el. Így a búza kőüszögjei közül a sima spórájú a *Tilletia laevis* Kühn. Hálósan díszítettek a *T. caries* (DC.) L.-R. & C. Tul. és a *T. contraversa* Kühn spórái. A hálózat lécei magasabbak a *T. contraversa* esetében. Ráadásul ezen utóbbi üszög rendszerint a gazdanövény csökevényes növést is okozza, innen a neve: törpecüszög.

Ezekből a példákból is kitűnik, hogy az üszöggombák meghatározásához nemcsak a gazdanövény és azokon előidézett tünetek, hanem az üszögspórák morfológiájának ismerete is elengedhetetlenül fontos. Ismerni kell a spórák méretét, színét, falvastagságát, díszítettségét stb., melyeket fénymikroszkóp segítségével, legjobban 1000-szeres nagyítással tanulmányozhatunk. Újabban a pásztázó elektronmikroszkóp finom felszíni részleteket is kimutató képeivel szokták kiegészíteni a fénymikroszkóppal nyert adatokat.

Azonban nem minden üszöggomba hoz létre tipikus üszögös, üszökhöz hasonló tüneteket a gazdanövényen. Egyes fajok sem nem sötét színűek, sem nem porzódóak, hanem csak jelentéktelen, alig észrevehető világos foltocskákat okoznak a gazdanövény levelein vagy szárán, ahol a különálló vagy tartós halmazokat képező spóracsoportok színtelenek és a gazdanövény szöveteibe vannak beágyazva annak elkorhadásáig. Azt, hogy ezek is üszöggombák, a spórák csirázásának milyensége mutatta ki.

Az üszöggombák spórái 4-5  $\mu\text{m}$ -tól 20-30(-50)  $\mu\text{m}$  átmérőjű, színes vagy színtelen, gömbölyded vagy szögletes, különálló vagy többé-kevésbé tartós halmazokat képező, sima, szemölcsös, tüskés, hálós, tekervényes vagy léces felszínű képletek (2. ÁBRA, A-O). Az üszögspóráknak kettős szerepük van: a gomba elterjesztése és a gomba mostoha körülmények közti életbentartása, átteleltetése vagy a száraz, forró évszak átvészélése. Kedvező körülmények között a spórák kicsíráznak. A csírázás eredményeként egy vékonyfalú, színtelen szerv, az u.n. basidium jön létre, melyen kisebb-nagyobb számban, haploid maggal rendelkező, vékonyfalú, színtelen, parányi spórák, a basidiospórák képződnek. Napjainkig attól függően osztották az üszöggombákat két családra (*Ustilaginaceae* és *Tilletiaceae*), hogy a basidium sejtekre osztott (phragmobasidium) és a basidiospórák a basidium oldalán keletkeznek, vagy a basidium osztatlan (holobasidium) és a basidiospórák ennek csúcsán képződnek. Ez a felosztás ma már elévültnek bizonyult. Ritkábban csírázáskor nem basidiospórák, hanem gombafonalak keletkeznek. Igen sok üszögfaj basidiospórái élesztőgombaként csíráznak és szaprofitaként tenyészetben vagy a természetben hosszú időn át élnek és szaporodnak. A basidiospórák gyakran kettésével egyesülnek és kétmagvú (dikariotikus) gombafonalat fejlesztenek, amelyek képesek megfertőzni a gazdanövény újabb nemzedékét.

Az üszöggombák a gazdanövényeken kisebb-nagyobb károsodásokat és elváltozásokat, pl. levélfoltokat, csíkokat, daganatokat okoznak, egyes gazda egyedeket teljesen el is pusztíthatnak, de nem az egész populációt. Igen gyakran egy nagy gazdanövény populációban is csak foltonként fordulnak elő üszögös növények. Azok, amelyek esetleg kipusztították gazdanövényüket, maguk is kihaltak. Tudni kell ugyanis, hogy a legtöbb üszöggomba fajspecifikus: csak egy bizonyos gazdanövény fajt képes megfertőzni. Más üszöggomba fajok képesek több, közeli rokonságban álló gazdanövény fajon élőszködni. Ezt tudva, bizonyos esetekben a segítségükkel meg lehet határozni a gazdanövény fajtát vagy rendszertani helyét. IVANOVA javasolta pl. a *Carex curvula* All. sás *Kobresia* nemzetségbe való áthelyezését, amit csak igen kevesen követtek. Az a tény, hogy a *Carex curvula* üszögje, az *Anthracoidea curvulae* Kukk. & K. Vánky igen közel áll a *Kobresia* fajok üszögjeihez, megerősíti IVANOVA javaslatának helyességét.

Az üszöggombáknál érdekes példáit találjuk a vizenövényekhez való alkalmazkodásnak. Ezek az üszögök a gazdanövény szöveteibe beágyazott tartós spórahalmazokat fejlesztenek. E spórahalmazok a spórákon kívül még steril, üres sejteket is és/vagy gombafonal szövedéket is tartalmaznak (3. ábra). A nyár folyamán vagy ősszel elhalt, spórahalmazokkal teli növényi részek lesüllyednek a tavak vagy mocsarak aljára és ott a tél folyamán elkorhadnak. A sok üres sejtet vagy hálózatot tartalmazó spórahalmazok kiszabadulva fogságukból, felemelkednek a víz felszínére, ahol levegő jelenlétében és megfelelő hőmérsékleten kicsíráznak és megfertőzik az ekkorra megjelent és növekedő gazdanövények új nemzedékét.

Aszerint, hogy ezekben a spórahalmazokban milyen helyet foglalnak el egymáshoz viszonyítva a spórák, a steril sejtek és/vagy gombafonalak szövédéke, vagy többféle steril sejt is előfordul, a következő nemzetségeket különítjük el: *Burrillia* Setchell (7 fajjal), *Doassansia* Cornu (19), *Doassansiopsis* (Setchell) Dietel (9), *Heterodoassansia* K. Vánky (4), *Nannfeldtiomyces* K. Vánky (2), *Narasimhan* Thirum. & Pavgi, emend. K. Vánky (1), *Pseudodoassansia* (Setchell) K. Vánky (1), *Tracya* H. & P. Sydow (2 fajjal).

Az *Anthracoidea* Bref. nemzetségbe tartozó üszöggombák (mintegy 70 fajjal) a palkafélék (Cyperaceae) több nemzetségébe tartozó igen sok faj makkocskái körül gömbölyded, néhány mm átmérőjű, koromfekete, kemény, faszénszerű spóratelepeket hoznak létre (1. ÁBRA, A). Jellemző erre a nemzetségre többek között, hogy a basidium csak két, elnyúlt sejtből áll, az üszögök phragmobasidiumai leggyakrabban négysejtűek. Az aránylag mélyebb vizekben, pl. tavak szélén élő sások (*Carex*) több *Anthracoidea* fajának spórái magas, lapított csúcsú, szegfejhez hasonló szemölcsessel vannak ellátva (2. ÁBRA, B). Ezen szemölcsök között megrekedt levegő a spórák vízfelszínen való tartását hivatott elősegíteni.

A spórák szelek általi elterjesztéséhez való alkalmazkodásként kell felfognunk az *Urocystis* Rabenh. nemzetség (mintegy 130 fajjal a legkülönbözőbb gazdanövény családok tagjain) spórahalmazainak szerkezetét. Itt a központi, sötét színű, vastagfalú, rendszerint kevés (1-5, ritkán nagyobb számú) spórát steril, üres, világos, vékonyabb falú gombasejtek veszik körül (2. ÁBRA, A), megkönnyítve a levegőben való lebegést, hasonlóan a pollenszemcséknél ismert jelenséghez.

Több üszöggomba, pl. a szegfűféléken (Caryophyllaceae) és más családok fajain élő *Microbotryum* Lév. emend. Deml & Oberw. fajok egy része spóráit a gazdanövény portokjaiban fejleszti ki a pollenszemcséket helyettesítve (1. ÁBRA, F). Ezeket az üszögöket arról ismerhetjük fel, hogy a beteg növények porzói nem sárgák, hanem lilásbarna színűek, "bepiszkitva" a virágszirmokat is.

A *Microbotryum* fajokról kimutatták, hogy spóráikat a szél mellett a virágokat felkereső rovarok is terjesztik, a beteg virágokból nem virágport hanem spórákat szállítva a gyakran nagyobb távolságokra található azonos gazdanövényekre és fertőzik meg azokat. Érdekes megemlíteni, hogy ha a *M. lychnidis-dioicae* (DC. ex Liro) Deml & Oberw. a kétlaki fehér mécsvirág (*Silene alba* (Miller) E. H. L. Krause) termős egyedeit fertőzi meg, akkor e növény minden virágjában a magházak csökevényesek maradnak, ugyanakkor az e virágokban található "alvó rügyekből" porzók fejlődnek s ezek portokjaiban a spórák milliói.

A *Tolyposporium* Woronin ex Schröter nemzetség 24 ismert faja palkafélék (Cyperaceae) és szittyófélék (Juncaceae) tagjain élőködnek s azok szöveteinek felszínén. legtöbbször a virágokban, fekete, szemcsésen porzódó, tartós spórahalmazokba csoportosuló spóratömegeket képeznek. Európából csak 3 fajuk ismert.

Tartós spórahalmazokba csoportosuló spórái vannak a mintegy 50 fajt számláló, legalább 15 családba tartozó gazdanövényeken élőködő *Thecaphora* Fingerh. nemzetség fajainak is. Itt azonban a spóratömeg nem fekete, hanem barna, s nem a gazdanövény különböző szerveinek felszínén képződik, mint a *Tolyposporium* esetében, hanem azok belsejében. Így pl. a *Thec. seminis-convolvuli* (Desm.) Ito szulák fajok (*Convolvulus arvensis* L.) és *Calystegia* fajok magvaiban hozza létre barna, szemcsésen porzódó spórahalmazait. A *Thec. trailii* Cooke spórái bogáncs (*Carduus*) és aszat (*Cirsium*) fajok virágfészkciben fejlődnek ki, míg a *Thec. solani* (Thurum. & O'Brien) Mordue spórái a burgonya gumóiban vagy a paradicsom szárán daganatokat képezve a gazdanövény szöveteiben, apró "fészkekben" jönnek létre és okozhatnak nagy károkat Dél-Amerikában. Európából még nem jelezték előfordulását. A *Thecaphora* fajok számos hüvelyes növény magvaiban fordulhatnak elő, de mivel a hüvely sokáig bezárva tartja a spórahalmazok tömegét, igen ritkán kerülnek szem elé és még ritkábban gyűjteménybe. A *Thecaphora* és *Tolyposporium* spóráinak csírázási típusa is eltérő.

Az üszöggombák egy kis csoportja, a rendszertanilag elszigetelten álló *Entorrhiza* Weber nemzetség, 8 ismert fajjal. Ezek spóráikat palkafélék (Cyperaceae) és szittyófélék (Juncaceae) gyökerein, kis daganatocskákban hozzák létre (l. ÁBRA, C). Mellettük százszor is elhaladhatunk mitsem sejtve jelenlétükről. E fajokra csak úgy bukkanhatunk rá, egy kis szerencsével, hogy a különben teljesen egészségesnek tűnő gazdanövényeket kiássuk, gyökereikről a földet óvatosan lemossuk és ekkor előtűnnek a gombostüfejni de olykor 1-1.5 cm hosszúságúra is megnövő, gömbölyded vagy hosszúkásan elnyúlt, gyakran ujjasan elágazódó, kezdetben fehéres, később barna, húsos daganatocskák, melyek sejtjei tele vannak világos, sárgás-barna színű, nem porzódó, vastagfalú spórával. A spórák csak tavasszal, a daganatok elkorhadása után, fogságukból kiszabadulva csíráznak. Csírázáskor minden spóra két egymásra merőleges harántfallal négysejtűvé válik, a basidium négy sejtjének megfelelően. Mind a négy, spórába zárt basidium sejtéből rövidebb-hosszabb szál nő ki, melyek csúcán 2-4, vékony, enyhén meggörbült vagy S alakú, esetleg csavarodó basidiospóra keletkezik, melyekből fertőzőképes gombaszál növekszik.

Szintelen, különálló (nem spórahalmazokba csoportosuló), a gazdanövény szöveteibe beágyazott spórákat képeznek az *Entyloma* de Bary fajok (mintegy 160), több mint 30 kétszikű családba tartozó gazdanövény nemzetség tagjain élőködve.

Ezek világosfehéres, sárgás vagy barna, jól elhatárolt vagy elmosódó szélű levélfoltokat képeznek, hasonlóan igen sok, más csoportba tartozó növényparazita gombához. Biztosan felismerni őket csak mikroszkópos vizsgálat útján lehet, kimutatva a spórákat (2. ÁBRA, E). *Entyloma* fajok ritkábban pörsenéseket is okozhatnak levélen, levélnyélen, és kivételesen daganatokat is a száron (1. ÁBRA, D). E nemzetségbe tartozik több dísznövényünk levélfoltokat okozó gombája is, pl. az *E. calendulae* (Oud.) de Bary a körömvirágon (*Calendula officinalis* L.), az *E. dahliae* H. & P. Sydow dália (*Dahlia*) fajokon, az *E. gaillardianum* K. Vánky a kokárdavirágon (*Gaillardia* spp.), vagy az *E. winteri* Linhart különböző sarkantyúvirág (*Delphinium*) fajok levelein.

A *Melanotaenium* de Bary nemzetség főleg abban különbözik az *Entyloma* fajoktól, hogy spórái sötét, barnásfekete színűek, és fekete foltokat és pörsenéseket képeznek levélen, száron, vagy daganatokat a gyökértörzsön. Folyamatban lévő ultrastruktúra- és molekuláris biológiai kutatások, valamint spóra csírázási vizsgálatok azt mutatják, hogy az ismert 26 *Melanotaenium* faj legalább fele nem tartozik e nemzetségbe. Magyarország területéről mindeddig nem kerültek elő sem az igen ritka *M. hypogaeum* (L.-R. & C. Tul.) Schellenb. a tátika (*Kickxia*) fajok gyökérdaganataiból (1. ÁBRA, E), sem pedig a *M. adoxae* (Bref.) Ito a pézsmaboglár (*Adoxa moschatellina* L.) száráról és gyökértörzséről.

A három ismert *Orphanomyces* Savile faj spóratelepei sás (*Carex*) fajok fiatal leveleinek felszínén képeznek fekete, eleinte összetapadó, majd szemcsésen porzódó bevonatot. Magyarországról csak egy faja ismert, az onnan leírt *O. hungaricus* K, Vánky & Gönczöl az éles sás (*Carex acuta* L.) leveleiről.

A palkafélékhez (*Cyperaceae*) tartozó sás (*Carex*), káka (*Scirpus*) és *Kobresia* fajok levelein jönnek létre a négy ismert *Schizonella* Schröter faj spóratelepei, rövidebb-hosszabb, az erekkel párhuzamosan futó, duzzadó, többé-kevésbé porzódó, fekete csikocskák formájában. Erre a nemzetségre jellemző, hogy a spórák kettesével keletkeznek és legtöbbször később is párosával összefüggve láthatók a mikroszkópban (2. ÁBRA, I).

Az *Ustacystis* Zundel nemzetség egyetlen faja, az Észak-Amerikából leírt *Ustacystis waldsteiniae* (Peck) Zundel, gyömbérgyökér (*Geum*) és *Waldsteinia* fajokon él. A spóratelepek a levelek finomabb, szélső ereiben jönnek létre, azok megduzzadnak, majd a levél fonákján felrepednek, gyakran Y-alakban elágazódó, barnás-fekete, porzódó csikokat képezve. A spórák egyesével is állhatnak, de legtöbbször kevés spórából álló halmazokat képeznek. Igen jellegzetes a spórák csírázása: egy kétsejtű basidium jön létre. A basidium sejtjeiből vagy egy-egy gombafonal nő ki vagy egy-egy nagy basidiospóra, vagy egyik sejtből az egyik,

másikból pedig a másik keletkezik. Európából csak Erdélyből, Kolozsvár mellől és Magyarországról, az Aggteleki cseppkő barlang közeléből került elő a Waldstein-pimpó (*Waldsteinia geoides* Willd.) gazdanövényen.

A már említett *Tilletia* L.-R. & C. Tul. nemzetség spóratelepei kizárólag fűféléken (*Poaceae*), kevés kivétellel azok magvaiban fejlesztik ki megduzzadt spóratelepeiket, a puffancsokat (1. ÁBRA, G), melyek világos vagy sötétbarna, porzódó, gyakran kellemetlen szagú (trimethylamin) spóratömeget tartalmaznak, szintelen, több-kevesebb steril sejttel keverten. A mintegy 120 ismert faja között néhány jelentős károkat is okozhat (pl. a búza és egyéb gabonafélék kőszögeji). E nemzetség elhatárolása a *Neovossia* Körn. nemzetségtől még nem megoldott probléma. A *Neovossia* fajok egyik jellegzetessége a spórákhoz kapcsolódó, hosszabb-rövidebb, szintelen függelék (2. ÁBRA, H). Sokan e nemzetségbe sorolják, többek között, a búza és a rizs meleg égövön található kórokozóit [*N. horrida* (Takah.) Padw. & Khan, *N. indica* (Mitra) Mundkur].

A népes *Sporisorium* Ehrenb. nemzetség fajai (mintegy 150) főleg trópusi fűféléken (*Poaceae*) élnek, de egyesek Európában is előfordulnak és néha jelentős károkat is okozhatnak. Jellemző rájuk, hogy a spóratelepek az egyes virágokban vagy az egész virágzatban jönnek létre. Kezdetben egy hártya (peridium) burkolja őket, amely felszakad és szabaddá teszi a többé-kevésbé laza spórahalmazok barna, porzódó tömegét, közöttük szintelen, steril sejtcsoportokkal. Ezek kiszóródása után a spóratelepekben visszamarad egy vagy több, rövid vagy hosszú, vastag vagy szálasan vékony, gazdanövény eredetű "oszlopocskák" (columella). Ide tartoznak, többek között, a cirok (*Sorghum*) fajokon élősködő *Sporisorium sorghi* Ehrenb. ex Link, *S. ehrenbergii* (Kühn) K. Vánky, *S. cruentum* (Kühn) K. Vánky és a *S. reilianum* (Kühn) Langdon & Fullerton. Ez utóbbi faj képes a kukoricát (*Zea mays* L.) is megtámadni. A kölesen (*Panicum miliaceum* L.) régebben nagy károkat okozhatott a *S. destruens* (Schlecht.) K. Vánky.

A felsorolást egy magyar vonatkozású nemzetséggel fejezzük be, a magyar botanika és mikológia egyik legkiválóbb alakja, MOESZ GUSZTÁV (1873-1946) tiszteletére leírt *Moesziomyces* K. Vánky ismertetésével. Ennek a nemzetségnek eddig csak két faja ismeretes. Az egyik egy trópusi növény (*Eriocaulon*, *Eriocaulaceae*) fajainak magvaiban, a másik, *M. bullatus* (Schröter) K. Vánky, különböző fűfélék (*Poaceae*) magvaiban hozza létre duzzadt, hártával borított, szemcsésen porzódó, barna spóratömeget tartalmazó spóratelepeit. Jellemző e nemzetségre, hogy a spórák tartós spórahalmazokat képeznek, nagyszámú, világos spórával, köztük számtalan, vékonyfalú, üres, steril sejttel.

Ezen rövid, válogatott példák felsorolásával érzékeltetni szeretnénk azt a nagy változatosságot, amit talán egyetlen más gombacsoporton belül sem észlelhetünk, ami annyira érdekessé és lenyűgözővé teszi az üszöggombákkal való foglalatosságot.

Végül bemutatjuk az üszögombák és hozzájuk közel álló gombák új, filogenetikai rendszerét, mely most áll kidolgozás alatt a tübingeni egyetemen. E rendszerben a magasabb egységeket a gombasejtek közötti válaszfalon található pórusnak, valamint a gazdanövény-parazita kapcsolat ultrastrukturájának, ezen konzervatív jellemvonásoknak a tanulmányozására alapozták, alátámasztva és kiegészítve bizonyos sejtmagrészek molekuláris biológiai vizsgálataival és azok egymás közötti összehasonlításával nyert adatokkal. Ezen új rendszer kidolgozásánál, az ultrastrukturális és molekuláris biológiai jellemvonások mellett, klasszikus mikológiai módszerekkel nyert adatokat (pl. a basidiumok morfológiája, stb.) is alkalmaztak.

## I. Cl. USTILAGINOMYCETES

### 1. Subcl. ENTORRHIZOMYCETIDAE

#### O. ENTORRHIZALES

Fam. Entorrhizaceae (*Entorrhiza*)

### 2. Subcl. USTILAGINOMYCETIDAE

#### 1. O. UROCYSTALES

1. Fam. Melanotaeniaceae (*Melanotaenium*, s. str.)

2. Fam. Doassansiopsaceae (*Doassansiopsis*)

3. Fam. Urocystaceae (*Urocystis*, *Ustacystis*, ?*Mundkurella*)

#### 2. O. USTILAGINALES

1. Fam. Mycosyringaceae (*Mycosyrinx*)

2. Fam. Glomosporiaceae (*Glomosporium*, *Sorosporium*, *Thecaphora*)

3. Fam. Ustilaginaceae (*Cintractia*, *Clintamra*, *Dermatosorus*, *Farysia*, *Franzpetrakia*, *Geminago*, *Gunnerago*, *Heterotolyposporium*, *Kuntzeomyces*, *Macalpinomyces*, *Melanopsychium*, *Moesziomyces*, *Orphanomyces*, *Pericladium*, *Schizonella*, *Sporisorium*, *Tolyposporium*, *Trichocintractia*, *Ustilago*, *Websdanea*, ?*Testicularia*, ?*Tranzscheliella*, ?*Uleiella*)

4. Fam. Anthracoideaceae (*Anthracoidea*, ?*Planetella*)

### 3. Subcl. EXOBASIDIOMYCETIDAE

#### 1. O. GEORGEFISCHERIALES

1. Fam. Georgefischeriaceae (*Georgefischeria*, *Tolyposporella*, ?*Jamesdicksonia*)

2. Fam. Tilletiaceae (*Tilletiaria*)

#### 2. O. TILLETIALES

Fam. Tilletiaceae (*Conidiosporomyces*, *Erratomyces*, *Ingoldiomyces*, *Neovossia*, *Oberwinkleria*, *Tilletia*)

3. O. MICROSTROMATALES

Fam. Microstromataceae (*Microstroma*)

Supero. EXOBASIDIANAE

4. O. ENTYLOMATALES

Fam. Entylomataceae (*Entyloma*)

5. O. DOASSANSIALES

1. Fam. Doassansiaceae (*Burrillia, Doassansia, Doassinga, Heterodoassansia, Nannfeldtiomyces, Narasimhania, Pseudodoassansia, Tracya*)

2. Fam. Rhamphosporaceae (*Rhamphospora*)

6. O. EXOBASIDIALES

1. Fam. Cryptobasidiaceae (*Botryoconis, Clinoconidium, Coniodictium, Drepanoconis*)

2. Fam. Graphiolaceae (*Graphiola, Stylina*)

3. Fam. Exobasidiaceae (*Articomycetes, Brachybasidium, Ceraceosorus, Dicellomyces, Exobasidiellum, Exobasidium, Kordyana, Muribasidiospora, Proliferobasidium*)

II. Cl. UREDINOMYCETES

1. O. MICROBOTRYALES

1. Fam. Microbotryaceae (*Microbotryum, Liroa, Sphacelotheca, Zundeliomyces*)

2. Fam. Ustilentylomataceae (*Aurantiosporium, Fulvisporium, Ustilentyloma*)

2. O. UREDINALES

stb.

Az üszöggombáknak és hozzájuk közel álló gombáknak ezen új, filogenetikai rendszere minden eddigi rendszernél hűebben tükrözi ezen gombacsoportok rokonsági viszonyait. Várhatók még a jövőben kisebb módosítások, sőt az ismeretek bővülésével jelentős kiegészítések is, mégis forradalmi változást jelent ez a rendszer az 1847-re, a TULASNE testvérekig visszanyúló, az üszöggombákat két családra osztó, megkövesült rendszerrel szemben.

## ÖSSZEFOGLALÁS

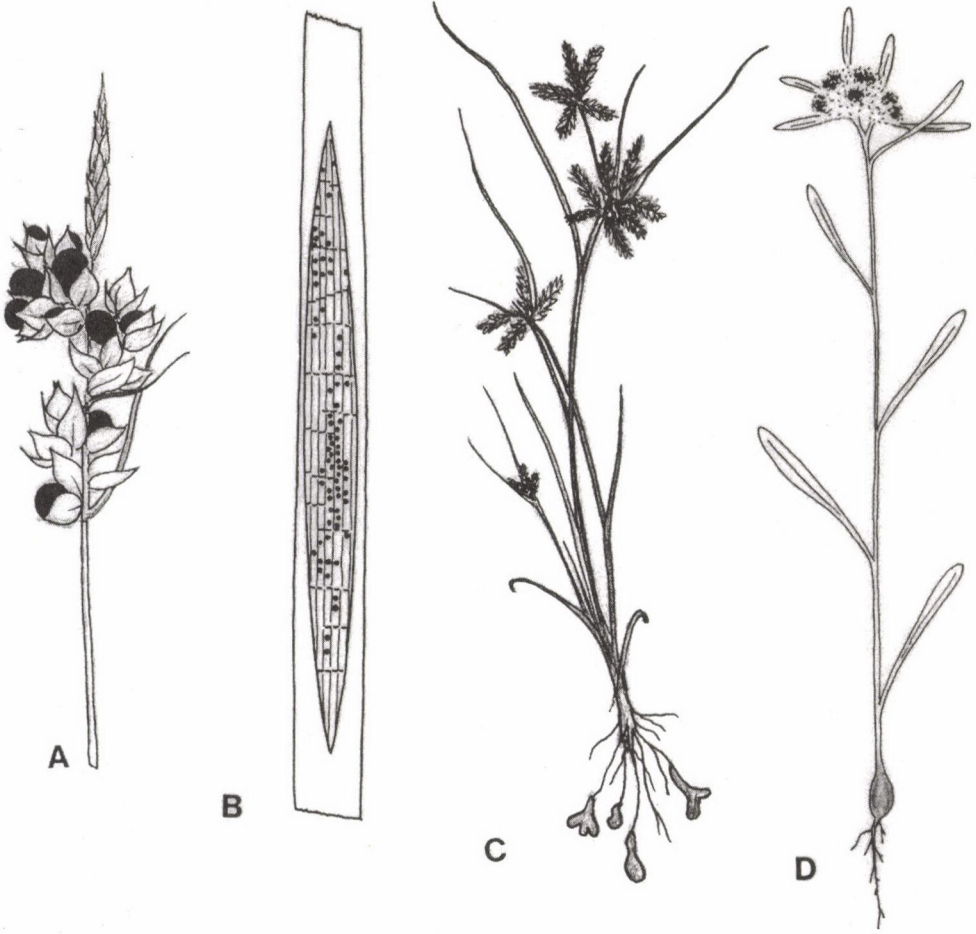
Az üszöggombák ("*Ustilaginales*") általános jellemzése, gazdanövény körének, a gazdanövényeken okozott tüneteknek és egyes ökológiai aspektusoknak a tárgyalása után 20 kiválasztott üszöggomba nemzetséget mutatunk be részletesebben, és részben ábrázolunk is azzal a céllal, hogy megkönnyítsük az üszöggombák felismerését. Végül az üszöggombák és a velük rokon nemzetségek új, filogenetikai rendszerét ismertetjük.

## SUMMARY

General characters of the smut fungi ("*Ustilaginales*"), their host range, the symptoms produced by these fungi on their host plants, and some ecological aspects are discussed. Twenty selected genera (of the known 59) are characterised in detail and partly also illustrated, with the aim of making the recognition of the smut fungi easier. The new, phylogenetical system of the smut fungi and with them allied genera is also presented.

## AJÁNLOTT IRODALOM

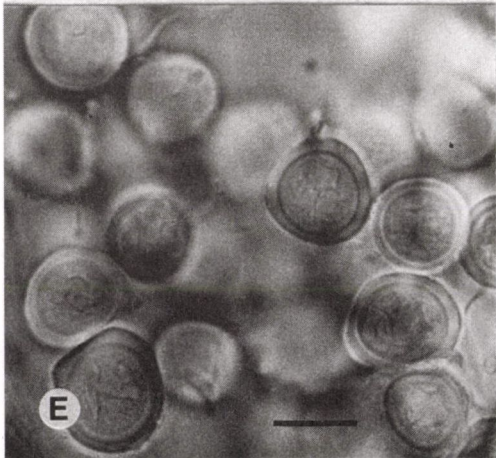
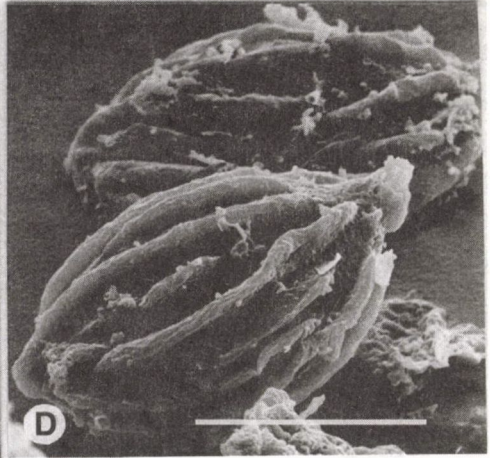
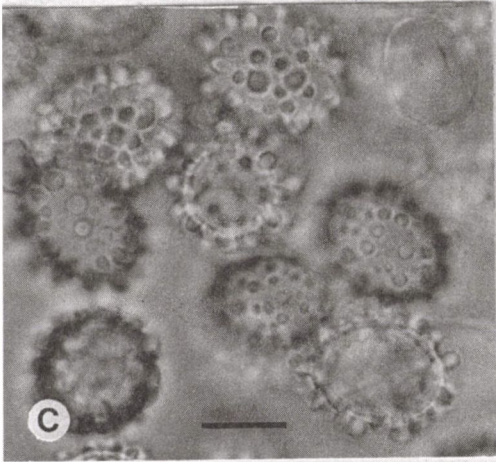
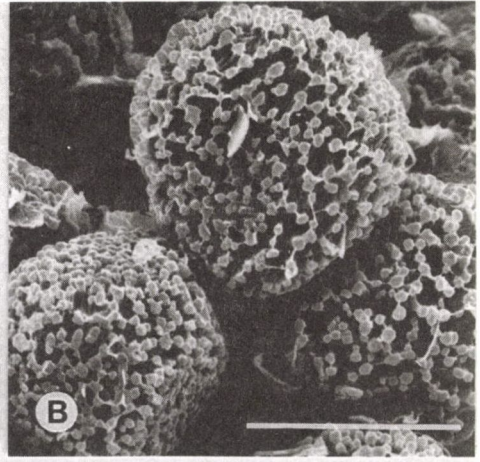
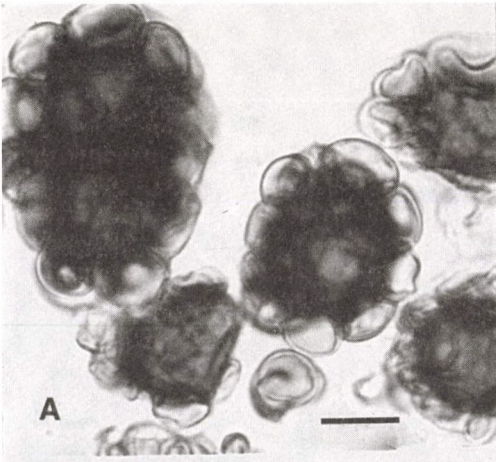
- BAUER, R., OBERWINKLER, F. and VÁNKY, K. (1997) Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied genera. *Canad. J. Bot.* (In press).
- BEGEROW, D., BAUER, R. and OBERWINKLER, F. (1998) Phylogenetic studies on nuclear LSU rDNA sequences of smut fungi and related taxa. *Canad. J. Bot.* (In press).
- MOESZ, G. (1950) A Kárpát-medence üszöggombái. Egyetemi Könyvkiadó. Budapest, 256 pp.
- VÁNKY, K. (1985) Carpathian Ustilaginales. *Symb. Bot. Upsal.* **24(2)**, 1-309.
- VÁNKY, K. (1987) Illustrated genera of smut fungi. In *Cryptogamic Studies* **1**, 1-159 (ed. W. Jülich). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart/New York.
- VÁNKY, K. (1994) European smut fungi. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart/Jena/New York, 570 pp.
- VÁNKY, K., GÖNCZÖL, J. and TÓTH, S. (1982) Review of the Ustilaginales of Hungary with special regard to the results obtained after 1950. *Acta Bot. Acad. Sci Hung.* **28**: 255-277.
- ZUNDEL, G. L. (1953) The Ustilaginales of the world. *Pennsylvania State Coll. School Agric. Dept. Bot. Contrib.* **176**, XI. 1-410.



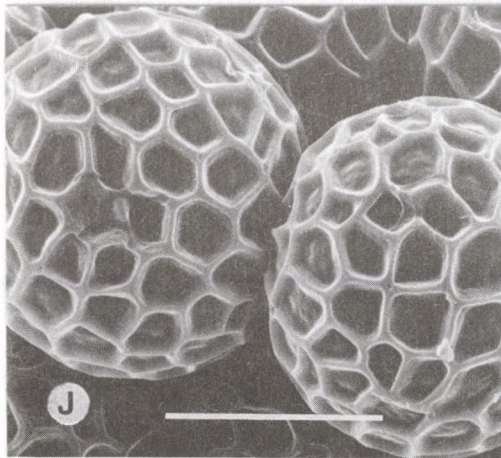
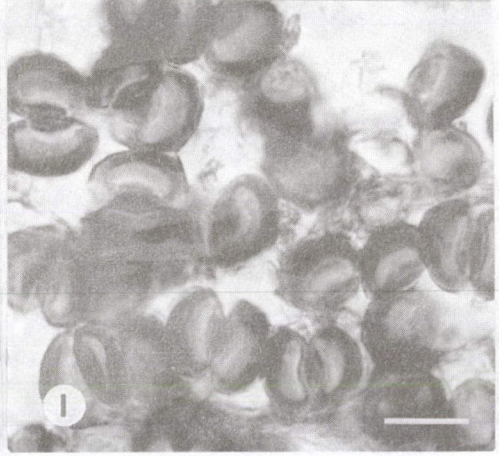
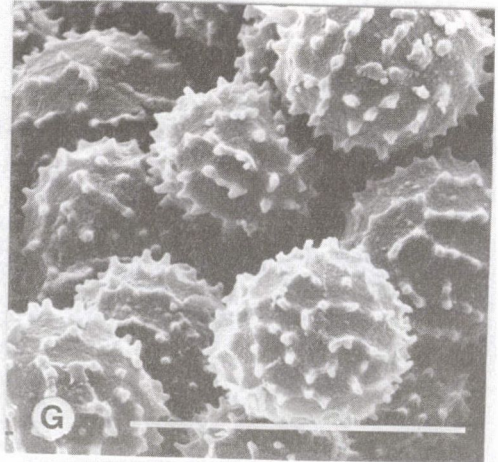
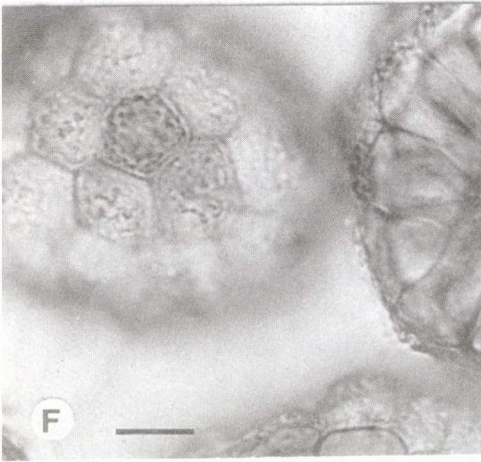
1. ÁBRA, A., B, C, D.  
FIGURE 1. A, B, C, D



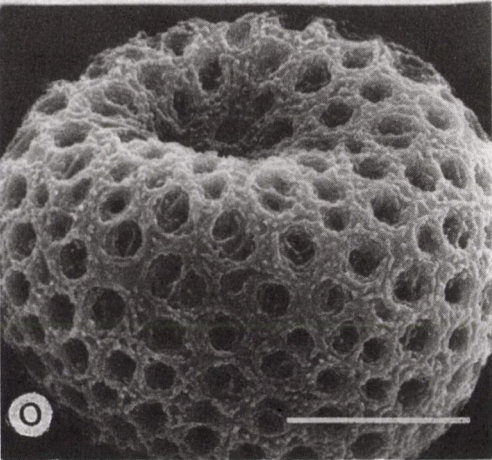
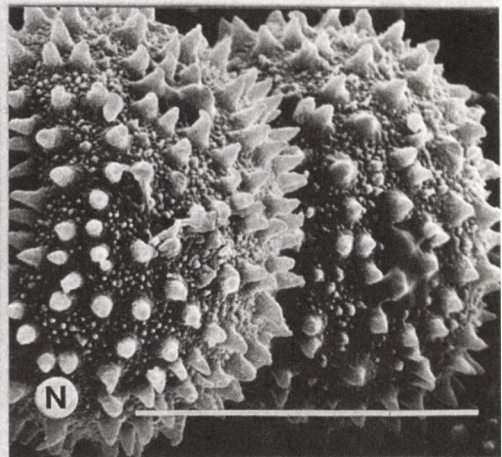
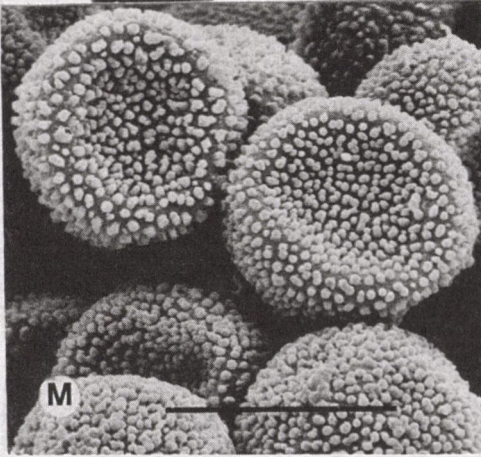
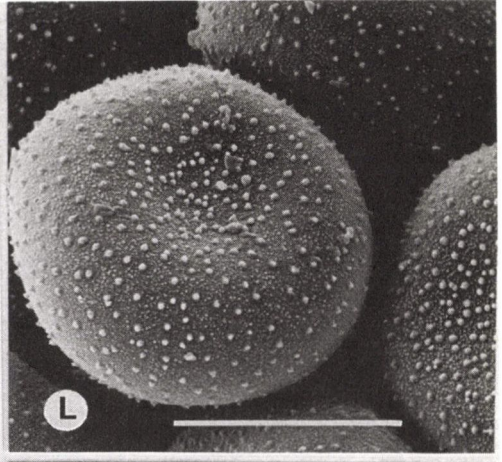
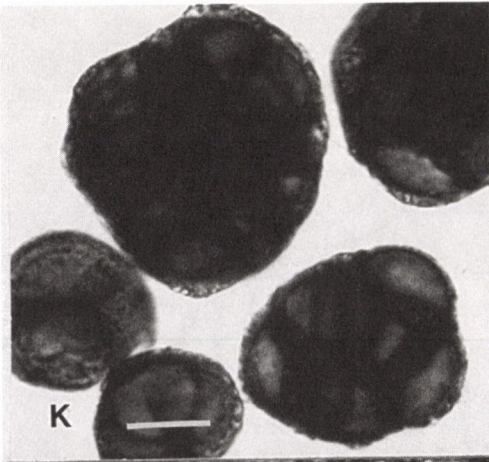
1. ÁBRA E,F, G.  
FIGURE 1. E, F, G.



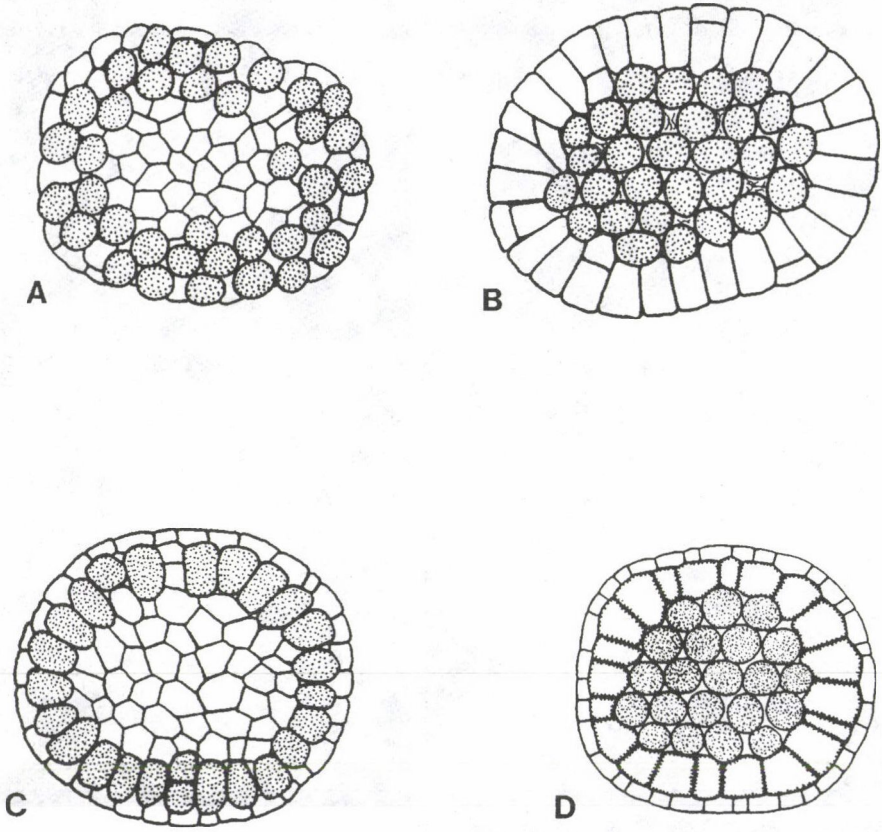
2. ÁBRA, A.,B, C, D, E.  
FIGURE 2. A, B, C, D, E



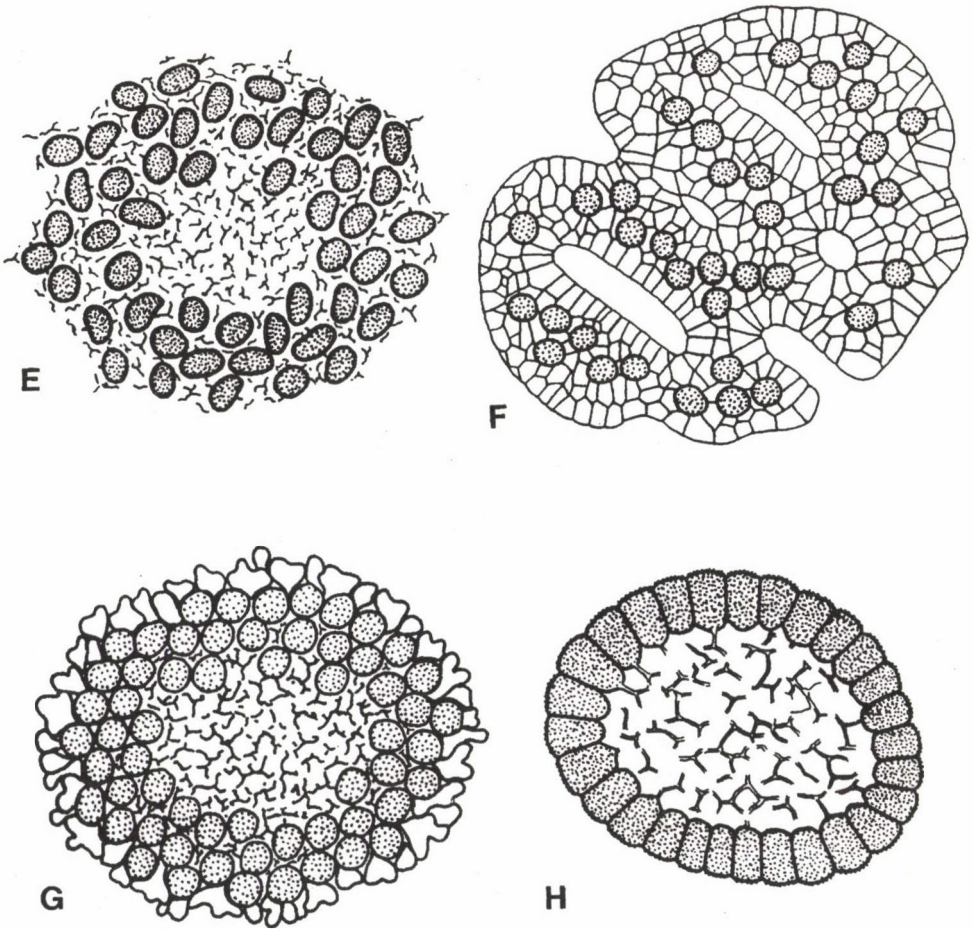
2. ÁBRA, F., G, H, I, J.  
FIGURE 2. F, G, H, I, J



2. ÁBRA, K.,L, M, N, O.  
FIGURE 2. K, L, M, N, O



3. ÁBRA, A.,B, C, D.  
FIGURE 3. A, B, C, D.



3. ÁBRA, E., F, G, H.  
FIGURE 3. E, F, G, H.

## ÁBRÁK

1. ÁBRA. Néhány példa az üszöggombák által előidézett tünetek változatosságára.

A. Az *Anthracoidea* fajok különböző palkafélék (Cyperaceae) magvaiban hozzák létre fekete, faszénszerű spóratelepeiket. B. A *Doassansia sparganii* fakó spórahalmazai a békabuzogány (*Sparganium erectum*) levélszövegeiben képződnek. C. Az *Entorrhiza* fajok palkafélék (Cyperaceae) gyökerein okoznak apró daganatocskákat. D. Az *Entyloma magnusii* az iszapi gyopár (*Filaginella uliginosa*) gyökérnyakán fejleszti ki világosbarna, kemény daganatait. E. A *Melanotaenium hypogaeum* tátika (*Kickxia*) fajok gyökerén képez fekete, összetapadó spóratömeget tartalmazó daganatot. F. A *Microbotryum violaceum* szegfűfélék portokjaiban hozza létre porzódó, barnás-lila spóratömegeit. G. A *Tilletia lepturi* spóratelepei a kigyófarok (*Pholiusurus pannonicus*) magvaiban.

2. ÁBRA. Néhány példa az üszöggombák spóráinak és spórahalmazainak változatosságát szemlélteti.

A. *Urocystis galanthi* spórahalmazai spórákkal és azokat körülvevő üres melléksejtekkel a hóvirág (*Galanthus nivalis*) levélpörsenéseiből. B. *Anthracoidea inclusa* spórái lelapított szemölcsökkel a csőrös sás (*Carex rostrata*) magvaiból. C. *Entorrhiza aschersoniana* gümös spórái a varangy szittyó (*Juncus bufonius*) gyökérdaganataiból. D. *Entorrhiza finerani* léces spórái a *Scirpus cernuus* gyökérdaganataiból. E. *Entyloma calendulae* síma, világos spórái a körömvirág (*Calendula officinalis*) levélfoltjaiból. F. *Glomosporium leptideum* világos barna színű, tartós spórahalmazai a fehér libatop (*Chenopodium album*) magvaiból. G. *Microbotryum violaceo-irregulare* spórái a hólyagos sziléne (*Silene vulgaris*) portokjaiból. H. *Neovossia moliniaie* spórái a jellegzetes hosszú, fark-szerű, szintelen függelékkal a kékperje (*Molinia coerulea*) magvaiból. I. *Schizonella melanogramma* párosan összefüggő spórái az ujjas sás (*Carex digitata*) levélsíkjaiból. J. *Tilletia bromi* hálózatos spórái rozsnok (*Bromus*) fajok magvaiból. K. *Tolyposporium aterrimum* sötét színű, tartós spórahalmazai a tavaszi sás (*Carex caryophyllea*) virágjaiból. L. *Ustilago aeluropi* szemcsésen pontozott spórái az *Aeluropus littoralis* virágzatából. M. *Ustilago bistortarum* sűrűn szemölcsös spórái a fiadzó keserűfű (*Polygonum viviparum*) virágjából. N. *Ustilago calamagrostidis* tüskés spórái nádtippán (*Calamagrostis*) fajok levélsíkjából. O. Az *Ustilago luzulae* spórái mélyen gödörkések és még szemölcsös felszínűek is (*Luzula* fajok virágjából).

3. ABRA. Vizi növények üszöggombáinak spórahalmazai a spórák vízfelszínén való tartására alakultak ki. A spórák mellett üres, steril sejtek vagy levegővel telt gombafonal szövedék található. A. *Burrillia*, B. *Doassansia*, C. *Doassansiopsis*, D. *Heterodoassansia*, E. *Nannfeldtiomyces*, F. *Narasimhania*, G. *Pseudodoassansia* és H. *Tracya* nemzetségek spórahalmazai.

## FIGURES

FIG. 1. Some examples for the diversity of the symptoms produced by smut fungi.

A. Species of *Anthracoidea* produce their black, charcoal-like sori in the seeds of Cyperaceae. B. The pale sori of *Doassansia sparganii* develop in the leaf tissues of *Sparganium erectum*. C. Species of *Entorrhiza* are producing small nodules on the roots of Cyperaceae. D. *Entyloma magnusii* develops its light-brown, hard, tumour-like sori at the base of the stems of *Filaginella uliginosa*. E. *Melanotaenium hypogaeum* develops its tumour-like sori, containing black, agglutinated spore masses, on the roots of species of *Kickxia*. F. *Microbotryum violaceum* has its sori in the anthers of different species of Caryophyllaceae, as dusty, purplish-brown spore masses. G. The sori of *Tilletia lepturi* are localised in the seeds of *Pholiurus pannonicus*.

FIG. 2. Some examples demonstrating the variety of the spores and spore balls of the smut fungi.

A. The spore balls of *Urocystis galanthi* are composed of spores surrounded by empty sterile cells (from leaf pustules of *Galanthus nivalis*). B. The spores of *Anthracoidea inclusa* possess warts with flattened tips (from the seeds of *Carex rostrata*). C. The spores of *Entorrhiza aschersoniana* are tuberculate (from root nodules of *Juncus bufonius*). D. Ridged spores of *Entorrhiza finerani* (from root nodules of *Scirpus cernuus*). E. *Entyloma calendulae* has smooth, light coloured spores (from leaf spots of *Calendula officinalis*). F. The spore balls of *Glomosporium leptideum* are light coloured, permanent (from seeds of *Chenopodium album*). G. The spores of *Microbotryum violaceo-irregulare* (from anthers of *Silene vulgaris*) are irregularly and incompletely verruculose-reticulate. H. Spores of *Neovossia molinae* with the typical long, hyaline tail-like appendix (from seeds of *Molinia coerulea*). I. The spores of *Schizonella melanogramma* are in pairs (from leaf-streaks of *Carex digitata*). J. Reticulate spores of *Tilletia bromi* (from seeds of different *Bromus* species). K. Dark coloured, permanent spore balls of *Tolyposporium aterrimum* (from flowers of *Carex caryophyllea*). L. The spores of *Ustilago aeluropi* are granular-punctate (from inflorescence of *Aeluropus littoralis*). M. The spores of *Ustilago bistortarum* are densely verruculose (from

flowers of *Polygonum viviparum*). **N.** *Ustilago calamagrostidis* has spinulose spores (from leaf-streaks of *Calamagrostis* species). **O.** The spores of *Ustilago luzulae* are deeply foveolate and also with verrucose surface (from flowers of *Luzula* species).

**FIG. 3.** The spore balls of water plants are adapted to keep the spores on the surface of the water. They are composed, besides spores, also of empty, sterile cells or of a network of mycelium filled with air. Spore balls of **A.** *Burrillia*, **B.** *Doassansia*, **C.** *Doassansiopsis*, **D.** *Heterodoassansia*, **E.** *Nannfeldtiomyces*, **F.** *Narasimhania*, **G.** *Pseudodoassansia* and **H.** *Tracya*.