



SZENT ISTVÁN EGYETEM

DOKTORI (PH.D.) ÉRTEKEZÉS

**BIOMASSZA EREDETŰ KOMPOSZTOK
MIKOLÓGIAI ELEMZÉSE**

SEBŐK FLÓRA

Gödöllő

2016

A doktori iskola

megnevezése: Környezettudományi Doktori Iskola

tudományága: Környezettudomány

vezetője: Csákiné Dr. Michéli Erika
egyetemi tanár, DSc
Szent István Egyetem,
Mezőgazdaság és Környezettudományi Kar,
Környezettudományi Intézet

Témavezető: Dr. Dobolyi Csaba
ny. egyetemi docens, CSc
Szent István Egyetem,
Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar,
Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet
Környezetbiztonsági és Környezettoxikológiai Tanszék

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS	3
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS.....	5
2.1. Komposztálás	5
2.1.1. A komposztálódás mikroba-közösségei.....	5
2.1.2. Komposztálás hatása a környező levegőre	7
2.1.2.1. Bioaeroszolok	7
2.1.2.2. Szeszkviterpének	8
2.2. Termofil gombák	10
2.2.1. Termofil gombák előfordulása természetes és mesterséges élőhelyeken	11
2.2.2. Termofil gombák tápanyagigénye és hőszükséglete	13
2.2.3. Termofil gombák ipari és környezetvédelmi jelentősége	14
2.2.4. Nomenklatúrájuk, taxonómiájuk és azonosításuk	15
2.2.5. Termofil gomba fajok jellemzése	16
2.2.5.1. <i>Acremonium alabamense</i> Morgan-Jones (1974)	16
2.2.5.2. <i>Chaetomium thermophilum</i> La Touche (1950).....	18
2.2.5.3. <i>Malbranchea cinnamomea</i> (Libert) van Oorschot et de Hoog (1984)	19
2.2.5.4. <i>Melanocarpus albomyces</i> (Cooney et Emerson) von Arx (1975)	20
2.2.5.5. <i>Mycothermus thermophilus</i> (Cooney et Emerson) Natvig, Taylor, Tsang, Hutchinson et Powell (2015). 21	21
2.2.5.6. <i>Rasamsonia composticola</i> Su et Cai (2013)	23
2.2.5.7. <i>Rasamsonia emersonii</i> (Stolk) Houbraken et Frisvad (2012).....	23
2.2.5.8. <i>Rhizomucor pusillus</i> (Lindt) Schipper (1978)	24
2.2.5.9. <i>Thermoascus aurantiacus</i> Miehe (1907)	26
2.2.5.10. <i>Thermomyces lanuginosus</i> Tsiklinsky (1899)	27
2.2.5.11. <i>Thermomyces thermophilus</i> (Stolk) Kirk (2014)	28
2.2.5.12. <i>Thermothelomyces thermophila</i> (Apinis) Marin-Felix, Stchigel, Guarro et Cano (2015)..	30
2.3. A nehézfémek	31
2.3.1. Nehézfémek hatása a mikroszkopikus gombákra	31
2.3.1.1. Réz hatása a gombákra.....	32
2.3.1.2. Kadmium hatása a gombákra.....	33
2.3.1.3. Ólom hatása a gombákra.....	33
2.3.1.4. Nikkel hatása a gombákra	33
2.3.2. A toxikus hatás meghatározása.....	34
3. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK.....	35
3.1. Mintavétel	35
3.2. Alkalmazott mikrobiológiai módszerek.....	36

3.2.1. Tenyésztési módszerek, körülmények, izolálás	36
3.2.2. Törzsfenntartás.....	36
3.2.3. A termofil gombák fajsztintű azonosítása.....	37
3.2.3.1. Azonosítása morfológiai bélyegek alapján	37
3.2.3.2. A törzsek molekuláris azonosítása	37
3.3. Filogenetikai fa készítése	39
3.4. Diverzitási indexek.....	39
3.5. A szeszkviterpén kibocsátás meghatározása	39
3.6. Termofil gombák nehézfémekkel szembeni érzékenységeinek vizsgálata	40
3.7. Statisztikai módszerek.....	41
4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK.....	42
4.1. Termofil gombaközösségek diverzitása	42
4.1.1. Komposztok gombaközösségei.....	42
4.1.2. Termofil gombaegyüttesek diverzitása levegőben.....	52
4.1.3. Termofil gombaközösségek diverzitása természetes ökoszisztémákban	56
4.2. Termofil gombákból álló törzsgyűjtemény kialakítása	60
4.3. Komposztok és komposzt eredetű termofil gombatörzsek szeszkviterpén emissziója	64
4.4. Termofil gombák toleranciája toxikus fémekkel szemben.....	66
4.4.1. Réz hatása termofil gombák növekedésére	67
4.4.2. Kadmium hatása termofil gombák növekedésére	68
4.4.3. Nikkel hatása termofil gombák növekedésére	69
4.4.4. Ólom hatása termofil gombák növekedésére	70
4.4.5. Termofil gomba törzsek nehézfémekre meghatározott EC ₅₀ értéke	71
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK.....	73
6. ÖSSZEFOGLALÁS	76
7. SUMMARY	79
8. MELLÉKLETEK	81
M1. Irodalomjegyzék	81
M2. Alkalmazott tápközegek összetétele	99
M3. Komposztból izolált törzsek és a típustörzsek ITS régiójának szekvencia-hasonlósága.....	100
M4. Termofil gombák telep- és mikroszkópos fényképei.....	101
9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	112

1. BEVEZETÉS

A mezőgazdasági és az ipari termelés, valamint a települések vegyes hulladékainak korszerű kezelésében a két legfontosabb szempont az energiaráfordítás minimalizálása és a szerves anyag visszapótlás biztosítása. Mivel a vegyes hulladékok viszonylag magas szerves anyag tartalma közvetlenül vagy közvetve biomassza eredetű, kezelésükre a komposztálásos technológiai megoldások világszerte terjedőben vannak. A folyamat végterméke, a komposzt, amely magas humusztartalmából adódóan a mezőgazdasági és kertészeti termelésben talajkondicionálásra kiválóan alkalmas. Közvetve biomassza jellegű anyag számos élelmiszeripari, textilipari, gyógyszeripari hulladék, továbbá az állattartó telepeken keletkező friss trágyák, valamint a települési zöld hulladék is. Kezelésükre szintén az egyik legoptimálisabb és legelterjedtebb megoldás a komposztálás. Az Európai Unió a talajvédelemről szóló tematikus stratégiájával (COM (2006)231) kötelezi a tagállamokat – többek között – a szerves anyagok csökkenésének megállítására, előtérbe helyezve a fenti hulladékok komposztálásos kezelését. Ennek hatására már 2011-ben az Unió országaiban a települési szilárd hulladék 15 %-át, kb. 35 millió tonnát komposztálták (EUROSTAT 2013).

A komposztálódás során végbemenő, kevés külső energia ráfordítását igénylő szervesanyag-lebomlási, illetve átalakulási folyamatok mikroorganizmusok tevékenységével kapcsolatosak. Tehát a technológiai feladatok kivitelezése céljából a különböző mikroorganizmus csoportok jelenlétének és szerepének ismerete elengedhetetlenül szükséges. Az exoterm lebontás koncentrátsága következtében a komposztálódó anyagtömeg hőmérséklete jelentősen megemelkedik, néhány nap alatt a 65-70 °C-ot is eléri. Következésképpen, a lebontási folyamatok elsősorban termofil mikroorganizmusok, baktériumok és gombák nagyságrendileg azonos mértékű tevékenysége által mennek végbe. A higiénizációt is biztosító hőmérsékleti tartományban a sejtes élőlények közül már csak egyes baktériumok, elsősorban endospórák és aktinobaktériumok képesek szaporodni. Talán emiatt is állt elő az a helyzet, hogy a komposztálással kapcsolatos mikrobiológiai kutatási eredmények túlnyomó többsége bakteriológiai vonatkozású. A gombáknak a baktériumokétól eltérő sejtfelépítése, anyagcseréje, szaporodása és ökológiai tulajdonságaik indokolják, hogy a komposztálódás folyamatában és a komposztban való jelenlétükre, valamint közösségeik diverzitására vonatkozóan a jelenleginél több és alaposabb ismerettel rendelkezünk.

Doktori kutatási témában a gombaközösségeknek a komposztálódásban való jelenlétével és diverzitásával kapcsolatos kérdéskör vizsgálatán belül az alábbi **célkitűzéseket** fogalmaztam meg:

- A termofil gombaközösségeknek a komposztálódás során bekövetkező mennyiségi vonatkozásainak és rendszertani diverzitásának vizsgálata. Ezen belül, hogy hogyan alakul a mezofil és a termofil gombák mennyiségének kinetikája, valamint hogy melyek a termofil mikrobióta ubikviter és domináns fajai.

- Tisztázni kívántam termofil gombák jelenlétét a komposztáló telepek levegőjében. A kérdés megválaszolásával hozzá kívántam járulni ezen gombák terjedésének és a komposztálás környezeti hatásainak ismeretéhez. A környezeti hatás témakörében vizsgálni kívántam még a komposztok és a termofil gombafajok szeszkviterpén kibocsátásának mértékét is.

- A komposztálódásban jelentős termofil gombaközösségek természetes rezervoárjának megismerése céljából előfordulásuk vizsgálatát természetes ökoszisztémákban. Utóbbira vonatkozó kritériumoknak megfelelni látszott az Eger-környéki Vár-hegy Erdőrezervátum területén 3, különböző erdőállomány talaja, valamint az illető erdőállományokban az avarból vett, elhalt növényi maradványok.

- Termofil gombafajok toxikus nehézfémekkel szembeni érzékenységének megismerése. Jelentős szempont ugyanis, hogy a városi és a kistelepülési vegyes hulladékok esetleges nehézfém szennyeződése milyen mértékben zavarhatja a gombák lebontó tevékenységét a komposztálódás során.

- Céljaim között szerepelt továbbá törzsgyűjtemény létrehozása a munkám során nyert izolátumokból. Az utóbbi években fellendülő fiziológiai és taxonómiai kutatásukhoz kívánok ezzel hozzájárulni. Emellett, gyors anyagcseréjüknek és széles szubsztrátspektrumot érintő, életmódjukból adódóan hőstabil enzimrendszereiknek köszönhetően minden törzsük az újabb esélyek tárháza a mezőgazdasági, az ipari és a környezetvédelmi technológiák számára.

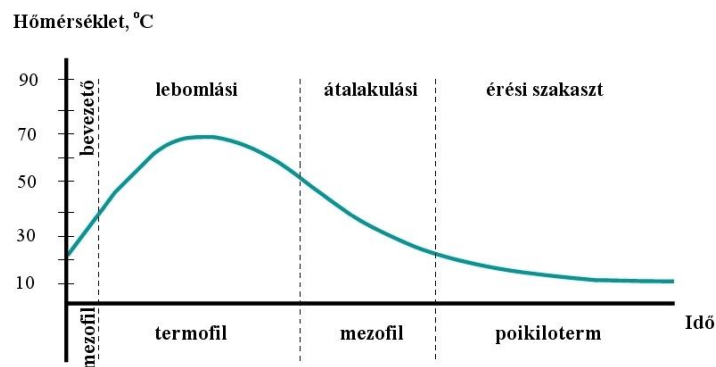
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. Komposztálás

A komposztálás nem más, mint a természetben zajló – oxigén jelenlétében – végbemenő lebontó folyamatok felgyorsítása ellenőrzött körülmények között. A többlépcsős szervesanyag-átalakulási folyamat során a magasabb energiatartalmú biopolimer vegyületek keverékéből aerob körülmények között mikroorganizmusok tevékenységének hatására kémiaailag stabilabb, kisebb energiatartalmú vegyületek keverékei keletkeznek (Zibilske 1998).

2.1.1. A komposztálódás mikroba-közösségei

A komposztálódás során négy jellegzetes mikrobiológiai szakaszt különíthetünk el a szervesanyag-tömeg hőmérsékletének változása alapján: a bevezető (mezofil) fázist, az ezt követő lebomlási (termofil) fázist, majd az átalakulási vagy lehülési (második mezofil), és végül az érési (poikiloterm) szakaszt (Ryckeboer et al. 2003a) (1. ábra). Ezek időtartalmát nagyban befolyásolja a komposztálási technológia, valamint a komposzt halom összetétele és mérete.



1. ábra. A hőmérséklet változása a komposztálás különböző szakaszaiban (http1 nyomán)

A komposztálódó anyagtömeg legfontosabb biológiai jellemzője a különlegesen nagy mennyiségű és magas aktivitású mikroorganizmus tömeg jelenléte. A komposztálódás során a mikroorganizmus közösségek folyamatos változása figyelhető meg, hiszen a lebomló szerves anyag fizikai és kémia tulajdonságainak változásai mindig újabb életfeltételeket teremtenek, melyek újabb mikroorganizmus-csoportoknak kedveznek (Atkinson et al. 1997, Ishii et al. 2000, Partanen et al. 2010). A komposztok kezdeti mikroba közösségének összetételét nagyban befolyásolja a komposztálandó anyag milyensége és eredete (Kutzner 2000, Bonito et al. 2010), így nem meglepő, ha a különböző kutatások eredményét bemutató publikációkban leírt fajösszetételek nem teljesen egyeznek meg. van Heerden és mtsai (2002) citrusfélék

komposztálásának kezdeti szakaszából vett mintáiból főként élesztők jelenlétét detektálták, míg Hansgate és mtsai (2005) élelmiszermaradékból és juharfa aprítékból összeállított komposzt halomból 12 gomba nemzetséget (*Aspergillus*, *Backusella*, *Candida*, *Galactomyces*, *Geotrichum*, *Hamigera*, *Mucor*, *Mucoraceae*, *Neurospora*, *Penicillium*, *Pichia*, *Williopsis*) mutattak ki. Ryckeboer és mtsai (2003b) viszont a zöldség-, gyümölcs- és kerti hulladékból álló komposzt halom összeállításakor vett mintákban sem élesztő, sem pedig penészgombákat nem találtak. A gombák mellett a szerves savakat termelő baktériumok pl. az *Acetobacter*, a *Bacillus*, a *Lactobacillus*, a *Lactococcus*, a *Pediococcus* vagy a *Weissella* nemzetség fajai, is részt vesznek kezdeti lebontásban (Golueke et al. 1954, Schloss et al. 2003). A bevezető szakaszban lezajló viszonylag gyors reakció következtében a közeg hőmérséklete gyorsan emelkedik és kezdetét veszi a termofil szakasz. A pionír mikroorganizmusok helyét a biopolimerek enzimes bontására képes termotoleráns, majd termofil mikroorganizmusok veszik át. Közülük kezdetben a termofil gombák (*Chaetomium*, *Rhizomucor*, *Mycothermus*, *Thermoascus*, *Thermomyces* nemzetség fajai) szaporodnak el (Kane és Mullins 1973, van Heerden et al. 2002, Hultman 2010), vegetatív növekedésük során katabolikus enzimaktivitásukkal a biopolimerek közül elsősorban a növényi vázanyagok 60-70%-át kitevő cellulózt és hemicellulózokat bontják le, a maradék lignint közülük csak kevesen és időben elnyújtva képesek átalakítani (Zibilske 1998). A további, 70°C-ig menő hőmérsékletemelkedést már termofil baktériumok (*Hydrogenobacter* spp., *Thermus* spp.) (de Gannes et al. 2013), és obligát termofil aktinobaktériumok (*Thermoactinomyces*, *Saccharomonospora* és *Thermobifida* fajok) (Goodfellow és Williams 1983) felszaporodása idézi elő, utóbbi csoport enzimes tevékenysége nagymértékben hozzájárul a lignin transzformációjához humuszalkotó vegyületekké (McCarthy és Williams 1992). A megfelelő ideig tartó magas hőmérséklet több szempontból is a sikeres komposztálás legfontosabb feltétele, biztosítja mindenek előtt a kiindulási anyagok vegyületeinek megfelelő arányú és minőségű lebomlását, valamint a veszélyes, illetve káros élőlények, így a higiénés szempontból veszélyes emberi és állati kórokozók (Gerba 1996), a növényi betegséget okozó kórokozók sejtjeinek, kártevők tojásainak, gyomok magvainak elpusztulását (Ryckeboer et al. 2002). A gyorsan lebontható, nagy energiatartalmú szerves anyagok (cellulóz, hemicellulózok) elfogyása után csökken a termofil mikroorganizmusok aktivitása, minek következtében a hőmérséklet is csökkenni kezd, végül a komposzt halom hőmérsékletét már csak a külső (környezeti) hőmérséklet határozza meg. Az alacsonyabb hőmérséklet lehetővé teszi a mezofil mikrobák számára a komposzt halom újrakolonizálását. Egyes mezofil szervezetek kitartó képletek formájában vészeli át a számukra nem optimális hőmérsékleti viszonyokat (Ryckboer et al. 2003b), míg mások a komposzt halom környezetéből jutnak a komposztba (de Gannes et al.

2013). A kihűlési szakaszban a keverékekben a korábban csupán 20-25 %-ban jelenlévő másik növényi vázanyag, a fenol-gyűrűs monomerekből térhálósan felépülő lignin aránya magasabb lesz, a maradék lignocellulóz felülete pedig extrém módon megnő, igen laza diszperz rendszert alkot. A monomerek fenol gyűrűinek egy része még a rácsban felszakad, maradék hányaduk viszont ebben a formában oxidálódik és kinoidális gyűrűvé alakul. A humuszanyagok kialakulásának következő lépése az amino-csoportok és éter kötések beépülése a gyűrűk közé. Ennek az elhúzódó ún. érési fázisnak a során a felhasználható szerves anyag fokozatosan elfogy és a komposztálódás során keletkezett komposzt egyre stabilabb lesz (Haug 1993).

2.1.2. Komposztálás hatása a környező levegőre

2.1.2.1. Bioaeroszolok

A komposztálási folyamat során – jellemzően főként a komposzt halom összeállítása és a levegőztetést célzó forgatása eredményeképpen – jelentős mennyiségű por kerül a környező levegőbe. A keletkező por a szervesetlen alkotók mellett bioaeroszolokat is tartalmaz. Bioaeroszolnak számítanak a levegőben található mikroorganizmusok (baktériumok, gombák, vírusok, protozoák, algák), valamint a biológiai eredetű molekulák (pl. toxinok, fragmentált növényi és állati maradványok), amelyek mérete a nanométeres tartománytól a milliméteres tartományig terjed (Sykes et al. 2011). A komposztáló telepeken keletkező bioaeroszol mikrobiális diverzitásának vizsgálatokor rendszerint a tenyésztethető baktériumokra és/vagy egyes penészgombákra (közülük főként az opportunista patogén *Aspergillus fumigatus*-ra) fókuszáltak (Millner et al. 1980, Fischer et al. 1999, Hryhorczuk et al. 2001, Kampfer et al. 2002, Ryckeboer et al. 2003b). Mivel a molekuláris technikák fejlődésének köszönhetően fény derült arra a tényre, hogy a mikroorganizmusoknak csak egy kis hányada mutatható ki az alkalmazott táptalajok segítségével, ezért a levegő mikrobaközösségeinek vizsgálatának gyakorlatában is terjedni kezdtek a tenyésztéstől független kimutatási módszerek. Albrecht és mtsai (2007) kimutatták, hogy a levegőben található baktériumok diverzitását jelentősen alulbecsülték a tenyésztéses vizsgálatokkal kapott eredmények alapján, hiszen a vizsgált komposztálótelep levegőjében található baktériumoknak csupán az 1,5-15,3 %-át képviselték a tenyésztethető fajok. Bru-Adan et al. (2009) is hasonló eredményekről számoltak be a baktériumok vonatkozásában, azonban gombák esetében azt tapasztalták, hogy a fajok jelentős része tenyésztéssel is kimutatható volt.

Annak ellenére, hogy a komposztálás legjellemzőbb szakasza a termofil szakasz, a termofil mikrobák, azokon belül pedig a termofil gombák komposztálótelepek levegőjében való jelenléte meglehetősen kevésbé kutatott. A termofil gombák levegőben való előfordulását először Evans

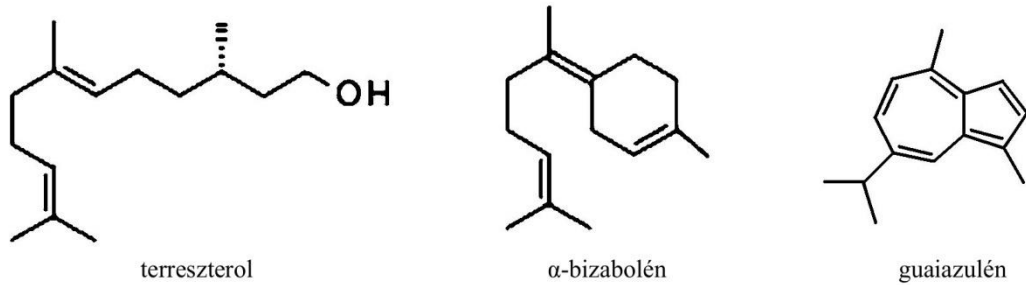
(1972) bizonyította. Munkája során egy szénbánya meddőhányójától 4 km-re gyűjtött levegőmintából 11 termofil gombát mutatott ki, közülük a *Thermomyces lanuginosus* és a *Rhizomucor pusillus* bizonyult a leggyakoribb fajnak. Néhány évvel később Lacey (1975) egy legelő feletti légtér gombaközösségét vizsgálta, különös tekintettel a termofil gombákra, a 6 izolált faj közül nála is a *Thermomyces lanuginosus* tenyésztett ki legnagyobb gyakorisággal. Thakur tekinthető az első kutatónak, akinek a termofil gombák levegőben való vizsgálata kapcsolatba hozható egy komposztálóteleppel, ugyanis a levegőmintákat egy – a komposztáló tevékenységéről is ismert – szarvasmarhateleptől 6 km-re gyűjtötte. A 9 kimutatott termofil gomba közül a *Rhizomucor pusillus* és a *Mycothermus thermophilus* (akkori nevén *Scytilidium thermophilum*) bizonyult a leggyakoribbnak (Thakur 1977). Le Goff és mtsai (2010) 18S rDNS alapú klónkönyvtár készítésével elemezte 5 különböző összetételű, termofil fázisban levő komposzt feletti levegő gombaközösségét. Annak ellenére, hogy a termofil fázist vizsgálták, meglepően sok mezofil gombát találtak a levegőben, összességében azonban a *Thermomyces lanuginosus* bizonyult a leggyakoribb fajnak (a kapott szekvenciák 49%-a a *Thermomyces lanuginosus* fajhoz tartozott).

2.1.2.2. Szeszkviterpének

A gombák másodlagos anyagcsere termékeinek jelentőségére a penicillin felfedezése kapcsán derült fény, azóta a tudósok évről évre egyre több, gombák által termelt vegyületet írnak le. A gombák illékony szerves vegyületei között előfordulnak alifás és aromás szénhidrogének, észterek, ketonok, aldehidek, alkoholok, valamint mono- és szeszkviterpének is. A több száz illékony szerves vegyület közül elsősorban a mono- és a szeszkviterpének, valamint ezek származékai járulnak hozzá a másodlagos szerves aeroszol képződéshez, mérhető hatást gyakorolva ezzel a globális klímára.

A szeszkviterpének a terpének csoportjába tartozó 3 izoprén egységből álló 15 szénatomos vegyületek. Lehetnek aciklikusak vagy ciklikusak, a ciklikusokon belül a gyűrűk számától függően: mono-, bi- és triciklikusak (2. ábra). A gyűrűk tagszáma változó. Továbbá lehetnek funkciós csoport nélküliek (szénhidrogének) vagy különböző funkciós csoporttal (alkohol, aldehid, keton, éter, észter, karboxil) rendelkezők.

Kramer és Abraham 2012-es összefoglaló cikkében 113 azonosított és további 9, még nem azonosított, gombák által termelt illékony szeszkviterpénről számolt be. A már leírt szeszkviterpének számához képest még nagyon kevésnek ismert a természetben betöltött szerepe, de az már most is látható, hogy változatos szerkezetük következtében biológiai hatásuk is igen sokrétű.



2. ábra. Gombák által termelt aciklikus (terreszterol), illetve mono- (α -bizabolén) és biciklikus (guaiazulén) szeszkviterpének (Kramer és Abraham 2012 nyomán)

Az illékony szeszkviterpének tekintetében például figyelemreméltó, hogy egyesek lipofil tulajdonsággal rendelkeznek. Ezen tulajdonságukból adódóan feltételezhető, hogy ezek a vegyületek a sejtmembrán ozmotikus szabályozó feladatát megzavarva érik el a károsító hatást (Inoue et al. 2004). Továbbá az illékony szeszkviterpének oldószerként működve elősegítik más mérgeknek a sejtmembránon való átjutását. Az illékony szeszkviterpének a különböző információk szállításában is jelentős szerepet tölthetnek be, hiszen viszonylag magas a párolgási nyomásuk és a nagy szerkezeti változatosságuk hozzájárul az üzenetek specifikusságához. A szeszkviterpének beporzó rovarokat vonzó szerepét már sikerült bebizonyítani. Elektroantennogrammal kombinált gázkromatográfiás vizsgálatokkal kimutatták, hogy a rovarok valóban érzékelik a terpéneket (de Bruyne és Baker, 2008). A terresztrol például a hím poszméh jelölő vegyülete, de kimutatták már pikkelyes fagombából (*Lentinus lepideus*) és egyéb fonalas és élesztő gombákból is, ami arra enged következtetni, hogy ez a szeszkviterpén alkohol vonzza a rovarokat, elősegítve ezzel a spórák terjedését.

Az illékony szeszkviterpének egy másik jellemzője, hogy nem csak egy, hanem egyszerre rendszerint több hasonló/rokon vegyület keletkezik. A keverékek termelésével ugyanis megnövelhető a kívánt hatás. A kommunikációhoz használt keverékek kibocsátásával az üzenetek sokkal specifikusabbak mind a vevő faj, mind pedig a válaszaktiválás tekintetében. A védekezésésként kibocsátott keverékek egyszerre több ragadozó, parazita és/vagy kompetítor faj ellen is hatásosak lehetnek. Ráadásul a keverékeknek megvan az a nagy előnyük is, hogy alkalmazásukkal a rezisztencia kialakulásának a lehetősége is csökken (Anderson et al. 2010). Az *Ascomycota* divízióba tartozó *Muscodor albus* más illékony vegyületek mellett számos szeszkviterpént (pl. β -szelinént, α -bizabolént, kariofilént) is termel, melyek szinergista módon pusztítják el a különböző növény- és humánpatogén gombák és baktériumok széles spektrumát. Azonban a csak szeszkviterpéneket tartalmazó mesterséges keverékek már nem bizonyultak letálisnak (Strobel et al. 2001).

Néhány gomba a konkurens fajok elleni védekezéséért bocsát ki egy-egy szeszkviterpént. Az E- β -farnezen a levéltetvek riasztó feromonjaként működik (Kunert et al. 2005), a β -humulin a növényevő állatokat riasztja el (Halls 1994), a β -kariofilén pedig a rovarok lárváit elfogyasztó fonalférgeket vonzza (Rasmann 2005). Gyakran a termelt vegyületeket tovább metabolizálják aktív vegyületté. A kariofilént például számos élőlény, köztük az emlősök (Asakawa et al. 1986), a növények (Tkachev 1987) és a gombák (Abraham et al. 1990) is képesek epoxiddá oxidálni, mely a levélvágó hangyák elriasztására bizonyult hatásosnak. Rovarriasztó hatása mellett a kariofilén-epoxid antifungális hatását is kimutatták, számos gombafaj ellen extrém módon hatásosnak találták (Hubbell et al. 1983).

A különböző *Candida* fajok, főként a *C. albicans* és a *C. dubliniensis* nagy mennyiségű szeszkviterpén alkoholt, egy ún. (E, E)-farnezolt termelnek, ami az élesztő és a fonalas alak közti átalakulást, valamint a biofilm képződést szabályozza (Hornby et al. 2001, Ramage et al. 2002, Martins et al. 2007). A *C. albicans* által termelt farnezol közvetlen hatással van más szervezetekre is. A fajok közötti interakciók tekintetében a Gram-negatív *Pseudomonas aeruginosa* különös figyelmet kapott (Cugini et al. 2007). A *Pseudomonas* által termelt antimikrobás hatású kinolon termelődése a *C. albicans*-szal való együttes szaporítás során jelentősen csökkent. A farnezol kiválasztásával a *Candida* fajok nem csak baktériumokra, hanem fonalas gombákra is közvetlen hatással vannak. Az *Ascomycota* divízióba tartozó *Aspergillus nidulans*-ban például indukálja a programozott sejthalált és megakadályozza az ivartalan szaporítósejtek kifejlődését (Semighini et al. 2006). Más fajok (*Fusarium graminearum*, *Aspergillus niger* and *Aspergillus fumigatus*) esetében is megfigyelték a farnezol ilyen jellegű gátló hatását (Lorek et al. 2008, Semighini et al. 2008, Dichtl et al. 2010).

2.2. Termofil gombák

Minden ökoszisztémának megvannak a maga biotikus és abiotikus tényezői, melyek egyedivé teszik azt. Néhány közülük rendkívüli jellemzőkkel rendelkezik, mint pl. a magas sókoncentráció, extrém pH vagy hőmérséklet. Az élőlények többsége számára tolerálhatatlan körülményeket hoznak létre, azonban néhány szervezet képes volt alkalmazkodni az ilyen szélsőséges adottságú (extrém) környezethez. Melegkedvelő (termofil) élőlények a *Bacteria*, az *Archea* és az *Eukaryota* doménben is előfordulnak. Az előbbi 2 domén esetében a termofilitás tágabb tartományt jelent, hiszen találkozhatunk 100 °C feletti hőmérsékleten is életképes lényekkel, az eukarióták között azonban még nem találtak olyan szervezetet, mely 61°C fölött képes lett volna növekedni és szaporodni (Tansley and Brock 1972). Az eukariótákon belül bizonyos gombák tolerálják, sőt igénylik a magasabb hőmérsékletet a növekedésükhöz és

szaporodásukhoz. Őket nevezzük termofil vagy termotoleráns gombáknak. Sok definíció született erre a két fogalomra (Apinis 1963, Crisan 1969, Maheshwari et al. 2000), a legelfogadottabb Cooney és Emerson (1964) definíciója, miszerint a termofil gombák minimum növekedési hőmérséklete 20 °C vagy afölötti, a növekedési maximum hőmérsékletük pedig 50 °C vagy afölötti, míg a termotoleráns fajok maximális növekedési hőmérséklete 50 °C körüli, de 20 °C alatt is jól nőnek.

A termofília jelensége hosszú évtizedek óta foglalkoztatja a kutatókat. Felmerült a kérdés, hogy melyek azok a tényezők, amelyek a termofil gombákat szélsőséges hőmérsékleti viszonyokhoz való alkalmazkodásra készítetik. A kérdés valójában két részből áll. Az egyik, hogy miért nem képesek ezek az élőlények átlagos hőmérsékleten fejlődni? A másik, hogy miért képesek ugyanerre magasabb hőmérsékleten?

Rengeteg elmélet született a termofília jelenségére vonatkozóan (Tansley and Brock 1972, Maheshwari et al. 2000, van Noort et al. 2013). Annyi bizonyos, hogy a termofil gombák hőtűrése különleges membránrendszerükkel is magyarázható. Magasabb hőmérsékleten ugyanis ezen mikroorganizmusok több, magas olvadáspontú telített zsírsav előállítására képesek, amire alacsonyabb hőmérsékleti tartományban már nincs lehetőségük. A termelt zsírsav beépül a gombák foszfolipid membránjába, s így biztosítja annak épségét magas hőmérsékleten is. Minimum hőmérsékleten (20 °C alatt) a magas olvadáspontú telített zsírsavnak köszönhetően a membránok merevebbek, ezért lelassul a létfontosságú anyagok felvétele és a toxikus metabolitok sejtéből történő kiáramlása. Ez lehet az oka annak, hogy a termofil gombák 20 °C alatt – mely a gombafajok túlnyomó többsége számára az optimum közeli hőmérséklet – beszüntetik élettevékenységüket (Jakucs és Vajna 2003, van Noort et al. 2013).

2.2.1. Termofil gombák előfordulása természetes és mesterséges élőhelyeken

A gombák mikrobiológiai módszerekkel való vizsgálatának kezdeti éveiben a termofil gombákra irányuló megfigyelések az ember környezetében található anyagokon való megjelenésükről számoltak be. Az első leírt fajokat – mai nevükön – a *Rhizomucor pusillus*-t és a *Thermomyces lanuginosus*-t kenyéren (Lindt 1886), illetve burgonyaszeleten (Tsiklinsky 1899) tenyésztették ki. Megjegyzendő, hogy utóbbi kutató, talajbiológus lévén, a burgonyaszeletet előtte talajszemcsével inokulálta. A későbbi évtizedekben megismert fajok törzseit kevert összetételű, nedvesen bemelegedő szénából (Miehe 1907), kerti komposztból és trágyából (Crisan 1959), tárolt tőzegeből (Küster és Locci 1964), raktározott olajpálma magból (Eggins és Coursey 1964), valamint gombakomposztból (Fergus 1964) izolálták. A felsorolt anyagok termofil gombák leggyakoribb élőhelyeinek bizonyultak, szerte a világon. Figyelembe veendő, hogy ezek az

anyagok mesterséges, illetve antropogén ökoszisztémák, és természetes környezetben kevésbé optimálisak a termofil gombák számára. Különleges, igazán természetes termofil gomba élőhelyként említhető viszont az ún. „inkubátor madarak” (*Megapodiidae*) tojáskeltetési módszere (Frith 1962). Ezek az ausztráliai madarak növényi törmelékből összekapart melegedő kupacokban keltetik tojásaikat.

Melegvérű állatok környezete legendásan kedvező élőhely termofil gombák számára. Madarak (és fészeklakó emlősök) fészkeit, mint termofil gombák élőhelyét már Miehe (1907) és Noack (1912) is bizonyítékokkal alátámasztva értékelték, Cooney (1952) pedig jó néhány izolátumot nyert fészkekből. Madárfészkek termofil mikrobiótájára azóta is a vizsgálatok sora irányul (Kornilowicz-Kowalska és Kitowski 2013). Cooney és Emerson (1964) növényevő állatok trágyáját találta jó forrásnak termofil gombák izolálásához, bár ehhez egzakt magyarázatot nem adott. Széles spektrumú enzimaktivitásuk és invázív növekedésük alapján feltételezhető volt, hogy a csoport egyes tagjai melegvérű állatok, illetve emberek mikózisainak kórokozóiaként is számon legyenek tartva. Meglepetésre az arány viszonylag alacsony. Csupán a *Rhizomucor miehei* és a *Rhizomucor pusillus* és csak évente világviszonylatban kevés alkalommal hozhatók összefüggésbe a tüdő és a nyálkahártyák gombás folyamataival olyan betegeknel, akiknél általában valamilyen hajlamosító tényező jelenléte is fennállt (Schipper et al. 2002). Érdekes továbbá, hogy a *Malbranchea cinnamomea* fajnak inkább a mezofil törzseit lehet izolálni emberi és állati mikózisokból.

A termofil gombák leggyakoribb mesterséges és természetes élőhelyeinek ismeretében felmerült a kérdés, hogy élnek-e talajban, illetve a talajban való előfordulásuk törvényszerű-e vagy csak esetleges, valamint, hogy – rokonsági szempontból heterogén csoport lévén – van-e eltérés a fajok között talaj-előfordulásuk tekintetében. Miehe (1907) és Noack (1912) talaj-előfordulásra vonatkozó utalásait a talajmikológus szerzők, így Apinis (1963), valamint Pan és mtsai (2010) is megerősítették. Utóbbiak főleg termikus hatásnak kitett talajokból nyertek izolátumokat. Meleg égövi területeken a termofil gombák természetesen a talajmikóta gyakori tagjai (Maheshwari et al. 2000), de termofil hatásoknak soha ki nem tett talajokból (Johri et al. 1999), a Himalája északi részéről (Sandhu és Singh 1981) is sikerült termofil gombatörzset izolálni. Természetes talajoknak emberi tevékenység által nem befolyásolt termofil mikrobiótáját természetvédelmi területeken, illetve erdőrezervátumok területén lehetne vizsgálni, ilyen vizsgálatok eredményei azonban nem ismeretesek (Singh et al. 2016) is.

Az erdőrezervátumok olyan, jogszabályi oltalom alatt álló erdőterületek, amelyek kiterjedt erdőtömb belsejében helyezkednek el; kellően nagy területű és hosszú ideje bolygatatlan őserdőszerű állományok. Az erdőrezervátumokban a zavartalanul érvényesülő, természetes erdei

folyamatok vizsgálata fontos szempont. Mivel a hazai rezervátumok szinte mindegyike korábban gazdasági erdő volt, szerkezetük és működésük jelentősen különbözik a közvetlen emberi behatásoktól mind ez idáig mentes őserdőkétől. Ebből következően arra is törekedni kell, hogy a kutatások során a Földön még megtalálható őserdőről megszerzett ismeretek is felhasználásra kerüljenek (Hochbichler et al. 2000). A gazdasági erdőkben a természetes erdők strukturális és funkcionális elemei többnyire hiányosan találhatók meg. Az erdőrezervátumokban, elvben, a természetes önszabályozás által kialakított és fenntartott, struktúrájában és funkciójában teljes erdő vizsgálható és vizsgálandó is (Siller és Maglóczky, 2002).

Bár meglehetősen kevés publikáció áll a rendelkezésünkre a termofil gombák terjedésével kapcsolatban, a mezofil gombákhoz hasonlóan ezek a szervezetek is képesek a szélllel szállítódva a legkülönbélebb helyszínekre eljutni és ott megfelelő kitartó képleteikkel fennmaradni, illetve az optimális körülmények fennállása esetén szaporodni. Így nem csoda, hogy kimutatták már a termofil gombák jelenlétét mangrove mocsarokból (Jaitly és Rai 1982) vagy éppen a Himalája északi részéről (Sandhu és Singh 1981).

2.2.2. Termofil gombák tápanyagigénye és hőszokk válasza

A termofil gombák rokonsági szempontból heterogén élettani csoportot alkotnak, ebből következően biológiai tulajdonságaiknak is csak széles köre alapján jellemezhetőek. A tápanyagok széles körét képesek asszimilálni, ebből következően könnyen tenyésztethetők egyszerű szén- és nitrogénforrást, valamint ásványi sókat tartalmazó táptalajokon, és az összes vitamintá nézve autotrófok (Cooney és Emerson 1964, Satyanarayana és Johri 1984). A legtöbb faj jól bontja a keményítőt, a pektint, a cellulózt és a hemicellulózokat. Az oldható szénforrások közül a *Thermoascus aurantiacus* jól nő dulciton, manniton, oxál- és citomsavon, a *Mycothermus thermophilus* viszont oxál- és citomsavon gyengén nő, dulciton pedig nem nő (Subrahmanyam, 1977). A nitrogénforrások közül az ammóniumot és a nitrátot jól, a nitritet csak gyengén tudják felhasználni. A szerves nitrogénforrások fokozzák a növekedést és a sporulációt egyaránt (Maheshwari et al. 2000). Meg kell jegyezni, hogy adatok általában csak 2-3, éppen vizsgált fajra találhatók. A tápközeg pH értékét 4,0-8,0 között jól tolerálják, a vegetatív növekedés és a sporuláció optimuma általában eltér egymástól (Rosenberg 1975).

A termofil gombáknak a mezofilokétől lényegesen eltérő növekedési hőmérsékleti igényei jól magyarázhatók sajátos membrán-lipid összetételükkel, ami biztosítja annak termostabilitását és funkcionális permeabilitását. Jelentős szempont, hogy az eukarióta sejt felépítésében és működésében számos belső membrán is részt vesz. Membránjaik felépítésében a palmitinsav, az olajsav és a linolénsav magasabb arányban, a laurinsav, a palmitolajsav és a sztearinsav pedig a

mezofil gombákénál kisebb arányban vesz részt (Satyanarayana és Johri 1992). A termofil gombákban, sikeres válaszként a hőszokkra, sejtszinten az adaptációt segítő változások történnek. Az optimálisnál 9-10 °C-kal magasabb hőmérsékleten, de még a növekedési tartományban tenyésztve, membránjaikban a foszfatisav és a szterolok aránya nő, a foszfatidilkoliné és a foszfatidil-etanolaminé viszont csökken. Ezzel egy időben a citoplazmában tovább emelkedik a termofil gombákra jellemzően amúgyis magas trehalóz aránya (Janutsevich et al. 2016).

2.2.3. Termofil gombák ipari és környezetvédelmi jelentősége

A termofil gombák ipari alkalmazása a részvételükkel bekövetkezett jelenségek észlelésével kezdődött, például Miehe (1907) igazolta mikrobák szerepét a széna öngyulladásában. Az első egzakt alkalmazás az ipari méretű komposztálás területén történt, ugyanis termofil gombák alkalmazásával több esetben minőségi komposztot lehetett előállítani (Weigant et al. 1992). A szalma a tömegének több, mint a felét elveszítette, aminek az a magyarázata, hogy a termofil gombák az első időszakban a cellulózt és a hemicellulózt ellélegezték, a lignint pedig legfeljebb csak átalakították (Satyanarayana és Grajek 1999). A szén / nitrogén arány szerepe, és annak mikrobiális ökológiai szabályozottsága, a folyamatban résztvevő mikrobák kölcsönhatása (Grajek 1987, Thakur et al. 1992, Rawat et al. 2005), az enzimes folyamatok részletei és további felismerések sora előre vetítette a termofil gombák ipari és környezetvédelmi alkalmazásának fellendülését. Végeztek sikeres kísérleteket fehérjetartalom növelésére, sőt egysejt-protein előállítására is termofil gombák alkalmazásával szilárd fázisú fermentációval (El-Refai et al. 1991). Cellulóz-túlarányos takarmányok biológiai kezelésével az emészthetőséget és a felvehetőséget is javítani lehetett. Kiderült, hogy a technológiákban van néhány előnye a cellulóz bontó termofil gombáknak a mezofilokkal szemben, például a cellulóz nagyobb arányú lebontása (Moriya et al. 2003, Komor et al. 2012), a fehérjésítés (Chavez et al. 1998), a szélesebb hőmérsékleti tartományban való aktivitás (Johri et al. 1999) és a gyorsabb növekedés (Mouchacca 2000).

Új korszak kezdetét jelentette a termofil gombák alkalmazása terén egyes törzsek, illetve fajaik enzimtevékenységének (1. táblázat) felfedezése. Számos esetben sor került az enzimek tisztítására is. Leggyakrabban cellulóz és xilán bontó enzimeket, így például endo-glukanázokat, β -glukozidázokat, endoxilanázokat (EC 3.2.1.8.) és β -xilozidázokat (EC 3.2.1.37) állítottak elő tisztított formában, *Thermoascus aurantiacus*, *Malbranchea cinnamomea*, *Thermomyces lanuginosus* és *Melanocarpus albomyces* fajokból (Grajek 1987, Prabhu és Maheswari 1999, Narang et al. 2001, dos Santos et al. 2003). Utóbbi enzimekkel termelt cukrok erjesztése a belsőégésű motorok üzemanyagaként használható, megújuló energiát hordozó etanolt

eredményez (McClendon et al. 2012). Termosztabil enzimjeik az élelmiszeriparban (Nguyen et al. 2015) és a finomvegyiparban váltak nélkülözhetetlenné (Berka et al. 2011).

1. táblázat. Adatok termofil gombafajok enzimatikussá aktiválására különböző tápanyagokon

Faj	Tápanyag/Eljárás	Aktivitás	Szerzők
<i>Rhizomucor miehei</i>	szilárd fázisú fermentáció	rennin	Thakur et al. 1993
<i>Thermoascus aurantiacus</i> , <i>Thermomyces lanuginosus</i>	répaszelet	xilanáz	Grajek 1987
<i>Thermomucor indicae-seduticae</i>	szilárd fázisú fermentáció	glükóamiláz	Kumar és Satyanarayana 2007
<i>Thermothelomyces thermophila</i>	szezámogácsa	fitáz	Singh és Satyanarayana 2006
<i>Thermothelomyces thermophila</i>	búzakorpa-narancshéj	xilanáz, pektináz, celluláz	Kaur és Satyanarayana 2004
<i>Thermothelomyces thermophila</i>	cukornád melasz	fitáz	Kumar és Satyanarayana 2007
<i>Thermomyces lanuginosus</i>	búzakorpa	xilanáz	Kamra és Satyanarayana 2004

A nagyüzemi környezetvédelem számos technológiai eljárása alkalmaz termofil gombákat vagy azokból készült termékeket. Az ipari, a mezőgazdasági és a települési hulladékok lebontásos, leggyakrabban komposztálásos kezelése nem nélkülözheti azok hagyományos alkalmazását sem (Singh és Satyanarayana 2009). A foszfát biogeokémiai körfolyamatát befolyásoló tényezők közül a fitinsav lebontási sebessége környezetvédelmi és táplálkozás-élettani szempontból kiemelkedő jelentőségű. A lebontását segítő fitáz enzimet a *Thermomyces lanuginosus* termeli és ezzel a fajjal állítják elő (Mitchell et al. 1997, Berka et al. 1998).

Talajvédelmi jelentőségű a toxikus nehézfémek bioszorpciójára (Bengtsson et al. 1995), toxikus vagy egyéb szintetikus festékek eltávolítására (Singh 2014) való alkalmazhatóságuk. Az utóbbi években terjed a felhasználásuk a biotranszformáció (Bóday et al. 2003, Hunter et al. 2008) és a fehérjemérnökség (Singh et al. 2016) területén is.

2.2.4. Nomenklatúrájuk, taxonómiájuk és azonosításuk

A mikológusok is törekednek arra, hogy a már leírt gombafajokat valamilyen áttekinthető rendszerbe foglalják. Ahogy a vizsgálati módszerek és az alkalmazott technikák fejlődésével bővül az ismeretünk, a rendszertan állandóan változik. Gombák esetében a rendszerbe foglalást nehezíti a polimorfizmus jelensége is. Sok gombának ivaros (telemorf; régebben perfect) és ivartalan (anamorf; régebben imperfect) alakja is van. Ezek a megjelenési formák térben és

időben gyakran nem együtt fordulnak elő, ezért a gombák leírásánál gyakran két vagy több fajnévvel illettek egyazon fajt. Ennek a kettős fajnév használatnak a megszüntetését 2011 júniusában szavazta meg a Nevezéktani Szekció a XVIII. Nemzetközi Botanikai Kongresszuson (Nomenclature Section of the 2011 International Botanical Congress) (Norvell 2011, Hawksworth 2011). Bár még hosszú az út az „egy gomba, egy név” elvnek a gyakorlatba való átültetése befejezéséig, a folyamat már érezhetően megkezdődött. 2013. január 1-től kötelező minden új gomba nevének regisztrálása legalább egy on-line adatbázisban (pl. Index Fungorum – www.IndexFungorum.org, MycoBank – www.MycoBank.org, Fungal Names – www.fungalinfo.net) (Norvell 2011, Redhead és Norvell 2013, Schoch et al. 2014). Tovább segíti az elv gyakorlatban való megvalósulását a molekuláris módszerek alkalmazásának terjedése a gombafajok azonosításában. A nemzetközi Fungal Barcoding Consortium a gombák egységes DNS vonalkódjául azok ITS régiójának (Internal Transcribed Spacer: belső átíródó köztes régió) (ITS1-5,8S-ITS2) szekvenciáját ajánlja (Schoch et al. 2012). Ez egy olyan 500-700 bázispár hosszúságú szakasz, mely megfelelően polimorf, így segítségével kellőképpen el lehet különíteni egymástól a legtöbb gomba fajt, ráadásul szinte már az összes elfogadott faj ITS szekvenciája megtalálható az adatbázisokban.

Az egyre erősödő törekvés az „egy gomba = egy név” elv érvényesítésének és a szabályozások változásainak hatására az utóbbi években számos termofil gombát is tartalmazó nemzetséget felülvizsgáltak és rendszertanilag „rendbe raktak”. Ennek eredményeképpen több új nemzetség név (pl. *Rasamsonia*, *Mycothermus*, *Thermothelomyces*) is született.

2.2.5. Termofil gomba fajok jellemzése

2.2.5.1. *Acremonium alabamense* Morgan-Jones (1974)

Szinonim:

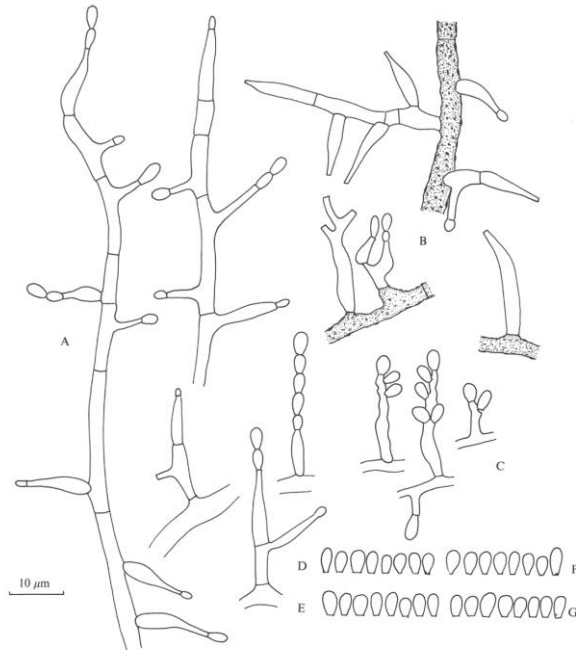
Allescheria terrestris Apinis

Thielavia terrestris (Apinis) Malloch et Cain

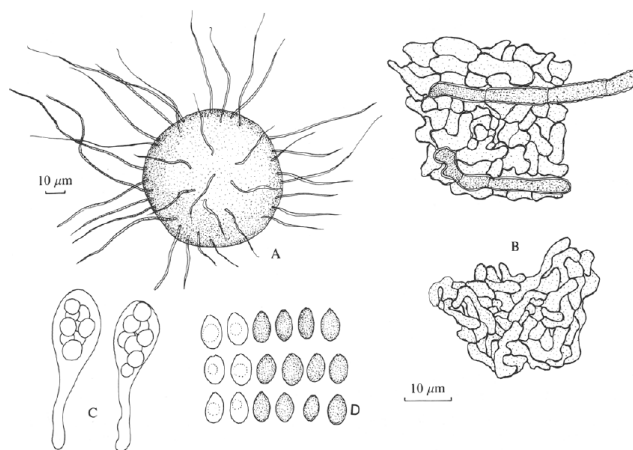
Az *Ascomycota* divízió *Sordariales* rendjébe tartozó *Acremonium alabamense*-t Apinis (1963) izolálta először, miközben Nagy Britannia talajainak termotoleráns és termofil gombáit vizsgálta. 1963-ban *Allescheria terrestris*-ként írta le. Később Malloch és Cain (1973) felülvizsgálta a faj a taxonómiai helyzetét és ivaros szaporodási módja alapján a *Thielavia* Zopf nemzetségbe helyezte át.

Ivartalan alakja maláta-kivonat agaron 40 °C-on gyorsan nő, kezdetben fehér, később halványsárgás vagy barnás színű, textúrája pelyhesről a porossá válik. Ivartalanul

fialokonídiumok képzésével szaporodik. A fialokonídiumok a légmicélium hifáin egyesével, ritkán álló, egyszerű felépítésű fialidokban, mitotikus osztódással folyamatosan keletkeznek (3. ábra). Az egymás után keletkező, tojásdad, 2,6-3,3 x 4-5 μm méretű, vékonyfalú, hialin (színtelen) konídiumok, a páratartalomtól függően, rövid, könnyen széteső láncokat alkotnak, vagy gömbölyű nyálkacseppben a fialid csúcsán együtt maradnak. Hifái szeptáltak, színtelenek, 2,0-2,5 μm átmérőjűek.



3. ábra. *Thielavia terrestris* ivartalan alakja. A-C: konidiofórák, D-G: konídiumok (Samson et al. 1977)



4. ábra. *Thielavia terrestris* ivaros alakja. A: termőtest, B: termőtest fala, C: aszkusz, D: aszkospórák (Samson et al. 1977)

Ivaros szaporodása során 70-120 µm méretű, gömbölyű, peritécium-típusú termőtestet fejleszt, melynek burka halványbarna és vékony, felületén pedig hosszú, hialin nyúlványok találhatóak. Az aszkuszok bunkó alakúak, 8 darab ellipszoid alakú 11-16 µm méretű aszkospórát tartalmaznak (4. ábra).

Thielavia terrestris-t izoláltak már szénbánya meddőhányójából (Evans, 1971), levegőből (Hudson 1973), Nagy-Britanniából (Apinis 1963) vagy Japánból (Minoura et al. 1973) származó talajmintából, faaprítékból (Tansey 1971).

2.2.5.2. *Chaetomium thermophilum* La Touche (1950)

Szinonim:

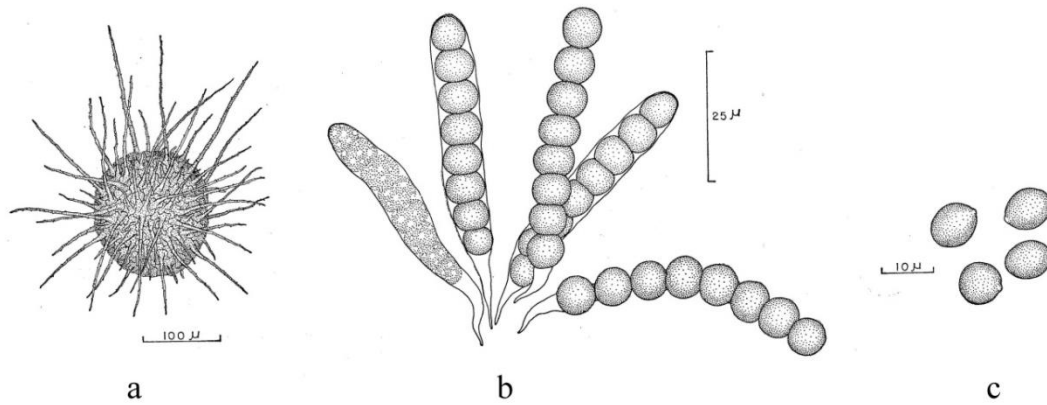
Chaetomium thermophilum var. *coprophilum* Cooney et Emerson

Chaetomium thermophilum var. *dissitum* Cooney et Emerson

Chaetomium thermophilum var. *thermophilum* La Touche

A *Chaetomium thermophilum*-ot 1950-ben izolálta először La Touche magas hőmérsékleten inkubált szalmáról. A *Sordariales* rend képviselője, a természetben és – kristályos cellulóz jelenlétében – tiszta tenyészetben aszkospórák képzésével szaporodik. A 2-8 µm széles vegetatív hifák kezdetben hialinok, szeptáltak, néhány nap után megbarnulnak. A telep felszínén 4-5 napos kortól peritéciumok, azaz apikális (felső) nyílással rendelkező, sötétszürke, fekete színű, gömbölyded termőtestek jelennek meg. A peritéciumok 75-172 µm átmérőjűek, felszínükön laza, egyszerű, sötétbarna hifákból álló díszítő szőrzet látható. A peritéciumok belsejében hengeres, 50-60 µm hosszú aszkuszok képződnek. Az aszkospórák az aszkuszokban nyolcasával, sorban keletkeznek, gömbölyded alakúak, 6-8 µm átmérőjűek (5. ábra). Minimális és maximális növekedési hőmérséklete 27, illetve 58 °C, optimuma pedig 50 °C körüli.

A *Chaetomium thermophilum* egy elterjedt faj, izolálták már Afrikából, Ausztráliából, Ázsiából, és Európából a legkülönbözőbb élőhelyekről, mint például aligátorfészekből (Tansey 1973), faaprítékból (Tansey 1971), szalmáról (La Touche 1950), dohányból (Tansey 1975), talajból (Tansey és Jack 1976, Ellis és Keane 1981, Minoura et al. 1972, Mouchacca 1995), szénbánya meddőhányójából (Evans 1971), mangrove mocsárból (Jaitly és Rai 1982), vízből (Ellis 1980), különböző komposztokból (Chang és Hudson 1967, Fergus és Amelung 1971, Kane és Mullins 1973, Satyanarayana és Johri 1983) és levegőből (Thakur 1977, Sandhu és Singh 1985) is.



5. ábra. *Chaetomium thermophilum*. a. peritécium, b. az aszkuszok fejlődésének különböző szakaszai, c. aszkospórák (Cooney és Emerson 1964)

2.2.5.3. *Malbranchea cinnamomea* (Libert) van Oorschot et de Hoog (1984)

Szinonim:

Geotrichum cinnamomeum (Libert) Saccardo

Malbranchea pulchella var. *sulfurea* (Miehe) Cooney et Emerson

Malbranchea sulfurea (Miehe) Pidoplichko

Malbranchea sulfurea (Miehe) Sigler et Carmichael

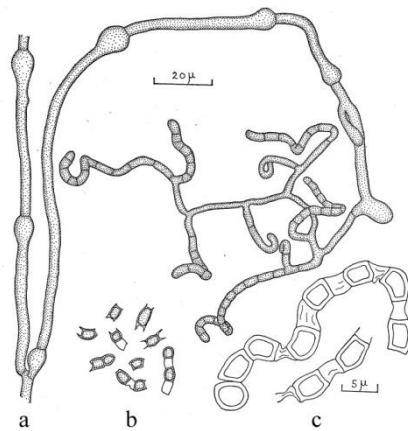
Thermoidium sulphureum Miehe

Trichothecium cinnamomeum Libert

Bár ivaros szaporodási alakja nem ismert, molekuláris vizsgálatok alátámasztják, hogy a *Malbranchea cinnamomea* az *Ascomycota* divízió tagja és az *Onygenales* rendbe tartozik (Morgenstern et al. 2012). Az első tiszta tenyészetet Miehe készítette 1907-ben és az első ábrákkal szemléltetett leírás is az ő nevéhez fűződik.

A *Malbranchea cinnamomea* az egyik legkönnyebben azonosítható faj a nemzetségen belül, termofil jellegének, gyors növekedésének és feltűnő színének köszönhetően. A telep kezdetben gyapjas, színe fehér, majd rózsaszín és végül eléri a jellegzetes kén-sárga színt, ekkorra a felszíne púderszerűen porossá válik. A hifa 3-4 µm széles, de a szabálytalan távolságokban (10-100 µm) elhelyezkedő szeptumoknál 10 µm-esre is megduzzadhat. A hifa szélessége a termékeny végénél 2,0-2,6 µm-re csökken és a kezdetben nem szeptált, de több sejtmagot tartalmazó hifa a végétől visszafelé 2-6 µm hosszú szeptált részekké alakul át és a hifa vége karakterisztikusan felkunkorodik. A konídiumok érése során minden második sejt egy kicsit legömbölyödik és egy belső 0,6 µm vastagságú falat fejleszt, mely szorosan egybeolvad a külső fallal, így egy vastag- és vékonyfalú sejtekből álló lánc keletkezik. A közbenső vékonyfalú sejtek

elhalnak és szétesnek, a vastagfalú szaporítósejtek pedig elválnak egymástól, poros felszínre eredményezve a telepnek (6. ábra) (Cooney és Emerson 1964).



6. ábra. *Malbranchea cinnamomea*. a. termékeny hifa fiatal konídiumtartókkal. b. a kunkorodó fonalvégek feldarabolódásával keletkezett érett konídiumok c. érésben levő vastagfalú konídiumok és köztes, vékonyfalú steril sejtből álló lánc
(Cooney és Emerson 1964)

A *Malbranchea cinnamomea* optimális növekedési hőmérséklete 45 °C; 57 °C felett már nem életképes.

Bár világszerte elterjedt, de mégsem túl gyakori faj. Különböző komposztokból (Chang és Hudson 1967, Fergus és Amelung 1971), levegőből, (Evans 1972, Sandhu és Singh 1985), mangrove mocsárból (Jaitly és Rai 1982), talajból (Thakre és Johri 1976, Tansey és Jack 1976), dohányból (Tansey 1975), valamint baromfi tápból (Ogundero 1979) mutatták ki.

2.2.5.4. *Melanocarpus albomyces* (Cooney et Emerson) von Arx (1975)

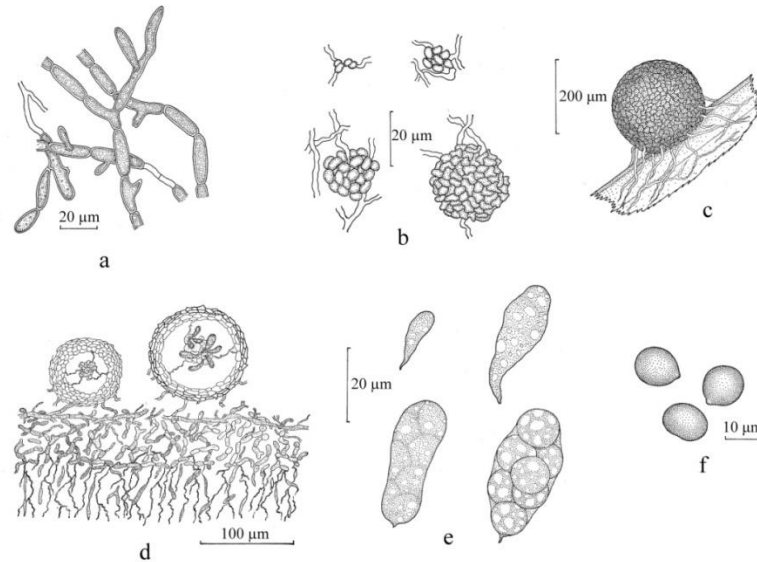
Szinonim:

Myriococcum albomyces Cooney et Emerson

Thielavia albomyces (Cooney et Emerson) Malloch et Cain

A *Sordariales* rendbe (*Ascomycota*) tartozó *Melanocarpus* nemzetséget 1975-ben vezette be a nevezéktanba von Arx és a nemzetség típus fajának a *Melanocarpus albomyces*-t jelölte ki. Az izolátumok telepei burgonyakivonat-glükóz agaron és malátakivonat agaron egyaránt krétafehér színűek, vékony, de tömör nemezes szerkezetűek, száraz felszínűek. Rendkívül gyors növekedésűek. A vegetatív hifák hialinok, szeptáltak, sejtjeik többsége duzzadt habitusú, vastag falú (7. ábra). Ivari folyamata heterotalliás, a gömbölyű, peritécium-típusú termőtestek felszínre

sima és fekete, átmérőjük 160-700 μm . A zárt terű termőtestek perifériális díszítést nem viselnek, belsejükben csokros csoportokban, 45-50 μm hosszú, zsák alakú aszkuszok képződnek. A sötétbarna, egysejtű, simafelszínű, gömbölyded vagy tojásdad alakú, kissé csúcsos aszkospórák az aszkuszokban nyolcasával keletkeznek, átmérőjük 9-16 μm .



7. ábra. *Melanocarpus albomyces*. a. duzzadt hifa; b. termőtest keletkezésének különböző fázisai; c. szubsztrátumon nőtt termőtest; d. termőtest keresztmetszete, melyen jól látható a termőtest fala és az aszkuszok centrális elhelyezkedése; e. az aszkuszok és az aszkospórák fejlődésének különböző fázisai; f. aszkospórák (Cooney és Emerson 1964)

A *Melanocarpus albomyces* 26 és 57 °C között képes növekedni, optimuma 37 és 42 °C között található.

A fentebb bemutatott termofil fajokhoz képest a *Melanocarpus albomyces* kevésbé gyakori fajnak számít. Előfordulását eddig csak komposztban (Abdel-Hafez et al. 1983, Satyanarayana és Johri 1981), levegőben (Sandhu és Singh 1985) és talajban (Awao és Mitsugi 1973, Jack és Tansey 1977) jegyezték fel.

2.2.5.5. *Mycothermus thermophilus* (Cooney et Emerson) Natvig, Taylor, Tsang, Hutchinson et Powell (2015)

Szinonim:

Scytalidium thermophilum (Cooney et Emerson) Austwick

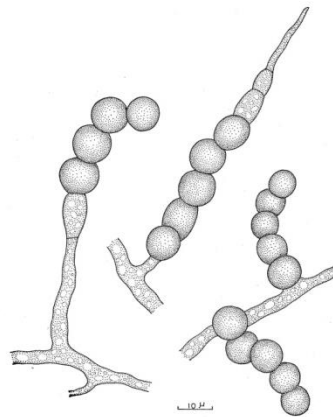
Torula thermophila Cooney et Emerson

Cooney és Emerson 1964-ben megjelent könyvében adott részletes leírást az *Ascomycota* divízió *Sordariales* rendjébe tartozó és az akkor *Torula thermophila*-ként elnevezett termofil gombáról.

Később Austwick (1976) áthelyezte ezt a fajt a *Scytalidium* nemzetségbe. Morfológiai és fiziológiai tulajdonságai alapján Straatsma és Samson (1993) is helytállóan találta Austwick döntését. Azonban molekuláris vizsgálatok (ITS és β -tubulin szekvenciák elemzése) alapján megállapították, hogy ez a faj olyan mértékben különbözik mindkét nemzetség típus fajától, hogy indokoltá vált egy új nemzetség létrehozása a *Chaetomiaceae* családon belül, így 2015 óta ezt a fajt *Mycothermus thermophilus*-nak nevezzük (Natvig et al. 2015).

Telepe gyorsan növekszik, kezdetben fehér, vékony szeptált 2-5 μ m széles hifákat növeszt, majd az érési folyamat végére számos sötét spórát fejleszt. Ebben a fázisában a telepnek szürke színe van, de hamarosan koromfekete lesz, ahogy a spórák érése végbemegy. Végül az egész micélium átalakul egy sötétbarna, majd fekete spóramasszává, amely úgy tűnik, mintha a telepet korom borítaná. A gomba tipikus érett spórája 8-12,5 μ m átmérőjű, gömbölyű, sötét barna, simafelszínű, és gyöngyszerű láncokban állnak össze (8. ábra). Atipikus ovális vagy orsó alakúak is találhatóak elszórtan a láncokon a gömb alakú spórák között (Cooney és Emerson 1964).

A *Mycothermus thermophilus* szélesebb hőmérsékleti határok között képes növekedni, mint a legtöbb termofil gomba, az alsó érték 23 °C, a felső pedig 58 °C. Optimális növekedési hőmérséklete 40°C környékén van (Cooney és Emerson 1964).



8. ábra. *Mycothermus thermophilus*. Érett konídiumok lánc (Cooney és Emerson 1964)

A *Mycothermus thermophilus*-t főként komposztokból izolálták (Fergus és Amelung 1971, Straatsma és Samson 1993), de kimutatták már napsütés (Tansey és Jack 1976) vagy geotermális tevékenység hatására felmelegedő talajból (Tansey és Brock 1971, Pan et al. 2010) és levegőmintákból (Thakur 1977, Sandhu és Singh 1985) is.

2.2.5.6. *Rasamsonia composticola* Su et Cai (2013)

Houbraken et al. 2012-ben vezették be a *Rasamsonia* nemzetséget az *Eurotiales* renden belüli *Trichocomaceae* család termotoleráns (*R. argillacea*, *R. brevistipitata*, *R. cylindrospora*, *R. eburnea*) és termofil (*R. emersonii*, *R. byssochlamydoides*) faja számára. Az új nemzetség létjogosultságát morfológiai bélyegek és az alkalmazott molekuláris vizsgálatok is alátámasztották. A nemzetség egy új tagját Su és Cai izolálta rizsszalmából és marhatrágyából készített komposztból és 2013-ban *Rasamsonia composticola* néven írták le.

A *Rasamsonia composticola* telepe világos, textúrája pelyhes, bársonyos. Az ecsetszerűen elágazó konídiumtartók hialinok, felszínük szemölcsös. Az ecsetek gyakran asszimmetrikusak, metulánként 3-6 fialidot tartalmaznak, melyekből sima felszínű, hialin vagy sárgás színű, hosszúkás henger alakú (az egyik végük egy kicsit szélesebb, enyhén bunkó formájú) konídiumok keletkeznek. A termőteste sárgás barna, gömbölyű vagy ellipszoid alakú, 100-250 µm átmérőjű. Az aszkospórák egysejtűek, hialinok, sima felszínűek, gömbölyűek és 2-3,8 µm az átmérőjük.

A *Rasamsonia composticola* hőmérsékleti optimuma 45-50 °C között van, 30 °C alatt és 55 °C felett nem növekszik (Su és Cai 2013).

2.2.5.7. *Rasamsonia emersonii* (Stolk) Houbraken et Frisvad (2012)

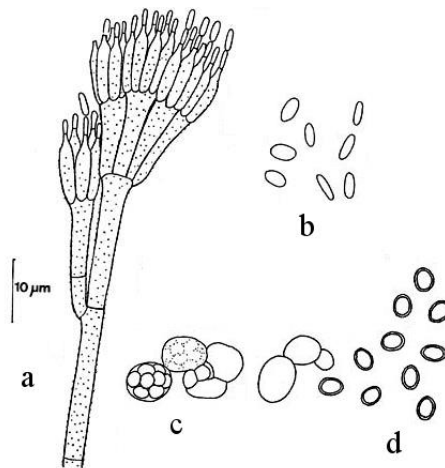
Szinonim:

Byssochlamys sp. Cooney et Emerson

Talaromyces emersonii Stolk

A 2012-ben létrehozott *Rasamsonia* nemzetség típus-fajának választott *Rasamsonia emersonii*-t Stolk (1965) olaszországi komposztból izolálta először és *Talaromyces emersonii* néven írta le. Különböző táptalajokon gyorsan nő, mogyoróbarna színű, a bőséges konídiumképzés miatt poros felületű telepet képez. A hifája hialin, 1-3 µm átmérőjű. Rűcskös felszínű, hialin vagy halványsárga, szabályos bi- vagy terverticilláta jellegű ecseteket fejleszt, melyek végén, a fialidokban hengeres, 3,5-5 x 1,5-3 µm-es halványbarna konídiumok keletkeznek. Malátakivonat agaron 50-300 µm átmérőjű, gömbölyded, hialin vagy narancssárgás barna termőtestet fejleszt, melyben a gömbölyű vagy ellipszoid aszkuszok rövid láncban keletkeznek. Az aszkuszokon belül 8 db sárgás, 3,5-4 x 2,5-3,5 µm-es gömbölyded vagy tojás alakú, simafelszínű aszkospóra fejlődik (9. ábra).

A faj optimális növekedési hőmérséklete 45 és 50 °C közt van, maximuma pedig 55 °C körül.



9. ábra. *Rasamsonia emersonii*. a. konídiumtartó; b. konídiumok; d. a láncban keletkező aszkuszok különböző fejlődési stádiumban; d. aszkospórák (Cooney és Emerson 1964)

A *Rasamsonia emersonii* cellulózbontó képességének köszönhetően gyakori részvevője a komposztokban zajló lebontó folyamatoknak (McHale és Coughlan 1981), továbbá előfordul napsütés (Tansey és Jack 1976) vagy geotermális tevékenység hatására felmelegedő talajban (Tansey és Brock 1971), szénbánya meddőhányójában (Evans 1971) és levegőben (Evans 1972, Thakur 1977) is.

2.2.5.8. *Rhizomucor pusillus* (Lindt) Schipper (1978)

Szinonim:

Mucor buntingii Lendn.

Mucor hagemii Naumov

Mucor muriperda Saccardo et Sinig.

Mucor parasiticus Lucet et Costantin

Mucor pusillus Lindt

Mucor septatus Bezold

Mucor thermohyalospora Subrahm.

Rhizomucor pakistanicus Qureshi et Mirza

Rhizomucor parasiticus (Lucet et Costantin) Lucet et Costantin

Rhizomucor pusillus var. *tauricus* (Milko et Schkur.) Zheng, Liu et Li

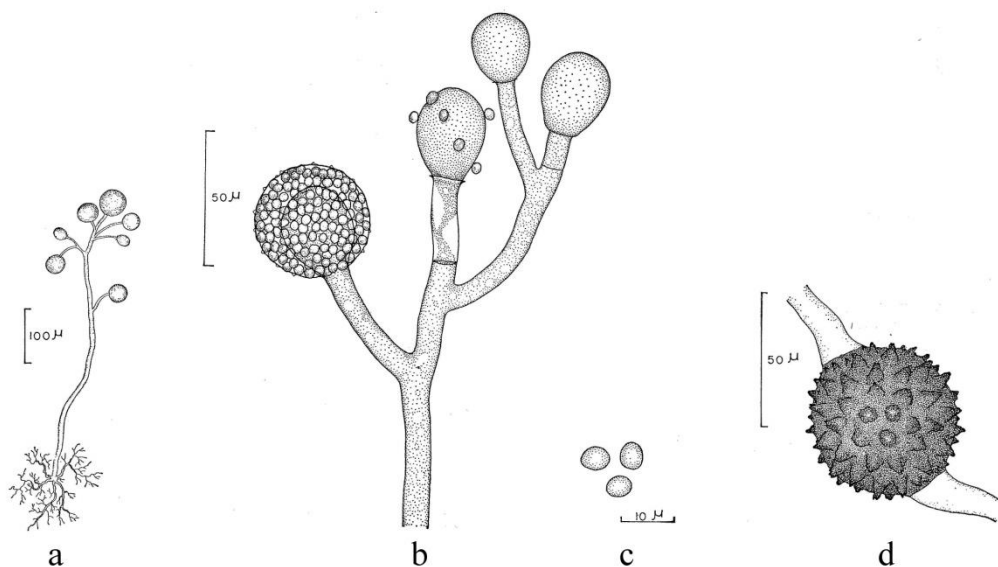
Rhizomucor septatus (Bezold) Lucet et Costantin

Rhizomucor tauricus (Milko et Schkur.) Schipper

Rhizopus parasiticus (Lucet et Costantin) Lendn.

Tieghemella muriperda (Saccardo et Sinig.) Naumov

A *Zygomycota* divízió *Mucoraceae* rendjébe tartozó *Rhizomucor pusillus* volt az első termofil gomba, melyet Lindt írt le 1886-ban. Ezt a cönocitikus (keresztfalak nélküli) hifákkal rendelkező fajt gyors növekedés jellemzi, pár nap alatt barna vagy szürke légmicéliumokból álló tömött vatta- vagy nemezszerű telepet fejleszt. A légmicélium egyes hifái, a sporangiumtartók sűrűn, szimpodiálisan elágazók, az egyes ágvégeken egyesével sporangiumok fejlődnek, melyek átmérője 50-80 μm (10. ábra). A sporangiumtartó nyele a sporangiumban tojásdad, kemény képletben, a kolumellában végződik. A sporangiumban több tucat, 3-4 μm átmérőjű, sima felszínű sporangiospóra képződik. A *Rhizomucor pusillus* heterotalliás, a gametangiumok fúziója révén létrejövő vörösesbarna vagy fekete zigospórák 45-63 μm -es átmérővel rendelkeznek.



10. ábra. *Rhizomucor pusillus*. a. sporangiumtartó rizoiddal és sporangiumokkal; b. sporangiofór sporangiummal és kolumellákkal; c. sporangiospórák; d. zigospóra
(Cooney és Emerson 1964)

A *Rhizomucor pusillus* 35 és 45 °C között növekszik a legjobban, de 50 °C-on is fejleszt még sporangiumot, 55 °C-on azonban már csak gyengén nő és csak steril micéliumot növeszt, 57 °C-on pedig már egyáltalán nem nő.

A *Rhizomucor pusillus* egy nagyon gyakori faj, nem véletlen, hogy ez volt az első felfedezett termofil gomba. Előfordul többek közt komposztokban (Diaz et al. 2011), levegőben (Evans 1972, Lacey 1975, Sandhu és Singh 1985, Thakur 1977), talajban, szénbánya meddőhányójában (Evans 1971) vagy baromfi tápban (Ogundero 1979).

2.2.5.9. *Thermoascus aurantiacus* Miehe (1907)

Szinonim:

Dactylomyces thermophilus Sopp

Penicillium thermophilum (Sopp) Saccardo

Thermoascus aurantiacus Miehe

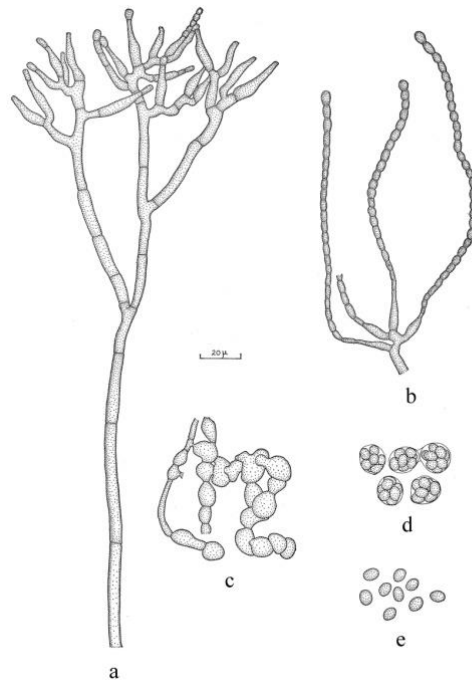
Thermoascus aurantiacus var. *levisporus* Upadhyay, Farmelo, Goetz et Melan

Thermoascus isatschenkoi Malchevsk.

A *Thermoascus aurantiacus* az *Eurotiales* rend (*Ascomycota*) képviselője. Számos termofil társával együtt ezt a fajt is Miehe (1907) figyelte meg először az önmelegedő szalma vizsgálata során. A telepek burgonya-glükóz agaron kezdetben krémszínűek, később az élénksárga termőtestkezdemények miatt sárgák, majd vöröses, illetve barna színűek lesznek, szélük laza, pókhálószerű, a táptalajba csereszínű pigmentet diffundálnak. A szeptált hifák színtelenek, 1,5-2 m szélesek, a szabálytalanul elágazó konidiofórok akár 1000 m hosszúak is lehetnek. A fialidok elágazását is a szabálytalanság jellemzi, a belőlük kifejlődő színtelen, elliptikus konídiumok azonban hosszú láncban maradnak. A természetben és tiszta tenyészetben leginkább aszkospórák képzésével szaporodik. Telepein gömbölyded vagy szabálytalan alakú 0,5-1,0 mm átmérőjű, sárgásbarna vagy szürkésbarna, nemezes falú, zárt üregű termőtestek növekednek, melyek belső terét a kifejlődő gömbölyded aszkuszok rendezetlenül kitöltik (11. ábra). Az aszkuszokban meiózisos osztódással 8 ellipszoid alakú, sárga, pontozott felületű aszkospóra fejlődik, melyek a termőtest és az aszkusz érés utáni szétesésével a környezetbe kerülnek.

A *Thermoascus aurantiacus* növekedési hőmérsékletének vizsgálatakor a különböző szerzők eltérő értékeket kaptak, mely feltételezhetően a törzsek közötti különbségekből eredhet. Ezért Cooney és Emerson (1964) a faj minimális növekedési hőmérsékletként 20-25 °C-ot, optimumként 40-45 °C-ot maximumként pedig az 55 °C-ot jelölte meg.

A *Thermoascus aurantiacus* egy elterjedt és gyakori faj, a legkülönbözőbb élőhelyekről izolálták már, mint például aligátorfészekből (Tansey 1973), faaprítékból (Tansey 1971), szalmáról (La Touche 1950), dohányból (Tansey 1975), talajból (Tansey és Jack 1976), szénbánya meddőhányójából (Evans 1971), különböző komposztokból (Fergus és Amelung 1971, Diaz et al. 2011) valamint levegőből (Lacey 1975, Sandhu és Singh 1985, Thakur 1977) is.



11. ábra. *Thermoascus aurantiacus*. Hosszú, elágazó konídiófor fialidokkal; b. fialidok fejlődő konídium-láncokkal; c. a kleisztotécium külső rétegét formáló sejtek; d. aszkuszok; e. aszkospórák (Cooney és Emerson 1964)

2.2.5.10. *Thermomyces lanuginosus* Tsiklinsky (1899)

Szinonim:

Humicola brevispora Subrahm. et Thirum

Humicola lanuginosa (Tsiklinsky) Bunce

Humicola lanuginosa var. *catenulata* Morinaga

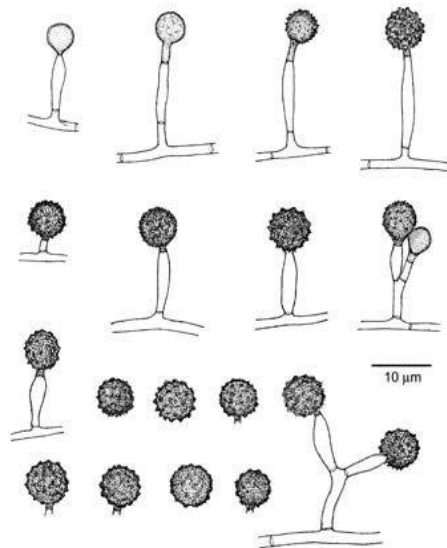
Monospora lanuginosa (Tsiklinsky) Mason

Sepedonium lanuginosum (Tsiklinsky) Griffon et Maublanc

A *Thermomyces* nemzetséget Tsiklinsky vezette be 1899-ben egy kerti talajból izolált faj, a *Thermomyces lanuginosus* számára. Annak ellenére, hogy Lindt már 1886-ban leírta a *Rhizomucor pusillus*-t általános egyetértés övezi a tényt, hogy Tsiklinsky volt az első, aki felhívta a figyelmet a gombák termofil tulajdonságára.

A *Thermomyces lanuginosus* telepe a legtöbb mikológiai táptalajon gyorsan növekszik, nemezes felszínű, színe kezdetben fehér, később szürkévé, zöldsürkévé, végül pedig lilás barnává válik és ezzel egy időben az agar szubsztrátuma foltokban sötét rózsaszín vagy bor színű lesz, mivel a diffúzibilis anyagokat választ ki a gomba. Az érett telep homályos sötétbarna vagy fekete. A fiatal telepet mikroszkóp alatt vizsgálva finom, szintelen, 1,5-4 µm átmérőjű hifák tömegeit láthatjuk, melyeken aleuriokonídiumok alakulnak ki. A meglehetősen rövid (10-15 µm)

aleuriofórok általában nem elágazók és derékszögben emelkednek ki a gombafonálból. Az aleuriokonídiumok az aleuriofórok csúcsán helyezkednek el. Az éretlen spórák színtelenek és sima falúak, de az érés folyamán sötét barnákká és rücskössé válnak (12. ábra). Az érett spórák gömb alakúak, szabálytalanok, 6-10 µm átmérőjűek. Mind az érett, mind az éretlen spórák könnyen elválnak az aleuriofórtól (Cooney és Emerson 1964). Termőtestet nem képez, egyéb ivari folyamata nem ismert.



12. ábra. *Thermomyces lanuginosus* aleuriokonídium képződése (http2)

A *Thermomyces lanuginosus* optimális növekedési hőmérséklete 45-50°C között van, 30 °C alatt és 60 °C fok felett nem növekszik.

Maheshwari és mtsai (2000) a *Thermomyces lanuginosus* fajt azon komposztálásban szerepet játszó gombák közé sorolják, melyek nem képesek a cellulóz bontására. A nem cellulolitikus mikroorganizmusok a komposztban kommenzalizmusban élnek cellulóz bontó fajokkal (pl. *Chaetomium thermophilum*), így jutva hasznosítható szénforráshoz, valamint bizonyos aminosavakhoz, melyeket nitrogénforrásként hasznosítanak. A komposztok mellett gyakran előfordul még a levegőben (Evans 1972, Lacey 1975, Sandhu és Singh 1985, Le Goff et al. 2010) is, továbbá kimutatták már a jelenlétét talajban (Ellis 1980, Sandhu és Singh 1981), mangrove mocsárból (Jaitly és Rai 1982).

2.2.5.11. *Thermomyces thermophilus* (Stolk) Kirk (2014)

Szinonim:

Penicillium duponti Griffon et Maublanc

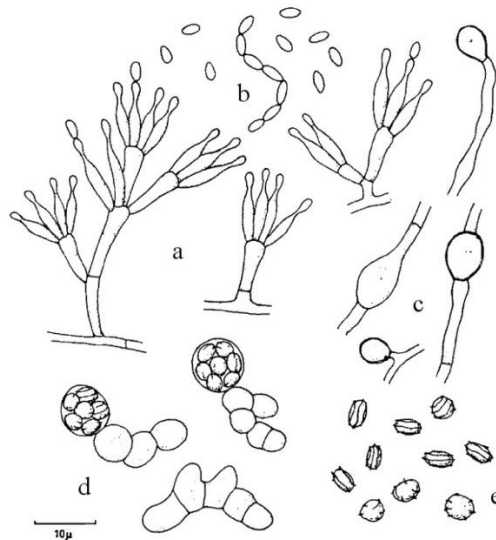
Talaromyces dupontii (Griffon et Maublanc) Apinis

Talaromyces thermophilus Stolk

Thermomyces dupontii (Griffon et Maublanc) Houbraken et Samson

Az *Ascomycota* divízió *Eurotiales* rendjébe tartozó *Thermomyces thermophilus*-t először Dupont izolálta Franciaországban nedves szalmáról és trágyából. A fajról részletes leírást csak 1911-ben közölt Griffon és Maublanc és első izolálójá után *Penicillium duponti*-nak nevezték el.

A telep színét és textúráját az alkalmazott táptalaj és az inkubációs hőmérséklet, valamint a telep kora nagyban befolyásolja. Kezdetben a micélium mindig fehér, majd szürke, lilás vagy pirosas barnára is változhat. A telep felszíne pedig pelyhes, gyapjas vagy poros lehet. A szeptált vegetatív hifák színtelenek 2-3 µm szélesek. A konídiofórok rövidek, csupán 5-30 µm hosszúak. A konídiumképző rendszer ecsetszerű, az ecsetek mono- vagy biverticillata jellegűek. A konídiumtartó hifa 1-3 metula jellegű ágban folytatódik, melyek végén 3-4, egyenlő nagyságú, ampulla alakú fialid helyezkedik el. A fialidok 2,0 x 8-10 µm méretűek, láncban együtt maradó, halványsárga, ellipszoid alakú 2-4,5 x 1,5-3 µm méretű konídiumokat képeznek. A szürkésbarna termőtestekben számos aszkusz termelődik, melyekben a lencse alakú, halványsárga, 3,5-5 x 2,5-2,5 µm-es aszkospórák nyolcasával keletkeznek (Cooney és Emerson 1964) (13. ábra).



13. ábra. *Thermomyces thermophilus*. a. különböző típusú ecsetek; b. konídiumok; c. klamidospórák; d. különböző fejlődési stádiumban levő aszkuszok láncban; e. aszkospórák (Stolk 1965)

A *Thermomyces thermophilus* maximális növekedési hőmérséklete 60 °C, optimuma pedig 45-50 °C között található.

Bár világszerte elterjedt ez a faj, mégsem túl gyakori; főként talajból (Cooney és Emerson 1964) és földimogyoróból (Ogundero 1981) izolálták eddig.

2.2.5.12. *Thermothelomyces thermophila* (Apinis) Marin-Felix, Stchigel, Guarro et Cano (2015)

Szinonim:

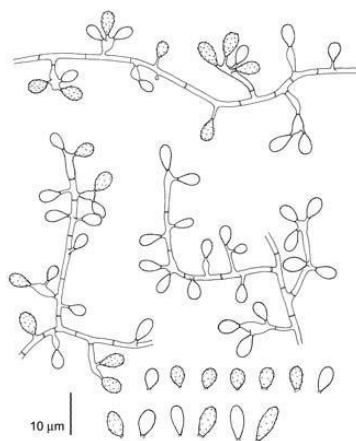
Chrysosporium thermophilum (Apinis) Klopotek

Myceliophthora thermophila (Apinis) Oorschot

Sporotrichum thermophilum Apinis

Apinis 1963-ban alluviális (hordalékos) talajból izolálta először az akkor *Sporotrichum thermophilum*-nak elnevezett termofil gombát. Később morfológiai tulajdonságaik alapján a *Chrysosporium*, majd a *Myceliophthora* nemzetségbe került át. A *Myceliophthora* nemzetség 5 termofil tagját (*M. fergusii*, *M. guttulata*, *M. heterothallica*, *M. hinnulea*, *M. thermophila*) az alapos morfológiai és molekuláris vizsgálatok eredményeképpen a 2015-ben újonnan létrehozott 2 nemzetségbe, a *Crassicarpon* és a *Thermothelomyces* nemzetségbe helyezték át (Marin-Felix et al. 2015).

A *Thermothelomyces thermophila* burgonyakivonat-glükóz agaron telepe világos drapp színűek, laza nemezes felszínűek. A vegetatív hifái szeptáltak, színtelenek, kb. 2 µm átmérőjűek. A konídiumképző rendszer elágazó, hialin hifákból áll, az oldalágakon laterálisan és terminálisan, egyesével képződnek az aleuriokonídiumok. Ezek széles körte alakúak, hialinok, vékony falúak, kezdetben rücskös, majd az érés során sima felszínűvé válnak (14. ábra). Átmérőjük 4-8 x 2-5 µm.



14. ábra. *Thermothelomyces thermophila* konídiumtartói és konídiumjai (de Hoog 2000)

A *Thermothelomyces thermophila* 28 °C alatt nagyon lassan növekszik, 40 és 50 °C között képes a leggyorsabb fejlődésre, 55 °C felett pedig már nem életképes (Hessen 1957).

2.3. A nehézfémek

A nehézfémek meghatározására nem született egyértelmű, általánosan elfogadott definíció (Duffus 2002), bár az elmúlt évtizedekben erre több kísérletet is tettek, többek közt sűrűségük, rendszámuk vagy relatív atomtömegük, néha kémiai tulajdonságaik vagy toxikusságuk alapján. A nehézfém fogalom két leggyakoribb értelmezése a sűrűség, illetve a toxikusság alapján történő értelmezés (Atkins és Jones 1999).

Az elemek sűrűségét véve alapul a szakirodalomban előforduló leggyakoribb értelmezés alapján nehézfémnek nevezik az 5 g/cm³-nél nagyobb sűrűségű fémeket (Brewer és Scott 1983, Lozet és Mathieu 1991, Morris 1992). A toxikussággal, illetve a környezeti ártalmakkal összefüggő értelmezés szerint pedig általában az ólom, kadmium, higany, arzén tartozik a nehézfémek közé, de sokszor ide sorolnak olyan elemeket is, amelyek nem tartoznak a fémek közé, vagy sűrűségük alapján nem tekinthetők nehézfémnek (Hodgson et al. 1988). Az Európai Bizottság 2000/532/EK határozatában nehézfémként az antimon, arzén, kadmium, króm (VI), réz, ólom, higany, nikkel, szelén, tellúr, tallium és ón került felsorolásra.

A nehézfémek természetes módon is előfordulnak a környezetben, de azok magasabb környezeti koncentrációi miatt főként különféle antropogén tevékenységek tehetők felelőssé, mint például a különböző bányászati, kohászati, vagy galvanizálási tevékenységek, a szennyvízzel való öntözés, vagy a növényvédőszeres és a műtrágyák használata.

A termőtalajok, a talajvíz és a felszíni vizek nehézfémekkel történő elszennyeződése súlyos környezetkárosodást okozhat, és veszélyezteti az élőlények egészségét. Mivel a nehézfémek biológiailag nem bonthatóak le, az élőszervezetekben akkumulálódnak és egy adott dózis után kifejtik toxikus hatásukat (Láng 2002, Papp és Kümmel 1992).

2.3.1. Nehézfémek hatása a mikroszkopikus gombákra

A fémek és a gombák közötti kölcsönhatást már régóta kutatják. Számos fém, mint például a réz, a cink, a vas, a magnézium, a kalcium vagy a kálium elengedhetetlenül fontos a gombák növekedéséhez. Ezek az esszenciális fémek főként az enzimek működésében jutnak jelentős szerephez; egyes fémek (pl. Mg) bizonyos enzimeket aktiválnak, míg mások (pl. Cu, Fe, Mo, Zn) az enzimekhez kötődve teszik működőképessé az enzimet (metalloenzimek). A nehézfémek többsége azonban növekedés-, valamint spóracsírázás-gátlást okozhat, továbbá befolyásolhatja a

reprodukción, a metabolikus aktivitást (Gadd 1993, Amir és Pineau 1998), illetve hatásukra a gombák morfológiája is megváltozhat, ami gyakran a micéliumok sűrűségében mutatkozik meg (Ramsay et al. 1999, Fomina et al. 2005). Számos tanulmány kimutatta, hogy a különböző gombafajok rezisztenssé tudnak válni a toxikus fémekkel szemben, illetve adaptálódni tudnak a toxikus fémekhez (Gadd 1993). A gombák a megfelelő enzimeik kiválasztásával egyes tápanyagokat a sejten kívül emésztik meg, így számos olyan extracelluláris vegyület termelnek, melyekkel a nehézfémek a sejten kívül komplexeket képezhetnek (Sayer et al. 1995, Morley et al. 1996). A gombák adszorbeálhatják vagy akumulálhatják is a nehézfémeket a sejtfalukban (anyagcserétől független bioszorpció), illetve a vakuoláris vagy citoplazmatikus tereikben (Ross 1975, Mullen et al. 1992, Morley és Gadd 1995).

2.3.1.1. Réz hatása a gombákra

A talajok természetes réz koncentrációját a kövek rézkoncentrációja befolyásolja. A világ taljai átlagosan 6-80 mg/kg rézet tartalmaznak (McBride 1994). Azonban ez a koncentráció érték a talaj felső rétegében jelentősen megnövekedhet (akár a 200 mg/kg-ot is meghaladhatja) az olyan mezőgazdasági területeken – főként szőlősökben és gyümölcsösökben –, ahol réz tartalmú növényvédőszeret alkalmaznak (Komarek et al. 2010). Kivételesen magas rézkoncentráció mutattak ki például franciaországi (> 1000 mg/kg) (Flores-Vélez et al. 1996) és brazil (> 3000 mg/kg) (Mirlean et al. 2007) szőlőkultúrák talajából.

Bár a réz esszenciális nyomelem a mikroorganizmusok számára is, túl magas koncentrációban mérgező hatást fejthet ki (Gadd 1993). Fernández-Calviño és mtsai (2010) már a 150-200 mg/kg-ot meghaladó réz koncentrációt is toxikusnak találta a talaj-mikrobákra. Gadd (1993) kimutatta, hogy a különböző gombafajok rézzel szemben eltérő érzékenységűnek. Ezt Hartikainen és mtsai (2012) is alátámasztották. Munkájuk során 18, rendszertanilag egymástól távol álló szaprofita gombafaj 100, 200 és 400 mg/kg rézzel szembeni érzékenységét vizsgálták. Az *Ascomycota* divízióba tartozó fajok közül legtoleránsabbnak a *Fusarium* nemzetség képviselője mutatkozott, a 100 mg/kg-os rézkoncentráció is csupán 2%-os növekedésgátlást okozott, míg a *Sordaria* nemzetségbe tartozó faj növekedését ez a koncentráció már 96%-ban csökkentette. A 400 mg/kg rézkoncentrációjú táptalajon egyik aszkuszos gombafaj sem volt képes növekedni. Összességében a *Basidiomycota* divízió képviselői érzékenyebbnak mutatkoztak, bár a vizsgált *Gymnopilus luteofolius* fajra még serkentően is hatott a 100 mg/kg-os rézkoncentráció és több faj is képes volt a 400 mg/kg rézkoncentrációjú táptalajon növekedni.

2.3.1.2. Kadmium hatása a gombákra

A kadmium a természetben cinktartalmú ércekben fordul elő. A mezőgazdaságilag művelt talajokba a kadmiummal szennyezett foszforműtrágya használatával kerülhet, de a különböző fémfeldolgozók (galvanizáló-, ötvözőüzemek, akkumulátorgyárak) szennyvizeiből is nagy mennyiségű kadmium juthat a természetbe (Alloway és Steinnes 1997).

Az ektomikorrhiza-gombáknál kimutatták, hogy a kadmium az egyik legmérgezőbb a nehézfémek közül (McCreight és Schroeder 1982, Tam 1995). Ezen gombafajok között is megkülönböztethető nagyságú érzékenységet mutatnak a kadmiumra nézve és ez az ellenállóság bizonyos szintű rezisztenciához segíti a gazdanövényeket, melyek a szennyezett talajban élnek (Jongbloed és Borst-Pauwels 1990). Massaccesi és mtsai (2002) kadmium-szennyezett talajokból különböző fonalas gombákat (*Aspergillus terreus*, *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium oxysporum*, *Penicillium* spp., *Talaromyces helicus*) izoláltak, melyek magas kadmium rezisztenciával rendelkeztek.

2.3.1.3. Ólom hatása a gombákra

Az ólom a természetben szinte mindenütt megtalálható valamilyen mennyiségben, szulfidok, karbonátok és szulfátok formájában. Az ólom az ipar, közlekedés és a háztartásokban használatos. A 90-es évek közepéig az ólmozott üzemanyag használat keretében a belsőégésű motorokból jutott ki az élő környezetbe nagyobb mennyiségben. A növényvédelemben a rézsók eseti ólomszennyezettséggel rendelkezhetnek, melyeket gombaölő szerként alkalmaznak (Darvas és Székács 2006).

Siddiquee és mtsai (2013) *Trichoderma* fajok nehézfémekkel szembeni toleranciáját vizsgálták és azt tapasztalták, hogy az ólom 300 mg/l-es koncentrációja a fajok biomasszájának tömegében 50%-os csökkenést eredményez. Iskandar és mtsai (2011) *Trichoderma* faj mellett *Aspergillus* és *Penicillium* fajok ólommal szembeni tűrőképességét is vizsgálták. A tesztelt fajok közül a *Penicillium janthinellum* bizonyult a legkevésbé toleránsnak, ugyanis a 100 mg/l-es ólomkoncentráció is csupán 37 %-osan gátolta a telep növekedését. Ezzel szemben a legtoleránsabb *Aspergillus niger*-re az ólom 5000 mg/l-es koncentrációban sem hatott 50%-nál nagyobb mértékben.

2.3.1.4. Nikkel hatása a gombákra

A nikkel természetes forrasi közé tartozik az alapközet, a vegetáció és a vulkáni tevékenységek következtében történő emisszió, míg az antropogén források közt a szén-, az üzemanyagok és a hulladékok égetését említhetjük (McGrath 1995, von Burg 1997), valamint a foszfát-műtrágyák

használatával is jelentős mennyiségű nikkelt juttathatunk a talajba (Kabata-Pendias and Pendias, 1992).

Babich és Stotzky (1982) a nikkelt gombákra kifejtett mérgező hatását vizsgálta. Megállapították, hogy a nikkelt már 5 ppm-es dózisban is gátolja az *Achyly* gombafaj növekedését, míg a kezdetben toleránsabb *Aspergillus clavatus* és az *Aspergillus flavus* esetében csak a 10 ppm-et meghaladó dózis kezdett gátló hatást kifejteni. Azonban az 50 ppm már teljes mértékben gátolta az *Aspergillus flavus* növekedését és a többi vizsgált faj sem bizonyult életképesnek 100 ppm-es koncentráció jelenlétében. Siddiquee és mtsai (2013) *Trichoderma* fajok nehézfémekkel szembeni toleranciájának vizsgálatakor arra az eredményre jutottak, hogy a nikkeltnek csak az 500 mg/l-es koncentrációt meghaladó töménységű oldata gátolta a fajok biomassza-termelését 50%-os mértékben.

2.3.2. A toxikus hatás meghatározása

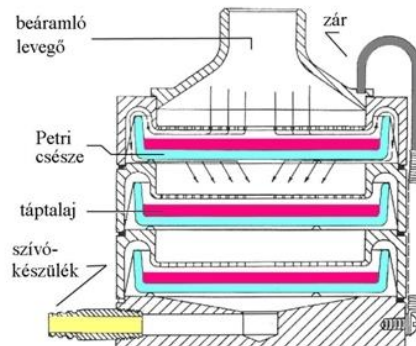
Minden anyag toxicitását jellemezhetjük egy dózis-hatás (dose-effect) függvényel, ami megmutatja, hogy adott anyag dózisének emelésével a károsító hatás mértéke hogyan növekszik. A dózis–válasz függvényél az abszcisszán a dózist, vagy annak természetes alapú logaritmusát, míg az ordinátán az adott dózis hatására kialakult tünet (mortalitás) százalékos gyakoriságát tüntetik fel. Az ökotoxikológusok a dózis helyett a környezeti koncentráció értékét használják, mivel az ökoszisztémát alkotó szervezeteknél nem ellenőrizhető, hogy a környezetben lévő anyagból mennyi jut be a vizsgált egyedekbe. Akut toxicitási tesztekben az egyik leggyakrabban megállapított végpont az LC₅₀ érték, ami annak a koncentrációnak az értéke, melynél a teszt-szervezetek 50 %-os pusztulása figyelhető meg. Az LC₅₀ érték mellett használják az EC₅₀ értéket is, ami azt a koncentrációt jelenti, mely a mérési végpont (pl. enzimaktivitás, fénykibocsátás stb.) 50 %-os csökkenését okozza a kezeletlen kontrollhoz képest (Gruiz et al. 2001). Dolgozatomban a nehézfémek termofil gombákra gyakorolt hatásának összehasonlíthatósága érdekében azok EC₅₀ értékét számítottam ki, vagyis az adott fémnek azt a koncentrációját állapítottam meg, amely a gombák telepének növekedését a kontrollhoz viszonyítva 50%-ban gátolta.

3. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

3.1. Mintavétel

Két, egymástól eltérő összetételű (városi és kistelepülési) hulladékot kezelő komposztáló telepen 2011 októbere és 2012 júliusa közt gyűjtöttem komposzt- és levegőmintákat. A városi hulladék elsősorban háztartási, sok cellulózt tartalmazó szemétből, a kistelepülési hulladék pedig a háztartási szemét mellett jellemzően nagy lignocellulóz tartalmú zöldhulladékból tevődött össze. A vizsgált komposztálótelepeken az intenzív szakaszokat követő rostálás eredményeképpen elsősorban humuszanyagokat tartalmazó porózus anyag keletkezett. A komposztokból 5-5 kg átlagmintát vettem, melyeket feldolgozásig (maximum 24 óráig) 4 °C-on tároltam.

A levegőmintákat háromszintes, Andersen-féle levegőminta-vevő készülékkel (15. ábra) gyűjtöttem 1,5 m magasságban, a komposzttömeghez legközelebbi ponton, valamint októberben még 20, 100 és 500 m-es távolságban is. Az ismétlések három, egymást követő héten, szélcsendes napokon történtek, előzetes próbamérések alapján kalibrált átszívási idővel, 28,3 L/perc átszívási sebesség mellett. A levegőminta vételekhez Martin-féle tápagart (Martin 1950), valamint maláta-kivonat és mikrokristályos cellulóz agart használtam. A táptalajok összetételét az M2-es melléklet tartalmazza.



15. ábra. Andersen-féle levegő mintavevő készülék sematikus rajza (Andersen 1958 nyomán)

2009 októberében, 2010 áprilisában és júliusában összesen 27 talajmintát gyűjtöttem a Várhegy Erdőrezervátum három erdőállományában (hegyvidéki gyertyános-tölgyes, középhegységi cseres-tölgyes, cserszömörccés karsztbokorerdő). 2009 őszén – a vegetációs időszak végén – a 8 fás- és 6 lágyszárú növény elhalt maradványából pedig összesen 48 mintát vettem. A mintákat

steril mintavételi edénybe helyeztem, a laboratóriumba aszeptikus módon szállítottam és feldolgozásig (maximum 24 óráig) 4 °C-on tároltam.

3.2. Alkalmazott mikrobiológiai módszerek

3.2.1. Tenyésztési módszerek, körülmények, izolálás

A begyűjtött talaj- és komposztmintákból homogenizálás után 5,0-5,0 grammot mértem ki, és belőlük steril desztillált vízzel, erős mechanikai rázással, 10-szeres hígítású szuszpenziót készítettem. A talaj- és komposzttaggregátumok további dezorganizálása céljából a tömény szuszpenziókat 5 perces ultrahangos kezeléssel finomítottam. Az így kapott szuszpenziókból decimális hígítási sort készítettem, a hígítási lépcsőkből pedig 100-100 µl-t 3-3 ismétlésben tápagar-lemezekre szélesztettem. A termofil gombák egymáshoz képest igen eltérő tápigényére való tekintettel a tenyésztésekhez háromféle, egymástól nagymértékben eltérő összetételű mikológiai táptalajt (burgonyakivonat glükóz agart, malátakivonat agart és Martin-féle agart) alkalmaztam. A beoltott táptalajokat 50 °C-os termosztátban 3-5 napig inkubáltam, naponta ellenőriztem, és három napos korban elkészítettem az első kioltásokat.

A különböző növényfajok gally-, szár- és levélavariját a laboratóriumban steril desztillált vízzel megnedvesítettem, majd – a nedvesség megőrzése céljából – steril befőttesüvegbe zárva 50 °C-on inkubáltam. A szubsztrátumokon megjelenő gombatelepekből tiszta tenyészetet hoztam létre.

A komposztálótelepek levegőjével exponált táptalajokat szintén 50 °C-on 3-5 napig inkubáltam, naponta ellenőriztem és az újonnan kinőtt telepeket leizoláltam.

A tiszta tenyészeteket azonosítás és törzsgyűjteménybe helyezés céljából burgonyakivonat glükóz agarra, malátakivonat agarra, Sabouraud glükóz agarra és szükség esetén mikrokristályos cellulóz tápagarra oltottam.

3.2.2. Törzsfenntartás

A tápagar lemezeken növvő tiszta és spórázó gombatelepet steril üveg tárgylemezzel lekapartam, 20%-os glicerinnel oldattal belemostam egy Potter-Elvehjem típusú sejthomogenizálócsőbe, majd aszeptikus körülmények között elkészítettem a sejtsuszpenziót, melyből 1 ml-t fagyasztócsőbe pipettáztam és törzsfenntartás céljából -80°C-on tároltam.

3.2.3. A termofil gombák fajsztű azonosítása

Az izolátumok rendszertani azonosítása morfológiai tulajdonságaik, valamint az ITS-régió szekvencia elemzése alapján történt.

3.2.3.1. Azonosítása morfológiai bélyegek alapján

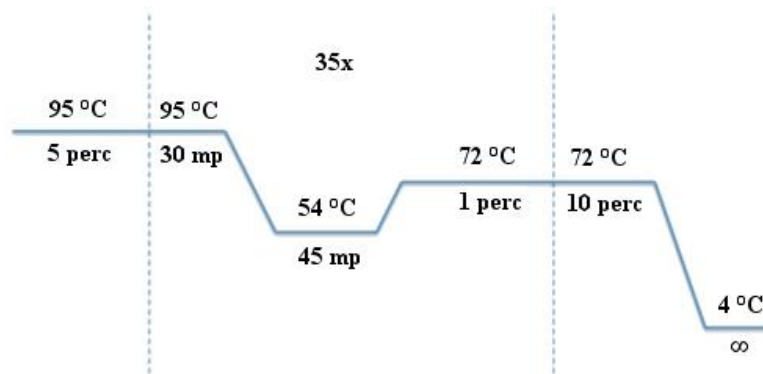
Az izolátumok rendszertani azonosítása fenotípusos, elsősorban telep- és mikroszkopikus morfológiai tulajdonságok alapján történt. A termőtestképzés képessége az ivari folyamatok meglétére vagy hiányára utaló alapvető morfológiai bélyeg (Alexopoulos et al. 1996). Az ivari folyamat hiányakor az illető törzs mitospóráképzésének citomorfológiai módja (konídiumontogéniája), továbbá a mitospórák alakja, mérete, színe stb. volt a legfontosabb szempont a genus szintű határozásban (Kiffer és Morelet 2000). Az izolátumok fajsztű meghatározását pedig Cooney és Emerson (1964), Apinis (1967), Millner és mtsai (1977), van Oorschot (1977), Schipper (1978), Ellis (1981, 1982), Upadhyay és mtsai (1984), Straatsma és Samson (1993), Chen és Chen (1996), Guarro és mtsai (1996) és Mouchacca (1997) munkája alapján végeztem.

3.2.3.2. A törzsek molekuláris azonosítása

A molekuláris azonosítást a riboszomális RNS-t kódoló gén (rDNS) ITS1 és ITS2 szakaszainak szekvenciája alapján végeztem az alábbiak szerint.

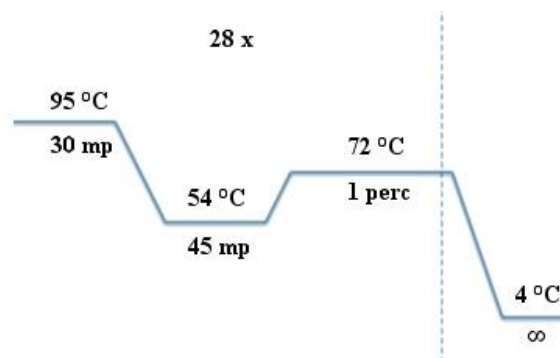
A gombák DNS-ének kivonását MasterPure™ Yeast DNA Purification (Epicentre, USA) készlet segítségével végeztem, a gyártó utasításai szerint. A DNS kivonás sikerességét gélelektroforézissel ellenőriztem, 1%-os agaróz gélben, 0,05 µl/ml etidium-bromid jelenlétében. Az etidium-bromidot tartalmazó agaróz gélben a DNS mintázatot UV fényben vizsgáltam.

Az ITS régió amplifikálásához polimeráz láncreakció technikát (Polymerase Chain Reaction, PCR) alkalmaztam, ITS1 és ITS4 indítószekvenciák (primerek) felhasználásával (White et al. 1990). A PCR reakció során alkalmazott reakcióelegy (50 µl végtérfogatra számolva) a következőket tartalmazta: 5 µl 10x Taq Puffer (Thermo Scientific), 10 µl dNTP mix (0,8 mM), 0,5 - 0,5 µl ITS1 és ITS4 primer (10 µM), 3 µl DNS templát, 0,2 µl Taq-polimeráz (5U) (Thermo Scientific), 30,8 µl MQ víz. A reakció ütemezése 16. ábra szerint történt.



16. ábra. A PCR reakció ütemezése

A PCR-reakció során nyert PCR-terméket (amplikont) ellenőrzésként 1%-os agaróz gélben megfutattam, majd DNA, RNA and protein purification Kit (Macherey-Nagel) segítségével tisztítottam a gyártó útmutatásának megfelelően. A tisztított amplikon került végül a szekvenáló reakcióban felhasználásra. A szekvenáló reakciót a BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, USA) alkalmazásával hajtottam végre. A szükséges komponensek az alábbiak voltak (10 µl végtérfogatra számolva): 1 µl BigDye, 1,5 µl BigDye puffer, 0,5 µl ITS1 primer, 2 µl tisztított PCR termék, 5 µl MQ víz. A szekvenáló reakció ütemezése a 17. ábra szerint történt.



17. ábra. A szekvenáló reakció ütemezése

A szekvenáló PCR reakció során képződött terméket etanolos kicsapással tisztítottam meg a felesleges alkotóktól. Az ehhez használt oldat összetétele a következő volt: 62,5 µl 96%-os etanol, 3 µl 3 M-os Na-acetát, 14,5 µl MQ víz.

Az etanolos kicsapás után az amplikonok nukleotidsorrendjét, szekvenciáját ABI 3130 automata kapilláris szekvenáló berendezés segítségével lett határozva. A kapott szekvenciákat az NCBI (National Centre for Biotechnology Information) GenBank adatbázisban (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/>) található BLAST program (Altschul et al. 1997) segítségével azonosítottam.

3.3. *Filogenetikai fa készítése*

A törzsgyűjteménybe helyezett fajok 1-1 reprezentánsának, valamint az NCBI adatbázisában szereplő termofil gombák típusörzseinek ITS-szekvencia alapú filogenetikai fáját szomszédcsatolásos (neighbour-joining) módszerrel (Saitou és Nei 1987), bootstrap becsléssel (1000 ismétlés), Kimura-korrekció (Kimura 1980) mellett MEGA (Molecular Evolutionary Genetics Analysis) 4.0 szoftvercsomag (Tamura et al. 2007) segítségével szerkesztettem.

3.4. *Diverzitási indexek*

A propagulum-együttesek biodiverzitását Shannon-Weaver indexszel (H) (Shannon és Weaver 1963), valamint Simpson-féle indexszel (D) (Simpson 1949) fejeztem ki.

A Shannon-Weaver indexet Shannon-féle entrópia-függvénynek is nevezik, mert a rendszer rendezettségét számszerűsíti. Képlete:

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i,$$

ahol S a fajszám, p_i az i faj előfordulási valószínűsége, amit például a relatív gyakorisággal közelíthetünk. Értéke akkor maximális, ha minden faj egyforma egyedszámmal van jelen, természetes rendszerekben általában 1,5 és 4,5 közé esik (McDonald 2003). Az index érzékeny a domináns fajok jelenlétére. A Shannon-Weaver index a leggyakrabban használt diverzitás-index.

A Simpson-index azt a valószínűséget számszerűsíti, hogy két véletlenszerűen kiválasztott egyed két különböző fajba tartozik.

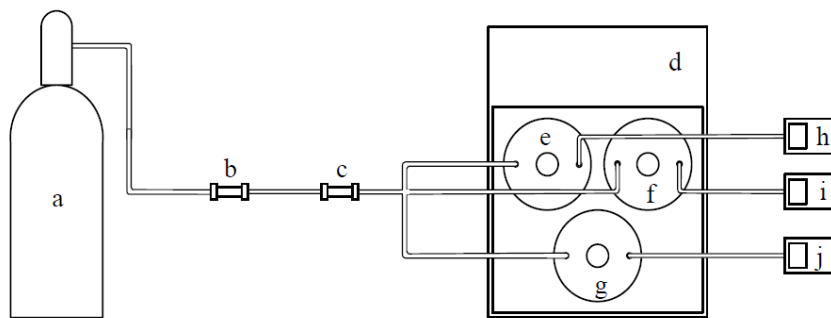
$$D = 1 - \frac{\sum_{i=1}^S n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)},$$

ahol S a fajszám, n_i az i faj tömegességét (abundanciáját) meghatározó érték (pl. egyedszám), N az egyedek száma. Az index értéke 0 és 1 közé esik, ez utóbbi érték jelenti a maximális diverzitást.

3.5. *A szeszkviterpén kibocsátás meghatározása*

A szeszkviterpén emisszió vizsgálatát Nilsson és mtsai (1996) által kidolgozott módszer alapján a Pannon Egyetem Mérnöki Kar Környezettudományi Intézetében működő Levegőkémiai

Kutatócsoport munkatársai által kifejlesztett szilárd fázisú mikroextrakciós berendezéssel (SPME) végeztük el, melynek sematikus ábrája a 18. ábrán látható. A méréséhez a mintákat 9 cm átmérőjű hengerekbe helyeztük. A steril áramlási rendszerrel egyidejűleg három tenyészet, illetve komposztminta vizsgálata lehetséges. A gombatelepek anyagcseréjének széndioxid felhalmozódás általi gátlódásának elkerülése érdekében a hengerek gőzterét egy aktív szén szűrővel, valamint egy HEPA szűrővel tisztított levegővel öblítettük. A gőztérből vett minták szemikvantitatív vizsgálatát gázkromatográfiás méréssel, szelektált ion-megfigyelési (SIM) üzemmódban végeztük. A kiértékelésnél csak azokat a vegyületeket vettük figyelembe, amelyeknél a szeszkviterpénekre jellemző 161-es és 204-es ionok együttesen fordultak elő.



18. ábra. A komposztminták és a gombatenyészetek szeszkviterpén-kibocsátásának mérésére szolgáló kísérleti rendszer vázlata. **a:** sűrített levegőt tartalmazó palack, **b:** aktív szén szűrő, **c:** HEPA szűrő, **d:** termosztát, **e-f-g:** mintavételi edények, **h-i-j:** szén-dioxid mérés (Horváth et al. 2011)

3.6. Termofil gombák nehézfémekkel szembeni érzékenységének vizsgálata

A fonalas gombák táptalaj felületén való növekedését egyszerű lineáris összefüggéssel jellemezhetjük: egységnyi idő alatt egységnyi a telep átmérőjének növekedése. E sajátosság a micéliális sejtek egyirányú, ún. polarizált növekedésének következménye. A termofil gombák valamennyi faja micéliumosan növekedik, ezért érzékenységük vizsgálatához módszerként telepeik úgynevezett mérgezett agaron való növekedésének mérését választottam. A vizsgálathoz városi szilárd hulladékokból készült komposztból izolált *Rasamsonia emersonii* TK07, *Thermomyces lanuginosus* TK11, *Thermostelomyces thermophila* TK04 és *Mycothermus thermophilus* TK09 törzseket használtam. Sabouraud-glükóz tápagaron (SGA) (Sabouraud 1892) mind a négy fajnak megfelelően pigmentált, kontúros és egzakt méretű telepe növekedett. Micéliumuk megfelelően szőtte be a tápközeget, mely által biztosak lehettünk benne, hogy a

bekevert toxikus vegyület adekvát koncentrációjával a gombák hifája érintkezésbe került. A telepek átmérőjét, az eltérő növekedési arány miatt különböző időpontokban mértem: a gyors növekedésű *Mycothermus thermophilus* és a *Thermothelomyces thermophila* telepét a leoltástól számított 48 óra elteltével, a lassabban növvő *Rasamsonia emersonii* és *Thermomyces lanuginosus* átmérőjét pedig 72 óra elteltével mértem. A vizsgálatot 3 párhuzamosban végeztem. A telepátmérőkből területet számítottam, melyeket átlagoltam és meghatároztam a vizsgált vegyület adott koncentrációinak a különböző gombatörzsek telepterületre gyakorolt, kontrollhoz viszonyított százalékos hatását. A vizsgált vegyületeknek az alkalmazott gombatörzsekre kifejtett gátlási-százalékának grafikus ábrázolása után az s-görbe lineáris szakaszára egyenest illesztettem és az egyenes egyenletéből kiszámítottam az 50%-os gátláshoz tartozó koncentráció értéket, vagyis az EC₅₀ értéket.

A kísérlet során a következő vegyületek hatását vizsgáltam: réz-nitrát ($\text{Cu}(\text{NO}_3)_2 \cdot 2,5\text{H}_2\text{O}$), kadmium-nitrát ($\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$), nikkelnitrát ($\text{Ni}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) és ólom-nitrát ($\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$).

3.7. Statisztikai módszerek

A tenyésztéses vizsgálatokat minden esetben három párhuzamosban végeztem. A kapott eredményeket átlagoltam, melyeket a számított szórásértékeket is feltüntetve diagramon ábrázoltam. Az időrendi, illetve a különböző kezelések hatásainak vizsgálatához varianciaanalízist alkalmaztam a Microsoft Office Excel 2003 statisztikai makróinak használatával.

4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

4.1. Termofil gombaközösségek diverzitása

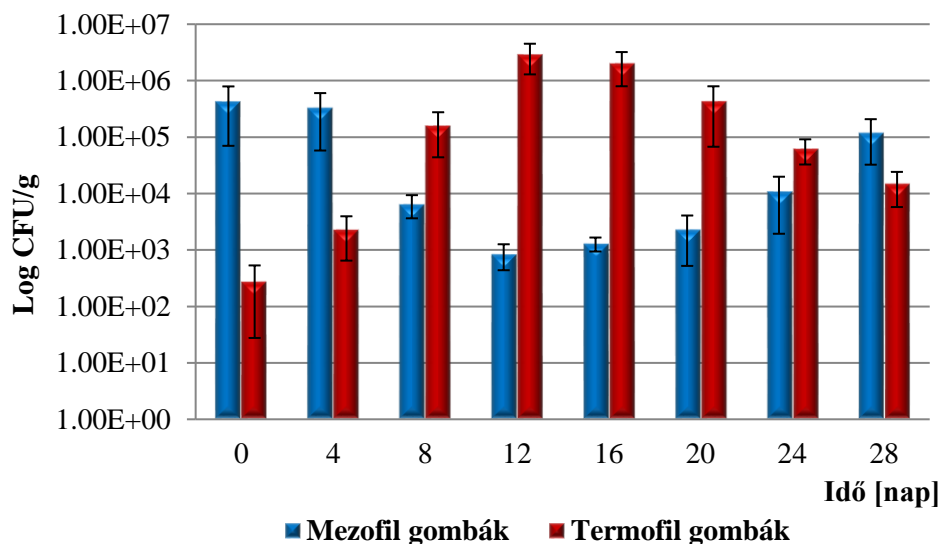
4.1.1. Komposztok gombaközösségei

4.1.1.1. Termofil gombaközösségek diverzitása városi szilárd hulladékok komposztálódása során

A vizsgálat tárgyát képező, 4 naponként vett minták egy közepes méretű város hulladékát feldolgozó társaság szemipermeábilis anyaggal takart és kompresszorral átlevégőztetett komposztálási technológiai folyamatából származtak. A mezofil és termofil gombaközösségeknek a települési szilárd szerves hulladékok komposztálódása során kialakuló mennyiségi viszonyait a komposztálódó anyag folyamatos tenyésztéses vizsgálatával követtem (19. ábra).

A folyamat indulásakor a megfelelő méretűre aprított, városi eredetű, szilárd szerves hulladékból készített, és 45-50 % nedvességtartalmúra beállított keverék $5,6 \times 10^5$ CFU/g mezofil, és csupán $2,8 \times 10^2$ CFU/g termofil gombaelemet tartalmazott, hőmérséklete pedig $21,3 \text{ }^\circ\text{C}$, a külső átlaghőmérsékletnél $1,1 \text{ }^\circ\text{C}$ -kal alacsonyabb volt. A keverék mezofil penészgombákkal való magas szennyezettsége elsősorban a tárolás és szállítás során, ezen gombák szaporodása szempontjából kedvező feltételekkel magyarázható. A termofilok jelenléte pedig arra utal, hogy hosszú időn át életképes kitaró képleteik még ha alacsony számban is, de az ember közvetlen környezetében folyamatosan jelen vannak. A csoport néhány faja pedig $30 \text{ }^\circ\text{C}$ közelében is képes szaporodni. A 4. napra a termofilok populációi növekedésnek indultak, propagulumaik száma ($2,3 \times 10^3$ CFU/g) azonban még nem érte el a – közben már egy nagyságrenddel csökkent – mezofil gombaközösségek propagulum-számát ($4,5 \times 10^4$ CFU/g). A 8. és a 12. napi mintákban a termofilok propagulumainak mennyisége, kitöltve az emelkedő hőmérséklet következtében számukra előnyös niche-t, már 10^5 , illetve 10^6 nagyságrendűre emelkedett – pedig propagulumaik képződése csak 1 vagy 2 nap késéssel követi vegetatív micéliumaik exponenciális rátájú növekedését. Eközben a mezofilok száma $6,5 \times 10^3$, illetve $8,5 \times 10^2$ CFU/g szintre csökkent, feltételezhetően a keverék belsejében bekövetkező gyors változások, a számukra nem előnyös hőmérsékleti, redoxpotenciálbeli, vízaktivitási, enzimikus és egyéb hatások miatt, továbbá amiatt, hogy egyes fajok propagulumai között kevés a hosszú élettartamú spóra és kitaró képlet. A 12. napi maximum után a termofil gombapropagulumok

hasonlóan magas értékét ($2,0 \times 10^6$ CFU/g) a 16. napi mintában is mérhettük. Megjegyzendő, hogy a keverék hőmérsékletének maximuma jóval korábban, kb. az 5. napra tehető. A 16. nap után a termofil propagulumok mennyisége lassú csökkenést mutat, mindemellett a technológiai folyamat végén, a 28. napon is még $1,4 \times 10^4$ CFU/g szinten állt. A mezofilok mennyisége ugyanezen időszakaszban egyenletesen ismét emelkedett, és a technológiai folyamat végén már szignifikánsan meg is haladta ($1,2 \times 10^5$ CFU/g) a termofilok számát. A mezofil és a termofil gombaközösségek mennyiségi viszonyaiban a 16. nap után tapasztalt változások lassulásának fő oka a lebontható tápanyagok, illetve az oxidálható vegyületek mennyiségének minimális szintre való csökkenése lehetett. Emellett, mind a mezofil, mind a termofil gombaközösségekben – fajtától függő mértékben – feldúsultak a hosszú élettartamú, illetve a károsító tényezőknek ellenálló kitartó képletek.



19. ábra. Mezofil és termofil gombapropagulumok mennyisége városi szilárd hulladék komposztálódása során

A komposztálódó anyag átalakulásának legintenzívebb, termofil szakaszában a gombák közül csak a termofil gombák propagulumainak számában észleltem maximális értéket ($2,0 \times 10^6$ CFU/g). Ennek alapján fel kellett tételeznem, hogy a komposztálódás folyamatában a gombákon belül a termofilok szerepe a legjelentősebb. Tekintettel arra, hogy a termofil gombafajok egymástól távoli rendszertani csoportokba tartoznak, érdemesnek látszott a termofil mikrobióta fajösszetételében és rendszertani diverzitásában a komposztálódás folyamán bekövetkező változásokat is vizsgálat tárgyává tennem. A városi vegyes szilárd hulladék komposztálási technológiai folyamatában a termofil mikrobióta induláskori (0 napos),

exponenciális növekedési (8 napos), maximum értéket mutató (16 napos), valamint csökkenéssel stabilizálódó (28 napos) állapotában tenyésztéssel nyert elégséges számú izolátumból álló együttesek fajösszetételét a 2. táblázatban tüntettem fel.

2. táblázat. Termofil gombafajok relatív gyakorisága (%) komposztálódó városi kevert szilárd komposztálódása során

Faj	Relatív gyakoriság (%)			
	0. nap	8. nap	16. nap	28. nap
<i>Acremonium alabamense</i>	0	0	0	1,3
<i>Chaetomium thermophilum</i>	8,6	0	8,2	10,1
<i>Malbranchea cinnamomea</i>	0	0	5,5	7,4
<i>Mycothermus thermophilus</i>	0	0	8,7	6,7
<i>Rasamsonia composticola</i>	0	0	0	7,4
<i>Rasamsonia emersonii</i>	24,2	27,6	13,0	19,1
<i>Rhizomucor pusillus</i>	11,7	13,6	7,3	4,7
<i>Thermoascus aurantiacus</i>	9,4	0	8,2	3,7
<i>Thermomyces lanuginosus</i>	25,8	28,8	23,3	20,8
<i>Thermomyces thermophilus</i>	20,3	22,1	10,8	8,1
<i>Therموthelomyces thermophila</i>	0	7,9	15	10,7

A komposztálásra előkészített, városi eredetű, vegyes szerves anyag hulladékból 128 izolátumot nyertem, melyek 6 faj között oszlottak meg. Közöttük a *Thermomyces lanuginosus* és a *Rasamsonia emersonii* bizonyult dominánsnak, de még a legkisebb gyakoriságú *Chaetomium thermophilum*-ot is 8,6 % arányban találtam a keverékben. Bár a keverék termofil gombaegyüttese kevés propagulumból állt és nem ökológiai törvényszerűségek alapján jött létre, biodiverzitását mégis kiszámítottam. A hulladékokból vagy felületükről tenyészthető fajok fele egyenként 20 %-nál nagyobb arányban fordult elő, a további 3 faj gyakorisága is 8,6 % és 11,7 % között volt. A számítható Shannon diverzitás ebből kifolyólag viszonylag alacsony ($H=1,70$) lett. Annak valószínűsége pedig, hogy az együttesből random módon vett bármely izolátum az előtte vettel azonos fajba tartozzon (Simpson-féle diverzitási index), 0,81 volt (3. táblázat).

3. táblázat. A termofil gombák közösségeinek diverzitása városi kevert szilárd hulladék komposztálódása során

Diverzitási formula	Komposztálódás időtartama (nap)			
	0. nap	8. nap	16. nap	28. nap
Shannon-diverzitási index (H)	1,70	1,52	2,10	2,21
Simpson-diverzitási index (D)	0,81	0,77	0,88	0,91
Fajok száma	6	5	9	11

A termofil gombapropagulumok mennyisége az induló keverékben elhanyagolható a mezofilokéhoz képest. A kimutatott 6 fajnak, és különösen az említett két leggyakoribbnak a propagulumai bizonyítottan ubikviter természetűek, vagyis előfordulnak az ember közvetlen környezetében, mint ahogy az már több kutató is megfigyelte (Chang 1967, Hedger és Hudson 1974, Straatsma et al. 1994, Rawat és Johri 2013). A jelenség oka lehet az illető fajok bőséges konídiumképzése, mint a fialokonídiumos *Rasamsonia emersonii* esetében, vagy kisebb számban keletkező propagulumaik viszonylag nagy tűrőképességéből adódó hosszú élettartama, mint a *Thermomyces lanuginosus* esetében.

A komposztálódás 8. napján a termofil mikóta növekedésének exponenciális szakaszában (10^5 CFU/g) a 139 izolátum mindössze 5 faj között oszlott meg. Az induláskor domináns 3 faj a komposztálás kezdeti szakaszában gyors szaporodást mutatott, közös arányuk (70,3 %) még nőtt is (78,5 %). Miközben tehát 3 faj extrém gyors felszaporodása által a termofil mikóta három nagyságrenddel nőtt, az induló együttes által képviselt alacsony diverzitás, ökológiai törvényszerűségek szerint, még szűkült is ($H=1,52$, $D=0,77$). Eltűnt viszont (azaz jelenlétük a kimutathatósági határ alá csökkent) két, az induló keverékben stabilan jelenlévő faj, a *Chaetomium thermophilum* és a *Thermoascus aurantiacus*. Mivel a komposztálás körülményei között mindkettő csak megkésve képződő askospórákkal szaporodik, feltételezhető, hogy az exponenciális szakaszban kvantitatív tenyésztéssel nehezen kimutatható vegetatív micéliumaik formájában vannak jelen a keverékben. Megjelent viszont az intenzív lignocellulóz bontó képességéről közismert *Thermothelomyces thermophila* (jelenléte a kimutathatósági határ fölé emelkedett). A *Rhizomucor pusillus*-nak az első 8 napon tapasztalt kismértékű számbeli gyarapodása a Mucor-félékre jellemző r-stratégista tulajdonságnak az oldott tápanyagok jelenlétében való megnyilvánulása lehet.

A 16. napon – hőmérsékleti szempontból a komposztálódásnak már a mezofil, 40-45 °C-ra hűlő szakaszában – a termofil mikóta méretét és faji összetételét – elsősorban az oldható tápanyagok mennyiségének csökkenése határozta meg. Egyes termofil gombafajok számára előnyös volt, hogy a keverékben a baktériumok számára már nehezen hozzáférhető lignocellulóz frakciókon is képesek voltak növekedni. Propagulum-mennyiségük 5-7 napig tartó maximumának ($2,0 \times 10^6$ CFU/g) végén a tanulmányozott 146 izolátum 9 faj között oszlott meg. Leggyakoribbnak ekkor is a széles katabolikus enzimrendszerekkel rendelkező *Thermomyces lanuginosus* (23,3 %) mutatkozott, bár, miközben tényleges mennyisége az előző, fajokra feldolgozott 8. napi mintavétel óta mintegy tízszeresére nőtt, a közösségen belüli relatív gyakorisága némileg csökkent. Lényegében hasonlóan alakult három másik fajnak (*Rasamsonia emersonii* és *Rhizomucor pusillus*, *Thermomyces thermophilus*) a mennyisége, illetve relatív

gyakorisága is, közülük a *Thermomyces thermophilus* és a *Rasamsonia emersonii* erős cellulóz bontó képességűek (Rosenberg 1978). Figyelmet érdemel a termofil gombák között legközismertebb lignocellulóz bontó, a *Therموthelomyces thermophila* magas arányú jelenléte, ugyanis utóbbi faj az induló keverékben még nem volt jelen, tehát nem ubikviter előfordulása. Kisebb arányokban megjelent a komposztálódásnak ebben a szakaszában további 4 faj is, melyek a szakirodalmi adatok szerint elsősorban komposztlakók. A velük együtt már 9 fajból álló termofil mikrobióta diverzitása ($H=2,10$, $D=0,88$) lényegesen meghaladja mind az induláskori, mind az exponenciális növekedési szakaszban kialakult diverzitást.

A városi szilárd szerves hulladék komposztálódása során az utolsó mintát az intenzív technológiai folyamat végén, a 28. napon vettem. A komposztálódó anyag térfogatilag már összeesett, tartalma amorf masszává alakult, színe sötétbarnára változott, darabos állapotban csak a lebomlásnak ellenálló műanyag foszlányokat tartalmazta. Saját hőtermelése a minimálisra csökkent. A mennyiségileg $4,4 \times 10^4$ CFU/g-ra redukálódott termofil mikrobióta a reprezentatív 149 izolátum vizsgálata alapján 11 faj között oszlott meg, a *Thermomyces lanuginosus* (20,8 %) és a *Rasamsonia emersonii* (19,5 %) kiemelkedő abundanciájával. Mivel ez a két faj a komposztálás valamennyi fázisában nagy arányban volt jelen, és szakirodalmi források szerint (Rosenberg 1978, McHale és Coughlan 1981, Puchart et al. 1999, Singh et al. 2003, Waters et al. 2010) széles körben alkalmazott lebontó enzimekkel rendelkezik, valószínűsíthető, hogy szerepük a komposztálódásban is jelentős. A hőmérsékletileg már poikiloter fázisban megmaradt magas abundanciájukhoz a *Thermomyces lanuginosus* esetében elsősorban a propagulumoknak a környezetben való hosszú élettartama, a *Rasamsonia emersonii* esetében a fialokonídiumok az átlagosnál nagyobb számban keletkezése járulhat hozzá. Ezen jelenségek miatt válhat ez a két faj ubikviter megjelenésűvé. A 28. napi mintában a további, 5 és 12 % gyakorisággal jelenlévő 6 faj közül 4, a *Malbranchea cinnamomea*, a *Therموthelomyces thermophila*, a *Rasamsonia composticola* és a *Mycothermus thermophilus* csak a komposztálódás átalakulási és érési szakaszában jelenik meg, azaz válik tenyésztéssel kimutathatóvá. Feltételezhető tehát, hogy szerepük a komposzt érésének is nélkülözhetetlen tényezője. A *Zygomycota*-ba tartozó *Rhizomucor pusillus* ubikviter jellegét valószínűsíti néhány, komposzton kívüli előfordulása, viszont a termofil mikóta exponenciális növekedési szakaszában – r-stratégista természetéből adódóan – cönocitikus hifáinak vegetatív növekedése közben sporangiumokat alig fejlesztett, emiatt csökkenhetett a propagulumszáma a kimutathatósági küszöbérték alá. Számos jel utal arra, hogy az exponenciális növekedés szakaszában hasonló okokból nem tudtam kitenyésztetni az *Ascomycota*-ba tartozó, K-stratégista, ivarjellegileg homotalliás *Chaetomium thermophilum*-ot és *Thermoascus aurantiacus*-t sem. Az *Acremonium alabamense*-nek a kimutathatósági határt

alig meghaladó jelenléte elsősorban heterotalliás aszkuszos hovatartozásával magyarázható, és előfordulásának alacsony szintje miatt a komposztálódásban betöltött szerepére nehéz következtetni. A korábbi szakaszokban domináns fajok arányainak csökkenése és további fajok megjelenése következtében a termofil mikrobióta diverzitása ($H=2,21$, $D=0,91$) a komposztálódás átalakulási és érési szakaszában tovább növekedett. Utóbbi tény arra utal, hogy a tenyésztéssel feltárt termofil mikrobióta egy szukcessziós belépési folyamat eredménye, melynek során az egymást követő, elszaporodó fajok kitartó képletei – változó arányban ugyan – de a biotópban tovább perzisztálnak.

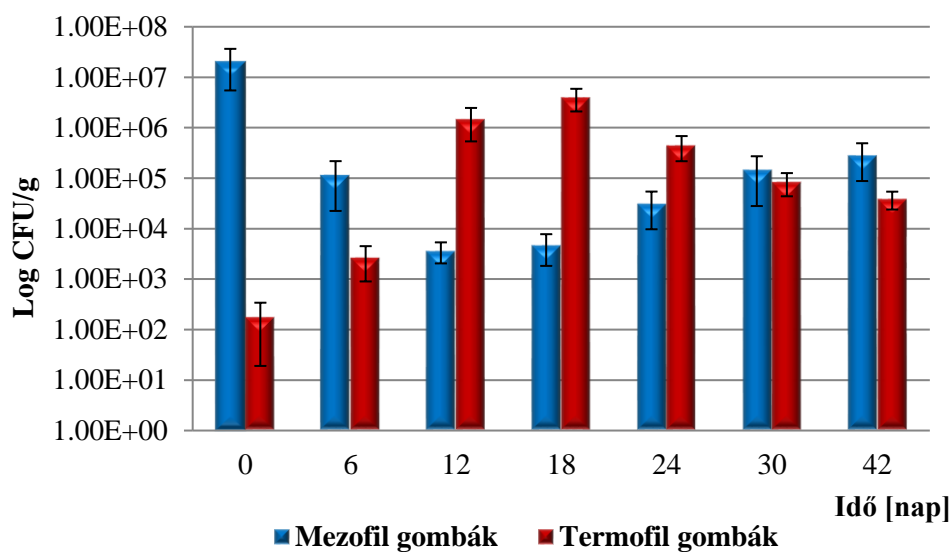
4.1.1.2. Termofil gombaközösségek diverzitása kistelepusési szilárd hulladékok komposztálódása során

A vizsgálatok alapját képező minták egy 8000 lakosú település hulladékát feldolgozó társaság nyitott prizmás komposztálási technológiai folyamatából származtak. A mezofil és a termofil gombaközösségeknek a mezőgazdasági település szilárd hulladékok komposztálódása során megvalósuló mennyiségi viszonyait a 0., 6., 12., 18., 24., 30., 42. napon vett minták kvantitatív tenyésztéses vizsgálatával követtem (20. ábra).

A komposztálás indításakor a 15-20 cm méretűre aprított, mezőgazdasági, kertészeti vagy nyesedék eredetű hulladékból készített, és 48-52% nedvességtartalmúra beállított keverék $2,1 \times 10^7$ CFU/g mezofil és mindössze $4,1 \times 10^2$ CFU/g termofil gombaelemet tartalmazott, hőmérséklete $19,7$ °C, a környezet napi átlaghőmérsékleténél $0,8$ °C-kal magasabb volt. A keveréknek még a városi kevert hulladékénál is magasabb, mezofil gombaelem tartalma elsősorban szintén a tárolás és szállítás során bekövetkező felszaporodás eredménye. A tenyésztéssel kimutatható viszonylag magas értékhez hozzájárult a mezőgazdasági és kertészeti hulladékoknak autochton gombafajokkal, többségében mezofilokkal fennálló magas kolonizáltsága, mint természetes mezofil rezervoár is. A kistelepusési szilárd hulladék minimális mennyiségű termofil gombapropagulum tartalma – a városi vegyes szilárd hulladékéhoz hasonló – feltételezhetően háttér-kolonizációs eredetű volt. A 6. napra a termofil populáció gyors növekedést mutatott, propagulumainak száma ($2,7 \times 10^3$ CFU/g) azonban még nem érte el a – közben már két nagyságrenddel csökkent – mezofil gombaközösségek propagulumszámát ($1,2 \times 10^5$ CFU/g). A 12. és a 18. napon a komposztálódó elegyben a termofilok propagulumainak mennyisége – elfoglalva az emelkedő hőmérséklet által létrejövő, számukra előnyös niche-t – drámaian megnőtt, számuk elérte az $1,5 \times 10^6$, illetve a $4,0 \times 10^6$ CFU/g értéket. Megjegyzendő, hogy a prizma a hőmérsékleti maximumát már a 9. napon elérte, a termofil gombák propagulumainak maximum értékét viszont csak a 18. napon tapasztaltam. A

12. napra a mezofilok száma $3,7 \times 10^3$ CFU/g szintre csökkent, feltételezhetően a prizma belsejében számukra kedvezőtlen változások következtében, illetve amiatt hogy propagulumaik között kevés a hosszú élettartalmú spóra vagy egyéb kitartó képlet.

A 18. napi maximum érték után a termofil gombapropagulumok mennyisége lassú csökkenést mutatott, a 24. napon már csak $4,5 \times 10^5$ CFU/g értéket sikerült tenyészteni, és a 42. napon, ami a technológiai folyamat végét is jelentette, számuk már csak $3,9 \times 10^4$ CFU/g volt. Más irányú vizsgálataim eredményei szerint (4.1.3. fejezet) az utóérlelés során mennyiségük további lassú csökkenéssel stabilizálódik. A mezofilok száma viszont a 24. napon ismét meghaladta a 10^4 CFU/g értéket, és 10^5 CFU/g szinten stabilizálódni látszik.



20. ábra. Mezofil és termofil gombapropagulumok mennyisége kistelepülési szilárd hulladék komposztálódása során

A kistelepülési vegyes szilárd hulladék komposztálódása során is, különösen annak intenzív szakaszában, a termofil gombák populációinak növekedése jelentős szereppel bír a komposzt képződésében. Fontos szempontnak látszott a termofil mikrobióta diverzitásának, valamint a niche betöltése szukcessziójának ismerete. Igazodva a kistelepülési vegyes szilárd hulladékok komposztálásának technológiai menetéhez, valamint figyelembe véve a termofil mikóta növekedésének kinetikáját, a mikrobióta induláskori, logaritmikus növekedési (12 napos), maximum értéket mutató (18 napos), valamint csökkenéssel stabilizálódó (42 napos) állapotában tenyésztéssel nyert, elégséges számú reprezentatív izolátumból együtteseket állítottam össze. Fajösszetételüket a 4. táblázat tartalmazza.

A komposztálásra előkészített települési vegyes szilárd hulladék keverékből 137 izolátumot nyertem. Az identifikálásuk eredményeként kapott 7 faj között a *Thermomyces lanuginosus* bizonyult kiemelkedően gyakorinak (30,6 %), valamint az átlagosnál gyakoribb volt a *Thermomyces thermophilus* (19,7 %) és a *Rasamsonia emersonii* (18,2 %) jelenléte is. A kistelepülés szilárd hulladékának keverékében található termofil gombapropagulum együttes nagy valószínűséggel közvetlenül az általa kolonizált szubsztrátumokból származik, tehát az előbbieknél kisebb gyakoriságú *Acremonium thermophilum*-ot (6,6 %), *Chaetomium thermophilum*-ot (8,1 %), *Rhizomucor pusillus*-t (7,3 %) és *Thermoascus aurantiacus*-t (9,5 %) is ubikviter előfordulású termofil gombafajnak tekinthetjük. Látható, hogy a nyesedéket és egyéb zöld hulladékot is tartalmazó kistelepülési hulladékokból származó, szintén ubikviter fajokból álló együttes diverzitása magasabb ($H=1,79$, $D=0,81$), mint a vele összevethető városi induló fajösszetételé.

A 12. napon, a termofil mikóta növekedésének logaritmikus szakaszában ($1,5 \times 10^6$ CFU/g) a 141 reprezentatív izolátum szintén mindössze 5 faj között oszlott meg. Közülük 3 már az induló keveréknek is domináns faja volt, széles spektrumú katabolikus enzimrendszereiknek köszönhetően populációik az addigra már magas hőmérséklettel jellemezhető niche komplexum betöltésében pionír szerepre tettek szert. Hasonló szerepre volt képes a *Rhizomucor pusillus* is, különösen, ha figyelembe vesszük, hogy sporangiumaiban a propagulumok mennyisége korlátozott. A *Thermothelomyces thermophila* domináns jelenléte körültekintő magyarázatra szorul, mivel jelenléte az induló keverékben még a kimutathatósági határ alatt volt, tehát nem ubikviter jellegű faj. Ezzel szemben viszont, kiemelkedően erős lignocellulóz bontó képességgel rendelkezik (Karnaouri et al. 2014, Singh 2016), így a mezőgazdasági eredetű hulladékok magasabb lignintartalma következtében a – baktériumok által már felmelegített – keverékben képes lehetett extrém nagy sebességgel felszaporodni. Jellemzően magas légzési intenzitású fajról van szó, így gyors szaporodásához hozzájárulhatott, hogy a prizma felszíne a takarás hiánya miatt közvetlenül átszellőzött állapotban maradt. A mindössze öt faj gyakoriságában egymáshoz képest számottevő különbség nem alakult ugyan ki, a mikrobióta számokkal kifejezhető diverzitása ($H=1,53$, $D=0,78$) még az induló keverékben tapasztaltnál is csökkent. Ökológiai szempontból, a keverék által képezett niche-komplexum ebben az időpontban a termofil mikrobióta által csak részlegesen volt kitöltve.

A 18. napon a komposztálódásnak már a mezofil, 40-45 °C-ra hűlő szakaszában a termofil mikóta maximum értékénél ($4,0 \times 10^6$ CFU/g) az izolált 146 törzs 11 faj között oszlott meg. Leggyakoribbnak az ubikviter, és mindemellett pionír szerepet is játszó *Thermomyces lanuginosus*-t találtam (19,2 %), bár más fajok megjelenése, illetve előretörése következtében a

mikrobiótán belüli aránya az exponenciális szakaszhoz képest kismértékben csökkent. A hasonló tápanyag igényű és ökológiai tulajdonságú *Rasamsonia emersonii* és *Thermomyces thermophilus* fajok jelenléte (15,8 és 13,7 %) ebben a szakaszban szintén stabilnak bizonyult. A niche komplexum feltöltődését jelzi további 3 faj 10 % feletti gyakorisága. Utóbbiak számos biológiai tulajdonság szempontjából eltérnek ugyan egymástól, előfordulásuk alapján a komposztban mégis autochton fajoknak tekinthetők. Közülük a *Thermoascus aurantiacus* (12,3 %) homotalliás és csak askospórákkal szaporodik, de termőtesteit mind táptalajon, mind természetes szubsztrátumokon már 1-2 nap alatt kifejleszti. A *Thermothelomyces thermophila* kitartó gyakorisága (14,4 %) elsősorban stabil lignocellulóz bontó képességével magyarázható, a *Mycothermus thermophilus* magas aránya pedig azzal, hogy propagulum-képzését az oldható szénforrások fogyása stimulálja. A szintén homotalliás és csak askospórákkal szaporodó *Chaetomium thermophilum* (4,9 %) termőteste viszont lassabban alakulnak ki és kevesebb spórát termelnek. Az ubikviter előfordulású, de r-stratégista növekedésű, cönocitikus hifájú *Rhizomucor pusillus* propagulumai a sporangiospórák által a termofil mikóta maximumértékénél a fajok között már kisebb arányt (6,7 %) képviselt. A termofil szakasz végén, a niche-komplexum feltöltődésének folyamán az előző szakaszhoz képest 5 faj populációsztintjének a kimutathatósági küszöbérték fölé emelkedésével a termofil mikrobióta számokkal is kifejezhető diverzitása ($H=2,08$, $D=0,87$) jelentősen emelkedett.

A kistelepülési szilárd hulladékok komposztálásából az utolsó mintát a technológiai folyamat végén, a 42. napon vettem. A mennyiségi szempontból $3,9 \times 10^4$ CFU/g-ra csökkent termofil mikrobiótából származó 147 izolátum identifikálása 12 fajt eredményezett közöttük – a mintegy felére csökkent termofil mikótán belül – ezúttal is a *Thermomyces lanuginosus* előfordulási arányát (26,5 %) találtam legmagasabbnak. Az együttes domináns fajai voltak továbbá az ubikviter előfordulású *Rasamsonia emersonii* (13,6 %) és *Thermomyces thermophilus* (10,9 %), valamint az autochton komposztlakó *Thermothelomyces thermophila* (12,2 %) is. A homotalliás *Chaetomium thermophilum* (6,8 %) és a *Thermoascus aurantiacus* (14,1 %) viszonylag magas aránya arra enged következtetni, hogy a komposztban termőtestükkel vannak jelen. A heterotalliás *Acremonium alabamense* és *Melanocarpus albomyces* alacsony aránya (0,7 és 1,4 %) arra enged következtetni, hogy, noha az illető két faj vegetatív micéliumaikkal a települési szilárd hulladékból készült komposzt termofil mikótájának mind tömegarányát tekintve, mind funkcionálisan jelentős alkotói, az alkalmazott tenyésztéses vizsgálattal mennyiségileg alulreprezentáltak jelentek meg. Ezzel szemben a homotalliás *Chaetomium thermophilum* (6,8 %) és *Thermoascus aurantiacus* (4,1 %) termőtestes, illetve askospórás jelenlétük következtében a közösség magas arányú részvevőiként jelentek meg. A technológiai

folyamat végén, a mezofil szakaszban vett mintából végül a niche-komplexum feltöltődésében szerepet játszó újabb fajok jelenlétét sikerült kimutatnom. Részben azért, hogy a termofil mikrobiótát alkotó fajok száma 12-re emelkedett, részben pedig a domináns fajok arányának csökkenésével a számokkal is kifejezhető diverzitása ($H=2,19$, $D=0,87$) a komposztálódási folyamat során a legmagasabb szintre emelkedett (5. táblázat). A diverzitás növekedéséhez hozzájáruló autochton fajoknál (*Malbranchea cinnamomea*, *Melanocarpus albomyces*, *Rasamsonia composticola*) a mezofil szakaszban bekövetkező relatív abundancia-fokozódás náluk tápanyag iránti alkalmazkodást vagy propagulum-túlélési tulajdonságot, illetve mindkettőt feltételez.

4. táblázat. Termofil gombafajok relatív gyakorisága (%) komposztálódó kistelepülési szilárd hulladékban

Faj	Relatív gyakoriság (%)			
	0. nap	12. nap	18. nap	42. nap
<i>Acremonium alabamense</i>	6,6	0	0	0,7
<i>Chaetomium thermophilum</i>	8,1	0	4,9	6,8
<i>Malbranchea cinnamomea</i>	0	0	0	6,1
<i>Melanocarpus albomyces</i>	0	0	0,7	1,4
<i>Mycothermus thermophilus</i>	0	0	10,9	8,8
<i>Rasamsonia composticola</i>	0	0	1,4	3,5
<i>Rasamsonia emersonii</i>	18,2	19,7	15,8	13,6
<i>Rhizomucor pusillus</i>	7,3	7,8	6,7	5,4
<i>Thermoascus aurantiacus</i>	9,5	0	12,3	4,1
<i>Thermomyces lanuginosus</i>	30,6	31,3	19,2	26,5
<i>Thermomyces thermophilus</i>	19,7	20,6	14	10,9
<i>Thermothelomyces thermophila</i>	0	20,6	14,1	12,2

5. táblázat. A termofil gombák közösségeinek diverzitása kistelepülési vegyes szilárd hulladék komposztálódása során

Diverzitási formula	Komposztálódás időtartama (nap)			
	0. nap	12. nap	18. nap	42. nap
Shannon-diverzitási index (H)	1,79	1,53	2,08	2,19
Simpson-diverzitási index (D)	0,81	0,78	0,87	0,87
Fajok száma	7	5	10	12

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNY (I. tézis, a 4.1.1.1. és 4.1.1.2. fejezetben bemutatott eredmények alapján): A komposztálódás egymást követő fázisaiból vett minták tenyésztéses vizsgálatával kimutattam, hogy a mezofil és a termofil gombaközösségek dinamikája a városi és a kistelepusi szilárd hulladékok komposztálódása során nagymértékű hasonlóságot mutat. A települési szilárd hulladékok komposztálásának termofil mikrobiótája ökológiai törvényszerűségek alapján szerveződik. Maximumát, mind a városi, mind a kistelepusi szilárd hulladék esetében, 11-12 fajjal a termofil fázis végére éri el, rendszertani diverzitása az érési szakasz során némileg még emelkedik is.

(Sebők F., Dobolyi Cs., Magyar D., Bobvos J., Szoboszlai S., Kriszt B. (2013): Komposztálótelepek levegőjének termofil gomba tartalma. *Egészségtudomány* 57: 37-54.

Sebők, F., Dobolyi, C., Bobvos, J., Szoboszlai, S., Kriszt, B., Magyar D. (2016): Thermophilic fungi in air samples in surroundings of compost piles of municipal, agricultural and horticultural origin. *Aerobiologia* 32: 255-263.)

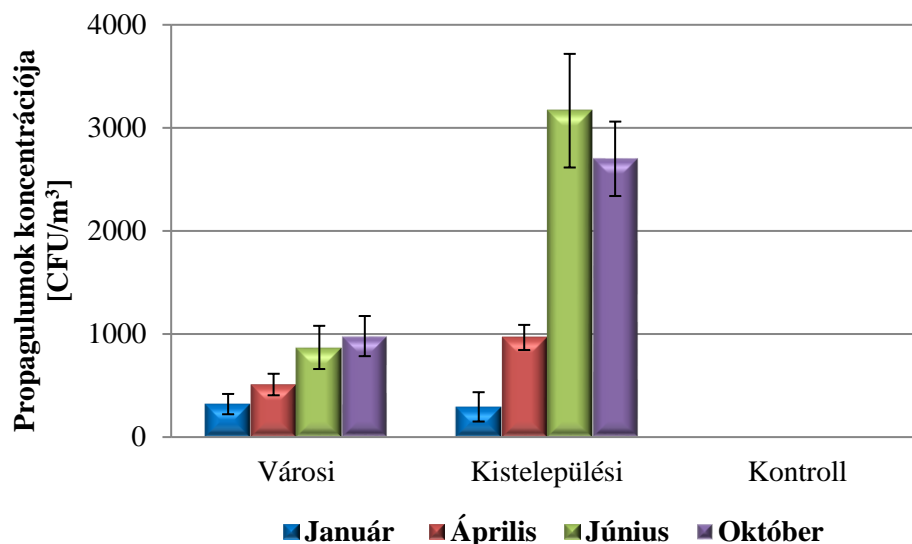
4.1.2. Termofil gombaegyüttesek diverzitása levegőben

A – többségében mezofil – szárazföldi gombák terjedése nagyrészt levegő útján történik, szaporító képleteik, a különböző spórák a levegőben – fajtól függő mértékben – részei az aeroszolnak. Célkitűzésemnek megfelelően tenyésztéses vizsgálattal tisztázni kívántam a termofil gombák levegővel való terjedésének törvényszerűségeit. A levegőben lebegő propagulumaik mennyiségét városi és kistelepusi szilárd szerves hulladékból készült utóérlelési fázisban levő, már rostált komposzt takarás nélkül tárolt prizmáinak közvetlen közelében vett levegőmintákból tenyésztéses módszerrel határoztam meg. Egyes befolyásoló tényezők szezonális jellegére való tekintettel a vizsgálatokat mind a négy évszakban elvégeztem.

4.1.2.1. Termofil gombák mennyisége települési szilárd hulladékokból készült komposztok környezetében

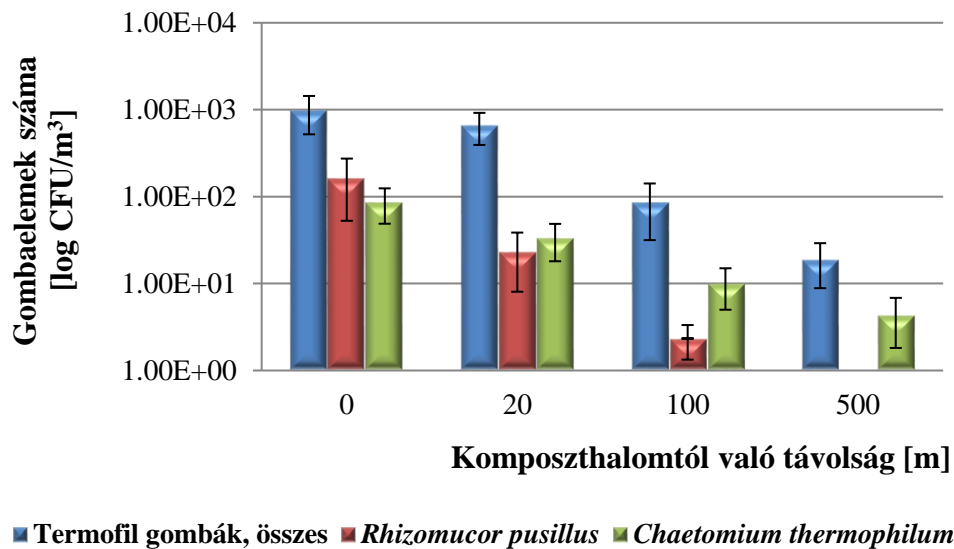
A városi kevert hulladékból készült komposzt felszínével érintkező levegőben 2011. januárban 320, áprilisban 510, júliusban 870, októberben 980 CFU/m³ termofil gombát tenyésztettem. Bár a növekedés a januártól októberig tartó időszakban egyértelmű volt, szembeötlő változás elsősorban az április-július időszakban történt. A kistelepusi eredetű hulladék-komposzt közelében a levegőből januárban 292, áprilisban 960, júliusban 3150, októberben 2700 CFU/m³ termofil gomba volt nyerhető. Ezen a helyen a téli, legalacsonyabb értékhez képest a tavasszal mért mennyiség valódi növekedésként értékelhető, a nyári maximum pedig már több, mint egy nagyságrenddel meghaladta a téli értéket. A propagulumok mennyisége ősszel a nyári értéknél valamivel alacsonyabb, szignifikáns különbség azonban nem volt köztük.

A városi és a kistelepülési szilárd szerves hulladék eredetű komposztok levegőjének termofil gomba koncentrációja közötti legszembevetőbb különbség az éves maximum eltérése. A rendelkezésre álló adatok alapján ez származhat a minőségileg eltérő kétféle kiindulási anyagból, valamint magyarázható az eltérő komposztálási technológiákkal is. A kontrollként választott réti ökoszisztémában a levegőben a termofil gombák mennyisége valamennyi mintavételi időpontban csak minimális szintű volt (21. ábra).



21. ábra. Termofil gombapropagulumok légköri koncentrációja városi és kistelepülési szilárd hulladékokból készült komposztok környezetében.

Az emittálódó termofil gombapropagulumok horizontális terjedésének becslésére a városi hulladékokból készült, érett komposzt prizmáitól különböző távolságban vett levegőminták tenyésztéses vizsgálatát is elvégeztem. Az összes termofil gombaelem mennyisége összességében a városi kevert hulladékból készített komposzt közvetlen közelében mért 980 CFU/m³ értékből 20 m távolságban annak mintegy 65%-a, 100 m távolságban mintegy 10%-a, 500 m távolságban pedig csak mintegy 2%-a volt kimutatható (22. ábra). A két, elkülönítetten is vizsgált faj közül a *Rhizomucor pusillus* spórák a komposzt közelében az összes termofil gombaelemnek 16,5%-át, a *Chaetomium thermophilum* gombapropagulumok mintegy 9%-át tették ki, 20 m távolságban azonban már szembeötlő volt a *Rhizomucor pusillus* csökkenése. A *Rhizomucor pusillus* tartalmú részecskék kiülepedése szignifikánsan gyorsabb volt, 100 m távolságban jelenlétük minimális, 500 m távolságban pedig már ki sem tudtam mutatni. A *Chaetomium thermophilum* tartalmú részecskék a stabilabb aeroszolhoz tartoznak, minimális mennyiségben még a komposztól 500 m távolságban is megtalálhatók voltak.



22. ábra. Komposzt eredetű termofil gombák légköri koncentrációjának változása a forrástól való horizontális távolság függvényében (Városi hulladékkomposzt, 2011. október)

4.1.2.2. Termofil gombaegyüttesek diverzitása komposztáló telepek levegőjében

Az utóérési szakaszban lévő komposzt termofil gombaközösségeinek a környező levegő megfelelő gombaközösségeire gyakorolt hatását a két közösség fajösszetételének, illetve diverzitásának összehasonlításával is próbáltam követni.

A városi szerves hulladék eredetű komposzt termofil mikrobiótáját 190 izolátum alapján jellemezhetem. A kapott 10 faj között sorrendben a *Thermomyces lanuginosus* (26,8 %), a *Rasamsonia emersonii* (14,7 %) és a *Thermomyces thermophilus* (11,1 %) bizonyult a leggyakoribbnak, további 6 faj 5 és 10 % között fordult elő. Néhány izolátummal az *Acremonium alabamense* (2,1 %) is jelen volt. Ennek a komposzt halomnak a közelében a levegőminták propagulum-együttesének faji összetételét 81 reprezentatív izolátum meghatározásával tudtam feltárni. A kapott 9 faj között kiugróan magas arányban volt jelen a *Rasamsonia emersonii* (43,2 %) és meglepően gyakori volt még a *Thermoascus aurantiacus* (12,3 %) is, a többi 7 faj 10 %-nál alacsonyabb arányban fordult elő. A *Rasamsonia emersonii* fajnak a levegő termofil gomba együttesében való magas arányához hozzájárul, hogy szaporító sejtjeinek többsége könnyen és tartósan az aeroszolba kerülő száraz felszínű fialokonídium. A *Thermoascus aurantiacus* propagulumai többségükben limitált mennyiségben keletkező aszkospórák, melyek azonban a szubsztrátumon is és emittálódás után a levegőben is a károsító fizikai és kémiai hatásokkal szemben rendkívül ellenállóak, emiatt aeroszolba került részecskéként sokáig életképesek (Deploey 1995). A városi komposztálótelep levegőjéből

kitenyészett valamennyi faj jelen volt a komposztban is, valószínűsítve ezzel komposztbeli eredetüket. Közülük – meglepetésre – négynek (*Acremonium alabamense*, *Rasamsonia emersonii*, *Rhizomucor pusillus*, *Thermoascus aurantiacus*) a relatív gyakorisága már a levegőben volt nagyobb.

A kistelepuslési szilárd szerves hulladék eredetű komposzt termofil mikrobiótáját 185 reprezentatív izolátum azonosításával jellemezhetem. Az elkülöníthető 11 faj között sorrendben a *Thermomyces lanuginosus* (26,5 %), a *Thermothelomyces thermophila* (12,4 %), a *Rasamsonia emersonii* (10,3 %) és a *Thermomyces thermophilus* (10,3 %) voltak a gyakoribbak, további 5 faj 5 és 10 % között fordult elő, 2 fajt pedig csak néhány izolátum képviselt (6. táblázat).

6. táblázat. Termofil gombafajok relatív gyakorisága komposztokban és a környező levegőben (2011. október)

Faj	Relatív gyakoriság (%)			
	Városi komposztálótelep		Kistelepuslési komposztálótelep	
	Komposzt	Levegő	Komposzt	Levegő
<i>Acremonium alabamense</i>	2,1	9,9	2,7	6,5
<i>Chaetomium thermophilum</i>	8,9	6,2	6,5	9,8
<i>Malbranchea cinnamomea</i>	6,8	2,5	5,9	0,0
<i>Melanocarpus albomyces</i>	0,0	0,0	2,7	0,0
<i>Mycothermus thermophilus</i>	7,9	0,0	8,6	0,0
<i>Rasamsonia emersonii</i>	14,7	43,2	10,3	43,5
<i>Rhizomucor pusillus</i>	7,9	8,6	6,5	9,8
<i>Thermoascus aurantiacus</i>	5,3	12,3	7,6	13,0
<i>Thermomyces lanuginosus</i>	26,8	8,6	26,5	10,9
<i>Thermomyces thermophilus</i>	11,1	3,7	10,3	3,3
<i>Thermothelomyces thermophila</i>	8,4	4,9	12,4	3,3

Ennek a komposzt halomnak a közelében a levegőminták propagulum-együttesének faji összetételét 92 reprezentatív izolátum meghatározásával tudtam feltárni. A kapott 8 faj között – a városi komposztáló telephez hasonlóan – itt is kiugróan leggyakoribbnak a *Rasamsonia emersonii*-t (43,5 %) találtam, és a 6-12 % gyakoriságú fajok (*Acremonium alabamense*, *Chaetomium thermophilum*, *Rhizomucor pusillus*, *Thermoascus aurantiacus*, *Thermomyces lanuginosus*) is a másik helyszínen találtakkal azonosak voltak. Utóbbiak relatív gyakorisága – a *Thermomyces lanuginosus*-é kivételével – levegőben magasabb volt, mint az aktuális komposztban. Meg kell említeni, hogy bizonyos fajok (*Malbranchea cinnamomea*,

Melanocarpus albomyces, *Thermothelomyces thermophila*, *Mycothermus thermophilus*, *Thermomyces lanuginosus*, *Thermomyces thermophilus*) levegőben szignifikánsan kisebb arányban fordultak elő, mint az illető komposztban, sőt közülük kettőt a *Melanocarpus albomyces*-t és a *Mycothermus thermophilus*-t levegőből ki sem tudtam tenyészteni. Ebből következően a levegő termofil gomba-együtteseinek diverzitása kisebb volt a komposzt termofil mikrobiótájának diverzitásánál (7. táblázat).

7. táblázat. Termofil gomba együttesek biodiverzitása városi és kistelepülési hulladékokból készült komposztokban és a környező levegőben (2011. október)

Diverzitási formula	Városi komposztálótelep		Kistelepülési komposztálótelep	
	Komposzt	Levegő	Komposzt	Levegő
Shannon-diverzitási index (H)	2,12	1,81	2,20	1,73
Simpson-diverzitási index (D)	0,14	0,23	0,13	0,24
Fajok száma	10	9	11	8

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNY (II. tézis, a 4.1.2. fejezetben bemutatott eredmények alapján): Andersen-féle mintavevő alkalmazásával és a levegőminták tenyésztéses vizsgálatával kimutattam, hogy a tárolt komposzt környezetében a termofil gombák koncentrációja a levegőben, még a leghidegebb hónapban, januárban is 300 CFU/m³ és az év során ennek tízszeresét is elérheti. A levegő gombaszennyezettségének komposzt eredetét bizonyítja, hogy a komposzt halomtól való távolsággal jelentős mértékben csökken a levegő termofil gombatartalma. Kimutattam továbbá, hogy propagulumaik emittálódásának mértékében az egyes fajok között jelentős eltérés áll fenn, ami a komposztok termofil mikrobiótája és a környező levegő gomba együttesének fajösszetételében és diverzitásában eltérést eredményez.

(Sebők F., Dobolyi Cs., Magyar D., Bobvos J., Szoboszlay S., Kriszt B. (2013): Komposztálótelepek levegőjének termofil gomba tartalma. *Egészségtudomány* 57: 37-54.

Sebők, F., Dobolyi, C., Bobvos, J., Szoboszlay, S., Kriszt, B., Magyar D. (2016): Thermophilic fungi in air samples in surroundings of compost piles of municipal, agricultural and horticultural origin. *Aerobiologia* 32: 255-263.)

4.1.3. Termofil gombaközösségek diverzitása természetes ökoszisztémákban

A komposztálódási folyamat termofil mikrobiótájának természetes forrását kutatva, az illető fajoknak a talajban való előfordulását kívántam tisztázni. A különböző talajtípusokon kialakult erdőállományokat magába foglaló Vár-hegy Erdőrezervátum három, különböző erdőtársulásának

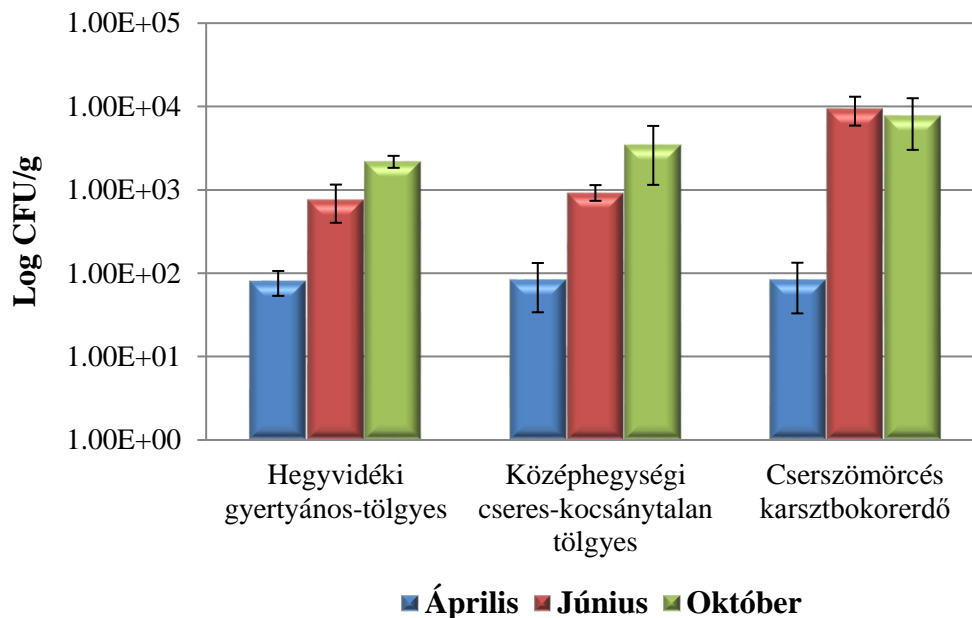
talajában mikrobiológiai tenyésztési módszerrel vizsgáltam a termofil mikóta méretét, valamint az egyes termofil gombafajok előfordulási arányát. Vizsgáltam továbbá termofil gombafajok jelenlétét az illető erdőtársulások legjellemzőbb avarjának felületén.

A hegyvidéki gyertyános-tölgyes (*Carici pilosae-Carpinetum*) állomány talajában áprilisban $8,0 \times 10^1$ CFU/g, júliusban $7,8 \times 10^2$ CFU/g, októberben pedig már $2,2 \times 10^3$ CFU/g mennyiségben találtam termofil gombapropagulumot (23. ábra). A termofil gombapropagulumok mennyiségének a vegetációs időszak során tapasztalt növekedése egyes termofil fajoknak a talaj felső, melegebb rétegeiben való bizonyos mértékű szaporodására vagy valamely földfeletti élőhelyről történő bemosódásukra enged következtetni. Ebben a talajban a termofil mikóta legnagyobb, októberi értékénél a mikobióta fajösszetételét 67 reprezentatív izolátum vizsgálatával állapítottam meg. Négy fajt sikerült elkülöníteni, melyek közül még a „legritkább” *Rhizomucor pusillus* is 10,4 % arányban volt jelen. A termőtesteivel kitenyésző *Thermomyces thermophilus* (28,6 %) és a konídiumos szaporodású, és a legtöbb biotópban leggyakoribb *Thermomyces lanuginosus* (34,3 %) mellett a saját vizsgálataimban ubikviternek nem bizonyuló *Thermosthelomyces thermophila* (26,7 %) is kitenyészett (8. táblázat).

A középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes (*Quercetum petraeae-cerris*) állomány talajában áprilisban $8,1 \times 10^1$ CFU/g, júliusban $9,4 \times 10^2$ CFU/g, októberben pedig már $3,5 \times 10^3$ CFU/g mennyiségben találtam termofil gombapropagulumot (23. ábra). A szintén magas fás gyertyános-tölgyeshez hasonlóan a termofil talaj-mikóta vegetatív micéliumos bázisa a 30 °C fölötti hőmérséklet és a mészkő alapközeten kialakult 20-25 cm humuszvastagsággal borított agyagos vályog hatására nyáron alakulhatott ki, eredményezve azt, hogy a hosszabb élettartamú propagulumok mennyisége ősszel tetőzön. A termofil mikobiótát – 63 izolátum meghatározása alapján – öt faj alkotta. Közülük három, a *Thermomyces lanuginosus* (49,2 %), a *Thermosthelomyces thermophila* (22,2 %) és a *Rhizomucor pusillus* (20,6 %) mutatkozott gyakoribbnak, további kettő, az *Acremonium alabamense* és a *Mycothermus thermophilus* pedig csupán 2, illetve 3 izolátummal jelent meg (8. táblázat).

Az alacsonyabb növényzetű cserszömörccés karsztbokorerdő (*Cotino-Quercetum pubescentis*) talajából áprilisban $8,2 \times 10^1$ CFU/g, júliusban $9,5 \times 10^3$ CFU/g, októberben pedig $7,8 \times 10^3$ CFU/g mennyiségben sikerült termofil gombát kitenyésztenem (23. ábra). A karsztbokorerdő talajának termofil mikótája tehát tavasszal és ősszel csak némileg mutat magasabb értéket a magas fás erdőállományok megfelelő gombaközösségeinél, szembevetendő eltérés viszont, hogy míg azoknál a maximális értéket ősszel, itt – kiugróan magas számmal – nyáron éri el. Az eltérések legvalószínűbb oka a karsztbokorerdő déli oldali kitettsége, illetve a kevesebb lombzat következtében a barna- és vörösgyagos rendzina talaj nyáron bekövetkező

extrém felmelegedése. A karsztbokorerdő termofil mikrobiótáját – a másik két erdőtípus megfelelő gomba együttesével való összehasonlíthatóság érdekében – szintén az ősszel nyert izolátumok alapján vizsgáltam. 115 reprezentatív izolátum identifikálásával a mikrobióta résztvevőjeként 4 fajt tudtam kimutatni, melyek közül a *Rasamsonia emersonii* (32,2 %) és a *Thermomyces lanuginosus* (53,9 %) tűntek dominánsnak (8. táblázat).



23. ábra. Termofil gombák mennyisége erdei ökoszisztémák talajában. Vár-hegy Erdőrezervátum, 2011.

8. táblázat. Termofil gombafajok jelenléte (db) erdei ökoszisztémák talajában és avarjában. Vár-hegy Erdőrezervátum, 2011. október

Faj	Hegyvidéki gyertyános-tölgyes		Középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes		Cserszömörccés karsztbokorerdő	
	Talaj	Avar	Talaj	Avar	Talaj	Avar
<i>Acremonium alabamense</i>	0	0	3	0	0	0
<i>Chaetomium thermophilum</i>	0	0	0	15	0	27
<i>Melanocarpus albomyces</i>	0	0	0	0	0	2
<i>Mycothermus thermophilus</i>	0	0	2	0	6	0
<i>Rasamsonia emersonii</i>	0	6	0	3	37	8
<i>Rhizomucor pusillus</i>	7	20	13	17	10	0
<i>Thermoascus aurantiacus</i>	0	4	0	0	0	6
<i>Thermomyces lanuginosus</i>	23	6	31	19	62	22
<i>Thermomyces thermophilus</i>	19	0	0	0	0	0
<i>Thermothelomyces thermophila</i>	18	0	14	0	0	0

A három erdőállomány talajából kvantitatív direkt tenyésztéssel összesen 7 fajt sikerült izolálni, melyek közül 2, a *Rhizomucor pusillus* és a *Thermomyces lanuginosus* mindhárom állományban előfordultak, sőt még dominánsnak is mutatkoztak. Abszolút értéket tekintve kis mennyiségben voltak ugyan jelen, magas arányukból mégis feltételezhető, hogy a talaj nekik természetes élőhelyük, sőt melegebb időszakokban a felszínen még növekednek is. A három erdőtípus termofil talaj-mikrobiótájának diverzitása a kvantitatív tenyésztéssel kapott fajok kicsi, és egymástól alig eltérő arányából következően viszonylag alacsony volt (9. táblázat). A talajból kimutatott mind a 7 faj jelen volt legalább az egyik vizsgált komposztálódási folyamatban, illetve az érett komposztban (v.ö. 4.1. fejezet).

9. táblázat. Termofil gombaközösségek diverzitása erdei ökoszisztémák talajában. Vár-hegy erdőrezervátum, 2011. október

Diverzitási formula	Hegyvidéki gyertyános-tölgyes	Középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes	Cserszömörccés karsztbokor-erdő
Shannon-diverzitási index (H)	1,31	1,26	1,06
Simpson-diverzitási index (D)	0,27	0,33	0,40
Fajok száma	4	5	5

Az erdőállományok avarjából, illetve annak felületéről a dúsító tenyésztésnek megfelelő nedves-kamrás eljárással összesen 6 fajt sikerült azonosítanom, melyek közül 3 csak ezzel a módszerrel volt kimutatható. Utóbbiak az *Ascomycota*-ba tartozó termőtestes fajok, közülük a *Melanocarpus albomyces* ráadásul heterotalliás is. Az avarból izolált valamennyi faj szintén előfordult az egyik vagy mindkét komposztálódó keverékben, illetve az érett komposztokban is.

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNY (III. tétel, a 4.1.3. fejezetben bemutatott eredmények alapján): A Vár-hegy Erdőrezervátum 3 társulásának talajából és avarjából kitenyészthető termofil gombaközösségek mérete szezonális változást mutat. A gombaközösségek diverzitása – a vizsgált komposztokéhoz képest – közepes vagy alacsony szintű volt. A talajokban és az avarban összesen 10 termofil gombafaj jelenlétét igazoltam.

(Kósa-Kovács M., Sebők F., Szoboszlai S., Kriszt B., Dobolyi Cs. (2012): Termofil gombaközösségek a Vár-hegy erdőrezervátum talajaiban és avarjában. *Tájökológiai Lapok* 10: 163-175.)

4.2. Termofil gombákból álló törzsgyűjtemény kialakítása

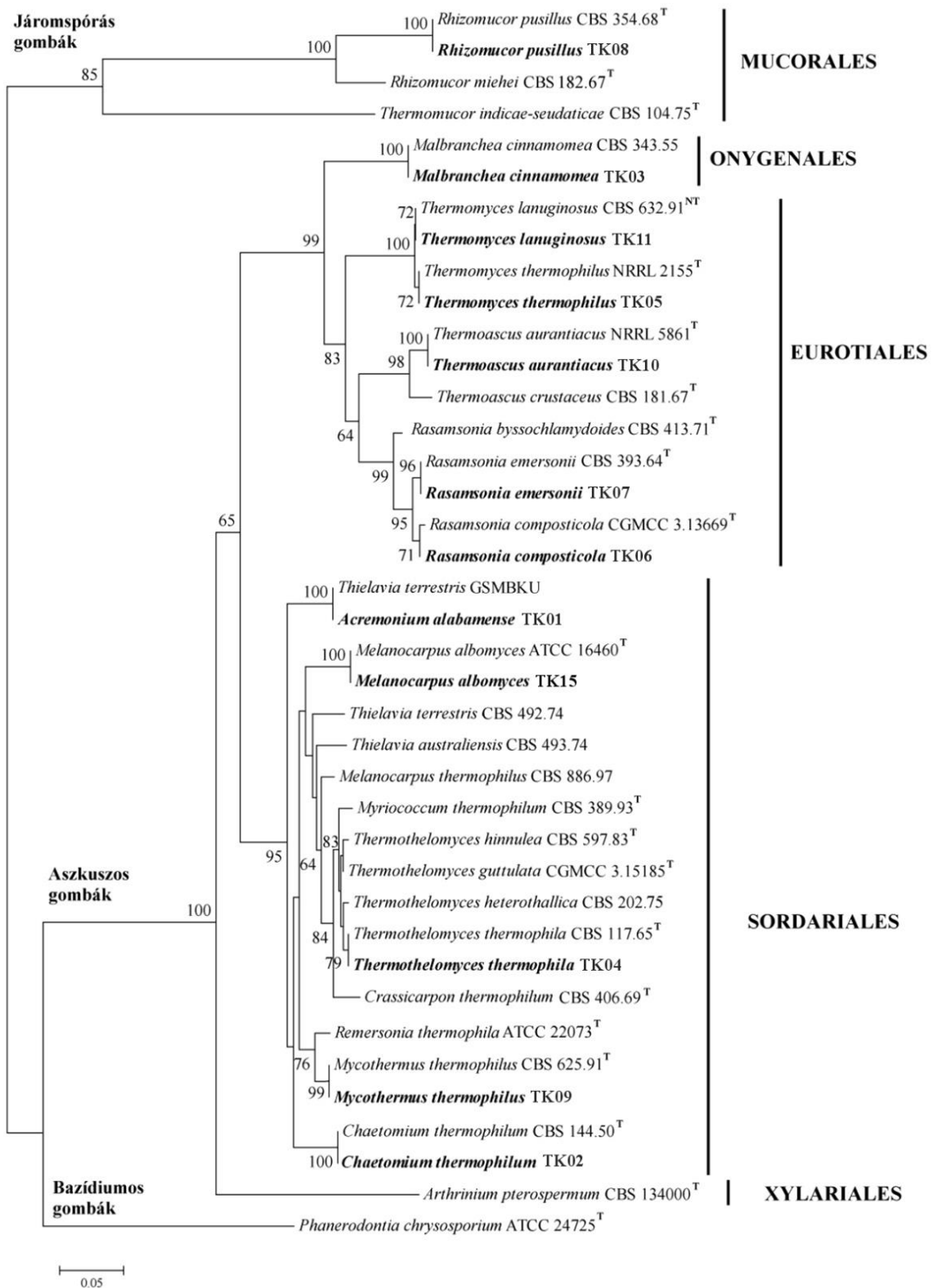
Doktori munkámmal kapcsolatban összesen 87 termofil gombatörzset helyeztem törzsgyűjteménybe. A törzseket különböző eredetű komposztokból, komposztáló telepek levegőjéből, talajmintákból, illetve avarból izoláltam. Fenotípusos tulajdonságaik alapján 12 fajba tartoznak. A hagyományos mikrobiológiai azonosítását minden faj esetében egy-egy törzs ITS szakaszának szekvencia-elemzésével is alátámasztottam (M3. melléklet). A törzsgyűjteménybe került fajok telep- és mikroszkópos fényképeit az M4-es mellékletben mutatom be. A törzsek nevét és eredetét a 10. táblázat tartalmazza. A 24. ábrán látható, hogy a termofil gombák egymástól távoli rendszertani csoportokba tartoznak. A fajok közül 3-nak (*Acremonium alabamense*, *Rasamsonia composticola*, *Rasamsonia emersonii*) a hazai előfordulására eddig nem volt adat.

10. táblázat. Doktori munkám során izolált törzsek neve és eredete

Törzsjele	Faj	Eredete
TK01	<i>Acremonium alabamense</i>	komposztálódó keverék, városi
TK12	<i>Acremonium alabamense</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK24	<i>Acremonium alabamense</i>	érett komposzt, városi
TK34	<i>Acremonium alabamense</i>	érett komposzt, kistelepülési
TL01	<i>Acremonium alabamense</i>	levegő, városi komposztálótelep
TL10	<i>Acremonium alabamense</i>	levegő, kistelepülési komposztálótelep
TT09	<i>Acremonium alabamense</i>	talaj, középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes
TA01	<i>Chaetomium thermophilum</i>	avar, cserszömörccés karsztbokorerdő
TA10	<i>Chaetomium thermophilum</i>	avar, középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes
TK02	<i>Chaetomium thermophilum</i>	komposztálódó keverék, városi
TK13	<i>Chaetomium thermophilum</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK25	<i>Chaetomium thermophilum</i>	érett komposzt, városi
TK35	<i>Chaetomium thermophilum</i>	érett komposzt, kistelepülési
TL02	<i>Chaetomium thermophilum</i>	levegő, városi komposztálótelep
TL11	<i>Chaetomium thermophilum</i>	levegő, kistelepülési komposztálótelep
TK03	<i>Malbranchea cinnamomea</i>	komposztálódó keverék, városi
TK14	<i>Malbranchea cinnamomea</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK26	<i>Malbranchea cinnamomea</i>	érett komposzt, városi
TK36	<i>Malbranchea cinnamomea</i>	érett komposzt, kistelepülési
TL03	<i>Malbranchea cinnamomea</i>	levegő, városi komposztálótelep
TA02	<i>Melanocarpus albomyces</i>	avar, cserszömörccés karsztbokorerdő
TK15	<i>Melanocarpus albomyces</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK37	<i>Melanocarpus albomyces</i>	érett komposzt, kistelepülési
TK09	<i>Mycothermus thermophilus</i>	komposztálódó keverék, városi
TK17	<i>Mycothermus thermophilus</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési

TK28	<i>Mycothermus thermophilus</i>	érett komposzt, városi
TK39	<i>Mycothermus thermophilus</i>	érett komposzt, kistelepülési
TT04	<i>Mycothermus thermophilus</i>	talaj, csereszömörccés karsztbokorerdő
TT13	<i>Mycothermus thermophilus</i>	talaj, középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes
TK06	<i>Rasamsonia composticola</i>	komposztálódó keverék, városi
TK18	<i>Rasamsonia composticola</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TA03	<i>Rasamsonia emersonii</i>	avar, csereszömörccés karsztbokorerdő
TA06	<i>Rasamsonia emersonii</i>	avar, hegyvidéki gyertyános-tölgyes
TA11	<i>Rasamsonia emersonii</i>	avar, középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes
TK07	<i>Rasamsonia emersonii</i>	komposztálódó keverék, városi
TK19	<i>Rasamsonia emersonii</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK29	<i>Rasamsonia emersonii</i>	érett komposzt, városi
TK40	<i>Rasamsonia emersonii</i>	érett komposzt, kistelepülési
TL05	<i>Rasamsonia emersonii</i>	levegő, városi komposztálótelep
TL13	<i>Rasamsonia emersonii</i>	levegő, kistelepülési komposztálótelep
TT01	<i>Rasamsonia emersonii</i>	talaj, csereszömörccés karsztbokorerdő
TA07	<i>Rhizomucor pusillus</i>	avar, hegyvidéki gyertyános-tölgyes
TA12	<i>Rhizomucor pusillus</i>	avar, középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes
TK08	<i>Rhizomucor pusillus</i>	komposztálódó keverék, városi
TK20	<i>Rhizomucor pusillus</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK30	<i>Rhizomucor pusillus</i>	érett komposzt, városi
TK41	<i>Rhizomucor pusillus</i>	érett komposzt, kistelepülési
TL06	<i>Rhizomucor pusillus</i>	levegő, városi komposztálótelep
TL14	<i>Rhizomucor pusillus</i>	levegő, kistelepülési komposztálótelep
TT02	<i>Rhizomucor pusillus</i>	talaj, csereszömörccés karsztbokorerdő
TT06	<i>Rhizomucor pusillus</i>	talaj, hegyvidéki gyertyános-tölgyes
TT11	<i>Rhizomucor pusillus</i>	talaj, középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes
TA04	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	avar, csereszömörccés karsztbokorerdő
TA08	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	avar, hegyvidéki gyertyános-tölgyes
TK10	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	komposztálódó keverék, városi
TK21	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK31	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	érett komposzt, városi
TK42	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	érett komposzt, kistelepülési
TL07	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	levegő, városi komposztálótelep
TL15	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	levegő, kistelepülési komposztálótelep
TA05	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	avar, csereszömörccés karsztbokorerdő
TA09	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	avar, hegyvidéki gyertyános-tölgyes
TA13	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	avar, középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes
TK11	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	komposztálódó keverék, városi
TK22	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK32	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	érett komposzt, városi
TK43	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	érett komposzt, kistelepülési
TL08	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	levegő, városi komposztálótelep

TL16	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	levegő, kistelepülési komposztálótelep
TT03	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	talaj, cserszömörccés karsztbokorerdő
TT07	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	talaj, hegyvidéki gyertyános-tölgyes
TT12	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	talaj, középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes
TK05	<i>Thermomyces thermophilus</i>	komposztálódó keverék, városi
TK23	<i>Thermomyces thermophilus</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK33	<i>Thermomyces thermophilus</i>	érett komposzt, városi
TK44	<i>Thermomyces thermophilus</i>	érett komposzt, kistelepülési
TL09	<i>Thermomyces thermophilus</i>	levegő, városi komposztálótelep
TL17	<i>Thermomyces thermophilus</i>	levegő, kistelepülési komposztálótelep
TT08	<i>Thermomyces thermophilus</i>	talaj, hegyvidéki gyertyános-tölgyes
TK04	<i>Thermothelomyces thermophila</i>	komposztálódó keverék, városi
TK16	<i>Thermothelomyces thermophila</i>	komposztálódó keverék, kistelepülési
TK27	<i>Thermothelomyces thermophila</i>	érett komposzt, városi
TK38	<i>Thermothelomyces thermophila</i>	érett komposzt, kistelepülési
TL04	<i>Thermothelomyces thermophila</i>	levegő, városi komposztálótelep
TL12	<i>Thermothelomyces thermophila</i>	levegő, kistelepülési komposztálótelep
TT05	<i>Thermothelomyces thermophila</i>	talaj, hegyvidéki gyertyános-tölgyes
TT10	<i>Thermothelomyces thermophila</i>	talaj, középhegységi cseres-kocsánytalan tölgyes



24. ábra. Termofil gombák ITS-alapú filogenetikai fája. Vastagon kiemelve a saját törzsgyűjteménybeli törzseim

4.3. Komposztok és komposzt eredetű termofil gombatörzsek szeszkviterpén emissziója

Települési vegyes szilárd hulladékokból készült komposztban jelenlévő 8 termofil gombafaj egy-egy törzse malátakivonat agaron, 40°C-on nőtt tenyészetének szeszkviterpén emisszióját vizsgáltuk GC-MS alkalmazásával, a Pannon Egyetem MTA Levegőkémiai Kutatócsoportjával együttműködésben. A vizsgálatban szereplő *Thermothelomyces thermophila* törzs 5 napos tenyészetéből óránként közel 1000 pg szeszkviterpén emisszióját detektáltuk, ahol nyolcféle molekula volt elkülöníthető. A többi faj törzse ennél kisebb, de jól mérhető mennyiségű szeszkviterpént termelt, és csupán a *Thermomyces lanuginosus* TK11 törzs szeszkviterpén termelését nem tudtuk bizonyítani (11. táblázat).

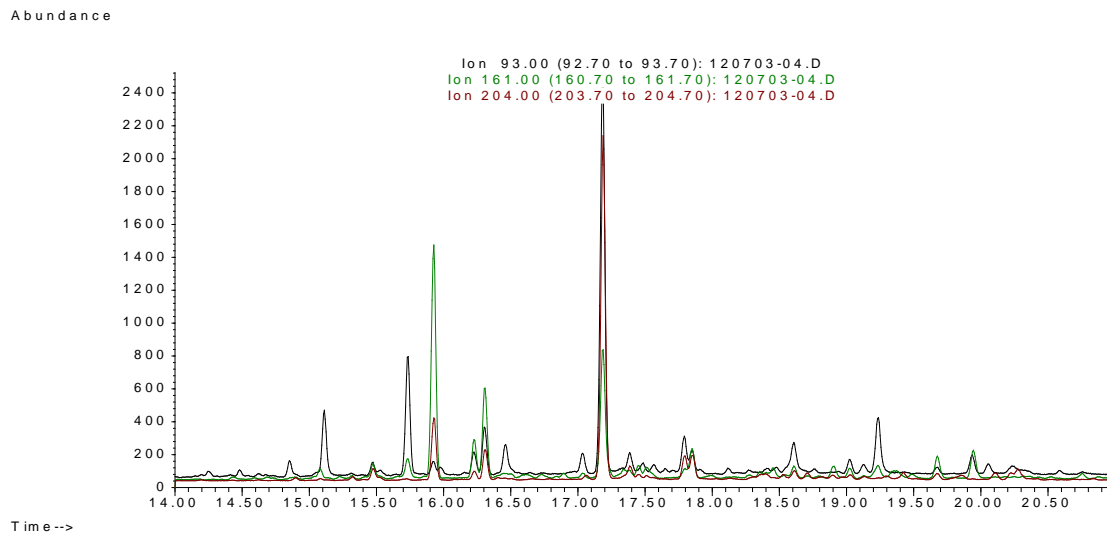
11. táblázat. Termofil gombatörzsek *in vitro* szeszkviterpén emissziója (malátakivonat agar, 9 cm átmérőjű Petri-csésze, 40°C)

Törzsek	Kibocsátott szeszkviterpének száma (db)	Kibocsátott összes szeszkviterpének mennyisége (pg/h)
<i>Acremonium alabamense</i> TK01	2	9,7
<i>Malbranchea cinnamomea</i> TK03	1	84,2
<i>Mycothermus thermophilus</i> TK09	3	148,0
<i>Rasamsonia emersonii</i> TK07	2	94,0
<i>Thermoascus aurantiacus</i> TK10	3	25,7
<i>Thermomyces lanuginosus</i> TK11	0	0
<i>Thermomyces thermophilus</i> TK05	4	113,9
<i>Thermothelomyces thermophila</i> TK04	8	943,4

Bár a termelt szeszkviterpéneket nem azonosítottuk, retenciós idő alapján megállapítható, hogy bizonyos szeszkviterpének termelésére több faj is képes. A *Mycothermus thermophilus* és a *Thermomyces thermophilus* által kibocsátott szeszkviterpének közt volt egy darab azonos retenciós idővel jellemezhető, valamint az *Acremonium alabamense* által termelt 2 és a *Mycothermus thermophilus* által termelt 3 szeszkviterpént a *Thermothelomyces thermophila* által kibocsátott szeszkviterpének közt is azonosítottuk. Továbbá az általunk vizsgált termofil gombafaj a *Thermothelomyces thermophila* által termelt szeszkviterpének (25. ábra) közül számos jelen volt a Horváth et al. (2011) által vizsgált, filogenetikailag szintén az *Ascomycota* divízióba tartozó mezofil talajgomba fajok telepeiből emittálódott szeszkviterpének között is.

A termofil gombák a mezofil gombáknál ugyan kevesebb számú szeszkviterpént bocsátanak ki, de azt összességében hasonló mennyiségben. A legtöbb szeszkviterpént termelő *Thermothelomyces thermophila* csupán 8 féle szeszkviterpént bocsátott ki, ám azok együttes

mennyisége meghaladta a legaktívabban termelő mezofil gombák szeszkviterpén kibocsátási értékeit.



25. ábra. Szeszkviterpének jelenlétét bizonyító ionkromatogram. Mérési kép a *Thermothelomyces thermophila* Tb085 törzs 14-21 perc közötti tartományáról (Pannon Egyetem, Levegőkémiai Kutatócsoport, 2012)

A két különböző eredetű komposztminta közül a városi kevert hulladékkomposztnál tapasztaltunk többféle (16) és nagyobb arányú (378,1 pg/h) szeszkviterpén kibocsátást, míg a kistelepülési kevert hulladékkomposztból a 14 féle szeszkviterpénből csupán 55,8 pg emittálódott óránként. A komposztminták általi szeszkviterpén kibocsátási arányok a megelőző vizsgálatunkban (Horváth et al. 2012) a különböző talajtípusokra megállapított szeszkviterpén kibocsátási értékkel nagyságrendileg megegyeznek.

Az a tény, hogy termofil gombatörzsek szeszkviterpén termelése meghaladta a komposztokból emittálódottakét, magyarázható azzal, hogy a gombatörzsek vizsgálata anyagcseréjük szempontjából optimális körülmények között zajlott, továbbá a komposztok szerves kolloidjain történő adszorpció feltételezhetően jelentősen hozzájárult az alacsonyabb értékekhez.

A komposztokból emittálódott szeszkviterpének retenciós ideje néhány esetben megegyezett a vizsgált termofil gombák által kibocsátott szeszkviterpének retenciós idejével, így levonható a következtetés, hogy a komposztok szeszkviterpén emissziójának háttérében részben az ott élő termofil gombák állnak.

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNY (IV. tézis, a 4.3. fejezetben bemutatott eredmények alapján): Települési vegyes szilárd hulladékokból készült komposztokból és a bennük előforduló 7 termofil gombafaj tenyészetéből szeszkviterpének emittálódását bizonyítottam. Bizonyos szeszkviterpének termelésére több faj is képes. A komposztminták általi szeszkviterpén kibocsátási arányok a különböző talajtípusokra megállapított szeszkviterpén kibocsátási értékkel nagyságrendileg megegyeznek. A termofil gombák kevesebb számú szeszkviterpént bocsátanak ki, de azt hasonló mennyiségben, mint a talajlakó mezofil fajok.

(Sebők, F., A. Hoffer, C. Dobolyi, S. Szoboszlai, B. Kriszt, A. Gelencsér (2013): Sesquiterpene emission of thermophilic fungi and different compost products. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* 60(Suppl.): 78.)

4.4. Termofil gombák toleranciája toxikus fémekkel szemben

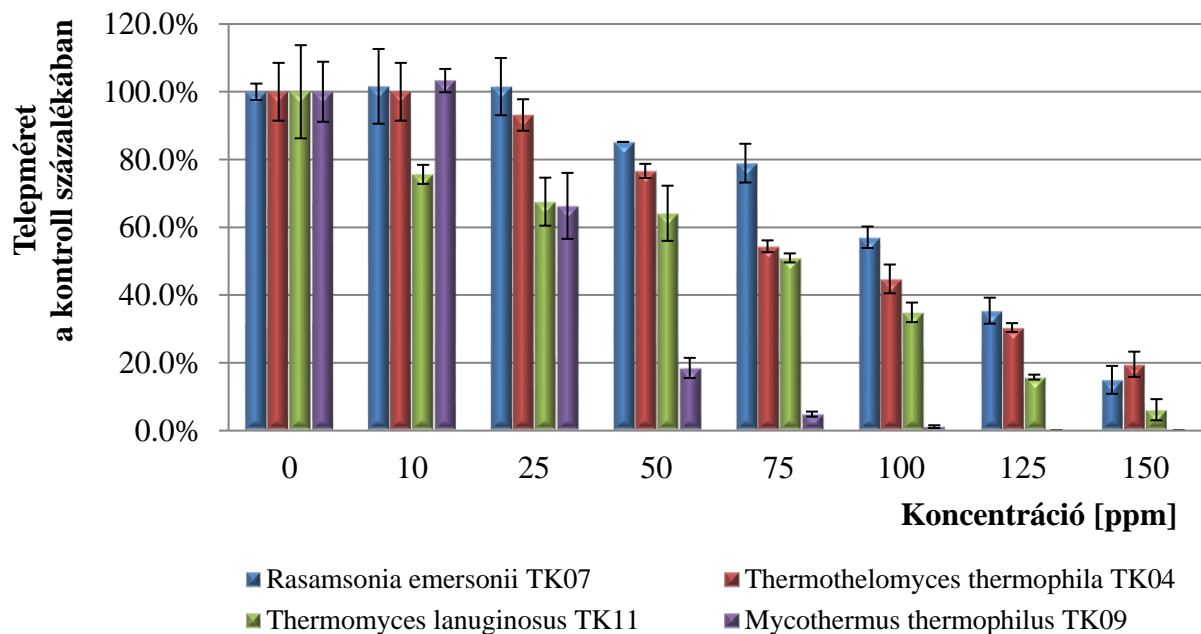
Mivel a termofil gombák valamennyi faja micéliumosan növekedik, ezért érzékenységük vizsgálatához módszerként telepeik úgynevezett mérgezett agaron való növekedésének mérését választottam. Azáltal, hogy telepnövekedésük a többség mezofil fajokhoz képest nagyobb sebességű, segítségükkel várhatóan lehetőség nyílik a hulladékminősítésben is használható, eukarióta mikroorganizmus alkalmazásán alapuló tesztrendszer kidolgozására. Mivel a termofil gombák ökofiziológiai csoportot alkotnak, az idetartozó fajok rendszertanilag egymással csak távoli rokonságban állnak. Ebből következően feltételezhető volt, hogy toxikus vegyületekkel szembeni érzékenységük is nagymértékben eltér egymástól. Az egyes fajok érzékenységének ismerete technológiai és tudományos szempontból egyaránt fontos.

A gombák kiválasztásánál a komposztokban leggyakrabban, illetve legnagyobb arányban előforduló fajokat részesítettem előnyben. Fontos szempont volt még, hogy a telepük széle egyenletes legyen, konídiumaik ne szóródjanak (átfertőzés lehetőségének csökkentése érdekében), illetve hogy viszonylag gyorsan növekedjenek. A termofil gombák egymáshoz képest igen eltérő tápigényére való tekintettel háromféle (burgonyakivonat glükóz agar, maláta-kivonat agar és Sabouraud tápagar), egymástól nagymértékben eltérő összetételű mikológiai táptalajt is összehasonlítottam. A megvizsgált táptalajok közül a Sabouraud tápagar bizonyult a legmegfelelőbbnek, mert a 4 kiválasztott gombafaj ezen a talajon bizonyult a legjobban növekedőnek és telepük kellőképpen kontúrosnak bizonyult, ami a méréseket egyszerűbbé és egyértelművé tette. Dolgozatom következő fejezeteiben a *Rasamsonia emersonii* TK07, a *Thermomyces lanuginosus* TK11, a *Thermosthelomyces thermophila* TK04 és a *Mycothermus thermophilus* TK09 Sabouraud tápagaron nőtt 1-1 törzsének különböző fémekkel

szembeni érzékenységet mutatom be. A növekedés lag-fázisainak hossza és a növekedés sebessége a vizsgált törzseknél eltért egymástól, emiatt összehasonlításra a *Thermothelomyces thermophila* és a *Mycothermus thermophilus* esetében a 48 órás, míg a *Rasamsonia emersonii* és a *Thermomyces lanuginosus* esetében a 72 órás inkubációs idő bizonyult optimálisnak.

4.4.1. Réz hatása termofil gombák növekedésére

A rézionok különböző koncentrációit tartalmazó Sabouraud-glükóz agaron (SGA) a növekedésgátlási screening-kísérletekben a vizsgált törzsek telepei a kontrollhoz képest különböző mértékű növekedés gátlódást mutattak. A vizsgált fajok közül a 72 óra alatt legkisebb (7135 mm²-es) telepet növesztő *Rasamsonia emersonii* TK07-es jelű törzs bizonyult a legkevésbé érzékenynek rézzel szemben. Sem a 10, sem pedig a 25 ppm koncentráció hatására nem reagált negatívan és a 150 ppm-es koncentrációt leszámítva arányaiban mindvégig ez a faj növesztette a legnagyobb telepet a kontrolljához képest (26. ábra). A *Thermothelomyces thermophila* TK04-es törzs telepmérete 10 ppm-nél megegyezett a kontrolléval (7344 mm²). Később azonban a koncentráció növekedésével arányosan fokozódó gátlást tapasztaltam. A réz gátló hatásának vizsgálata során alkalmazott legmagasabb dózis (150 ppm) hatására is még – a kontrollhoz viszonyítva – 20 % körüli növekedést mutatott a törzs. A *Thermomyces lanuginosus* TK11-es törzs telepének területe már a legkisebb vizsgált koncentrációjú (10 ppm) réz hatására is szignifikánsan eltért a kontroll értékétől. A telepterületek átlagai a koncentráció növekedésével 10 és 50 ppm között fokozatosan, majd a magasabb koncentrációk következtében egyre nagyobb mértékben csökkentek, de 150 ppm-es koncentrációnál is mutatott még növekedést ez a törzs is. A kontroll tápagaron leggyorsabban növekedő (48 óra alatt 10945 mm²) *Mycothermus thermophilus* TK09-es jelű törzsre a 10 ppm réztartalom serkentő hatást gyakorolt (3,3 %), azonban ez nem bizonyult szignifikánsnak. A 25 ppm-es koncentrációnál már jelentkezett gátló hatás (33,7 %), amely 50 ppm-nél jelentős mértékűvé vált (81,5 %) és 75 ppm-nél a törzs már alig növekedett, 100 ppm réztartalomnál pedig az oltás helyén csak iniciális hifák fejlődtek.



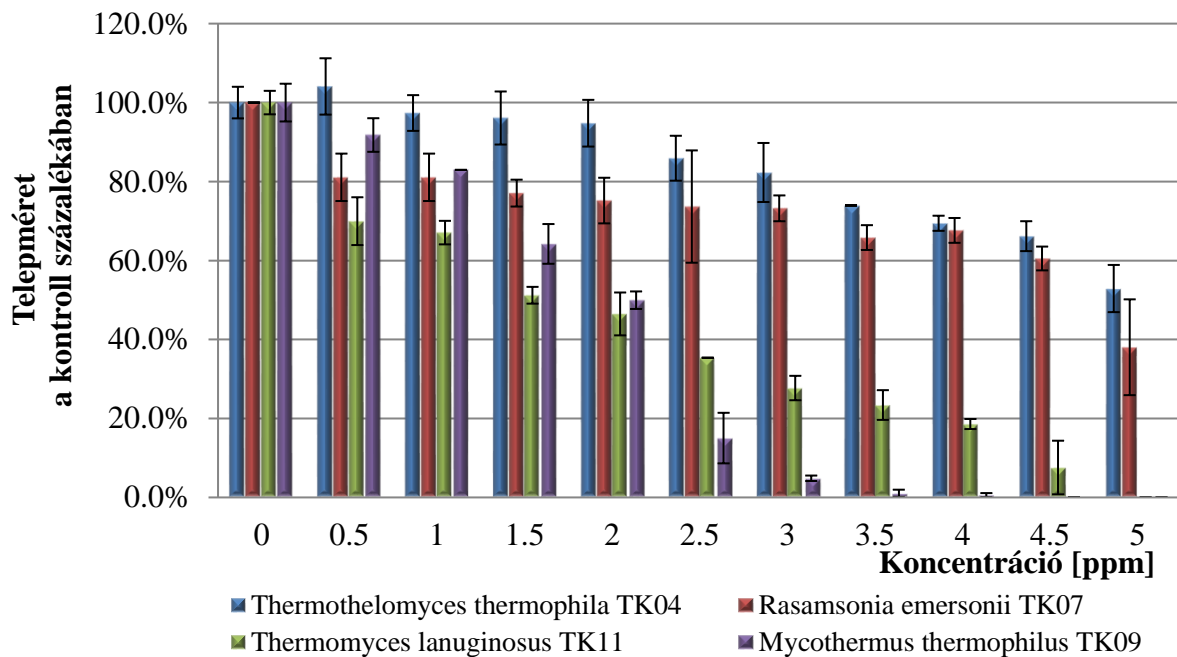
26. ábra. Réz hatása termofil gombafajok növekedésére. SGA táptalaj, 45°C.

4.4.2. Kadmium hatása termofil gombák növekedésére

A kadmium ionok különböző koncentrációit tartalmazó SGA táptalajon növekedés-gátlási screening kísérletekben a vizsgált törzsek telepei a kadmium-mentes kontrollhoz képest különböző mértékű növekedés gátlódást mutattak.

A kadmiummal szemben a vizsgált fajok közül a *Thermothelomyces thermophila* mutatkozott a legtoleránsabbnak (27. ábra). A növekedését a szennyezőanyag alacsonyabb koncentrációi (0,5-2 ppm) szignifikánsan nem befolyásolták. 2,5 és 5 ppm közötti koncentráció intervallumban azonban már fokozatosan csökkent a telepnövekedés. 5 ppm-nél még a kontrollhoz képest 52,9 %-os növekedést figyelhettem meg. A *Rasamsonia emersonii* telepének területe már a 0,5 ppm-es koncentrációban szignifikánsan kisebb, mint a szennyezőanyagot nem tartalmazó kontrollé. A koncentráció növelésével a telepterület 3 ppm-es koncentrációig csupán 10 %-os csökkenést mutatott, majd 4,5 ppm-ig újabb 10 %-ot csökkent. 5 ppm-es koncentrációnál már csak 38,0 %-os növekedést tapasztaltam. A kadmium alacsonyabb koncentrációival szemben legérzékenyebben tűnő *Thermomyces lanuginosus* telepének területe 2,5 ppm-ig gyors csökkenéssel reagált a szennyezőanyag jelenlétére. A magasabb koncentrációk hatására ez a gyors telepméretbeli csökkenés némileg mérséklődött, de a folytonossága megmaradt. 5 ppm-nél már nem tapasztaltam telepnövekedést. Bár a *Mycothermus thermophilus* 2 ppm-es koncentrációig még ellenállóbbnak mutatkozott a kadmiummal szemben, mint a

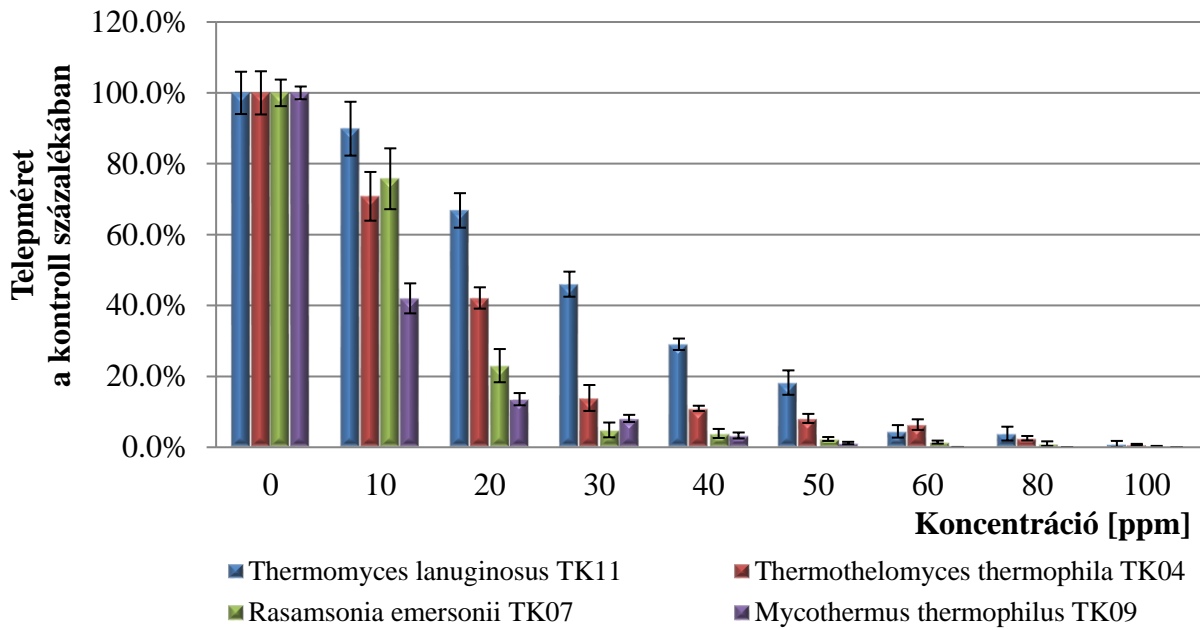
Thermomyces lanuginosus, 2,5 ppm-nél már a kontroll telepéhez képest csupán 15 %-os növekedést mutatott, 3,5 ppm-nél pedig már alig bizonyult életképesnek.



27. ábra. Kadmium hatása termofil gombafajok növekedésére. SGA táptalaj, 45°C.

4.4.3. Nikkel hatása termofil gombák növekedésére

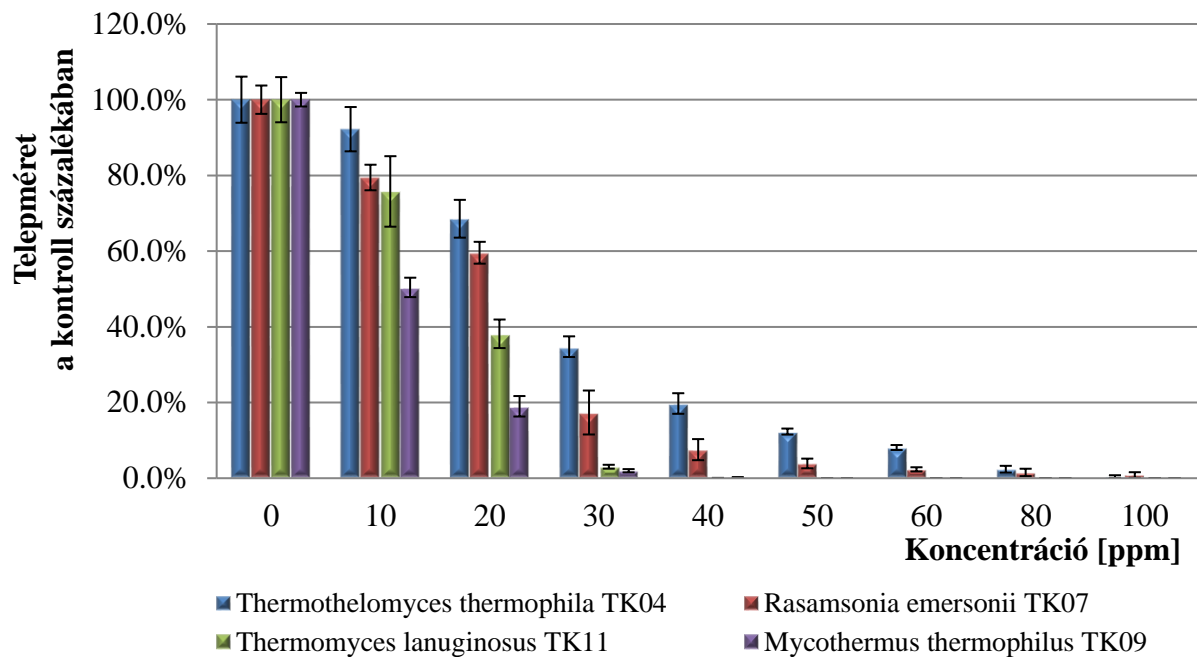
A nikkelnél már a legkisebb vizsgált koncentrációja is csökkentette mind a négy teszt faj telepének területét a kontrollhoz viszonyítva. Meglepő módon, a rézzel és kadmiummal szemben második legérzékenyebb faj, a *Thermomyces lanuginosus* bizonyult a legtoleránsabbnak nikkellel szemben; 10 ppm-es koncentrációnál 10,1%-os és 20 ppm-nél is csupán 33,2%-os gátlódást tapasztaltam (28. ábra). Ezzel szemben a másik 3 faj telepének területe 20 ppm-es koncentrációnál már 50%-ot jelentősen meghaladó mértékben csökkent. 50 ppm-nél a *Rasamsonia emersonii* és *Mycothermus thermophilus* már alig mutatott növekedést, míg a *Thermomyces lanuginosus* és a *Thermothelomyces thermophila* 100 ppm-es koncentrációig, bár meglehetősen csökkentett mennyiségben, de tudott biomasszát produkálni.



28. ábra. Nikkel hatása termofil gombafajok növekedésére. SGA táptalaj, 45°C.

4.4.4. Ólom hatása termofil gombák növekedésére

Ólommal szemben a vizsgált négy faj érzékenységi sorrendje megegyezik a kadmiumnál tapasztaltakkal. A legalacsonyabb vizsgált dózisonál (10 ppm) a *Thermotheomyces thermophila* kivételével valamennyi faj már szignifikáns mértékben gátolódott a kontrolljához képest. A legnagyobb gátló hatás az ólom esetében is a *Mycothermus thermophilus*-nál figyelhető meg: telepének területe már 10 ppm-nél is alig haladja meg kontroll telepének 50%-át, 30 ppm-es koncentrációban jelenlevő ólom pedig szinte már teljes mértékben gátolta a hifák növekedését. Ebben a koncentrációban a *Thermomyces lanuginosus* telepe is csak néhány mm-es növekedésre volt képes. A *Rasamsonia emersonii* és a *Thermotheomyces thermophila* ilyen mértékű gátlást csak 60, illetve 80 ppm-es koncentrációban szenvedett el (29. ábra).



29. ábra. Ólom hatása termofil gombafajok növekedésére. SGA táptalaj, 45°C.

4.4.5. Termofil gomba törzsek nehézfémekre meghatározott EC₅₀ értéke

A négy vizsgált gombafaj egy-egy törzsének telepnövekedési tűrőképessége a réz(II), a kadmium(II), a nikkel(II), és az ólom(II) ionokkal szemben fajonként eltért. A *Mycothermus thermophilus* TK09 törzs tűrőképessége az alkalmazott fémionokkal szemben a réz(II) (EC₅₀=34,4 ppm), ólom(II) (EC₅₀=11,6 ppm), nikkel(II) (EC₅₀=10,4 ppm), kadmium(II) (EC₅₀=1,7 ppm) sorrendben alakult. A *Rasamsonia emersonii* TK07-es, illetve a *Thermotheomyces thermophila* TK04-es törzs esetében a vizsgált fémekkel szembeni tűrőképességi sorrend megegyezett *Mycothermus thermophilus* esetében tapasztaltakkal, azonban a *Thermomyces lanuginosus* TK11-es törzs nikkel(II) ionnal szemben toleránsabbnak bizonyult, mint az ólom(II) ionnal szemben (12. táblázat).

12. táblázat. Termofil gomba törzsek nehézfémekre meghatározott EC₅₀ értéke

Törzsek	EC ₅₀ (ppm)			
	Réz	Kadmium	Nikkel	Ólom
<i>Mycothermus thermophilus</i> TK09	34,4	1,7	10,4	11,6
<i>Rasamsonia emersonii</i> TK07	105,2	4,7	15,3	20,2
<i>Thermomyces lanuginosus</i> TK11	70,4	1,8	30,4	16,3
<i>Thermotheomyces thermophila</i> TK04	90,6	5,5	17,3	26,5

A vizsgált törzsek között a *Rasamsonia emersonii* TK 07-es és a *Thermotheomyces thermophila* TK04-es törzs bizonyult legtoleránsabbnak. EC₅₀ értékük egy-két esetben meg is

haladta a 36/2006. (V. 18.) FVM rendeletben szereplő, a komposztok esetében a toxikus elemekre vonatkozó előírásokat (réz: 100 ppm, kadmium: 2 ppm, nikkel: 50 ppm, ólom: 100 ppm). A vizsgált törzsek között legérzékenyebbnek viszont a *Mycothermus thermophilus* TK09 bizonyult, melynek telepnövekedése, mint biológiai eszköz, alkalmasnak látszik arra, hogy segítségével nehézfémektől eredő toxicitást detektáljanak.

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNY (V. tézis, a 4.4. fejezetben bemutatott eredmények alapján): Az egyes termofil gombafajok tűrőképessége a különböző toxikus nehézfémekkel szemben fajonként eltér. A vizsgált fajok között legtoleránsabbnak a *Rasamsonia emersonii* és a *Thermothelomyces thermophila* mutatkozott, melyek EC₅₀ értéke kadmium esetében még meg is meghaladta a 36/2006. (V. 18.) FVM rendeletben szereplő, a komposztok toxikus elemeire vonatkozó előírást. A legérzékenyebb fajnak a *Mycothermus thermophilus* bizonyult, melynek a telepnövekedése, mint biológiai eszköz, alkalmasnak látszik arra, hogy segítségével nehézfémektől eredő toxicitást detektáljanak.

(Sebők, F., György Kérész, Csaba Dobolyi, Sándor Szoboszlai, Balázs Kriszt (2015): Sensitivity of members of thermophilic compost mycobiota to toxic compounds. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* 62 (Suppl.): 94-95.)

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A biomassa eredetű, többségében városi vagy kistelepülési szilárd hulladék komposztálódásának, illetve a komposztoknak a mikológiai elemzéséből számos, tudományos szintű és gyakorlati jellegű következtetés vonható le.

A közvetlenül vagy áttételesen biomassa eredetű városi és kistelepülési vegyes szilárd hulladék viszonylag alacsony, de jól tenyészthető termofil gomba tartalma arra enged következtetni, hogy a csoport egyes tagjai ubikviter előfordulásúak.

A termofil mikótának a termofil fázisban, illetve annak végén létrejövő magas szintje és a mikrobióta viszonylag széles diverzitása arra enged következtetni, hogy a települési hulladékok szerves anyag tartalma az egyes termofil gombafajok számára kedvező tápanyag. Mivel többségében biomassa eredetű biopolimerekről van szó, következtethetjük, hogy ezek a fajok széles spektrumú és nagy aktivitású lignocellulóz bontó enzimmrendszerrel rendelkeznek. Az induló keverék minimálisnak számító termofil mikótája alapján azonban feltételezhető, hogy egyes fajok ott csak a kimutathatósági küszöb alatti mennyiségben vannak jelen és később fel tudnak szaporodni. A diverzitás növekedésének az is oka lehet, hogy a komposztáló telepeken folyamatos üzem lévén, az új prizma az előző folyamat reziduális spóráival mintegy beoltódik. A termofil mikrobiótának az érési szakaszban az alacsony szintű mikótával is együtt járó széles diverzitása azt mutatja, hogy a fajok többsége rendelkezik valamely kitartó képlettel, melyek segítségével még az érett komposztban is túlélhet. A termofil gombák reziduális propagulumainak a rekolonizációban játszott szerepére következtethetünk a prizmák érési szakaszában talált magas fajszámból, illetve diverzitásból is. Javasolom tehát, hogy biomassa komponenseket tartalmazó hulladékok komposztálásakor termofil gombák oltóanyagként való alkalmazását tekintsük szükségtelennek, és a technológia során csupán a szaporodásukhoz szükséges feltételeket biztosítsuk. Utóbbi javaslatom a bioremediációban alkalmazott komposztálási eljárásokra természetesen nem vonatkozik.

A különböző termofil gombafajok szeszkviterpént termelő képessége erősíti azt a szakirodalmi feltételezést (Kramer és Abraham 2012), hogy a gombák nagy rendszertani csoportjainál a szeszkviterpének egyaránt képződő másodlagos anyagcseretermékek. A komposztokból történő nettó szeszkviterpén emittálódás pedig bizonyíték arra, hogy az ott termelődő szeszkviterpén molekulák teljes mennyiségét a szilárd kolloidok nem adszorbeálják.

Mivel az utóérési szakaszban a termofil gombaelemek mennyisége a komposztban már csökken, és mivel ez a biológiai folyamat évszakonként alig változik, a termofil gombák levegő-koncentrációjának az év során tapasztalt növekedése háttérben (szélcsendes időben) inkább a

felső rétegekben az inszoláció által is befolyásolt konvekció, mint a gombapropagulumokat aktívan levegőbe juttató mechanizmus állhat.

A komposzthalmok közvetlen környezetében a termofil gombaspóra-együttesek mennyiségi viszonyait és diverzitási törvényszerűségeit becslési szinten tehát jó közelítéssel meg lehet állapítani, hiszen azokat döntően két összetevő, az emittálódás és a kiülepedés határozza meg. További és részletesebb következtetések levonásához azonban figyelembe kell venni, hogy mind az emittálódást, mind a kiülepedést számos további tényező befolyásolja.

Termofil gombák közösségeinek a talajokban való, egy-egy időszakban 10^3 CFU/g nagyságrendű jelenléte önmagában csak arra képez bizonyítékot, hogy telepképzésre alkalmas propagulumok ott aktuálisan jelen vannak. A termofil talajmikóta méretének szezonális változása viszont már arra is következtetni enged, hogy micéliumaik a talaj felső rétegeiben, az inszoláció hatására felmelegedő szubsztrátumokon még növekedni is képesek. Néhány termofil gombafajnak a különböző erdőállományok talajában való együttes előfordulása támogatja azt a szakirodalomban széles körben elterjedt nézetet, hogy a szaprotróf gombáknak ez a növekedési hőmérsékleti igény alapján definiált, fiziológiai csoportja földrajzilag kozmopolita elterjedésű, és a csoport néhány faja természetes előfordulású (Cooney és Emerson 1964, Johri et al. 1999, Salar és Aneja 2007). Egymáshoz viszonyított arányuk pedig a rendelkezésükre álló niche-komplexumok betöltöttségét feltételezi.

A dolgozatban bemutatott valamennyi termofil mikrobiótára érvényes az az általános következtetés, hogy a diverzitások számításának nagyobb megbízhatósága, vagy egy-egy ritkább faj jelenlétének pontosítása érdekében javasolható a merítés szélességének, azaz a reprezentatív izolátumok számának növelése, akár a vizsgálatok mennyiségének növelése árán is.

A mikotaxonómiában egyre erősödő törekvés az „egy gomba = egy név” elv érvényesítése. Bár a szabályozások változásainak hatására az utóbbi években számos termofil gombát is tartalmazó nemzetséget felülvizsgáltak és rendszertanilag rendbe raktak, még mindig található az alig 50 fajt magába foglaló ökofiziológiai csoportban olyan fajok, melyek rendszertani hovatartozása nem egyértelmű. A termofil gombafajok nagy ökológiai és technológiai jelentősége miatt szükségesnek látom a természetes ökoszisztémák környezeti elemeiből származó törzsek releváns genomszintű és fenotípusos tulajdonságainak vizsgálatát. A “hagyományosnak” tekinthető ITS-szekvenciák ismeretét pótlólag valamennyi ismert fajra kiterjeszteném, valamint fontosnak tartom – különösen a természetes ökoszisztémákból izolált törzsek esetében – jelentősebb enzimológiai, proteomikai, eljárással nyerhető tulajdonságaiknak a különböző nemzetközi adatbázisokba való feltöltését.

A termofil gombáknak a toxikus nehézfém ionokkal szembeni tűrőképességét mérgezett tápagáros módszerrel vizsgáltam, és valamennyi esetben a *Mycothermus thermophilus* bizonyult a legérzékenyebb fajnak. Mivel EC_{50} értéke mind a földtani közegre, mind pedig a felszín alatti vizekre előírt B határértéknek (6/2009. (IV. 14.) KvVM-EüM-FVM együttes rendelet a földtani közeg és a felszín alatti víz szennyezéssel szembeni védelméhez szükséges határértékekről és a szennyezések méréséről) jelentősen alatta van, a *Mycothermus thermophilus* telepnövekedése, mint biológiai eszköz, alkalmasnak látszik arra, hogy segítségével nehézfém tartalmú szennyeződést detektáljanak.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A komposztálás a lebontható szerves anyagot tartalmazó hulladékok kezelésére ősidők óta alkalmazott eljárás, melynek eredményeképpen egy, a talaj termékenységét fokozó anyag, komposzt keletkezik. Ma már közismert, hogy a komposztálódás lényegében mikrobiális folyamat, amelynek során biopolimerek lebontását és átalakítását mikroorganizmusok végzik. A térben és időben koncentráltan zajló folyamat exoterm jellege következtében a komposztálódó anyagtömeg hőmérséklete jelentősen megemelkedik, emiatt a termotoleráns, majd a többségbe kerülő termofil mikroorganizmus csoportok, baktériumok és gombák tevékenysége előtérbe kerül. A higiénizációt is biztosító hőmérsékleti tartományban azonban a sejtes élőlények közül már csak egyes baktériumok, elsősorban endospórák és aktinobaktériumok képesek szaporodni; talán emiatt is állt elő az a helyzet, hogy a komposztálással kapcsolatos mikrobiológiai kutatási eredmények túlnyomó többsége bakteriológiai vonatkozású.

Munkám során először a résztvevő gombaközösségek mennyiségi és diverzitásbeli viszonyait vizsgáltam városi és kistelepülési vegyes szilárd hulladék komposztálódása során. A komposztálódás egymást követő fázisaiból vett minták tenyésztéses vizsgálatával kimutattam, hogy a mezofil és a termofil gombaközösségek dinamikája a városi és a kistelepülési szilárd hulladékok komposztálódása során nagymértékű hasonlóságot mutat. A komposztálódás során a mezofil mikóta 10^6 - 10^7 CFU/g szintről 10^3 CFU/g-ra csökken, majd 10^4 CFU/g szinten stabilizálódik, a termofil mikóta viszont rendkívül alacsony, 10^2 CFU/g szinttől 10^6 CFU/g-ra emelkedik, és ezt követően stabilizálódik 10^4 CFU/g szinten. Az egyes mintákból nyert 120-150 izolátum fenotípusos tulajdonságainak, valamint ITS génszakaszuk szekvenciáinak elemzésével megállapítottam, hogy a települési szilárd hulladékok komposztálódásának termofil mikrobiótája ökológiai törvényszerűségek alapján szerveződik. Maximumát, mind a városi, mind a kistelepülési szilárd hulladék esetében, 10-12 fajjal a termofil fázis végére éri el, rendszertani diverzitása az érési szakasz során némileg még emelkedik is.

Célkitűzésemnek megfelelően tenyésztéses vizsgálattal tisztázni kívántam továbbá a termofil gombák levegővel való terjedésének törvényszerűségeit. A levegőben lebegő propagulumaik mennyiségét városi és kistelepülési szilárd szerves hulladékból készült utóérlelési fázisban levő, már rostált komposzt takarás nélkül tárolt prizmáinak közvetlen közelében vett levegőmintákból tenyésztéses módszerrel határoztam meg. Egyes befolyásoló tényezők szezonális jellegére való tekintettel a vizsgálatokat mind a négy évszakban elvégeztem. Andersen-féle mintavevő alkalmazásával és a levegőminták tenyésztéses vizsgálatával kimutattam, hogy a tárolt komposzt környezetében a termofil gombák koncentrációja a

levegőben, még a leghidegebb hónapban, januárban is 300 CFU/m³ és az év során ennek tízszeresét is elérheti. A levegő gombaszennyezettségének komposzt eredetét bizonyítja továbbá, hogy az a komposzt halomtól való távolsággal jelentős mértékben csökken. Kimutattam azt is, hogy propagulumaik emittálódásának mértékében az egyes fajok között jelentős eltérés áll fenn, ami a komposztok termofil mikrobiótája és a környező levegő gomba együttesének fajösszetételében és diverzitásában eltérést eredményez.

A komposztálódási folyamat termofil mikrobiótájának természetes forrását kutatva, az illető fajoknak a talajban való előfordulását három erdőállományban vizsgáltam. A hegyvidéki gyertyános-tölgyes és a középhegységi cseres-tölgyes állomány talajából 10²–10³ CFU/g termofil gombaelem jelenlétét mutattam ki. A melegebb klímájú, csereszömörccs karsztbokorerdő lazább szerkezetű rendzina talajában vizsgálataink szerint 10³–10⁴ CFU/g termofil gomba él. A talajokban és az avarban összesen 10 faj jelenlétét igazoltam; a talajban a leggyakoribb termofil fajoknak a *Rhizomucor pusillus*, a *Thermomyces lanuginosus* és a *Thermothelomyces thermophila* bizonyultak, míg az avarban a *Rhizomucor pusillus*, a *Chaetomium thermophilum* és a *Thermomyces lanuginosus* voltak dominánsak. A termofil gombaközösségek mérete az erdőállományok talajában szezonális változást mutat, amivel azt bizonyítottam, hogy a termofil gombák a talajban nem csak kitartóképletek formájában található meg, hanem ott fejlődni és szaporodni is képesek. A gombaközösségek diverzitása – a vizsgált komposztokéhoz képest – közepes vagy alacsony szintű volt.

Doktori munkám során összesen 87 termofil gombatörzset helyeztem törzsgyűjteménybe. A törzseket különböző eredetű komposztokból, komposztáló telepek levegőjéből, elhalt növényi maradványokról, illetve talajmintákból izoláltam. Fenotípusos tulajdonságaik alapján 12 fajba tartoznak. A hagyományos mikrobiológiai azonosítás eredményét a törzsek ITS szekvenciájának elemzésével is alátámasztottam. A fajok közül 3-nak (*Acremonium alabamense*, *Rasamsonia composticola*, *Rasamsonia emersonii*) a hazai előfordulására eddig nem volt adat.

A toxikus nehézfém ionokkal szembeni tűrőképesség a termofil gombáknak a komposztálás szempontjából kiemelten fontos tulajdonsága. Mérgezett tápagaros módszerrel kimutattam, hogy tűrőképességük általában magas, de érzékenység szempontjából az egyes fajok nagymértékben különböznek egymástól. A vizsgált törzsek között a *Rasamsonia emersonii* TK 07-es és a *Thermothelomyces thermophila* TK04-es törzs bizonyult toleránsabbnak. EC₅₀ értékük egy-két esetben meg is haladta a 36/2006. (V. 18.) FVM rendeletben szereplő, a komposztok esetében a toxikus elemekre vonatkozó előírásokat (réz: 100 ppm, kadmium: 2 ppm, nikkel: 50 ppm, ólom: 100 ppm). Legérzékenyebbnek viszont a *Mycothermus thermophilus* TK09 bizonyult, melynek

telepnövekedése, mint biológiai eszköz, alkalmasnak látszik arra, hogy segítségével nehézfémektől eredő toxicitást detektáljanak.

7. SUMMARY

Composting is a treatment of biodegradable organic materials under controlled aerobic conditions and results a high quality compost product. It is well known that during composting, microorganisms metabolize and mineralize complex biopolymers. As a consequence of the rapid fungal and bacterial activity in the first stage of composting process, the temperature increases and within some days it can reach even 65-70 °C. This high temperature favours thermotolerant and thermophilic microorganisms, mostly endospore-forming bacteria and actinobacteria. So it is not surprising that most of the results about compost microbiology come from bacteriological researches.

The first aim of my research was to determine the quantity and diversity of fungal communities during composting processes in two composting sites (the first one treats organic wastes collected from a city, the other one does it from a village). It was shown with culture-based method that dynamics of the mesophilic and thermophilic fungal community of the two composting processes was very similar. Mesophilic mycota was found to be in the quantity of 10^6 - 10^7 CFU/g in the initial stage of the composting processes and decreased to 10^3 CFU/g in the thermophilic stage; finally it stabilized at the level of 10^5 CFU/g by the end of the composting process. While the quantity of thermophilic fungi increased from 10^2 CFU/g to 10^6 CFU/g during the thermophilic stage and decreased to 10^4 CFU/g by the end of the composting process. From each sample, 120-150 thermophilic fungi was isolated and identified based on their morphological characteristics and the ITS-sequence analysis. The isolates proved to belong to 10-12 thermophilic fungal species. The most common thermophilic fungi in compost were found to be *Thermomyces lanuginosus* and *Rasamsonia emersonii*. The diversity of thermophilic fungi continuously increased as the composting process progressed.

In spite of the fact that thermophilic fungi play an important role in composting processes, there is a major lack of knowledge concerning the dispersal of this group of microorganisms emitted by composting plants. Thus, the second aim of my research was to determine quantity, species composition and diversity of thermophilic fungal propagula near the compost piles. The number of thermophilic fungi near to the matured compost pile was show to be about 300 CFU/m³ in January and a tenfold increase could be observed during the year. *Rasamsonia emersonii* and *Thermoascus aurantiacus* proved to be the most common thermophilic fungi in the air near the compost piles. The compost origin of thermophilic fungi in the air was confirmed by the result that the total concentration of airborne thermophilic fungi significantly decreased with the horizontal distance from the compost piles. In October, both compost and associated

aerosol was sampled. It was found that the incidences of species and the diversity of thermophilic fungal community of compost and those of the associated aerosol differed each other. This result can be explained by the differences in aerosol-forming nature of the propagula of different species.

The soil and plant residues of three different forest vegetation types were studied in order to find the natural source of the thermophilic mycobiota of composts. From the soil of *Quercetum petraeae-cerris* and *Carici pilosae-Carpinetum*, 10^2 - 10^3 CFU/g thermophilic fungal elements could be shown. In the rendzina soil of the warmer climate *Cotinetum-querquetum pubescentis*, 10^3 - 10^4 CFU/g thermophilic fungi was found. The presence of 10 species was proved in the soil and plant residues. In soil, *Rhizomucor pusillus*, *Thermomyces lanuginosus* and *Thermothelomyces thermophila* were the most common species, while from the plant residues *Rhizomucor pusillus*, *Chaetomium thermophilum* and *Thermomyces lanuginosus* could be isolated most frequently. It was proved that the size of fungal community in the forest soil shows seasonal variation which means that thermophilic fungi not only survive in a dormant form but can also grow in soil. The diversity of fungal community in the forest soil was found to be lower than that in compost.

During the isolation of thermophilic fungi from man-made (compost) and natural habitats 87 fungal isolates were taken to the culture collection of our department. Based on their morphological characteristics and the ITS-sequence analysis isolates belong to 12 species. Three of them (*Acremonium alabamense*, *Rasamsonia composticola*, *Rasamsonia emersonii*) has not been reported from Hungary before.

The ability to resist against the toxic metal ions of thermophilic fungi is considered an especially important characteristic of thermophilic fungi regarding the composting process. Using culture media artificially contaminated with copper, cadmium, nickel and lead ions, it was experienced that the sensitivity of the tested fungal species significantly differed. *Rasamsonia emersonii* TK07 and *Thermothelomyces thermophila* TK04 were found to be tolerant strains of the tested ones while *Mycothermus thermophilus* was experienced the most sensitive one. Sensitivity of *Mycothermus thermophilus* to heavy metals is not advantageous for the composting processes; however this species could be used for the detection of heavy metal contamination in soils or in other environmental elements.

8. MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

- Abdel-Hafez, S. I. I., Aboel-Hafez, A. H., Abdel-Kader, M. I. A. (1983): Composition of the fungal flora of Syrian soils 4, Thermophilic fungi. *Mycopathologia* 81: 177-182.
- Abraham, W-R., Ernst, L., Stumpf, B. (1990): Biotransformation of caryophyllene by *Diplodia gossypina*. *Phytochemistry* 29: 115-120.
- Albrecht, A., Witzemberger, R., Bernzen, U., Jackel, U. (2007): Detection of airborne microbes in a composting facility by cultivation based and cultivation-independent methods. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* 14: 81-85.
- Alexopoulos, C. J., Mims, C. W., Blackwell, M. (1996): Introductory mycology. Wiley, New York. p. 632.
- Alloway, B. J., Steinnes, E. (1997): Anthropogenic additions of cadmium to soil: a review. In: Iskandar, I. K., Hardy, S. E., Chang, A. C., Pierzynski, G. M. (Eds.): *Proceedings of extended abstracts from the fourth international conference on the biogeochemistry of trace elements*. Clark Kerr Camps, Berkeley, Kalifornia. pp. 663-664.
- Altschul, S. F., Madden, T. L., Schäffer, A. A., Zhang, J., Zhang, Z., Miller, W., Lipman, D. J. (1997): Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Research* 25: 3389-3402.
- Amir, H., Pineau, R. (1998): Effects of metals on the germination and growth of fungal isolates from New Caledonian ultramafic soils. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 2043-2054.
- Andersen, A. A. (1958): New sampler for the collection, sizing, and enumeration of viable airborne particles. *Journal of Bacteriology* 76: 471-484.
- Anderson, B., Terblanche, J. S., Ellis, A. G. (2010): Predictable patterns of trait mismatches between interacting plants and insects. *BMC Evolutionary Biology* 10: 204.
- Apinis, A. E. (1963): Occurrence of thermophilic fungi in certain alluvial soils near Nottingham. *Nova Hedwigia* 5: 57-78.
- Apinis, A. E. (1967): *Dactylomyces* and *Thermoascus*. *Transactions of the British Mycological Society* 30: 573-582.
- Asakawa, Y., Ishida, T., Toyota, M., Takemoto, T. (1986): Terpenoid biotransformation in mammals. IV biotransformation of (+)-longifolene, (-)-caryophyllene, (-)-caryophyllene oxide, (-)-cyclocolorenone, (+)-nootkatone, (-)-elemol, (-)-abietic acid and (+)-dehydroabietic acid in rabbits. *Xenobiotica* 16: 753-767.

- Atkins, P., Jones, L. (1999): Chemistry - Molecules, Matter and Change. Freeman, New York. p. 998.
- Atkinson, C. F., Jones, D. D., Gauthier, J. J. (1997): Microbial activities during composting of pulp and paper-mill primary solids. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 13: 519-525.
- Austwick, P. K. C. (1976): Environmental aspects of *Mortierella wolffii* infection in cattle. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 19: 25-33.
- Awao, T., Otsuka, O. (1973): Notes on thermophilic fungi of Japan, *Transactions of the Mycological Society of Japan* 14: 221-236.
- Babich, H., Stotzky, G. (1982): Nickel toxicity to fungi: influence of environmental factors. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 6: 577-589.
- Bengtsson, L., Johansson, B., Hackett, T. J., McHale, L., McHale, A. P. (1995): Studies on the biosorption of uranium by *Talaromyces emersonii* CBS 814.70 biomass. *Applied Microbiology and Biotechnology* 42: 807-811.
- Berka, R. M., Grigoriev, I. V., Otilar, R., Salamov, A., Grimwood, J., et al. (2011): Comparative genomic analysis of the thermophilic biomass-degrading fungi *Myceliophthora thermophila* and *Thielavia terrestris*. *Nature Biotechnology* 29: 922-927.
- Berka, R. M., Rey, M. W., Brown, K. M., Byun, T., Klotz, A. V. (1998): Molecular characterization and expression of a phytase gene from the thermophilic fungus *Thermomyces lanuginosus*. *Applied and Environmental Microbiology* 64: 4423-4427.
- Bóday, V., Peredi, R., Bálint, J., Egri, G., Novák, L., Szakács, G., Poppe, L. (2003): Novel hydrolases from thermophilic filamentous fungi for enantiomerically and enantiotopically selective biotransformations. *Advanced Synthesis and Catalysis* 345: 811-818.
- Bonito, G., Isikhuemhen, O. S., Vilgalys, R. (2010): Identification of fungi associated with municipal compost using DNA-based techniques. *Bioresource Technology* 101: 1021-1027.
- Brewer, M., Scott, T. (1983): Concise Encyclopaedia of Biochemistry, Walter de Gruyter, Berlin, Németország. p. 737.
- Bru-Adan, V., Wery, N., Moletta-Denat, M., Boiron, P., Delgenes, J-P., Godon, J-J. (2009): Diversity of bacteria and fungi in aerosols during screening in a green waste composting plant. *Current Microbiology* 59: 326-335.
- Chang, Y., Hudson, H. J. (1967): Fungi of wheat straw compost I. Ecological studies. *Transactions of the British Mycological Society* 50: 649-666.

- Chavez, E. R., Touchburn, S. P., Moo-Young, M. (1988): Microbial biomass protein from the fungus *Chaetomium cellulolyticum*. I. Composition and nutritive evaluation. *Animal Feed Science and Technology* 22: 1-11.
- Chen, K. Y., Chen, Z. C. (1996): A new species of *Thermoascus* with a *Paecilomyces* anamorph and other thermophilic species from Taiwan. *Mycotaxon* 50: 225-240.
- COM(2006)231 - Thematic Strategy for Soil Protection. Commission of the European Communities. Brüssel, 2006. 09. 22. pp. 1-12. <https://www.eumonitor.eu/9353000/1/j9vvik7m1c3gyxp/vikqhkceouyy#p3>.
- Cooney, D. G. (1952): Morphology and taxonomy of the thermophilic fungi. Ph.D. Thesis. University of California, Berkeley, Kalifornia. p. 111.
- Cooney, D. G., Emerson, R. (1964): Thermophilic fungi: an account of their biology, activities, and classification. Freeman and Company, San Francisco. p. 188.
- Crisan, E. V. (1959): The isolation and identification of thermophilic fungi. M. S. Thesis.. Purdue University, Lafayette, Indiana. p. 107.
- Crisan, E. V. (1969): Isolation and culture of thermophilic fungi, Contr. *Boyce Thompson Institute for Plant Research* 22: 291-301.
- Cugini, C., Calfee, M. W., Farrow, J. M., Morales, D. K., Pesci, E. C., Hogan, D. A. (2007): Farnesol, a common sesquiterpene, inhibits PQS production in *Pseudomonas aeruginosa*. *Molecular Microbiology* 65: 896-906.
- Darvas B., Székács A. (Szerk.): Mezőgazdasági ökotoxikológia, l'Harmattan, Budapest, p. 382.
- de Bruyne, M., Baker, T. C. (2008): Odor detection in insects: volatile codes. *Journal of Chemical Ecology* 34: 882-897.
- de Gannes, V., Eudoxie, G., Hickey, W. J. (2013): Prokaryotic successions and diversity in composts as revealed by 454-pyrosequencing. *Bioresource Technology*, 133: 573-580.
- de Hoog, G. S. (2000): Atlas of clinical fungi. CBS, Utrecht, Hollandia. p. 1126.
- Deploey, J. J. (1995): Some factors affecting the germination of *Thermoascus aurantiacus* ascospores. *Mycologia* 87: 362-365.
- Diaz, L. F., de Bertoldi, M. Bidlingmaier, W. (2011): Compost Science and Technology – Waste management series 8. Elsevier, Amsterdam, Hollandia. p. 380.
- Dichtl, K., Ebel, F., Dirr, F., Routier, F. H., Heesemann, J., Wagener, J. (2010): Farnesol misplaces tip-localized Rho proteins and inhibits cell wall integrity signalling in *Aspergillus fumigatus*. *Molecular Microbiology* 76: 1191-1204.

- dos Santos, E., Piovan, T., Roberto, I. C., Milagres, A. M. (2003): Kinetics of the solid state fermentation of sugarcane bagasse by *Thermoascus aurantiacus* for the production of xylanase. *Biotechnology Letters* 25: 13-16.
- Duffus, J. H. (2002): Heavy metals – A meaningless term. *Pure and Applied Chemistry* 74: 793-807.
- Eggins, H. O. W., Coursey, D. C. (1964): Thermophilic fungi associated with nigerian oil palm produce. *Nature* 203: 1083-1084.
- Ellis, D. H. (1980): Thermophilic fungi isolated from a heated aquatic habitat. *Mycologia* 72: 1030-1033.
- Ellis, D. H. (1982): Ultrastructure of thermophilic fungi V. Conidial ontogeny in *Humicola grisea* var. *thermoidea* and *H. insolens*. *Transactions of the British Mycological Society* 78: 129-139.
- Ellis, D. H., Keane, P. J. (1981): Thermophilic fungi isolated from Australian soils, *Australian Journal of Botany* 29: 689-704.
- El-Refai, A. H., Ghanem, K. M., El-Sabaery, A. H. (1991): Single cell protein production from orange waste by *Sporotrichum thermophile* cultivated under optimal conditions. *Microbios* 16: 63-67.
- EUROSTAT (2013): Table TSDPC240 - Municipal Waste Generation and Treatment, by Type of Treatment Method. Statistical office of the European Union, Luxembourg. <http://epp.eurostat.ec.europa.eu/>
- Evans, H. C. (1971): Thermophilic fungi of coal spoil tips II, Occurrence and temperature relations. *Transactions of the British Mycological Society* 57: 255-266.
- Evans, H. C. (1972): Thermophilous fungi isolated from air; *Transactions of the British Mycological Society* 59: 516-519.
- Fergus, C. L. (1964): Thermophilic and thermotolerant molds and *Actinomycetes* of mushroom compost during peak heating. *Mycologia* 56: 267-284.
- Fergus, C. L., Amelung, R. M. (1971): The heat resistance of some thermophilic fungi in mushroom compost. *Mycologia*, 63: 675-679.
- Fernández-Calviño, D., Soler-Rovira, P., Polo, A., Díaz-Raviña, M., Arias-Estévez, M., Plaza, C. (2010): Enzyme activities in vineyard soils long-term treated with copper-based fungicides. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 2119-2127.
- Firth, H. J. (1962): The mallee-fowl: the bird that builds an incubator. Angus & Robertson, Sydney, Ausztrália. p. 136.

- Fischer, G., Muller, T., Ostrowski, R., Dott, W. (1999): Mycotoxins of *Aspergillus fumigatus* in pure culture and in native bioaerosols from compost facilities. *Chemosphere* 38: 1745-1755.
- Flores-Vélez, L. M., Ducaroir, J., Jaunet, A. M., Robert, M. (1996): Study of the distribution of copper in an acid sandy vineyard soil by three different methods. *European Journal of Soil Science* 47: 523-532.
- Fomina, M., Burford, E. P., Gad, G. M. (2005): Toxic metals and fungal communities. In: Dighton, J., White, J. F., Oudemans, P. (Eds.): *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*, CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 733-758.
- Gadd, G. M. (1993): Interactions of fungi with toxic metals. *New Phytologist* 124: 25-60.
- Gerba, C. P. (1996): Microbial pathogens in municipal solid waste. In: Palmisano A. C., Berlaz, M. A. (Eds.): *Microbiology of solid waste*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 155-174.
- Golueke, G. G., Card, B. J., McGauhey, P. H. (1954): A critical evaluation of inoculums in composting. *Applied Microbiology* 2: 45-53.
- Goodfellow, M., Williams, S. T. (1983): Ecology of *Actinomycetes*. *Annual Review of Microbiology* 37: 189-216.
- Grajek, W. (1987): Production of D-xylanases by thermophilic fungi using different methods of culture. *Biotechnology Letters* 9: 353-356.
- Griffon, E.; Maublanc, A. (1911): Deux moisissures thermophiles. *Bulletin de la Société Mycologique de France* 27: 68-74.
- Gruiz K., Horváth B., Molnár M. (2001): Környezettoxikológia - Vegyi anyagok hatása az ökoszisztémára. Műegyetem Kiadó, Budapest, p. 171.
- Guarro, J., S. K. Abdullah, S. M. Al-Bader, M. J. Figueras, Gene, J. (1996): The genus *Melanocarpus*. *Mycological Research* 100: 75-78.
- Halls, S. C., Gang, D. R., Weber, D. J. (1994): Seasonal variation in volatile secondary compounds of *Chrysothamnus nauseosus* (Pallas) britt.; *Asteraceae* ssp. *hololeucus* (Gray) Hall. & Clem. influences herbivory. *Journal of Chemical Ecology* 20: 2055-2063.
- Hansgate, A. M., Schloss, P. D., Hay, A. G., Walker, L. P. (2005): Molecular characterization of fungal community dynamics in the initial stages of composting. *FEMS Microbiology Ecology* 51: 209-14.
- Hartikainen, E. S., Lankinen, P., Rajasärkkä, J., Koponen, H., Virta, M., Hatakka, A., Kähkönen, M. A. (2012): Impact of copper and zinc on the growth of saprotrophic fungi and the production of extracellular enzymes. *Boreal Environment Research* 17: 210-218.
- Haug, R. T. (1993): The practical handbook of compost engineering. Lewis Publishers, CRC Press, Boca Raton, Florida. p. 717.

- Hawksworth, D. L. (2011): A new dawn for the naming of fungi: impacts of decisions made in Melbourne in July 2011 on the future publication and regulation of fungal names. *IMA Fungus* 2: 155-162.
- Hedger, J. N., Hudson, H. J. (1974): Nutritional studies of *Thermomyces lanuginosus* from wheat straw compost. *Transactions of the British Mycological Society* 62: 129–143.
- Henssen, A. (1957): Über die Bedeutung der thermophilen Mikroorganismen für die Zersetzung des Stallmistes. *Archiv für Mikrobiologie* 27: 63-81.
- Hochbichler, E., O’Sullivan, A., van Hees, A., Vandekerckhove, K. (2000): COST Action E4: Forest reserves research network. WG2 „Recommendations for data collection in forest reserves, with an emphasis on regeneration and stand structure” In: European Communities: *EUR 19550. COST Action E4. Forest reserves research network*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxemburg, 135-181.
- Hodgson, E., Mailman, R. B., Chambers, J. E. (1988): Macmillan dictionary of toxicology. Macmillan, London. Anglia. p. 395.
- Hornby, J. M., Jensen, E. C., Lisec, A. D., Tasto, J. J., Jahnke, B., Shoemaker, R., Dussault, P., Nickerson, K. W. (2001): Quorum sensing in the dimorphic fungus *Candida albicans* is mediated by farnesol. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 2982-2992.
- Horváth, E., Hoffer, A., Sebők, F., Dobolyi, C., Szoboszlai, S., Kriszt, B., Gelencser, A. (2012): Experimental evidence for direct sesquiterpene emission from soils. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 117: D15304.
- Horváth, E., Hoffer, A., Sebők, F., Dobolyi, C., Szoboszlai, S., Kriszt, B., Gelencsér, A. (2011): Microscopic fungi as significant sesquiterpene emission sources. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 116: D16301.
- Houbraken, J., Spierenburg, H., Frisvad, J. C. (2012): *Rasamsonia*, a new genus comprising thermotolerant and thermophilic *Talaromyces* and *Geosmithia* species. *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology* 101: 403-421.
- Hryhorczuk, D., Curtis, L., Scheff, P., Chung, J., Rizzo, M., Lewis, C., Keys, N., Moomey, M. (2001): Bioaerosol emissions from a suburban yard waste composting facility. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* 8: 177-185.
- http1: <https://logidatatech.com/de/anwendungen/kompostierung>, 2016.11.02.
- http2: <http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TargetKey=14682616000002126&Rec=4007>, 2016.08.26.
- Hubbell, S. P., Wiemer, D. F., Adejare, A. (1983): An antifungal terpenoid defends a neotropical tree (*Hymenaea*) against attack by fungus-growing ants (*Atta*). *Oecologia* 60: 321-327.

- Hudson, H. J. (1973): Thermophilous and thermotolerant fungi in the air spora at Cambridge. *Transactions of the British Mycological Society* 60: 596-598.
- Hultman, J., Vasara, T., Partanen, P., Kurola, J., Kontro, M. H., Paulin, L., Auvinen, P., Romantschuk, M. (2010): Determination of fungal succession during municipal solid waste composting using a cloning-based analysis. *Journal of Applied Microbiology* 108: 472-487.
- Hunter, A. C., Mills, P. W., Dedi, C., Dodd, H. T. (2008): Predominant allylic hydroxylation at carbons 6 and 7 of 4 and 5-ene functionalized steroids by the thermophilic fungus *Rhizomucor tauricus* IMI23312. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* 108: 155-163.
- Ianutsevich, E. A., Danilova, O. A., Groza, N. V., Kotlova, E. R., Tereshina, V.M. (2016): Heat shock response of thermophilic fungi: membrane lipids and soluble carbohydrates under elevated temperatures. *Microbiology* 162: 989-999.
- Inoue, Y., Shiraishi, A., Hada, T., Hirose, K., Hamashima, H., Shimada, J. (2004): The antibacterial effects of terpene alcohols on *Staphylococcus aureus* and their mode of action. *FEMS Microbiology Letters* 237: 325-331.
- Ishii, K., Fukui, M. and Takii, S. (2000): Microbial succession during a composting process as evaluated by denaturing gradient gel electrophoresis analysis. *Journal of Applied Microbiology* 89: 768-777.
- Iskandar, N. L., Zainudin, N. A. I. M., Tan, S. G. (2011): Tolerance and biosorption of copper (Cu) and lead (Pb) by filamentous fungi isolated from a freshwater ecosystem. *Journal of Environmental Sciences* 23: 824-830.
- Jack, M. A., Tansey, M. R. (1977) Growth, sporulation and germination of spores of thermophilic fungi incubated in sun heated soil. *Mycologia* 69: 109-117.
- Jaitly, A. K., Rai, J. N. (1982): Thermophilic and thermotolerant fungi from mangrove swamps, *Mycologia* 74: 1021-1022.
- Jakucs E., Vajna L. (2003): Mikológia. Agroinform Kiadó, Budapest. p. 477.
- Johri, B. N., Satyanarayana, T., Olsen, J. (1999): Thermophilic moulds in biotechnology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Hollandia, p. 354.
- Jongbloed, R. H., Borst-Pauwels, G. W. F. H. (1990): Differential response of some ectomycorrhizal fungi to cadmium *in vitro*. *Acta Botanica Neerlandica* 39: 241-246.
- Kabata-Pendias, A., Pendias, H. (1992): Trace elements in soils and plants. CRC Press, London. p. 505.

- Kampfer, P., Jureit, C., Albrecht, A., Neef, A. (2002): Imission of microorganisms from composting facilities. In: Klammer S. (Eds.): *Microbiology of Composting*. Springer, Berlin, Németország. pp. 571-584.
- Kamra, P., Satyanarayana, T. (2004): Xylanase production by the thermophilic mold *Humicola lanuginosa* in solid-state fermentation. *Applied Biochemistry and Biotechnology* 119: 145-157.
- Kane, B. E., Mullins, J. T. (1973): Thermophilic fungi in a municipal compost system. *Mycologia* 65: 1087-1100.
- Karnaouri, A., Topakas, E., Antonopoulou, I., Christakopoulos, P. (2014): Genomic insights into the fungal lignocellulolytic system of *Myceliophthora thermophila*. *Frontiers in Microbiology* 5: 281.
- Kaur, G., Satyanarayana, T. (2004): Production of extracellular pectinolytic, cellulolytic and xylanolytic enzymes by a thermophilic mould *Sporotrichum thermophile* Apinis in solid state fermentation. *Indian Journal of Biotechnology* 3: 552-557.
- Kiffer, E., Morelet, M. (2000): The *Deuteromycetes*. Classification and generic keys. Science Publisher, Enfield, Anglia. p. 273.
- Kimura, M. (1980): A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111-120.
- Kirk, P. M. (2014): Index Fungorum, 167: 1. <http://www.indexfungorum.org/names/NamesRecord.asp?RecordID=550038>.
- Komarek, M., Cadkova, E., Chrastny, V., Bordas, F., Bollinger, J-C. (2010): Contamination of vineyard soils with fungicides: A review of environmental and toxicological aspects. *Environment International* 36: 138-151.
- Komor, R. S., Romero, P. A., Xie, C. B., Arnold, F. H. (2012): Highly thermostable fungal cellobiohydrolase I (Cel7A) engineered using predictive methods. *Protein Engineering, Design and Selection* 25: 827-33.
- Korniłowicz-Kowalska, T., Kitowski, I. (2013): *Aspergillus fumigatus* and other thermophilic fungi in nests of wetland birds. *Mycopathologia* 175: 43-56.
- Kósa-Kovács M., Sebők F., Szoboszlai S., Kriszt B., Dobolyi Cs. (2012): Termofil gombaközösségek a Vár-hegy erdőrezervátum talajaiban és avarjában. *Tájökológiai Lapok* 10: 163-175.
- Kramer, R., Abraham, W. R. (2012): Volatile sesquiterpenes from fungi: what are they good for? *Phytochemistry Reviews* 11: 15-37.

- Kumar, S., Satyanarayana, T. (2007): Economical glucoamylase production by alginate-immobilized *Thermomucor indicae-seudaticae* in cane molasses medium. *Letters in Applied Microbiology* 45: 392-7.
- Kunert, G., Otto, S., Röse, U. S. R., Gershenson, J., Weisser, W. W. (2005): Alarm pheromone mediates production of winged dispersal morphs in aphids. *Ecology Letters* 8: 596-603.
- Kutzner, H. J. (2000): Microbiology of composting. In: Rehm, H-J., Reed, G., Pühler, A., Stadler, P. (Eds.): *Biotechnology: Environmental Processes III*: 11c. Wiley-VCH, Weinheim, Németország. pp. 35-100.
- Küster, E., Locci, R. (1964): Studies on peat and peat microorganisms. II. Occurrence of thermophilic fungi in peat. *Archiv für Mikrobiologie* 48: 319-324.
- La Touche, C. J. (1950): On a thermophile species of *Chaetomium*. *Transactions of the British Mycological Society* 33: 95-104.
- Lacey, J. (1975): Airborne spores in pastures. *Transactions of the British Mycological Society* 64: 265-281.
- Láng I. (2002): Környezet és természetvédelmi lexikon I-II. Akadémiai Kiadó. Budapest. p. 1256.
- Le Goff, O., Bru-Adan, V., Bacheley, H., Godon, J. J., Wery, N. (2010): The microbial signature of aerosols produced during the thermophilic phase of composting. *Journal of Applied Microbiology* 108: 325-340.
- Lindt, W. (1886): Mitteilungen über einige neue pathogene Schimmelpilze. *Archiv for Experimentelle Pathologie und Pharmakologie* 21: 269-298.
- Lorek, J., Pöggeler, S., Weide, M. R., Breves, R., Bockmühl, D. P. (2008): Influence of farnesol on the morphogenesis of *Aspergillus niger*. *Journal of Basic Microbiology* 48: 99-103.
- Lozet, J., Mathieu, C. (1991): Dictionary of Soil Science, Balkema, Rotterdam, Hollandia.
- Maheshwari, R., Bharadwaj, G., Bhat, M. K. (2000): Thermophilic fungi: their physiology and enzymes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 64: 461-488.
- Malloch, D., Cain, R. F. (1973): The genus *Thielavia*. *Mycologia* 65: 1055-1077.
- Marin-Felix, Y., Stchigel, A. M., Miller, A. N., Guarro, J., Cano-Lira, J. F. (2015): A re-evaluation of the genus *Myceliophthora* (Sordariales, Ascomycota): its segregation into four genera and description of *Corynascus fumimontanus* sp. nov. *Mycologia* 107: 619-632.
- Martin, J. P. (1950): Use of acid, rose bengal, and streptomycin in the plate method for estimating soil fungi. *Soil Science* 69: 215-232.

- Martins, M., Henriques, M., Azeredo, J., Rocha, S. M., Coimbra, M.A., Oliveira, R. (2007): Morphogenesis control in *Candida albicans* and *Candida dubliniensis* through signaling molecules produced by planktonic and biofilm cells. *Eukaryotic Cell* 6: 2429-2436.
- Massaccesi, G., Romero, M. C., Cazau, M. C., Bucsinszky, A. M. (2012): Cadmium removal capacities of filamentous soil fungi isolated from industrially polluted sediments, in La Plata (Argentina). *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 18: 817.
- McBride, M. B. (1994): Environmental chemistry of soils. Oxford University Press, New York. p. 406.
- McCarthy, A. J., Williams, S. T. (1992): *Actinomycetes* as agents of biodegradation in the environment - a review. *Gene* 115: 189-192.
- McClendon, S. D., Batth, T., Petzold, C. J., Adams, P. D., Simmons, B. A., Singer, S. W. (2012): *Thermoascus aurantiacus* is a promising source of enzymes for biomass deconstruction under thermophilic conditions. *Biotechnology for Biofuels* 5: 54.
- McCreight, J. D., Schroeder, D. B. (1982): Inhibition of growth of nine ectomycorrhizal fungi by cadmium, lead and nickel *in vitro*. *Environmental and Experimental Botany* 22: 1-7.
- McDonald, G. (2003): Biogeography: space, time and life. Wiley, New York. p. 409.
- McGrath, S. P. (1995): Chromium and Nickel. In: Alloway, B. J. (Ed.): *Heavy metals in soils*. Blackie Academic and Professional, London. pp. 152-178.
- McHale, A., Coughlan, M. P. (1981): The cellulolytic system of *Talaromyces emersonii*. Identification of the various components produced during growth on cellulosic media. *Biochimica et Biophysica Acta* 662: 145-151.
- McHale, A., Coughlan, M. P. (1981): The cellulolytic system of *Talaromyces emersonii*: identification of the various components produced during growth on cellulosic media. *Biochimica et Biophysica Acta – Enzymology* 662: 145-151.
- Miehe, H. (1907): Die Selbsterhitzung des Heus: Eine Biologische Studie. Fischer, Jena, Németország. p. 127.
- Millner P. D., Bassett D. A., Marsh P. B. (1980): Dispersal of *Aspergillus fumigatus* from sewage sludge compost piles subjected to mechanical agitation in open air. *Applied and Environmental Microbiology* 39: 1000-1009.
- Millner, P. D., Motta, J. J., Lentz, P. L. (1977): Ascospores, germ pores, ultrastructure, and thermophilism in *Chaetomium*. *Mycologia* 69: 720-733.
- Minoura, K., Masaaki, Y., Kizima, T., Nehira, T. (1972): Thermophilic filamentous fungi in Japan (I). *Transactions of the Mycological Society of Japan* 14: 352-361.

- Minoura, K., Ochi, K., Nehira, T. (1973): Thermophilic filamentous fungi in Japan (2). *Transactions of the Mycological Society of Japan* 14: 362-366.
- Mirlean, N., Roisenberg, A., Chies, J. O. (2007): Metal contamination of vineyard soils in wet subtropics (southern Brazil). *Environmental Pollution* 149: 10-17.
- Mitchell, D. B., Vogel, K., Weimann, B. J., Pasamontes, L., van Loon, A. P. G. M. (1997): The phytase subfamily of histidine acid phosphatase; isolation of genes for two novel phytases from the *Aspergillus terreus* and *Myceliophthora thermophila*. *Microbiology* 143: 245-52.
- Morgan-Jones, G. (1974): Notes on *Hyphomycetes*. V. A new thermophilic species of *Acremonium*. *Canadian Journal of Botany* 52: 429-431.
- Morgenstern, I., Powlowski, J., Ishmael, N., Darmond, C., Marquetteau, S., Moisan, M-C., Quenneville, G., Tsang, A. (2012): A molecular phylogeny of thermophilic fungi. *Fungal Biology* 116: 489-502.
- Moriya, T., Watanabe, M., Sumida, N., Okakura, K., Murakami, T. (2003): Cloning and overexpression of the avi2 gene encoding a major cellulase produced by *Humicola insolens* FERM BP-5977. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 67:1434-1437.
- Morley, G. F., Gadd, G. M. (1995): Sorption of toxic metals by fungi and clay minerals. *Mycological Research* 99: 1429-1438.
- Morley, G., Sayer, J., Wilkinson, S., Gharieb, M., Gadd, G. M. (1996): Fungal sequestration, solubilization and transformation of toxic metals. In: Frankland, J.C. Magan, N., Gadd, G.M. (Eds.): *Fungi and Environmental Change*, Cambridge University Press, Cambridge, Anglia. pp. 235-256.
- Morris, C. (1992): Academic press dictionary of science and technology, Academic Press, San Diego, Kalifornia. p. 2432.
- Mouchacca, J. (1995): Thermophilic fungi in desert soils, a neglected extreme environment, In: Allsopp, D., Colwell, R. R., Hawksworth, D. L. (Eds.): *Microbial Diversity and Ecosystem Function*, CAB International, Wallingford, Anglia. pp. 265-288.
- Mouchacca, J. (1997): Thermophilic fungi: biodiversity and taxonomic status. *Cryptogamie Mycologie* 18: 19-69.
- Mouchacca, J. (2000): Thermophilic fungi and applied research: a synopsis of name changes and synonymies. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 16: 881-888.
- Mullen M. D., Wolf, D. C., Beveridge, T. J., Bailey, G. W. (1992): Sorption of heavy metals by the soil fungi *Aspergillus niger* and *Mucor rouxii*. *Soil Biology and Biochemistry*. 24: 129-135.

- Narang, S., Sahai, V., Bisaria, V. S. (2001): Optimization of xylanase production by *Melanocarpus albomyces* IIS68 in solid state fermentation using response surface methodology. *Journal of Bioscience and Bioengineering* 91: 425-427.
- Natvig, D. O., Taylor, J. W., Tsang, A., Hutchinson, M. I., Powell, A. J. (2015): *Mycothermus thermophilus* gen. et comb. nov., a new home for the itinerant thermophile *Scytalidium thermophilum* (*Torula thermophila*). *Mycologia* 107: 319-27.
- Nguyen, Q. D., Bujna, E., Styevkó, G., Rezessy-Szabó, J. M., Hoschke, Á. (2015): Fungal biomolecules for food industry. In: Gupta, V. K., Mach, R. L., Sreenivasaprasad, S. (Eds.): *Fungal Biomolecules: sources, applications and recent developments*. Wiley, West Sussex, Anglia. pp. 11-38.
- Nilsson, T., Larsen, T. O., Montanarella, L., Madsena, J. O. (1996): Application of head-space solid-phase microextraction for the analysis of volatile metabolites emitted by *Penicillium* species. *Journal of Microbiological Methods* 25: 245-255.
- Noack, K. (1912): Beiträge zur Biologie der thermophilen Organismen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 51: 593-648.
- Norvell, L. L. (2011): Fungal nomenclature. 1. Melbourne approves a new code. *Mycotaxon* 116: 481-490.
- Ogundero, V. W. (1979): Thermophilic and thermotolerant fungi from poultry droppings in Nigeria. *Journal of General Microbiology*. 115: 253-254.
- Pan, W. Z., Huang, X. W., Wei, K. B., Zhang, C. M., Yang, D. M., Ding, J. M., Zhang, K. Q. (2010): Diversity of thermophilic fungi in Tengchong Rehai National Park revealed by ITS nucleotide sequence analyses. *Journal of Microbiology* 48: 146-152.
- Papp S., Kümmel, R. (1992): *Környezeti kémia*. Akadémiai Kiadó, Budapest. p. 359.
- Partanen, P., Hultman, J., Paulin, L., Auvinen, P., Romantschuk, M. (2010): Bacterial diversity at different stages of the composting process. *BMC Microbiology* 10: 94.
- Prabhu, K. A., Maheshwari, R. (1999): Biochemical properties of xylanases from a thermophilic fungus, *Melanocarpus albomyces*, and their action on plant cell walls. *Journal of Biosciences* 24: 461-470.
- Puchart, V., Katapodis, P., Biely, P., Kremnický, L., Christakopoulos, P., Vršanská, M., D., Macris, B. J., Bhat, M. K. (1999): Production of xylanases, mannanases, and pectinases by the thermophilic fungus *Thermomyces lanuginosus*. *Enzyme and Microbial Technology* 24: 355-361.

- Ramage, G., Saville, S. P., Wickes, B. L., López-Ribot, J. L. (2002): Inhibition of *Candida albicans* biofilm formation by farnesol, a quorum-sensing molecule. *Applied and Environmental Microbiology* 68: 5459-5463.
- Ramsay, L. M., Sayer, J. A., Gadd, M. D. (1999): Stress responses of fungal colonies towards metals. In: Gow, N. A. R., Robson, G. D., Gadd, G. M. (Eds.): *The fungal colony*. Cambridge University Press, Cambridge, Anglia. pp. 178-181.
- Rasmann, S., Köllner, T. G., Degenhardt, J., Hiltbold, I., Toepfer, S., Kuhlmann, U., Gershenzon, J., Turlings, T. C. J. (2005): Recruitment of entomopathogenic nematodes by insectdamaged maize roots. *Nature* 434: 732-737.
- Rawat, S., Agarwal, P. K., Chaudhary, D. K., Johri, B. N. (2005): Microbial diversity and community dynamics of mushroom compost ecosystem. In: Satyanarayana, T., Johri, B. N. (Eds.): *Microbial diversity: current perspectives and applications*. I K International Publishing House, New Delhi, India, pp. 181-206.
- Rawat, S., Johri, B. N. (2013): Role of thermophilic microflora in composting. In T. Satyanarayana, T., Littlechild, J., Kawarabayasi Y. (Eds.): *Thermophilic Microbes in Environmental and Industrial Biotechnology: Biotechnology of Thermophiles*. Springer, Dordrecht, Hollandia. pp. 137-169.
- Redhead, S. A., Norvell, L. L. (2013): Report of the Nomenclature Committee for Fungi 19: Official repositories for fungal names. *Taxon* 62: 173-174.
- Rosenberg, S. L. (1975): Temperature and pH optima for 21 species of thermophilic and thermotolerant fungi. *Canadian Journal of Microbiology* 21: 1535-1540.
- Rosenberg, S. L. (1978): Cellulose and lignocellulose degradation by thermophilic and thermotolerant fungi. *Mycologia* 70: 1-13
- Ross, I. S. (1975): Some effects of heavy metals on fungal cells. *Transactions of the British Mycological Society* 64: 175-193.
- Ryckeboer, J., Cops, S., Coosemans, J. (2002): The fate of plant pathogens and seeds during anaerobic digestion and aerobic composting of source separated household wastes. *Compost Science & Utilization* 10: 204-216.
- Ryckeboer, J., Mergaert, J., Coosemans, J., Deprins, K., Swings, J. (2003a): Microbiological aspects of biowaste during composting in a monitored compost bin. *Journal of Applied Microbiology* 94: 127-37.
- Ryckeboer, J., Mergaert, J., Vaes, K., Klammer, S., de Clercq, D., Coosemans, J., Insam, H., Swings, J. (2003b): A survey of bacteria and fungi occurring during composting and self-heating processes. *Annals of Microbiology*, 53: 349-410.

- Sabouraud, R. (1892): Contribution a l'etude de la trichophytie humaine. Etude clinique, microscopique et bacteriologique sur la pluralite des trichophytons de l'homme. *Annales de Dermatologie et de Syphiligraphie* 3: 1061-1087.
- Saitou, N., Nei, M. (1987): The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406-425.
- Salar, R. K., Aneja, K. R. (2007): Thermophilic fungi: taxonomy and biogeography. *Journal of Agricultural Technology* 3: 77-107.
- Samson, R. A., Crisan, M. J., Tansey, M. R. (1977): Observations on thermophilic ascomycete *Thielavia terrestris*. *Transactions of the British Mycological Society* 69: 417-423.
- Sandhu, D. K., Singh, S. (1981): Distribution of thermophilous microfungi in forest soils of Darjeeling (Eastern Himalayas). *Mycopathologia* 74: 79-81.
- Satyanarayana, .T, Grajek, W. (1999). Composting and solid state fermentation. In: Johri, B. N., Satyanarayana, T., Olsen, J. (Eds.): *Thermophilic moulds in biotechnology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Hollandia. pp. 265-88.
- Satyanarayana, T., Johri, B. N. (1981) Volatile sporostatic factors of thermophilic fungal strains of paddy straw compost. *Current Science* 50: 763-768.
- Satyanarayana, T., Johri, B. N. (1983): Extracellular protease of thermophilic fungi isolated from decomposing paddy straw. *Tropical Plant Science* 1: 137-140.
- Satyanarayana, T., Johri, B. N. (1984): Thermophilic fungi of paddy straw compost: growth, nutrition and temperature relationships. *Journal of the Indian Botanical Society* 63: 164-170.
- Satyanarayana, T., Johri, B. N. (1992): Lipids of thermophilic fungi. *Indian Journal of Microbiology* 32: 1-14.
- Sayer, J. A., Raggett, S. L., Gadd, G. M. (1995): Solubilization of insoluble metal compounds by soil fungi: development of a screening method for solubilizing ability and metal tolerance. *Mycological Research* 99: 987-993.
- Schipper, M. A. A. (1978): On the genera *Rhizomucor* and *Parasitella*. *Studies in Mycology* 17: 53-71.
- Schipper, M. A. A., Stalpers. J. A. (2002): *Zygomycetes*. The order *Mucorales*, In Howard, D. H. (Eds.): *Pathogenic fungi in humans and animals*. Marcel Dekker, New York. p. 67-125.
- Schloss, P. D., Hay, A. G., Wilson, D. B., Walker, L. P. (2003): Tracking temporal changes of bacterial community fingerprints during the initial stages of composting. *FEMS Microbiology Ecology* 46: 1-9.

- Schoch, C. L., Robbertse, B., Robertet, V., et al. (2014): Finding needles in haystacks: linking scientific names, reference specimens and molecular data for Fungi. Database. *The Journal of Biological Databases and Curation* 2014:bau061 1-21.
- Schoch, C. L., Seifert, K. A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J. L., Levesque, C. A., Chen, W., Fungal Barcoding Consortium (2012): Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109: 6241-6246.
- Sebők F., Dobolyi Cs., Magyar D., Bobvos J., Szoboszlay S., Kriszt B. (2013): Komposztálótelepek levegőjének termofil gomba tartalma. *Egészségtudomány* 57: 37-54.
- Sebők, F., A. Hoffer, C. Dobolyi, S. Szoboszlay, B. Kriszt, A. Gelencsér (2013): Sesquiterpene emission of thermophilic fungi and different compost products. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* 60(Suppl.): 78.
- Sebők, F., Dobolyi, C., Bobvos, J., Szoboszlay, S., Kriszt, B., Magyar D. (2016): Thermophilic fungi in air samples in surroundings of compost piles of municipal, agricultural and horticultural origin. *Aerobiologia* 32: 255-263.
- Sebők, F., György Kérész, Csaba Dobolyi, Sándor Szoboszlay, Balázs Kriszt (2015): Sensitivity of members of thermophilic compost mycobiota to toxic compounds. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* 62 (Suppl.): 94-95.
- Semighini, C. P., Murray, N., Harris, S. (2008): Inhibition of *Fusarium graminearum* growth and development by farnesol. *FEMS Microbiology Letters* 279: 259-264.
- Semighini, C. P., Hornby, J. M., Dumitru, R., Nickerson, K. W., Harris, S. D. (2006): Farnesol-induced apoptosis in *Aspergillus nidulans* reveals a possible mechanism for antagonistic interactions between fungi. *Molecular Microbiology* 59: 753-764.
- Shannon C. E., Weaver W. (1963): The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, Illinois. p. 125.
- Siddiquee, S. Aishah, S. N., Azad, S. A., Shafawati, S. N. Naher, L. (2013): Tolerance and biosorption capacity of Zn²⁺, Pb²⁺, Ni³⁺ and Cu²⁺ by filamentous fungi (*Trichoderma harzianum*, *T. aureoviride* and *T. virens*). *Advances in Bioscience and Biotechnology* 4: 570-583.
- Siller, I., Maglóczy, Zs. (2002): Mikológiai vizsgálatok módszerei. In: Horváth, F., Borhidi, A. (Eds.): *Az erdőrezervátum-kutatás célja, koncepciója és módszerei*. A KvVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 8. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest, pp. 182-202.
- Simpson, E. H. (1949): Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.

- Singh, B. (2014): *Myceliophthora thermophila* syn. *Sporotrichum thermophile*: a thermophilic mould of biotechnological potential. *Critical Reviews in Microbiology* 15: 1-11.
- Singh, B. (2016): *Myceliophthora thermophila* syn. *Sporotrichum thermophile*: a thermophilic mould of biotechnological potential. *Critical Reviews in Biotechnology* 36: 59-69.
- Singh, B., Pocas-Fonseca, M. J., Johri, B. N., Satyanarayana, T. (2016): Thermophilic molds: Biology and applications. *Critical Reviews in Microbiology*, 42: 985-1006.
- Singh, B., Satyanarayana, T. (2009): Thermophilic moulds in environmental management. In: Mishra, J. K., Deshmukh, S. K. (Eds.): *Progress in mycological research. Vol I. Fungi from different environments. Environmental mycology*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire. pp. 352-375.
- Singh, S., Madlala, A. M., Prior, B. A. (2003): *Thermomyces lanuginosus*: properties of strains and their hemicellulases. *FEMS Microbiology Reviews* 27: 3-16.
- Stolk, A. C. (1965): Thermophilic species of *Talaromyces* Benjamin and *Thermoascus* Miede. *Antonie van Leeuwenhoek* 31: 262-276.
- Straatsma, G., Samson, R. A., Olijnsma, T. W., Op Den Camp, H. J. M., Gerrits, J. P. G., Van Griensven, L. J. L. D. (1994): Ecology of thermophilic fungi in mushroom compost, with emphasis on *Scytalidium thermophilum* and growth stimulation of *Agaricus bisporus* mycelium. *Applied and Environmental Microbiology* 60: 454-458.
- Straatsma, G., Samson, R.A. (1993): Taxonomy of *Scytalidium thermophilum*, an important thermophilic fungus in mushroom compost. *Mycological Research* 97: 321-328.
- Strobel, G. A., Dirkse, E., Sears, J., Markworth, C. (2001): Volatile antimicrobials from *Muscodor albus*, a novel endophytic fungus. *Microbiology* 147: 2943-2950.
- Su, Y. Y., Cai, L. (2013): *Rasamsonia composticola*, a new thermophilic species isolated from compost in Yunnan, China. *Mycological Progress* 12: 213-221.
- Subrahmanyam A. (1977). Nutritional requirements of *Torula thermophila* Cooney & Emerson at two different temperatures. *Nova Hedwigia* 19: 85-89.
- Sykes, P., Morris, R. H., Allen, J. A., Wildsmith, J. D., Jones, K.P. (2011): Workers' exposure to dust, endotoxin and beta-(1-3) glucan at four large-scale composting facilities. *Waste Management* 31: 423-430.
- Tam, P. C. F. (1995): Heavy metal tolerance by ectomycorrhizal fungi and metal amelioration by *Pisolithus tinctorius*. *Mycorrhiza* 5: 181-187.
- Tamura, K, Dudley, J., Nei, M., Kumar, S. (2007): MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1596-1599.

- Tansey, M. R., Brock, T. D. (1971): Isolation of thermophilic and thermotolerant fungi from hot spring effluents and thermal soils of yellow stone national park. *Bacteriological Proceedings* 36: 286-297.
- Tansey, M. R. (1971): Isolation of thermophilic fungi from self heated industrial wood chip piles. *Mycologia* 63: 537-547.
- Tansey, M. R. (1973): Isolation of thermophilic fungi from alligator nesting material. *Mycologia* 65: 594-601.
- Tansey, M. R. (1975): Isolation of thermophilic fungi from snuff. *Applied Microbiology*. 29: 128-129.
- Tansey, M. R., Brock, T. D. (1972): The upper temperature limit for eukaryotic organisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 69: 2426-2428.
- Tansey, M. R., Jack, M. A. (1976): Thermophilic fungi in sun-heated soils. *Mycologia* 68: 1061-1075.
- Thakre, R. P., Johri, B. N. (1976): Occurrence of thermophilic fungi in coal mine soils of Madhya Pradesh. *Current Science* 45: 271-273.
- Thakur, I. S., Rana, B. K., Johri, B. N. (1992): Multiplicity of xylanase in *Humicola grisea* var. *thermoidea*. In: Visser, J. Beldman, G., Kaustwiersvan-Someren, M. A. (Eds.): *Xylan and xylanases*. Elsevier Applied Science, Amsterdam, Hollandia. pp. 511-514.
- Thakur, M. S., Karanth, N. G., Krishnanand, G. (1993): Production of fungal rennet by *Mucor miehei* using solid state fermentation. *Applied Microbiology and Biotechnology* 32: 409-13.
- Thakur, S. B. (1977): Occurrence of spores of thermophilic fungi in the air at Bombay, *Mycologia* 69: 197-199.
- Tkachev, A. V. (1987): The chemistry of caryophyllene and related compounds. *Chemistry of Natural Compounds* 23: 393-412.
- Tsiklinsky, P. (1899): Sur les mucédinées thermophiles. *Annales de l'Institut Pasteur, Paris* 13: 500-505.
- Upahyay, J. M., Farmelo, M. S., Goetz, S. G., Melan, M. A. (1984): A new variety of a thermophilic mold, *Thermoascus aurantiacus* var. *levisporus*. *Mycopathologia* 87: 71-80.
- van Heerden, I., Cronje, C., Swart, S. H., Kotze, J. M. (2002): Microbial, chemical and physical aspects of citrus waste composting. *Bioresource Technology* 81: 71-76.
- van Noort, V., Bradatsch, B., Arumugam, M., Amlacher, S., Bange, G., Creevey, C., Falk, S., Mende, D. R., Sinning, I., Hurt, E., Bork, P. (2013): Consistent mutational paths predict eukaryotic thermostability. *BMC Evolutionary Biology* 13: 7.
- van Oorschot, C. A. N. (1977): The genus *Myceliophthora*. *Persoonia* 9: 401-408.

- van Oorschot, C. A. N., de Hoog, G. S. (1984): Some hyphomycetes with thallic conidia. *Mycotaxon* 20: 129-132.
- von Arx, J. A. (1975): On *Thielavia* and some similar genera of *Ascomycetes*. *Studies in Mycology* 8: 1-31.
- von Burg, R. (1997): Toxicology update: Nickel and some nickel compounds. *Journal of Applied Toxicology* 17: 425-431.
- Waters, D. M., Murray, P. G., Ryan, L. A., Arendt, E. K., Tuohy, M. G. (2010): *Talaromyces emersonii* thermostable enzyme systems and their applications in wheat baking systems. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 58 :7415-7422.
- Weigant, W. M., Wery, V., Buitenhuis, E. T., de Bont, J. A. (1992): Growth promoting effect of thermophilic fungi on the mycelium of the edible mushroom *Agaricus bisporus*. *Applied and Environmental Microbiology* 58: 2654-2659.
- White, T. J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J. (1990): Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis, M. A., Gelfand, D. H., Sninsky, J. J., White, T. J. (Eds.): *PCR protocols: A guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, Kalifornia. pp. 315-322.
- Zibilske, L. M. (1998): Composting of organic wastes. In: Sylvia D. M., Fuhrmann J. J., Hartel P. G., Zuberer D. A. (Eds.): *Principles and applications of soil microbiology*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey. pp. 482-497.

M2. Alkalmazott tápközegek összetételeBurgonyakivonat-glükóz agar (PDA)

Burgonyakivonat (200 g burgonyából)	4,0 g
Glükóz	20,0 g
Agar-agar	15,0 g
Desztillált víz	1000 ml

Malátakivonat agar (MA)

Malátakivonat	30,0 g
Pepton	5,0 g
CaCO ₃	2,0 g
Agar-agar	15,0 g
Desztillált víz	1000 ml

Martin-féle agar (Martin 1950)

Szacharóz	10,0 g
Pepton	5,0 g
KH ₃ PO ₄	1,0 g
MgSO ₄ · 7H ₂ O	0,5 g
Élesztőkivonat	0,5 g
Bengálrózsa	0,035 g
Agar-agar	15,0 g
Desztillált víz	1000 ml

Mikrokristályos cellulóz agar

NaNO ₃	1,0 g
K ₂ HPO ₄	1,0 g
KCl	0,3 g
MgSO ₄ 7H ₂ O	0,5 g
Élesztő kivonat	0,5 g
Pepton	0,5 g
Mikroelem keverék	1,0 ml
Mikrokristályos cellulóz	10,0 g
Agar-agar	15,0 g
Desztillált víz	1000 ml

Sabouraud-glükóz agar (SGA) (Sabouraud 1892)

Glükóz	20,0 g
Pepton	10,0 g
Élesztő kivonat	0,5 g
Agar-agar	15,0 g
Desztillált víz	1000 ml

Az összemért táptalajokat 121 °C-on 15 percig steriliztem, majd a baktériumok távoltartása céljából valamennyi táptalajhoz, 60 °C-ra való visszahűlést követően, 200 mg/l sztreptomicint adagoltam.

M3. Komposztból izolált törzsek és a típusörzsek ITS régiójának szekvencia-hasonlósága

Törzsjele	Faj	ITS hasonlóság (%)*	Referencia törzs jele	ITS régió szekvenciájának génbanki (NCBI) hivatkozási száma
TK01	<i>Acremonium alabamense</i>	98,299	CBS492.74**	JX280874
TK02	<i>Chaetomium thermophilum</i>	99,638	CBS 144.50 ^T	KP336797
TK03	<i>Malbranchea cinnamomea</i>	99,312	CBS 343.55**	JF412018
TK15	<i>Melanocarpus albomyces</i>	100	CBS 638.94 ^T	JF412014
TK09	<i>Mycothermus thermophilus</i>	99,452	CBS 625.91 ^T	JF412007
TK06	<i>Rasamsonia composticola</i>	100	CGMCC 3.13669 ^T	JF970184
TK07	<i>Rasamsonia emersonii</i>	99,645	CBS 393.64 ^T	JF417478
TK08	<i>Rhizomucor pusillus</i>	100	CBS 354.68 ^T	JN206312
TK10	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	100	NRRL 5861**	EU021617
TK11	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	99,822	CBS 632.91 ^T	AY706335
TK05	<i>Thermomyces thermophilus</i>	98,973	ATCC 16461 ^T	JF412001
TK04	<i>Therموthelomyces thermophila</i>	100	CBS 117.65 ^T	HQ871763

*<http://www.mycobank.org>, ** nincs típusörzs

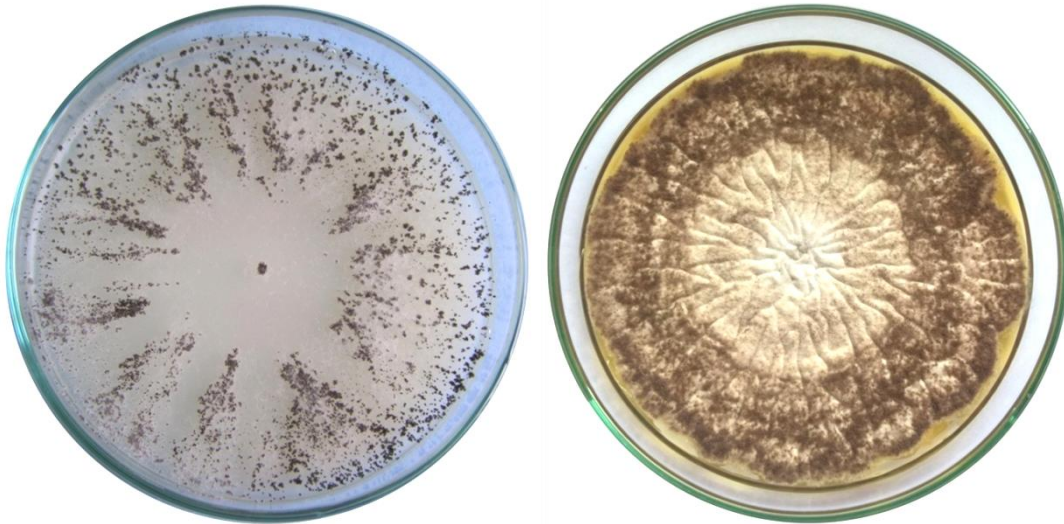
M4. Termofil gombák telep- és mikroszkópos fényképei



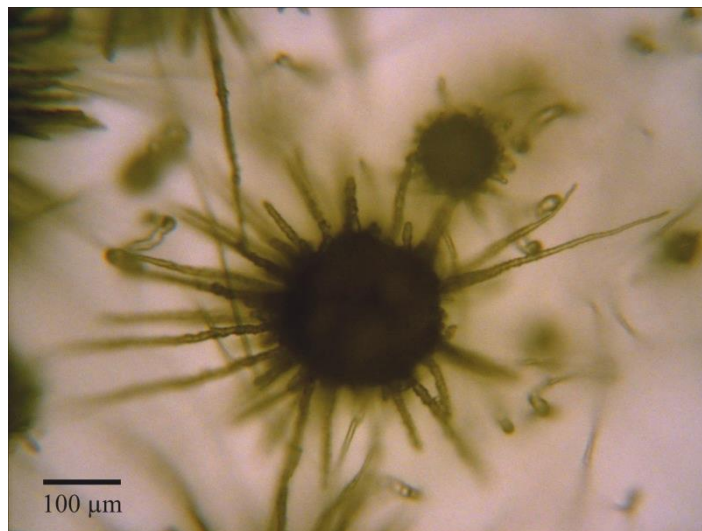
Acremonium alabamense 6 napos telepe SGA táptalajon



Acremonium alabamense konídiumtartói, Ph 40 x objektív



Chaetomium thermophilum 6 napos telepe mikrokristályos-cellulóz és MA táptalajon



Chaetomium thermophilum termőteste, 16 x objektív



Malbranchea cinnamomea 4 és 8 napos telepe MA táptalajon



Malbranchea cinnamomea konídiumképzése, 40 x objektum



Melanocarpus albomyces 6 napos telepe SGA és MA táptalajon



Melanocarpus albomyces duzzadt sejtes hifái, Ph 40 x objektív



Mycothermus thermophilus 6 napos telepe mikrokrisztályos-cellulóz és SGA táptalajon



Mycothermus thermophilus konídiumjainak láncá, 40 x objektív



Rasamsonia composticola 6 napos telepe MA táptalajon és PDA táptalajon



Rasamsonia emersonii napos 6 telepe PDA és MA táptalajon



Rhizomucor pusillus 6 napos telepe



Rhizomucor pusillus sporangiumtartója és zigospórája, 40 x objektív



Thermoascus aurantiacus napos 6 telepe PDA és SGA táptalajon



Thermoascus aurantiacus különböző fejlődési stádiumban levő aszkuszai,
40 x objektív



Thermomyces lanuginosus 6 napos telepe MA és SGA táptalajon



Thermomyces lanuginosus konídiumtartója, 40 x objektív



Thermomyces lanuginosus konídiumképzése, 100 x objektív



Thermomyces thermophilus 6 napos telepe MA és SGA táptalajon



Thermomyces thermophilus konídiumtartója, Ph 40 x objektív



Thermothelomyces thermophila 4 napos telepe PDA táptalajon és 6 napos telepe SGA táptalajon



Thermothelomyces thermophila konídiumtartója, Ph 40 x objektív

9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Elsősorban köszönettel tartozom **Dr. Dobolyi Csabának**, aki nélkül ez a munka nem készült volna el. Köszönöm neki, hogy segítette szakmai fejlődésemet, továbbá a lelki támogatást, amellyel gyakran adott erőt munkám folytatásához.

Köszönet jár **Dr. Kriszt Balázs Tanszékvezető úrnak**, amiért munkámat a Környezetbiztonsági és Környezettoxikológiai Tanszékén végezhettem.

Köszönöm a **Tanszék és a Környezetipari Regionális Egyetemi Tudásközpont munkatársainak** a barátságát, valamint az évek során nyújtott önzetlen segítségüket. Külön hálás vagyok **Edőcs Brigittának**, aki technikai segítségével hozzájárult a kísérleteim elvégzéséhez.

Köszönöm **Dr. Gelencsér Andrásnak** és **Dr. Hoffer Andrásnak** a termofil gombafajok és a komposztminták szeszkviterpén-kibocsátásával kapcsolatos munkám során nyújtott segítségét. **Dr. Magyar Donátnak** pedig a levegő-mintavételekben, valamint a közös cikkünk megírásában nyújtott segítségéért tartozom köszönettel.

És végül, – a legfontosabbakat a legvégére hagyva – teljes szívemből köszönöm a **Barátaimnak** és a **Családom minden tagjának** azt a végtelenül sok jókedvet és szeretetet, ami nélkül nem sikerült volna eljutnom idáig. Ezért örökre hálás leszek Nekik. Külön köszönöm **Édesanyámnak**, akinek tiszteletére és emlékére ajánlom ezt a dolgozatot.

A dolgozatom elkészültét a **Kutató Kari Kiválósági Támogatás - Research Centre of Excellence - 1476-4/2016/FEKUT** támogatta.